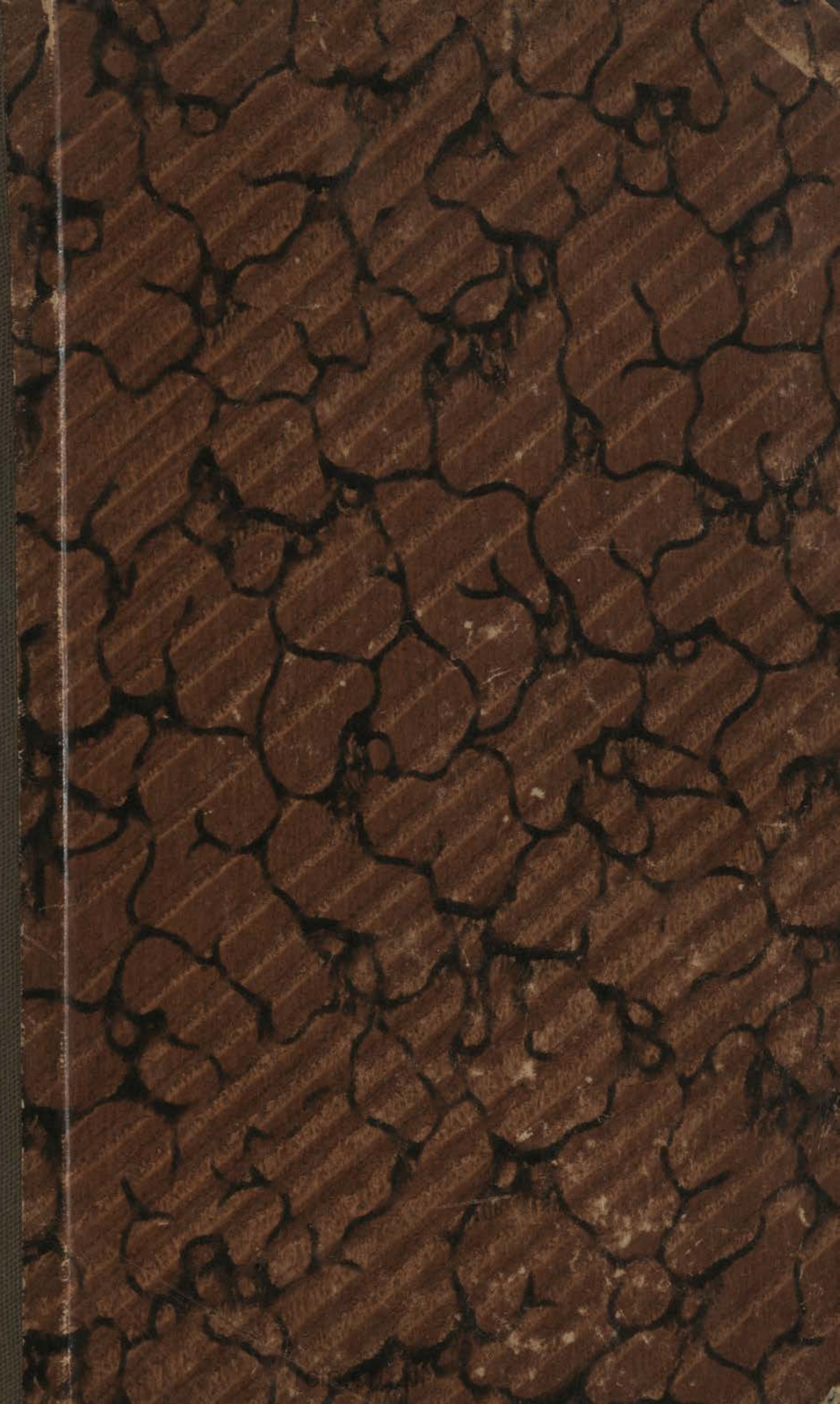


СТРОЕНІЕ И ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХЪ

ВЪ ИХЪ ВЗАИМНОМЪ СООТНОШЕНІИ.

СОЧИНЕНІЕ

д-ра **Рихарда Гессе**,
профессора зоологіи Высшаго Сельскохоз. Института въ Берлинѣ.

д-ра **Франца Дофлейна**,
профессора зоологіи въ Мюнхенскомъ университетѣ.

ТОМЪ I.

ТѢЛО ЖИВОТНАГО,

КАКЪ САМОСТОЯТЕЛЬНЫЙ ОРГАНИЗМЪ.

Сочин. проф. **Рихарда Гессе.**

Переводъ съ нѣмецкаго подъ редакціей профессора зоологіи
Ю. Н. Вагнера.

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
Изданіе А. Ф. Девріена.
1913.

ТѢЛО ЖИВОТНАГО

КАКЪ САМОСТОЯТЕЛЬНЫЙ ОРГАНИЗМЪ

Сочин. проф. **Рихарда Гессе.**

Съ 481-мъ рисункомъ въ текстѣ и съ 15-ю таблицами, черными и въ краскахъ, по оригиналамъ **Г. Гентера, М. Гепфеля, Э. Гёсса, Э. Кисслинга, В. Кунерта, Ц. Меркуліано, Л. Мюллеръ-Майнца, О. Фолльрата** и автора.

Переводъ съ нѣмецкаго подъ редакціей профессора зоологіи **Ю. Н. Вагнера.**

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
Изданіе А. Ф. Девріена.
1913.

ОГЛАВЛЕНІЕ.

ВВЕДЕНІЕ.

I. Статика и механика тѣла животныхъ.

II. Обмѣнъ веществъ и его органы.

III. Размноженіе и наслѣдственность.

IV. Нервная система и органы чувствъ.

ЗАКЛЮЧЕНІЕ.

ПРЕДИСЛОВІЕ.

Потребность въ описаніи животнаго царства съ біологической точки зрѣнія дѣлается все настоятельнѣе; соотвѣтствіе между формою животнаго и его образомъ жизни, гармонія между строеніемъ какого-нибудь органа и его отправленіемъ—часто такъ очевидны, что хочется провести эту точку зрѣнія вплоть до наиболѣе простыхъ составныхъ частей тѣла животнаго, — до тканей и ихъ составляющихъ клѣтокъ. Послѣ того, какъ Дарвинъ вновь вызвалъ къ жизни эволюціонную теорію, почти всѣ рабочія силы зоологовъ направились на исторію развитія и на морфологію животныхъ: сравнительное знакомство съ животными формами, сравнительная морфологія давала, конечно, наиболѣе разительныя доказательства въ пользу эволюціоннаго ученія. Поэтому біологическій методъ былъ отодвинутъ на долгое время совершенно на задній планъ; я довольно часто съ огорченіемъ открывалъ, что молодые зоологи и физіологи не слышали даже названія прекрасной книги К. Бергмана и Р. Лейкарта,—«анатомо-физіологическій обзоръ царства животныхъ», въ которой этотъ методъ впервые былъ систематически проведенъ. Лишь немногіе во время наибольшаго увлеченія эволюціонной теоріей оставались вѣрны біологическому направленію въ изслѣдованіи и плодотворно связали его съ ученіемъ объ эволюціи и строеніи животныхъ. Въ настоящее время, послѣ того какъ эволюціонная теорія стала уже вѣрнымъ достояніемъ науки, работы изслѣдователей снова начинаютъ обращаться все болѣе къ другимъ задачамъ, и біологическія изслѣдованія снова пользуются всеобщимъ вниманіемъ, особенно при экспериментальной разработкѣ проблемъ. Впрочемъ, большая заслуга въ этомъ, безъ сомнѣнія, принадлежитъ школьнымъ учителямъ, которые, благодаря своему педагогическому чутью и опыту, искали и находили въ біологическомъ методѣ матеріалъ для здороваго естественноисторическаго воспитанія дѣтей. Ихъ достойная похвалъ работа на пользу школы толкала, конечно, подрастающее поколѣніе къ біологическимъ работамъ и раскрывала передъ нимъ цѣлый рядъ благодарныхъ задачъ, ждавшихъ еще своего рѣшенія.

При такихъ условіяхъ оба автора настоящаго сочиненія охотно пошли на встрѣчу предложенію, сдѣланному издателемъ 7 лѣтъ тому назадъ,—составить біологію животныхъ,—въ убѣжденіи, что въ такой книгѣ чувствуется дѣйствительная потребность. Раздѣленіе книги на двѣ части мы считаемъ удачнымъ: въ первомъ томѣ животное разсматривается независимо отъ внѣшняго міра, лишь съ точки зрѣнія механики его организаціи, со стороны связи между его строеніемъ и его функціями,—во второй части разбираются дѣйствія внѣшнихъ вліяній на организмъ и возбуждаемыя ими реакціи въ организмѣ. Конечно. какъ при каждомъ искусственномъ раздѣленіи цѣлаго, такъ и здѣсь указанный принципъ раздѣленія нельзя было провести послѣдовательно безъ того, чтобы иногда не дѣлить того матеріала, который было бы естественнѣе обработать цѣликомъ. Такъ, напр., глава о размноженіи животныхъ естественно приводитъ къ разсмотрѣнію заботъ о потомствѣ, а послѣднее—къ разсмотрѣнію совмѣстной жизни животныхъ;—но подобно тому, какъ яйцо, отдѣлившись отъ матери, представляетъ уже самостоятельный организмъ, который можетъ дѣйствовать на мать и, обратно, испытывать ея вліянія, — такъ забота о потомствѣ вплоть до образованія сообщества животныхъ отнесена во второй томъ сочиненія. Подобныхъ примѣровъ можно привести цѣлый рядъ. Если отъ этого нашъ трудъ и проигрываетъ, — въ чемъ, однако, мы сомнѣваемся, — то, съ другой стороны, такое распредѣленіе матеріала даетъ большое преимущество для заключительныхъ выводовъ.

Признаюсь,—я не представлялъ себѣ, что принимаемая на себя задача окажется при ближайшемъ выполненіи столь трудною и кропотливою. Но занятіе этимъ предметомъ доставило мнѣ массу чистѣйшихъ наслажденій. Порывы, которые возбуждали во мнѣ лекціи моего покойнаго учителя, Эймера, и лекціи Гренахера по общей зоологіи, мысли, которыми я въ студенческіе годы обмѣнивался со своимъ другомъ, О. Шмейлемъ, и которыя возникали у меня во время чтенія литературы и во время біологическихъ наблюденій,—ожили снова и легли въ основаніе моего труда.

Наша книга такъ составлена, чтобы каждый, прошедшій общую школу, могъ ее понять: для чтенія ея не требуется спеціальныхъ познаній въ зоологіи. Что касается латинскихъ именъ, то вездѣ, гдѣ можно было обойтись безъ нихъ, они по меньшей мѣрѣ отодвинуты на второй планъ и приводятся лишь для поясненія, въ скобкахъ. Можетъ быть, нѣкоторые найдутъ мой слогъ неудачнымъ и сухимъ, и, навѣрное, критикъ не скажетъ про нашу книгу, какъ про нѣкоторыя популярныя сочиненія: «она читается, какъ романъ»; въ изложеніи предмета я не старался быть «остроумнымъ», такъ какъ самъ предметъ постоянно приковываетъ къ себѣ вниманіе и поражаетъ читателя; главною моею цѣлью—была фактическая ясность.

Ограниченный объемъ книги обыкновенно не позволялъ углубляться въ спорные научные вопросы; въ такихъ случаяхъ я ограничивался простымъ сообщеніемъ взгляда,

который считалъ болѣе вѣроятнымъ, но въ то же время я не забывалъ упомянуть и о томъ, что существуютъ и противоположные взгляды.

При работѣ я пользовался любезною помощью столь многихъ лицъ, что не въ состояніи назвать всѣхъ своихъ помощниковъ. Прежде всего я долженъ благодарить своего друга, Дофлейна изъ Мюнхена, подробно просмотрѣвшаго всю мою рукопись и сдѣлавшаго мнѣ много цѣнныхъ указаній. Моему брату, Павлу Гессе въ Венеціи, я весьма благодаренъ за критику при чтеніи многихъ отдѣловъ книги. Мой ассистентъ, д-ръ Клаттъ, составилъ указатель названій. Художникъ, Лоренцъ Мюллеръ-Майнцъ въ Мюнхенѣ, знатокъ земноводныхъ и пресмыкающихся и ихъ жизни, сдѣлалъ о нихъ нѣкоторыя замѣчанія. Какъ онъ, такъ и другіе художники, упомянутые при заглавіи книги, приложили много труда, чтобы книга вышла лучше. Но послѣднее было бы невозможно безъ заботъ издателя, который шелъ на встрѣчу моимъ желаніямъ и не жалѣлъ расходовъ. Всѣ эти лица принимали участіе въ появленіи моей работы въ свѣтъ. Выпуская ее, я бы очень желалъ, чтобы читатель, знакомясь съ предметомъ книги, получилъ такое же удовольствіе, какъ я самъ при обработкѣ его.

Р. Гессе.

Берлинъ-Вильмерсдорфъ. Февраль, 1910 г.

ОТЪ РЕДАКТОРА.

Къ предисловію проф. Р. Гессе я прибавлю лишь нѣсколько словъ. Книга его даетъ богатый матеріалъ не только для лицъ, кончившихъ среднюю русскую школу, но и для лицъ, уже знакомыхъ съ университетскимъ курсомъ. Масса фактовъ, приводимыхъ въ учебникахъ безъ всякихъ указаній на ихъ значеніе и остающихся поэтому непонятными или отрывочными,—въ книгѣ Р. Гессе и Ф. Дофлейна получаютъ оригинальное освѣщеніе и приводятся въ строгую систему. Читатель начинаетъ разбираться въ такихъ отношеніяхъ, которыхъ раньше онъ даже не замѣчалъ. Кругозоръ его расширяется.

Несмотря на строго научную обработку матеріала, книга Гессе написана настолько популярно, что для интеллигентнаго читателя, какъ замѣчаетъ самъ авторъ, чтеніе ея не представляетъ никакого затрудненія. При чтеніи книги помогаютъ также отлично подобранные и прекрасно исполненные рисунки, хорошія качества которыхъ вполнѣ сохранены въ русскомъ изданіи. Другая особенность сочиненія Гессе состоитъ въ томъ, что авторъ старается вездѣ быть объективнымъ и точнымъ; благодаря этому читателю

не навязываются взгляды, къ которымъ онъ не могъ бы отнестись критически. Эти два цѣнныхъ качества выгодно отличаютъ книгу Гессе отъ многихъ популярныхъ книгъ и позволяютъ рекомендовать ее въ особенности вниманію преподавателей. Для нихъ сочиненіе Гессе могло бы служить настольною книгою, необходимымъ дополненіемъ даже къ подробнымъ учебникамъ, которыми преподаватели пользуются для справокъ.

Для того, чтобы облегчить оріэнтировку въ книгѣ, я позволилъ себѣ переработать предметный указатель автора, сдѣлавъ его болѣе подробнымъ и болѣе систематичнымъ. Другое измѣненіе, допущенное мною въ русскомъ изданіи, касается указателя литературы. Этотъ указатель составленъ былъ авторомъ спеціально для нѣмецкаго читателя; кромѣ того, большинство статей, приводимыхъ въ немъ, интересны лишь спеціалистамъ, или же помѣщены въ такихъ журналахъ, которые обычному русскому читателю недоступны, поэтому я счелъ за лучшее указатель, составленный авторомъ, въ русское изданіе не вводить.

Ю. Вагнеръ.

Мартъ, 1913 г.

ВВЕДЕНІЕ.

А. О жизни.

1. Признаки жизни.

При современномъ состояніи нашихъ знаній невозможно дать вполнѣ точнаго, исчерпывающаго опредѣленія понятія «жизнь». Необходимымъ условіемъ къ тому было-бы полное знаніе сущности жизни, а это условіе еще не выполнено и сомнительно, чтобы когда-нибудь было выполнено. Поэтому вмѣсто того, чтобы останавливаться на безплодныхъ попыткахъ дать такое опредѣленіе, мы ограничимся разсмотрѣніемъ признаковъ жизни и ея условій.

Вопросъ о признакахъ жизни лучше всего рѣшается путемъ отысканія отличій между живымъ и мертвымъ. На первый взглядъ, если сравнивать, напр., какой-нибудь камень съ растеніемъ или животнымъ,—задача представляется легкою. Однако, какъ только мы начинаемъ приближаться къ границѣ, отдѣляющей жизнь отъ смерти, для насъ возникаютъ затрудненія. Чѣмъ, напр., отличается упавшій листъ орѣшника отъ лежащаго возлѣ него точно также упавшаго на землю зрѣлаго орѣха? Мы знаемъ изъ опыта, что первый измѣняется въ окраскѣ, гніетъ и въ концѣ концовъ разрушается, въ то время какъ изъ второго, если онъ попадаетъ въ подходящія условія, возникаетъ новое растеніе; но на первый взглядъ, когда оба они только что упали, мы не могли бы ни въ одномъ, ни въ другомъ замѣтить проявленій жизни.

Прежде всего,—жизнь всегда связана съ совершенно опредѣленнымъ, своеобразно построеннымъ веществомъ, которое называется протоплазмой. Протоплазма и вырабатываемые ею продукты строятся, правда, только изъ такихъ простыхъ веществъ или элементовъ, которые встрѣчаются также и въ минеральныхъ соединеніяхъ. Однако, несмотря на это, они настолько характерны, что химію этихъ «органическихъ» веществъ раньше разсматривали, какъ совершенно отличную отъ химіи «неорганическихъ» соединеній. Всѣ органическія вещества, распространенныя на землѣ, насколько извѣстно, происходятъ только отъ живыхъ существъ,—будутъ-ли они выдѣленіями этихъ живыхъ существъ, или продуктами распада ихъ послѣ смерти, какъ нефть, горный воскъ и даже углекислая известь. Никогда не наблюдалось, чтобы неорганическія вещества сами по себѣ, безъ посредства живого существа, давали органическія соединенія. Такимъ образомъ вплоть до начала XIX столѣтія думали, что образованіе органическихъ соединеній возможно только при дѣйствіи особой жизненной силы. Это мнѣніе оказалось ложнымъ, послѣ того какъ Веллеру удалось въ 1828 году получить изъ неорганическихъ веществъ мочевину,—одинъ изъ весьма распространенныхъ продуктовъ выдѣленія животныхъ. Съ тѣхъ поръ число органическихъ соединеній, полученныхъ подобнымъ образомъ синтетически, чрезвычайно возросло и продолжаетъ постоянно возростать. Въ настоящее время, благодаря искусству химиковъ, возможно изъ весьма простыхъ составныхъ частей строить въ высшей степени сложныя органическія соединенія. Основное отличіе неорганической химіи отъ органической, такимъ образомъ, исчезло: въ томъ и другомъ случаѣ имѣютъ силу одина-

ковые законы природы, и только изъ-за практическихъ соображеній, вслѣдствіе необыкновеннаго разнообразія соединеній углерода, эти соединенія разсматриваютъ отдѣльно отъ соединеній остальныхъ элементовъ и отличаютъ органическую и неорганическую химію.

Какъ извѣстно, вещественная основа жизни никогда не состоитъ изъ неорганическихъ соединеній. Ее образуютъ всегда соединенія углерода. Однако далеко не всѣ органическія соединенія могутъ быть носителями жизни; изъ громаднаго числа ихъ—избранниками являются только бѣлковыя вещества. Вездѣ, гдѣ мы находимъ жизнь, она связана съ бѣлковыми соединеніями; они правильно называются поэтому протеиновыми веществами, то-есть такими веществами, которымъ принадлежитъ первенство. Изъ нихъ слагается протоплазма и на нихъ мы остановимся еще подробнѣе ниже. Однако, даже если бы удалось получить въ лабораторіи бѣлковыя вещества въ такомъ видѣ, какъ они образуютъ тѣло организмовъ (а вѣроятность, что это удастся,—довольно велика), то все-таки мы не получили-бы еще въ своей ретортѣ жизни. Протоплазма не представляетъ простого химическаго соединенія; она состоитъ изъ большого числа таковыхъ соединеній; мы не должны также представлять ее себѣ, какъ простую смѣсь ихъ,—подобно тому какъ не представляютъ смѣси золота, серебра, желѣза и стекла—карманные часы. Живая масса обладаетъ опредѣленнымъ расположеніемъ своихъ составныхъ частей, извѣстною организаціей, при чемъ отдѣльныя соединенія, заключающіяся въ ней, могутъ вступать между собой во взаимодѣйствіе: это—не только органическая, но и организованная масса.

О строеніи протоплазмы существуютъ пока лишь гипотезы. Во всякомъ случаѣ, однако, нѣтъ основанія думать, чтобы строеніе ея было недоступно изслѣдованію. Мнѣніе, что этому строенію или этой организаціи принадлежитъ существенная роль въ происхожденіи жизненныхъ явленій,—въ высшей степени вѣроятно, хотя мистики, желающіе видѣть въ жизни нѣчто особенное, совершенно отличное отъ явленій неорганической природы, часто пользуются именно этимъ строеніемъ протоплазмы, какъ исходнымъ пунктомъ для своихъ построеній.

Правда, вещественный составъ отличаетъ живое существо отъ тѣлъ неорганической природы. Но если сравнивать живой организмъ съ мертвымъ, напримѣръ, живую мышь съ мышью только что убитою хлороформомъ, или живой листъ орѣшника съ листомъ, погибшимъ отъ холода, то никакого различія въ особенностяхъ вещественнаго состава не окажется. Какъ въ живомъ, такъ и въ только что умершемъ организмѣ мы найдемъ организованное вещество, а между тѣмъ процессы, въ ходѣ которыхъ проявляется жизнь, въ одномъ случаѣ прекратились, въ другомъ—продолжаются. Эти процессы, отличающіе живое отъ мертваго, въ совокупности называются обмѣномъ веществъ.

Обмѣнъ веществъ—существенный признакъ, отличающій живую протоплазму отъ мертвой организованной массы. Онъ состоитъ изъ постояннаго разрушенія и постояннаго новообразованія протоплазмы: жизнь есть постоянное возобновленіе и постоянное уничтоженіе. Эти двѣ стороны обмѣна веществъ имѣютъ весьма важное значеніе для поддержанія жизни.

Разрушеніе протоплазмы, диссимиляція, служитъ источникомъ энергіи и вмѣстѣ съ тѣмъ источникомъ для жизненныхъ проявленій. При химическихъ реакціяхъ постоянно происходятъ превращенія энергіи: такъ, напримѣръ, вода обладаетъ ничтожною химическою энергіею, а оба элемента, изъ которыхъ она состоитъ, водородъ и кислородъ, обладаютъ въ свободномъ состояніи высокою химическою энергій. Когда водородъ и кислородъ соединяются въ воду, то есть образуютъ соединеніе съ меньшею химическою энергіей, то большая часть ихъ химической энергіи проявляется въ другой формѣ, именно въ видѣ теплоты: реакція происходитъ съ выдѣленіемъ тепла. Поэтому вода называется экзотермическимъ соединеніемъ. Чтобы снова разложить ее на ея химическіе элементы, требуется опять затратить такую же энергію, какая была освобождена при образованіи ея изъ элементовъ; напримѣръ, можно разложить воду снова на водородъ и кислородъ посредствомъ электрическаго тока или путемъ нагрѣванія водяного пара до 1000 слишкомъ градусовъ. Соединеніе водорода съ іодомъ происходитъ, наоборотъ, съ поглощеніемъ тепла. Происходящій

такимъ образомъ іодистый водородъ обладаетъ бо̀льшею химической энергіей, чѣмъ его составныя части: онъ представляетъ эндотермическое соединеніе, и при разложеніи его на его составныя части снова освобождается то тепло, которое было поглощено, т. е. которое превратилось въ химическую энергію при его образованіи. Химическія вещества протоплазмы представляютъ точно также эндотермическія соединенія съ высокою химическою энергіей. Они происходятъ, напримѣръ, въ зеленыхъ листьяхъ растеній изъ простыхъ соединеній съ меньшею химическою энергіей, именно изъ углекислоты, воды и различныхъ солей,—особенно такихъ, которыя содержатъ въ себѣ азотъ; громадную энергію, которая поглощается и связывается при ихъ возникновеніи, доставляетъ солнце въ формѣ свѣта и тепла. Когда бѣлковыя вещества протоплазмы снова расщепляются на соединенія съ меньшею химическою энергіею, избытокъ энергіи освобождается въ другихъ формахъ,—въ видѣ, напримѣръ, тепла или движенія. Этотъ процессъ вполнѣ напоминаетъ то̀, что происходитъ при сгораніи керосина въ нашихъ лампахъ. Горючее вещество разлагается и его элементы соединяются съ кислородомъ въ углекислоту и воду, то-есть въ соединенія съ менѣе значительною химическою энергіею; при этомъ освобождается энергія, которую мы ощущаемъ въ формѣ свѣта и тепла.

Для того чтобы силы проявились въ формѣ жизненныхъ явленій, живое вещество должно разлагаться; «только тлѣнное живетъ», говоритъ Лоце. Диссимиляція, такимъ образомъ, порождаетъ силы, которыя доступны нашему наблюденію въ явленіяхъ жизни. По большей части онѣ бросаются намъ въ глаза тогда, когда переходятъ въ движеніе. Въ другихъ случаяхъ онѣ служатъ для введенія въ тѣло необходимыхъ веществъ, такъ называемой пищи. Эти силы дѣйствуютъ также при переработкѣ этой пищи и играютъ роль при другомъ процессѣ обмѣна веществъ, при ассимиляціи.

Если бы химическіе процессы въ протоплазмѣ ограничивались только что описаннымъ процессомъ разложенія, то протоплазма вскорѣ была бы уничтожена, какъ уничтожается керосинъ въ горящей лампѣ. Но процессъ разложенія,—диссимиляціи, дополняется обратнымъ процессомъ созиданія, ассимиляціи.—Поглощенныя неорганизованныя питательныя вещества протоплазма перерабатываетъ въ новую организованную массу: она уподобляетъ эти вещества себѣ,—она ихъ ассимилируетъ. Такимъ образомъ живыя существа не уничтожаются тѣмъ, что они живутъ. Сохраненіе ихъ во время происходящаго въ нихъ обмѣна веществъ возможно, только благодаря этому удивительному свойству протоплазмы. Старое вещество исчезаетъ, новое заступаетъ его мѣсто, но это новое представляетъ точную копію стараго; оно запечатлѣваетъ, какъ бы въ памяти, особенности своего предшественника. Изъ всѣхъ процессовъ, происходящихъ въ протоплазмѣ, это созиданіе новаго себѣ подобнаго вещества составляетъ величайшую загадку. Оно является основою для многихъ явленій, которыя мы разсматриваемъ, какъ особенности жизни. Если ассимиляція происходитъ быстрѣе диссимиляціи, если возстановленіе беретъ верхъ надъ уничтоженіемъ, то количество организованной матеріи увеличивается: происходитъ то, что мы называемъ ростомъ. И если часть растущаго вещества отдѣляется отъ стараго вещества, въ видѣ новаго живого существа, въ видѣ, такъ сказать, его дитяти, то это дитя, благодаря созидающей силѣ ассимиляціи, сохраняетъ сходство со своимъ родителемъ: ассимиляція составляетъ также основу наслѣдственности. Способность къ ассимиляціи можно было бы назвать памятью протоплазмы. Если же при ассимиляціи возникаютъ мелкія отличія новообразовавшагося вещества отъ ассимилирующаго и вмѣстѣ съ тѣмъ нѣсколько измѣняется сравнительно со старымъ веществомъ также и дѣятельность новаго вещества, то мы называемъ это измѣнчивостью: измѣнчивость, составляющая основу разнообразія и богатства формъ міра живыхъ существъ, связана, такимъ образомъ, въ свою очередь съ процессомъ ассимиляціи. Тотъ, кто рѣшитъ проблему ассимиляціи, будетъ имѣть ключъ къ рѣшенію проблемъ, которыя представляютъ для насъ наслѣдственность и измѣнчивость.

Если бы мы могли нашими органами чувствъ проникнуть въ тѣ тончайшія измѣненія, которыя происходятъ въ протоплазмѣ, напримѣръ, въ листѣ дерева, освѣщенномъ солнцемъ, гдѣ даже въ микроскопъ представляется намъ все неподвижнымъ, или въ печени

кролика послѣ его ѣды, то мы были бы поражены массою движеній въ мельчайшихъ частицахъ протоплазмы, ихъ безпрерывнымъ разрушеніемъ и новымъ образованіемъ; мы были бы поражены тою оживленною дѣятельностью, о существованіи которой мы заключаемъ только по ея результатамъ.

Явленія жизни, связанныя съ диссимиляціей, обнаруживаются въ доступной для наблюденія формѣ въ видѣ движенія и выдѣленія тепла, точно также какъ въ видѣ появленія продуктовъ разрушенія протоплазмы. Дѣятельность-же ассимиляціи мы замѣчаемъ только тогда, когда образованіе вещества беретъ верхъ надъ разрушеніемъ его и когда происходитъ ростъ. У животныхъ особенно замѣтна дѣятельность диссимиляціи, у растеній-же болѣе бросаются въ глаза слѣдствія ассимиляціи. У многихъ живыхъ существъ движеніе и ростъ подчасъ бываютъ такъ незначительны, что наиболѣе общимъ признакомъ обмѣна веществъ остается только образованіе продуктовъ выдѣленія. Часто только по этому одному бываетъ возможно отличить живую организованную матерію отъ мертвой. Въ зародышевой области желтка (т. е. той части его, изъ которой развивается будущее животное) куринаго яйца, которое, даже спустя недѣлю послѣ кладки, не теряетъ способности къ развитію при насиживаніи и, слѣдовательно, остается живымъ,—нельзя до начала насиживанія замѣтить ни явленій движеній, ни явленій роста. Однако, незначительное выдѣленіе углекислоты показываетъ, что и здѣсь продолжается очень слабый обмѣнъ веществъ.

Рис. 1. Коловратка (Callidina symbiotica Zel). *A*—въ вытянутомъ состояніи со втянутымъ мерцательнымъ органомъ, *B*—сократившееся животное въ сухомъ состояніи. Увел. въ 250 разъ. По Зелинка.

Но извѣстны случаи, когда въ живомъ организмѣ мы не можемъ съ нашими скудными средствами изслѣдованія замѣтить ни малѣйшаго слѣда жизненной дѣятельности, и только болѣе продолжительное наблюденіе показываетъ, что это организованное тѣло живетъ. Совершенно высушенныя сѣмена растеній помѣщали въ стеклянную трубку, удаляли изъ нея воздухъ и затѣмъ запаивали ее. Черезъ нѣсколько мѣсяцевъ въ трубкѣ нельзя было замѣтить никакого слѣда углекислоты; однако эти сѣмена проростали послѣ посѣва, т. е. вполнѣ сохранили свою жизнеспособность. Это покоющееся состояніе организмовъ очень удачно сравниваютъ съ заведенными часами съ остановленнымъ маятникомъ. Оно, конечно, должно быть отлично отъ смерти. Если нельзя безъ оговорокъ назвать его жизнью, то все-же это—скрытая жизнь или лишь мнимая смерть.

Явленія, подобныя упомянутымъ въ сѣменахъ растеній, извѣстны также у нѣкоторыхъ очень мелкихъ животныхъ. Если собрать съ желоба крыши, или во мху, растущемъ на скалахъ, или, наконецъ, среди лишаевъ на древесныхъ стволахъ, сухую пыль и, смочивъ ее дождевою водою, помѣстить на предметное стеклышко подъ микроскопъ, то спустя уже полчаса можно наблюдать въ ней маленькихъ животныхъ. Часть ихъ принадлежитъ къ коловраткамъ (рис. 1). Онѣ то медленно, то быстро двигаются въ водѣ посредствомъ своей «ноги», втягивающейся въ тѣло, подобно складывающейся подзорной трубѣ, или посредствомъ своего мерцательнаго органа, находящагося на переднемъ концѣ тѣла, и энергично работаютъ своимъ жевательнымъ аппаратомъ. Другія представляютъ тихоходокъ, которыя медленно ползаютъ своими восьмью короткими ножками, вооруженными коготками. Если оставить окружающую ихъ воду медленно высыхать, то онѣ все болѣе и болѣе ссыхаются и остаются на предметномъ стеклышкѣ въ формѣ неясныхъ мельчайшихъ тѣлецъ. Спустя мѣсяцы и даже годы, можно прибавленіемъ воды снова заставить эти оставшіяся тѣльца набухнуть и снова оживить ихъ. Наблюденія показали, что тихоходки могутъ оживать даже послѣ трехъ лѣтъ такой скрытой жизни. Маленькій круглый червь,

пшеничная угрица (Tylenchus scandens Schn.), которая въ формѣ личинокъ встрѣчается по восьми и десяти штукъ внутри зараженныхъ ею пшеничныхъ зеренъ, можетъ въ такомъ состояніи оставаться годами безъ всякаго движенія и безъ всякаго проявленія жизни, а затѣмъ при смачиваніи зеренъ снова оживать (по одному наблюденію, даже спустя 27 лѣтъ).

Ничтожная величина коловратокъ, тихоходокъ и пшеничныхъ угрицъ не позволяетъ открыть слѣды продуктовъ обмѣна веществъ, какъ это было выше описано для сѣмянъ растеній. Явленій мнимой смерти у высшихъ животныхъ намъ неизвѣстно. Во всякомъ случаѣ къ этимъ явленіямъ нельзя отнести такъ называемую «мнимую смерть», произвольно вызываемую у себя индійскими факирами: по разсказамъ, они впадаютъ въ состояніе, напоминающее смерть; задерживая свое дыханіе и загибая назадъ свой языкъ, прижимая его къ нёбу, они могутъ оставаться въ такомъ состояніи впродолженіи недѣль, а затѣмъ снова возвращаться къ жизни. Многочисленные разсказы объ этомъ, отчасти подтверждаемые свидѣтельствами европейцевъ, вызываютъ однако большія сомнѣнія. Спеціальныхъ изслѣдованій совершенно не было произведено и такимъ образомъ нельзя ничего сказать о деталяхъ этого явленія. Если эти сообщенія подтвердятся, то все-таки едва ли мы имѣемъ здѣсь дѣло съ дѣйствительною мнимою смертью въ смыслѣ вышеописанныхъ явленій, а скорѣе съ сильнымъ пониженіемъ жизненныхъ явленій подобно извѣстному и хорошо изслѣдованному явленію зимней спячки у многихъ животныхъ.

Итакъ, не во всѣхъ случаяхъ возможно провести рѣзкую границу между живымъ и мертвымъ. Вообще же мы можемъ считать отличіемъ живого организма отъ безжизненныхъ организованныхъ тѣлъ обмѣнъ веществъ, который происходитъ внутри опредѣленнымъ образомъ построенной и состоящей преимущественно изъ бѣлковыхъ веществъ матеріи.

2. Условія и границы жизни.

Жизнь на землѣ, вообще говоря, распространена повсюду: на сушѣ, въ водѣ, въ почвѣ и въ воздухѣ, въ глубинѣ подземныхъ пещеръ и на вершинахъ горъ, подъ отвѣсными лучами тропическаго солнца и у береговъ ледовитаго моря. Есть мѣста, однако, гдѣ мы ея не находимъ: внутри снѣга или льда, въ очень горячихъ источникахъ или въ кратерахъ дѣйствующихъ вулкановъ—нѣтъ и слѣда жизни. Слѣдовательно, существуютъ нѣкоторыя условія, которыя необходимы для жизни. Гдѣ хотя бы одно изъ этихъ условій отсутствуетъ, тамъ какъ животная, такъ и растительная жизнь становится невозможною.

Жизненныя явленія, какъ мы видѣли, протекаютъ съ постояннымъ поглощеніемъ энергіи и вмѣстѣ съ тѣмъ съ постояннымъ потребленіемъ вещества; живая матерія была бы уничтожена жизнью, если бы не получала постоянно новаго вещества и энергіи, благодаря которымъ сохраняется она сама и ея дѣятельность.

Вещества необходимыя для жизни организма называются въ широкомъ смыслѣ слова пищею. Не всѣ они служатъ непосредственно матеріаломъ для постройки новой протоплазмы; нѣкоторыя изъ нихъ необходимы, какъ средство для поддержанія обмѣна веществъ.

Съ разрушеніемъ вещества протоплазмы тѣснѣйшимъ образомъ связано постоянное потребленіе кислорода, дыханіе. Повидимому, во время своей жизненной дѣятельности протоплазма расщепляется на соединенія, которыя жадно поглощаютъ кислородъ и разлагаются далѣе. Такимъ образомъ поглощеніе кислорода или окисленіе здѣсь не есть слѣдствіе химической дѣятельности кислорода, но представляетъ жизненный процессъ протоплазмы. Какъ конечный продуктъ разрушенія получаются углекислота, вода и нѣкоторыя, содержащія азотъ соединенія,—каковы мочевина или мочевая кислота и ихъ производныя. Дыханіе живой матеріи представляетъ процессъ, схожій съ горѣніемъ органическихъ веществъ. Поэтому его такъ и называютъ физіологическимъ горѣніемъ; оно происходитъ только медленнѣе и съ большей постепенностью и поэтому съ меньшимъ развитіемъ тепла и безъ появленія пламени. Если уже при расщепленіи весьма эндотермическихъ бѣлковыхъ веществъ освобождается энергія, то окисленіе первыхъ продуктовъ расщепленія ихъ

даетъ съ своей стороны еще новое количество энергіи и разложеніе вообще продолжается до тѣхъ поръ, пока не получаются тѣ-же конечные продукты, какъ и при сгораніи органическихъ веществъ, а именно—углекислота и вода. Общее количество освобождающейся энергіи будетъ тогда также велико, какъ и при сгораніи разрушенныхъ веществъ, т. е., короче говоря, оно равно теплу ихъ горѣнія.

Постоянное поглощеніе кислорода составляетъ основное условіе для поддержанія жизни. Въ чистомъ водородѣ движеніе и возбудимость протоплазмы въ растительныхъ и животныхъ клѣткахъ, напр., въ волоскахъ традесканціи,—растенія родственнаго касатику (ирису), или у амёбъ, гдѣ легко можно наблюдать теченіе протоплазмы,—прекращаются. Лягушки, которыхъ держали при низкой температурѣ въ чистомъ азотѣ, постепенно вполнѣ теряли свою раздражимость и снова пріобрѣтали ее въ атмосферномъ воздухѣ. Нѣкоторыя теплокровныя животныя настолько чувствительно къ кислороду, что при отсутствіи его смерть наступаетъ уже, спустя нѣсколько секундъ. Въ атмосферномъ воздухѣ и въ водѣ, въ которой при естественныхъ условіяхъ постоянно бываетъ растворенъ воздухъ,—живыя существа всегда находятъ свободный кислородъ въ достаточномъ количествѣ для пользованія имъ.

При столь общей для живыхъ существъ потребности въ кислородѣ въ высшей степени удивительнымъ должно представляться открытіе организмовъ, которые временно или въ продолженіе всей своей жизни могутъ обходиться безъ свободнаго кислорода. Ихъ называютъ анаэробіями, а само явленіе—анаэробіозомъ. Такъ, могутъ жить и размножаться при отсутствіи кислорода многіе грибки и бактеріи, напримѣръ, бродильные грибки въ растворахъ, содержащихъ сахаръ (напр., въ виноградномъ соку). Есть даже бактеріи, которыя вообще не могутъ жить въ присутствіи свободнаго кислорода; онъ дѣйствуетъ на нихъ, какъ ядъ. Также у нѣкоторыхъ червей, паразитирующихъ въ кишкахъ, какъ, напр., у аскаридъ (Ascaris), всѣ жизненные процессы протекаютъ безъ поглощенія кислорода. Повидимому подобныя организмы получаютъ свою жизненную энергію только путемъ процессовъ разложенія безъ послѣдующаго окисленія продуктовъ разложенія; у аскаридъ это происходитъ путемъ разложенія гликогена [1]),—такъ называемаго животнаго крахмала,—на углекислоту и на низшія жирныя кислоты, въ особенности—валеріановую кислоту. Также нѣкоторыя высшія растенія и животныя могутъ, по крайней мѣрѣ на нѣкоторое время, оставаться безъ свободнаго кислорода и, несмотря на это, продолжать жить, выдѣляя углекислоту. Здѣсь, слѣдовательно, происходитъ окисленіе продуктовъ разложенія протоплазмы, но необходимый для этого кислородъ берется изъ органическихъ веществъ самого организма; естественно,—это возможно только при разложеніи этихъ веществъ. Такой видъ полученія кислорода или дыханія носитъ названіе интрамолекулярнаго дыханія. Конечно, такое дыханіе не можетъ поддерживать жизнь продолжительное время.

Далѣе,—для жизни совершенно необходима вода. У живаго, находящагося въ дѣятельности, организма бѣлковыя вещества протоплазмы всегда бываютъ растворены въ водѣ: протоплазма имѣетъ болѣе или менѣе вязкую консистенцію и часто способна къ быстрому теченію. Это содержаніе воды въ протоплазмѣ необходимо для того, чтобы могли происходить нужные для обмѣна веществъ токи соковъ, какъ между отдѣльными частями протоплазмы, такъ и между протоплазмой и окружающей средою, и чтобы нѣкоторыя химическія соединенія, образующіяся при обмѣнѣ веществъ, могли растворяться или разлагаться. Прежде всего насъ удивляетъ значительное содержаніе воды въ живыхъ существахъ: древесина растеній состоитъ на половину изъ воды, сочныя травянистыя растенія—на три четверти, нѣкоторые плоды содержатъ 90—95% воды, а многія водяныя растенія, въ особенности—водоросли, даже до 95—98%. Тѣло человѣка состоитъ на двѣ трети изъ воды, а въ частности мускулы (мясо млекопитающихъ), которые кажутся такими твердыми, даже—на три четверти; мягкое тѣло виноградной улитки содержитъ въ

[1]) Гликогенъ—вещество, близкое къ крахмалу, встрѣчается въ различныхъ частяхъ тѣла животныхъ у человѣка—преимущественно въ печени. Въ организмѣ животныхъ гликогенъ образуется главнымъ образомъ изъ такъ называемыхъ углеводовъ пищи, т. е. изъ крахмала и сахара. *Прим. ред.*

среднемъ 85% воды, устрицы—80%, серцевидки [1])—болѣе 90%; медузы состоятъ на 95—98% изъ воды; у нѣкоторыхъ прозрачныхъ морскихъ животныхъ, какъ у венерина пояса (Cestus veneris Lsr.) и нѣкоторыхъ сальпъ, содержаніе воды превышаетъ 99%.

Поэтому недостатокъ въ водѣ по большей части приводитъ живыя существа очень быстро къ смерти: растенія вянутъ при продолжительной засухѣ, что-же касается животныхъ, то въ нашихъ широтахъ, гдѣ воздухъ лишь рѣдко бываетъ насыщенъ водяными парами, могутъ продолжительное время оставаться на открытомъ воздухѣ лишь такія, которыя защищены отъ потери воды или твердымъ, не пропускающимъ воду хитинистымъ панцыремъ, какъ насѣкомыя и пауки, или толстымъ наружнымъ роговымъ слоемъ кожи, какъ высшія позвоночныя животныя.

Однако, нѣкоторыя живыя существа обладаютъ способностью переносить значительную потерю воды, но при этомъ въ нихъ временно пріостанавливается обмѣнъ веществъ: многіе печеночные мхи, лишаи и водоросли, растущіе на голыхъ скалахъ, могутъ высыхать безъ вреда для себя; растущая на мексиканскихъ плоскогоріяхъ Selaginella lepidophylla Spring. въ теченіе лѣта, когда въ этихъ странахъ совершенно не выпадаетъ дождя, остается мѣсяцами совершенно сухою и снова начинаетъ свою прежнюю жизнедѣятельность при первомъ дождѣ.

Изъ животныхъ могутъ вполнѣ высыхать, впадая въ состояніе мнимой смерти и снова оживая лишь при смачиваніи водой, уже упоминавшіеся раньше круглые черви, коловратки и тихоходки. Однако и при полномъ высыханіи въ нихъ все-таки остается вода, связанная гигроскопически, если-же и она будетъ удалена,—что, напр., достигается у коловратокъ высушиваніемъ ихъ въ безвоздушномъ пространствѣ надъ сѣрной кислотой,—то вмѣстѣ съ гигроскопически связанной водой теряется также способность къ оживанію: тогда наступаетъ смерть.

Остальныя вещества, поглощаемыя живыми существами, служатъ для постройки протоплазмы и называются собственно пищею. Они бываютъ различны въ зависимости отъ природы живыхъ существъ. Зеленыя растенія пользуются углекислотою, которую они поглощаютъ изъ воздуха, а также такими азотистыми соединеніями, какъ производныя аміака и соли азотной кислоты,—и нѣкоторыми минеральными веществами, которыя они всасываютъ вмѣстѣ съ водою своими корнями изъ почвы. Всѣ животныя, а изъ растеній—живущія на мертвыхъ разлагающихся органическихъ веществахъ (сапрофиты), и чужеядныя (паразиты)—поглощаютъ органическія вещества, т. е. соединенія болѣе сложнаго состава: бѣлковыя тѣла, крахмалъ и сахаръ, жиры и т. под.

Всѣ эти питательныя вещества идутъ на постройку тѣла,—всѣ они ассимилируются. Но при постройкѣ весьма сложныхъ соединеній изъ болѣе простыхъ поглащается энергія. Органическія вещества, служащія пищею для животныхъ и нѣкоторыхъ растеній, уже заключаютъ въ себѣ большіе запасы связанной химической энергіи; для того чтобы построить изъ нихъ въ концѣ концовъ протоплазму, необходимо сравнительно немного энергіи, и послѣдняя получается при обмѣнѣ веществъ путемъ разрушенія другихъ соединеній. «Вся затрачиваемая животнымъ энергія доставляется ему въ конечномъ результатѣ въ формѣ химической энергіи пищевыхъ веществъ» (Роб. Мейеръ). Наоборотъ, пищевыя вещества зеленыхъ растеній имѣютъ очень простой составъ; это—экзотермическія вещества, обладающія слабой связанной энергіей. Изъ нихъ въ дальнѣйшемъ образуются такія очень сложныя эндотермическія вещества, какъ бѣлковыя, крахмалъ, сахаръ, жиръ, смола, органическія кислоты и т. под., которыя всѣ обладаютъ высокою химическою энергіей. Поэтому для ассимиляціи своихъ пищевыхъ веществъ зеленое растеніе нуждается въ значительно бо̀льшемъ количествѣ энергіи, чѣмъ животное. Чтобы получить это количество энергіи, было-бы вообще недостаточно той энергіи, которая освобождается въ растеніи путемъ диссимиляціи. Здѣсь энергія должна доставляться извнѣ, и такою энергіей служитъ свѣтъ. Образованіе живого вещества и запасныхъ питательныхъ веществъ, ко-

[1]) Сердцевидка (Cardium)—одинъ изъ двухстворчатыхъ моллюсковъ.

торое здѣсь называется просто ассимиляціей, происходитъ въ зеленомъ растеніи съ поглощеніемъ энергіи солнечныхъ лучей при помощи зеленаго вещества растеній, такъ наз. листозелени или хлорофилла. Въ темнотѣ ассимиляція въ растеніи совершенно прекращается; ея размѣры соотвѣтствуютъ силѣ освѣщенія. Такимъ образомъ для зеленыхъ растеній свѣтъ составляетъ необходимое условіе жизни, безъ котораго они не могутъ существовать; въ какомъ нибудь темномъ подвалѣ растенія не могутъ расти и въ концѣ концовъ погибаютъ.

Жизнь животныхъ и тѣхъ изъ растеній, которыя живутъ на счетъ органическихъ веществъ и у которыхъ по большой части совершенно нѣтъ листозелени (хлорофилла), не зависитъ такъ непосредственно отъ свѣта. Хотя для здоровья многихъ животныхъ свѣтъ необходимъ, но зато другія животныя могутъ обходиться совершенно безъ него: напр., значительное число видовъ животныхъ, постоянно живущихъ въ подземныхъ пещерахъ, или черви, паразитирующіе во внутреннихъ органахъ другихъ животныхъ. Точно также многія безхлорофилльныя растенія произрастаютъ въ полной темнотѣ; напр.,—многочисленные грибы. Но такія растенія и животныя не могутъ жить безъ органической пищи, а постройка органическихъ веществъ изъ неорганическихъ происходитъ въ природѣ, лишь благодаря дѣятельности хлорофиллоносныхъ растеній, т. е. при помощи солнечнаго свѣта. Химическая энергія, сосредоточивающаяся въ этихъ органическихъ веществахъ, есть ничто иное, какъ поглощаемый и видоизмѣняемый солнечный свѣтъ. Поэтому и та энергія, которая при обмѣнѣ веществъ у животныхъ снова освобождается изъ питательныхъ веществъ, является лишь однимъ изъ превращеній солнечной энергіи; работа птицы во время ея полета, тепло, разливающееся вмѣстѣ съ кровью по нашему тѣлу, молекулярныя движенія въ нервныхъ клѣткахъ мозга, сопровождающія мысли поэта, все это въ концѣ концовъ видоизмѣненная энергія солнца.

Безъ солнца, которое изо дня въ день посылаетъ на землю безконечные запасы энергіи, жизнь на землѣ была бы невозможна. Но дѣятельность солнца имѣетъ еще бóльшее значеніе для распространенія жизни по землѣ Вода, которая, повинуясь силѣ тяжести, вездѣ собирается въ наиболѣе низкихъ мѣстахъ, поднимается солнцемъ въ видѣ паровъ, образуетъ облака и снова выпадаетъ изъ нихъ на земную поверхность въ видѣ дождя или снѣга. Такимъ образомъ, благодаря работѣ солнца, можетъ быть населена суша, на которой иначе бы отсутствовало вмѣстѣ съ водой одно изъ основныхъ условій жизни. Вода, съ другой стороны, содѣйствуетъ разрушенію горныхъ породъ; она подготовляетъ вмѣстѣ съ тѣмъ необходимыя для растеній минеральныя составныя части; при паденіи, ударяясь о поверхность горныхъ породъ, она отрываетъ мельчайшія частицы ихъ и растворяетъ нѣкоторыя изъ составныхъ частей породъ; она проникаетъ въ щели и трещины горныхъ породъ, расширяетъ ихъ во время своего замерзанія и такимъ образомъ разрываетъ скалы.

Солнце представляетъ также главный источникъ необходимаго для жизни тепла. Хотя земля содержитъ въ своихъ нѣдрахъ еще остатокъ своего прежняго тепла, и хотя нѣкоторое количество его еще выходитъ тамъ и сямъ на поверхность земли въ вулканахъ и горячихъ источникахъ, но это тепло совершенно ничтожно въ сравненіи съ количествомъ тепла, получаемаго нами съ лучами солнца. Тепло необходимо для жизни прежде всего потому, что при болѣе низкой температурѣ вода въ организмахъ затвердѣваетъ въ ледъ. Поэтому точку замерзанія воды можно съ нѣкоторою оговоркою принимать за низшую границу температуры для жизни. По крайней мѣрѣ ни одинъ организмъ не можетъ жить безпрерывно въ такихъ мѣстахъ, гдѣ температура никогда не поднимается выше этой точки. Тамъ же, гдѣ температура только временно опускается ниже точки замерзанія, на это время прекращается и всякое болѣе рѣзкое проявленіе животной и растительной жизни; растенія не ассимилируютъ и не растутъ, животныя прекращаюсъ свои движенія и впадаютъ въ оцѣпенѣніе, пока болѣе высокая температура не пробудитъ ихъ снова. Только тѣ животныя, у которыхъ обмѣнъ веществъ происходитъ настолько интенсивно, что ихъ внутренняя температура значительно превосходитъ температуру окружа-

ющей среды (такъ наз. теплокровныя животныя), не зависятъ въ такой мѣрѣ отъ внѣшней температуры.

Температура ниже точки замерзанія можетъ убивать растенія и животныхъ. Для нихъ, однако, опасно вовсе не пониженіе температуры само по себѣ. Морская вода вслѣдствіе содержанія въ ней соли замерзаетъ только при—3° Ц. Тѣмъ не менѣе въ полярныхъ областяхъ, гдѣ возлѣ поверхности моря температура опускается такъ низко довольно часто, живутъ въ столь холодной водѣ рыбы и другія животныя. Одинъ морской ежъ оставался живымъ также въ переохлажденной до 4,5° Ц. прѣсной водѣ. Если охлажденіе живого тѣла доходитъ до того, что содержащаяся въ его тканяхъ вода переходитъ въ ледъ, то растворенныя въ ней соли выкристаллизовываются, а растворенные въ ней газы выдѣляются въ формѣ пузырьковъ. Вѣроятно, этимъ и вызываются въ строеніи протоплазмы такія нарушенія, при которыхъ возобновленіе жизнедѣятельности послѣ оттаиванія становится уже невозможнымъ.

Различіе въ составѣ между растительными и животными соками и вмѣстѣ съ тѣмъ также въ ихъ отношеніи къ низкимъ температурамъ имѣетъ своимъ слѣдствіемъ нѣкоторыя различія въ отношеніи растеній и животныхъ къ охлажденію. Растворы солей и бѣлковыхъ веществъ замерзаютъ лишь при температурахъ, ложащихъ болѣе или менѣе ниже 0°; капля человѣческой крови, напримѣръ, можетъ быть заморожена лишь при—15°. Чѣмъ крѣпче растворъ, тѣмъ болѣе понижается его точка замерзанія. Далѣе, изслѣдованія показали, что вода въ тонкихъ волосныхъ трубкахъ замерзаетъ при болѣе низкой температурѣ, въ трубкѣ 0,9 мм. діаметрамъ удавалось переохладить воду до—4,5°, а въ трубкѣ въ 0,59 мм. діаметромъ даже до—5,4° Ц. А именно при подобныхъ условіяхъ часто находятся соки въ тѣлѣ растеній и животныхъ: они представляютъ содержащіе соли растворы бѣлковъ, заключенные по большей части въ узкихъ пространствахъ; поэтому они замерзаютъ лишь при болѣе низкихъ температурахъ.

Этими данными повидимому объясняется тотъ фактъ, что лягушки, замерзшія въ сплошномъ кускѣ льда, могутъ снова оживать при осторожномъ оттаиваніи его,—ибо совершенно не установлено, замерзаютъ-ли при этомъ также соки въ тканяхъ ихъ тѣла или нѣтъ. Послѣ шестичасового пребыванія во льду при—6° Ц. лягушки помираютъ. Замороженная рыба, какъ показалъ опытъ, погибаетъ еще раньше.

Особенно полны наши свѣдѣнія о вліяніи низкихъ температуръ на насѣкомыхъ. При охлажденіи насѣкомыхъ температура ихъ тѣла сначала постепенно понижается, но затѣмъ, дойдя до извѣстнаго предѣла, различнаго при различныхъ обстоятельствахъ и для различныхъ видовъ насѣкомыхъ, она вдругъ дѣлаетъ скачекъ на нѣсколько градусовъ кверху. Напримѣръ, у одной боярышницы (Aporia crataegi L.) температура тѣла постепенно была понижена до—9,2°, а затѣмъ вдругъ поднялась до—1,4°. Было также найдено, что, независимо отъ способа оттаиванія, насѣкомыя снова оживаютъ только въ томъ случаѣ, если при дальнѣйшемъ охлажденіи ихъ температура ихъ тѣла не была снова доведена до той-же точки, что и передъ ея внезапнымъ повышеніи. Если же она снова достигала этой, такъ называемой критической точки или переходила за нее, то насѣкомое уже не могло быть возвращено къ жизни. При недостаткѣ питанія критическая точка понижается, такъ какъ соки тѣла при этомъ бѣднѣютъ водою и растворы ихъ такимъ образомъ дѣлаются болѣе концентрированными.—Фактъ этотъ имѣетъ большое значеніе при перезимовываніи насѣкомыхъ, такъ какъ наступленію болѣе значительныхъ холодовъ по большей части предшествуетъ болѣе или менѣе продолжительное голоданіе.

Вообще, чѣмъ незначительнѣе содержаніе воды въ какомъ-нибудь организмѣ, тѣмъ легче этотъ организмъ выдерживаетъ дѣйствіе низкихъ температуръ. Всего скорѣе промерзаютъ сочныя растенія. Тараканы умираютъ при—5° Ц., куколки капустницы остаются живыми послѣ охлажденія до—16°; бѣдныя водою яйца насѣкомыхъ еще болѣе стойки: яйца шелкопряда Gastropacha rubi L. могутъ въ продолженіи пяти часовъ безъ вреда для себя выдерживать температуру—39° и даже—50° Ц. Крайне удивительна способность противостоять холоду у низшихъ организмовъ: нѣкоторыя бациллы безъ вреда выдержи-

ваютъ холодъ въ—87°; споры сибирской язвы противостоятъ въ продолженіе двадцати часовъ пониженію температуры до—130°; нѣкоторыя изъ нихъ оставались 108 часовъ при температурѣ—70° и послѣ оттаиванія продолжали жить, не потерявъ своей силы.

Какъ только температура поднимается выше точки замерзанія, жизнь въ растеніяхъ и животныхъ пробуждается и по мѣрѣ увеличенія температуры—становится энергичнѣе. Это оживляющее дѣйствіе повышающейся температуры наблюдается въ нашихъ умѣренныхъ широтахъ ежегодно при наступленіи весны съ такою ясностью, что нѣтъ надобности говорить о значеніи тепла для органической жизни. Интенсивность жизненныхъ проявленій у всѣхъ растеній и у такъ называемыхъ хладнокровныхъ животныхъ зависитъ непосредственно отъ теплоты окружающей среды; изъ этого источника они берутъ часть энергіи, необходимой для жизненныхъ явленій. Только «теплокровныя» животныя, птицы и млекопитающія, не связаны съ этимъ источникомъ энергіи; они могутъ всю необходимую для нихъ энергію получать изъ пищи. Поэтому только у нихъ дѣйствительно непрерывающаяся или независимая жизнь, тогда какъ у первыхъ—жизнь колеблющаяся, прерывающаяся, оживляющаяся съ тепломъ и замирающая при недостаткѣ его.

Но и здѣсь существуетъ граница, до которой возможно повышеніе температуры,—граница болѣе рѣзкая, чѣмъ для низкихъ температуръ. Если температура при своемъ повышеніи переходитъ за извѣстный предѣлъ, то въ растворимомъ бѣлкѣ наступаетъ видоизмѣненіе, называемое свертываніемъ или коагуляціей. Вслѣдствіе этого становятся невозможными реакціи, необходимыя для обмѣна веществъ. При температурахъ+50° и+70° Ц. свертываются различные роды бѣлковъ, поэтому если такая температура возникаетъ внутри тѣла живыхъ существъ, то ихъ жизнедѣятельность прекращается. Такъ насѣкомыя при 39° Ц. становятся безпокойными, а когда ихъ внутренняя температура достигаетъ 46°—47° Ц.—умираютъ; точно также и куколки насѣкомыхъ не могутъ выносить такой высокой температуры. Лягушки умираютъ при внутренней температурѣ въ 40° Ц., млекопитающія при 42°—43°, птицы при 48°—50°. Большая часть сочныхъ растеній также погибаетъ, спустя уже тридцать минутъ, при температурѣ 32° на воздухѣ или 46° въ водѣ. Но въ фумаролахъ Казамиччіолы живутъ низшія водоросли даже и при 64,7° Ц., а нѣкоторыя водяныя растенія въ горячихъ источникахъ—при температурѣ въ 53° Ц. При состояніи мнимой смерти, когда бѣлковыя вещества находятся не въ растворенномъ видѣ, протоплазма организмовъ можетъ оставаться живою и при болѣе высокихъ температурахъ: сухія сѣмена овса даже при долгомъ пребываніи въ воздухѣ, нагрѣтомъ до 120° Ц., сохраняли еще способность прорастать; также и споры бактерій выдерживали значительное нагрѣваніе въ сухомъ воздухѣ, не теряя своей жизнеспособности.

Итакъ, условіями совершенно необходимыми для поддержанія жизни являются пищевыя вещества, солнечный свѣтъ и солнечная теплота. Однако даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда всѣ эти условія имѣлись, никто не наблюдалъ возникновенія жизни изъ неживыхъ веществъ; это—условія лишь для сохраненія жизни, сама же жизнь должна существовать уже раньше. Все живое происходитъ изъ живого; это положеніе остается до сихъ поръ непоколебленнымъ безспорными, хорошо обоснованными опытами.

Возможность возникновенія живыхъ существъ изъ мертвой органической матеріи не черезъ размноженіе, а посредствомъ «первичнаго зарожденія» принималась неоднократно; но по мѣрѣ расширенія нашихъ свѣдѣній о размноженіи живыхъ существъ, число такихъ случаевъ первичнаго зарожденія все болѣе ограничивалось. По Аристотелю угри и устрицы могутъ возникать изъ ила, нѣкоторыя насѣкомыя—изъ цвѣточной росы, насѣкомыя, сверлящія дерево,—изъ древесины, глисты—изъ содержимаго кишекъ. Его ученіе пережило средніе вѣка. Первый ударъ этому ученію нанесъ Реди; въ 1668 году онъ доказалъ тщательными изслѣдованіями, что «мясные черви» происходятъ не изъ гніющаго мяса, а изъ яицъ тѣхъ видовъ мухъ, которыя позже изъ нихъ развиваются. Наблюденія Реомюра (1683—1757) пополнили свѣдѣнія о развитіи насѣкомыхъ, а аббатъ Спалланцани доказалъ (1765—1776), что Неедгама и Бюффона, принимавшихъ самопроизвольное возникновеніе жизни, ввела въ заблужденіе живучесть сухихъ зародышей

низшихъ организмовъ. Тѣмъ не менѣе еще во второй половинѣ 19 столѣтія многими принималось первичное зарожденіе для глистовъ и микроскопическихъ растительныхъ и животныхъ организмовъ. Путь проникновенія глистовъ въ ихъ хозяевъ былъ затѣмъ установленъ рядомъ трудныхъ изслѣдованій многочисленныхъ ученыхъ, а въ шестидесятыхъ годахъ минувшаго столѣтія работы Пастера и его опыты, произведенные въ комиссіи Парижской Академіи, положили конецъ ученію о первичномъ зарожденіи микроскопическихъ существъ. Пастеръ показалъ, что въ органическихъ растворахъ не образуется никакихъ живыхъ существъ, если предварительно въ этихъ растворахъ были тщательно уничтожены зародыши микроскопическихъ организмовъ и были затѣмъ приняты мѣры противъ новаго ихъ проникновенія туда. Однако то, что первичное зарожденіе не наблюдалось и что въ нашихъ ретортахъ и стклянкахъ съ мясными бульонами и настойками изъ сѣна не зарождается живыхъ существъ, еще не доказываетъ невозможность возникновенія организованной протоплазмы вообще изъ неорганическихъ веществъ, независимо отъ уже существующей жизни. Природа работаетъ иначе, чѣмъ человѣкъ въ своей лабораторіи, и даже тамъ, гдѣ человѣку удается достигнуть того же результата, пути его и природы совершенно различны. Изъ клеевого сахара или гликоколля, одного изъ обычныхъ продуктовъ распада бѣлковыхъ веществъ, и изъ одной органической кислоты, бензойной, можно искусственно получить путемъ нагрѣванія ихъ въ запаянной трубкѣ гиппуровую кислоту, входящую въ составъ мочи парнокопытныхъ млекопитающихъ; если же гликоколь и бензойную кислоту вводить въ еще живую почку собаки, то ихъ соединеніе въ гиппуровую кислоту происходитъ уже при температурѣ тѣла. Такимъ образомъ удающіеся намъ опыты часто еще ничего не говорятъ о тѣхъ путяхъ, которые избираетъ природа, а неудающіеся не открываютъ намъ путей, которые открыты для нея.

Кромѣ того есть извѣстныя основанія, заставляющія насъ признать возможность первичнаго зарожденія живыхъ существъ,—и при томъ не изъ органическихъ, а именно изъ неорганическихъ веществъ. При температурахъ выше 70° Ц. жизнь немыслима. Это соотвѣтствуетъ современнымъ условіямъ жизни на землѣ,—ибо главныя составныя части живой матеріи—бѣлковыя вещества, при такой температурѣ свертываются и становятся неспособными вступать въ превращенія, необходимыя для обмѣна веществъ. Въ высшей степени вѣроятно, что въ давно минувшія времена земля находилась въ другихъ, чѣмъ теперь, температурныхъ условіяхъ, что она точно также какъ и другія планеты представляла до-бѣла раскаленный шаръ, какимъ до сихъ поръ еще является солнце, и что она лишь постепенно все болѣе и болѣе охлаждалась, отдавая свое тепло въ міровое пространство. При такомъ охлажденіи наружные слои земного шара шли впереди внутреннихъ частей его. Согласно этому значительный жаръ, господствующій внутри земного шара, обнаруживающійся повышеніемъ температуры при горныхъ работахъ, въ буровыхъ скважинахъ, и еще достигающій земной поверхности въ вулканахъ, фумаролахъ и горячихъ ключахъ,—есть только остатокъ когда-то бывшаго болѣе сильнаго жара. А если такъ,—то раньше, когда земля была въ расплавленномъ огненно-жидкомъ состояніи, когда она, затѣмъ, была раскаленною, и даже долгое время спустя, когда она обладала уже твердою корою, на ея поверхности не могло быть еще жизни, подобной современной. Слѣдовательно, живая матерія должна была какъ-нибудь возникнуть на землѣ лишь въ теченіи дальнѣйшихъ измѣненій земного шара. Поэтому обыкновенно принимаютъ, что она возникла изъ неживыхъ веществъ путемъ первичнаго зарожденія. Гипотеза, что жизнь была занесена на землю съ другихъ небесныхъ тѣлъ вмѣстѣ съ метеорами въ формѣ, напримѣръ, зародышей въ состояніи мнимой смерти, не дѣлаетъ принятіе первичнаго зарожденія излишнимъ, а лишь отодвигаетъ его нѣсколько назадъ. Происходитъ ли и въ настоящее время первичное зарожденіе или оно связано съ такими условіями, которыхъ болѣе на землѣ не существуетъ? На этотъ вопросъ, конечно, нельзя дать никакого положительнаго отвѣта. Во всякомъ случаѣ мы имѣемъ право сказать вмѣстѣ съ Э. Дю-Буа-Реймондомъ: «первое появленіе живыхъ существъ на землѣ представляетъ лишь крайне трудную проблему механики».

Если такимъ образомъ можно признавать первичное зарожденіе, то это признаніе слѣдуетъ ограничить тѣмъ, что всѣ намъ извѣстныя живыя существа обладаютъ уже слишкомъ сложнымъ строеніемъ, чтобы можно было принимать ихъ возникновеніе путемъ простого соединенія неорганическихъ веществъ. Въ амёбахъ,— въ этихъ голыхъ капелькахъ слизи,—уже существуетъ раздѣленіе труда между протоплазмой и ядромъ,—раздѣленіе, которому предшествовала длинная исторія; бактеріи состоятъ уже изъ различныхъ веществъ, обладаютъ наружной оболочкой, имѣютъ довольно сложный способъ размноженія—онѣ также не представляютъ первичныхъ живыхъ существъ. Вообще мы не знаемъ ни одного живого существа, которое по его особенностямъ походило бы на гипотетическую живую слизь. Можетъ быть таковыя и существуютъ, но тогда они,—быть можетъ вслѣдствіе своей незначительной величины,—до сихъ поръ ускользаютъ отъ наблюденія. Вмѣстѣ съ тѣмъ болѣе детальное развитіе гипотезы первичнаго зарожденія имѣло бы подъ собою слишкомъ шаткую почву, было бы слишкомъ продуктомъ фантазіи; мы должны его пока оставить въ сторонѣ. Тѣмъ не менѣе принятіе первичнаго зарожденія остается постулатомъ нашего естественно-историческаго научнаго мышленія.

3. Сущность жизни.

Разнообразныя отличія живыхъ существъ отъ неодушевленныхъ тѣлъ природы всегда производили глубокое впечатлѣніе на задумывавшихся надъ ними наблюдателей. Передъ ихъ глазами раскрывалась глубокая пропасть между живымъ и неживымъ: казалось, что вещества, связанныя съ жизнью и возникавшія во время жизни, ограничивались только областью жизни; въ противоположность процессамъ неживой природы, процессы въ организмахъ какъ-будто происходили согласно «законамъ разумнаго плана съ извѣстною цѣлесообразностью»; въ своемъ построеніи отдѣльныя части подчинялись задачамъ цѣлаго. Все заставляло искать объясненія этихъ особыхъ свойствъ живыхъ существъ. Подобныя размышленія привели натуралистовъ 18 столѣтія къ принятію особой, дѣйствующей въ живыхъ существахъ, жизненной силы, отличной отъ силъ неорганической природы.

Жизненная сила понималась не одинаково различными мыслителями и въ различныя времена. Одни видѣли въ ней нѣчто родственное душѣ, что вмѣстѣ съ душей обитало въ тѣлѣ; другіе считали ее за самое душу, обладавшую сознаніемъ. Нѣкоторые считали возможнымъ опредѣлить ближе жизненную силу въ т. наз. нервномъ принципѣ, другіе въ животной теплотѣ. Въ то время какъ большинство видѣли въ ней силу, которая господствуетъ надъ организмомъ, нѣкоторые предполагали существованіе въ немъ невѣсомой матеріи, которой проникнуты всѣ части живого тѣла. Какъ на примѣрѣ, можно остановиться здѣсь нѣсколько подробнѣе на извѣстномъ представленіи о жизненной силѣ, которое мы встрѣчаемъ у знаменитаго физіолога Іогана Мюллера. По взгляду его жизненная или органическая сила представляетъ проявляющуюся цѣлесообразно, но, въ силу слѣпой необходимости, безсознательно-творческую силу, которая не идентична съ обычными силами природы, какъ теплота, свѣтъ, электричество. Она производитъ соединеніе органическаго вещества, при чемъ измѣняетъ цѣлесообразно матерію. При размноженіи организмовъ органическая сила дробится, распредѣляется между зародышами и такимъ образомъ переходитъ на дѣтей; она «какъ бы переливается въ видѣ тока изъ частей производящихъ въ части постоянно вновь производимыя». При развитіи зародыша органическая сила придаетъ ему форму и создаетъ гармонію частей, необходимую для цѣлаго. При умираніи же органическихъ тѣлъ органическая сила, повидимому, погибаетъ. Именно это уничтоженіе органической силы и ея дробленіе при размноженіи организмовъ представило для изслѣдователя большія затрудненія: онъ старается помочь себѣ въ этомъ принятіемъ, что органическая сила безпрерывно возстановляется при питаніи организма, а со смертью его распадается на свои болѣе общія начала. Такимъ образомъ органическая сила представляетъ «главную причину органическаго существа». «Органическое

существо, организмъ является фактическимъ единствомъ органической творческой силы и органической матеріи».

Это допущеніе особой «виталистической» силы для объясненія явленій жизни называется витализмомъ. Послѣ того какъ на это ученіе были уже сдѣланы нѣкоторыми изслѣдователями, каковы Викъ д'Азиръ и Кейль, теоретическія возраженія, оно получило сильный ударъ, когда Веллеру удалось впервые въ 1828 году построить органическое вещество, мочевину, изъ неорганическихъ составныхъ частей. Этимъ была отнята у жизненной силы одна изъ областей, въ которой она дѣйствовала, и предстояла возможность объяснить нѣкоторые связанные съ жизнью процессы законами, дѣйствующими въ неорганической природѣ. Если-же, при этомъ, химическіе элементы, встрѣчаемые въ живой матеріи и въ продуктахъ ея измѣненій, тѣ-же, что и въ неорганическихъ веществахъ, то нѣтъ основанія думать, что они въ живыхъ существахъ измѣняютъ свои свойства. Къ этому присоединилось затѣмъ открытіе гейльбронскимъ врачемъ Робертомъ Майеромъ закона сохраненія энергіи,—закона, который былъ впервые замѣченъ и доказанъ именно на живыхъ существахъ. Послѣ установленія закона сохраненія энергіи затрудненія, которыя встрѣтилъ Іог. Мюллеръ, принимая уничтоженіе жизненной силы при смерти организмовъ, превратились въ невозможность. Дальнѣйшіе быстрые успѣхи физіологическихъ работъ вызвали изученіе природы, полное надеждъ на будущее, и большинствомъ ученыхъ было принято, какъ безспорная истина, мнѣніе, что явленія жизни могутъ быть разчленены на рядъ физико-химическихъ процессовъ. Ученіе о жизненной силѣ потеряло своихъ послѣдователей: на мѣсто витализма выступилъ теперь механизмъ, утверждающій, что всѣ жизненныя явленія должны быть сведены на процессы, происходящія въ неорганической природѣ.

Въ настоящее время большинство изслѣдователей съ полнымъ правомъ принимаютъ, что жизненные процессы представляютъ ничто иное, какъ очень сложныя физико-химическія явленія, и протекаютъ по тѣмъ же законамъ, какъ и процессы неорганической природы. Однако, это мнѣніе еще далеко не доказано, такъ какъ доказать его можно только путемъ дѣйствительнаго и полнаго объясненія жизненныхъ явленій на основаніи законовъ неорганической природы. Но если въ настоящее время, сравнительно съ объемомъ этой задачи, получено слишкомъ мало результатовъ, то все-таки мы не должны сомнѣваться въ томъ, что намъ въ концѣ концовъ удастся уяснить себѣ жизненныя явленія этимъ путемъ. Мы находимся здѣсь, какъ бы передъ лицомъ фокусника: мы убѣждены, что все происходитъ «естественно», но въ частности не знаемъ, какимъ именно образомъ. Для насъ, вѣдь, непонятна въ своей сущности и неорганическая природа,— «ни матерія, ни сила, ни начало движенія».

Изложеннымъ не исчерпывается, однако, проблема жизни. Химическія вещества расположены въ протоплазмѣ опредѣленнымъ образомъ другъ относительно друга, такъ что они могутъ другъ на друга взаимно вліять. Не каждое расположеніе дѣятельныхъ веществъ приводитъ къ жизни: изъ безконечнаго множества возможныхъ расположеній лишь немного такихъ, при которыхъ совмѣстная дѣятельность веществъ въ ихъ отношеніяхъ другъ къ другу и къ внѣшнему міру приводитъ къ тому, что мы называемъ жизненными явленіями. Только такія опредѣленныя расположенія веществъ жизнеспособны.— Протоплазма обязана своею жизнеспособностью взаимному отношенію между своими частями. Такимъ же образомъ и въ сложныхъ организмахъ органы или отдѣльныя части организмовъ, состоящія изъ протоплазмы и происшедшія изъ нея, такъ гармонически располагаются, что родъ и сила работы всѣхъ частей приводятъ къ одному общему результату. Вмѣстѣ съ тѣмъ части организма такъ приспособлены, что жизнедѣятельность, возбуждаемая въ нихъ внѣшними раздраженіями, служитъ для сохраненія цѣлаго.

Организмы часто сравниваютъ съ машиною. Хотя это сравненіе нельзя провести во всѣхъ направленіяхъ, но все же, дѣйствительно, существуетъ сходство во многомъ. Части какой-нибудь машины располагаются такимъ образомъ, что могутъ совмѣстно работать для той цѣли, которую имѣлъ передъ собою человѣкъ при постройкѣ данной машины: онѣ

расположены цѣлесообразно. Такимъ же образомъ и организмъ называютъ цѣлесообразно устроеннымъ, хотя о какой-либо цѣли въ организмѣ въ обычномъ смыслѣ этого слова не можетъ быть рѣчи; здѣсь можно говорить, пожалуй, лишь о цѣли въ самомъ себѣ, о самоцѣли. Благодаря своему устройству, живое существо живетъ, сохраняется и размножается: это устройство имѣетъ цѣлью сохраненіе организма. Всѣ процессы при работѣ машины вытекаютъ изъ различныхъ физико-химическихъ явленій: такъ напримѣръ, химическая энергія, заключающаяся въ углѣ, освобождается въ видѣ тепла при его сгораніи; тепло вызываетъ расширеніе воды при переходѣ ея въ паръ и превращается, такимъ образомъ, въ движеніе, а это движеніе видоизмѣняется посредствомъ различнымъ образомъ расположенныхъ рычаговъ соотвѣтственно цѣли машины. Такимъ образомъ, эти процессы можно свести на законныя физико-химическія отношенія, т. е. они для насъ понятны. Но само устройство машины при этомъ предполагается уже данным. Машина создалась не простымъ механическимъ путемъ, но ее обдумывалъ и цѣлесообразно устроилъ человѣческій разумъ; онъ создалъ такую конструкцію и взаимное расположеніе ея частей, при которыхъ протекаютъ физико-химическія явленія. Такимъ-же образомъ мы можемъ принять, что и въ живыхъ существахъ всѣ процессы будутъ когда-либо сведены на законныя физико-химическія отношенія; но этимъ взаимное расположеніе частей организма еще не будетъ объяснено. Физіологическій процессъ можетъ быть «механизмомъ», но «механизмомъ, въ основаніи котораго лежитъ данное строеніе, данная структура».

Если цѣлесообразность въ устройствѣ машины обязана своимъ происхожденіемъ человѣческому разуму, то не слѣдуетъ-ли полагать, что и приспособленія, имѣющія цѣлью сохраненіе живой матеріи и организмовъ, обусловлены также принципомъ, лежащимъ внѣ физико-химическихъ причинъ? Или надо допустить другое объясненіе этому закону, охраняющему организмы, этой, какъ говорится, всегда наблюдаемой въ ихъ строеніи и вмѣстѣ съ тѣмъ въ ихъ дѣятельности цѣлесообразности?

«Насколько позволительно объяснять какое-нибудь явленіе всюду дѣйствующими законами природы, настолько методически недопустимо прибѣгать къ помощи трансцендентальныхъ законовъ» (Лотце). Слишкомъ соблазнительно найти въ самомъ строеніи живыхъ существъ простое причинное объясненіе закона ихъ сохраненія.

Бючли формулируетъ нашъ главный вопросъ слѣдующимъ образомъ: «Допустимо или нѣтъ разсматривать происхожденіе той своеобразной совокупности условій, отъ которой зависятъ какъ сами явленія жизни, такъ и ихъ дальнѣйшее совершенствованіе,—какъ нѣчто, возникшее случайно въ исторіи земли (или вселенной)?» Отвѣчаютъ на этотъ вопросъ различно: сторонники механизма утвердительно, виталисты или, скажемъ мы,—нео-виталисты [1])—отрицательно. Но это—два прямо противоположныхъ метафизическихъ символа вѣры; ни одна изъ сторонъ не можетъ доказать положенія, которое она отстаиваетъ. Можно считать вопросомъ темперамента, смотрѣть ли на задачу объясненія жизни съ надеждою разрѣшить ее вполнѣ безъ остатка, или неувѣренно думать, что при рѣшеніи останется неразрѣшимая часть.

Дарвинъ сдѣлалъ прекрасную попытку объяснить законъ сохраненія живыхъ существъ въ своей теоріи выживанія наиболѣе приспособленныхъ организмовъ въ борьбѣ за существованіе. Изложеніе этой теоріи отодвинуто нами къ концу книги, такъ какъ только тогда можно будетъ использовать вполнѣ фактическій матеріялъ для ея обоснованія. Что теорія Дарвина дѣйствительно даетъ такое объясненіе,—виталисты оспариваютъ. Мы-же, держимся противоположнаго взгляда, а именно, что она дѣлаетъ понятнымъ сохраненіе однажды возникшихъ особенностей, охраняющихъ организмъ, и уничто-

---

[1]) Основателемъ школы неовиталистовъ считается извѣстный физіолого-химикъ Бунге. По мнѣнію неовиталистовъ, въ организмѣ могутъ дѣйствовать силы, отличныя отъ силъ, дѣйствующихъ въ мертвой природѣ. Если мы ихъ не замѣчаемъ, то только потому, что наши органы чувствъ не воспринимаютъ ничего другого, кромѣ разнообразныхъ формъ движеній. Онѣ могутъ быть доступны не наблюденію, а лишь внутреннему чувству нашего самосознанія. Изъ защитниковъ неовиталистическаго ученія укажемъ на знаменитаго Вирхова, а изъ русскихъ ученыхъ—на Фаминцына. *Прим. ред.*

женіе особенностей, вредныхъ для жизни, и что такимъ образомъ она даетъ намъ объясненіе «цѣлесообразности» въ строеніи живыхъ существъ. Она объясняетъ также и то, почему законъ сохраненія имѣетъ только относительное значеніе, почему онъ приложимъ къ одному данному комплексу условій, при измѣненіи же этихъ условій часто не способенъ измѣняться соотвѣтственнымъ образомъ. Мнѣніе же нѣкоторыхъ виталистовъ, согласно которому цѣлесообразныя приспособленія непремѣнно связаны съ самою живою субстанціей, не даетъ никакого объясненія многочисленнымъ примѣрамъ нецѣлесообразныхъ приспособленій, встрѣчаемыхъ нами у живыхъ существъ, и стоитъ въ явномъ противорѣчіи съ тѣмъ фактомъ, что безконечное множество видовъ живыхъ существъ, какъ моллюски-аммониты (см. рис. 37), многія иглокожія, цѣлыя семейства пресмыкающихся не могли приспособиться къ измѣнившимся условіямъ жизни и вымерли, не оставивъ послѣ себя измѣненныхъ и лучше приспособленныхъ потомковъ.

Б. Протоплазма и простѣйшая форма, въ которой она является.

Тѣло большинства, и въ частности всѣхъ болѣе крупныхъ живыхъ существъ, будутъ-ли то растенія или животныя, сложено изъ многочисленныхъ отдѣльныхъ составныхъ частей ничтожной величины. Изъ нихъ путемъ ихъ соединенія другъ съ другомъ построено тѣло подобнымъ-же образомъ, какъ домъ изъ камней. Онѣ называются—клѣтками. Тамъ, гдѣ, какъ у многихъ мелкихъ организмовъ, нельзя подмѣтить такого строенія, все живое существо представляетъ лишь одну единственную клѣтку: такія одноклѣточныя существа называются протистами. Такимъ образомъ клѣтка есть та единица, изъ которой построены организмы и въ формѣ которой всегда является протоплазма: клѣтка есть—элементарный организмъ. Вездѣ, гдѣ идетъ рѣчь объ изслѣдованіяхъ особенностей протоплазмы, основаніемъ для работъ служатъ клѣтки.

Клѣтка обладаетъ совершенно опредѣленными, постоянно повторяющимися во всѣхъ клѣткахъ, свойствами. Она представляетъ капельку протоплазмы, въ которой замѣчается, благодаря ея особымъ физическимъ и химическимъ свойствамъ, ясно обособленная часть, называемая ядромъ. Встрѣчаются случаи, когда въ общей массѣ протоплазмы заключено нѣсколько и даже большое количество ядеръ: такія какъ-бы многоядерныя клѣтки, или нѣкоторое число слившихся другъ съ другомъ клѣтокъ, обозначаются названіемъ синцитія. Въ частностяхъ различные роды клѣтокъ рѣзко отличаются другъ отъ друга; эти отличія, однако, мы можемъ пока оставить въ сторонѣ.

1. Протоплазма.

Изъ протоплазмы состоятъ всѣ вещества въ клѣткѣ, съ которыми непосредственно связано возникновеніе характерныхъ жизненныхъ явленій, и слѣдовательно,—прежде всего вся масса клѣточнаго тѣла, за исключеніемъ поступающихъ въ него матеріаловъ для обмѣна веществъ и образующихся въ немъ продуктовъ послѣдняго. Кромѣ того протоплазма образуетъ главную массу клѣточнаго ядра и рядъ живыхъ частей клѣтки, каковы центральное тѣльце, хлоропласты въ растительныхъ клѣткахъ, мускульныя и нервныя фибриллы. Въ протоплазмѣ заключаются всѣ особенности жизни, и полное знакомство съ ея свойствами дало-бы намъ химико-физическое объясненіе происхожденія явленій жизни. Но мы отъ этого еще далеки, а немногія данныя, установленныя въ настоящее время съ достовѣрностью, толкуются отдѣльными изслѣдователями столь различно и примѣняются для объясненія общей картины явленій такъ неодинаково, что мы здѣсь находимся передъ настоящимъ лабиринтомъ пониманій и гипотезъ.

Для изслѣдованія живой матеріи вообще служитъ протоплазма клѣточнаго тѣла. Разсматриваніе клѣтки уже при сравнительно слабыхъ увеличеніяхъ показываетъ, что протоплазма ея вовсе не представляетъ однороднаго, гомогеннаго вещества. Скорѣе въ ней

замѣчаются различныя вещества, въ формѣ волоконецъ и зернышекъ, отличающіяся другъ отъ друга различною прозрачностью и различнымъ свѣтопреломленіемъ. При болѣе сильномъ увеличеніи вся масса кажется пронизанною особою сѣтью, болѣе темныя петли которой выступаютъ на болѣе свѣтломъ фонѣ. Внутри нитей этой сѣти въ особенности въ узловыхъ пунктахъ ихъ, находятся въ большемъ или меньшемъ количествѣ зернистыя включенія (рис. 2).

О значеніи этой сѣти существуетъ два рѣзко противоположныхъ взгляда. Во всякомъ случаѣ то, что мы видимъ въ микроскопѣ, представляетъ лишь плоскостную картину, а не изображеніе тѣла въ пространствѣ. Ее можетъ давать или сѣть изъ волоконъ, или оптическій разрѣзъ пѣнистой массы. Въ первомъ случаѣ отдѣльныя линіи видимой въ микроскопъ картины представляютъ перекладины сѣти, въ послѣднемъ случаѣ—оптическій разрѣзъ стѣнокъ пузырьковъ пѣнистой массы.

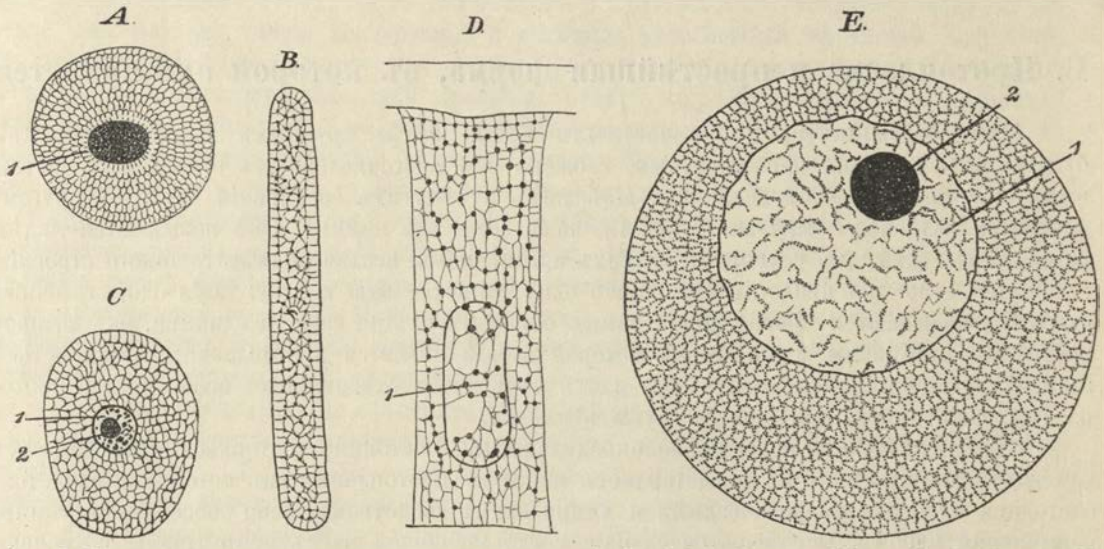


Рис. 2. **Пѣнистое (альвеолярное) строеніе протоплазмы.** *A*—Basidiobolus lacertae Eidam, *B*—Bacillus bütschlii Schaud., *C*—макрогамета Adelea mesnili Pér., *D*—клѣтка кожицы земляного червя, *E*—яйцо одного морского ежа (Toxopneustes). 1—ядро, 2—ядрышко. *A*—по Левенталю, *B*—по Шаудину, *C*—по Перецу, *D*—по Бючли, *E*—по Уильсону.

Принять-ли первое или второе толкованіе,—это зависитъ отъ дальнѣйшихъ разсужденій, изъ которыхъ рѣшающія обосновываются на неоднородномъ, аггрегатномъ состояніи протоплазмы. Большое содержаніе воды въ протоплазмѣ, доходящее до 75%, возможно конечно при существованіи въ протоплазмѣ плотнаго остова, между перекладинами котораго можетъ заключаться очень водянистая, жидкая масса. Съ другой стороны за жидкое состояніе всей массы протоплазмы говорятъ явленія теченія, которыя такъ часто въ ней наблюдаются. Многія голыя клѣтки или синцитіи, какъ замѣчательный эталій (Aethalium), одинъ изъ слизистыхъ грибовъ [1]), или амёбы, или амёбообразные бѣлые кровяные шарики многихъ животныхъ, могутъ, путемъ постоянныхъ неправильныхъ измѣненій своей формы, передвигаться, переливаясь съ мѣста на мѣсто. Въ другихъ клѣткахъ, покрытыхъ твердыми оболочками, мѣшающими клѣткамъ измѣнять форму, бываетъ замѣтно круговое теченіе содержимаго клѣтки. Отдѣльные токи прото-

[1]) Слизистые грибы или миксомицеты—организмы, стоящіе на границѣ между животнымъ и растительнымъ царствомъ и называемые поэтому также Mycetozoa, т. е. „грибо-животныя". Обычная форма, въ которой ихъ приходится наблюдать—это неимѣющія опредѣленной формы скопленія слизи (откуда и названіе „слизистые" грибы) на старыхъ гнилыхъ пняхъ и гніющихъ упавшихъ стволахъ деревьевъ. Часто эта слизь, называемая плазмодіемъ, бываетъ окрашена въ ярко-желтый или оранжево-красный цвѣтъ. Пласмодій заключаетъ въ себѣ многочисленныя ядра, представляетъ, слѣдовательно, синцитій, и можетъ, постоянно измѣняя свою форму, переползать съ мѣста на мѣсто. *Прим. ред.*

плазмы иногда могутъ идти рядомъ въ различныхъ направленіяхъ, раздѣляясь другъ отъ друга слоемъ протоплазмы, находящейся въ покоѣ, или же вся протоплазма клѣтки вращается въ одномъ направленіи, при чемъ движеніе ея задерживается треніемъ о стѣнки клѣтки. Классическіе примѣры этого рода явленій представляютъ волоски тычиночныхъ нитей Tradescantia, корневыя клѣтки водоросли Chara (лучицы), а также нѣкоторыя одноклѣточныя животныя, какова инфузорія Paramaecium bursaria Ehrbg. (рис 3). Жидкое состояніе вещества клѣтки обнаруживается также въ томъ, что части протоплазмы, отдѣленныя отъ какой-нибудь клѣтки, напримѣръ, отъ амёбы или отъ корненожки, округляются, т. е., какъ жидкости, принимаютъ форму капель. Точно также состоящія несомнѣнно изъ жидкости капли, заключающіяся въ протоплазмѣ въ видѣ жидкихъ вакуоль, всегда имѣютъ шаровидную форму, какъ капли жидкости, заключенныя въ жидкости же, а не внутри твердаго остова.

Слѣдующій опытъ очень ясно говоритъ въ пользу жидкаго состоянія протоплазмы: если центрифугировать яйца лягушки, т. е. помѣстить ихъ въ быстро вращающійся сосудъ, то всѣ твердыя пластинки желтка, которыя раньше были распредѣлены, хотя и не вполнѣ равномѣрно, по всему яйцу, собираются къ одной сторонѣ яйца; онѣ проходятъ слѣдовательно черезъ протоплазму. Способность такихъ центрифугированныхъ яицъ развиваться показываетъ, что строеніе ихъ протоплазмы не было разрушено. При существованіи же твердаго остова, нити котораго представляются въ микроскопъ значительно меньшими, чѣмъ величина желточныхъ пластинокъ, было-бы немыслимо такое перемѣщеніе желтка безъ значительныхъ нарушеній внутри этого остова. При жидкомъ состояніи клѣточнаго вещества подобное перемѣщеніе—вполнѣ возможно.

Рис. 3 Направленіе токовъ эндоплазмы у туфельки (Paramaecium), при разсматриваніи съ брюшной стороны. По Валленгрэну.

Таковы наиболѣе замѣтныя изъ явленій, которыя можно привести въ пользу жидкаго неоднороднаго состоянія протоплазмы, по крайней мѣрѣ — у нѣкоторыхъ клѣтокъ. Твердый остовъ внутри клѣтки не совмѣстимъ съ подобнымъ свободнымъ перемѣщеніемъ частицъ, въ пользу котораго говорятъ приведенные факты. Если даже принять, что перекладины остова не неподвижны, а гибки и растяжимы, и что ихъ соединенія не устойчивы, а сдвигаемы, то становится, правда, понятнымъ эластическое измѣненіе формы клѣтки при давленіи на нее, но не—вышеуказанныя явленія.

Естественно, что различныя клѣтки не одинаково жидки. Жидкою, какъ вода, протоплазма никогда не бываетъ, а жидковатою—бываетъ лишь рѣдко. По большей части она—вязко-жидкая и притомъ въ высокой степени. Въ то время какъ у веществъ, способныхъ кристаллизоваться, существуетъ рѣзкая разница между твердымъ и жидкимъ состояніемъ,—у клееобразныхъ, коллоидальныхъ веществъ, къ которымъ принадлежатъ также растворы бѣлковъ, наблюдается совершенно постепенный переходъ между этими состояніями. Если для однихъ клѣтокъ можно доказать жидкое состояніе ихъ протоплазмы, то безъ всякаго противорѣчія другія клѣтки, какъ напр., мускульныя, можно считать при ихъ упругости и плотности скорѣе за твердыя. Но если исходить изъ особенностей послѣднихъ и принимать существованіе твердаго остова для всякой протоплазмы, то мы впадемъ въ противорѣчіе съ фактами.

Должно казаться страннымъ, что наиболѣе существенныя части организмовъ,—скажемъ,—части нашего собственнаго тѣла,—состоятъ изъ хотя бы и вязкой жидкости. Не будетъ ли при этомъ наше тѣло растекаться, какъ какая-нибудь кашица? Но, во-первыхъ, эта жидкая масса раздѣлена на безконечное множество мельчайшихъ частицъ, представляющихъ содержимое отдѣльныхъ клѣтокъ; клѣтки въ свою очередь заключены въ способныя противустоять давленію оболочки, клѣточныя стѣнки, и связаны между собою склеивающею ихъ массою. Далѣе, вся трудность вопроса, какимъ образомъ жид-

кость сохраняетъ данную форму, какимъ образомъ она можетъ быть эластичною,—разрѣшается, если принять пѣнистое строеніе протоплазмы. У однородныхъ жидкостей опредѣленную форму принимаетъ лишь ихъ поверхность,—форму, которая обусловливается законами волосности: поверхность жидкости бываетъ то вогнута, то выпукла. Но физическія отношенія въ плоскости соприкосновенія жидкости съ воздухомъ или съ какою-либо другою жидкостью иныя, чѣмъ внутри ея. Поверхность жидкости обладаетъ особенностями, напоминающими натянутую эластическую перепонку: здѣсь существуетъ такъ называемое поверхностное натяженіе. У эмульсій же, т. е. при проникновеніи другъ въ друга двухъ несмѣшивающихся между собою жидкостей, какъ это мы имѣемъ въ пѣнѣ, сумма поверхностей, въ которыхъ жидкости соприкасаются другъ съ другомъ, по отношенію къ массѣ эмульсіи крайне велика. Предположимъ, что эта поверхность увеличивается въ тысячи разъ. Энергія поверхностнаго натяженія, которая въ однородной жидкости незначительна по отношенію къ массѣ жидкости, здѣсь такимъ же образомъ возрастаетъ въ тысячи разъ. Слѣдовательно, если живая матерія обладаетъ такимъ поверхностнымъ натяженіемъ пѣны, то особенности однородной жидкости въ ней отсутствуютъ. Поэтому устойчивое клѣточное строеніе можетъ существовать и при жидкомъ неоднородномъ состояніи протоплазмы.

Бючли, который особенно много работалъ надъ пѣнистымъ строеніемъ живой матеріи и своими точными наблюденіями придалъ этому взгляду высокую степень вѣроятности, пытался создать подобное строеніе искусственно; онъ, напр., получалъ подобную пѣну, растирая оливковое масло съ растворомъ соды. Ему удалось доказать большое сходство въ расположеніи и особенностяхъ этой искусственной пѣны съ протоплазмой, и это дало его ученію о пѣнистомъ строеніи протоплазмы большую поддержку. Мы приведемъ здѣсь лишь нѣкоторые факты. Въ поверхностномъ слоѣ ячеекъ искусственной пѣны Бючли перегородки между ними располагаются перпендикулярно къ ограничивающей пѣну поверхности; ячейки образуютъ здѣсь правильный слой называемый альвеолярнымъ. Подобное же расположеніе встрѣчается и въ поверхностномъ слоѣ клѣточнаго тѣла (рис 2). Вокругъ болѣе значительныхъ капель жидкости перегородки между прилегающими къ нимъ ячейками располагаются также перпендикулярно къ ихъ поверхности; то же самое наблюдается и вокругъ жидкихъ вакуоль въ протоплазмѣ. Твердыя частицы, какъ напримѣръ частицы порошка кармина, будучи введены въ эту пѣну, собираются въ перегородкахъ между ячейками и въ особенности тамъ, гдѣ эти перегородки сходятся другъ съ другомъ. Такимъ же образомъ и въ протоплазмѣ зернистости находятся главнымъ образомъ въ узловыхъ пунктахъ «сѣтчатаго остова».

Въ искусственныхъ пѣнахъ могутъ быть вызваны также движенія въ формѣ теченій путемъ съ одной стороны измѣненій въ поверхностномъ натяженіи, съ другой—путемъ нагрѣванія:—доказательство, что пѣнистое строеніе не препятствуетъ такимъ теченіямъ. Румблеру удалось даже искусственно вызвать въ такой пѣнѣ явленія, которыя напоминали процессы при дѣленіи клѣтокъ, при принятіи пищи у амёбъ и постройки раковинокъ изъ песчинокъ у корненожекъ. Все это отлично говоритъ въ пользу ученія Бючли и вызываетъ надежду, что въ этомъ направленіи будутъ добыты еще нѣкоторыя цѣнныя данныя, которыя расширятъ наше пониманіе процессовъ жизни.

Пѣнистое строеніе протоплазмы необыкновенно тонко: ячейки въ 1 микромиллиметръ ($1\mu=0{,}001$ мм.) въ діаметрѣ относятся уже къ болѣе грубымъ. Кромѣ того наблюденіе весьма затрудняется тѣмъ, что въ преломленіи лучей свѣта стѣнками ячеекъ и содержимымъ ячеекъ существуетъ лишь незначительное различіе. Несмотря на это, сѣтчатая форма протоплазмы, соотвѣтствующая пѣнистому строенію ея, была замѣчена во многихъ случаяхъ и прежде всего у большого числа одноклѣточныхъ живыхъ существъ; затѣмъ также у яицъ многихъ животныхъ и, наконецъ, даже въ нѣкоторыхъ клѣткахъ изъ тканей растеній и животныхъ. Можно было бы поэтому, имѣя въ виду основное сходство протоплазмы во всѣхъ живыхъ существахъ, принять съ достаточною вѣроятностью, что указанное строеніе ея всюду встрѣчается, хотя находятся еще люди, отрицающіе его.

Конечно въ жидкой протоплазмѣ встрѣчаются и твердыя включенія; мѣстныя или временныя отвердѣнія въ ней вполнѣ возможны. Въ ней заключаются иногда поддерживающія волокна, какъ напримѣръ въ нѣкоторыхъ соединительно-тканныхъ и эпителіальныхъ клѣткахъ, а также кристаллическія включенія. Но все это не представляетъ живыхъ веществъ, а мертвыя образованія, которыя чужды настоящей протоплазмѣ и должны разсматриваться, какъ продукты ея измѣненія и какъ ея выдѣленія.

Итакъ, по мнѣнію Бючли протоплазма есть эмульсія двухъ несмѣшивающихся жидкостей: одной вязкой составляющей матерьялъ стѣнокъ ячей, а другой, болѣе водянистой, изъ которой состоитъ содержимое ячей Само собой понятно, первая не должна быть растворима въ водѣ, потому что иначе растворялись бы стѣнки ячей. Но эти стѣнки должны быть проницаемы для воды, такъ какъ въ противномъ случаѣ содержимое отдѣльныхъ ячей было бы вполнѣ обособлено и была бы невозможна диффузія веществъ изъ одной ячеи въ другую.

Какъ въ физическомъ отношеніи протоплазма не представляетъ однороднаго вещества, такъ и въ химическомъ отношеніи она состоитъ не изъ одного, а изъ многихъ соединеній. Главное значеніе для возникновенія обмѣна веществъ имѣютъ при этомъ бѣлковыя соединенія весьма сложнаго строенія. Возможно, что бѣлковыя вещества, называемыя глобулинами и альбуминами, и получаемыя нами изъ организмовъ, представляютъ уже продукты расщепленія «живого бѣлка». До сихъ поръ еще не удалось точно установить его химическое строеніе; извѣстно приблизительно относительное содержаніе входящихъ въ его составъ элементовъ, углерода, водорода, азота, кислорода и сѣры, но о группировкѣ атомовъ въ его сложно построенной молекулѣ существуютъ лишь немногія предположенія. Такъ какъ бѣлковыя вещества растворимы въ водѣ, то можно думать, что они заключаются въ содержимомъ ячей протоплазмы. Съ другой стороны бѣлки суть коллоидальныя вещества, то-есть они не могутъ проникать черезъ нѣкоторыя перепонки, въ то время какъ растворяющая ихъ среда—вода, а также растворенныя въ ней соли и т. п., черезъ эти перепонки диффундируютъ. Можетъ быть будетъ правильно принять, что такимъ образомъ масса бѣлка одной клѣтки раздѣляется стѣнками ячей на многочисленныя обособленныя и дѣйствующія химически самостоятельно порціи бѣлка отчасти съ различными свойствами. Этимъ можно было бы объяснить, какимъ образомъ въ одинаковыхъ клѣткахъ происходятъ рядомъ различные химическіе процессы, не препятствуя другъ другу.

Что касается запасныхъ веществъ, отлагающихся въ клѣткѣ, то, надо думать, они появляются въ формѣ зернистыхъ и капелькообразныхъ включеній. Уже тотъ фактъ, что въ протоплазмѣ яицъ животныхъ отлагаются богатые запасы питательныхъ веществъ въ видѣ желточныхъ зеренъ, желточныхъ пластинокъ и жировыхъ капелекъ, дѣлаетъ вѣроятнымъ, что твердыя зернышки, скопляющіяся въ узловыхъ пунктахъ стѣнокъ ячей другихъ клѣтокъ, представляютъ также подобныя запасныя вещества. Доказательствомъ этому служатъ опыты надъ голоданіемъ инфузорій: послѣ продолжавшагося нѣкоторое время лишенія пищи изъ тѣла инфузоріи исчезали всѣ гранули и зернышки, и протоплазма, бывшая раньше зернистою и мало прозрачною, становилась свѣтлою и прозрачною. При дальнѣйшемъ голоданіи по появленію вакуоль въ протоплазмѣ было замѣтно, что теперь на питаніе тратилась часть самой протоплазмы.—Мѣсто запасовъ кислорода въ клѣткахъ до сихъ поръ еще съ точностью не извѣстно.

Кромѣ кислорода и органическихъ питательныхъ веществъ для нормальнаго хода явленій жизни совершенно необходимы еще нѣкоторыя минеральныя вещества и притомъ неодинаковыя для всѣхъ клѣтокъ. Въ клѣткахъ высшихъ растеній и животныхъ находятся какъ правило калій, натрій, кальцій, магній, желѣзо, фосфорная кислота и хлоръ. Иногда встрѣчается еще марганецъ, кремнеземъ и іодъ. Вѣроятно, эти вещества или ихъ соединенія вызываютъ различныя измѣненія въ состояніи бѣлковыхъ веществъ; но ходъ этихъ превращеній еще совершенно ускользаетъ отъ насъ.

Для химическихъ процессовъ въ клѣткахъ имѣютъ выдающееся значеніе нѣкоторыя

опредѣленныя (близкія къ бѣлковымъ тѣламъ) вещества, называемыя ферментами или энзимами. Энзимы, съ которыми мы ближе познакомимся позже, при изложеніи біологіи обмѣна веществъ у животныхъ, производятъ расщепленіе органическихъ веществъ безъ ущерба для самихъ себя. Такимъ образомъ незначительнымъ количествомъ энзима можно разложить большое количество соотвѣтствующаго вещества. Кругъ дѣятельности отдѣльныхъ энзимовъ очень ограниченъ: каждый изъ нихъ способенъ только къ одной реакціи и эта послѣдняя вызывается только при одномъ или немногихъ опредѣленныхъ условіяхъ. Одинъ изъ энзимовъ, напримѣръ, превращаетъ крахмалъ въ сахаръ, другой расщепляетъ бѣлковыя соединенія, третій заставляетъ изъ молока выпадать казеинъ и т. д. Въ нѣкоторыхъ клѣткахъ, однако, встрѣчаются вмѣстѣ различные ферменты; напримѣръ, въ печени млекопитающихъ находятся 7—9 различныхъ ферментовъ; такъ какъ всѣ печеночныя клѣтки одинаковы и всѣ онѣ стоятъ въ одинаковыхъ отношеніяхъ къ кровеноснымъ сосудамъ и къ выводящимъ секретъ капиллярамъ, то мы можемъ принять, что въ каждой клѣткѣ заключаются всѣ или, по крайней мѣрѣ, многіе изъ этихъ ферментовъ. Весьма вѣроятно, что они размѣщаются въ различныхъ мѣстахъ клѣтки; пѣнистое строеніе протоплазмы представляетъ множество мельчайшихъ обособленныхъ вмѣстилищъ, которыя дѣлаютъ возможнымъ распредѣленіе ферментовъ по отдѣльнымъ частямъ клѣтки.

Было бы совершенно неправильно думать, что составъ существенныхъ частей протоплазмы во всемъ растительномъ и животномъ царствѣ одинаковъ, что жизнь всюду связана съ совершенно одинаковыми химическими соединеніями, съ бѣлковыми молекулами одного и того же состава. Наоборотъ, существуютъ положительныя указанія на то, что отдѣльные виды животныхъ (и вѣроятно также растеній) обладаютъ тою или иною химическою особенностью. Гуппертъ указалъ на то, что химическія отличія красящаго вещества крови (гемоглобина) у различныхъ млекопитающихъ и птицъ,—отличія, которыя прежде всего обнаруживаются въ неодинаковости его кристаллической формы, зависятъ отъ различныхъ особенностей заключающихся въ немъ бѣлковыхъ веществъ; у одного и того же животнаго бѣлковое вещество пигмента крови остается всегда одинаковымъ. Также и соотвѣтствующіе другъ другу продукты обмѣна веществъ различныхъ животныхъ отличаются другъ отъ друга: въ желчи быковъ встрѣчается, напримѣръ, иная холевая кислота, чѣмъ въ желчи свиней, въ желчи гусей находится опять-таки другая холевая кислота, а въ желчи человѣка вмѣстѣ съ холевою кислотою рогатаго скота заключается и своя собственная. Неодинаковая чувствительность различныхъ видовъ животныхъ къ нѣкоторымъ ядамъ, напримѣръ, къ морфію, и неодинаковая воспріимчивость къ зараженію болѣзнетворными микроорганизмами позволяетъ также заключать о различіяхъ въ химическомъ отношеніи. Такимъ образомъ мы можемъ, вѣроятно, каждому виду животныхъ приписывать особыя химическія отношенія и прежде всего особую комбинацію заключающихся въ немъ бѣлковыхъ веществъ; это приводитъ насъ къ слѣдующему положенію: существуетъ столько видовъ протоплазмы, сколько—видовъ растеній и животныхъ. Такое необыкновенное разнообразіе возможно уже потому, что вѣроятно въ каждой протоплазмѣ встрѣчается много различныхъ видовъ бѣлка, смѣшанныхъ между собою въ совершенно опредѣленныхъ, различныхъ для каждаго вида отношеніяхъ; кромѣ того необыкновенно сложное строеніе бѣлковыхъ тѣлъ допускаетъ также многочисленныя видоизмѣненія въ этомъ строеніи, при чемъ однако сохраняются въ общихъ чертахъ химическія свойства ихъ и прежде всего особенности, имѣющія значеніе для жизни.

2. Клѣтка.

Еще до работъ ботаника Матіаса Шлейдена (1838) и анатома Теодора Швана (1839 высказывались предположенія о сходствѣ въ элементарномъ строеніи растеній и животныхъ. Работами же Шлейдена и Швана составъ тѣла всѣхъ организмовъ изъ морфологически равнозначныхъ другъ другу клѣтокъ былъ вполнѣ установленъ.

Съ тѣхъ поръ ученіе о клѣткѣ, благодаря многочисленнымъ работамъ изслѣдователей, получило большое развитіе и легло въ основаніе общей морфологіи. Микроскопическая анатомія старается свести органы и ткани на составляющія ихъ клѣтки. Эмбріологическія работы дали болѣе богатый результатъ, когда при изученіи развитія животнаго изъ яйца стали обращать больше вниманія на клѣтки. Особенно большое значеніе для клѣточнаго ученія имѣло открытіе, что каждый изъ многочисленныхъ протистовъ соотвѣтствуетъ одной только клѣткѣ, а, съ другой стороны, каждое изъ вышестоящихъ многоклѣточныхъ растеній и животныхъ начинаетъ свое развитіе съ одноклѣточной стадіи: со споры или съ оплодотвореннаго яйца. Слѣдовательно, клѣтка является не только «элементарнымъ организмомъ» въ томъ смыслѣ, что она равнымъ образомъ служитъ для постройки всѣхъ высшихъ растеній и животныхъ; но она элементарна также потому, что въ одноклѣточныхъ организмахъ мы встрѣчаемся съ наиболѣе низкою изъ извѣстныхъ намъ ступеней организаціи и прохожденіе многоклѣточными организмами при своемъ развитіи стадіи одной клѣтки съ полною очевидностью указываетъ на ихъ возникновеніе изъ одноклѣточныхъ существъ.

Физіологія также въ послѣднее время все болѣе углубляется въ изслѣдованіе явленій жизни, происходящихъ въ отдѣльныхъ клѣткахъ, и почерпаетъ оттуда множество указаній, расширяя рамки своихъ работъ въ различныхъ направленіяхъ. Клѣточная физіологія выдвигаетъ много благодарныхъ задачъ, а рѣшеніе ихъ обѣщаетъ пролить нѣкоторый свѣтъ даже на болѣе запутанные процессы, происходящіе въ клѣточныхъ сообществахъ,—въ тканяхъ и въ органахъ.

У всѣхъ клѣтокъ, обладаютъ-ли онѣ способностью существовать въ отдѣльности, въ видѣ самостоятельныхъ живыхъ существъ, или живутъ въ зависимости другъ отъ друга, какъ составныя части растительныхъ и животныхъ тканей, — есть нѣкоторыя общія свойства. Всякая клѣтка есть капелька протоплазмы, заключающая съ себѣ извѣстное т. наз. ядерное вещество, рѣзко отграниченное отъ остальной протоплазмы и обладающее опредѣленными свойствами. Обыкновенно это вещество скопляется въ одномъ или иногда въ нѣсколькихъ рѣзко ограниченныхъ тѣльцахъ,—въ ядрахъ, и только у нѣкоторыхъ низшихъ организмовъ, наприм. у бактерій, ядерное вещество постоянно или временно бываетъ равномѣрно распредѣлено по всему клѣточному тѣлу.

Въ остальномъ, однако, клѣтки обнаруживаютъ столь большое разнообразіе, что кажутся едва сравнимыми между собою; иногда клѣточное значеніе какого-либо образованія, какъ напр. у сѣменныхъ нитей животныхъ, бываетъ возможно установить лишь послѣ изученія его развитія. Нѣкоторыя бактеріи измѣряются лишь тысячными долями миллиметра; большинство другихъ клѣтокъ хотя и крупнѣе, но все-же не видимы для невооруженнаго глаза. На границѣ нашего зрѣнія стоятъ бѣдныя желткомъ яйцевыя клѣтки и нѣкоторыя нервныя,—напримѣръ изъ нервныхъ узловъ улитокъ или изъ мозга электрическаго ската, достигающія приблизительно $^1/_{20}$ м.м. въ діаметрѣ. Лишь немногія клѣтки имѣютъ бо́льшую величину. Къ таковымъ относятся крупныя яйцевыя клѣтки; наприм., яйца бабочекъ, рака, лягушекъ, а также желтокъ птичьяго яйца, соотвѣтствующій одной единственной клѣткѣ; но такія клѣтки не состоятъ цѣликомъ изъ протоплазмы; онѣ достигаютъ такой величины только потому́, что въ нихъ скопленъ питательный матеріалъ для развивающагося изъ яйца молодого животнаго,—матеріалъ, масса котораго часто во много тысячъ разъ превосходитъ массу протоплазмы яйцевой клѣтки.

Нѣкоторыя клѣтки образуютъ снаружи себя болѣе или менѣе твердую клѣточную стѣнку, которая достигаетъ особенно значительной толщины у растительныхъ клѣтокъ; другія клѣтки—голы и ограничены снаружи лишь болѣе плотнымъ плазматичнымъ слоемъ. Первыя клѣтки имѣютъ постоянную форму тѣла, которая измѣняется лишь въ незначительныхъ границахъ у отдѣльныхъ клѣтокъ, и которая, смотря по роду клѣтокъ, бываетъ весьма различна. Если по тремъ перпендикулярнымъ другъ другу направленіямъ діаметръ клѣтокъ приблизительно одинаковъ, то такія свободныя клѣтки имѣютъ по большей части шаровидную форму, напримѣръ—многія яйца; въ соединеніяхъ онѣ сда-

вливаются другъ съ другомъ въ видѣ многогранниковъ,—какъ напримѣръ клѣтки паренхимы у растеній; если размѣры двухъ діаметровъ клѣтки превосходятъ третій, то клѣтки имѣютъ плоскую, пластинчатую форму, какъ многія кровяныя тѣльца; если, наконецъ, длина одного изъ діаметровъ клѣтки превосходитъ длину двухъ остальныхъ, то получаются вытянутыя клѣтки, призматичныя или болѣе или менѣе нитевидныя, какъ прозенхиматическія клѣтки растеній и мускульныя клѣтки животныхъ. Этимъ однако далеко не исчерпывается разнообразіе формъ клѣтокъ; особенно много удивительныхъ формъ представляютъ свободныя клѣтки протистовъ. Съ другой стороны голыя клѣтки обладаютъ способностью очень сильно измѣнять свою форму; онѣ постоянно измѣняютъ свое очертаніе и едва ли вторично принимаютъ прежнюю форму, кромѣ развѣ случаевъ, когда онѣ вслѣдствіе раздраженія стягиваются въ шаръ; таковы, напр., бѣлыя кровяныя тѣльца позвоночныхъ и амёбы—изъ протистовъ.

Сама протоплазма можетъ заключать внутри себя очень различныя образованія: вакуоли жидкостей и пузырьки газовъ, ассимилирующійся матеріалъ и продукты разложенія, различныя видоизмѣненія и выдѣленія протоплазмы. Особенно часто встрѣчаются измѣненія протоплазмы въ видѣ волоконъ, какъ мускульныя фибриллы, нервныя фибриллы и поддерживающія волокна. Всѣ эти образованія чужды протоплазмѣ какъ таковой; они стоятъ въ связи съ особымъ значеніемъ клѣтки для жизни организма и сообщаютъ клѣткѣ опредѣленный характеръ.

Изъ ядерныхъ веществъ, свойственныхъ клѣточному ядру, самое богатое и важное—хроматинъ. Такое названіе оно получило за то, что очень интенсивно окрашивается опредѣленными красящими веществами, какъ карминомъ и гематоксилиномъ. По большей части хроматинъ распредѣленъ по ядру въ формѣ бо́льшихъ или меньшихъ крупинокъ и зернышекъ, поддерживаемыхъ волокнистымъ остовомъ, вещество котораго называется ахроматиномъ или лининомъ. Только въ опредѣленныхъ случаяхъ эти зернышки скопляются въ болѣе значительныя массы и образуютъ или одну сплошную круглую массу, какъ на извѣстныхъ стадіяхъ развитія яйцевыхъ клѣтокъ,—или нитевидныя и кругловатыя отдѣльности, хромозомы, какъ при дѣленіи ядеръ. Химическимъ анализомъ веществъ богатыхъ хроматиномъ установлено съ достаточною точностью, что понятіе хроматинъ приблизительно совпадаетъ съ химическимъ понятіемъ нуклеинъ; кромѣ того микрохимическими изслѣдованіями (опыты надъ перевариваніемъ) удалось доказать, что нуклеинъ ограничивается преимущественно клѣточными ядрами. Нуклеинъ представляетъ бѣлковыя соединенія, которыя отличаются отъ другихъ бѣлковъ содержаніемъ въ себѣ фосфора.

Кромѣ того въ ядрахъ часто встрѣчаются одно или нѣсколько круглыхъ образованій, такъ называемыя ядерныя тѣльца или ядрышки. Не всѣ обозначаемыя этимъ названіемъ образованія—одинаковой природы; по большей части они состоятъ изъ вещества, красящагося слабѣе, чѣмъ хроматинъ, изъ парануклина. Нерѣдко, однако, составъ ихъ бываетъ инымъ. О значеніи ихъ въ ядрѣ ничего не извѣстно.

Съ особою составною частью животныхъ клѣтокъ, съ центральнымъ тѣльцемъ или центрозомою, мы ближе познакомимся позже, когда будемъ говорить о дѣленіи клѣтки и ядра. Хотя взглядъ на нее, какъ на постоянный органъ клѣтки, подтверждается нѣкоторыми данными, но въ настоящее время также не рѣдко оспаривается. Полное отсутствіе центрозомы въ растительныхъ клѣткахъ во всякомъ случаѣ указываетъ на то, что существованіе ея нельзя приписывать безъ оговорокъ каждой клѣткѣ.

Легко замѣтить, что у мелкихъ клѣтокъ и ядра вообще бываютъ мелче, а большія клѣтки обладаютъ однимъ большимъ или многочисленными мелкими ядрами. У одного и того же рода клѣтокъ отношеніе массъ ядра и протоплазмы вообще не случайно, но въ извѣстной мѣрѣ постоянно и колеблется лишь въ узкихъ предѣлахъ. Клѣтки различнаго рода, однако, въ этомъ отношеніи могутъ отличаться другъ отъ друга. Бовери оплодотворялъ содержащіе ядра и безъядерные обрывки яицъ морскихъ ежей одинаковой величины; изъ

тѣхъ и другихъ развивались личинки. Въ обрывкахъ яицъ [1]), заключавшихъ ядро, ядро сѣменной нити при оплодотвореніи присоединялось къ яйцевому ядру, а въ безъядерныхъ обрывкахъ ядро сѣменной нити составляло все ядерное вещество, масса котораго поэтому была меньше. Поэтому личинки, которыя получались изъ содержащихъ ядра обрывковъ яицъ, состояли изъ менѣе многочисленныхъ и болѣе крупныхъ клѣтокъ съ болѣе значительными ядрами (рис. 4). Подобные же результаты дали опыты Герасимова: если подвергать

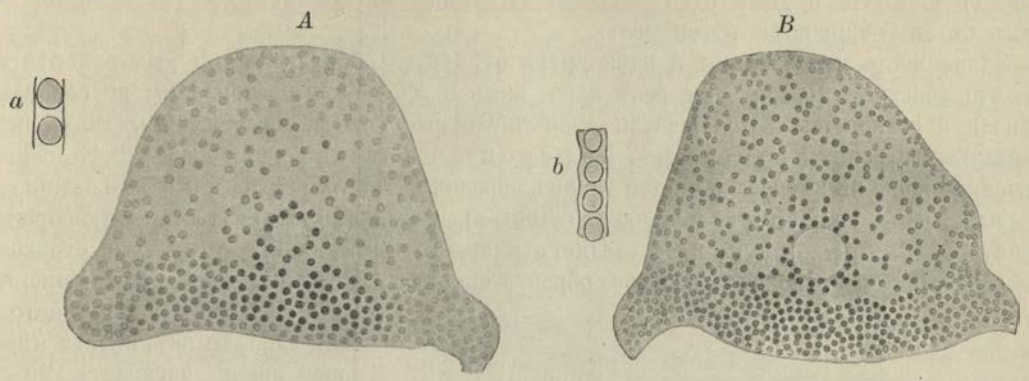


Рис. 4. Части личинокъ морского ежа съ ядрами. *A*—личинки, полученной изъ содержавшаго ядро обрывка яйца, *B*—полученной изъ безъядернаго обрывка яйца; *a* и *b* участки эпителія этихъ личинокъ при болѣе сильномъ увеличеніи. По Бовери.

дѣйствію холода дѣлящіяся клѣтки водоросли спирогиры (Spirogyra), то случается, что оба дочернихъ ядра не распредѣляются между обѣими половинами клѣтки, но остаются въ одной половинѣ, другая же половина лишается ядра. Такимъ образомъ содержащая ядра дочерняя клѣтка обладаетъ вдвое большимъ ядернымъ матеріаломъ, чѣмъ нормальная клѣтка спирогиры. Поэтому она достигаетъ вдвое большей величины, прежде чѣмъ начнетъ снова дѣлиться (рис. 5). Если, съ другой стороны, заставлять голодать простѣйшихъ животныхъ, какъ напримѣръ Actinosphaerium или Dileptus, и такимъ образомъ уменьшать ихъ плазматичное тѣло, то вмѣстѣ съ тѣмъ уменьшается и масса ихъ ядеръ. Итакъ величины клѣтки и ядра стоятъ въ извѣстномъ соотношеніи другъ къ другу. Это правило, однако, представляетъ нѣкоторыя усложненія, въ которыя мы не можемъ здѣсь входить.

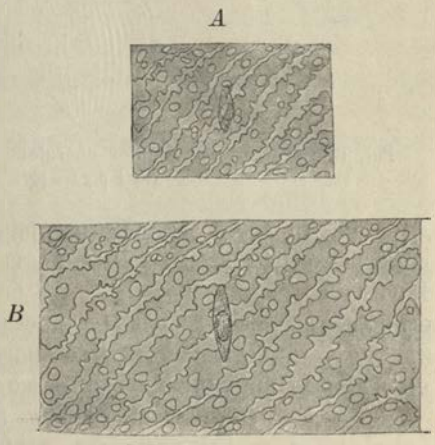


Рис. 5. Клѣтки одной нитчатой водоросли (Spirogyra). *A*—обычная, *B*—съ вдвое большимъ ядромъ. По Герасимову.

О роли ядра въ клѣткѣ долгое время ничего не было извѣстно и здѣсь пользовались соображеніями, не опиравшимися на факты. Ядро считали сначала за «жизненный центръ» клѣтки, за настоящее мѣсто жизни; выдающаяся роль, которую играетъ ядро при дѣленіи клѣтки, повидимому оправдывала это воззрѣніе. Въ настоящее время наблюденія и опыты заставили его оставить: ядро и протоплазма одинаково важны для возникновенія жизненныхъ явленій; ни тому, ни другой нельзя приписывать главной роли. Прежнія воззрѣнія на это также ложны, какъ фантазіи о мѣстѣ пребыванія жизни въ человѣческомъ тѣлѣ: Аристотель искалъ его въ сердцѣ, Платонъ въ крови, пиѳагорейцы—въ мозгу. Но мы

[1]) Свѣже-отложенныя, еще не оплодотворенныя яйца иглокожихъ (въ данномъ случаѣ—морскихъ ежей) лишены оболочки и поэтому при взбалтываніи ихъ съ водою легко разрываются. При такомъ разрываніи яицъ, нѣкоторыя изъ нихъ, разумѣется, будутъ лишены ядра. *Прим. ред.*

знаемъ что ни одинъ изъ этихъ, какъ и другіе органы не лишены ея; жизнь выражается въ общей работѣ всѣхъ органовъ. Такимъ же образомъ и ядро, и протоплазма находятся въ одинаковой зависимости другъ отъ друга. Ихъ обособленность другъ отъ друга и разница въ химическихъ свойствахъ дѣлаетъ вѣроятнымъ предположеніе, что ихъ дѣятельность различна; но оба они одинаково необходимы. Между этими составными частями клѣтки существуетъ раздѣленіе труда, и если мы не можемъ опредѣлить въ деталяхъ роль каждой изъ нихъ, и даже едва знакомы съ ними, то все-таки кое-что немногое мы можемъ съ достовѣрностью утверждать.

Зависимость протоплазмы и ядра другъ отъ друга обнаруживается всего яснѣе въ томъ, что участокъ протоплазмы безъ ядра, какъ и ядро безъ протоплазмы не способны къ жизни и погибаютъ. Это показали многочисленные опыты, произведенные надъ простѣйшими животными Груберомъ, Гоферомъ и затѣмъ многими другими. Если разрѣзать инфузорію на нѣсколько частей такимъ образомъ, что въ каждомъ отрѣзкѣ останется часть ядра,—что, напримѣръ, у трубача (Stentor), съ длинно вытянутымъ, четкообразно перешнурованнымъ ядромъ не представляетъ никакого затрудненія,—то каждый отрѣзокъ снова разростается въ полное животное, образуя заново недостающія у него части (рис. 6). Если-же отрѣзаютъ участокъ безъ ядра, то онъ, спустя нѣкоторое время, погибаетъ, между тѣмъ какъ оставшаяся часть съ ядромъ продолжаетъ жить. То-же получалось и при разрѣзаніи амёбы: участокъ, содержавшій ядро, продолжалъ жить, лишенный-же ядра, хотя и могъ нѣкоторое время двигаться, но, спустя большій или меньшій срокъ, навѣрное погибалъ. Съ другой стороны Ферворну удалось отдѣлить у одного крупнаго лучевика Thalassicola nucleata Huxl. ядро отъ протоплазмы; также и въ данномъ случаѣ послѣднее не могло жить безъ протоплазмы и, спустя короткое время, распалось.

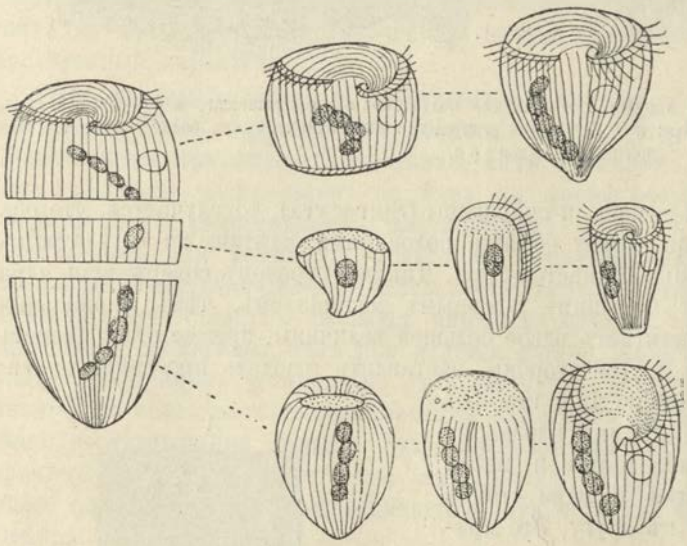


Рис. 6. Разрѣзанный Stentor coeruleus Ehrbg. въ регенераціи. По Груберу.

Въ то время какъ безъядерный обрывокъ яйцевой клѣтки погибаетъ, тотъ-же обрывокъ остается живымъ и начинаетъ развиваться, если въ него будетъ введено новое ядро. Бовери удалось показать, что безъядерные обрывки яицъ морскихъ ежей развиваются, если будутъ оплодотворены, т. е. если въ нихъ проникнетъ сперматозоидъ и своимъ ядромъ замѣнитъ недостающее яйцевое ядро. Тогда развивается личинка, совершенно похожая на нормальную личинку морского ежа, но только соотвѣтственно меньшей величины.

Каково соотношеніе между ядромъ и протоплазмой,—даютъ нѣкоторыя указанія опыты. Хотя у безъядерныхъ отрѣзковъ амёбъ еще обнаруживаются движенія, но такіе отрѣзки уже не пристаютъ къ поверхности предметовъ, такъ какъ выдѣленіе клейкаго вещества, обусловливавшее прилипаніе, при отсутствіи ядра прекращается. Если амёбы заглатываютъ, какъ пищу, инфузорій, то въ протоплазмѣ участковъ, содержащихъ ядро, перевариваніе инфузоріи идетъ, не прерываясь, а въ безъядерныхъ хотя и начинается, но инфузорія не вполнѣ растворяется. Тоже наблюдалось и у близкихъ къ амёбамъ формъ.—Далѣе, безъядерные отрѣзки инфузорій хотя и живутъ довольно долго, но не въ состояніи выдѣлять въ мѣстахъ пораненія защищающей перепонки, кутикулы, какъ-то дѣлаютъ отрѣзки, содержащіе ядра. Такимъ же образомъ только содержащіе ядра куски

корненожекъ (Polystomella), снабженныхъ известковою раковиною, способны починять поврежденную на мѣстѣ пораненія раковинку, безъядерные же—нѣтъ. Куски клѣтокъ различныхъ водорослей (Spirogyra, Vallonia, Siphonocladus) также теряютъ способность образовывать целлюлезную оболочку при отсутствіи ядра; если безъядерный обрывокъ одной клѣтки Spirogyra остается въ соединеніи посредствомъ протоплазматическихъ нитей съ неповрежденною сосѣднею клѣткою, то эта способность у него сохраняется, но изолированные безъядерные куски выдѣлять оболочки не могутъ. Во всѣхъ этихъ явленіяхъ, имѣющихъ мѣсто у безъядерныхъ кусковъ клѣтки, является общимъ то, что съ отсутствіемъ ядра прекращаются матеріальныя функціи клѣтки: способность къ движенію у клѣтки остается, но образованіе пищеварительныхъ соковъ и извѣстныхъ выдѣленій повидимому прекращается.

Существуетъ рядъ фактовъ, прямо потверждающихъ выше-выведенное заключеніе и несомнѣнно показывающихъ, что ядро принимаетъ существенное участіе въ процессахъ обмѣна веществъ въ клѣткѣ. Если вообще эти матеріальныя измѣненія и не связаны съ какими-нибудь бросающимися въ глаза, для насъ ясно замѣтными измѣненіями въ ядрѣ, то все же извѣстны случаи, когда такія измѣненія обнаруживаются. Для доказательства участія ядра въ переработкѣ пищевыхъ веществъ достаточно будетъ привести два примѣра. Яичникъ жука-плавунца Dytiscus, какъ вообще жуковъ, состоитъ изъ яйцевыхъ трубокъ, въ которыхъ, чередуясь, лежатъ другъ за другомъ большія яйцевыя клѣтки (2) и нѣкоторое число болѣе мелкихъ питательныхъ клѣтокъ (3) (рис. 7*A*). Время отъ времени изъ питательныхъ клѣтокъ переходитъ въ яйцевую клѣтку нѣкоторое количество зернистаго вещества,—тогда ядро перемѣщается въ ихъ сторону и отсылаетъ отъ себя въ зернистую питательную массу многочисленные тонкіе отростки; этимъ достигается значительное увеличеніе поверхности ядра, что можетъ быть полезно для поглощенія этого вещества.—Другой примѣръ касается одной очень богатой питательнымъ желткомъ клѣтки на первыхъ стадіяхъ развитія моллюски—Nassa mutabilis Lin. (рис. 7*B*) [1]). Здѣсь ядро (1) поглощаетъ желтокъ съ одной стороны: желточныя зернышки (5) плотно прилегаютъ къ его стѣнкѣ и послѣдняя кажется мѣстами продыравленой; если поглощеніе желтка ускоряется, то болѣе или менѣе крупныя желточныя зернышки находятся даже въ самомъ ядрѣ. По другую сторону ядро выдѣляетъ тонкозернистое вещество; въ ядрѣ образуются вакуоли изъ этого вещества, которыя сливаются и выходятъ изъ ядра наружу; благодаря этому ядро получаетъ какъ-бы разорванный видъ, напоминающій отростки яйцевого ядра Dytiscus, но иначе объясняемый. Вѣроятное значеніе этого процесса состоитъ въ томъ, что желтокъ такимъ путемъ превращается въ тѣло, легче ассимилируемое протоплазмой. Подобнымъ же образомъ можно толковать и тотъ фактъ, что въ яичникѣ нѣкоторыхъ животныхъ (напримѣръ кишечнополостныхъ, насѣкомыхъ) у яицъ, получающихъ свою пищу во время своего роста лишь съ одной стороны, ядро перемѣщается какъ разъ въ эту сторону. Такъ какъ, однако, это явленіе не общераспространенно, то оно имѣетъ меньше значенія.

Болѣе часты такіе примѣры, гдѣ можно видѣть участіе ядра въ выдѣлительной дѣятельности клѣтки. Во многихъ железистыхъ клѣткахъ замѣчаются опредѣленныя измѣненія въ ядрахъ, идущія рука объ руку съ измѣненіемъ въ дѣятельности железъ. Эти измѣненія особенно замѣтны при повышеніи дѣятельности железъ послѣ вспрыскиванія въ кровь одного изъ растительныхъ ядовъ, пилокарпина. Такъ напримѣръ, въ клѣткахъ околоушной слюнной железы млекопитающихъ замѣчается, что ядро въ своихъ размѣрахъ сначала увеличивается, достигаетъ даже въ пять разъ бо̀льшей величины; затѣмъ оно отдаетъ большую часть своего хроматиноваго вещества протоплазмѣ и при этомъ сильно уменьшается; позднѣе оно снова раздувается и образуетъ снова хроматинъ насчетъ

[1]) У нѣкоторыхъ моллюсковъ, какъ у Nassa, уже при первомъ дѣленіи яйца получаются двѣ неодинаковыя клѣтки: одна очень крупная, другая мелкая. При дальнѣйшей сегментаціи крупная клѣтка отдѣляетъ отъ себя только мелкія клѣтки, мелкія же въ свою очередь размножаются. Питательный желтокъ остается внутри крупной клѣтки. *Прим. ред.*

веществъ поглощаемыхъ имъ изъ протоплазмы.—Увеличеніе поверхности ядра въ ту сторону, въ которую происходитъ выдѣленіе секрета, имѣетъ мѣсто у клѣтокъ (у двойной клѣтки), выдѣляющихъ ножки яицъ у одного водяного клопа, у такъ называемаго водяного скорпіона (Nepa, рис. 7*C*); здѣсь наблюдается подобное же измѣненіе ядра, какъ въ яйцевыхъ клѣткахъ жука-плавунца, но не для поглощенія, а для выдѣленія веществъ. Во многихъ интенсивно работающихъ железистыхъ клѣткахъ членистоногихъ (напримѣръ, насѣкомыхъ) поверхность ядра увеличивается путемъ его развѣтвленія, что точно также можетъ зависѣть отъ участія его въ выдѣлительной дѣятельности клѣтокъ (рис. 7*D*).—

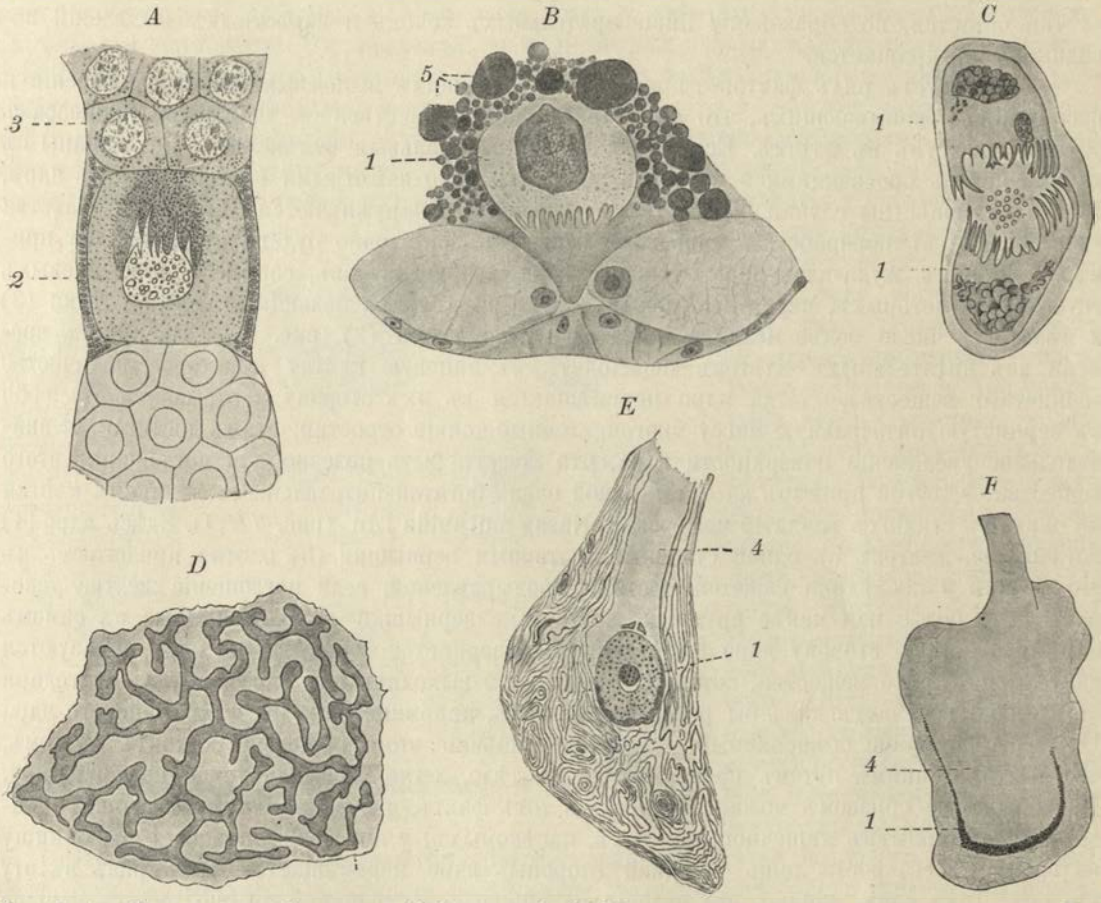


Рис. 7. *A*—яйцевая клѣтка (2) плавунца (Dytiscus marginalis L.) между двумя группами питательныхъ клѣтокъ. *B*—поглащеніе и измѣненіе желтка ядромъ (1) большой сегментаціонной клѣтки при развитіи одного моллюска (Nassa) (Ниже нея на рисункѣ лежатъ другія клѣтки). *C*—двойная клѣтка, выдѣляющая ножку яйца у водяного скорпіона (Nepa). *D*—клѣтка съ развѣтвленнымъ ядромъ изъ паутинныхъ железъ личинки метлы (Platyphylax). *E*—железистая клѣтка изъ глаза Alciopa. *F*—железистая клѣтка одной піявки (Branchellion). 1—ядро, 2—яйцевая клѣтка, 3—питательная клѣтка, 4—масса секрета, 5—зернышки желтка. *A* и *C*—по Е. Коршельту, *B*—по Р. В. Гофману, *D*—по Маршалю и Форье, *F*—по оригинальному рисунку Б. Сукачева.

Что ядро принимаетъ выдающееся участіе въ образованіи секретовъ, видно изъ отношеній, наблюдаемыхъ у большой железистой клѣтки въ глазу кольчатаго червя Alciopa (рис. 7*E*): секретъ образуетъ въ этой клѣткѣ тяжъ, выходящій изъ ядра и переходящій въ суженную шейку клѣтки; ядро сидитъ въ тяжѣ секрета, какъ яйцо въ подставкѣ. На другой сторонѣ ядра замѣтно увеличеніе его поверхности посредствомъ образованія складокъ; вѣроятно, здѣсь поглощаются вещества изъ протоплазмы, чтобы затѣмъ превратиться въ ядрѣ въ выдѣляемый секретъ.—Подобнымъ же образомъ можно было замѣтить истеченіе секрета изъ ядра железистыхъ клѣтокъ у одной піявки (Branchellion; рис. 7*F*): здѣсь развѣт-

вленное плоское ядро изогнуто въ формѣ чашки; къ выпуклой сторонѣ его прилегаетъ пѣнистая протоплазма, а полость чашки выполнена однородною массою секрета; ядро раздѣляетъ обѣ массы одну отъ другой. Это расположеніе ясно указываетъ на участіе ядра въ образованіи секрета. Можно привести еще больше подобныхъ же примѣровъ, которые позволяютъ заключать объ участіи ядра въ матеріальныхъ измѣненіяхъ, происходящихъ въ клѣткѣ.

Существуетъ и еще одинъ фактъ, говорящій вообще объ участіи ядра въ процессахъ выдѣленія. Нѣкоторые ферменты, отдѣляемые железами, при химическомъ анализѣ ихъ оказались соединеніями нуклеина, такъ называемыми нуклеопротеидами, или по крайней мѣрѣ связанными съ ними, какъ напримѣръ, фибриновые ферменты и пепсинъ. Нуклеины же, какъ было указано (см. раньше), заключаются главнымъ обравомъ въ ядрахъ. Такимъ оаразомъ, изъ этого можно вывести заключеніе объ участіи ядра въ образованіи и отдѣленіи ферментовъ. Является возможнымъ даже предположить, не происходитъ-ли по крайней мѣрѣ часть тѣхъ ферментовъ, которые дѣйствуютъ вообще въ клѣткѣ, изъ ядра и не заключаются ли они главнымъ образомъ внутри ядра. Тогда былъ бы установленъ одинаковый взглядъ на участіе ядра какъ въ превращеніи принятой пищи въ ассимилирующіяся вещества, такъ и въ превращеніи клѣточнаго вещества въ секреты: эти измѣненія вещества зависѣли бы отъ ферментовъ, находящихся въ ядрѣ. Но основаній для такого взгляда пока еще недостаточно.

Вышеприведенными отношеніями еще далеко не исчерпываются взаимодѣйствія между протоплазмой и ядромъ. Извѣстны примѣры, указывающіе на то, что хроматинообразныя ядерныя вещества оставляютъ ядро и переходятъ въ протоплазму, гдѣ ихъ можно открыть по ихъ отношеніямъ къ краскамъ. Эти хромидіи, какъ они названы, встрѣчаются въ клѣткахъ въ различномъ количествѣ: иногда они сильно развиты, иногда лишь слабо или совершенно отсутствуютъ. Это стоитъ въ связи съ различными состояніями дѣятельности клѣтки. Эти отношенія точнѣе изслѣдованы у аскаридъ. Тамъ клѣтки, сильнѣе работающія въ различныхъ направленіяхъ, содержатъ въ себѣ также бо̀льшія массы хромидіальныхъ веществъ. Въ клѣткахъ кишки появляются они только тогда, когда клѣтка находится въ болѣе оживленной дѣятельности, когда такимъ образомъ въ плазмѣ ея находятся поглощенныя капельки пищи; въ неработающихъ клѣткахъ кишки, у голодающихъ животныхъ, они отсутствуютъ. Въ мускульныхъ клѣткахъ (рис. 8) они находятся тогда, когда клѣтки, вслѣдствіе раздраженія ихъ, бываютъ особенно дѣятельны;— сначала они появляются въ большомъ количествѣ, но при чрезмѣрномъ возбужденіи клѣтокъ они исчезаютъ и не возстановляются снова: очевидно, они потребляются.

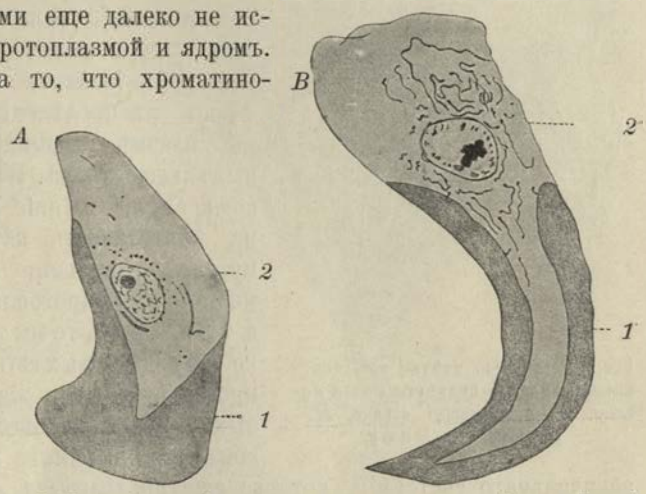


Рис. 8. Хромидіальный аппаратъ въ мускульныхъ клѣткахъ Ascaris lumbricoides L. *A*—послѣ покоя, *B*—послѣ часоваго раздраженія электрическимъ токомъ. 1—сократимый внѣшній слой, 2—неизмѣненная протоплазма мускульной клѣтки. По Гольдшмидту.

Сильно красящіяся, такъ называемыя, нисслевы зернистости, встрѣчаемыя въ гангліозныхъ клѣткахъ центральной нервной системы у очень многихъ позвоночныхъ, представляютъ, вѣроятно, также хромидіи. У зародышей млекопитающихъ наблюдали, что онѣ образуются путемъ выхожденія хроматина изъ ядра; за ихъ происхожденіе изъ ядра говоритъ также тотъ фактъ, что у хвостатыхъ земноводныхъ, гдѣ они отсутствуютъ, количество хроматина въ ядрѣ гангліозныхъ клѣтокъ значительнѣе, чѣмъ въ подобныхъ же клѣткахъ другихъ позвоночныхъ. При дѣятельности гангліозныхъ клѣтокъ возникаютъ

измѣненія какъ въ этихъ зернистостяхъ, такъ и въ ядрѣ (рис. 9): сначала ядро увеличивается въ объемѣ, а масса зернистостей уменьшается; утомленіе клѣтки выражается въ уменьшеніи ядра и въ дальнѣйшемъ уменьшеніи вещества зернистостей; затѣмъ при покоѣ вещество зернистостей постепенно снова возстановляется.

Если, такимъ образомъ, ядро принимаетъ участіе въ дѣятельности клѣтки путемъ выхожденія изъ него въ клѣточную протоплазму хроматинообразныхъ массъ, то не покажется удивительнымъ, что у ряда низшихъ организмовъ ядра, какъ особой составной части клѣтки, вообще не существуетъ, а оно замѣнено хроматиновыми зернами, хромидіями, равномѣрно распредѣленными по клѣткѣ. Такъ обстоитъ дѣло у бактерій. Значеніе этихъ зеренъ, какъ частей эквивалентныхъ ядру, проявляется особенно ясно въ томъ, что при образованіи споръ у нѣкоторыхъ бактерій, они собираются въ двѣ ядрообразныя кучки, что ведетъ къ раздѣленію бактерій на двѣ споры, какъ дѣленіе ядра къ раздѣленію клѣтки на двѣ части (рис. 10). Очень возможно, что диффузное распредѣленіе хромидіальнаго вещества въ протоплазмѣ представляетъ первичное состояніе и что присутствіе рѣзко обособленнаго ядра надо разсматривать, какъ шагъ впередъ въ раздѣленіи труда внутри клѣтки. У протистовъ, гдѣ часто существуютъ одно возлѣ другого два ядра, одно—ядро обмѣна веществъ, другое—половое (ср. главу о размноженіи), одно изъ этихъ ядеръ можетъ временно замѣщаться диффузно распредѣленнымъ въ плазмѣ хромидіальнымъ веществомъ. Въ такомъ случаѣ вліяніе ядра на дѣятельность клѣтки путемъ выдѣленія хромидіевъ въ протоплазму клѣтки,—какъ то мы только что видѣли въ клѣткахъ многоклѣточныхъ животныхъ,—было бы отголоскомъ того прежняго первоначальнаго состоянія, которое еще продолжаетъ существовать только у бактерій.

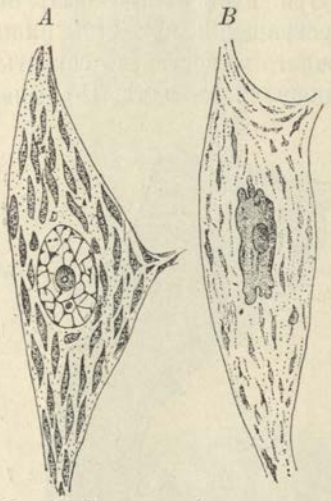


Рис. 9. Нервныя клѣтки изъ поясничной области спинного мозга собаки. *A*—отдохнувшей собаки, *B*—уставшей. По Ману.

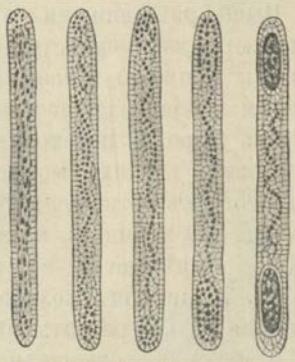


Рис. 10 Стадіи образованія споръ у Bacillus bütschlü Schaud. По Шаудину.

Итакъ, рядъ наблюденій указываетъ на то, что ядро принимаетъ участіе въ дѣятельности клѣтки, особенно при питаніи и выдѣленіи, и что съ другой стороны возмѣщеніе уничтожаемыхъ ядерныхъ веществъ происходитъ путемъ поглощенія веществъ изъ протоплазмы. Все это представляетъ лишь указаніе на тѣсныя отношенія, существующія между обѣими составными частями клѣтки. Точнаго-же знанія взаимныхъ отношеній между ними мы не будемъ имѣть до тѣхъ поръ, пока не будемъ обладать болѣе точными знаніями о химическихъ измѣненіяхъ, происходящихъ въ клѣткѣ. Только тогда, когда мы будемъ знать, какъ образуются вещества, выходящія изъ ядра, и какъ они реагируютъ съ веществами протоплазмы, у насъ будетъ надежда познакомиться съ большею опредѣленностью съ этими очень интересными отношеніями.

В. Живыя существа, какъ отдѣльныя клѣтки и соединенія клѣтокъ.

Каждое живое существо, если его разсматривать со стороны проявленій его жизни, представляетъ одно живое цѣлое, оно представляетъ обособленный, независимо самъ-по-себѣ существующій организмъ, у котораго всѣ отдѣльныя части такъ работаютъ сообща, что этою

работою охраняется существованіе цѣлаго; другими словами, оно способно къ самосохраненію. Такимъ образомъ, въ физіологическомъ смыслѣ каждое живое существо есть индивидуумъ (недѣлимое). Это совершенно не зависитъ отъ того, въ какомъ отношеніи части тѣла стоятъ другъ къ другу, представляютъ ли онѣ части одной клѣтки или сложные органы, состоящіе изъ болѣе или менѣе многочисленныхъ клѣтокъ; это приложимо одинаковымъ образомъ какъ къ жгутоносцамъ и амёбамъ, такъ и къ дереву, и къ человѣку. По отношенію ко всей совокупности жизненныхъ проявленій— всѣ эти организмы равнозначны.

Иное дѣло, если оставить въ сторонѣ проявленія жизни, а разсматривать тѣло организма по его строенію, по его составу изъ отдѣльныхъ частей. Въ данномъ отношеніи живыя существа будутъ различны: то, что въ одномъ случаѣ представляется намъ, какъ зависимая составная часть цѣлаго,—въ другомъ имѣетъ самостоятельное существованіе и образуетъ само независимое тѣло. Наиболѣе простыя живыя существа имѣютъ значеніе какъ бы кирпичей изъ которыхъ построены выше стоящіе организмы, а эти послѣдніе находятся въ подобномъ же отношеніи къ еще болѣе сложнымъ. Въ однихъ случаяхъ дáнная форма организма является независимою и способною къ самосохраненію, въ другихъ—она зависима и неспособна къ самостоятельному отдѣльному существованію. Такимъ образомъ въ морфологическомъ смыслѣ мы должны различать различныя ступени сложности живыхъ существъ, различныя ступени индивидуальности.

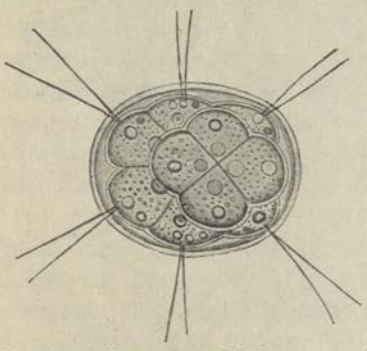


Рис. 11. Pandorina morum Ehrbg., колонія жгутоносцевъ. Увел. въ 120 разъ. По Штейну.

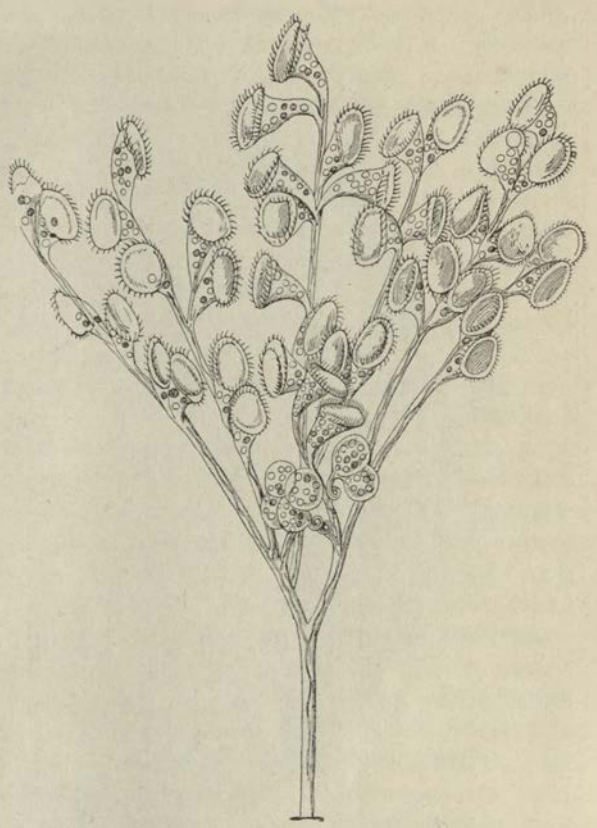


Рис. 12. Carchesium polypinum Ehrbg., колонія рѣсничныхъ инфузорій. Увелич. въ 150 разъ. По Эренбергу.

Наиболѣе низкимъ морфологическимъ индивидуумомъ, индивидуумомъ перваго порядка, является клѣтка. Этимъ не исключается существованіе еще болѣе низкихъ ступеней индивидуальности, изъ которыхъ строятся клѣтки. Во всякомъ случаѣ, однако, мы таковыхъ до сихъ поръ не знаемъ, и нѣтъ необходимости таковыя принимать. Если понятію о клѣткѣ придавать достаточно широкое значеніе и раздѣленіе работы между протоплазмою и клѣточнымъ ядромъ не считать необходимымъ для клѣтки, то мы можемъ подъ понятіе «клѣтка» подвести также наиболѣе простыя изъ извѣстныхъ намъ особей живыхъ существъ. Клѣтка выступаетъ передъ нами, какъ самостоятельное живое существо, въ цѣломъ рядѣ простѣйшихъ растеній и животныхъ (Protophyta и Protozoa), или, какъ называются тѣ и другія вмѣстѣ, протистовъ: каждое изъ этихъ живыхъ су-

ществъ представляетъ одну единственную клѣтку. Высшія животныя и растенія суть соединенія, союзы клѣтокъ; въ нихъ клѣтка является простѣйшею анатомическою составною частію.

Промежуточное мѣсто между отдѣльными клѣтками и клѣточными соединеніями занимаютъ колоніи одноклѣточныхъ. Въ нихъ клѣтки стоятъ между собою въ болѣе слабомъ или болѣе тѣсномъ соединеніи; но всѣ они одинаковы по формѣ и по работѣ и ихъ можно отдѣлять другъ отъ друга, не нарушая ихъ жизнедѣятельности. Здѣсь не наступаетъ никакой зависимости отдѣльныхъ клѣтокъ другъ отъ друга, онѣ не слѣдуютъ раздѣленію труда въ ихъ общей работѣ. Кромѣ того всегда лишь сравнительно незначи-

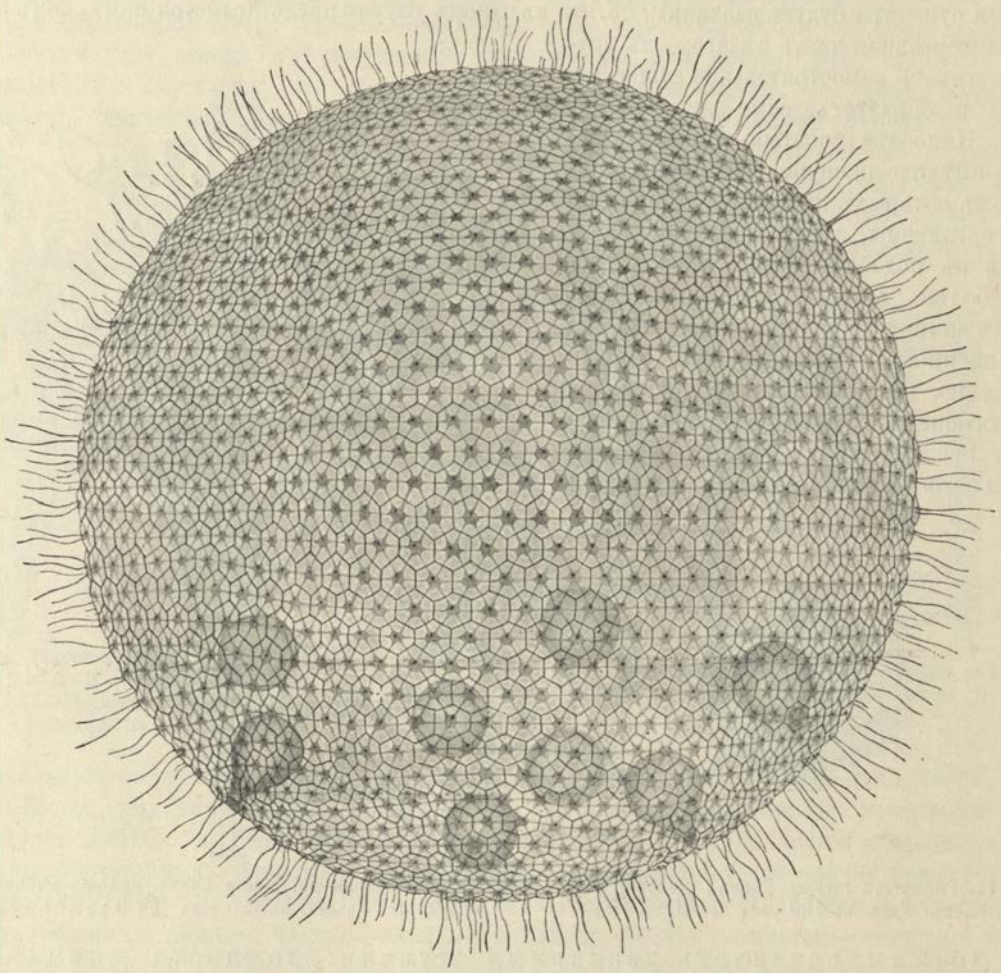


Рис. 13. Шаровикъ (Volvox aureus Ehrbg.) съ яицами.

тельное количество клѣтокъ составляетъ одну такую колонію. Сюда относятся, напримѣръ, изъ жгутоносцевъ Pandorina (рис. 11), у которой отдѣльныя клѣтки связаны общеею студенистою оболочкою, изъ рѣсничныхъ инфузорій—Carchesium (рис. 12) и Epistylis, сидящія на общей развѣтвленной ножкѣ.

Совершенно другое представляютъ многоклѣточныя растенія и животныя (Metaphyta и Metazoa). Уже у болѣе низкихъ многоклѣточныхъ организмовъ число клѣтокъ по большей части очень велико, у большинства-же оно достигаетъ милліоновъ, а у многихъ даже безчисленныхъ милліоновъ. У человѣка, по крайней мѣрѣ, число однихъ только красныхъ кровяныхъ тѣлецъ считается въ 21,5 билліоновъ. Отдѣльныя клѣтки въ такихъ соедине-

ніяхъ отличаются другъ отъ друга. Работа, необходимая для всего многоклѣточнаго организма, распредѣляется между клѣтками такимъ образомъ, что однѣ изъ нихъ берутъ на себя принятіе и переработку пищи, другія выдѣленіе продуктовъ обмѣна веществъ, третьи служатъ для движенія, воспріятія раздраженій и проведенія этихъ раздраженій, особыя клѣтки, наконецъ,—для размноженія. Только путемъ общей работы всѣхъ клѣтокъ достигается дѣятельность цѣлаго, а существованіе цѣлаго, съ своей стороны, опредѣляетъ для каждой клѣтки родъ ея собственнаго существованія. Мы имѣемъ здѣсь передъ собою индивидуальность болѣе высокой ступени, индивидуумъ второго порядка, или, какъ его называетъ Геккель, «лицо» (Person). Дифференцировка тканей, которая возникаетъ, благодаря раздѣленію работы между отдѣльными клѣтками, происходитъ съ большой постепенностью. Шаровикъ (Volvox, рис. 13), который мы можемъ разсматривать, какъ низшее многоклѣточное существо, въ общемъ походитъ на колонію жгутоносцевъ, какова Pandorina, но замѣчаемое у него раздѣленіе работы между клѣтками тѣла и клѣтками, служащими для размноженія, поднимаетъ его уже на болѣе высокую ступень. У пандорины каждая клѣтка колоніи способна развиваться посредствомъ дѣленія въ новую колонію или непосредственно, или послѣ предшествовавшаго соединенія съ другою клѣткою. У шаровика-же для размноженія служатъ только нѣкоторыя избранныя клѣтки, отличающіяся отъ остальныхъ; другія клѣтки служатъ только для питанія и движенія цѣлаго и впослѣдствіи погибаютъ. У остальныхъ многоклѣточныхъ растеній и животныхъ раздѣленіе работы между клѣтками идетъ гораздо дальше, чѣмъ у шаровика, и, въ концѣ концовъ, для каждой отдѣльной задачи возникаетъ особый родъ клѣтокъ.

Какъ самостоятельныя клѣтки, протисты, соединяются въ колоніи одноклѣточныхъ организмовъ, такъ и многоклѣточные организмы могутъ соединяться въ болѣе или менѣе тѣсныя сообщества, въ колоніи многоклѣточныхъ организмовъ. Такія колоніи представляютъ, напримѣръ, изъ животныхъ—мшанки, кораллы и др.; изъ растеній—земляника съ ея побѣгами. Раздѣленіе труда между организмами можетъ наступать также и въ подобныхъ колоніяхъ, такъ что не каждый организмъ колоніи оказывается способнымъ къ независимой жизни не въ связи съ другими организмами колоніи. Такимъ образомъ эти колоніи многоклѣточныхъ животныхъ съ раздѣленіемъ труда въ нихъ достигаютъ опять болѣе высокой ступени индивидуальности: онѣ преставляютъ уже индивидуумы третьяго порядка. Примѣромъ ихъ могутъ служить такъ называемые трубчатники (Siphonophora, рис. 14 и 15). Отдѣльные индивиды въ колоніи трубчатниковъ представляютъ полиповъ или медузъ; но, благодаря раздѣленію труда, они сдѣлались неодинаковыми (рис. 15): одни заботятся о принятіи пищи для всѣхъ (4); другія служатъ воздушными пузырями, поддерживающими всю колонію въ водѣ (1); третьи въ формѣ плавательныхъ колоколовъ (2) ритмическимъ стягиваніемъ своего тѣла передвигаютъ всю колонію; особенно сильно видоизмѣнены индивиды, служащіе щупальцами (5); нѣкоторые изъ нихъ богато снабжены такъ называемыми крапивными капсулами, то-есть выворачивающимися ядовитыми железами и играютъ роль охранителей колоніи; наконецъ, для размноженія служатъ особые индивиды (3) колоніи и въ нихъ возникаютъ яйца и сѣменныя нити.

Клѣтка всегда представляетъ морфологическую единицу, но физіологическое значеніе ея бываетъ различнымъ, смотря по тому, представляетъ ли она, какъ клѣтка протиста, самостоятельное живое существо или является составною частью общаго цѣлаго. Въ первомъ случаѣ она физіологически независима, во второмъ—зависима.

Въ узкихъ рамкахъ клѣтки протиста совершаются всѣ тѣ процессы, необходимые для жизни, которые наблюдаются у многоклѣточныхъ растеній и животныхъ. Въ ея протоплазмѣ происходятъ пищевареніе, ассимиляція и выдѣленіе, она можетъ размножаться, обладаетъ раздражимостью и способностью къ движенію. Ни одно изъ этихъ отправленій не беретъ верхъ надъ другими, ни одно изъ нихъ не отступаетъ на задній планъ. Но соотвѣтственно многочисленности отправленій—и строеніе клѣтки протиста часто бываетъ весьма сложнымъ; особенно у животныхъ оно достигаетъ иногда высокой степени дифференцировки, и нельзя удивляться тому, что прежніе изслѣдователи разсматривали этихъ

простѣйшихъ, какъ «совершенные организмы», то-есть принимали ихъ за многоклѣточныхъ животныхъ, находя у нихъ такіе органы, какъ мозгъ, кишечникъ, половые органы и др.

Только у немногихъ протистовъ протоплазма имѣетъ однородное строеніе; по большей-же части возникаетъ раздѣленіе труда между отдѣльными участками клѣтки, которое бываетъ тѣмъ значительнѣе, чѣмъ выше развиты отправленія клѣтки. Такія различныя приспособленія особенно бываютъ замѣтны у простѣйшихъ животныхъ. Протоплазма ихъ почти всегда раздѣляется на наружный слой эктоплазмы и на внутреннюю массу эндоплазмы. Эктоплазма прозрачнѣе и плотнѣе грубо пѣнистой эндоплазмы и не содержитъ въ себѣ никакихъ или лишь немного включеній. Первая завѣдуетъ животными отправленіями, какъ—поглощеніе пищи, движеніе, воспріятіе раздраженій, а на обязанности второй лежатъ перевариваніе и выдѣленіе. Въ то время какъ эндоплазма соотвѣтственно однородному

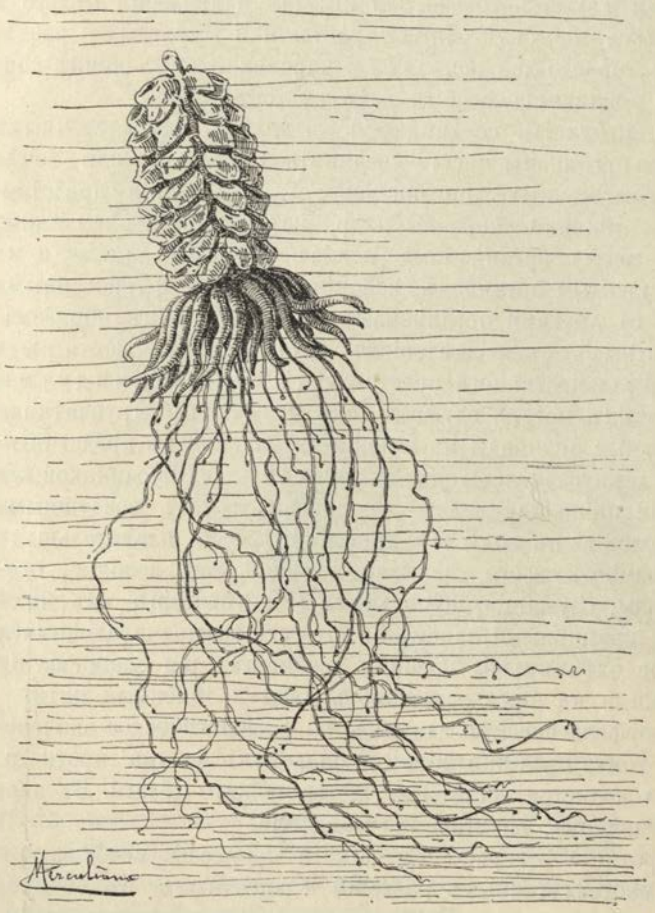


Рис. 14. Physophora hydrostatica Forsk., одинъ изъ трубчатниковъ.

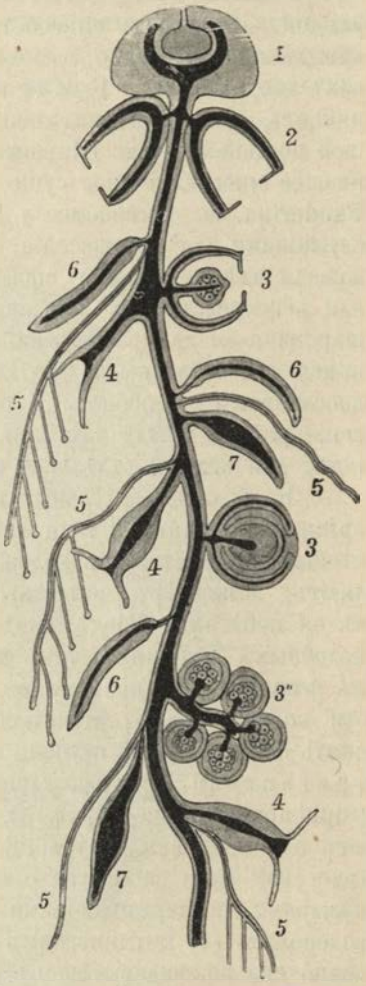


Рис. 15. Схема организаціи трубчатниковъ. 1—плавательный пузырь, 2—плавательные колокола, 3—различныя формы половыхъ индивидовъ колоніи, 4—питающіе индивиды, 5—силки, 6—крышечки, 7—щупальца. Кишечная полость изображена чернымъ. По Лангу.

характеру своихъ отправленій имѣетъ почти во всѣхъ своихъ частяхъ одно и то же строеніе, въ эктоплазмѣ, соотвѣтственно ея разнообразнымъ задачамъ, происходитъ различная дифференцировка. Какъ въ тѣлѣ многоклѣточныхъ существъ отличаютъ органы, такъ въ тѣлѣ клѣтокъ протистовъ—органелли, т. е. приспособленія для поглощенія пищи, для движенія, для нападенія или защиты и т. п.; всѣ они находятся въ эктоплазмѣ. Кромѣ того отъ эктоплазмы зависитъ также обыкновенно выдѣленіе защи-

тительной перепонки и образованіе разнообразныхъ раковинокъ изъ хитина, целлюлезы, углекислой извести, кремнезема или другихъ веществъ.

Въ противоположность жизненнымъ проявленіямъ въ клѣткахъ протистовъ, дѣятельность клѣтокъ многоклѣточныхъ живыхъ существъ (поскольку она по крайней мѣрѣ служитъ цѣлямъ всего организма)—одностороння. Раздѣленіе труда, возникающее въ клѣткѣ протистовъ, между отдѣльными участками клѣточнаго тѣла,—здѣсь происходитъ между отдѣльными клѣтками или клѣточными группами. Принятіе пищи, движеніе, защита и нападеніе, воспріятіе раздраженій, образованіе внѣшнихъ оболочекъ и внутреннихъ поддерживающихъ органовъ здѣсь всегда поручается особымъ клѣткамъ. Но раздѣленіе работы не доходитъ до того, чтобы каждая клѣтка выполняла лишь одну работу, возложенную на нее въ интересахъ всего организма. Наоборотъ, каждая клѣтка, пока она живетъ, сохраняетъ также свои основныя жизненныя функціи. Жизнь безъ обмѣна веществъ немыслима: поэтому дѣятельность по обмѣну веществъ, ассимиляція, дыханіе и выдѣленіе неизмѣнно сохраняются у клѣтокъ, и интенсивность этихъ процессовъ соотвѣтствуетъ интенсивности жизненныхъ проявленій въ клѣткахъ. Такъ называемыя животныя функціи: движеніе и раздражимость, по большей части бываютъ значительно ослаблены; но едва ли найдется такая живая клѣтка, которая была бы неспособна къ извѣстнымъ активнымъ измѣненіямъ своей формы и которая не возбуждалась бы при сильномъ раздраженіи ея. Раздѣленіе труда выражается только въ томъ, что обыкновенно одно изъ отправленій клѣтки становится главнымъ, другія-же отступаютъ болѣе или менѣе на задній планъ.

Раздѣленіе труда между клѣтками въ многоклѣточныхъ организмахъ приноситъ ту же пользу, что и раздѣленіе работы въ человѣческихъ сообществахъ. Благодаря тому, что клѣтка пріобрѣтаетъ навыкъ въ своей главной работѣ, выполненіе этой работы происходитъ болѣе совершенно и съ большею интенсивностью, чѣмъ въ томъ случаѣ, если бы эта работа выполнялась одинаково вмѣстѣ съ другими многочисленными функціями клѣтки,—вродѣ того, какъ платье, изготовляемое портнымъ, бываетъ сшито лучше и быстрѣе, чѣмъ платье, сдѣланное Робинзономъ для себя. Слѣдствіемъ раздѣленія труда является спеціализація. Однако чрезмѣрное развитіе однѣхъ функцій вызываетъ недоразвитіе другихъ: при нѣкоторомъ преимуществѣ въ одномъ направленіи возникаютъ ограниченія во многихъ другихъ направленіяхъ. Такимъ образомъ клѣтки многоклѣточныхъ организмовъ вслѣдствіе раздѣленія труда бываютъ ограничены въ своей формѣ, въ своихъ отправленіяхъ и въ своей общей жизнедѣятельности. Ограниченіе въ формѣ этихъ клѣтокъ вытекаетъ уже изъ ихъ плотнаго соединенія другъ съ другомъ: онѣ сдавливаются другъ съ другомъ, вдвигаются въ остающіеся между ними промежутки и пріобрѣтаютъ, благодаря этому, опредѣленную форму, никогда не встрѣчаемую у свободно живущихъ клѣтокъ протистовъ: призматическую, кубическую, полиэдрическую, съ многочисленными ребрами и углами. Другія ограниченія въ формѣ тѣсно связаны съ особенностями главнаго отправленія клѣтки. Въ тѣлѣ зародыша многоклѣточнаго живого существа клѣтки бываютъ похожи другъ на друга, и только съ возникновеніемъ различій въ отправленіи ихъ дифференцируется также и ихъ форма. Нѣкоторыя клѣтки остаются, какъ по формѣ, такъ и по содержимому, сходными съ элементами зародыша: это—клѣтки, служащія для обмѣна веществъ по преимуществу; у растеній, напримѣръ,—паренхима листьевъ, у животныхъ—клѣтки различныхъ эпителіевъ. Противоположность съ этими болѣе простыми клѣточными формами составляютъ болѣе измѣненныя клѣтки. Таковы, прежде всего, клѣтки, составляющія механическую опору для тѣла: у растеній онѣ отличаются необыкновенно толстыми стѣнками, у животныхъ же онѣ выдѣляютъ по большей части въ большомъ количествѣ въ промежутки между собою межклѣточное вещество, которое, какъ болѣе или или менѣе плотная масса, нерѣдко заключающая въ себѣ еще отложенія известковыхъ солей, служитъ или для связи между отдѣльными частями организма, или для поддержки его. Особенно замѣчательны измѣненія у сократимыхъ и воспринимающихъ раздраженія клѣтокъ животныхъ, то-есть у мускульныхъ и нервныхъ. Обыкновенно онѣ бываютъ длинно

*

вытянуты: первыя—въ томъ направленіи, въ которомъ сокращаются, а вторыя въ томъ,—по которому передается раздраженіе; специфическая функція въ обоихъ родахъ клѣтокъ выполняется, образующимися въ нихъ, волоконцами: у первыхъ—сократимыми, а у вторыхъ проводящими фибриллами.

При большой спеціализаціи въ формѣ и отправленіяхъ у большинства клѣтокъ въ тканяхъ многоклѣточныхъ организмовъ ослабляется и даже вполнѣ утрачивается способность къ дѣленію. Только эпителіальныя клѣтки на поверхности тѣла и кишечника, а у позвоночныхъ животныхъ красныя кровяныя тѣльца, постоянно замѣщаются путемъ клѣточнаго размноженія. У мускульныхъ клѣтокъ дѣленія рѣдки. Хрящевыя, костныя и соединительнотканныя клѣтки въ тѣлѣ взрослаго животнаго болѣе уже не дѣлятся. Вполнѣ дифференцированныя нервныя клѣтки также совершенно теряютъ свою способность къ размноженію.

Главное ограниченіе клѣтокъ въ тѣлѣ многоклѣточныхъ животныхъ состоитъ въ потерѣ ими способности къ самостоятельной жизни. Это зависитъ главнымъ образомъ отъ утраты способности къ самостоятельному принятію пищи. Нѣкоторые рабовладѣльческіе виды муравьевъ (Polyergus rufescens Latr.) не могутъ сами питаться и, если къ нимъ не допускать кормящихъ ихъ муравьевъ-рабовъ, погибаютъ даже при избыткѣ пищи. Подобно этому большинство клѣтокъ многоклѣточнаго организма зависятъ по отношенію къ питанію отъ другихъ клѣтокъ его, у животныхъ—отъ эпителіальныхъ клѣтокъ кишечника. Пища доставляется имъ хотя и не въ уже ассимилированномъ видѣ, но все же въ легко ассимилируемомъ. Даже такія клѣтки, у которыхъ мы замѣчаемъ всѣ свойства свободно живущихъ клѣтокъ и прежде всего также способность къ самостоятельному принятію пищи, какъ напримѣръ у бѣлыхъ кровяныхъ тѣлецъ, не могутъ жить внѣ организма: онѣ приспособились къ «средѣ» тѣла, къ сокамъ тѣла и при перенесеніи ихъ, напримѣръ, въ воду—погибаютъ, какъ морское животное въ прѣсной водѣ.

При установленіи раздѣленія труда между клѣтками въ организмѣ отдѣльныя отправленія сосредоточиваются въ опредѣленныхъ мѣстахъ внутри тѣла растенія или животнаго: различныя клѣтки не разсѣяны въ безпорядкѣ по тѣлу, но складываются въ группы одинаково функціонирующихъ клѣтокъ, въ такъ называемыя ткани. Такимъ образомъ, въ какомъ-нибудь многоклѣточномъ организмѣ существуетъ, вообще говоря, столько различныхъ тканей, сколько въ немъ различныхъ по своей функціи клѣтокъ. Разнообразіе тканей у животныхъ, естественно, гораздо значительнѣе, чѣмъ у растеній, такъ какъ значительнѣе и число различныхъ функцій: особыя ткани для такъ называемыхъ животныхъ функцій, для движенія и проведенія раздраженій у растеній отсутствуютъ.

У многоклѣточнаго организма ткани складываются въ органы. Представленіе о ткани создается конечно по особенностямъ ея состава, вродѣ того какъ – представленіе о деревѣ или желѣзѣ. Представленіе же объ органѣ получается изъ разсмотрѣнія его формы и положенія, вродѣ того какъ—представленіе о рычагѣ или колесѣ. Дѣятельность какого-нибудь органа опредѣляется тою тканью, которая принимаетъ главное участіе въ его построеніи, напримѣръ, въ листѣ растенія—клѣтками паренхимы съ хлорофилльными зернами, въ мозгу—нервными клѣтками; но вмѣстѣ съ этою тканью принимаютъ въ сложеніи органа участіе еще «вспомогательныя ткани», въ листѣ—сосудистые пучки, въ мозгу—поддерживающая ткань. Можно различать пластинчатые органы и массивные, не считая, конечно, такое раздѣленіе проводимымъ всегда. Къ пластинчатымъ органамъ относятся рѣшительно всѣ аппараты, содѣйствующіе обмѣну веществъ: листья и корни у растеній, органы дыханія, пищеваренія, разноса соковъ и выдѣленія у животныхъ. Отъ размѣровъ поверхности ихъ зависитъ объемъ обмѣна веществъ живого существа. Массивными же органами являются большая часть поддерживающихъ аппаратовъ тѣла растеній и животныхъ, затѣмъ,—мускулы и центральная нервная система животныхъ; они бываютъ тѣмъ массивнѣй, чѣмъ болѣе повышается потребность въ ихъ работѣ.

Дѣятельность ткани всегда однообразна соотвѣтственно составу ея изъ однообразныхъ клѣтокъ. Наоборотъ, отправленія одного и того же органа могутъ быть разнообраз-

ными, такъ какъ съ одной стороны онъ состоитъ не изъ одной, а изъ различныхъ тканей, съ другой стороны его расположеніе въ тѣлѣ можетъ обусловливать различную дѣятельность. Такъ, кишечникъ у многихъ низшихъ животныхъ служитъ одновременно и для всасыванія питательныхъ веществъ и для выдѣленія пищеварительныхъ соковъ, или, напримѣръ, мочевые канальцы (нефридіи) у многихъ кольчатыхъ червей служатъ одновременно и для удаленія выдѣляемыхъ веществъ, и для выведенія половыхъ продуктовъ. При дальнѣйшемъ раздѣленіи работы такія различныя функціи могутъ распредѣляться между отдѣльными участками одного первоначально простого органа. Напримѣръ, у позвоночныхъ животныхъ желудокъ, печень и поджелудочная железа, которые развиваются у зародыша изъ отдѣльныхъ частей одной кишечной трубки, заняты выдѣленіемъ различныхъ пищеварительныхъ соковъ, а собственно кишка удерживаетъ лишь задачу всасыванія подготовленныхъ для того питательныхъ веществъ. Съ другой стороны, одна изъ первоначальныхъ функцій можетъ совершенно утрачиваться, а вмѣстѣ съ тѣмъ первоначально побочная функція органа можетъ сдѣлаться главною. У самцовъ земноводныхъ первичныя почки служатъ какъ для выведенія продуктовъ обмѣна веществъ (мочи), такъ и для выведенія половыхъ продуктовъ; у пресмыкающихся же, птицъ и млекопитающихъ экскреторная функція первичныхъ почекъ совершенно утрачивается, благодаря тому, что возникаетъ новый мочевой органъ; тогда у самцовъ первичныя почки сохраняютъ только одну, бывшую раньше побочною, задачу—выведенія половыхъ продуктовъ, а у самокъ онѣ атрофируются. Чистики пользуются крыльями, служащими у другихъ птицъ только для полета, также, какъ веслами, при ныряніи въ воду; пингвины уже совсѣмъ не пользуются крыльями для полета и крылья служатъ имъ исключительно веслами при плаваньи. Подобное превращеніе органа называется смѣною функцій; оно встрѣчается довольно часто и имѣетъ большое значеніе для объясненія измѣненій у растеній и животныхъ.

Чѣмъ дальше заходитъ раздѣленіе труда, тѣмъ болѣе повышается работоспособность организма. Но съ достиженіемъ нѣкоторыхъ преимуществъ при этомъ—съ другой стороны возникаютъ и нѣкоторыя ограниченія. Чѣмъ далѣе идетъ раздѣленіе работы, тѣмъ болѣе многочисленны такіе органы, дѣятельность которыхъ совершенно необходима для поддержанія жизни цѣлаго. Если одинъ изъ нихъ перестаетъ служить, то уничтожается жизнь всего цѣлаго. У низшихъ живыхъ существъ съ мало выраженнымъ раздѣленіемъ труда между органами почти каждый участокъ тѣла достаточной величины, способенъ выполнять всѣ необходимыя для жизни функціи. Печеночный мохъ Marchantia [1]) или прѣсноводную гидру можно, напримѣръ, разрѣзать на мелкія части и каждый кусокъ будетъ продолжать жить, такъ какъ онъ содержитъ въ себѣ части всѣхъ немногочисленныхъ органовъ тѣла. Если же, напримѣръ, у сосны—будутъ объѣдены мышами или личинками майскихъ жуковъ—корни, или будетъ уничтожена гусеницами бабочекъ вся хвоя, то дерево погибаетъ. Также точно,—если у собаки будутъ повреждены микроорганизмами легкія или кишечникъ, или будетъ поранено сердце, или, наконецъ, благодаря болѣзни, будутъ неспособны къ работѣ почки,—то все животное умираетъ.

Каждое живое существо образуетъ одно живое цѣлое, одну законченную въ себѣ систему. Распредѣленіе работы между различными органами живого существа только въ томъ случаѣ ведетъ къ совмѣстной дѣятельности ихъ, если работа отдѣльныхъ органовъ правильнымъ образомъ скомбинирована. Такимъ образомъ работа и вмѣстѣ съ тѣмъ величина органа опредѣляется его отношеніями къ цѣлому, и между отдѣльными частями цѣлаго существуетъ тѣснѣйшая зависимость. Каждый органъ по отношенію къ массѣ работы, необходимой для сохраненія цѣлаго, требуетъ опредѣленное количество работы и отъ другихъ отдѣльныхъ частей организма. Напримѣръ, каждая работа мускуловъ требуетъ опредѣленнаго количества питательнаго матеріала и, слѣдовательно, предъявляетъ соотвѣтственное требованіе всасывающей дѣятельности кишечника; съ другой стороны

[1]) Маршанція имѣетъ видъ стелющихся, неправильно лопастныхъ, зеленыхъ листьевъ. У болѣе обыкновенной M. polymorpha это листовидное слоевище достигаетъ 10 стм. длины и 3 стм. ширины.

она порождаетъ опредѣленную массу продуктовъ обмѣна веществъ, для выдѣленія которыхъ нужна опять таки опредѣленная дѣятельность почекъ. Перенесеніе питательныхъ матеріаловъ и продуктовъ выдѣленія производится токомъ крови, а послѣдній зависитъ отъ работы сердца. Слѣдовательно величина сердца стоитъ въ связи съ размѣрами работы животнаго: поэтому оно, напр., у быстро плавающей форели сравнительно съ вѣсомъ ея тѣла больше, чѣмъ у медленно двигающагося карпа. Тамъ, гдѣ вмѣстѣ съ движеніемъ главную задачу обмѣна веществъ составляетъ полученіе тепла, какъ у теплокровныхъ птицъ и млекопитающихъ, расходъ тепла также оказываетъ вліяніе на величину сердца. Мелкое животное при своей сравнительно болѣе значительной поверхности тѣла теряетъ сравнительно больше тепла, чѣмъ крупное, относящееся къ тому же виду; поэтому у него и сердце сравнительно больше, чѣмъ у послѣдняго; такъ,—у новорожденнаго кролика вѣсъ сердца составляетъ 5,9% вѣса тѣла, а у взрослаго только 2,8%.

Эти отношенія между размѣромъ работы и величиною отдѣльныхъ органовъ тѣла, какъ то мы видѣли для мускуловъ кишечника, почекъ и сердца у позвоночныхъ животныхъ, не являются единственными. Такія-же отношенія существуютъ также между формою органовъ: какъ между отдѣльными органами, такъ и между ними и формою всего тѣла; это объясняется тѣмъ, что органы должны размѣщаться въ опредѣленномъ пространствѣ. Такъ, напр., легкія млекопитающихъ, въ особенности лѣвое, зависятъ отчасти въ своей формѣ отъ лежащаго между ними сердца; у черепахъ съ сжатою сверху внизъ формою тѣла легкія и печень коротки и широки, а у змѣй длинны и узки. Существуетъ, затѣмъ, выравниваніе общаго расхода питательныхъ веществъ: при большемъ расходѣ ихъ однимъ органомъ они берутся изъ другихъ органовъ. Существуютъ, наконецъ, химическія отношенія между органами: соки тѣла и кровь дѣйствуютъ на всѣ органы и если особенности этихъ соковъ и крови измѣняются отъ дѣятельности одного органа, то его вліяніе испытываютъ всѣ остальные. Такъ напр., щитовидная железа [1]) млекопитающихъ, повидимому, удаляетъ изъ крови вещества, оказывающія вредное вліяніе на мозгъ; разстройство въ дѣятельности этой железы оказывается вреднымъ для мозга, а ея полное удаленіе ведетъ за собой кретинизмъ. Вѣроятно, между частями одного организма существуютъ также многочисленныя соотношенія и другого рода. Вызываемыя вообще такими соотношеніями измѣненія одной части при измѣненіи другой называются коррелятивными (соотносительными).

Кювье первый указалъ на эти коррелятивныя измѣненія въ организмѣ, понимая подъ ними два существенно различныхъ явленія. Фактъ, что всѣ жвачныя являются въ то же время парнокопытными или что у каждаго сумчатаго кромѣ сумочныхъ костей [2]) существуетъ, какъ характерное отличіе скелета, загнутый внутрь отростокъ на нижней челюсти, Кювье называетъ корреляціей. Точно также онъ называетъ корреляціей и соотношенія между устройствомъ зубовъ и длиною кишечника:—съ одной стороны, у плотоядныхъ млекопитающихъ съ сравнительно незначительною длиною кишечнаго канала, съ другой—у растительноядныхъ съ очень длиннымъ кишечникомъ. Въ первомъ случаѣ рѣчь идетъ о существованіи вмѣстѣ двухъ особенностей, которыя, вѣроятно, не стоятъ въ необходимой связи другъ съ другомъ и только потому всегда встрѣчаются вмѣстѣ, что у предковъ соотвѣтственныхъ животныхъ (жвачныхъ или сумчатыхъ) эти особенности случайно существовали также вмѣстѣ. Въ послѣднемъ-же случаѣ Кювье меньшая или большая длина кишечнаго канала стоитъ въ близкомъ соотношеніи съ формою устройства зубовъ: и то, и другое обусловлено особенностями пищи. Длина кишекъ зависитъ отъ рода пищи не только у млекопитающихъ, но и у другихъ животныхъ: головастикъ, питающійся смѣшанною растительною и животною пищею, имѣетъ длинную кишку, а

---

[1]) Щитовидная железа, лежащая у человѣка впереди гортани, слагается изъ множества выстланныхъ эпителіемъ мѣшечковъ, наполненныхъ коллоидальною массою. Эти мѣшечки связаны въ одно цѣлое соединительною тканью, очень богатою кровеносными и лимфатическими сосудами. *Прим. ред.*

[2]) Сумочныя кости у сумчатыхъ млекопитающихъ служатъ для поддержки верхней стѣнки ихъ брюшной сумки. Онѣ соединены своими задними концами съ лобковыми костями таза. *Прим. ред.*

лягушка, питающаяся насѣкомыми,—короткую. Тѣ случаи, гдѣ всегда встрѣчаются вмѣстѣ, на нашъ взглядъ «случайно», двѣ особенности, какъ напр., двѣ пары конечностей и позвоночный столбъ, вслѣдствіе ихъ унаслѣдованія отъ одного предка, могутъ быть названы морфологической корреляціей. Отъ нея отличается физіологическая или функціональная корреляція, когда—совмѣстное появленіе опредѣленныхъ особенностей обусловлено фунціональными отношеніями между частями тѣла. Не всегда возможно рѣшить имѣемъ ли мы дѣло съ морфологической или функціональной корреляціей, ибо внутренняя созависимость органовъ между собою и ихъ зависимость отъ условій жизни намъ еще мало извѣстны. Ниже мы будемъ говорить только о функціональной корреляціи.

Очень часто встрѣчается и легко доступна наблюденію корреляція между половыми органами и такъ называемыми вторичными половыми признаками у самцовъ многихъ животныхъ. Появленіе гребня и шпоръ у пѣтуха, роговъ у оленя, бороды и низкаго голоса у мужчины—имѣютъ связь съ половыми железами; если отсутствуютъ послѣднія, то не образуются и первые. какъ то видно на каплунахъ, кастрированныхъ оленяхъ и на евнухахъ. Характерное устройство зубовъ у хищныхъ млекопитающихъ и сравнительно незначительная длина ихъ кишекъ возникли, весьма вѣроятно, вслѣдствіе питанія мясомъ, но доказать это болѣе точно не такъ легко. Совершенно загадочною представляется намъ внутренняя созависимость въ слѣдующихъ случаяхъ: черныя свиньи въ Виргиніи безопасно для себя ѣдятъ растущій на ихъ пастбищахъ красящій корень (Lachnanthes), бѣлыя же свиньи отъ него помираютъ; самцы бѣлыхъ кошекъ съ голубыми глазами бываютъ всегда глухи; кошки, шерсть которыхъ испещрена желтыми, бѣлыми и черными пятнами, оказываются всегда самками.

Для извѣстныхъ функціональныхъ корреляцій можно съ нѣкоторою вѣроятностью указать способъ соотношенія признаковъ. Это—тѣ корреляціи, которыя называются количественными или компенсаціей роста. Онѣ вытекаютъ изъ распредѣленія между извѣстными органами опредѣленнаго количества пищи. У ослиной травы (Oenothera biennis L.) и у другихъ растеній, съ богатымъ цвѣтеніемъ, почки, образующіяся послѣдними въ концѣ цвѣтенія, вовсе не распускаются, если не будутъ заблаговременно удаляться молодые плоды; въ послѣднемъ случаѣ почкамъ становится доступною пища, которая иначе пошла бы на созрѣваніе плодовъ. Подобнымъ же образомъ, конечно, объясняется различіе между двумя родами самцовъ у одного жука усача, Acanthophorus confinis Lameere; одни самцы имѣютъ длинныя верхнія челюсти и короткіе усики, другіе короткія верхнія челюсти и длинные усики. Породы куръ, у которыхъ развивается сильно хохолъ, не имѣютъ гребня. Такимъ образомъ здѣсь не хватаетъ однимъ органамъ того, что другими потребляется въ слишкомъ большомъ количествѣ. Можетъ быть надо считать за компенсацію роста также то явленіе, что у нѣкоторыхъ млекопитающихъ, у которыхъ особенно сильно развиваются заднія конечности, переднія остаются очень мало развитыми, какъ у кенгуру или у тушканчика (Dipus). Гораздо сомнительнѣе относить сюда соотношеніе между величиною конечностей и числомъ позвонковъ у нѣкоторыхъ животныхъ,—отношеніе, которое Гёте и Этьенъ Жоффруа Сентъ-Илеръ приводятъ, какъ примѣръ компенсаціи роста: у лягушекъ конечности велики, а число позвонковъ незначительно, у саламандры наоборотъ—многочисленны позвонки и слабо развиты конечности; безногая веретенница обладаетъ также болѣе многочисленными позвонками, чѣмъ ящерицы, съ хорошо развитыми конечностями. Имѣетъ ли здѣсь мѣсто дѣйствительно выравниваніе расхода питательныхъ веществъ, трудно рѣшить. Во всякомъ случаѣ изъ такого кажущагося выравниванія существуютъ исключенія: стоитъ только сравнить лебедя и фламинго; у одного—короткія, у другого—длинныя ноги, а число позвонковъ у обоихъ одинаково велико. Нельзя одинаковымъ образомъ измѣрять питательный матеріалъ, находящійся въ распоряженіи различныхъ видовъ животныхъ; такъ черепахи несомнѣнно имѣютъ въ своемъ распоряженіи бо̀льшую массу вещества для образованія костей, чѣмъ другія пресмыкающіяся. Поэтому можно говорить безъ сомнѣнія о компенсаціи роста только тогда, когда сравнивается различное развитіе особей одного и того же вида.

Г. Раздѣленіе живыхъ существъ.

1. Растеніе и животное.

Всѣ живыя существа издавна раздѣляются нами на растенія и животныхъ, и это раздѣленіе имѣетъ полное основаніе. Но если для каждаго ясно, что мохъ и дубъ относятся къ растеніямъ, а жукъ или лошадь къ животнымъ, то съ другой стороны трудно и даже невозможно привести признаки, которые были бы приложимы съ одной стороны ко всѣмъ растеніямъ, съ другой стороны—ко всѣмъ животнымъ. Точно также невозможно рѣзко разграничить низшія растенія отъ низшихъ животныхъ.

Старое положеніе гласитъ: «plantae vivunt, animalia vivunt et sentiunt», т. е. «растенія живутъ, животныя живутъ и обладаютъ раздражимостью». Переводъ слова «sentiunt» посредствомъ чувствуютъ или ощущаютъ былъ бы неправиленъ, ибо также и относительно животныхъ мы не могли бы сказать, что они только чувствуютъ, но должны были бы сказать, что у нихъ, благодаря раздраженію, возникаютъ движенія. Относительно высшихъ животныхъ весьма вѣроятно, что ихъ чувства и ощущенія такого же рода, что и у человѣка; но чѣмъ ниже мы спускаемся по ряду формъ животнаго царства, тѣмъ слабѣе становится эта аналогія, и никто уже не будетъ приписывать своихъ ощущеній какому-нибудь червю, медузѣ или губкѣ. Однако приводимое различіе между растеніями и животными и съ этой оговоркой остается невѣрнымъ. Также и растенія отвѣчаютъ на раздраженія движеніями, и если послѣднія вслѣдствіе своей медленности по большей части ускользаютъ отъ непосредственнаго наблюденія, то у нѣкоторыхъ растеній они бываютъ, наоборотъ, такъ же быстры и замѣтны, какъ у животныхъ: мимоза при различныхъ раздраженіяхъ складываетъ свои перистые листья; такъ называемыя щупальцы (сидящія на ножкахъ железы) на листьяхъ росянки (Drosera) наклоняются и прикасаются къ положенному на листъ кусочку бѣлка, тычинки барбариса (Berberis) сгибаются при механическомъ раздраженіи. По новѣйшимъ изслѣдованіямъ у растеній существуютъ даже особые органы для воспріятія раздраженія, которые можно сравнивать съ органами чувствъ животныхъ. Можно было бы, конечно, видѣть отличіе между раздражимостью у растеній и раздражимостью у животныхъ въ томъ, что у животныхъ эти явленія связаны съ нервною системою, которая у растеній отсутствуетъ. Однако и у одноклѣточныхъ животныхъ не можетъ быть рѣчи о нервной системѣ, а у губокъ, которыя относятся несомнѣнно къ животнымъ, она совершенно отсутствуетъ.

Линней приводитъ, какъ признакъ, отличающій животныхъ отъ растеній, кромѣ «чувствованія» еще самостоятельное движеніе. Если движеніе понимать, какъ перемѣну мѣста, то это было бы дальнѣйшимъ отличіемъ, потому что къ простымъ измѣненіямъ положенія при сохраненіи своего мѣста способно также и растеніе: многія изъ растеній поворачиваютъ свои листья въ опредѣленномъ направленіи къ солнцу и опускаютъ ихъ при наступленіи темноты; цвѣты раскрываются и снова закрываются, усы растеній и молодые побѣги у вьющихся растеній производятъ круговыя движенія. Наоборотъ, самостоятельное перемѣщеніе у растеній весьма рѣдко, и Унгеръ совершено послѣдовательно описалъ выхожденіе свободно подвижныхъ зародышей у водорослей подъ заглавіемъ «Растеніе въ моментъ превращенія въ животное» (Вѣна, 1843). Но есть рядъ дѣйствительно свободно двигающихся растеній, каковы напр. кремнеземныя водоросли (діатомовыя), а съ другой стороны существуютъ многочисленныя животныя, неподвижно прикрѣпленныя и только на первыхъ стадіяхъ своего развитія обладающія свободнымъ передвиженіемъ; таковы, напр., колоніи коралловъ и мшанокъ.

За весьма характерный признакъ растеній надо считать присутствіе въ нихъ хлорофилла, зеленаго красящаго вещества листьевъ, которое способно ассимилировать:—разлагать при содѣйствіи солнечнаго свѣта углекислоту и пользоваться ея углеродомъ и элементами воды для постройки органическихъ соединеній (прежде всего,—крахмала и другихъ углеводовъ). Хлорофиллъ содержится также въ красныхъ листьяхъ, напр. у

краснаго бука, въ багряныхъ морскихъ водоросляхъ, въ коричневыхъ діатомовыхъ водоросляхъ, и только маскируется другимъ красящимъ веществомъ. Хотя есть животныя въ которыхъ былъ точно также найденъ хлорофиллъ въ формѣ зеленыхъ тѣлецъ, какъ въ зеленой гидрѣ (Hydra viridis L), въ нѣкоторыхъ мелкихъ рѣсничныхъ червяхъ (Mesostomum viridatum O. Schm., Vortex viridis M. Schultze), у звѣздчатаго червя бонеліи (Bonellia viridis Rol.), у многихъ рѣсничныхъ инфузорій, каковы трубачъ (Stentor polymorphus Ehrbg.), туфелька (Paramaecium bursaria Ehrebg.) и др. Но во всѣхъ этихъ случаяхъ было доказано, что зеленыя тѣльца представляютъ мельчайшія водоросли, живущія въ клѣткахъ тѣла животнаго. Есть, однако, и животныя, которыя могутъ ассимилировать питательныя вещества съ помощью хлорофилла, связаннаго съ протоплазмой ихъ собственнаго тѣла, какъ то доказалъ Энгельманъ своими наблюденіями надъ одной рѣсничной инфузоріей, а именно надъ одной сувойкой (Vorticella), имѣющей сплошную зеленую окраску. Съ другой стороны паразитныя и гнилостныя растенія, которыя питаются органическими веществами, каковы напр. грибы, нѣкоторыя орхидеи или подъельникъ (Monotropa hypopitys L.),—лишены хлорофилла; тѣмъ не менѣе по своей организаціи они представляютъ настоящія растенія. У жгутоносцевъ, несмотря на присутствіе въ нихъ хлорофилла, часто бываетъ отверстіе для принятія твердой пищи и послѣдній способъ питанія можетъ дѣлать здѣсь совершенно излишнею ассимиляцію при помощи хлорофилла. Поэтому мы находимъ въ этомъ отрядѣ нѣкоторые роды совершенно лишенные хлорофилла, а въ другихъ родахъ встрѣчаются, рядомъ съ хлорофиллоносными ассимилирующими видами, также отдѣльные безхлорофилльные, поглощающіе твердую пищу, каковы Chlamydomonas hyalina и Synura putrida.

Что касается многоклѣточныхъ живыхъ существъ, то въ настоящее время уже не возникаетъ сомнѣній, имѣемъ ли мы въ какомъ-нибудь случаѣ дѣло съ животнымъ или съ растеніемъ. Но между одноклѣточными провести рѣзкой границы нельзя. Споръ о томъ, слѣдуетъ ли провести эту границу тамъ или здѣсь, не имѣетъ, однако, значенія, такъ какъ отсутствіе такой границы указываетъ только на то, что царство растеній и царство животныхъ берутъ начало изъ одного общаго корня.

Наоборотъ, весьма важно для пониманія формы и организаціи растеній и животныхъ подробнѣе остановиться на вышеуказанномъ различіи между высшими представителями обоихъ царствъ. Это различіе вытекаетъ въ концѣ концовъ изъ способа питанія. Растеніе создаетъ органическое вещество изъ неорганическаго: оно поглощаетъ углекислоту изъ воздуха, воду съ растворенными въ ней, содержащими азотъ и другими солями—изъ почвы и строитъ изъ этого при помощи хлорофилла, освѣщаемаго солнцемъ, крахмалъ, а затѣмъ и бѣлковыя вещества; при этомъ освобождается кислородъ. Животное же для своего питанія, кромѣ кислорода и воды, нуждается въ органической пищѣ; оно само не можетъ построить послѣднюю изъ неорганическихъ соединеній.

Этимъ объясняется контрастъ въ организаціи растенія и животнаго. Растеніе всегда находитъ свои питательныя вещества въ воздухѣ и въ почвѣ, если тамъ — достаточно влажности и встрѣчаются соотвѣтственныя соли. Оно можетъ не обладать способностью къ перемѣщенію, но должно имѣть достаточно большую поверхность, чтобы быть въ состояніи поглощать путемъ осмоса питательныя вещества въ необходимомъ количествѣ. Эта поглощающая поверхность разрастается въ формѣ листьевъ въ воздухѣ и корней въ почвѣ.—Совершенно иныя условія для нахожденія пищи у животнаго. Кислородъ всегда его окружаетъ—и въ атмосферѣ, и—въ расторенномъ видѣ—въ водѣ. Поэтому у водяныхъ животныхъ въ дыханіи принимаетъ участіе часто вся поверхность тѣла; въ водѣ, гдѣ животному нечего бояться высыханія, на его поверхности могутъ развиваться выросты въ формѣ жабръ; разростаніемъ ихъ увеличивается поверхность соприкосновенія тѣла съ содержащею кислородъ водою Наоборотъ, у наземныхъ животныхъ, боящихся высыханія, поверхность, черезъ которую происходитъ дыханіе, разростается внутрь тѣла:—отчасти въ формѣ легкихъ, отчасти въ формѣ дыхательныхъ трубокъ. Что касается пищи, то органическая пища въ жидкомъ, удобнымъ для всасыванія состояніи содержится лишь въ

живыхъ существахъ. Животныя, обитающія какъ паразиты въ тѣлѣ другихъ животныхъ, имѣютъ возможность всасывать жидкія органическія вещества всею своею поверхностью, и нѣкоторыя дѣйствительно это дѣлаютъ, какъ солитеры или паразитическій ракъ Sacculina (рис. 16); поэтому поверхность тѣла подобныхъ животныхъ бываетъ увеличена,— у солитеровъ путемъ сплющиванія тѣла, у Sacculina путемъ развѣтвленія корнеобразныхъ отростковъ, которые проходятъ черезъ все тѣло хозяина. Обыкновенно, однако, свою органическую пищу животныя должны еще подготовить для всасыванія. Большею частью это происходитъ лишь послѣ того, какъ пища поступитъ внутрь ихъ тѣла; поэтому и поверхность, черезъ которую происходитъ осмосъ при всасываніи пищи, разрастается внутри; такою поверхностью служатъ стѣнки кишечника. Животное не всюду находитъ для себя органическую пищу; оно должно ее отыскивать и нуждается для этого въ свободномъ перемѣщеніи и въ болѣе высокой раздражимости. Только у водяныхъ животныхъ служащіе пищею живые организмы или не живыя органическія вещества могутъ въ избыткѣ доставляться теченіемъ въ водоворотѣ, вызываемомъ животнымъ. Поэтому прикрѣпленныхъ или мало подвижныхъ животныхъ, если оставить въ сторонѣ паразитовъ, мы встрѣчаемъ только въ водѣ; таковы напр. формы полиповъ у кишечнополостныхъ животныхъ, губки, мшанки и плеченогія, многіе черви и многія мягкотѣлыя. Большинство водяныхъ животныхъ, однако, и всѣ наземныя свободно-подвижны; значительное увеличеніе поверхности тѣла только мѣшало бы подвижности животнаго, поэтому у подвижныхъ животныхъ поверхность, черезъ которую происходитъ дыханіе, а также по большей части поверхность, черезъ которую происходитъ выдѣленіе, всегда находятся внутри тѣла.

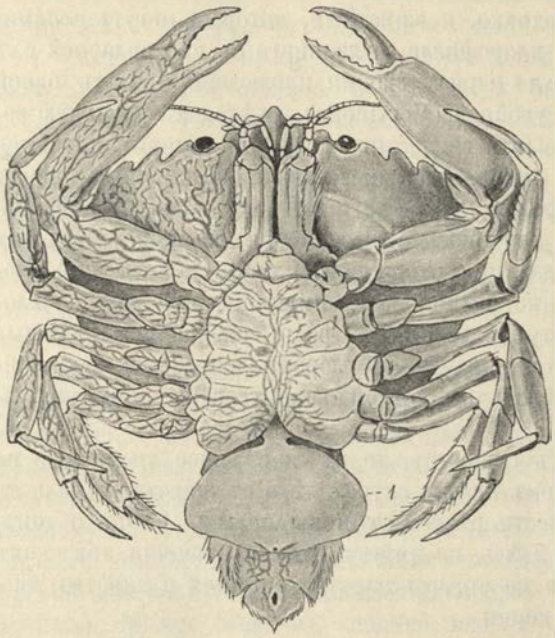


Рис. 16. Sacculina carcini Thomps.,—паразитическій усоногій ракъ на крабѣ (Carcinus maenas Leach). Отъ мѣшкообразнаго тѣла паразита (1), сидящаго на брюшкѣ краба, отходятъ внутрь тѣла краба корневидные выросты, изображенные на лѣвой сторонѣ рисунка. Увелич. въ $1^1/_2$ раза. Изъ стѣнныхъ таблицъ Лейкартъ-Нитче.

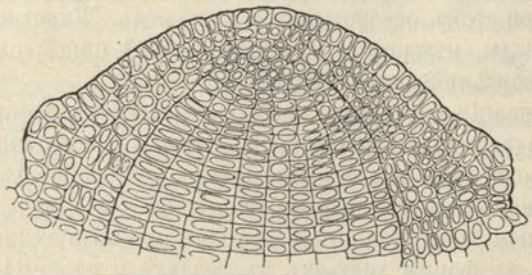


Рис. 17. Продольный разрѣзъ черезъ точку роста зимней почки благородной ели, увеличено. По Саксу.

Впячиваніе внутрь тѣла участковъ, служащихъ для обмѣна веществъ, создаетъ очертаніе тѣла совершенно иное, чѣмъ образованіе выступовъ и складокъ наружу. Растенія имѣютъ компактные зачатки органовъ; ихъ первоначальная ткань, это—паренхима съ сжатыми другъ съ другомъ въ видѣ многогранниковъ клѣтками, какъ то мы видимъ въ типичной формѣ у зародышей растеній и въ ихъ точкахъ роста (рис. 17); изъ паренхимы происходятъ другія ткани. У животныхъ, наоборотъ, первоначальная ткань имѣетъ совершенно плоскую форму въ видѣ листка; это—эпителей. У низшихъ многоклѣточныхъ животныхъ, у кишечнополостныхъ (напр., у нашей прѣсноводной гидры; рис. 18), всѣ органы тѣла остаются впродолженіи жизни животнаго въ формѣ эпителіальной ткани.

У выше стоящихъ животныхъ (ср. рис. 19) на первыхъ стадіяхъ развитія возникаютъ точно также только эпителіи, такъ называемые зародышевые пласты; встрѣчающіяся у взрослыхъ высшихъ животныхъ массивныя ткани, какъ напр., мускульная ткань позвоночныхъ, возникаютъ также изъ эпителіальныхъ образованій.

Постоянно расходуемая при оживленномъ движеніи энергія требуетъ у животныхъ разрушенія нѣкотораго количества веществъ, которыя у растеній могутъ идти на ростъ тѣла. Мелкія животныя при одинаковой формѣ съ крупными имѣютъ болѣе значительную, чѣмъ они, по отношенію къ массѣ тѣла наружную и внутреннюю поверхность. Этотъ важный фактъ становится вполнѣ очевиднымъ, если сравнивать между собою три куба, ребра которыхъ имѣютъ длину въ 1, 2 и 3 см. Первый изъ нихъ имѣетъ поверхность въ 6 кв. см., а объемъ—въ 1 куб. см.; поверхность второго—24 кв. см., а объемъ—8 куб. см.; у третьяго соотвѣтственныя величины будутъ 54 кв. см. и 27 куб. см. Такимъ образомъ, въ то время какъ ребра относятся какъ 1:2:3, отношеніе поверхностей равно 1:4:9, а объемовъ 1:8:27. Слѣдовательно, поверхность растетъ пропорціонально квадрату, а объемъ и вмѣстѣ съ тѣмъ масса тѣла пропорціонально кубу длины соотвѣтственнаго ребра; или иначе говоря, на 1 куб. см. объема приходится въ первомъ случаѣ 6, во второмъ только 3, а въ третьемъ лишь два кв. см. поверхности. Подобно кубамъ, гдѣ эти отношенія легче всего замѣтны, относятся между собою и тѣла другой формы, подобныя (геометрически) другъ другу. Поэтому у мелкихъ животныхъ поверхности всасывающія пищу, въ особенности поверхность кишечника, по отношенію къ массѣ тѣла больше, чѣмъ у схожихъ съ ними болѣе крупныхъ животныхъ, слѣдовательно и у молодыхъ животныхъ больше, чѣмъ у взрослыхъ. Такъ какъ масса всасываемыхъ питательныхъ веществъ при достаточномъ количествѣ ихъ (и естественно при одинаковыхъ особенностяхъ организма) зависитъ отъ величины всасывающей поверхности, то молодыя животныя поставлены по отношенію къ питанію въ лучшія условія, чѣмъ взрослыя. На одну единицу массы тѣла у нихъ приходится болѣе пищи; они поглощаютъ больше, чѣмъ нужно и поэтому излишекъ веществъ идетъ на ростъ животнаго. Этотъ излишекъ веществъ становится по мѣрѣ роста животнаго все менѣе значительнымъ, такъ какъ относительные размѣры поверхности кишечника постоянно уменьшаются, и въ концѣ концовъ наступаетъ такого рода равновѣсіе,

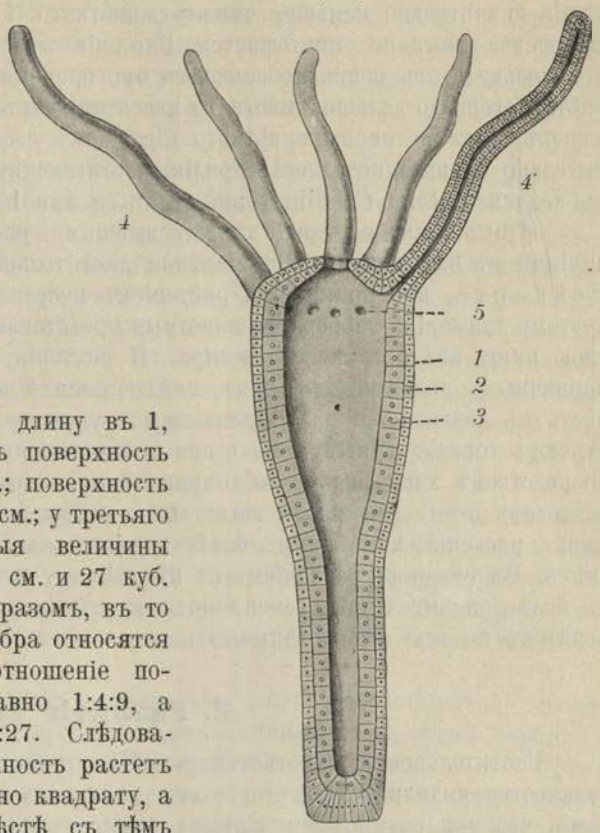


Рис. 18. Схема прѣсноводной гидры (Hydra) разрѣзанной вдоль. 1—наружный пластъ, 2—поддерживающая пластинка, 3—внутренній пластъ, 4—щупальца, 4'—одно изъ нихъ, разрѣзанное вдоль, 5—продолженіе кишечной полости въ щупальце.

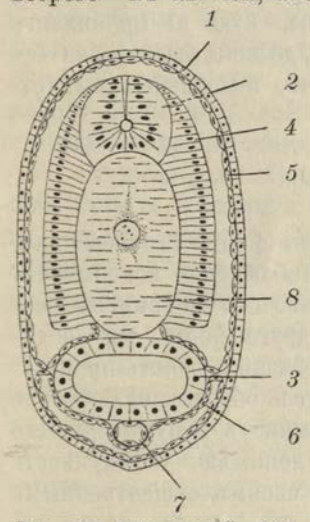


Рис. 19. Поперечный разрѣзъ черезъ средину тѣла молодой личинки лонцетника. 1—эпителій тѣла, 2—трубка спинного мозга, 3—эпителій кишки, 4—зачатокъ мускулатуры, 5—зачатокъ кожи въ собств. смыслѣ, 6—эпителіальная выстилка полости тѣла, 7—кровеносный сосудъ, 8—спинная струна (хорда). 1 и 2 происходятъ изъ наружнаго зародышеваго листка, 3 и 8—изъ внутренняго, 4 и 7—изъ средняго. По Гатчеку.

что всасываемой пищи оказывается достаточно лишь на покрытіе издержекъ при отравленіяхъ животнаго, — при движеніи, при процессахъ раздраженія и т. п. Тогда ростъ прекращается, животное «выросло». У растенія активное движеніе и процессы раздраженія значительно меньше, чѣмъ у животнаго, и тотъ избытокъ пищи, который идетъ на ростъ, этимъ не уничтожается. Растеніе въ своемъ ростѣ гораздо менѣе ограничено, по скольку этотъ ростъ не зависитъ отъ времени года или отъ образованія сѣмянъ: оно растетъ гораздо дольше животнаго и поэтому часто достигаетъ значительно большихъ размѣровъ; даже великаны животнаго міра, какъ слоны и киты, кажутся небольшими сравнительно съ эвкалиптами Австраліи, достигающими часто болѣе ста метровъ высоты, и съ веллингтоніями (Wellingtonia gigantea Lindl.) Калифорніи.

Итакъ главное отличіе между высшими растеніями и животными связано съ различіями въ ихъ питаніи. Вся картина растительнаго организма вытекаетъ, какъ говоритъ Лейкартъ, изъ поглощенія растеніемъ неорганической пищи и изъ отсутствія у него поэтому движенія; наоборотъ, животныя представляютъ подвижные организмы, получающіе свою пищу изъ органическаго міра. И растенія, и животныя развились вѣроятно изъ первичныхъ подвижныхъ формъ, заключавшихъ въ себѣ хлорофиллъ. У растеній способность къ движенію и раздражимость отступаютъ на задній планъ, потому что здѣсь онѣ играютъ гораздо меньшую роль при добываніи пищи. У животныхъ исчезла ассимиляція посредствомъ хлорофилла, но сохранилась возможность поглощать органическую пищу; благодаря этому для жизни животныхъ открылись области, которыя были закрыты для жизни растеній, какъ напр. болѣе значительныя водныя глубины, куда не проникаетъ свѣтъ. Въ связи съ различіемъ въ питаніи,—у животныхъ, далѣе, должны были развиться въ болѣе значительной степени подвижность и раздражимость, что наложило ясный отпечатокъ на всю ихъ организацію.

2. Различія видовъ.

Растительное и животное царство выступаетъ передъ нами въ формѣ безчисленнаго количества индивидуумовъ съ очень различною внѣшностью. Наблюденіе показываетъ намъ, что при размноженіи живыхъ существъ получаются формы всегда съ тѣми же особенностями, что у ихъ родителей. Всѣ такія похожія другъ на друга формы мы соединяемъ въ одно цѣлое. Это—тотъ же пріемъ обобщенія, которому обязаны своимъ происхожденіемъ названія, употребляемыя въ просторѣчіи; естествоиспытатель обозначаетъ объектъ своего наблюденія такимъ же образомъ, какъ напр., народъ называетъ окружающія его живыя существа—розою, липою, дождевымъ червемъ, карпомъ, лошадью. Совокупность такихъ живыхъ существъ, которыя сходны другъ съ другомъ по своимъ существеннымъ особенностямъ, натуралистъ называетъ видомъ.

Соединеніе болѣе сходныхъ видовъ въ единицы высшаго порядка также представляетъ обобщеніе, которымъ пользуется и народъ при знакомствѣ съ природою, когда говоритъ о деревьяхъ, кустарникахъ, червяхъ, летучихъ мышахъ и т. п. Такое соединеніе сходныхъ между собою видовъ требуетъ отъ изслѣдователя, однако, болѣе глубокаго вниманія. Онъ придаетъ главное значеніе не признакамъ, отличающимъ одну группу видовъ отъ другой, но признакамъ, которыми обладаютъ всѣ виды одной группы; поэтому онъ долженъ ближе изучить эти общіе признаки видовъ. Такимъ образомъ первыя попытки установленія отдѣльныхъ группъ организмовъ были очень несовершенными.

Наука о растеніяхъ и животныхъ первое время послѣ вновь пробудившагося интереса къ естествознанію была прежде всего занята тѣмъ, чтобы привести живыя существа въ систему и чтобы вмѣстѣ съ тѣмъ создать порядокъ въ безконечномъ хаосѣ ихъ формъ. Послѣ ряда работъ другихъ наблюдателей, изъ которыхъ укажемъ лишь на итальянца Андреаса Цезальпинуса (1519—1603) и англичанина Джона Рэя (1628—1707),—появляются работы шведа Карла Линнея (1707—1778). Интересуясь формами живыхъ существъ, онъ рѣзко разграничилъ, съ одной стороны, отдѣльные

виды растеній и животныхъ, а съ другой стороны, соединилъ ихъ въ группы высшихъ порядковъ, и, такимъ образомъ, положилъ основаніе научной систематикѣ. Послѣ него многочисленные изслѣдователи продолжали работать надъ тѣмъ же зданіемъ и все болѣе и болѣе улучшали и расширяли систему. Чѣмъ болѣе развивались наши знанія о строеніи и о развитіи организмовъ, тѣмъ правильнѣе могли оцѣниваться сходства и различія между ними; такимъ образомъ принимаемая въ то или иное время система даетъ представленіе (хотя и не безъ оговорокъ) о состояніи въ данное время вообще науки о растеніяхъ или животныхъ.

Систематическая единица живыхъ существъ называется видомъ (species); рядъ видовъ съ схожими признаками образуютъ одинъ родъ. Соотвѣтственно этому со времени Линнея каждый организмъ обозначается въ наукѣ двумя латинскими или латинизированными именами, изъ которыхъ одно представляетъ названіе рода, общее для всѣхъ видовъ даннаго рода, а другое - названіе вида, отличающее данный видъ отъ родственныхъ видовъ. Такъ, напримѣръ, и волкъ и лиса относятся къ роду Canis; научное названіе перваго будетъ Canis lupus, второго Canis vulpes. Къ полному названію прибавляется еще имя натуралиста, давшаго имя и описаніе вида; такъ какъ различными авторами описывались иногда одинаковые виды подъ различными названіями или различные виды подъ одинаковымъ названіемъ, то только при указаніи автора возможно избѣжать смѣшенія видовъ. Такъ напримѣръ, подъ названіемъ Carabus granulatus, даннымъ Линнеемъ, былъ описанъ Фабрициусомъ другой жукъ;—онъ извѣстенъ теперь подъ именемъ C. cancellatus. Иллигеръ, замѣтившій это смѣшеніе, долженъ былъ перекрестить видъ Фабрициуса C. granulatus и далъ ему названіе C. cancellatus; такимъ образомъ названія C. granulatus L. и C. cancellatus Fabr., съ одной стороны, а названія C. granulatus Fabr. и C. cancellatus Ill., съ другой стороны, соотвѣтствуютъ одному виду; они представляютъ синонимы.

Сходные роды образуютъ одно семейство,—напримѣръ, роды Canis и Otocyon—семейство Canidae, а стоящія близко другъ къ другу семейства соединяются въ одинъ отрядъ,—въ нашемъ примѣрѣ Canidae съ семействами Felidae, Ursidae, Mustelidae—въ отрядъ хищныхъ, Carnivora. Отряды съ общими признаками образуютъ вмѣстѣ одинъ классъ, напримѣръ, хищныя (Carnivora) съ насѣкомоядными (Insectivora), грызунами (Rodentia), сумчатыми (Marsupialia) и др.—классъ млекопитающихъ (Mammalia). Классы по ихъ сходнымъ признакамъ соединяются въ типы; такъ,—млекопитающія, птицы, пресмыкающіяся, земноводныя и рыбы—въ типъ позвоночныхъ. Чѣмъ мелче систематическія категоріи, къ которымъ относятся какіе-нибудь два вида, тѣмъ больше у нихъ общихъ признаковъ.

Основаніемъ для систематики служитъ различеніе видовъ. Представленіе о видѣ самымъ непосредственнымъ образомъ создается сходствомъ между родителями и ихъ потомками; поэтому эта систематическая единица издавна представляла наибольшій интересъ. Линней полагалъ, что виды представляютъ постоянныя, неизмѣнныя величины, которыя были даны съ самаго начала: «мы насчитываемъ столько видовъ, сколько было первоначально сотворено различныхъ формъ», говоритъ онъ въ своей «Philosophia botanica» (§ 157). Для различенія же видовъ онъ не даетъ никакихъ опредѣленно формулированныхъ положеній, но слѣдуетъ лишь своему личному усмотрѣнію. Также и въ работахъ послѣдующихъ натуралистовъ оставалось произвольнымъ рѣшеніемъ относить ли двѣ формы съ извѣстнымъ количествомъ различій къ одному и тому же виду или отдѣлять другъ отъ друга, какъ различные виды. Хотя неоднократно дѣлались попытки точнаго опредѣленія понятія «видъ», но элементъ произвола не удавалось устранить. Такъ было дѣло, напримѣръ, и съ опредѣленіемъ, даннымъ Кювье: «видъ есть совокупность всѣхъ индивидуумовъ, которые обладаютъ общими наиболѣе существенными признаками, происходятъ другъ отъ друга и даютъ плодущее потомство». Но какія особенности считать существенными, это могло быть опредѣлено только усмотрѣніемъ изслѣдователя; что же касается двухъ другихъ критеріевъ, то примѣненіе ихъ на практикѣ, при установленіи видовъ обыкновенно было совершенно невозможно.

Если бы виды были неизмѣнчивы, если бы всѣ индивидуумы одного вида были бы по крайней мѣрѣ по опредѣленнымъ точно измѣримымъ и выражаемымъ числами признакамъ сходны между собой, какъ кристаллы, и если бы отдѣльные виды отличались другъ отъ друга опредѣленнымъ количествомъ особенностей, то тогда бы не могло возникать сомнѣній при установленіи границъ видовъ. Такъ какъ, однако, ничего подобнаго нѣтъ, то примѣненіе на практикѣ нашихъ понятій о видѣ, часто создаетъ затрудненія. Всего яснѣе они сказываются въ разницѣ сужденій, высказываемыхъ различными добросовѣстными изслѣдователями относительно однихъ и тѣхъ же группъ животныхъ или растеній. Кохъ, напримѣръ, различаетъ 52 вида ястребинокъ (Hieracium), встрѣчающихся въ Германіи, Фризъ—106, Негели—болѣе 300. Родъ пчелъ Sphecodes Зихель раздѣляетъ на 3 вида, Ферстеръ—на 150, Гагенъ—на 26. Европейская беззубка (Anodonta) была раздѣлена Кюстеромъ и Гельдомъ на 26 видовъ, изъ которыхъ одинъ въ свою очередь былъ раздѣленъ на 11 варіететовъ; Россмэсслеръ, Кобельтъ и др. различаютъ только 6 или 8 видовъ; болѣе новые французскіе авторы склонны считать почти 400 видовъ; Ли и нѣкоторые англійскіе авторы соединяютъ всѣ формы въ одинъ только видъ, и, наконецъ, въ послѣднее время Клессэнъ раздѣлилъ этотъ родъ на основаніи

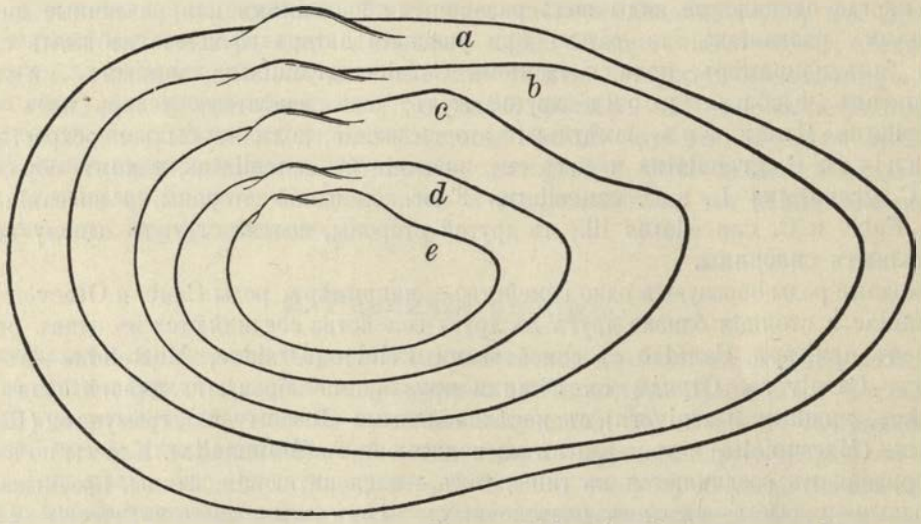


Рис. 20. **Контуры пяти типовъ раковинъ нормальной взрослой беззубки (Anodanta cygnea L.):** *a*—типъ cignea, *b*—варіац. cellensis, *c*—варіац. piscinalis, *d*—варіац. anatina, *e*—варіац. lacustrina. Приблизительно въ 2/3 натуральной величины. По Бюхнеру.

анатомическихъ отличій мягкаго тѣла на два вида, которые лучше всего называть: Anodonta cygnea L. и An. complanata Zgl.

Значительное несогласіе во взглядахъ въ послѣднемъ случаѣ зависитъ отъ необыкновенной измѣнчивости Anodonta cygnea L какъ по формѣ (рис. 20), такъ и по величинѣ ея, по толщинѣ и окраскѣ раковины и ея перламутроваго слоя. Въ сосѣднихъ бассейнахъ могутъ попадаться совершенно различныя раковины и даже въ одномъ и томъ же прудѣ могутъ встрѣчаться въ различныхъ мѣстахъ не одинаковыя формы. Такъ, намъ извѣстно большое количество формъ, которыя можно сгруппировать вокругъ отдѣльныхъ центровъ (послѣднихъ насчитываютъ около пяти); всѣ столь сильно различающіяся формы связываются другъ съ другомъ переходами. Кромѣ того опыты показали, что при пересаживаніи беззубокъ изъ одного бассейна въ другой можетъ происходить превращеніе одной формы въ другую; особенности раковины зависятъ отъ внѣшнихъ условій, отъ песчанаго, илистаго или богатаго гумусомъ грунта и отъ особенностей воды. Если такіе ряды формъ раздѣлять на отдѣльные виды, то принимаемыя границы между видами будутъ проведены совершенно произвольно, а поэтому будетъ произвольно и число видовъ. Единственный выходъ состоитъ въ томъ, чтобы всѣ эти формы считать за одинъ видъ; внутри

него можно затѣмъ главныя формы принимать за варіететы. Но общаго описанія для всего ряда формъ дать невозможно.

Такимъ образомъ къ одному виду относятся кромѣ особей, подходящихъ подъ описаніе вида, также всѣ, хотя и уклоняющіяся отъ него, но на столько связанныя съ нимъ промежуточными формами, что ихъ нельзя отъ него рѣзко отграничить (Дёдерлейнъ).

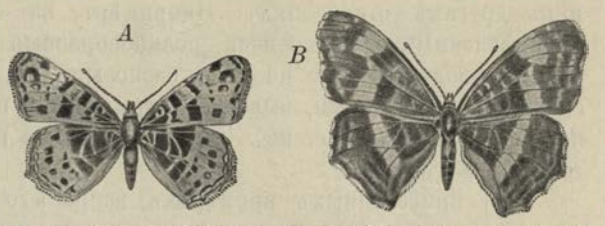


Рис. 21. Vanessa levana L. *A*—весенняя форма изъ перезимовавшей куколки; *B* лѣтняя форма (var. prorsa L.), развивающаяся изъ яицъ предыдущей формы.

Есть также случаи, гдѣ приходится считать за одинъ видъ различныя формы, не связанныя между собою переходами; въ такихъ случаяхъ различныя формы, несмотря на свои отличія, должны находиться въ родственныхъ отношеніяхъ другъ къ другу, т. е. происходить другъ отъ друга, говоря словами Кювье въ его опредѣленіи «вида». Это касается прежде всего всѣхъ стадій развитія одного и того-же организма. Дышащій жабрами аксолотъ разсматривался раньше за особый видъ (Siredon pisciformis), — тѣмъ болѣе, что онъ въ такомъ состояніи достигаетъ половой зрѣлости; но затѣмъ было найдено, что при извѣстныхъ условіяхъ аксолоты проходятъ метаморфозъ подобно личинкамъ пятнистой саламандры, теряютъ жабры, и пріобрѣтаютъ вмѣсто хвоста съ плавникомъ круглый хвостъ; такіе аксолоты становятся тогда похожими на мексиканскую саламандру, называемую амблистомою, Amblystoma mexicanum Cope; поэтому и аксолота пришлось отнести къ тому же виду амблистомы и измѣнить его прежнее видовое названіе. То же самое надо сказать и о различныхъ половыхъ особяхъ одного и того же вида. Линней считалъ, напримѣръ, самцевъ и самокъ нашего обыкновеннаго усача Leptura rubra L. за два различныхъ вида и называлъ красную самку его L. rubra, а коричневато-желтаго самца L. testacea; естественно, оба вида были соединены вмѣстѣ, какъ только стало извѣстно, что ихъ отличія представляютъ лишь половые признаки. Двѣ небольшія бабочки нашихъ лѣсовъ, Vanessa levana L. и V. prorsa L. (рис. 21), изъ которыхъ одна летаетъ весной, а другая—осенью, считались раньше, благодаря ихъ различной окраскѣ, за различные виды; теперь же извѣстно, что куколки, изъ которыхъ вылупляется V. levana L. перезимовываютъ, а V. prorsa L. раз-

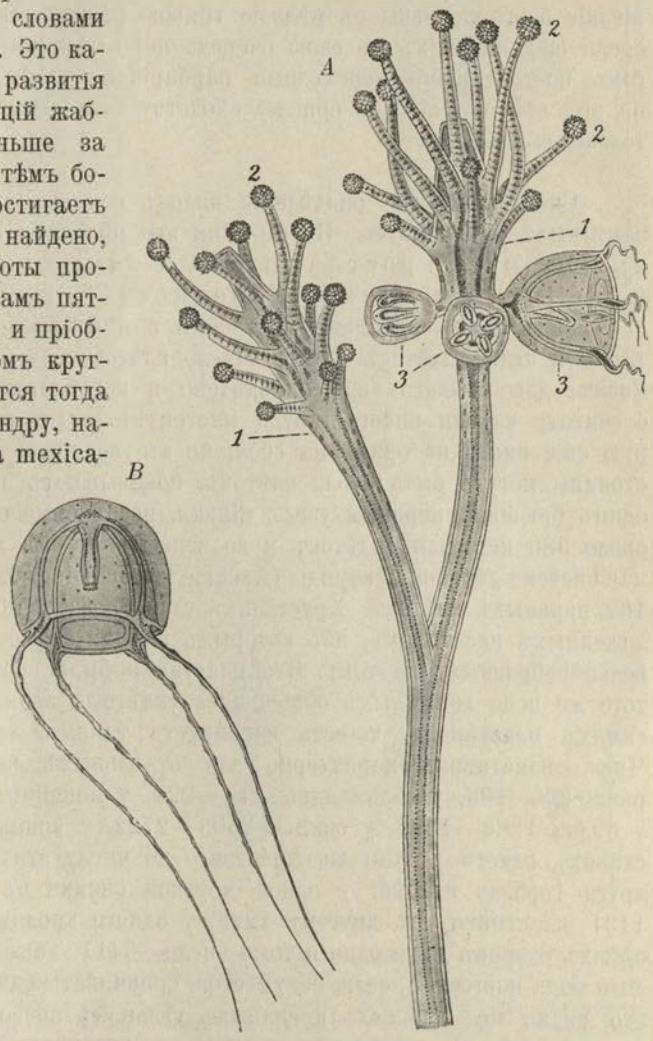


Рис. 22. Syncoryne fruticosa Allm. *A*—часть колоніи полиповъ; *B*—поколѣніе медузъ. 1—полипы со щупальцами (2) и съ различно развитыми почками медузъ (3). По Ольмэну.

вивается въ теченіе лѣта, и что подъ вліяніемъ температурныхъ условій, дѣйствующихъ на куколку, изъ яицъ V. levana L. развивается V. prorsa L., а изъ яицъ V. prorsa L.—V. levana L; они относятся слѣдовательно къ одному и тому же виду. Различныя формы, принадлежащія къ одному и тому же виду, могутъ находиться между собою еще и въ другихъ отношеніяхъ. Напримѣръ, изъ яицъ гидромедузъ развиваются, ведущія прикрѣпленный образъ жизни, полипообразныя существа; они не образуютъ въ себѣ половыхъ продуктовъ, но на нихъ безполымъ путемъ посредствомъ почкованія возникаютъ снова медузы, которыя, выросши, отрываются, плаваютъ свободно въ водѣ и достигаютъ половой зрѣлости (рис. 22). Такимъ образомъ полипъ и медуза представляютъ одинъ и тотъ же видъ.

Въ приведенныхъ примѣрахъ вопросъ о соединеніи различныхъ формъ въ одинъ видъ вполнѣ рѣшается цикломъ развитія организма, но есть случаи, когда рѣшеніе вопроса остается произвольнымъ: это такъ называемыя мѣстныя варіаціи (рассы). Напримѣръ, левъ варьируетъ довольно значительно въ своей величинѣ, развитіи гривы и окраскѣ. Мелкіе азіатскіе львы съ рѣдкою гривою рѣзко отличаются отъ африканскихъ формъ, а среди африканскихъ въ свою очередь ясно отличимы и не всегда связаны другъ съ другомъ постепенными переходами барбарійскіе львы, сенегальскіе и капскіе. Несмотря на это, всѣ они по ихъ общему сходству считаются за одинъ видъ или по крайней мѣрѣ только за подвиды.

Систематическое раздѣленіе видовъ основывается на наружныхъ болѣе или менѣе замѣтныхъ признакахъ. Но не одни эти признаки составляютъ отличія видовъ. Видовыя отличія простираются до самыхъ мелкихъ морфологическихъ и физіологическихъ особенностей организма.

Такъ какъ организмъ построенъ изъ клѣтокъ, то видовыя отличія его касаются также и этихъ клѣтокъ. Такъ,—число клѣтокъ, изъ которыхъ построенъ взрослый организмъ, для каждаго вида опредѣлено и колеблется въ извѣстныхъ границахъ. Правда, сосчитать клѣтки какого-нибудь многоклѣточнаго организма представляетъ задачу, которую еще никто не бралъ на себя; но это возможно для отдѣльныхъ органовъ. Какъ постоянны могутъ быть числа клѣтокъ, показываютъ нѣкоторыя вычисленія: по Аппати одинъ брюшной нервный узелъ піявки, независимо отъ ея возраста, содержитъ въ себѣ около 380 нервныхъ клѣтокъ и во всякомъ случаѣ не болѣе 400 и не менѣе 350; нервная система дѣтской аскариды (Ascaris lumbricoides L.) состоитъ по Гольдшмидту изъ 162 нервныхъ клѣтокъ. Хрусталикъ глаза позвоночныхъ состоитъ изъ радіально расположенныхъ пластинокъ, изъ которыхъ каждая сложена изъ одного ряда видоизмѣненныхъ волокнообразныхъ клѣтокъ. Эти пластинки были сосчитаны, и оказалось, что у одного и того же вида животныхъ общее число клѣтокъ этихъ пластинокъ пропорціонально числу самихъ пластинокъ, то-есть варьируетъ такимъ же образомъ, какъ число послѣднихъ. Число пластинокъ характерно для отдѣльныхъ видовъ. У тритона, напримѣръ, оно равно 98—103, у саламандры 216—224, у ящерицы 114—128, у веретенницы 93—102, у бѣлки 1286—1332, у свиньи 2503—2722, у кошки 3411—3623. Правый и лѣвый хрусталикъ одного и того же животнаго по числу этихъ пластинокъ отличаются другъ отъ друга гораздо слабѣе; у одной морской свинки въ одномъ хрусталикѣ было насчитано 1131 пластинка, въ другомъ 1223, у одного кролика—2561 и 2569, у одной кошки съ обѣихъ сторонъ даже одно и тоже число—3411. Также и величина клѣтокъ для каждаго вида постоянна, если, разумѣется, сравнивать одинаковые роды клѣтокъ. Всего яснѣе это видно на красныхъ кровяныхъ тѣльцахъ позвоночныхъ. Діаметръ круглыхъ кровяныхъ тѣлецъ у слона равенъ 9,4μ, у человѣка 7,7μ, у собаки 7,3μ, у кролика 6,9μ, у овцы 5,0μ, у козы 4,1μ, у кабарги 2,5μ. У прочихъ позвоночныхъ,—а изъ млекопитающихъ у семейства верблюдовъ,—красныя кровяныя тѣльца имѣютъ эллиптическую форму; у ламы размѣръ ихъ—4×8μ, у голубя—6,5×14,7μ, у лягушки—15,7×22,3μ, у тритона—19,5×29,3μ и у протея—35×58μ. Также форма спеціальныхъ клѣтокъ характерна

для вида, какъ, напримѣръ, это видно отчасти на кровяныхъ тѣльцахъ, а въ особенности на сперматозоидахъ. Каждый видъ имѣетъ сперматозоиды совершенно опредѣленной

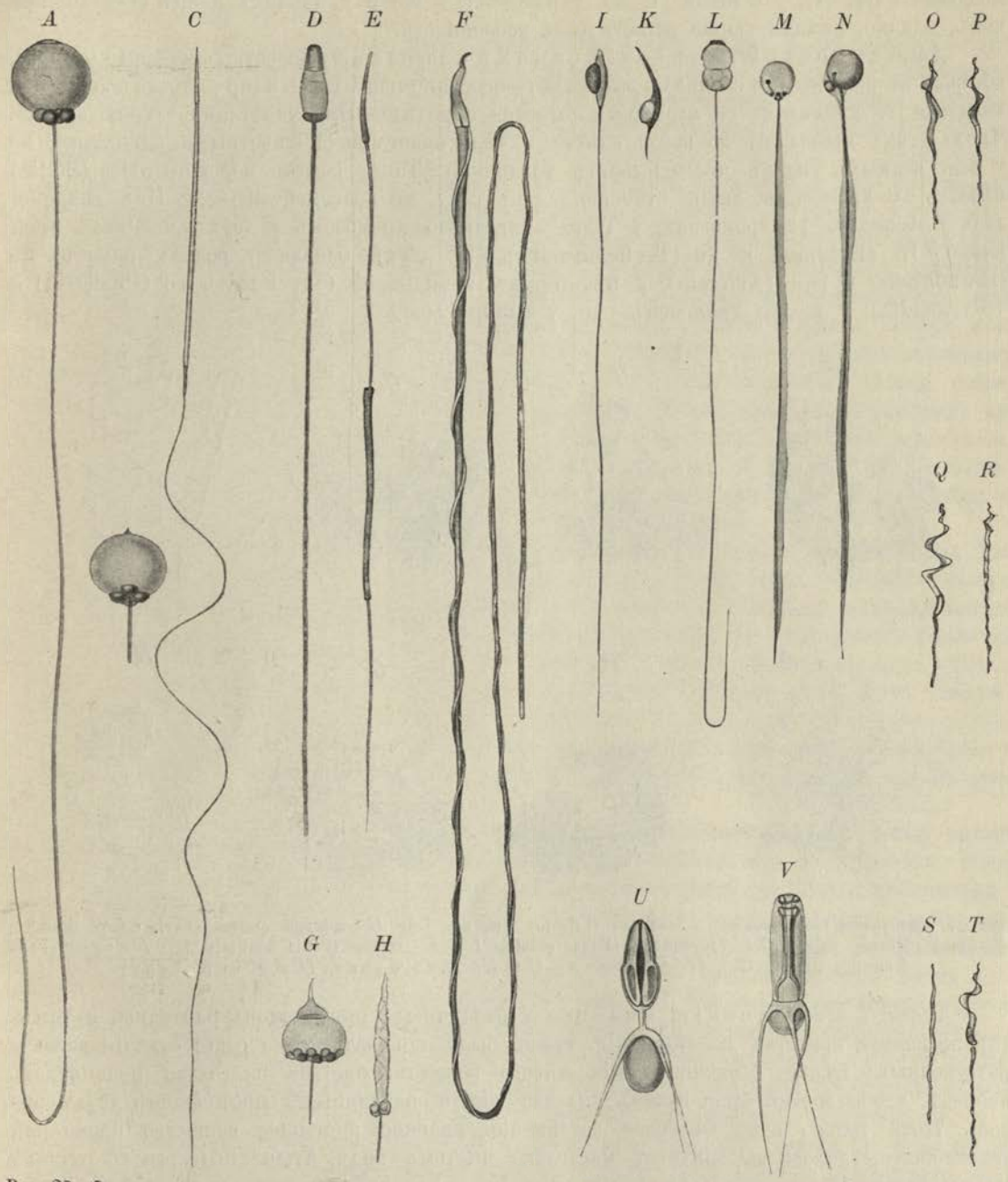


Рис. 23. **Сперматозоиды разныхъ животныхъ.** *A—C*—кольчатыхъ червей (*A*—Nephthys. *B*—Glycinde, *C*—Allolobophora; *D—F*—брюхоногихъ моллюсковъ (*D*—морского ушка, Haliotis, *E*—Littorina, *F*—Aeolis); *G* и *H*—двухстворчатыхъ (*G*—Modiola, *H*—серцевидки, Cardium); *I* и *K*—асцидій (*I*—Ciona, *K*—Clavellina); *L*—ланцетника; *M* и *N*—рыбъ (*M*—щуки, Esox, *N*—окуня, Perca); *O—T*—птицъ (*O*—заблика, *P*—зеленушки, *Q*—мухоловки, *R*—садовой славки, *S*—ястребиной славки, *T*—горихвостки); *U* и *V*—раковъ (*U*—Galathea, *V*—омара, Homarus). У *B, G, H, K, O—T*—только передніе концы. *A—N* по Г. Ретціусу, *O—T* по Е. Балловицу, *U—V* по Г. Герману.

формы; они похожи другъ на друга у родственныхъ видовъ, и отличаются сильнѣе у неродственныхъ. О разнообразіи формъ, которыя мы здѣсь встрѣчаемъ, даетъ намъ не

большое представленіе рис. 23. При этомъ на себя обращаетъ вниманіе сходство сперматозоидовъ у обоихъ морскихъ кольчатыхъ червей (A, B), у обоихъ двухстворчатыхъ моллюсокъ (G, H), у асцидій (I, K), у раковъ (U, W) и у пѣвчихъ птицъ (O—T), при чемъ, однако, каждая форма имѣетъ свои особенности.

Даже въ тонкомъ строеніи самихъ клѣтокъ существуютъ видовыя отличія, которыя въ извѣстныхъ случаяхъ выступаютъ особенно ясно. Если, напр., клѣтка собирается дѣлиться, то хроматинъ ея ядра располагается опредѣленными участками,—хромозомами. Число этихъ хромозомъ во всѣхъ клѣткахъ тѣла одного вида животныхъ одинаково, но у родственныхъ видовъ часто бываетъ различнно. Такъ, клѣтки морского лука (Scilla) имѣютъ 16 хромозомъ, лиліи, относящіяся къ тому же подсемейству—24. Изъ гидромедузъ у Aequorea 12 хромозовъ, у Tiara—28; число хромозомъ у двухъ морскихъ ежей равно—18 (Echinus) и 36 (Tochopneustes), — у двухъ близкихъ родовъ раковъ—24 (Branchipus) и 168 (Artemia), у нѣкоторыхъ асцидій—4 (Styelopsis), 16 (Phallusia) и 18 (Ascidia); у крысы хромозомъ—16, у мыши—24.

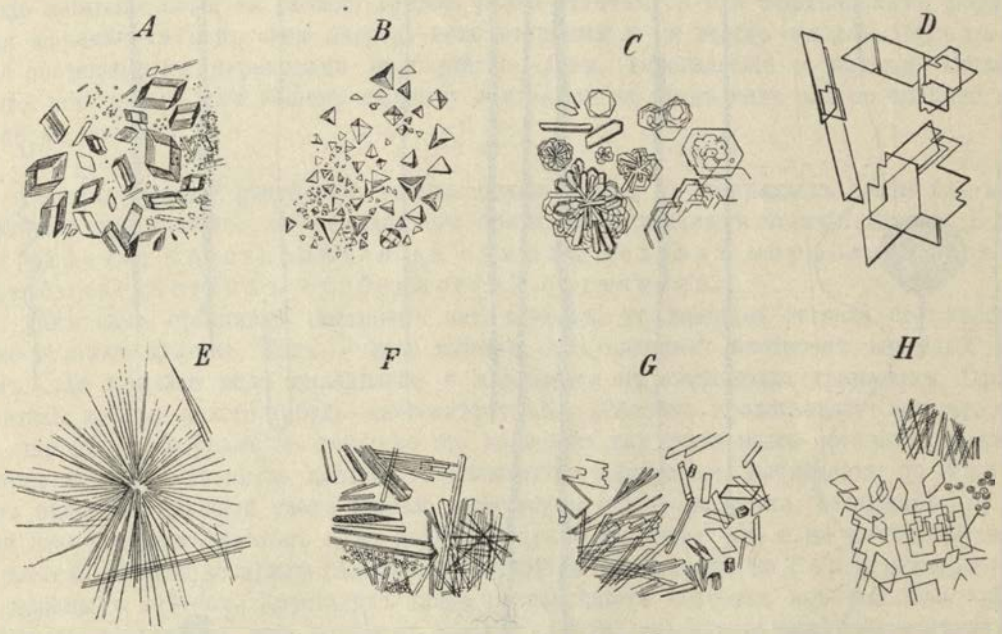


Рис. 24. Кристаллы гемоглобина. *A*—хомяка (Cricetus cricetus L.); *B*—морской свинки (Cavia cobaya Schreb.); *C*—бѣлки (Sciurus vulgars L.); *D*—лошади (Equus caballus L.); *E*—собаки (Canis familiaris L.); *F*—кошки (Felis domestica Briss.); *G* и *H*—человѣка *A—C* и *F—H* по Функе, *D* и *E* по Коберту.

Также и химическія явленія у различныхъ организмовъ различны, и тамъ, гдѣ позволяли средства изслѣдованія, можно было показать химическія отличія даже у родственныхъ видовъ. Конечно химія живого вещества еще не настолько подвинулась впередъ, чтобы можно было путемъ анализа найти различіе въ протоплазмѣ двухъ видовъ. Пока только одно бѣлковое соединеніе, красное красящее вещество крови или гемоглобинъ, удалось выдѣлить въ настолько чистомъ видѣ, чтобы подвергнуть точному изслѣдованію. При этомъ было установлено, что кристаллическая форма гемоглобина у различныхъ видовъ животныхъ—различна (рис. 24). У большинства видовъ гемоглобинъ образуетъ пластинки или длинныя тонкія призмы, какъ у собаки (E) или у человѣка (G, H); у морской свинки онъ кристаллизуется въ тетраэдрахъ (B), у хомяка—въ толстыхъ ромбическихъ призмахъ (A), у бѣлки—въ шестиугольныхъ табличкахъ (C); у гусей онъ образуетъ нѣжныя пластиночки, распологающіяся красивыми розетками, у индюковъ—кубики. Также и растворимость гемоглобина у разныхъ видовъ неодинакова. Все указываетъ на различія химическаго строенія, что было прямо доказано для гемоглобина ло-

шади и собаки. Такъ какъ красящая составная часть гемоглобина, гематинъ,—вездѣ одинакова, то эти различія должны заключаться въ химическомъ строеніи бѣлковой составной части гемоглобина.

Кровяныя тѣльца позвоночныхъ плаваютъ въ плазмѣ крови, а послѣдняя состоитъ изъ волокнины (фабрина) и изъ кровяной сыворотки. Біологическіе опыты показываютъ, что сыворотка крови, главной составной частью которой являются бѣлковыя вещества, также различна у различныхъ позвоночныхъ, хотя количественный химическій анализъ показываетъ удивительное сходство. Что кровь у различныхъ животныхъ неодинакова,—показали попытки переливанія овечьей или телячьей крови въ человѣка при значительной потерѣ имъ своей крови. Это «переливаніе» никогда не давало желаемаго результата, а наоборотъ—вызывало тяжелыя болѣзненныя явленія. Причину послѣднихъ надо искать въ томъ, что сыворотка чужой крови растворяла кровяныя тѣльца. Только у животныхъ одного и того-же семейства различіе въ сывороткѣ крови не настолько велико, чтобы смѣшеніе крови приносило вредъ: кровь зайца и кролика, мыши и крысы, собаки, волка и лисицы не вредна другъ для друга; наоборотъ,—сыворотка крови кролика растворяетъ кровяныя тѣльца морской свинки, а сыворотка крови кошки—кровяныя тѣльца собаки. Сыворотка крови лошади не растворяетъ кровяныхъ тѣлецъ осла, но растворяетъ кровяныя тѣльца кролика, морской свинки, быка, овцы и человѣка. Сыворотка человѣческой крови растворяетъ кровяныя тѣльца другихъ позвоночныхъ и въ томъ числѣ также—низшихъ обезьянъ, какъ павіановъ и макаковъ, но не растворяетъ кровяныя тѣльца человѣкообразныхъ обезьянъ,—оранг-утанга, шимпанзе и гориллы.

Извѣстны также и другія химическія отличія между различными позвоночными. Такъ напр., различіе въ салѣ быка, овцы и свиньи, гуся и курицы, легко отличаемое нами на вкусъ, зависитъ отъ ихъ химическаго состава. Въ молокѣ различныхъ млекопитающихъ находится различный казеинъ. Продукты обмѣна веществъ часто показываютъ различный химическій составъ: въ желчи быка, напр., находится другая холевая кислота, чѣмъ въ желчи свиньи; и та и другая отличаются отъ холевой кислоты гуся. Моча собаки и близко родственныхъ ей млекопитающихъ содержитъ въ себѣ кинуровую кислоту, которой нѣтъ въ мочѣ другихъ млекопитающихъ, не исключая и хищныхъ. По различію въ продуктахъ обмѣна веществъ можно заключать о различіи выдѣляющихъ эти продукты клѣтокъ.

Въ выше приведенныхъ случаяхъ нельзя было установить разницы между видами, стоящими близко другъ къ другу. Для этого наши средства еще недостаточны. Иначе обстоитъ дѣло съ экспериментами, встрѣчаемыми нами въ природѣ. Когда орѣхотворки [1]) или галлицы [2]) кладутъ свои яйца внутрь какой-нибудь части растенія, то на немъ вмѣстѣ съ развитіемъ насѣкомаго разростается выростъ ткани растенія, въ видѣ т. наз. орѣшка (галла). Раздраженіе, которое побуждаетъ клѣтки растенія-хозяина расти и дѣлиться, безъ сомнѣнія—химической природы; очевидно, для этого раздраженія служатъ вещества, выдѣляемыя развивающимся насѣкомымъ. Форма орѣшка бываетъ различна смотря по растенію, которое служитъ для него основаніемъ, и смотря по виду насѣкомаго, производящаго орѣшекъ. Одна и таже галлица, Cecidomgia artemisiae Bouchè, производитъ на двухъ различныхъ видахъ растеній, на Artemisia compestris L. и A. scoparia W. et K., орѣшки, отличающіеся другъ отъ друга. На одномъ и томъ же растеніи, съ другой стороны, бываютъ различны, орѣшки производимые различными насѣкомыми. На листья нашего дуба откладываютъ свои яйца 24 вида орѣхотворокъ, и соотвѣтственно этому мы встрѣчаемъ на листьяхъ дуба такое же количество и различныхъ орѣшковъ. Итакъ, два родственныхъ вида растеній реагируютъ на одно и то же раздражающее ихъ вещество различно, слѣдовательно они отличаются другъ отъ друга въ хи-

---

[1]) Орѣхотворки (Cynipidae)—одно изъ семействъ перепончато-крылыхъ; большинство изъ нихъ—очень мелкія насѣкомыя.

[2]) Галлицы (Cecidomyidae)—семейсово мухъ, напоминающихъ по внѣшнему виду мелкихъ комаровъ.

мическомъ отношеніи,—съ другой стороны раздражающія вещества, выдѣляемыя личинками орѣхотворокъ, вызываютъ въ одной и той же ткани, въ листѣ дуба, различную реакцію и слѣдовательно они отличаются другъ отъ друга (рис. 25). Орѣшки у близкихъ видовъ этихъ паразитовъ болѣе схожи другъ съ другомъ, чѣмъ съ орѣшками другихъ видовъ. Такъ, различные виды Dryophanta (A) имѣютъ круглые орѣшки, а виды Neuroterus—болѣе плоскіе, чечевицеобразные (B). Такимъ образомъ химическія отношенія у родственныхъ видовъ повидимому менѣе отличаются, чѣмъ у видовъ стоящихъ дальше другъ отъ друга.

Различія между видами выступаютъ особенно ясно въ особенностяхъ ихъ половой системы. Мужскія и женскія половыя клѣтки одного и того же вида какъ бы приспособлены другъ къ другу. Поэтому скрещиваніе между различными видами во многихъ случаяхъ совершенно невозможно. Въ другихъ случаяхъ, оно хотя и происходитъ, но потомки, называемые гибридами, остаются безплодными. Только въ сравнительно рѣдкихъ случаяхъ получается плодущее потомство. Организмы, стоящія далеко другъ отъ друга, не могутъ, скрещиваясь, давать потомство, напр. собака и кошка, быкъ и овца; часто не могутъ быть скрещены даже близкіе виды,—какъ яблоня и груша. Гибриды часто остаются совершенно безплодными, какъ напр. гибриды отъ тополеваго и глазчатаго бражниковъ (Smerinthus populi L. и S. ocellata L.). Въ другихъ случаяхъ гибриды приносятъ потомство, если они скрещиваются съ одной изъ своихъ родительскихъ формъ; такъ, гибридъ отъ Aegilops ovata, одной мелкой сорной травы, и обыкновенной пшеницы самъ по себѣ неплодущъ, но, будучи оплодотворенъ пыльцею пшеницы, онъ даетъ вторичный гибридъ, называемый Aegilops speltaeformis, который уже плодущъ. Такимъ же образомъ гибриды лосося и форели, скрещивающіеся снова съ форелью, оставляютъ сильное потомство; также гибриды нѣкоторыхъ шелкопрядовъ при смѣшиваніи съ родительскими формами оставляютъ потомство (хотя и незначительное). Среди растеній вполнѣ плодущіе гибриды совсѣмъ не рѣдки, таковы, напр., помѣси многихъ видовъ Rubus и гибриды люцерны (Medicago media Pirs.). У животныхъ такіе гибриды повидимому также встрѣчаются, но здѣсь они очень рѣдки. Какъ на плодущихъ гибридовъ указываютъ на помѣси отъ сѣраго гуся (Anser anser L.) и Anser cygnoides L; доказано также, что гибриды айлантусоваго шелкопряда (Saturnia cynthia Drury) съ S. arrindia плодущи до восьмой генераціи.

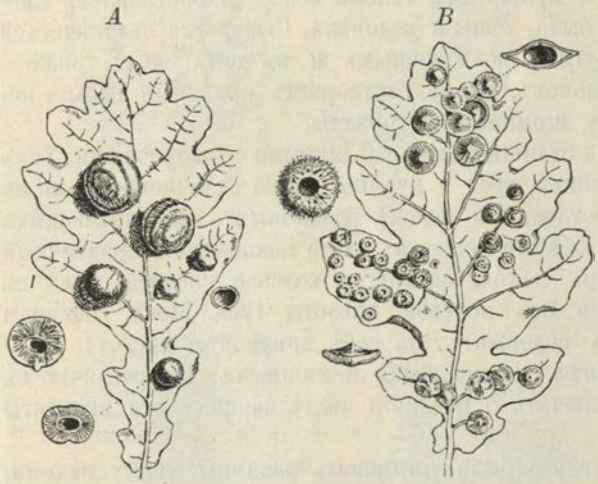


Рис. 25. Галлы орѣхотворокъ на листьяхъ дуба. *A*—рода Dryophanta (1—Dr. folii L, 2—Dr. longiventris Hth, 3—Dr. divisa Htg., 4—Dr. agama Htg.), *B*—рода Neuroterus (1—N. numismalis Oliv., 2—N lenticularis Oliv., 3—N. fumipennis Htg., 4—N. laeviusculus Schenck). Немн. уменьш. По Г. Майру.

Такимъ образомъ каждый видъ растеній и животныхъ заключаетъ во всемъ своемъ существѣ опредѣленныя особенности. При этомъ, однако, оказывается, что виды, болѣе похожіе другъ на друга и ближе другъ къ другу стоящіе въ системѣ, менѣе отличаются другъ отъ друга также и по своимъ внутреннимъ свойствамъ,—что они, такимъ образомъ, болѣе схожи другъ съ другомъ по всей своей природѣ. Они какъ бы родственны между собою по своей природѣ, а не только сходны по внѣшней формѣ. Такое отношеніе видовъ другъ къ другу, точно также какъ неопредѣленность понятія о видѣ, и разнообразіе формъ, относящихся къ одному и тому же виду,—становятся объяснимыми, если принять существованіе дѣйствительнаго родства между видами, стоящими близко другъ къ другу, если принять происхожденіе ихъ отъ общихъ предковъ путемъ постепенныхъ измѣненій въ различныхъ направленіяхъ. Научныя основанія для такого пониманія от-

ношеній между живыми существами и для доказательства развитія ихъ отъ иначе устроенныхъ предковъ—старается дать ученіе о происхожденіи видовъ или теорія эволюціи.

3. Теорія эволюціи видовъ.

Ученіе о происхожденіи видовъ или, какъ его называютъ, теорія эволюціи говоритъ: виды живыхъ существъ, растеній и животныхъ, не обладали съ самаго начала тѣми особенностями, которыя мы въ нихъ наблюдаемъ теперь, но произошли отъ иначе устроенныхъ предковъ, при чемъ развитіе шло вообще отъ болѣе простыхъ, низшихъ формъ къ болѣе сложнымъ, высшимъ.

Если бы было возможно непосредственно наблюдать за превращеніемъ одного вида въ другой, то этимъ ученіе о происхожденіи видовъ было бы вполнѣ доказано: едва ли нужно было бы еще доказывать, что образованіе видовъ и въ минувшія времена происходило подобнымъ же образомъ. Но измѣненіе видовъ идетъ въ большинствѣ случаевъ такъ медленно, что наблюдать его невозможно; можно только заключать о немъ. Такимъ образомъ, доказательства справедливости ученія о происхожденіи видовъ—непрямыя. Доказательствами служатъ такіе факты, которые трудно объяснимы или совершенно непонятны при предположеніи, что виды не измѣняются, и которые съ другой стороны находятъ себѣ прекрасное, и часто единственное, объясненіе въ томъ, что виды измѣняются. Эти факты даются различными отраслями біологическихъ наукъ, въ особенности же сравнительной анатоміей и исторіей развитія (эмбріологіей), палеонтологіей и ученіемъ о географическомъ распространеніи растеній и животныхъ. Всѣ они допускаютъ одинаковое толкованіе. Большое количество фактовъ, говорящихъ въ пользу ученія о происхожденіи видовъ, и ихъ согласованность, дѣлаютъ это ученіе одною изъ найлучше обоснованныхъ теорій. Съ другой стороны, доказательства въ пользу неизмѣнчивости видовъ и независимости ихъ развитія—совершенно отсутствуютъ.

Намеки на ученіе о происхожденія современныхъ живыхъ существъ отъ другихъ, болѣе просто организованныхъ предковъ высказывались уже нѣкоторыми философами древняго времени, но не подтверждались наблюденіями природы. Исторія ученія о происхожденіи видовъ, какъ научной теоріи, начинается только съ французскаго зоолога и ботаника Жана Ламарка (1744—1829) и его соотечественника Этьена Жофруа Сентъ-Илера (1772—1844); оба они, принимая измѣненіе видовъ, опирались на свое глубокое знакомство съ организмами; но свои воззрѣнія они излагаютъ догматично, какъ натурфилософы [1]), не основываясь въ достаточной мѣрѣ на фактахъ. Первый попытался доказать это ученіе англичанинъ Чарльзъ Дарвинъ (1809—1882). Въ своемъ классическомъ сочиненіи «Происхожденіе видовъ путемъ естественнаго подбора» (1859) онъ собралъ такой богатый матеріалъ для обоснованія ученія, что оно очень быстро было принято въ кругу изслѣдователей природы. Научныя работы біологовъ, производившіяся въ 19 столѣтіи послѣ Дарвина, по большей части были посвящены детальному обоснованію и дальнѣйшему развитію эволюціонной теоріи. Въ настоящее время она принимается всѣми изслѣдователями природы за весьма немногими исключеніями, которые не заслуживаютъ серьезнаго вниманія. Если среди ненаучныхъ круговъ она часто принимается не такъ охотно, то причина того лежитъ въ извѣстныхъ противорѣчіяхъ, существующихъ между почитаемыми въ народѣ преданіями и этимъ ученіемъ о происхожденіи видовъ, въ особенности—въ противорѣчіи его съ моисеевымъ ученіемъ о сотвореніи міра, а затѣмъ—въ признаніи эволюціонной теоріей происхожденіи человѣка отъ звѣроподобныхъ предковъ. Здѣсь противъ теоріи говорятъ чувства, а не основанія научнаго характера.

Доказательства въ пользу ученія о происхожденіи видовъ, за отсутствіемъ непосредственныхъ наблюденій надъ превращеніемъ видовъ, не являются во всякомъ случаѣ

[1]) Школа натурфилософовъ, которую здѣсь имѣетъ въ виду авторъ, отрицала необходимость наблюденія и опыта для правильнаго пониманія явленій природы, а считала достаточнымъ для этого послѣдовательное, логически правильное разсужденіе. *Прим. ред.*

безусловными, и тотъ, кто не желаетъ съ ними считаться, не можетъ быть убѣжденъ логическими выводами. Какую-либо другую теорію, съ доказательствами которой дѣло обстоитъ такимъ же образомъ, привѣтствуютъ гораздо охотнѣе, потому что она не становится въ противорѣчіе съ чувствомъ собственнаго достоинства; таково, напр., ученіе о происхожденіи языковъ отъ общаго корня индоевропейскихъ языковъ. Никто не наблюдалъ непосредственно превращенія одного языка въ другой; этотъ процессъ происходитъ такъ медленно, что человѣческой жизни далеко недостаточно, чтобы подмѣтить его. Доказательства такого превращенія получаются путемъ сравненія строенія языковъ и изслѣдованіемъ мертвыхъ языковъ и ихъ постепенныхъ измѣненій, — подобно сравнительно-анатомическимъ и палеонтологическимъ обоснованіямъ эволюціонной теоріи. Историческіе памятники оставляютъ значительные пробѣлы, и болѣе древніе источники,— въ особенности для германскихъ и славянскихъ языковъ сравнительно съ греко романскими,— очень отрывочны. Объ общемъ корнѣ языковъ заключаютъ на основаніи сравнительнаго ихъ изученія. Сходство въ методикѣ обѣихъ наукъ позволитъ намъ для поясненія еще часто прибѣгать къ параллельнымъ примѣрамъ, взятымъ изъ языкознанія.

а) Свидѣтельства сравнительной анатоміи.

Сравненіе строенія безконечнаго количества формъ организмовъ уже давно показало, что по сходству ихъ другъ съ другомъ ихъ можно опредѣленнымъ образомъ сгруппировать, расположить по категоріямъ системы. Все разнообразіе формъ можно свести на сравнительно незначительное число первоначальныхъ формъ; и крупныя группы дѣлятся на все болѣе и болѣе мелкія со все большимъ сходствомъ въ планѣ строенія. Внѣшнія измѣненія организмовъ внутри одной и той же группы бываютъ иногда очень велики: въ зависимости отъ различія въ образѣ жизни различается и внѣшняя форма живыхъ существъ, а вмѣстѣ съ различными приспособленіями ихъ измѣняется и внѣшній видъ органовъ. Но подобныя измѣненія у родственныхъ формъ не вліяютъ на ихъ планъ строенія. Съ другой стороны организмы неродственныхъ группъ при сходныхъ условіяхъ жизни часто пріобрѣтаютъ большое внѣшнее сходство, но планъ строенія ихъ

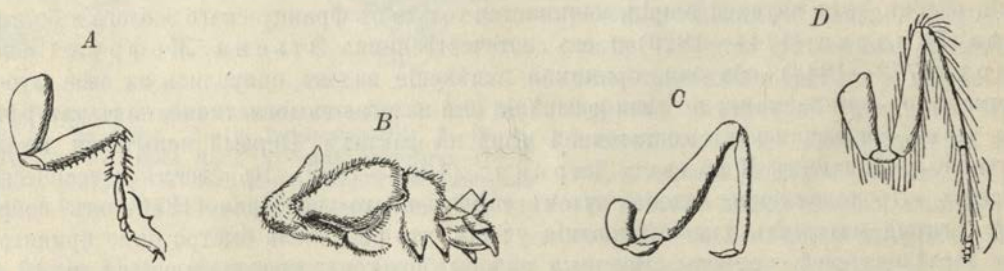


Рис. 26. **Переднія ноги разныхъ насѣкомыхъ.** *A*—нога таракана, служащая для ходьбы, *B*—роющая нога медвѣдки, *C*—хищная нога водяного скорпіона. *D*—нога бабочки павлиньяго глаза, служащая для чистки тѣла. 1—ляшка (coxa), 2—вертлугъ (trochanter), 3—бедро (femur), 4—голень (tibia), 5—лапка (tarsus).

остается различнымъ. Кротъ и медвѣдка обладаютъ извѣстнымъ сходствомъ, благодаря сходству въ образѣ жизни, точно также, какъ летучая мышь и бабочка; онѣ болѣе похожи другъ на друга своимъ внѣшнимъ видомъ, чѣмъ кротъ на летучую мышь, или медвѣдка на бабочку. Но кротъ построенъ по тому же плану, что и летучая мышь, а медвѣдка по тому же плану, что бабочка. Переднія ноги насѣкомаго (рис. 26) всегда состоятъ изъ однихъ частей,—изъ ляшки, вертлуга, бедра, голени и изъ одно-или много-членистой лапки; эти ноги служатъ или для ходьбы, какъ у большинства насѣкомыхъ (A), или лопатами для рытья земли, какъ у медвѣдки (Gryllotalpa, B), или для схватыванія добычи, какъ у такъ называемаго водяного скорпіона (Nepa, C), или для чистки тѣла, какъ у нѣкоторыхъ дневныхъ бабочекъ (напр., у крапивницы, Vanessa, D). У всѣхъ млекопитающихъ, за двумя лишь исключеніями, число шейныхъ позвонковъ равно семи,

но шея можетъ быть длинною или короткою: у жираффы съ длинною шеей имѣется столько же шейныхъ позвонковъ, какъ у крота или дельфина, съ очень короткою шеей.

На кита простой народъ смотритъ какъ на рыбу, какъ это видно изъ народнаго названія «рыба-китъ», и даже Линней въ первомъ изданіи своей «Системы природы» (Systema naturae) относилъ его къ рыбамъ; только позднѣе онъ причислилъ его къ млекопитающимъ. Китъ имѣетъ одинаковое мѣстообитаніе съ рыбами, у него длинно-вытянутая форма тѣла, отсутствуетъ шея, переднія конечности служатъ веслами, существуетъ хвостовой плавникъ. Но это сходство—чисто внѣшнее; по расположенію и соотношенію между

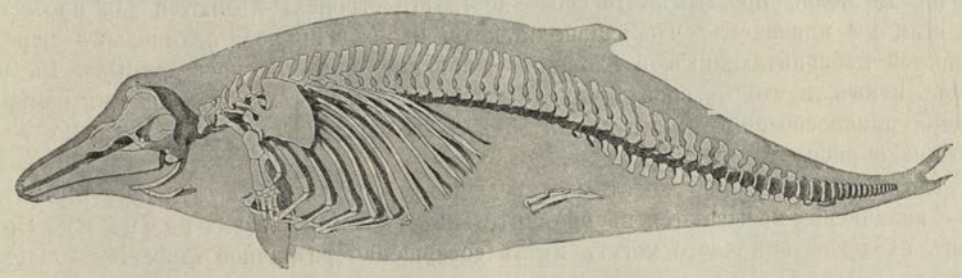


Рис. 27. **Общій видъ скелета зубастаго кита, морской свиньи (Phocaena communis).** 1—переднія конечности, 2—остатокъ таза, 3—хвостовой плавникъ, 4—спинной плавникъ. По Пандеру и Д. Альтону.

частями своего тѣла, китъ болѣе похожъ на мышь, чѣмъ на какую-нибудь рыбу. Какъ мышь, онъ представляетъ животное съ постоянной температурой крови, имѣетъ двойной кругъ кровообращенія, соотвѣтственно чему сердце его состоитъ изъ двухъ предсердій и двухъ желудочковъ; дышетъ кислородомъ атмосфернаго воздуха посредствомъ легкихъ, приноситъ живыхъ дѣтенышей и вскармливаетъ ихъ выдѣленіемъ своихъ млечныхъ железъ. Наоборотъ, у рыбъ—«холодная кровь», одинъ кругъ кровообращенія, одно предсердіе и одинъ желудочекъ сердца; онѣ поглощаютъ растворенный въ водѣ кислородъ своими жабрами и откладываютъ яйца (икру). Китъ и мышь сходны по своему плану строенія, китъ и рыба—по своимъ функціямъ. Соотвѣтственно этому въ переднихъ конечностяхъ кита—тѣ же скелетныя части, что и въ переднихъ конечностяхъ млекопитающихъ (рис. 27): плечевая кость, двѣ кости предплечья, два ряда костей пястныхъ [1]), пять предпястныхъ костей и пять, состоящихъ изъ отдѣльныхъ суставовъ, пальцевъ. Но эти кости укорочены, плоско сжаты, прочно соединены другъ съ другомъ связками и лишены подвижности въ суставахъ; мягкія части, окружающія кости пальцевъ, образуютъ одно цѣлое, а не раздѣлены, какъ напр. у человѣка, на отдѣльные пальцы,—такъ что вмѣсто пальцевъ мы имѣемъ здѣсь настоящій, нераздѣленный снаружи, широкій плавникъ.

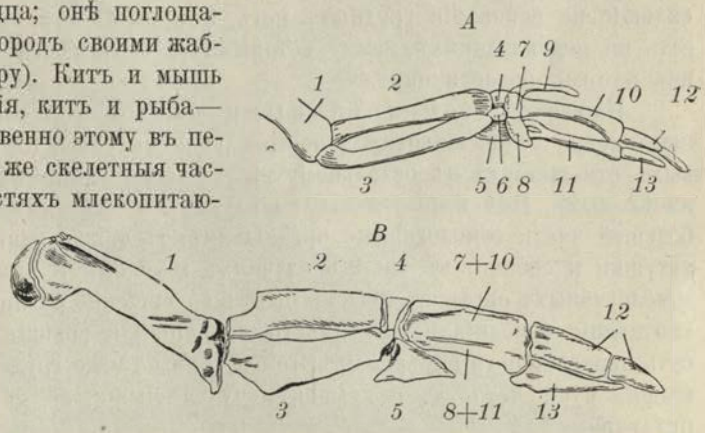


Рис. 28. **Скелетъ крыла пингвина (Eudyptes chrysocome Forst.).** *A*—у зародыша съ крыльями въ 1,3 сантим. длиною, *B*—у взрослаго животнаго. 1—плечевая кость, 2—лучевая, 3—локтевая, 4—лучепястная, 5—локтепястная, 6—промежуточная пястная, 7—первая и вторая кости второго ряда пястныхъ костей, 8—третья и четвертая кости этого ряда, 9—предпястная кость перваго пальца, 10 и 11—предпястныя кости второго и третьяго пальцевъ, 12—второй палецъ, 13—третій палецъ. По Гиллелю.

Переднія конечности пингвиновъ точно также служатъ веслами (ср. табл. 1). Но

[1]) Здѣсь, какъ и въ дальнѣйшемъ, кости, къ которымъ прикрѣпляются фаланги пальцевъ—называются „предъ"-пястными и „предъ"-плюсневыми; а кости, расположенныя между ними и костями предплечья или голени—называются пястными и плюсневыми. *Прим. ред.*

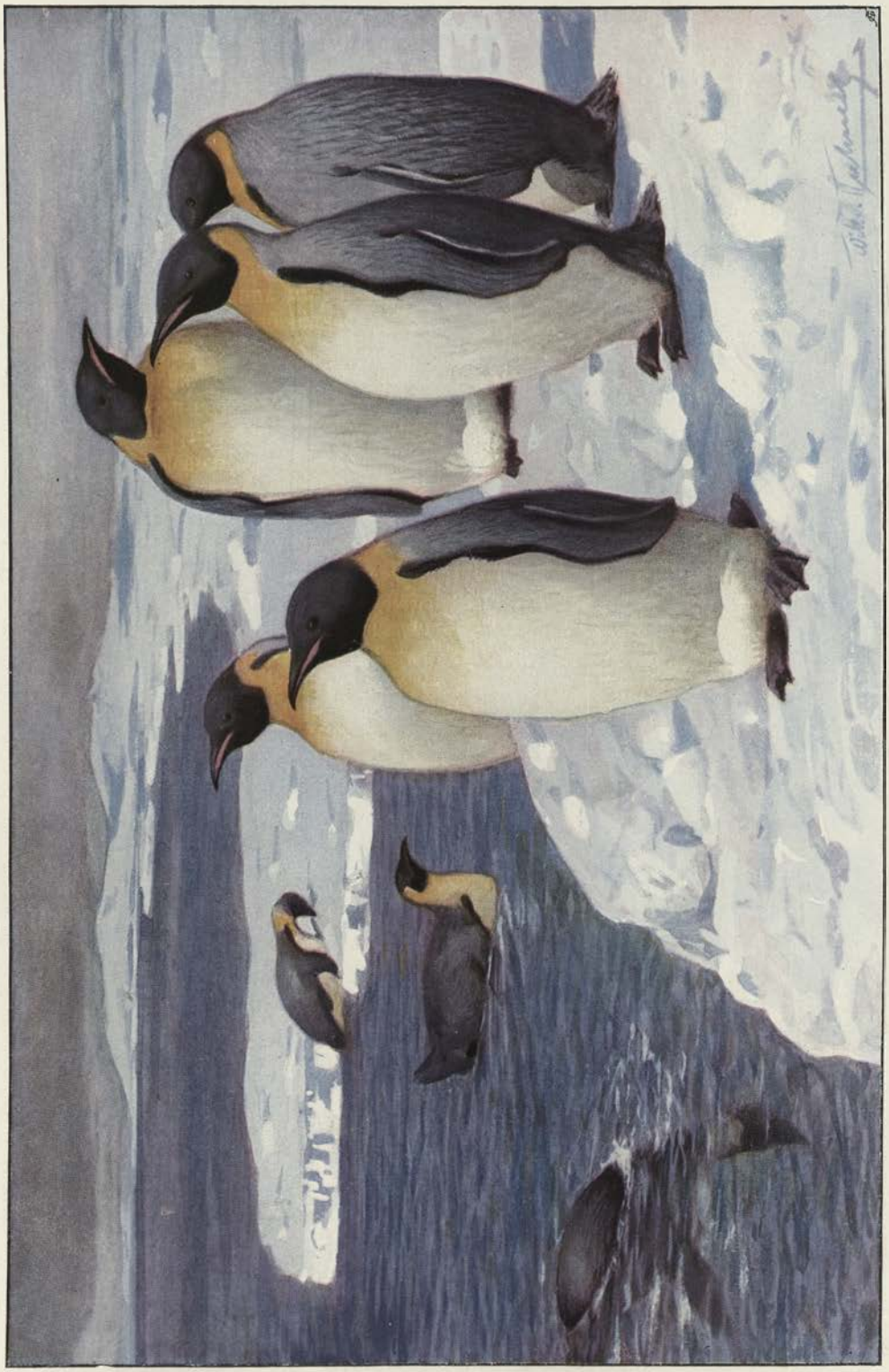
эти конечности,—въ особенности на раннихъ стадіяхъ своего развитія обладаютъ скелетомъ типичнымъ для крыла птицы (рис. 28 *A* и *B;* ср. съ рис. 29 *B):* число пальцевъ уменьшено, а пястныя и предпястныя кости начинаютъ сливаться. Соотвѣтственно употребленію этихъ конечностей у взрослаго животнаго отдѣльныя кости ихъ плоско сжаты и расширены, но у зародышей онѣ, какъ у летающихъ птицъ, имѣютъ въ поперечномъ разрѣзѣ круглую форму.

Разница въ устройсгвѣ скелета переднихъ конечностей кита и пингвина не имѣетъ значенія для пользованія конечностями, какъ веслами; въ обоихъ случаяхъ скелетъ могъ бы быть еще болѣе простымъ. Но особенности его строенія дѣлаются для насъ понятными, если мы признаемъ, что плавники кита произошли изъ пятипалыхъ переднихъ конечностей млекопитающихъ, а плавники пингвина изъ приспособленныхъ къ полету крыльевъ птицъ, и что въ обоихъ случаяхъ эти конечности лишь вторично измѣнились благодаря приспособленію къ жизни въ водѣ. Ихъ строеніе было унаслѣдовано, а функція возникла впослѣдствіи.

Тѣ органы, которые у животныхъ, ведущихъ сходный образъ жизни, имѣютъ одинаковое назначеніе, называются въ сравнительной анатоміи аналогичными. При наружномъ сходствѣ они часто могутъ имѣть совершенно различное строеніе. Аналогичны, напримѣръ, роющія ноги крота и медвѣдки; онѣ служатъ для одинаковой цѣли и по своей сжатой формѣ, силѣ и по своимъ когтеобразнымъ выростамъ обладаютъ внѣшнимъ сходствомъ; но роющія ноги крота представляютъ конечности млекопитающаго съ ихъ внутреннимъ скелетомъ, а ноги медвѣдки—конечности насѣкомаго съ наружнымъ хитинистымъ скелетомъ. Аналогичны, далѣе, жабры рѣчного рака и щуки,—ибо и тѣ и другія, благодаря своей большой поверхности, богато омываемой кровью, служатъ для поглощенія кислорода изъ окружающей воды; поэтому онѣ обладаютъ также извѣстнымъ внѣшнимъ сходствомъ, выражающимся въ томъ, что онѣ раздѣлены на многочисленныя пластинки и покрыты нѣжнымъ эпителіемъ. Но у рѣчного рака жабры представляютъ придатки, сидящіе на основаніи грудныхъ ногъ, а у рыбы онѣ сидятъ на жаберныхъ дугахъ, то-есть на перекладинахъ, между которыми располагаются щелеобразныя отверстія, ведущія изъ ротовой полости наружу.

Наоборотъ, гомологичными—называются такіе органы, которые у родственныхъ между собою животныхъ построены по одному и тому же плану и стоятъ въ одинаковыхъ отношеніяхъ къ остальному тѣлу. Таковы, напримѣръ, ротовыя части у различныхъ насѣкомыхъ. Онѣ гомологичны, но служатъ и для жеванія, и для уколовъ и сосанія. По большей части гомологичные органы имѣютъ также одинаковое назначеніе, какъ легкія лягушки и собаки; въ такихъ случаяхъ гомологія и аналогія совпадаютъ. Но назначеніе гомологичныхъ органовъ можетъ быть и совершенно различнымъ. Гомологичны, напримѣръ, хватающія переднія ноги водяного скорпіона и роющія ноги медвѣдки; и тѣ, и другія суть переднія ноги насѣкомыхъ; гомологичны также грудные плавники кита, переднія ноги мыши, руки человѣка и крылья лечучей мыши; все это—переднія конечности млекопитающихъ.

Важнымъ является слѣдующій фактъ: если у нѣсколькихъ животныхъ одинъ изъ органовъ оказывается по его строенію и по одинаковому расположенію въ тѣлѣ—гомологичнымъ, то гомологичны и остальные органы. Такъ, у насѣкомыхъ кромѣ переднихъ конечностей гомологичны также остальныя пары ногъ, усики, ротовыя части, органы дыханія. Если же нѣсколько животныхъ обладаютъ однимъ аналогичнымъ органомъ, то вовсе не необходимо, чтобы и всѣ остальные органы были аналогичны. У рака и рыбы, напримѣръ, жабры—аналогичны; но у рыбы нѣтъ органовъ съ такимъ назначеніемъ, какъ ноги рака, ракъ не имѣетъ такого плавника, какъ хвостовой плавникъ рыбы, и такого гидростатическаго аппарата, какъ ея плавательный пузырь. Единственное очевидное объясненіе такой разницы въ существованіи гомологичныхъ и аналогичныхъ органовъ состоитъ въ слѣдующемъ: гомологія зависитъ отъ общности происхожденія органовъ и гомологичная организація наслѣдуется въ ея цѣломъ; наоборотъ, аналогія зависитъ отъ



Пингвины (Aptenodytes pennantii Gray).

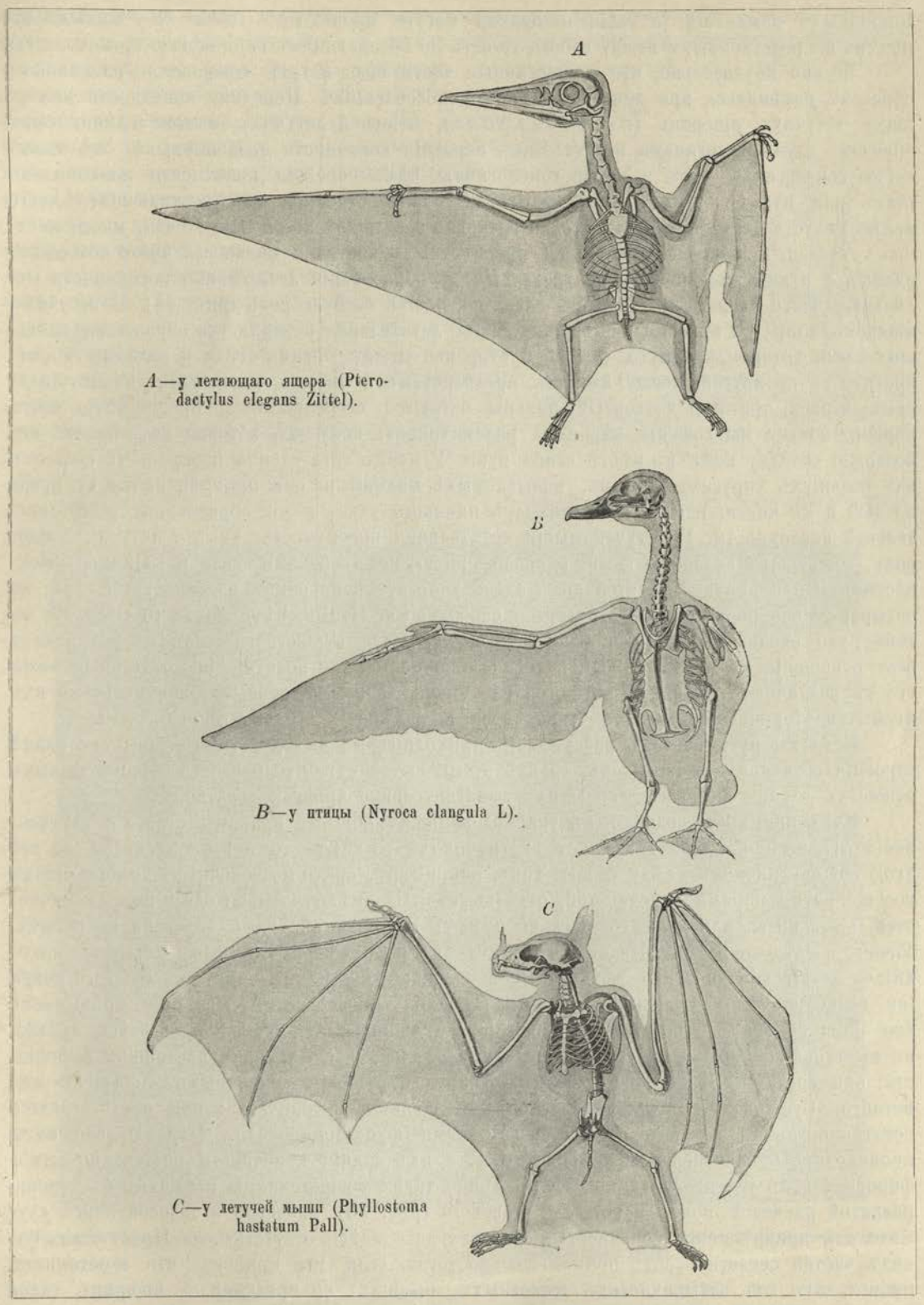


Рис. 29.—Летательная поверхность у различныхъ крылатыхъ животныхъ. *A*—по Мейеру, *B*—съ натуры *C*—по Пандеру и Д'Альтону.

вторичныхъ измѣненій, а такія измѣненія могутъ происходить также и у живыхъ существъ не родственныхъ между собою, то-есть не обладающимъ одинаковою организаціею.

Весьма поучительно, что гомологичныя части тѣла могутъ совершенно различнымъ образомъ измѣняться при аналогичныхъ приспособленіяхъ. Переднія конечности вымершихъ летучихъ ящеровъ (птерозавровъ), птицъ и летучихъ мышей одинаковымъ образомъ служатъ органами полета. Какъ переднія конечности позвоночныхъ, онѣ между собою гомологичны, хотя и менѣе гомологичны, чѣмъ переднія конечности млекопитающихъ или птицъ; у нихъ одинъ и тотъ же планъ строенія, обнаруживающійся всего яснѣе въ устройствѣ ихъ скелета: одна плечевая кость, двѣ кости предплечья, много пястныхъ костей и первоначально пять предпястныхъ костей и пальцевъ, число которыхъ, однако, у птицъ уменьшается до трехъ. Но въ образованіи летательной поверхности отдѣльныя части скелета въ каждомъ случаѣ играютъ особую роль (рис. 29). У летучихъ ящеровъ, напр., у Pterodactylus elegans Zittel, летательная поверхность образуется складкою кожи, которая натянута, съ одной стороны, между боками тѣла и задними конечностями, а съ другой, между плечомъ, предплечьемъ и пятымъ очень удлиненнымъ пальцемъ; второй, третій и четвертый пальцы остаются свободными; за предпястную кость перваго пальца мы должны, вѣроятно, разсматривать косточку, которая натягиваетъ небольшую складку кожи въ мѣстѣ сгиба руки. У птицъ летательная поверхность состоитъ изъ большихъ упругихъ перьевъ, называемыхъ маховыми; они прикрѣпляются къ предплечью и къ кисти; плечо не принимаетъ никакого участія въ образованіи этой летательной поверхности. У летучей мыши летательная поверхность, какъ у летучихъ ящеровъ, образована складкою кожи, расположенною между боками тѣла и задними конечностями. Но въ натяженіи этой кожи здѣсь участвуетъ не одинъ палецъ, какъ тамъ, но четыре; только первый палецъ остается свободнымъ. Итакъ, нѣтъ никакого сомнѣнія въ томъ, что сходный, поддерживающій крыло скелетъ, существовалъ съ самаго начала безъ отношенія къ примѣненію переднихъ конечностей для полета,—ибо отдѣльныя части его въ различныхъ случаяхъ остаются для такой цѣли безполезными; измѣненія же ихъ являются вторичными. Скелетъ—унаслѣдованъ, измѣненія его—благопріобрѣтены.

Если мы путемъ этихъ разсужденій приходимъ къ выводу, что гомологія въ планѣ строенія есть наслѣдіе предковъ, то изъ этого вытекаетъ, что близость формъ живыхъ существъ должна выражать собою ихъ дѣйствительное кровное родство.

Какъ примирить, однако, съ унаслѣдованнымъ общимъ планомъ строенія тѣ уклоненія отъ него, которыя такъ часто встрѣчаются то тамъ, то здѣсь, несмотря на все сходство организмовъ между собою? Такъ, напримѣръ, среди позвоночныхъ, обладающихъ вообще двумя парами конечностей, отдѣльные виды имѣютъ только одну пару конечностей, какъ киты, или даже совсѣмъ не имѣютъ конечностей, какъ веретенница и змѣи. Точное изслѣдованіе показываетъ, что у кита въ томъ мѣстѣ, гдѣ должны были-бы находиться заднія конечности, скрыты въ мясѣ маленькія кости: это—остатокъ тазового пояса (ср. выше рис. 27); у гренландскаго кита (Balaena mysticetus Cuv.) къ нимъ примыкаетъ еще пара косточекъ,—остатки костей бедра и голени. Остатки конечностей здѣсь, однако, не выступаютъ наружу изъ тѣла и не служатъ для движенія, какъ настоящія конечности; они могли-бы отсутствовать безъ малѣйшаго нарушенія жизненныхъ отправленій животнаго. Существованіе ихъ можно объяснить лишь исторически: они представляютъ остатки органовъ, которые въ минувшее время функціонировали. Слѣдовательно киты происходятъ отъ четвероногихъ животныхъ, и ихъ заднія конечности постепенно атрофировались въ теченіе ряда поколѣній. Точно также у веретенницы мы находимъ хорошо развитой плечевой поясъ и остатокъ тазового (рис. 30); плечевой и тазовой пояса служатъ для прикрѣпленія конечностей, но послѣднія здѣсь отсутствуютъ. Присутствіе такихъ частей скелета будетъ понятно только тогда, если мы примемъ, что веретенница происходитъ отъ четырехногихъ животныхъ, бывшихъ ея предками. У ящерицъ такое недоразвитіе конечностей встрѣчается довольно часто, въ особенности въ подотрядѣ коротконязычныхъ (Brevilinguia), къ которому относится и веретенница. У многихъ видовъ

конечности очень слабы и число пальцевъ уменьшено, какъ напримѣръ у южно-европейскаго сепса (Seps chalcides Bp.). У другихъ переднія конечности совершенно исчезаютъ, а отъ заднихъ сохраняется еще рудиментъ, лишенный пальцевъ; это имѣетъ мѣсто у желтопузика (Pseudopus apus Pall.), живущаго въ степяхъ юго-восточной Европы (рис. 31). У веретенницы и др. (напримѣръ у Ophiosaurus), наконецъ, конечности совершенно незамѣтны. Этотъ рядъ формъ показываетъ намъ одновременно отдѣльныя ступени, по которымъ шелъ процессъ атрофіи конечностей. Онъ подкрѣпляетъ наше предположеніе, что плечевой и тазовой пояса веретенницы должны считаться доказательствомъ существованія двухъ паръ конечностей у ея предковъ.

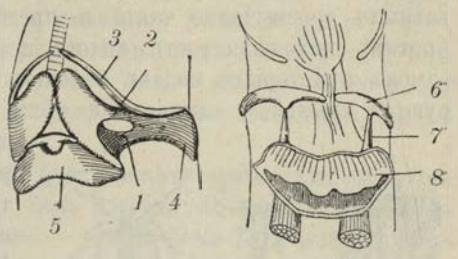


Рис. 30. *A* — Плечевой поясъ и *B* — остатокъ тазоваго у веретенницы (Anguis fragilis L). 1 — коракоидъ, 1 — прокоракоидъ, 3 — ключица 4 — лопатка, 5 — грудная кость, 6 — остатокъ таза, 7 — прикрѣпляющійся къ нему мускулъ, 8 — клоака. По Лейдигу.

Подобныя не функціонирующія части организма, занимающія то мѣсто, гдѣ у родственныхъ формъ находятся функціонирующія части тѣла, называются рудиментарными органами. Ихъ значеніе можетъ быть только историческимъ: они свидѣтельствуютъ объ измѣненіяхъ, которыя проходилъ данный видъ животныхъ во время своего историческаго развитія. Сравненіе съ исто-

Рис. 31 — Желтопузикъ (Pseudopus apus Pall.); видна, какъ маленькій сосочекъ, правая рудиментарная задняя конечность (прямо кверху надъ концомъ ротовой щели).

ріей языковъ еще лучше уяснитъ намъ дѣло. Англійское слово calf, — теленокъ, произносится «каф»; буква «л» не произносится. Но сравненіе съ родственнымъ ему нѣмецкимъ

словомъ (kalb) показываетъ, что это слово происходитъ отъ того же корня. «Л» есть, такимъ образомъ, рудиментарный органъ слова calf. По написанію слова можно заключить о прежнемъ произношеніи буквы «л»,—что доказывается родственнымъ нѣмецкимъ словомъ.

Рудиментарные органы встрѣчаются въ царствѣ растеній и въ особенности у животныхъ чрезвычайно часто и представляютъ такимъ же образомъ хорошій аргументъ противъ неизмѣнчивости видовъ и въ пользу ученія о происхожденіи видовъ. Такъ, у самокъ нѣкоторыхъ видовъ бабочекъ изъ семействъ шелкопрядовъ и пяденицъ атрофируются крылья, у самцовъ-же тѣхъ же видовъ они хорошо развиты и служатъ для полета. Самки этихъ семействъ, обремененныя тяжестью развивающихся въ нихъ яицъ, летаютъ вообще съ трудомъ; изъ 506 бабочекъ-монашенокъ, напримѣръ, пойманныхъ на огонь, попались только двѣ самки. Если самки, такимъ образомъ, не пользуются своими крыльями, то крылья могутъ безъ ущерба уменьшаться У трехъ видовъ пяденицъ изъ рода зимней пяденицы (Hibernia) эта атрофія крыльевъ представляетъ три послѣдовательныхъ различныхъ ступени (рис. 32): H. marginaria Bkh обладаетъ еще ясными крылышками длиною въ половину нормальныхъ крыльевъ, совершенно безполезными для полета; у H. aurantiaria Hb. остаются еще маленькія чешуйки на второмъ и третьемъ кольцѣ груди, какъ рудименты крыльевъ; у H. defoliara L. (пяденица-обдирало), наконецъ, они отсутствуютъ совершенно. Если нарочно не уклоняться отъ объясненій этихъ фактовъ, то нельзя не придти къ заключенію, что самки этихъ бабочекъ, какъ самки многихъ другихъ, обладали первоначально вполнѣ развитыми крыльями, какъ у самцовъ, но эти крылья постепеннно атрофировались, и что такая атрофія у H. defoliaria L. привела къ полному ихъ уничтоженію. Подобнымъ же образомъ объясняется и тотъ фактъ, что среди бабочекъ большинство шелкопрядовъ и пяденицъ, не принимающихъ во взросломъ состояніи никакой пищи, обладаютъ тѣмъ не менѣе, хотя и слабо развитымъ, хоботкомъ, точно такого же строенія, какъ бабочки, сосущія нектаръ.

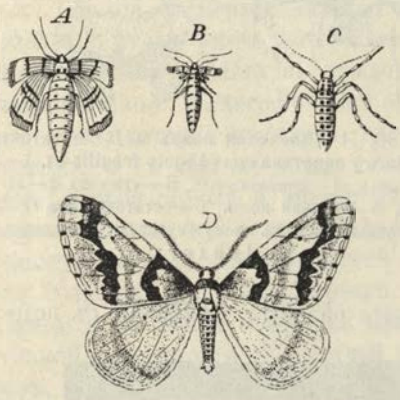


Рис. 32. Самки зимнихъ пяденицъ съ различною степенью атрофіи крыльевъ. *A*—Hibernia marginaria Bkh., *B*—H. aurantiaria Hb., *C*—H. defoliaria L. Для сравненія *D* - самецъ Hibernia defoliaria L.

б) Свидѣтельства исторіи развитія (эмбріологіи).

Если у какого нибудь организма развиваются не функціонирующіе органы, то на нихъ тратится вещество, безъ пользы для цѣлаго. Здѣсь консервативная сила наслѣдственности споритъ съ прогрессивной силой приспособленія: послѣдняя вызываетъ притокъ веществъ, находящихся въ распоряженіи организма, къ функціонирующимъ органамъ; первая упрямо сохраняетъ переходныя формы органовъ даже и въ томъ случаѣ, если они уже болѣе не функціонируютъ. Въ этомъ спорѣ побѣждаетъ во всякомъ случаѣ прогрессъ, и если борьба продолжается достаточно долго, то въ концѣ концовъ вспышки силы наслѣдственности, по скольку онѣ противорѣчатъ общей дѣятельности частей тѣла, совершенно подавляются. Такъ, рудиментарные органы могутъ наконецъ исчезать безъ всякаго слѣда, чему представляютъ примѣръ крылья самокъ Hibernia defoliaria L. Такимъ же образомъ и у змѣй по большей части исчезаетъ всякій слѣдъ конечностей; только въ семействахъ удавовъ и полозовъ существуютъ еще остатки тазового пояса, свидѣтельствующіе о прежде бывшихъ заднихъ конечностяхъ.

Подобная же безполезная трата вещества и энергіи имѣетъ мѣсто и при столь часто встрѣчающемся не прямомъ индивидуальномъ развитіи живыхъ существъ. Непрямое развитіе представляетъ большое сходство съ сохраненіемъ рудиментарныхъ органовъ. Такъ,

при развитіи веретенницы проходится стадія, на которой у зародыша возникаютъ переднія конечности въ видѣ маленькихъ бугорковъ (рис. 33), вполнѣ напоминающихъ первые зачатки конечностей какой-нибудь ящерицы; но онѣ не развиваются дальше, а снова исчезаютъ. У зародыша быка существуютъ на извѣстной стадіи зачатки верхнихъ рѣзцовъ, отсутствующихъ у взрослаго животнаго; они не прорѣзываются, а снова атрофируются передъ рожденіемъ. Подобныя явленія, какъ и появленіе рудиментарныхъ органовъ, слѣдуетъ разсматривать съ исторической точки зрѣнія. Они представляютъ слѣдствія консервативной силы наслѣдственности. Для такихъ случаевъ нельзя дать никакого иного объясненія, какъ то, что предки веретенницы обладали передними конечностями, а предки быка верхними рѣзцами.

Явленія непрямого развитія часто бываютъ еще болѣе значительны. Изъ яйца лягушки не развивается прямо лягушка съ легкими и безъ хвоста, но сначала существо снабженное хвостомъ и дышащее, какъ рыба, жабрами, — головастикъ. Эти жабры, какъ у рыбъ, помѣщаются на жаберныхъ дугахъ, между которыми располагаются щели, ведущія изъ глотки наружу. Плавательный хвостъ и жаберныя дуги съ жабрами развиваются у личинокъ безхвостыхъ земноводныхъ также и въ такихъ случаяхъ, когда они не живутъ въ водѣ, но проходятъ свое развитіе вплоть до стадіи молодой лягушки въ тѣлѣ своихъ родителей, напримѣръ, у суринамской жабы (Pipa) и у нѣкоторыхъ видовъ Nototrema. У тритона и саламандры, дышащихъ во взросломъ состояніи легкими, существуютъ также живущія въ водѣ личинки, обладающія, какъ рыбы, жабрами на жаберныхъ дугахъ. Личинки альпійской саламандры (Salamandra atra Laur.), проходящія все свое развитіе въ яйцеводахъ матери, точно также обладаютъ подобными временными жабрами, теряющимися передъ рожденіемъ. Всѣ эти отступленія отъ прямого развитія хорошо объясняются при предположеніи, что земноводныя происходятъ отъ рыбообразныхъ предковъ, дышавшихъ въ продолженіе всей своей жизни жабрами.

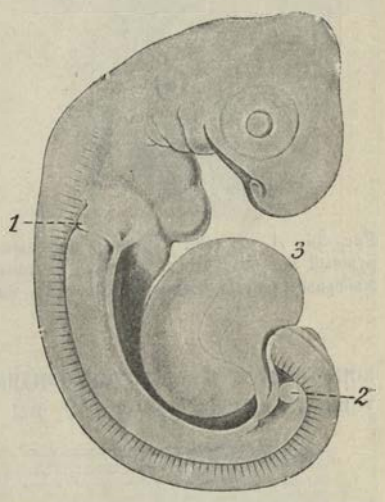


Рис. 33. Зародышъ веретенницы (Anguis fragilis L.) съ зачаткомъ переднихъ конечностей (1); 2—зачатокъ мужского совокупительнаго аппарата; 3—желточный мѣшекъ. По Николя.

Также и у зародышей пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ появляются жаберныя дуги и жаберныя щели (рис. 34 A), хотя здѣсь щели иногда не вполнѣ прорываются, а возникаютъ лишь, какъ жаберные карманы, вдвигающіеся въ промежутки между жаберными дугами. На жаберныхъ дугахъ здѣсь нѣтъ жабръ, но черезъ нихъ проходятъ отъ сердца кровеносные сосуды, расположенные такимъ же образомъ какъ у рыбъ, у которыхъ они несутъ кровь къ жабрамъ для дыханія (ср. рис. 34 B и C). При дальнѣйшемъ развитіи жаберныя дуги становятся незамѣтными, жаберные карманы за исключеніемъ перваго исчезаютъ, а кровеносные сосуды частью атрофируются. Зачатки жаберныхъ дугъ, жаберныхъ сосудовъ и т. п. объяснимы лишь исторически, а именно при предположеніи, что дышащія атмосфернымъ воздухомъ позвоночныя — происходятъ отъ рыбообразныхъ, дышавшихъ жабрами обитателей воды, и отъ нихъ унаслѣдовали соотвѣтственное расположеніе кровеносныхъ сосудовъ.

Изъ безконечнаго множества подобныхъ примѣровъ, представляемыхъ намъ исторіей развитія животныхъ, приведемъ еще только одинъ: изъ развитія одного рака. У очень многихъ раковъ изъ различныхъ отрядовъ, какъ напримѣръ, у жаберноногихъ (бранхіоподъ), у веслоногихъ (копеподъ), а изъ высшихъ раковъ у родовъ креветокъ Penaeus и Lucifer, изъ яйца вылупляется характерная личинка съ тремя парами ногъ, такъ называемый науплiусъ, (ср. рис. 36 *A*), которая затѣмъ послѣ увеличенія числа конечностей и другихъ превращеній превращается въ развитого рака. Эта личиночная стадія прохо-

дится и при развитіи того удивительнаго организма, въ строеніи котораго не замѣтно никакого сходства съ ракомъ, а именно въ развитіи уже упоминавшагося (стр. 42) паразита крабовъ, Sacculina carcini. Tomps. (рис. 35). Науплiусъ саккулины (рис. 36 *A*) превращается затѣмъ въ такъ называемую циприсовидную личинку (*B*) съ большимъ числомъ

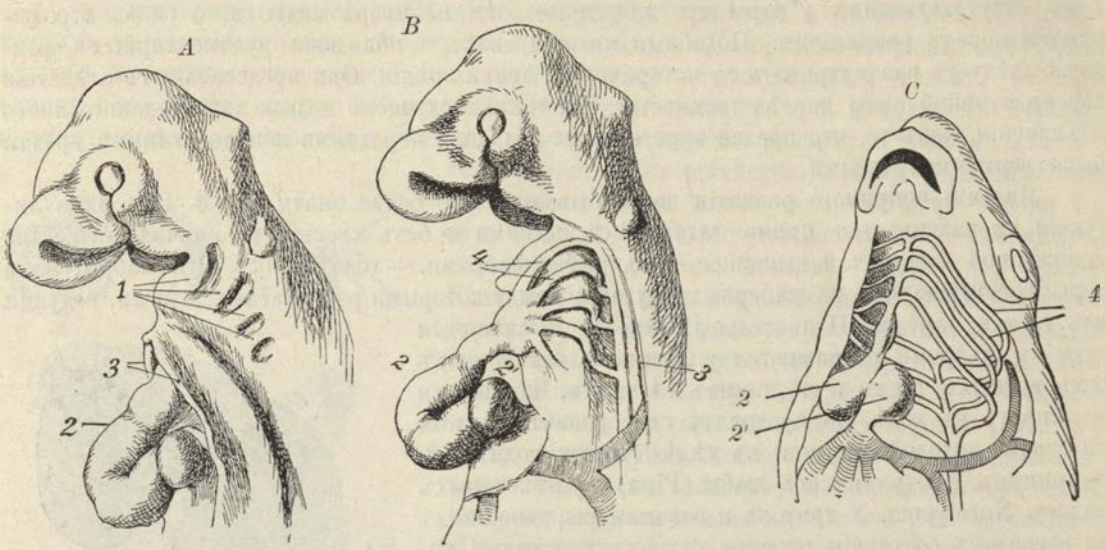


Рис. 34. *A*—голова куринаго зародыша съ жаберными дугами (1) и жаберными щелями; у *B*—удаленъ наружный покровъ, чтобы показать кровеносные сосуды, идущіе по жаберным дугамъ; въ *C*—представлены для сравненія жаберные сосуды костистой рыбы 1—жаберныя дуги, 2—желудочекъ сердце, 2'—предсердіе, 3—мѣсто срѣза накожнаго покрова, 4—жаберные сосуды.

конечностей и съ бугорковиднымъ брюшкомъ. Она прикрѣпляется при помощи своихъ усиковъ *(1)* къ крабу *(C)* въ основаніи какой-нибудь щетинки, гдѣ кутикула—мягкая. Теперь, когда свободное движеніе является излишнимъ, покровъ груди вмѣстѣ съ ножками и бугоркообразнымъ брюшкомъ сбрасывается *(D)*. Остающаяся масса тѣла черезъ трубку, образуемую усиками, служившими для прикрѣпленія, проникаетъ въ тѣло краба *(E, F)* и вырастаетъ тамъ въ паразита, который отсылаетъ отъ себя корнеобразные отростки въ тѣло хозяина (ср. выше рис. 16); тѣло паразита, обильно снабжаемое пищею, благодаря этимъ корнеобразнымъ отросткамъ, затѣмъ мало-по-малу раздувается и, въ концѣ концовъ, прорывая кутикулу краба, выступаетъ въ формѣ мѣшко-

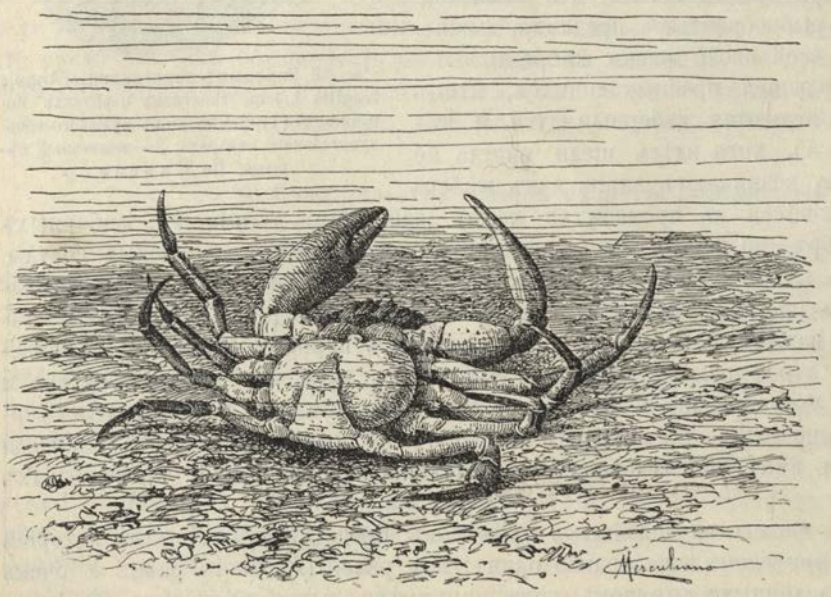


Рис. 35. Каменный крабъ (Carcinus maenas Leach), лежащій на спинѣ съ Sacculina carcini Thomps.—на брюшкѣ.

образнаго придатка изъ его тѣла наружу. Этотъ ходъ развитія несомнѣнно указываетъ на то, что предки саккулины первоначально и во взросломъ состояніи имѣли форму рака, и измѣнились такъ только подъ вліяніемъ паразитизма.

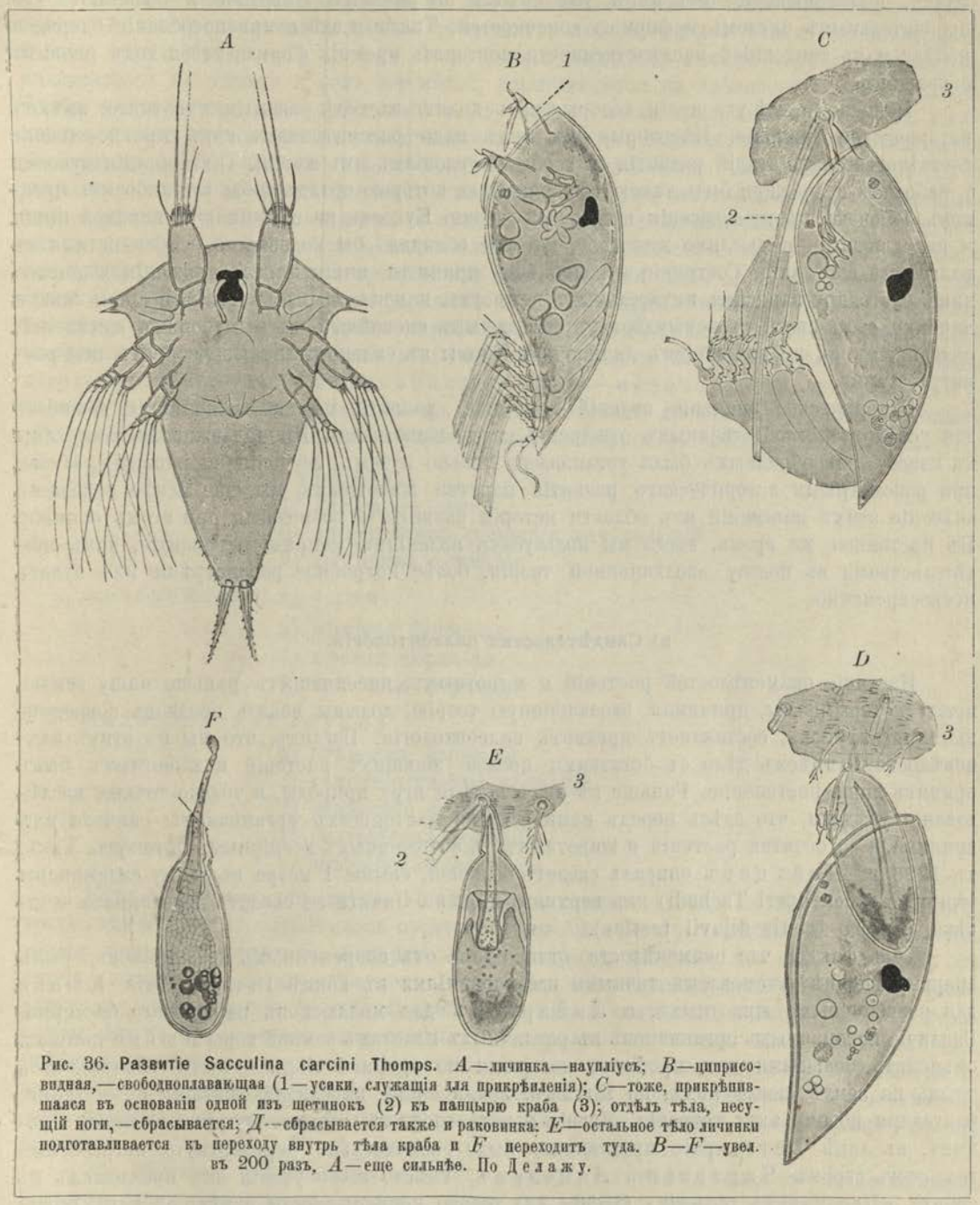


Рис. 36. **Развитіе Sacculina carcini Thomps.** *A*—личинка—науплiусъ; *B*—циприсовидная,—свободноплавающая (1—усики, служащія для прикрѣпленія); *C*—тоже, прикрѣпившаяся въ основаніи одной изъ щетинокъ (2) къ панцырю краба (3); отдѣлъ тѣла, несущій ноги,—сбрасывается; *Д*—сбрасывается также и раковинка; *E*—остальное тѣло личинки подготавливается къ переходу внутрь тѣла краба и *F* переходитъ туда. *B*—*F*—увел. въ 200 разъ, *A*—еще сильнѣе. По Делажу.

Такой непрямой путь развитія не является необходимостью; онъ можетъ постепенно исчезнуть. Если у быка въ зародышевомъ состояніи еще закладываются зубы, отсутствующіе у взрослаго животнаго, то съ другой стороны въ клювѣ зародыша птицъ уже нѣтъ никакого слѣда зачатковъ зубовъ, хотя мы знаемъ, что птицы происходятъ отъ пред-

ковъ имѣвшихъ зубы: ископаемые остатки зубатыхъ птицъ сохранились въ отложеніяхъ мѣловой формаціи. Такимъ же образомъ, напримѣръ, нашъ рѣчной ракъ при своемъ развитіи совсѣмъ не проходитъ стадіи науплиуса или другой личиночной формы, и молодые рачки, вылупляющіеся изъ яицъ, уже похожи на развитое животное и обладаютъ уже окончательнымъ числомъ и формою конечностей. Также и здѣсь приспособленіе одержало побѣду надъ тенденціей наслѣдственности повторять прежнія формы; здѣсь ходъ развитія сокращенъ.

Конечно не всѣ уклоненія, которыя происходятъ въ ходѣ развитія животнаго, имѣютъ историческое значеніе. Нѣкоторыя изъ нихъ надо разсматривать какъ приспособленіе соотвѣтственныхъ стадій развитія къ особымъ условіямъ ихъ жизни. Такъ, стадія куколки у бабочекъ не можетъ быть такою особенностью, которою обладалъ-бы кто-либо изъ предковъ бабочекъ въ продолженіи всей своей жизни. Куколки не принимаютъ никакой пищи и неподвижны,—немыслимо животное, которое обладало бы подобными особенностями въ развитомъ состояніи. Состояніе куколки безъ принятія пищи и безъ движенія возможно лишь благодаря запасамъ питательныхъ веществъ, накопленнымъ въ тѣлѣ во время жизни личинки, и съ своей стороны дѣлаетъ возможнымъ спокойный ходъ глубокихъ измѣненій, связанныхъ съ превращеніемъ личиночной формы въ сильно отличающуюся отъ нея развитую форму.

Историческое значеніе явленій непрямого развитія имѣетъ величайшую важность для установленія родственныхъ отношеній между животными. Принадлежность саккулины къ классу ракообразныхъ была установлена только путемъ изученія ея развитія. Ниже, при разсмотрѣніи историческаго развитія царства животныхъ, мы еще яснѣе покажемъ значеніе этихъ наведеній изъ области исторіи развитія и возможныя при этомъ ошибки. Въ настоящее же время, когда мы пользуемся явленіями непрямого развитія, какъ свидѣтельствами въ пользу эволюціонной теоріи, болѣе подробное разсмотрѣніе ихъ будетъ несвоевременно.

в) Свидѣтельства палеонтологіи.

Изученіе окаменѣлостей растеній и животныхъ, населявшихъ раньше нашу землю, между которыми мы, принимая эволюціонную теорію, должны искать предковъ современныхъ организмовъ, составляетъ предметъ палеонтологіи. Взглядъ, что мы въ этихъ окаменѣлостяхъ имѣемъ дѣло съ остатками прежде жившихъ растеній и животныхъ, былъ принятъ лишь постепенно. Раньше въ нихъ видѣли игру природы, и только точныя изслѣдованія убѣдили, что здѣсь передъ нами остатки настоящихъ организмовъ; сначала ихъ принимали за остатки растеній и животныхъ, уничтоженныхъ всемірнымъ потопомъ. Такъ, въ 1726 г. Шейхцеръ описалъ скелетъ большой, свыше 1 метра въ длину саламандры (Andrias scheuchzeri Tschudi) изъ верхняго міоцена Онинга за скелетъ допотопнаго человѣка («Homo tristis diluvii testis»).

Тотъ фактъ, что окаменѣлости отличаются отъ современныхъ организмовъ, былъ впервые вполнѣ установленъ точными изслѣдованіями въ концѣ 18-го столѣтія Кювье для позвоночныхъ животныхъ, а Ламаркомъ для моллюсковъ парижскаго бассейна. Различіе ископаемыхъ организмовъ въ различныхъ пластахъ земной коры Кювье пытался объяснить большими катастрофами, которыми по крайней мѣрѣ отчасти уничтожалась жизнь на землѣ; послѣ нихъ, по Кювье, земля снова населялась живыми существами, благодаря новому акту творенія. Ученіе о катастрофахъ, которое встрѣтило, между прочимъ, въ лицѣ Гёте ярого противника, было окончательно опровергнуто англійскимъ геологомъ сэромъ Чарльзомъ Ляйелемъ; вмѣсто этого ученія онъ предложилъ въ своихъ «Принципахъ геологіи» (1830—33) теорію непрерывности измѣненій. Эта, общепризнанная въ настоящее время теорія говоритъ, что тѣ силы, которыя мы наблюдаемъ въ работѣ и въ настоящее время, совершенно достаточны для объясненія измѣненій, происходившихъ въ прежде бывшее время на земной поверхности, и нѣтъ нужды прибѣгать къ помощи общихъ переворотовъ. Такимъ образомъ, флоры и фауны, существовавшія на

землѣ въ теченіе различныхъ временъ, находятся между собою въ непосредственной связи, и мы можемъ ожидать встрѣтить предковъ современныхъ организмовъ среди окаменѣлостей, если только послѣ этихъ предковъ остались способные къ сохраненію остатки.

Слоистыя отложенія осѣдаютъ на днѣ бассейновъ; поэтому мы находимъ въ нихъ преимущественно остатки водяныхъ животныхъ. Соотвѣтственно такому происхожденію верхніе пласты отложеній должны быть моложе нижнихъ; такимъ образомъ отложенія, находящіяся въ одномъ и томъ же мѣстѣ, располагаются въ хронологическомъ порядкѣ. Чтобы имѣть возможность сравнивать между собою пласты изъ различныхъ мѣстъ, необходимо точное знакомство съ заключающимися въ нихъ окаменѣлостями; если отложенія отдѣльныхъ мѣстностей сходны по содержанію въ нихъ болѣе часто встрѣчающихся и широко распространенныхъ растеній и животныхъ, то ихъ можно разсматривать за одновременныя и помѣщать въ одномъ и томъ же мѣстѣ послѣдовательнаго ряда геологическихъ пластовъ. Такимъ путемъ внимательное изученіе пластовъ земной коры позволило расположить ихъ въ порядкѣ времени ихъ происхожденія. Имъ даны были названія, они были раздѣлены на различныя формаціи, а эти послѣднія были соединены въ четыре большихъ группы: горныя породы первой группы, архейской, не содержатъ въ себѣ никакихъ остатковъ организмовъ и поэтому здѣсь могутъ не приниматься во вниманіе; вторая группа называется палеозойской, третья—мезозойской, четвертая—кайнозойской; ихъ можно было бы по фаунамъ назвать древнимъ, среднимъ и новымъ міромъ животныхъ. Формаціи или системы располагаются въ слѣдующемъ порядкѣ:

кайнозойская группа

11) настоящее время
10) четвертичная формація или дилювій
9) третичная формація

мезозойская группа

8) мѣловая формація
7) юрская формація
6) тріасовая формація

палеозойская группа

5) пермская формація
4) каменноугольная формація
3) девонская формація
2) силурійская формація
1) кэмбрійская формація.

Если бы, теперь, отъ всѣхъ организмовъ, которые вообще могли давать окаменѣлости, дѣйствительно сохранились остатки, то мы были бы въ состояніи для многихъ изъ теперь живущихъ формъ съ помощью этихъ остатковъ доказать, что они произошли отъ иначе устроенныхъ своихъ предковъ путемъ ихъ постепеннаго измѣненія. Но къ сожалѣнію это предположеніе не оправдывается на дѣлѣ: геологическіе памятники очень отрывочны. Въ то время какъ современныхъ животныхъ мы знаемъ около 420000 видовъ, ископаемыхъ видовъ изъ всѣхъ формацій извѣстно только около 100000; и несмотря на это настоящее время вмѣстѣ съ дилювіемъ обнимаютъ поясъ примѣрно такого значенія, какъ каждый изъ поясовъ, которыхъ различаютъ болѣе тридцати въ одной лишь юрской формаціи.

Эта бѣдность ископаемыми зависитъ прежде всего отъ того, что необыкновенно большое число организмовъ состоятъ лишь изъ мягкихъ частей, не способныхъ сохраняться. Очень многія растенія, а изъ животныхъ—инфузоріи, голыя кишечнополостныя, большинство червей, лишенные раковинъ слизни и нѣкоторые раки—не обладаютъ твердыми частями, которыя могли бы сохраняться; отпечатки же мягкихъ частей—крайне рѣдки. Но и въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ существуютъ такія твердыя части, ихъ сохраненіе

зависитъ отъ стеченія многихъ счастливыхъ условій. Лишь сравнительно рѣдко случается, что трупъ животнаго погружается въ спокойной водѣ на дно и тамъ вскорѣ покрывается достаточно толстымъ слоемъ мягкаго ила и такимъ образомъ сохраняется. Грубо зернистый песокъ не годится для сохраненія остатковъ организмовъ, и поэтому мы находимъ толстые пласты песчаника почти совершенно безъ окаменѣлостей. Текущая вода и въ особенности, разбивающіяся о берега волны всегда уничтожаютъ остатки организмовъ. Водяные организмы живутъ въ найлучшихъ условіяхъ для сохраненія ихъ остатковъ; наземныя-же животныя и растенія гораздо рѣже попадаютъ въ такое положеніе, когда возможно ихъ сохраненіе въ видѣ окаменѣлостей. Число наземныхъ животныхъ (по крайней мѣрѣ—въ настоящее время) значительно превосходитъ число водяныхъ. Двѣ трети современныхъ видовъ животныхъ, а именно около 280000, принадлежатъ къ однимъ насѣкомымъ; ископаемыхъ же остатковъ насѣкомыхъ мы знаемъ всего лишь около 2600 видовъ. Хотя млекопитающія извѣстны уже изъ тріасоваго и юрскаго періодовъ и ихъ остатки находятся въ большомъ количествѣ въ третичныхъ отложеніяхъ,—въ мѣловой формаціи до сихъ поръ не открыто никакого слѣда ни одного млекопитающаго. Насколько рѣдки бываютъ остатки, явствуетъ изъ того, что многіе ископаемые виды въ особенности изъ позвоночныхъ устанавливались только по одному сохранившемуся индивиду, часто даже только по обломку кости, а иногда по одной парѣ зубовъ и т. п.

Къ сказанному надо прибавить, что три четверти земной поверхности покрыты моремъ и такимъ образомъ недоступны для нашего изслѣдованія. Что же касается суши, то точно изслѣдованы только большая часть Европы и Сѣверной Америки, южной Азіи и южной Африки; изъ остальныхъ мѣстъ мы знаемъ лишь отдѣльныя болѣе или менѣе многочисленныя находки.

Если мы, такимъ образомъ, не можемъ на основаніи палеонтологическихъ памятниковъ возстановить полнаго родословнаго дерева современныхъ животныхъ, то тѣмъ не менѣе данныя палеонтологіи совершенно соотвѣтствуютъ нашему представленію о развитіи живого міра на землѣ согласно эволюціонной теоріи. Чѣмъ далѣе по времени отстоитъ какая-нибудь формація отъ настоящаго времени, тѣмъ незначительнѣе родство между находимыми въ ней растеніями или животными и нынѣ живущими. Покажемъ это на примѣрѣ млекопитающихъ, при чемъ остановимся на отрядѣ хищныхъ. Въ дилювіи встрѣчаются человѣкъ и другія млекопитающія, относящіяся вообще къ современнымъ видамъ или, по крайней мѣрѣ, къ видамъ, не очень отличающимся отъ нихъ, каковы напримѣръ волкъ (Canis lupus) и пещерный левъ (Felis spelaea Goldf.), который, можетъ быть, идентиченъ съ африканскимъ львомъ. Въ верхнемъ отдѣлѣ фармаціи, въ пліоценѣ [1]) встрѣчаются млекопитающія, которыя большею частью относятся къ еще живущимъ родамъ, но современные виды уже рѣдки; изъ собакъ мы встрѣчаемъ здѣсь Canis etruscus F. Major, изъ медвѣдей—Ursus etruscus Cuv., изъ куницъ—Mustela filholi Depéret,—все вымершіе виды еще существующихъ родовъ. Въ болѣе глубокихъ пластахъ третичной формаціи, въ міоценѣ, млекопитающія относятся большею частью къ еще живущимъ семействамъ; изъ жившихъ тогда родовъ многіе уже вымерли, а изъ видовъ ни одинъ не дожилъ до нашего времени: такъ. семейство собакъ представлено родомъ Cynodictis, семейство медвѣдей—родомъ Hyaenarctos, куницъ—Plesicyon, кошекъ—родомъ Aelurogale. Наконецъ, въ олигоценѣ мы наталкиваемся на многія вымершія семейства и не находимъ ни одного изъ теперь живущихъ родовъ и видовъ. Отрядъ хищныхъ уже существуетъ, но современныхъ семействъ въ немъ еще нельзя отличить. Въ совершенно же чуждомъ намъ мірѣ млекопитающихъ нижнихъ третичныхъ отложеній, въ эоценѣ, не находится уже ни одного настоящаго хищнаго; но эоценовые креодонты (Creodonta), съ нѣкоторыми признаками сумчатыхъ, связаны съ хищными постепенными переходами и могутъ разсматриваться, какъ ихъ предки.

---

[1]) Пліоценъ—одинъ изъ отдѣловъ третичной системы (формаціи). Такъ какъ авторомъ далѣе приводятся названія и другихъ отдѣловъ ея, то считаемъ не лишнимъ напомнить, что третичная система обыкновенно дѣлится на отдѣлы: эоценовый, олигоценовый, міоценовый и пліоценовый.

Послѣдовательность, съ которою организмы появляются въ слѣдующихъ другъ за другомъ формаціяхъ, стоитъ въ полномъ соотвѣтствіи съ тою картиною родственныхъ отношеній между отдѣлами растеній и животныхъ, которую мы можемъ нарисовать себѣ по ихъ организаціи. Немногими растеніями, встрѣчаемыми въ кэмбрійской формаціи, являются водоросли; только начиная со средины силурійской системы, попадаются первыя сосудистыя споровыя растенія. Въ карбонѣ, каменноугольной формаціи, они достигаютъ большаго разнообразія: плауны, сигилляріи, хвощи, аннуляріи и папоротники образуютъ главную часть тогдашней флоры, и рядомъ съ ними появляются первые представители голосѣмянныхъ: хвойныя и, можетъ быть, также саговыя пальмы (цикадовыя). Только къ концу мезозойской эры, въ мѣловой періодъ, къ нимъ присоединяются также цвѣтковыя растенія, которыя въ настоящее время составляютъ три четверти всего растительнаго царства.

Подобную же послѣдовательность можно прослѣдить и въ животномъ царствѣ. Хотя въ палеозойскій періодъ существуютъ уже всѣ типы безпозвоночныхъ и ихъ развитіе относится къ тѣмъ временамъ, изъ которыхъ не сохранилось никакихъ окаменѣлостей, но появленіе различныхъ классовъ позвоночныхъ можно точно прослѣдить. Уже выше было упомянуто, что для всѣхъ наземныхъ позвоночныхъ, въ виду временнаго появленія у нихъ жаберныхъ щелей, является весьма вѣроятнымъ происхожденіе отъ водяныхъ животныхъ; изъ наземныхъ животныхъ по своему строенію и развитію къ рыбамъ стоятъ всего ближе земноводныя; пресмыкающіяся въ свою очередь имѣютъ болѣе простую организацію, чѣмъ птицы и млекопитающія, которыхъ мы должны выводить отъ предковъ, напоминавшихъ пресмыкающихся. Этому соотвѣтствуетъ послѣдовательность ископаемыхъ остатковъ позвоночныхъ. Въ силурійскій періодъ, гдѣ встрѣчаются первые остатки ихъ, это -рыбы; вмѣстѣ съ особыми панцырными рыбами встрѣчаются формы, родственныя почти совершенно исчезнувшимъ въ настоящее время ганоиднымъ (осетрамъ и т. п. под.). Также и въ девонскомъ періодѣ рыбы остаются единственными позвоночными: съ одной стороны,—это акулы и скаты, съ другой—ганоидныя. Гораздо позднѣе, а именно только въ мѣловой фармаціи, находятся остатки выше развитыхъ костистыхъ рыбъ. Въ каменноугольной системѣ попадаются древнѣйшія земноводныя, стегоцефалы. Въ пермскихъ отложеніяхъ въ первый разъ находятъ настоящихъ пресмыкающихся; изъ различныхъ отрядовъ ихъ всего позднѣе, а именно только начиная съ мѣловой фармаціи, появляются, наиболѣе уклонившіяся въ своемъ развитіи въ сторону,—змѣи. Первые остатки млекопитающихъ попадаются въ тріасѣ. Въ юрѣ мы встрѣчаемъ древнѣйшихъ птицъ съ длиннымъ хвостомъ, какъ у ящерицъ; наконецъ, въ мѣлу попадаются зубастыя птицы, очень похожія, если не принимать во вниманіе вооруженіе челюстей зубами, на современныхъ птицъ.

Несмотря на неполноту данныхъ, извѣстны также непрерывныя ряды формъ на довольно значительномъ протяженіи, главнымъ образомъ для коралловъ, морскихъ ежей, плеченогихъ и моллюскъ. У аммонитовъ, древнихъ, снабженныхъ раковиною головоногихъ, особенно часто можно бываетъ прослѣдить въ значительномъ послѣдовательномъ рядѣ геологическихъ пластовъ цѣпи формъ, такъ тѣсно примыкающихъ другъ къ другу, что проведеніе границъ между видами является искуственнымъ. Подобную цѣпь юрскихъ аммонитовъ показываетъ рис. 37; развитіе идетъ черезъ Peltoceras annulare Reih.—и черезъ P. athleta Phill. изъ верхней бурой юры (ξ) къ Aspidoceras perarmatum Sow. изъ нижней бѣлой юры (β).

Установить ряды можно и для нѣкоторыхъ позвоночныхъ. Хотя они и не представляютъ непрерывныхъ переходовъ, однако являются весьма вѣроятными, тѣмъ болѣе, что вполнѣ соотвѣтствуютъ заключеніямъ, къ которымъ приводятъ насъ и другія основанія. Громкую извѣстность стяжалъ рядъ формъ, устанавливающій родословную лошади; знаніемъ ихъ мы обязаны главнымъ образомъ изслѣдованіямъ американца Марша. Мы здѣсь разсмотримъ лишь очень кратко измѣненія передней и задней ноги лошади, происходившія у ряда поколѣній въ теченіи третичнаго періода, во время пліоцена, міоцена, олигоцена и эоцена (рис. 38). У современныхъ видовъ лошадей,—у домашней лошади (H),

у дикаго осла и зебры,—конечности несутъ только одинъ палецъ. Такъ какъ большинство наземныхъ позвоночныхъ обладаетъ пятью пальцами, то и для лошади надо признать происхожденіе отъ пятипалыхъ предковъ. По обѣ стороны отъ предпястной кости пальца современныхъ лошадей лежитъ пара тонкихъ длинныхъ костей, называемыхъ грифелевидными косточками (H II, IV); онѣ принимаются за рудименты двухъ другихъ предпястныхъ костей. Въ пліоценѣ Сѣверной Америки найдена лошадь Pliohippus, съ болѣе значительными грифелевидными косточками; нѣкоторые же виды лошадей изъ пліоцена имѣли еще три вполнѣ развитыхъ пальца на каждой ногѣ, изъ которыхъ, однако, боковыя не достигали земли, напримѣръ, у Neohipparion (G). Тремя пальцами обладали уже всѣ животныя родственныя лошади въ міоценѣ, напримѣръ Hypohippus (F), гдѣ эти пальцы слегка касаются земли; міоценовый Miohippus (E) обладалъ тремя пальцами, а на переднихъ ногахъ имѣлъ четвертую предпястную кость, какъ остатокъ соотвѣтственнаго пальца; въ Европѣ этой стадіи развитія соотвѣтствуетъ Anchitherium (въ то время животныя родственныя лошади были распространены по Европѣ, Азіи и Африкѣ). Олигоценовый Mesohippus (D) Америки и Palaeotherium Европы обладали на переднихъ ногахъ

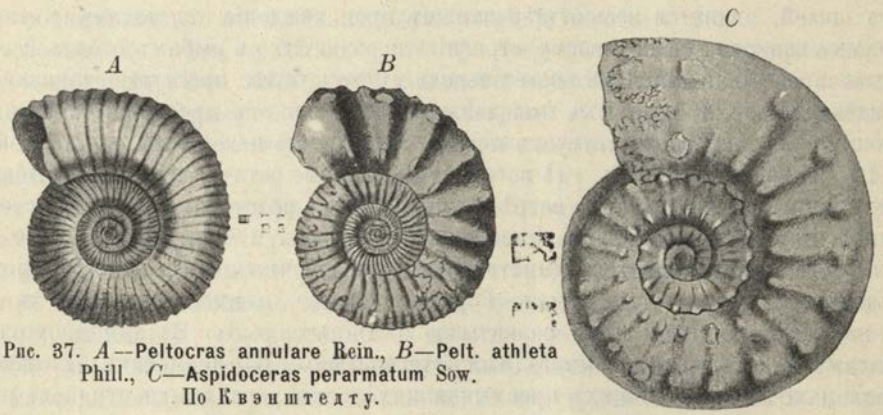


Рис. 37. *A*—Peltocras annulare Rein., *B*—Pelt. athleta Phill., *C*—Aspidoceras perarmatum Sow. По Квэнштедту.

болѣе значительнымъ остаткомъ четвертаго пальца (V). Orohippus (C) въ верхнемъ эоценѣ Америки и Hyracotherium въ Европѣ, животныя, напоминавшія внѣшнимъ видомъ тапира, имѣли спереди четыре, а сзади три хорошо развитыхъ пальца. Eohippus (B) изъ средняго эоцена имѣлъ на переднихъ ногахъ четыре развитыхъ и одинъ рудиментарный палецъ, а на заднихъ три пальца и остатокъ четвертой предплюсневой кости (V); его предки изъ болѣе древнихъ эоценовыхъ отложеній относились къ отряду Condylarthra; объ устройствѣ ногъ ихъ, съ пятью пальцами, какъ на переднихъ такъ и на заднихъ ногахъ, даетъ намъ представленіе Phenacodus (A), который, конечно, не относится къ прямымъ предкамъ лошади. Соотвѣтственныя измѣненія можно прослѣдить и въ устройствѣ черепа и зубовъ. Сравнительная величина изображеній рис. 38 показываетъ, что предки лошади были, чѣмъ древнѣе, тѣмъ мельче.

Наконецъ, среди ископаемыхъ мы находимъ тамъ и сямъ также промежуточныя формы, которыя составляютъ переходъ между группами животнаго царства, обособленными въ настоящее время одна отъ другой. Они должны также служить довольно важнымъ доказательствомъ измѣненія видовъ. Такъ, силурійскій отрядъ иглокожихъ, цистидеи, связывается посредствомъ переходныхъ формъ съ другими группами иглокожихъ, оставившихъ послѣ себя связанные ряды ископаемыхъ формъ,—а именно съ морскими лиліями, морскими звѣздами, морскими ежами и съ вымершими бластоидеями. Переходную форму между ящерицами и птицами представляетъ извѣстный археоптериксъ, «первичная птица» изъ верхней юры; одинъ экземпляръ ея былъ найденъ въ 1861 году въ Зольнгофенѣ, а

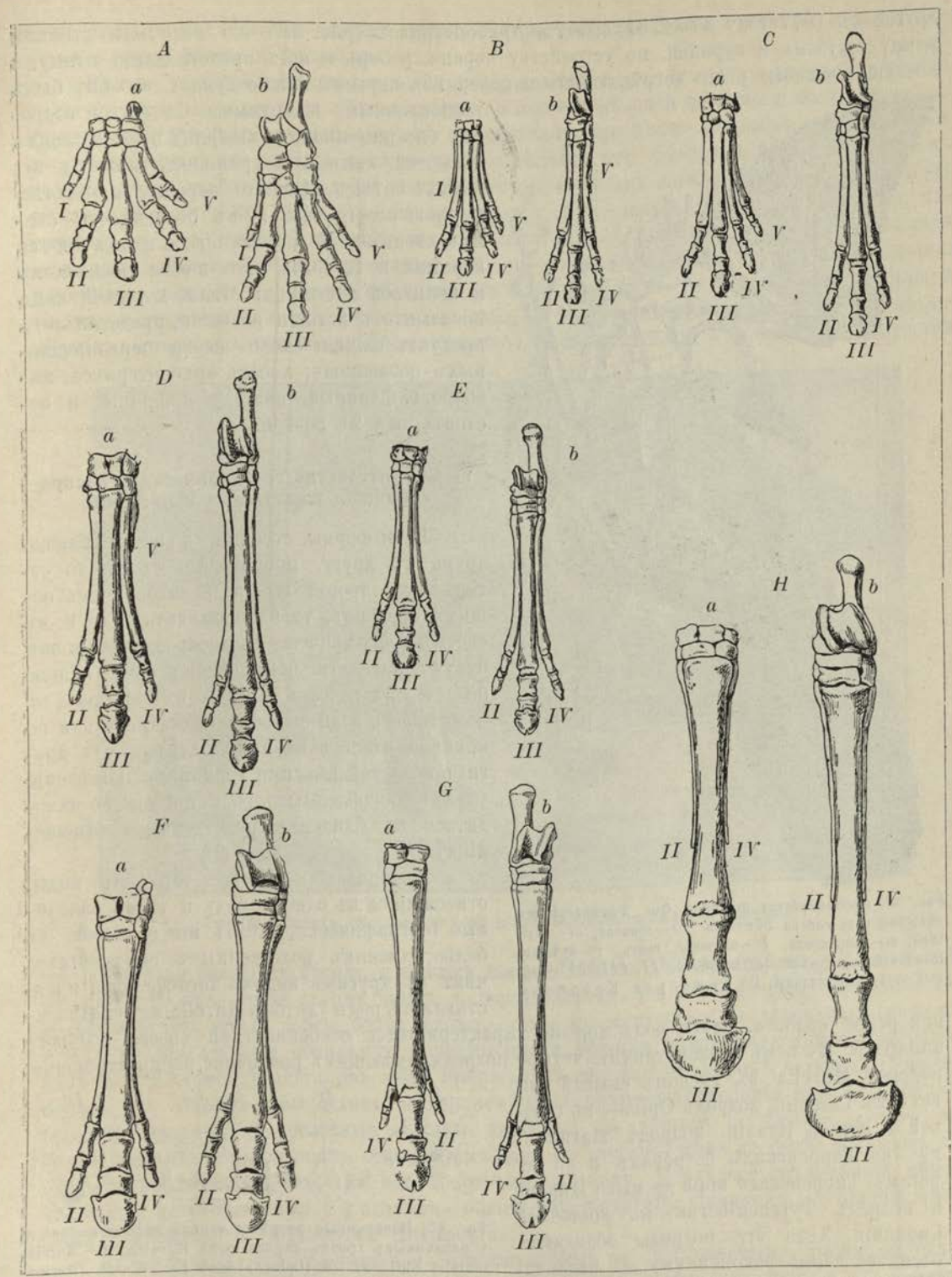


Рис. 38. Кисть (a) и стопа (b) послѣдовательныхъ предковъ лошади. *A*—Phenacodus primaevus Cope. *B*—Eohippus pernix Marsh. *C*—Orohippus agilis Marsh. *D*—Mesohippus celer Marsh. *E*—Miohippus auceps Marsh. *F*—Hypohippus equinus Scott. *G*—Neohipparion whitneyi Gidley. *H*—Equus caballus L. *I, II, III, IV, V*—первый-пятый пальцы предплюсневыя (въ *a*), или предплюсневыя (въ *b*) кости. *A* и *E—H*—въ 1/6 натур. величины, *B—D*—въ 1/3 натур. величины. По Р. С. Лёлу.

другой въ 1877 году возлѣ Эйхштетта. Археоптериксъ (рис. 39), по величинѣ стоящій между голубемъ и курицей, по устройству черепа, реберъ и ногъ представляетъ птицу, а по существованію у его согрѣвающаго покрова изъ перьевъ можно думать, что онъ былъ теплокровнымъ животнымъ. Съ другой стороны, онъ напоминаетъ ящерицъ зубами своихъ челюстей, какъ то сохранилось также у зубатыхъ птицъ мѣловаго періода, и,—далѣе, формою своего таза и въ особенности своимъ хвостомъ. У современныхъ птицъ хвостъ короткій и состоитъ изъ шести позвонковъ и концевой кости, пигостиля, который, какъ показываетъ исторія развитія, представляетъ продуктъ сліянія около шести первоначальныхъ позвонковъ; хвостъ археоптерикса, наоборотъ, длинный, какъ у ящерицы, и состоитъ изъ 21 позвонка.

Рис. 39. **Archaeopteryx macrura Ow.** Экземпляръ изъ литографскаго сланца Эйштетта. *sc*—лопатка, *cl*—ключица, *co*—коракоидъ, *h*—плечевая кость. *r*—лучевая, *u*—локтевая, *c*—пястныя кости, *I, II, III, IV*—первый-четвертый пальцы. По Дамесу и Креднеру.

г). Свидѣтельства географическаго распространенія животныхъ и растеній.

Если формы, стоящія въ системѣ близко другъ къ другу, происходятъ, какъ то утверждаетъ теорія эволиціи видовъ, отъ общихъ предковъ, то надо ожидать, что и въ своемъ географическомъ распространеніи они будутъ населять обыкновенно одну общую область, въ которой обиталъ ихъ предокъ, въ особенности если эта область отдѣлена или по крайней мѣрѣ долго была отдѣлена отъ другихъ областей рѣзкими границами. Населеніе такихъ обособленныхъ областей должно находиться въ близкихъ родственныхъ отношеніяхъ.

Прекрасный примѣръ того, что виды, относящіеся къ одному роду и тѣсно связанные географически, стоятъ между собою въ болѣе близкихъ родственныхъ отношеніяхъ, чѣмъ къ другимъ видамъ того-же рода, представляетъ родъ улитокъ Murella изъ средиземноморской области. Этотъ родъ хорошо характеризуется особенностями своего полового аппарата. Въ немъ можно отличить четыре подрода, имѣющихъ различное распространеніе: подродъ Murella въ тѣсномъ смыслѣ живетъ въ Сициліи, подродъ Opica—въ средней и южной Италіи, подродъ Marmorana—на Тирренскихъ островахъ и по берегамъ Тирренскаго моря до мыса Цирцеи и подродъ Tyrrheniberus—въ восточной Сардиніи. Хотя эти подроды обладаютъ очень схожими раковинами, но различаются по анатомическимъ признакамъ, изъ которыхъ наиболѣе рѣзкій—форма любовной стрѣлы, известковаго столбика, выставляющагося при совокупленіи изъ полового отверстія (рис. 40): у сицилійцевъ она имѣетъ въ поперечномъ разрѣзѣ форму креста, у

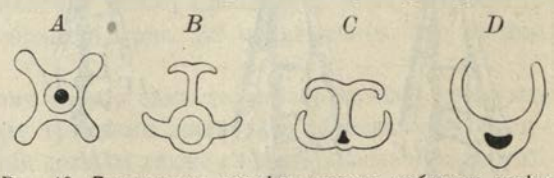


Рис. 40. **Поперечные разрѣзы черезъ любовную стрѣлу у различныхъ группъ видовъ рода Murella.** *A*—Murella muralis Müll., *B*—M. (Opica) strigata Fér., *C*—M. (Marmorana) serpentina Fér., *D*—M. (Thyrrheniberus) sardonia Marts. По П. Гессе.

южно-итальянскихъ формъ—форму якоря, у тирренскикъ—форму буквы X, а у сардинскихъ—форму двурогой рогульки.

Южная Америка представляетъ область, остававшуюся очень долгое время безъ всякой связи съ другими областями. Значительныя отложенія мѣловой системы и болѣе древнихъ ярусовъ третичной въ средней Америкѣ показываютъ, что Южно-Американскій континентъ въ теченіе мѣлового періода и до міоцена отдѣлялся отъ Сѣверной Америки широкимъ моремъ. Поэтому близкое родство между многими группами животныхъ, населяющихъ эту область, бросается въ глаза. Трехпалый страусъ или нанду (Rhea) ограничивается, напримѣръ, только Южной Америкой; но тамъ существуютъ два близкихъ между собою вида этого рода. Южная Америка пріютила у себя своеобразныхъ ящерицъ, легуановъ, которые занимаютъ тамъ то же мѣсто, что агамы въ Старомъ Свѣтѣ. Есть древесные легуаны и наземные легуаны, подобно древеснымъ (табл. 5) и наземнымъ агамамъ. Живущіе на деревьяхъ легуаны и агамы между собою гораздо болѣе сходны, чѣмъ съ видами ихъ, живущими

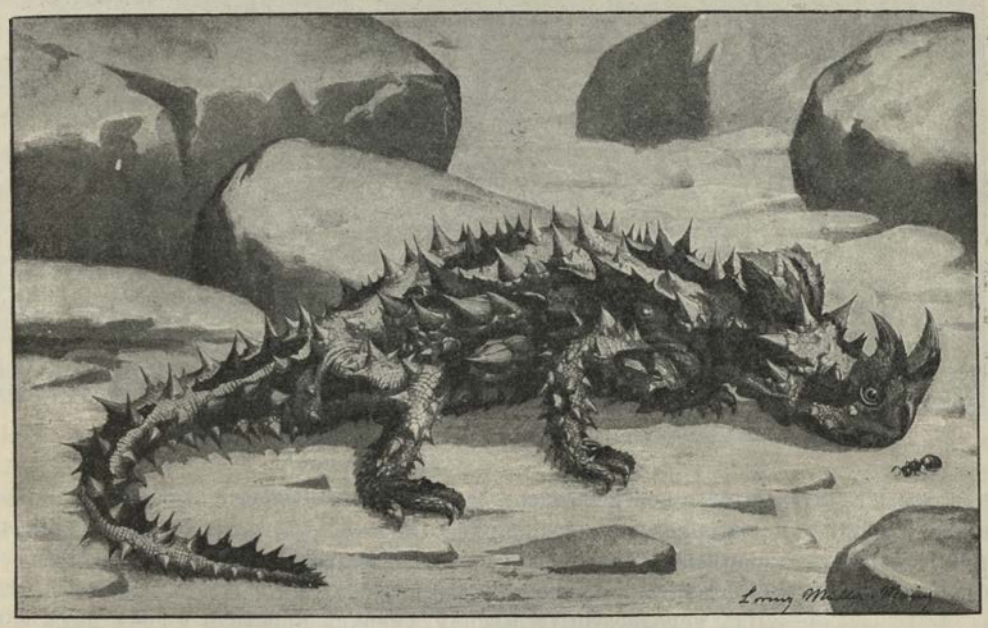


Рис. 41. Молохъ (Moloch horridus gray), наземная агама изъ Австраліи.

на землѣ. Они сжаты съ боковъ и имѣютъ длинный хвостъ. Наоборотъ, живущіе на землѣ сжаты болѣе или менѣе сверху внизъ и короткохвосты. Въ свою очередь наземные легуаны и агамы между собою болѣе схожи, чѣмъ съ живущими на деревьяхъ (рис. 41 и 42), но всѣ легуаны обладаютъ опредѣленными общими анатомическими признаками, какъ и всѣ агамы: у легуановъ зубы приросли къ внутренней сторонѣ челюстей (Pleurodonta), а у агамовъ зубы сидятъ по верхнему краю челюсти (Acrodonta рис. 43). Такимъ образомъ наземные и древесные легуаны, несмотря на внѣшнее несходство, стоятъ въ болѣе близкихъ родственныхъ отношеніямъ одни къ другимъ, чѣмъ къ болѣе похожимъ на нихъ по внѣшности наземнымъ или древеснымъ агамамъ. Послѣднее объясняется тѣмъ, что какъ у легуановъ, такъ и у агамовъ—общее происхожденіе, у первыхъ въ Южной Америкѣ, у вторыхъ въ Восточномъ Полушаріи.

Возникновеніе группы видовъ, съ ограниченнымъ распространеніемъ, именно въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ эти виды встрѣчаются,—становится еще вѣроятнѣе, если также и ископаемые остатки родственныхъ формъ встрѣчаются только въ этой области. Напримѣръ, узконосыя обезьяны, отъ которыхъ широконосыя обезьяны Стараго Свѣта отличаются широкою носовою перегородкою и большимъ числомъ переднихъ коренныхъ зубовъ, встрѣчаются

только въ Южной и въ сосѣднихъ съ ней областяхъ Средней Америки; ископаемыя узконосыя обезьяны также нигдѣ болѣе не встрѣчаются, кромѣ Южной Америки, гдѣ онѣ извѣстны изъ плейстоцена (или дилювія) Бразиліи и изъ древнихъ третичныхъ отложеній Патагоніи.—Южной Америкѣ свойственны нѣкоторыя семейства грызуновъ, которыя на-

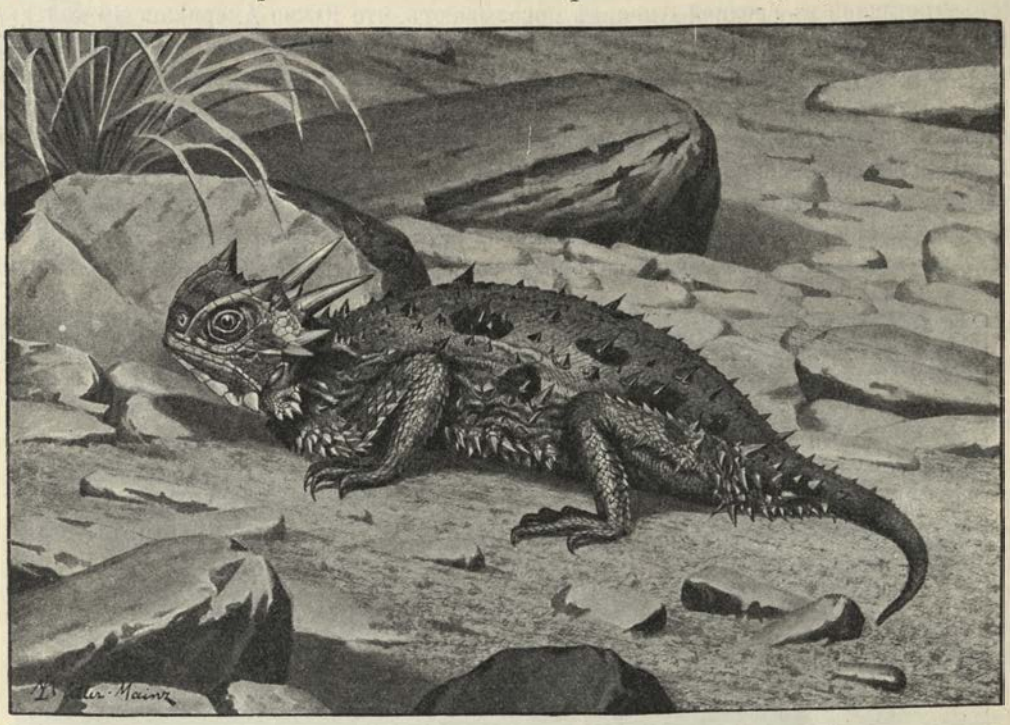


Рис. 42. Наземный легуанъ, Phrynosoma cornutum Harl. изъ Нео-Мехики.

ходятся только тамъ; таковы полукопытныя, къ которымъ относятся морская свинка, водосвинка и агути,—и шиншилловыя, (длиннохвостыя,—но въ другихъ отношеніяхъ похожія на зайцевъ,—животныя). Ископаемые остатки этихъ семействъ находятся очень часто въ третичныхъ отложеніяхъ Бразиліи и Аргентины, но опять таки только здѣсь.—

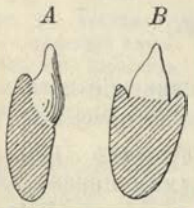


Рис. 43. Прикрѣпленіе зубовъ къ челюсти (заштрихована) у Pleurodonta (A) и Acrodonta (B).

Изъ неполнозубыхъ Южная Америка пріютила у себя рядъ родовъ, которые соединяются въ одно подсемейство (Xenarthra): броненосцевъ, муравьеѣдовъ и лѣнивцевъ; въ Старомъ Свѣтѣ живутъ ящеры и трубкозубы, составляющіе подсемейство Nomarthra. Ископаемые остатки послѣднихъ находятся въ плейстоценѣ Европы, а остатки Xenarthra извѣстны, начиная съ эоцена, изъ Южной Америки и только въ плейстоценѣ встрѣчаются нѣкоторые виды также въ Средней и Сѣверной Америкѣ.

Примѣровъ, подобныхъ указаннымъ изъ фауны млекопитающихъ Южной Америки, очень много. Упомянемъ еще только объ удивительной бѣгающей птицѣ киви (Apteryx), два вида которой живутъ лишь въ Новой Зеландіи, гдѣ находятся также всѣ вымершіе представители ея семейства: родъ Megalapteryx и 18 видовъ рода Dinornis.

Совершенно особое положеніе занимаетъ фауна млекопитающихъ Австраліи, которая, начиная съ мѣлового періода, была отрѣзана отъ сообщенія съ остальными материками. Кромѣ однопроходныхъ, представленныхъ ехидною и утконосомъ, всѣ туземныя млекопитающія относятся къ сумчатымъ, представители которыхъ, а именно сумчатыя крысы, живутъ еще только въ Америкѣ. Раньше сумчатыя были широко распространены, и многочисленные остатки ихъ находятъ въ эоценовыхъ отложеніяхъ Европы и Америки. Но

изъ нихъ встрѣчающіеся до сихъ поръ только въ Австраліи дипротодонты, имѣющіе лишь одну пару рѣзцовъ въ нижней челюсти, ограничивались Австраліей еще съ плейстоцена. Здѣсь одинъ отрядъ сумчатыхъ занимаетъ всѣ тѣ мѣста въ обиходѣ природы, которыя въ другихъ областяхъ заняты представителями различныхъ отрядовъ млекопитающихъ: какъ хищникъ, здѣсь живетъ сумчатый волкъ; какъ насѣкомоядныя,—кузу; подобно кроту роетъ землю слѣпой Notoryctes typhlops Stirl., охотясь за мелкими животными; вомбатъ съ своими сильно развитыми грызущими зубами представляетъ здѣсь грызуновъ; кенгуру занимаютъ здѣсь мѣсто крупныхъ травоядныхъ животныхъ. Мнѣніе, что всѣ эти различныя формы развились на мѣстѣ изъ общихъ предковъ, представляется самымъ вѣроятнымъ.

Несомнѣнныя доказательства въ пользу эволюціонной теоріи даетъ также флора и фауна острововъ открытаго моря. Эти острова никогда не имѣли связи съ материками, но самостоятельно выступили изъ моря, частью какъ вершины подводныхъ вулкановъ, частью какъ коралловыя постройки. Фауна ихъ вообще очень бѣдна. Наземныя млекопитающія, за исключеніемъ летучихъ мышей, отсутствуютъ совершенно, хотя они съ успѣхомъ могли бы тамъ жить; это доказываютъ многочисленные случаи, когда кролики, козы или коровы, завезенные на такіе острова, какъ, напримѣръ, Порто-Санто, Кергвеленскіе, Новый Амстердамъ, быстро размножались тамъ. Земноводныя здѣсь также отсутствуютъ, а пресмыкающіяся очень рѣдки. Наземныя животныя представлены главнымъ образомъ птицами, летучими мышами, насѣкомыми и улитками. Вообще фауна и флора острововъ напоминаетъ фауну и флору ближайшаго материка; но при этомъ поражаетъ значительное количество эндемическихъ, т. е. встрѣчающихся только въ данномъ мѣстѣ, видовъ.

Не можетъ быть никакого сомнѣнія въ томъ, что такіе вновь возникающіе, еще не населенные острова получаютъ свое населеніе извнѣ, изъ ближайшей населенной области. Именно отсутствіе наземныхъ млекопитающихъ и земноводныхъ служитъ тому лучшимъ доказательствомъ; они не въ состояніи выдержать далекое путешествіе на такіе острова черезъ море хотя бы на обломкахъ деревьевъ; развитыя животныя утонутъ, для яицъ же земноводныхъ морская вода представляетъ ядъ. Скорѣе можно думать, что такой путь совершаютъ на обломкахъ деревьевъ въ приставшей къ нимъ землѣ яйца пресмыкающихся, снабженныя твердой скорлупой. На островѣ Св. Елены, напримѣръ, двѣ трети жуковъ относятся къ долгоносикамъ, личинки и куколки которыхъ часто живутъ на деревѣ; какъ для нихъ, такъ и для улитокъ, которыя замыкаютъ свою раковину крышечкой изъ слизи или присасываются къ дереву, плавучій лѣсъ могъ послужить для переправы. Всѣ же летающія животныя, летучія мыши, птицы и летающія насѣкомыя отчасти залетѣли на острова самостоятельно, отчасти были занесены вѣтромъ.

Какъ происходитъ такое заселеніе, въ новѣйшее время подробно изслѣдовано для флоры маленькаго острова Кракатау, лежащаго въ 41 килом. къ западу отъ острова Явы. Въ Маѣ 1883 года все живое на этомъ островѣ было уничтожено грандіознымъ изверженіемъ вулкана. Трейбъ, директоръ ботаническаго сада въ Бейтензоргѣ на Явѣ, при своемъ посѣщеніи острова Кракатау въ 1886 году, нашелъ тамъ снова 26 видовъ сосудистыхъ растеній, а именно 11 тропическихъ папортниковъ, а изъ цвѣтковыхъ растеній—9 прибрежныхъ и 6, проникшихъ далѣе внутрь острова. Второе посѣщеніе острова въ 1897 году показало, что за этотъ промежутокъ времени число сосудистыхъ растеній возрасло съ 26 видовъ до 62; при третьемъ посѣщеніи—въ 1906 году было найдено 92 вида цвѣтковыхъ растеній. Ни одинъ изъ этихъ видовъ не былъ эндемичнымъ. Большинство сѣмянъ цвѣтковыхъ растеній было занесено морскими теченіями, а нѣкоторыя сѣмена, спрятанныя въ мясистыхъ плодахъ, были перенесены птицами, питающимися плодами. Благодаря близости населенныхъ областей, заселеніе Кракатау происходило очень быстро. Чѣмъ далѣе какой-нибудь островъ расположенъ отъ такихъ областей, тѣмъ медленнѣе и труднѣе происходитъ его заселеніе.

Чѣмъ ближе лежитъ океаническій островъ къ материку, тѣмъ незначительнѣе на

немъ число эндемическихъ видовъ и тѣмъ болѣе его населеніе походитъ на населеніе материка. Азорскіе острова, представляющіе девять вулканическихъ островов, удаленныхъ примѣрно на 1400 килом. отъ береговъ Португаліи, обладаютъ фауной совершенно европейскаго типа. Наземныя позвоночныя совершенно отсутствуютъ; изъ птицъ одинъ видъ—эндемиченъ, изъ моллюсковъ половина видовъ. Наоборотъ, многочисленные коралловые Бермудскіе острова, отстоящіе отъ Сѣверной Каролины на 1100 килом., имѣютъ американское населеніе. Изъ наземныхъ позвоночныхъ здѣсь живетъ одинъ эндемическій видъ ящерицъ; всѣ птицы и летучія мыши представляютъ американскіе виды, а изъ моллюсковъ одна четверть видовъ эндемичны.

Въ противуположность названнымъ островамъ вулканическій островъ Св. Елены очень изолированъ. Отъ Африки онъ удаленъ на 1800 килом., отъ Южн. Америки—на 2900. Его фауна гораздо бѣднѣе и въ то же время болѣе своеобразна, т. е. богаче эндемическими видами и родами. Здѣсь—только одна наземная птица, представляющая эндемическій видъ, родственники котораго живутъ въ Африкѣ. Изъ 129 видовъ жуковъ 128 эндемичны, при чемъ изъ 39 родовъ, на которые дѣлятся эти жуки, 25 встрѣчаются только здѣсь. Всѣ 20 видовъ наземныхъ улитокъ—эндемичны.

Дальнѣйшее развитіе этой особенности океаническихъ островов мы находимъ на Гавайскихъ островахъ. Они тянутся линіей въ 900 килом. длиною, состоящею изъ 13 болѣе крупныхъ островов, удаленныхъ болѣе, чѣмъ на 3000 килом., отъ всѣхъ материковъ. Изъ наземныхъ позвоночныхъ, живущихъ въ почвѣ здѣсь встрѣчаются лишь два вида; это—ящерицы, относящіяся къ одному эндемическому роду. Всѣ 16 видовъ наземныхъ птицъ эндемичны; они относятся къ 10 эндемичнымъ родамъ, изъ которыхъ 5 образуютъ одно, тоже эндемическое семейство.

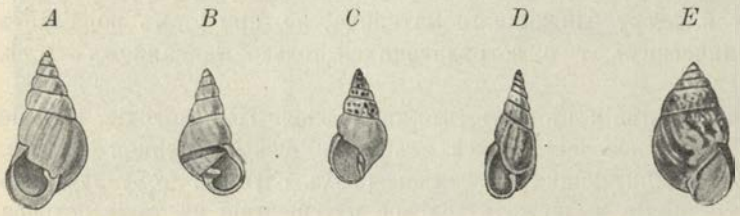


Рис. 44. **Ахитинелли съ Гавайскихъ о-овъ.** *A*—Partulina dwightii Newc., *B*—Achatinellastrum mighelsiana Pfr., *C*—Laminella helwina Baldw. *D*—Newcombia perkinsi Sykes, *E*—Amastra bullata Baldw. По Форхердингу.

Особенно интересны наземные моллюски. Оставляя въ сторонѣ Achatinella, представляющую эндемическій родъ съ 9 подродами, мы встрѣчаемъ здѣсь 92 вида ихъ, которые всѣ, кромѣ одного завезеннаго вида Helix, эндемичны. Одинъ изъ родовъ ихъ, Carelia,—эндемиченъ и ограниченъ самымъ старымъ островомъ архипелага, Кауаи. Живущія только на этихъ островахъ ахатинелли (рис. 44) встрѣчаются здѣсь въ очень большомъ числѣ видовъ;—число видовъ ихъ считаютъ различно; по Бальдвину оно равно 353. Подроды Bulimella и Helicterella, съ 30—35 видами каждый, свойственны острову Дагу, на которомъ съ другой стороны не водится подродъ Newcombia.—Изъ 729, встрѣчающихся на островахъ видовъ растеній—575 эндемичны, а изъ родовъ, къ которымъ они относятся, 40 свойственны только этимъ островамъ.

Такимъ образомъ, чѣмъ болѣе изолированъ океаническій островъ, съ древнимъ населеніемъ, тѣмъ своеобразнѣе его флора и фауна. Частая встрѣча эндемическихъ формъ становится понятною только въ томъ случаѣ, если принять, что онѣ развились на мѣстѣ путемъ измѣненій другихъ организмовъ, попавшихъ сюда извнѣ. Относительно видовъ, образующихъ вмѣстѣ одинъ эндемическій родъ, мы должны принять, что они происходятъ отъ общаго, занесеннаго сюда предка. Острова, лежащіе ближе къ материкамъ, часто получаютъ оттуда гостей, въ особенности—летающихъ животныхъ; они смѣшиваются съ раньше туда переселившимися особями своего вида, и благодаря этому, снова выравниваются едва начавшіяся отклоненія отъ родоначальной формы. Для улитокъ, напр., такое переселеніе на острова гораздо затруднительнѣе; поэтому у нихъ смѣшеніе съ неизмѣнившимися особями родоначальной формы случается значительно рѣже; вотъ почему изъ животныхъ на Азорскихъ и Бермудскихъ островахъ улитки имѣютъ самое большое число

эндемическихъ видовъ. Чѣмъ дальше лежатъ острова отъ области, снабжающей ихъ растеніями и животными, тѣмъ рѣже послѣднія—въ особенности животныя—попадаютъ на нихъ не поврежденными, тѣмъ спокойнѣе, безъ нарушеній идетъ измѣненіе ихъ населенія. Такъ, на островѣ Св. Елены могли возникнуть эндемическіе роды, а на Гавайскихъ островахъ даже—эндемическія семейства. Такимъ образомъ, ученіе о способности видовъ измѣняться наиболѣе удовлетворительно объясняетъ намъ особенности населенія острововъ; ученіе же о постоянствѣ видовъ оставляетъ вопросъ не рѣшеннымъ.

Д. Историческое развитіе животныхъ.

Всѣ приведенные факты и безконечное множество другихъ изъ различныхъ областей біологіи одинаково и вполнѣ объясняются, если принять, что живущіе въ настоящее время виды не существовали такими съ самаго начала, а произошли путемъ измѣненій иначе устроенныхъ предковъ. Этимъ теорія эволюціи можетъ считаться прочно установленной.

Приведенные и другіе подобные же факты не даютъ прямого отвѣта на вопросъ о томъ, какъ далеко заходитъ измѣнчивость видовъ. Изученіе сравнительной анатоміи и исторіи развитія позволяетъ намъ принять, что всѣ позвоночныя, всѣ кольчатые черви, всѣ кишечнополостныя и т. п. группы имѣютъ каждая одинъ корень, одно происхожденіе. Но находятся-ли такія группы въ родствѣ также между собою,—для такого вывода у насъ нѣтъ столь-же вѣскихъ доказательствъ. Оставаясь, однако, послѣдовательными, мы должны его сдѣлать въ силу слѣдующихъ соображеній. Если мы признаемъ, что всѣ позвоночныя развились изъ одной первоначальной формы, то почему это низшее позвоночное занимало какое то особое положеніе и не могло произойти также отъ иначе устроенныхъ предковъ? Почему оно не стояло ни въ какомъ родствѣ съ другими современными ему животными? Если мы не признаемъ чудеснаго сотворенія отдѣльныхъ типовъ, то намъ остается принять только одно, а именно, что всѣ растительные и животные организмы имѣютъ общихъ предковъ, что всѣ они происходятъ отъ одноклѣточныхъ существъ и въ концѣ концовъ—отъ одной живой матеріи съ самою простою организаціей. Если, наконецъ, насъ не приводитъ къ противорѣчіямъ мнѣніе, что процессы, наблюдаемые нами въ настоящее время въ природѣ, могли повести къ самостоятельному возникновенію живой матеріи, къ «первичному зарожденію», то естественно такому мнѣнію слѣдуетъ отдать предпочтеніе передъ чудомъ творенія, передъ понятіемъ о сверхестественной силѣ.

Въ пользу мнѣнія о возникновеніи жизни на землѣ путемъ первичнаго зарожденія мы не можемъ привести никакихъ прямыхъ доказательствъ. Но его требуетъ послѣдовательное проведеніе ученія о происхожденіи видовъ. Конечно опыты Пастера показали, что въ хорошо стерилизированныхъ веществахъ, напр., въ настойкахъ изъ сѣна и мясномъ соку, не происходитъ появленія никакихъ изъ намъ извѣстныхъ живыхъ существъ, даже самыхъ низшихъ. Но мы имѣемъ большое основаніе думать, что есть живыя существа столь незначительной величины, что они совершенно ускользаютъ отъ нашихъ глазъ; къ нимъ, вѣроятно, относятся еще неизвѣстные возбудители нѣкоторыхъ заразныхъ болѣзней, каковы корь и скарлатина. А что существа столь ничтожной величины и весьма простого строенія могутъ при извѣстныхъ условіяхъ происходить непосредственно изъ неживого, неорганизованнаго, но уже органическаго вещества,—это надо считать возможностью, допустимость которой увеличивается выше приведенными теоретическими разсужденіями. Можетъ быть, такое первичное зарожденіе могло имѣть мѣсто только въ тѣ времена, когда на землѣ господствовали иныя, чѣмъ теперь, условія: когда наша планета настолько уже охладилась, что вода могла держаться въ жидкомъ состояніи на ея поверхности, когда температура была еще высока, атмосфера была насыщена водянымъ паромъ и богаче углекислотою, когда, быть можетъ, въ воздухѣ, наполненномъ по боль-

шей части облаками, электрическіе разряды происходили гораздо чаще и были сильнѣе, чѣмъ теперь. Можетъ быть при подобныхъ условіяхъ возникали органическія соединенія различнаго рода; изъ нихъ, конечно, болѣе продолжительное время могли существовать лишь такія, которымъ ихъ составъ давалъ возможность путемъ поглощенія неорганическаго вещества образовывать подобное имъ органическое вещество, т. е. возможность ассимиляціи. Новообразованіе органическихъ веществъ должно было прекратиться, какъ только перестали существовать условія для ихъ самостоятельнаго возникновенія; способная же къ ассимиляціи органическая матерія могла разростаться и такимъ образомъ продолжала существовать и безъ новаго первичнаго зарожденія.

Мы должны отказаться отъ попытки представить здѣсь картину возникновенія низшихъ изъ извѣстныхъ намъ организмовъ изъ такихъ ассимилирующихъ органическихъ веществъ. Данныхъ для такого изображенія такъ мало, что оно было бы, пожалуй, простой игрою фантазіи. Но, конечно, должна быть сдѣлана попытка вкратцѣ разсмотрѣть

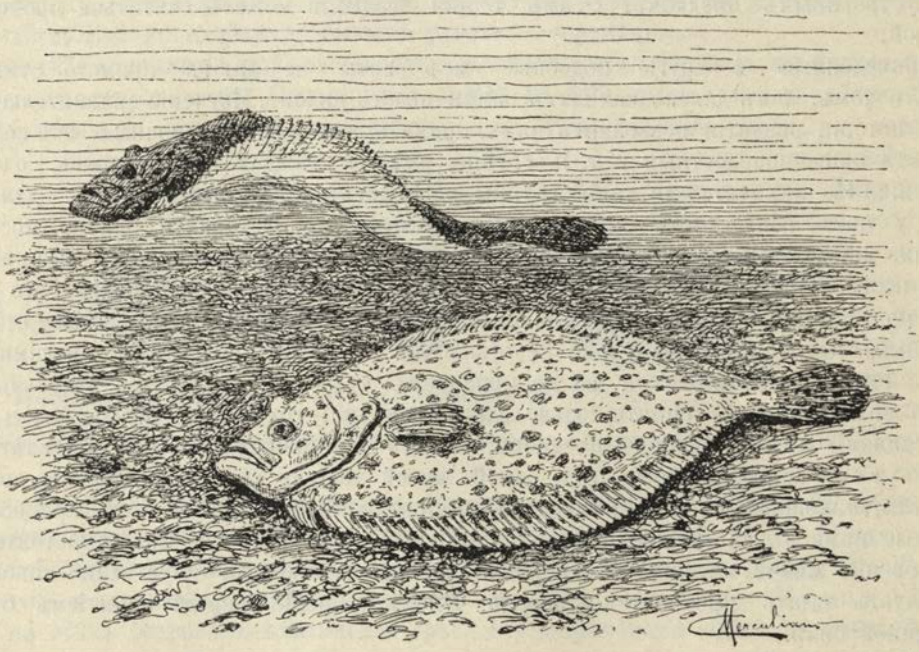


Рис. 5. Камбала (Rhombus maximus L.); впереди—лежащая на днѣ, сзади—плывущая.

родственныя отношенія внутри животнаго царства, въ формѣ общаго очерка его родословной. Это должно вмѣстѣ съ тѣмъ служить намъ введеніемъ къ знакомству съ массою формъ, съ которыми мы далѣе будемъ имѣть дѣло. Во всякомъ случаѣ взгляды на родственныя отношенія между животными группами еще очень различны. Поэтому и наше представленіе объ историческомъ развитіи животнаго міра не можетъ претендовать на объективную цѣнность; его надо понимать лишь, какъ одно изъ многихъ мнѣній: въ различныхъ случаяхъ могутъ быть даны и другія толкованія.

Устанавливая родственныя отношенія между животными, мы руководствуемся исключительно данными морфологіи вымершихъ и современныхъ видовъ. При этомъ вмѣстѣ съ данными сравнительной анатоміи, указывающими на сходства въ планѣ строенія взрослыхъ животныхъ, принимаются во вниманіе въ особенности данныя сравнительной эмбріологіи. Уже выше было говорено о томъ, что животныя при своемъ развитіи отъ яйца до половозрѣлой стадіи часто дѣлаютъ отступленія отъ прямого развитія, которыя, по крайней мѣрѣ отчасти, должны объясняться съ точки зрѣнія ихъ историческаго раз-

витія. При такихъ отступленіяхъ животное часто проходитъ такія стадіи, на которыхъ предки его оставались въ продолженіи всей своей жизни. Напримѣръ, камбалы съ несимметричнымъ тѣломъ, съ глазами, расположенными на одной сторонѣ головы, вылупляются изъ яицъ въ видѣ совершенно симметричныхъ рыбъ; онѣ свободно плаваютъ и только постепенно начинаютъ вести образъ жизни взрослыхъ рыбъ, которыя, подкарауливая добычу, лежатъ на днѣ бассейна на одномъ боку. Съ этимъ измѣненіемъ об-

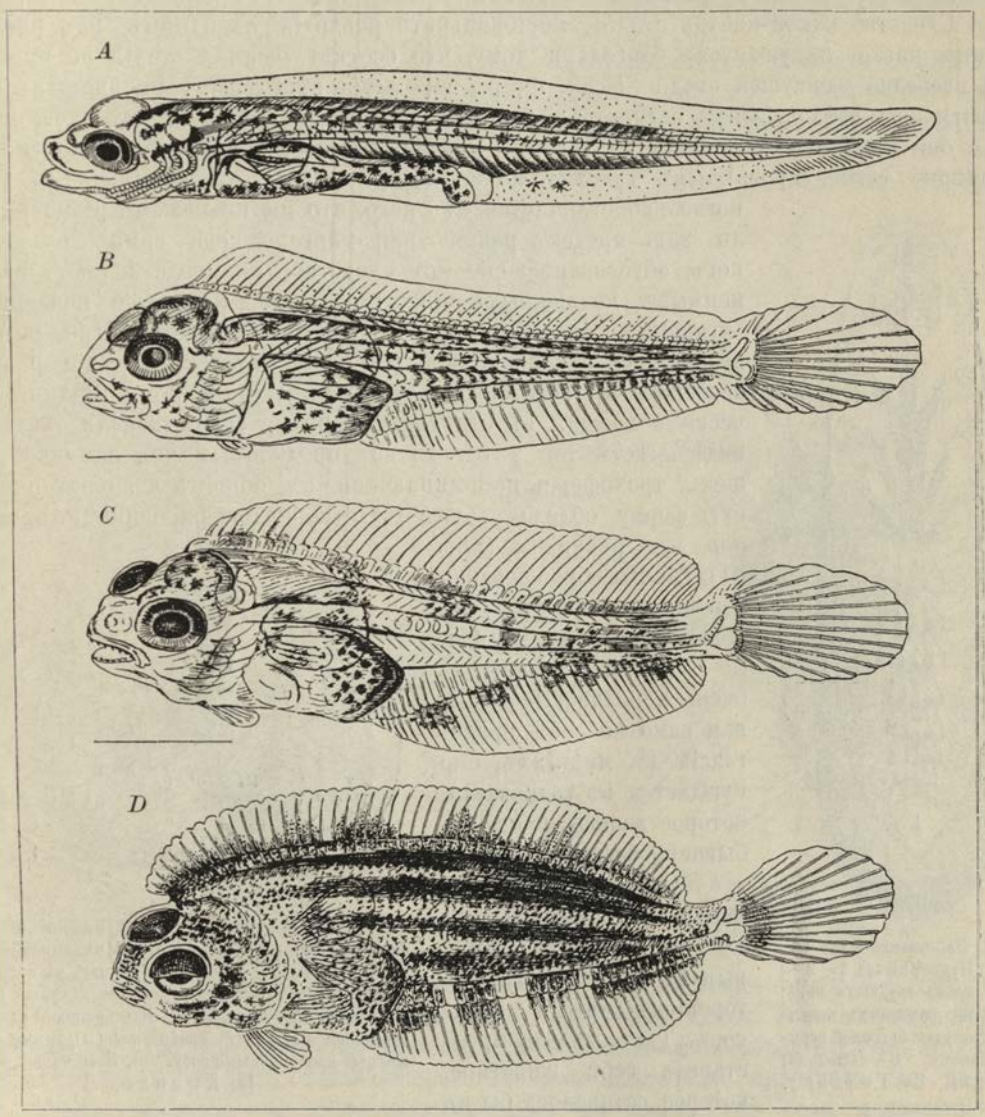


Рис. 46. **Метоморфозъ у камбалы (Pseudorhombus melanogaster Stein.).** *A*—симметричная молодая стадія, 6 дней спустя послѣ вылупленія изъ яица; *B*—правый глазъ начинаетъ передвигатся на лѣвую сторону головы; *C*—это передвиженіе—продолжается; *Д*—передвиженіе глаза—закончено. По А. Агассицу.

раза жизни начинается сплющиваніе тѣла, а одновременно одинъ изъ глазъ начинаетъ передвигаться чрезъ спинную сторону животнаго на другой бокъ тѣла (рис. 45 и 46). Не можетъ быть никакого сомнѣнія, что камбалы произошли отъ симметрически построенныхъ рыбъ; такимъ образомъ въ молодости, когда ихъ тѣло еще симметрично, онѣ проходятъ ту стадію, на которой оставались ихъ предки въ продолженіе всей своей жизни. Подобное повтореніе стадій предковъ Геккель назвалъ палингенезомъ.

Если бы стадіи предковъ правильно и вполнѣ точно передавались по наслѣдству, то каждый индивидъ въ отдѣльныхъ стадіяхъ своего развитія проходилъ бы стадіи всего ряда своихъ предковъ; индивидуальное развитіе было бы тогда краткимъ повтореніемъ видового или историческаго развитія. Но такого повторенія не удается нигдѣ наблюдать, хотя бы съ приблизительной полнотою. Вездѣ происходятъ въ развитіи то менѣе, то болѣе значительныя сокращенія. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ у рѣчного рака или у головоногихъ, отступленій въ развитіи совершенно нѣтъ, и развитіе происходитъ совершенно прямо. Сходство какой-нибудь стадіи эмбріональнаго развитія съ однимъ изъ предковъ особенно часто нарушается, благодаря тому, что соотвѣтственная стадія не представляетъ свободно—живущей стадіи. Если, напр., зародыши нѣкоторыхъ насѣкомыхъ обнаруживаютъ на всѣхъ своихъ сегментахъ зачатки конечностей (рис. 47), то этою особенностью они напоминаютъ одного изъ своихъ предковъ, съ многочисленными ногами и съ равномѣрно сегментированнымъ тѣломъ; но во всѣхъ другихъ отношеніяхъ ихъ форма настолько отличается отъ него, что мы не можемъ рѣшить, былъ ли этотъ предокъ ракомъ или многоножкою; сами же зачатки ногъ, обусловливающіе это сходство, не представляютъ расчлененныхъ, подвижныхъ придатковъ, но—маленькіе нечленистые бугорки, не способные ни къ какому движенію. При развитіи возникаютъ одновременно, на одной и той-же стадіи развитія особенности, кототорыя хотя и представляются палингенетическими каждая въ отдѣльности, но не существовали въ такомъ видѣ вмѣстѣ ни у одного изъ предковъ; напр., личинка ракушекъ, трохофора, напоминающая въ общемъ коловратко-образную форму, обладаетъ уже двухстворчатою раковиной, характерной для ракушекъ (рис. 61). Такимъ образомъ повтореніе особенностей видового развитія—во время индивидуальнаго—очень неполное: не вызывая само по себѣ разногласій въ мнѣніяхъ, оно нуждается въ толкованіи, которое далеко не всегда бываетъ безспорнымъ.

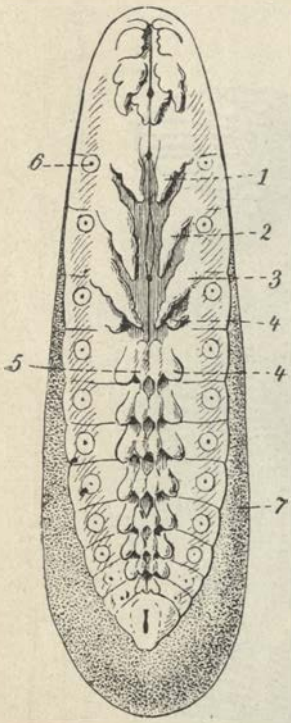


Рис. 47. Зародышъ жука водолюба (Hydrophilus). 1—3—зачатки трехъ грудныхъ ногъ; 4—зачатки брюшныхъ конечностей; 5—узлы брюшной нервной цѣпочки; 6—дыхальца; 7—желтокъ. По Гейдеру.

Съ другой стороны, нерѣдко попадаются также стадіи развитія, которыя не могутъ быть повтореніемъ стадій предковъ. Такъ, нельзя представить себѣ животное, которое оставалось бы въ продолженіе всей своей жизни на стадіи вродѣ куколки бабочки,—почти безъ движенія, совершенно безъ поглощенія пищи, окруженное твердой оболочкой безъ ротового и заднепроходнаго отверстій. Зародыши пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ окружены нѣжнымъ, наполненнымъ жидкостью мѣшкомъ, амніономъ (рис. 48); онъ непосредственно связанъ съ зародышемъ и развивается одинаково съ нимъ изъ яйца; на извѣстной стадіи изъ брюшной стороны зародыша выступаетъ кожистый пузырь, аллантоисъ, наполненный продуктами выдѣленія и представляющій выпячиваніе кишечнаго канала. Никто не будетъ утверждать, что стадія съ амніономъ и аллантоисомъ повторяетъ собою стадію, когда либо существовавшую у предковъ этихъ животныхъ. Амніонъ образуетъ при-

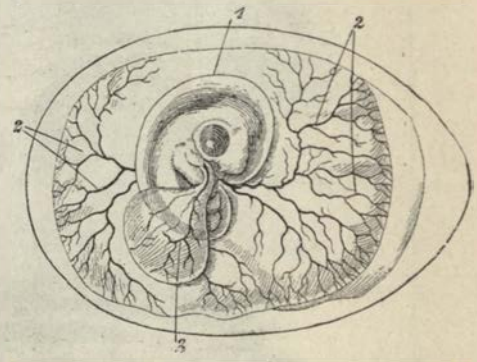


Рис. 48. Цыпленокъ въ яйцѣ на пятый день насиживанія. Зародышъ одѣтъ въ амніонъ (1) и прилегаетъ къ желточному мѣшку, въ стѣнкахъ котораго проходятъ кровеносныя сосуды (2;—желточное кровообращеніе). Изъ брюшной стороны зародыша выступаетъ аллантоисъ (3), также снабженный кровеносными сосудами. Естественн. велич. По Дювалю.

способленіе для защиты зародыша; аллантоисъ представляетъ разросшійся мочевой пузырь зародыша,—стѣнки его, богато снабжающіяся кровью, служатъ у пресмыкающихся и птицъ временно органомъ дыханія, а у млекопитающихъ кромѣ того органомъ поглащенія пищи. Оба они представляютъ временныя эмбріональныя образованія, являясь приспособленіями, имѣющими смыслъ лишь для неспособнаго къ передвиженіямъ зародыша. Такія искаженія въ развитіи не могутъ отражать собою путь видового развитія. Геккель называетъ ихъ въ отличіе отъ палингенетическихъ стадій развитія—цёногенетическими.

Когда, такимъ образомъ, на основаніи индивидуальнаго развитія какого-нибудь животнаго хотятъ установить ходъ его историческаго развитія, то необходима строгая критика. Необходимо изслѣдовать, являются ли разсматриваемыя стадіи развитія или ихъ отдѣльные признаки дѣйствительно палингенетическими, или ихъ надо разсматривать за цёногенетическіе. За палингенетическіе ихъ можно считать особенно въ тѣхъ случаяхъ, когда ихъ можно сравнивать съ стадіями развитыхъ современныхъ животныхъ, родство которыхъ съ разбираемымъ животнымъ становится вѣроятнымъ въ силу также другихъ данныхъ: такъ, зародыши насѣкомыхъ временнымъ существованіемъ у нихъ значительнаго количества ногъ напоминаютъ многоножекъ или общаго предка насѣкомыхъ и многоножекъ, имѣвшаго форму рака, а симметрія молодыхъ камбалъ соотвѣтствуетъ отношеніямъ въ строеніи другихъ рыбъ. Мы имѣли бы, однако, дѣло съ цёногенезомъ, еслибы существованіе животнаго, съ особенностями, наблюдаемыми при эмбріональномъ развитіи, было немыслимо или по крайней мѣрѣ невѣроятно, какъ напр., въ стадіи куколки насѣкомыхъ или въ эмбріональныхъ оболочкахъ высшихъ позвоночныхъ.

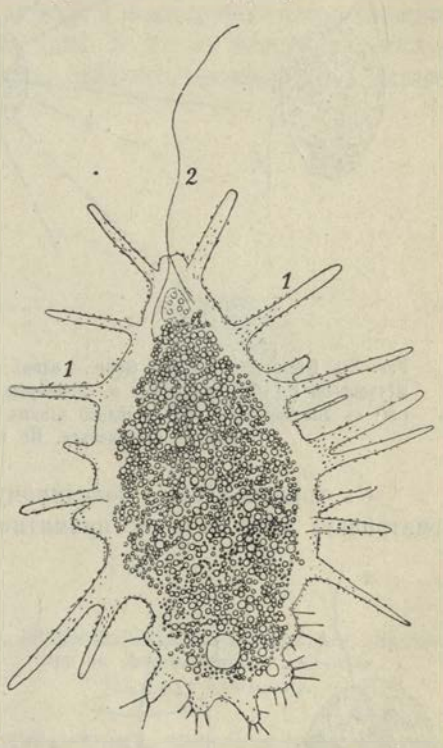


Рис. 49. Mastigamoeba aspera F. E. Sch.
1—ложноножки; 2—жгутикъ.
По Ф. Е. Шульце.

Не можетъ подлежать никакому сомнѣнію, что одноклѣточныя животныя, Potozoa, сравнительно съ многоклѣточными, Metazoa, представляютъ болѣе первичную стадію, и что многоклѣточныя происходятъ отъ одноклѣточныхъ. За это говорятъ также факты изъ исторіи развитія: всѣ безъ исключенія многоклѣточныя животныя при своемъ развитіи проходятъ въ формѣ оплодотвореннаго яйца одноклѣточную стадію, на которой ихъ простѣйшіе предки оставались въ продолженіе всей своей жизни. Только путемъ многочисленныхъ, слѣдующихъ другъ за другомъ клѣточныхъ дѣленій образуется изъ этой клѣтки масса отдѣльныхъ частей, составляющая тѣло многоклѣточнаго животнаго. Ни къ одной изъ стадій развитія не возвращаются такъ постоянно всѣ безъ исключенія Metazoa.

Между простѣйшими мы можемъ считать первичными формами опять таки такія, въ тѣлѣ которыхъ всего менѣе замѣтна дифференцировка: это—корненожки (Rhizopoda). Онѣ представляютъ голыя клѣтки, у которыхъ движеніе и принятіе пищи происходитъ не съ помощью какихъ либо постоянныхъ клѣточныхъ органовъ, а посредствомъ непостоянныхъ выступовъ протоплазматическаго тѣла ихъ, называемыхъ ложноножками (псевдоподіями). У наиболѣе простыхъ корненожекъ ложноножки имѣютъ лопастную форму, у другихъ—нитевидную или сѣтчатую. Измѣнчивость формы наиболѣе замѣчательна у амёбъ (ср. табл. 7) и у родственныхъ имъ корненожекъ; но часто она бываетъ стѣ-

снена раковинкою, состоящею изъ хитина или изъ постороннихъ тѣлецъ (Arcella, ср. табл. 7, Difflugia). Раковинками разнообразной формы по большей части изъ углекислой извести, рѣже изъ песчинокъ, обладаютъ водящіяся исключительно въ моряхъ корненожки-фораминиферы, часто отличающіяся ложноножками, анастомозирующими въ видѣ сѣти. Болѣе постоянны ложноножки у солнечниковъ (Haliozoa) и у лучевиковъ (Radiolaria), гдѣ онѣ отходятъ отъ обыкновенно шаровиднаго, богатаго вакуолями, клѣточнаго тѣла—въ видѣ лучей. У лучевиковъ дифференцировка тѣла заходитъ дальше, такъ какъ у нихъ внутреняя часть клѣтки, содержащая ядро, отдѣлена отъ наружной посредствомъ продыравленной отверстіями такъ наз. центральной капсулы; по большей части лучевики обладаютъ кромѣ того удивительно сложнымъ, проникающимъ клѣтку скелетомъ, состоящимъ изъ кремнезема, а у одной группы—изъ сѣрнокислаго стронція (рис. 102).

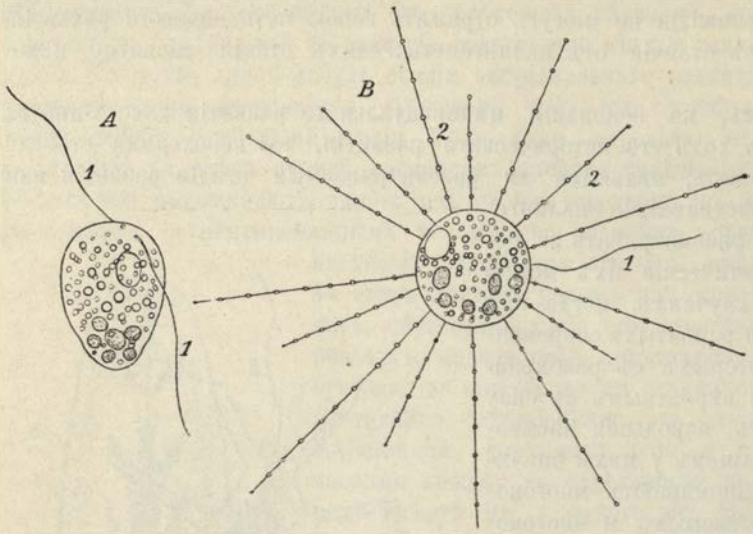


Рис. 50. Dimorpha mutans Grbr.,—одинъ и тотъ-же индивидъ въ формѣ жгутоносца (*A*) съ жгутиками и, 2 минуты спустя, въ формѣ солнечника (*B*) съ ложноножками (2) и только однимъ жгутикомъ (1), который тоже можетъ втягиваться. По Груберу.

Съ корненожками, повидимому, стоятъ въ родствѣ жгутоносцы; ихъ можно разсматривать даже за болѣе примитивныхъ животныхъ, такъ какъ они близко примыкаютъ

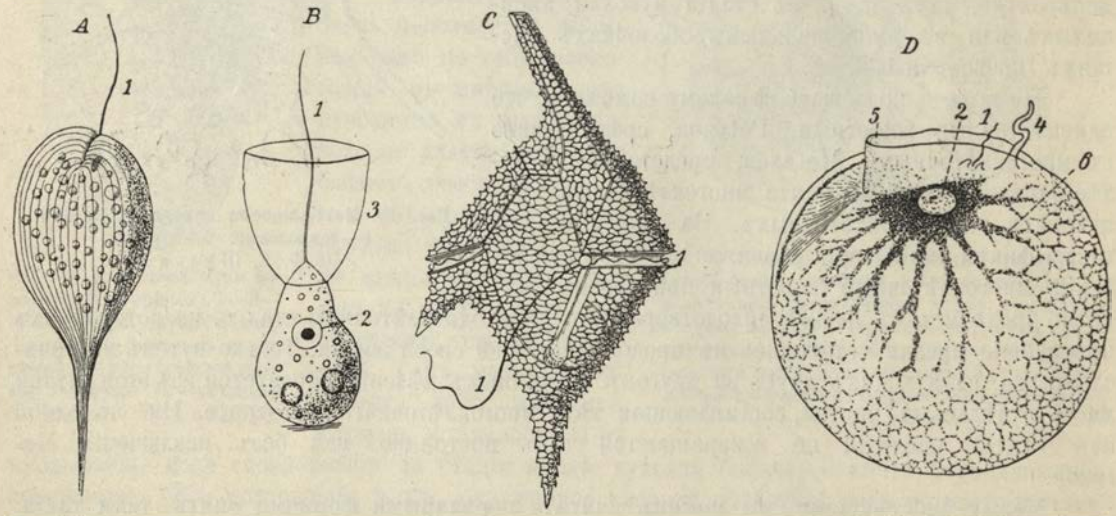


Рис. 51. Разныя формы жгутоносцевъ. *A*—представитель настоящихъ жгутоносцевъ—Euflagellata (Phacus longicaudus Ehrbg.); *B*—воротничковыхъ жгутоносцевъ—Choanoflagellata (Monosiga consociatum Kent.); *C*—панцырныхъ жгутон.—Dinoflagellata (Ceratium cornutm Ehrbg).; *D*—пузырчатыхъ жгутон.—Cystoflagellata (Noctiluca miliaris Sur.). 1—жгутикъ; 2—ядро; 3—воротничекъ; 4—щупальце; 5—ротовое отверстіе; 6—развѣтляющіяся плазматичныя нити, отходящія отъ главнаго скопленія протоплазмы.

къ бактеріямъ, стоящимъ еще ниже, но по образованію жгутиковъ и клѣточной оболочки напоминающимъ жгутоносцевъ. Жгутоносцы отличаются существованіемъ у нихъ одного, рѣже нѣсколькихъ тонкихъ и очень подвижныхъ отростковъ, называемыхъ жгу-

тиками; посредствомъ нихъ они свободно плаваютъ въ водѣ. Между корненожками и жгутоносцами есть переходныя формы, которыя по поверхности твердыхъ тѣлъ двигаются амёбообразно, но вмѣстѣ съ тѣмъ имѣютъ жгутикъ и могутъ посредствомъ него плавать; такова, напр., Mastigamoeba (рис. 49). Другое простѣйшее, Dimorpha mutans Grbr. (рис. 50), довольно быстро измѣняетъ свою форму, становясь похожимъ то на солнечника, то на жгутоносца. Затѣмъ,—въ развитіи нѣкоторыхъ корненожекъ встрѣчаются временныя стадіи похожія на жгутоносцевъ, что очень говоритъ въ пользу родства обѣихъ группъ. Рядомъ съ простѣйшими формами жгутоносцевъ, на которыхъ походятъ эти стадіи развитія корненожекъ и къ которымъ относятся между прочимъ Euglena (ср. табл. 7) и Phacus (рис. 51 A), существуютъ и болѣе дифференцированныя формы: у однихъ изъ нихъ,—у воротничковыхъ жгутоносцевъ (рис. 51 B), основаніе жгутика окружено воронкообразнымъ протоплазматическимъ воротничкомъ, у другихъ, у панцырныхъ жгутоносцевъ, существуетъ неподатливая, панцыреобразная кутикула (рис. 51 C) съ желобкомъ, въ которомъ лежитъ одинъ изъ двухъ жгутиковъ; наконецъ, слѣдуетъ упомянуть объ удивительныхъ пузырчатыхъ жгутоносцахъ (Cystoflagellata), у которыхъ протоплазма внутри тѣла, раздутаго клѣточнымъ сокомъ, образуетъ, какъ у растеній, сѣть изъ нитей; къ нимъ относится свѣтящійся жгутоносецъ нашихъ морей, ночесвѣтка (Noctiluca, рис. 51, Д). Всѣ эти формы представляютъ боковыя вѣтви настоящихъ жгутоносцевъ; къ нимъ относятся также колоніальные жгутоносцы,—шаровики (Volvocinea), о которыхъ намъ еще придется говорить ниже.

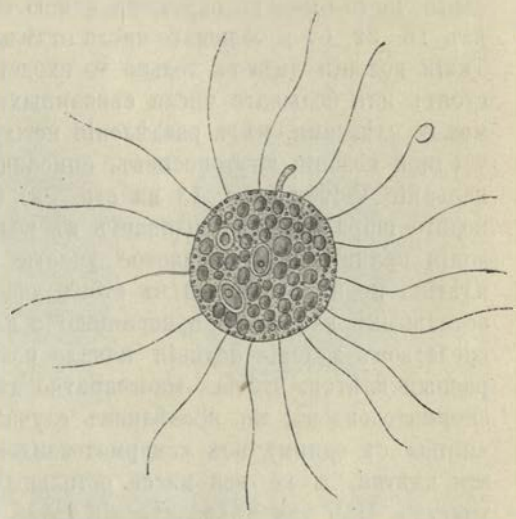


Рис. 52. Multicilia lacustris Lauterborn, жгутоносецъ съ многочисленными жгутиками. По Лаутерборну.

Съ корненожками и жгутоносцами находятся въ родствѣ также паразитическіе споровики (Sporozoa); въ пользу такого родства говорятъ часто встрѣчающіяся въ ихъ циклѣ развитія, амёбовидныя или снабженныя жгутиками стадіи. Сюда относятся, напримѣръ, грегарины, кокцидіи, малярійный паразитъ (Plasmodium malariae Lav.) и другіе паразиты крови, возбудитель пебрины у шелковичныхъ червей (Nosema bombycis Naeg.) и многіе другіе.

Въ противоположность тѣснымъ родственнымъ отношеніямъ, связывающимъ эти три класса простѣйшихъ; корненожекъ, жгутоносцевъ и споровиковъ,—рѣсничныя инфузоріи (Ciliata) стоятъ болѣе обособленно. Амёбовидныхъ или жгутоносцеобразныхъ стадій въ ихъ развитіи—не встрѣчается; скорѣе, плотный рѣснитчатый покровъ, одѣвающій ихъ тѣло, можно было бы производить отъ такихъ многожгутиковыхъ жгутоносцевъ, какова Multicilia (рис. 52). У нихъ дифференцировка клѣтки, благодаря раздѣленію работы между отдѣльными частями ея, достигаетъ удивительной степени. Ядро раздѣлено на временное ядро обмѣна веществъ, такъ называемое большое ядро, и на постоянное ядро размноженія,—малое ядро; для принятія пищи служитъ особый клѣточный ротъ, для удаленія остатковъ пищеваренія—особая порошица; выдѣленіе происходитъ при помощи сократимой вакуоли, часто имѣющей сложное строеніе; измѣненіе—часто весьма значительное—формы тѣла производится помощью сократимыхъ мускулообразныхъ тяжей. Особенно разнообразны могутъ быть рѣснички инфузорій. Только у болѣе простого отряда равноволосковыхъ инфузорій (напримѣръ, у туфельки, Paramaecium, ср. табл. 7) онѣ равномѣрно распредѣлены по всей поверхности тѣла. Отъ равноволосковыхъ происходятъ, съ одной стороны, разноволосковыя, съ болѣе крупными рѣсничками около рта (напримѣръ, трубачъ, Stentor, ср. табл. 7), съ другой,—формы, только отчасти покрытыя рѣсничками, каковы нижневолосковыя инфузоріи (напримѣръ, Stylonychia, ср. табл. 7), у которыхъ

на спинной сторонѣ нѣтъ рѣсничекъ, а на брюшной онѣ сливаются въ грифелевидныя образованія, и—кружковолосковыя (напримѣръ, сувойка, Vorticella, ср. табл. 7, и Carchesium, рис. 12), у которыхъ рѣснички по большей части сидятъ лишь вокругъ ротового отверстія. Съ рѣсничными инфузоріями родственны сосущія инфузоріи (Suctoria), во взросломъ состояніи лишенныя рѣсничекъ (напримѣръ, Acineta, ср. табл. 7); на такое родство указываетъ существованіе у нихъ стадій развитія покрытыхъ рѣсничками.

Родословная выше стоящихъ животныхъ начинается не съ наиболѣе дифференцированныхъ простѣйшихъ,—рѣсничныхъ инфузорій; съ своимъ далеко зашедшимъ раздѣленіемъ труда внутри одной клѣтки эти инфузоріи попали какъ бы въ глухой тупикъ. Переходомъ отъ простѣйшихъ къ многоклѣточнымъ животнымъ служатъ колоніи простѣйшихъ, и именно колоніи жгутоносцевъ. Эти животныя размножаются, какъ большинство простѣйшихъ, посредствомъ дѣленія. Если особи, происходящія путемъ многократныхъ послѣдовательныхъ дѣленій изъ одного жгутоносца, не расходятся, а остаются другъ съ другомъ въ соединеніи, то получается многоклѣточная колонія жгутоносцевъ. Такая колонія часто бываетъ окружена одною общею студенистою оболочкою и можетъ состоять изъ 16, 32, 64 и бо́льшаго числа отдѣльныхъ животныхъ (напримѣръ, Pandorina, рис. 11). Такія колоніи имѣютъ только то сходство съ многоклѣточными животными, что онѣ состоятъ изъ большаго числа связанныхъ между собою клѣтокъ; но у нихъ нѣтъ различій между клѣтками, нѣтъ раздѣленія между ними работы. Послѣднее мы встрѣчаемъ, однако, у одной колоніи жгутоносцевъ, описанной подъ именемъ шаровика и получившей научное названіе Volvox (рис. 13 на стр. 32). Отдѣльныя клѣтки этой колоніи образуютъ стѣнки полаго шара, который плаваетъ въ водѣ ударами рѣсничекъ. Большинство клѣтокъ колоніи принимаютъ одинаковое участіе въ движеніи и питаніи всей колоніи. Немногія клѣтки, не принимающія въ этомъ участія, суть половыя клѣтки; онѣ растутъ сильнѣе остальныхъ клѣтокъ и превращаются или въ такъ называемыя партеногониди, прямо посредствомъ дѣленія дающія начало новымъ колоніямъ, или—частью въ большія яйцеобразныя клѣтки, частью, многократно дѣлясь, въ многочисленныя мелкія клѣтки, въ видѣ сперматозоидовъ; въ послѣднемъ случаѣ новая колонія образуется послѣ сліянія такого «яйца» съ однимъ изъ «сперматозоидовъ». Для продолженія жизни вида служатъ только эти клѣтки, а не вся масса остальныхъ клѣтокъ, которыя погибаютъ, не оставляя потомства. При такомъ раздѣленіи труда между клѣтками шаровикъ представляетъ какъ бы прототипъ многоклѣточныхъ животныхъ.

Хотя нѣтъ ни одного многоклѣточнаго животнаго, остающагося въ продолженіи всей жизни на стадіи шаровика, но въ развитіи ихъ подобная стадія встрѣчается весьма часто: это—такъ называемая бластула (рис. 53 *A*). Почти всѣ группы животныхъ проходятъ стадію бластулы, стадію полаго шара, стѣнки котораго построены изъ одинаковыхъ жгутоносныхъ клѣтокъ: она общераспространена у кишечнополостныхъ и у иглокожихъ, ее находятъ у многихъ червей и нѣкоторыхъ мягкотѣлыхъ, ее имѣютъ также нѣкоторыя ракообразныя, а изъ высшихъ животныхъ, изъ хордовыхъ, она свойственна асцидіямъ и ланцетнику. Въ тѣхъ же случаяхъ, гдѣ типичной стадіи бластулы не встрѣчается, наблюдается стадія развитія, ей соотвѣтствующая; въ такихъ случаяхъ образованію бластулы изъ одинаковыхъ клѣтокъ мѣшаетъ большое количество питательнаго желтка въ яицѣ; бластулу многихъ членистоногихъ, у которой вся полость выполнена массою желтка, легко свести на обычную бластулу, точно также, какъ бластулу лягушки, у которой на одномъ изъ полюсовъ клѣтки очень велики и богаты желткомъ и, вслѣдствіе этого полость бластулы съужена и сдвинута въ сторону.

При дальнѣйшемъ развитіи бластула у всѣхъ животныхъ превращается въ зародышъ съ двойными стѣнками, въ такъ называемую гаструлу; это происходитъ по большей части посредствомъ впячиванія: повидимому, благодаря особенностямъ въ разростаніи стѣнокъ полаго пузыря бластулы, давленіе на стѣнки такъ измѣняется, что съ одной стороны бластулы клѣтки начинаютъ вдавливаться въ ея полость; впятившаяся часть обыкновенно затѣмъ продолжаетъ разростаться внутрь, пока не достигнетъ наружной, не-

впятившейся стѣнки. Такимъ образомъ изъ полаго шара получается бокальчикъ съ двойною стѣнкою (рис. 53 *B* и *C*). Впятившійся участокъ клѣтокъ ограничиваетъ собою полость первичной кишки, такъ называемый архентеронъ, а отверстіе на мѣстѣ впячиванія образуетъ первичный ротъ. Оба клѣточныхъ слоя гаструлы называются зародышевыми листками; клѣтки наружнаго зародышеваго листка или эктодермы принимаютъ на себя заботы о передвиженіи гаструлы, а клѣтки внутренняго листка или эндодермы—заботы о питаніи ея. Такой простой многоклѣточный организмъ, стѣнки котораго состоятъ только изъ двухъ зародышевыхъ листковъ, представляетъ прототипъ кишечнополостныхъ животныхъ [1]).

Ходъ историческаго развитія при превращеніи шарообразнаго организма вродѣ бластулы въ животное со строеніемъ гаструлы или со строеніемъ кишечнополостныхъ можно представить себѣ приблизительно въ слѣдующемъ видѣ. Первоначально всѣ клѣтки принимали одинаковое участіе въ движеніи и питаніи. Но когда такое шарообразное животное вмѣсто того, чтобы вертѣться во время плаванія одинаково во всѣхъ направленіяхъ вокругъ средняго пункта тѣла, какъ Volvox,—стало вращаться вокругъ только

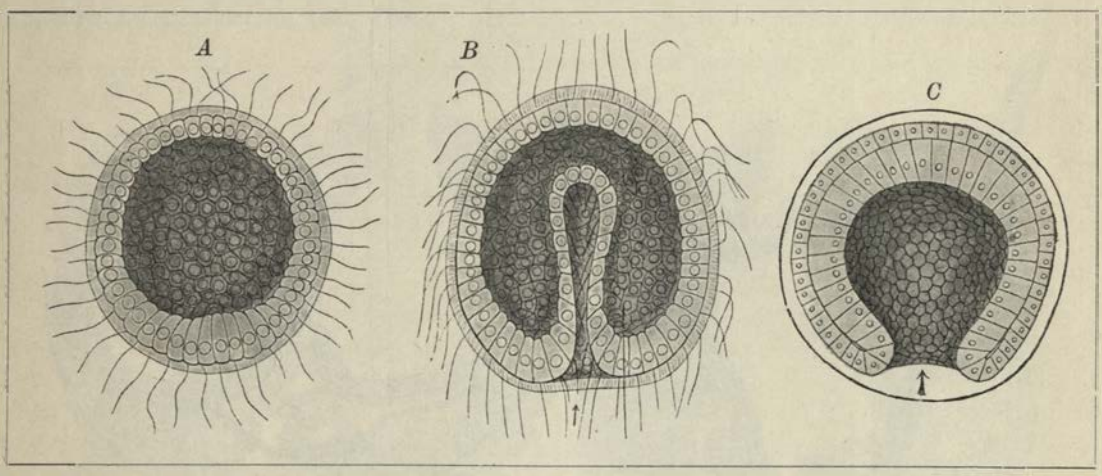


Рис. 53. Бластула (*A*) и гаструла (*B*) одного изъ змѣевиковъ (Ophioglypha) и гаструла (*C*) ланцетника (Branchiostoma). Стрѣлка указываетъ на первичный ротъ, ведущій въ первичную кишечную полость. *A* и *B* по Зеленка, *C*—по Гачеку.

одной оси тѣла и стало поэтому плавать всегда однимъ полюсомъ впередъ,—отношенія между клѣтками измѣнились. Обращенные назадъ удары рѣсничекъ тѣла производили теперь водоворотъ, увлекавшій частички пищи къ заднему полюсу; здѣсь эти частички попадали въ сравнительно спокойную воду и скоплялись вмѣстѣ. Такимъ образомъ клѣтки на заднемъ полюсѣ тѣла находились теперь въ лучшихъ условіяхъ питанія, чѣмъ остальныя клѣтки; онѣ стали поэтому быстрѣе разростаться, а ихъ разростаніе привело къ измѣненію давленія между клѣтками и къ образованію впячиванія. Вмѣстѣ съ впячиваніемъ условія питанія этихъ клѣтокъ еще болѣе улучшились, такъ какъ теперь частички пищи, пригоняемыя токомъ воды, попадали въ защищенное углубленіе, въ своего рода резервуаръ; вотъ почему, усиленное разростаніе клѣтокъ продолжалось и дальше, пока стѣнки первичной кишки не столкнулись съ наружнымъ пластомъ тѣла.

---

[1]) Изъ послѣдующаго изложенія не ясно, какого раздѣленія животныхъ на типы придерживается авторъ. Повидимому наиболѣе близко къ его представленію слѣдующее раздѣленіе: простѣйшія (Protozoa), губки (Spongiae), кишечнополостныя (Coelenterata), иглокожія (Echinodermata), плоскіе черви (Plathelminthes), настоящіе или трохофоровые черви (Vermes), червеобразныя (Vermoidea.—съ Molluscoidea и пр.), мягкотѣлыя (Mollusca), членистоногія (Arthropoda), хордовыя (Chordata). Типъ кишечнополостныхъ авторъ дѣлитъ на классъ настоящихъ кишечнополостныхъ (Cnidaria), съ подклассами гидрообразныхъ (гидромедузы, сифонофоры) и сцифообразныхъ (кораллы, сцифомедузы), и на классъ ребровиковъ (Ctenophora). *Прим. ред.*

Кишечнополостныя (Coelenterata) остановились въ своемъ видовомъ развитіи на стадіи гаструлы, т. е. ихъ тѣло построено только изъ двухъ зародышевыхъ пластовъ, а не изъ трехъ, какъ у всѣхъ остальныхъ многоклѣточныхъ животныхъ. Типичные представители типа кишечнополостныхъ—суть Cnidaria, («крапивныя» животныя), названныя такъ за то, что въ ихъ наружномъ зародышевомъ листкѣ заключаются многочисленныя клѣтки съ крапивными капсулами внутри, т. е. съ служащими для нападенія железистыми пузырьками съ выбрасывающеюся изъ нихъ нитью и съ ядовитымъ содержимымъ. У наиболѣе простыхъ кишечнополостныхъ, какова прѣсноводная гидра (Hydra, рис. 18 и табл. 10), имѣющихъ простую мѣшкообразную форму гаструлы, существуютъ, однако, уже щупальца, окружающія ротъ; эти щупальца представляютъ простое выпячиваніе стѣнокъ тѣла. Какъ у гаструлы, ротъ остается единственнымъ отверстіемъ кишечной полости; особой порошицы еще не существуетъ. Cnidaria дѣлятся на два подкласса: гидрообразныхъ (Hydrozoa) и сцифообразныхъ (Scyphozoa); и у тѣхъ, и у другихъ мы встрѣчаемъ двѣ основныхъ формы:—сидячихъ прикрѣпленныхъ полиповъ и происходящихъ отъ нихъ сво-

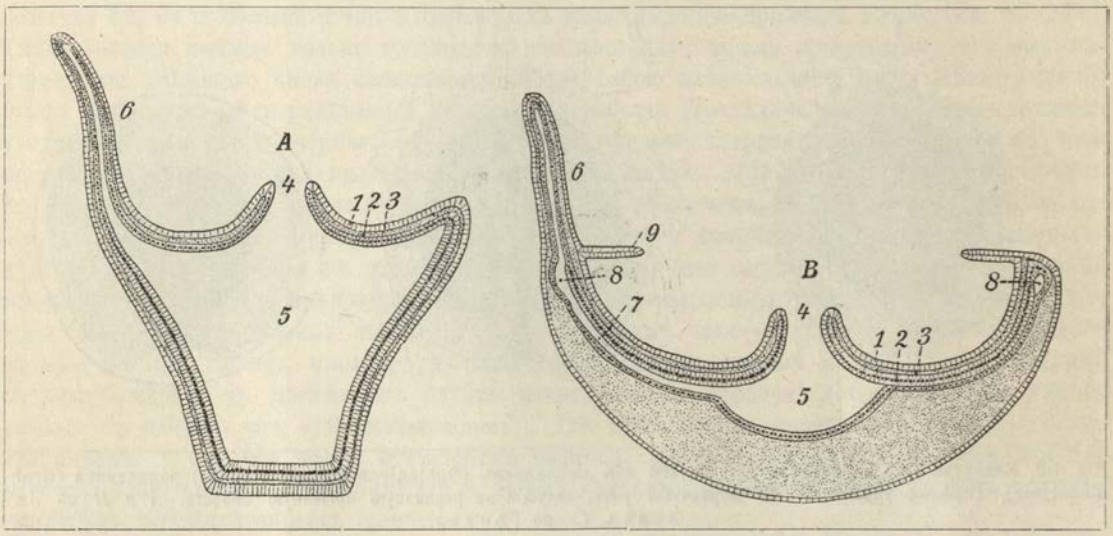
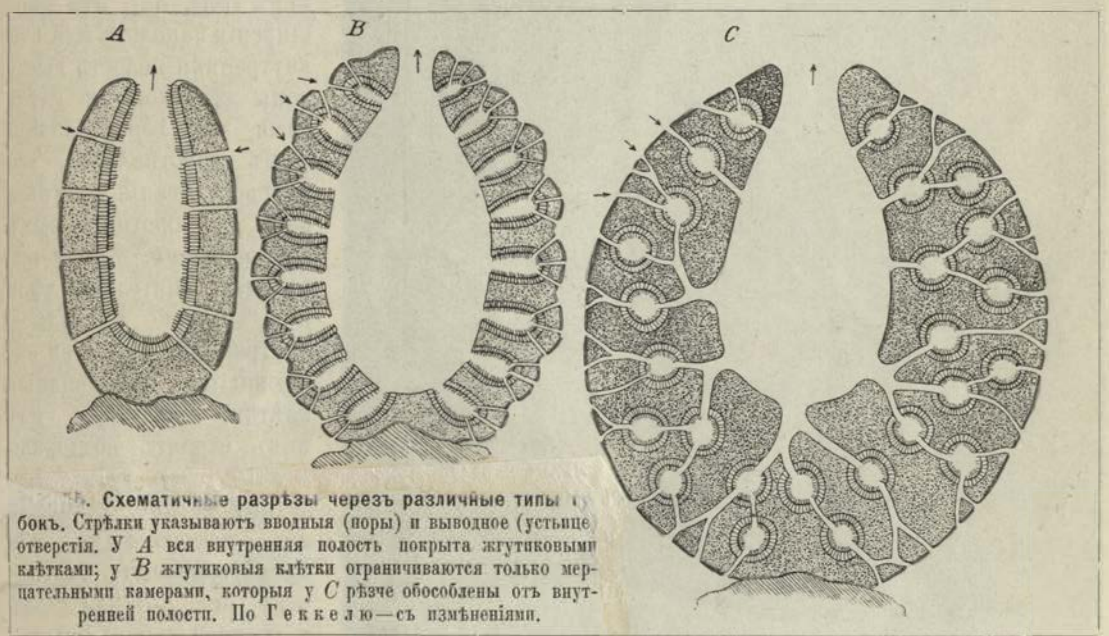


Рис. 54. **Схема разрѣзовъ черезъ гидрополипа** (*A*) **и черезъ гидромедузу** (*B*), одинаково оріентированныхъ въ морфологическомъ отношеніи; слѣва на обоихъ рисункахъ разрѣзъ прошелъ черезъ щупальце (6). 1—эктодермъ, 2—эндодермъ, 3—поддерживающій слой (пунктированъ), 4—ротъ, 5—кишечная полость, 6—щупальце, 7—радіальный каналъ, 8—кольцевой каналъ, 9—складка эктодерма, такъ наз. парусъ. По Гертвигу.

бодно плавующихъ медузъ (ср. рис. 54); такимъ образомъ мы отличаемъ здѣсь гидрополиповъ и сцифополиповъ отъ гидромедузъ и сцифомедузъ. Наша гидра представляетъ самый простой типъ гидрополипа. Для гидрополиповъ характерно, что по краю ротового отверстія наружный листокъ тѣла переходитъ во внутренній. У сцифополиповъ же края ротоваго отверстія вворачиваются внутрь кишечной полости въ видѣ такъ называемой глоточной трубки, такъ что граница между обоими листками лежитъ уже не по краю рта, а по краю внутренняго отверстія глоточной трубки; кромѣ того кишечная полость раздѣляется здѣсь радіально располагающимися перегородками на отдѣльные карманы; всѣ они, однако, открываются въ центральную часть кишечной полости, которая остается нераздѣленною. Надъ карманами выростаютъ щупальцы,—обыкновенно по одному надъ каждымъ. Форма медузы въ обоихъ подклассахъ могла возникнуть изъ формы полиповъ. Особенно ясно это замѣтно у Hydrozoa. Многіе изъ гидрополиповъ образуютъ колоніи: изъ одного первоначальнаго полипа путемъ почкованія образуются многочисленные новые полипы, остающіеся въ связи другъ съ другомъ. Отдѣльные индивиды такой колоніи бываютъ различны; рядомъ съ обычною формою такъ называемыхъ питательныхъ полиповъ встрѣчается по крайней мѣрѣ еще одна форма,—половые полипы. Питательные полипы

не развиваютъ въ себѣ половыхъ продуктовъ. Яйца и сперматозоиды возникаютъ только въ колоколообразныхъ половыхъ индивидахъ. При наступленіи зрѣлости эти индивиды обыкновенно отрываются отъ колоніи въ формѣ медузъ, свободно плаваютъ и такимъ образомъ, переселяясь на новыя мѣста, содѣйствуютъ распространенію вида (ср. рис. 22). Форма колокола, позволяющая отрывающимся половымъ полипамъ плавать, первоначально могла служить только для того, чтобы вызывать токъ воды и посредствомъ него возможно дальше выбрасывать половые продукты; при болѣе сильномъ развитіи колокола сокращеніе его, вызывая толчекъ о воду, должно было уже отрывать медузу и относить ее въ сторону Изъ оплодотворенныхъ яицъ гидромедузъ обыкновенно возникаютъ снова полипы; медузы въ такомъ случаѣ представляютъ только какъ бы органы колоніи, способные отрываться. Но намъ извѣстны также такія медузы (напримѣръ, Carmarina), у которыхъ изъ яицъ развивается сразу медуза, и у которыхъ, такимъ образомъ, выпало бывшее у нихъ раньше поколѣніе полиповъ.—Свободноплавающими колоніями гидрополиповъ, состоящими изъ весьма разнообразныхъ индивидовъ, являются трубчатники, Siphonophora (ср. рис. 14 и схему на рис. 15).



. Схематичные разрѣзы черезъ различные типы
бокъ. Стрѣлки указываютъ вводныя (поры) и выводное (устьице
отверстія. У *A* вся внутренняя полость покрыта жгутиковыми клѣтками; у *B* жгутиковыя клѣтки ограничиваются только мерцательными камерами, которыя у *C* рѣзче обособлены отъ внутренней полости. По Геккелю—съ измѣненіями.

Къ формамъ полиповъ Scyphozoa относятся прежде всего кораллы (Anthozoa). Они представляютъ или одиночныя особи, или колоніи. По числу кишечныхъ перегородокъ (а также по числу щупалецъ) отличаютъ восьмерныхъ коралловъ—съ восьмью щупальцами и шестерныхъ, у которыхъ число щупалецъ или равно шести, или кратно шести. Къ первымъ относится благородный кораллъ (Corallium), ко вторымъ актиніи, такъ называемыя «морскія анемоны» (Actinia). Какъ у одиночныхъ, такъ въ особенности у колоніальныхъ коралловъ встрѣчаются скелетныя образованія, состоящія по большей части изъ извести (напримѣръ у благородныхъ коралловъ и у коралловъ, образующихъ рифы), рѣже изъ рогового вещества. У сцифомедузъ кишечникъ иногда бываетъ отчасти раздѣленъ перегородками, но обыкновенно эти перегородки атрофируются, и тогда отъ центральной желудочной полости отходятъ въ стѣнки колокола вмѣсто желудочныхъ кармановъ—радіальные каналы, связанныя у такъ называемыхъ дискомедузъ (Discomedusae) другъ съ другомъ по краю колокола—кольцевымъ каналомъ. Большинство дискомедузъ развивается путемъ отшнуровыванія отъ сцифополипообразной личинки: изъ яйца медузы развивается полипъ, называемый сцифистомой, а изъ него путемъ поперечнаго дѣленія

его тѣла развиваются молодыя медузы, эфиры, постепенно превращающіяся во взрослыхъ дискомедузъ. И здѣсь, какъ у гидромедузъ, есть, однако, виды, у которыхъ изъ яицъ развиваются прямо медузы, какъ напримѣръ у Pelagia noctiluca Pér. Lsr.

Раньше относили къ типу кишечнополостныхъ, какъ родственныхъ имъ, также губокъ (Spongiae), но это оказалось неправильнымъ. Губки представляютъ прикрѣпленныхъ морскихъ животныхъ; лишь немногія изъ нихъ живутъ въ прѣсныхъ водахъ. Внутренняя полость ихъ тѣла сообщается съ наружной средой—съ одной стороны посредствомъ одного широкаго устьица (osculum), съ другой—посредствомъ многочисленныхъ поръ, представляющихъ наружныя отверстія развѣтвленныхъ каналовъ, расширенныхъ у нѣкоторыхъ формъ въ видѣ камеръ (рис. 55). Эти расширенія каналовъ или вся внутренняя полость выстланы жгутиковыми клѣтками съ воронкообразнымъ воротничкомъ вокругъ основанія жгутика, какъ у воротничковыхъ жгутоносцевъ. Между наружнымъ эпителіемъ тѣла и клѣточною выстилкою внутреннихъ полостей заключаются амёбовидныя клѣтки; нѣкоторыя изъ нихъ строятъ поддерживающій тѣло губки скелетный остовъ, состоящій изъ известковыхъ или кремнеземистыхъ иголочекъ (рис. 56) или (какъ у грецкой губки) изъ роговыхъ волоконъ. Родство губокъ съ кишечнополостными не подтверждается сравненіемъ ихъ строенія: уже одно то, что у губокъ существуетъ между наружнымъ и внутреннимъ листкомъ тѣла клѣточная паренхима, стоитъ въ противорѣчіи съ основными особенностями строенія Cnidaria. Также и исторія развитія губокъ не говоритъ въ пользу такого родства: гаструлообразная личинка губокъ прикрѣпляется своимъ первичнымъ ртомъ, устьице же губки прорывается впослѣдствіи и такимъ образомъ не соотвѣтствуетъ ротовому отверстію полипа. Можно считать довольно вѣроятнымъ, что губки самостоятельно развились изъ колоніальныхъ жгутоносцевъ, быть можетъ изъ воротничковыхъ, и такимъ образомъ имѣютъ независимое происхожденіе отъ всѣхъ остальныхъ Metazoa.

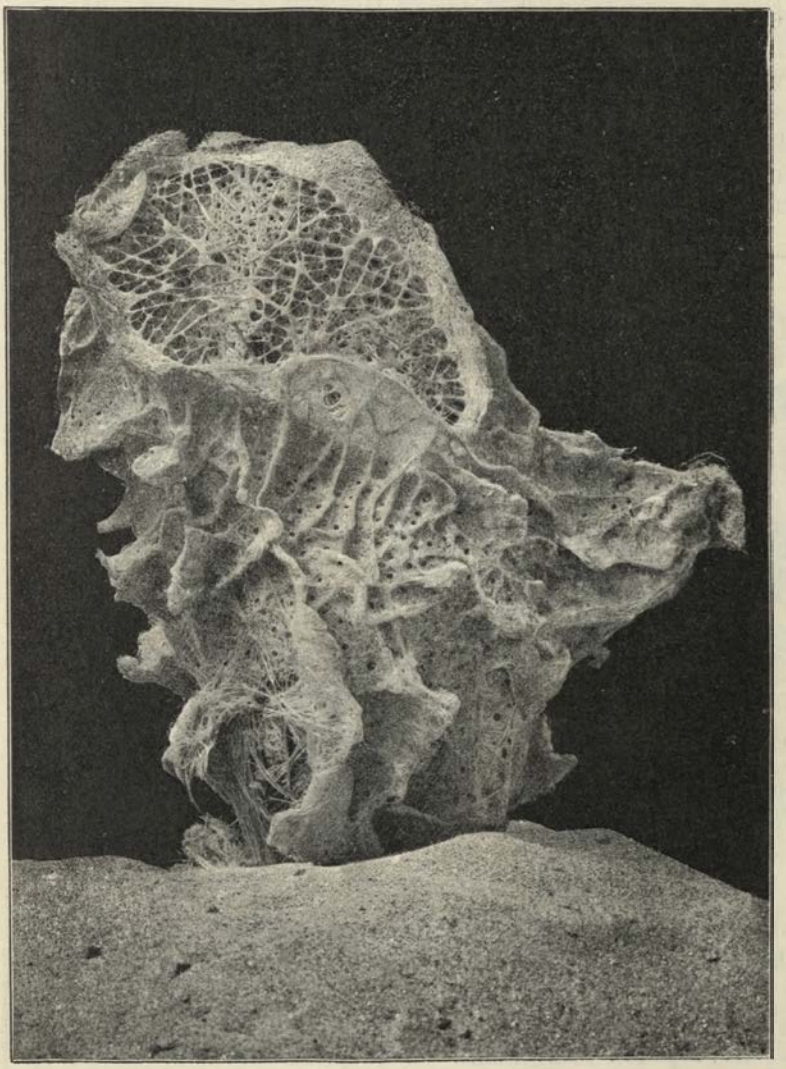


Рис. 56. Скелетъ одной кремневой губки, Regadrella okinoseana Jj. 1/3 натур. величины. Изъ Дофлейна,—путешествіе въ вост. Азію.

Къ кишечнополостнымъ обыкновенно относятъ также ребровиковъ (Ctenophora, рис. 57), не смотря на ихъ весьма значительныя особенности. Прежде всего они обладаютъ не двумя только зародышевыми листками: между эктодермомъ и эндодермомъ у нихъ еще на первыхъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія вдвигается средній листокъ,— мезодермъ. Изъ него развиваются въ студенистомъ веществѣ, заключенномъ между обоими первыми листками—мускульныя и другія клѣтки. Передвиженіе ребровиковъ происходитъ при помощи мерцательныхъ пластинокъ, расположенныхъ въ восемь меридіональныхъ рядовъ и происшедшихъ изъ сліянія сильныхъ мерцательныхъ рѣсничекъ. На лежащемъ противъ ротового отверстія аборальномъ полюсѣ находится у ребровиковъ весьма развитой органъ чувствъ, чего никогда не бываетъ у медузъ: у послѣднихъ наружная поверхность колокола обыкновенно очень бѣдна нервными волокнами и вообще слабо дифференцирована. Отъ желудочной полости, въ которую у ребровиковъ ведетъ эткодермическая глотка, отходятъ у нихъ такъ называемые гастральные сосуды,—каналы, тянущіеся съ одной стороны вдоль восьми рядовъ мерцательныхъ пластинокъ (реберъ), съ другой,— вдоль обѣихъ сторонъ глотки. Особой порошицы нѣтъ и у гребневиковъ, но на аборальномъ полюсѣ у нихъ существуютъ два отверстія такъ называемой воронки кишечной полости. Вся организація ребровиковъ не даетъ ни одного яснаго указанія на родство ихъ съ Cnidaria; происхожденіе ихъ отъ формъ, прикрѣплявшихся къ дну своимъ аборальнымъ концомъ (какъ у Cnidaria), представляется очень невѣроятнымъ, такъ какъ ихъ главный органъ чувствъ имѣетъ какъ разъ аборальное положеніе [1]).

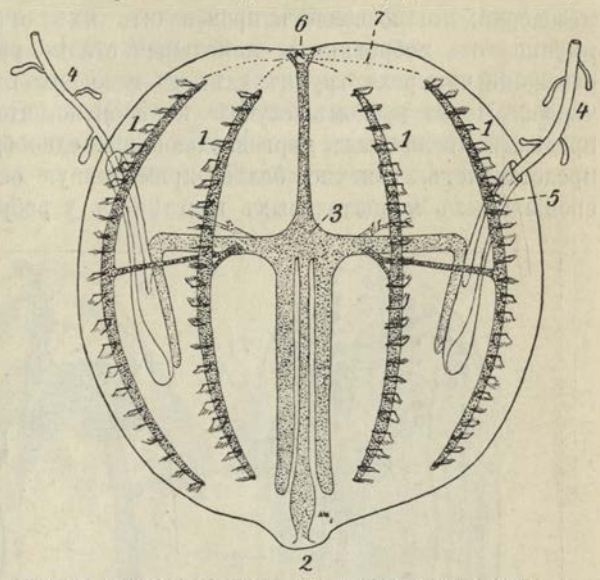


Рис. 57. **Схема ребровика при разсматриваніи сбоку.** 1—четыре, обращенныхъ къ наблюдателю, «ребра» съ мерцательными пластинками; 2—ротъ; 3—кишечная полость съ отходящими отъ нея каналами (покрыт. пунктиромъ; 4—два щупальца, у которыхъ бо́льшая часть отрѣзана; 5—щупальцевые карманы; 6—органъ чувствъ; 7—мерцательныя полоски, отходящія отъ него къ ребрамъ. По Кюкенталю—съ измѣненіями.

Вопросъ о происхожденіи плоскихъ червей (Plathelminthes) рѣшается генеалогіей рѣсничныхъ червей (Turbellaria), такъ какъ отъ рѣсничныхъ червей несомнѣнно произошли другіе плоскіе черви: паразитическіе сосальщики и ленточные глисты (Trematoda и Cestodes, рис. 59). У плоскихъ червей (примѣръ ихъ — Planaria torva M. Schultze, ср. табл. 10) средній пластъ очень развитъ и выполняетъ собой все пространство между наружнымъ и внутреннимъ пластами тѣла. Сплошной мерцательный покровъ рѣсничныхъ червей составляетъ примитивную особенность, общую съ ихъ бластуло-и гаструлообразными личинками. Прочія черты ихъ строенія даютъ мало указаній на ихъ происхожденіе: ни выбрасывающагося, выстланнаго эктодермомъ хоботка, ни характерныхъ, развившихся изъ мезодерма органовъ выдѣленія, называемыхъ протонефридіями, ни, наконецъ,

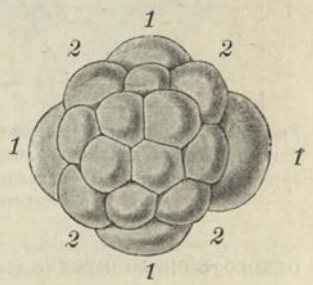


Рис. 58. **Одна изъ стадій дробленія яйца у рѣсничнаго червя (Discocelis tigrina Lang).** 1—четыре большихъ клѣтки эндодерма, 2—четыре среднихъ клѣтки мезодерма, посрединѣ—восемь мелкихъ клѣтокъ эктодерма. Увел. въ 170 разъ. По Лангу.

---

[1]) Въ настоящее время извѣстны переходныя формы отъ Hydrozoa къ Ctenophora, а также гидроидныя медузы съ органомъ равновѣсія на верхушкѣ колокола. *Прим. ред.*

такъ своеобразно расположенной системы половыхъ органовъ, съ обособленными яичниками и желточниками,—мы не встрѣчаемъ ни у одного изъ ниже стоящихъ животныхъ. Но въ исторіи развитія рѣсничныхъ червей замѣчается лучистое расположеніе эмбріональныхъ зачатковъ (рис. 58)—въ особенности клѣтокъ эндодерма и четырехъ участковъ мезодерма; это позволяетъ производить ихъ отъ лучисто-симметричныхъ животныхъ, и именно—отъ ребровиковъ, начальныя стадіи развитія которыхъ (въ особенности существованіе четырехъ группъ клѣтокъ мезодерма) очень напоминаютъ развитіе рѣсничныхъ червей. Но во всякомъ случаѣ невѣроятно, чтобы ребровики были непосредственными предками рѣсничныхъ червей: сплошной, однообразный рѣснитчатый покровъ послѣднихъ представляетъ, конечно, болѣе примитивную особенность, чѣмъ восемь рядовъ весьма спеціальныхъ мерцательныхъ пластинокъ у ребровиковъ. Обѣ группы, надо думать, имѣли

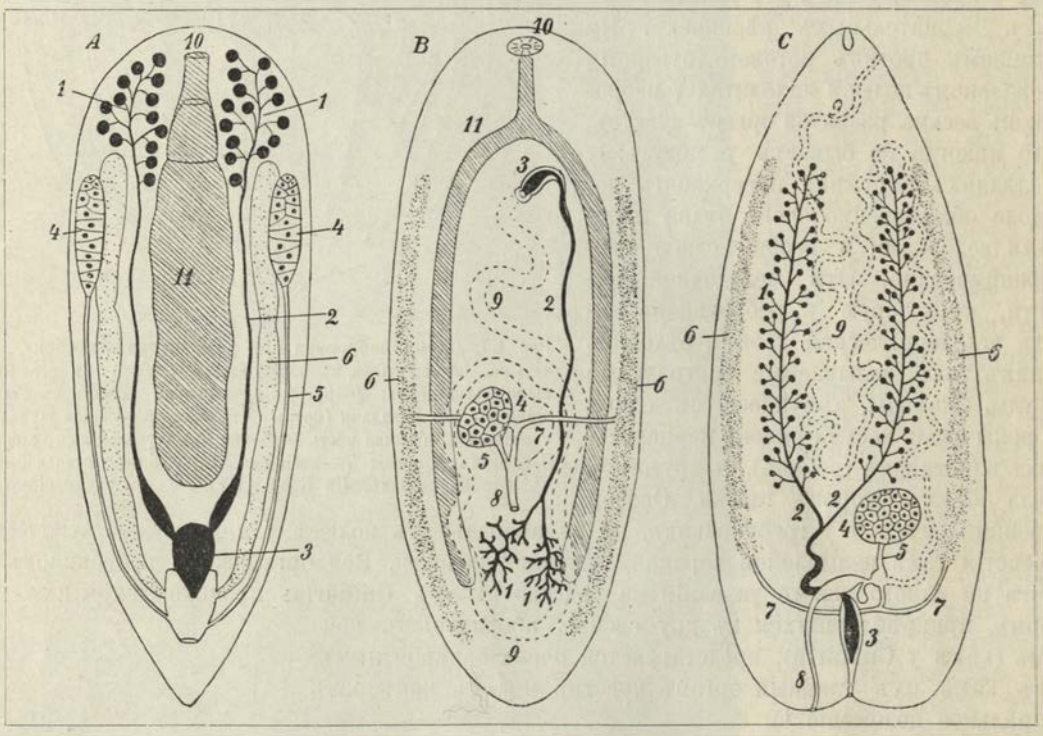


Рис. 59. **Схематичное изображеніе половыхъ органовъ и кишечника у рѣсничнаго червя (*A*), сосальщика (*B*) и нечленистаго ленточнаго червя (Amphilina, *C*).** 1—сѣмянники; 2—ихъ выводной протокъ; 3—совокупительный органъ; 4—яичникъ; 5—яицеводъ; 6—желточники; 7—протокъ желточниковъ; 8—влагалище; 9—матка; 10—ротовое отверстіе; 11—кишечникъ. Въ согласіи съ Рай Ланкэстеромъ.

одного общаго предка—лучисто-симметричное, свободно плавающее, равномѣрно покрытое рѣсничками—животное, напоминавшее еще гаструлу, но уже обладавшее мезодермомъ и эктодермальною глоткою. Съ такою родоначальною формою имѣютъ больше сходства свободно плавающія личинки морскихъ рѣсничныхъ червей, чѣмъ взрослые гребневики. Лучевая симметрія родоначальной формы должна была измѣниться съ переходомъ къ ползающему образу жизни, такъ какъ теперь головной конецъ всегда былъ обращенъ впередъ: лучевая симметрія перешла въ двухстороннюю (билатеральную).

Сосальщики (рис. 59, B; примѣръ сосальщиковъ — Distomum hepaticum L.) по своему строенію очень сходны съ рѣсничными червями; ихъ особенности,—какъ утрата мерцательнаго покрова (обыкновенно также глазъ), а съ другой стороны образованіе у нихъ присосокъ,—объясняются приспособленіемъ ихъ къ паразитическому образу жизни. Отъ сосальщиковъ происходятъ въ свою очередь—ленточные черви. Большинство изъ нихъ и какъ разъ наиболѣе извѣстные (Taenia, Bothriocephalus) на первый взглядъ,

правда, мало напоминаютъ сосальщиковъ: у сосальщиковъ нѣтъ самой важной особенности ленточныхъ червей, а именно раздѣленія длинно-вытянутаго тѣла на рядъ въ концѣ концовъ отрывающихся члениковъ; каждый изъ этихъ члениковъ содержитъ въ себѣ полный половой аппаратъ; послѣдніе членики являются самыми развитыми и самыми старыми, а болѣе передніе все болѣе и болѣе молодыми. Но существуютъ также такіе ленточные черви, у которыхъ нѣтъ членистости тѣла; таковы, напримѣръ, ремнецы (Ligula), живущіе въ видѣ личинокъ въ полости тѣла рыбъ, а во взросломъ состояніи въ кишкахъ птицъ, питающихся рыбами. Хотя въ длинновытянутомъ тѣлѣ ремнецовъ заключается не одинъ, а большое число половыхъ аппаратовъ, расположенныхъ одинъ за другимъ, но наружная членистость тѣла не выражена. Такова-же и такъ называемая

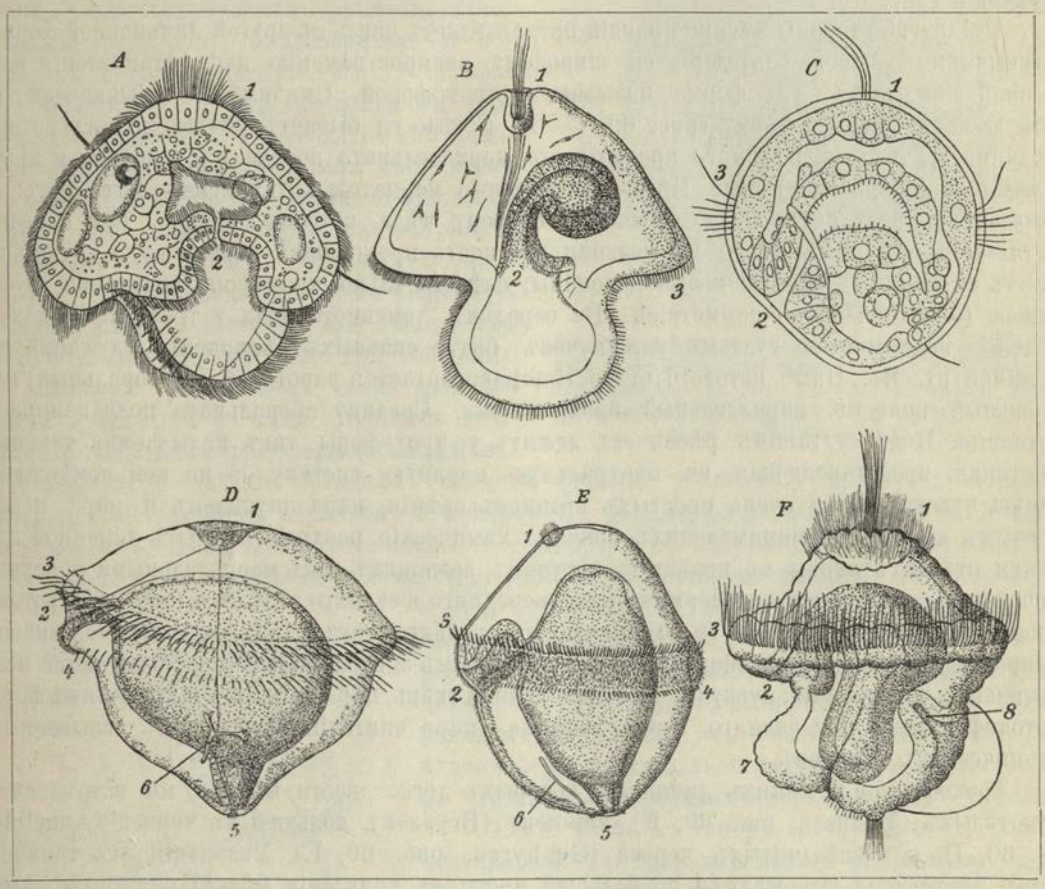


Рис. 60. *A*—Личинка рѣсничнаго червя Stylochus; *B*—пилидіумъ—немертины; *C*—молодая стадія развитія трохофоры кольчатаго червя Eupomatus; *D*—трохофора Polygordius; *E*—трохофора Echiurus, *F*—трохофора черепашки—Patella. 1—теменное поле; 2—ротъ; 3—предротовой мерцательный поясокъ; 4—заротовой (посторальный) мерцательный поясокъ; 5—порошица; 6—протонефридій; 7—зачатокъ ноги; 8—раковинная железа. *A*—по Гётте. *B*—по Заленскому. *C*—*E* по Гачеку, *F*—по Паттену.

сѣтчатка, Amphilina (рис. 59, C.), водящаяся въ полости тѣла осетровъ, у которой только одинъ половой аппаратъ. По внѣшнему виду она чрезвычайно походитъ на сосальщиковъ, что же касается внутренней организаціи, то здѣсь только отсутствіе кишечника и нѣкоторыя особенности полового аппарата заставляютъ относить ее къ ленточнымъ червямъ. Особенности развитія, наблюдаемыя съ одной стороны у сосальщиковъ, съ другой—у ленточныхъ червей, представляютъ лишь различныя приспособленія къ паразитическому образу жизни.

Къ плоскимъ червямъ мы могли бы отнести также тесемчатыхъ червей или немертинъ (Nemertini), живущихъ почти исключительно въ моряхъ. Рѣсничныхъ червей

они напоминаютъ своимъ сплошнымъ мерцательнымъ покровомъ, развитіемъ мезодермальной ткани, выполняющей и у нихъ въ видѣ паренхимы все пространство между эктодермомъ и эндодермомъ, существованіемъ на переднемъ концѣ тѣла парнаго органа чувствъ въ видѣ боковыхъ ямокъ и, наконецъ, строеніемъ и положеніемъ хоботка. Правда, они отличаются отъ рѣсничныхъ червей тѣмъ, что имѣютъ уже заднепроходное отверстіе и хорошо развитую кровеносную систему, но эти отличія не составляютъ отклоненія отъ плана строенія, а только дальнѣйшее развитіе его. Кромѣ того, въ пользу родства между рѣсничными и тесемчатыми червями говоритъ развитіе ихъ. Часто встрѣчающаяся у послѣднихъ личиночная форма, называемая пилидіемъ (рис. 60, B), очень похожа на личинки многовѣтвистыхъ рѣсничныхъ червей и особенно на личинку рода Stylochus (рис. 60, A).

Съ другой стороны именно пилидій представляетъ связь съ другой личиночной формой, чрезвычайно важной благодаря ея широкому распространенію для установленія родословной животныхъ. Эта форма называется трохофорой. Она имѣетъ обыкновенно короткую яйцеобразную форму (рис. 60, C—F) и тѣло ея бываетъ раздѣлено посредствомъ срединнаго, такъ называемаго предротового мерцательнаго пояска на теменное и противолежащее (аборальное) поле. Ниже предротового мерцательнаго пояска лежитъ ротъ; его положеніе опредѣляетъ собою брюшную сторону тѣла, которая, однако, при плаваньи не бываетъ обращена книзу. Продольная, плоскость проходящая черезъ ротъ трохофоры, дѣлитъ ее на двѣ симметричныхъ половины; слѣдовательно трохофора обладаетъ двусторонней (билатеральною) симметріей. Въ серединѣ теменного поля у трохофоры, какъ у пилидія, поднимается султанъ или пучекъ болѣе сильныхъ рѣсничекъ, служащій при плаваньи рулемъ. Ниже ротового отверстія, располагается заротовой (посторальный) мерцательный поясокъ, параллельный предротовому. Средину аборальнаго поля занимаетъ порошица. Подъ султаномъ рѣсничекъ лежитъ у трохофоры такъ называемая теменная пластинка, представляющая ея центральную нервную систему, а на ней помѣщаются органы чувствъ: пара очень простыхъ органовъ зрѣнія, пара щупалецъ и пара мерцательныхъ ямокъ, воспринимающихъ конечно химическія раздраженія. Отъ теменной пластинки отходятъ нервы къ нервнымъ обручамъ, лежащимъ подъ мерцательными поясками. Кишечникъ состоитъ изъ эктодермическихъ передняго и задняго отдѣловъ (такъ наз. ротовой и порошицевой кишки) и изъ эндодермическаго средняго (такъ называемой средней кишки). Въ промежуткѣ между эпителіемъ кишки и наружнымъ эпителіемъ тѣла располагаются мезодермальныя образованія: мускулы, соединительнная ткань, пара органовъ выдѣленія въ формѣ протонефридіевъ, а у задняго конца личинки—пара эпителіальныхъ, такъ называемыхъ целомическихъ мѣшковъ.

Трохофору или такихъ личинокъ, которыхъ легко свести на нее, мы встрѣчаемъ у мягкотѣлыхъ (Mollusca, рис. 60, F), мшанокъ (Bryozoa), кольчатыхъ червей (Annelides, рис. 60, D) и у звѣздчатыхъ червей (Gephyrea, рис. 60, E). Уклоненія отъ типичной формы трохофоры выражаются по большей части въ появленіи нѣсколькихъ заротовыхъ мерцательныхъ поясковъ или въ слишкомъ раннемъ развитіи признаковъ класса, какъ напримѣръ, у трохофоры двухстворчатыхъ моллюсокъ—раковины (рис. 61). Животныхъ, обладающихъ личиночною формою трохофоры, мы можемъ соединить вмѣстѣ подъ названіемъ трохофоровыхъ. Такъ какъ всѣмъ имъ свойственна эта личиночная форма, то мы должны признать, что всѣ онѣ ведутъ свое начало отъ общихъ предковъ, въ развитіи которыхъ встрѣчалась подобная же личиночная стадія. Нельзя думать, чтобы трохофора представляла копію одного изъ этихъ предковъ во взросломъ состояніи его; этому противорѣчило бы весьма вѣроятное происхожденіе кольчатыхъ червей отъ такихъ червей, напоминавшихъ рѣсничныхъ, тѣло которыхъ дѣлилось уже на сегменты. Вѣрнѣе,—трохофора представляетъ личиночную форму предка, какъ науплiусъ—у ракообразныхъ (см. ниже). Эта древняя личиночная форма можетъ быть соотвѣтствуетъ такъ называемой Мюллеровской личинкѣ рѣсничныхъ червей и пилидію немертинъ; трохофора отличается отъ нихъ только тѣмъ, что она обладаетъ уже общимъ признакомъ всѣхъ трохо-

форовыхъ животныхъ,—а именно двумя наружными отверстіями—кишечнаго канала: ротовымъ и заднепроходнымъ, въ то время какъ у Мюллеровской личинки и пилидія только одно такое отверстіе. Такимъ образомъ мы можемъ выводить трохофоровыхъ животныхъ отъ формъ, похожихъ на рѣсничныхъ червей, и въ ихъ личинкѣ видѣть повтореніе нѣсколько видоизмѣненной личиночной формы этихъ предковъ. Намъ извѣстна, далѣе, одна коловратка, Trochosphaera aequatorialis Semp., найденная Семперомъ на затопленныхъ водою рисовыхъ поляхъ на Филиппинскихъ островахъ, весьма похожая на трохофору; и у другихъ коловратокъ (Ratatoria) также встрѣчаются признаки, напоминающіе трохофору. Слѣдовательно и коловратокъ надо причислить къ трохофоровымъ животнымъ. Но мы не могли бы трохофоровыхъ животныхъ выводить изъ коловраткообразныхъ предковъ, такъ какъ этому противорѣчила бы связь ихъ съ рѣсничными червями. Мы должны скорѣе разсматривать коловратокъ за формы, достигшія половой зрѣлости и сохранившія при этомъ характеръ личинокъ, какъ то извѣстно для нѣкоторыхъ другихъ животныхъ (см. ниже при неотеніи).

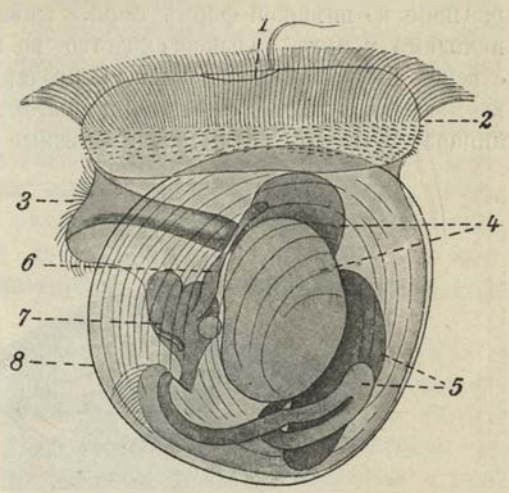


Рис. 61. Личинка ракушки Dreissensia polymorpha Pall. 1—теменная пластинка; 2—предротовой мерцательный поясокъ; 3—ротъ; 4—мѣшокъ средней кишки; 5—кишка; 6—протонефридій; 7—зачатокъ ноги; 8—раковина. По Мейзенхеймэру.

Какъ уже указывалось, связь трохофоровыхъ животныхъ съ ниже стоящими доказывается сходствомъ трохофоры съ пилидіемъ. И трохофора, и пилидій обладаютъ сходною формою, у обоихъ существуетъ теменная пластинка съ султаномъ рѣсничекъ и предротовой мерцательный поясокъ съ его кольцевымъ нервомъ. Кишка, открывающаяся у трохофоры на аборальномъ полѣ порошицею, имѣетъ у пилидія только одно отверстіе: обособленія ротового отверстія отъ порошицы еще не существуетъ; это увеличиваетъ сходство пилидія съ личинками рѣсничныхъ червей. Такимъ образомъ трохофоровыя животныя тѣсно связаны повидимому съ немертинами, рѣсничными червями и ребровиками, происходя отъ общей съ ними свободноплавающей родоначальной формы, которая всего ближе стояла къ ребровикамъ и рѣсничнымъ червямъ.

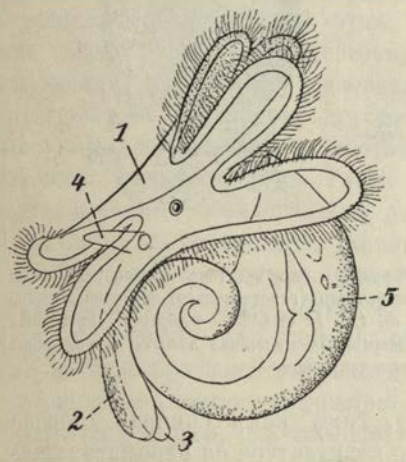


Рис. 62. Парусникъ моллюска Atlanta. 1—парусъ; 2—нога; 3—крышечка раковины; 4—щупальце; 5—раковина. По Гегенбауру.

Если, какъ это теперь часто дѣлаютъ, считать коловратокъ за одну изъ вѣтвей родословнаго дерева плоскихъ червей, то первою вѣтвью настоящихъ трохофоровыхъ животныхъ надо считать мягкотѣлыхъ (моллюсковъ). Трохофору, какъ личиночную форму, мы встрѣчаемъ здѣсь у имѣющихъ примитивную организацію хитоновъ, затѣмъ у многихъ двустворчатыхъ моллюсковъ, наконецъ въ видѣ такъ называемаго парусника (велигера, рис. 62), со спиральною раковиною, у большого числа морскихъ брюхоногихъ; у головоногихъ моллюсковъ, у которыхъ яйца очень богаты желткомъ, развитіе укорочено и личинокъ нѣтъ. Если мягкотѣлыя происходятъ отъ предковъ, походившихъ на плоскихъ червей, то не удивительно, что низшія изъ нихъ, какъ хитоны и желобобрюхія (соленогастры) напоминаютъ въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ этихъ червей, напримѣръ лѣстницеобразною нервною системою, оба главные ствола которой заключаютъ въ себѣ гангліозныя

клѣтки по всей своей длинѣ. Новопріобрѣтеніями мягкотѣлыхъ, отчасти общими съ другими трохофоровыми животными, являются—задняя кишка (эктодермическая) и порошица, органы кровообращенія съ пульсирующимъ сердцемъ и парная вторичная полость тѣла, развивающаяся изъ целомическихъ мѣшковъ и стоящая въ связи съ половыми железами. Эта полость представляетъ у моллюсковъ околосердечную сумку. Не смотря на большое различіе во внѣшней формѣ такихъ животныхъ, какъ ракушки, улитки, каракатицы,—мы находимъ у нихъ большое сходство во внутреннемъ строеніи. Всѣмъ моллюскамъ свойственна известковая раковина. Благодаря ея развитію, большая часть поверхности тѣла не можетъ служить для дыханія; поэтому у моллюсковъ развивается особый дыхательный аппаратъ,—жабры. Эти мягкіе нѣжные органы нуждаются въ защитѣ и поэтому помѣ-

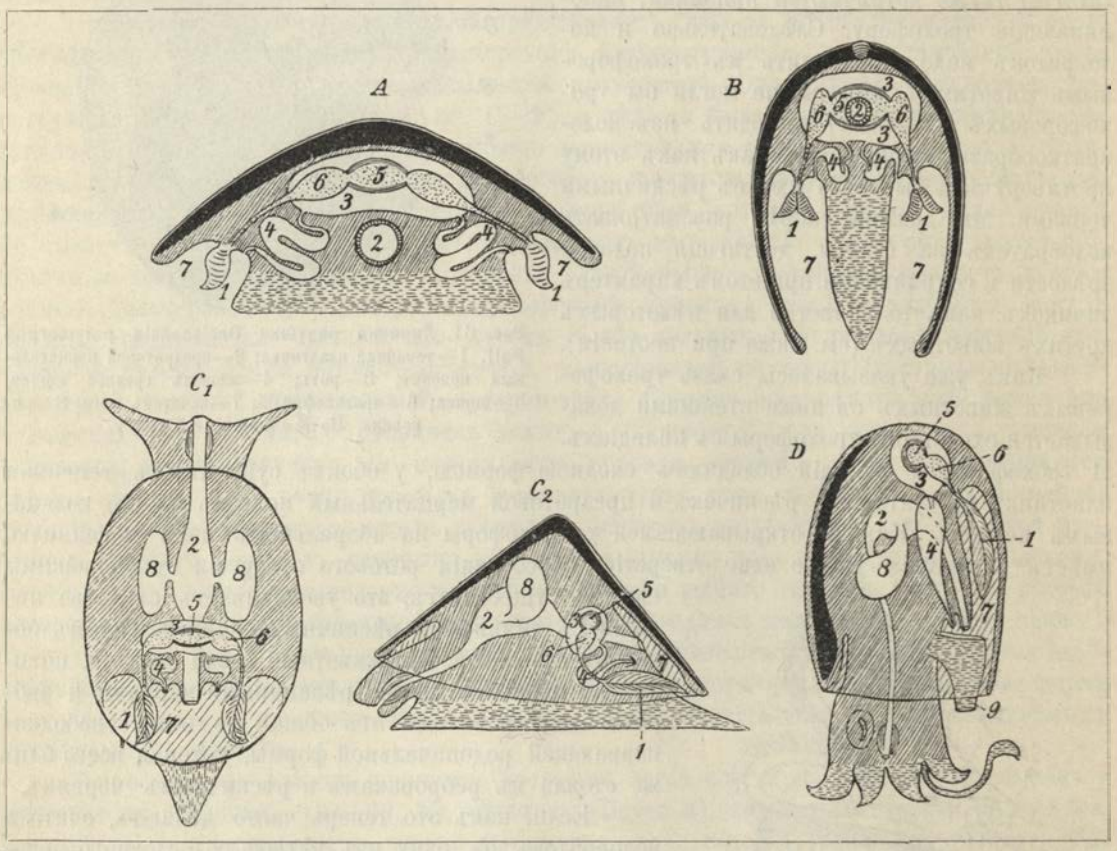


Рис. 63. **Схема организаціи различныхъ мягкотѣлыхъ.** *A*—поперечный разрѣзъ черезъ хитона (Chiton); *B*—поперечный разрѣзъ черезъ ракушку; C_1—видъ со спины и C_2—съ бока симметричнаго (гипотетичнаго) первичнаго мягкотѣлаго; *D*—каракатица (Sepia)—сбоку. Сравните *B* съ *A*, C_1 съ *A*, C_2 съ C_1, *D* съ C_2. 1—жабра; 2—кишечникъ; 3—околосердечная полость; 4—нефридій; 5—желудочекъ сердца; 6—предсердіе; 7—мантійная полость; 8—желудокъ; 9—воронка. Нога заштрихована прерывающимися черточками.

щаются подъ складкою мантіи, выдѣляющей раковину, Такъ какъ спинная сторона, покрытая раковиной, не можетъ производить движеній, то мускулатура ея атрофировалась; взамѣнъ того на брюшной сторонѣ развилась сильная мышечная масса, нога, обладавшая первоначально подошвою, служившею для ползанья.

Изъ сравненія поперечныхъ разрѣзовъ черезъ хитона и двустворчатаго моллюска (рис. 63, A и B) видно, насколько сходенъ въ своихъ существенныхъ чертахъ ихъ планъ строенія. Раковина, состоящая у хитона изъ нѣсколькихъ лежащихъ другъ за другомъ поперекъ спины кусковъ, у двустворчатыхъ моллюсковъ сложена изъ двухъ боковыхъ створокъ, подвижно соединенныхъ одна съ другой по средней линіи спины; вмѣсто ноги хитона, съ широкою подошвою, служащею для ползанья, мы встрѣчаемъ здѣсь ногу, за-

остренную на концѣ, служащую для рытья; сердце, лежащее у хитона надъ кишкою, у ракушекъ такъ разростается вокругъ кишки, что кишка проходитъ сквозь него. Атрофія головы у двустворчатыхъ моллюсковъ можетъ зависѣть отъ ихъ мало-подвижнаго образа жизни.—Несимметричныя брюхоногія съ ихъ спирально закрученнымъ внутренностнымъ мѣшкомъ и съ ихъ сдвинутыми на бокъ и напередъ органами (порошицею, жабрами и отверстіями почекъ), могутъ быть сведены къ первичнымъ брюхоногимъ (рис. 63, C) съ симметричнымъ строеніемъ тѣла, у которыхъ соотвѣтственные органы (жабры и пр.) лежатъ на заднемъ концѣ тѣла. Съ этою схемою организаціи сходна также схема строенія головоногихъ (рис. 63, D). Современныя формы ихъ (напримѣръ, Octopus, Sepia, Loligo, ср., табл. 3), за немногими исключеніями, обладаютъ лишь рудиментарною раковиною. обросшею мантіей и называемою спинною пластинкою, вымершіе же аммониты были снабжены развитою, большею частью спирально закрученною раковиной. Нога, образующая одно цѣлое у брюхоногихъ моллюсковъ,—у головоногихъ раздѣляется на нѣсколько частей; какъ видно изъ исторіи развитія, ногѣ другихъ мягкотѣлыхъ здѣсь соотвѣтствуютъ руки, головы и воронка, представляющая трубку, черезъ которую выходитъ вода изъ мантійной полости.

На отношеніе къ трохофоровымъ животнымъ—мшанокъ (Bryozoa) указываютъ личиночныя формы нѣкоторыхъ морскихъ видовъ послѣднихъ. Но организація мшанокъ подъ вліяніемъ, вѣроятно, прикрѣпленнаго образа жизни—такъ измѣнилась, что въ ней нельзя найти никакихъ сходственныхъ чертъ съ другими трохофоровыми животными или съ ихъ ниже стоящими родственниками; лишь въ строеніи органовъ выдѣленія у такъ называемыхъ внутрипорошицевыхъ мшанокъ можно, пожалуй, видѣть сходство съ рѣсничными червями. Тѣло мшанки сидитъ въ ячейкѣ, изъ которой обыкновенно выступаетъ ея передній конецъ. Ротъ мшанокъ окруженъ кружкомъ щупалецъ, покрытыхъ мерцательными волосками и сидящихъ на кругломъ или подковообразномъ выростѣ. Порошица открывается недалеко отъ рта, внутри или внѣ кружка щупалецъ; за это мшанокъ раздѣляютъ на внутрепорошицевыхъ и внѣпорошицевыхъ (примѣръ мшанокъ:—Alcyonella, см. табл. 10). Съ мшанками обыкновенно соединяютъ плеченогихъ (Brachiopoda) въ одинъ типъ моллюскообразныхъ (Molluscoidea), но сходство между мшанками и плеченогими не оправдываетъ такого соединенія; одного существованія у плеченогихъ парныхъ, покрытыхъ мерцательными волосками рукъ, которыя можно сравнивать со щупальцами мшанокъ, еще недостаточно для установленія родства между обѣими группами животныхъ. Существующая у плеченогихъ раковина, вродѣ раковины ракушекъ, не допускаетъ никакихъ сравненій; съ раковиною друстворчатыхъ моллюсковъ ее нельзя сравнить уже потому, что у мшанокъ створки ея соотвѣтствуютъ спинной и брюшной сторонѣ, а у моллюсковъ боковымъ сторонамъ тѣла. Также и развитіе плеченогихъ не даетъ намъ никакихъ указаній, и такимъ образомъ, ихъ родственныя отношенія остаются для насъ неясными.

Среди трохофоровыхъ животныхъ нужно, наконецъ, назвать—кольчатыхъ червей (Annelides) и родственныя имъ группы [1]). Для нихъ характерно раздѣленіе тѣла на одинаковые, слѣдующіе другъ за другомъ, отдѣлы или сегменты. У нѣкоторыхъ изъ рѣсничныхъ червей, какъ напр., у gunda segmentata Lg. подобная сегментація намѣчается уже въ однообразномъ расположеніи вѣтвей кишечника, нервовъ, связывающихъ брюшные нервные стволы, нефридіевъ и гонадъ (половыхъ железъ). Участки полости тѣла кольчатыхъ червей, окружающіе собою въ каждомъ сегментѣ кишечникъ и другіе органы, вѣроятно, представляютъ ничто иное, какъ разросшіяся полости половыхъ железъ (гонадъ) предковъ, ихъ, напоминавшихъ рѣсничныхъ червей. Трохофора является типичною личинкою кольчатыхъ червей; основныя особенности ея строенія можно замѣтить у личинокъ даже измѣнившихся группъ этихъ червей, каковы эхіуриды (Echiurida), и у

[1]) Авторъ не указываетъ здѣсь не только этихъ родственныхъ кольчатымъ червямъ группъ, но не упоминаетъ и о нѣкоторыхъ другихъ группахъ животныхъ (напримѣръ, о круглыхъ червяхъ). Къ трохофорнымъ червямъ (Vermes) принято относить сдѣдующихъ червей: 1) классъ кольчатыхъ (Annelides) 2) классъ звѣздчатыхъ (Gephyrea), 3) классъ коловратокъ (Rotatoria). *Прим. ред.*

зародышей малощетинковыхъ (Oligochaeta), т. е. земляныхъ червей и ихъ родственниковъ; зародыши піявокъ примыкаютъ въ этомъ отношеніи къ зародышамъ земляныхъ червей. Трохофора превращается въ развитое животное путемъ разрастанія въ длину той части тѣла, которая лежитъ сзади предротового мерцательнаго пояска; возлѣ задняго конца тѣла возникаетъ поясъ роста, отъ котораго кпереди отдѣляются одинъ за другимъ сегменты тѣла; каждый изъ нихъ заключаетъ въ себѣ кромѣ соотвѣтственнаго участка кишечнаго канала—одинъ парный брюшной нервный узелъ, пару разрастающихся въ видѣ полости тѣла целомическихъ мѣшковъ и пару органовъ выдѣленія,—нефридіевъ. Только передній головной сегментъ занимаетъ обособленное мѣсто и заключаетъ въ себѣ вмѣстѣ съ брюшнымъ нервнымъ узломъ еще лежащій на спинѣ надглоточный узелъ или «мозгъ», связанный съ брюшнымъ узломъ въ одно «окологлоточное» кольцо. Полости тѣла отдѣльныхъ сегментовъ не вполнѣ раздѣлены другъ отъ друга тонкими, содержащими въ себѣ мускульныя волокна, перегородками. Раздѣленіе тѣла кольчатыхъ червей на сегменты нисколько не измѣняетъ функцій тѣла, какъ цѣлаго: кишечникъ и система кровеносныхъ сосудовъ тянутся черезъ все тѣло, а нервные узлы сосѣднихъ сегментовъ связываются другъ съ другомъ нервными тяжами (коннективами). Сегменты тѣ-

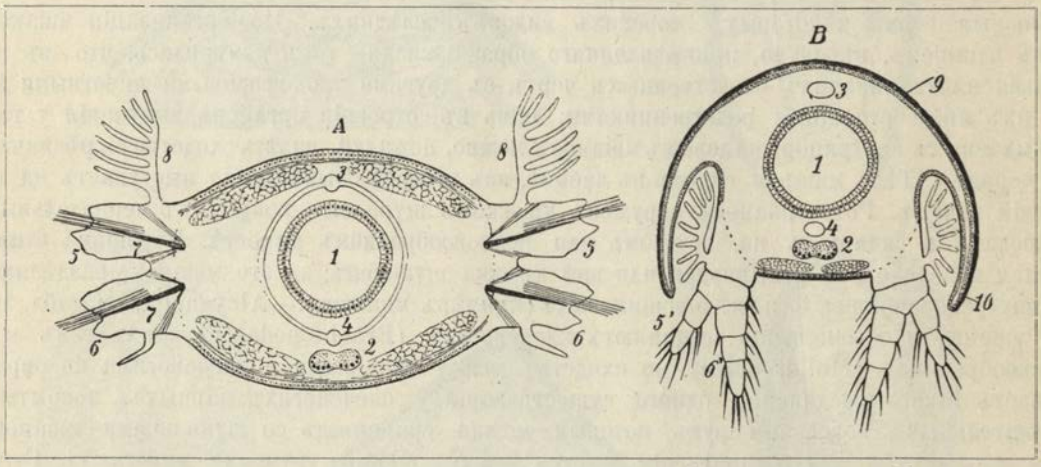


Рис. 64. **Схематичные поперечные разрѣзы черезъ кольчатаго червя** (*A*) **и ракообразное** (*B*). 1—кишечникъ; 2—брюшная нервная цѣпочка, 3—спинной и 4—брюшной продольный кровеносные сосуды, 5—спинная и 6—брюшная вѣтви параподіи, 5'—наружная и 6'—внутренняя вѣтви ноги, 7—опорная щетинка, 8—жабры (у *B*—не обозначены), 9—утолщенная кутикула (панцырь), 10—боковыя складки головогруднаго панцыря, прикрывающія жабры.

ла одинаковы также и по своему внѣшнему строенію: у щетинконогихъ кольчатыхъ червей (Chaetopoda) каждый сегментъ несетъ съ каждой стороны два пучка щетинокъ, двигающихся особыми мускулами,—одинъ спинной и одинъ брюшной; они служатъ для упора при ползаніи; у первичныхъ кольчатыхъ червей (Archiannelida) и у малощетинковыхъ (Oligochaeta) щетинки сидятъ прямо въ стѣнкахъ тѣла, у большинства же морскихъ кольчатыхъ червей онѣ помѣщаются на особыхъ выступахъ тѣла, ножныхъ бугоркахъ или параподіяхъ; при этомъ съ каждой стороны тѣла можетъ быть въ каждомъ сегментѣ или двѣ отдѣльныхъ параподіи, или онѣ соединяются въ одну, болѣе или менѣе ясно двувѣтвистую параподію (рис. 64, A).

Отъ кольчатыхъ червей несомнѣнно ведутъ свое начало членистоногія (Arthropoda). Еще Кювье соединялъ ихъ вмѣстѣ съ кольчатыми червями въ одинъ типъ кольчецовъ (Annulata). Они походятъ на червей прежде всего сегментаціей своего тѣла, затѣмъ, устройствомъ центральной нервной системы, состоящей и здѣсь изъ глоточнаго кольца и брюшной нервной цѣпочки, съ расположенными по сегментамъ парными узлами,—наконецъ, расположеніемъ главныхъ кровеносныхъ сосудовъ и направленіемъ въ нихъ тока крови:—въ спинномъ сосудѣ сзади напередъ, въ брюшномъ—въ обратную сторону. За

остатокъ нефридіевъ можно считать у ракообразныхъ членистоногихъ парныя усиковую и раковинную железы и выводные протоки половыхъ органовъ; у остальныхъ же членистоногихъ функція органовъ выдѣленія цѣликомъ или главнымъ образомъ выполняется кишечникомъ и его придатками. Конечности ракообразныхъ, представляющія у всѣхъ простѣйшихъ формъ ихъ расщепленныя на двѣ вѣтви и снабженныя сильными щетинками ноги, произошли изъ двухвѣтвистыхъ параподій кольчатыхъ червей, передвинувшихся на брюшную сторону и сдѣлавшихся членистыми (рис. 64). Благодаря утолщенію защищающаго тѣло кутикулярнаго покрова, у предковъ ракообразныхъ тѣло стало менѣе подвижнымъ, менѣе способнымъ къ тѣмъ змѣеобразнымъ движеніямъ, посредствомъ которыхъ передвигаются многіе изъ кольчатыхъ червей; поэтому для передвиженія тѣла должны были сильнѣе работать параподіи. Пара щупалецъ на головѣ кольчатыхъ червей и первая пара ногъ стали органами осязанія и образовали первую и вторую пару усиковъ; три пары параподій, ближайшихъ къ ротовому отверстію, превратились въ органы жеванія, въ челюсти. Соотвѣтствующіе этимъ придаткамъ пять первыхъ сегментовъ тѣла слились и образовали одинъ общій отдѣлъ тѣла,—голову, а общій хитинистый покровъ головы у многихъ ракообратныхъ разросся назадъ въ формѣ сплошного панцыря, защищающаго передніе сегменты тѣла или т. наз. грудь (thorax). Такъ развились

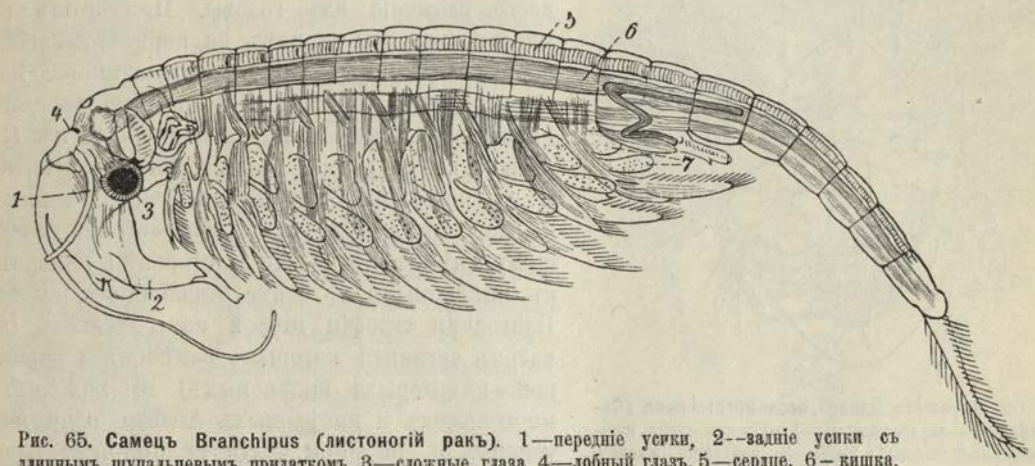


Рис. 65. **Самецъ Branchipus (листоногій ракъ).** 1—передніе усики, 2—задніе усики съ длиннымъ щупальцевымъ придаткомъ, 3—сложные глаза, 4—лобный глазъ, 5—сердце, 6—кишка, 7—жаберные придатки ногъ. Увелич. въ 10 разъ. По Клаусу.

предки ракообразныхъ, напоминавшіе низшихъ листоногихъ раковъ (Phyllopoda, рис. 65). Изъ нихъ произошли всѣ остальныя группы ракообразныхъ.

Изъ низшихъ ракообразныхъ (Entomostraca) ближе другихъ къ первичнымъ листоногимъ ракамъ стоятъ жаброногія (Branchiopoda), а изъ высшихъ (Malacostraca)—родъ Nebalia и ротоногіе раки (Stomatopoda). Отъ послѣднихъ начинаются два ряда формъ: съ одной стороны, расщепленогіе раки (примѣръ ихъ—Mysis) ведутъ къ наиболѣе развитымъ ракамъ,—къ десятиногимъ (Decapoda; напр., рѣчной ракъ, омаръ, крабы), съ другой стороны, т. наз. кумоидные раки (Cumacea)—къ членистогрудымъ ракамъ, къ которымъ относятся водяной осликъ или водяная мокрица (Asellus) и бокоплавы (Gamarus). У членистогрудыхъ раковъ атрофировались—головогрудный панцырь, подвижные стебельки глазъ и наружныя вѣтви у грудныхъ ногъ.

Для установленія генеалогіи ракообразныхъ важны данныя сравнительной анатоміи, а не ихъ исторія развитія. Фрицъ Мюллеръ, подробно изслѣдовавшій исторію развитія ракообразныхъ и разбирающій эти данныя въ своемъ сочиненіи «За Дарвина» («Für Darwin») съ точки зрѣнія эволюціонной теоріи, приходитъ къ иному заключенію. Изъ того, именно, что у низшихъ и у нѣкоторыхъ высшихъ ракообразныхъ развивается сначала одна и та же личиночная форма, съ тремя парами челюстей,—науплiусъ

(рис. 66), онъ выводитъ заключеніе, что ракообразныя должны происходить изъ этой, повторяющейся въ ихъ развитіи, родоначальной науплiусообразной формы. Но совершенно невѣроятно, чтобы родоначальная форма ракообразныхъ обладала такъ слабо сегментированнымъ тѣломъ, какъ науплiусъ,—ибо въ такомъ случаѣ столь сходная сегментація тѣла у ракообразныхъ и кольчатыхъ червей должна была бы развиться независимо въ обѣихъ группахъ. Поэтому въ настоящее время полагаютъ, что науплiусъ представляетъ повтореніе личиночной формы, общей для разныхъ отрядовъ ракообразныхъ, и соотвѣтствующей, примѣрно, трохофорѣ, но что у этой формы подобно тому, какъ у трохофоры двустворчатыхъ моллюсковъ возникла раковина и зачатокъ ноги, — также возникли нѣкоторыя особенности класса ракообразныхъ, а именно—начало сегментаціи тѣла и зачатки конечностей.

Снабженныя усиками наземныя членистоногія, многоножки (Myriapoda) и насѣкомыя (Hexapoda или Insecta), должны имѣть общее происхожденіе съ ракообразными, потому что они обладаютъ такими одинаковыми съ ними особенностями, которыя не могли возникнуть у нихъ самостоятельно, а могли быть унаслѣдованы только отъ общихъ предковъ. Къ такимъ сходнымъ признакамъ относится, прежде всего, сложеніе ихъ головы. При этомъ изъ многоножекъ мы ставимъ на первомъ мѣстѣ губоногихъ (Chilopoda), съ ихъ одною парою ногъ на каждомъ сегментѣ и съ половыми отверстіями на заднемъ концѣ тѣла, двупарноногія же (Diplopoda),—съ двумя парами ногъ на сегментъ и съ половыми отверстіями, расположенными на переднихъ сегментахъ тѣла,—стоятъ, по нашему мнѣнію, нѣсколько въ сторонѣ и находятся съ насѣкомыми въ болѣе отдаленномъ родствѣ. Благодаря атрофіи второй пары усиковъ (зачатокъ сегмента которыхъ замѣченъ у зародышей нѣкоторыхъ насѣкомыхъ), мы находимъ у многоножекъ и насѣкомыхъ только одну пару усиковъ и три пары челюстей, при чемъ у развитыхъ насѣкомыхъ обѣ челюсти третьей пары, сливаясь другъ съ другомъ, превращаются въ одну нижнюю губу. Въ одномъ отношеніи насѣкомыя еще ближе стоятъ къ ракамъ; а именно ихъ сложные глаза по общему своему строенію и даже по числу клѣтокъ, образующихъ группы, изъ которыхъ они построены, на столько сходны со сложными глазами ракообразныхъ, что о самостоятельномъ возникновеніи ихъ въ обоихъ классахъ не можетъ быть и рѣчи. Глаза многоножекъ развились другимъ образомъ. Итакъ, мы могли бы принять, что насѣкомыя и ракообразныя имѣли общаго предка, стоявшаго очень близко къ предку многоножекъ. Выше упоминавшіеся первичные листоногіе раки были уже болѣе спеціализированы, такъ какъ у нихъ былъ уже головогрудный щитъ. Воздухоносныя трубки, трахеи, служащія органами дыханія, какъ у насѣкомыхъ, такъ и у многоножекъ, могли у обѣихъ этихъ группъ, какъ, повидимому, и у паукообразныхъ, возникнуть независимо. Благодаря тому, что у насѣкомыхъ ноги существуютъ только на первыхъ трехъ сегментахъ туловища, у нихъ возникло раздѣленіе туловища на грудь (тораксъ) и брюшко (абдоменъ); но предки насѣкомыхъ имѣли по парѣ ногъ на каждомъ сегментѣ, какъ ракообразныя и многоножки, что доказывается зачатками ногъ на брюшкѣ зародышей нѣкоторыхъ насѣкомыхъ (рис. 47) и существованіемъ брюшныхъ ногъ у нѣкоторыхъ взрослыхъ насѣкомыхъ изъ низшаго отряда ихъ, напр. у Machilis.

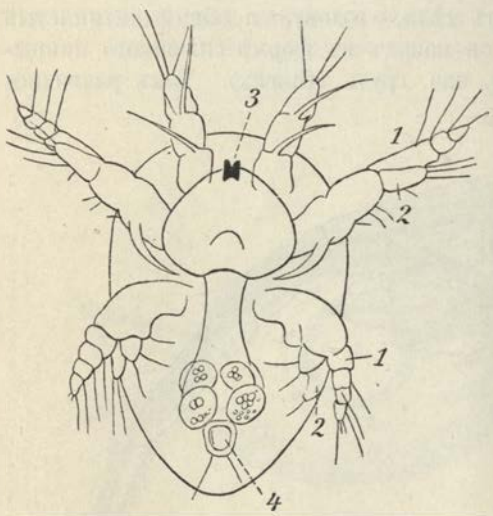


Рис. 66. Науплiусъ одного веслоногаго рака (Copepoda). 1—внутренняя и 2—наружная вѣтви ногъ, 3—непарный (лобный) глазъ, 4—порощица. Увелич. въ 140 разъ. По Клаусу.

Постъэмбріональное развитіе насѣкомыхъ даетъ мало указаній на ихъ происхожде-

ніе. У насѣкомыхъ низшихъ отрядовъ стадіи развитія, соотвѣтствовавшія предкамъ, утрачены, такъ какъ само развитіе сдѣлалось прямымъ; личинки оставляютъ здѣсь яйцо съ признаками совершеннаго насѣкомаго даннаго отряда. У насѣкомыхъ высшихъ отрядовъ—у жуковъ, сѣтчатокрылыхъ, бабочекъ, перепончатокрылыхъ и мухъ, постъэмбріональное развитіе ценогенетически искажено, при чемъ у нихъ вдвинута покоющаяся стадія куколки; во время этой стадіи происходятъ значительныя измѣненія на счетъ накопленныхъ личинкою запасныхъ питательныхъ веществъ и личинка превращается во взрослое насѣкомое. Однако, однообразную сегментацію тѣла нѣкоторыхъ личинокъ и гусеницъ и появленіе ножныхъ бугорковъ на брюшныхъ сегментахъ у личинокъ бабочекъ и пилильщиковъ надо считать за палингенетическія особенности. Именно то обстоятельство, что главная часть измѣненій при развитіи перенесена здѣсь въ стадію куколки, дѣлаетъ возможнымъ появленіе признаковъ предковъ у личинокъ.

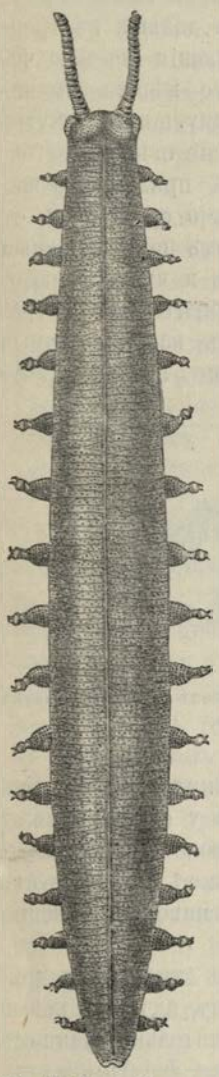


Рис. 67. Peripatus capensis Gr. По Бальфуру.

Какъ одну изъ формъ предковъ многоножекъ и насѣкомыхъ часто разсматриваютъ виды рода Peripatus (рис. 67),—замѣчательныхъ животныхъ, соединившихъ въ себѣ удивительнымъ образомъ признаки кольчатыхъ червей и наземныхъ членистоногихъ. Нѣкоторыя соображенія, однако, позволяютъ считать Peripatus за формы, развивавшіяся лишь параллельно предкамъ насѣкомыхъ и многоножекъ,—за формы, вышедшія непосредственно изъ кольчатыхъ червей, въ то время какъ предки насѣкомыхъ и многоножекъ стояли ближе къ первичнымъ листоногимъ ракамъ. Родство Peripatus съ кольчатыми червями особенно доказывается формою головы ихъ съ парою усиковъ, съ одною единственною парою челюстей и съ типичными для кольчатыхъ червей глазами; сегментально расположенныя нефридіи, Peripatus, конечно, представляютъ также признакъ кольчатыхъ червей, но такими нефридіями могъ обладать и предокъ насѣкомыхъ; сегментально расположенныя ножки Peripatus въ видѣ кольчатыхъ бугорковъ могли произойти изъ параподій кольчатыхъ червей. Органы дыханія въ видѣ трахей, представляющіе главное основаніе для соединенія Peripatus съ многоножками и насѣкомыми, могли, конечно, возникнуть у нихъ самостоятельно, какъ у паукообразныхъ.

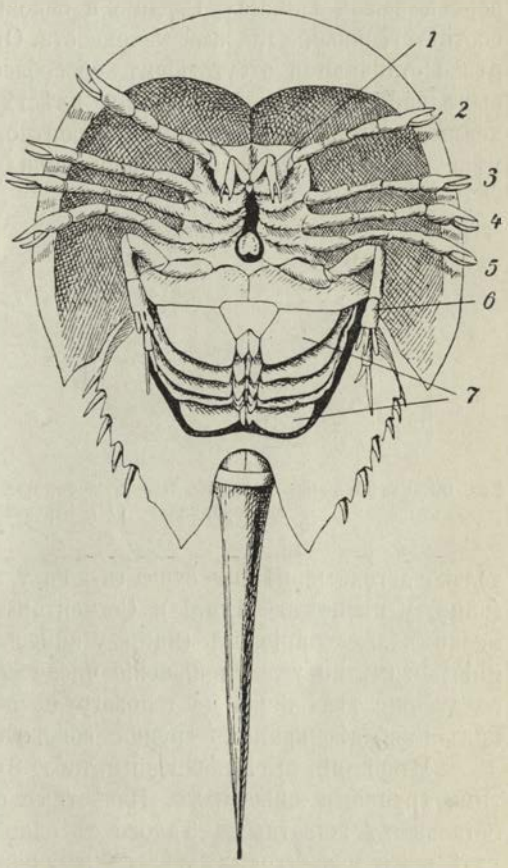


Рис. 68. Мечехвостъ (Limulus polyphemus L.) съ брюшной стороны. 1—6—конечности головогруди, 7—жаберные ножки брюшка. По Паккарду.

Вторая вѣтвь родословнаго дерева членистоногихъ обнимаетъ также какъ водныхъ, такъ и наземныхъ животныхъ. Къ ней относятся т. наз. гигантскіе раки (Gigantostraca)

и паукообразныя (Arachnoidea). Къ гигантскимъ ракамъ принадлежатъ древніе уже вымершіе ногоротыя раки (Merostomata), съ родами Erypterus, Pterygotus и другими, и немногіе еще живущіе виды изъ древнихъ мечехвостовъ (Xiphosura), относящіеся къ роду Limulus (рис. 68). Для сравненія съ ними, какъ типичное паукообразное, мы будемъ имѣть въ виду древнѣйшаго представителя паукообразныхъ,—скорпіона. У обоихъ классовъ усики отсутствуютъ, а головогрудь несетъ шесть паръ одновѣтвистыхъ конечностей. У мечехвоста (Limulus) на брюшкѣ мы находимъ шесть паръ двувѣтвистыхъ пластинчатыхъ конечностей, служащихъ для дыханія. Хотя у зародыша скорпіона закладывается также пять паръ брюшныхъ конечностей, но изъ нихъ развивается дальше въ гребневидный органъ неизвѣстнаго назначенія только вторая пара; слѣдующія за нею четыре пары съ появленіемъ легочныхъ мѣшковъ исчезаютъ. Легочные мѣшки впячиваются у ихъ основанія и можетъ быть должны приравниваться втянувшимся внутрь жабернымъ ножкамъ Limulus (рис. 69); въ послѣднемъ случаѣ раздѣленіе стѣнокъ легочнаго мѣшка на листки вродѣ вѣера будетъ гомологично пластинчатымъ придаткамъ жаберной ножки Limulus. Средніе и боковые глаза скорпіона также можно сравнивать съ соотвѣтственными глазами мечехвоста. Отъ насѣкомыхъ же и многоножекъ паукообразныя рѣзко отличаются отсутствіемъ обособленной головы, строеніемъ глазъ и числомъ ротовыхъ частей. Органами дыханія вмѣстѣ съ легочными мѣшками являются также трахейныя трубки, но послѣднія, вѣроятно, возникли изъ первыхъ, такъ какъ легочныя мѣшки представляютъ болѣе первоначальные органы дыханія; это видно изъ того, что

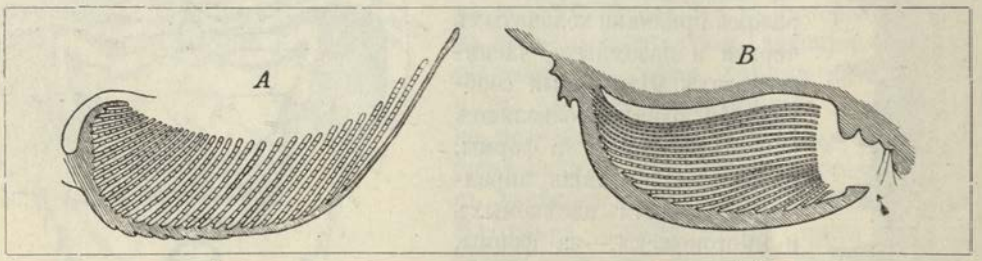


Рис. 69. Схематичные разрѣзы черезъ жаберную ножку мечехвоста (Limulus) (*A*) и черезъ легочный мѣшекъ паукообразнаго (*B*). Стрѣлка въ *B* указываетъ дыхальце. По Гётте.

только легочные мѣшки существуютъ у скорпіоновъ и у наиболѣе древнихъ изъ пауковъ (напр. у птицеѣда, Mygale). Сегментація тѣла всего болѣе сохранилась у скорпіоновъ; у мелкихъ лжескорпіоновъ (напр. у книжнаго скорпіона, Chelifer) и у сѣнокосцевъ (Phalangida)—замѣтно уже уменьшеніе числа сегментовъ; у настоящихъ пауковъ существуетъ раздѣленіе тѣла лишь на головогрудь и несегментированное брюшко; наконецъ, клещи, какъ наиболѣе крайняя группа, совсѣмъ несегментированы.

Иглокожія (Echinodermata, табл. 8) не обнаруживаютъ сходства въ строеніи съ другими группами животныхъ. Извѣстные общіе признаки рѣзко отличаютъ ихъ отъ всѣхъ остальныхъ животныхъ. Таково съ одной стороны отложеніе въ соединительно-тканномъ слоѣ кожи известковыхъ тѣлецъ и образованіе изъ нихъ у большинства формъ скелета, въ особенности-же—такъ называемая водно-сосудистая система каналовъ, отъ которыхъ отходятъ растяжимыя цилиндрическія ножки, проникающія черезъ кожный скелетъ и служащія органами движенія. Исторія развитія иглокожихъ также не даетъ никакихъ прочныхъ данныхъ для установленія ихъ родственныхъ отношеній. Только тотъ фактъ, что свободно живущія личинки всѣхъ иглокожикъ—двусторонне симметричны, позволяетъ сдѣлать заключеніе, что иглокожія, обладающія во взросломъ состояніи по большей части пяти-лучевою симметріей тѣла, ведутъ свое начало отъ биллатерально-симметричныхъ предковъ. Если, такимъ образомъ, мы не можемъ установить отношенія иглокожихъ къ другимъ типамъ животныхъ, то, съ другой стороны, палеонтологія даетъ намъ возможность вывести различные классы этого типа—морскихъ лилій (Crinodea), морскихъ звѣздъ

(Asteroidea), змѣевиковъ (Ophiuroidea) и морскихъ ежей (Echinoidea),—отъ общей первоначальной группы, отъ вымершихъ цистидей (Cystidea). Для морскихъ кубышекъ (Holothurioidea), не оставившихъ послѣ себя въ ископаемомъ видѣ связныхъ скелетовъ, близкое родство съ морскими ежами устанавливается на основаніи анатомическихъ данныхъ, и такимъ образомъ онѣ тоже черезъ морскихъ ежей примыкаютъ къ цистидіямъ. Послѣднія прикрѣплялись на стебелькѣ, а какъ разъ сидячій образъ жизни, когда внѣшнія условія вліяютъ на тѣло совершенно одинаково со всѣхъ сторонъ, даетъ объясненіе лучистому строенію. Также большинство морскихъ лилій неподвижно прикрѣплены на ножкѣ (рис. 70). Свободно подвижная морская лилія, живущая въ Средиземномъ морѣ, Antedon rosacea Norm. (ср. табл 8)—въ молодомъ возрастѣ снабжена стебелькомъ и неподвижно прикрѣплена (рис. 71); такимъ образомъ она повторяетъ при своемъ развитіи тотъ переходъ отъ прикрѣпленныхъ формъ къ подвижнымъ, который мы должны вообще признать въ исторіи видового развитія иглокожихъ. Потомки цистидей, ставъ свободно подвижными, сохранили по большей части свою лучистую симметрію; но нѣкоторыя изъ нихъ вторично сдѣлались билатерально-симметричными; таковы неправильные морскіе ежи, являющіеся, какъ показываютъ ископаемые остатки, болѣе молодыми по своему происхожденію, чѣмъ правильные ежи.

Рис. 70. Прикрѣпленная морская лилія, Metacrinus rotundus. По Дофлейну, путешествіе въ вост. Азію.

*

Намъ остается еще опредѣлить мѣсто, занимаемое въ общей родословной животныхъ оболочниками (Tunicata), ланцетникомъ (Amphioxus, рис. 72) и позвоночными (Vertebrata). Ихъ соединяютъ въ одинъ типъ хордовыхъ (Chordata) за то, что всѣ они, по крайней мѣрѣ въ зародышевомъ періодѣ, обладаютъ клѣточнымъ тяжемъ, хордою или спинною струною (chorda dorsalis), служащею для поддержки тѣла и пробѣгающею вдоль спины подъ центральной нервной системой (рис. 73,3). У всѣхъ нихъ одинаковый способъ развитія центральной нервной системы путемъ изгибанія въ видѣ трубки спинной полоски эктодерма; положеніе этого органа на спинѣ рѣзко отличаетъ ихъ отъ всѣхъ остальныхъ двусторонне-симметричныхъ животныхъ. У всѣхъ хордовыхъ органы зрѣнія составляютъ часть центральной нервной системы. Наконецъ, у всѣхъ хордовыхъ развивается весьма своеобразный дыхательный аппаратъ: стѣнки передняго отдѣла кишечника продыравливаются болѣе или менѣе многочисленными, такъ называемыми жаберными щелями (рис. 73,5); онѣ открываются или прямо въ окружающую воду или, сначала въ около-жаберную полость, образующуюся благодаря обростанію жаберныхъ щелей снаружи общей складкой кожи. Въ стѣнкахъ жаберныхъ щелей залегаетъ густая сѣть кровеносныхъ сосудовъ, между кровью которыхъ, съ одной стороны, и водой, проходящей черезъ жаберныя щели и служащей для дыханія,—съ другой, устанавливается живой обмѣнъ газами. Эти общія особенности весьма ясно выступаютъ при сравненіи личинки асцидій (изъ оболочниковъ), ланцетника и одной изъ низшихъ рыбъ (изъ позвоночныхъ, рис. 73). Организація взрослыхъ оболочниковъ, за исключеніемъ аппендикулярій (Appendiculariae), сохраняющихъ и во взросломъ состояніи личиночный характеръ, очень упрощена: асцидіи (рис. 74) измѣнились благодаря прикрѣп-

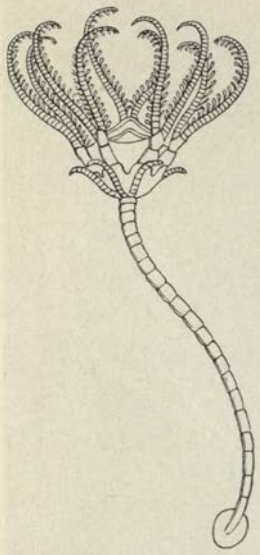


Рис. 71. Пентакринусообразная личинка Antedon rosaceus Norm. Увелич. въ 10 разъ. По Томсону.

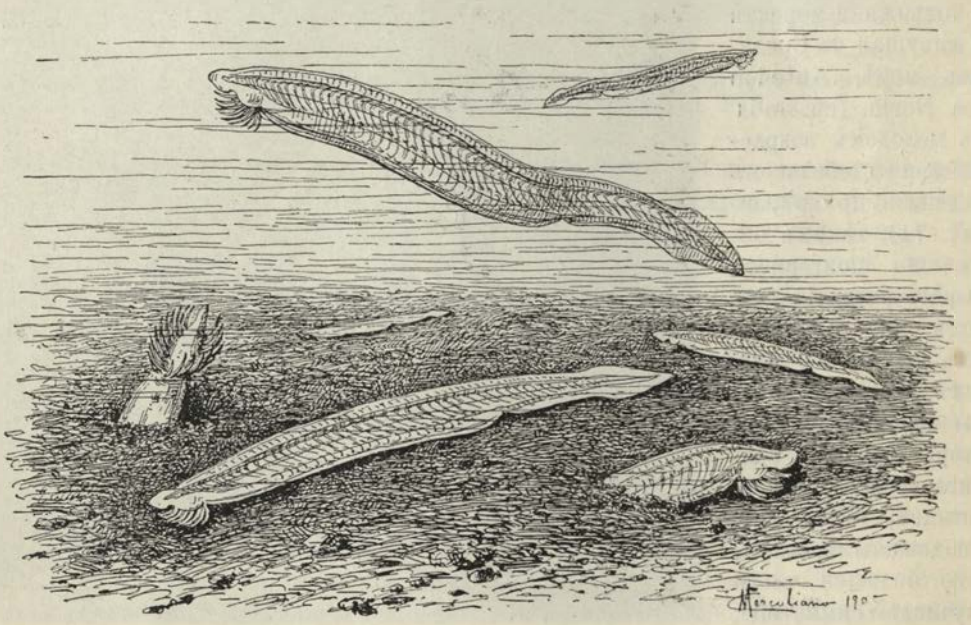


Рис. 72. Ланцетники или амфіоксусы (Branchiostoma lanceolatum Yarr). Одни закопались до передняго конца тѣла въ песокъ, другіе лежатъ на днѣ, третьи плаваютъ.

ленному образу жизни, а сальпы, вѣроятно, раньше были такими прикрѣпленными животными и только вторично сдѣлались снова подвижными. Что касается позвоночныхъ,

то у нихъ глубокія измѣненія въ строеніи высшихъ классовъ—земноводныхъ, пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ,—были вызваны переходомъ отъ воднаго образа жизни къ наземному.

Итакъ, для нахожденія отношеній хордовыхъ къ другимъ типамъ животныхъ, слѣдуетъ исходить изъ сравненія послѣднихъ съ личинками асцидій, ланцетникомъ и съ низшими рыбами, вродѣ миноги (Petromyzon). О происхожденіи хордовыхъ высказывалось много гипотезъ; ихъ производили то отъ немертинъ, то отъ кольчатыхъ червей, то отъ членистоногихъ. При этомъ прежде всего предстояло рѣшить вопросъ, происходятъ ли они уже отъ членистыхъ животныхъ, или сегментація тѣла у нихъ возникла самостоятельно. Ланцетникъ и позвоночныя—сегментированныя животныя, а оболочники, какъ и ихъ личинки, несегментированныя. Имѣя въ виду упрощеніе организма у оболочниковъ,

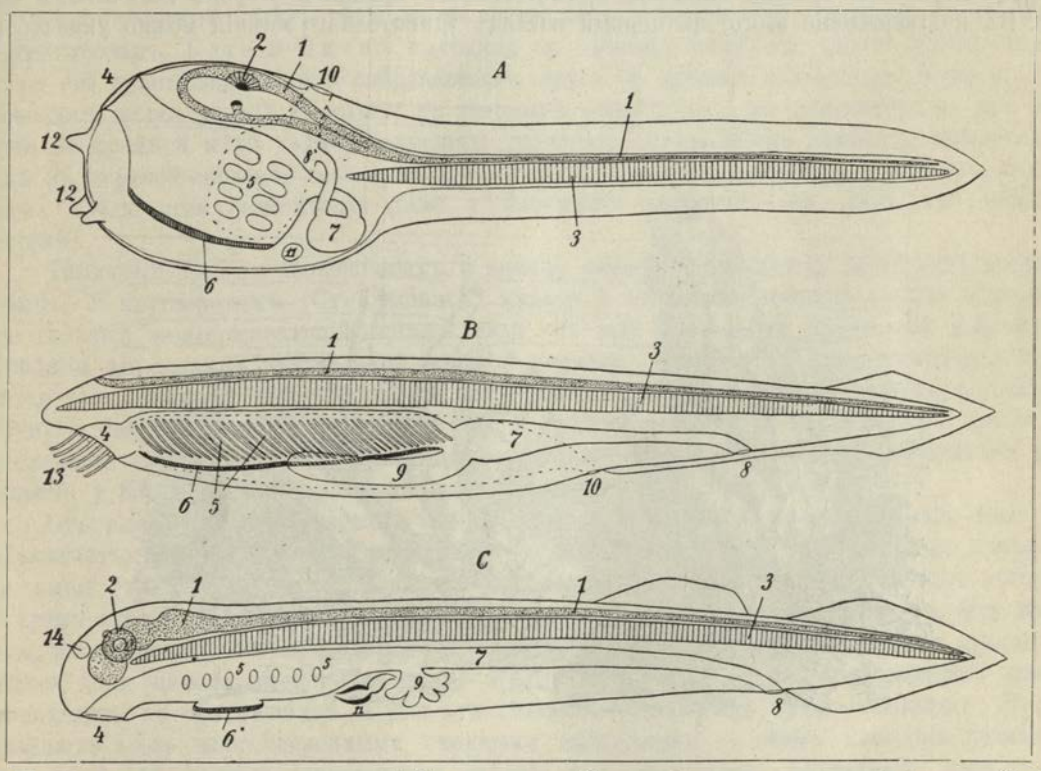


Рис. 73. **Схемы строенія личинки асцидіи (*A*), ланцетника (*B*) и одной изъ низшихъ рыбъ (миноги, *C*).** 1—спинной мозгъ, 2—глазъ, 3—спинная струна (хорда), 4—ротъ, 5—жаберныя щели, 6—эндостиль, 6'—щитовидная железа, 7—кишечникъ, 8—порошица, 9—печень, 10—отверстіе околожаберной полости, контуръ которой обозначенъ пунктиромъ, 11—сердце, 12—сосочки для прикрѣпленія, 13—щупальцы, 14—обонятельная ямка. Въ согласіи съ Зелигеромъ (*A*) и Гётте (*C*).

естественно думать, что членистость тѣла ими утрачена. Въ такомъ случаѣ хордовыя происходятъ очевидно отъ сегментированныхъ животныхъ. Если же отсутствіе сегментаціи тѣла у оболочниковъ считать первичнымъ явленіемъ, то тогда сегментація у предковъ ланцетника и позвоночныхъ—возникла самостоятельно; въ такомъ случаѣ хордовыя, можетъ быть, ведутъ свое начало отъ немертинообразныхъ предковъ черезъ двѣ изолированно стоящія и бѣдныя видами группы: Balanoglossus и Cephalodiscus [1]).

За происхожденіе хордовыхъ отъ сегментированныхъ предковъ, и притомъ не отъ сильно спеціализированныхъ членистоногихъ, а отъ тѣхъ первичныхъ формъ кольчатыхъ

[1]) Исторія развитія Balanoglossus, имѣющаго внѣшній видъ червя, заставляетъ ставить его близко къ предкамъ иглокожихъ, а Cephalodiscus относятъ обыкновенно къ типу червеобразныхъ (Vermoidea). *Прим. ред.*

червей, у которыхъ центральная нервная система лежитъ еще внутри кожи,—говорятъ весьма серьезныя данныя. Важныя основанія для сближенія кольчатыхъ червей и хордовыхъ даютъ сегментально расположенныя нефридіи (мочевые канальцы почекъ) обѣихъ группъ. Строеніе нефридіевъ у ланцетника прямо напрашивается на сравненіе съ нѣкоторыми кольчатыми червями; а у позвоночныхъ строеніе мочевыхъ канальцевъ переднихъ почекъ, открывающихся въ полость тѣла, рѣшительно напоминаетъ отношенія, существующія у кольчатыхъ червей; считать ли переднія и первичныя почки позвоночныхъ за нефридіи или за связанныя съ ними сегментальные выводные половые протоки кольчатыхъ червей—является спорнымъ. Однако, центральная нервная система за исключеніемъ одного надглоточнаго узла лежитъ у кольчатыхъ червей книзу отъ кишечнаго канала, а у хордовыхъ—наоборотъ къ спинной сторонѣ отъ него; такимъ образомъ спинная сторона хордовыхъ должна была бы соотвѣтствовать брюшной сторонѣ кольчатыхъ червей. Въ подтвержденіе этого, на первый взглядъ удивителнаго мнѣнія можно указать на

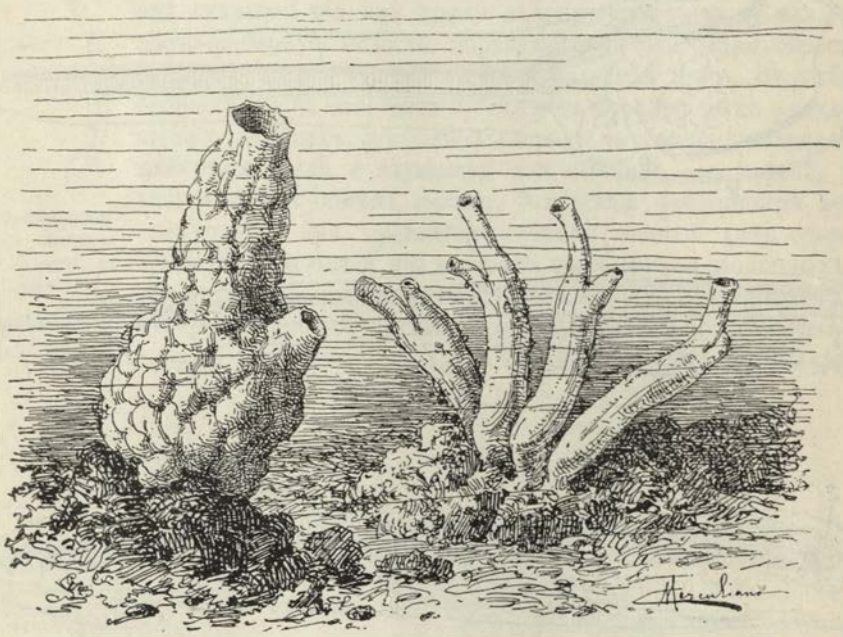


Рис. 74. Асцидіи; слѣва—Ascidia mammillata Cuv., справа—Ciona intetlinalis L.

то, что въ яйцахъ богатыхъ желткомъ, при развитіи которыхъ закладывается сначала только одна сторона будущаго животнаго, у кольчатыхъ червей (напримѣръ у земляного червя и у піявки) закладывается сначала брюшная сторона, а у хордовыхъ—спинная сторона, каждая—съ зачаткомъ центральной нервной системы по средней линіи. Направленіе тока крови говоритъ также въ пользу такого сравненія: у кольчатыхъ червей въ брюшномъ кровеносномъ сосудѣ кровь течетъ спереди назадъ, а въ спинномъ сзади на передъ, а у хордовыхъ какъ разъ обратно; такимъ образомъ направленіе тока крови возлѣ центральной нервной системы въ обѣихъ группахъ одинаково. Болѣе значительныя затрудненія для сравненія этихъ группъ представляетъ только надглоточный нервный узелъ кольчатыхъ червей: ротъ у нихъ окружается центральною нервною системою, а у хордовыхъ онъ лежитъ къ брюшной сторонѣ отъ нервной системы. Чтобы обойти это затрудненіе, высказывались различныя гипотезы; одни предполагали, что отдѣлъ центральной нервной системы у хордовыхъ, который соотвѣтствовалъ бы надглоточному узлу кольчатыхъ червей,—исчезъ, другіе думали, что самъ ротъ хордовыхъ по сравненію съ

ртомъ кольчатыхъ червей—перемѣстился. Ни за одну изъ этихъ гипотезъ нельзя привести достаточно вѣскихъ доказательствъ. Тѣмъ не менѣе, по нашему взгляду, происхожденіе хордовыхъ отъ первичныхъ кольчатыхъ червей представляется наиболѣе вѣроятнымъ.

Въ ряду хордовыхъ оболочники, какъ уже указывалось, представляютъ вѣтвь съ упрощенною организаціей. Наоборотъ, ланцетникъ, быть можетъ, стоитъ очень близко къ предкамъ позвоночныхъ; его съ полнымъ правомъ называютъ личинкою позвоночныхъ, остановившеюся въ своемъ развитіи. Рыбы стоятъ значительно выше ланцетника по развитію своего скелета, нервной системы, кишечнаго канала и органовъ кровообращенія, но всѣ эти органы существуютъ уже у ланцетника въ видѣ зачатковъ, которые у рыбъ только развиваются дальше. Въ отличіе отъ ланцетника позвоночныя обладаютъ обособленною отъ остального тѣла головою, которая у развитыхъ животныхъ представляетъ несегментированный отдѣлъ тѣла, въ то время какъ у ланцетника, передній отдѣлъ тѣла сегментированъ. Гёте и Окэнъ находили въ сформировавшемся черепѣ позвоночныхъ слѣды его происхожденія изъ слѣдовавшихъ другъ за другомъ позвонковъ. Хотя эта позвоночная теорія черепа не стоитъ на твердыхъ основаніяхъ, но дѣйствительно, при развитіи по крайней мѣрѣ задней половины головного мозга можно замѣтить сегментацію, какъ въ нервной системѣ, такъ и въ мускулатурѣ, а нервы, отходящіе отъ мозга, сохраняютъ слѣды этой сегментаціи даже у развитого животнаго (ср. ниже при нервной системѣ).

Типичный скелетъ позвоночныхъ, а именно позвоночный столбъ возникаетъ впервые у рыбъ. У круглоротыхъ (Cyclostomata, миноги и миксины) спинная струна образуетъ еще главный поддерживающій органъ тѣла; къ ней прилагаютъ хрященыя пластинки, служащія для защиты центральной нервной системы. У селяхій (акулъ и скатовъ) образуется уже хрящевой позвоночный столбъ, при чемъ тѣла позвонковъ облегаютъ спинную струну и болѣе или менѣе вытѣсняютъ ее. У группы ганоидныхъ происходитъ, наконецъ, окостенѣніе внутренняго скелета. Спинная струна и хрящевой скелетъ возникаютъ при развитіи у всѣхъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ.

Отъ рыбообразныхъ предковъ произошли затѣмъ наземныя позвоночныя, какъ это доказываетъ возникновеніе у нихъ при эмбріональномъ развитіи жабернаго аппарата (ср. выше стр. 61),—а изъ наземныхъ животныхъ прежде всего—земноводныя, которыя во время своего личиночнаго періода несомнѣнно проходятъ еще стадію рыбъ. Отъ предковъ, напоминавшихъ земноводныхъ, произошли—пресмыкающіяся, а низшія пресмыкающіяся дали начало млекопитающимъ. Въ противоположность млекопитающимъ птицы происходятъ не отъ низшихъ, а уже отъ спеціализированныхъ пресмыкающихся. Птицы обладаютъ столь многочисленными сходными признаками съ этимъ классомъ позвоночныхъ, что обѣ группы соединяются вмѣстѣ подъ названіемъ Sauropsida; еще лучше считать птицъ только за подклассъ столь разнообразнаго класса пресмыкающихся. Пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ соединяютъ вмѣстѣ, благодаря большому сходству въ ихъ развитіи: образованіе складки, окружающей зародышъ, изъ которой возникаетъ затѣмъ амніонъ, и превращеніе разрастающагося выступа кишечника, аллантіоса, въ органъ дыханія зародыша (рис. 48, стр.) представляютъ такія своеобразныя особенности и такое сходство при своемъ развитіи, что могли быть унаслѣдованы только отъ общихъ предковъ, а не возникнуть самостоятельно. Поэтому всѣ три класса позвоночныхъ вмѣстѣ называются амніонными животными (Amniota) и противополагаются рыбамъ и земноводнымъ, называемымъ безъамніонными (Anamnia). Такимъ образомъ, мы не можемъ производить млекопитающихъ непосредственно отъ земноводныхъ, какъ это нѣкоторые дѣлаютъ.

Какъ показываетъ все вышеизложенное, при установленіи филогенетическаго родословнаго дерева животныхъ очень много гипотетичнаго. Здѣсь существуютъ большіе пробѣлы, которые можно заполнять различнымъ образомъ; сходственные признаки допускаютъ различныя толкованія, а отличія могутъ считаться то существенными, то не имѣющими

значенія. Можно сказать, что едва ли найдутся два зоолога, совершенно согласные другъ съ другомъ во взглядахъ на всѣ родственныя отношенія между животными. Поэтому и развитое здѣсь нами представленіе о развитіи животнаго царства является лишь однимъ изъ возможныхъ мнѣній, представляющимся наиболѣе вѣроятнымъ соотвѣтственно нашему субъективному взгляду. Но это различіе въ мнѣніяхъ нисколько не касается основного представленія объ эволюціи организмовъ. Теорія эта, конечно, требуетъ родственныхъ отношеній между животными, но сама она нисколько не страдаетъ оттого, что правильное установленіе родственныхъ отношеній мѣстами наталкивается на затрудненія. Такія различія въ мнѣніяхъ не могутъ служить аргументами противъ эволюціонной теоріи: она продолжаетъ оставаться столь же хорошо обоснованною теоріею.

Мы встрѣчаемъ всюду въ строеніи животныхъ слѣды ихъ происхожденія отъ предковъ, имѣвшихъ иное строеніе. Строеніе каждаго органа обусловливается двумя моментами: оно зависитъ съ одной стороны отъ историческаго развитія органа, съ другой отъ его употребленія; здѣсь сплетаются въ одно особенности, унаслѣдованныя отъ предковъ, и особенности, вновь появившіяся при приспособленіи даннаго органа къ своей функціи. Строеніе органа прямо вытекаетъ изъ борьбы, происходящей между консервативнымъ элементомъ, наслѣдственностью, и прогрессивнымъ элементомъ, приспособленіемъ. Послѣній оказывается болѣе сильнымъ и во многихъ случаяхъ слѣды палингенетическихъ воспоминаній почти совершенно сгладились. Такимъ образомъ, именно у наиболѣе развитыхъ животныхъ соотвѣтствіе между строеніемъ и исторіей развитія все болѣе и болѣе отступаетъ передъ соотвѣтствіемъ между строеніемъ и функціей. «Жизненныя отправленія и строеніе относятся другъ къ другу, какъ двѣ части одного равенства. Нельзя измѣнить ни одного даже самаго малѣйшаго фактора въ одной изъ частей безъ нарушенія равенства» (Лейкартъ). Съ этимъ мы будемъ встрѣчаться въ нашемъ послѣдующемъ изложеніи на каждомъ шагу.

I. Статика и механика тѣла животныхъ.

А. Форма тѣла и движеніе у одноклѣточныхъ.

1. Амёбовидная форма тѣла и амёбовидное движеніе.

Внѣшній видъ тѣла наиболѣе наглядно выражаетъ собою особенности, общія какой нибудь одной группѣ живыхъ существъ. Поэтому съ полнымъ правомъ пользуются внѣшними признаками какъ первыми и самыми важными для опредѣленія вида организма. Внѣшняя форма тѣла является въ то же время выраженіемъ многочисленныхъ внутреннихъ особенностей, такъ какъ она зависитъ отъ строенія и расположенія составныхъ частей тѣла; поскольку отличаются другъ отъ друга у различныхъ животныхъ эти особенности, постольку различна у нихъ и внѣшняя форма тѣла. Свойство и расположеніе составныхъ частей обусловливаютъ въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ статику тѣла, т. е. способъ, какимъ тѣло себя поддерживаетъ и сохраняетъ свою форму.

У простѣйшихъ животныхъ внѣшній видъ зависитъ отъ строенія и расположенія отдѣльныхъ частей клѣтки. Клѣтка представляетъ каплю протоплазмы, т. е. вязкой жидкости. Форма, какую принимаетъ изолированная капелька однородной вязкой жидкости, опредѣляется механическими законами. Съ одной стороны она зависитъ отъ дѣйствія внутреннихъ силъ сцѣпленія, съ другой—отъ условій, дѣйствующихъ на каплю извнѣ, каковы—сила тяжести, взаимоотношеніе между даннымъ веществомъ и окружающими его твердыми, жидкими или газообразными веществами, а также форма субстрата.

Въ простѣйшемъ случаѣ, когда эти внѣшнія вліянія со всѣхъ сторонъ одинаковы, капля принимаетъ форму шара, т. е. такую, у которой при данной массѣ наименьшая поверхность. Такой случай представляетъ капля масла, подвѣшенная въ жидкости одинаковой съ ней плотности. Эту форму обусловливаетъ одинаковое всюду поверхностное натяженіе. Подобнымъ-же образомъ и форма клѣтокъ зависитъ отъ вполнѣ опредѣленныхъ условій. Если-же различныя клѣтки при одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ имѣютъ различную форму, то это указываетъ на различіе условій внутри этихъ клѣтокъ; многообразію формъ здѣсь соотвѣтствуетъ совершенно такое-же многообразіе въ строеніи и расположеніи составныхъ частей клѣтокъ.

Голая клѣтка, вещество которой не покрыто никакой внѣшней оболочкой, ближе всего подходитъ къ капелькѣ вязкой жидкости. Мы можемъ ожидать, что она приметъ шарообразную форму, если внѣшнія условія со всѣхъ сторонъ дѣйствуютъ на нее одинаковымъ образомъ. Дѣйствительно, такую форму принимаютъ свободно плавающія въ водѣ, не имѣющія оболочекъ простѣйшія (Protozoa):—солнечники (Heliozoa) и лучевики (Radiolaria). Ту-же шарообразную форму принимаютъ голыя простѣйшія, когда они переходятъ въ состояніе покоя, защищаясь отъ раздраженій внѣшней среды образованіемъ наружной капсулы, какъ напримѣръ инцистирующіяся амёбы. Наоборотъ, неправильную форму принимаютъ голыя клѣтки тогда, когда онѣ расположены на границѣ двухъ средъ, напримѣръ на днѣ водоема, гдѣ на нихъ вліяетъ съ одной стороны—твердый субстратъ (дно), съ другой—вода. Такъ какъ строеніе субстрата обыкновенно не бываетъ совершенно одинаковымъ во всѣхъ мѣстахъ, гдѣ клѣтки приходятъ съ нимъ въ соприкосно-

веніе, а съ другой стороны составъ воды вокругъ нихъ можетъ мѣняться,—то ясно, что на клѣтки здѣсь дѣйствуютъ постоянно мѣняющіяся условія. Поэтому мѣняется и поверхностное ватяженіе, обусловливающее ихъ форму,—возрастая въ одномъ мѣстѣ, убывая въ другомъ. Такимъ образомъ получаются столь-же разнообразныя формы голыхъ клѣтокъ, какъ разнообразны комбинаціи дѣйствующихъ на клѣтки внѣшнихъ условій Поэтому едва-ли найдутся двѣ особи такихъ одноклѣточныхъ организмовъ или два состоянія у одной и той-же особи, которыя были-бы одинаковы; исключеніе, конечно, составляетъ упомянутое выше явленіе инцистированія при переходѣ въ состояніе покоя. Такія клѣтки носятъ названіе амёбоидныхъ. Мы часто встрѣчаемъ эту форму тѣла въ ряду Protozoa, особенно у корненожекъ (Rhizopoda) и нѣкоторыхъ жгутоносцевъ. Несмотря на измѣнчивость ихъ формы, она все же сохраняетъ черты характерныя для каждаго вида въ отдѣльности. Внѣшній незернистый слой протоплазмы—эктоплазма, образуетъ эластичную оболочку вокругъ внутренней очень зернистой эндоплазмы; большая или меньшая вязкость этой эктоплазмы, затѣмъ мѣняющаяся, смотря по виду организма, способность отвердѣвать при соприкосновеніи съ водой, наконецъ разница въ реагированіи на внѣшнія химическія и механическія воздѣйствія,—все это вѣроятно и представляетъ тѣ условія, отъ которыхъ зависитъ своеобразная форма того или иного организма.

Въ большинствѣ случаевъ однако простѣйшія имѣютъ опредѣленную внѣшнюю форму, либо не измѣняющуюся, либо такую, къ которой они постоянно возвращаются, когда перестаютъ на нихъ дѣйствовать, измѣняющія ихъ форму, внутреннія или внѣшнія силы, сокращеніе тѣла или механическое давленіе. Устойчивость формы обусловлена присутствіемъ упругой оболочки, пелликулы, покрывающей протоплазму; своей эластичностью пелликула возвращаетъ протоплазмѣ ея прежнюю форму. Иногда форма становится болѣе устойчивой благодаря внутренней опорѣ, напримѣръ—благодаря твердымъ волокнамъ, натянутымъ между противулежащими точками пелликулы. Это имѣетъ мѣсто у большинства простѣйшихъ, особенно у многихъ жгутоносцевъ и у многочисленныхъ рѣсничныхъ инфузорій. Обыкновенно пелликула обладаетъ нѣжнымъ строеніемъ; но она можетъ становиться и настолько плотной, что играетъ роль панцыря и препятствуетъ всякому, даже временному, измѣненію формы; такіе случаи наблюдаются, напримѣръ, у Dinoflagellata (рис. 51, C), а изъ рѣсничныхъ инфузорій у видовъ рода Euplotes. Эти панцыри служатъ такою же защитою, какъ и встрѣчающіеся у простѣйшихъ разнаго рода раковинки и скелеты.

Разнообразію въ строеніи тѣла простѣйшихъ соотвѣтствуетъ и разнообразіе въ ихъ движеніяхъ, особенно при перемѣщеніи съ мѣста на мѣсто. У голыхъ формъ общее измѣненіе формы тѣла часто является причиной перемѣщенія. Это амёбовидное движеніе можно, собственно говоря, назвать перетеканье: тамъ и сямъ на поверхности клѣтки то выдвигаются, то снова впячиваются протоплазматическіе отростки. Если въ одномъ и томъ-же направленіи послѣдовательно выдвигается рядъ такихъ отростковъ, то и все клѣточное тѣло медленно перемѣщается въ этомъ направленіи. Отростки эти служатъ, какъ ноги, для перемѣщенія тѣла, и поэтому называются ложноножками (псевдоподіями). У различныхъ группъ корненожекъ псевдоподіи имѣютъ различную форму. У амёбъ они лопастевидны, но у различныхъ видовъ выглядятъ различно: у Amoeba verrucosa Ehrbg.—они коротки, широки и неуклюжи, у A. proteus Leidy—болѣе вытянуты и болѣе стройны, у A. radiosa Duj.—тонки и остры; у фораминиферъ они принимаютъ форму тончайшихъ нитей, мѣстами сливающихся, образуя родъ сѣти; такими-же, но не сливающимися псевдоподіями обладаютъ солнечники и радіоляріи. Движеніе посредствомъ ложноножекъ совершается отнюдь не всегда въ одномъ и томъ же направленіи: онѣ могутъ выдвигаться то здѣсь, то тамъ, вызывая соотвѣтственное движеніе тѣла. При болѣе быстромъ движеніи въ одномъ направленіи амёбы принимаютъ обыкновенно слезообразную форму, вытягиваясь въ направленіи движенія; при этомъ болѣе широкій передній конецъ является одною единственною ложноножкою. Фораминиферы не передвигаются такимъ способомъ: для поступательнаго движенія тѣла имъ всегда служатъ ясныя псевдоподіи. Что

касается солнечниковъ и лучевиковъ, то ихъ ложноножки совсѣмъ не служатъ для передвиженія.

Ближайшее изслѣдованіе амёбовиднаго передвиженія показало, что оно не всегда совершается одинаковымъ образомъ. У формъ съ болѣе подвижной эктоплазмой, какъ напримѣръ, у паразитирующей въ кишечникѣ прусака Amoeba blattae Bütschli и у рода Pelomyxa, теченіе протоплазмы происходитъ слѣдующимъ образомъ: по средней линіи струя направляется впередъ; у передняго конца она раздѣляется и возвращается обратно по сторонамъ тѣла. Это теченіе въ прозрачномъ внѣшнемъ слоѣ возможно наблюдать благодаря тому, что имъ увлекается и прилегающая зернистость энтоплазмы. Напротивъ, у формъ съ болѣе плотною (особенно съ поверхности) эктоплазмою, движеніе можно назвать перекатываніемъ, вродѣ движенія колеса: амёба какъ-бы катится впередъ (рис. 75). При этомъ какая нибудь точка задняго конца передвигается сначала вверхъ, затѣмъ къ переднему концу и внизъ. Достигнувъ передняго края, эта точка останавливается, пока амёба не продвинется впередъ и пока эта точка не окажется снова у задняго конца ея; тогда она снова начинаетъ свое движеніе вверхъ и впередъ. При такомъ движеніи амёба прилипаетъ къ субстрату своимъ переднимъ концомъ, задній-же, болѣе толстый конецъ нѣсколько приподнятъ.

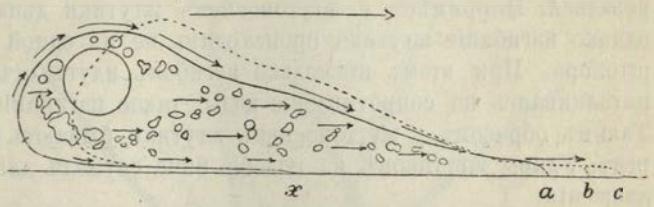


Рис. 75. **Схема передвиженій ползущей амёбы при разсматриваніи сбоку.** Стрѣлки указываютъ направленіе теченія, при чемъ болѣе длинныя обозначаютъ болѣе быстрое теченіе. Передній конецъ амёбы—тонкій и до мѣста x пристаетъ къ субстрату; нижняя часть амёбы—отъ a до x находится въ покоѣ. Задній конецъ—приподнятъ, округленъ и не пристаетъ къ субстрату a, b, c—обозначаютъ послѣдовательное положеніе передняго края амебы. Пунктирная линія указываетъ положеніе амёбы нѣкоторое время спустя. По Іеннингу.

Чѣмъ плотнѣе внѣшній слой протоплазмы, тѣмъ яснѣе это перекатываніе; всего замѣтнѣе оно, пожалуй, у Amoeba verrucosa Ehrbg., у которой, благодаря плотности эктоплазмы, поверхность тѣла не гладкая.

Причиной теченія протоплазмы въ клѣткѣ служатъ, повидимому, измѣненія поверхностнаго натяженія въ отдѣльныхъ мѣстахъ ея. Внѣшнія или внутреннія, физическія или химическія явленія могутъ мѣстами уменьшать это натяженіе. Тогда, подъ давленіемъ поверхностнаго слоя, сюда притекаетъ содержимое клѣтки. Такъ дѣйствуетъ, повидимому, гальваническій токъ, заставляющій амёбу «ползти» къ отрицательному полюсу,—къ катоду. Быть можетъ, подобнымъ-же образомъ надо объяснить, почему одна амёба часто ползетъ за другою: вещество, оставляемое за собою въ видѣ слѣда одной амёбою, дѣйствуетъ химически на другую, уменьшая поверхностное натяженіе въ мѣстѣ соприкосновенія съ нимъ; такимъ образомъ происходитъ теченіе второй амёбы, какъ бы послѣду первой.

Можно заставить амёбовидно двигаться, уменьшая мѣстами поверхностное натяженіе, также капельки искусственной пѣны; движеніе ихъ вполнѣ напоминаетъ движеніе амёбъ.

Скорость передвиженія у разныхъ амёбъ и близкихъ къ нимъ простѣйшихъ конечно не одинакова. Медленнѣе всего движется корненожка Trichosphaerium: она проходитъ въ часъ едва $\frac{1}{100}$ м.м. Но и у болѣе подвижныхъ амёбъ движенія довольно медленны: Amoeba verrucosa Ehrbg., съ вязкою эктоплазмою, проходитъ въ часъ менѣе 2 м.м., Amoeba limax Duj.—около $3^1/_2$ мм., Amoeba geminata Penard—около 5 мм.

2. Движеніе простѣйшихъ съ постоянною формою тѣла.

Если протоплазма одѣта твердою оболочкою, и клѣтка имѣетъ поэтому постоянную форму, то амёбовидное движеніе становится невозможнымъ. Хотя у нѣкоторыхъ инфузорій происходитъ круговое движеніе протоплазмы, замѣтное по теченію зернышекъ (особенно отчетливо это наблюдается, напримѣръ, у нѣкоторыхъ видовъ Paramaecium),—но отъ

этого сама инфузорія не движется. Поэтому у простѣйшихъ съ опредѣленной формой тѣла существуютъ особые органы движенія въ видѣ жгутиковъ и рѣсничекъ, представляющихъ подвижныя протоплазматическія нити. Они служатъ при плаваніи въ водѣ веслами. При движеніи ихъ форма тѣла замѣтно не измѣняется.

Жгутики и рѣснички очень распространены у одноклѣточныхъ организмовъ, и строеніе ихъ весьма разнообразно. Жгутики представляютъ болѣе или менѣе длинныя и толстыя нити; ихъ бываетъ одинъ, два, рѣдко три—(напримѣръ у жгутоносцевъ). Рѣснички или мерцательные волоски меньше жгутиковъ и встрѣчаются въ большемъ числѣ (напримѣръ у рѣсничныхъ инфузорій, Ciliata). Рѣснички могутъ склеиваться группами въ пучки или ряды, образуя мерцательныя пластинки, или мерцающія (волнующіяся) перепонки. Наиболѣе часто встрѣчающимися формами мерцательнаго движенія являются: крючкообразное, волнообразное и воронкообразное. Однако, между различными формами движенія существуютъ постепенные переходы. Съ другой стороны различныя движенія могутъ комбинироваться. Напримѣръ у жгутоносцевъ жгутики движутся большею частью волнообразно, однако изгибаніе жгутика происходитъ не въ одной плоскости, а по спирали, на подобіе штопора. При этомъ нѣсколько изгибовъ идутъ отъ конца жгутика къ тѣлу животнаго; наталкиваясь на сопротивленіе воды, такое изгибаніе жгутика тянетъ животное впередъ. Такимъ образомъ у жгутоносцевъ жгутики бываютъ направлены во время движенія впередъ. Удары жгутикомъ на подобіе бича служатъ для мгновеннаго измѣненія направленія движенія.

Что касается движенія рѣсничекъ, то оно обыкновенно напоминаетъ удары топоромъ, т. е. за быстрымъ сгибаніемъ рѣснички происходитъ медленное выпрямленіе ея. Такіе удары многихъ рѣсничекъ въ одномъ направленіи, подобно ударамъ многочисленныхъ веселъ, двигаютъ тѣло въ противоположномъ направленіи. Во время плаванія инфузоріи вращаются вокругъ продольной оси своего тѣла, но если онѣ при этомъ скользятъ по дну, то вращенія тѣла не происходитъ. Нѣкоторыя инфузоріи, напримѣръ Cyclidium и Halteria двигаются впередъ прыжками; прыжки производятся одновременными ударами длинныхъ, упругихъ рѣсничекъ. Сдѣлавъ прыжокъ, инфузорія останавливается, вытянувъ свои рѣснички, и находится въ покоѣ до новаго прыжка.

У нижнерѣсничныхъ инфузорій рѣснички находятся лишь на брюшной сторонѣ и очень часто сливаются группами; при помощи нихъ животныя могутъ ползать по дну, какъ на многочисленныхъ ножкахъ (ср. Stylonichia, табл. 7).

Много было попытокъ объяснить движеніе рѣсничекъ. Во всякомъ случаѣ оно происходитъ автоматично: причина движенія лежитъ въ самой рѣсничкѣ, такъ какъ оторванная рѣсничка продолжаетъ еще колебаться. Вѣроятнѣе всего, рѣснички состоятъ изъ двухъ веществъ: одного—сокращающагося, активнаго, другого—упругаго—пассивнаго; первое обусловливаетъ сгибаніе, второе—выпрямленіе. Дѣйствительно, иногда удавалось наблюдать въ рѣсничкахъ два вещества.

Движеніе посредствомъ колебаній протоплазматическихъ нитей не отличается по существу отъ струйчатаго или амёбообразнаго движенія. Съ одной стороны, оба вида движенія встрѣчаются иногда у одного и того же организма, какъ у жгутиковыхъ амёбъ (Mastigamoeba, рис. 49, стр. 79) или жгутиковыхъ солнечниковъ (Dimorpha, рис. 50). Съ другой стороны существуютъ промежуточныя формы, представляющія нѣчто среднее между псевдопододіями и жгутиками и обладающія свойствами тѣхъ и другихъ. У одной корненожки Нѣмецкаго моря—Trichosphaerium и у корненожки, близкой къ солнечникамъ—Camptonema nutans Schaud (рис. 76), существуютъ втягивающіяся псевдоподіи, не служащія для передвиженія, но способныя описывать круги. У Camptonema эти ложноножки могутъ даже крючкообразно сгибаться при раздраженіи ихъ и затѣмъ снова медленно выпрямляться.

Сила жгутиковъ и рѣсничекъ очень незначительна и при помощи ихъ могутъ плавать только такіе маленькіе организмы, которые лишь немногимъ тяжелѣе воды.

Размѣры большинства жгутоносцевъ не больше сотой доли м.м., и только плавающіе

при помощи изгибаній тѣла виды Euglena (табл. 7, направо внизу) достигаютъ болѣе 0,1 м.м. въ длину, а нѣкоторые почти 0,4 м.м. (Euglena oxyuris Schmarda). Бо́льшей силой отличается движеніе посредствомъ рѣсничекъ. Тщательными опытами Іенсенъ опредѣлилъ абсолютную силу рѣсничекъ инфузоріи Paramaecium aurelia Ehrbg: ударомъ своихъ рѣсничекъ она можетъ поднять въ девять разъ больше, чѣмъ вѣситъ ея тѣло въ водѣ. Длина Paramaecium всего около $^1/_4$ м.м. При воображаемомъ увеличеніи такого организма,—масса его будетъ увеличиваться въ кубѣ, а поверхность лишь въ квадратѣ, такъ, съ увеличеніемъ длины въ 9 разъ поверхность увеличится въ 81 разъ, а масса въ 729 разъ. Между тѣмъ число рѣсничекъ не увеличивается пропорціонально массѣ, а лишь пропорціонально поверхности: съ увеличеніемъ массы въ 9 разъ сила рѣсничекъ останется та же. У Paramaecium, длиною напримѣръ въ $2^1/_2$ м.м., силы рѣсничекъ хватило бы на сохраненіе его тѣла въ равновѣсіи, но не на плаваніе, затрудненное сопротивленіемъ воды. Поэтому наибольшія по величинѣ инфузоріи покрыты рѣсничками на всей поверхности тѣла (равно—и разнорѣсничныя); эта поверхность кромѣ того увеличивается, благодаря сплющенной формѣ тѣла. Такъ длина плоской, какъ листъ, Loxodes rostrum Ehrbg. равняется почти $^1/_2$ м.м., достигающая-же $^2/_3$ м.м. Bursaria truncatella Müll.—необыкновенно медленна въ своихъ движеніяхъ.

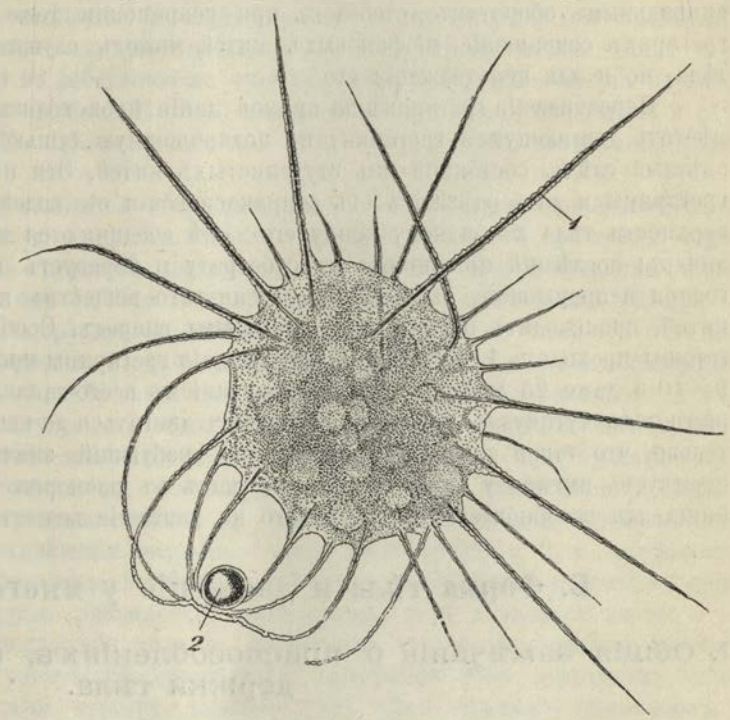


Рис. 76. Солнечникъ Camptonema nutans Schaud. съ пригнувшимися ложноножками. 1—ложноножки, 2—одноклѣточная водоросль схваченная нѣсколькими ложноножками. По Шаудину.

Гораздо меньше тѣ инфузоріи, у которыхъ тѣло лишь мѣстами покрыто рѣсничками, такъ напримѣръ—свободноплавающія нижнерѣсничныя, съ рѣсничками на брюшной сторонѣ, свободноплавающія кругорѣсничныя и инфузоріи съ 1—2 поясами рѣсничекъ—не превышаютъ $^1/_5$ м.м. и только «бѣгающія» по дну нижнерѣсничныя (какъ напримѣръ Stylonychia, ср. табл. 7) достигаютъ $^2/_3$ м.м. и больше.

Такая незначительная величина свойственна не всѣмъ Protozoa, какъ одноклѣточнымъ организмамъ;—нѣкоторыя изъ нихъ достигаютъ и большихъ размѣровъ: такъ, амёбовидная Pelomyxa palustris Gr. имѣетъ 2 м.м. въ поперечникѣ; раковины нуммулитовъ (изъ Foraminifera) достигаютъ нѣсколькихъ сантим. въ поперечникѣ. Изъ плавающихъ солнечниковъ и лучевиковъ (Heliozoa и Radiolaria)—Actinosphaerium eichhorni St. имѣетъ около 1 м.м., Aulosphaera—отъ 1,5—2 м.м., Thalassicolla около 3 м.м.—Скорость передвиженія при помощи рѣсничекъ больше скорости амёбовиднаго движенія: такъ Paramaecium проходитъ въ секунду 1—1,4. м.м., т. е. въ часъ отъ $3^1/_2$—5 м.м.

При наблюденіи этихъ организмовъ въ микроскопъ, не надо забывать, что проходимое ими пространство микроскопъ увеличиваетъ такъ-же сильно, какъ и размѣры самихъ организмовъ, и что поэтому микроскопомъ увеличивается и скорость ихъ движенія.

У простѣйшихъ мы встрѣчаемъ еще третій видъ движенія. У множества рѣсничныхъ

инфузорій, у нѣкоторыхъ лучевиковъ и у паразитирующихъ грегаринъ, вблизи поверхности тѣла, находятся нитевидныя образованія, которыя сокращаются при раздраженіи, а съ прекращеніемъ раздраженія снова выпрямляются. Ихъ сравниваютъ съ мышечными волокнами многоклѣточныхъ животныхъ и называютъ мышечными или міофановыми нитями (міонемами). Своимъ сокращеніемъ онѣ сильно измѣняютъ форму тѣла животнаго. Такъ, сокращенія тѣла трубача (Stentor) обусловливаются сокращеніемъ такихъ нитей, расположенныхъ въ большомъ количествѣ вдоль тѣла по спирали (ср. табл. 7). Тѣмъ-же объясняется спиральное сокращеніе цилиндрическаго эластичнаго стебелька сувойки (Vorticella, табл. 7, слѣва внизу): міофановая нить спускается по его внутренней поверхности въ видѣ крутой спирали; на всемъ своемъ протяженіи она прикрѣплена къ стѣнкѣ, которая по этой линіи прикрѣпленія и сокращается сильнѣе всего. Если-бы нить прикрѣплялась по прямой линіи, то стебелекъ сокращался-бы прямо; но, благодаря ея спиральнымъ оборотамъ, стебелекъ при сокращеніи тоже свертывается въ спираль. У грегаринъ сокращеніе міофановыхъ нитей можетъ служить не только для сокращенія тѣла, но и для передвиженія его.

Передвиженіе грегаринъ по прямой линіи происходятъ очень своеобразно. Если помѣстить двигающуюся грегарину въ подкрашенную тушью жидкость, то за нею тянется свѣтлый слѣдъ, состоящій изъ студенистыхъ нитей. Эти нити выдѣляются поверхностью грегарины и затвердѣваютъ отъ соприкосновенія съ водой. Спускаясь по бороздамъ поверхности тѣла къ заднему концу его, онѣ соединяются на этомъ концѣ въ полый цилиндръ; послѣдній прилипаетъ къ субстрату и образуетъ вышеупомянутый слѣдъ. Благодаря непрерывному выдѣленію студенистаго вещества и вслѣдствіе этого—удлиненію нитей, происходитъ отталкиваніе грегарины впередъ. Особенно быстро двигающіяся грегарины проходятъ 1 м.м. въ 3 минуты; прочія грегарины проходятъ это разстояніе лишь въ 9—10 и даже 25 минутъ. Съ израсходованіемъ всего запаса студенистаго вещества, лежащаго подъ кутикулой, грегарина перестаетъ двигаться до пополненія этого запаса. Замѣчательно, что такой способъ передвиженія, требующій значительной траты вещества, существуетъ именно у паразитовъ, такъ какъ въ распоряженіи ихъ всегда есть избытокъ пищи для возобновленія потраченнаго на движеніе вещества.

Б. Форма тѣла и движеніе у многоклѣточныхъ.

1. Общія замѣчанія о приспособленіяхъ, служащихъ для поддержки тѣла.

У многоклѣточныхъ вѣсъ тѣла больше, а дифференцировка его частей сложнѣе чѣмъ у простѣйшихъ. Это вызываетъ необходимость и болѣе сложныхъ приспособленій для поддержки тѣла и для сохраненія взаимнаго расположенія его частей. Въ водѣ, гдѣ тѣло теряетъ въ своемъ вѣсѣ столько, сколько вѣситъ вытѣсненная имъ вода, эти приспособленія могутъ быть гораздо проще, чѣмъ въ менѣе плотной средѣ. Поэтому на сушѣ не мыслимы животныя съ такимъ мягкимъ тѣломъ, какъ, напримѣръ, у медузъ; когда волна выбрасываетъ медузу на берегъ, отъ нея остается лишь безформенный комокъ студня, въ которомъ нельзя различить ни изящно очерченнаго зонтика со стебелькомъ, ни щупалецъ, ни причудливо вырѣзанной бахромы. Сложность аппарата, служащаго для поддержки тѣла, возрастаетъ также съ увеличеніемъ подвижности животнаго: съ подвижностью трудно совмѣщается постоянство формы, и для того, чтобы такое совмѣщеніе стало возможнымъ, организму нужны особыя приспособленія.

Вслѣдствіе болѣе сложнаго строенія тѣла многоклѣточныхъ животныхъ оно не можетъ измѣнять свою форму такъ, какъ амёба. Оно всегда бываетъ покрыто плотнымъ клѣточнымъ слоемъ (эпидермисомъ), который въ простѣйшихъ случаяхъ и безъ другихъ приспособленій помогаетъ ему сохранять опредѣленную форму. На извѣстныхъ стадіяхъ развитія все тѣло зародыша состоитъ только изъ такихъ клѣточныхъ слоевъ (эпителіевъ);

такова именно стадія бластулы (рис. 53, стр. 83), которая представляетъ полый шаръ со стѣнками изъ эпителія. При дальнѣйшемъ развитіи бластула переходитъ въ гаструлу, имѣющую форму купола съ двойными, тоже эпителіальными стѣнками; по краю купола внутренняя стѣнка переходитъ въ наружную. Форма бластулы и гаструлы зависитъ исключительно отъ формы составляющихъ ихъ клѣтокъ и отъ способа ихъ соединенія.

У болѣе сложныхъ организмовъ форма тѣла не можетъ удерживаться съ помощью только эпителіальныхъ оболочекъ; въ простѣйшихъ случаяхъ клѣтки ихъ выдѣляютъ служащее для опоры вещество, располагающееся между ними. Изъ такого вещества образуется, напримѣръ, поддерживающая пластинка кишечнополостныхъ (рис. 54, стр. 84). Большею же частью изъ клѣтокъ средняго зародышеваго листка образуется соединительная ткань, изъ которой затѣмъ развиваются скелетныя образованія. У плоскихъ червей и многихъ мягкотѣлыхъ все тѣло поддерживается еще неизмѣненной рыхлой соединительной тканью. Особенно часто слой соединительной ткани служитъ для поддержки наружнаго эпителіальнаго слоя и, плотно прилегая къ нему, образуетъ въ такихъ случаяхъ такъ называемую кожу въ собственномъ смыслѣ (cutis); примѣромъ могутъ служить иглокожія, мягкотѣлыя и позвоночныя. И тотъ, и другой слой могутъ отвердѣвать и служить внѣшнимъ скелетомъ. Но обыкновенно изъ клѣтокъ мезодермы возникаетъ внутренній скелетъ.

Такъ образуется поддерживающій тѣло аппаратъ, безконечно видоизмѣняющійся отъ водянистаго студня медузъ и роговыхъ волоконъ грецкой губки—до прочныхъ, образующихъ рифы, известковыхъ скелетовъ коралловъ, отъ гибкой, тонкой кутикулы червя до массивнаго панцыря рака, отъ несвязанныхъ, мельчайшихъ известковыхъ тѣлецъ въ кожѣ голотуріи до сплошной, вооруженной иглами скорлупы морского ежа, отъ спинной струны въ видѣ простого клѣточнаго тяжа миноги—до твердаго костяка, состоящаго изъ многочисленныхъ отдѣльныхъ частей, льва. Эти скелетныя образованія развиваются изъ наружнаго, средняго и даже внутренняго—(напримѣръ, спинная струна позвоночныхъ) зародышевыхъ листковъ. Выдѣляемыя клѣтками студенистое вещество или кутикула пріобрѣтаютъ необыкновенную твердость, благодаря отложенію въ нихъ минеральныхъ солей,—напримѣръ, извести, кремнекислоты и др. Клѣтки соединительной ткани или образуютъ внутри себя поддерживающія волокна, - часто очень прочныя, или окружаются плотными оболочками, или, наконецъ, выдѣляютъ изъ себя въ большомъ количествѣ межклѣточное вещество, изъ котораго развивается какъ хрящъ, такъ и твердая кость.

Большое значеніе для поддержки тѣла и сохраненія его формы имѣетъ давленіе жидкости внутри тѣла или тургоръ. У нѣкоторыхъ животныхъ тѣло сохраняетъ свою форму, исключительно благодаря тургору, подобно тому какъ бурдюкъ принимаетъ и сохраняетъ свою форму, благодаря наполняющему его вину. Если, напримѣръ, поранить стѣнки тѣла у дѣтской аскариды, то изъ раны брыжжетъ струя жидкости, и само тѣло, теряя свою твердость и упругость, становится дряблымъ и безформеннымъ; также и у земляныхъ червей, и у головоногихъ тѣло становится дряблымъ послѣ смерти, благодаря тому, что прекращается сокращеніе мышцъ, давившихъ на заключенную въ тѣлѣ жидкость. Тургоръ можетъ служить поддержкою и для отдѣльныхъ частей тѣла. Такъ, амбулакральныя ножки иглокожихъ или нога у многихъ моллюсковъ становятся достаточно упругими и могутъ служить только тогда, когда въ нихъ вдавливается жидкость изъ другихъ частей тѣла; при этомъ у нѣкоторыхъ брюхоногихъ моллюсковъ, какъ, напримѣръ, у Natica, тургесценціи помогаетъ также вода, вбираемая въ особую систему полостей, находящихся въ ногѣ.

Особеннаго вниманія заслуживаютъ случаи, гдѣ поддерживающій аппаратъ превращается въ твердый скелетъ, часто пропитывающійся минеральными веществами,—гдѣ, такимъ образомъ, становясь болѣе твердымъ, онъ теряетъ свою первоначальную гибкость. Такой скелетъ можетъ или представлять наружный покровъ животнаго, какъ, напримѣръ, раковина ракушки и панцырь рака, или находиться внутри тѣла, какъ, напримѣръ, скелетъ губокъ и позвоночныхъ животныхъ. Тотъ и другой могутъ также сростаться, какъ

напримѣръ, у черепахъ.—Наружный скелетъ служитъ какъ для опоры, такъ и для защиты тѣлу. Какое изъ этихъ значеній онъ имѣлъ первоначально,—нельзя сказать; внутренній же скелетъ первоначально служилъ только для опоры. Впослѣдствіи внутренній скелетъ сталъ служить также для защиты нѣкоторыхъ болѣе важныхъ органовъ (напримѣръ, позвоночникъ и черепъ—для защиты центральной нервной системы).

Прочность скелета выгодна для него, какъ для органа опоры и защиты тѣла, но, съ другой стороны, она уменьшаетъ его подвижность; чтобы убѣдиться въ этомъ, достаточно сравнить движенія во всевозможныхъ направленіяхъ руки каракатицы съ ограниченными движеніями ноги рака. Поэтому животныя съ сплошнымъ наружнымъ или внутреннимъ скелетомъ — почти неподвижны, какъ, напримѣръ, многія стеклянныя губки и нѣкоторыя, обладающія толстой туникой, асцидіи. Вмѣстѣ съ тѣмъ такой скелетъ отчасти стѣсняетъ ростъ животнаго. Твердый неподатливый скелетъ, какъ, напримѣръ, скелетъ колоніальныхъ коралловъ или раковина моллюсковъ, можетъ расти отложеніемъ на поверхности его новыхъ слоевъ или присоединеніемъ къ нему новыхъ частей скелета, но не можетъ увеличиваться во всей своей массѣ такимъ образомъ, чтобы скелетъ взрослаго животнаго представлялъ увеличенную копію скелета молодого животнаго, какъ то мы видимъ у позвоночныхъ. Если ростъ посредствомъ отложенія новаго вещества внутри стараго (интуссусцепція), какъ ростъ туники оболочниковъ или хряща низшихъ позвоночныхъ,—невозможенъ, то для равномѣрнаго разростанія скелета во всѣ стороны необходимы особыя приспособленія. Конфликтъ между необходимостью въ защитѣ и опорѣ тѣла, съ одной стороны, и необходимостью подвижности и роста, съ другой,—разрѣшается обыкновенно расчлененіемъ твердаго скелета на отдѣльныя, связанныя между собою неотвердѣвающею тканью части. Въ такомъ случаѣ отдѣльныя части скелета, напримѣръ пластинки въ скорлупѣ морского ежа или кости въ черепѣ позвоночныхъ, могутъ увеличиваться путемъ отложенія вещества скелета на соприкасающихся краяхъ ихъ и такимъ образомъ составленный изъ нихъ участокъ скелета будетъ разростаться во всѣ стороны.

Для подвижности скелета имѣетъ большое значеніе способъ, которымъ связаны другъ съ другомъ отдѣльныя части его. Въ однихъ случаяхъ онѣ связаны незначительнымъ количествомъ плотной, эластичной ткани, такъ что одна часть непосредственно переходитъ въ другую. Въ такихъ случаяхъ подвижность очень ограничена или даже совершенно отсутствуетъ; расчлененіе скелета на отдѣльныя части здѣсь служитъ только для его разростанія, какъ, напримѣръ, у пластинокъ скорлупы морскихъ ежей. Такое соединеніе частей скелета называется синартрозомъ. Въ другихъ случаяхъ части скелета соединены между собою такимъ образомъ, что могутъ поворачиваться или передвигаться другъ относительно друга въ различныхъ направленіяхъ. Подобныя соединенія называются сочлененіями, суставами или діартрозами.

Формы сочлененій весьма разнообразны. Утолщенныя, твердыя части наружнаго скелета членистоногихъ соединяются, напримѣръ, посредствомъ тонкой, гибкой соединительной плёнки; такое сочлененіе представляетъ простую складку наружнаго покрова тѣла. Утолщенныя части скелета здѣсь имѣютъ видъ колецъ или полуколецъ, подобно отдѣльнымъ частямъ латъ древнихъ рыцарей, и соприкасаются между собою только въ отдѣльныхъ пунктахъ по своимъ краямъ. При этомъ предыдущее кольцо налегаетъ на послѣдующее. Въ двухъ противолежащихъ точкахъ такого сочлененія соединительная пленка бываетъ коротка и натянута, а между ними свободна: около этихъ-то точекъ и происходитъ вращеніе. Въ точкахъ вращенія могутъ выростать складки или выступы наружнаго покрова, увеличивающіе поверхность соприкосновенія и вмѣстѣ съ тѣмъ прочность сочлененія. Иныя отношенія представляетъ внутренній скелетъ. Части скелета у позвоночныхъ животныхъ, а также въ лучахъ у морскихъ звѣздъ и змѣевиковъ, соприкасаются своими концами, при чемъ выпуклый конецъ одной кости или такъ называемая головка входитъ въ углубленіе другой кости или въ такъ называемую суставную впадину. Головка и суставная впадина не приходятся такъ точно другъ къ другу, какъ подвижно соединенныя между собою части какой нибудь машины; онѣ состоятъ изъ эластичнаго

хряща или покрыты слоемъ такого хряща и могутъ измѣнять свою форму и модифицировать свое движеніе, у машинъ же форма частей и ихъ движенія всегда одинаковы. Части скетета позвоночныхъ животныхъ соединяются мускулами и связками, покрывающими собою весь скелетъ кромѣ поверхностей сочлененія въ суставахъ.

Степень подвижности костей въ сочлененіяхъ выражается числомъ осей, по которѣмъ можетъ происходить вращеніе. Въ одноосныхъ суставахъ движеніе происходитъ въ одной лишь плоскости, перпендикулярной оси сустава, на подобіе движеніе клинка перечиннаго ножа при раскрываніи и закрываніи его; примѣромъ такихъ суставовъ можетъ служить локтевой суставъ человѣка. Одноосное сочлененіе очень распространено у членистоногихъ и является единственнымъ сочлененіемъ отдѣльныхъ колецъ (члениковъ) ихъ конечностей. У позвоночныхъ суставная головка въ такихъ случаяхъ имѣетъ форму цилиндра, расположеннаго перпендикулярно къ продольной оси кости. Одноосные суставы называюся шарнирными. Двуосныя сочлененія позвоночныхъ, не существующія у членистоногихъ, отличаются особою формою головки и суставной впадины. Въ однихъ случаяхъ головка представляетъ эллипсоидальную поверхность; такую же вогнутую поверхность представляетъ и суставная ямка (эллипсоидныя сочлененія); въ другихъ случаяхъ головка и впадина имѣютъ сѣдлообразную поверхность и надѣты одна на другую (сѣдловидныя сочлененія). Наконецъ, въ многоосныхъ суставахъ головка всегда бываетъ шарообразна (сфероидныя сочлененія). Эти суставы очень распространены; примѣромъ ихъ могутъ служить сочлененія иголъ съ скорлупою у морскихъ ежей, соединеніе головы съ туловищемъ у многихъ насѣкомыхъ (напримѣръ, у мухъ и стрекозъ) и въ особенности многіе изъ суставовъ позвоночныхъ. Здѣсь движеніе возможно во всѣхъ плоскостяхъ.

Степени подвижности, допускаемой суставомъ, соотвѣтствуетъ число двигающихъ сочлененіемъ мускуловъ. Такъ, для шарнирнаго сочлененія достаточно только двухъ мускуловъ: сгибателя и разгибателя; для сѣдловиднаго сочлененія для всѣхъ движеній допускаемыхъ суставомъ необходимы четыре мускула; у сфероидныхъ сочлененій число мускуловъ можетъ быть еще значительнѣе.

Подвижность какой нибудь кости зависитъ также отъ величины размаха, допускаемаго сочлененіемъ, или, иными словами, отъ величины дуги, описываемой костью. Величина размаха въ шарнирныхъ суставахъ у членистоногихъ зависитъ отъ глубины вырѣзки въ части скелета, лежащей между двумя точками вращенія и затянутой соединительной плёнкою. Въ суставахъ позвоночныхъ размахъ ограничиваетъ или соединительнотканная стѣнка суставной сумки, или выдающійся край суставной впадины. Движеніе иголъ морскихъ ежей на шаровидныхъ бугоркахъ скорлупы (шаровидныя сочлененія) ограничивается связкою, соединяющею середину суставного бугорка скорлупы съ серединою основанія иглы. То же мы имѣемъ и въ сфероидныхъ сочлененіяхъ головы съ грудью у насѣкомыхъ. У нихъ задняя часть головы представляетъ часть шара, вдвинутаго въ сферическую выемку перваго грудного сегмента; по срединѣ этого сустава проходитъ гибкая, соединительная пленка, связывающая голову съ тѣломъ и одѣвающая собою какъ мышцы, двигающія головой, такъ и пищеводъ, и нервныя комиссуры.

Чѣмъ болѣе подвижны сочлененія скелета, тѣмъ послѣдній менѣе проченъ. Тамъ, гдѣ прочность не имѣетъ большого значенія, какъ у иглъ морскихъ ежей, подвижность можетъ быть очень значительна. У позвоночныхъ животныхъ концы, которыми сочленяются между собою длинныя кости, бываютъ утолщены; благодаря этому, увеличивается поверхность соприкосновенія этихъ костей другъ съ другомъ, а, слѣдовательно, и прочность ихъ соединенія; съ другой стороны, при этомъ связки и сухожилія мышцъ, прикрѣпляющіяся къ расширеннымъ концамъ костей, болѣе удалены отъ продольной оси кости и, такимъ образомъ, дѣйствуютъ на болѣе длинное плечо рычага, т. е. съ большею силою. Въ общемъ, однако, движеніе, допускаемое однимъ только сочлененіемъ, довольно ограничено, и для болѣе значительныхъ движеній служатъ комбинаціи изъ нѣсколькихъ сочлененій. Такъ, отдѣльныя сочлененія въ ногѣ рака допускаютъ движеніе лишь въ одной плоскости, но при одновременномъ движеніи въ нѣсколькихъ сочлененіяхъ нога

*

свободно движется въ любую сторону (рис. 77). Насколько разнообразными становятся виженія при комбинаціяхъ нѣсколькихъ сочлененій, показываетъ позвоночникъ змѣи или шея лебедя. Съ увеличеніемъ числа сочлененій увеличивается естественно и число мускуловъ тѣла. Ліоне насчитываетъ, напримѣръ, у гусеницы древоточецы (Cossus ligniperda Fab.) до 4061 мускуловъ, что конечно слишкомъ много, въ тѣлѣ-же человѣка насчитываютъ только около 500 мускуловъ.

Рис. 77. Лѣвая нога съ клешней рѣчного рака. Направленіе осей сочлененій обозначено (въ переспективѣ) линіями; ось сочлененія подвижного пальца клешни проходитъ перпендикулярно къ плоскости рисунка. По Лангеру.

2. Особенности приспособленій, служащихъ для опоры тѣла у безпозвоночныхъ животныхъ.

При необыкновенномъ разнообразіи въ устройствѣ скелета у животныхъ вообще,—конечно, должны существовать особенности въ устройствѣ его и среди отдѣльныхъ группъ животнаго царства.

Всѣ губки за исключеніемъ слизистыхъ (Myxospongiae) обладаютъ твердымъ внутреннимъ скелетомъ; онъ представляетъ или сплетеніе роговыхъ волоконъ, или тѣльца, состоящія то изъ углекислой извести, то изъ кремнезема, связанныя въ послѣднемъ случаѣ незначительнымъ количествомъ органическаго вещества. Известковыя тѣльца имѣютъ форму простыхъ иголочекъ или трехъ—и четырехъ—лучевыхъ звѣздочекъ; кремнеземныя тѣльца—форму шариковъ, якорьковъ, звѣздочекъ и четырехъ—или шести—лучевыхъ иголочекъ. Известковыя и кремнеземныя тѣльца служатъ для опоры тканямъ губки, но, конечно, въ тѣхъ случаяхъ, когда онѣ остаются несвязанными другъ съ другомъ, эта опора не настолько прочна, чтобы губка могла имѣть высокую, тонкую форму. Поэтому известковыя губки имѣютъ обыкновенно лишь немного сантиметровъ въ высоту и вообще обростаютъ въ видѣ коры различные предметы; точно также кремневыя губки изъ группы Tetractinellidae, хотя и достигаютъ значительной величины, но имѣютъ низкую плоскую форму. Только въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ иглы связываются вмѣстѣ въ общій скелетъ, губки могутъ достигать значительной высоты, какъ напримѣръ въ группѣ стекляныхъ губокъ (Hexactinellidae, рис. 56, стр. 86); здѣсь мы встрѣчаемъ губки удивительной формы, высотою отъ 30—50 сант., какъ Euplectella (леечница), Hyalonema, Regardella и другія съ изящнымъ рѣшетчатымъ скелетомъ. Спаиваніе кремнеземистыхъ иглъ (напримѣръ у леечницы) начинается лишь послѣ того какъ губка достигнетъ извѣстной величины, при чемъ иглы спаиваются раньше у основанія губки, а отсюда процессъ распространяется кверху вплоть до рѣшетчатой пластинки, закрывающей устьице. Послѣ спаиванія иглъ разростаніе ихъ въ длину становится невозможнымъ. У весьма своеобразной стеклянной губки, Monoraphis chuni F. E. Sch., выловленной у береговъ восточной Африки нѣмецкой глубоководной экспедиціей, тѣло, имѣющее скелетъ изъ неспаянныхъ между собою иглъ, расположено вокругъ одной гигантской иглы, достигающей въ длину болѣе метра (вѣроятно, до 3 мет.).—Роговой скелетъ роговыхъ губокъ повидимому недостаточно проченъ, чтобы онѣ могли принимать иную форму, чѣмъ форму желваковъ или подушекъ; кремнероговыя же губки (Halichondriae), у которыхъ роговыя волокна болѣе прочны, благодаря заключающимся въ нихъ кремнеземистымъ тѣльцамъ,—способны пріобрѣтать болѣе тонкую и болѣе сложную форму. Наша прѣсноводная губка бадяга (Euspongilla lacustris L.), у которой отдѣльныя кремнеземистыя иголочки соединены роговымъ веществомъ въ видѣ пучковъ, образующихъ внутри губки длинные тяжи и общую сѣть, можетъ достигать значительной высоты, развѣтвляясь на подобіе пальцевъ руки.

У кишечнополостныхъ животныхъ между наружнымъ и внутреннимъ зародышевыми листками располагается болѣе или менѣе плотная студенистая масса, служащая для опоры.

Она очень тонка у гидроидовъ, а наибольшей толщины достигаетъ въ зонтикѣ сцифомедузъ. Нельзя сказать, выдѣляется ли она наружнымъ или внутреннимъ зародышевымъ листкомъ, или же обоими вмѣстѣ. Часто внутрь студенистаго вещества внѣдряются и разсѣиваются по нему клѣтки. У свободноплавающихъ формъ кишечнополостныхъ не существуетъ твердыхъ образованій, служащихъ для опоры; у сидячихъ-же формъ ихъ такія образованія не только встрѣчаются, но могутъ имѣть форму даже связаннаго скелета. У многихъ гидроидовъ эти твердыя части представляютъ кутикулу, выдѣляемую эктодермомъ, которая окружаетъ собою стебель и часто продолжается въ формѣ чашечки вокругъ отдѣльныхъ индивидуумовъ колоніи. Для этихъ небольшихъ животныхъ достаточно сравнительно слабой опоры для поддержки всей колоніи, имѣющей часто древовидную или перообразную форму; наоборотъ, болѣе крупные коралловые полипы нуждаются для опоры своего тѣла въ твердыхъ известковыхъ образованіяхъ. Въ простѣйшихъ случаяхъ, какъ у морского пера, въ клѣткахъ эктодерма образуются крошечныя известковыя тѣльца (склеродермиты) цилиндрической или шарообразной формы, попадающія затѣмъ въ студенистое вещество, служащее для опоры тѣла. Иногда эти известковыя тѣльца склеиваются известью въ одну сплошную массу, какъ напримѣръ у краснаго коралла, и образуютъ тогда или подошвенную пластинку, или ось коралла, или трубку. У другихъ коралловъ происходитъ выдѣленіе известковаго вещества эктодермомъ наружу въ основаніи индивидуума; на этомъ выдѣленіи можно видѣть какъ бы отпечатки отдѣльныхъ индивидовъ; съ поверхности его поднимается въ видѣ кольца отпечатокъ боковыхъ стѣнокъ индивида, затѣмъ, радіальныя перегородки и, наконецъ, часто еще средній столбикъ (columella). Эктодермъ можетъ у нѣкоторыхъ коралловъ выдѣлять также рогообразное вещество, которое образуетъ или подошвенную пластинку или общую роговую ось внутри колоніи. Не всѣ кораллы имѣютъ скелетъ: актиніи совершенно лишены его. Кораллы, обладающіе скелетомъ, могутъ разростаться въ формѣ высокихъ древовидно развѣтвленныхъ колоній, какъ напримѣръ красный кораллъ, но не всѣ обладающія скелетомъ формы представляютъ въ то же время колоніальныхъ коралловъ; напримѣръ, такъ называемый грибовикъ (Fungia), имѣющій скелетъ, очень часто представляетъ одиночныя формы. Точно также на всѣ колоніи разростаются древообразно въ высоту; многіе кораллы, какъ Maeandrina и Astraea, образуютъ массивныя колоніи въ видѣ, напримѣръ, подушекъ. Колоніи, разростающіяся въ высоту, должны имѣть скелетъ, не имѣющія-же скелета колоніальныя актиніи (напримѣръ виды Zoanthus и Polythoa) могутъ разростаться только по поверхности какихъ-нибудь твердыхъ предметовъ. Всѣ части тѣла кишечнополостныхъ, содержащія въ себѣ скелетъ, неподвижны, и между частями скелета здѣсь никогда не бываетъ сочлененій.

У плоскихъ червей совсѣмъ нѣтъ скелета. Тѣло ихъ сдерживается кольцевою и продольною мускулатурой и наружнымъ эпителіемъ. Послѣдній у рѣсничныхъ червей не покрытъ кутикулой, но поддерживается основной перепонкой, у сосальщиковъ-же и ленточныхъ червей поверхность тѣла одѣта кутикулой. У нѣкоторыхъ коловратокъ кутикула тѣла утолщается въ видѣ панцыря, служащаго для защиты и поддержки тѣла; этотъ панцырь мало мѣшаетъ движенію, такъ какъ на переднемъ и заднемъ концѣ его находятся вырѣзы, изъ которыхъ могутъ выставляться на переднемъ концѣ мерцательный органъ, а на заднемъ такъ называемая ножка. Тѣло круглыхъ червей всегда покрыто толстою кутикулою, которая, благодаря давленію изнутри жидкости, наполняющей полость тѣла,—напряжена и такимъ образомъ придаетъ тѣлу опредѣленную форму. Какъ у плоскихъ червей, такъ и у мягкотѣлыхъ форма тѣла опредѣляется кожею—особенно соединительно-тканнымъ слоемъ ея—и паренхимою тѣла. Здѣсь, тѣло сдерживается и пріобрѣтаетъ извѣстную твердость, благодаря сильнымъ мускуламъ, проходящимъ черезъ тѣло въ самыхъ различныхъ направленіяхъ. Эта мускулатура при жизни животнаго находится въ состояніи нѣкотораго сокращенія и такимъ образомъ производитъ давленіе на жидкость (кровь), заключающуюся въ различныхъ полостяхъ тѣла. Давленіе крови, усиливаемое иногда вбираемой тѣломъ водою (Natica), сообщаетъ тѣлу упругость, которою живыя мягкотѣлыя отличаются отъ мертвыхъ. Раковина моллюсковъ представляетъ настоящій на-

ружный скелетъ ихъ, а не образованіе, постороннее тѣлу, какъ домики личинокъ метлы (Phryganea); она имѣетъ форму или одной, обыкновенно спирально скрученной—трубки, или двухъ створокъ. Известковая часть раковины представляетъ выдѣленіе эпителія на краю кожной складки, называемой мантіей; обыкновенно известковая часть бываетъ покрыта снаружи роговымъ слоемъ, т. е. кутикулой, которая также выдѣляется мантіей, но въ отличіе отъ большинства другихъ кутикулярныхъ образованій обособляется отъ произведшихъ ее клѣтокъ. Первоначально всѣ моллюски обладали раковиной, но у многихъ она затѣмъ редуцировалась. Иногда она существуетъ лишь въ молодомъ возрастѣ, а у взрослаго животнаго совершенно исчезаетъ, какъ, напримѣръ, у морскихъ слизней (изъ заднежаберниковъ); въ другихъ случаяхъ она остается сравнительно небольшою и часто обростается снаружи мантіей, представляя какъ бы внутренній скелетъ, какъ у каракатицы (рис. 63 *D*, стр. 92) или у легочныхъ слизней (напримѣръ, у Limax). Главное назначеніе раковины—служить защитою тѣлу, но отчасти она служитъ и для опоры и въ такомъ случаѣ части тѣла, прикрытыя раковиной, не нуждаются въ другихъ приспособленіяхъ для этого,—какъ, напримѣръ, внутренностный мѣшокъ у улитокъ или все тѣло, за исключеніемъ ноги и сифоновъ,—у двухстворчатыхъ моллюсковъ. Поэтому въ мѣстахъ, покрытыхъ раковиной, кожа остается тонкою, а мускулы совершенно или почти совершенно отсутствуютъ; освобожденныя отъ раковины—эти части спадаются.

У весьма развитыхъ головоногихъ часть соединительной ткани превращается въ плотный хрящъ; эти лежащіе отдѣльно другъ отъ друга «хрящи» служатъ для защиты важныхъ внутреннихъ органовъ, но кромѣ того всегда служатъ также для прикрѣпленія мускуловъ. Самый значительный изъ нихъ—головной хрящъ окружаетъ собою въ видѣ коробки мозгъ и отчасти глаза. Онъ встрѣчается у всѣхъ головоногихъ, а у формъ, обладающихъ наружной раковиной (Nautilus) является единственнымъ хрящемъ тѣла. Кромѣ него могутъ быть еще хрящи въ основаніи рукъ, въ аппаратѣ, замыкающемъ входъ въ мантійную полость, затѣмъ,—на спинѣ и въ плавникахъ.

У кольчатыхъ червей и родственныхъ имъ формъ нѣтъ особаго скелета, служащаго опорой тѣлу. Здѣсь для этого служитъ кутикула, выдѣляемая эпителіемъ кожи, и находящійся подъ нею кожно-мышечный мѣшокъ. Только внутри такъ называемыхъ жабръ у серпулидъ (Serpulidae, табл. 9) есть опорная ткань, состоящая изъ плотно склеенныхъ между собою, раздутыхъ и упругихъ клѣтокъ съ утолщенными стѣнками. Тѣло кольчатыхъ червей обладаетъ нѣкоторою твердостью, благодаря давленію мышцъ на жидкость полости тѣла.

У членистоногихъ кутикула, унаслѣдованная ими отъ червеобразныхъ предковъ, превратилась въ твердый панцырь. Вещество, изъ котораго онъ состоитъ, называется хитиномъ. Хитинъ не представляетъ водянистаго выдѣленія клѣтокъ наружнаго эпителія, отвердѣвающаго отъ соприкосновенія съ водою или воздухомъ,—а особое видоизмѣненіе наружной части самой протоплазмы этихъ клѣтокъ. У малоподвижныхъ ракообразныхъ (напримѣръ, у водяного ослика и у неплавающихъ десятиногихъ раковъ) и многоножекъ (напримѣръ, у кивсяковъ) наружный панцырь пріобрѣтаетъ еще бо̀льшую твердость, благодаря отложенію внутри хитина углекислой извести.

Превращеніе кутикулы кольчатыхъ червей въ твердый панцырь даетъ членистоногимъ два преимущества: съ одной стороны, панцырь представляетъ болѣе надежную защиту тѣлу, съ другой,—онъ можетъ служить мѣстомъ прикрѣпленія мускуловъ, и движенія животнаго пріобрѣтаютъ поэтому бо̀льшую силу. Если сильно развитыя мышцы не находятъ достаточно мѣста для своего прикрѣпленія на ровной поверхности панцыря, то на ней образуются вдающіеся внутрь гребешки или выросты въ видѣ перекладинъ, составляющіе иногда довольно сложный аппаратъ, служащій для прикрѣпленія этихъ мышцъ. Примѣромъ могутъ служить подобныя образованія на брюшной сторонѣ головогруднаго панцыря у рѣчного рака и у медвѣдки для прикрѣпленія ножныхъ мышцъ, или на спинной сторонѣ въ груди жуковъ, прямокрылыхъ и перепончатокрылыхъ—для прикрѣпленія крыловыхъ мышцъ.

Подъ вліяніемъ болѣе сильнаго развитія мускулатуры, находящейся внутри панцыря, соотвѣтственные отдѣлы панцыря расширяются, чтобы дать этой мускулатурѣ необходимое мѣсто. Это мы видимъ въ расширеніи членика ноги, образующаго клешню у рака, въ увеличеніи бедеръ у многихъ прыгающихъ насѣкомыхъ, въ разростаніи послѣдняго сегмента брюшка, вооруженнаго клешнею, у уховертокъ и у скорпіоницы. Въ частяхъ тѣла, не нуждающихся въ особой защитѣ или подвижности, покровъ тѣла остаетси тонкимъ, какъ, напримѣръ, на спинкѣ брюшка у многихъ жуковъ, защищаемой надкрыльями, или на брюшкѣ личинокъ поденокъ и метлы, у которыхъ брюшко прячется въ домикъ, стѣсняющій его движеніе. Съ развитіемъ панцыря подвижность туловища членистоногихъ по сравненію съ тѣломъ кольчатыхъ червей должна была уменьшиться. Поэтому подвижные придатки тѣла, которые у многощетинковыхъ кольчатыхъ червей при передвиженіи животнаго играютъ сравнительно съ змѣеобразными изгибами самаго тѣла второстепенную роль, пріобрѣтаютъ у членистоногихъ важное значеніе и превращаются въ членистыя конечности.

Съ другой стороны, съ развитіемъ панцыря была утрачена растяжимость наружнаго покрова, какою обладали кольчатые черви, а это ограничивало ростъ тѣла. Поэтому па-

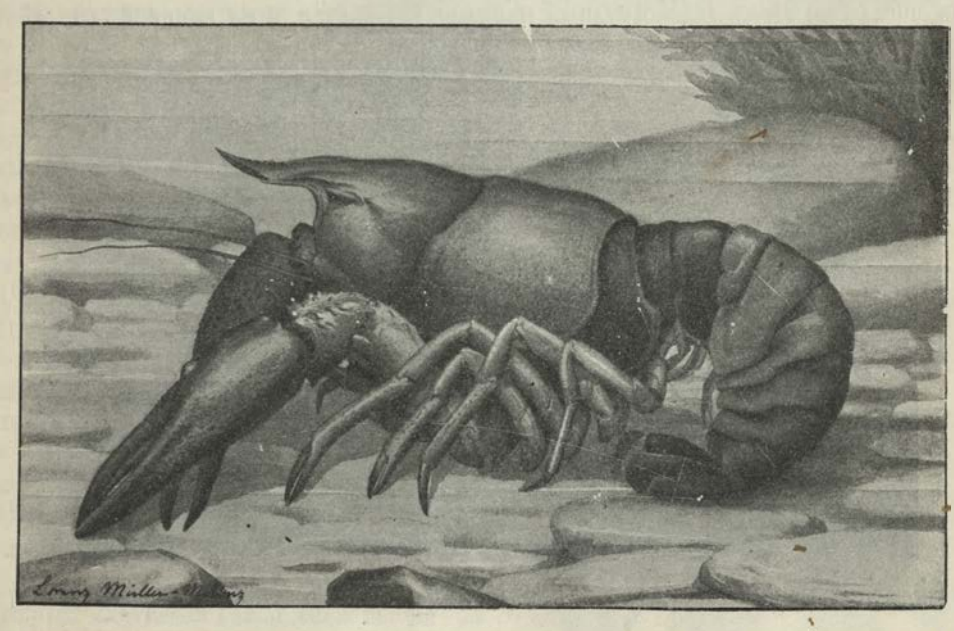


Рис. 78. **Рѣчной ракъ во время линьки:** на спинной сторонѣ стараго покрова между головогруднымъ панцыремъ и первымъ кольцомъ брюшка образовалась щель, черезъ которую видѣнъ новый покровъ рака (изображенный болѣе темнымъ цвѣтомъ).

раллельно съ развитіемъ панцыря должно было выработаться приспособленіе, которое могло бы устранить указанное неудобство. Такимъ приспособленіемъ является линька, повторяющаяся время отъ времени въ теченіе періода роста членистоногаго. У высшихъ раковъ ростъ продолжается и послѣ достиженія половой зрѣлости; поэтому они линяютъ въ продолженіи всей жизни. У нашего рѣчного рака (Potamobius astacus L.) линька происходитъ въ первый годъ жизни около восьми разъ, въ теченіи второго года—пять разъ, на третьемъ году—два раза, а затѣмъ у самцовъ ежегодно—два раза, а у самокъ—одинъ разъ. Многоножки и насѣкомыя съ половою зрѣлостью достигаютъ полнаго возраста; поэтому они линяютъ только во время личиночной жизни, сформировавшееся же животное уже не линяетъ даже и въ томъ случаѣ, если оно, какъ это опредѣлено для нѣкоторыхъ муравьевъ, достигаетъ 15-ти-лѣтняго возраста. Только личинки съ весьма нѣжной, растяжимой кутикулой, какъ у пчелъ и наѣздниковъ, повидимому не линяютъ ни одного раза до своего превращенія въ куколку.

Линька представляетъ сбрасываніе не всей кожи, а только кутикулы. Въ общихъ

чертахъ она происходитъ у всѣхъ членистоногихъ одинаковымъ образомъ: прежде всего старый панцырь отдѣляется отъ давшаго ему начало эпителія, затѣмъ, клѣтки выдѣляютъ нитевидные хитинистыя выросты, превращающіеся въ волоски, и вслѣдъ за ними начинаютъ выдѣлять новый панцырь. Какъ только послѣдній достигнетъ извѣстной толщины, старый панцырь лопается и животное вылѣзаетъ изъ него. Во время линьки сбрасываются не только наружный хитинистый слой, но и хитинистая выстилка глотки, жевательнаго желудка, задней кишки, а также (у насѣкомыхъ и многоножекъ)—трахейныхъ трубочекъ. У рѣчного рака передъ линькою изъ стараго панцыря уходитъ известь, растворяющаяся въ крови. Кромѣ того при линяніи попадаютъ въ полость желудка и тамъ растворяются скопленія извести, залегающія по обѣ стороны жевательнаго желудка рака, между его хитинистою выстилкою и эпителіемъ, въ видѣ т. наз. жерновокъ. И то, и другое служитъ затѣмъ для пропитыванія известью новаго панцыря. У крабовъ, у которыхъ нѣтъ жерновокъ, резервуарами для запасовъ извести служатъ, повидимому, мѣшкообразные выросты средней кишки. Линька подготовляется различными движеніями, съ помощью которыхъ тѣло отстаетъ отъ стараго панцыря. Послѣ того начинается вытягиваніе ногъ; при этомъ головогрудный панцырь вздувается, а на спинной сторонѣ—тамъ,

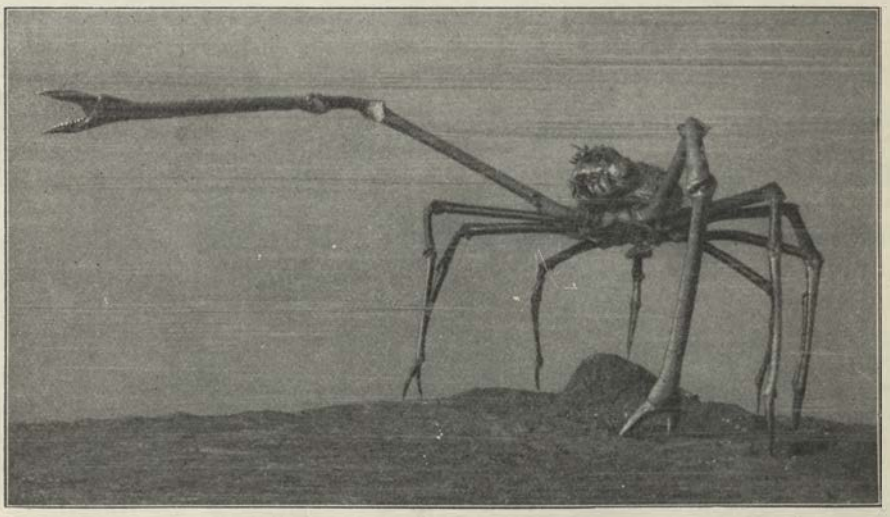


Рис. 79 Гиганскій крабъ Kämpfferia kämpfferi D. H. изъ Тихаго океана. Изъ путешеств. по вост. Азіи Дофлейна.

гдѣ головогрудный щитъ переходитъ въ покровъ перваго сегмента брюшка, образуется трещина. Черезъ эту трещину (рис. 78) ракъ сбрасываетъ свой старый покровъ. Новый, еще мягкій панцырь только что перелинявшаго рака не стѣсняетъ ростъ его; происходитъ быстрый ростъ въ теченіе нѣсколькихъ дней, пока, благодаря новому отложенію извести, панцырь не отвердѣетъ. Такимъ образомъ, ростъ происходитъ какъ бы толчками и въ промежуткахъ между двумя линьками величина животнаго не измѣняется.

Наружный панцырь членистоногихъ ставитъ извѣстный предѣлъ величинѣ ихъ тѣла. Если бы кольца, изъ которыхъ состоитъ ихъ панцырь, имѣли большой поперечникъ, то стѣнки ихъ должны были бы быть очень толстыми, а масса мышцъ, поддерживающая эти кольца, должна была бы быть непомѣрно велика. Раки, у которыхъ тяжесть панцыря поддерживается отчасти водой, могутъ быть еще довольно большихъ размѣровъ; такъ напр., гигантскій крабъ Kämpfferia kämpfferi D. H. (рис. 79), достигаетъ величины до 2 метр., хотя главная часть этого размѣра приходится не на туловище, а на ноги съ узкими члениками. Но у наземныхъ животныхъ вся тяжесть панцыря должна сдерживаться мускулами; вотъ почему наиболѣе крупное изъ нашихъ европейскихъ насѣкомыхъ, жукъ-олень, меньше самой маленькой птицы, королька, и даже гигантъ среди насѣкомыхъ, жукъ-геркулесъ (Dynastes hercules L.), представляетъ сравнительно мелкое животное.

Вмѣстѣ съ уплотненіемъ наружнаго покрова членистоногія пріобрѣли важную для животнаго защиту тѣла отъ испаренія изъ тѣла воды. Благодаря этому, членистоногія могли переселиться на сушу и, такимъ образомъ, населить обширныя области, гдѣ у нихъ въ теченіе долгихъ геологическихъ періодовъ почти не было ни конкурентовъ, ни враговъ изъ другихъ типовъ животныхъ. Къ жизни на сушѣ путемъ развитія новыхъ органовъ дыханія приспособились независимо одна отъ другой двѣ различныхъ группы членистоногихъ: отъ одной изъ этихъ группъ произошли паукообразныя, отъ другой—многоножки и насѣкомыя.

Скелетныя образованія очень распространены у иглокожихъ. Они встрѣчаются у всѣхъ морскихъ лилій, морскихъ звѣздъ, змѣевиковъ, морскихъ ежей и даже у нѣкоторыхъ морскихъ кубышекъ (Psolus и др.). На первый взглядъ скорлупу морского ежа или панцырь какой-нибудь морской звѣзды можно было бы принять за наружный скелетъ. Но въ дѣйствительности скелетъ ихъ образуется путемъ отложенія извести въ слоѣ кожи и снаружи покрытъ тонкимъ слоемъ эпителія и соединительной ткани; кожа отсутствуетъ только на выдающихся мѣстахъ, каковы напр., концы иголъ, гдѣ кожа вытирается. Кнаружи отъ кожнаго скелета, особенно у морскихъ звѣздъ и морскихъ ежей, могутъ находиться прилегающіе къ кожному скелету подвижные органы, какъ—иглы, зацѣпки и сидящія на ножкахъ клешни, наз. педицелляріями; къ поверхности ихъ прикрѣпляются мускулы. Далѣе, точное наблюденіе показываетъ, что поверхность тѣла морскихъ звѣздъ можетъ мерцать, такъ какъ снаружи тѣла находится мерцательный эпителій. Такой скелетъ не дѣлаетъ еще возможною жизнь на землѣ. Отдѣльныя части скелета здѣсь не сплошныя, а состоятъ изъ маленькихъ известковыхъ палочекъ, связанныхъ другъ съ другомъ въ правильную сѣть; промежутки между ними выполнены соединительною тканью.

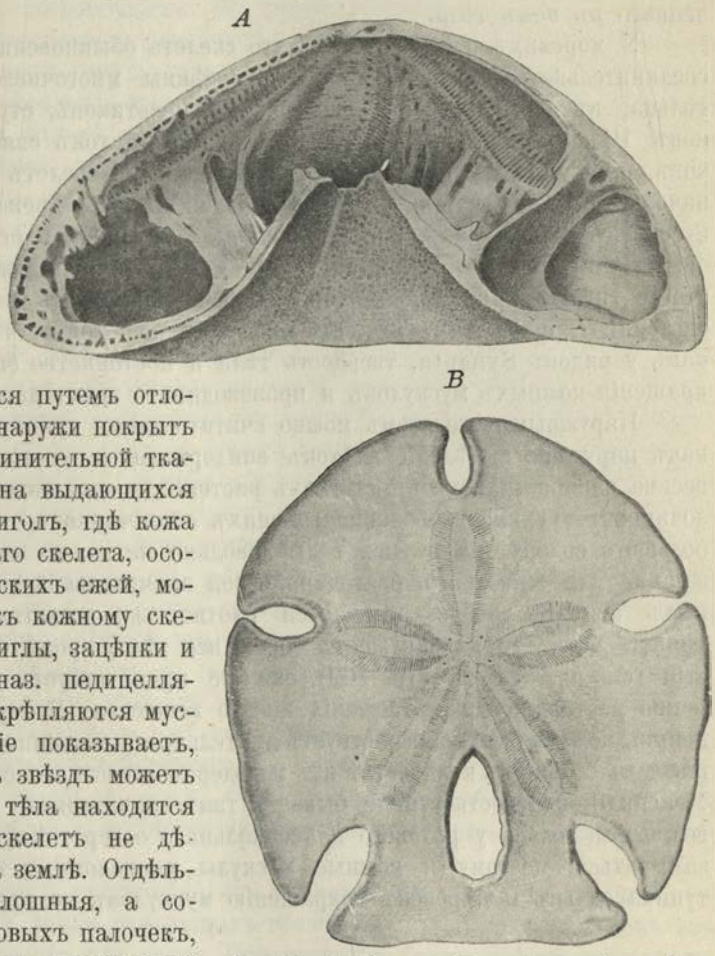


Рис. 80. *A*. Скорлупа Clypeaster rangianus Desmoul., разрѣзанная вдоль. *B*. Encope emarginata Leske.

У морскихъ лилій, морскихъ звѣздъ и у змѣевиковъ части кожнаго скелета неподвижно связаны только въ средней части тѣла; въ лучахъ же или рукахъ онѣ соединены между собою подвижно посредствомъ суставовъ. Наоборотъ, скелетъ морскихъ ежей образуетъ одну сплошную скорлупу. Обыкновенно двадцать, составляющихъ ее, меридіональныхъ рядовъ известковыхъ пластинокъ связаны между собою неподвижно швами. Только на обоихъ концахъ главной оси тѣла ежей части скелета лежатъ свободно. Прочность панцыря морскихъ ежей зависитъ отъ того, что отдѣльныя пластинки его выпуклы. Тамъ, гдѣ, какъ у щитовидныхъ ежей (Clypeastrida, рис. 80), панцырь сжатъ и плоскій, для приданія ему прочности необходимы подпорки, проходящія внутри скорлупы и связывающія спинную стѣнку тѣла съ брюшной *(A)*; то же значеніе имѣютъ выемки по краямъ скорлупы или сквозныя отверстія, проходящія черезъ тѣло ежа, также встрѣчаемыя у

щитовидныхъ ежей *(B)*: здѣсь стѣнки выемокъ и отверстій играютъ роль подерживающихъ перекладинъ. Только у одного семейства морскихъ ежей, у эхинотуридъ (единственныя живущій въ настоящее время родъ ихъ—Asthenosoma), пластинки панцыря связаны между собою подвижно, налегая другъ на друга черепицеобразно своими краями. Зато эти ежи, когда ихъ вынимаютъ изъ воды, сплющиваются въ круглую лепешку. Образованіе панцыря, конечно, даетъ иглокожимъ хорошую защиту отъ нападенія враговъ, особенно если этотъ панцырь снабженъ, какъ у многихъ звѣздъ и ежей, многочисленными, торчащими въ стороны иглами, но этотъ панцырь служитъ также поддержкою для заключеннаго въ немъ тѣла.

У морскихъ кубышекъ связнаго скелета обыкновенно—нѣтъ; но въ кожѣ ихъ между соединительнотканными волокнами разсѣяны многочисленныя крошечныя известковыя тѣльца, въ видѣ якорьковъ, колесиковъ, крестиковъ, стульчиковъ, рѣшетчатыхъ пластинокъ. Вѣроятно, эти тѣльца представляютъ остатокъ связнаго скелета, бывшаго у предковъ, но вмѣстѣ съ тѣмъ этотъ редуцированный скелетъ указываетъ, быть можетъ, на ту начальную форму, изъ которой образовался панцырь древнѣйшихъ иглокожихъ. Если кожа кубышекъ толста, какъ, напр., у видовъ Holothuria и особенно у видовъ Stichopus, гдѣ она достигаетъ въ толщину 5—10 м. м., то она можетъ сама по себѣ опредѣлять форму тѣла, принимая, благодаря заключающимся въ ней известковымъ тѣльцамъ, консистенцію хряща. Тамъ же, гдѣ она настолько тонка, что просвѣчиваютъ внутренности, какъ у видовъ Synapta, твердость тѣла и постоянство его формы достигается путемъ сокращенія кожныхъ мускуловъ и производимаго этимъ давленія на жидкость полости тѣла.

Наружнымъ скелетомъ можно считать также тунику оболочниковъ. Она образуется, какъ наружное выдѣленіе клѣтокъ эпидермиса и состоитъ изъ целлюлёзы. Целлюлёза весьма распространена въ клѣткахъ растеній, а изъ животныхъ встрѣчается только у оболочниковъ. Туника свободноплавающихъ оболочниковъ, сальпъ и пирозомъ,—вслѣдствіе большого содержанія въ ней воды довольно мягка, но все же представляетъ достаточную защиту для животнаго, благодаря своей значительной толщинѣ. Туника же прикрѣпленныхъ асцидій вообще отличается плотностью, достигающей нерѣдко плотности почти хряща. Хотя туника окружаетъ собою все тѣло, кромѣ его вводного и выводного отверстій (см. рис. 74 на стр. 102), она не препятствуетъ росту, такъ какъ сама одновременно растетъ путемъ отложенія новаго вещества. Этому росту посредствомъ интуссусцепціи, можетъ быть, способствуетъ дѣятельность соединительнотканныхъ клѣтокъ, выходящихъ въ большомъ количествѣ изъ мезодерма животнаго сквозь его эпителій внутрь туники. У асцидій плотность туники бываетъ такъ значительна, что никакія движенія тѣла невозможны; только у ротового и клоакальнаго отверстій туника тоньше и не мѣшаетъ имъ замыкаться; поэтому и кожные мускулы расположены только здѣсь. Наоборотъ, мягкая туника сальпъ и пирозомъ сокращенію мускуловъ не препятствуетъ.

3. Особенности скелета позвоночныхъ.

Особыя приспособленія, служащія для поддержки тѣла и называемыя скелетомъ, располагаются у большинства безпозвоночныхъ на периферіи тѣла. Это наблюдается—даже въ такихъ случаяхъ, когда они, какъ у иглокожихъ, образуются не на поверхности тѣла, а представляютъ внутренній скелетъ. Наоборотъ, у всѣхъ позвоночныхъ мы встрѣчаемся со скелетомъ, равномѣрно со всѣхъ сторонъ окруженнымъ мягкимъ тѣломъ и составляющимъ, такимъ образомъ, внутреннюю опору какъ для тѣла, такъ и для его придатковъ. На постройку такого скелета идетъ меньше матеріала, чѣмъ у безпозвоночныхъ, но зато значеніе его, какъ органа защиты, отступаетъ на задній планъ. Вотъ почему у позвоночныхъ на ряду съ этимъ скелетомъ не рѣдко возникаетъ еще другой, поверхностный кожный скелетъ, служащій преимущественно для защиты.

Внутренній скелетъ позвоночныхъ животныхъ закладывается въ формѣ упругаго тяжа, тянущагося вдоль тѣла отъ головы до конца хвоста между нервной системой и кишечни-

комъ; это—спинная струна или хорда (chorda dorsalis). Она представляетъ круглый тяжъ изъ тѣсно расположенныхъ плотностѣнныхъ клѣтокъ, бѣдныхъ протоплазмою и богатыхъ клѣточнымъ сокомъ. Поверхность ея покрыта плотнымъ влагалищемъ, выдѣляемымъ самымъ наружнымъ слоемъ ея клѣтокъ. Плотность и эластичность хорды зависятъ отъ того, что клѣтки ея плотно набиваютъ собою влагалище. Еще болѣе увеличивается плотность хорды въ тѣхъ случаяхъ, когда, благодаря продожающейся дѣятельности периферическихъ клѣтокъ ея, подъ наружнымъ влагалищемъ хорды выдѣляется еще слой клейдающаго вещества въ формѣ такъ наз. вторичнаго влагалища хорды.

Хорда образуется у всѣхъ позвоночныхъ. Но только у низшихъ формъ, у круглоротыхъ рыбъ, она, какъ у ланцетника, составляютъ главный органъ, поддерживающій тѣло (рис. 73). У всѣхъ позвоночныхъ стоящихъ выше она замѣняется другимъ скелетнымъ образованіемъ и постепенно вытѣсняется имъ. Но и тамъ, гдѣ у развитого животнаго находятся лишь слѣды хорды, она вполнѣ развивается у зародыша и атрофируется только позже. Она возникаетъ изъ клѣтокъ первичной кишки, расположенныхъ въ видѣ полоски по средней спинной линіи кишки,—т. е. изъ клѣтокъ, которыя у гаструли лежатъ какъ разъ подъ клѣтками, дающими начало спинному мозгу. Такое возникновеніе у животныхъ съ тремя зародышевыми листками поддерживающаго органа изъ внутренняго зародышеваго листка нигдѣ кромѣ позвоночныхъ не встрѣчается. Этотъ фактъ филогенетически можно объяснить только тѣмъ, что здѣсь въ поддерживающій организмъ превратился придатокъ или дериватъ кишечника, утратившій свою первоначальную функцію. Подобнымъ же образомъ въ осевой тяжъ превращается эндодермальная часть щупалецъ нѣкоторыхъ гидроидныхъ полиповъ; этотъ тяжъ своимъ составомъ изъ толстостѣнныхъ, богатыхъ клѣточнымъ сокомъ, плотно расположенныхъ клѣтокъ весьма напоминаетъ спинную струну.

У ланцетниковъ всѣ образованія, служащія для опоры тѣла, за исключеніемъ палочекъ поддерживающихъ жаберныя щели, примыкаютъ къ хордѣ, такъ что хорда является центральною частью всего аппарата, поддерживающаго тѣло. Кромѣ хорды этотъ аппаратъ состоитъ изъ волокнистыхъ перепонокъ, образуемыхъ клѣтками мезодерма. Одна изъ нихъ составляетъ оболочку хорды; отъ нея отходитъ къ спинѣ въ видѣ двухъ дугъ волокнистая оболочка, окружающая спинной мозгъ, а затѣмъ—волокнистыя образованія вокругъ полости тѣла. Самъ осевой скелетъ не сегментированъ, но, благодаря сегментаціи мускулатуры туловища, отходящія отъ оболочки хорды соединительно-тканныя прослойки между отдѣльными участками мускулатуры имѣютъ сегментальное расположеніе. Эти прослойки соединяютъ оболочку хорды съ соединительною тканью кожи. Соединительно-тканныя клѣтки особеннно многочисленны въ кожѣ. Онѣ сообщаютъ необходимую плотность кожѣ передняго конца тѣла, которымъ животное зарывается въ песокъ, а также и задняго, служащаго весломъ при плаваніи.

При незначительной величинѣ ланцетника его кожистый скелетъ представляетъ достаточную опору для тѣла. Но у всѣхъ настоящихъ позвоночныхъ скелетъ построенъ изъ болѣе плотнаго матеріала, изъ хряща или кости. При развитіи хряща клѣтки эмбріональной ткани начинаютъ выдѣлять изъ себя вещество, отличающееся значительною плотностью и упругостью. Благодаря этому межклѣточному веществу, ткань можетъ служить опорою для тѣла животнаго. Клѣтки хряща, питаясь, размножаются и продолжаютъ выдѣленіе межклѣточнаго вещества. Такимъ образомъ хрящъ разростается дальше интерстиіально, т. е. путемъ отложенія новаго вещества между частицами стараго. Поэтому, если хрящъ образуетъ, напр., оболочку вокругъ какого-нибудь органа въ формѣ трубки, то эта оболочка можетъ разростаться, слѣдуя за разростаніемъ органа; это мы видимъ, напр., въ хрящѣ черепа. Плотность хряща можетъ иногда увеличиваться, благодаря отложенію въ немъ известковыхъ солей. Для опоры тѣла водяныхъ животныхъ, у которыхъ тяжесть тѣла сдерживается водой, достаточно хряща; но наземныя животныя обойтись хрящемъ не могли бы. Поэтому у нихъ, какъ у нѣкоторыхъ водяныхъ животныхъ, большая часть скелета состоитъ изъ костной ткани.

Кость превосходитъ хрящъ какъ плотностью, такъ и упругостью. Ея способность

противустоять давленію напоминаетъ желѣзо и превосходитъ ту же способность хряща въ шесть или въ семь разъ; ея упругость въ три раза больше упругости желтой мѣди. Это зависитъ отъ особенностей и строенія основного вещества, въ которое погружены костныя клѣтки. Оно представляетъ смѣсь органической массы съ неорганическою. Сама органическая масса безъ минеральныхъ составныхъ частей—уже тверже обыкновеннаго хряща, но твердостью своей кость обязана содержащимся въ ней солямъ. Девять десятыхъ ихъ составляетъ фосфорнокислая известь. значительную часть также—углекислая известь, а нѣкоторую часть—фосфорнокислая магнезія. Прочность кости зависитъ также отъ строенія основного вещества кости, отъ состава ея изъ концентрически расположенныхъ костныхъ пластинокъ. Кость представляетъ матеріалъ, способный выдерживать большое давленіе. Поэтому сравнительно съ хрящевымъ скелетомъ костный является болѣе прочнымъ при меньшей затратѣ матеріала на свою постройку. «Только матеріалъ кости дѣлаетъ возможнымъ жизнь на сушѣ болѣе крупныхъ животныхъ» (Рауберъ).

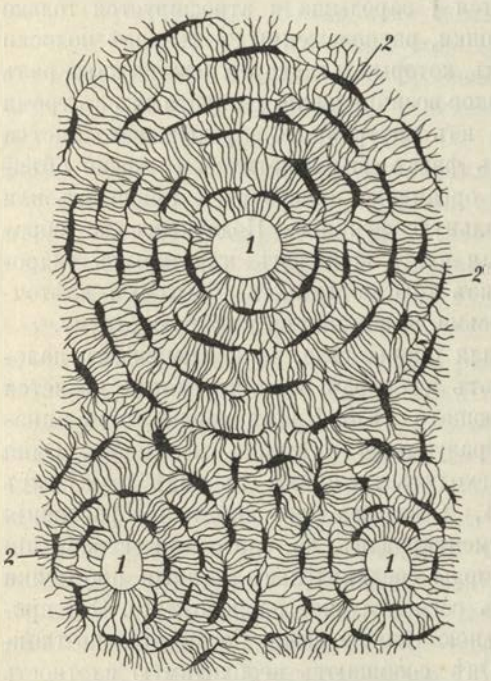
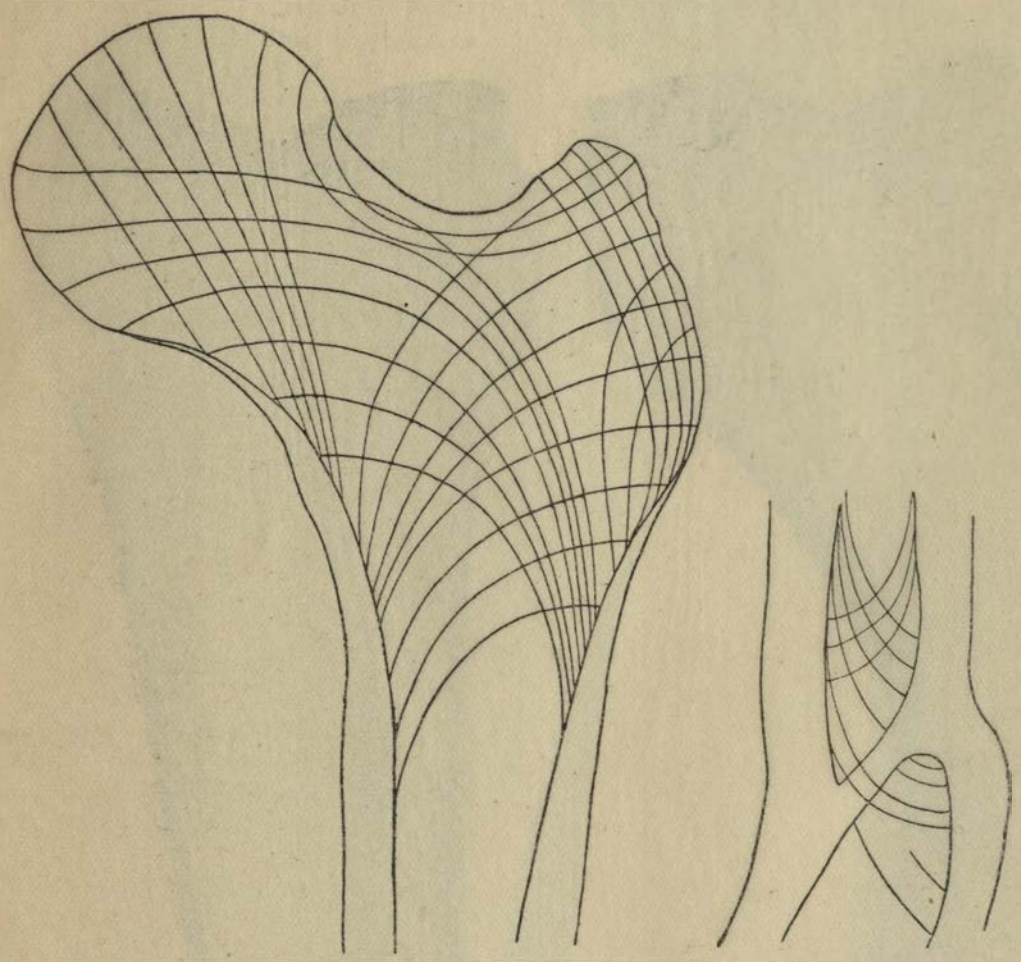


Рис. 81. Поперечный шлифъ изъ компактной кости млекопитающаго. 1 Гаверзовы каналы; 2 т. наз. костныя тѣльца, связанныя между собою тончайшими канальцами; они содержатъ въ себѣ у живой кости костныя клѣтки съ ихъ отростками. По Гегенбауру.

Кость возникаетъ, благодаря дѣятельности соединительно-тканныхъ клѣтокъ, такъ наз. костеобразователей или остеобластовъ. Онѣ отдѣляютъ въ одну сторону отъ себя слой основного вещества кости. Такъ какъ съ другой стороны на нихъ налегаютъ затѣмъ другіе остеобласты, тоже отдѣляющіе костное вещество, то первые оказываются вскорѣ какъ бы замурованными: они находятся теперь внутри основного вещества кости въ видѣ костныхъ клѣтокъ или такъ наз. костныхъ тѣлецъ. Костныя клѣтки остаются, однако, въ соединеніи съ сосѣдними остеобластами посредствомъ протоплазматическихъ выростовъ (рис. 81, 2). Этимъ путемъ происходитъ питаніе клѣтокъ, окруженныхъ со всѣхъ сторонъ костнымъ веществомъ; питательныя вещества передаются здѣсь отъ клѣтки къ клѣткѣ, а не черезъ твердое основное вещество, черезъ которое они проходятъ хуже, чѣмъ черезъ болѣе мягкій хрящъ. Дѣятельность костныхъ клѣтокъ продолжается и послѣ закончившагося развитія кости, хотя и въ очень ограниченныхъ размѣрахъ. Такъ, чѣмъ старѣе кости, тѣмъ онѣ твер же и бѣднѣе водой: кости кролика отъ 2—4 лѣтъ заключали 20—24% воды, а кости кролика отъ $6^1/_2$—$7^1/_2$ лѣтъ—только 14—17%. Отсюда должно заключить, что въ основномъ веществѣ кости еще продолжается отложеніе веществъ и оно, по всѣмъ вѣроятіямъ, зависитъ отъ дѣятельности костныхъ клѣтокъ.

Кости могутъ развиваться или изъ соединительной ткани, или, какъ говорится, путемъ «окостенѣнія хряща». Но это выраженіе неправильно: это «окостенѣніе» состоитъ въ раствореніи хряща и въ образованіи кости заново на мѣстѣ разрушеннаго хряща. При развитіи костнаго скелета оба способа образованія костей часто происходятъ рядомъ. Кости скелета по большей части сначала возникаютъ въ видѣ хрящей. Затѣмъ,—по крайней мѣрѣ у длинныхъ костей,—на поверхности хряща образуется сплошной костный футляръ, состоящій изъ налегающихъ другъ на друга слоевъ. Самъ хрящъ начинаетъ разрушаться и его замѣщаетъ костная ткань, въ формѣ отдѣльныхъ листиковъ и перекладинъ, раздѣленныхъ сообщающимися другъ съ другомъ промежутками. Эти листики и перекладинки возникаютъ вслѣдствіе того, что костное вещество выстилаетъ



Чертежъ 1. Чертежъ 2.

Къ табл. II: строеніе костей. Тонкіе разрѣзы черезъ бедряную кость человѣка; лѣвый рисунокъ—черезъ нормальную кость, правый—черезъ косо сросшуюся въ мѣстѣ излома. По оригинальнымъ препаратамъ и снимкамъ рентгеновскими лучами проф. д-ра Дофлейна и проф. д-ра Валькгофа въ Мюнхенѣ.

Направленіе главныхъ костныхъ перекладинъ по линіямъ сжатія и растяженія въ шейкѣ бедряной кости ясно видно на черт. 1-мъ, а въ мѣстѣ излома—на черт. 2-мъ. Костныя перекладины у нижняго конца трубки кости распредѣляютъ нагрузку, дѣйствующую на стѣнки трубки, равномѣрно по всей поверхности суставной впадины. Въ косо сросшейся кости давленіе уже не дѣйствуетъ параллельно оси трубки; это измѣненіе условій требуетъ утолщенія стѣнокъ трубки,—только тогда она можетъ выдерживать ту же нагрузку, что и прежняя трубка съ болѣе тонкими стѣнками, но правильной столбообразной формы; также утолщены и костныя перекладины губчатой массы кости, а направленіе ихъ слегка измѣнено. Мѣсто бывшаго излома точно также поддерживается костными перекладинами. Вслѣдствіе изгиба косо сросшейся кости наружу, на стѣнку трубки ея съ внутренней стороны бедра дѣйствуетъ теперь бо̀льшая нагрузка, и поэтому съ внутренней стороны у нижняго конца кости костныя перекладины развиты значительно сильнѣе, чѣмъ съ наружной стороны.

Чертежъ 1. Чертежъ 2.

Къ табл. II: строеніе костей. Тонкіе разрѣзы черезъ бедренную кость человѣка; тяжелый рисунокъ— черезъ нормальную кость, правый—черезъ косо сросшуюся въ мѣстѣ излома. По окончаніи приготовленія и снимкамъ рентгеновскими лучами проф. д-ра Дофлейна и проф. д-ра Вагнгофа въ Мюнхенѣ.

Направленіе главныхъ костныхъ перекладинъ по линіямъ сжатія и растяженія въ шейкѣ бедренной кости видно на черт. 1-мъ, а въ мѣстѣ излома—на черт. 2-мъ. Костныя перекладины у нижняго конца трубки кости расширяются наружу, дѣйствуютъ на стѣнки трубки, равномѣрно по всей поверхности суставной впадины. Къ косо сросшейся кости давленіе уже не дѣйствуетъ перпендикулярно оси трубки; это измѣненіе условій требуетъ утолщенія стѣнокъ трубки,—только тогда она можетъ выдерживать ту же нагрузку, что и прежняя трубка съ болѣе тонкими стѣнками, но правильной столбообразной формы; такое утолщеніе и костныя перекладины трубчатой массы кости, а направленіе ихъ слѣдъ измѣнено. Мѣсто бывшаго излома тоже также подверживается костными перекладинами. Всѣдѣствіе нагрѣва косо сросшейся кости наружу, на стѣнку трубки ея внутренней стороны болѣе дѣйствуетъ теперь боль нагрузка, и поэтому съ внутренней стороны у нижнаго конца кости костныя перекладины значительно сильнѣе, чѣмъ съ наружной стороны.

Строеніе костей.

собою полости, образующіяся на мѣстѣ растворяющагося хряща. Такая кость называется губчатою. Если при продолжающемся отложеніи костнаго вещества промежутки и полости въ губчатой кости будутъ выполнены, то губчатая кость становится компактною. Она состоитъ тогда изъ концентрическихъ системъ пластинокъ, при чемъ внутри каждой системы пробѣгаетъ кровеносный сосудъ. Пространство, занимаемое сосудомъ, называется гаверзовымъ каналомъ, а окружающая его концентрическая система костныхъ пластинокъ—гаверзовою системою (рис. 81, 1). Обыкновенно «короткія кости» скелета состоятъ лишь на поверхности изъ компактной кости, а внутри—изъ губчатой.

Благодаря такому расположенію костнаго вещества, достигается при наименьшей тратѣ матеріала и, слѣдовательно, при наименьшемъ вѣсѣ—наибольшая работоспособность костей. Современное инженерное искусство не строитъ краны, мосты, эйфелевы башни, залы вокзаловъ и т. п. сооруженія изъ сплошныхъ, компактныхъ колоннъ и балокъ, а пользуется для этого полыми колоннами и сѣтью связанныхъ другъ съ другомъ мелкихъ балочекъ. Опыты и математическія изслѣдованія показали, что при нагрузкѣ колонны или горизонтальной балки отдѣльныя части ихъ находятся въ очень различныхъ условіяхъ, что только части, лежащія внутри такъ называемыхъ линій сжатія и растяженія, нагружены, остальныя же совершенно не работаютъ. Пустая внутри колонна обладаетъ почти такою же прочностью, какъ компактная колонна такой же толщины. «Та масса матеріала, изъ которой сдѣлана массивная балка, съ поперечникомъ въ 80 единицъ, выдерживающая грузъ въ 10 единицъ, можетъ выдержать грузъ въ 17 един., если изъ нея сдѣлать трубу съ наружнымъ діаметромъ въ 100 и съ внутреннимъ—въ 60 ед.; тотъ-же матеріалъ въ видѣ системы изъ десяти другъ въ друга вложенныхъ трубъ съ діаметромъ въ 200 ед. выдерживаетъ грузъ въ 31 ед. Если бы эта балка служила колонною и, будучи массивною, выдерживала грузъ, равный 10, то при второй формѣ этотъ грузъ могъ бы быть равенъ 21, а при третьей—60» (Г. фонъ-Мейеръ). Отдѣльныя мелкія балки при постройкахъ располагаются по линіямъ наиболѣе сильнаго сжатія и растяженія; такимъ образомъ всѣ онѣ вмѣстѣ оказываютъ возможно большое сопротивленіе давленію и способны выдержать ту же нагрузку, что и компактная постройка тѣхъ же размѣровъ. Конечно, вѣсъ первыхъ сооруженій значительно меньше вѣса вторыхъ.

Отношенія эти были разработаны въ теоріи и примѣнялись уже на практикѣ, когда было открыто, что въ скелетѣ высшихъ позвоночныхъ матеріалъ располагается въ полномъ согласіи съ законами механики. Длинныя кости скелета, дѣйствующія, какъ подпорки, каковы, напримѣръ, плечевая и бедряная кости, являются трубчатыми съ внутреннею полостью, наполненною костнымъ мозгомъ, а у птицъ—воздухомъ, подобно полымъ колоннамъ архитекторовъ. Перекладины въ губчатыхъ костяхъ,—на концахъ длинныхъ костей или внутри короткихъ костей,—располагаются не безъ порядка, а въ соотвѣтствіи съ назначеніемъ данной части скелета: онѣ проходятъ по линіямъ сжатія и растяженія, по которымъ дѣйствуютъ на кость нагрузка и силы мышцъ. Такъ напримѣръ, шейка бедряной кости работаетъ, какъ плечо подъемнаго крана. Если сконструировать для крана такой формы и съ соотвѣтственною нагрузкою линіи сжатія и растяженія, то онѣ точно изобразятъ собою расположеніе перекладинъ въ губчатой массѣ шейки бедряной кости. Перекладины перекрещиваются между собою перпендикулярно и образуютъ также перпендикуляры съ поверхностью кости; этимъ выключаются силы, дѣйствующія на перекладины сбоку (см. табл. 2). Компактныя стѣнки бедряной кости представляютъ ничто иное, какъ сомкнувшіяся перекладины губчатой кости. Въ губчатой массѣ шейки бедряной кости находятся, конечно, перекладинки и съ инымъ расположеніемъ, такъ какъ верхняя часть бедряной кости построена не только какъ грузоподъемный кранъ, но должна оказывать сопротивленіе также прикрѣпляющимся къ ея вертлугу,—мышцамъ. Открытіе закона расположенія перекладинъ въ губчатой кости было сдѣлано по препаратамъ анатома Герм. фонъ-Мейера цюрихскимъ математикомъ Кульманомъ (1821—1881), основателемъ графической статики.

Естественно, что въ хрящахъ матеріалъ не можетъ располагаться такимъ образомъ, какъ въ костяхъ, вслѣдствіе недостаточной прочности хряща. Расположеніе костнаго матеріала создавалось въ теченіе ряда поколѣній, постепенно, по мѣрѣ превращенія хрящевого скелета въ костный. Стадіи, проходимыя скелетомъ при его индивидуальномъ развитіи, тамъ и сямъ встрѣчаются у взрослыхъ, болѣе низко стоящихъ позвоночныхъ. При развитіи костнаго скелета изъ хрящевого прежде всего на поверхности хряща возникаетъ костная оболочка; эта стадія сохраняется у нѣкоторыхъ рыбъ, напримѣръ, у осетра. Слѣдующій шагъ въ развитіи состоитъ въ томъ, что хрящъ, окруженный костнымъ влагалищемъ разрушается, но замѣщается не костною же тканью, а костнымъ мозгомъ; такія кости встрѣчаются въ скелетѣ земноводныхъ. Только послѣ того происходитъ замѣщеніе хряща внутри костнаго влагалища посредствомъ губчатой костной ткани, какъ это можно видѣть на рядѣ формъ земноводныхъ и пресмыкающихся. При этомъ внутри кости могутъ сохраняться остатки хряща, какъ напримѣръ, у черепахи. Въ выше описанномъ наиболѣе совершенномъ видѣ строеніе костей встрѣчается только у млекопитающихъ и у птицъ.

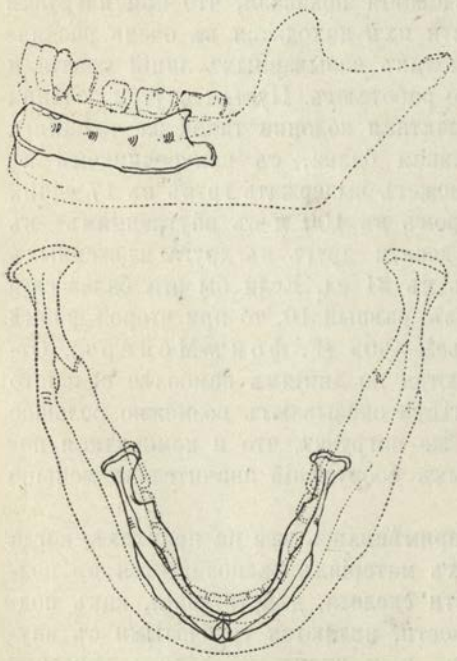


Рис. 82. **Очертаніе нижней челюсти новорожденнаго ребенка** внутри обозначеннаго пунктиромъ контура нижней челюсти взрослаго человѣка—при разсматриваніи сбоку и сверху. По Кёлликеру.

Интересно знать, почему кость принимаетъ строеніе, вполнѣ соотвѣтствующее законамъ механики. Мы здѣсь не имѣемъ дѣла просто съ унаслѣдованнымъ строеніемъ, но оно вызывается обыкновенно непосредственными вліяніями, дѣйствующими на кость. При неправильномъ сростаніи кости послѣ ея перелома строеніе ея отличается отъ нормальнаго; если направленіе линій сжатія и растяженія теперь не совпадаетъ съ направленіемъ прежнихъ перекладинъ въ кости, то въ губчатой кости происходитъ перестройка, и черезъ нѣкоторое время она оказывается построенною согласно требованіямъ механики. Послѣ такого измѣненія своей внутренней архитектуры кость можетъ снова функціонировать (Юл. Вольфъ). Такія измѣненія частей организма подъ вліяніемъ ихъ дѣятельности Вильг. Ру называетъ функціональными самообразованіями. Къ сожалѣнію, мы можемъ о силахъ, вызывающихъ ихъ, высказывать только предположенія; едва ли, однако, можно отрицать, что эти измѣненія въ кости происходятъ благодаря перемѣнѣ въ раздраженіи, дѣйствующемъ на костныя клѣтки. Максимальное раздраженіе, испытываемое клѣтками при нормальномъ расположеніи костныхъ перекладинъ, дѣйствуетъ на нихъ, такъ сказать, успокоительно, удерживаетъ ихъ на своихъ мѣстахъ. Перемѣна въ раздраженіи вызываетъ ихъ къ новой дѣятельности: при развитіи кости эти клѣтки дѣйствовали, какъ косте-образователи, остеобласты, а теперь—они становятся косте-разрушителями, остеоклстами, и снова растворяютъ костныя перекладины; затѣмъ происходитъ постройка новыхъ костныхъ перекладинъ, примыкающихъ къ неразрушеннымъ частямъ кости.

Такіе процессы разрушенія и новообразованія происходятъ въ костномъ скелетѣ, очевидно, гораздо чаще, чѣмъ можно было бы предполагать, судя по прочности этого скелета; при ростѣ многихъ костей они должны представлять обычное явленіе. Въ отличіе отъ хряща костная ткань растетъ не интерстиціально, а путемъ аппозиціи, т. е. путемъ отложенія новыхъ частицъ не между старыми, а поверхъ старыхъ. Однако, какая-нибудь сильно выпуклая кость молодого животнаго (напр., у человѣка—лобная) при такомъ

способѣ не могла бы превратиться въ менѣе выпуклую кость взрослаго; не могла бы также и сильно изогнутая нижняя челюсть ребенка превратиться въ челюсть мужчины,—не могла бы—даже и въ томъ случаѣ, если бы отложеніе частицъ кости происходило неодинаково въ различныхъ частяхъ ея: изъ челюсти взрослаго человѣка нельзя вырѣзать кусокъ по величинѣ и формѣ сходный съ челюстью ребенка (рис. 82). Поэтому, при ростѣ кости на ряду съ новообразованіемъ должно происходить и разрушеніе костной массы. Полость трубчатыхъ костей у взрослаго животнаго бываетъ такъ широка, что внутри ея помѣщается цѣликомъ вся кость молодого животнаго; слѣдовательно она раз-

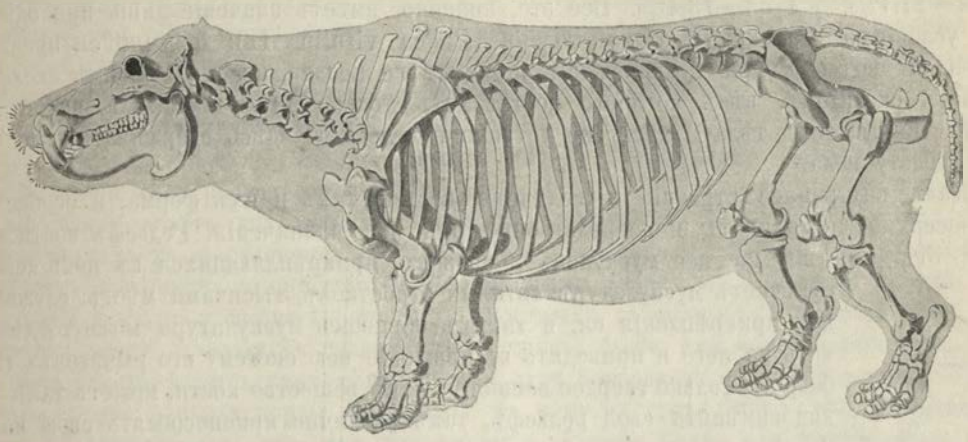


Рис. 83. Скелетъ бегемота (Hippopotamus amphibius L.). По Пандеру и Д'Альтону.

росталась путемъ разсасыванія кости, т. е. во время роста кости стѣнки ея постоянно разрушались (Кёлликеръ). Если бы мы и здѣсь, какъ выше при измѣненіи губчатой кости, за причину измѣненій приняли раздраженіе костныхъ клѣтокъ вслѣдствіе перемѣнившихся условій напряженія внутри соотвѣтственныхъ частей скелета, то весь метаморфозъ скелета при его развитіи представлялъ бы примѣръ функціональныхъ самообразованій.

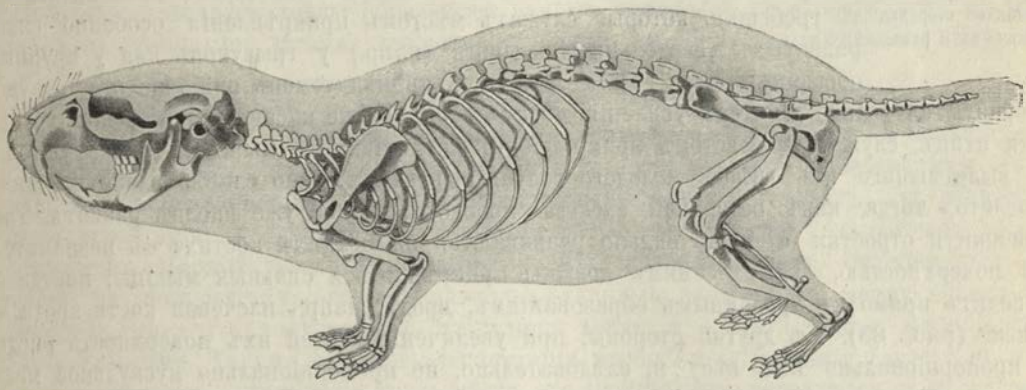


Рис. 84. Скелетъ лемминга (Myodes lemmus L.). По Пандеру и Д'Алтону.

Въ толщинѣ костей скелета также находятъ свое выраженіе простые законы механики. Никто иной, какъ Галилео Галилей (1564—1642) первый далъ механическое обоснованіе тому факту, что у крупныхъ животныхъ скелетъ построенъ крѣпче, чѣмъ у мелкихъ. «Легко доказать», говоритъ онъ, «что не только люди, но и сама природа не можетъ увеличивать свои созданія дальше извѣстныхъ границъ, не пользуясь для этого болѣе прочнымъ матеріаломъ и не дѣлая ихъ чудовищно толстыми; гигантское животное должно было бы обладать непомѣрной толщиной». Большія и толстыя кости представляютъ сами по себѣ значительную нагрузку для скелета, и поэтому, если вели-

чина ихъ переходитъ извѣстную границу, то скелетъ, выдерживая самъ себя, не можетъ выдержать дальнѣйшей нагрузки, если не будетъ построенъ изъ болѣе прочнаго матеріала. Сравненіе рисунковъ скелетовъ бегемота (рис. 83) и лемминга (рис. 84), сдѣланныхъ въ одинаковомъ размѣрѣ, очень ясно показываетъ на сколько тоньше скелетъ у болѣе мелкихъ животныхъ. То-же легко показать на цифрахъ: тяжесть всего скелета вмѣстѣ съ связками составляетъ у землеройки 7,9% вѣса ея тѣла, у домашней мыши—8,4%, у кролика въ 1 кил. вѣсомъ—9%, у кошки въ 2 кил. вѣсомъ—11,5%, у молодой таксы въ 4,8 кил.—14%, у человѣка—17—18%; у птицъ:—у королька—7,1%, у домашняго пѣтуха—11,7%, у гуся—13,4%. Все это, конечно, имѣетъ значеніе лишь при одинаковыхъ условіяхъ статики. Поэтому тюлень (Phoca vitulina L.), держащійся преимущественно въ водѣ, а при передвиженіи по землѣ не поддерживаемый своимъ скелетомъ, обладаетъ скелетомъ, вѣсъ котораго составляетъ только 11% вѣса тѣла, несмотря на то, что по тяжести тѣла тюлень не уступаетъ человѣку; здѣсь сдерживать тѣло помогаетъ скелету вода.

Какъ внутреннее строеніе и величина костей, такъ и ихъ форма, и особенности ихъ поверхности зависятъ непосредственно отъ ихъ назначенія. Рельефъ кости измѣняется отъ дѣйствія на нее мускуловъ и связокъ, прикрѣпляющихся къ ней: «скелетъ отвѣчаетъ мускулатурѣ сотнями отростковъ, тысячами мѣстъ, служащихъ для прикрѣпленія ея, и такимъ образомъ мускулатура можетъ дѣйствовать на него и приводить въ движеніе всю систему его рычаговъ» (Рауберъ). Только твердое вещество, какъ вещество кости, можетъ такъ тонко видоизмѣнять свой рельефъ, такъ различно приспособлять свою поверхность къ тянущимъ за нее мускуламъ. Хрящевыя части и ихъ отростки должны были бы быть гораздо грубѣе, чтобы представить мускуламъ достаточное сопротивленіе. Поэтому хрящевые скелеты имѣютъ болѣе неопредѣленныя, менѣе выработанныя формы, чѣмъ костяные. Увеличеніе площади прикрѣпленія мускула часто происходитъ во время индивидуальной жизни подъ вліяніемъ тяги мускула. Очевидно, ею раздражается покрывающая кость соединительная ткань, а это ведетъ къ отложенію новаго костнаго вещества. Такъ возникли на черепѣ млекопитающихъ тѣ гребешки, которые служатъ мѣстомъ прикрѣпленія особенно сильно развитыхъ жевательныхъ мышцъ (напр., у грызуновъ или у крупныхъ обезьянъ; рис. 217). У молодыхъ индивидуумовъ они еще отсутствуютъ, и образуются только по мѣрѣ усиленія мускулатуры. То же касается и гребешка грудной кости птицъ, служащаго мѣстомъ прикрѣпленія летательныхъ мышцъ: напр., у только что вылетѣвшаго изъ гнѣзда молодого голубя онъ значительно слабѣе развитъ, чѣмъ у взрослаго, тогда какъ остальной скелетъ молодого голубя уже вполнѣ развитъ. Такіе гребешки и отростки особенно сильно развиваются на мелкихъ костяхъ съ незначительною поверхностью, если къ нимъ должны прикрѣпляться сильныя мышцы; иногда это приводитъ прямо къ уродливымъ образованіямъ, вродѣ, напр., плечевой кости крота или стрижа (рис. 85). Съ другой стороны, при увеличеніи костей ихъ поверхность растетъ не пропорціонально ихъ вѣсу и, слѣдовательно, не пропорціонально мускульной массѣ, необходимой для ихъ движенія; вотъ почему при этомъ мѣста прикрѣпленія мышцъ должны образовывать особенно выдающіеся выступы, и скелетъ болѣе крупныхъ животныхъ сравнительно со скелетомъ мелкихъ всегда бываетъ болѣе бугристымъ и угловатымъ (ср. опять скелетъ бегемота и лемминга на рис. 83 и 84).

Рис. 85. Правая плечевая кость стрижа (Apus apus L.) со спинной стороны. Увелич. въ 3 раза.

а) Позвоночный столбъ.

Хрящевой и костяной осевой скелетъ развиваются вокругъ хорды. Какъ у ланцетника отъ хорды отходятъ служащія для опоры кожистыя образованія по направленію къ спинной и брюшной сторонѣ, такъ у низшихъ рыбъ къ хордѣ прилегаютъ хрящи. Послѣдніе однако не образуютъ, подобно первымъ, сплошныхъ трубокъ или пластинокъ,

такъ какъ въ такомъ случаѣ весьма страдала бы подвижность скелета; они представляютъ отдѣльные хрящики, такъ называемыя, дуги, опирающіеся своимъ основаніемъ въ хорду. Пара верхнихъ дугъ обнимаетъ собою спинной мозгъ (неврапофизы), а пара нижнихъ въ туловищѣ—часть полости тѣла, а въ хвостѣ—крупный кровеносный сосудъ (гемапофизы). Такая стадія сохраняется у круглоротыхъ (напр., у миноги) и у хрящевыхъ гоноидныхъ рыбъ (осетровыхъ). Отъ основанія дугъ происходитъ дальнѣйшее разростаніе хряща, обхватывающаго хорду въ видѣ кольца: такимъ путемъ возникаютъ обнимающія собою хорду хрящевыя тѣла позвонковъ, несущія пару верхнихъ и пару нижнихъ дугъ. Между тѣлами отдѣльныхъ позвонковъ располагаются подушечки изъ соединительной ткани, такъ называемые, межпозвоночныя связки, сквозь которыя также проходитъ хорда; благодаря ихъ эластичности позвоночный столбъ сохраняетъ свою подвижность. У рыбъ вслѣдствіе разростанія тѣлъ позвонковъ хорда въ средней части ихъ съуживается, но между тѣлами позвонковъ продолжаетъ расти дальше. Этимъ объясняется форма тѣлъ позвонковъ у рыбъ, а также у многихъ вымершихъ земноводныхъ и пресмыкающихся: тѣла позвонковъ ихъ—обоюдовогнуты, амфицёльны, т. е. спереди и сзади съ воронкообразнымъ углубленіемъ. Такъ, на мѣстѣ сплошного эластическаго тяжа,—хорды, возникаетъ расчлененный на позвонки позвоночный столбъ. Уже у многихъ селяхій тѣла позвонковъ становятся болѣе прочными вслѣдствіе отложенія въ ихъ хрящѣ углекислой извести; у высшихъ же рыбъ (костныхъ ганоидныхъ и у костистыхъ рыбъ), а также у всѣхъ остальныхъ позвоночныхъ, хрящъ болѣе или менѣе замѣщается костью, при чемъ окостенѣваютъ какъ тѣла, такъ и дуги позвонковъ. Съ образованіемъ позвоночнаго столба функція хорды переходитъ къ нему, и хорда, какъ уже излишняя, постепенно атрофируется; отъ нея сохраняются, однако, болѣе или менѣе ясные остатки у рыбъ и у млекопитающихъ въ такъ называемыхъ межпозвоночныхъ пластинкахъ, а у земноводныхъ и пресмыкающихся внутри тѣлъ позвонковъ.

Различныя ступени развитія позвоночника, наблюдаемыя нами у низшихъ и высшихъ позвоночныхъ, приблизительно соотвѣтствуютъ стадіямъ его филогенетическаго развитія. Въ общихъ чертахъ онѣ проходятся и при индивидуальномъ развитіи современными высшими позвоночными; напримѣръ, у зародыша млекопитающихъ сначала развивается только хорда, возникающая, какъ у ланцетника, изъ клѣточной полоски эпителія первичной кишки; вокругъ хорды образуются затѣмъ хрящевыя тѣла позвонковъ съ спинными и съ брюшными дугами, которыя въ концѣ концовъ окостенѣваютъ; хорда при этомъ исчезаетъ.

Въ сегментаціи позвоночника ярко, какъ въ зеркалѣ, отражается сегментація тѣла позвоночныхъ, но эта сегментація не является первичною, а обусловлена болѣе древнею сегментаціею мускулатуры. Сегментація мускулатуры унаслѣдована позвоночными отъ ихъ предковъ; она появляется у всѣхъ позвоночныхъ на раннихъ стадіяхъ ихъ развитія въ формѣ сегментаціи мезодерма, но у высшихъ позвоночныхъ при дальнѣйшемъ развитіи сглаживается. Первый зачатокъ сегментированнаго осевого скелета,—верхнія дуги—возникаютъ въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ соединительно-тканныя перегородки между мускульными сегментами, міосепты, подходятъ къ влагалищу хорды, т. е. всегда между двумя мускульными сегментами. Такимъ образомъ сегментація мышцъ и сегментація скелета не совпадаютъ, и позвонки, занимающіе то же мѣсто, что верхнія дуги, чередуются съ мускульными сегментами. Мускульные сегменты прилегаютъ сзади и спереди къ двумъ сосѣднимъ позвонкамъ и, слѣдовательно, могутъ ихъ сближать. Такъ позвонки служатъ мѣстами прикрѣпленія мускулатуры, двигающей туловище.

Въ зависимости отъ условій жизни прочность и подвижность позвоночника бываетъ различна, вслѣдствіе чего онъ можетъ имѣть разную форму. Подвижность его тѣмъ больше, чѣмъ свободнѣе соединены между собою позвонки или чѣмъ значительнѣе ихъ число. Наоборотъ, прочность позвоночника увеличивается по мѣрѣ того, какъ связь между позвонками становится тѣснѣе, а число ихъ уменьшается. Для изгибанія тѣла при плаваніи у рыбъ достаточно незначительной подвижности позвоночника. Здѣсь обоюдовогнутые

позвонки соединены между собою довольно тѣсно безъ сочлененій въ эластичный столбъ соединительно-тканными прослойками. Сжатая съ боковъ форма тѣла рыбъ допускаетъ изгибаніе ихъ въ горизонтальной плоскости и по большей части совсѣмъ не допускаетъ или лишь въ слабой степени—изгибаніе въ вертикальной. У большинства хвостатыхъ земноводныхъ и у всѣхъ пресмыкающихся, за исключеніемъ черепахъ,—позвонки сочленены другъ съ другомъ суставами, и это даетъ возможность изгибать тѣло змѣеобразно; такіе изгибы помогаютъ слабымъ, короткимъ ногамъ при передвиженіи животнаго по землѣ или сами служатъ для перемѣщенія его. Промежуточные хрящи, отдѣляющіе другъ отъ друга позвонки у низшихъ земноводныхъ, даютъ начало у высшихъ земноводныхъ и у современныхъ пресмыкающихся суставнымъ головкамъ позвонковъ; такая головка образуется или на задней поверхности тѣла позвонка (а на передней остается углубленіе:—спередивогнутые или процёльные позвонки, рис. 86), или, наоборотъ,—на передней (углубленіе-же остается на задней: сзадивогнутые или опистоцёльные позвонки). Подвижность позвоночнаго столба увеличивается съ возростаніемъ числа позвонковъ; особенно велико это число у безногихъ формъ, двигающихся по землѣ исключительно изгибаніемъ своего тѣла: у безногихъ земноводныхъ оно доходитъ до 275, а у змѣй—до 400. Такъ какъ у этихъ животныхъ тѣло прилегаетъ къ землѣ, то укрѣпленіе позвоночнаго столба въ средней его части не нужно. Иначе обстоитъ дѣло у безхвостыхъ земноводныхъ и у млекопитающихъ: здѣсь туловище временно или постоянно приподнято надъ землею и виситъ на двухъ парахъ конечностей. Позвоночный столбъ долженъ дать туловищу необходимую для такого положенія, прочную опору. У безхвостыхъ земноводныхъ (лягушекъ и пр.) подвижность позвоночника ограничивается уменьшеніемъ числа позвонковъ; вмѣстѣ съ крестцовымъ позвонкомъ, къ которому прикрѣпляется тазовой поясъ, ихъ здѣсь всего 9; за ними слѣдуетъ копчикова кость (рис. 89). Хотя позвонки сочленены здѣсь посредствомъ суставовъ (образуемыхъ тѣлами позвонковъ и особыми сочленевыми отростками дугъ), но движенія позвоночника очень стѣсняются суставными сумками и связками между позвонками. У млекопитающихъ позвоночникъ образуетъ, перекинутую между передними и задними конечностями, арку. У мелкихъ млекопитающихъ позвонки могутъ сохранять бо̀льшую подвижность, что возможно при большей выпуклости дуги (арки), образуемой позвоночникомъ. У болѣе крупныхъ млекопитающихъ нагрузка на туловищную часть позвоночника такъ велика, что она не можетъ сохранять своей подвижности. Вотъ почему левъ не можетъ выгибать своей спины такимъ горбомъ, какъ кошка. Позвонки связываются здѣсь тѣснѣе, а поэтому болѣе значительная выпуклость дуги позвоночника является излишнею (ср. бегемота и лемминга, рис. 83 и 84). Кирпичи, изъ которыхъ построена эта дуга или арка, т. е. позвонки, на обоихъ ея концахъ крѣпче, а въ выше лежащей средней части ея слабѣе; у лошади, напримѣръ, 1. грудной позвонокъ имѣетъ 7,2 сант. длины и 6 сант. ширины; 6-ой поясничный позвонокъ—5,3 сант. длины и 6 сант. ширины, 11-й же спинной позвонокъ, занимающій вершину выпуклости дуги (арки), имѣетъ всего 4,7 сант. длины и 5,1 сант. ширины. Тѣла позвонковъ у млекопитающихъ соединены не посред-

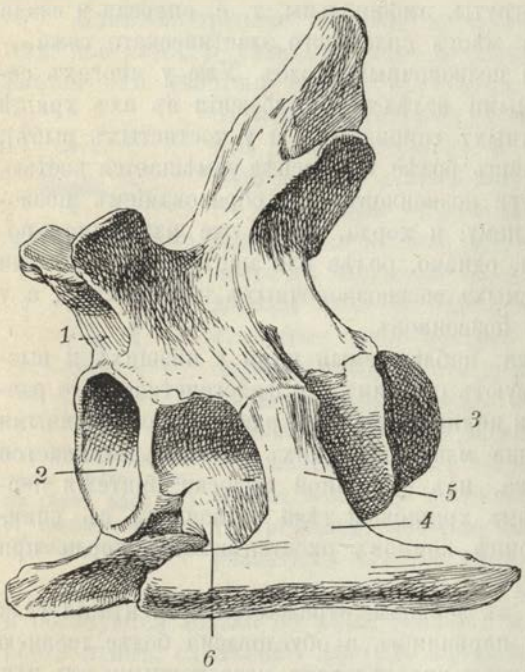


Рис. 86. Шейный позвонокъ гавіала (Rhamphostoma gangeticum Gmel.) съ лѣвой стороны: 1—каналъ спинного мозга, 2—суставная впадина, 3—суставная головка, 4—рудиментарное ребро, прикрѣпляющееся двумя головками (5 и 6) къ тѣлу позвонка.

ствомъ сочлененій, а посредствомъ эластическихъ межпозвоночныхъ пластинокъ, но на верхнихъ дугахъ находятся сочленевые отростки. Наконецъ, у птицъ, у которыхъ туловище покоится только на двухъ конечностяхъ, часть позвоночника, лежащая болѣе или менѣе горизонтально, почти совершенно утратила свою подвижность: значительное число позвонковъ какъ сзади, такъ и спереди мѣста опоры, въ области таза—неподвижно срослись. Неподвижность туловищной части позвоночника здѣсь вознаграждается подвижностью позвонковъ шеи, связанныхъ другъ съ другомъ сѣдлообразными суставами. Подвижность шеи птицъ особенно увеличивается также благодаря увеличенію числа шейныхъ позвонковъ.

Если масса и число мышцъ прикрѣпляющихся къ позвонкамъ—значительны, то должна быть значительна также поверхность для ихъ прикрѣпленія. Для этой цѣли служатъ отростки позвонковъ: на спинѣ, тамъ, гдѣ сходятся верхнія дуги, отходитъ непарный остистый отростокъ, а въ стороны отъ тѣла позвонка—поперечные отростки. Степень развитія этихъ отростковъ соотвѣтствуетъ ихъ назначенію, служатъ ли они для прикрѣпленія мускуловъ, или для прикрѣпленія связокъ, поддерживающихъ тяжесть какой-нибудь части тѣла (напримѣръ, у нѣкоторыхъ млекопитающихъ—тяжесть головы удерживается затылочною связкою, прикрѣпляющеюся къ остистымъ отросткамъ грудныхъ позвонковъ). Прикрѣпляющіеся къ нимъ мускулы служатъ не столько для движенія самихъ позвонковъ, сколько для движеній связанныхъ съ ними другихъ частей скелета; напримѣръ, у птицъ, у которыхъ шея очень подвижна, отростки шейныхъ позвонковъ развиты слабо.

Итакъ, хотя позвонки вездѣ построены по одному и тому же основному плану, но смотря по выполняемымъ ими задачамъ они бываютъ очень различны,—и не только у различныхъ животныхъ, но и въ позвоночникѣ одного и того-же животнаго. Послѣднее зависитъ отъ разницы въ назначеніи позвонковъ въ различныхъ частяхъ позвоночника; при этомъ можетъ быть различна ихъ величина и форма, особенности ихъ отростковъ и ихъ отношеніе другъ къ другу. Такимъ образомъ въ позвоночномъ столбѣ обозначаются отдѣльные участки, отдѣлы. Границы ихъ, вообще говоря, указываются мѣстами прикрѣпленія конечностей къ тѣлу: отъ головы до мѣста прикрѣпленія переднихъ конечностей простирается шейный отдѣлъ; за нимъ слѣдуетъ туловищный отдѣлъ до мѣста прикрѣпленія заднихъ конечностей; послѣднія связаны съ тазомъ, соединеннымъ съ позвоночникомъ непосредственно и мѣсто прикрѣпленія таза опредѣляетъ собою крестцовый отдѣлъ; отъ него до конца позвоночника идетъ хвостовой отдѣлъ. Такъ какъ переднія конечности или плечевой поясъ не прикрѣпляются непосредственно къ позвоночнику, а только прилегаютъ къ ребрамъ, то граница между шеей и туловищемъ плечевымъ поясомъ обозначается неточно, и первый туловищный позвонокъ узнается не по своему отношенію къ плечевому поясу, а по вполнѣ развитымъ, прикрѣпляющимся къ нему ребрамъ. Задніе туловищные позвонки часто несутъ только рудиментарныя ребра и тогда ихъ называютъ поясничными позвонками въ отличіе отъ грудныхъ.

У рыбъ, конечности которыхъ не имѣютъ отношенія къ позвоночнику, различія между отдѣлами позвоночника всего менѣе выражены. Если существуютъ ребра, то можно отличить несущіе ребра грудные позвонки отъ остальныхъ, хвостовыхъ; если же нѣтъ реберъ, какъ у многихъ селяхій, нѣкоторыхъ ганоидныхъ и пучкожаберныхъ (изъ костистыхъ, напримѣръ, у морского конька, Hippocampus),—то всѣ позвонки примѣрно—одинаковы. Также у безногихъ земноводныхъ и у безногихъ пресмыкающихся (змѣй и у кольчатыхъ ящерицъ) существуютъ только два отдѣла позвоночника.

Отдѣлы позвоночника по своему объему неодинаковы и могутъ отличаться даже у близкихъ видовъ, при чемъ одинъ отдѣлъ разростается на счетъ другого. Особенно часто замѣтно это на грудныхъ и поясничныхъ позвонкахъ: напримѣръ у полосатой гіены—16 грудныхъ и 4 поясничныхъ позвонка, а у пятнистой—15 и 5; у медвѣдей и куницъ—14 грудныхъ и 6 поясничныхъ позвонковъ, а у кошекъ и собакъ—13 и 7. Въ крестцовомъ отдѣлѣ позвоночника птицъ и млекопитающихъ къ небольшому первоначальному

*

числу позвонковъ присоединяется затѣмъ различное число туловищныхъ и хвостовыхъ, принимающихъ также участіе въ поддерживаніи таза и нерѣдко сростающихся съ крестцовыми позвонками въ одну общую часть скелета.

Шейные позвонки отличаются полнымъ отсутствіемъ или рудиментарнымъ состояніемъ (рис. 86) реберъ. Они тѣмъ многочисленнѣе, чѣмъ подвижнѣе шея. У рыбъ шея еще не дифференцировалась. Земноводныя имѣютъ уже одинъ позвонокъ, который можно назвать шейнымъ. Наоборотъ, у пресмыкающихся число ихъ вообще велико: у ящерицъ и родственныхъ группъ оно колеблется между восьмью и десятью, у нѣкоторыхъ вымершихъ формъ оно необыкновенно возростаетъ и, напримѣръ, у плезіозавровъ доходитъ до сорока. У птицъ число шейныхъ позвонковъ также значительно, и поэтому шея ихъ очень подвижна: самымъ незначительнымъ числомъ, 9, обладаютъ нѣкоторыя пѣвчія птицы, лебеди-же имѣютъ 23—25 шейныхъ позвонковъ. Если шея длинна, то тяжесть головы дѣйствуетъ на длинное плечо рычага и поэтому голову труднѣе держать; шея птицъ образуетъ тогда S-образный изгибъ (напримѣръ у лебедя или фламинго), и голова поддерживается въ равновѣсіи какъ бы на рессорѣ. У млекопитающихъ постоянно встрѣчается семь шейныхъ позвонковъ, будетъ ли шея коротка, какъ у кита, или длинна, какъ у жираффы. Вслѣдствіе такого незначительнаго числа позвонковъ и отсутствія сочлененій между тѣлами ихъ шея млекопитающихъ, даже будучи длинною, мало подвижна. Только у непарнокопытныхъ подвижность шеи болѣе значительна, благодаря тому, что тѣла позвонковъ здѣсь имѣютъ сзади выемку и могутъ легко двигаться по межпозвоночнымъ пластинкамъ, которыя служатъ суставными головками. Тамъ, гдѣ шея должна быть особенно сильно укрѣплена, шейные позвонки становятся короткими и могутъ даже сростаться. Такъ, у крота срослись второй, третій и четвертый шейные позвонки, у роющаго на подобіе крота грызуна Siphneus срослись отъ третьяго по седьмой, наконецъ,—у нѣкоторыхъ китовъ (Balaena, Hyperoodon) срослись всѣ шейные позвонки. Исключеніе по отношенію къ числу шейныхъ позвонковъ у млекопитающихъ представляютъ только нѣкоторые лѣнивцы: у Choloepus hoffmanni Ptrs. только шесть шейныхъ позвонковъ, а у рода Bradypus наоборотъ—девять, благодаря тому, что у него въ шейные позвонки превратились два туловищныхъ. Поэтому у вида Bradypus ai (Br. tridactylus Cuv.) шея обладаетъ такою подвижностью, какъ ни у одного изъ млекопитающихъ: онъ можетъ поворачивать свою морду совершенно на спину.—Объ особой формѣ двухъ переднихъ шейныхъ позвонковъ у высшихъ позвоночныхъ (Amniota) мы будемъ говорить при разсмотрѣніи черепа.

Туловищный отдѣлъ позвоночника тянется отъ шеи до позвонковъ, поддерживающихъ тазъ. Начало его указывается первымъ вполнѣ развитымъ ребромъ. Ребра представляютъ парные хрящевые или костные придатки позвонковъ, простирающіеся внутри соединительно-тканныхъ перегородокъ между мускульными сегментами. Хотя полнаго развитія ребра достигаютъ у туловищныхъ позвонковъ, но вообще они могутъ существовать у каждаго позвонка. Такъ, у пресмыкающихся, у птицъ и отчасти у млекопитающихъ остатки реберъ мы находимъ въ шейныхъ и особенно въ хвостовыхъ позвонкахъ. Въ шейной области каждое ребро, прикрѣпляясь къ позвонку въ двухъ пунктахъ, ограничиваетъ собою снаружи отверстіе, а всѣ эти отверстія вмѣстѣ съ каждой стороны позвоночника образуютъ собою короткій каналъ, въ которомъ проходитъ кровеносный сосудъ. Въ хвостовой части ребра, сходясь подъ позвоночникомъ своими концами, охватываютъ собою также каналъ для крупнаго кровеноснаго сосуда. У рыбъ ребра находятся въ стѣнкахъ полости тѣла на всемъ ея протяженіи. Своими нижними концами они не соединяются здѣсь съ грудною костью. Нѣкоторыя рыбы обладаютъ горизонтальными ребрами, которыя служатъ, конечно, только для прикрѣпленія мышцъ или для поддержки перегородокъ между мышцами. У земноводныхъ ребра развиты слабо. Наоборотъ, у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ они обхватываютъ собою въ видѣ обручей переднюю часть полости тѣла и соединяются своими нижними концами съ особою частью скелета,—съ грудною костью. Послѣдняя возникаетъ (вѣроятно и филогенетически) рядомъ съ пле-

чевымъ поясомъ путемъ соединенія другъ съ другомъ хрящевыхъ концовъ соотвѣтственныхъ реберъ; тамъ, гдѣ вмѣстѣ съ передними конечностями отсутствуетъ плечевой поясъ, нѣтъ и грудной кости (напримѣръ, у змѣй). Грудные позвонки, ребра и грудная кость образуютъ прочный остовъ вокругъ передняго отдѣла полости тѣла, такъ называемую грудную клѣтку или грудную коробку, защищающую внутренніе органы постояннаго объема,—сердце и легкія. Ребра, по крайней мѣрѣ—задніе, принимаютъ также участіе въ поддерживаніи органовъ брюшной полости тѣла; поэтому у млекопитающихъ, съ болѣе тяжелыми внутренностями, каковы—крупныя растеніеядныя копытныя животныя, ребра идутъ далѣе назадъ, чѣмъ у хищныхъ; хищныя обладаютъ, такимъ образомъ, болѣе длиннымъ поясничнымъ отдѣломъ позвоночника. Для того, чтобы грудная клѣтка могла расширяться и сужаться, ребра должны прикрѣпляться къ позвонкамъ подвижно:—они прикрѣпляются посредствомъ двухъ суставовъ—однимъ—къ тѣлу позвонка, другимъ—къ поперечному отростку. Этимъ ограничивается подвижность ребра при вращеніи его вокругъ его оси, но зато сохраняется прочность грудной коробки.

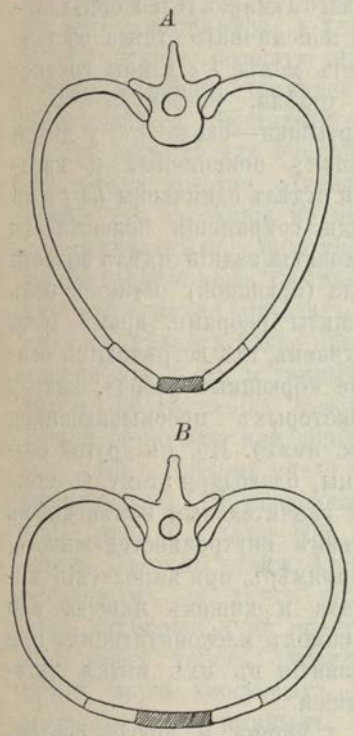


Рис. 87. Схематичный поперечный разрѣзъ черезъ грудную клѣтку—*A*—млекопитающаго, бѣгающаго на четырехъ ногахъ и—*B*—человѣка. Грудная кость заштрихована. По Видерсгейму.

О движеніи грудной клѣтки мы будемъ говорить въ главѣ объ органахъ дыханія, а здѣсь остановимся только на формѣ ея. Эта форма зависитъ съ одной стороны отъ тяжести самого скелета и мягкихъ частей тѣла, съ другой,—отъ прикрѣпленія переднихъ конечностей. Если тѣло опирается на всѣ четыре конечности, то чѣмъ ближе переднія конечности придвинуты къ позвоночнику, тѣмъ лучше онѣ сдерживаютъ тяжесть тѣла; но съ придвиженіемъ конечностей къ позвоночнику передняя часть грудной клѣтки должна съуживаться. Сходнымъ образомъ измѣняется видъ грудной клѣтки и отъ дѣйствія ея собственной тяжести, благодаря которой грудная клѣтка становится въ поперечномъ разрѣзѣ клиновидною или сердцеобразною, и при томъ тѣмъ сильнѣе, чѣмъ крупнѣе животное. Это мы видимъ у хамелеоновъ изъ пресмыкающихся и у бѣгающихъ на четырехъ ногахъ млекопитающихъ (рис. 87 A). Если, однако, конечности коротки и тѣло или прилегаетъ къ землѣ (какъ у большей части пресмыкающихся или у крота), или поддерживается водою (какъ у водяныхъ млекопитающихъ), то тяжесть грудной клѣтки не дѣйствуетъ на ея форму и послѣдняя принимаетъ видъ сжатаго боченка. Ту же форму грудная клѣтка имѣетъ у млекопитающихъ, держащихъ свое тѣло вертикально (рис. 87 B); здѣсь тяжесть скелета и внутреннихъ органовъ дѣйствуетъ на позвоночникъ не перпендикулярно, а параллельно. Если бы грудная коробка при этомъ оставалась въ поперечномъ разрѣзѣ сердцеобразною, то тяжесть ея дѣйствовала бы на слишкомъ длинное плечо рычага; съ увеличеніемъ же боковой выпуклости реберъ центръ тяжести грудной клѣтки приближается къ точкѣ опоры, т. е. къ позвоночнику и такимъ образомъ статическія условія улучшаются. Вотъ почему млекопитающія съ вертикально поставленнымъ тѣломъ, каковы прыгающія на заднихъ конечностяхъ тушканчикъ и кенгуру, а особенно высшія обезьяны и человѣкъ, обладаютъ грудною клѣткою, поперечный діаметръ которой превосходитъ средній продольный.

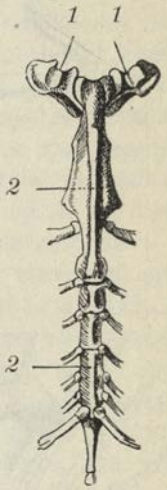


Рис. 88. Ключица, грудная кость и прикрѣпленіе къ ней реберъ у крота. 1 ключица съ выступами для прикрѣплевія мускуловъ; 2 гребешекъ грудной кости. По Пандеру и Д'Альтону.

числу позвонковъ присоединяется затѣмъ различное число туловищныхъ и хвостовыхъ, принимающихъ также участіе въ поддерживаніи таза и нерѣдко сростающихся съ крестцовыми позвонками въ одну общую часть скелета.

Шейные позвонки отличаются полнымъ отсутствіемъ или рудиментарнымъ состояніемъ (рис. 86) реберъ. Они тѣмъ многочисленнѣе, чѣмъ подвижнѣе шея. У рыбъ шея еще не дифференцировалась. Земноводныя имѣютъ уже одинъ позвонокъ, который можно назвать шейнымъ. Наоборотъ, у пресмыкающихся число ихъ вообще велико: у ящерицъ и родственныхъ группъ оно колеблется между восьмью и десятью, у нѣкоторыхъ вымершихъ формъ оно необыкновенно возростаетъ и, напримѣръ, у плезіозавровъ доходитъ до сорока. У птицъ число шейныхъ позвонковъ также значительно, и поэтому шея ихъ очень подвижна: самымъ незначительнымъ числомъ, 9, обладаютъ нѣкоторыя пѣвчія птицы, лебеди-же имѣютъ 23—25 шейныхъ позвонковъ. Если шея длинна, то тяжесть головы дѣйствуетъ на длинное плечо рычага и поэтому голову труднѣе держать; шея птицъ образуетъ тогда S-образный изгибъ (напримѣръ у лебедя или фламинго), и голова поддерживается въ равновѣсіи какъ бы на рессорѣ. У млекопитающихъ постоянно встрѣчается семь шейныхъ позвонковъ, будетъ ли шея коротка, какъ у кита, или длинна, какъ у жираффы. Вслѣдствіе такого незначительнаго числа позвонковъ и отсутствія сочлененій между тѣлами ихъ шея млекопитающихъ, даже будучи длинною, мало подвижна. Только у непарнокопытныхъ подвижность шеи болѣе значительна, благодаря тому, что тѣла позвонковъ здѣсь имѣютъ сзади выемку и могутъ легко двигаться по межпозвоночнымъ пластинкамъ, которыя служатъ суставными головками. Тамъ, гдѣ шея должна быть особенно сильно укрѣплена, шейные позвонки становятся короткими и могутъ даже сростаться. Такъ, у крота срослись второй, третій и четвертый шейные позвонки, у роющаго на подобіе крота грызуна Siphneus срослись отъ третьяго по седьмой, наконецъ,—у нѣкоторыхъ китовъ (Balaena, Hyperoodon) срослись всѣ шейные позвонки. Исключеніе по отношенію къ числу шейныхъ позвонковъ у млекопитающихъ представляютъ только нѣкоторые лѣнивцы: у Choloepus hoffmanni Ptrs. только шесть шейныхъ позвонковъ, а у рода Bradypus наоборотъ—девять, благодаря тому, что у него въ шейные позвонки превратились два туловищныхъ. Поэтому у вида Bradypus ai (Br. tridactylus Cuv.) шея обладаетъ такою подвижностью, какъ ни у одного изъ млекопитающихъ: онъ можетъ поворачивать свою морду совершенно на спину.—Объ особой формѣ двухъ переднихъ шейныхъ позвонковъ у высшихъ позвоночныхъ (Amniota) мы будемъ говорить при разсмотрѣніи черепа.

Туловищный отдѣлъ позвоночника тянется отъ шеи до позвонковъ, поддерживающихъ тазъ. Начало его указывается первымъ вполнѣ развитымъ ребромъ. Ребра представляютъ парные хрящевые или костные придатки позвонковъ, простирающіеся внутри соединительно-тканныхъ перегородокъ между мускульными сегментами. Хотя полнаго развитія ребра достигаютъ у туловищныхъ позвонковъ, но вообще они могутъ существовать у каждаго позвонка. Такъ, у пресмыкающихся, у птицъ и отчасти у млекопитающихъ остатки реберъ мы находимъ въ шейныхъ и особенно въ хвостовыхъ позвонкахъ. Въ шейной области каждое ребро, прикрѣпляясь къ позвонку въ двухъ пунктахъ, ограничиваетъ собою снаружи отверстіе, а всѣ эти отверстія вмѣстѣ съ каждой стороны позвоночника образуютъ собою короткій каналъ, въ которомъ проходитъ кровеносный сосудъ. Въ хвостовой части ребра, сходясь подъ позвоночникомъ своими концами, охватываютъ собою также каналъ для крупнаго кровеноснаго сосуда. У рыбъ ребра находятся въ стѣнкахъ полости тѣла на всемъ ея протяженіи. Своими нижними концами они не соединяются здѣсь съ грудною костью. Нѣкоторыя рыбы обладаютъ горизонтальными ребрами, которыя служатъ, конечно, только для прикрѣпленія мышцъ или для поддержки перегородокъ между мышцами. У земноводныхъ ребра развиты слабо. Наоборотъ, у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ они обхватываютъ собою въ видѣ обручей переднюю часть полости тѣла и соединяются своими нижними концами съ особою частью скелета,—съ грудною костью. Послѣдняя возникаетъ (вѣроятно и филогенетически) рядомъ съ пле-

чевымъ поясомъ путемъ соединенія другъ съ другомъ хрящевыхъ концовъ соотвѣтственныхъ реберъ; тамъ, гдѣ вмѣстѣ съ передними конечностями отсутствуетъ плечевой поясъ, нѣтъ и грудной кости (напримѣръ, у змѣй). Грудные позвонки, ребра и грудная кость образуютъ прочный остовъ вокругъ передняго отдѣла полости тѣла, такъ называемую грудную клѣтку или грудную коробку, защищающую внутренніе органы постояннаго объема,—сердце и легкія. Ребра, по крайней мѣрѣ—задніе, принимаютъ также участіе въ поддерживаніи органовъ брюшной полости тѣла; поэтому у млекопитающихъ, съ болѣе тяжелыми внутренностями, каковы—крупныя растеніеядныя копытныя животныя, ребра идутъ далѣе назадъ, чѣмъ у хищныхъ; хищныя обладаютъ, такимъ образомъ, болѣе длиннымъ поясничнымъ отдѣломъ позвоночника. Для того, чтобы грудная клѣтка могла расширяться и сужаться, ребра должны прикрѣпляться къ позвонкамъ подвижно:—они прикрѣпляются посредствомъ двухъ суставовъ—однимъ—къ тѣлу позвонка, другимъ—къ поперечному отростку. Этимъ ограничивается подвижность ребра при вращеніи его вокругъ его оси, но зато сохраняется прочность грудной коробки.

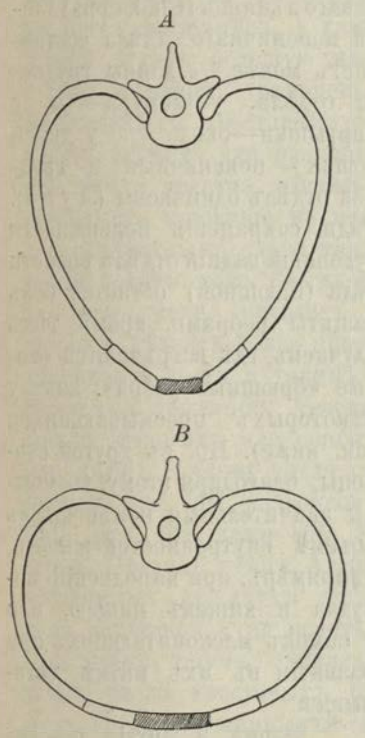


Рис. 87. Схематичный поперечный разрѣзъ черезъ грудную клѣтку—*A*—млекопитающаго, бѣгающаго на четырехъ ногахъ и—*B*—человѣка. Грудная кость заштрихована. По Виндерсгейму.

О движеніи грудной клѣтки мы будемъ говорить въ главѣ объ органахъ дыханія, а здѣсь остановимся только на формѣ ея. Эта форма зависитъ съ одной стороны отъ тяжести самого скелета и мягкихъ частей тѣла, съ другой,—отъ прикрѣпленія переднихъ конечностей. Если тѣло опирается на всѣ четыре конечности, то чѣмъ ближе переднія конечности придвинуты къ позвоночнику, тѣмъ лучше онѣ сдерживаютъ тяжесть тѣла; но съ придвиженіемъ конечностей къ позвоночнику передняя часть грудной клѣтки должна съуживаться. Сходнымъ образомъ измѣняется видъ грудной клѣтки и отъ дѣйствія ея собственной тяжести, благодаря которой грудная клѣтка становится въ поперечномъ разрѣзѣ клиновидною или сердцеобразною, и при томъ тѣмъ сильнѣе, чѣмъ крупнѣе животное. Это мы видимъ у хамелеоновъ изъ пресмыкающихся и у бѣгающихъ на четырехъ ногахъ млекопитающихъ (рис. 87 A). Если, однако, конечности коротки и тѣло или прилегаетъ къ землѣ (какъ у большей части пресмыкающихся или у крота), или поддерживается водою (какъ у водяныхъ млекопитающихъ), то тяжесть грудной клѣтки не дѣйствуетъ на ея форму и послѣдняя принимаетъ видъ сжатаго боченка. Ту же форму грудная клѣтка имѣетъ у млекопитающихъ, держащихъ свое тѣло вертикально (рис. 87 B); здѣсь тяжесть скелета и внутреннихъ органовъ дѣйствуетъ на позвоночникъ не перпендикулярно, а параллельно. Если бы грудная коробка при этомъ оставалась въ поперечномъ разрѣзѣ сердцеобразною, то тяжесть ея дѣйствовала бы на слишкомъ длинное плечо рычага; съ увеличеніемъ же боковой выпуклости реберъ центръ тяжести грудной клѣтки приближается къ точкѣ опоры, т. е. къ позвоночнику и такимъ образомъ статическія условія улучшаются. Вотъ почему млекопитающія съ вертикально поставленнымъ тѣломъ, каковы прыгающія на заднихъ конечностяхъ тушканчикъ и кенгуру, а особенно высшія обезьяны и человѣкъ, обладаютъ грудною клѣткою, поперечный діаметръ которой превосходитъ средній продольный.

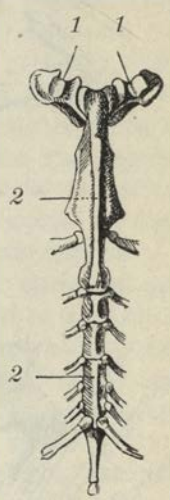


Рис. 88. Ключица, грудная кость и прикрѣпленіе къ ней реберъ у крота. 1 ключица съ выступами для прикрѣпленія мускуловъ; 2 гребешекъ грудной кости. По Пандеру и Д'Альтону.

Поддерживаемая ребрами грудная кость служитъ также мѣстомъ прикрѣпленія мускуловъ переднихъ конечностей. Поэтому развитіе ея обусловливается важностью и назначеніемъ этихъ конечностей. Вотъ почему у пресмыкающихся и млекопитающихъ она менѣе развита, чѣмъ у птицъ: у послѣднихъ она превращается въ большую плоскую кость съ болѣе или менѣе высокимъ гребнемъ, служащимъ для прикрѣпленія крыловыхъ мышцъ (см. ниже въ главѣ о полетѣ). Гребешокъ, хотя и незначительной высоты, находится также на грудной кости летающихъ и роющихъ млекопитающихъ,—у летучихъ мышей и у крота (рис. 88).

Ребра значительно стѣсняютъ подвижность туловищныхъ позвонковъ. Поэтому у млекопитающихъ движенія туловищнаго отдѣла позвоночника сосредоточиваются главнымъ образомъ въ его задней части, въ поясничномъ участкѣ, гдѣ нѣтъ реберъ. Какое значеніе имѣетъ длина поясничнаго отдѣла для подвижности, видно изъ сопоставленія слѣдующихъ цифръ: у неповоротливаго лѣнивца (Choloepus) длина поясничнаго отдѣла составляетъ менѣе $^1/_6$ длины грудного отдѣла, у лемура—$^3/_4$, у мартышки—около $^5/_6$, у дикой кошки — поясничный и грудной отдѣлъ одинаковы (Л у ц е). Ради сохраненія подвижности туловища задній отдѣлъ полости тѣла (брюшной) остается безъ защиты ребрами, кромѣ тѣхъ случаевъ, гдѣ встрѣчаются особые «брюшные ребра», какъ у нѣкоторыхъ пресмыкающихся (см. ниже). Но, съ другой стороны, благодаря этому, возможны значительныя измѣненія въ объемѣ внутренностей живота, напримѣръ, при наполненіи желудка и кишекъ пищею, или у самокъ млекопитающихъ при развитіи въ ихъ маткѣ дѣтенышей.

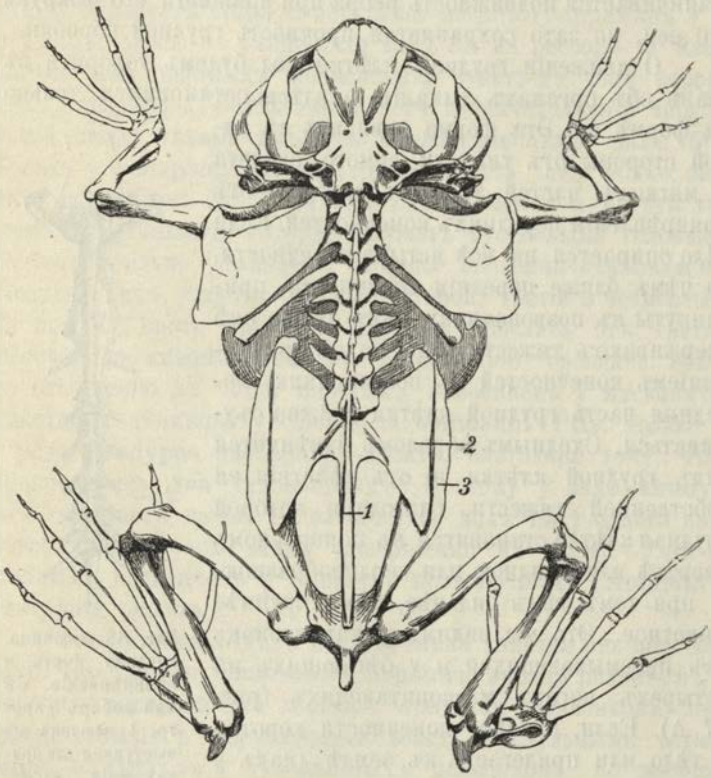


Рис. 89. Скелетъ американской жабы (Pipa americana Laur.). 1 копчикова кость, 2 поперечный отростокъ крестцеваго позвонка, 3 подвздошная кость таза.

Форма и другія особенности крестцовыхъ позвонковъ опредѣляются тѣмъ, что на нихъ держится тазъ, и такимъ образомъ они служатъ опорой для заднихъ конечностей. Поэтому они достигаютъ бо̀льшихъ размѣровъ, чѣмъ остальные позвонки, имѣютъ сильные, обыкновенно расширенные поперечные отростки и часто сростаются другъ съ другомъ и съ сосѣдними позвонками. Первоначальное число крестцовыхъ позвонковъ незначительно: у земноводныхъ только одинъ крестцовый позвонокъ; у пресмыкающихся тоже одинъ или чаще два; соотвѣтственно близкому родству съ пресмыкающимися у зародышей птицъ существуетъ также два крестцовыхъ позвонка; у млекопитающихъ первоначально существовали только одинъ или два крестцовыхъ позвонка. Тамъ, гдѣ заднія конечности имѣютъ большое значеніе для передвиженія, это отражается на строеніи крестцовыхъ позвонковъ. Такъ, единственный крестцовый позвонокъ безхвостыхъ земноводныхъ часто сильно развивается и его поперечные отростки расширяются на подобіе крыльевъ (рис. 89). У птицъ и многихъ млекопитающихъ съ крестцовымъ позвонкомъ сростается нѣкоторое число сосѣднихъ позвон-

ковъ въ одну крестцовую кость и придаютъ аппарату, поддерживающему тазъ, большую крѣпость. Въ особенности это бросается въ глаза у птицъ, гдѣ заднія конечности несутъ на себѣ тяжесть всего тѣла; здѣсь въ образованіи крестца могутъ участвовать до 23 позвонковъ. У млекопитающихъ съ двумя крестцовыми позвонками соединяются до 11 хвостовыхъ позвонковъ.

Всего болѣе измѣнчивъ по своему устройству конечный отдѣлъ позвоночнаго столба; онъ столь-же измѣнчивъ, сколь измѣнчиво его назначенье. У рыбъ нельзя говорить собственно о хвостовомъ отдѣлѣ. Здѣсь въ формѣ позвонковъ во всемъ позвоночномъ столбѣ замѣчаются лишь незначительныя различья. Это зависитъ отъ того, что весь позвоночный столбъ имѣетъ одно назначенье. Конечный отдѣлъ туловища принимаетъ существенное, если не главное, участье въ тѣхъ извилистыхъ движеніяхъ тѣла, при помощи которыхъ рыбы передвигаются. Если называть хвостовыми позвонками позвонки, не несущіе реберъ, то такое опредѣленіе примѣнимо лишь тамъ, гдѣ вообще есть ребра, послѣднихъ же у многихъ рыбъ мы не встрѣчаемъ; но даже и въ первомъ случаѣ такое опредѣленіе очень не точно; напримѣръ, у камбаловыхъ нужно было-бы въ такомъ случаѣ считать за хвостовой отдѣлъ бо́льшую часть позвоночника, такъ какъ здѣсь полость тѣла, а слѣдовательно и ребра ограничены отдѣломъ тѣла, лежащимъ совсѣмъ впереди. У хвостатыхъ земноводныхъ хвостовый отдѣлъ позвоночника хорошо выраженъ,—въ особенности если хвостъ служитъ для плаванія въ водѣ. У безхвостыхъ же земноводныхъ позвонки, лежащіе позади крестца, слились въ одну копчиковую кость (рис. 89, 1); она однако не выдается изъ туловища въ видѣ хвоста, а представляетъ скорѣе вспомогательный аппаратъ для сравнительно слабо укрѣпленнаго таза этихъ животныхъ, у которыхъ для передвиженія посредствомъ прыжковъ по большей части служатъ лишь однѣ заднія конечности: отъ нея именно отходитъ широкій мускулъ къ подвздошной кости, который, съ одной стороны, дѣлаетъ болѣе прочнымъ прикрѣпленіе таза, а съ другой,—придвигаетъ тазъ къ копчиковой кости и такимъ образомъ помогаетъ животному дѣлать болѣе выгодныя прыгательныя движенія. Хвостъ имѣетъ большое значенье для удлиненія тѣла у извивающихся безногихъ или снабженныхъ короткими ногами земноводныхъ и пресмыкающихся (см. ниже). Поэтому число хвостовыхъ позвонковъ здѣсь необычайно велико. Такъ, у веретеницы изъ 110 позвонковъ 60 приходится на хвостъ; у желтопузика (Pseudopus apus Pall. изъ 161 даже 105. Хвостовая часть позвоночника современныхъ птицъ рудиментарна. Предокъ птицъ Archeopterix обладалъ еще длиннымъ, какъ у ящерицы, хвостомъ, опереннымъ съ двухъ сторонъ (рис. 39); эта птица, вѣроятно, была скорѣй лазящей, чѣмъ летающей, и ея полетъ мы можемъ представлять себѣ какъ порханье сверху книзу. При этомъ хвостъ служилъ ей не только рулемъ, но и парашютомъ. У современныхъ птицъ число хвостовыхъ позвонковъ низведено до 5—7 и конецъ позвоночника образуетъ кость со спиннымъ, сдавленнымъ съ боковъ килемъ, такъ называемый пигостиль. Она состоитъ у зародыша еще изъ шести отдѣльныхъ позвонковъ, которые позднѣе сливаются. Этимъ достигается болѣе прочная опора для прикрѣпленія хвостовыхъ перьевъ. Чѣмъ послѣднія многочисленнѣе, чѣмъ тяжелѣе хвостъ и чѣмъ больше къ нему предъявляется требованій, тѣмъ сильнѣе бываетъ развитъ и пигостиль. У дятловъ, которые при лазаніи опираются на перья хвоста, пигостиль представляетъ большую кость съ лемехообразнымъ килемъ, а величина пигостиля у павлина, соотвѣтственно его большому хвосту, бываетъ гораздо больше, чѣмъ у павы. У современныхъ птицъ хвостъ служитъ рулемъ при полетѣ; у бѣгающихъ птицъ, у которыхъ онъ не имѣетъ такого значенія, хвостовые позвонки остаются отдѣленными другъ отъ друга и очень слабо развитыми. Если, такимъ образомъ, у птицъ хвостъ почти вездѣ сохранилъ еще отношеніе къ перемѣщенію, т. е. свою первоначальную функцію, то у млекопитающихъ это имѣетъ мѣсто лишь въ нѣкоторыхъ случаяхъ; чаще-же хвостъ ихъ имѣетъ совсѣмъ второстепенное значеніе и во многихъ случаяхъ онъ сталъ рудиментарнымъ органомъ. Поэтому число позвонковъ въ немъ очень измѣнчиво и варьируетъ между 49 (у длиннохвостыхъ ящеровъ. Manis tetradactyla L.) и 3-мя (у гиббона и шимпанзе),—сами-же позвонки по

большей части слабо развиты. У китовъ и сиренъ хвостъ снова имѣетъ свое первоначальное значеніе руля, и этимъ объясняется болѣе сильное развитіе его переднихъ позвонковъ. У прыгающихъ млекопитающихъ хвостъ оказываетъ не малую помощь при прыжкѣ. У нѣкоторыхъ млекопитающихъ онъ служитъ опорой при сидѣніи на заднихъ конечностяхъ и образуетъ съ ними какъ бы одну изъ ножекъ треножника, какъ у кенгуру, тушканчика и земляного зайца. Во всѣхъ этихъ случаяхъ хвостъ обладаетъ хорошо развитой мускулатурой для разнообразныхъ движеній, а развитіе мускулатуры требуетъ образованія на позвонкахъ соотвѣтственныхъ отростковъ. Чѣмъ чаще хвостъ приводится въ движеніе, какъ напримѣръ хвостъ кошки, служащій рулемъ, или

Рис. 90. Двупалый муравьѣдъ (Cycloturus didactylus L.), 1/2 естеств. величины.

цѣпкій хвостъ обезьянъ Стараго Свѣта или, наконецъ, хвостъ рогатаго скота и лошадей, служащій для отгонянія мухъ, тѣмъ больше въ немъ позвонковъ и тѣмъ сильнѣе разростаются неровности на ихъ поверхности. У нѣкоторыхъ, живущихъ на деревьяхъ, млекопитающихъ хвостъ служитъ для схватыванія, а иногда для осязанія. Въ связи съ этимъ позвонки его сильнѣе дифференцированы. Всѣ эти млекопитающія, за исключеніемъ одного кускуса (Phalanger), живущаго на австралійскихъ островахъ, ограничиваются Южной Америкой и принадлежатъ къ различнымъ отрядамъ. Изъ сумчатыхъ къ нимъ относятся — сумчатая крыса (Didelphys), изъ неполнозубыхъ — живущіе на деревьяхъ муравьѣды (Tamandua и Cycloturus; фиг. 90), изъ грызуновъ — одинъ американскій дикобразъ Cerco-

labes villosus Wtrh. изъ хищныхъ—полоскунъ—кинкажу (Cercoleptus caudivolvulus Ill.) и, наконецъ, рядъ обезьянъ Новаго Свѣта (Ateles, Mycetes, Cebus). Для схватыванія служитъ безъ сомнѣнія хвостъ и у нѣкоторыхъ другихъ позвоночныхъ, напримѣръ, у морского конька (Hippocampus, таб. 9) и хамелеона (таб. 14).

б) Черепъ.

Самую переднюю часть осевого скелета образуетъ черепъ. Какъ позвоночникъ своими верхними дугами служитъ защитой для спинного мозга, такъ точно черепъ выполняетъ ту же роль по отношенію къ головному мозгу; и далѣе, какъ ребра, прикрѣпленныя къ позвоночнику, служатъ для поддержки стѣнокъ грудной полости, такимъ-же образомъ черепъ несетъ на себѣ поддерживающій аппаратъ для передняго отдѣла кишечнаго канала—висцеральный скелетъ; къ нему относятся челюсти, жаберныя дуги и ихъ соединительныя части. Обѣ части головного скелета, собственно черепъ и висцеральный скелетъ представляютъ безконечное число измѣненій, которыя въ своихъ главныхъ чертахъ самымъ тѣснымъ образомъ связаны съ функціей данныхъ частей.

Сравненіе черепа съ позвонками наталкиваетъ на мысль, что черепъ представляетъ только передній отдѣлъ, измѣненнаго подъ вліяніемъ особыхъ условій, позвоночнаго столба. Первымъ пришелъ къ этой мысли Гёте. Его навелъ на нее найденный имъ въ 1790 году на еврейскомъ кладбищѣ въ Венеціи, разсѣвшійся по швамъ бараній черепъ. Гёте видѣлъ въ отдѣльныхъ комплексахъ костей черепа лежащіе другъ за другомъ позвонки. Эта идея впервые была обнародована нѣсколько лѣтъ спустя Іенскимъ натуръ-философомъ Океномъ. Вопросу о томъ, состоитъ-ли черепъ дѣйствительно изъ позвонковъ, т. е. какъ это было формулировано послѣдующими изслѣдователями, расчлененъ-ли онъ на метамерныя части, посвящена масса работъ. Эти работы не подтвердили позвоночной теоріи Гёте-Окена въ томъ видѣ, въ какомъ она была высказана упомянутыми мыслителями. Сравненіе череповъ различныхъ позвоночныхъ между собою и череповъ однихъ и тѣхъ-же формъ на различныхъ ступеняхъ ихъ развитія показываетъ, что нужно различать передній отдѣлъ черепа или первичный черепъ и задній отдѣлъ черепа или позвонковый черепъ. Первый отдѣлъ, вѣроятно, никогда не былъ метамернымъ, напротивъ второй отдѣлъ черепа образовался черезъ сліяніе метамеръ. Это однако нужно понимать не въ томъ смыслѣ, что въ отдѣльныхъ опредѣленныхъ костяхъ, составляющихъ черепъ, можно и въ настоящее время отличать позвонки съ ихъ дугами, какъ то думалъ Гёте: на метамерію черепа указываетъ не строеніе черепа взрослаго животнаго, а нѣкоторые факты изъ эмбріональнаго развитія его. Во всякомъ случаѣ кости, составляющія крышку черепа, нельзя сравнивать съ верхними дугами позвонковъ; онѣ обыкновенно происходятъ, какъ это будетъ изложено ниже, изъ внѣшняго покрова головы, а не изъ осевого скелета.

У нѣкоторыхъ позвоночныхъ позвонковая часть черепа совершенно отсутствуетъ, и они обладаютъ только первичнымъ черепомъ. Это имѣетъ мѣсто у низшихъ рыбъ—круглоротыхъ, хрящевая черепная коробка у которыхъ заканчивается въ области органа слуха и послѣднею выходитъ изъ черепа 10-ая пара головныхъ нервовъ, т. е. блуждающіе нервы (у другихъ позвоночныхъ—12-ая пара). Осевой скелетъ круглоротыхъ не раздѣленъ на позвонки, и его расчлененіе намѣчается только, защищающими спинной мозгъ, хрящевыми дугами, поэтому нельзя себѣ представить, чтобы какая-нибудь часть въ основаніи черепа представляла продуктъ сліянія позвонковъ. Въ противоположность круглоротымъ, у прочихъ позвоночныхъ черепъ простирается далѣе назадъ, но не вездѣ одинаково, и, слѣдовательно, число позвонковъ, сросшихся съ первичнымъ черепомъ, различно. У большинства селяхій и земноводныхъ оно ограничено, вѣроятно, 6—8. У прочихъ рыбъ число сросшихся позвонковъ также измѣнчиво и граница черепа неопредѣленна. Напротивъ у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ граница черепа вполнѣ опредѣленна, и черепа ихъ поэтому морфологически сравнимы между собою.

Форма первичнаго черепа обусловливается преимущественно формою и развитіемъ головного мозга и органовъ чувствъ. Въ первичномъ черепѣ находятся: головной мозгъ, слуховой лабиринтъ, глаза и носовыя ямки. Отъ значительной величины мозга, у высшихъ животныхъ,—особенно у птицъ и млекопитающихъ, зависитъ, конечно, болѣе значительный объемъ задней части черепа. Вліяніе органовъ чувствъ на развитіе черепа очень замѣтно и поэтому первичный черепъ обычно дѣлятъ отъ передняго конца къ заднему: на носовой, глазной и слуховой отдѣлы. Къ послѣднему примыкаетъ у всѣхъ позвоночныхъ, исключая круглоротыхъ, позвонковая часть черепа (затылочный отдѣлъ). У рыбъ и земноводныхъ отдѣлы черепа лежатъ по прямой линіи другъ за другомъ. Начиная съ пресмыкающихся, носовая полость отодвигается книзу, ближе къ основанію мозга, а въ концѣ концовъ частью даже подъ мозгъ. Такимъ образомъ первоначально горизонтальная ось черепа въ передней своей части теперь образуетъ изгибъ. Одновременно происходитъ образованіе новой, глубже расположенной крышки ротовой полости, путемъ разростанія небныхъ костей. Основаніе черепа теперь уже не образуетъ крышки ротовой полости, какъ у рыбъ и земноводныхъ. Благодаря этимъ измѣненіямъ, форма черепа становится болѣе высокой и въ то-же время болѣе короткой.

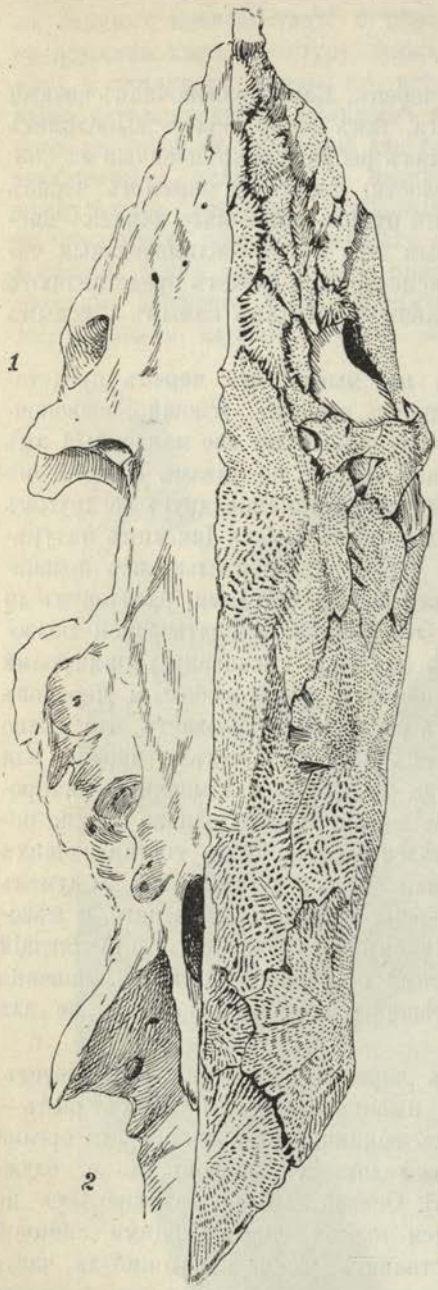


Рис. 91. Черепная коробка осетра; на правой сторонѣ ее покрываютъ покровныя кожныя кости. 1 глазница; 2 начало позвоночника.

Какъ позвоночникъ, такъ и черепъ первонально состоитъ изъ хряща. Онъ остается таковымъ у круглоротыхъ, поперечнорстыхъ и хрящевыхъ ганоидныхъ рыбъ. Образующіяся въ кожѣ головныя кости, составляющія кожный скелетъ головы (рис. 91), могутъ служить достаточною защитою для головного мозга и органовъ чувствъ, и хрящевой черепъ въ такомъ случаѣ является даже излишнимъ. Кости кожнаго скелета, которыя у ганоидныхъ и другихъ рыбъ могутъ развиваться на всѣмъ тѣлѣ, у выше стоящихъ позвоночныхъ сохраняются только въ черепѣ и первоначально, какъ кроющія кости, лишь прилегаютъ къ хрящевому черепу. Такія же кроющія кости появляются и въ ротовой полости, располагаясь въ основаніи хрящевого черепа; онѣ возникаютъ путемъ сліянія основныхъ пластинокъ кожныхъ зубовъ. У рыбъ и нѣкоторыхъ земноводныхъ онѣ несутъ еще на себѣ зубы, у высшихъ же позвоночныхъ этого уже не встрѣчается. Такими костями являются, напр., парасфеноидъ и сошникъ. Въ хрящевомъ же черепѣ окостенѣваютъ только нѣкоторыя части, какъ основаніе его или ушная область. У костистыхъ рыбъ и земноводныхъ хрящевой черепъ сохраняется еще на большемъ протяженіи; у высшихъ позвоночныхъ хрящевые участки черепа постепенно уменьшаются и уже въ эмбріональномъ черепѣ пресмыкающихся они раздѣлены большими промежутками. У птицъ и млекопитающихъ хрящи остаются только въ носовомъ отдѣлѣ черепа.

У низшихъ позвоночныхъ черепная полость мала и крышка черепа плоская, у

птицъ же и млекопитающихъ, у которыхъ мозгъ значительно увеличивается въ объемѣ, крышка черепа образуетъ сводъ, придающій черепу значительную прочность. Примѣромъ особенной прочности можетъ служить черепъ жвачныхъ съ его тяжелыми рогами, выдерживающими чудовищные удары. Вѣсъ и форма роговъ, и мѣняющіяся съ этимъ сила и направленіе давленія вліяютъ, конечно, на форму черепной крышки: направленные назадъ рога буйвола (Bubalus buffelus L.) обусловливаютъ сильную выпуклость лба; если же рога обращены въ стороны, то лобъ будетъ плоскимъ, что отвѣчаетъ давленію сбоку. Для поддержки роговъ на стѣнкахъ черепа образуются утолщенія, какъ бы подпорки, при посредствѣ которыхъ тяжесть распредѣляется по всему черепу. Особенно замѣтно это у мунтжака (Cervulus muntjac Zimm., рис. 92), у котораго отъ основанія роговъ, направленныхъ назадъ, ко лбу идутъ соотвѣтственныя утолщенія.

Тяжесть роговъ вліяетъ, конечно, на прикрѣпленіе черепа къ позвоночнику. Вѣсъ черепа сдерживается шеей и при данной длинѣ шеи, тѣмъ болѣе обременяетъ ее, чѣмъ она держится горизонтальнѣе. Соотвѣтственно этому у жвачныхъ сильно развиты связки и мускулы, которые поддерживаютъ и двигаютъ голову, а равнымъ образомъ и мѣста ихъ прикрѣпленія. Особенно поучительно сравненіе въ этомъ направленіи скелета самцовъ оленей имѣющихъ рога, съ скелетомъ безрогихъ самокъ: на черепѣ самца поверхность прикрѣпленія затылочной связки и мускуловъ замѣтно больше, чѣмъ у самки; величина первой относится къ величинѣ второй приблизительно, какъ 8 : 5; остистые отростки послѣдняго шейнаго и перваго спинного позвонковъ, въ которымъ прикрѣпляются эта связка и мускулы, у самца достигаютъ—14,5 см. въ длину, у самки—9 см. У американскаго бизона, у котораго черепъ оченъ развитъ, а шея имѣетъ горизонтальное положеніе, второй грудной позвонокъ достигаетъ 50 см. длины, при высотѣ животнаго въ 1,55 мтр.

Рис. 92. Черепъ самца мунтжака (Cervulus muntjac Zimm.).

Если задняя часть черепа произошла черезъ сліяніе позвонковъ, то соединеніе черепа съ первымъ позвонкомъ должно быть въ общемъ такимъ-же, какъ и соединеніе позвонковъ между собою. Первоначально, какъ у рыбъ, черепъ соединялся съ позвоночникомъ не посредствомъ суставовъ, и поэтому голова была мало подвижна. Такого рода соединеніе имѣетъ то значеніе, что голова при движеніи животнаго лучше пролагаетъ себѣ путь, преодолѣвая сопротивленіе воды. У животныхъ, которыя могли раньше свободно двигать головою, а затѣмъ снова приспособились къ жизни въ водѣ, шея часто укорачивается и становится неповоротливою, какъ у китообразныхъ (ср. выше). У высшихъ животныхъ между черепомъ и первымъ позвонкомъ образуется суставъ: у пресмыкающихся и птицъ суставной бугоръ черепа расположенъ у нижняго края затылочнаго отверстія и входитъ въ суставную ямку перваго позвонка. У земноводныхъ и млекопитающихъ, въ отличіе отъ обычнаго соединенія позвонковъ между собою, существуютъ два боковыхъ суставныхъ бугра, происшедшихъ путемъ раздѣленія первоначальнаго одного; имъ соотвѣтствуютъ двѣ суставныя ямки на первомъ шейномъ позвонкѣ.

Подвижность головы, начиная съ пресмыкающихся, зависитъ отъ подвижности шейнаго отдѣла позвоночника и особенно отъ своеобразнаго устройства первыхъ двухъ шейныхъ позвонковъ. Они отличаются отъ остальныхъ своей формой и носятъ названія первый—атланта (такъ какъ онъ поддерживаетъ голову, какъ великанъ Атласъ небесный

сводъ), а второй—эпистрофея. Атлантъ представляетъ кольцо; тѣло его остается обособленнымъ отъ соотвѣтственныхъ дугъ и сростается съ тѣломъ второго позвонка, образуя направленный впередъ зубовидный отростокъ. У молодыхъ животныхъ бываетъ еще замѣтенъ шовъ между этимъ отросткомъ и тѣломъ эпистрофея (рис. 93). Нервныя дуги перваго позвонка, сростаясь съ вентральными выростами, которые соотвѣтствуютъ, вѣроятно, нижнимъ дугамъ, образуютъ кольцо, вращающееся около зубовиднаго отростка въ перпендикулярной къ позвоночнику плоскости. Сочлененіе черепа съ атлантомъ и атланта съ эпистрофеемъ, допускаютъ большую подвижность головы и въ то же время соединеніе черепа съ позвоночникомъ остается весьма прочнымъ. Чѣмъ тяжелѣе черепъ, тѣмъ сильнѣе должны быть развиты мускулы и связки, идущіе отъ него къ атланту и эпистрофею. На послѣднихъ въ такомъ случаѣ образуются болѣе сильно развитыя поверхности прикрѣпленія; у атланта для этого служатъ поперечные отростки, у эпистрофея—остистый отростокъ. Наиболѣе развиты они у хищныхъ и нѣкоторыхъ копытныхъ. Только благодаря такому приспособленію каффрскій буйволъ можетъ подбросить кверху лошадь «какъ какую-нибудь собаку», а левъ—нести въ пасти цѣлую корову.

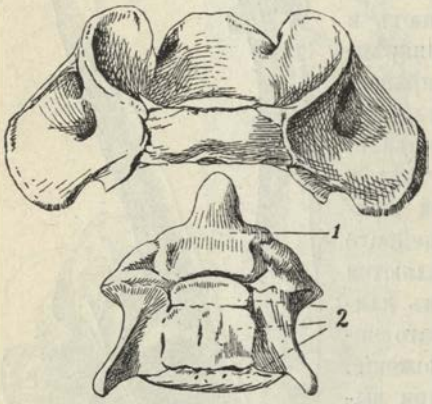


Рис. 93. Атласъ и эпистрофей молодаго американскаго медвѣдя (Ursus americanus Pall.) съ нижней стороны. 1 тѣло перваго позвонка, еще не вполнѣ сросшееся съ тѣломъ эпистрофея (2).

Къ позвоночнику примыкаетъ скелетъ переднихъ и заднихъ конечностей. Не можетъ быть, конечно, никакихъ сомнѣній, что конечности наземныхъ позвоночныхъ гомологичны парнымъ плавникамъ рыбъ. Ихъ происхожденіе отъ послѣднихъ однако неясно и въ виду этого мы не будемъ касаться здѣсь различныхъ гипотезъ. Начиная съ земноводныхъ, планъ строенія конечностей вездѣ одинаковъ. Въ переднихъ конечностяхъ мы находимъ всегда плечевую кость, двѣ лежащія другъ около друга кости предплечья (лучевую и локтевую), два поперечныхъ ряда изъ трехъ и пяти пястныхъ костей, между которыми вдвинута еще центральная косточка, затѣмъ—рядъ изъ пяти предпястныхъ костей и, наконецъ, суставы или фаланги пяти пальцевъ. Такимъ же образомъ заднія конечности состоятъ изъ бедра и двухъ костей голени (большой и малой берцовой), двухъ поперечныхъ рядовъ плюсневыхъ костей, одного ряда изъ пяти предплюсневыхъ костей и фалангъ пяти пальцевъ. Переднія и заднія конечности построены совершенно одинаково, и составляющія ихъ кости между собою послѣдовательно гомологичны. Соотвѣтственно разнообразному примѣненію конечностей, ихъ соединеніе съ остальнымъ скелетомъ бываетъ различно; у различныхъ животныхъ весьма мѣняются также длина и толщина отдѣльныхъ костей; кромѣ того первоначально отдѣльныя кости могутъ сростаться другъ съ другомъ. Все это сильно измѣняетъ весь внѣшній видъ даннаго животнаго. Такъ какъ форма конечностей особенно сильно зависитъ отъ способа передвиженія, и такъ какъ у одинаково передвигающихся животныхъ конечности большей частью имѣютъ одинаковое строеніе, то подробнѣе объ измѣненіи ихъ мы будемъ говорить при разсмотрѣніи различныхъ способовъ передвиженія.

в) Кожа.

Покрывающая тѣло позвоночныхъ кожа связываетъ отдѣльныя части его въ одно неразрывное цѣлое и даетъ животному общій внѣшній обликъ. Она состоитъ, какъ у нѣкоторыхъ низшихъ животныхъ, изъ эктодермальнаго слоя эпителія, кожицы или эпидермиса, и лежащаго подъ нимъ мезодермальнаго слоя соединительной ткани, собственно кожи. Эпидермисъ позвоночныхъ отличается отъ эпидермиса безпозвоночныхъ тѣмъ, что онъ составленъ изъ многихъ слоевъ клѣтокъ. Только у ланцетника онъ одно-

слойный, какъ у безпозвоночныхъ. Въ нижнихъ слояхъ эпидермиса клѣтки равномѣрно многогранны, болѣе наружныя принимаютъ болѣе плоскую форму, а въ самыхъ наружныхъ слояхъ онѣ совершенно сплющены и вмѣстѣ съ тѣмъ ихъ содержимое уже не плазматично, а представляетъ роговое вещество. Внѣшній роговой слой у водяныхъ животныхъ тонокъ и состоитъ у рыбъ и земноводныхъ только изъ одного слоя клѣтокъ; у наземныхъ животныхъ онъ наоборотъ толще (рис. 94). У первыхъ онъ служитъ для защиты эпидермиса противъ химическаго дѣйствія воды, у послѣднихъ-же роговой слой служитъ главнымъ образомъ для защиты отъ высыханія, а при достаточной толщинѣ также для опоры. Тамъ, гдѣ различные слои эпидермиса рѣзко отличаются другъ отъ друга, какъ то имѣетъ мѣсто у наземныхъ животныхъ, можно отличить внутренній мальпигіевый слой, затѣмъ, переходный зернистый слой и, наконецъ, наружный роговой слой (рис. 94 B, 2, I и I). Самые верхніе слои клѣтокъ рогового слоя время отъ времени сбрасываются. Это сбрасываніе возмѣщается постояннымъ размноженіемъ клѣтокъ въ мальпигіевомъ слоѣ. У зародышей вмѣсто рогового слоя наружныя клѣтки имѣютъ кутикулярную бахрому, но послѣ того какъ этотъ слой будетъ сброшенъ, бахрома больше не появляется.

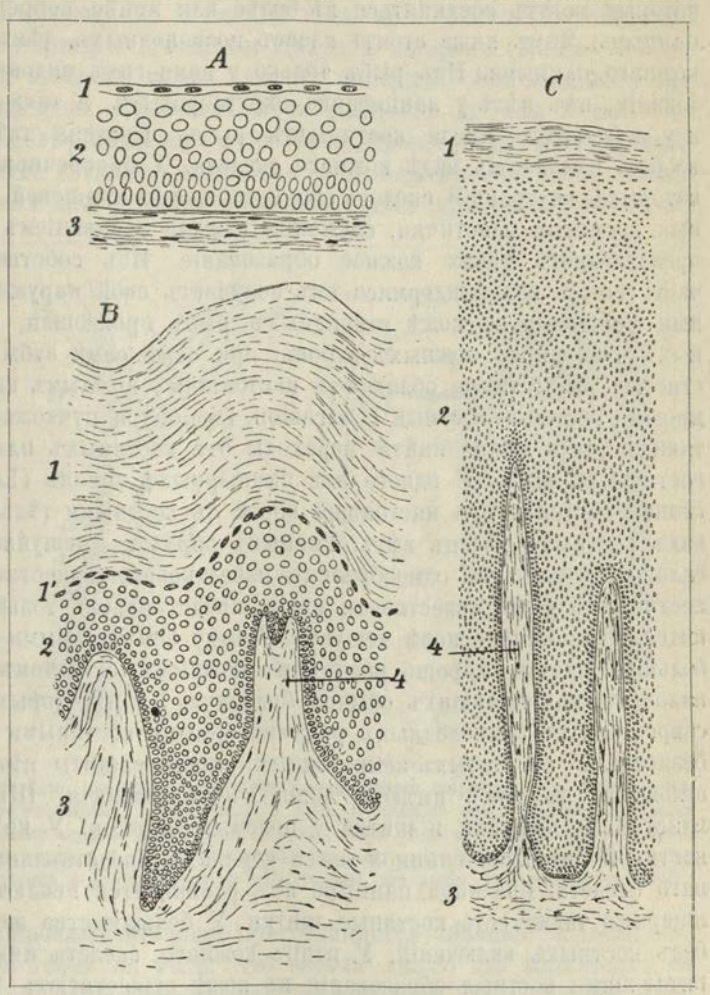


Рис. 94. Поперечные разрѣзы черезъ кожу саламандры *(A)*, человѣка *(B)* и полосатика (Balaenoptera borealis Less., C.) 1 — роговой слой, 1 зернистый слой, 2 мальпигіевый слой, 3 собственно кожа (на рис. изображена только незначительная часть ея), 4 сосочки кожи. *A* и *B* при увеличеніи около 100 разъ, *C*—ококо 50 разъ. *C* по Я ф а.

Изъ эпидермиса развиваются кожныя железы. У рыбъ отдѣльныя клѣтки эпидермиса обращаются въ слизистыя железы, секретъ которыхъ покрываетъ тѣло и предохраняетъ его отъ химическихъ и механическихъ поврежденій. У земноводныхъ сверхъ того появляются многоклѣточныя железы. У млекопитающихъ существуютъ только послѣднія, въ формѣ сальныхъ и потовыхъ железъ. Сальныя железы встрѣчаются у всѣхъ млекопитающихъ, потовыя-же не у всѣхъ. Пресмыкающіяся и птицы не имѣютъ кожныхъ железъ, разбросанныхъ по всей поверхности тѣла. Къ кожнымъ железамъ ихъ относятся мускусная железа крокодиловъ и нѣкоторыхъ черепахъ, копчиковая железа птицъ и т. п.

Собственно кожа у всѣхъ позвоночныхъ хорошо развита. Она состоитъ изъ плотнаго слоя волокнистой соединительной ткани, которая глубже переходитъ въ рыхлую подкожную соединительную ткань и сообщаетъ кожному покрову его крѣпость. Въ эпидермисѣ совершенно нѣтъ кровеносныхъ сосудовъ и матеріалъ для своего питанія онъ получаетъ изъ собственно кожи. Чѣмъ толще эпидермисъ, тѣмъ больше нужно для него

пищи. Тамъ, гдѣ эпидермисъ достигаетъ значительной толщины собственно кожа, вдается въ него въ видѣ бугорковъ или сосочковъ, такъ что поверхность взаимнаго соприкосновенія ея съ эпителіемъ, а стало быть и поверхность, черезъ которую происходитъ питаніе эпидермиса, сильно увеличивается. Чѣмъ толще эпидермисъ, тѣмъ сосочки собственно кожи становятся выше и располагаются тѣснѣе. Въ эпидермисъ толстокожихъ и китовъ, очень сильно развитой и бывающій у китовъ толще 5 мм., входятъ многочисленные нитеобразные сосочки (рис. 94 С).

Въ собственно кожѣ у многихъ позвоночныхъ имѣютъ мѣсто костныя образованія, которыя могутъ соединяться въ болѣе или менѣе непрерывный кожный скелетъ, кожный панцырь. Чѣмъ ниже стоитъ классъ позвоночныхъ, тѣмъ многочисленнѣе случаи развитія кожнаго панцыря. Изъ рыбъ только у немногихъ видовъ нѣтъ твердыхъ кожныхъ образованій; ихъ нѣтъ у ланцетника, круглоротыхъ, а также у нѣкоторыхъ скатовъ, химеръ и у небольшого числа костистыхъ рыбъ. Костная ткань появляется у позвоночныхъ вообще раньше въ видѣ кожнаго скелета. У поперечноротыхъ (акулъ, скатовъ и т. д.), у которыхъ внутренній скелетъ еще совершенно хрящевой, находятся въ кожѣ многочисленныя костяныя пластинки, служащія каждая основаніемъ одному кожному зубу. Самъ зубъ представляетъ также кожное образованіе. Изъ собственно кожи развивается большая часть его, а изъ эпидермиса онъ получаетъ свой наружный слой (эмаль). Большія костяныя пластинки въ кожѣ ганоидныхъ рыбъ произошли, вѣроятно, путемъ сліянія основныхъ пластинокъ кожныхъ зубовъ, при чемъ сами зубы атрофировались. Нѣкоторыя костистыя рыбы также обладаютъ настоящимъ кожнымъ панцыремъ. Такъ нѣкоторые сомы, многія сростно-челюстныя (Ostracion, Diodon) и пучкожаберныя (Hippocampus). Въ кожѣ такихъ рыбъ можно найти переходы отъ костяныхъ пластинокъ къ чешуѣ большинства костистыхъ рыбъ. У одного изъ панцырныхъ сомовъ (Loricaria) большія костяныя пластинки состоятъ изъ настоящей кости съ костными тѣльцами; въ маленькихъ же пластинкахъ костныхъ тѣлецъ нѣтъ. Равнымъ образомъ чешуйки рыбы-летучки (Dactylopterus) сплошь состоятъ изъ однообразнаго известковаго вещества, тогда какъ въ чешуѣ другихъ костистыхъ рыбъ известковая масса представляетъ только тонкій кроющій слой на соединительно-тканной основѣ чешуекъ. Между земноводными вымершіе стегоцефалы обладали большей частью хорошо развитымъ кожнымъ скелетомъ изъ окостенѣвшихъ чешуекъ и палочекъ, защищавшихъ обычно брюшную, а у нѣкоторыхъ и спинную сторону тѣла. Изъ современныхъ земноводныхъ рудиментарными костяными пластинками въ кожѣ обладаютъ безногія. У хвостатыхъ земноводныхъ такой защиты нѣтъ, а среди безхвостыхъ костныя отложенія въ кожѣ имѣютъ лишь очень немногія. Широко распространены костяныя пластинки, чешуйки и щитки у пресмыкающихся. У крокодиловъ существуетъ мощный костяной панцырь; спинной щитъ черепахъ представляетъ соединеніе внутренняго и кожнаго скелета; брюшной панцырь ихъ развивается исключительно изъ кожи. У нѣкоторыхъ ящерицъ также есть костяные щитки. У большинства же ихъ и у змѣй чешуйки и щитки безъ костныхъ включеній. У птицъ кожнаго скелета никогда не бываетъ. Между млекопитающими костныя образованія въ кожѣ существуютъ только у броненосцевъ. У нѣкоторыхъ китовъ находятся въ кожѣ образованія, которыя могутъ считаться остатками кожнаго панцыря, существовавшаго у древнихъ китовъ третичнаго періода.

Переходъ отъ водной къ наземной жизни возможенъ только для тѣхъ животныхъ, у которыхъ эпидермисъ представляетъ защиту противъ высыханія. У земноводныхъ роговой слой эпидермиса уже замѣтно развитъ, но они еще живутъ во влажныхъ мѣстахъ, и всякое болѣе или менѣе продолжительное пребываніе въ сухомъ воздухѣ губитъ ихъ. У пресмыкающихся же, птицъ и млекопитающихъ роговой слой настолько уже хорошо развитъ, что высыханіе невозможно. Эти животныя, какъ и большинство насѣкомыхъ и пауковъ, могутъ жить въ сухихъ мѣстахъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ эпидермисъ ихъ весьма дифференцируется. Въ образованіи чешуи пресмыкающихся собственно кожа принимаетъ еще большое участіе, меньше участвуетъ она въ образованіи перьевъ птицъ, а волоса млекопитающихъ представляютъ уже исключительно продуктъ эпидермиса. Собственно

кожа (cutis), вдаваясь въ эпидермисъ въ видѣ сосочковъ, доставляетъ волосамъ пищу, но въ самомъ развитіи ихъ не участвуетъ.

По мѣрѣ того какъ эпидермисъ начинаетъ служить для защиты тѣла, значеніе собственно кожи отходитъ на второй планъ. Костныя образованія въ кожѣ увеличиваютъ возможность пораненій эпидермиса; поэтому у имѣющихъ кожный панцырь наземныхъ животныхъ, какъ напримѣръ, у многихъ пресмыкающихся и броненосцевъ, эпидермисъ нуждается въ особой защитѣ; защитою служатъ ему роговыя образованія. Покровъ изъ перьевъ и волосъ, съ одной стороны представляетъ хорошую защиту, съ другой имѣетъ то преимущество, что не мѣшаетъ свободному движенію тѣла, какъ костяныя пластинки кожнаго скелета или чешуйчатый панцырь пресмыкающихся и ящеровъ (Manis). Наземныхъ животныхъ должна была бы стѣснять также тяжесть панцыря. Для водяныхъ животныхъ, у которыхъ вода значительно облегчаетъ вѣсъ тѣла, это не такъ важно. Напримѣръ, изъ черепахъ—водяныя болѣе подвижны и проворны, чѣмъ сухопутныя. Подвижность животныхъ, покрытыхъ болѣе легкимъ покровомъ изъ перьевъ или волосъ повышается, а это для нихъ болѣе выгодно, чѣмъ образованіе болѣе крѣпкаго и въ то же

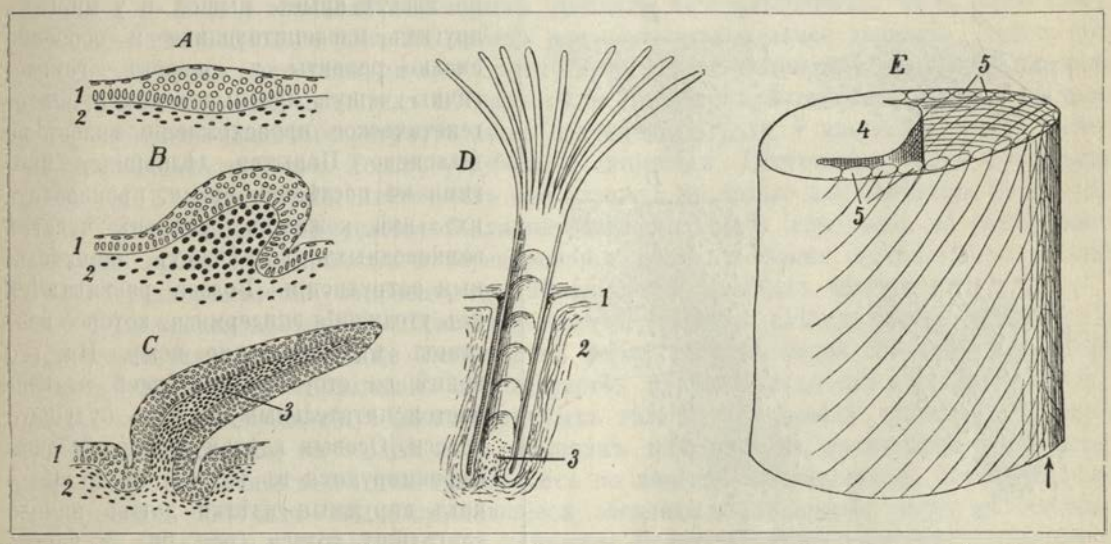


Рис. 95. **Схема развитія пера.** *A—C* продольные разрѣзы черезъ зачатки пера разнаго возраста; въ *C* зачатокъ начинаетъ вдаваться въ кожу. *D*—пуховое перо въ разрѣзѣ, 1 эпидермисъ, 2 cutis, 3 сосочекъ пера. *E* дифференцировка эпидермальной трубки при образованіи контурнаго пера: стѣнка трубки по одной линіи утолщается въ стержень 4, а въ остальной части превращается въ обѣ половины опахаль, бородки котораго (5)—связаны со стержнемъ. Послѣ сбрасыванія наружной кожицы бородки опахала освобождаются и раздвигаются въ обѣ стороны отъ линіи, указываемой стрѣлкой.

время болѣе тяжелаго кожнаго покрова. Сюда еще присоединяется значеніе покрова изъ перьевъ и волосъ для сохраненія тепла въ тѣлѣ, что весьма важно для животныхъ съ постоянной температурой тѣла (т. е. выше температуры окружающей среды. Сравн. ниже при кровообращеніи). Тамъ. гдѣ кожа покрыта перьями и волосами, эпидермисъ, а большей частью также собственно кожа значительно тоньше, чѣмъ на голыхъ мѣстахъ тѣла; это можно наблюдать на шеѣ нѣкоторыхъ птицъ, на подошвѣ и пальцахъ многихъ млекопитающихъ. Сосочки собственно кожи, въ промежуткахъ между перьями и волосами не подымаются до ихъ основанія. Согласно этому у тѣхъ млекопитающихъ, у которыхъ немного, или совсѣмъ нѣтъ волосъ, эпидермисъ очень толстъ, какъ напр., у носороговъ, слоновъ и китовъ.

Роговой слой эпидермиса постоянно обновляется, такъ какъ верхнія клѣтки мальпигіева слоя постоянно превращаются въ новыя роговыя чешуйки. Благодаря этому роговой слой не можетъ быть уничтоженъ, несмотря на сбрасываніе внѣшнихъ клѣтокъ его. Это сбрасываніе у земноводныхъ и многихъ пресмыкающихся совершается періодически и роговой слой сходитъ большими лоскутами или, какъ у змѣй, сразу со всей по-

верхности тѣла. У птицъ и млекопитающихъ отдѣленіе роговаго слоя идетъ постоянно небольшими частицами. Періодическому линянію у пресмыкающихся соотвѣтствуетъ у птицъ смѣна перьевъ. Перья гомологичны чешуѣ пресмыкающихся. Перо представляетъ какъ бы чешую съ особенно сильно развитой расширенной эпидермальной частью. Оно закладывается, какъ и чешуя, въ видѣ бугорка эпидермиса, въ который вдается сосочекъ собственно кожи (рис. 95 A—C). Эпидермальный бугорокъ вростаетъ своимъ основаніемъ въ кожу и путемъ дифференцировки образуетъ сначала пуховой зачатокъ (рис. 95 D), а затѣмъ развитое перо, съ двумя рядами бородокъ (рис. 95 E). Та часть пера, которая выдается надъ кожей имѣетъ преимущественно, эпидермальное происхожденіе. Только такъ называемая сердцевина, внутри стержня, представляетъ дериватъ сосочка собственно кожи. Когда перо сформировалось, сосочекъ вытягивается изъ стержня. При смѣнѣ перьевъ сосочекъ оживляется и даетъ начало молодому перу, которое при своемъ ростѣ выталкиваетъ старое, выпадающее перо. Подобнымъ же образомъ происходитъ смѣна волосъ. Волосы не вполнѣ соотвѣтствуютъ перьямъ или чешуѣ пресмыкающихся. Только чешуйки, которыя, напр., встрѣчаются на хвостѣ крысъ, мышей и у многихъ другихъ млекопитающихъ и особенно сильно развиты у ящеровъ,—гомологичны чешуѣ пресмыкающихся. Филогенетическое происхожденіе волосъ не выяснено. Попытки, дѣлавшіяся многими въ послѣднее время, производить ихъ изъ кожныхъ органовъ чувствъ земноводныхъ встрѣчаютъ значительныя затрудненія. Волоса развиваются изъ утолщенія эпидермиса, которое вростаетъ въ собственно кожу. На его концѣ со стороны послѣдней вдавливается питательный сосочекъ будущаго волоса. Осевыя клѣтки утолщенія дифференцируются въ волосъ, въ то время какъ наружныя клѣтки даютъ начало влагалищу волоса (рис. 96). У развившагося и выросшаго волоса сосочекъ атрофируется. Тогда на томъ же самомъ мѣстѣ образуется зачатокъ новаго волоса съ новымъ сосочкомъ. Послѣ того старый волосъ выпирается изъ своего влагалища. По другимъ указаніямъ при смѣнѣ волосъ участвуютъ также новые зачатки, возникающіе не на мѣстѣ старыхъ. Смѣна перьевъ и волосъ у каждаго вида животнаго повторяется въ опредѣленное время года. Большинство птицъ линяетъ только разъ въ годъ,—осенью. У другихъ бываетъ два полныхъ линянія: осенью и весною, передъ перелетомъ (голуби, кукушки, стрижи и наши пѣвчія—Sylvinae). Подобнымъ же образомъ совершается и смѣна волосъ. У многихъ млекопитающихъ линька бываетъ только одинъ разъ въ годъ, какъ напр., у зайца-бѣляка (Lepus timidus L.), у другихъ же, какъ у горностая или нашихъ оленей, линька повторяется дважды въ году: въ мартѣ и октябрѣ. У птицъ линька вызывается необходимостью замѣнить сносившіяся перья и въ особенности уже негодныя для полета—новыми. У млекопитающихъ линька связана съ измѣненіемъ температурныхъ условій по временамъ года.

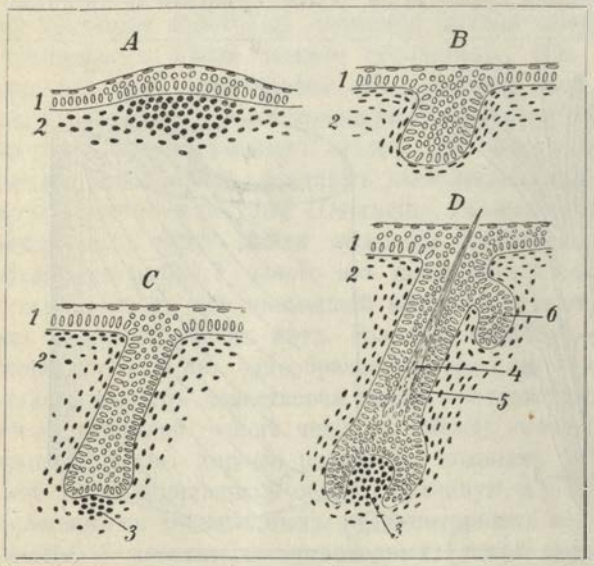


Рис. 96. **Схема развитія волоса.** Разрѣзы черезъ зачатки волоса разныхъ возрастовъ. 1 эпидермисъ, 2 cutis, 3 зачатокъ сосочка волоса, 4 молодой волосъ, 5 влагалище корня волоса, 6 зачатокъ сальной железы.

4. Общія замѣчанія о движеніяхъ многоклѣточныхъ животныхъ.

Въ тѣлѣ многоклѣточныхъ животныхъ имѣютъ мѣсто тѣ же виды движенія, что и у одноклѣточныхъ, именно: амёбовидное движеніе, мерцательное и мускульное. Первый

видъ движенія, свойственный клѣткамъ, лишеннымъ оболочки, наблюдается, главнымъ образомъ, при движеніи свободныхъ клѣтокъ въ тѣлѣ многоклѣточныхъ; яйца нѣкоторыхъ низшихъ многоклѣточныхъ,—губокъ, кишечнополостныхъ—могутъ перемѣщаться такимъ способомъ. Свободныя амёбообразныя клѣтки встрѣчаются часто также въ жидкости, циркулирующей въ тѣлѣ, какъ напримѣръ, бѣлыя кровяныя тѣльца позвоночныхъ. У нѣкоторыхъ низшихъ многоклѣточныхъ клѣтки эпителія кишечнаго канала могутъ выпускать ложноножки и схватывать ими частички пищи. Но этотъ видъ движенія никогда не служитъ для перемѣщенія многоклѣточныхъ животныхъ.

Чаще встрѣчается у Metazoa мерцательное движеніе. Вмѣстѣ съ передвиженіемъ отдѣльныхъ клѣтокъ, именно, сѣмянныхъ нитей, оно служитъ также для того, чтобы вызывать токъ опредѣленнаго направленія въ жидкостяхъ, прилегающихъ къ эпителію. У водяныхъ животныхъ этимъ токомъ привлекаются частички пищи или быстро смѣняется вокругъ тѣла вода, что необходимо для дыханія. Въ кишечномъ каналѣ, железахъ и т. п. органахъ такимъ путемъ передвигаются жидкіе секреты и экскреты, выдѣляемые клѣтками. Для передвиженія всего животнаго этотъ способъ движенія служитъ только у низшихъ и лишь у личинокъ нѣкоторыхъ высшихъ многоклѣточныхъ. Чѣмъ выше стоитъ животное, тѣмъ меньшее значеніе имѣетъ для него мерцательное движеніе. Вмѣсто того на первый планъ выступаетъ движеніе мускульное. У позвоночныхъ мерцательное движеніе существуетъ въ очень немногихъ мѣстахъ тѣла. Напротивъ, мускульное движеніе, которое у простѣйшихъ животныхъ играетъ лишь подчиненную роль, у многоклѣточныхъ имѣетъ весьма важное значеніе. Только у губокъ и дициемидъ (Dicyemidae) нѣтъ мускульнаго движенія. У другихъ многоклѣточныхъ оно служитъ не только для измѣненія формы тѣла и при соотвѣтственныхъ условіяхъ для передвиженія всего животнаго, но пріобрѣтаетъ значеніе также при принятіи и перевариваніи пищи, во время дыханія, при удаленіи всякаго рода выдѣленій, наконецъ, при дѣятельности половыхъ органовъ.

Мускульныя волокна представляютъ частью обычныя клѣтки, частью синцитіи. Въ нихъ заключаются сократимые элементы въ формѣ тонкихъ нитей или мускульныхъ фибриллъ. Мускульное сокращеніе не отличается принципіально отъ сокращенія тѣла у амёбъ или отъ сокращенія бѣлыхъ кровяныхъ тѣлецъ; при началѣ дѣятельности сердца зародыша цыпленка, въ сердцѣ нѣтъ никакихъ намековъ на мускульныя фибриллы и сокращеніе сердечныхъ клѣтокъ происходитъ по многимъ направленіямъ. Въ настоящихъ мускульныхъ клѣткахъ всѣ сокращающіеся элементы протоплазмы идутъ въ одномъ и томъ же направленіи и соединены въ фибриллы. Вслѣдствіе этого сокращеніе здѣсь всегда происходитъ въ одномъ направленіи, а эффектъ его очень значителенъ. Мускульная клѣтка дождевого червя можетъ укоротиться при своемъ сокращеніи на 60% своей длины, а мускульное волокно лягушки даже на 72% и болѣе. Результатъ сокращенія будетъ, конечно, тѣмъ значительнѣе, чѣмъ длиннѣе мускульное волокно. Поэтому мускульныя клѣтки бываютъ всегда очень вытянуты въ длину.

Составъ сократимаго вещества мускульнаго волокна изъ фибриллъ не только опредѣляетъ направленіе сокращенія, но кромѣ того помогаетъ волокну выдерживать значительное натяженіе въ направленіи фибриллъ. Благодаря послѣднему, мышцы могутъ поднимать тяжести, не разрываясь. Огромная работоспособность мускула въ этомъ направленіи обусловливается фибрилларнымъ строеніемъ.

Въ мускульномъ волокнѣ рядомъ съ мускульными фибриллами имѣется большее или меньшее количество неизмѣненной протоплазмы, такъ наз. саркоплазмы. Послѣдняя располагается очень различно: то большая часть ея лежитъ снаружи фибриллъ, то она окружена послѣдними. Въ ней всегда находится клѣточное ядро мускульной клѣтки. Саркоплазма служитъ для сократимыхъ элементовъ посредникомъ при обмѣнѣ веществъ: она доставляетъ имъ пищу и отводитъ продукты распада.

Мускульные элементы въ морфологическомъ смыслѣ бываютъ двухъ родовъ: мускульныя клѣтки и мускульныя волокна. Мускульныя волокна суть синцитіи. Они содержатъ многочисленныя ядра и происходятъ путемъ сліянія многихъ клѣтокъ. Мускульныя клѣтки

суть обыкновенныя клѣтки съ однимъ ядромъ. Поэтому мускульныя волокна бываютъ всегда длиннѣе мускульныхъ клѣтокъ. Въ то время какъ мускульныя клѣтки стѣнокъ кровеносныхъ сосудовъ человѣка достигаютъ длины около 0,01 мм., стѣнокъ кишекъ человѣка—0,1—022 мм., стѣнокъ желудка саламандры—1,1 мм. и, наконецъ, стѣнокъ тѣла дождевого червя—1 см., мускульныя волокна человѣка достигаютъ до 12 см., при чемъ есть основаніе предполагать, что они бываютъ и длиннѣе. Кромѣ того, мускульныя волокна постоянно одѣты плотной оболочкой, сарколемой, которой нѣтъ у мускульныхъ клѣтокъ.

Мускульныя клѣтки, равно какъ и мускульныя волокна, бываютъ двухъ родовъ. У однихъ изъ нихъ сократимыя фибриллы по всей своей длинѣ однородны, «гладкія», у другихъ—онѣ состоятъ изъ чередующихся короткихъ отрѣзковъ, обладающихъ то простымъ, то двойнымъ лучепреломленіемъ,—«поперечно-полосатыя» фибриллы. Физіологическое значеніе строенія поперечно-полосатыхъ фибриллъ пока еще скрыто отъ насъ, но мы знаемъ, что дѣйствіе поперечно-полосатыхъ мускуловъ отличается отъ дѣйствія гладкихъ во многихъ отношеніяхъ. Поперечнополосатые мускулы легче реагируютъ на раздраженіе и быстрѣе сокращаются. Такъ, сокращеніе икроножной мышцы лягушки продолжается немного болѣе 0,1 секунды, а нѣкоторыхъ мускуловъ насѣкомыхъ только 0,0033 секунды. Если мускулъ долженъ оставаться въ состояніи сокращенія болѣе продолжительное время, то необходимы быстро слѣдующія другъ за другомъ раздраженія его. У гладкихъ мускуловъ время между раздраженіемъ и сокращеніемъ, наоборотъ, значительно больше. Напримѣръ у мускуловъ желудка лягушки—$1^1/_2$—10 секундъ. Такимъ образомъ сокращеніе достигаетъ максимума напряженія медленно. Еще медленнѣе происходитъ разслабленіе мускула; такъ, мышцы желудка лягушки остаются въ состояніи сокращенія до 120 секундъ.

Мускулатура у безпозвоночныхъ, кромѣ членистоногихъ, состоитъ, почти исключительно, изъ гладкихъ мускульныхъ клѣтокъ. Поперечно-полосатыя мускульныя клѣтки встрѣчаются тамъ, гдѣ необходимо быстрое и сильное сокращеніе. Такъ, мы находимъ ихъ въ кольцевыхъ мускулахъ нижней стороны зонтика сцифомедузъ, затѣмъ, въ замыкательныхъ мускулахъ плавающихъ въ водѣ двухстворчатыхъ моллюсковъ (Pecten и Lima (см. ниже, стр. 169); въ плавникахъ крылоногихъ моллюсковъ; въ сердцѣ весьма многихъ мягкотѣлыхъ, въ мускулатурѣ тѣла круглыхъ червей, у нѣкоторыхъ коловратокъ (напримѣръ, въ ногѣ суетливой Scaridium longicaudatum Ehrbg) и, наконецъ, въ хвостѣ аппендикулярій и въ стѣнкахъ тѣла сальпъ. У позвоночныхъ мускульныя клѣтки также большей частью гладкія. Онѣ составляютъ не подчиненную волѣ животнаго мускулатуру кишечника, кровеносныхъ сосудовъ, железъ и проч. Мускулатура сердца, которое представляетъ только особенно развитую часть кровеносной системы, состоитъ, однако, изъ поперечно-полосатыхъ клѣтокъ, такъ какъ здѣсь необходимо быстрое движеніе. Также аккомодаціонные мускулы глаза птицъ,—быстро приспособляющіе глазъ къ различному разстоянію предметовъ, поперечно-полосаты, у всѣхъ же прочихъ позвоночныхъ они гладкіе.

Мускульныя волокна, кромѣ членистоногихъ и позвоночныхъ, встрѣчаются только у ребровиковъ. Въ большинствѣ случаевъ они поперечно-полосаты. Только у ребровиковъ и изъ членистоногихъ у Peripatus—они гладкія.

Различные мускульные элементы отличаются еще количествомъ находящейся между фибриллами саркоплазмы, но это различіе не бросается такъ въ глаза, какъ вышеописанное. Много саркоплазмы тамъ, гдѣ требуется продолжительная и напряженная работа. Интенсивность работы у мускуловъ богатыхъ саркоплазмой, по точнымъ изслѣдованіямъ надъ млекопитающими, больше, чѣмъ у мускуловъ бѣдныхъ саркоплазмой. Но послѣдніе зато быстрѣе и значительнѣе сокращаются, хотя и устаютъ скорѣе. Болѣе значительная работоспособность первыхъ мускуловъ зависитъ отъ болѣе быстраго при помощи саркоплазмы обмѣна веществъ и болѣе быстраго удаленія продуктовъ распада. Такъ, мускулы сердца у всѣхъ животныхъ богаты саркоплазмой; въ грудныхъ мускулахъ лучшихъ летуновъ между птицами волокна богаты саркоплазмой, а у плохо летающихъ куриныхъ

птицъ бѣдны ею. У млекопитающихъ въ мускулатурѣ скелета встрѣчаются оба вида волоконъ, но и здѣсь, мускулы, находящіеся въ постоянной работѣ, состоятъ изъ волоконъ богатыхъ саркоплазмой, напримѣръ, у человѣка—въ грудобрюшной преградѣ и въ глазныхъ мускулахъ. Особенно это замѣтно тамъ, гдѣ передвиженіе тѣла совершается всегда при помощи одного какого-нибудь сильно развитаго органа. Такъ, плавниковые мускулы морского конька гораздо богаче саркоплазмой, чѣмъ мускулы его тѣла (рис. 97); то же самое отношеніе наблюдается между мускулами крыльевъ быстро летающихъ насѣкомыхъ и мускулами ихъ ногъ.

Нѣкоторые мускулы обладаютъ способностью оставаться очень долго въ сокращенномъ состояніи, другіе же тотчасъ послѣ сокращенія снова ослабѣваютъ. Такое длительное состояніе сокращенія носитъ названіе тонуса. Тоническія сокращенія могутъ имѣть мѣсто у поперечно-полосатыхъ мускуловъ, напримѣръ, у замыкающаго мускула клешни рака, но значительно чаще встрѣчаются они у гладкихъ мускуловъ; напримѣръ, у замыкательныхъ мускуловъ ракушекъ. Тоническое сокращеніе происходитъ безъ повторенія раздраженія, вызвавшаго сокращеніе; это сокращеніе такимъ образомъ представляетъ какъ бы другую форму покоя. Между тонирующими и двигательными мускулами нельзя провести строгой границы, такъ какъ они связаны между собою рядомъ переходовъ. Иногда они обособленны другъ отъ друга и дѣлятъ между собой работу, при чемъ быстрая перемѣна положенія какого-нибудь органа производится двигательными мускулами, а удержаніе этого органа въ новомъ положеніи тонирующими. Такъ, по Ф. Укскюлю въ мускульной сумкѣ на сочлененіяхъ иголъ морского ежа внѣшній слой мускуловъ приводитъ въ движеніе иглу, а внутренній удерживаетъ ее и противодѣйствуетъ внѣшнему давленію на нее; если внутренній слой мышцъ будетъ разорванъ безъ поврежденія наружнаго слоя, то игла, хотя и двигается нормально, но уступаетъ каждому надавливанію на нее, тогда какъ раньше при надавливаніи она сейчасъ же обнаруживала сопротивленіе давленію.

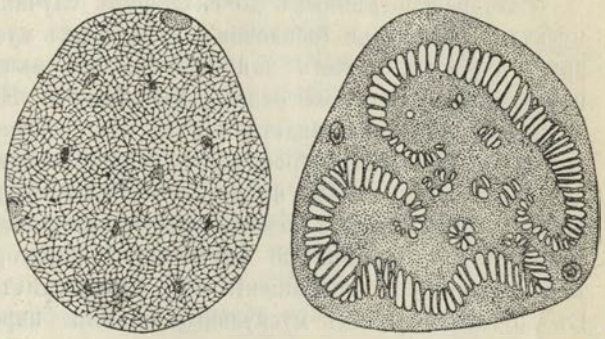


Рис. 97. Поперечные разрѣзы черезъ мускульное волокно изъ мускулатуры туловища *(A)* и мускулатуры плавника *(B)* морского конька (Hippocampus). Саркоплазма пунктирована. По Роллету.

Мускулъ отвѣчаетъ на раздраженіе сокращеніемъ, результатъ котораго бываетъ различенъ въ зависимости отъ положенія мускула. Обыкновенно разультатомъ сокращенія бываетъ сближеніе обоихъ концовъ мускула, которые притягиваютъ связанныя съ ними части тѣла. Если, напримѣръ, сокращаются спинно-брюшные мускулы рѣсничнаго червя, то спинная поверхность приближается къ брюшной, и животное становится болѣе плоскимъ. Если мускулъ соединяетъ двѣ ничѣмъ инымъ не связанныя между собою части скелета, то онъ подвигаетъ ихъ другъ къ другу: такимъ образомъ происходитъ, напр., высовываніе пчелинаго жала и выбрасываніе языка дятла. Если сокращается мускулъ, прикрѣпленный къ двумъ частямъ скелета, соединеннымъ другъ съ другомъ только однимъ сочлененіемъ, какъ напримѣръ, плечо и предплечье руки, то измѣняется уголъ между ними,—напримѣръ, происходитъ сгибаніе или разгибаніе руки, смотря по тому, расположенъ-ли сокращающійся мускулъ съ передней, или съ задней ея стороны. Отношенія становятся болѣе сложными, и результатъ сокращенія мускула болѣе разнообразнымъ, когда между началомъ и прикрѣпленіемъ мускула находятся два сочлененія. Мускулъ можетъ въ такомъ случаѣ или одновременно дѣйствовать на оба сочлененія (напримѣръ, мускулъ, прикрѣпляющійся къ тазу и голени, выпрямляетъ тазо-бедренный суставъ и въ то же время сгибаетъ колѣно), или, проходя черезъ мѣсто одного сочлененія, онъ можетъ

производить при своемъ сокращеніи болѣе значительное движеніе въ другомъ суставѣ (такъ, въ нашемъ примѣрѣ—при сгибаніи тазо-бедреннаго сустава становится возможнымъ болѣе сильное сгибаніе колѣна).

Концы мускуловъ могутъ прикрѣпляться и къ не сближаемымъ пунктамъ. Тогда при сокращеніи мускула онъ напрягается и выпуклость, существовавшая на тѣлѣ раньше, становится меньше или совсѣмъ сглаживается, какъ это имѣетъ мѣсто при сокращеніи мускуловъ брюшной стѣнки млекопитающихъ и птицъ. Подобнымъ-же образомъ дѣйствуютъ мускулы, образующіе кольцо, т. е. такіе, у которыхъ оба конца сходятся. Это мы встрѣчаемъ въ замыкательнымъ мышцахъ трубчатыхъ органовъ. Если изъ подобныхъ кольцеобразныхъ мускуловъ состоятъ отчасти стѣнки цѣлой трубки, то при одновременномъ сокращеніи ихъ, стѣнки трубки давятъ на содержимое ея. Въ результатѣ происходитъ выдавливаніе содержимаго изъ трубки или, если трубка съ обоихъ концовъ замкнута,—удлиненіе ея, благодаря давленію содержимаго трубки на оба конца ея. Послѣднее наблюдается, напримѣръ, при сокращеніи кольцевой мускулатуры въ кожномускульномъ мѣшкѣ червей (напр., у дождевого червя).

Когда волна сокращенія, стягиваніе стѣнокъ, распространяется по трубкѣ въ опредѣленномъ направленіи, то происходитъ передвиженіе жидкости въ трубкѣ; это можно видѣть, напримѣръ, въ кровеносныхъ сосудахъ червей или въ сердцѣ сальпъ.

Въ разсмотрѣнныхъ до сихъ поръ случаяхъ имѣлись въ виду такіе мускулы или мускулистыя стѣнки (оболочки), у которыхъ мускульныя клѣтки расположены параллельно другъ другу, въ одномъ направленіи; въ такихъ случаяхъ и дѣйствіе мускула всегда происхоитъ въ томъ-же одномъ направленіи. Но часто пучки мускульныхъ волоконъ различнаго направленія сплетаются въ одно цѣлое; въ такомъ случаѣ результатъ сокращенія можетъ быть очень разнообразенъ, смотря по тому, сокращаются-ли многія изъ волоконъ, — почти всѣ,—или только нѣкоторыя. Идущіе въ различныхъ направленіяхъ пучки мускульныхъ волоконъ могутъ лежать всѣ въ одной плоскости, перекрещиваясь другъ съ другомъ, какъ напримѣръ во внутреннихъ перегородкахъ между сегментами тѣла кольчатыхъ червей; при сокращеніи ихъ происходитъ равномѣрное стягиваніе всей перегородки. Въ другихъ случаяхъ мускульныя волокна переплетаются въ различныхъ плоскостяхъ, образуя мускульную массу, обладающую подвижностью въ самыхъ различныхъ направленіяхъ; при сокращеніи тѣхъ или другихъ изъ составляющихъ ее мускульныхъ волоконъ, при чемъ часть волоконъ остается неподвижными, эта мускульная масса можетъ двигаться во всѣ стороны. Такого рода расположеніе мускуловъ мы встрѣчаемъ, наприм., въ языкѣ млекопитающихъ. Подвижность позволяетъ языку человѣка во время разговора принимать безконечно разнообразныя положенія. У жвачныхъ животныхъ, какъ напр. у жираффы, подвижность языка настолько развита, что онъ можетъ служить даже для схватыванія. Примѣромъ подвижности органа при такомъ расположеніи мускуловъ можетъ служить также хоботъ слона.

Количество работы, производимое мускуломъ, прямо пропорціонально его массѣ. Такъ, изъ двухъ млекопитающихъ одинаковой величины болѣе подвижное всегда обладаетъ болѣе тяжелымъ (массивнымъ) сердцемъ, чѣмъ менѣе подвижное (см. главу о кровообращеніи); усиленная дѣятельность сердца вызываетъ увеличеніе его у ходящихъ по горамъ туристовъ и другихъ спортсменовъ. Работу мускула принято выражать въ видѣ произведенія высоты подъема на вѣсъ поднятаго тѣла. Такъ наприм., мускулъ, который поднимаетъ 10 граммъ на высоту 200 миллим., производитъ работу равную $10 \times 200 = 2000$ граммиллиметровъ; такова-же будетъ работа и другого мускула, поднимающаго 20 граммъ на 100 миллиметровъ ($20 \times 100 = 2000$). Оба эти мускула будутъ отличаться по своему виду. Величина, на которую мускулъ укорачивается, пропорціональна его длинѣ, сила же сокращенія находится въ зависимости отъ толщины мускула. Если мы представимъ себѣ, что мускулъ состоитъ сплошь изъ волоконъ, тянущихся отъ одного вплоть до другого его конца (чего въ дѣйствительности не бываетъ), то—можно было бы сказать, что величина укорачиванія мускула соотвѣтствуетъ длинѣ его воло-

конъ, а сила—числу ихъ. Такимъ образомъ первый мускулъ долженъ быть вдвое длиннѣе второго, а послѣдній по срединѣ вдвое толще перваго. Итакъ, длина и толщина мускула соотвѣтствуютъ работѣ, которую онъ долженъ произвести въ опредѣленномъ мѣстѣ (напр., въ скелетѣ). Но часто разстояніе между обѣими точками прикрѣпленія мускула больше длины самаго мускула; въ такихъ случаяхъ одинъ конецъ мускула переходитъ въ сухожиліе, которое тянется до мѣста его прикрѣпленія. Сухожиліе гораздо тоньше мускула и состоитъ изъ пучковъ плотной волокнистой соединительной ткани. Оно не сократимо, но позволяетъ выдвинуть точку приложенія силы мускула за его длину.

Такое передвиженіе точки прикрѣпленія мускула можетъ имѣть различныя основанія: такимъ путемъ, напримѣръ, можетъ достигаться болѣе выгодная длина плеча рычага, на которое дѣйствуетъ мускулъ, или же удлиненіе является слѣдствіемъ измѣненія въ устройствѣ скелета, напримѣръ слѣдствіемъ удлиненія костей во время развитія даннаго вида, при чемъ мѣста прикрѣпленія мускула оставались прежними; или, наконецъ, отодвиганіе мускула отъ мѣста своего прикрѣпленія можетъ вызываться необходимостью въ мѣстѣ. Такъ наприм., въ пальцахъ птицъ нѣтъ ни одного собственно мускула, но многочисленные сгибатели и разгибатели ихъ прикрѣпляются здѣсь только посредствомъ своихъ сухожилій. Сами эти мускулы начинаются частью отъ таза, частью отъ бедра и голени и частью отъ цѣвки. Поэтому пальцы птицъ остаются тонкими при всякомъ движеніи и не нуждаются въ защитѣ отъ потери тепла, безъ которой мускулы, если-бы они были въ пальцахъ, не могли бы работать при низкихъ температурахъ.

Рис. 98. **Схема положенія икроножнаго мускула у человѣка** (правая нога съ внутренней стороны). 1 бедряная кость, 2 берцовая кость, 3 скелетъ стопы, 4 внутреннее „брюшко“ икроножнаго мускула, 5 его сухожиліе (ахиллесова жила).

Въ какомъ отношеніи стоятъ другъ къ другу длина мускула и длина сухожилія въ зависимости отъ производимой мускуломъ работы, видно изъ слѣдующаго примѣра. Какъ извѣстно, у негровъ болѣе тонкія икры, чѣмъ у европейцевъ, т. е. у нихъ икроножный мускулъ (mucsulus gastrocnemius) болѣе плоскій и длинный, но способность ходить у нихъ не меньше, чѣмъ у европейцевъ. Этотъ фактъ навелъ Марея на мысль, что у негровъ этотъ мускулъ долженъ сокращаться на большую длину, но съ меньшей силой, и что онъ прикрѣпляется, такимъ образомъ, къ болѣе длинному плечу рычага, чѣмъ у европейцевъ. И дѣйствительно,—изслѣдованіе показало (Рис. 98) что, вслѣдствіе большей длины пяточной кости негра, это плечо рычага (если считать его отъ средней точки голеностопнаго сочлененія до мѣста прикрѣпленія сухожилія икроножнаго мускула) относится къ плечу того же рычага у овропейца, какъ 5 : 7. Такимъ образомъ конецъ пяточной кости описываетъ у негра при одномъ и томъ же шагѣ большій путь, чѣмъ у европейца, а мускулъ для этого долженъ сильнѣе укорачиваться; но, благодаря большей длинѣ плеча рычага нагрузка дѣйствуетъ на него слабѣе.

Отношеніе длины мускула къ длинѣ сухожилія регулируется приспособленіемъ животнаго. Марей производилъ операцію кролику и укорачивалъ его пяточную кость на половину; затѣмъ онъ выращивалъ его вмѣстѣ съ другимъ неизуродованнымъ кроликомъ одинаковаго ввзраста. Спустя годъ оба были убиты и изслѣдованы. При этомъ оказалось, что у оперированнаго кролика длина самого икроножнаго мускула составляла $^1/_3$ длины его вмѣстѣ съ сухожиліемъ (27 : 77 m/m), у нормальнаго же кролика $^1/_2$ (37 : 73 m/m). Такимъ образомъ въ первомъ случаѣ, гдѣ, благодаря болѣе короткому плечу рычага, было необходимо лишь небольшое движеніе, сухожиліе значительно удлинилось на счетъ мускула.

Мускулъ остается сокращеннымъ до тѣхъ поръ, пока длится возбужденіе; затѣмъ онъ ослабѣваетъ и теряетъ свое напряженіе. Тогда онъ хотя и становится нѣсколько длиннѣе, благодаря его собственной эластичности, но это уже не можетъ вернуть ему той прежней длины, какую онъ имѣлъ до сокращенія. Для этого онъ нуждается въ помощи такъ назыв., мускула-антагониста. Растягиваніе мускула можетъ вызываться сокращеніемъ другого мускула, дѣйствующаго въ противоположномъ первому направленіи; этотъ послѣдній мускулъ и называется антагонистомъ. Такъ противодѣйствуютъ другъ другу сгибатели и разгибатели руки (первые идутъ по ея передней сторонѣ, вторые—по задней), или замыкатели и размыкатели клешни рака. У дождевого червя сокращеніе кольцевой мускулатуры стѣнки тѣла вызываетъ удлиненіе его, а сокращеніе продольной влечетъ за собой растяженіе кольцевыхъ мускуловъ и укороченіе тѣла. Такимъ образомъ два противодѣйствующихъ другъ другу мускула или мускульныхъ комплекса составляютъ одну созависимую пару. Соотношеніе силы антагонистовъ различно и зависитъ отъ условій жизни животнато. У дождевого червя продольная мускулатура развита сильнѣе, чѣмъ кольцевая, такъ какъ для него быстрое втягиваніе тѣла въ норку въ случаѣ опасности гораздо важнѣе, чѣмъ быстрое вытягиваніе тѣла; въ языкѣ хамелеона, наоборотъ, мускулы, выталкивающіе языкъ, развиты сильнѣе, чѣмъ втягивающіе его обратно; у крыльевъ птицы, ударами которыхъ птица держится въ воздухѣ и подвигается впередъ, мышцы опускающія гораздо сильнѣе мышцъ поднимающихъ (отъ 9 до 50 разъ). Часто при какомъ-нибудь движеніи при сокращеніи одного изъ мускуловъ дѣйствуетъ также и его антагонистъ, который своимъ легкимъ сопротивленіемъ усиливаетъ напряженіе силы, благодаря чему достигаются бо̀льшее спокойствіе въ движеніи, бо̀льшая увѣренность и нѣкоторое разнообразіе движеній.

Растягиваніе мускула послѣ прекращенія сокращенія можетъ осуществляться не только сокращеніемъ антагониста, но и путемъ противодѣйствія силы упругости. Такъ, стебелелъ сувойки (Vorticella) сворачивается спиралью вслѣдствіе укорачиванія находящагося внутри его сократимаго тяжа (міофана; срав. выше стр. 112), когда-же сокращеніе прекратится, онъ снова распрямляется, благодаря эластичности своихъ стѣнокъ. Мускулы, замыкающіе створки раковинъ у ракушекъ, также не имѣютъ антагонистовъ; когда сокращеніе ихъ прекращается, то створки раковины раздвигаются и мускулы снова растягиваются, благодаря эластичности соединяющей створки связки. У сальпъ, вслѣдствіе эластичности ихъ мантіи такимъ-же образомъ растягиваются кольцевые мускулы стѣнокъ тѣла; у млекопитающихъ благодаря своей эластичности стягиваются стѣнки легкихъ, выгоняя изъ нихъ воздухъ и заставляя грудобрюшную преграду, которая при вдыханіи воздуха была натянута, снова растягиваться и подниматься пузыремъ внутрь грудной клѣтки. У круглыхъ червей существуетъ въ стѣнкахъ тѣла только продольная мускулатура; антагонистомъ ей у нихъ служитъ кутикула, которая находится въ напряженномъ состояніи, благодаря давленію изнутри на стѣнки тѣла жидкости полости тѣла.

Давленіе жидкости, выполняющей какую-нибудь полость въ тѣлѣ, на ея стѣнки или такъ наз. т у р г о р ъ, весьма важно для нѣкоторыхъ видовъ движенія, благодаря тому, что оно замѣняетъ собою дѣйствіе мускуловъ-антагонистовъ. Этимъ достигается также прочность и эластичность тѣла или частей его у многихъ животныхъ, лишенныхъ скелета. Если сравнить, напримѣръ, живого дождевого червя съ убитымъ (наркотическими веществами или слабымъ спиртомъ), то разница между ними сразу замѣтна: мускулы живого червя обладаютъ опредѣленнымъ постояннымъ напряженіемъ, извѣстнымъ тонусомъ, благодаря которому жидкость въ полости тѣла находится подъ нѣкоторымъ давленіемъ, т. е. существуетъ тургоръ; со смертью животнаго это напряженіе прекращается, а вмѣстѣ съ нимъ прекращается и тургоръ. То же мы видимъ и у мягкотѣлыхъ: мертвая каракатица представляетъ собой мягкую массу, а ея руки висятъ, какъ плети, живая-же съ ея напряженными эластическими руками способна производить сильныя движенія. Амбулакральныя ножки иглокожихъ представляютъ собой трубчатые выросты каналовъ, наполненныхъ жидкостью; для движенія въ нихъ должна вгоняться жидкость подъ нѣко-

торымъ давленіемъ. Для этого у основанія каждой ножки находится наполненный жидкостью, сократимый пузырекъ (ампулла). Безъ тургора невозможны были-бы также сильныя движенія ноги у ракушекъ; въ данномъ случаѣ въ ногу вгоняется кровь, при чемъ особые клапаны не даютъ ей течь обратно. При такомъ состояніи ноги, напр., сердцевидка можетъ съ силою отталкиваться отъ дна и прыгать въ водѣ. При втягиваніи ноги, кровь, составляющая почти $1/2$ вѣса всего тѣла у беззубки и рѣчной ракушки (Anodonta, Unio), выжимается изъ нея и собирается въ широкихъ полостяхъ, расположенныхъ преимущественно въ мантіи.

Изслѣдованіе сокращенія поперечнополосатыхъ мускульныхъ волоконъ показало, что при длительномъ сокращеніи ихъ (при тетанусѣ) происходитъ большая трата энергіи и мышца быстро утомляется. Поэтому часто встрѣчаются приспособленія, позволяющія частямъ скелета сохранять и безъ помощи мышцъ то расположеніе, въ которое они пришли вслѣдствіе сокращенія мышцъ. Это—приспособленія какъ-бы замыкающія или защелкивающія суставы. Такъ, напримѣръ, такія болотныя птицы, какъ аистъ, могутъ спокойно спать, стоя на одной ногѣ и не напрягая для этого своихъ мускуловъ. При сгибаніи вытянутой ноги аиста въ суставѣ между голенью и цѣвкой, приходится преодолѣть нѣкоторое сопротивленіе, а затѣмъ нога сама собою легко сгибается. Причина такого сопротивленія сгибанію состоитъ (Рис. 99) въ томъ, что на внѣшней сторонѣ сустава между голѣнью и цѣвкою натянута эластическая связка, которая, благодаря формѣ эллиптической поверхности суставной головки голени, при сгибаніи сустава сначала еще больше натягивается, такъ какъ увеличивается разстояніе между обоими пунктами ея прикрѣпленія. Эта связка оказываетъ поэтому сопротивленіе сгибанію; оно преодолѣвается сокращеніемъ мускуловъ, а безъ сокращенія ихъ связка крѣпко держитъ обѣ кости въ выпрямленномъ положеніи.

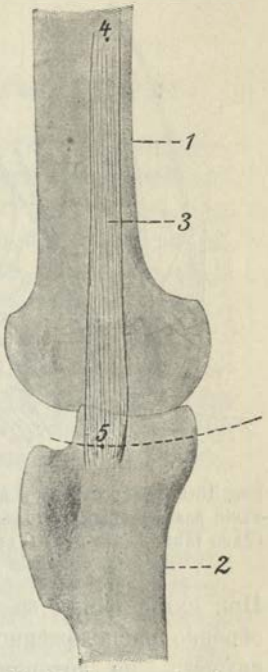


Рис. 99. Приспособленіе для замыканія голеностопнаго (интертарзальнаго) сустава въ (правой) ногѣ аиста. 1 голень, 2 цѣвка (плюсна), 3—эластичная связка, 4 и 5 ея прикрѣпленія къ обѣимъ костямъ. Дуга круга, проведенная черезъ точку 5 изъ центра 4, сначала приближается къ суставной поверхности, а затѣмъ снова удаляется отъ нея. Это показываетъ, что при сгибаніи сустава связка должна сначала натягиваться, а потомъ ослабляться.

Различныя приспособленія того-же рода удерживаютъ поднятыми плавниковыя иглы многихъ рыбъ, особенно у передняго конца спинного плавника; это мы видимъ, напр., у колюшки, и Triacanthus и у сельдяного короля (Zeus faber L.). У колюшки основаніе этихъ иголъ продолжается въ два саблевидно загнутыхъ назадъ отростка, окруженныхъ влагалищемъ. Простымъ надавливаніемъ на конецъ иглы нельзя пригнуть ее къ тѣлу, такъ какъ отростки иглы натыкаются на стѣнки влагалища; если-же въ пространство между обоими отростками ввести иголку и такимъ способомъ повернуть отростки во влагалищѣ, какъ изогнутую саблю, то игла легко наклоняется.—У Triacanthus при подниманіи иглы подъ основаніе ея автоматически подвигается косточка, соединенная съ ней связкой. Она препятствуетъ наклоненію иглы, вродѣ того какъ подложенная подъ оконную раму деревяшка не даетъ закрыться окну. Игла можетъ наклониться только тогда, когда подпирающая косточка будетъ оттянута особымъ маленькимъ мускуломъ.—Наконецъ, у сельдяного короля отъ основанія второй иглы спинного плавника отходитъ назадъ зубецъ (рис. 100, 1), входящій во впадину на передней поверхности третьей иглы и поддерживающій вторую иглу въ поднятомъ положеніи. Наклоненіе ея возможно только тогда, когда зубецъ выйдетъ изъ впадины, благодаря легкому оттягиванію ея впередъ и наклоненію третьей иглы назадъ. Пока вторая игла поднята, всѣ остальныя плавниковыя иглы остаются также поднятыми, благодаря натяженію кожи плавника.

Совершенно другого рода приспособленія, замыкающія суставы, существуютъ у пальцевъ многихъ птицъ. Они были открыты Шафферомъ. Извѣстно, что у мертвыхъ

птицъ пальцы ноги сжимаются при сгибаніи ноги въ колѣнѣ. Это происходитъ оттого, что сухожиліе одного сгибателя пальцевъ (musc. ambiens), отходящаго отъ таза, проходитъ черезъ переднюю поверхность колѣннаго сустава и при сгибаніи послѣдняго — натягивается. Поэтому, когда тѣло птицы при сидячемъ положеніи ея наклоняется впередъ, пальцы сгибаются сами собою, а сокращеніе остальныхъ мускуловъ-сгибателей еще болѣе усиливаетъ смыканіе пальцевъ. Сухожиліе глубокаго мускула-сгибателя (m. flexor profundus) на своей поверхности, обращенной къ подошвѣ, зазубрено, какъ рашпиль, и двигается внутри своеобразнаго хрящевого влагалища. Внутренняя поверхность послѣдняго снабжена во многихъ суставахъ пальцевъ поперечными ребрышками, расположенными на опредѣленномъ разстояніи другъ отъ друга и наклоненными къ основанію пальцевъ (рис. 101 A и B). Когда птица садится на вѣтку, то эти ребрышки или зарубки подъ тяжестью птицы прижимаются къ зазубреной поверхности сухожилія и вмѣстѣ съ нимъ къ скелету цальцевъ: тогда зарубки зацѣпляются за шероховатости сухожилія и такимъ образомъ препятствуютъ обратному движенію его, пока вѣтка давитъ на подошву лапы. Такъ птица можетъ вполнѣ автоматически крѣпко держаться на вѣткѣ безъ напряженія мускуловъ.

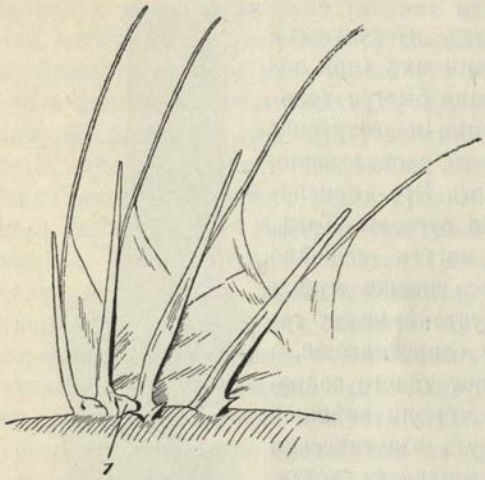


Рис. 100. **Приспособленіе для защелкиванія основаній плавниковыхъ иголъ у сельдяного короля (Zeus faber L.)** 1 зубецъ второй иглы, входящій въ ямку въ основаніи третьей иглы.

Интересное приспособленіе, далѣе, находится по Дофлейну на рукахъ сбезьянъ (Semnopithecus, Colobus, Cercopithecus, Ateles). При схватываніи за вѣтвь дерева давленіе ея на суставы пальцевъ натягиваетъ своеобразно расположенное сухожиліе, вслѣдствіе чего пальцы автоматически сгибаются въ крючекъ, на которомъ можетъ висѣть животное. Этимъ объясняется, почему убитыя обезьяны продолжаютъ висѣть на сучкѣ, уцѣпившись за него руками.

Между различными движеніями особенно привлекаетъ къ себѣ наше вниманіе движеніе съ цѣлью перемѣщенія животныхъ: оно съ одной стороны имѣетъ значеніе для образа жизни животныхъ, съ другой—находится въ тѣсной связи съ ихъ формою. Нѣтъ ни одного животнаго, которое бы не могло по крайней мѣрѣ въ молодости передвигаться.

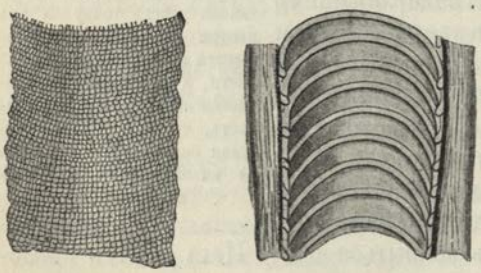


Рис. 101. **Приспособленіе удерживающее согнутыми пальцы у воробья.** *A* часть нижней стороны сухожилія глубокаго сгибателя пальцевъ. *B* часть влагалища названнаго сухожилія съ насѣчками. Увел. ок. 40 разъ. По Шафферу.

Для того, чтобы, двигая своимъ тѣломъ или частями его, животное могло передвигаться въ окружающей его средѣ, оно должно найти себѣ опору, чтобы опираясь на нее вывести съ одной стороны свое тѣло изъ его прежняго положенія, съ другой—преодолѣть сопротивленіе движенію, оказываемое треніемъ. Поэтому основныя условія передвиженія будутъ различны, смотря по тому, передвигается ли животное въ однородной средѣ или на границѣ двухъ различныхъ средъ: движеніе въ почвѣ, въ водѣ или въ воздухѣ будетъ инымъ, чѣмъ движеніе на границѣ между водой и сушей, воздухомъ и сушей или воздухомъ и водой. Воздухъ оказываетъ наименьшее сопротивленіе движенію, вода большее, а твердая почва еще больше, часто даже непреодолимое сопротивленіе. Соотвѣтственно этому каждое движеніе имѣетъ свои положительныя и отрицательныя

стороны. Движеніемъ въ воздухѣ достигается наибольшая скорость, но зато оно требуетъ и самой большой мускульной работы; движенія въ водѣ могутъ быть очень продолжительны при незначительномъ напряженіи мускуловъ, но животное передвигается гораздо тише; движеніе по твердой почвѣ, въ воздухѣ или въ водѣ требуетъ большой затраты силъ, чтобы преодолѣть треніе о землю, но остальныя препятствія движенію незначительны; это передвиженіе однако далеко уступаетъ свободному движенію въ воздухѣ и въ водѣ въ томъ отношеніи, что оно происходитъ только по плоскости, а не по всѣмъ тремъ измѣреніямъ пространства.

5. Условія пассивнаго передвиженія въ водѣ и въ воздухѣ.

Прежде всего мы остановимся на движеніяхъ въ водѣ. Вода—родина организмовъ, и поэтому здѣсь мы находимъ низшіе организмы и вмѣстѣ съ тѣмъ первоначальные способы передвиженія ихъ. Изъ семи типовъ животныхъ четыре низшихъ, а именно простѣйшія, кишечнополостныя, черви и иглокожія, живутъ исключительно или почти исключительно въ водѣ. Значительная часть трехъ остальныхъ типовъ также живетъ въ водѣ: изъ мягкотѣлыхъ—половина, изъ членистоногихъ—ракообразныя, изъ позвоночныхъ—главнымъ образомъ рыбы и отчасти земноводныя.

Посмотримъ сначала на статическія отношенія тѣлъ, находящихся въ водѣ. Различныя тѣла въ зависимости отъ своихъ особенностей или погружаются на дно, или плаваютъ на водѣ, отчасти выступая надъ поверхностью ея. Тѣло погружается въ воду, если его вѣсъ больше вѣса вытѣсняемой имъ воды, т. е. если оно тяжелѣе воды; наоборотъ, оно плаваетъ на поверхности воды, если его вѣсъ меньше ея вѣса, при чемъ оно погружается въ воду на столько, что вытѣсняетъ количество воды равное ему по вѣсу. Если все оно вѣситъ столько же, сколько вытѣсняемая имъ вода, то оно не погружается и не всплываетъ на поверхность, можетъ оставаться во взвѣшенномъ состояніи въ любомъ мѣстѣ воды. Однако, вода бываетъ различнаго вѣса въ зависимости отъ своей температуры и особенно отъ количества растворенной въ ней соли. Въ то время какъ литръ чистой воды вѣситъ 1 килогр., литръ морской воды, содержащій 3,5% соли, вѣситъ при 0° Ц. на 29 граммовъ, а при 15° Ц. на 26 гр. болѣе. Вода въ сильно насыщенныхъ солью степныхъ соляныхъ озерахъ достигаетъ еще болѣе значительнаго вѣса. Тѣло, которое тонетъ въ рѣчной водѣ, содержащей 0,02% соли, можетъ плавать въ морской водѣ.

Быстрота, съ которою тѣло погружается въ воду, увеличивается съ его вѣсомъ, но зависитъ также и отъ другихъ условій. Если одновременно опускаются на дно желѣзный шаръ и желѣзная пластинка, расположенная параллельно поверхности воды, то шаръ будетъ опускаться быстрѣй. Такимъ образомъ, тѣла одинаковаго вѣса при погруженіи своемъ въ воду испытываютъ со стороны ея различное сопротивленіе въ зависимости отъ своей формы, такъ какъ они должны при этомъ оттѣснять частицы воды, встрѣчаемыя на пути, а число послѣднихъ—въ зависимости отъ формы тѣла—и путь, проходимый ими, когда онѣ разступаются, могутъ быть различны. Чѣмъ больше этотъ путь, тѣмъ больше сопротивленіе воды и тѣмъ меньше скорость погруженія тѣла. Такъ какъ это сопротивленіе зависитъ отъ формы тѣла, то его можно назвать сопротивленіемъ формѣ; оно бываетъ тѣмъ значительнѣе, чѣмъ больше проэкція тѣла на горизонтальную площадь.

Оттѣсняемыя частицы воды испытываютъ при своемъ движеніи треніе о поверхность тѣла, или, вѣрнѣе, о другія частицы воды,—такъ какъ вмѣстѣ съ погружающимся въ воду тѣломъ движется также какъ бы окружающая его водяная оболочка, т. е. слой водяныхъ частицъ, приставшихъ къ тѣлу, благодаря силѣ прилипанія. Это «внутреннее» треніе не одинаково для различныхъ жидкостей, а также для различной воды. Для воды оно уменьшается съ увеличеніемъ ея температуры: если при 0° оно равно 100, то для первыхъ 30—40° уменьшеніе его на каждый градусъ достигаетъ 2—3%, т. е. для воды при 25° оно будетъ вдвое меньше, чѣмъ для воды при 0°. При увеличеніи содержанія соли внутреннее треніе возрастаетъ. Но оно совсѣмъ не зависитъ отъ плотности жидкости,

какъ показываетъ слѣдующій опытъ: если въ сосуды одинаковой величины, наполненные одинъ—растительнымъ масломъ, другой—водою, третій—крѣпкимъ растворомъ сахара, помѣстить одинаковое количество очень мелкаго порошка мѣла, и если послѣ осажденія его на дно жидкость во всѣхъ сосудахъ одновременно взболтать, то можно видѣть, что осажденіе мѣла происходитъ быстрѣе въ водѣ, чѣмъ въ сахарномъ растворѣ, а въ сахарномъ растворѣ быстрѣе, чѣмъ въ маслѣ, хотя масло менѣе плотно, чѣмъ двѣ первыя жидкости; такимъ образомъ масло обладаетъ наибольшимъ внутреннимъ треніемъ. Итакъ быстрота погруженія тѣла въ воду прямо пропорціональна его удѣльному вѣсу и обратно пропорціональна сопротивленію формѣ тѣла и внутреннему тренію воды. Это можно выразить слѣдующею формулою: быстрота погруженія $= \frac{\text{удѣльный вѣсъ}}{\text{сопротивленіе формѣ} \times \text{внутреннее треніе}}$. Если частное во второй половинѣ равенства больше нуля, то тѣло погружается на дно; если оно равно нулю, то тѣло плаваетъ во взвѣшенномъ состояніи; если оно меньше нуля, то тѣло всплываетъ и держится на поверхности.

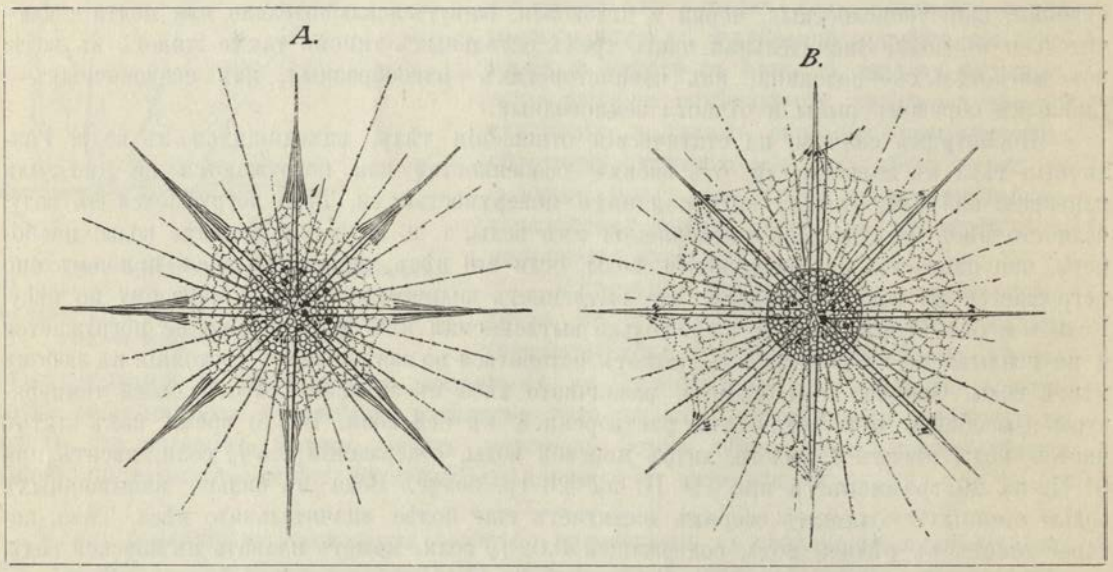


Рис. 102. Лучевикъ Acanthonia tetracopa J. Müll. *A*—со стянувшимся, *B*—съ растянутымъ студенистымъ наружнымъ слоемъ; 1—міофановыя нити въ вытянутомъ состояніи, 1′—въ сокращенномъ состояніи. По Шевякову.

Изъ вышеприведенной формулы можно вывести условія, при которыхъ организмъ можетъ оставаться во взвѣшенномъ состояніи въ водѣ или уменьшить скорость своего погруженія на столько, чтобы плавать въ водѣ лишь при самыхъ незначительныхъ усиліяхъ съ своей стороны. Живое вещество (протоплазма) тяжелѣе воды; несмотря на это многіе организмы встрѣчаются въ водѣ во взвѣшенномъ состояніи; таковы, наприм., организмы, образующіе массу планктона;—нѣкоторые изъ нихъ не производятъ никакихъ движеній, другіе двигаются лишь слабо. При прочихъ равныхъ условіяхъ организмъ тѣмъ легче держится въ водѣ, чѣмъ меньше его вѣсъ и чѣмъ больше сопротивленіе формѣ.

Уменьшеніе вѣса достигается пропитываніемъ тѣла животнаго окружающею водою, при чемъ увеличивается объемъ его. Таково значеніе колоссальнаго количества воды, заключающагося въ студенистомъ веществѣ многихъ пелагическихъ морскихъ животныхъ. Такъ, нѣкоторые лучевики (напр. Thalassicola и колоніальныя формы) обладаютъ студенистымъ наружнымъ слоемъ, а у медузъ, трубчатниковъ, ребровиковъ и киленогихъ мягкотѣлыхъ (Heteropoda) существуетъ весьма водянистая соединительная ткань. Подобныя же отношенія мы встрѣчаемъ и у прѣсноводнаго рачка Holopedium gibberum Zadd. съ студенистою оболочкою (рис. 103, B). Съ этой точки зрѣнія становится понятнымъ почему медуза—морская крапива (Aurelia aurita L.) въ Балтійскомъ морѣ содержитъ въ

себѣ больше воды, чѣмъ въ Адріатическомъ (97,9% противъ 95,3—95,7%): вода Балтійскаго моря легче и поэтому тѣла въ ней обладаютъ большимъ сравнительнымъ вѣсомъ. Съ увеличеніемъ размѣровъ животнаго увеличивается также и его сопротивленіе формѣ.

У всѣхъ вышеназванныхъ животныхъ количество воды, заключающееся въ ихъ студнѣ, постоянно и не можетъ быть ни увеличено, ни уменьшено. Наоборотъ, у одной группы лучевиковъ, у акантометридъ (Acanthometridae) существуетъ приспособленіе, позволяющее имъ содержаніе воды въ тѣлѣ увеличивать или уменьшать. Ихъ скелетъ состоитъ изъ 20 иглъ, соединяющихся въ центрѣ животнаго. На концѣ каждой иглы располагается вѣнчикъ образованныхъ изъ эктоплазмы міофановыхъ нитей (рис. 102); при сокращеніи ихъ эктоплазматическій сѣтчатый остовъ растягивается, а за нимъ слѣдуетъ студенистое вещество, внутри котораго располагается этотъ остовъ; послѣднее возможно только при пропитываніи студенистаго вещества водою. Когда міофаны перестаютъ сокращаться, сѣть эктоплазмы снова опадаетъ, а за нею слѣдуетъ и студенистое вещество, при чемъ бывшая въ немъ вода снова выжимается изъ него. Такимъ способомъ удѣльный вѣсъ животнаго можетъ измѣняться въ зависимости отъ внѣшнихъ раздраженій. У лучевиковъ особенно распространенъ еще другой способъ уменьшенія удѣльнаго вѣса. Во внѣшней протоплазмѣ ихъ содержится большое количество мельчайшихъ пузырьковъ, наполненныхъ водянистою жидкостью. Послѣдняя легче морской воды; съ другой стороны, между нею и морскою водою не происходитъ диффузіи и поэтому плотность ея остается постоянною. Если жидкость изъ нѣкоторыхъ пузырьковъ уходитъ, то удѣльный вѣсъ всего тѣла становится больше. Этимъ способомъ лучевики, если раздражать ихъ, опускаются въ глубину. Повидимому и у ребровиковъ, напр., у Beroë, можетъ уменьшаться вѣсъ и облегчаться плаваніе, также благодаря содержанію въ его студнѣ менѣе концентрированныхъ растворовъ солей.

Большее значеніе для уменьшенія удѣльнаго вѣса имѣетъ жиръ или масло, заключающееся въ тканяхъ организма. Такъ, нѣкоторыя, свободно плавающія въ морѣ, яйца рыбъ заключаютъ въ себѣ большую, часто окрашенную въ яркій оранжевый цвѣтъ жировую каплю. Въ соединительной ткани многихъ пелагическихъ прѣсноводныхъ и морскихъ рачковъ и личинокъ ракообразныхъ находится жиръ, часто сообщающій имъ яркую окраску. Крупныя водяныя млекопитающія, китообразныя и моржи, могутъ постоянно плавать въ водѣ только благодаря большимъ скопленіямъ въ ихъ тѣлѣ жира.

Очень часто для уменьшенія вѣса служитъ выдѣленіе въ тѣлѣ животнаго газа. Такъ, у многихъ трубчатниковъ мы находимъ содержащій газъ пузырь, удерживающій колонію на поверхности моря,—напр., у Forskalia, у Physophora (рис. 14, стр. 34) и въ особенности у парусника (Velella). У маленькой, снабженной раковинкою корненожки, Arcella (см. табл. 7) наблюдали, какъ она выдѣляетъ иногда пузырекъ газа внутри своей раковинки и какъ съ помощью его всплываетъ со дна на поверхность воды. Прѣсноводныя легочныя улитки могутъ посредствомъ мускуловъ сокращать свою дыхательную полость, заключающую въ себѣ воздухъ, и опускаться благодаря этому на дно; при прекращеніи сдавливанія дыхательной полости воздухъ въ ней снова расширяется, объемъ животнаго увеличивается и оно опять всплываетъ на поверхность. Особенно часто это можно наблюдать на маленькой пузырчатой улиткѣ (Physa), водящейся въ нашихъ илистыхъ ручейкахъ. Когда дыхательная полость улитки-прудовика (Limnaea) наполняется воздухомъ на поверхности воды, то прудовикъ становится легче воды и можетъ ползать снизу по водяной поверхности, пользуясь поверхностнымъ натяженіемъ воды; если толкнуть его книзу, онъ не тонетъ, а снова всплываетъ; но, сжимая свою дыхательную полость, и онъ можетъ погрузиться на дно. Если у ползущаго по водяной поверхности прудовика часть воздуха выйдетъ изъ дыхательной полости, то онъ сейчасъ же тонетъ и уже не можетъ подняться снова на поверхность воды иначе, какъ всползая по какимъ-нибудь предметамъ. Насѣкомыя не тонутъ въ водѣ, благодаря воздуху въ ихъ трахеяхъ, а большинство наземныхъ позвоночныхъ,—благодаря воздуху въ ихъ легкихъ. Тѣло даже неплавающихъ птицъ едва погружается въ воду, такъ какъ его сдерживаетъ не только воздухъ,

находящійся въ легкихъ и въ воздушныхъ мѣшкахъ тѣла, но и воздухъ, задерживающійся между перьями. Гэтке наблюдалъ, что перелетныя птицы (дрозды, овсянки, вьюрки), утомившись во время полета, опускаются на море и отдыхаютъ на водѣ; затѣмъ онѣ снова поднимаются въ воздухъ и летятъ дальше; извѣстно также, что голуби на Верхнемъ Нилѣ, не будучи въ состояніи пить съ берега вслѣдствіе его крутизны, садятся на воду и, несясь по волнамъ, утоляютъ свою жажду.

Совершенно особую роль при уменьшеніи удѣльнаго вѣса тѣла играетъ воздушный аппаратъ рыбъ. Наблюдая за золотыми рыбками или карпами, легко можно замѣтить, что онѣ безъ всякаго видимаго движенія остаются въ водѣ на одномъ мѣстѣ, не всплывая кверху и не погружаясь въ глубину: онѣ могутъ такъ регулировать свой вѣсъ, что тяжесть ихъ тѣла въ водѣ становится равна нулю. Для этого служитъ имъ плавательный пузырь. Плавательный пузырь есть не у всѣхъ рыбъ: его нѣтъ у круглоротыхъ, у всѣхъ селяхій, а изъ костистыхъ у макрелей и у многихъ рыбъ, держащихся постоянно на днѣ и караулящихъ тамъ свою добычу, каковы—камбаловыя, звѣздочеты, морскія собачки и морскіе драконы (Uranoscopus, Blennius, Trachinus), а изъ европейскихъ прѣсноводныхъ рыбъ—пескарь и нѣкоторыя другія. Эти рыбы безъ движенія могутъ оставаться въ покоѣ лишь лежа на днѣ, а при плаваніи должны употреблять больше усилій, чѣмъ другія рыбы, такъ какъ имъ приходится при этомъ не только преодолѣвать сопротивленіе воды, но и тяжесть своего тѣла.

Плавательный пузырь рыбъ представляетъ выпячиваніе передней части кишечника и у осетровъ остается въ связи съ глоткою посредствомъ довольно широкаго,—а у такъ наз. открыто-пузырныхъ костистыхъ рыбъ посредствомъ узкаго воздушнаго канала. У другихъ костистыхъ рыбъ эта связь, существующая у зародыша, затѣмъ исчезаетъ (закрыто-пузырныя рыбы). Такимъ образомъ, по крайней мѣрѣ у послѣднихъ рыбъ газъ въ плавательномъ пузырѣ долженъ выдѣляться изъ тѣла, т. е. черезъ стѣнки пузыря; то же, хотя бы отчасти, надо сказать и о плавательномъ пузырѣ другихъ рыбъ, такъ какъ газъ въ немъ отличается по составу отъ атмосфернаго воздуха и часто содержитъ въ себѣ гораздо больше кислорода.

Воздухъ въ плавательномъ пузырѣ находится подъ давленіемъ окружающей рыбу воды, т. е. къ атмосферному давленію прибавляется давленіе водяного столба, находящагося надъ рыбой, той или иной высоты. При погруженіи на каждые 10 метровъ глубины это давленіе увеличивается на одну атмосферу; поэтому пузырь сжимается и вмѣстѣ съ тѣмъ уменьшается общій объемъ тѣла. Такъ какъ, однако, съ уменьшеніемъ его тѣло вытѣсняетъ меньше воды, то удѣльный вѣсъ его долженъ возростать и животное должно погружаться, пока не достигнетъ дна. Обратное явленіе происходитъ при всплываніи рыбы кверху,—напр., сельди, поднимающейся изъ глубины къ поверхности моря для откладыванія икры: рыба попадаетъ при этомъ подъ болѣе слабое давленіе, плавательный пузырь ея расширяется, объемъ тѣла, а слѣдовательно и объемъ вытѣсняемой воды—увеличивается и удѣльный вѣсъ рыбы уменьшается. Вслѣдствіе этого рыба безъ всякихъ усилій съ своей стороны должна подниматься кверху, пока не достигнетъ поверхности воды.

Этого обыкновенно не замѣчается, но во всякомъ случаѣ при быстрыхъ и значительныхъ измѣненіяхъ давленія получается результатъ, предусматриваемый теоріей. Такъ напр., когда рыба вытаскивается сѣтью съ значительной глубины, то ея плавательный пузырь нерѣдко такъ расширяется, что выпячивается черезъ ротъ. Рыбаки Боденскаго озера называютъ это явленіе у мѣстнаго сига, Cerregonus hiemalis Jur, барабанною болѣзнью; то же наблюдается и у морскихъ глубоководныхъ рыбъ. Но рыбы могутъ регулировать давленіе газа въ пузырѣ и его объемъ. Простымъ средствомъ для этого служитъ мускулатура стѣнокъ пузыря: у многихъ рыбъ (щуки, окуня, трески, осетра) существуетъ сплошной слой гладкихъ мышцъ, у карповыхъ находятся въ стѣнкахъ пузыря длинные поперечные тяжи гладкихъ мускульныхъ клѣтокъ, а у нѣкоторыхъ морскихъ рыбъ (морского пѣтуха, сельдяного короля) къ плавательному пузырю плотно прилегаютъ рѣзко ограниченныя пластинки изъ поперечнополосатыхъ мышцъ. Сокращеніе этихъ мышцъ

можетъ сдерживать увеличеніе пузыря при уменьшеніи давленія въ нормальныхъ условіяхъ жизни рыбы.

У рыбъ, однако, существуетъ еще другое приспособленіе для регулированія давленія газа въ плавательномъ пузырѣ: увеличеніе объема пузыря съ уменьшеніемъ внѣшняго давленія устраняется выведеніемъ части газа изъ пузыря, а уменьшеніе объема при увеличеніи давленія—выдѣленіемъ газа въ пузырь. И то, и другое доказано опытомъ. Если помѣстить щуку, т. е. рыбу изъ группы открыто пузырныхъ, въ сосудѣ съ водою подъ колоколъ воздушнаго насоса и выкачивать воздухъ, то можно видѣть, какъ изъ-подъ ея жаберной крышки выходятъ пузырьки воздуха, а сама щука остается при этомъ на днѣ. Наоборотъ окунь, у котораго плавательный пузырь замкнутъ, не можетъ поспѣть за столь быстрымъ разрѣженіемъ воздуха и всплываетъ на поверхность. Съ другой стороны, пробывали держать въ теченіе 48 часовъ рыбъ одного вида на различной глубинѣ: одну на глубинѣ 7—8 метровъ, на которой давленіе, дѣйствующее на плавательный пузырь почти удваивается, другую возлѣ поверхности; изслѣдованіе газа въ плавательномъ пузырѣ этихъ рыбъ показало, что у послѣдней рыбы въ немъ заключалось 16% кислорода, а у рыбы, погружавшейся въ глубину,—52%. Такой результатъ позволяетъ предполагать, что въ послѣднемъ случаѣ выдѣлялся внутрь плавательнаго пузыря кислородъ, для того чтобы увеличеніемъ количества газа противодѣйствовать сжиманію пузыря.

Выдѣляемый въ плавательный пузырь газъ,—въ особенности кислородъ, — можетъ браться только изъ крови. Но поступать въ пузырь изъ кровеносныхъ сосудовъ путемъ простой диффузіи кислородъ не можетъ, потому что парціальное давленіе его въ пузырѣ значительно больше, чѣмъ въ крови, а диффузія можетъ происходить только изъ мѣстъ съ бо̀льшимъ давленіемъ въ мѣста съ меньшимъ. Такимъ образомъ долженъ существовать органъ, который бы увеличивалъ давленіе кислорода въ крови и переводилъ бы его оттуда въ полость плавательнаго пузыря. За такой органъ принимаютъ весьма богатое кровеносными сосудами образованіе, называемое краснымъ тѣломъ и въ большей или меньшей степени развитое у всѣхъ рыбъ. Но самый процессъ выдѣленія, происходящій, вѣроятно, благодаря наблюдаемому въ красномъ тѣлѣ разрушенію красныхъ кровяныхъ тѣлецъ, остается еще невыясненнымъ.

Уменьшеніе количества газа въ плавательномъ пузырѣ, предупреждающее раздуваніе послѣдняго при уменьшеніи давленія, происходитъ у открыто-пузырныхъ рыбъ, какъ показываетъ опытъ со щукой, прямо черезъ воздушный каналъ пузыря; у закрыто-пузырныхъ же, какъ у окуня, находится для этой цѣли особый органъ, отсутствующій у открыто-пузырныхъ, а именно такъ наз. овалъ. Онъ также богато снабженъ кровеносными сосудами и въ немъ происходитъ поглощеніе газа. Кровеносные сосуды овала могутъ сжиматься и тогда поглощеніе газа затрудняется; при расширеніи же сосудовъ кислородъ переходитъ въ нихъ, благодаря тому, что парціальное давленіе его въ крови гораздо слабѣе, чѣмъ въ пузырѣ; съ удаленіемъ кислорода изъ пузыря общее количество газа, конечно, уменьшается.

Воздухъ въ плавательномъ пузырѣ рыбъ находится обыкновенно въ нѣсколько сжатомъ состояніи, благодаря дѣятельности мускуловъ стѣнокъ пузыря. Если давленіе мышцъ становится слабѣе, то пузырь расширяется и рыба всплываетъ кверху,—и обратно: при усиленіи сокращенія мышцъ—пузырь сжимается и рыба опускается въ глубину. Только при болѣе значительныхъ переходахъ изъ одного уровня въ другой—рыба должна прибѣгать къ уменьшенію или увеличенію газа въ пузырѣ.

У нѣкоторыхъ рыбъ, какъ у карповыхъ и харацинидъ (Characinidae), плавательный пузырь раздѣленъ на передній и задній отдѣлы, соединяющіеся другъ съ другомъ посредствомъ лишь узкаго канала. У передняго отдѣла—эластическія стѣнки, у задняго—неподатливыя. Сокращеніемъ двухъ продольныхъ мускульныхъ лентъ въ стѣнкахъ плавательнаго пузыря воздухъ можетъ выдавливаться изъ задняго отдѣла въ передній; въ такомъ случаѣ передній отдѣлъ растягивается, передняя часть тѣла рыбы становится легче и приподнимается кверху. Наоборотъ, при сокращеніи передняго отдѣла пузыря — воздухъ

перегоняется въ задній отдѣлъ, передній же уменьшается, вслѣдствіе чего передняя часть тѣла опускается ниже задней. Такимъ путемъ рыбы, напр., золотая рыбка, могутъ переходить изъ болѣе глубокихъ въ болѣе мелкіе слои воды и наоборотъ безъ помощи своихъ парныхъ плавниковъ.

Подобно уменьшенію удѣльнаго вѣса, на скорость погруженія въ воду можетъ также вліять увеличеніе сопротивленія формѣ. При образованіи студенистаго вещества у медузъ вмѣстѣ съ уменьшеніемъ ихъ удѣльнаго вѣса происходитъ довольно значительное увеличеніе размѣровъ ихъ тѣла и съ развитіемъ зонтика значительно возрастаетъ сопротивленіе формѣ. Подобное же значеніе могутъ имѣть также и другія приспособленія животныхъ; таково, напр., расположеніе скелета у многихъ лучевиковъ: первоначально онъ служилъ для защиты и опоры тѣла, но затѣмъ путемъ разростанія и развѣтвленія своихъ частей, представлявшихъ большое сопротивленіе водѣ при передвиженіи, онъ сталъ вспомогательнымъ аппаратомъ при плаваньи животнаго. У нѣкоторыхъ животныхъ для увеличенія сопротивленія водѣ служитъ значительное сплющиваніе ихъ тѣла; этимъ объясняется происхожденіе тонкихъ, какъ бумага, личиночныхъ формъ нѣкоторыхъ ракообразныхъ открытаго моря,—напр., личинки филлозомы у панцырныхъ раковъ (Palinuridae и Scyllaridae, рис. 103, G), а также такихъ формъ, какъ сафирина изъ веслоногихъ раковъ, заключающая въ себѣ еще капли масла, служащія для облегченія тѣла. Особенно часто для увеличенія плоскостной проэкціи тѣла служатъ у мелкихъ рачковъ и личинокъ ракообразныхъ различные длинные или расширенные выросты тѣла; усики и конечности ихъ, напр., могутъ сильно разростаться и оттопыриваться въ стороны; ихъ поверхность, какъ и поверхность тѣла, можетъ увеличиваться выростаніемъ на нихъ перистыхъ щетинокъ; какъ на тѣлѣ, такъ и на конечностяхъ могутъ выростать шипы, часто превосходящіе своею длиною само тѣло; такимъ образомъ происходятъ удивительныя формы, подобныя изображеннымъ на рис. 103.

У мелкихъ животныхъ поверхность тѣла сравнительно съ его массою больше, чѣмъ у болѣе крупныхъ. Если для простоты мы примемъ шарообразную форму тѣла, то поверхность его будетъ равна $4\,r^2\pi$ (при чемъ r обозначаетъ радіусъ шара), а объемъ $= \frac{4}{3}\,r^3\pi$. Такимъ образомъ отношеніе поверхности къ объему будетъ равно $\frac{3}{r}$, то-есть съ уменьшеніемъ радіуса это отношеніе должно возрастать. У двухъ шаровъ съ радіусомъ въ 1 сантм. и 3 сантм. на каждую единицу массы перваго шара приходится въ три раза большая поверхность, чѣмъ у второго. Такимъ же образомъ относятся другъ къ другу тѣла также различной другой, но одинаковой формы. Поэтому увеличеніе поверхности, какъ средство для увеличенія сопротивленія формѣ, имѣетъ для мелкихъ животныхъ бóльше значенія, чѣмъ для крупныхъ. Вотъ почему главная масса пелагической фауны, т. е. животныхъ, держащихся во взвѣшенномъ состояніи въ водѣ безъ всякихъ собственныхъ движеній или при помощи лишь слабыхъ движеній,—состоитъ изъ мелкихъ животныхъ, и только у мелкихъ формъ образованіе иголъ, шиповъ, щетинокъ и т. п. служитъ спеціально для увеличенія сопротивленія водѣ.

Часто для уменьшенія быстроты погруженія животное пользуется различными средствами одновременно. Во многихъ случаяхъ выше указанныхъ средствъ совершенно достаточно, чтобы удержать животное въ водѣ во взвѣшенномъ состояніи. Если комбинація ихъ оказывается недостаточною для этой цѣли, то животное должно прибѣгать къ активнымъ движеніямъ, напр. мерцательному или мускульному.

Мы должны здѣсь слегка коснуться еще двухъ важныхъ моментовъ, лежащихъ внѣ тѣла животнаго: это—удѣльнаго вѣса и внутренняго тренія воды. Въ болѣе соленой, т. е. въ болѣе тяжелой водѣ животное встрѣчаетъ иныя условія при своемъ передвиженіи, чѣмъ въ менѣе соленой, и должно приспособляться къ нимъ въ смыслѣ уменьшенія или увеличенія сопротивленія формѣ. Соотвѣтственную реакцію въ пелагической фаунѣ вызываетъ и измѣненіе внутренняго тренія воды съ перемѣною ея температуры. Подробнѣе объ этомъ будетъ говориться во второмъ томѣ настоящей книги.

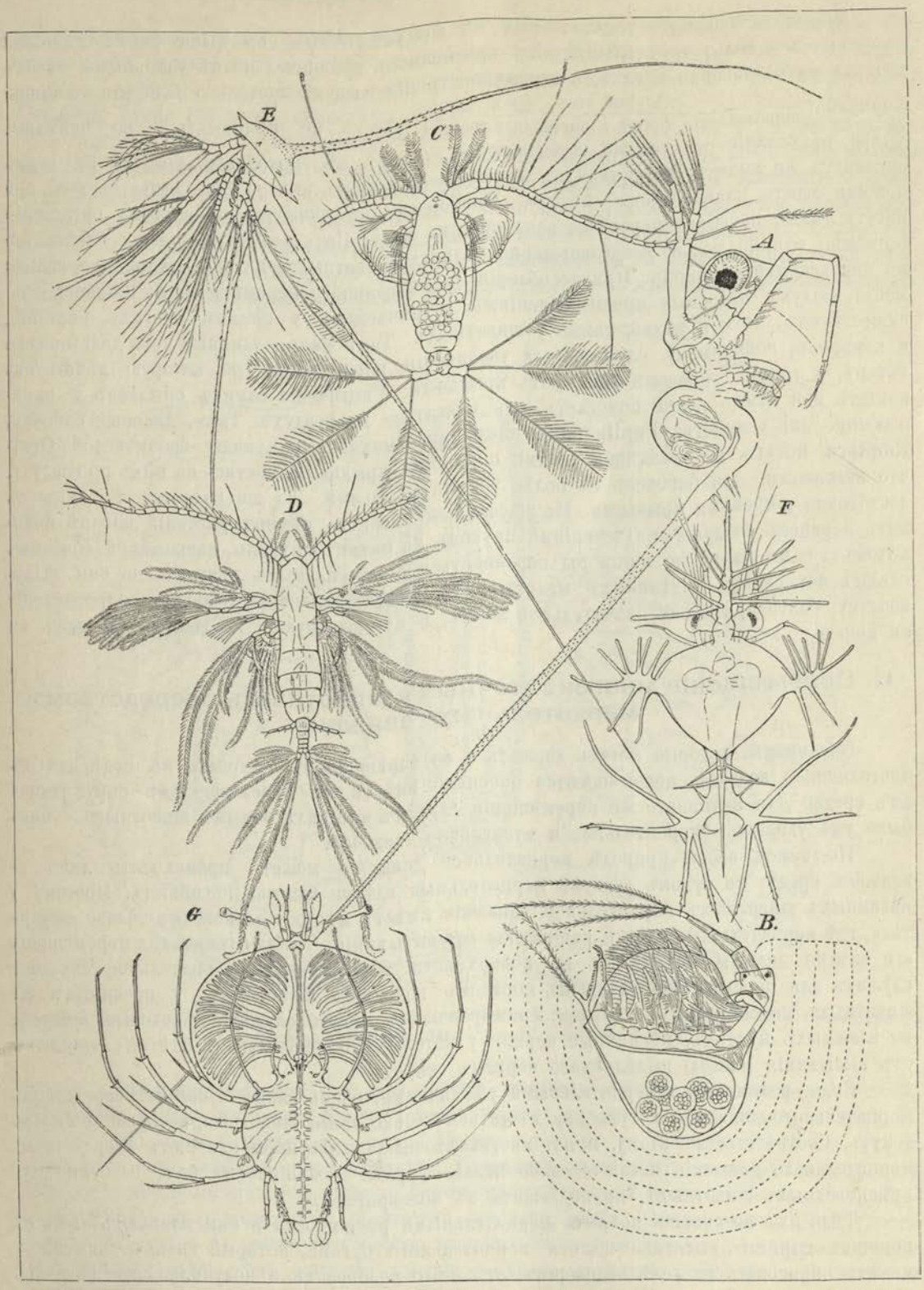


Рис. 103. **Увеличеніе поверхности (сопротивленія формѣ) у пелагическихъ животныхъ.** *A* водяная блоха Bythotrophes longimanus Leyd.; *B* Holopedium gibberum Zadd.; *C* веслоногое Calocalanus pavo Dana ♀; *D* тоже Augaptilus filigerus Cis. ♂; *E* личинка одной морской уточки, Nauplius eques Chun.; *F* Elaphocaris, личинка одного десятиногаго рака; *G* Phyllosoma, личинка одного рака изъ сем. Scyllaridae.

Условія пассивнаго передвиженія въ воздухѣ сходны съ выше разсмотрѣнными условіями для воды; но удѣльный вѣсъ организмовъ сравнительно съ удѣльнымъ вѣсомъ воздуха необыкновенно великъ, а внутреннее треніе воздуха настолько мало, что въ нашей формулѣ $\left(\frac{\text{удѣльный вѣсъ}}{\text{сопротивленіе формѣ} \times \text{внутреннее треніе}}\right)$ можетъ не приниматься во вниманіе. Далѣе, въ отличіе отъ условій передвиженія въ водѣ, въ спокойномъ воздухѣ ни одинъ организмъ не можетъ оставаться въ покоѣ, не опускаясь книзу, какъ рыба въ водѣ при помощи своего плавательнаго пузыря. Наоборотъ, въ движущемся воздухѣ организмы могутъ также пассивно перемѣщаться, какъ въ водѣ. Безъ особыхъ приспособленій это возможно, однако, только для совершенно мелкихъ животныхъ, каковы, напр., простѣйшія въ покоющемся состояніи. Приспособленія для пассивнаго перемѣщенія съ помощью движенія воздуха, подобныя приспособленіямъ, встрѣчаемымъ у сѣмянъ многихъ растеній, существуютъ, хотя и рѣдко, также у животныхъ. Такъ напр., длинныя ноги долгоножекъ и комаровъ, повидимому, служатъ для увеличенія поверхности, на которую дѣйствуетъ вѣтеръ, и такимъ образомъ помогаютъ крыльямъ. Увеличеніе самихъ крыльевъ у насѣкомыхъ или птицъ также помогаетъ имъ держаться въ воздухѣ. Такъ, дневныя бабочки, особенно изъ семейства Papilionidae, какъ нашъ махаонъ или виды тропической Ornithoptera, могутъ, не взмахивая своими широкими крыльями, нестись на нихъ по воздуху, что невозможно для бабочекъ съ болѣе узкими крыльями. То же касается и птицъ съ достаточно широкими крыльями. На пассивный «полетъ» сѣмянъ растеній вполнѣ походитъ переносъ воздушными теченіями пауковъ на нитяхъ паутины, называемой «бабьимъ лѣтомъ»: сами пауки не могли бы переноситься даже сильнымъ вѣтромъ, но они выпускаютъ изъ своихъ паутинныхъ железъ нить, представляющую большое сопротивленіе воздуху, благодаря своей значительной длинѣ, и путешествуютъ по воздуху, держась за ея конецъ.

6. Перемѣщеніе многоклѣточныхъ животныхъ посредствомъ мерцательнаго движенія.

Организмы, которые могутъ держаться во взвѣшенномъ состояніи въ водѣ или въ двигающемся воздухѣ, перемѣщаются пассивно вмѣстѣ съ перемѣщеніемъ окружающей ихъ среды. Для активнаго же перемѣщенія служатъ многоклѣточнымъ животнымъ,— какъ было уже указано,—мерцательное и мускульное движеніе.

По самой своей природѣ мерцательное движеніе можетъ происходить лишь во влажной средѣ; въ сухомъ воздухѣ мерцательныя клѣтки быстро погибаютъ. Поэтому у наземныхъ животныхъ мерцательное движеніе имѣетъ мѣсто обыкновенно только внутри тѣла, гдѣ мерцательныя клѣтки защищены отъ высыханія. Чтобы служить для перемѣщенія эти клѣтки должны находиться на поверхности тѣла; поэтому мерцательное движеніе служитъ для перемѣщенія главнымъ образомъ водянымъ животнымъ, у наземныхъ же животныхъ подобные случаи рѣдки; примѣромъ ихъ могутъ служить нѣкоторые, живущіе во влажныхъ мѣстахъ, рѣсничные черви, у которыхъ мерцательныя клѣтки защищены отъ высыханія массою выдѣляемаго червемъ секрета.

Сила, развиваемая мерцательными рѣсничками, очень слаба. Поэтому посредствомъ мерцательнаго движенія могутъ перемѣщаться только такія животныя, которыя не быстро тонутъ. Соотвѣтственно этому, и изъ многоклѣточныхъ животныхъ плаваютъ посредствомъ мерцательнаго движенія исключительно мелкія формы. Большинство ихъ, особенно изъ прѣсноводныхъ животныхъ, принадлежитъ къ коловраткамъ.

Тѣло ихъ не сплошь покрыто мерцательными рѣсничками и они плаваютъ лишь съ помощью парнаго вытягивающагося мерцательнаго органа, который своимъ движеніемъ можетъ образовать въ водѣ водоворотъ; отъ этого коловратки и получили свое названіе. Плавать могутъ лишь самые мелкіе представители этой группы, въ 0,3—0,5 мм. длины. Правда, крупнѣйшая изъ плавающихъ коловратокъ Asplanchna myrmeleo Ehrbg. достигаетъ 2 мм. длины, но она отличается отъ другихъ видовъ большимъ содержаніемъ воды

въ тѣлѣ (на это указываетъ прозрачность ея) и вѣсъ ея почти равенъ вѣсу воды.—Изъ рѣсничныхъ червей, хотя все тѣло ихъ покрыто рѣсничками, могутъ съ помощью мерцательнаго движенія держаться въ водѣ, не опускаясь на дно, лишь такіе мелкіе, какъ Castrada, длина которыхъ немногимъ больше 2 мм.

Высшаго развитія мерцательные органы движенія достигаютъ у ребровиковъ (ср. рис. 57). Гребныя пластинки этихъ кишечнополостныхъ тянутся вдоль всего тѣла восемью меридіональными рядами и состоятъ каждая изъ поперечнаго ряда склеенныхъ между собою рѣсничекъ. Рѣснички эти достигаютъ значительной длины и движеніе, которое пробѣгаетъ волной по ряду гребныхъ пластинокъ, толкаетъ животное впередъ. Этимъ движеніемъ завѣдуетъ особый органъ чувствъ, расположенный на аборальномъ концѣ тѣла. Ребровики—самыя крупныя животныя, передвигающіяся съ помощью мерцательныхъ во-

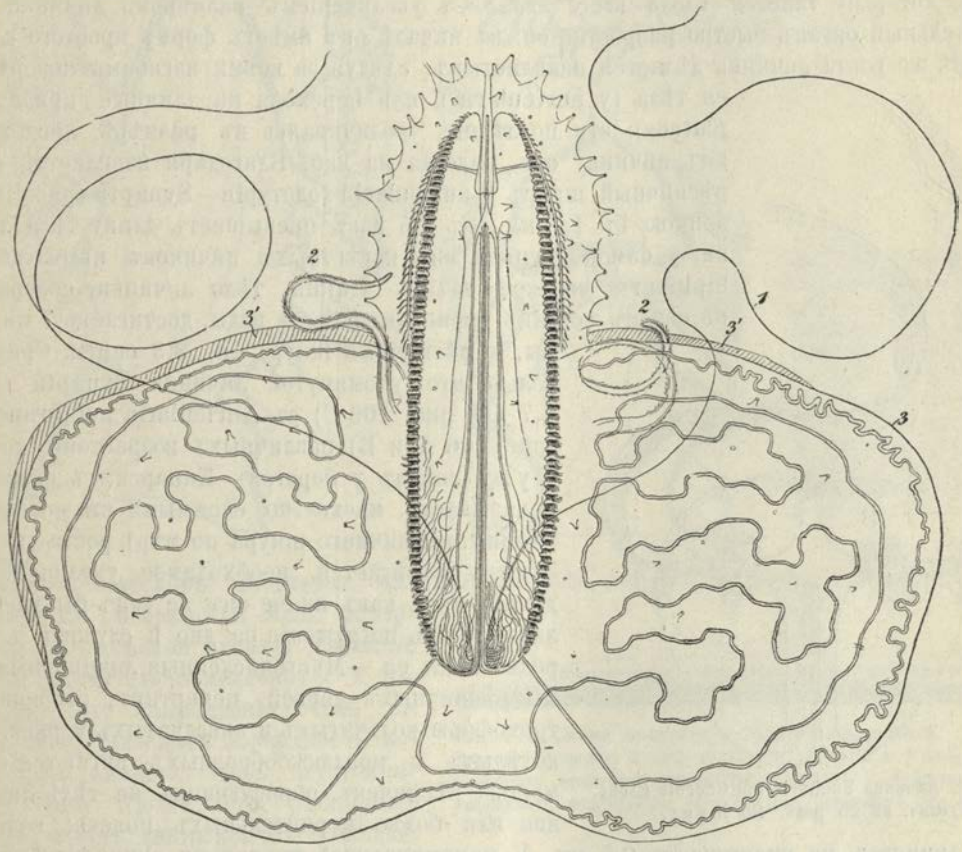


Рис. 104. Одинъ изъ ребровиковъ, Eucharis multicornis Eschz. 1 щупальце, 2 т. наз. ушки, 3 и 3' двѣ пары лопастныхъ отростковъ тѣла. 1/3 натур. велич. По Х у н у.

лосковъ. Тѣло ихъ состоитъ изъ студенистаго вещества, очень богатаго водой, поэтому достаточно самаго незначительнаго усилія, чтобы заставить его двигаться въ водѣ. Но все же лишь самыя малыя изъ нихъ, длина которыхъ не превышаетъ 3 мм., могутъ обходиться безъ особыхъ приспособленій, удерживающихъ тѣло отъ погруженія въ воду. Всѣ болѣе крупные виды или имѣютъ форму длинной плоской ленты съ большой наружной поверхностью, какъ напримѣръ, извѣстный венеринъ поясъ (Cestus veneris Les.), достигающій 1,5 метра въ длину, или у нихъ выростаютъ особые придатки, размѣры которыхъ тѣмъ значительнѣе, чѣмъ крупнѣе животное. Такіе придатки, имѣющіе видъ лопастей, достигаютъ наибольшихъ размѣровъ у Eucharis multicornis Eschz. (рис. 104) и у Ocyroë trachea Rang.; у первыхъ длина наибольшаго поперечника лопастей достигаетъ 25, а у вторыхъ—38 сантимм. У личиночныхъ формъ (рис. 105) нѣтъ этихъ придатковъ, они

появляются лишь по мѣрѣ роста животнаго. Только Beroë, несмотря на свою значительную величину, лишенъ этихъ придатковъ; но, какъ уже упоминалось выше, студенистое вещество его содержитъ въ себѣ растворы легкихъ солей, и вслѣдствіе этого разница между плотностью воды и тѣла этого ребровика крайне незначительна.

Итакъ, лишь низшія изъ многоклѣточныхъ могутъ свободно двигаться въ водѣ съ помощью мерцательнаго движенія. Этотъ способъ передвиженія свойственъ также личиночнымъ формамъ многихъ многоклѣточныхъ, имѣющимъ конечно назначительную величину. Рѣсничное движеніе унаслѣдовано ими отъ предковъ; у взрослыхъ животныхъ оно исчезаетъ, такъ какъ слишкомъ слабо для того, чтобы съ его помощью могли двигаться животныя бо̀льшихъ размѣровъ. У личинокъ большинства иглокожихъ существуютъ два ряда мерцательныхъ волосковъ; образующіе замкнутый поясъ, такъ называемый рѣсничный шнуръ, который тянется вдоль всего тѣла. Съ увеличеніемъ размѣровъ личинки этотъ мерцательный органъ быстро разростается: въ началѣ онъ имѣетъ форму простого кольца, по мѣрѣ же роста личинки дѣлается извилистымъ, слѣдуя за всѣми изгибами поверхности ея тѣла (у auricularia), или переходя на длинные придатки (у pluteus); эти послѣдніе, увеличиваясь въ размѣрѣ, предохраняютъ личинку отъ паденія на дно. Благодаря извилистой формѣ рѣсничный шнуръ у auricularia голотуріи—Synapta (рис. 106 C), длиною въ 1,7 мм., въ 7,5 разъ превышаетъ длину тѣла личинки; у самой крупной изъ извѣстныхъ личинокъ иглокожихъ, у bipinnaria морской звѣзды Luidia, тѣло личинки, содержащее въ своемъ составѣ очень высокій % воды, достигаетъ 7 мм. длины, а рѣсничный шнуръ ея—8,3 сантм. Сравненіе только что упомянутой личинки Synapta (длина 1,7 мм. рис. 106 C) съ Auricularia nudibranchiata (рис. 106 A и B) различныхъ возрастовъ, которую Хунъ ловилъ у береговъ Канарскихъ острововъ, показываетъ, насколько сложными становятся извилины рѣсничнаго шнура по мѣрѣ роста личинки. Этимъ достигается необходимое увеличеніе его длины, такъ какъ иначе онъ не могъ-бы удержать личинку отъ погруженія на дно и служить для передвиженія ея.—Многочисленныя личиночныя формы рѣсничныхъ червей, немертинъ, особенно же трохофоры кольчатыхъ и звѣздчатыхъ червей, мягкотѣлыхъ и моллюскообразныхъ-двигаются съ помощью рѣсничекъ, образующихъ на тѣлѣ личинки два или болѣе мерцательныхъ пояска; величина этихъ личинокъ не превышаетъ 0,5 мм У напоминающей трохофору личиночной формы плавающей улитки Atlanta (рис. 62), такъ называемаго парусника, можно видѣть, что и здѣсь рѣсничный поясокъ можетъ удлиняться и образовывать лопасти.

Рис. 105. Личинка Eucharis multicornis Eschz. Увелич. въ 25 разъ. По Хуну.

Ни одна изъ выше описанныхъ животныхъ формъ, двигающихся въ водѣ съ помощью мерцательныхъ рѣсничекъ, не въ состояніи сопротивляться даже самому слабому теченію; онѣ уносятся теченіемъ, вмѣстѣ съ остальнымъ планктономъ.

Мерцательными волосками пользуются также болѣе крупные рѣсничные черви, главнымъ образомъ планаріи Triclada, живущіе частью въ водѣ, частью на сушѣ, для ползанія по поверхности твердыхъ предметовъ или по водѣ. Подошва ихъ усажена мерцательными рѣсничками, которыя, двигаясь назадъ, подвигаютъ тѣло впередъ; при этомъ происходитъ обильное выдѣленіе слизи, прилипающей къ поверхности, по которой совершается движеніе. Рѣснички двигаются въ этой слизи, отталкиваясь отъ нея (рис. 107). Скорость такого передвиженія планарій не превышаетъ 2,5 мм. въ секунду. Пятиться назадъ планаріи не могутъ, такъ какъ онѣ не въ состояніи измѣнить направленія движенія мерца-

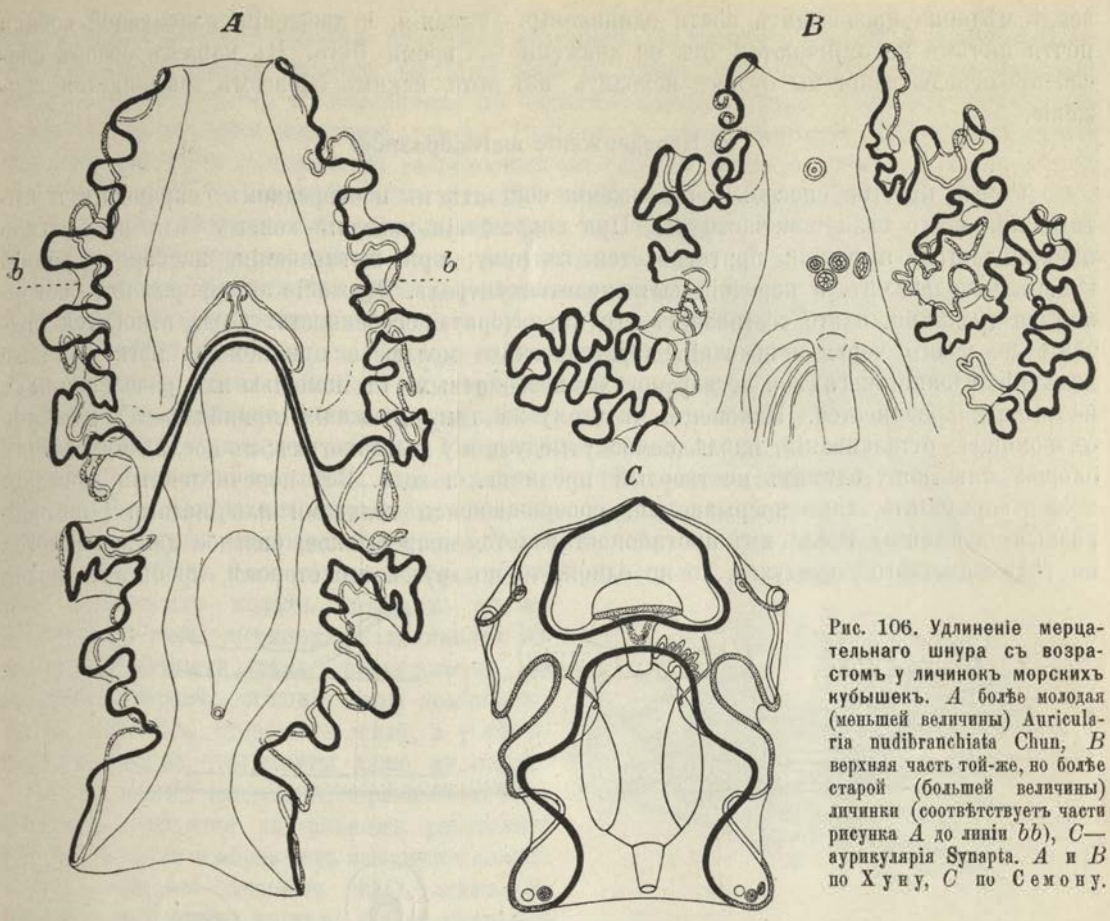


Рис. 106. Удлиненіе мерцательнаго шнура съ возрастомъ у личинокъ морскихъ кубышекъ. *A* болѣе молодая (меньшей величины) Auricularia nudibranchiata Chun, *B* верхняя часть той-же, но болѣе старой (большей величины) личинки (соотвѣтствуетъ части рисунка *A* до линіи *bb*), *C*— аурикулярія Synapta. *A* и *B* по Хуну, *C* по Семону.

тельныхъ волосковъ. Планаріи, живущія въ водѣ, такимъ же точно способомъ передвигаются по поверхности воды, повернувшись подошвой кверху. Движеніе здѣсь значительно медленнѣе, и измѣненіе его направленія очень затруднено, такъ какъ поверхность воды представляетъ очень неустойчивую опору. Кромѣ того, рѣсничные черви могутъ двигаться съ помощью сокращенія мышцъ; болѣе крупные морскіе виды передвигаются только такимъ способомъ.

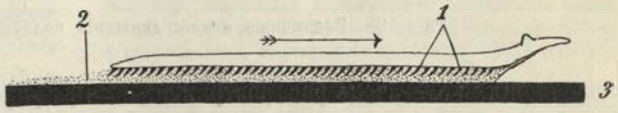


Рис. 107. Схема ползанья у рѣсничныхъ червей. 1 рѣснички брюшной стороны; 2 слой слизи; величина 1 и 2 сравнительно съ величиною животнаго несоразмѣрно велика; 3 субстратъ. Стрѣлка указываетъ направленіе перемѣщенія животнаго. По Р. Перлю.

7. Перемѣщеніе многоклѣточныхъ животныхъ съ помощью мышцъ.

Мерцательное движеніе служитъ для передвиженія лишь немногихъ многоклѣточныхъ животныхъ; въ громадномъ же большинствѣ случаевъ они передвигаются съ помощью мышцъ. Виды этихъ движеній крайне разнообразны: ползаніе, плаваніе, бѣганіе, прыганіе, летаніе—вотъ ихъ общеизвѣстныя формы. Онѣ мѣняются въ зависимости отъ среды, въ которой происходитъ движеніе: въ водѣ ли, въ воздухѣ, или на поверхности земли. въ зависимости отъ расположенія мышцъ въ тѣлѣ животнаго и способовъ ихъ употребленія. Въ основу классификаціи движеній нельзя класть внѣшнихъ условій, при которыхъ движеніе происходитъ: движенія пингвина и черепахи въ водѣ и полетъ птицы въ воздухѣ очень похожи другъ на друга. Также плавающій въ водѣ угорь и ползущая по

землѣ мѣдянка производятъ почти одинаковыя движенія; и движенія плавающей собаки почти ничѣмъ не отличаются отъ ея движеній во время бѣга. Въ нашемъ обзорѣ способовъ передвиженія мы будемъ исходить изъ того, какимъ образомъ совершается движеніе.

а) Передвиженіе шагообразное.

Самый простой способъ передвиженія состоитъ въ поочередномъ сокращеніи и вытягиваніи всего тѣла или части его. При сокращеніи передній конецъ тѣла неподвижно прикрѣпляется, а задній притягивается къ нему; при вытягиваніи, наоборотъ, задній конецъ неподвиженъ, а передній вытягивается впередъ. Движеніе это прерывисто, совершается толчками, и это составляетъ его характерную особенность. Сюда относится ползаніе дождевого червя и ползаніе двустворчатаго моллюска при помощи ноги, а также движеніе членистоногихъ и четвероногихъ позвоночныхъ съ помощью ихъ разчлененныхъ на рычаги конечностей. Наконецъ, къ этому же типу движенія принадлежитъ плаваніе съ помощью отталкиванія, наблюдаемое у медузъ и у головоногихъ; въ послѣднемъ случаѣ опорою животному служитъ не твердый предметъ, а вода. Всѣ перечисленныя движенія можно опредѣлить, какъ прерывистыя, совершающіяся толчками или шагами («шагообразныя» движенія). Всѣмъ имъ противопоставляется непрерывное, связное движеніе, когда по тѣлу животнаго, чередуясь, то по одной, то по другой его сторонѣ, пробѣгаетъ волна

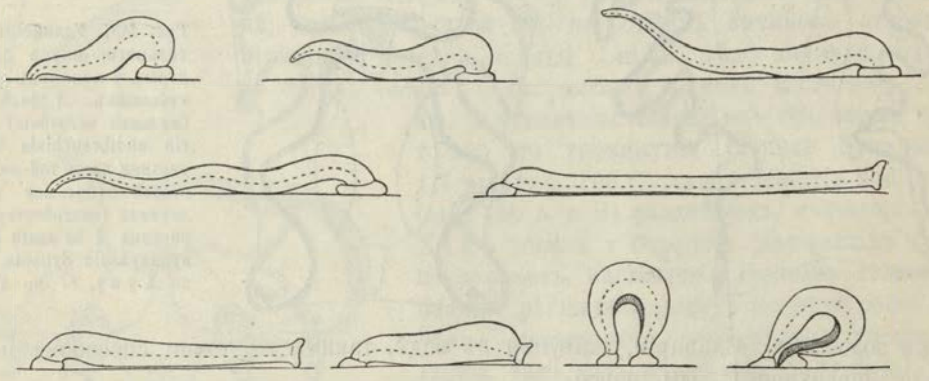


Рис. 108. Различныя стадіи движенія ползущей піявки. По Ф. Ускюлю.

сокращенія. Это—очень распространенный въ природѣ способъ передвиженія посредствомъ изгибанія тѣла.

Какъ образецъ шагообразнаго движенія разсмотримъ движеніе піявки по твердой поверхности (рис. 108). Животное снабжено двумя присосками; одна помѣщается на переднемъ концѣ тѣла, другая на противоположномъ, позади заднепроходнаго отверстія; съ помощью ихъ животное присасывается къ поверхности твердыхъ предметовъ. Укрѣпившись неподвижно при помощи задней присоски, піявка, сокращая кольцевыя мышечныя волокна, вытягиваетъ въ длину свое тѣло и присасывается передней присоской. Вслѣдъ затѣмъ она отрываетъ задній конецъ тѣла и сокращеніемъ продольныхъ мышцъ притягиваетъ его къ головному концу; при этомъ мышечныя волокна на брюшной сторонѣ сокращаются сильнѣе спинныхъ, вслѣдствіе чего тѣло животнаго изгибается петлеобразно спиной вверхъ. Задняя присоска опять присасывается возлѣ передней. «Шагъ» оконченъ. Затѣмъ начинается слѣдующій «шагъ» и описанныя движенія повторяются въ томъ же порядкѣ. Движеніе это напоминаетъ измѣреніе длины четвертями съ помощью большого и средняго пальцевъ руки. Всѣ піявки безъ исключенія по поверхности твердыхъ предметовъ передвигаются такимъ образомъ. Этотъ же способъ передвиженія свойственъ также многимъ другимъ животнымъ, напримѣръ нашей прѣсноводной гидрѣ, которая можетъ передвигаться съ мѣсто на мѣсто, прикрѣпляясь къ подводнымъ предметамъ попеременно то подошвой, то щупальцами; такъ же передвигаются многія коловратки. Движенія піявки

напоминаетъ быстрое ползаніе крупныхъ морскихъ рѣсничныхъ червей, а также прѣсноводного Dendrocoelum lacteum: выдѣляя клейкую слизь, эти рѣсничные черви приклеиваются къ предметамъ то переднимъ, то заднимъ концомъ тѣла. Такая-же форма движеній у тропической наземной улитки Pedipes, а одно семейство бабочекъ получило названіе пяденицъ (Geometrae) за подобный-же способъ передвиженія ихъ личинокъ, не имѣющихъ ногъ въ средней части тѣла. Движенія личинокъ мухи Leucopis puncticornis Meig., также напоминаютъ піявокъ. Затѣмъ съ помощью такихъ же движеній ползаетъ дождевой червь и многіе другіе щетинконогіе черви. Дождевой червь попеременно вытягиваетъ и сокращаетъ, главнымъ образомъ, переднюю часть тѣла. При вытягиваніи тѣла кольцевыя мышечныя волокна сокращаются не всѣ сразу, но по тѣлу животнаго спереди назадъ проходитъ волна; при этомъ отклоненныя назадъ щетинки не допускаютъ тѣлу двигаться назадъ. Вслѣдъ за сокращеніемъ кольцевыхъ мышцъ по тѣлу червя спереди назадъ пробѣгаетъ волна сокращенія продольныхъ мышцъ; этимъ движеніемъ задняя часть тѣла подтягивается впередъ. Сокращеніе можетъ захватить лишь одну часть тѣла, другая же остается въ покоѣ. Въ отличіе отъ піявокъ дождевой червь можетъ двигаться назадъ, если раздражать переднюю часть его тѣла; для этого онъ, съ помощью соотвѣтственныхъ мышцъ, направляетъ впередъ щетинки, обыкновенно направленныя къ заднему концу тѣла. Такъ какъ дождевой червь ползаетъ главнымъ образомъ въ прокладываемыхъ имъ подземныхъ ходахъ (норкахъ), то не всѣ четыре пары щетинокъ, находящіяся на каждомъ сегментѣ тѣла, расположены на брюшной сторонѣ; внѣшнія пары помѣщаются на боковыхъ сторонахъ тѣла, а у нѣкоторыхъ видовъ отодвинуты даже къ спинѣ. У тропическихъ дождевыхъ червей Pheretima щетинки находятся на равномъ разстояніи другъ отъ друга и образуютъ замкнутое кольцо вокругъ каждаго сегмента тѣла; такимъ образомъ эти черви могутъ любой стороной тѣла упираться въ стѣнки своей норки. Первоначально всѣ щетинконогіе при передвиженіи упирались на щетинки, но когда мѣста, на которыхъ сидятъ щетинки, разрослись съ каждой стороны сегмента въ подвижные—параподіи (рис. 64 А), животное стало упираться главнымъ образомъ на эти параподіи, а щетинки стали играть лишь вспомогательную роль; при еще большемъ развитіи параподій многощетинковые черви стали свободно плавать въ водѣ, пользуясь ими, какъ веслами (рис. 109).

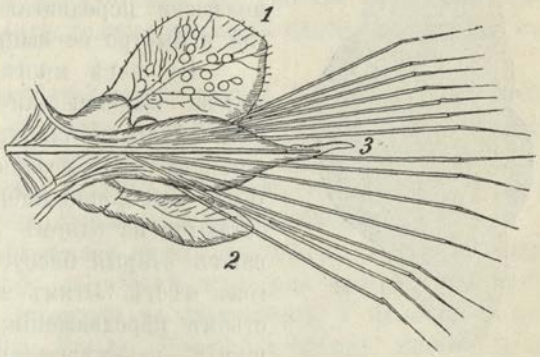


Рис. 109. Параподія плавающаго кольчатаго червя (Vanadis formosa Clap.). 1 спинной, 2 брюшной—усики, 3 средняя часть параподіи со щетинками. По Греефу.

Безногія личинки многихъ насѣкомыхъ, особенно мухъ и жуковъ, двигаются совершенно такъ же, какъ дождевые черви. Ихъ тѣло при сокращеніи упирается въ поверхность предмета, на которомъ онѣ находятся, неподвижными хитиновыми щетинками, шипиками и бугорками. Эти хитиновые придатки или расположены поясками или сидятъ группами на выступахъ тѣла. Они бываютъ коротки у личинокъ, живущихъ на твердыхъ предметахъ, и—длинны, у личинокъ живущихъ на мягкихъ предметахъ; большей частью они обращены назадъ, но у личинокъ, которыя могутъ пятиться, какъ напримѣръ у личинокъ короѣдовъ, на нѣкоторыхъ сегментахъ сидятъ иглы, наклоненныя впередъ.

Сюда же слѣдуетъ отнести способъ передвиженія многихъ молюсковъ. «Шагообразное» движеніе лучше всего выражено у двустворчатыхъ. Въ ихъ ногѣ мускульныя волокна переплетаются въ различныхъ направленіяхъ и, вслѣдствіе этого, нога весьма подвижна. Въ этомъ отношеніи ее можно сравнивать съ языкомъ млекопитающихъ. Однако, не у всѣхъ видовъ двустворчатыхъ нога бываетъ развита и служитъ органомъ передвиженія: у гребешка (Pecten), у неподвижно сидящихъ устрицъ она совершенно редуцирована, у нѣкоторыхъ другихъ развита слабо. Выпячиваніе ноги наружу изъ раковины вызывается

внутреннимъ давленіемъ крови; у нашей прудовой беззубки можно наблюдать при этомъ, какъ по ногѣ ея отъ основанія къ заостренному концу проходитъ волна сокращенія, «какъ еслибы внутри полаго тѣла съ упругими стѣнками, вслѣдствіе сокращенія ихъ на одномъ концѣ, переливалась жидкость къ другому». Выпячивающаяся нога можетъ значительно удлиняться: у беззубки она можетъ достигать до замочнаго края раковины, а у маленькой ракушки Crenella discors L. она такъ вытягивается, что въ шесть разъ превосходитъ длину раковины. Своимъ концомъ нога зацѣпляется за какой-нибудь предметъ и затѣмъ, при сокращеніи мускуловъ-ретракторовъ ноги, тѣло моллюска вмѣстѣ съ раковиной подвигается къ точкѣ прикрѣпленія. Реамюръ сравниваетъ двигающуюся такимъ образомъ ракушку съ человѣкомъ, который, простершись на землѣ и ухватившись руками за какой-нибудь предметъ, притягиваетъ къ нему свое тѣло, совершенно не прибѣгая къ помощи ногъ. Наша рѣчная ракушка, Unio, можетъ въ теченіе 4 минутъ сдѣлать 5 такихъ «шаговъ», подвигаясь съ каждымъ шагомъ почти на 5 мм. впередъ. Съ помощью этого пріема беззубки зарываются въ илъ, а многія морскія двухстворчатыя (Solen, Psammobia)—въ песокъ.

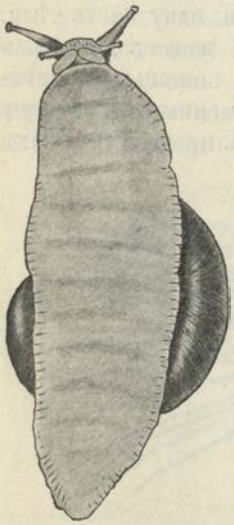


Рис. 110. Ползущая по стеклу садовая улитка (Helix pomatia L.) при разсматриваніи снизу.

Наши маленькія шаровки (Sphaerium) могутъ даже всползать вверхъ по стеблямъ водяныхъ растеній. У нѣкоторыхъ морскихъ ракушекъ, у Cardium, Donax и др., нога изогнута колѣномъ, и эти моллюски передвигаются по морскому дну скачками, упираясь ногой и быстро ее выпрямляя.

На ногѣ многихъ двустворчатыхъ моллюсковъ помѣщается железа, выдѣляющая особый секретъ, называемый биссусомъ, который вытягивается въ формѣ затвердѣвающихъ въ водѣ нитей; съ помощью ихъ моллюски прикрѣпляются къ подводнымъ предметамъ. Прикрѣпившись биссусомъ, моллюски обыкновенно недолго остаются на одномъ мѣстѣ; спустя нѣкоторое время, они сбрасываютъ старый биссусъ и прикрѣпляются новыми нитями въ другомъ мѣстѣ. Этимъ моллюски пользуются иногда даже какъ средствомъ передвиженія; можно наблюдать, напримѣръ, какъ ракушникъ перемѣщается вверхъ по стѣнкамъ акваріума, оставляя сзади себя старыя нити биссуса. Въ то время какъ у ползающихъ двухстворчатыхъ нога—большая, съ сильно развитой мускулатурой, у прикрѣпляющихся съ помощью биссуса она болѣе или менѣе редуцирована.

Толчками подвигаются впередъ и улитки, хотя на первый взглядъ ихъ ползаніе кажется скользящимъ движеніемъ, вродѣ движенія прѣсноводныхъ рѣсничныхъ червей. Для наблюденія за движеніями улитку помѣщаютъ на стеклянную пластинку. Тогда во время движенія ея на подошвѣ ея ноги черезъ стекло замѣтны темныя поперечныя полоски, которыя одна за другой передвигаются отъ задняго конца подошвы къ переднему; одновременно ихъ бываетъ 8—10 (рис. 110). Полоски эти добѣгаютъ до передняго конца ноги, опять возникаютъ у задняго и опять подвигаются къ переднему. Появляются онѣ вслѣдствіе того, что соотвѣтственная часть подошвы улитки приподнимается надъ стекломъ; каждой полоскѣ соотвѣтствуетъ складка, образующаяся на подошвѣ отъ сокращенія продольныхъ мышцъ ноги; сокращеніе проходитъ волной вдоль всей ноги, и соотвѣтственно этому движутся отъ задняго конца подошвы къ переднему поперечныя полоски. Когда складка пробѣгаетъ по подошвѣ, то она увлекаетъ за собой послѣдовательно каждую часть послѣдней на нѣкоторое разстояніе впередъ. Въ лупу можно различить на подошвѣ улитки въ видѣ бѣлыхъ точекъ—наружныя отверстія железъ и можно видѣть, какъ они увлекаются передвигающейся складкой. За каждой складкой, за каждой волной сокращенія слѣдуетъ растяженіе продольныхъ мышцъ, усиливаемое сокращеніемъ поперечныхъ мышечныхъ волоконъ подошвы. У передняго конца ноги растяженіе вызывается также давленіемъ скопляющейся здѣсь крови. Такъ какъ ширина каждой складки у виноградной

улитки равна 0,5 мм., а въ минуту по подошвѣ пробѣгаетъ 80—100 складокъ, то улитка въ одну минуту передвигается впередъ на 4 — 5 сант. Болѣе мелкія улитки ползутъ скорѣе; такъ, садовая улитка (Hel. hortensis Müll.) дѣлаетъ въ минуту до 9 сантим. или въ среднемъ 6—7 сантим.. маленькій голый слизнякъ Limax agrestis L. дѣлаетъ въ минуту болѣе, чѣмъ 13 сантм. При этомъ движеніи нога улитки должна непремѣнно плотно приставать къ поверхности, на которой происходитъ движеніе; это возможно, благодаря обильному выдѣленію слизи слизистыми железками, открывающимися на подошвѣ. Слизь прилипаетъ къ землѣ и остается, какъ слѣдъ движенія; она защищаетъ подошву отъ пораненій и не допускаетъ, чтобы къ ней приставали частицы постороннихъ тѣлъ. Въ дѣйствительности движеніе происходитъ не по землѣ, а по слизи. Вѣроятно, благодаря этому слою слизи улитка можетъ ползать по водѣ: слизь придаетъ ея положенію на поверхности воды необходимую устойчивость. Оставляемый на поверхности воды слизистый слѣдъ становится замѣтнымъ, если насыпать на воду плауноваго сѣмени. Двигаются улитки только впередъ; пятиться-же не могутъ.

Ползаніе улитокъ напоминаютъ движенія маленькой безногой гусеницы бабочки Limacodes testudo Fab. и удивительной личинки мухи Microdon mutabilis L., живущей въ сырыхъ мѣстахъ (подъ отставшей отъ древеснаго ствола корой и т. п.); плоская форма упомянутой личинки и напоминающее улитку ползаніе дали поводъ Спиксу (Spix), впервые описавшему ее, причислить ее къ улиткамъ. На сколько, однако, сходно движеніе ея съ движеніемъ улитокъ въ деталяхъ, должно показать болѣе тщательное изслѣдованіе.

Отъ описаннаго способа ползанія отличается своеобразное движеніе Cyclostoma elegans Drap., очень распространенной въ странахъ, прилегающихъ къ Средиземному морю. У нея подошва по длинѣ раздѣлена на двѣ части и она передвигаетъ впередъ поочередно то одну, то другую часть подошвы. Такимъ образомъ эта улитка дѣлаетъ движеніе «шагами» и ея движеніе напоминаетъ движеніе лошади-иноходца.

Упомянемъ здѣсь кстати о томъ, что нѣкоторыя мелкія улитки, съ помощью выдѣляемой ими клейкой слизи, могутъ опускаться съ вѣтвей деревьевъ или другихъ предметовъ на землю, какъ пауки или нѣкоторыя гусеницы на паутинкахъ. У насъ это можно наблюдать у маленькихъ слизняковъ изъ рода Limax. Наземныя улитки, живующія на Антильскихъ островахъ, Megalomastoma suspensum Sw., вѣроятно очень часто пользуются своею слизью такимъ способомъ, какъ на то указываетъ видовое названіе—suspensum («подвѣшенный»). Также нѣкоторые рѣсничные черви подвѣшиваются на выдѣляемой ими слизи. Планаріи, ползущія на поверхности воды, могутъ такимъ образомъ опускаться на дно. Извѣстно также, что наземная планарія, Plecocephalus kewensis Mos., часто встрѣчающаяся у насъ въ оранжереяхъ, можетъ, какъ Limax, «выпускать паутину».

Совершенно своеобразный способъ передвиженія свойственъ многимъ иглокожимъ (таблица 8). Ихъ движеніе можно разложить на тѣ же составныя части: вытягиваніе, прикрѣпленіе тѣла въ одномъ пунктѣ и притягиваніе. Окруженное твердымъ покровомъ тѣло морскихъ ежей и морскихъ звѣздъ было бы совершенно неподвижно, если бы не особые придатки, выступающіе наружу: такъ называемыя амбулакральныя ножки. Эти органы составляютъ характерную особенность иглокожихъ и у другихъ животныхъ не встрѣчаются. Не у всѣхъ иглокожихъ амбулакральныя ножки служатъ органами передвиженія; часто онѣ служатъ органами схватыванія, дыханія и воспріятія. Амбулакральныя ножки сидятъ парными рядами на пяти (иногда больше) радіальныхъ амбулакральныхъ сосудахъ и могутъ черезъ маленькія отверстія въ твердомъ покровѣ тѣла выпячиваться наружу. У основанія каждой ножки находится сократимый пузырекъ—ампула; при сокращеніи его жидкость изъ каналовъ водососудистой системы переливается въ амбулакральную ножку; тогда ножки увеличиваются въ размѣрѣ, удлиняются и съ помощью своей мускулатуры могутъ двигаться во всѣхъ направленіяхъ. При ползаніи животное вытягиваетъ ножки въ направленіи движенія, прикрѣпляется концами ихъ къ какому-нибудь предмету и затѣмъ, сокращая ножки, подтягиваетъ впередъ тѣло. Одновременно въ движеніи при-

нимаетъ участіе большое число ножекъ; въ то время какъ однѣ сокращаются, другія вытягиваются, третьи присасываются, четвертыя, наконецъ, отстаютъ. Такимъ образомъ, вслѣдствіе согласованія дѣятельности ножекъ, изъ отдѣльныхъ какъ-бы маленькихъ шажковъ складывается въ общемъ непрерывное поступательное движеніе. Быть можетъ, ножки не только подтягиваютъ тѣло, но и подталкиваютъ его впередъ. У иглокожихъ, способныхъ лазать по подводнымъ предметамъ вверхъ, амбулакральныя ножки снабжены на концахъ присасывающими кружками; животное ими такъ сильно прикрѣпляется, что у морского ежа или морской звѣзды легче оборвать ножки, чѣмъ оторвать ихъ отъ поверхности предмета. Иглокожія, ножки которыхъ не имѣютъ присасывающихъ поверхностей, лазать не могутъ; они способны двигаться лишь въ горизонтальной плоскости, зарывая ножки въ песокъ или упираясь ими въ неровности дна. У хорошо лазающей морской звѣзды Asterias glacialis Müll. каждая ножка снабжена присасывающимъ кружкомъ, а у морской звѣзды Astropecten, живущей на песчаномъ днѣ, концы ножекъ конически заострены.

Если твердый наружный покровъ не мѣшаетъ свободнымъ движеніямъ, то амбулакральныя ножки получаютъ иное назначеніе, а животное двигается съ помощью другихъ органовъ. Такъ, у змѣевиковъ для движенія служатъ тонкія, очень подвижныя руки, напоминающія своими изгибами змѣй; послѣднимъ животныя обязаны своимъ названіемъ. На рукахъ тѣло нѣсколько приподымается; затѣмъ руки нѣсколько изгибаются назадъ и толкаютъ тѣло впередъ; послѣ того онѣ заносятся впередъ (рис. 111). Такимъ образомъ офіуры двигаются толчками, и отведеніе назадъ ихъ рукъ напоминаетъ движенія плавающаго человѣка. Руки работаютъ всегда попарно, но не всегда одинаково: если одна рука направлена впередъ, то задняя пара рукъ производитъ лишь слабыя движенія *(A)*; если же одна изъ рукъ обращена назадъ, то обѣ пары другихъ рукъ усиленно работаютъ *(B)*. Посредствомъ своихъ рукъ змѣевики (офіуры) двигаются гораздо быстрѣе, чѣмъ родственныя имъ формы съ помощью амбулакральныхъ ножекъ; они—самыя подвижныя изъ иглокожихъ. Но и у нихъ амбулакральныя ножки принимаютъ нѣкоторое участіе въ передвиженіи животнаго: на нихъ опираются руки, когда приподнимаютъ тѣло животнаго; у нѣкоторыхъ видовъ ножки могутъ даже слабо присасываться. Эти виды (Ophiocoma nigra Abildg. и др.) могутъ лазать вверхъ въ вертикальномъ направленіи, напримѣръ по стѣнкамъ акваріума, дѣлая тѣ же движенія, что и при перемѣщеніи съ мѣста на мѣсто въ вертикальной плоскости. Лазаютъ офіуры тоже гораздо быстрѣе, чѣмъ другія иглокожія.

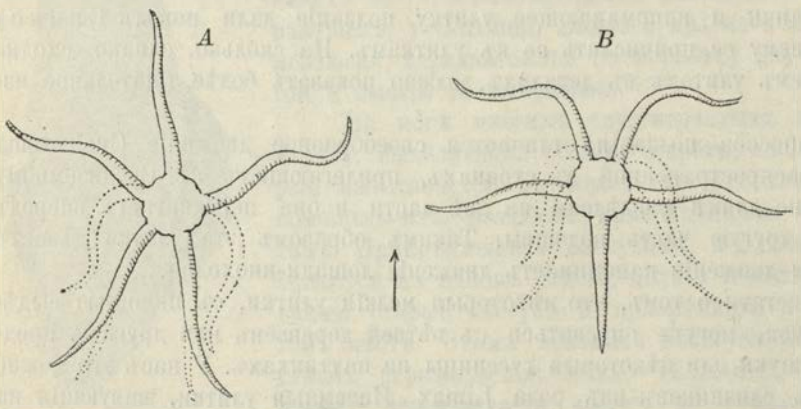


Рис. 111. **Движеніе лучей у ползущаго змѣевика.** Пунктиромъ обозначено положеніе лучей (рукъ) въ концѣ одной передвижки тѣла. *A* непарный лучъ направленъ впередъ, *B* парные лучи направлены впередъ. По Ф. Ускюлю.

Большинство голотурій ползаютъ и зарываются въ мягкое дно путемъ сокращенія и вытягиванія своего тѣла; морскія кубышки съ амбулакральными ножками пользуются при этомъ ими. Cucumaria (таблица 8) и др. могутъ медленно ползать также съ помощью вѣтвистыхъ щупалецъ, окружающихъ ихъ ротъ. Свободно двигающіяся морскія лиліи снабжены на аборальной сторонѣ тѣла членистыми усиками (cirri), которыми пользуются, какъ ногами, для бѣганія и лазанія. Онѣ могутъ также проплывать небольшое разстояніе при помощи рукъ (ср. таблицу 8), но лишь въ спокойной водѣ; при этомъ онѣ посте-

пенно опускаются на дно. Нѣкоторые обладающіе длинными иглами морскіе ежи, напримѣръ, Centrostephanus longispinus Ptrs., пользуются ими, какъ ходулями; по ровной поверхности они двигаются быстрѣе другихъ родственныхъ имъ видовъ.

Къ разсматриваему типу движенія принадлежитъ также передвиженіе членистоногихъ и позвоночныхъ съ помощью членистыхъ конечностей. Но такъ какъ ихъ движеніе бываетъ очень разнообразно и поэтому описаніе его отниметъ у насъ много времени, то мы прежде разсмотримъ передвиженіе посредствомъ изгибанія тѣла, а предварительно скажемъ нѣсколько словъ о движеніи въ водѣ толчками.

Многія водяныя животныя, изъ различныхъ классовъ, для своего передвиженія въ водѣ гонятъ ее въ опредѣленную сторону; такъ какъ остающаяся въ покоѣ вода оказываютъ этому движенію сопротивленіе, то животное получаетъ толчекъ въ обратную сторону. Движеніе это совершается согласно тѣмъ-же принципамъ, которыми пользуются инженеры въ турбинахъ и водяныхъ пропеллерахъ. Различныя животныя, съ различной

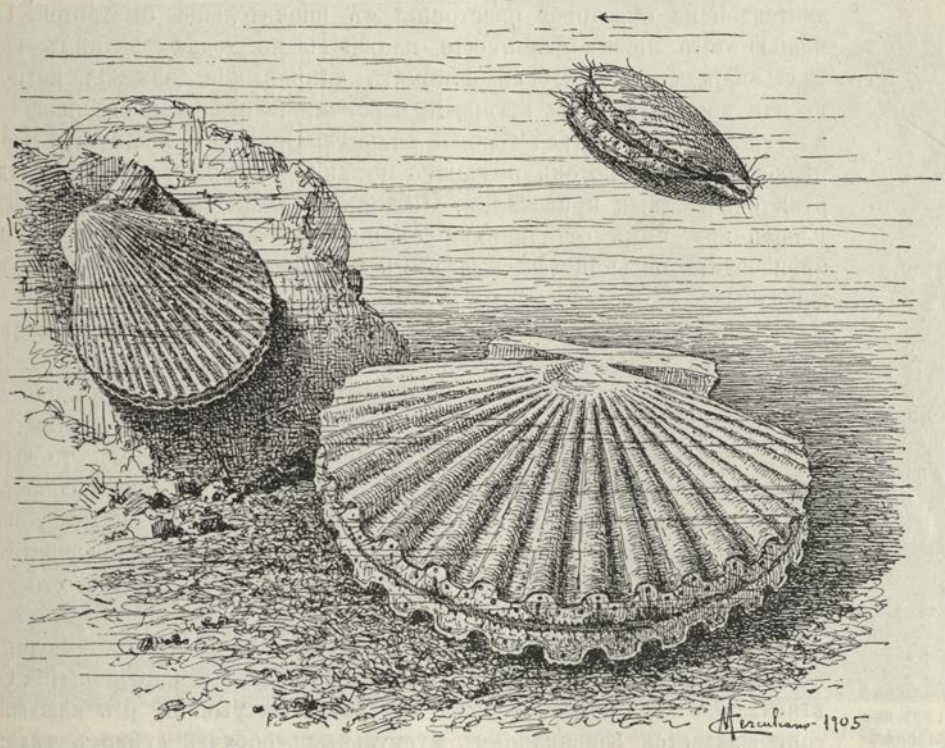


Рис. 112. Гребешки (Pecten): лѣвый верхній прикрѣпленъ биссусомъ къ скалѣ; правый верхній плыветъ въ направленіи стрѣлки; нижній лежитъ на днѣ: виденъ край мантіи и расположенные на немъ глаза.

организаціей и различнымъ строеніемъ двигательныхъ органовъ, пользуются этимъ способомъ передвиженія чрезвычайно разнообразно. Особенно распространенъ онъ у медузъ. Сокращеніе кольцевого слоя мышечныхъ волоконъ на вогнутой поверхности зонтика медузы увеличиваетъ выпуклость послѣдняго, а вмѣстѣ съ тѣмъ заключающаяся подъ нимъ вода выталкивается наружу. У гидромедузъ при сокращеніи зонтика вода оказывается какъ-бы зажатой въ полости зонтика, благодаря кольцевой перепонкѣ, часто широкой, отходящей отъ края зонтика. Отверстіе, черезъ которое вытекаетъ вода, благодаря этой перепонкѣ, суживается и, слѣдовательно, увеличивается скорость выталкиваемой воды, подобно тому, какъ при давленіи на наполненный водою резиновый баллонъ вытекающая изъ него струя воды становится длиннѣе съ уменьшеніемъ выходного отверстія. Послѣ сокращенія зонтикъ принимаетъ прежнюю форму подъ вліяніемъ упругости студенистаго вещества, изъ котораго онъ состоитъ; но движеніе это происходитъ такъ медленно, что не вызываетъ обратнаго толчка. Рѣже этотъ способъ передвиженія наблюдается

у двустворчатыхъ моллюсковъ. Молодые гребешки (Pecten) (рис. 112) быстро плаваютъ, то открывая, то закрывая раковину. Роль краевой пластинки гидромедузъ у нихъ играетъ складка на краю мантіи. При закрываніи раковины вода, натыкаясь на эту складку, толкаетъ животное свободнымъ краемъ раковины впередъ, сама-же выливается черезъ щели по обѣимъ сторонамъ замка. Прерывистое, неровное движеніе гребешка, съ помощью котораго онъ переносится обыкновенно лишь на небольшія разстоянія, напоминаетъ порханіе мотылька. Кромѣ гребешка этотъ способъ передвиженія свойственъ нѣкоторымъ видамъ Lima.

Десятиногія головоногія плаваютъ, волнообразно изгибая свои плавники, о нихъ мы будемъ говорить ниже. Восьминогія-же головоногія плаваютъ всегда посредствомъ отталкиванія. При этомъ вода изъ мантійной полости выгоняется черезъ воронку. Обыкновенно вода выходитъ изъ мантійной полости медленно, но животное можетъ, быстро сокращая кожныя мышцы, выталкивать ее съ такой силой, что отъ полученнаго толчка оно передвигается на нѣкоторое разстояніе съ значительной быстротой. Съ помощью этого пріема осьминогія плаваютъ не только заднимъ концомъ тѣла впередъ: они могутъ измѣнять направленіе движенія, нагибая въ ту или другую сторону отверстіе воронки, а отклоняя его назадъ, они могутъ даже подвигаться головой впередъ. Впрочемъ осьминогія плаваютъ рѣдко; обыкновенно они ползаютъ по дну, вытягивая и сокращая свои руки снабженныя присосками. Постоянно плаваютъ лишь молодыя особи Eledone; у нихъ отталкиваніе съ помощью выбрасываемой струи воды производитъ большій эффектъ, чѣмъ у большихъ и тяжелыхъ взрослыхъ животныхъ.

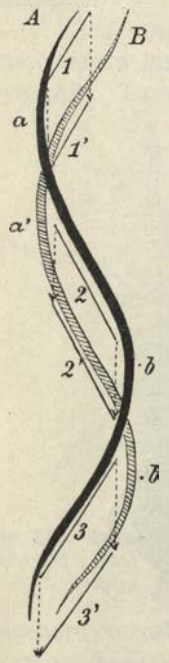


Рис. 113. Схема дѣйствія силъ при волнообразномъ изгибаніи тѣла; см. текстъ.

Тѣмъ же пріемомъ пользуются для передвиженія въ водѣ личинки нѣкоторыхъ видовъ изъ семейства стрекозъ (Aeschna, Libellula). Жабры у нихъ помѣщаются въ задней части прямой кишки; чтобы обезпечить постоянный притокъ къ нимъ воды, необходимый для дыханія, прямая кишка личинки ритмическими сокращеніями то втягиваетъ, то выталкиваетъ воду черезъ заднепроходное отверстіе. Если кишка сокращается быстро, животное получаетъ толчекъ, отъ котораго подвигается впередъ. У нѣкоторыхъ крупныхъ личинокъ выталкиваніе воды производится съ такой силой, что струя воды изъ задняго конца тѣла можетъ бить кверху на 20 и болѣе сантим.

Наконецъ, движеніе съ помощью отталкиванія является единственнымъ способомъ передвиженія сальпъ и пирозомъ (изъ асцидій). Сальпы втягиваютъ воду черезъ ротовое отверстіе. Закрываніе рта каждый разъ сопровождается сокращеніемъ мускульныхъ обручей стѣнокъ тѣла; благодаря этому вода, пройдя черезъ жабры, выталкивается наружу черезъ находящееся на заднемъ концѣ тѣла клоакальное отверстіе и животное нѣсколько подвигается впередъ. Благодаря эластичности туники, стѣнки тѣла послѣ сокращенія мышцъ опять растягиваются и вода вновь вливается въ тѣло черезъ открывающееся ротовое отверстіе Пирозомы предсвавляютъ колоніи; отдѣльныя особи располагаются по стѣнкамъ полаго, закрытаго на переднемъ концѣ цилиндра и обращены ротовыми отверстіями наружу, а клоакальными—во внутреннюю полость цилиндра. Если всѣ особи одновременно выбрасываютъ воду черезъ клоакальныя отверстія, то колонія получаетъ сильный толчекъ, подвигающій ее впередъ.

б) Передвиженіе посредствомъ изгибанія тѣла.

Очень многія животныя, преимущественно водяныя, перемѣщаются изгибаніемъ своего тѣла. Многіе черви, мягкотѣлыя, личинки насѣкомыхъ, аппендикуляріи и личинки асцидій, наконецъ, большинство живущихъ въ водѣ позвоночныхъ, а также—изъ наземныхъ животныхъ—змѣи пользуются этимъ способомъ передвиженія.

Когда тѣло извивается, то вдоль него проходятъ какъ бы волны колебанія. Рис. 113 изображаетъ извивающееся тѣло животнаго въ два слѣдующихъ другъ за другомъ момента *(A* и *B)*. Когда тѣло изъ положенія *A* переходитъ въ положеніе *B*, гребень волны *a* передвигается въ *a'*, а впадина волны *b*—въ *b'*. Слѣдовательно, такое изгибаніе тѣла не похоже на движеніе дрожащей струны съ ея неподвижными волнами и остающимися въ совершенномъ покоѣ узловыми точками; подобное колебаніе не можетъ сообщить тѣлу поступательнаго движенія. Для движенія же посредствомъ изгибанія тѣла самымъ существеннымъ является передвиженіе волнъ колебанія. Перемѣщеніе при изгибаніи тѣла участка 1 *(A)* въ 1' *(B)*—также, какъ участка 2 въ 2' и 3 въ 3' имѣетъ то же значеніе, что и передвиженіе въ водѣ лопасти весла. Такъ какъ при такомъ перемѣщеніи лопасть весла образуетъ съ линіей движенія нѣкоторый уголъ, то по параллелограмму силъ дѣйствіе ея соотвѣтствуетъ дѣйствію лопасти, перпендикулярной къ направленію движенія,

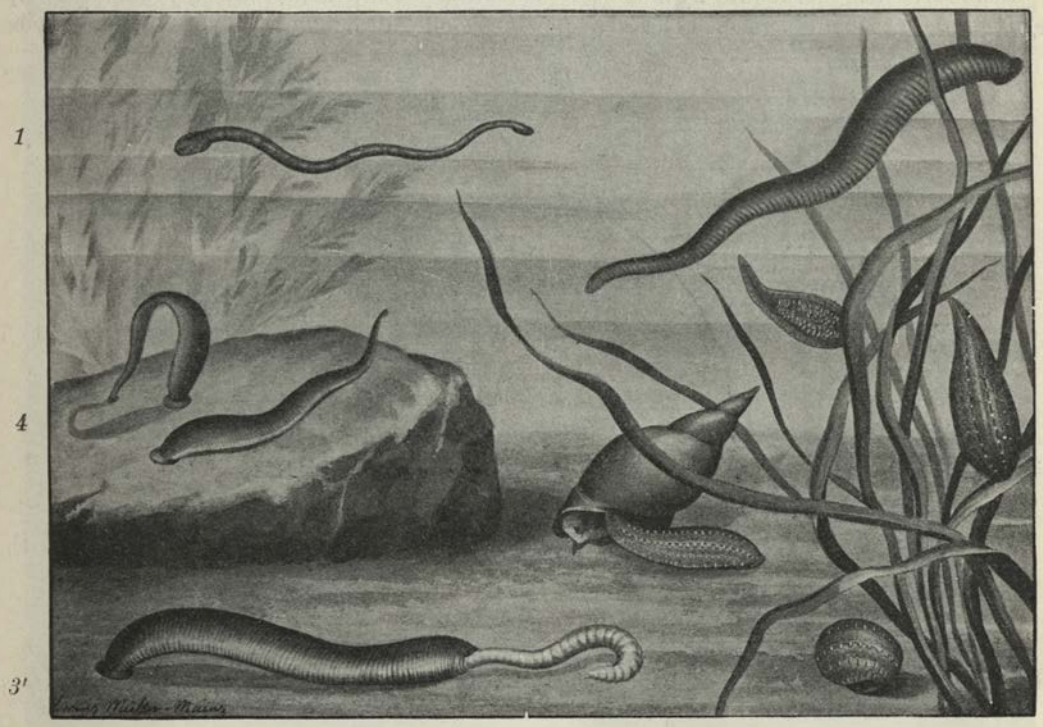


Рис. 114. **Европейскія піявки.** 1 плывущая рыбья піявка (Piscicola geometra L.); 2 четыре клепсины (Glossosiphonia complanata L.): верхняя съ молодью на брюшной сторонѣ, лѣвая высасываетъ прудовика, нижняя свернулась въ трубку; 3 лошадиная піявка (Haemopis sanguisuga L.) плывущая и (3') заглатывающая дождевого червя; 4 ползущая малая лошадиная піявка (Herpobdella atomaria Carena).

но длиною равной амплитудѣ колебаній или волнообразныхъ изгибовъ тѣла. Такимъ образомъ волнообразно изгибающееся тѣло движется, благодаря сопротивленію, оказываемому водой, слѣдовательно, движется—въ направленіи, противоположномъ движенію колебанія волнъ.

Для результатовъ такого движенія въ водѣ безразлично, происходитъ ли колебаніе въ горизонтальной плоскости, какъ у угря, у круглаго червя, или въ вертикальной, какъ у камбалы, медицинской піявки, или, наконецъ, въ любой наклонной плоскости. Но легко понять, что результатъ движенія будетъ тѣмъ больше, чѣмъ выше движущееся тѣло, т. е. чѣмъ шире поверхность, ударяющая о воду (въ нашемъ схематическомъ изображеніи,—чѣмъ шире лопасть весла), такъ какъ сопротивленіе воды увеличивается пропорціонально увеличенію поверхности движущагося тѣла. Скорость движенія увеличивается также съ возрастаніемъ числа волнъ колебанія, одновременно пробѣгающихъ по движущемуся тѣлу;

это соотвѣтствуетъ увеличенію числа веселъ. Поэтому для плавающаго животнаго выгодна удлиненная форма тѣла. Но особенное значеніе имѣетъ быстрота, съ какой волны пробѣгаютъ вдоль тѣла,—въ нашей схемѣ—быстрота передвиженія въ водѣ лопастей веселъ, такъ какъ сопротивленіе воды увеличивается пропорціонально квадрату скорости движущагося тѣла. Итакъ, плавающія въ водѣ животныя могутъ различными способами ускорять свое движеніе: увеличивая высоту тѣла посредствомъ плавниковъ (рыбы, тритоны), или амплитуду волнъ колебанія (ср. имѣющаго незначительную высоту угря съ высокимъ карпомъ), или число волнъ (послѣднему способствуетъ сильно вытянутое въ длину туловище большинства животныхъ, передвигающихся съ помощью изгибанія тѣла), наконецъ, ускоряя волнообразныя колебанія тѣла (это можно наблюдать на всякой уплывающей передъ опасностью рыбы или, сравнивая круглую піявку Piscicola съ широкой медицинской піявкой).

Волнообразное изгибаніе лучше всего замѣтно у тѣхъ животныхъ, у которыхъ при передвиженіи изгибается все тѣло. Таково движеніе большинства червей; примѣромъ

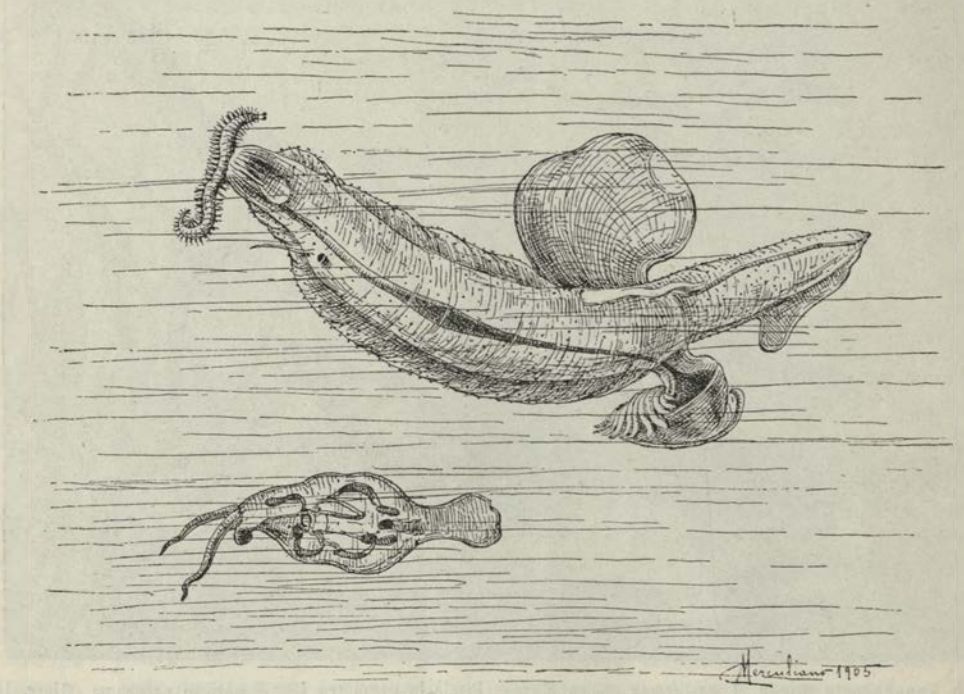


Рис. 115. **Пелагическіе моллюски.** Вверху: одинъ изъ киленогихъ, Carinaria mediterranea Per. Lsr., пожирающая кольчатаго червя (изъ сем. Alciopidae). Внизу: Phyllirhoë bucephala Pér.

можетъ служить піявка, тѣло которой во время плаванія волнообразно изгибается въ вертикальной плоскости (рис. 114, 1 и 3). Піявка можетъ нѣсколько увеличивать ширину тѣла, сокращая свои спинно-брюшныя мышцы; это особенно замѣтно у піявки Piscicola на обоихъ присоскахъ. У маленькаго прѣсноводнаго щетинконогаго червя, Naïs, волны колебанія проходятъ въ горизонтальной плоскости, а незначительная ширина тѣла компенсируется большой амплитудой волны (таблица 10). Такимъ же образомъ передвигаются свободно живущіе круглые черви и личинки нѣкоторыхъ комаровъ. Очень удобна для такого способа передвиженія форма тѣла морского моллюска Phyllirhoë bucephala Pér. (рис. 115); тѣло его совершенно прозрачное, сильно сжато съ боковъ.

Для передвиженія животнаго не необходимо изгибаніе всего тѣла: во многихъ случаяхъ достаточно, чтобы изгибались лишь нѣкоторыя части тѣла: плавники или играющіе роль плавниковъ придатки. Такимъ образомъ движутся, напримѣръ, десятиногія головоногія (таблица 3). У каракатицы и родственныхъ ей формъ плавникъ образуетъ кайму по

Головоногія. *1* Каракатица (Sepia officinalis L.). *2* Осьминогъ (Octopus vulgaris Lam.), внизу — ползущій на своихъ рукахъ, вверху — плывущій выбрасываніемъ воды. *3* Кальмаръ (Loligo vulgaris Lam.)

бокамъ туловища; когда животное, не передвигаясь и не опускаясь на дно, держится въ водѣ, то по плавнику медленно проходятъ волны колебанія, съ одной стороны спереди назадъ, съ другой въ обратномъ направленіи. Первыя толкаютъ животное впередъ, послѣднія—назадъ, и, такимъ образомъ, оба импульса взаимно уничтожаются; проявляетъ свое дѣйствіе по направленію вверхъ лишь небольшая слагающая, благодаря которой тѣло не опускается на дно. Если животное хочетъ передвинуться съ мѣста на мѣсто, то волны колебанія пробѣгаютъ по плавнику съ той и другой стороны въ одномъ направленіи: спереди назадъ при движеніи впередъ, и въ обратномъ направленіи при движеніи назадъ. Кальмары (Loligo) плаваютъ съ помощью такихъ же движеній боковыхъ плавниковъ. Плавники ихъ значительно короче, чѣмъ у каракатицы, но за то гораздо шире и сила ихъ удара очень велика. У нихъ не такъ легко, какъ у каракатицы, замѣтно поступательное движеніе волнъ колебанія, такъ какъ по плавнику не пробѣгаетъ одновременно нѣсколькихъ гребней волнъ. Но ширина и высота двигающихся въ водѣ лопастей возмѣщаютъ съ избыткомъ ихъ незначительную длину. Въ то время какъ каракатица плаваетъ рѣдко и притомъ всегда на небольшомъ разстояніи отъ дна, кальмары живутъ въ открытомъ морѣ и постоянно находятся въ движеніи. Удары плавниковъ кальмара настолько сильны, что при движеніи подъ угломъ къ поверхности воды, онъ можетъ,

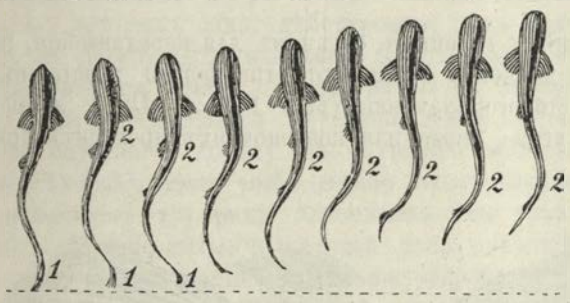


Рис. 116. Движеніе при плаваніи кошачей акулы. Движеніе волнъ *1* и *2* по тѣлу ясно замѣтно. По моментальнымъ снимкамъ Марея.

подобно летучимъ рыбамъ, выпрыгивать изъ воды на полъ метра и выше; бывали случаи, что кальмаръ попадалъ на бортъ корабля. Кальмаръ также можетъ измѣнять направленіе волнъ колебанія, пробѣгающихъ по его плавникамъ, и такимъ образомъ, по желанію, двигаться то взадъ, то впередъ. Также волнообразно изгибается непарный плавникъ киленогихъ моллюсковъ, напр. Carinaria (рис. 115); колебанія происходятъ въ горизонтальной плоскости и моллюскъ плаваетъ спиной книзу, а плавникомъ кверху.

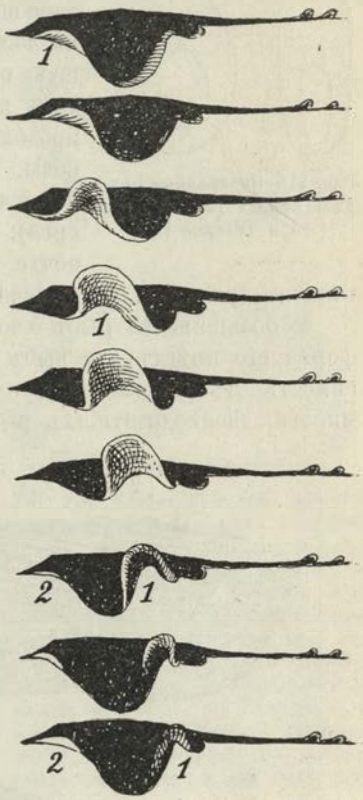


Рис. 117. Волнообразное движеніе плавниковъ ската при неизгибающемся позвоночникѣ. Плавникъ образуетъ двѣ волны—*1* и *2*. По моментальнымъ снимкамъ Марея.

Рыбы плаваютъ также съ помощью извивовъ своего тѣла. При этомъ изгибается или все тѣло ихъ волнообразно, какъ у угревыхъ (угорь, мурена), или только хвостъ, передняя же часть тѣла лишь немного подается то въ ту, то въ другую сторону, какъ у акулы (рис. 116), карпа, форели. Волны колебанія проходятъ всегда перпендикулярно къ сагитальной плоскости тѣла, слѣдовательно, у большинства рыбъ въ горизонтальной плоскости. Если у камбалы волны колебанія проходятъ въ вертикальной плоскости, какъ у медицинской піявки, то только потому, что она плыветъ, повернувшись однимъ бокомъ кверху и ея сагитальная плоскость имѣетъ тогда горизонтальное положеніе (ср. рис. 45). У скатовъ тѣло сжато не въ сагитальной плоскости, какъ у камбалы, а въ спинно-брюшномъ направленіи и оно не принимаетъ участія въ движеніи; скаты плаваютъ недалеко и при этомъ изгибаютъ свой сжатый съ боковъ хвостъ, въ особенности же свои широкіе грудные

плавники (рис. 117); волнообразное движеніе послѣднихъ широкой амплитудой колебанія напоминаетъ движеніе плавниковъ кальмара.

У всѣхъ рыбъ, плавающихъ съ помощью волнообразнаго изгибанія всего туловища или хвоста, эти изгибы производятся мышцами, заложенными по бокамъ тѣла. Поэтому эти симметрично расположенныя мышцы очень сильно развиты. Сжатая съ боковъ, плоская форма туловища, конечно, составляетъ большое преимущество; но, съ другой стороны, для работы боковыхъ мышцъ всего удобнѣе, если онѣ будутъ находиться главнымъ образомъ возлѣ верхней части позвоночника, а такое расположеніе ихъ вліяетъ на увеличеніе толщины туловища. Увеличеніе мускулатуры увеличиваетъ силу и быстроту передвиженія. Поэтому у лучшихъ пловцовъ среди рыбъ, макрелей и большихъ акулъ—почти круглое туловище. Для рыбъ, живущихъ въ проточной водѣ, сдавленная съ боковъ плоская форма тѣла являлась бы помѣхой, такъ какъ она представляетъ большую поверхность для напора воды. Струя воды тѣмъ легче выводитъ плоскую рыбу изъ равновѣсія и повертываетъ ее вокругъ ея продольной оси, чѣмъ меньше разница между вѣсомъ рыбы и вѣсомъ воды. И мы видимъ, что рыбы съ плоскимъ тѣломъ чаще встрѣчаются въ стоячей водѣ (карпы, караси, лещи, горчаки: рис. 118 *A*, сиги); наоборотъ, рыбы, живущія въ проточной водѣ, часто имѣютъ почти цилиндрическое тѣло, какъ усачъ, пескарь (Gobio gobio L), гальянъ (рис. 118 *B*) и форель.

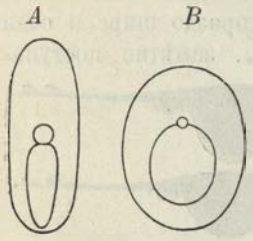


Рис. 118. Поперечные разрѣзы черезъ тѣло горчака (*A*) и гальяна (*B*).

У большинства рыбъ хвостъ является главнымъ органомъ для передвиженія, поэтому форма его имѣетъ для рыбъ большое значеніе. Различаютъ три формы хвоста въ зависимости отъ расположенія лучей хвостового плавника (рис. 119 *A*—*D*). У ланцетника, миноги, двоякодышущихъ рыбъ (*A*), угря—хорда или позвоночникъ проходитъ прямо до

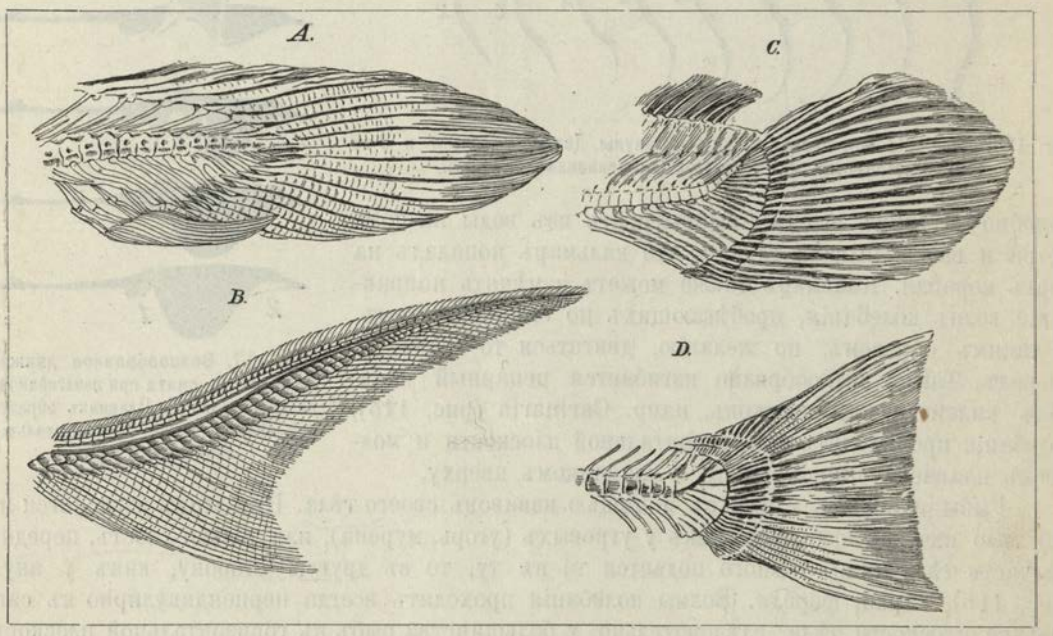


Рис. 119. Скелетъ хвостового плавника двоякодышащей рыбы (Ceratodus, *A*), осетра (Accipenser, *B*), аміи (Amia, *C*) и лосося (Salmo, *D*).

задняго конца тѣла и вокругъ ней симметрично располагаются лучи плавника. Такой хвостъ называется равнодольчатымъ, дифицеркнымъ. У селахій и многихъ ганоидныхъ конецъ позвоночника загнутъ кверху и нижняя доля хвостового плавника значительно шире верхней. Это—неравнодольчатый, гетероцеркный хвостъ (*B*). Конецъ позвоночника

у костистыхъ рыбъ также нѣсколько загнутъ кверху, но, благодаря неравномѣрному развитію остистыхъ отростковъ, лучи плавника расположены такъ, что снаружи хвостъ кажется симметричнымъ; такой хвостъ называется гомоцеркнымъ, ложно-равнодольчатымъ (*C* и *D*). Первоначально послѣдніе хвостовые позвонки были отдѣлены другъ отъ друга (Amia *C.*); у большей-же части рыбъ они слились въ одну общую косточку (*D*). Костистыя рыбы проходятъ въ своемъ развитіи всѣ три выше указанныя ступени: вскорѣ послѣ вылупленія ихъ у нихъ равнодольчатый хвостъ, затѣмъ онъ превращается въ неравнодольчатый и, наконецъ, становится ложно-равнодольчатымъ (ср. рис 46). Гомоцеркный хвостовой плавникъ тѣмъ быстрѣе подвигаетъ рыбу, чѣмъ сильнѣе удары его и чѣмъ дальше простираются вверхъ и внизъ его лопасти. Поэтому у лучшихъ пловцовъ среди рыбъ, какъ у макрели и у рыбы-меча, хвостовой плавникъ имѣетъ форму полумѣсяца, а лучи его очень упруги.

Ассиметрія гетероцеркнаго хвоста не лишена извѣстнаго значенія. Такъ какъ при такомъ устройствѣ хвоста брюшная часть плавника болѣе гибка, чѣмъ спинная, непосредственно окружающая конецъ позвоночника и имѣющая болѣе короткіе лучи, то при движеніи хвостомъ она отстаетъ отъ спинной и изгибается. Тогда давленіе воды на наклонную поверхность брюшной части плавника (*2*) разлагается на двѣ слагающія силы, изъ которыхъ одна, дѣйствующая подъ прямымъ угломъ къ поверхности плавника (*3*), толкаетъ задній конецъ туловища кверху. Вслѣдствіе этого, центръ тяжести тѣла перемѣщается по направленію къ головѣ, которая опускается ко дну (см. схематич. изображеніе на рис. 120 *A*). Если рыбѣ нужно плыть прямо, то сопротивленіемъ грудныхъ плавниковъ она уравновѣшиваетъ дѣйствіе силы, толкающей кверху задній конецъ тѣла. Для плаванія у дна такое устройство хвоста также имѣетъ значеніе, такъ какъ, поднимаясь кверху, хвостъ не задѣваетъ о дно. Поэтому-то, гетероцеркный хвостъ мы и встрѣчаемъ у селяхій и хрящевыхъ ганоидныхъ, которыя большей частью плаваютъ вблизи дна и у которыхъ ротъ приспособленъ къ схватыванію пищи со дна и находится на нижней сторонѣ головы. Приспособленіе къ пелагическому образу жизни, несомнѣнно, слѣдуетъ считать болѣе позднимъ.

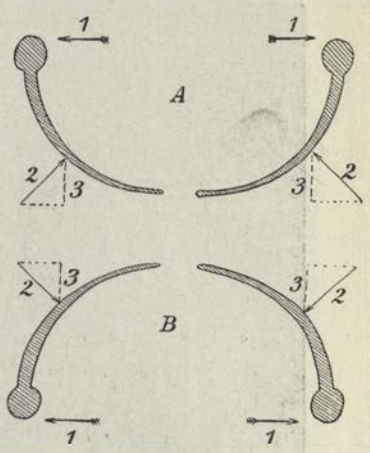


Рис. 120. **Схема дѣйствія силъ при движеніи гетероцеркного плавника.** А при вентральной, В при дорзальной плавниковой лопасти. Стрѣлка *1* показываетъ направленіе движенія хвоста (оси плавника), стрѣлка *2* показываетъ направленіе противодѣйствія воды перпендикулярно къ поверхности плавниковой лопасти; послѣдняя сила разлагается на двѣ слагаемыхъ, изъ которыхъ горизонтальная уничтожается движеніемъ хвоста, а вертикальная (*3*) толкаетъ хвостъ или кверху (*A*, или книзу (*B*).

Неравнодольчатый хвостъ мы находимъ у вымершихъ морскихъ пресмыкающихся изъ семейства ихтіозавровъ (рис. 121). Позвоночникъ ихъ на нѣкоторомъ разстояніи отъ задняго конца былъ изогнутъ подъ тупымъ угломъ книзу. Объяснить такую форму его удалось лишь тогда, когда былъ найденъ отпечатокъ мягкихъ частей тѣла ихтіозавра (таблица 4). Тогда выяснилось, что въ хвостовомъ плавникѣ спинная лопасть не окружала позвоночникъ; слѣдовательно, хвостъ ихтіозавра былъ гетероцеркнымъ, но въ обратномъ направленіи, чѣмъ у селяхій. Вслѣдствіе большей гибкости верхней части хвостового плавника, давленіе воды толкало заднюю часть тѣла ихтіозавра книзу; это, конечно, имѣло большое значеніе для животнаго, дышавшаго атмосфернымъ воздухомъ; сверхъ того, такое устройство хвоста предохраняло ихтіозавра отъ безполезныхъ ударовъ хвостомъ по воздуху. Таково-же устройство хвоста и у другихъ живущихъ въ водѣ и дышащихъ легкими позвоночныхъ: у вымершихъ морскихъ крокодиловъ, напр. у Geosaurus, у современныхъ крокодиловъ, у морской змѣи Platurus laticaudatus L.—Аналогичную особенность хвоста мы находимъ у летучей рыбы Exocoetus (рис. 122). Ея жесткій, по своему строенію гомоцеркный хвостовой плавникъ почти раздвоенъ глубокой выемкой

причемъ брюшная часть значительно больше спинной; очевидно, такая форма хвоста способствуетъ погруженію задней части тѣла и поднятію вверхъ передней. Благодаря этому, Exocoetus автоматически принимаетъ то наклонное положеніе къ поверхности воды, которое необходимо для того, чтобы выпрыгнуть изъ воды и взлетѣть на воздухъ для спасенія отъ преслѣдующихъ его въ водѣ враговъ.

Спинной и заднепроходный плавники первоначально служили для увеличенія поверхности тѣла. Но съ тѣхъ поръ, какъ при плаваніи сталъ изгибаться главнымъ образомъ хвостъ, первоначальное значеніе непарныхъ плавниковъ—и во всякомъ случаѣ передней части спинного—должно было пасть. Тогда этими плавниками, благодаря ихъ твердымъ лучамъ, рыбы стали пользоваться, какъ органами, для сохраненія равновѣсія или извѣстнаго положенія тѣла въ водѣ. Поэтому при рѣзкихъ поворотахъ рыба складываетъ пе-

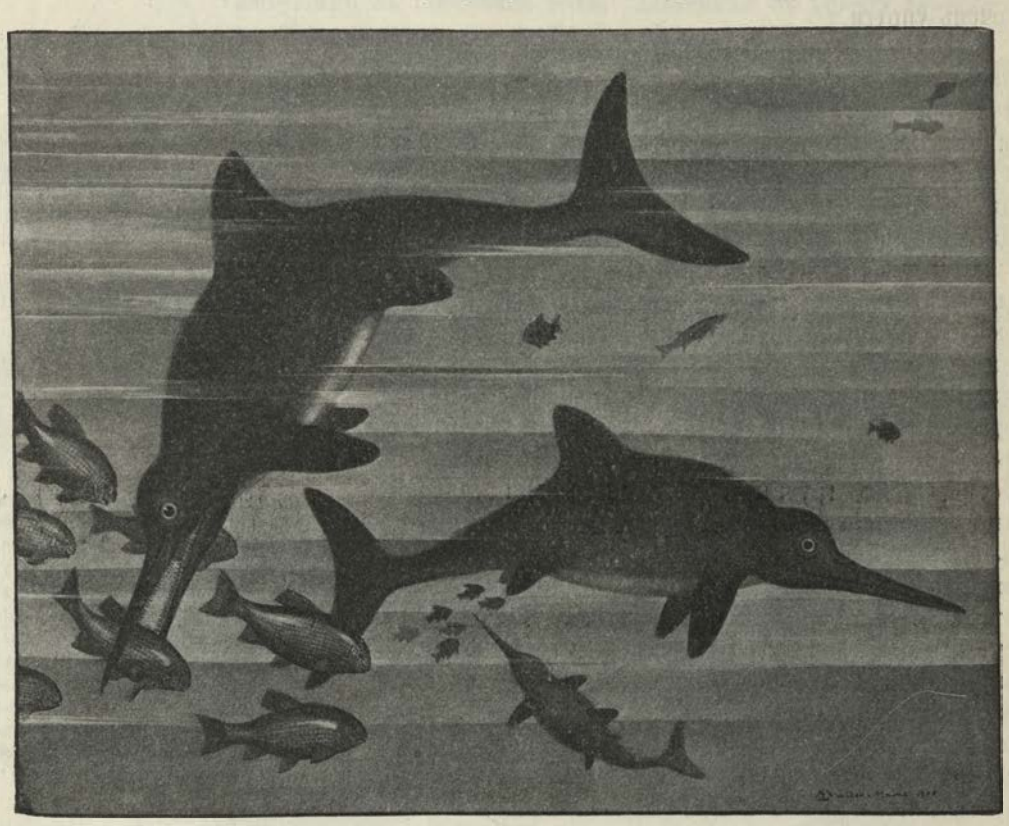
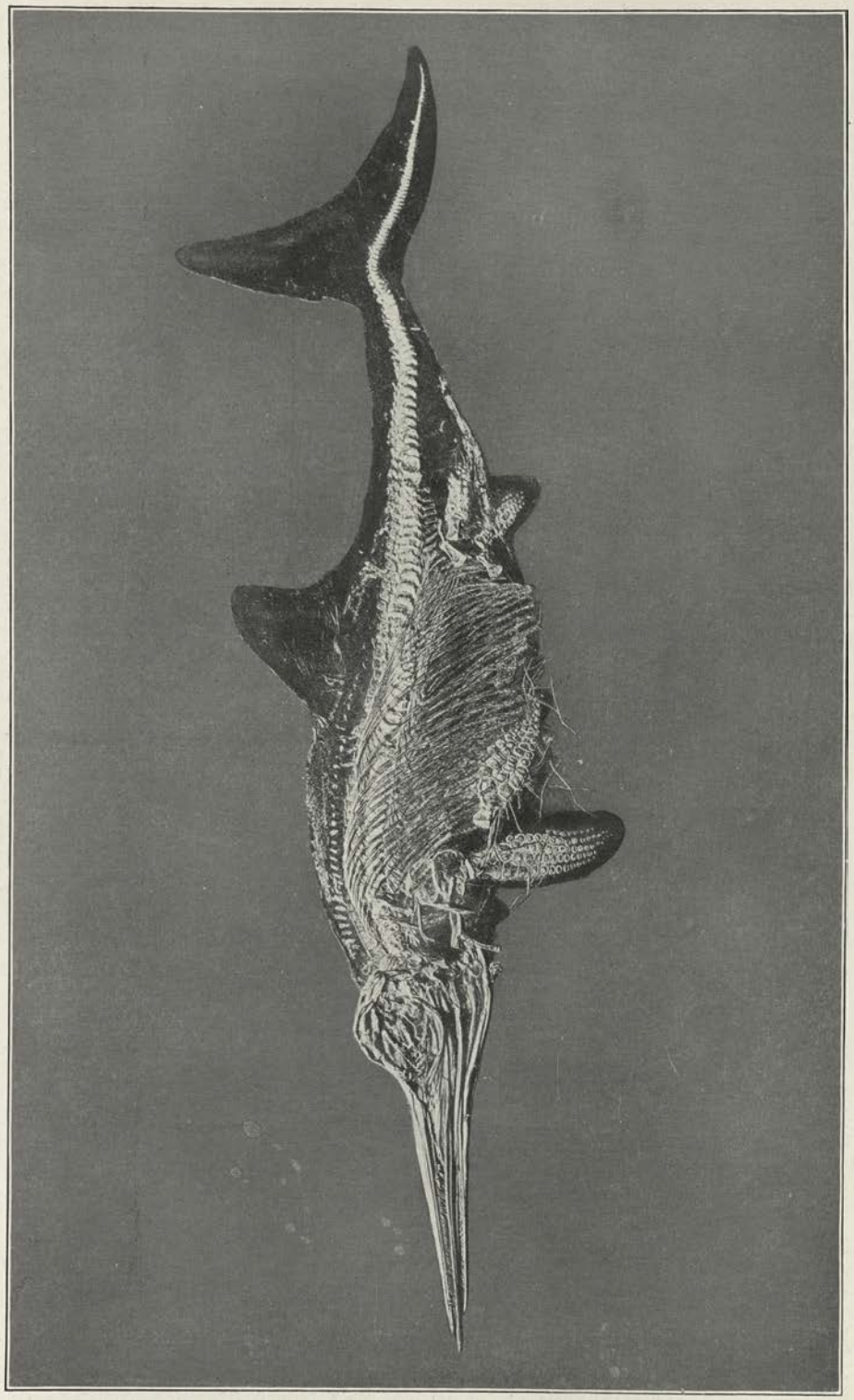


Рис. 121. Реставрація ихтіозавровъ (Ichthyosaurus quadriscissus Qu.) во время охоты за ганоидными рыбами (Pachycormus).

редній спинной, а нерѣдко и задній и заднепроходный плавники, чтобы избѣжать лишнихъ усилій при перемѣнѣ направленія.

Парные грудные и брюшные плавники не могутъ вліять на скорость движенія, но они имѣютъ большое значеніе, такъ какъ служатъ рулями; рыба ихъ то поднимаетъ, то опускаетъ, поворачивая въ ту или другую сторону такимъ образомъ, что вода давитъ или на нижнюю или на верхнюю ихъ поверхность. Нѣкоторыя рыбы, напримѣръ, карпы, работая ими, какъ веслами, могутъ медленно подвигаться назадъ. Кромѣ того, грудные и брюшные плавники помогаютъ рыбѣ сохранять равновѣсіе. Большинство рыбъ плаваетъ спиной кверху, потому что у нихъ при такомъ положеніи плавательный пузырь лежитъ выше центра тяжести тѣла. Туловище этихъ рыбъ,—къ нимъ принадлежатъ, наприм., окунь, линь, головль Leuciscus cephalus L.),—будетъ находиться въ устойчивомъ положеніи и онѣ будутъ плавать такъ же спиной кверху, если у нихъ обрѣзать грудные и брюшные плавники. Тѣло



Ихтіозавръ (Ichthyosaurus quadriscissus Qu.) изъ нижнихъ юрскихъ отложеній съ сохранившеюся кожею.
(Экземпляръ изъ палеонтологической коллекціи въ Тюбингенѣ).

другихъ рыбъ, у которыхъ плавательный пузырь лежитъ ниже центра тяжести тѣла, напримѣръ, у уклейки (Alburnus alburnus L.) или плотвы (Leuciscus rutilus L.) (рис. 123), находится въ водѣ въ неустойчивомъ равновѣсіи; поэтому имъ приходится постоянно балансировать и безъ плавниковъ, онѣ легко перевертываются кверху брюхомъ. Такъ какъ на долю спинного, заднепроходного, грудныхъ и брюшныхъ плавниковъ, выпадаетъ сравни-

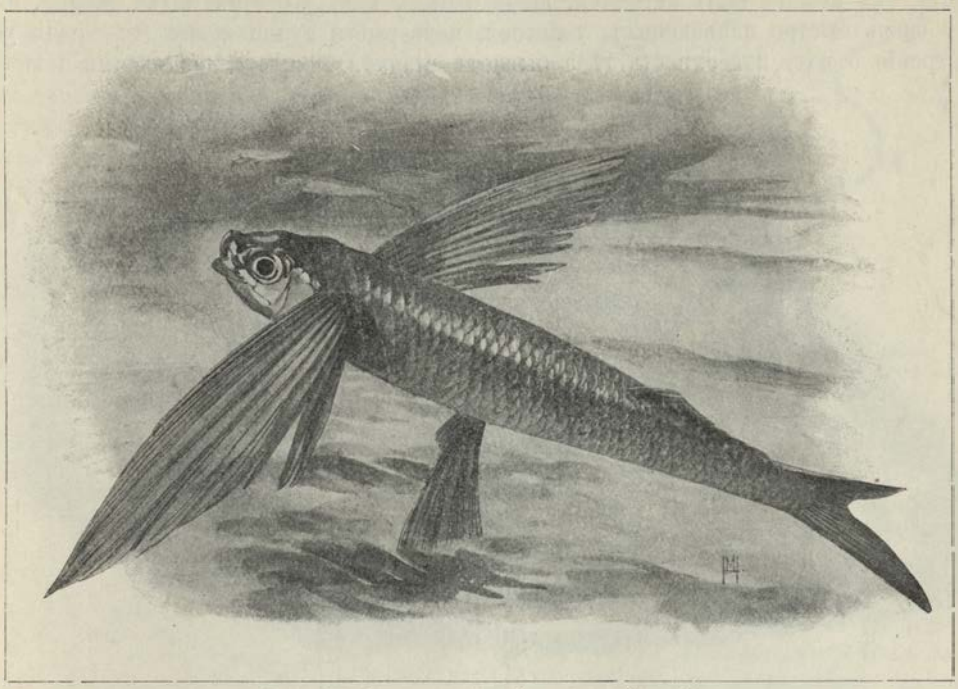


Рис. 122. Летучая рыба. Exocoetus volitans L.

тельно небольшая работа, то для движенія ихъ служатъ слабо развитыя мышцы, а съ остальнымъ скелетомъ онѣ соединены лишь мягкими частями.

Иное устройство плавниковъ у рыбъ, туловище которыхъ не принимаетъ никакого участія въ движеніи, которыя движутся исключительно посредствомъ волнообразнаго изгибанія спинного, а иногда и заднепроходнаго плавника и лишь отчасти съ помощью парныхъ плавниковъ. Такъ передвигаются спинороги (Balistes), сельдяной король (Zeus faber L.), панцырные сомы и др., а также морской конекъ и морская игла (Hippocampus и Syngnathus). У всѣхъ ихъ костяной остовъ спинного плавника прочнѣе, чѣмъ у другихъ рыбъ, плавниковыя подпорки срослись съ остистыми отростками позвонковъ (ср. рис. 124 *A* и *B*). Мускулатура плавниковъ сильно развита, прикрѣплена къ скелету и ея строеніе у морского конька, у котораго она болѣе подробно изслѣдована, указываетъ на приспособленіе ея къ продолжительной работѣ (ср. выше стр. 147). Такъ какъ у этихъ рыбъ поверхность органовъ, служащихъ для передвиженія тѣла, очень незначительна, то они должны двигаться съ неимовѣрной быстротой. Спинной плавникъ

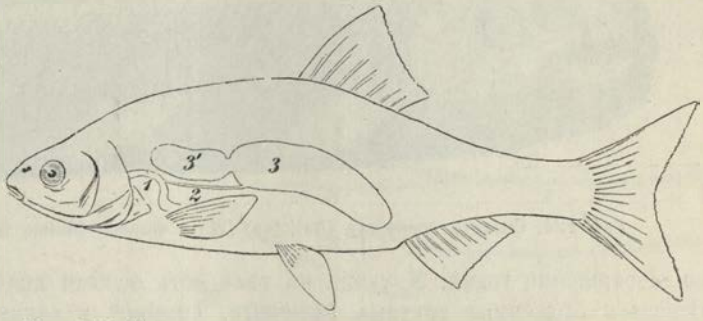


Рис. 123. Плотва съ нанесеннымъ контуромъ плавательнаго пузыря. 1 глотка; 2 каналъ плавательнаго пузыря; 3 плавательный пузырь, передній отдѣлъ котораго (3') перехватомъ отдѣляется отъ остальной части пузыря.

морского конька дѣлаетъ 15—25 колебаній въ секунду и на немъ можно замѣтить двѣ полныя волны, одновременно передвигающіяся по направленію отъ головы къ хвосту. Несмотря на такую быстроту изгибаній плавника, движенія рыбки медленны; поднимаясь или опускаясь, она проходитъ лишь 4 сантим. въ секунду.

Для рыбъ, плавающихъ медленно, безразлично, какъ устроена наружная поверхность ихъ тѣла; она можетъ быть неровной, шероховатой, какъ у осетра, щуки, карпа. Наоборотъ, у очень быстро плавающихъ, у лосося, меча-рыбы, тунца и другихъ—ради уменьшенія тренія о воду поверхность тѣла бываетъ гладкая, покрыта маленькими чешуйками

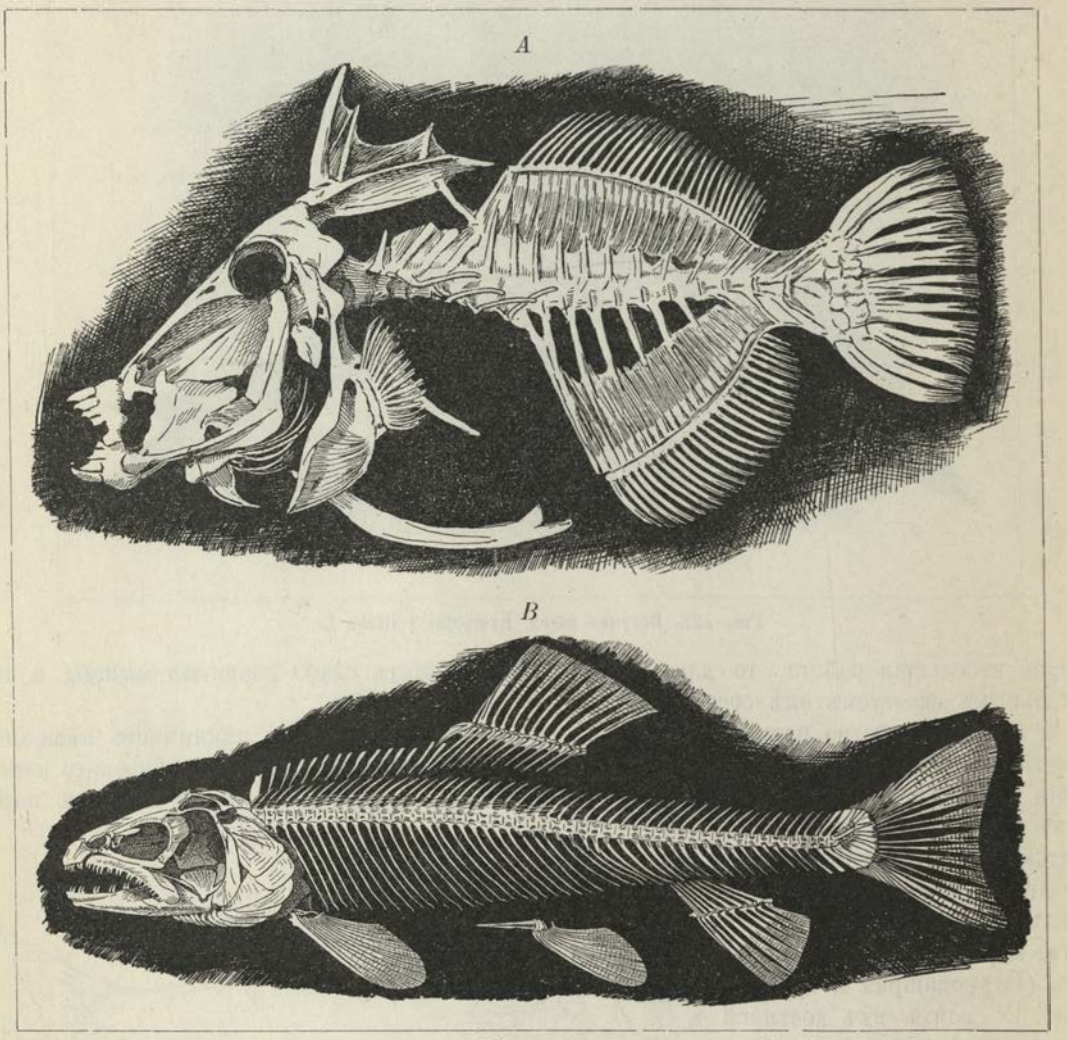


Рис. 124. Скелетъ спинорога (Balistes) (*A*) и форели (Salmo fario L.) (*B*). *B* по Фогту.

или совершенно голая. У тунца на тѣлѣ есть особыя впадинки, въ которыя могутъ помѣщаться сложенные грудные, брюшные, спинной и заднепроходной плавники, такъ что они не выдаются надъ поверхностью тѣла. У насъ нѣтъ точныхъ данныхъ относительно скорости движенія рыбъ. Изъ наблюденій за лососями, однако, извѣстно, что они дѣлаютъ противъ теченія въ 24 часа 40 километровъ, слѣдовательно, около 0,46 метра въ секунду. Если допустить, что быстрота теченія равняется 1 м. въ секунду, то лосось движется со скоростью 1.46 м. въ секунду. Какъ велика скорость у лучшихъ пловцовъ среди рыбъ, показываетъ мечъ-рыба (Xiphias gladius L). Разсказываютъ, что разъ она своимъ мечевиднымъ отросткомъ пробила насквозь купающагося человѣка, а разъ вса-

дила его на 35 сантм. въ дубовое бревно, пробивъ мѣдную обшивку судна, доску, толщиною въ 10 сантм. и слой войлока. Наглядное доказательство этого хранится въ Лондонѣ въ музеѣ Royal College of Surgeons.

Киты плаваютъ посредствомъ тѣхъ же волнообразныхъ движеній. Органомъ для движенія у нихъ служитъ хвостъ, сжатый въ горизонтальной плоскости и изгибающійся въ вертикальной. Движеніе вызывается изгибаніемъ задней части позвоночника; кромѣ того, боковыя лопасти плавника двигаются и самостоятельно съ помощью своихъ собственныхъ сильныхъ мышцъ. Хвостовой плавникъ, двигаясь то вверхъ, то внизъ, увлекаетъ за собой и туловище; такимъ образомъ получается характерная для кита волнообразная линія движенія. Если при одномъ ударѣ хвоста голова животнаго погружается въ воду, то при слѣдующемъ она выходитъ изъ воды, и животное имѣетъ возможность набрать въ легкія свѣжаго воздуха. Медленно двигающійся гренландскій китъ (Balaena mysticetus Cuv.) дѣлаетъ въ секунду не болѣе 2 метровъ; полосатики (Balaenoptera) плаваютъ быстрѣе на полномъ ходу скорость ихъ движенія достигаетъ 5—7 м. въ 1 секунду. Дельфины плаваютъ еще быстрѣе.

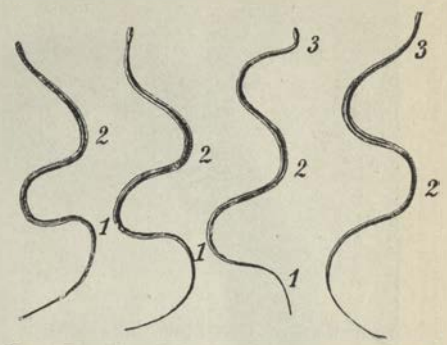


Рис. 125. Изгибаніе тѣла во время ползанья у мѣдянки (Coronella austriaca Laur.). Видно какъ гребни волнъ *1*, *2* и *3* передвигаются къ заднему концу тѣла. По моментальнымъ снимкамъ Марея.

Въ то время какъ передвиженіе посредствомъ изгибанія тѣла является обычнымъ для водяныхъ животныхъ, у наземныхъ оно встрѣчается сравнительно рѣдко. Естественно, что у нихъ изгибанія всегда происходятъ въ горизонтальной плоскости. Этимъ движеніемъ пользуются змѣи (рис. 125) и другія безногія пресмыкающіяся и нѣкоторыя земноводныя, какъ веретеницы и Gymnophionia. Къ нему прибѣгаютъ также, какъ къ вспомогательному средству передвиженія, сцинки и саламандры, ноги которыхъ очень слабы. Если

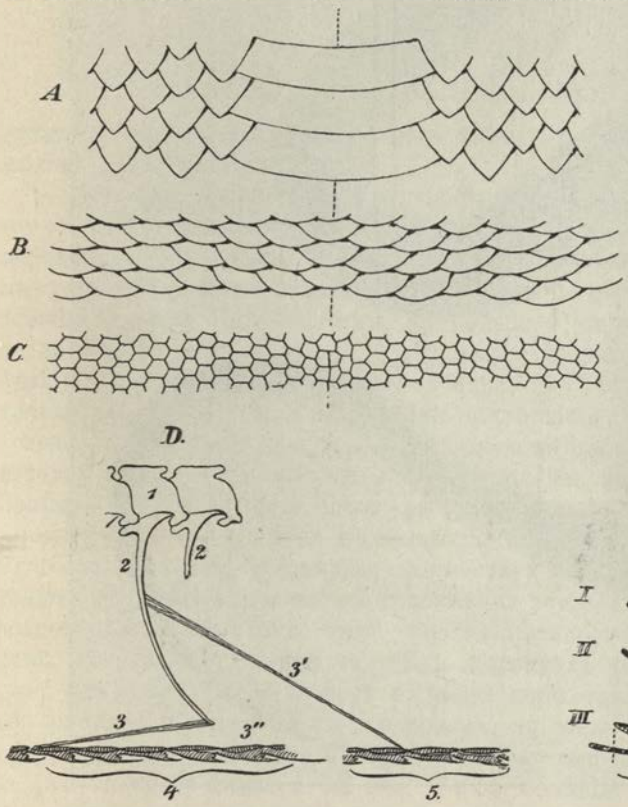


Рис. 126. Органы передвиженія у змѣй. *A—C* расположеніе чешуекъ и щитковъ на брюшной сторонѣ ужа (Tropidonotus, *A*), слѣпозмѣйки (Typhlops, *B*) и морской змѣи (Hydrus, *C*). *D* кожно-ребервая мускулатура змѣи. *1* позвонокъ, *2* ребро, *3* мускулы отъ реберъ къ брюшнымъ щиткамъ *4*, *3'* мускулы отъ реберъ къ боковымъ чешуйкамъ *5*, *3''* кожные мускулы. *E* различныя положенія брюшныхъ щитковъ (или чешуекъ) *a* и *b* при движеніи. Въ I соединяющій чешуйки (щитки) покровъ *c* не натянутъ и образуетъ складку, во II чешуйка (щитокъ) *a* приподнята и упирается свободнымъ краемъ въ неровность почвы *d*, въ III эта чешуйка опущена, а чешуйка (щитокъ) *b* подтянута на разстояніи *e*—впередъ.

при движеніи изгибается все тѣло, то выгодно, чтобы оно было возможно длиннѣе, такъ какъ тогда по тѣлу одновременно пробѣгаетъ большее число волнъ (см. выше). Поэтому у всѣхъ пресмыкающихся, и въ особенности у змѣй, длина тѣла въ сравненіи съ его ши-

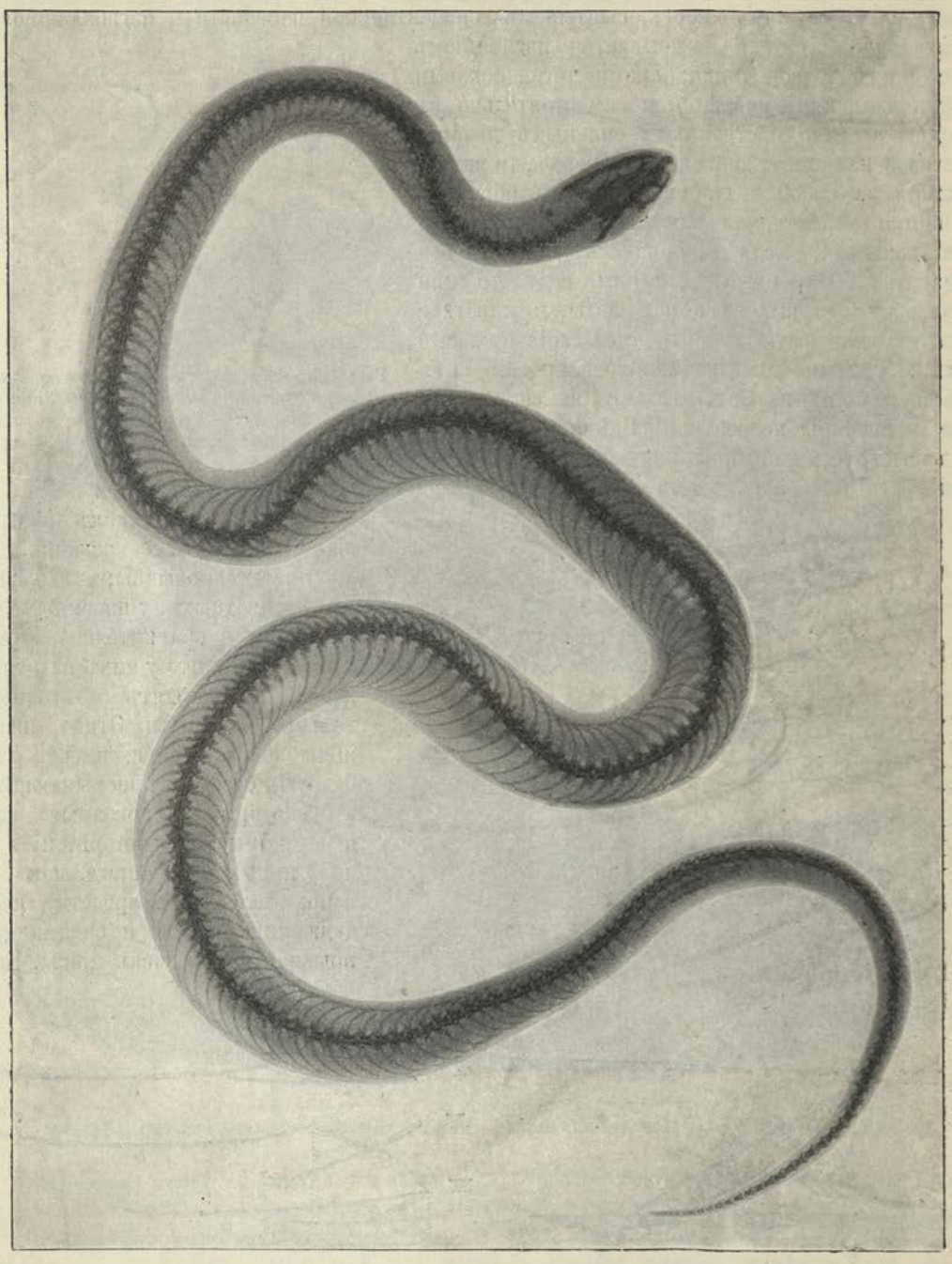


Рис. 127. Снимокъ ужа (Tropidonotus natrix Boie) при прохожденіи черезъ него рентгеновскихъ лучей.

риной, очень велика; у веретеницы—для удлиненія туловища служитъ хвостъ, длина котораго превосходитъ длину тѣла (ср. стр. 135).

Но все же передвиженіе посредствомъ одного изгибанія тѣла было бы очень мед-

Рис. 128. Морская змѣя (Hydrus platurus L.) во время плаванья.

ленно, если бы ему не помогали различныя обстоятельства. Веретеница ползетъ быстрѣе по травѣ, чѣмъ на гладкой дорогѣ, гдѣ ей не во что упереться; у змѣй же мы находимъ въ кожѣ спеціальныя особенности, позволяющія имъ лучше использовать всѣ неровности почвы (рис. 126). Именно, кожа ихъ на бокахъ и животѣ очень подвижна.

Чешуйки, покрывающія тѣло змѣи, выдаются лишь кончиками изъ кожи; на брюшной же сторонѣ у большинства змѣй чешуя очень широка и каждая чешуйка занимаетъ поперекъ все брюхо (рис. 126 *A*). Къ этимъ крупнымъ брюшнымъ чешуйкамъ и къ примыкающимъ къ нимъ рядамъ болѣе мелкихъ съ внутренней стороны прикрѣплены сильныя кожныя мышцы. Онѣ проходятъ на брюшной сторонѣ вдоль всего туловища и отъ шеи до заднепроходнаго отверстія. Эти кожныя мышцы частью соединяютъ между собою сосѣднія чешуйки (*D 3''*), частью же идутъ отъ чешуекъ къ ребрамъ, одна къ переднему, другая къ заднему (*D 3* и *3'*). При сокращеніи мышцы, соединяющей двѣ послѣдовательныхъ брюшныхъ чешуйки, передняя чешуйка становится отвѣсно къ поверхности, по которой происходитъ движеніе, и, упираясь въ нее, притягиваетъ слѣдующую чешуйку. Затѣмъ, при сокращеніи кожно-реберныхъ мышцъ, передняя чешуйка ложится снова горизонтально и тѣло змѣи нѣсколько подвигается впередъ (*e*). Одновременно дѣйствуетъ много мышцъ, какъ соединяющихъ чешуйки между собою, такъ и чешуйки съ ребрами и такимъ образомъ все животное подвигается впередъ. Эти движеніи существенно помогаютъ волнообразному изгибанію тѣла. Соотвѣтственно важному значенію реберъ для ползанія змѣй, они развиты у змѣй на всѣхъ позвонкахъ отъ шеи до заднепроходнаго отверстія (рис. 127). Если змѣя ползетъ въ узкой норѣ, гдѣ нѣтъ мѣста для изгибанія тѣла, то она ползетъ съ вытянутымъ туловищемъ, но очень медленно. Если на пути ея положить руку, то можно чувствовать, какъ брюшныя чешуйки поднимаются, упираются концами въ руку и опять ложатся на нее. Такое ползаніе безъ изгибанія тѣла представляетъ обычный способъ передвиженія слѣпозмѣекъ, роющихся въ землѣ, какъ дождевые черви. У нихъ брюшныя чешуйки ничѣмъ не отличаются отъ чешуекъ, покрывающихъ другія части тѣла (рис. 126 *B*), а кожная мускулатура развита равномѣрно во всемъ тѣлѣ, такъ что онѣ могутъ упираться въ стѣнки своихъ подземныхъ ходовъ чешуйками всего тѣла. Такимъ образомъ ихъ приспособленія для ползанія въ землѣ напоминаютъ кольцеобразное расположеніе щетинокъ вокругъ всего туловища у дождевыхъ червей Perichaeta.

Змѣи могутъ ползать очень быстро. Большинство ихъ человѣкъ не въ состояніи нагнать, а нѣкоторыя убѣгаютъ съ такой поразительной скоростью, что трудно услѣдить глазомъ. Жители тропическихъ странъ знаютъ, что быстро ползущая змѣя можетъ опрокинуть человѣка. Правда, къ нашимъ змѣямъ все это мало приложимо. Въ нашемъ умѣренномъ климатѣ пресмыкающіяся являются случайными пришельцами; для полнаго расцвѣта ихъ здѣсь недостаточно тепло. Ленцъ говоритъ про нашихъ змѣй, что «ни одна змѣя не ползаетъ такъ быстро, чтобы нельзя было догнать ее, не бѣгомъ, а просто быстрыми шагами. Онѣ менѣе проворны, чѣмъ ящерицы, лягушки, мыши и т. п.»

Иного рода приспособленія мы находимъ у водяныхъ змѣй. Есть змѣи, которыя лишь временно уходятъ въ воду, какъ нашъ обыкновенный ужъ или—изъ морскихъ змѣй—Platurus, у котораго сжатый съ боковъ хвостъ приспособленъ для плаванія и въ то же время крупныя брюшныя чешуйки и кожная мускулатура являются, какъ у наземныхъ змѣй, приспособленіемъ для ползанія. У змѣй, которыя, какъ Hydrus (рис. 128), никогда не выходятъ на сушу, кожная мускулатура почти совершенно редуцирована и все тѣло покрыто шестиугольными плотно прилегающими чешуйками безъ выдающихся краевъ (рис. 126 *C*). Это одно уже доказываетъ важное значеніе для ползанія кожной мускулатуры и крупныхъ брюшныхъ чешуекъ.

У лазающихъ змѣй кожная мускулатура очень слаба Ихъ тѣло по своему приспособлено къ свойственному имъ способу передвиженія: оно чрезвычайно длинно и тонко. Лазая по деревьямъ, эти змѣи захватываютъ туловищемъ вѣтвь, петлеобразно изгибаются на ней и подтягиваются кверху. Чтобы не дать тѣлу скользить внизъ по стволу дерева, по обѣимъ сторонамъ брюшныхъ чешуекъ вдоль всего тѣла тянутся острыя ребрушки. Тѣло лазающихъ змѣй очень подвижно: онѣ могутъ различными участками своего длиннаго туловища одновременно обхватить нѣсколько жертвъ и душить ихъ.

Итакъ, не смотря на отсутствіе конечностей, змѣи очень подвижны: онѣ ползаютъ по землѣ и роютъ въ ней ходы, лазаютъ по деревьямъ, плаваютъ. Все это возможно благодаря строенію и большой подвижности позвоночника и поразительному приспособленію ихъ мускулатуры.

в) Передвиженіе съ помощью рычажныхъ конечностей.

Движеніе съ помощью дѣйствующихъ подобно рычагу конечностей слѣдуетъ признать самымъ совершеннымъ способомъ передвиженія. По вполнѣ понятнымъ причинамъ мы встрѣчаемся съ нимъ лишь у животныхъ, обладающихъ развитымъ скелетомъ, безразлично—внутреннимъ или наружнымъ, а именно у членистоногихъ и позвоночныхъ, если не считать нѣсколькихъ видовъ морскихъ ежей съ ихъ длинными иглами и морскихъ лилій съ пучкомъ членистыхъ усиковъ на аборальной сторонѣ тѣла (см. выше стр...). Рычажныя конечности всегда парны. Способы употребленія ихъ очень разнообразны; онѣ служатъ для бѣганія, скаканія, прыганія, для плаванія въ водѣ и летанія по воздуху.

α) Плаваніе съ помощью рычажныхъ конечностей.

Такъ какъ и членистоногія, и позвоночныя произошли отъ животныхъ, жившихъ въ водѣ, то нисколько не удивительно, что плавательные органы послужили для развитія парныхъ конечностей, какъ у тѣхъ, такъ и у другихъ. Низшіе представители обоихъ классовъ: низшія раковобразныя и рыбы,—и теперь пользуются своими конечностями лишь для плаванія.

Основной формой ноги членистоногихъ является расщепленная нога, состоящая изъ основного стволика, сочлененнаго съ туловищемъ и несущаго на противоположномъ концѣ двѣ членистыя вѣтви: внутреннюю и внѣшнюю. Каждый сегментъ тѣла членистоногихъ былъ снабженъ парою такихъ конечностей и, если нѣкоторые сегменты современныхъ членистоногихъ лишены ихъ, то надо предполагать, что первоначально конечности сидѣли на нихъ. Членистоногія имѣютъ въ своей организаціи много общаго съ

кольчатыми червями. Параподіи послѣднихъ, расположенные попарно на каждомъ сегментѣ и несущіе каждый по два пучка щетинокъ, могутъ быть разсматриваемы, какъ органы, изъ которыхъ развились двувѣтвистыя ножки членистоногихъ (ср. рис. 64). Всѣ конечности послѣднихъ первоначально служили для передвиженія; и даже переднія конечности, превратившіяся у раковъ въ органы осязанія и пережевыванія пищи, у личинки ракообразныхъ—науплiуса (рис. 66) служатъ еще органами передвиженія.

Двѣ пары членистыхъ, оканчивающихся пальцами конечностей позвоночныхъ соотвѣтствуютъ парнымъ плавникамъ рыбъ (отсутствующимъ у ланцетника и круглоротыхъ). Этимъ, конечно, мы вовсе не говоримъ, что конечности высшихъ позвоночныхъ развились изъ какой-либо формы плавниковъ теперешнихъ рыбъ; скорѣе какъ тѣ, такъ и другіе произошли отъ одной, общей имъ основной формы. У насъ нѣтъ точныхъ данныхъ для отвѣта на вопросъ, каково было устройство послѣдней. Изъ различныхъ гипотезъ, объясняющихъ происхожденіе конечностей у позвоночныхъ, наилучше обоснованной кажется гипотеза Бальфура, измѣненная К. Раблемъ. Сходство скелетовъ парныхъ и непарныхъ плавниковъ, особенно ясно замѣтное у селахій, дѣлаетъ вѣроятнымъ предположеніе, что парные плавники такъ же развились изъ складки кожи, какъ и непарные. И въ настоящее время при эмбріональномъ развитіи парные плавники выростаютъ не изъ одного сегмента, а представляютъ продуктъ цѣлаго ряда слѣдующихъ другъ за другомъ сегментовъ. Вышеупомянутая складка кожи (рис. 129) могла играть при плаваньи ту же роль, что современные парные плавники рыбъ. И вотъ отъ нея сохранились лишь

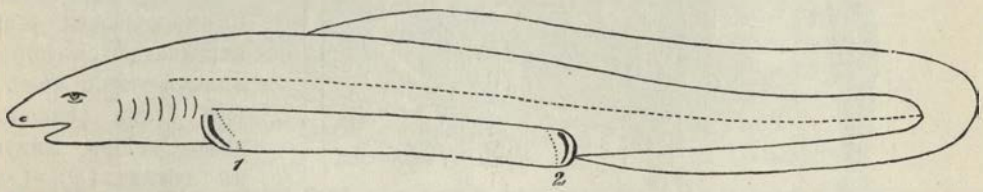


Рис. 129. **Схема происхожденія парныхъ конечностей предковъ рыбъ и земноводныхъ изъ парной плавниковой складки.** *1* переднія конечности, *2* заднія конечности. По К. Раблю.

передній и задній концы, болѣе укрѣпленные, такъ какъ они еще раньше соединились со скелетомъ животнаго; средняя же часть исчезла, подобно тому какъ исчезли части нѣкогда сплошнаго непарнаго плавника, изъ котораго образовались одинъ или нѣсколько спинныхъ, хвостовой и заднепроходный плавники. Отъ такой парной плавниковой каймы произошли и конечности, несущія пальцы, а такъ какъ обѣ пары ихъ развились изъ одного и того же органа, то большое сходство въ строеніи переднихъ и заднихъ конечностей становится вполнѣ понятнымъ.

У многихъ ракообразныхъ конечности удержали свое первоначальное значеніе придатковъ, служившихъ для плаванія, и въ такихъ случаяхъ онѣ сохранили и свою первоначальную двухвѣтвистую форму. Съ другой стороны, нѣкоторыя наземныя членистоногія снова приспособились къ жизни въ водѣ и соотвѣтственно этому измѣнились и ихъ конечности. Подобнымъ же образомъ есть и позвоночныя, вновь приспособившіяся къ жизни въ водѣ; и у нихъ снабженныя пальцами конечности также измѣнились и приспособились къ жизни въ новой средѣ. Продуктивность работы весломъ зависитъ отъ ширины его поверхности; поэтому конечности плавающихъ животныхъ (напр. расщепленныя ноги раковъ, лапы черепахъ, ласты кита) пріобрѣли плоскую форму. Для увеличенія поверхности конечности у многихъ ракообразныхъ, а въ особенности у живущихъ въ водѣ насѣкомыхъ и водяныхъ клещей, по краямъ ея образуется кайма изъ жесткихъ щетинокъ. Подобныя приспособленія существуютъ и у нѣкоторыхъ млекопитающихъ; такъ, у водяной куторы наружный край заднихъ ногъ усаженъ твердыми щетинками. Но обыкновенная форма приспособленія конечностей наземныхъ позвоночныхъ къ условіямъ жизни въ водѣ состоитъ въ образованіи между пальцами складки кожи, такъ называемой пла-

вательной перепонки; когда пальцы разставлены, она натягивается и образуетъ значительную поверхность.

Весло должно встрѣчать большое сопротивленіе при движеніи назадъ и возможно меньшее при движеніи впередъ. Поэтому когда человѣкъ гребетъ веслами, то, занося ихъ впередъ, онъ вынимаетъ ихъ изъ воды, или проводитъ ими по поверхности воды плашмя. У раковъ тотъ же результатъ достигается особымъ устройствомъ члениковъ конечностей: отдѣльные членики ихъ могутъ сгибаться въ сочлененіяхъ только назадъ, а не впередъ. Благодаря этому, при движеніи ногъ назадъ онѣ вслѣдствіе напора воды автоматически выпрямляются, а при обратномъ движеніи давленіе воды легко ихъ сгибаетъ.

У большинства плавающихъ раковъ сохранились обѣ вѣтви ногъ, у ходящихъ же по дну наружная вѣтвь исчезла. Низшія ракообразныя никогда не ходятъ; обыкновенный способъ ихъ передвиженія—плаваніе. Многіе изъ нихъ—очень хорошіе пловцы. Для ровныхъ, медленныхъ движеній они пользуются грудными ножками, которыя у нихъ всегда приспособлены для плаванія; даже неподвижныя и паразитическія формы, по крайней мѣрѣ, въ личиночномъ состояніи обладаютъ такими ножками. Для болѣе сильныхъ движеній водянымъ блохамъ и особенно веслоногимъ ракамъ служатъ большіе усики. У веслоногихъ способность плавать непосредственно зависитъ отъ длины переднихъ усиковъ (рис. 130). Такъ, живущіе на днѣ, преимущественно въ лужахъ и канавахъ, виды Canthocampus (*A*), съ маленькими усиками, передвигаются скорѣе извивами тѣла, чѣмъ плавая. Длина усиковъ видовъ Cyclops, живущихъ въ лужахъ (*B*)—Cyclops fimbriatus Fisch. и C. bisetosus Rehb. — достигаетъ одной четверти или трети длины тѣла, въ то время какъ у видовъ, встрѣчающихся въ рѣкахъ и озерахъ (C. fuscus Jur. и др.), усики лишь вдвое короче тѣла. У плавающихъ въ нашихъ прудахъ и озерахъ быстрыми сильными скачками видовъ Diaptomus (*C*) длина усиковъ равняется длинѣ тѣла или даже превосходитъ ее; наконецъ, среди веслоногихъ планктона открытаго моря встрѣчаются виды, усики которыхъ въ нѣсколько разъ длиннѣе тѣла.

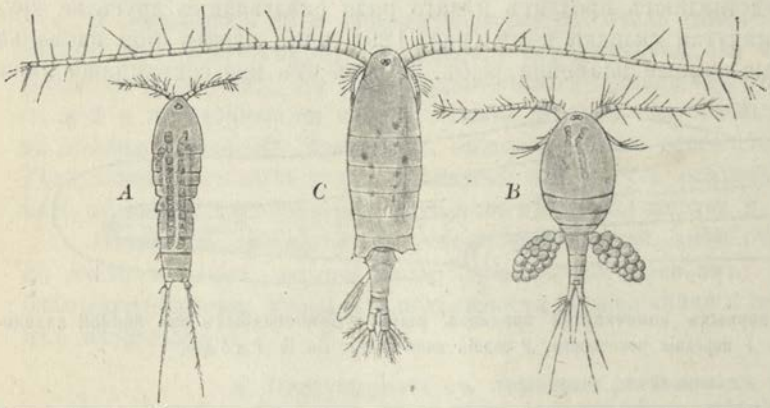


Рис. 130. Три циклопа. *A* Canthocampus trispinosus Brady ♀; *B* самка Cyclops albidus Jur. съ яйцевыми мѣшками; *C* самка Diaptomus gracilis Sars съ сперматофоромъ съ лѣвой стороны брюшка. По Шмейлю.

Среди высшихъ ракообразныхъ расщепленноногія (Schizopoda) являются хорошими пловцами; у нихъ всѣ ноги приспособлены для плаванія. У ротоногихъ же и у гарнелей (Penaeidae и Crangonidae) изъ десятиногихъ для этой цѣли служатъ лишь брюшныя ножки, грудныя же или превратились въ клешни, или служатъ для хожденія. Ротоногія плаваютъ мало, а изъ десятиногихъ плавать могутъ только мелкіе виды (рис. 131), длина которыхъ рѣдко превышаетъ 10 сантм. Болѣе сильныя движенія они совершаютъ съ помощью своего мускулистаго брюшка, подобно нашему рѣчному раку, омару и другимъ длиннохвостымъ десятиногимъ ракообразнымъ, обыкновенно передвигающимся по дну шагами. Сгибающія мышцы брюшка, называемаго въ просторѣчіи шейкой, гораздо сильнѣе разгибающихъ. Быстро сгибая брюшко, на концѣ котораго растопыренныя, плоскія ножки предпослѣдняго сегмента тѣла вмѣстѣ съ концевой пластинкой образуютъ широкій плавникъ, животное отталкивается назадъ. Это самый быстрый способъ передвиженія изъ доступныхъ рѣчному раку, поэтому онъ всегда прибѣгаетъ къ нему, когда спасается отъ грозящей ему опасности. Среди крабовъ, ноги которыхъ, казалось бы, приспособлены

исключительно къ хожденію, есть также виды, плавающіе съ помощью листовидныхъ послѣднихъ грудныхъ ножекъ. Плаваютъ они, какъ и ходятъ, бокомъ, работая ножками на той сторонѣ тѣла, которая направлена впередъ; ножки же другой стороны неподвижно вытянуты.—У живущихъ въ водѣ насѣкомыхъ приспособлена для плаванія обыкновенно

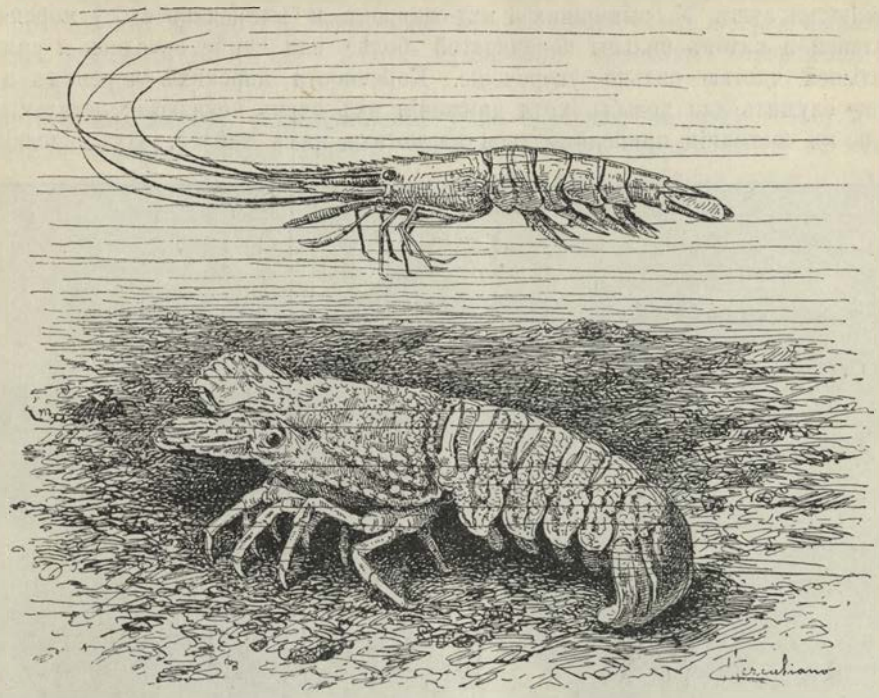


Рис. 131. Гарнель (Palaemon serratus Fab.), какъ примѣръ плавающаго рака, и ракъ медвѣдь (Scyllarus arctus Fab.), какъ примѣръ ползающаго рака.

задняя пара ногъ; у плавающихъ паукообразныхъ: у водяного паука (Argyroneta) и у водяныхъ клещей, всѣ четыре пары ногъ принимаютъ одинаковое участіе въ передвиженіи.

Изъ высшихъ позвоночныхъ только крокодилы и водяныя ящерицы плаваютъ, какъ рыбы, посредствомъ изгибанія своего широкаго хвоста. При этомъ переднія конечности обыкновенно вытянуты и прижаты къ туловищу, а заднія разставлены и служатъ рулемъ. Другія позвоночныя плаваютъ съ помощью конечностей, пальцы которыхъ соединены плавательной перепонкой: лягушки, утконосъ, бобръ, выдра, тюлень, плавающія птицы и т. д. У всѣхъ ихъ при движеніи конечностей назадъ пальцы раздвигаются, плавательная перепонка натягивается и образуетъ гребную лопасть, а при движеніи впередъ пальцы складываются и поверхность конечности уменьшается и испытываетъ меньшее сопротивленіе воды (рис. 132). У многихъ болотныхъ птицъ и у нырца пальцы окаймлены кожистой оторочкой, которая можетъ загибаться лишь къ подошвѣ, а не къ тыльной сторонѣ пальцевъ; поэтому при движеніи конечностей назадъ она автоматически отгибается, при обратномъ—складывается.

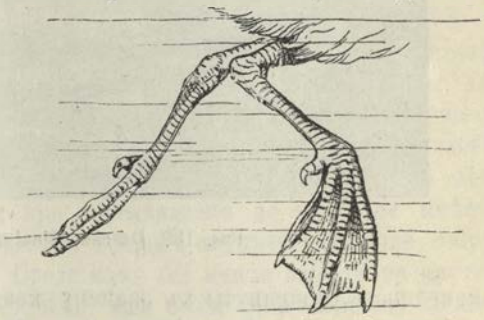


Рис. 132. Ноги лебедя, играющія роль веселъ. Правая движется назадъ, лѣвая заносится впередъ По Петтигрю.

По устройству конечностей можно опредѣлить, насколько данное позвоночное представляетъ водяное животное. У водяной лягушки и жерлянки, очень проворно двигающихся въ водѣ, плавательная перепонка между пальцами ногъ значительно шире, чѣмъ

у тупоносой лягушки и у жабы, которыя держатся въ водѣ лишь въ періодъ кладки икры. У земноводныхъ ноги устроены такъ, что онѣ могутъ служить для передвиженія и въ водѣ, и на сушѣ. Если же наземное позвоночное превращается въ водяное, которое очень рѣдко, или совершенно не выходитъ на сушу, то ноги его становятся неспособными къ движенію на сушѣ. У вымершихъ ихтіозавровъ и плезіозавровъ, у морскихъ черепахъ, тюленей и китовъ пальцы конечностей болѣе или менѣе срослись и сами конечности большей частью сильно укорочены. Конечности морскихъ черепахъ и нерпухъ могутъ еще служить для ходьбы, хотя движенія ихъ очень неуклюжи; остальныя же ластоногія не въ состояніи приподниматься на ногахъ надъ землей. Ихъ плоскія заднія

Рис. 133. Оляпки (Cinclus merula J. C. Sch.),—правая ныряетъ.

конечности отодвинуты къ заднему концу туловища, и животныя пользуются ими, какъ плавниками, для движенія впередъ. Наконецъ, у китообразныхъ для движенія служитъ хвостъ; переднія конечности ихъ, иногда съ очень длинными сросшимися пальцами, служатъ, какъ и у рыбъ, рулемъ, заднія же исчезли. Отъ нихъ остался лишь небольшой рудиментъ въ скелетѣ животнаго.

Всѣ позвоночныя, живущія въ водѣ и дышащія атмосфернымъ воздухомъ, не тонутъ благодаря содержащемуся въ ихъ легкихъ воздуху. У рыбъ для этой цѣли существуетъ плавательный пузырь. Тѣло же птицъ такъ легко, что оно очень мало погружается въ воду; у нихъ воздухомъ наполнены не только легкія, но и соединяющіеся съ ними

воздушные мѣшки, которые у большинства птицъ сообщаются еще съ полостями внутри костей, кромѣ того большое количество воздуха задерживается и между перьями. Перья плавающихъ птицъ не намокаютъ въ водѣ, такъ какъ бываютъ смазаны маслянистою жидкостью, выдѣляемою копчиковой железой. Такимъ образомъ, чтобы погрузиться въ воду, птицы должны преодолѣть нѣкоторое сопротивленіе: однѣ могутъ нырять лишь съ извѣстнымъ усиліемъ, другія же (лебеди, альбатросы, пеликаны) совершенно не могутъ этого дѣлать.

Часто можно видѣть, какъ домашнія утки, опустивъ въ воду голову и переднюю часть тѣла и поднявъ вверхъ заднюю, движеніями ногъ удерживаются въ такомъ положеніи на поверхности воды. Буревѣстники, чайки, крачки, рѣчная скопа погружаются въ воду лишь съ разлета; а такъ какъ въ водѣ живая сила движенія скоро уничтожается, то всѣ они ныряютъ неглубоко. Мастера нырять—нырки, чистики, поганки и пингвины. Глубину, на которую можетъ опуститься въ воду гагара, опредѣляютъ въ 100 метровъ. Конечно, у этихъ птицъ мы находимъ соотвѣтствующія приспособленія: перья плотно прилегаютъ къ туловищу, такъ что между ними не можетъ скопляться много воздуху,— тѣло защищаетъ отъ охлажденія толстый слой подкожнаго жира; въ костяхъ нѣтъ воздушныхъ пространствъ, и лишь въ полостяхъ черепныхъ костей можетъ содержаться немного воздуху. Соотвѣтственнымъ измѣненіямъ подверглись и органы движенія: ноги коротки и отодвинуты далеко назадъ; благодаря этому птицы держатъ на ходу туловище почти отвѣсно и движенія ихъ на землѣ очень неуклюжи; длинные пальцы снабжены плавательной перепонкой; кромѣ того, пингвины и поганки, плавая подъ водой, пользуются крыльями, какъ веслами (таб. 1), ноги же служатъ имъ рулемъ. Плаваютъ они очень быстро; Альфр. Бремъ видѣлъ, какъ хохлатый нырецъ плылъ подъ водой, не отставая отъ парохода.

Нашъ зимородокъ, охотясь на рыбъ, ныряетъ лишь на одно мгновеніе, бросаясь въ воду съ нѣкоторой высоты. Наоборотъ, оляпка (рис. 133), селящаяся по берегамъ мелкихъ быстрыхъ рѣчекъ, можетъ пробыть подъ водой 15—20 секундъ. Такое продолжительное пребываніе подъ водой маленькой птички казалось страннымъ, пока наблюденіе не показало, что она бѣгаетъ по дну, вытянувъ впередъ шею и раскрывъ крылья, благодаря чему напоръ быстро текущей воды не даетъ ей всплывать кверху. Бѣгая по дну, она отыскиваетъ личинокъ насѣкомыхъ и ловитъ мелкихъ рыбокъ. Въ стоячей или медленно текущей водѣ оляпка нырять не можетъ; поэтому она живетъ преимущественно въ горныхъ мѣстностяхъ.

β) Прыганіе, бѣганіе, лазаніе.

Условія движенія на сушѣ существенно отличаются отъ плаванія въ водѣ и летанія по воздуху. При всякомъ передвиженіи животное пользуется сопротивленіемъ среды для того, чтобы опираться; но при плаваніи и летаніи та же среда своимъ сопротивленіемъ уменьшаетъ скорость движенія, при движеніи-же на поверхности земли сопротивленіе почвы, въ которую упираются ноги, гораздо больше сопротивленія, оказываемаго движенію животнаго воздухомъ или водой. Поэтому при передвиженіи по землѣ не имѣетъ никакого значенія будутъ-ли конечности при движеніи впередъ встрѣчать меньше сопротивленія, чѣмъ при движеніи назадъ или нѣтъ. Среда какъ бы менѣе вліяетъ на органы передвиженія, менѣе ихъ стѣсняетъ и поэтому строеніе ихъ болѣе разнообразно. Незначительнаго прикосновенія ногъ къ землѣ достаточно для того, чтобы преодолѣть сопротивленіе спокойнаго воздуха или стоячей воды, но, съ другой стороны, треніе конечностей о поверхность твердаго предмета значительно больше тренія о воду. Поэтому, если бы поверхность соприкосновенія животнаго съ землей была велика, то это существенно мѣшало бы движенію.

Большое преимущество животныхъ, передвигающихся по сушѣ съ помощью рычажныхъ конечностей, состоитъ въ томъ, что у нихъ поверхность тренія тѣла о почву сравнительно съ другими животными незначительна. Улитку, которая ползетъ, соприка-

саясь съ землей всей подошвой, обгонитъ любая гусеница. Быстрота бѣга животныхъ съ рычажными конечностями зависитъ отъ величины поверхности, прикасающейся къ землѣ; такъ напр., жуки изъ семейства бѣгуновъ или пластинчатоусыхъ обгоняютъ жуковъ-дровосѣковъ, листоѣдовъ или долгоносиковъ, лапки которыхъ покрыты на подошвѣ щетинками и крѣпко пристаютъ къ твердымъ предметамъ. Африканскій страусъ, очень быстро бѣгающій, отличается отъ всѣхъ птицъ тѣмъ, что имѣетъ только два пальца. Лошадь и олень, у которыхъ ноги оканчиваются небольшими копытами, бѣгаютъ быстрѣе, чѣмъ мускусный быкъ и лось, а пальцеходящія хищныя обгоняютъ стопоходящихъ.

Поверхность тренія уменьшается, если позвоночное животное опирается не на всю стопу, а лишь на нижнюю поверхность или даже на кончики пальцевъ; еще болѣе уменьшается она съ уменьшеніемъ числа пальцевъ, какъ у птицъ и копытныхъ. Но одновременно увеличивается число суставовъ, которые не касаются земли; поэтому, для того, чтобы не уменьшалась устойчивость конечности должна увеличиваться прочность соединенія отдѣльныхъ костей. Дѣйствительно, вмѣсто шарообразныхъ суставныхъ головокъ земноводныхъ и пресмыкающихся, у выше стоящихъ позвоночныхъ появляются валикообразныя суставныя головки, допускающія движенія почти въ одной плоскости. Таковы суставы, напримѣръ, въ конечностяхъ копытныхъ и ногахъ птицъ.

Рис. 134. Водомѣрки (Hydrometra paludum Fab.).

Если почва мягка, и животное можетъ проваливаться, то, конечно, увеличеніе поверхности, служащей для опоры, представляетъ преимущество. Поэтому у мускуснаго быка и у лося, которые часто ходятъ по поросшей мохомъ болотистой почвѣ, копыта расширены. Также у многихъ голенастыхъ птицъ между пальцами натянута перепонка, дающая имъ возможность ходить по топкому мѣсту. Поэтому-же у очень распространенной въ Южной Америкѣ болотной птицы ясана Parra jaçana L., которая бѣгаетъ по плавающимъ на водѣ листьямъ водяной лиліи, пальцы достигаютъ громадной длины: разстояніе отъ когтя средняго пальца до когтя задняго равняется длинѣ крыла птицы.

Еще болѣе невѣрною опорою для бѣгающаго животнаго является вода: по водяной поверхности могутъ при извѣстныхъ условіяхъ бѣгать лишь мелкія и легкія животныя. Поверхностное натяженіе, происходящее отъ сцѣпленія между частицами воды, превращаетъ поверхностный слой воды какъ бы въ нѣжную, эластичную пленку. Съ прилипаніемъ частицъ жидкости къ какому-нибудь предмету поверхностное натяженіе нарушается: жирная иголка, къ которой не прилипаетъ вода, можетъ плавать на ея поверхности и не тонуть, но если эту иголку тщательно вытереть спиртомъ и къ ней будетъ приставать вода, то она сейчасъ же потонетъ. Такимъ же образомъ и у животныхъ, бѣгающихъ по поверхности воды, какъ у водомѣрокъ (Hydrodromici, рис. 134) изъ клоповъ, у нѣкоторыхъ мухъ (Dolichopodidae и Ephydrinae) и у пауковъ, нижняя сторона тѣла и концы ногъ не смачиваются; кромѣ того, благодаря длиннымъ ногамъ, они во время бѣганья по водѣ упираются на значительную поверхность воды.

Для передвиженія по твердой почвѣ имѣютъ большое значеніе различныя особенности конечностей. Прежде всего весьма важна подвижность ихъ; она зависитъ отъ числа суставовъ, отъ положенія осей суставовъ, а также отъ величины движенія, допускаемаго каждымъ отдѣльнымъ суставомъ. Съ другой стороны, важна и длина конечностей, потому что отъ нея зависитъ величина шага. У всѣхъ быстро бѣгающихъ животныхъ мы находимъ длинныя конечности: изъ жуковъ—у жужелицъ, изъ паукообразныхъ—у пауковъ-бѣ-

гуновъ и у бокоходовъ, изъ птицъ—у бѣгуновъ, изъ млекопитающихъ—у копытныхъ или у охотничьихъ собакъ, обладающихъ болѣе длинными ногами, чѣмъ подстерегающія свою добычу и лазающія кошки. Конечно, длина ногъ можетъ имѣть и иное значеніе для животныхъ, какъ, напр., у болотныхъ птицъ или у жираффъ. Благодаря длиннымъ ногамъ и длинному клюву, болотныя птицы могутъ отыскивать свою пищу въ водѣ, не боясь замочить своихъ перьевъ, а жираффы, съ своими длинными передними ногами и длинной шеей, могутъ доставать такую пищу, которая недоступна родственнымъ имъ животнымъ.

Приподниманіе тѣла животныхъ на конечностяхъ надъ землею оказываетъ сильное вліяніе на все строеніе животныхъ. Чѣмъ сильнѣе развиваются конечности членистоногихъ или позвоночныхъ, и чѣмъ болѣе онѣ, безъ помощи изгибанія всего тѣла, служатъ для передвиженія животнаго, тѣмъ болѣе сглаживается раздѣленіе тѣла на сегменты или метамеры. У ракообразныхъ, напримѣръ, членистость тѣла постепенно сглаживается отъ членисто-грудыхъ раковъ къ ротоногимъ, а отъ нихъ къ длиннохвостымъ десяти-ногимъ ракамъ и, наконецъ, къ крабамъ, у которыхъ тѣло снаружи совершенно нечленисто. Движеніе у однообразно сегментированныхъ многоножекъ происходитъ отчасти еще съ помощью изгибанія тѣла; у жуковъ сегменты груди плотно соединены между собою, и въ связи съ этимъ жуки гораздо подвижнѣе своихъ личинокъ съ несросшимися грудными сегментами. У длинноногихъ членисто-тѣлыхъ паукообразныхъ тѣло болѣе компактно, чѣмъ у коротконогихъ,—наприм., у медленныхъ скорпіоновъ. У высшихъ позвоночныхъ можно наблюдать, какъ рука объ руку съ уменьшеніемъ подвижности позвоночника исчезаетъ метамерія мышцъ, служащихъ для изгибанія тѣла; низшія наземныя позвоночныя не могутъ еще вполнѣ приподнимать тѣло на своимъ короткихъ, слабыхъ ногахъ и при движеніи еще помогаютъ себѣ изгибаніемъ тѣла, какъ, напр., саламандры; послѣднее касается также большинства пресмыкающихся,—въ особенности коротко-ногихъ сцинковъ и менѣе юркихъ ящерицъ (напр., наша обыкновенная ящерица болѣе извиваетъ свое тѣло при передвиженіи, чѣмъ стѣнная ящерица). У нѣкоторыхъ пресмыкающихся изгибаніе тѣла вторично стало главнымъ способомъ передвиженія; такъ, у безногихъ ящерицъ—существованіе плечевого и тазового поясковъ, а у удавовъ рудимента таза—указываютъ на происхожденіе ихъ отъ формъ, у которыхъ были конечности. По мѣрѣ того, какъ тѣло приподнимается на конечностяхъ, подвижность туловищнаго отдѣла позвоночника уменьшается и само туловище становится болѣе короткимъ и менѣе гибкимъ: у птицъ грудные позвонки соединены между собою почти неподвижно или даже сростаются, у млекопитающихъ же позвонки соединены не суставами, а межпозвоночными пластинками, допускающими лишь ограниченное движеніе.

Ходящіе раки принадлежатъ къ болѣе дифференцированнымъ группамъ ракообразныхъ, начиная съ членисто-грудыхъ раковъ. Для того чтобы поднимать тѣло надъ землею и передвигать его, конечности груди должны достичь уже значительнаго развитія. У водяныхъ мокрицъ грудь еще довольно гибка и поэтому для поддержки ея служитъ большее число конечностей, а именно шесть паръ. У длиннохвостыхъ десяти-ногихъ раковъ головогрудь одѣта прочнымъ панцыремъ, и ноги сильнѣе: чтобы сдерживать тѣло достаточно только четырехъ паръ ихъ; самая передняя пара, часто снабженная клешнею, не принимаетъ въ этомъ участія; вторая и третья пары тащатъ, а четвертая и пятая подталкиваютъ тѣло; вытянутое назадъ брюшко опирается на «хвостовой плавникъ», т. е. на послѣдній — сегментъ и на ноги предпослѣдняго, которыя развиты гораздо сильнѣе остальныхъ брюшныхъ ногъ. Наконецъ, коротко-хвостые десятиногіе раки или крабы ходятъ и бѣгаютъ лучше всѣхъ другихъ раковъ. Сочлененія ногъ ихъ весьма подвижны; для поддержки и движенія ихъ компактнаго, кажущагося при разсматриваніи сверху совсѣмъ несегментированнымъ, тѣла достаточно то четырехъ, то трехъ, то даже только двухъ паръ ногъ: передняя пара, вооруженная клешней, не служитъ для хожденія, заднія пары часто служатъ для того, чтобы удерживать на спинѣ какое-нибудь постороннее тѣло, маскирующее рака и дѣлающее его незамѣтнымъ. Острые, часто выдающіеся клиномъ боковые края тѣла крабовъ очень удобны для дви-

женія бокомъ въ правую или лѣвую сторону, обычнымъ-же способомъ, впередъ крабы двигаются мало. При движеніи бокомъ ноги краба движутся очень быстро и дѣлаютъ въ одну секунду до восьми шаговъ. При этомъ ноги одной стороны тѣла тащатъ животное, другой—подталкиваютъ (рис. 135), и смотря по тому, въ какой послѣдовательности онѣ дѣйствуютъ, бываетъ возможно отличить четыре способа передвиженія. Быстрота многихъ крабовъ весьма значительна. Напр., обыкновенный береговой крабъ (Carcinus maenas Leach.) можетъ догонять и схватывать, сдѣлавъ прыжекъ, быстро плавающихъ гарнелей; онъ пробѣгаетъ при этомъ въ секунду до одного метра.

У членистоногихъ, живущихъ на сушѣ, ноги обыкновенно служатъ для ходьбы. Всего многочисленнѣе онѣ у многоножекъ. Различіе въ прикрѣпленіи ихъ къ тѣлу обусловливаетъ значительное различіе и въ способахъ передвиженія. У диплоподъ (двупарноногихъ, рис. 136, A) ноги расположены на нижней поверхности тѣла и при своей многочисленности образуютъ какъ бы щетку, на которую опирается животное; при передвиженіи такой многоножки по рядамъ ногъ пробѣгаютъ какъ бы волны: пять или шесть ногъ въ отдѣльныхъ мѣстахъ тѣла находятся при этомъ въ одинаковой фазѣ движенія; само тѣло остается прямо вытянутымъ и ничѣмъ не содѣйствуетъ движенію. Иное дѣло—у губоногихъ многоножекъ (Chilopoda, рис. 136, B): у нихъ ноги прикрѣпляются болѣе по сторонамъ тѣла, направлены косо наружу и поэтому съ бо̀льшимъ трудомъ приподнимаютъ тѣло надъ землею; при передвиженіи ногамъ помогаетъ змѣеобразное изгибаніе тѣла. Насколько для быстроты передвиженія длина ногъ важнѣе числа ихъ, показываетъ сравненіе быстраго Lithobius съ его 15 парами ногъ—съ медленнымъ Julus (кивсякомъ) съ его почти 100 парами конечностей. — У насѣкомыхъ и паукообразныхъ ноги значительно сильнѣе и, хотя онѣ направлены косо въ стороны и существуютъ всего въ числѣ шести или восьми, животныя легко приподнимаются на нихъ. У насѣкомыхъ

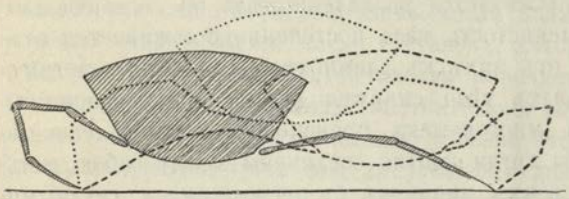


Рис. 135 **Схема передвиженія бокомъ у берегового краба** (Carcinus maenas Leach). Начальное положеніе краба заштриховано; . . . . промежуточное положеніе; - - - - окончательное положеніе. По Бете.

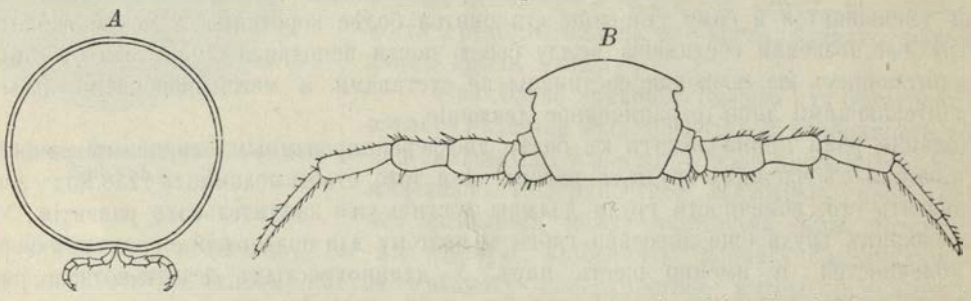


Рис. 136. **Положеніе ногъ на туловищѣ у многоножекъ.** *A* у Julus, *B* у Lithobius.

ноги прикрѣпляются къ тремъ груднымъ сегментамъ, но центръ тяжести тѣла,—особенно у насѣкомаго съ объемистымъ брюшкомъ,—лежитъ сзади прикрѣпленія послѣдней пары ногъ; тѣмъ не менѣе, тѣло можетъ держаться на ногахъ, благодаря тому, что основная пластинка третьяго кольца груди простирается далеко назадъ, а прикрѣпляющіяся къ ней ноги, превосходящія своей длиною остальныя, направлены также косо назадъ. При ходьбѣ насѣкомыхъ три ноги дѣйствуютъ одновременно или непосредственно другъ за другомъ: въ то время какъ передняя и задняя нога одной стороны и средняя другой заносятся впередъ, три остальныя ноги остаются на мѣстѣ и поддерживаютъ тѣло.

Прыганіе у насѣкомыхъ происходитъ иначе, чѣмъ хожденіе. У прыгающихъ насѣкомыхъ по большей части сильно развиты заднія ноги: ихъ бедро и голень имѣютъ значительную длину; мускулатура, идущая изъ голени въ бедро, помѣщается въ бедрѣ и очень

развита,—поэтому и бедро сильно утолщено. При прыжкѣ обѣ прыгательныя ноги разгибаются сразу, одновременно и подбрасываютъ, благодаря своей длинѣ и силѣ, тѣло насѣкомаго вверхъ и впередъ. Съ подобными ногами мы встрѣчаемся во многихъ отрядахъ насѣкомыхъ; особенно распространены онѣ у прямокрылыхъ (какъ у кузнечиковъ, многихъ сверчковыхъ и у саранчевыхъ). Изъ хоботковыхъ прыгаютъ цикады и листоблошки (Psyllidae); среди жуковъ также есть прыгающіе,—какъ, напримѣръ, прыгающіе долгоносики (Orchestes) и земляныя блохи (Haltica); изъ перепончатокрылыхъ прыгаютъ нѣкоторые наѣздники, а изъ мухъ нѣкоторыя мошки, напримѣръ, Ceratopogon; всѣмъ извѣстна, наконецъ, сила прыжка у блохъ. Иной способъ прыганія существуетъ у низшихъ насѣкомыхъ, у Apterygota. У относящихся къ нимъ подуръ снизу третьяго, считая отъ конца брюшка, сегмента находится вилкообразный придатокъ,—прыгательная вилочка; въ покоющемся состояніи она прилегаетъ къ брюшной сторонѣ, при прыжкѣ же она съ силою откидывается книзу и назадъ при помощи мускуловъ, помѣщающихся въ упомянутомъ, обыкновенно нѣсколько удлиненномъ сегментѣ; отбрасываясь, она подпихиваетъ тѣло животнаго вверхъ и впередъ. У Machilis для той же цѣли служатъ и такимъ же образомъ дѣйствуютъ придатки, расположенные по парѣ на каждомъ сегментѣ брюшка, представляющіе рудименты брюшныхъ конечностей.— Удивительный способъ прыганія встрѣчается у новогвинейскаго рода муравьевъ Strumigenys: эти муравьи могутъ дѣлать прыжки въ 30—45 сант. съ помощью своихъ челюстей.

Здѣсь слѣдуетъ также разсмотрѣть удивительный способъ прыганія у жуковъ щелкуновъ, за который они и получили свое названіе. Если щелкуна положить на спину, то онъ не можетъ перевернуться снова на брюхо при помощи своихъ короткихъ ножекъ. Для того чтобы перевернуться, онъ подпрыгиваетъ кверху, при чемъ ясно слышенъ щелчекъ. Наблюдая за жукомъ, можно видѣть, что для этого онъ сначала выгибаетъ брюшную сторону тѣла кверху, какъ показано на рис. 137 А. и упирается въ землю первымъ груднымъ кольцомъ и заднею половиною надкрылій; перегибаніе тѣла происходитъ въ сочлененіи между первымъ и вторымъ кольцами груди. Отъ задняго края брюшной стороны перваго грудного кольца отходитъ назадъ сильный отростокъ, который входитъ въ углубленіе, находящееся у передняго края второго грудного кольца; чтобы сдѣлать прыжекъ, жукъ упираетъ этотъ отростокъ въ передній край упомянутой ямки и, напрягая мускулатуру, съ силою надавливаетъ имъ; — благодаря этому, отростокъ соскальзываетъ въ ямку (рис. 137, В), отъ чего и происходитъ щелкающій звукъ. При этомъ сочлененіе между первымъ и вторымъ груднымъ кольцомъ съ силою перегибается въ другую сторону, т. е. вогнутая спинная поверхность теперь сразу становится выпуклой; жукъ ударяетъ такимъ образомъ спиною о землю и отъ удара подпрыгиваетъ кверху. Такъ какъ ударъ приходится не противъ центра тяжести, а впереди отъ него, то при подскакиваніи тѣло жука поворачивается въ воздухѣ вокругъ оси, проходящей черезъ центръ тяжести, и падаетъ на землю брюшной стороной книзу.

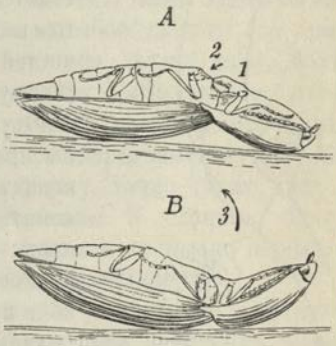


Рис. 137. Подпрыгиваніе щелкуна *A* приготовленіе къ прыжку, *B* отталкиваніе. *1* отростокъ переднегруди, стрѣлка *2* указываетъ на ямку на переднемъ краю среднегруди, стрѣлка *3* указываетъ переворачиваніе тѣла во время прыжка.

Передвиженіе въ формѣ ходьбы возможно только у такихъ позвоночныхъ, у которыхъ конечности могутъ, хотя бы не вполнѣ, приподнимать туловище животнаго надъ землею. Развитіе такой особенности оказало не только рѣшительное вліяніе на строеніе скелета, о чемъ не разъ уже было говорено, но также на мускулатуру. Рыбы передвигаются посредствомъ змѣеобразныхъ извивовъ своего туловища, а эти извивы производятся помощью двухъ почти сплошныхъ, сильныхъ, раздѣленныхъ на метамеры мускульныхъ массъ,—помощью большихъ мускуловъ туловища. Начиная съ земноводныхъ, мускулатура становится значительно разнообразнѣе; мускулатура, служащая для движенія

конечностей, которая у рыбъ при своемъ незначительномъ развитіи заключается еще въ туловищѣ, здѣсь облекаетъ собою скелетъ конечностей, а мускулатура туловища сосредоточивается преимущественно возлѣ мѣстъ прикрѣпленія конечностей. Наоборотъ, — масса продольныхъ мускуловъ туловища очень уменьшается. Вмѣсто того, чтобы, какъ раньше, служить для движенія, они пріобрѣтаютъ теперь другое главное назначеніе, а именно начинаютъ служить при дыханіи и, какъ брюшной прессъ, при удаленіи отбросовъ пищеваренія, кала. Въ заднемъ отдѣлѣ позвоночника мускулатура бываетъ тѣмъ менѣе развита, чѣмъ меньшую роль играетъ изгибаніе этого отдѣла при передвиженіи: у хвостатыхъ земноводныхъ и у пресмыкающихся хвостъ еще постепенно переходитъ въ туловище, у птицъ же и въ особенности у млекопитающихъ хвостъ рѣзко отграниченъ отъ тѣла. Обѣ пары конечностей у различныхъ наземныхъ позвоночныхъ прикрѣпляются къ туловищу неодинаково: у земноводныхъ и у пресмыкающихся плечо и бедро направлены горизонтально и подпираютъ тѣло не снизу, а съ боковъ; поэтому онѣ могутъ приподнимать тѣло отъ земли лишь немного и съ большимъ напряженіемъ; если же животное не двигается, то тѣло его остается лежать на землѣ. Наоборотъ, у птицъ и млекопитающихъ, а изъ пресмыкающихся—у хамелеоновъ—конечности подпираютъ тѣло снизу и даже во время покоя держатъ его высоко приподнятымъ. Уже у болѣе низко стоящихъ четвероногихъ суставы конечностей такъ устроены, что главный сгибъ переднихъ конечностей (между плечемъ и предплечьемъ) и соотвѣтствующій ему главный сгибъ заднихъ конечностей (между бедромъ и голенью) направлены прямо въ обратныя стороны: первый смотритъ впередъ, второй—назадъ. Значеніе этой особенности вполнѣ ясно выступаетъ у млекопитающихъ: здѣсь, благодаря своему сгибанію, переднія конечности противодѣйствуютъ силѣ, дѣйствующей впередъ, а заднія конечности такимъ же образомъ противодѣйствуютъ силѣ, дѣйствующей назадъ, и слѣдовательно обѣ пары конечностей взаимно дополняютъ другъ друга въ поддерживаніи тѣла. Вмѣстѣ онѣ дѣйствуютъ, какъ одна колѣнчатая рессора, и, выпрямляясь, давятъ на тѣло снизу. Тамъ, гдѣ у переднихъ конечностей существуетъ еще одинъ сгибъ, направленный впередъ, эти конечности легче уступаютъ силѣ, дѣйствующей сзади; вотъ почему у споткнувшейся лошади легко подгибаются «колѣна», т. е. сгибается суставъ между предплечьемъ и пястьемъ, и она падаетъ на «колѣна».

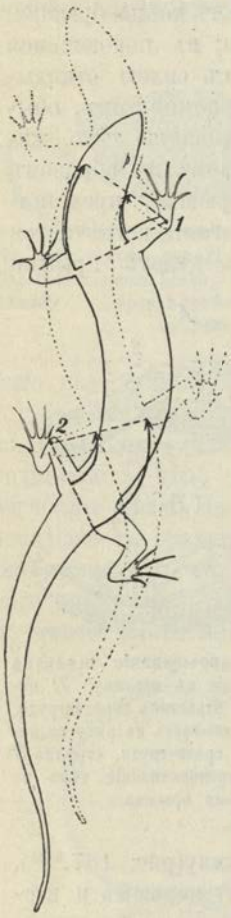


Рис. 138. Схема движенія ящерицы. *1* и *2* точки вращенія плеча и бедра.

Само движеніе конечностей у низшихъ четвероногихъ происходитъ иначе, чѣмъ у млекопитающихъ. Если плечо и бедро направлены горизонтально, то при передвиженіи животнаго они вращаются въ горизонтальной плоскости вокругъ поставленныхъ вертикально предплечья и голени, при чемъ вращеніе происходитъ въ локтевомъ и колѣнномъ суставѣ. Въ то время, какъ такимъ образомъ поворачивается правая конечность, лѣвая заносится впередъ и наоборотъ, и вращеніе передней правой конечности происходитъ одновременно съ вращеніемъ лѣвой задней. При движеніи животнаго тѣло его изгибается, а это помогаетъ, съ одной стороны, вращенію той конечности, на которую оно опирается, съ другой стороны, перемѣщенію той конечности, которою оно шагаетъ (рис. 138). Изгибаніе тѣла здѣсь имѣетъ форму какъ бы стоячихъ волнъ, узловыя точки которыхъ приходятся въ плечевомъ и тазовомъ поясахъ; толчкамъ или раскачиванію узловыхъ точекъ мѣшаетъ одновременное изгибаніе головы, а въ особенности хвоста въ сторону—противуположную изгибанію туловища. Поэтому для движенія (напримѣръ, ящерицы) хвостъ имѣетъ большое значеніе. Чѣмъ быстрѣе слѣдуютъ другъ за другомъ шаги, тѣмъ слабѣе размахи волнообразныхъ изгибовъ тѣла, и у быстро бѣгущей

ящерицы тѣло—почти вполнѣ вытянуто. При этомъ быстрота бѣга зависитъ не отъ длины шаговъ, а отъ быстроты, съ которой они слѣдуютъ другъ за другомъ; но это такъ утомляетъ животное, что оно (напримѣръ, преслѣдуемая ящерица) очень скоро изнемогаетъ и попадается своимъ врагамъ, если не успѣетъ скрыться въ какое нибудь убѣжище.

Въ тѣхъ случаяхъ, когда конечности приподнимаютъ тѣло высоко надъ землею, роль передней и задней пары ихъ при передвиженіи совершенно различна. Заднія подталкиваютъ тѣло впередъ и на ихъ долю выпадаетъ главная работа. Поэтому, если для передвиженія служитъ только одна пара конечностей, какъ у прыгающихъ или у прямо ходящихъ животныхъ, напримѣръ, у лягушекъ, у кенгуру, у всѣхъ птицъ, у человѣка,—то таковыми всегда являются заднія конечности, и никогда не бываютъ переднія. Переднія конечности иногда тянутъ тѣло, но обыкновенно онѣ играютъ пассивную роль и служатъ только для поддержки тяжести передней части тѣла. Поэтому человѣкъ, пользуясь для передвиженія четвероногими животными, долженъ менѣе нагружать заднія конечности, такъ какъ онѣ тогда могутъ большую часть своей силы отдать на передвиженіе. Соотвѣтственно этому у млекопитающихъ переднія конечности, обремененныя тяжестью головы, по большей части бываютъ ниже заднихъ; у лошади и свиньи онѣ несутъ около $^3/_5$, а у собаки даже $^2/_3$ всей тяжести тѣла. Чѣмъ больше уголъ ихъ сочлененій, т. е. чѣмъ правильнѣе располагаются отдѣльныя кости ихъ одна подъ другой въ видѣ одной общей колонки,—тѣмъ легче выдерживаютъ онѣ нагрузку. Поэтому, чѣмъ тяжелѣе животное, тѣмъ форма переднихъ конечностей становится болѣе столбообразною (ср. рис. 84 и 83). Наоборотъ—кости заднихъ конечностей стоятъ одна къ другой подъ болѣе острымъ угломъ; при значительномъ сгибаніи суставовъ получается очень удобное плечо рычага для тяги мускуловъ, а послѣднее какъ разъ соотвѣтствуетъ назначенію заднихъ конечностей. У человѣка, у котораго ноги служатъ не только для передвиженія, но и для поддержки всего тѣла, онѣ, конечно, имѣютъ столбообразную форму, точно также какъ и ноги у крупныхъ птицъ, каковы нѣкоторыя голенастыя и бѣгающія. У слоновъ, благодаря колоссальной тяжести ихъ тѣла, столбообразную форму имѣютъ не только переднія, но и заднія конечности, при чемъ быстрота движеній, конечно, утрачивается.

Почти у всѣхъ млекопитающихъ заднія конечности тяжелѣе переднихъ и мускулатура ихъ болѣе массивна. У человѣка она вдвое больше мускулатуры переднихъ конечностей, составляя 56% всей мускулатуры тѣла, тогда какъ послѣдняя составляетъ лишь—28%. Такъ какъ заднія конечности служатъ для подталкиванія тѣла, а переднія для подтягиванія, то у заднихъ развиты сильнѣе мускулы-разгибатели, а у переднихъ—мускулы-сгибатели; напримѣръ, у кошки масса разгибателей заднихъ конечностей въ $1^1/_2$ раза тяжелѣе массы сгибателей, а переднихъ болѣе, чѣмъ вдвое легче; подобное же отношеніе существуетъ и у полуобезьянъ (Lemur).

Разницѣ въ назначеніи обѣихъ паръ конечностей соотвѣтствуетъ и разница въ ихъ прикрѣпленіи къ туловищу. Тазъ, служащій для прикрѣпленія заднихъ конечностей, состоитъ съ каждой стороны изъ трехъ, тѣсно соединенныхъ между собою костей: сѣдалищной—снизу (сзади), подвздошной—на спинѣ и лобковой—на брюшной сторонѣ (спереди). Обѣ половины таза на брюшной сторонѣ по большей части сростаются, а на спинной болѣе или менѣе плотно связываются съ позвоночникомъ. У земноводныхъ и пресмыкающихся эта связь подвижна и для соединенія съ тазомъ здѣсь служитъ только одинъ крестцовый позвонокъ. Тамъ же, гдѣ на долю заднихъ конечностей выпадаетъ главная работа при передвиженіи тѣла,—эта связь гораздо тѣснѣе. У млекопитающихъ, напримѣръ, для нея служатъ не менѣе двухъ, обыкновенно же болѣе,—до шести—крестцевыхъ позвонковъ, сливающихся другъ съ другомъ и соединенныхъ съ тазомъ посредствомъ прочныхъ связокъ, а иногда даже сростающихся съ нимъ. Особенно прочно прикрѣпленіе таза къ позвоночнику у животныхъ, у которыхъ туловище можетъ выпрямляться и держаться только на заднихъ конечностяхъ, какъ у человѣкообразныхъ обезьянъ, у людей, у медвѣдей, обладающихъ шестью крестцевыми позвонками, и въ особенности—у птицъ. Послѣднія всегда обладаютъ многочисленными плотно сросшимися между собою и

съ тазомъ крестцовыми позвонками. Вслѣдствіе этого работа заднихъ конечностей непосредственно передается на позвоночникъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ и на все тѣло.

Служащій для прикрѣпленія переднихъ конечностей плечевой поясъ соединенъ со скелетомъ вообще гораздо свободнѣе,—если же существуетъ болѣе прочная связь, то онъ связанъ не съ позвоночникомъ, а съ грудною костью, которая съ позвоночникомъ соединяется лишь при посредствѣ реберъ. Съ каждой стороны въ плечевомъ поясѣ отличаютъ три кости: на спинѣ—лопатку, на брюшной сторонѣ воронью кость (коракоидъ), а впереди отъ нея ключицу; двѣ послѣднія кости могутъ болѣе или менѣе тѣсно соединяться съ грудною костью. Въ томъ мѣстѣ, гдѣ онѣ сходятся, съ каждой стороны лежитъ суставная впадина для головки плечевой кости. Лопатка всегда существуетъ, воронья кость можетъ быть очень редуцирована, ключица же часто совсѣмъ отсутствуетъ. У земноводныхъ и пресмыкающихся раздѣленіе работы между обѣими парами конечностей выражено еще не рѣзко и переднія конечности принимаютъ въ передвиженіи тѣла еще большое участіе; обѣ половины плечевого пояса здѣсь всегда связаны между собою: хорошо развитая воронья кость налегаетъ съ каждой стороны на грудную кость, а у безхвостыхъ земноводныхъ къ ней присоединяется также ключица. Наоборотъ, у млекопитающихъ, за исключеніемъ однопроходныхъ, воронья кость превратилась въ небольшой отростокъ лопатки, а ключица во многихъ случаяхъ отсутствуетъ. Она существуетъ тамъ, гдѣ переднія конечности способны къ весьма разнообразнымъ движеніямъ, какъ, напримѣръ, у сумчатыхъ, насѣкомоядныхъ, летучихъ мышей, большинства грызуновъ, лазающихъ и схватывающихъ передними лапами свою добычу кошекъ и приматовъ. Въ тѣхъ же случаяхъ, гдѣ движеніе переднихъ конечностей ограничивается только хожденіемъ или бѣгомъ, какъ у многихъ хищныхъ и у копытныхъ, ключица отсутствуетъ и обѣ половины плечевого пояса обособлены или соединены со скелетомъ туловища лишь посредствомъ мускуловъ и связокъ. У такихъ млекопитающихъ туловище подвѣшено къ переднимъ конечностямъ, какъ въ гамакѣ; большая эластичность такой связи имѣетъ особенно важное значеніе при прыжкахъ, когда животное опускается на землю прежде всего передними конечностями, которыя принимаютъ на себя толчекъ всей тяжести тѣла и которыя сами по себѣ, благодаря меньшимъ изгибамъ въ суставахъ, менѣе эластичны, чѣмъ заднія конечности. У птицъ и воронья кость, и ключица весьма развиты; обѣ вороньи кости прикрѣпляются къ большой грудной кости, а ключицы соединяются своими нижними концами въ V-образную дужку, вершина которой или соединяется съ грудною костью связками, или сростается. Такимъ образомъ, у птицъ плечевой поясъ представляетъ весьма прочную часть скелета, служащую надежной опорой для быстро двигающихся крыльевъ и для прикрѣпленія летательныхъ мускуловъ.

Чѣмъ короче конечности и чѣмъ ближе центръ тяжести тѣла къ землѣ, тѣмъ положеніе тѣла устойчивѣе. Съ другой стороны длинныя конечности представляютъ также извѣстное преимущество: животное можетъ дѣлать болѣе крупные шаги и, благодаря болѣе длиннымъ рычагамъ, можетъ производить болѣе разнообразныя движенія конечностями. Длинными рычагами съ самаго начала были плечо и предплечье, бедро и голень. У многихъ млекопитающихъ и птицъ образовался затѣмъ третій рычагъ изъ предпястныхъ и предплюсневыхъ костей, первоначально касавшихся почвы всею своею длиною. У полустопоходящихъ, каковы кошки и собаки, онъ незначительной длины, у пальцеходящихъ же становится длиннѣе; удлиненіе его сопровождается уменьшеніемъ ширины и атрофіей нѣкоторыхъ пальцевъ и соотвѣтствующихъ имъ костей кисти и стопы; въ концѣ концовъ получается одна длинная кость, столь же прочная, какъ плечевая или бедреная: это мы находимъ у всѣхъ птицъ, а изъ млекопитающихъ—у нѣкоторыхъ прыгающихъ формъ, какъ у тушканчика, и особенно у копытныхъ. Такое развитіе однокопытныхъ изъ стопоходящихъ млекопитающихъ фактически доказывается родословною лошади (ср. выше стр. 68 и рис. 38). Кость, образующая третій рычагъ, морфологически можетъ имѣть различное происхожденіе: у птицъ она возникаетъ путемъ сростанія четырехъ предплюсневыхъ костей и нижняго ряда плюсневыхъ,—она несетъ здѣсь четыре пальца, такъ

какъ животному, опирающемуся лишь на двѣ ноги, необходима болѣе широкая опора; у однокопытныхъ въ нее превращается средняя (третья) предпястная или предплюсневая кость, прямое продолженіе которой составляетъ средній палецъ, кости же пястныя или плюсневыя съ нею не сростаются; у парнокопытныхъ въ нее сростаются третья и четвертая предпястныя или предплюсневыя кости. Такъ—сходныя функціи вызываютъ сходныя измѣненія, ведущія различными путями къ одному и тому же результату.

Часто употребляемый въ дѣло послѣдній членикъ пальцевъ у пресмыкающихся и выше стоящихъ животныхъ защищенъ на своемъ концѣ трубкообразнымъ роговымъ чехломъ,—когтемъ. Когти помогаютъ также пальцамъ упираться въ неровности почвы. Какъ всѣ роговыя образованія, они происходятъ изъ эпидермиса кожи. Они бываютъ различны въ зависимости отъ употребленія конечностей и отъ свойствъ почвы или субстрата, по которому животное двигается. У всѣхъ стопоходящихъ и полу-стопоходящихъ когти сохранили свою первоначальную форму, становясь лишь тамъ и сямъ длиннѣе и острѣе (напр., у животныхъ пользующихся ими для рытья земли или лазанья). Только у обезьянъ отъ подошвенной пластинки когтя осталась одна передняя узкая полоска, такъ что снизу вся мягкая часть конечнаго членика пальца открыта и можетъ служить для осязанія: коготь здѣсь превратился въ ноготь. У птицъ, живущихъ на деревьяхъ, когти—изогнуты и помогаютъ пальцамъ обхватывать вѣтви; у птицъ наземныхъ—когти прямые. У млекопитающихъ, опирающихся на концы пальцевъ,—у которыхъ, такимъ образомъ, поверхность ноги, касающаяся земли, очень уменьшена,—роговой чехолъ, защищающій конецъ пальца, очень развитъ: коготь превращается здѣсь въ настоящій роговой башмакъ,—въ копыто. Но и здѣсь не весь конецъ пальца окруженъ копытомъ, а остается мягкая подушечка. Послѣдняя у парнокопытныхъ больше, чѣмъ у однокопытныхъ, такъ какъ у нихъ тяжесть тѣла распредѣлена на вдвое большее число копытъ. Благодаря тому, что роговой слой копыта, спереди и сбоковъ, прочнѣе, чѣмъ подошвенная пластинка, поверхность копыта, обращенная къ почвѣ, изнашивается неравномѣрно и получается неровная, лучше зацѣпляющаяся за почву подошва, съ нѣсколько выдающимися краями. Совершенно отсутствуютъ когти на плавникахъ китообразныхъ. На крыльяхъ птицъ они обыкновенно атрофированы; но у довольно значительнаго числа птицъ (у многихъ дневныхъ хищныхъ, у куриныхъ, у болотныхъ и плавающихъ) на большомъ пальцѣ остается рудиментъ когтя, а у нѣкоторыхъ другихъ птицъ, какъ у страуса, казуара и шпорцевыхъ южно-американскихъ гусей (Chauna и Palamedea), кромѣ этого довольно большого когтя, существуетъ еще сильный коготь на второмъ пальцѣ.

Хожденіе даже у позвоночныхъ съ высокими ногами состоитъ изъ поперемѣннаго передвиженія конечностями, при чемъ конечности, расположенныя по діагонали, перемѣщаются обыкновенно одновременно. Во время выноса впередъ конечность не работаетъ, такъ какъ это движеніе представляетъ качаніе вродѣ качанія маятника; настоящая работа происходитъ при выпрямленіи заднихъ конечностей, которыя выносятся впередъ въ согнутомъ положеніи. Бѣгъ является лишь ускореніемъ тѣхъ послѣдовательныхъ движеній, которыя происходятъ и при хожденіи; лошадь шагомъ проходитъ 2 метра въ одну секунду, а рысью $3^3/_4$ метра. Иныя отношенія представляетъ прыжекъ. Во время него работаютъ обѣ пары заднихъ конечностей одновременно и съ большимъ напряженіемъ, подталкивая тѣло впередъ. Прыжекъ является для четвероногихъ позвоночныхъ самымъ энергичнымъ способомъ передвиженія, и во время него работаютъ не только мускулы конечностей. Онъ возможенъ лишь тогда, когда заднія конечности достаточно длинны и сильны для подбрасыванія всего тѣла впередъ. Такъ, напримѣръ, полевая мышь (Microtus arvalis Selys) совсѣмъ не можетъ прыгать, а домашняя мышь (Mus musculus L.), и еще лучше лѣсная мышь (Mus silvaticus L.) прыгаютъ хорошо; по ихъ слѣдамъ на снѣгу можно видѣть, что онѣ дѣлаютъ прыжки до полу-метра въ длину. Изъ трехъ упомянутыхъ мышей у лѣсной мыши—самыя длинныя заднія ноги: при приблизительно одинаковой длинѣ туловища (50 м.м.) у лѣсной мыши онѣ равны 58 м.м., у домашней—50 м.м.,

у полевой—43 м.м. Вѣроятно при прыжкѣ лѣсной мыши помогаетъ также хвостъ, отпечатки котораго всегда бываютъ видны на снѣгу рядомъ со слѣдами отъ прыжковъ. Послѣднее наблюдалось у крысъ: онѣ упираются въ землю конечною третью или четвертью своего хвоста, при чемъ такъ изгибаютъ его, что онъ образуетъ уголъ, открытый почти прямо назадъ; оттолкнувшись задними ногами, крыса одновременно выпрямляетъ свой хвостъ и такимъ образомъ помогаетъ работѣ ногъ. Также и при прыжкахъ кошекъ кромѣ мускуловъ-разгибателей заднихъ ногъ, дѣйствуютъ еще другія мышцы; здѣсь принимаетъ участіе въ прыжкѣ весь позвоночникъ: кошка сначала присѣдаетъ, сгибаетъ горбомъ свою спину, втягиваетъ шею, прижимаетъ къ тѣлу конечности и хвостъ; затѣмъ вмѣстѣ съ вытягиваніемъ ногъ она сразу выпрямляетъ спину, путемъ сокращенія мышцъ, прикрѣпляющихся къ длиннымъ остистымъ и поперечнымъ отросткамъ позвонковъ; во время прыжка все тѣло ея, конечности и хвостъ вытянуты. Львы, прыжки которыхъ часто преувеличиваются, прыгаютъ на 4 и по высшей мѣрѣ на 5 метр.,—тигры—не дальше, чѣмъ на 5 метр. Значеніе такого выпрямленія всего тѣла при прыжкѣ то-же, что и внезапное распрямленіе согнутой трости, одинъ конецъ которой во что нибудь упертъ: сразу выпрямляясь, трость подскакиваетъ. Передвиженіе прыжками представляетъ также галопъ у лошадей; при немъ обѣ заднихъ ноги дѣйствуютъ не одновременно, но разница между ними почти исчезаетъ, когда лошадь пускается въ скачъ. При обычномъ галопѣ лошадь дѣлаетъ около 5—9 метр. въ секунду, а когда скачетъ,—около 12—14 или еще больше.

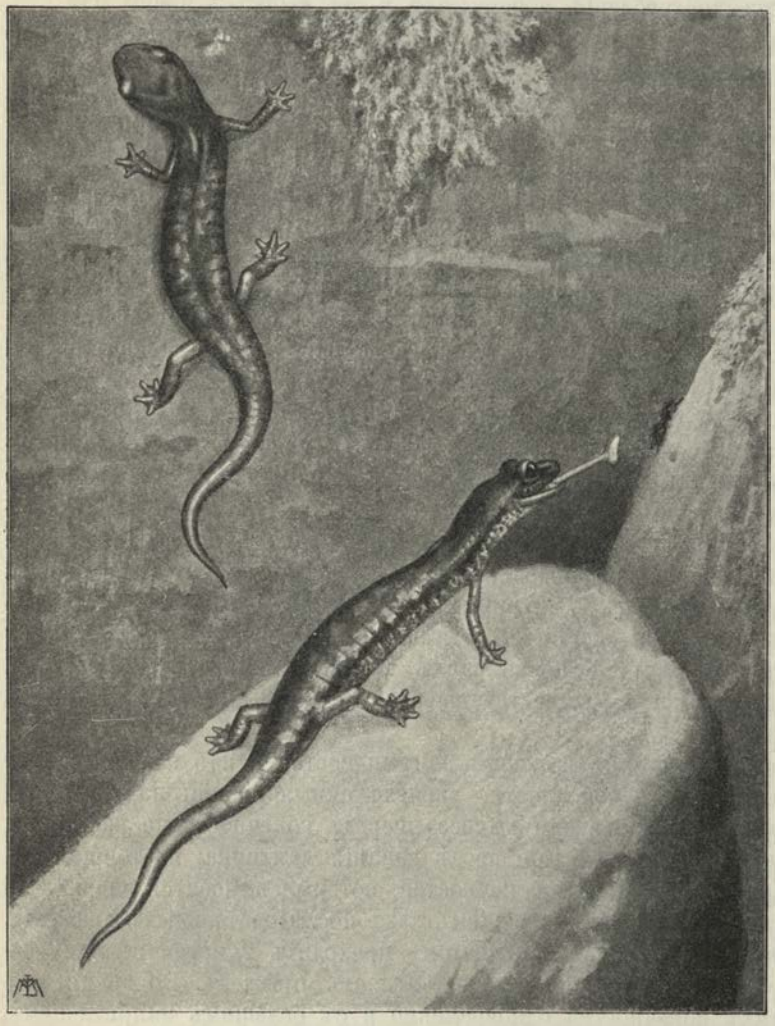


Рис. 139. Spelerpes fuscus Br., южно-европейская саламандра.

У настоящихъ прыгающихъ четвероногихъ позвоночныхъ заднія ноги достигаютъ исключительнаго развитія, переднія же такъ слабы, что или очень мало, или совсѣмъ не служатъ для передвиженія. Переходную ступень занимаютъ такія формы, какъ зайцы, къ настоящимъ же прыгунамъ относятся лягушки, кенгуру, тушканчики и т. п. Тазъ лягушки связанъ съ ея крестцовымъ позвонкомъ подвижно (рис. 89), а копчикова кость, составляющая продолженіе позвоночника за крестцовый позвонокъ, у спокойно сидящей лягушки выступаетъ надъ тазомъ подъ нѣкоторымъ угломъ; сила прыжка увеличивается

Рис. 140. Бѣлка, преслѣдуемая куницей.

еще благодаря тому, что во время прыжка сокращаются мускулы, отходящіе отъ подвздошныхъ костей и прикрѣпляющіеся къ копчиковой кости по всей ея длинѣ; сокращаясь, они содѣйствуютъ общему вытягиванію тѣла. Американская лягушка-быкъ (Rana mugiens Merr.) можетъ дѣлать прыжки въ 2 м. длиною, слѣдующіе такъ быстро одинъ за другимъ, что ее не въ состояніи догнать человѣкъ; она можетъ также перепрыгивать черезъ изгороди въ $1^1/_2$ м. высотою. У тушканчиковъ и кенгуру остистые и поперечные отростки поясничныхъ позвонковъ расширены и образуютъ значительную поверхность для прикрѣпленія мышцъ, выпрямляющихъ ноги. У египетскаго тушканчика (Dipus aegyptius H. E.), длина котораго отъ конца морды до основанія хвоста равна 130 м.м., заднія ноги имѣютъ 162 м.м. длины, и онъ можетъ дѣлать прыжки въ 2,5 метра. Исполинскій кенгуру (Macropus giganteus Shaw.) при преслѣдованіи дѣлаетъ скачки въ 6—10 метр. И тушканчику, и кенгуру при прыжкахъ помогаетъ хвостъ; тушканчикъ пользуется имъ, какъ крыса; кенгуру, раненнаго выстрѣломъ въ хвостъ, легче поймать.

Нѣкоторыя птицы, какъ, напримѣръ, воробей или черный дроздъ, передвигаются по землѣ прыжками, но въ отличіе

отъ млекопитающихъ такое передвиженіе здѣсь не является болѣе быстрымъ, и самыя быстрыя изъ птицъ, какъ дрохвы или страусы, не прыгаютъ, а бѣгаютъ.

Легко доказать, что съ увеличеніемъ размѣровъ тѣла длина прыжковъ сравнительно съ длиною тѣла должна уменьшаться. Дѣйствительно, если представить себѣ, что размѣры какого нибудь животнаго увеличиваются, но пропорція между отдѣльными частями тѣла сохраняется, то масса тѣла будетъ возрастать пропорціонально кубу линейнаго измѣренія, а сила отдѣльныхъ мускуловъ, стоящая въ прямомъ отношеніи къ площади ихъ поперечнаго сѣченія,—пропорціонально квадрату того же измѣренія. Такимъ образомъ, при увеличеніи длины тѣла вдвое, масса тѣла возростаетъ въ восемь разъ, а сила служащая для ея передвиженія, только въ четыре раза. Неудивительно, поэтому, что блоха дѣлаетъ прыжки, въ 200 разъ превосходящіе длину ея тѣла, прыжки же кузнечика превосходятъ длину его лишь въ 30 разъ, тушканчика, вѣроятно,—только въ 15 разъ, лягушки-быка—въ 10 разъ, кенгуру—въ 5 разъ; или—если брать болѣе плохихъ прыгуновъ—прыжки лѣсной мыши превосходятъ въ 8 разъ длину ея тѣла, считая отъ конца морды до начала хвоста, лисицы—лишь въ 4,3 раза, а тигра или льва только въ 3 раза.

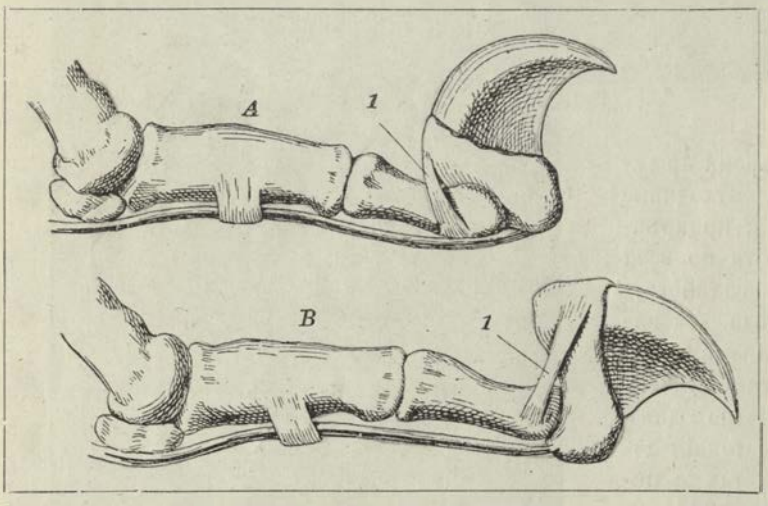


Рис. 141. **Скелетъ одного изъ заднихъ пальцевъ кошки съ оттянутымъ назадъ (*A*) и вытянутымъ (*B*) когтемъ.** *1* эластическая связка, оттягивающая когтевой членикъ пальца назадъ, при *B* она натянута, благодаря сокращенію мускула опускающаго коготь. По Миварту.

Лазаніемъ мы должны называть такое передвиженіе, при которомъ твердая опора находится не ниже тѣла животнаго, т. е. не въ направленіи дѣйствія тяжести тѣла. Въ этомъ смыслѣ «лазающій» по скаламъ каменный козелъ или карабкающійся въ гору туристъ не лазаютъ, куница же или дятелъ—представляютъ лазающихъ животныхъ.

Лазающихъ животныхъ мы находимъ среди всѣхъ отрядовъ четвероногихъ позвоночныхъ. Изъ земноводныхъ примѣромъ ихъ можетъ служить древесная лягушка, а изъ хвостатыхъ недурно лазаетъ Spelerpes fuscus Bp. (рис. 139). Изъ пресмыкающихся очень многія съ большимъ искусствомъ лазаютъ по стволамъ деревьевъ, по отвѣснымъ скаламъ и т. под. предметамъ, какъ, напр., стѣнная ящерица (Lacerta muralis Laur.), или гекконы, которые (гекконы) могутъ бѣгать по горизонтальнымъ вѣтвямъ, спиною книзу. Очень много лазуновъ среди птицъ, а изъ млекопитающихъ только въ немногихъ отрядахъ (копытныя, китообразныя, сирены) нѣтъ лазающихъ животныхъ.

Особенности, которыми пользуются позвоночныя животныя для лазанія, весьма различны. Въ простѣйшихъ случаяхъ для этого служатъ очень развитые, острые когти. Ими животное цѣпляется за неровности поверхности предметовъ. Примѣромъ могутъ служить стѣнная ящерица, поползень, бѣлка, куница (рис. 140). Представители семейства кошекъ лазаютъ только при случаѣ, обыкновенно же они ходятъ или бѣгаютъ; когтевой суставъ пальцевъ ихъ большею частью бываетъ приподнятъ посредствомъ эластической связки, такъ что когти при хожденіи по землѣ не касаются почвы и не тупятся (рис. 141); только при лазаніи или для защиты и нападенія особый мускулъ выпрямляетъ послѣдній суставъ пальца и когти выставляются наружу; съ прекращеніемъ сокращенія его когти снова прячутся. У двухъ представителей семейства гекконовъ (Aelur nyx и Aelurosaurus)

когти также могутъ втягиваться въ особыя влагалища.—Нога птицъ приспособлена къ обхватыванію вѣтвей, и изъ четырехъ пальцевъ ея три направлены впередъ, а одинъ назадъ; но особенно прочно обхватывается вѣтвь тогда, если и впередъ, и назадъ направлено одинаковое число пальцевъ, т. е. если наружный палецъ можетъ отгибаться назадъ, какъ это наблюдается у кукушки и совъ, или—если два пальца всегда обращены назадъ, какъ у попугаевъ и дятловъ. Такія ноги, мало пригодныя для хожденія по землѣ, называются лазающими. Однако онѣ свойственны не всѣмъ лазающимъ птицамъ, а, съ другой стороны, не всѣ птицы, обладающія ими, относятся къ лазунамъ въ вышеприведенномъ смыслѣ.

Ползаніе и передвиженіе по вѣтвямъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ представляетъ переходъ къ лазанью; такъ напр., передвиженіе вверхъ и внизъ по вертикальнымъ стеблямъ камыша у камышевки (Acrocephalus) надо считать лазаньемъ. Но и у птицъ для лазанья по стѣнамъ и вообще по вертикальнымъ поверхностямъ, крѣпкіе и острые когти, цѣпляющіеся за неровности, и сильные пальцы—являются основнымъ условіемъ; они позволяютъ, напр., поползню (Sitta) лазать по вертикальнымъ стволамъ деревьевъ и вверхъ, и внизъ. Пищухамъ (Certhia) и дятламъ при лазаньи по деревьямъ помогаетъ также хвостъ (рис. 142), такъ что тѣло подпирается въ трехъ пунктахъ; стержни рулевыхъ перьевъ этихъ птицъ утолщены и очень упруги, а надежною

Рис. 142. Черный дятелъ, лазающій по дереву (Dryocopus martius L.).

опорою для хвостовыхъ перьевъ служитъ сильно развитой пигостиль (см. раньше стр. 135). Насколько хвостъ помогаетъ при лазаньи, видно изъ того, что у чернаго дятла два среднихъ рулевыхъ пера непосредственно передъ линькою, т. е. послѣ двѣнадцати-мѣсячнаго употребленія—бываютъ на одну треть короче, чѣмъ сейчасъ же послѣ линьки. Попугаи нерѣдко лазаютъ по вѣтвямъ, поднимаясь съ помощью своего клюва; также и пингвинамъ клювъ служитъ для вылѣзанія на берегъ (см. табл. I).

Подобное же расположеніе пальцевъ, какъ на ногахъ птицъ, служащее для обхватыванія вѣтвей, мы находимъ и у многихъ другихъ четвероногихъ позвоночныхъ, лазающихъ среди сплетеній вѣтвей кустовъ и деревьевъ. У хамелеоновъ, напр., пальцы расположены на каждой ногѣ двумя группами, стоящими одна противъ другой. Среди млекопитающихъ такое противупоставленіе пальцевъ (оппозиція) наблюдается у многихъ формъ изъ различныхъ отрядовъ,—напр., у многихъ сумчатыхъ, у Chiromeles изъ летучихъ мышей, у Lophiomys и Pithecheirus изъ грызуновъ, у многихъ обезьянъ. Здѣсь противупоставляется другимъ пальцамъ всегда первый (внутренній) палецъ; только у одного сумчатаго (Phascolarctus) на переднихъ конечностяхъ противупоставляется тремъ пальцамъ не только большой, но и второй. При этомъ нога еще не превращается въ руку, такъ какъ, не смотря на измѣненіе въ сочлененіи пальцевъ, расположеніе и форма отдѣльныхъ частей скелета и мускуловъ хватательной ноги остаются характерными для обычной формы ноги млекопитающихъ. При лазаніи переднимъ конечностямъ приходится чаще подтягивать тѣло, чѣмъ при хожденіи; поэтому у лучшихъ лазуновъ изъ обезьянъ переднія конечности (руки) сильнѣе и длиннѣе заднихъ (ногъ); напр., у шимпанзе, гориллы, гиббоновъ и орангъ-утанга длина рукъ въ 1,1, въ 1,17, въ 1,31 и въ 1,4 раза превышаетъ длину ногъ. Гиббонъ представляетъ исключительный примѣръ пользованія передними конечностями для передвиженія,—для перепрыгиванія съ вѣтки на вѣтку. Вися на одной рукѣ и раскачавшись, какъ маятникъ, онъ выпускаетъ вѣтвь и, перелетѣвъ по воздуху на нѣкоторое разстояніе впередъ, хватается за другую вѣтвь другою рукою; не останавливаясь, онъ сейчасъ же повторяетъ этотъ маневръ снова, дѣлая одинъ прыжокъ за другимъ—въ 12—14 метровъ длиною.

Уже раньше упоминалось о томъ, что нѣкоторымъ американскимъ обезьянамъ при лазаньи помогаетъ также хвостъ, превратившійся здѣсь въ хватательный органъ (см. стр. 136). На разныхъ формахъ этихъ обезьянъ можно прослѣдить за постепеннымъ развитіемъ такой особенности ихъ: у капуциновъ (Cebus) конецъ хвоста еще со всѣхъ сторонъ покрытъ волосами и только въ расширеніи его позвонковъ выражается приспособленіе для обхватыванія вѣтвей; у ревуновъ же (Mycetes), аспидныхъ обезьянъ (Lagothrix) и цѣпкихъ обезьянъ (Ateles) нижняя сторона его голая и, благодаря своей чувствительности, служитъ также важнымъ органомъ осязанія. Хвостъ цѣпкихъ обезьянъ представляетъ настоящую однопалую руку.

Самымъ удивительнымъ приспособленіемъ для лазанія является прилипаніе къ гладкимъ поверхностямъ. Мы видимъ, напр., какъ мухи или пчелы лазаютъ по оконнымъ стекламъ, какъ лягушка-древесница сидитъ на стѣнкахъ банки, какъ гекконъ ползетъ по потолку комнаты. Что ихъ удерживаетъ при этомъ? У пчелъ на послѣднемъ членикѣ лапокъ между коготками находится кожистая лопасть (pulvillus, рис. 143); когда пчела ползетъ по такой гладкой поверхности, за которую не можетъ зацѣпляться своими коготками, она складываетъ ихъ и подгибаетъ подъ лапку, а одновременно съ этимъ кожистая лопасть пристаетъ къ субстрату; прилипаніе ея усиливается выдѣляемымъ ею жидкимъ секретомъ. Подобныя же двѣ прилипающія лопасти находятся на каждой лапкѣ у двукрылыхъ и клоповъ. Въ другихъ случаяхъ пристаетъ сама подошва члениковъ лапки; напр., у кузнечиковъ, у которыхъ она голая и мягкая, въ то время какъ у многихъ жуковъ она покрыта, какъ щеткою, многочисленными волосками. Секретъ, выдѣляемый для того, чтобы насѣкомое лучше прилипало, не можетъ быть слишкомъ клейкимъ: иначе—какая-нибудь муха, просидѣвшая всю ночь на одномъ мѣстѣ на поверхности, напр. зеркала, должна была бы на утро приклеиться.

Для прилипанія болѣе крупныхъ животныхъ, конечно, недостаточно приспособленій, существующихъ у насѣкомыхъ. У гекконовъ на подошвенной сторонѣ расширенныхъ пальцевъ находятся грушевидныя пластинки, состоящія изъ поперечныхъ маленькихъ лопастей расположенныхъ въ одинъ или два поперечныхъ ряда, смотря по роду геккона. Эти лопасти снизу покрыты подушечкой изъ тончайшихъ щетинокъ и могутъ, благодаря особому, раздувающему ихъ аппарату, при прикладываніи къ поверхности предмета выполнять всѣ ея неровности; упомянутый аппаратъ представляетъ одну или нѣсколько наполняющихся кровью полостей, расположенныхъ между скелетомъ пальцевъ и подошвою. Раньше обыкновенно принималось, что прикрѣпленіе у гекконовъ происходитъ путемъ прижиманія подошвы пальцевъ къ поверхности предмета и путемъ послѣдующаго затѣмъ оттягиванія вышеупомянутыхъ лопастей, при чемъ между ними и предметомъ происходитъ разрѣженіе воздуха; такимъ образомъ думали, что здѣсь имѣетъ мѣсто присасываніе. Этому взгляду, однако, противорѣчитъ слѣдующій опытъ: если одинъ палецъ геккона, къ которому привѣшанъ грузъ въ 10 граммъ, прижать подошвою къ листу писчей бумаги, а затѣмъ помѣстить въ пространство съ разрѣженнымъ воздухомъ, то палецъ отъ бумаги не отпадаетъ. Железъ, которыя бы выдѣляли секретъ для смачиванія прилипающихъ лопастей у гекконовъ нѣтъ. Предположеніе, что здѣсь при прилипаніи играютъ какую нибудь роль электрическія силы, остается пока еще недоказаннымъ опытами.

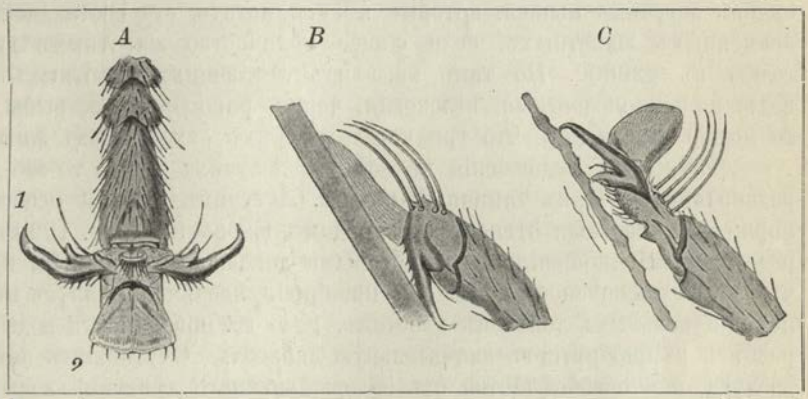


Рис. 143. Конечный членикъ лапки пчелы снизу (*A*) и положеніе его придатковъ при движеніи пчелы по гладкой (*B*) и по шершавой (*C*) поверхности. *1*—коготки, *2*—pulvillus. По Чеширу.

Также у древесной лягушки происходитъ не присасываніе расширенныхъ подушечекъ пальцевъ, а скорѣе простое прилипаніе, усиливаемое секретомъ открывающихся на нихъ железъ. При этомъ, плотно прилегая къ поверхности предмета, прилипаютъ къ ней также горло и брюхо; они помогаютъ такимъ образомъ пальцамъ, но пальцы прилипаютъ всегда первыми. Подобнымъ же образомъ, прилипаніемъ влажной нижней поверхности тѣла, лазаетъ саламандра Spelerpes (рис. 139), а наши тритоны могутъ выползать изъ акваріумовъ съ вертикальными стѣнками.

Способность приставать къ гладкимъ поверхностямъ свойственна также примитивнымъ родичамъ копытныхъ, даманамъ (Hyrax). «Застрѣленный даманъ, умирая, такъ плотно пристаетъ къ гладкой поверхности скалы, что кажется какъ бы приросшимъ къ ней». Эластическія подошвы животнаго снабжены нѣсколькими, раздѣленными глубокими морщинами вздутыми подушечками, которыя, благодаря своей мягкости, могутъ хорошо прилегать къ скаламъ; на нихъ открываются многочисленныя потовыя железы, расположенныя въ пятнадцать разъ гуще, чѣмъ на ладоняхъ человѣка. Такимъ образомъ и здѣсь прикрѣпленію помогаетъ секретъ железъ. Нѣкоторыя обезьяны, какъ Inuus и Cercopithecus, могутъ взлѣзать по отвѣснымъ, гладкимъ поверхностямъ,—напр., взбѣгать по отвѣсно поставленнымъ доскамъ. Дѣйствуютъ ли при этомъ подушечки ихъ подошвъ, какъ у дамановъ,—должны показать дальнѣйшія изслѣдованія.

γ) Полетъ.

При движеніи въ воздухѣ, т. е. при полетѣ встрѣчаются тѣ же самыя удобства и неудобства, что и при движеніи въ водѣ, только въ еще болѣе сильной степени.

Среда, которая своимъ сопротивленіемъ служитъ летающему тѣлу опорой для движенія, въ то же время препятствуетъ движенію; только препятствіе здѣсь весьма ничтожно, но въ такой же степени ослаблена и опора, которую воздухъ представляетъ органамъ передвиженія. Тѣмъ не менѣе полетъ сдѣлался наиболѣе совершенной формой передвиженія, такъ какъ затрудненія, встрѣчаемыя при движеніи въ воздухѣ, устраняются остроумными приспособленіями въ устройствѣ тѣла летающихъ животныхъ. Наивысшія скорости, доступныя живымъ существамъ, достигаются при полетѣ, при чемъ, благодаря непрерывности воздушнаго океана, передвиженію здѣсь не представляется тѣхъ препятствій, какими для водныхъ животныхъ является суша, а для сухопутныхъ—вода. Кромѣ того, приспособленіе къ полету рѣдко исключаетъ возможность передвиженія и по сушѣ, по водѣ и даже въ водѣ. Такимъ образомъ движеніе въ воздухѣ создаетъ весьма выгодныя условія существованія, и не удивительно поэтому, что изъ трехъ группъ животнаго царства, среди которыхъ способность летать имѣетъ общее распространеніе, двѣ (насѣкомыя и птицы) выдѣляются столь необыкновеннымъ распространеніемъ и разнообразіемъ своихъ видовъ. Количество извѣстныхъ видовъ насѣкомыхъ достигаетъ до 280000, количество видовъ птицъ—до 13000, и если отсюда вычесть 30000—40000 видовъ, утратившихъ способность къ полету, то остается до 260000 видовъ животныхъ, включая сюда и 600 видовъ летучихъ мышей, которые могутъ летать; это составляетъ болѣе 60% всѣхъ современныхъ животныхъ, если общее количество животныхъ видовъ считать приблизительно въ 420000. Но такъ какъ изъ летающихъ животныхъ исключаются обитатели водъ: кишечнополостныя, иглокожія, черви, ракообразныя, рыбы, а также и мягкотѣлыя, то можно утверждать, что три четверти всѣхъ сухопутныхъ животныхъ способны летать.

Что касается движенія въ воздухѣ летучихъ рыбъ, то это движеніе не можетъ быть разсматриваемо какъ типичный полетъ. Летучими рыбами особенно богаты тропическія моря; эти животныя относятся къ родамъ Exocoetus (рис. 122 стр. 177) и Dactylopterus, родственныя отношенія между которыми довольно отдаленныя, и нѣтъ никакого сомнѣнія, что летательную способность они пріобрѣли независимо другъ отъ друга. Всплывая, при помощи сильныхъ толчковъ хвостомъ, косо къ поверхности воды, рыба какъ бы дѣлаетъ разбѣгъ и пріобрѣтаетъ значительную скорость. Очутившись затѣмъ на границѣ воды и воздуха, она освобождается отъ задерживающаго дѣйствія воды и съ величайшею скоростью прорѣзываетъ воздухъ: этимъ путемъ она не только ускользаетъ отъ своихъ преслѣдователей, но и въ состояніи значительно опередить ихъ. Для удлиненія полета или, правильнѣе, прыжка черезъ воздухъ, у обоихъ родовъ летающихъ рыбъ служатъ сильно увеличенные грудные плавники. При прорѣзываніи воды они складываются по бокамъ тѣла и распускаются въ тотъ моментъ, когда рыба покидаетъ воду. Служатъ они лишь въ качествѣ парашюта, помогая рыбѣ держаться въ воздухѣ. Тѣ быстро вибрирующія движенія, которыя наблюдаются иногда на грудныхъ плавникахъ, не являются активными летательными движеніями, а возникаютъ благодаря встрѣчному вѣтру. Мускулатура плавниковъ слишкомъ слаба для такихъ движеній. Она управляетъ лишь тѣми произвольными, сравнительно слабыми движеніями плавниковъ, которыми достигается или измѣненіе направленія полета, или нѣкоторое поднятіе надъ водой; въ послѣднемъ случаѣ передній край плавника приподымается, и нижняя его поверхность выставляется дѣйствію встрѣчнаго воздуха. Поднятіе рыбы во время полета надъ гребнями морскихъ волнъ объясняется не произвольнымъ движеніемъ, а дѣйствіемъ сдавленныхъ воздушныхъ массъ, которыя, предшествуя волнѣ, встрѣчаютъ рыбу нѣсколько раньше и приподнимаютъ ее надъ опаснымъ для полета гребнемъ. Если во время полета рыба касается хвостомъ воды, то при помощи толчковъ можетъ сообщить себѣ новый разбѣгъ. Летучія рыбы продерживаются такимъ образомъ въ воздухѣ до 18 секундъ, пролетая при этомъ до 120 метровъ. Скорость полета по направленію вѣтра, конечно, больше, чѣмъ противъ вѣтра, при чемъ мелкія формы совсѣмъ не въ состояніи летать противъ вѣтра.

Типичный полетъ никогда не происходитъ путемъ уменьшенія удѣльнаго вѣса, что лежитъ въ основѣ плаванія и тѣхъ путешествій, которыя человѣкъ совершаетъ на воз-

душныхъ шарахъ. Если рыба, наполняя свой плавательный пузырь воздухомъ, дѣлается дѣйствительно легче воды, то наполненіе воздухомъ трахейныхъ трубокъ и воздушныхъ мѣшковъ у насѣкомыхъ и птицъ нисколько не уменьшаетъ ихъ вѣса по отношенію къ воздуху.

Всякое тѣло теряетъ въ опредѣленной средѣ въ своемъ абсолютномъ вѣсѣ, опредѣляемомъ въ пустотѣ, столько, сколько вѣситъ масса вытѣсненной среды. Если животное увеличиваетъ объемъ своего тѣла пріемомъ опредѣленнаго количества воздуха, то оно и вытѣсняетъ воздуха на столько же больше; но абсолютный вѣсъ тѣла увеличивается при этомъ на вѣсъ вытѣсненной массы, а потому перевѣсъ тѣла надъ воздухомъ остается неизмѣннымъ. Правда, у птицъ принятый воздухъ согрѣвается тѣломъ и расширяется; но достигаемое этимъ путемъ уменьшеніе вѣса не превышаетъ 0,1 грамма на килограммъ вѣса птицы и уничтожается нѣсколькими крошками пищи, принятой птицей.

Итакъ, тѣло летающаго животнаго держится въ воздухѣ исключительно летательными органами. Послѣдніе устроены такъ, что своими быстрыми движеніями они создаютъ противодѣйствіе воздуха, которое поднимаетъ тѣло и гонитъ его впередъ. Это возможно, благодаря тому, что летательные органы, прикрѣпленные къ бокамъ тѣла, представляютъ значительныя летательныя поверхности, совершающія движенія сверху внизъ. Передній край этихъ поверхностей у насѣкомыхъ окаймленъ крѣпкой краевой жилкой, у птицъ—костями скелета превратившихся въ крылья переднихъ конечностей. Задняя упругая часть летательныхъ поверхностей, при быстромъ опусканіи ихъ, уступаетъ напору воздуха и принимаетъ положеніе, наклонное кверху. Сопротивленіе воздуха дѣйствуетъ перпендикулярно къ этой наклонной поверхности и толкаетъ ее впередъ и вверхъ. На этомъ приспособленіи и покоится двигательная сила взмаха крыльевъ. Если задній край крыла у стрекозы смазать гумми-арабикумомъ и сдѣлать его такимъ образомъ столь же жесткимъ и негибкимъ какъ передній, то животное теряетъ возможность летать; то-же количество клея, наклеенное на передній край крыла, не причиняетъ никакого ущерба летательной способности—доказательство, что въ данномъ случаѣ препятствіемъ къ полету служитъ не обремененіе животнаго лишнею тяжестью. На засушенномъ въ распростертомъ состояніи крылѣ какой-либо болѣе крупной птицы, напримѣръ, сарыча, нетрудно убѣдиться въ движущей силѣ крыла: если такимъ крыломъ махать въ воздухѣ, подражая естественнымъ движеніямъ крыльевъ у птицы, и стараться ударить по какому-нибудь неподвижному предмету, то оказывается, что съ каждымъ опусканіемъ крыла оно продвигается мимо контрольнаго предмета, въ направленіи негибкаго передняго края. Сопротивленіе воздуха, поднимающее вверхъ, дѣйствуетъ противъ силы тяжести тѣла: если это сопротивленіе немного лишь больше силы тяжести, полетъ идетъ по прямой, если же оно значительно превосходитъ силу тяжести, то полетъ совершается съ подъемомъ. Сила же, дѣйствующая горизонтально, встрѣчаетъ на своемъ пути лишь ничтожное сопротивленіе и гонитъ летающее животное впередъ. Изъ описанія устройства летательныхъ поверхностей ясно, что полетъ задомъ напередъ невозможенъ. Летательные органы всегда прикрѣплены впереди и выше центра тяжести тѣла; при полетѣ тѣло виситъ на крыльяхъ, подпираемыхъ сопротивленіемъ воздуха, и находится такимъ образомъ въ устойчивомъ равновѣсіи: крылья какъ бы тащатъ его черезъ воздухъ.

Дѣйствіе взмаха крыльевъ зависитъ отъ степени противодѣйствія воздуха, а это послѣднее обусловливается величиной поверхности крыльевъ и быстротой, съ какой они разсѣкаютъ воздухъ. Сопротивленіе воздуха было бы пропорціонально величинѣ поверхности крыльевъ, напримѣръ, вдвое больше при увеличеніи поверхности вдвое, если бы крыло при своемъ движеніи сохраняло горизонтальное положеніе, имѣя во всѣхъ точкахъ своихъ одну и ту же скорость. На самомъ же дѣлѣ крыло движется въ сочлененіи, лежащемъ на одномъ концѣ крыла, при чемъ точки наиболѣе отдаленныя отъ сочлененія, имѣютъ наибольшую скорость, точки же ближайшія къ нему—наименьшую. Отсюда ясно, что изъ двухъ крыльевъ съ равной поверхностью, но разной длины, при одинаковомъ углѣ взмаха и одной и той же скорости, болѣе длинное достигаетъ лучшихъ результатовъ.

Поэтому лучше всего летаютъ тѣ изъ представителей трехъ летающихъ группъ животныхъ, которыя имѣютъ длинныя и узкія крылья: изъ насѣкомыхъ—стрекозы и бражники, изъ птицъ — стрижи, ласточки и соколы, а изъ нашихъ летучихъ мышей рано летающая Vesperugo noctula Keys.—Bl.

Сила сопротивленія воздуха зависитъ главнымъ образомъ отъ скорости, съ какой крыло разсѣкаетъ воздухъ, и пропорціональна квадрату этой скорости: при двойной скорости она въ четыре раза больше, при тройной—въ девять разъ. Вслѣдствіе этого концы крыльевъ испытываютъ наибольшее сопротивленіе, а краевыя перья имѣютъ первостепенное значеніе для полета: голубямъ для полета достаточно первыхъ четырехъ или пяти маховыхъ перьевъ крыла; ихъ удаленіе влечетъ за собою потерю способности летать. Недостаточность размѣровъ летательной поверхности можетъ быть отчасти компенсирована увеличеніемъ числа взмаховъ крыльевъ въ единицу времени.

Насѣкомыя съ укороченными крыльями, птицы съ подрѣзанными маховыми перьями должны при полетѣ увеличивать число взмаховъ крыльевъ и вмѣстѣ съ тѣмъ скорость ихъ движенія. Отношеніе летательной поверхности къ массѣ тѣла у большихъ животныхъ гораздо меньше, чѣмъ у маленькихъ, что объясняется тѣмъ, что крылья большихъ животныхъ, въ виду ихъ большей абсолютной длины и слѣдовательно болѣе значительной скорости, развиваемой ими при движеніи, дѣйствуютъ значительно сильнѣе. У одного слѣпня (Tabanus infuscatus Lw.) вѣсомъ въ 0,16 гр. приходится на граммъ вѣса тѣла 11000 кв. м.м. поверхности крыльевъ, у крупной стрекозы (Aeschna cyanea Müll.) вѣсомъ въ 0,92 гр., на тотъ же вѣсъ тѣла—только 2500 кв. м.м. поверхности крыльевъ, у сиреневаго бражника (Sphinx ligustri L.) вѣсомъ въ 1,92 гр. — приблизительно 1000 кв. м. м., у деревенской ласточки вѣсомъ въ 20 гр.—675 кв. м.м., у стрижа вѣсомъ въ 33 гр.—425 кв. м.м., у пустельги приблизительно въ 260 гр. вѣсомъ—260 кв. м.м., у орлана-бѣлохвоста вѣсомъ въ 5000 гр.—160 кв. м.м. Но одного лишь относительнаго увеличенія поверхности крыльевъ у маленькихъ животныхъ недостаточно; для того, чтобы летать, они должны увеличить и число взмаховъ крыльевъ въ единицу времени. Что же касается животныхъ равной величины, то, разумѣется, степень развитія у нихъ летательной способности различна въ зависимости отъ величины и формы крыльевъ, а также отъ развитія летательныхъ мышцъ. У прекрасно летающей серебристой чайки на граммъ вѣса тѣла приходится 230 кв. м.м. поверхности крыльевъ, у равнаго ей по вѣсу фазана, летающаго очень плохо, на тотъ же вѣсъ тѣла приходится лишь 88 кв. м.м. Поднятіе крыла должно, разумѣется, происходить иначе, чѣмъ его опусканіе; въ противномъ случаѣ ускореніе вверхъ, пріобрѣтаемое летающимъ животнымъ при опусканіи крыльевъ, уничтожалось бы равнымъ ускореніемъ внизъ, связаннымъ съ поднятіемъ крыльевъ. Ясно, что крыло должно подниматься такимъ образомъ, чтобы встрѣчаемое имъ сопротивленіе воздуха было наименьшимъ. Для осуществленія этой задачи имѣются приспособленія, различныя въ каждой изъ трехъ группъ летающихъ животныхъ; эти приспособленія мы разсмотримъ ниже для каждой группы отдѣльно.

δ) Развитіе способности летать.

Съ точки зрѣнія ученія о происхожденіи видовъ мы, разумѣется, должны производить летающихъ животныхъ отъ формъ безкрылыхъ. Безкрылыя насѣкомыя, которыхъ обыкновенно соединяютъ въ группу Apterygota, оказываются по многимъ особенностямъ строенія ихъ тѣла старѣйшими формами класса; къ нимъ примыкаютъ во многихъ отношеніяхъ прямокрылыя, такъ-что оба отряда мы въ правѣ производить отъ сходныхъ формъ. Точно такъ же птицы настолько близки къ пресмыкающимся, что оба эти класса соединяются подъ общимъ названіемъ Sauropsida. Въ Archaeopteryx мы имѣемъ форму, въ которой соединены признаки обоихъ классовъ. Наконецъ, летучихъ мышей мы должны производить отъ четвероногихъ млекопитающихъ. Спрашивается: какимъ именно образомъ мы можемъ себѣ представить постепенное образованіе у этихъ животныхъ крыльевъ и развитіе у нихъ летательной способности?

Что касается насѣкомыхъ, то о происхожденіи у нихъ крыльевъ можно сказать очень мало достовѣрнаго. Они не являются измѣненными конечностями, какъ у позвоночныхъ. Они сидятъ первоначально по одной парѣ на спинной сторонѣ средняго и задняго грудныхъ сегментовъ и представляютъ собою пластинки, склеенныя изъ двухъ хитиновыхъ пленокъ, поддерживаемыхъ болѣе сильно хитинизированными жилками, снабженными сосудами, воздухоносными трубками и нервами. Въ тѣхъ случаяхъ, когда имѣется лишь одна пара крыльевъ, какъ у мухъ или у паразитирующихъ вѣерокрылыхъ (Stylops), вторая пара оказывается атрофированной: у мухъ задняя, у Stylops передняя. Люббокъ высказалъ предположеніе, что сплющенныя трахейныя жабры, которыя расположены на брюшкѣ личинокъ нѣкоторыхъ поденокъ, гомологичны крыльямъ, т. е. что крылья могутъ быть разсматриваемы какъ преобразованныя трахейныя жабры грудныхъ сегментовъ. Этотъ взглядъ встрѣчаетъ нѣкоторыя затрудненія. Во-первыхъ, мы не въ правѣ производить крылатыхъ насѣкомыхъ отъ предковъ, личиночныя формы которыхъ жили въ водѣ и были поэтому снабжены трахейными жабрами; затѣмъ, трахейныя жабры на брюшкѣ поденокъ развиваются изъ эмбріональныхъ зачатковъ брюшныхъ ножекъ, и, слѣдовательно, трахейныя жабры грудныхъ сегментовъ должны бы непосредственно примыкать къ брюшнымъ ногамъ. Ближе, пожалуй, къ истинѣ гипотеза, по которой крылья у прыгающихъ насѣкомыхъ образовались путемъ разростанія затѣмъ отчленившихся частей спинныхъ щитковъ средне-и заднегруди, причемъ вначалѣ они представляли собой не что иное, какъ приспособленіе въ родѣ парашюта, служившее для удлиненія прыжка. И въ настоящее время крылья часто употребляются (напримѣръ, у многихъ видовъ кузнечиковъ) лишь во время прыжка.

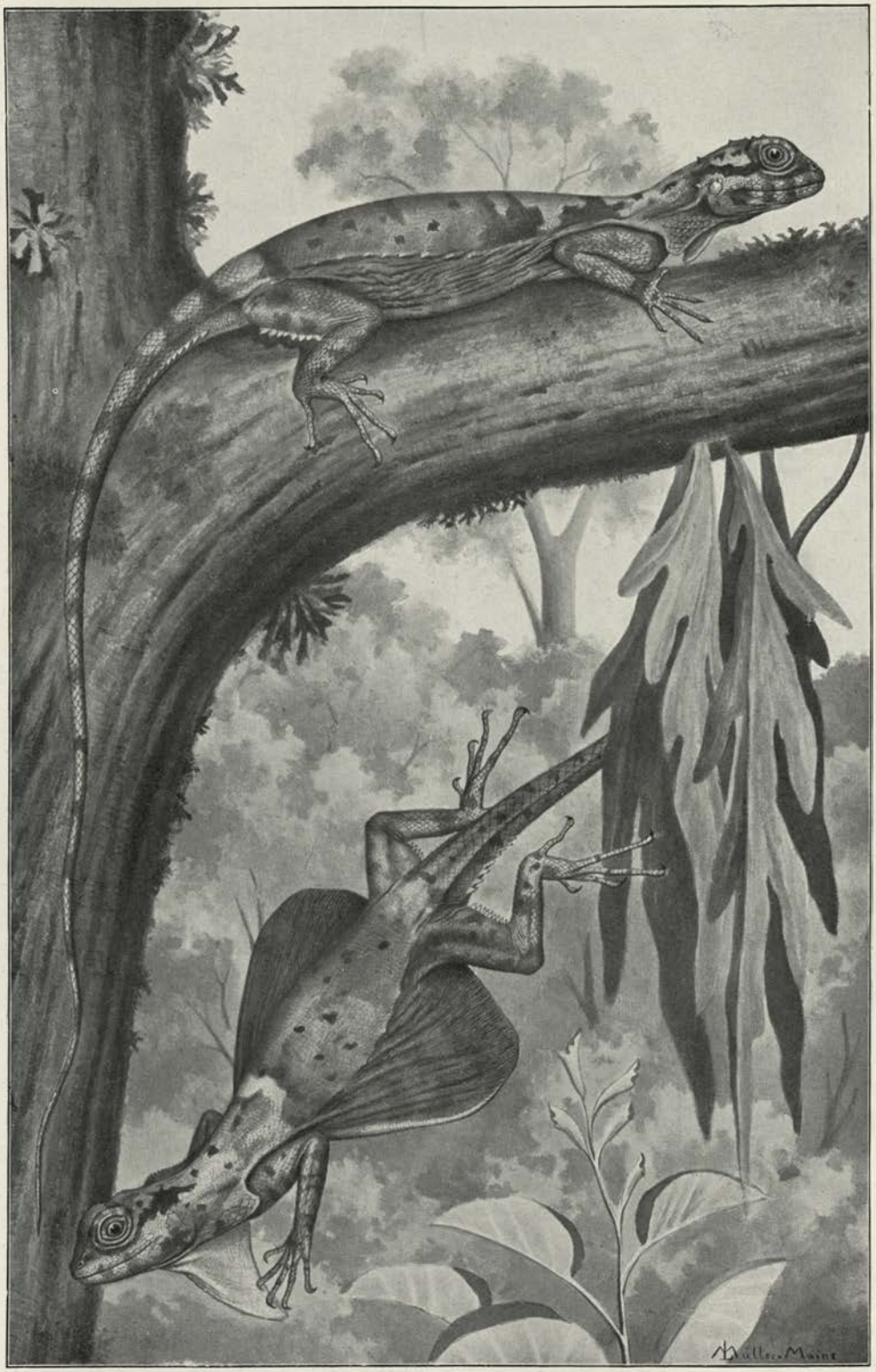
Совершенно иное мы видимъ у позвоночныхъ. Здѣсь летательные органы являются не новопріобрѣтеніемъ, а лишь измѣненіемъ уже имѣвшихся раньше органовъ: переднихъ конечностей. Скелетъ крыльевъ вполнѣ соотвѣтствуетъ скелету переднихъ конечностей позвоночныхъ. Однако пользованіе этимъ скелетомъ для летательной поверхности можетъ быть различно, что видно изъ сравненія крыльевъ вымершихъ крылатыхъ ящеровъ юрской и мѣловой эпохъ, птицъ и летучихъ мышей (рис. 29 стр. 57). У летучихъ ящеровъ пятый палецъ очень удлиненъ и служитъ для растяженія боковой складки кожи туловища и руки въ формѣ летательной перепонки, остальные три пальца (отъ 2-го по 4-ый) остаются короткими и снабжены сильными когтями. У летучихъ мышей подобная-же летательная перепонка, но она натягивается четырьмя пальцами и доходитъ до задней конечности, захватывая иногда и хвостъ. Вооруженный сильнымъ когтемъ большой палецъ летучихъ мышей остается короткимъ. Наконецъ, у птицъ сохраняются всего три пальца, которые не удлинены, кости кисти отчасти сростаются и вмѣстѣ съ предплечіемъ несутъ маховыя перья, изъ которыхъ и образуется летательная поверхность.

Превращеніе переднихъ конечностей позвоночныхъ въ крылья не могло, конечно, совершиться вдругъ; несомнѣнно существовали постепенные переходы. Тѣмъ не менѣе, мы не знаемъ ни одного позвоночнаго, первоначальная форма крыльевъ котораго давала бы намъ право разсматривать его какъ прямого предка одной изъ этихъ трехъ летающихъ группъ. Но зато у весьма многихъ другихъ позвоночныхъ мы имѣемъ болѣе несовершенныя летательныя приспособленія, парашюты, которые предназначены для удлиненія прыжка; таковы, напримѣръ, большіе грудные плавники у летающихъ рыбъ. Всѣ живущія въ воздухѣ позвоночныя, снабженныя такими приспособленіями, принадлежатъ къ лазящимъ: напримѣръ, летучая лягушка Зондскихъ острововъ (Rhacophorus reinwardtii Boie)— родственница нашей квакши, затѣмъ летучіе драконы (Draco) (табл. 5) и летучій гекко (Ptychozoon), а изъ млекопитающихъ летучія сумчатыя (напримѣръ, Petaurus), летяги (Pteromys, Sciuropterus и другіе) (рис. 144), летучія сони (Anomalurus) и шерстокрылъ (Galeopithecus). Поверхность, играющую роль парашюта у лягушки, образуютъ складки кожи, растянутой между длинными пальцами ногъ, у летающаго же дракона — боковая складка кожи туловища, натягивающаяся между длинными ребрами; у млекопитающихъ летательная перепонка всегда образована складками кожи туловища, при чемъ она натя-

Рис. 144. Прыгающая летяга, Sciuropterus volucella Pall.

гивается конечностями. Эти животныя пользуются парашютомъ, когда имъ приходится прыгать внизъ въ косомъ направленіи съ высокихъ деревьевъ. Маленькіе драконы съ ихъ небольшимъ туловищемъ въ 10—15 сантим. дѣлаютъ такимъ образомъ прыжки въ 6—8 метровъ; шерстокрылъ прыгаетъ на 65 мтр., при чемъ на каждые 5 м. полета онъ спускается лишь на одинъ метръ.

Такъ могли пользоваться своими летательными перепонками лазящіе предки летающихъ ящеровъ и летучихъ мышей. Предкамъ же птицъ, въ качествѣ парашютовъ, служили сами переднія конечности. Во всѣхъ трехъ группахъ нетрудно найти примѣты, ука-



Драконъ (Draco fimbriatus Kuhl). Самецъ — во время „полета", самка — сидящая.

ывающія на прежнюю сильно развитую способность къ лазанію, что также подтверждаетъ происхожденіе ихъ отъ животныхъ, жившихъ на деревьяхъ. У летучихъ мышей всякое движеніе помимо летанія есть лазаніе; по корѣ деревьевъ или по отвѣснымъ скаламъ онѣ передвигаются довольно проворно, по землѣ же—крайне неуклюже. На способность къ лазанью у летающихъ ящеровъ указываютъ сильные когти ихъ на переднихъ и заднихъ ногахъ. У птицъ положеніе перваго пальца противъ трехъ остальныхъ и приспособленіе, сгибающее пальцы и задерживающее ихъ въ такомъ положеніи, настолько распространены, что могутъ быть разсматриваемы какъ наслѣдіе отъ общихъ предковъ; а эти особенности имѣютъ значеніе лишь для животныхъ, обитающихъ на деревьяхъ. У Archaeopterux на трехъ пальцахъ крыла существовали еще очень сильные когти, которые, по всей вѣроятности служили для лазанія, подобно когтямъ на крыльяхъ у одной современной бразильской птицы изъ отряда куриныхъ, Opistocomus hoazin Müll., у которой такіе когти существуютъ у птенцовъ, служатъ для лазанья, но затѣмъ исчезаютъ. Длинный въ два ряда оперенный хвостъ Archaeopterux служилъ несомнѣнно для увеличенія летательной поверхности; для этой же цѣли служитъ и пушистый хвостъ бѣлки; бѣлки, лишенныя хвоста, прыгаютъ весьма плохо. Если органы лазанья у настоящихъ летающихъ животныхъ, повидимому, постепенно атрофируются, то это нисколько не уменьшаетъ способности этихъ животныхъ къ передвиженію, такъ какъ ихъ высоко развитыя крылья вполнѣ возмѣщаютъ такую потерю.

ε) Полетъ насѣкомыхъ.

Многочисленныя изслѣдованія, преимущественно же работы Марея уяснили въ достаточной степени вопросъ о полетѣ насѣкомыхъ. Если держать насѣкомое, напримѣръ, осу или муху, такъ, чтобы крылья могли свободно совершать быстрыя летательныя движенія, то концы крыльевъ описываютъ фигуру въ формѣ цифры 8; при опусканіи крыла конецъ его продвигается впередъ; подходя къ нижнему своему положенію, онъ оттягивается назадъ, чтобы съ поднятіемъ вновь поддаться впередъ; приближаясь затѣмъ къ своему верхнему положенію, онъ опять оттягивается назадъ. Марей наглядно показалъ всѣ эти движенія, позолотивъ концы крыльевъ у осы и заставивъ ее порхать на яркомъ солнечномъ свѣтѣ передъ темнымъ фономъ. При поступательномъ движеніи насѣкомаго названная фигура должна переходить въ зигзагообразную линію съ небольшими петлями на поворотныхъ пунктахъ. Крыло насѣкомаго сохраняетъ при движеніи какъ длину, такъ и ширину свою; оно не складывается и не загибается, какъ это бываетъ у птицъ и летучихъ мышей. Сопротивленіе, встрѣчаемое при поднятіи крыла, значительно уменьшается, если крыло приводится самимъ животнымъ въ то положеніе, въ которое силится его поставить сопротивленіе воздуха. Напротивъ, при опусканіи крыла сопротивленіе должно быть по возможности больше, чтобы усилить дѣйствіе взмаха.

Число взмаховъ крыльевъ у насѣкомыхъ очень велико. Бабочка бѣлянка (Pieris) дѣлаетъ 9, стрекоза 28, бабочка Macroglossa 72, комнатная муха 330 ударовъ въ секунду; число ударовъ, стало быть, увеличивается по мѣрѣ уменьшенія поверхности крыльевъ. Если закопченная бумага, которой касается кончикъ крыла насѣкомаго, будетъ двигаться съ опредѣленной скоростью, то крыло, сцарапывая съ бумаги копоть, будетъ отмѣчать число своихъ взмаховъ; сосчитавъ ихъ на разстояніи, пройденномъ бумагой въ секунду, мы получаемъ число взмаховъ крыльевъ. При очень частыхъ ударахъ, какъ, напримѣръ, у пчелъ и мухъ, колебанія воздуха, вызванныя ими, достигаютъ той скорости, при которой они уже воспринимаются нами какъ звукъ; число ударовъ крыла должно при этомъ равняться числу колебаній звука, равнаго по высотѣ тона звуку при полетѣ. Результаты этого способа изслѣдованія вполнѣ согласуются съ данными другихъ пріемовъ изслѣдованія; несомнѣнно, поэтому, что приведенныя громадныя числа ударовъ крыльевъ дѣйствительно имѣютъ мѣсто. Насколько велика энергія крыла, намъ станетъ ясно, если мы будемъ производить колебаніе пальцемъ: оказывается, что больше 10 колебаній въ секунду мы не въ состояніи сдѣлать.

Столь значительное число ударовъ крыльевъ у мухи объясняется тѣмъ, что, вслѣдствіе атрофіи задней пары крыльевъ, летательная поверхность у нихъ весьма незначительна. Правда, у жуковъ дѣйствуетъ тоже лишь одна пара крыльевъ, ибо переднія крылья, превращенныя въ надкрылія, не служатъ для полета; но здѣсь компенсація достигается не бо́льшимъ числомъ колебаній, а увеличеніемъ поверхности заднихъ крыльевъ: послѣднія настолько увеличены, что не сложеными совсѣмъ не могутъ умѣститься подъ надкрыліями. Крылья складываются главнымъ образомъ поперекъ, но обыкновенно встрѣчаются и легкія продольныя складки. Сгибаніе крыльевъ происходитъ автоматически и одновремено со складываніемъ ихъ назадъ; точно такъ же выдвиганіе крыльевъ изъ подъ надкрылій сопровождаются автоматическимъ расправленіемъ ихъ; въ этомъ можно убѣдиться на свѣжеубитомъ жукѣ. Жилка передняго края крыла (костальная жилка) сближается при складываніи крыла со слѣдующей, параллельной ей (дискоидальной), причемъ перепонка крыла, лежащая между жилками, образуетъ складку книзу; одновременно съ этимъ книзу загибается и свободный конецъ крыла. Наоборотъ, при расправленіи крыльевъ перепонка между костальной и дискоидальной жилками натягивается и вмѣстѣ съ тѣмъ распрямляется и загнутый конецъ крыла. У большинства жуковъ надкрылья во время полета распущены и служатъ не только для увеличенія летательной поверхности, но и для того, чтобы придать тѣлу при полетѣ большую устойчивость. Бронзовки (Cetonia) распускаютъ свои надкрылія лишь для того, чтобы расправить нижнія крылья, а затѣмъ, во время полета, держатъ ихъ сложенными на брюшкѣ; надкрылія у нихъ имѣютъ на внѣшнемъ краю у основанія выемку, дающую возможность нижнимъ крыльямъ безпрепятственно совершать свои движенія. Складываніе крыльевъ продольными складками встрѣчаются довольно часто: напр., у переднихъ крыльевъ осъ, у заднихъ крыльевъ саранчи и др.; у уховертокъ (Forficula) комбинируется нѣсколько продольныхъ и поперечныхъ складокъ, и только благодаря этому заднія крылья въ состояніи покоя могутъ прятаться подъ небольшими надкрыліями.

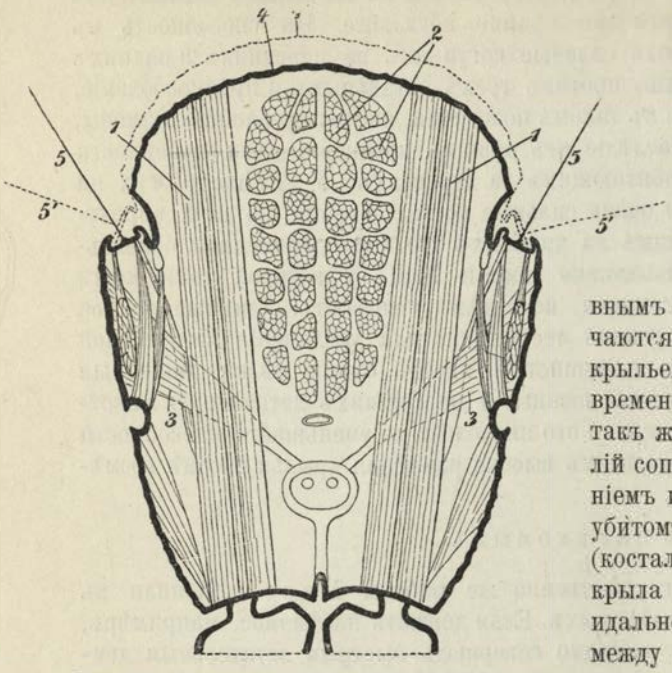


Рис. 145. Схематичный поперечный разрѣзъ черезъ второй грудной сегментъ муравья для поясненія способа движенія крыльевъ. Спинобрюшные мускулы *1* дѣлаютъ болѣе плоскою спинную выпуклость груди (*4*), продольные же мускулы *2* при содѣйствіи косыхъ—*3* увеличиваютъ ее (*4'*). При этомъ вмѣстѣ съ спинкою двигается основная пластинка, на которой сидятъ крылья, вслѣдствіе чего при опусканіи спинки (*4*) крылья поднимаются (*5*), а при выдвиганіи (*4'*)—опускаются (*5'*). Тонкія измѣненія въ направленіи крыльевъ производятся мускулами, прикрѣпляющимися къ основанію ихъ. По Жанэ—съ измѣненіями.

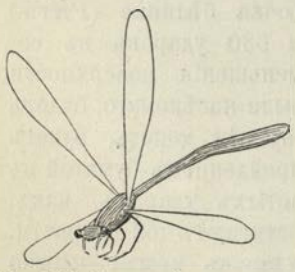


Рис. 146. Положеніе крыльевъ у одной люточки (Agrion). Переднія крылья опущены, заднія—подняты. По моментальному снимку Люсьенъ-Бюлю.

Движеніе крыльевъ непосредственно мускулами существуетъ лишь у стрекозъ. У большинства же насѣкомыхъ это движеніе происходитъ иначе; мускулы измѣняютъ здѣсь форму второго и третьяго грудныхъ сегментовъ: одинъ изъ продольныхъ мускуловъ увеличиваетъ ихъ выпуклость, пара другихъ мускуловъ идущихъ отъ спины къ брюшной сторонѣ тѣла, наоборотъ, сплющиваетъ спинную поверхность (рис. 145). Такъ какъ крылья прикрѣпляются на границѣ между грудными и брюшными полукольцами этихъ сегментовъ, то, при указанномъ измѣненіи

формы, крылья поднимаются и опускаются. Болѣе мелкія мышцы, примыкающія къ основанію крыльевъ, служатъ для того, чтобы сообщать крыльямъ, при ихъ движеніи, опредѣленное положеніе, чтобы при верхнемъ и нижнемъ положеніяхъ крыльевъ оттягивать ихъ спереди назадъ, а при поднятіи поворачивать ихъ плоскость соотвѣтственно ихъ движенію. У пчелъ, у которыхъ заднія крылья значительно меньше, мышцы основнаго движенія крыльевъ находятся лишь въ среднемъ грудномъ сегментѣ; но заднія крылья имѣютъ у нихъ на переднемъ своемъ краю многочисленные крючечки, при помощи которыхъ они сцѣпляются съ передними, увлекающими ихъ съ собой. Въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ крылья приводятся въ движеніе путемъ измѣненія формы грудныхъ сегментовъ, движеніе переднихъ и заднихъ крыльевъ происходитъ одновременно и вполнѣ согласно. Наоборотъ, тамъ, гдѣ каждое крыло имѣетъ свою собственную мускулатуру, часто бываетъ, что крылья движутся независимо другъ отъ друга, что переднія крылья, напр., опускаются въ то время, когда заднія поднимаются; это обстоятельство именно и придаетъ полету нѣкоторыхъ мелкихъ стрекозъ (Agrion) ихъ своеобразный оттѣнокъ (рис. 146).

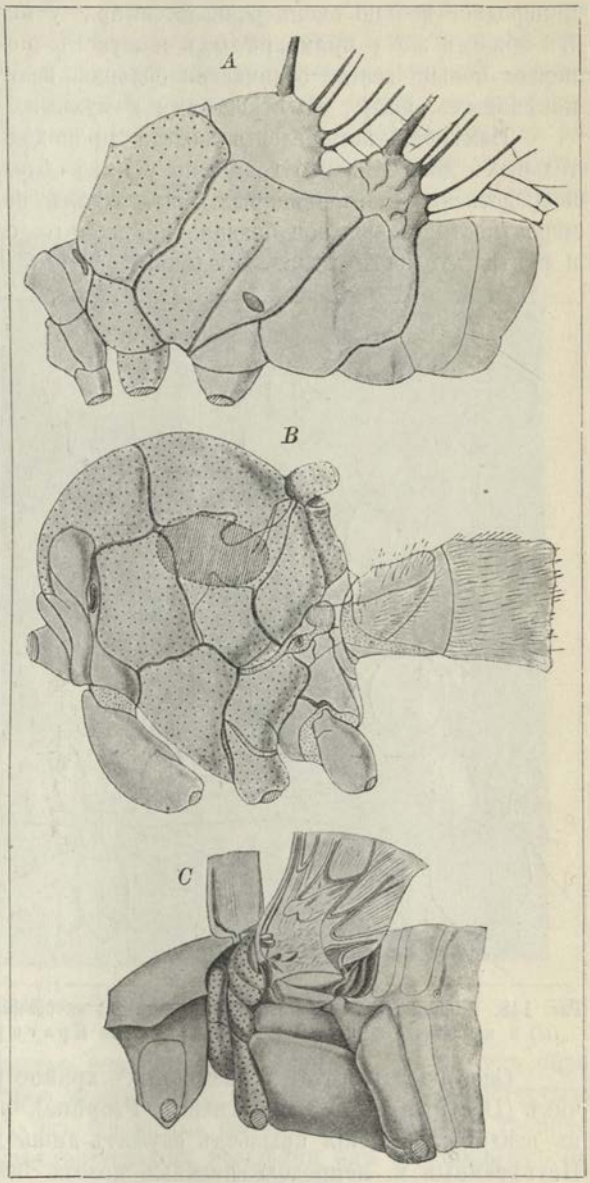


Рис. 147. **Относительные размѣры трехъ сегментовъ груди у коромысла (Aeschna) (*A*), одной мухи (Sicus) (*B*) и майскаго жука (Melolontha) (*C*).** Среднегрудь покрыта пунктиромъ, переднегрудь и заднегрудь затемнены, основаніе брюшка слабо затемнено. Мѣста прикрѣпленія ножекъ косо заштрихованы. Въ *B* заштрихованы также мѣста прикрѣпленія крыльевъ и жужжалецъ. *B* по Штрейфу, *C*—отчасти по Штраусъ-Дюркгейму.

Относительная величина и крѣпость двухъ заднихъ грудныхъ колецъ опредѣляется главнымъ образомъ развитіемъ крыльевъ; въ свою очередь, на величину крыльевъ оказываетъ вліяніе и развитіе мускулатуры (рис. 147). У стрекозъ (A), у которыхъ обѣ пары крыльевъ одинаковой величины, второе и третье грудныя кольца развиты приблизительно одинаково; у мухъ же (B) второе кольцо, къ которому прикрѣплены крылья, несравненно больше третьяго, тогда какъ у жуковъ (C) это отношеніе совершенно обратное. У безкрылыхъ рабочихъ муравьевъ два послѣдніе грудные кольца весьма слабы, тогда какъ у ихъ крылатыхъ самцовъ и самокъ они достигаютъ полнаго развитія; то же самое наблюдается у безкрылыхъ самокъ бабочекъ по сравненію съ ихъ крылатыми родичами, напр., у нѣкоторыхъ родовъ пяденицъ. Но особенно поучительны наблюденія надъ нѣкоторыми тлями: у одного изъ поколѣній Aphis padi L. однѣ живородящія самки имѣютъ крылья, другія же остаются безкрылыми (рис. 148). У этихъ формъ видно, какъ измѣняется грудной отдѣлъ по мѣрѣ роста индивидуума: у

остающихся безкрылыми грудной отдѣлъ съ каждою линькою уменьшается, а брюшной увеличивается; у тѣхъ же, которыя получаютъ крылья, грудь увеличивается, а ростъ брюшка сравнительно задерживается. Разумѣется, на форму и развитіе грудныхъ колецъ оказываетъ вліяніе и устройство ногъ: если переднія ноги роющія или хищныя, то и переднее кольцо очень развито, напр., у медвѣдки (Gryllotalpa) и богомола (Mantis). Въ общемъ же у прямокрылыхъ и жуковъ, независимо отъ тѣхъ или иныхъ причинъ, первое кольцо всегда отличается бо̀льшей величиной, сравнительно съ другими отрядами насѣкомыхъ, напр., со стрекозами и мухами.

Измѣненіе направленія полета происходитъ у стрекозъ путемъ модификаціи летательныхъ движеній, что возможно у нихъ благодаря тому, что летательные мускулы непосредственно двигаютъ крыльями, другимъ направляющимъ орудіемъ служитъ, по всей вѣроятности, подвижное брюшко насѣкомаго, съ перемѣщеніемъ котораго перемѣщается и центръ тяжести тѣла. Послѣдній способъ измѣненія направленія полета свойственъ еще многимъ другимъ насѣкомымъ, напр., пчеламъ и бабочкамъ. У жуковъ, у которыхъ брюшко мало подвижно, перемѣщеніе центра тяжести и измѣненіе направленія полета производится надкрыліями; если обрѣзать ихъ, то жукъ уже не въ состояніи управлять своимъ полетомъ. Весьма вѣроятно, что у двукрылыхъ при измѣненіи направленія полета видную роль играютъ остатки заднихъ крыльевъ, такъ называемые жужжальца (halteres), но мы не знаемъ, дѣйствуютъ ли они при этомъ непосредственно, собственными движеніями, или служатъ лишь органами равновѣсія. Подъемъ или опусканіе при полетѣ зависитъ отъ плоскости, въ какой крылья совершаютъ свои движенія; чѣмъ ближе эта плоскость совпадаетъ съ горизонтальной, тѣмъ быстрѣе насѣкомое несется вверхъ; наоборотъ, при взмахахъ крыльевъ въ вертикальной плоскости, насѣкомое летитъ прямо впередъ.

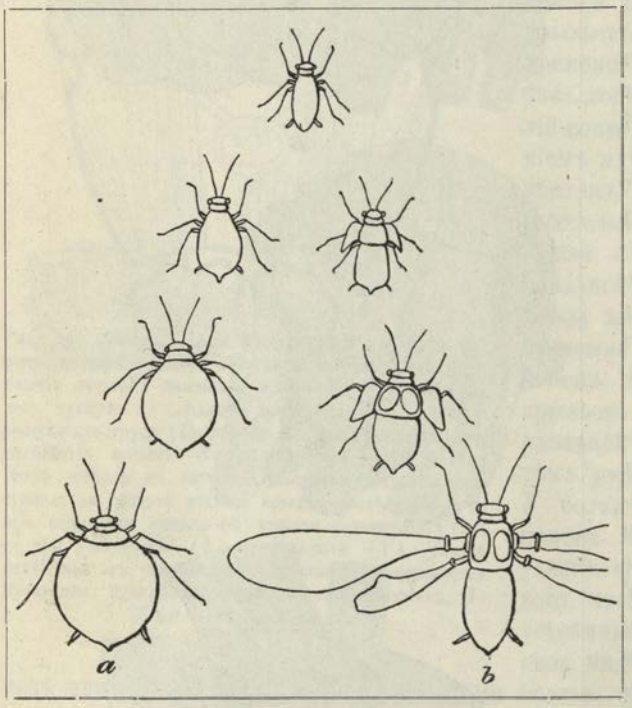


Рис. 148. Превращеніе одной тли (Aphis padi L.) въ безкрылое (*a*) и крылатое (*b*) половозрѣлое насѣкомое. По Кратцу.

Способность летать у насѣкомыхъ крайне различна. Нѣкоторыя, какъ, напр., скакунчикъ (Decticus) и кобылка-огневка (Psophus), не могутъ при помощи крыльевъ подняться въ воздухъ; движенія крыльевъ служатъ лишь для увеличенія длины и высоты прыжковъ. Неувѣренный и непродолжительный полетъ нѣкоторыхъ поденокъ, неправильное порханіе большинства дневныхъ бабочекъ происходитъ съ весьма незначительной скоростью. Другія же формы летаютъ очень быстро и продолжительно. Саранча пролетаетъ сотни километровъ; случалось, что она залетала на корабли, которые находились отъ берега на 300 и болѣе километровъ; стрекозы (Libellula quadrimaculata L. и др.) предпринимаютъ иногда далекія переселенія, а олеандровый бражникъ, (Sphinx nerei L.), который сѣвернѣе Альпъ не выводится, былъ пойманъ въ Ригѣ и, слѣдовательно, пролетѣлъ болѣе 1200 километровъ. О скорости полета насѣкомыхъ имѣется довольно мало точныхъ изслѣдованій; въ большинствѣ случаевъ при вычисленіи ея, не приняты во вниманіе даже столь существенные моменты, какъ встрѣчный или попутный вѣтеръ. Штандфусъ наблюдалъ, что самецъ глазчатаго бражника (Smerinthus ocellata L.) долеталъ до са-

мокъ, находившихся отъ него на разстояніи 2040 метр., менѣе, чѣмъ въ 6 минутъ; это скорость—около 6 метр. въ секунду. Быстрота полета комнатной мухи ровна 1,5 или 1,7 метра въ секунду. Стрекозы, по наблюденіямъ Гагена, совершаютъ свои странствія со скоростью до 3,5 метр. въ секунду; обыкновенно же онѣ летаютъ гораздо быстрѣе: Лёвенгукъ приводитъ случай, когда ласточка, которая гналась за стрекозой по длинной аллеѣ, не могла ее поймать; здѣсь мы уже имѣемъ скорость, по меньшей мѣрѣ, въ 15 мерровъ въ секунду. Слѣпни, которыя иногда обгоняютъ быстро бѣгущихъ лошадей, развиваютъ скорость не менѣе 4 метровъ въ секунду. Изъ приведенныхъ примѣровъ слѣдуетъ, что полетъ насѣкомыхъ достигаетъ весьма значительной скорости. Лучше другихъ летаютъ изъ насѣкомыхъ большія стрекозы и бражники; многія мухи, подобно хищнымъ птицамъ, могутъ парить въ воздухѣ на одномъ мѣстѣ, несмотря даже на ускоренные

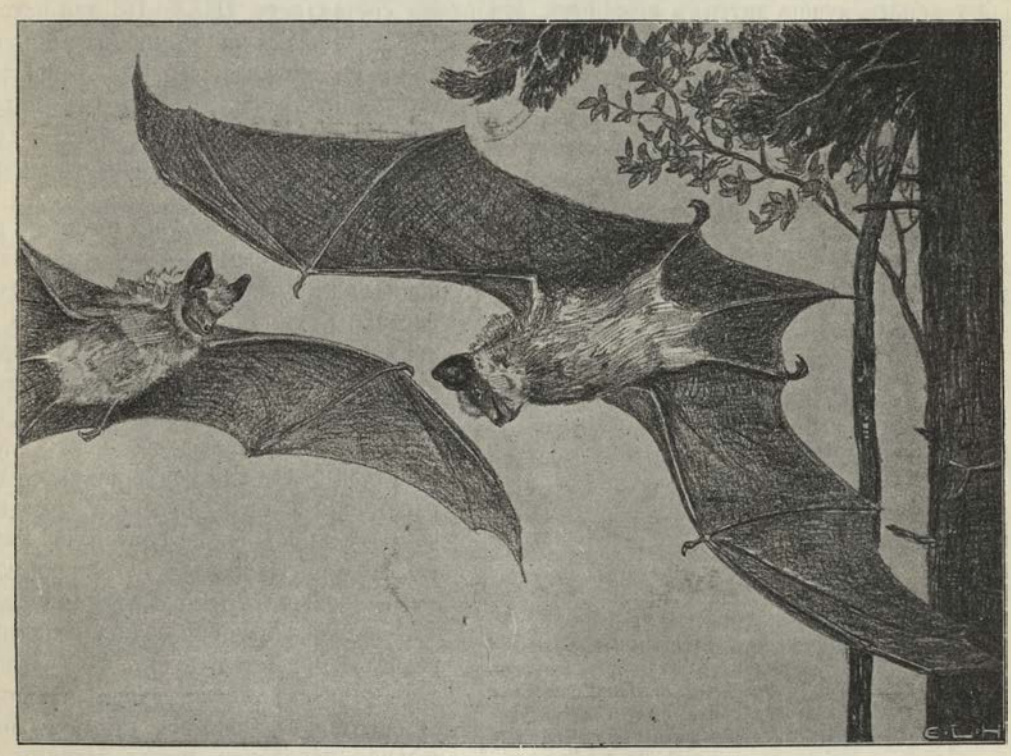


Рис. 149. Обыкновенный нетопырь (Vespertilio murinus Schreb).

взмахи крыльевъ. Болѣе крупныя изъ быстро летающихъ насѣкомыхъ, достигнувъ опредѣленной скорости полета, могутъ нѣкоторое время рѣять въ воздухѣ на распростертыхъ крыльяхъ не двигая ими; таковы, напр., изъ дневныхъ бабочекъ, махаоны и тропическіе виды Ornithoptera и Morpho; съ распростертыми крыльями онѣ напоминаютъ бумажнаго змѣя.

ξ) Полетъ летучихъ мышей.

У летучихъ мышей сравнительно съ ихъ тѣломъ летательная перепонка очень велика (рис. 149); въ этомъ отношеніи ихъ можно сравнивать съ дневными бабочками. Летательная поверхность увеличивается у нихъ часто еще складкой кожи, идущей отъ ногъ къ хвосту, при чемъ сильное развитіе ушныхъ раковинъ у нѣкоторыхъ формъ ведетъ, очевидно, не только къ улучшенію слуха, но и къ увеличеніи поверхности. Грудная клѣтка, являясь мѣстомъ прикрѣпленія сильныхъ летательныхъ мышцъ, весьма развита, ребра плоскія и расположены близко другъ къ другу; очень высокаго развитія достигаетъ

и плечевой поясъ, тогда какъ тазовой остается слабымъ. При поднятіи крылья складываются, что необходимо здѣсь для уменьшенія сопротивленія воздуха. Полетъ летучихъ мышей у отдѣльныхъ родовъ и даже видовъ имѣетъ свои особенности, которыя тѣснѣйшимъ образомъ связаны съ формой летательнаго аппарата. Крылья бываютъ то длинныя и острыя, то широкія и тупыя (рис. 150); сообразно съ этимъ различаютъ узкокрылыхъ (A, родъ Vesperugo) и ширококрылыхъ (B, родъ Rhinolophus и Vespertilio). Если мы вмѣстѣ съ Блазіусомъ будемъ измѣрять длину 3-го пальца *(a)* длиною 5-го *(b)*, а разстояніе по краю крыла между 4-мъ и 5-мъ пальцами *(c)*—разстояніемъ между концами пальцевъ 3-го и 4-го *(d)*, и если при этомъ мы примемъ, что $b=10$, а $d=1$, то европейскіе виды по суммѣ $a+c$ можно расположить въ рядъ соотвѣтственно ступенямъ развитія ихъ способности летать. Для рано-летающаго кожана (Vesperugo noctula Keys. Bl.), летающаго лучше другихъ кожановъ, эта сумма составляетъ $16+3=19$; для остальныхъ видовъ ихъ она колеблется между 17 и 15,4: для лучшаго же летуна изъ ширококрылыхъ летучихъ мышей, Vespertilio mystacinus Leisl. (одного изъ видовъ нетопырей) эта сумма составляетъ 14,6, а для другихъ видовъ нетопырей—обыкновенно только 14,2.

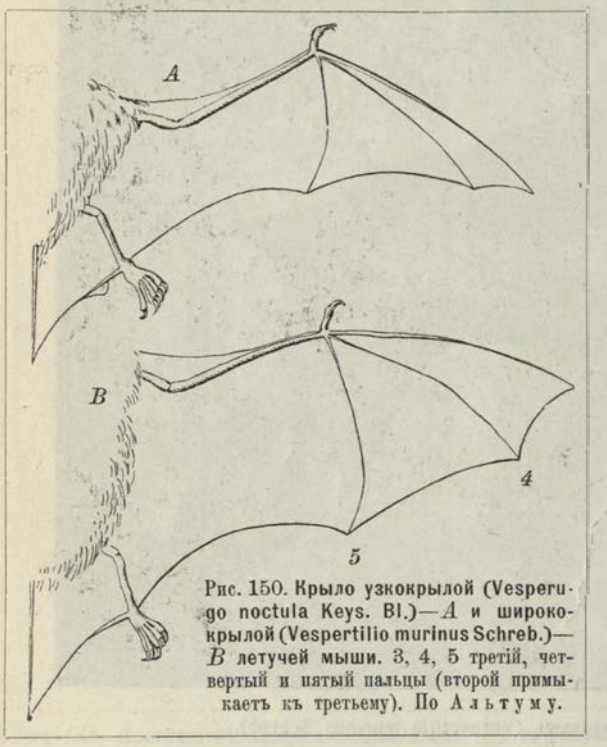


Рис. 150. Крыло узкокрылой (Vesperugo noctula Keys. Bl.)—*A* и ширококрылой (Vespertilio murinus Schreb.)—*B* летучей мыши. 3, 4, 5 третій, четвертый и пятый пальцы (второй примыкаетъ къ третьему). По Альтуму.

Узкокрылыя летучія мыши съ ихъ длинными, грубыми летательными перепонками, въ особенности же Vesperugo noctula Keys. Bl., летаютъ быстро, по прямой линіи и съ крутыми, внезапными поворотами; взмахъ крыльевъ у нихъ небольшой и увеличивается лишь при крутыхъ поворотахъ; онѣ могутъ проноситься болѣе или менѣе значительныя разстоянія и безъ движенія крыльевъ, летаютъ высоко и не боятся ни вѣтра, ни дождя. Наоборотъ, у ширококрылыхъ—большіе и тяжелые взмахи крыльевъ; ихъ полетъ производитъ неуклюжее впечатлѣніе; летаютъ онѣ въ большинствѣ случаевъ низко, скоро устаютъ и нуждаются въ частомъ отдыхѣ. Летательная перепонка между задними конечностями и хвостомъ служитъ, очевидно, для измѣненія направленія полета; она хорошо развита у насѣкомоядныхъ рукокрылыхъ, дѣлающихъ въ погонѣ за добычей крутые повороты, тогда какъ у питающихся плодами летучихъ собакъ она совершенно отсутствуетъ. Во время отдыха летучія мыши подвѣшиваются головой внизъ, зацѣпившись когтями заднихъ конечностей за выступъ скалы, за сучекъ, балку подъ крышей и т. д.; необходимую для полета начальную скорость онѣ пріобрѣтаютъ, бросаясь съ распростертыми крыльями внизъ. Движенія ихъ по землѣ крайне неуклюжи, такъ какъ колѣна слабыхъ заднихъ конечностей, благодаря ихъ положенію внутри летательной перепонки, направлены въ стороны и нѣсколько назадъ. Попавъ на землю, летучія мыши стараются взобраться на тотъ или иной возвышенный предметъ, чтобы имѣть возможность взлетѣть.

Точныхъ цифръ скорости полета летучихъ мышей еще нѣтъ. Во всякомъ случаѣ, однако, полетъ Vesperugo noctula Keys. Bl. не можетъ равняться полету ласточки. Но зато ихъ энергія во время полета весьма значительна. Для многихъ изъ европейскихъ летучихъ мышей установлено, что онѣ ежегодно совершаютъ переселенія, мало уступающія перелетамъ птицъ; относительно нѣкоторыхъ летучихъ собакъ, напр., Pteropus medius

Temm. и Cynonycteris amplexicaudata E. Geoff. извѣстно, что онѣ, несмотря на свой неуклюжій полетъ, могутъ совершать далекія путешествія; въ одну ночь онѣ пролетаютъ до 90 километровъ въ одинъ конецъ и столько же обратно, слетаясь въ мѣста, гдѣ растутъ плодовыя деревья.

η) Полетъ птицъ.

Если полетъ, вообще. мы называли самымъ совершеннымъ видомъ передвиженія. то полетъ птицъ, въ частности, является самымъ совершеннымъ изъ различныхъ видовъ полета. Онъ превосходитъ какъ полетъ насѣкомыхъ, такъ и летучихъ мышей своей быстротой, продолжительностью и изяществомъ, а благодаря удивительнымъ приспобленіямъ летательнаго аппарата птицъ, этотъ аппаратъ можетъ служить для передвиженія значительно большей тяжести, чѣмъ у другихъ летающихъ животныхъ. Правда, большія летучіе ящеры юрскаго и мѣлового періодовъ значительно превосходили своими размѣрами современныхъ наиболѣе крупныхъ птицъ: кондоръ имѣетъ въ размахѣ 2,75 метра и вѣситъ 8,5 кил., а Pterodactylus, найденный возлѣ Гринууда имѣетъ въ размахѣ крыльевъ 9 метровъ и вѣсъ его, предполагается, достигалъ 116 кил.,— но мы совершенно на знаемъ насколько хорошо эти ящеры летали.

Надо различать два совершенно отличныхъ способа полета у птицъ: одинъ зависитъ отъ ударовъ крыльями, другой представляетъ скольженіе по воздуху на распростертыхъ крыльяхъ безъ взмаховъ ими. Первый, «гребной» полетъ свойственъ всѣмъ птицамъ, способнымъ летать; полетъ происходитъ благодаря работѣ мышцъ, а не зависитъ отъ внѣшнихъ причинъ. Второй, «парусный» полетъ въ его наиболѣе совершенной формѣ, когда птица описываетъ круги (паритъ), наблюдается лишь у немногихъ крупныхъ птицъ и можетъ происходить не въ любое время, а только при вѣтрѣ: птица пользуется живою силою вѣтра, чтобы держаться и двигаться въ воздухѣ; она держитъ свои крылья распростертыми, и активная работа ея ограничивается поворотами тѣла и, такъ сказать, балансированіемъ.

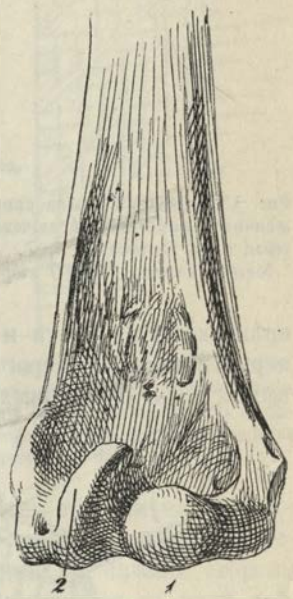


Рис. 151. **Конецъ плечевой кости пеликана.** *1* сочленевая головка для локтевой кости, *2* сочленевая головка для лучевой кости.

Мы разсмотримъ сначала гребной полетъ.

Для пониманія процессовъ, происходящихъ при полетѣ, необходимо познакомиться съ устройствомъ крыла. Крыло представляетъ одноплечный рычагъ, вращающійся въ плечевомъ суставѣ, возлѣ котораго прикрѣпляются двигающіе крыломъ мускулы. Какъ уже не разъ отмѣчалось, крыло соотвѣтствуетъ видоизмѣненной передней конечности другихъ позвоночныхъ. Поэтому въ скелетѣ его мы отличаемъ тѣ же части: одну плечевую кость, затѣмъ предплечье, состоящее изъ болѣе сильной локтевой кости и болѣе слабой лучевой, и, наконецъ, кисть изъ пястныхъ и предпястныхъ костей и изъ фалангъ пальцевъ. Кости кисти, по сравненію съ близкими къ птицамъ пресмыкающимися, очень редуцированы: пястныя кости представлены только двумя костями; съ ними сочленяется кость, происшедшая изъ сліянія трехъ предпястныхъ костей, при чемъ двѣ изъ нихъ слились еще не вполнѣ; на предпястной кости сидятъ три пальца, изъ которыхъ большой прикрѣпленъ возлѣ основанія ея, а два другихъ сидятъ на концѣ ея и соединены между собою связками. Какъ локтевой, такъ и кистевой суставы—шарнирныя и допускаютъ движеніе лишь въ одной плоскости, именно—въ плоскости раскрытаго крыла. Благодаря тому, что нижняя головка плечевой кости, служащая для сочлененія съ лучевою костью, нѣсколько скошена (рис. 151),—при сгибаніи крыла въ локтѣ наружный конецъ лучевой кости доходитъ до наружнаго конца локтевой (рис. 152), при разгибаніи же онъ отходитъ отъ него и, оттягиваясь, тянетъ за собою пястныя кости, а вмѣстѣ съ ними и всю

кисть. Такимъ образомъ при выпрямленіи локтя отчасти сама собою выпрямляется и кисть; полное разгибаніе ея производится особымъ мускуломъ.

Въ отличіе отъ локтевого сустава плечевой суставъ птицъ подвижнѣе всѣхъ остальныхъ суставовъ ихъ тѣла, а, вѣроятно, и всѣхъ позвоночныхъ вообще, и въ тоже время обладаетъ значительною прочностью. Суставная ямка, которая образована главнымъ образомъ воронью костью и лишь отчасти лопаткою, выстлана не гіалиновымъ хрящемъ, какъ у другихъ позвоночныхъ, а эластичнымъ волокнистымъ хрящемъ, обладающимъ при большой прочности значительною упругостью. Суставная полость очень обширна и въ нѣкоторыхъ мѣстахъ заходитъ за края суставной поверхности, а необыкновенно прочныя связки придаютъ суставу необходимую крѣпость.

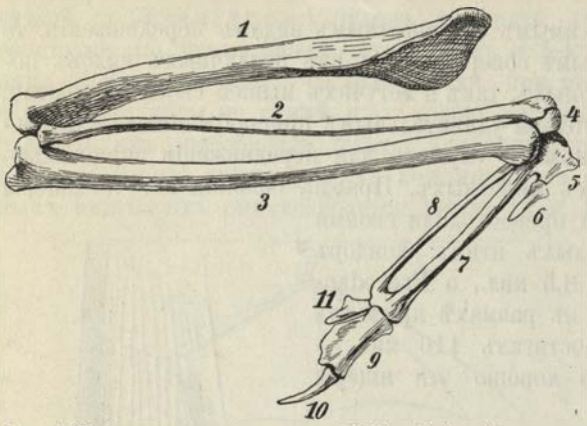


Рис. 152. **Скелетъ крыла сарыча (Buteo buteo L.) въ сложенномъ состояніи.** *1* плечевая кость, *2* лучевая к., *3* локтевая к., *4* пястная к., *5*, *7*, *8* три предпястныхъ кости, *6* большой палецъ, *9* и *10* второй палецъ, *11* третій палецъ.

Поверхность крыла лишь въ небольшой своей части образована складкою кожи, которая занимаетъ уголъ у локтевого сустава, а часто также между плечемъ и бокомъ тѣла. Большая часть поверхности крыла образована перьями, изъ которыхъ самыя крупныя прикрѣпляются къ кисти и къ предплечью (къ локтевой кости, рис. 153): это—маховыя перья перваго и второго порядка. Большія перья, сидящія на плечѣ называются плечевыми. Большія маховыя перья кисти при раскрытомъ крылѣ дальше всѣхъ выступаютъ

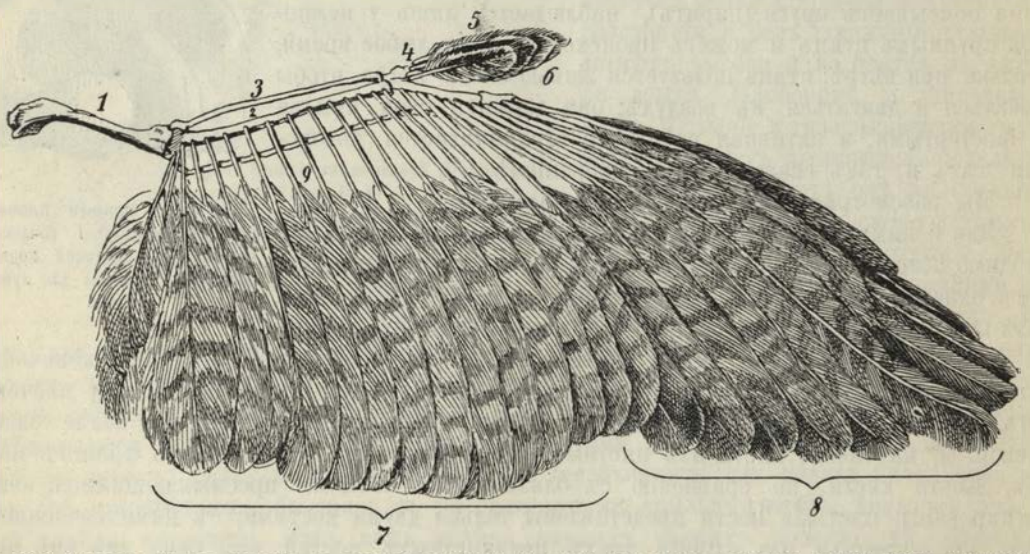


Рис. 153. **Скелетъ крыла сарыча съ прикрѣпленными къ нему маховыми перьями; мягкія части и покровныя перья удалены.** *1* плечевая кость, *2* локтевая к., *3* лученая к., *4* большой палецъ, *5* крылышко, *6* второй палецъ, *7* маховыя перья второго порядка, *8* маховыя перья перваго порядка (кисти), *9* связка, соединяющая очины маховыхъ перьевъ.

наружу; при взмахахъ крыльями они двигаются съ наибольшею скоростью и поэтому встрѣчаютъ наибольшое сопротивленіе воздуха. Соотвѣтственно этому, служащая для ихъ прикрѣпленія кисть развита очень сильно и у хорошо летающихъ птицъ бываетъ длиннѣе плечевой кости; сами маховыя перья перваго порядка грубѣе маховыхъ перьевъ второго порядка, а послѣднія грубѣе плечевыхъ. Также и прикрѣпленіе маховыхъ перьевъ перваго

порядка прочнѣе, чѣмъ другихъ: они сидятъ своими концами въ ямкахъ кости, маховыя же перья второго порядка только касаются поверхности кости. Въ обоихъ случаяхъ они соединены между собою эластичною связкою, но сохраняютъ нѣкоторую подвижность.

Маховыя перья построены въ общихъ чертахъ по тому же плану, что и остальныя перья тѣла, и состоятъ изъ стержня и отходящаго отъ него въ обѣ стороны опахала, котораго нѣтъ лишь на нижней части пера, на такъ называемомъ очинѣ. Опахало съ каждой стороны состоитъ изъ бородокъ, косо отходящихъ отъ стержня и снабженныхъ каждая двумя рядами такъ называемыхъ лучей (рис. 154). Лучи сосѣднихъ бородокъ соединяются между собою: лучи, сидящіе на сторонѣ бородки, обращенной къ вершинѣ пера, снабжены крючками (зацѣпками), задѣвающими за лежащія ниже нихъ лучи, отходящіе отъ слѣдующей бородки. Когда бородки опахала гдѣ-нибудь расходятся, то птица, благодаря упомянутымъ многочисленнымъ крючечкамъ лучей, легко снова приводитъ ихъ въ порядокъ при помощи своего клюва, подобно тому какъ мы можемъ снова соединить бородки опахала, проводя перо между пальцами. Такимъ образомъ, опахало пера образуетъ очень упругую и небоящуюся механическихъ разрывовъ поверхность. У маховыхъ перьевъ она устроена такимъ образомъ, что можетъ оказать большое сопротивленіе даже сильному давленію на нижнюю сторону пера. Ихъ стержень очень проченъ и такъ согнутъ, что его вогнутость обращена книзу. Очинъ ихъ имѣетъ въ поперечномъ разрѣзѣ форму овала, длинный поперечникъ котораго перпендикуляренъ плоскости крыла (рис. 155); въ части, снабженной опахаломъ, верхняя и нижняя стороны стержня образованы изъ утолщенныхъ роговыхъ табличекъ, а выдающіяся въ видѣ ребрушекъ книзу боковые края стержня оказываютъ хорошее сопротивленіе давленію снизу. Бородки опахала узки, но высоки, и все опахало нѣсколько вогнуто съ нижней стороны. Какую прочность указанныя особенности придаютъ перу, видно всего лучше изъ сравненія махового пера съ обыкновеннымъ перомъ. У различныхъ птицъ прочность маховыхъ перьевъ неодинакова: у птицъ, пользующихся только гребнымъ полетомъ, каковы, напримѣръ, сокола, маховыя перья работаютъ больше и поэтому бываютъ прочнѣе, чѣмъ у птицъ пользующихся также часто паруснымъ полетомъ, при которомъ крыльямъ не приходится выдерживать такого сопротивленія.

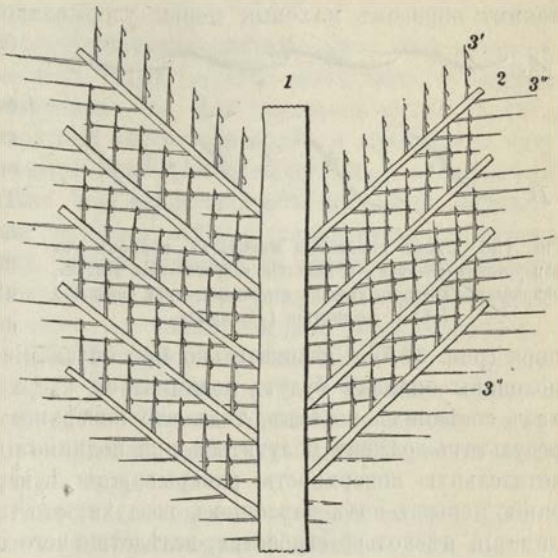


Рис. 154. **Схема строенія контурнаго пера.** *1* стержень, *2* бородки, *3'* лучи, отходящіе отъ бородки по направленію къ вершинѣ пера, налегающіе на лучи, отходящіе отъ сосѣдней бородки въ обратную сторону (*3"*), и зацѣпляющіе за нихъ своими крючечками. По Боасу.

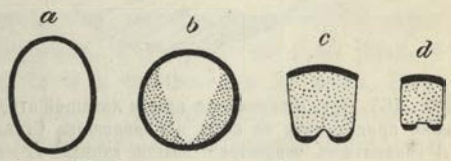


Рис. 155. **Поперечные разрѣзы черезъ стержень махового пера.** *a* и *b*—черезъ очинъ, *c* и *d*—черезъ часть стержня, несущаго опахало. По Альборну.

Промежутки остающіяся между очинами маховыхъ перьевъ (ср. рис. 153), снизу и сверху бываютъ закрыты черепицѣ-образно расположенными кроющими (контурными) перьями, и такимъ образомъ все крыло составляетъ почти непроницаемую для воздуха поверхность.

У маховыхъ перьевъ половина опахала, обращенная къ краю крыла, значительно уже половины, обращенной къ тѣлу, и каждое маховое перо первой половиной своего опахала налегаетъ на опахало пера, сидящаго ближе къ концу крыла (рис. 156). При

складываніи крыльевъ маховыя перья надвигаются другъ на друга и покрываютъ одно большую часть другого, при раскрываніи же крыла они расходятся, какъ пластинки раскрываемаго вѣера, и лишь немного прикрываютъ края другъ друга. Это раздвиженіе перьевъ при раскрываніи крыла производится натягиваніемъ эластической связки, идущей параллельно скелету крыла отъ очина одного махового пера къ очину другого (сравн. рис. 153, 9): при складываніи крыла она ослабѣваетъ, при раскрываніи—натягивается, и такимъ образомъ маховыя перья удерживаются въ извѣстномъ положеніи сами собою, безъ помощи особыхъ мускуловъ.

Рис. 156. Схема положенія маховыхъ перьевъ—въ поперечномъ разрѣзѣ—и дѣйствія сопротивленія воздуха, направленіе котораго указано стрѣлками,—при опусканіи (*A*) и подниманіи (*B*) крыла.

Легко понять значеніе указанныхъ особенностей. Маховыя перья прикрѣплены такимъ образомъ, что могутъ немного вращаться вокругъ оси, образуемой ихъ стержнемъ. Такъ какъ, теперь, обѣ половины ихъ опахала неодинаково широки, то воздухъ, оказывая большее сопротивленіе широкой половинѣ, поворачиваетъ ее кверху при опусканіи пера и наоборотъ—книзу при подниманіи пера (рис. 156). Слѣдовательно при опусканіи крыла у всѣхъ маховыхъ перьевъ широкія половины опахалъ будутъ подниматься кверху и надавливать на узкія полови ны опахалъ сосѣднихъ перьевъ, такъ что поверхность крыла сомкнется еще плотнѣе. Обратный результатъ долженъ получиться при подниманіи крыла: тогда между перьями, образующими летательную поверхность, раскрываются отверстія, какъ у жалюзи, благодаря поворачиванію перьевъ подъ давленіемъ воздуха; это происходитъ тѣмъ легче, что крыло при подниманіи нѣсколько сгибается, вслѣдствіе чего ослабѣваетъ связка, сдерживающая маховыя перья, и послѣднія становятся болѣе подвижными.

Такъ, благодаря строенію крыла птицы, въ полной мѣрѣ удовлетворяются тѣ общія требованія по отношенію къ летательной поверхности, о которыхъ говорилось выше: при ударѣ книзу крыло представляетъ возможно большую, непроницаемую для воздуха поверхность, выдерживающую значительное сопротивленіе,—наоборотъ, при подниманіи крыла площадь его, вслѣдствіе сгибанія его осеваго скелета, становится меньше, а вслѣдствіе поворота маховыхъ перьевъ крыло дѣлается проницаемымъ для воздуха и такимъ образомъ сопротивленіе воздуха, насколько возможно, ослабляется. Этому соотвѣтствуетъ и отношеніе между временемъ подниманія и временемъ опусканія крыла: первое короче второго,—у голубя или сарыча, напримѣръ, это отношеніе равно 2 : 3.

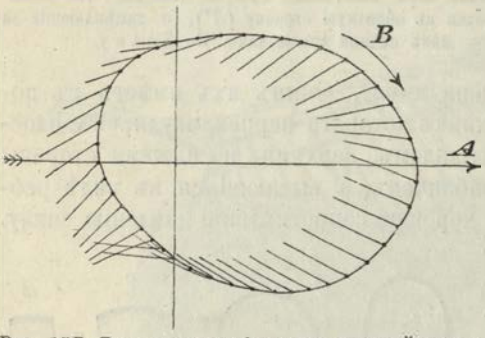


Рис. 157. Путь и положеніе крыла летящей птицы, если представить ее себѣ неподвижною. Стрѣлка *A* показываетъ направленіе полета, стрѣлка *B*—направленіе движенія крыла. По Марею.

Во время полета птицы конецъ плечевой кости описываетъ эллипсисъ, большой поперечникъ котораго имѣетъ почти горизонтальное положеніе и только слабо наклоненъ книзу переднимъ концомъ (рис. 157). При опусканіи крыла нѣсколько выступающій передній край его образуетъ порогъ, мѣшающій уходить воздуху изъ подъ крыла впередъ; въ тоже время маховыя перья вслѣдствіе сопротивленія воздуха нѣсколько поднимаются кверху (рис. 157 справа); вначалѣ подниманія крыла они снова опускаются наклонно книзу. Такъ какъ при опусканіи крыла давленіе воздуха дѣйствуетъ перпендикулярно къ наклонной поверхности маховыхъ перьевъ, то по параллелограмму силъ мы можемъ силу сопротивленія его разложить на силу, дѣйствующую снизу, въ вертикальномъ направленіи и на силу, дѣйствующую сзади, въ горизонтальномъ направленіи: первая должна поднимать птицу, вторая—толкать ее впередъ. При подниманіи крыла съ опущенными книзу

маховыми перьями—на нижнюю поверхность крыла дѣйствуетъ встрѣчный (относительный) вѣтеръ, происходящій отъ движенія птицы впередъ (рис. 157—лѣвая сторона): онъ приподнимаетъ птицу, противодѣйствуя ея тяжести и удерживая ее въ воздухѣ подобно тому, какъ бумажнаго змѣя удерживаетъ въ воздухѣ настоящій (абсолютный) вѣтеръ; вмѣстѣ съ тѣмъ крылья поднимаются автоматически. Послѣднее происходитъ однако за счетъ движенія впередъ, такъ какъ сила, дѣйствующая на крылья спереди и снизу не только поднимаетъ птицу, но и толкаетъ ее назадъ.

Мускулы, двигающія крыльями птицъ, необыкновенно сильны: вѣсъ всей мускулатуры крыльевъ у голубя и куропатки составляетъ около $^1/_2$ вѣса всего тѣла, у скворца и аиста—болѣе $^1/_4$, у сарыча—$^1/_5$ и у жаворонка—$^1/_6$. Для опусканія крыла служатъ большія грудныя мускулы, отходящіе отъ грудной кости, коракоида и ключицы и прикрѣпляющіеся къ плечевой кости; они составляютъ примѣрно половину всей мускулатуры тѣла. По одной ихъ величинѣ, однако, нельзя еще заключать объ искусствѣ летать: у мелкихъ птицъ, быстро машущихъ крыльями, грудныя мышцы сравнительно съ тѣломъ значительно больше, чѣмъ у болѣе крупныхъ птицъ, которыя во время полета машутъ крыльями спокойнѣе; у голубя, всегда летающаго при помощи взмаховъ крыльевъ, вѣсъ грудныхъ мышцъ составляетъ $^1/_4$ вѣса всего тѣла, а у чайки, которая гораздо чаще носится на распростертыхъ крыльяхъ,—всего $^1/_{10}$. Искусство летать зависитъ не только отъ силы мышцъ, но и отъ другихъ моментовъ,—въ особенности отъ строенія крыла и отъ способности къ паренію: куропатка для своего неискусснаго полета съ своими короткими, широкими крыльями затрачиваетъ гораздо больше силъ, чѣмъ чайка, красиво несущаяся на своихъ стройныхъ крыльяхъ, какъ на парусахъ.

Для прикрѣпленія большихъ грудныхъ мышцъ поверхности грудной кости недостаточно, и поэтому на ней развивается гребешекъ, высота котораго соотвѣтствуетъ степени развитія грудныхъ мышцъ, и слѣдовательно стоитъ въ извѣстномъ соотношеніи и къ искусству летать; такъ, у потерявшей способность летать домашней утки этотъ гребешекъ ниже, чѣмъ у кряквы, отъ которой она произошла. Но какъ по развитію грудныхъ мышцъ, такъ и по одному только развитію гребешка на грудной кости нельзя судить о томъ, на сколько хорошо птица летаетъ. У большихъ бѣгающихъ птицъ (Ratitae) гребешка грудной кости нѣтъ; также точно онъ отсутствуетъ или отчасти атрофированъ у птицъ, потерявшихъ способность летать, какъ напримѣръ, у вымершаго уже въ историческое время гигантскаго голубя острова Маврикія, дронта (Dipus ineptus L.) или у австралійскаго пастушка Ocydromus, или у найденнаго въ плейстоценѣ Новой Зеландіи Cnemiornis, родственнаго гусямъ.

Мускулы, поднимающіе крыло, гораздо слабѣе мускуловъ, опускающихъ его: у куропатки, напримѣръ, послѣдніе въ 3 раза тяжелѣе первыхъ, у голубя—въ 5,45 раза, у скворца—въ 9 разъ, у вороны—въ 14, у сарыча—въ 18 и у сокола—въ 50 разъ. Подниманіе крыла требуетъ меньшей работы мускуловъ еще и потому, что производится отчасти встрѣчнымъ вѣтромъ, и когда полетъ птицы достигаетъ своей полной быстроты, мускулы уже совсѣмъ не поднимаютъ крыльевъ, а только придаютъ имъ должное направленіе; крылья, поднимающіяся при этомъ сами собою, не преодолѣваютъ никакого сопротивленія воздуха.

Коллосальная масса мускуловъ, служащихъ для полета позволяетъ думать, что птицы затрачиваютъ на движенія бо̀льшее количество работы, чѣмъ всѣ другія животныя, такъ какъ, вѣдь, работа мускула прямо пропорціональна его вѣсу. Это подтверждается и вычисленіями; аистъ, напримѣръ, вѣсящій 4 кил., во время полета въ секунду производитъ работу въ 6 килограммометровъ, т. е. примѣрно такую же, какъ человѣкъ во время обычной ходьбы, хотя человѣкъ въ 16 разъ тяжелѣе его; человѣкъ во время самаго быстраго бѣга производитъ каждую секунду работу приблизительно въ 56 кил.-метр., которая по отношенію къ вѣсу тѣла не составляетъ и $^2/_3$ работы аиста во время полета. Такую усиленную работу человѣкъ можетъ производить лишь очень непродолжительное время, аистъ же можетъ летать много часовъ подрядъ.

Во время полета при опусканіи крыльевъ тѣло птицы приподнимается и движеніе его впередъ ускоряется; при подниманіи же крыльевъ скорость уменьшается; поэтому скорость летящей птицы неравномѣрна: она то возрастаетъ, то падаетъ. На рядѣ моментальныхъ снимковъ, произведенныхъ съ летящей птицы черезъ короткіе, но равные промежутки времени, неравномѣрность скорости полета замѣтна по разницѣ въ разстояніяхъ между снимками, какъ это видно на рис. 158. Точно также линія, по которой движется птица во время полета представляется не прямою, а волнистою: при ударѣ крыльями птица немного поднимается, а при подниманіи крыльевъ—опускается, что также ясно видно на рис. 158.

Какъ выше было показано, для полета необходимо сопротивленіе воздуха. Это сопротивленіе, встрѣчаемое тѣломъ со стороны воздуха, вызывается тѣмъ, что тѣло сообщаетъ ускореніе нѣкоторому числу частицъ воздуха. Чѣмъ больше частицъ встрѣчаетъ тѣло или предметъ и чѣмъ большее ускореніе онъ имъ сообщаетъ, тѣмъ значительнѣе становится

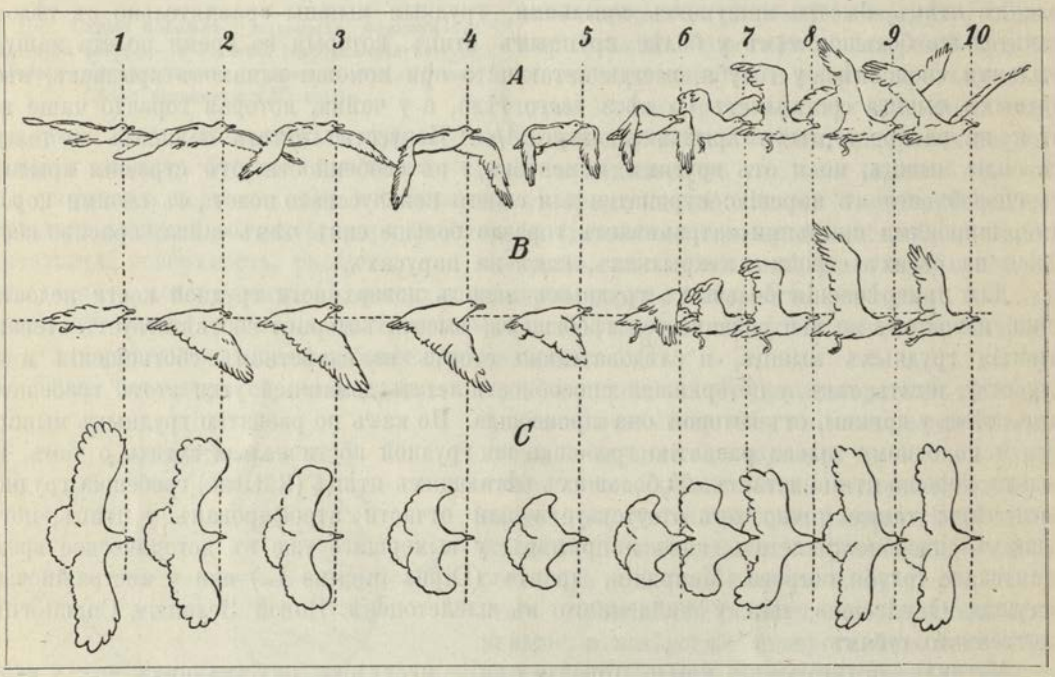


Рис. 158. Моментальные снимки съ летящей чайки черезъ равные промежутки времени (1—10) косо спереди (*A*), сбоку (*B*) и сверху (*C*). Скорость (=разстоянія между линіями *1—10*) увеличивается при опусканіи крыльевъ и уменьшается при подниманіи; вмѣстѣ съ тѣмъ птица (*C*) то поднимается, то опускается. По Марею.

сопротивленіе. Ускореніе частицъ равно скорости, съ которою предметъ разсѣкаетъ воздухъ. Число-же частицъ, приводимыхъ имъ въ движеніе, вообще соотвѣтствуетъ величинѣ поверхности предмета, но оно можетъ увеличиваться, если въ соприкосновеніе съ предметомъ приходятъ все новыя и новыя частицы,—если, напримѣръ, предметъ дѣйствуетъ на воздухъ, двигающійся подъ нимъ въ направленіи перпендикулярномъ направленію движенія предмета, или если самъ предметъ, ударяя по воздуху, одновременно перемѣщается въ указанномъ смыслѣ.

Вышеизложенное помогаетъ намъ понять нѣкоторыя явленія, наблюдаемыя при полетѣ птицъ. Марей произвелъ слѣдующій опытъ: онъ пускалъ летать чайку на длинной, развертывающейся нити, прикрѣпленной къ ногѣ птицы; сначала она летѣла совершенно свободно, но какъ только нить развертывалась и начинала мѣшать свободному полету чайки впередъ, чайка не могла уже, не смотря на учащенные взмахи крыльями, держаться въ воздухѣ и опускалась на землю.—Крылья птицы, вообще говоря, въ неподвижномъ воздухѣ не встрѣчаютъ достаточнаго сопротивленія, и птица можетъ только тогда преодо-

лѣвать дѣйствіе тяжести своего тѣла, когда она или пріобрѣла нѣкоторую скорость, благодаря которой ея крылья, опускаясь, встрѣчаютъ каждый разъ новый еще «не использованный» столбъ воздуха, или,—что то же,—когда на встрѣчу ей происходитъ движеніе воздуха. Движеніе птицы и окружающаго ее воздуха другъ другу навстрѣчу называется «вѣтромъ полета»; вѣтеръ полета можетъ быть «относительнымъ», т. е. вызываться движеніемъ самой птицы въ неподвижномъ воздухѣ, или—«абсолютнымъ», происходящимъ отъ движенія самого воздуха или и воздуха, и птицы—одновременно.

Соотвѣтственно сказанному, во время полета число взмаховъ крыльями мѣняется: вначалѣ, пока не достигнута необходимая скорость и пока, слѣдовательно, вѣтеръ полета еще незначителенъ, это число больше и сами размахи крыльевъ значительнѣе (рис. 159); затѣмъ оно падаетъ, такъ какъ съ увеличеніемъ скорости птицы увеличивается и сопротивленіе воздуха, встрѣчаемое крыльями. Уменьшеніе числа взмаховъ крыльями до извѣстной степени вызывается увеличеніемъ сопротивленія воздуха. Это Марей доказалъ на опытѣ съ маленькою летучею моделью, которая махала крыльями съ опредѣленною скоростью: какъ только Марей сдвигалъ ее съ мѣста, число взмаховъ крыльями въ единицу времени падало и при томъ—тѣмъ значительнѣе, чѣмъ быстрѣе двигали моделью. Чайка въ началѣ полета дѣлаетъ 5 взмаховъ въ секунду, а затѣмъ только—3, а величина размаха уменьшается въ трое. Принимая, что работа птицы прямо пропорціональна числу ударовъ крыльями и ширинѣ размаховъ ими, мы должны признать, что работа во время полнаго полета (A_1) составляетъ лишь часть работы во время начала полета или при взлетаніи (A), а именно $A_1 = A.\frac{3}{5}\cdot\frac{1}{3} = \frac{A}{5}$. Такимъ образомъ при взлетаніи птица производитъ въ 5 разъ большую работу. Этотъ расчетъ еще не вполнѣ точенъ, потому что здѣсь не принято во вниманіе измѣненіе въ сопротивленіи воздуха.

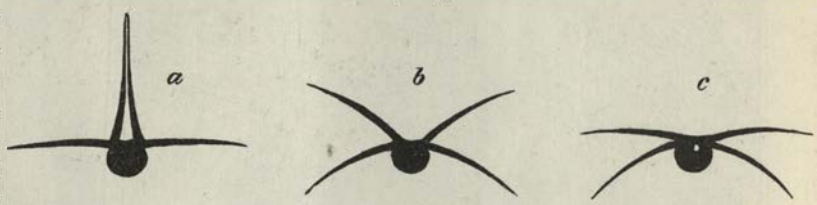


Рис. 159. Размахи крыльями у голубя. *a* при взлетаніи, *b* при полномъ полетѣ, *c* въ концѣ полета. По Марею

Число взмаховъ крыльями при спокойномъ полетѣ для каждой птицы вообще мало измѣняется, причемъ у мелкихъ птицъ оно, какъ было указано, значительнѣе, чѣмъ у крупныхъ птицъ. Движеніе крыльевъ у маленькихъ короткокрылыхъ колибри производитъ жужжаніе, на столько похожее на жужжаніе нѣкоторыхъ бражниковъ изъ бабочекъ, что Бэтсъ только послѣ многочисленныхъ наблюденій въ продолженіи нѣсколькихъ дней былъ въ состояніи различать полетъ колибри отъ полета колибріевой стеклянницы—(одного изъ бражниковъ, Sesia titan Cram.); «когда колибри рѣетъ въ воздухѣ на одномъ мѣстѣ передъ какимъ-нибудь предметомъ»,—говоритъ Гульдъ: «то движенія его крыльевъ настолько быстры, что глазъ не можетъ замѣтить отдѣльныхъ взмаховъ, а замѣчаетъ только съ каждой стороны его туманный, неясный полукругъ» (рис. 160). Также нашъ зимородокъ (Alcedo ispida L.) машетъ такъ быстро своими короткими, широкими крыльями, что отдѣльныхъ движеній ихъ совершенно невозможно замѣтить. Воробей дѣлаетъ 13 взмаховъ въ секунду, утка—9, голубь—8, сипуха—5, черная ворона—3-4, лебедь кликунъ—$3^1/_2$, аистъ—$1^3/_4$ и пеликанъ—$1^1/_6$.

Собираясь летѣть, птицы прибѣгаютъ къ различнымъ пріемамъ для того, чтобы получить необходимый для полета встрѣчный (относительный) вѣтеръ; поэтому форма взлѣтанія характерна для различныхъ птицъ. Онѣ стараются при этомъ достичь извѣстной начальной скорости и достигаютъ ее разными способами. Нѣкоторыя, напрягая мускулы ногъ, дѣлаютъ прыжекъ въ воздухъ. Присѣданіе для прыжка передъ тѣмъ, какъ взлетѣть, очень ясно видно, напр., у хохлатаго жаворонка или у воронъ (см. на табл. 6-ую лѣвую птицу); наблюдали, какъ вороны, взлѣтавшія при выстрѣлѣ, дѣлали прыжокъ почти

Рис. 160. Колибри (Cyanolesbia caudata Berlp). Справа—рѣющій въ воздухѣ передъ цвѣткомъ самецъ, слѣва—сидящая самка.

въ метръ высотою. Другія птицы взлетаютъ съ разбѣга, какъ напр., журавль, аистъ, фламинго и нѣкоторыя хищныя. Отпечатки когтей взлетѣвшаго съ земли орла бываютъ замѣтны на землѣ на протяженіи 18 метр.; въ Андахъ для ловли кондоровъ кладутъ приманку изъ лакомой для нихъ пищи въ узкую яму, изъ которой птица не можетъ вылетѣть, не имѣя тамъ необходимаго для разбѣга мѣста. Птицы съ слабыми ногами, негодными ни для прыжка, ни для разбѣга, поднимаются прямо съ земли съ трудомъ: извѣстно, напр., что нашъ стрижъ (Cypselus), попавши по несчастію на ровное мѣсто, часто уже не можетъ взлетѣть съ него, хотя этотъ стрижъ могъ бы легко продолжать свой полетъ, если бы взяли и подбросили его въ воздухъ. Подобныя птицы, отдыхающія обыкновенно на деревьяхъ или на скалахъ, взлетаютъ, бросаясь прямо книзу; онѣ пользуются такимъ образомъ собственною тяжестью, чтобы достичь скорости, необходимой для ихъ полета.

Другой способъ взлетанія представляетъ пользованіе дѣйствительнымъ (абсолютнымъ) вѣтромъ, т. е. взлѣтаніе противъ дующаго вѣтра. Вороны, взлетающія передъ человѣкомъ, приближающимся къ нимъ съ навѣтренной стороны, сначала летятъ нѣкоторое пространство навстрѣчу человѣку, а затѣмъ уже поворачиваютъ по вѣтру. Въ совершенно безвѣтренную погоду куропатки неохотно взлетаютъ съ земли потому что въ такую погоду

Вороны надъ павшимъ молодымъ зайцемъ.

взлетаніе для нихъ болѣе трудно; вотъ почему онѣ «держатся» тогда лучше, т. е. подпускаютъ къ себѣ охотника.

Съ другой стороны существуютъ также птицы, которыя могутъ взлетать прямо, безъ вышеуказанныхъ пріемовъ. Напр., тяжело летающія утки поднимаются прямо въ воздухъ съ совершенно защищеннаго отъ вѣтра, окруженнаго лѣсомъ озерца. Жаворонки также довольно прямо поднимаются въ воздухъ, но они для этого непремѣнно пользуются вѣтромъ и держатъ свой клювъ всегда противъ вѣтра; они летятъ какъ бы косо кверху, но при этомъ скорость передвиженія ихъ въ горизонтальномъ направленіи равна скорости встрѣчнаго вѣтра и такимъ образомъ уничтожается; возлѣ земли, гдѣ вѣтеръ слабъ, жаворонки взлетаютъ, наоборотъ, по наклонной линіи. Въ отличіе отъ жаворонка, воробей для того, чтобы подниматься вертикально кверху, долженъ сначала достичь соотвѣтственнаго ускоренія въ горизонтальномъ направленіи; поэтому онъ не можетъ вылетѣть изъ вертикальнаго канала, сѣченіе котораго не превышаетъ двухъ кв. метр.: поднявшись съ крайнимъ напряженіемъ своихъ силъ на нѣсколько метровъ кверху, онъ падаетъ въ изнеможеніи книзу.

Пользуясь движеніемъ воздуха, нѣкоторыя хищныя птицы, какъ сарычи и пустельга, а также большой сорокопутъ (Lanius excubitor L.) высматривая пищу, могутъ часто продолжительное время оставаться на одномъ мѣстѣ въ воздухѣ, «парить». Пареніе невозможно безъ вѣтра; при этомъ птица постоянно повертывается противъ вѣтра, т. е. пользуется противнымъ вѣтромъ,—но этотъ вѣтеръ сравнительно съ вѣтромъ, получающимся отъ встрѣчнаго воздуха при свободномъ полетѣ, слабъ и поэтому, чтобы держаться на одномъ мѣстѣ, птица должна ускорять движеніе крыльевъ. Колибри могутъ держаться неподвижно въ воздухѣ передъ цвѣтами и безъ противнаго вѣтра, подобно бабочкамъ изъ семейства бражниковъ,—но у нихъ условія нѣсколько иныя, такъ какъ величина ихъ очень незначительна, а взмахи крыльевъ очень быстры.

Познакомившись съ значеніемъ для полета противнаго вѣтра, мы поймемъ и явленія, наблюдаемыя при полетѣ птицъ стаями. Извѣстно, что нѣкоторыя птицы вытягиваются при этомъ въ линію: утки обыкновенно располагаются въ одну линію другъ за другомъ, журавли, гуси и лебеди летятъ треугольникомъ. Извѣстно также каждому наблюдателю, что въ такой стаѣ передовая птица, такъ наз. вожакъ, уставъ, уступаетъ свое мѣсто другой птицѣ,—но для насъ остается неяснымъ, почему же передовая птица устаетъ скорѣе слѣдующей за нею. Мульярдъ утверждаетъ, что стая скворцевъ летитъ быстрѣе, чѣмъ отдѣльный скворецъ. Слѣдуетъ указать также на то, что голуби, куропатки, чибисы—въ стаяхъ дѣлаютъ взмахи крыльями одновременно: у чибисовъ крылья снизу—бѣлыя, сверху—черныя, и летящая стая кажется то черною, то бѣлою, смотря потому видны ли крылья сверху или снизу. Вѣроятное объясненіе этихъ явленій состоитъ въ слѣдующемъ: извѣстно изъ опытовъ и изъ наблюденій, что при полетѣ воздухъ выбрасывается изъ-подъ крыльевъ не книзу, а назадъ; если, напр., пеликанъ пролетаетъ низко надъ поверхностью воды, то отъ взмаховъ его крыльевъ на водѣ не появляется ряби. Такимъ образомъ, при каждомъ ударѣ крыльями происходитъ воздушное теченіе назадъ, прерывающееся при подниманіи крыльевъ. Это движеніе воздуха усиливаетъ для слѣдующей птицы вѣтеръ полета,—если только она своевременно ударяетъ по воздуху своими крыльями; подниманіе крыльевъ ея совпадаетъ съ перерывомъ въ движеніи воздуха и такимъ образомъ не происходитъ ни замедленія подниманія крыльевъ, ни уменьшенія числа взмаховъ. Итакъ, такое прерывающееся движеніе воздуха, съ одной стороны, дѣлаетъ болѣе продуктивнымъ опусканіе крыльевъ, съ другой,—не мѣшаетъ ихъ подниманію, т. е., иными словами, помогаетъ полету слѣдующей птицы. Но въ такомъ случаѣ каждая послѣдующая птица должна ударять своими крыльями нѣсколько позднѣе,—не всѣ—одновременно! И это, навѣрное, такъ и есть! Однако, скорость движенія воздуха подъ ударами крыльевъ очень велика: голубь, пользуясь сопротивленіемъ воздуха ударамъ крыльевъ, проносится со скоростью почти 20 метр. въ секунду, слѣдовательно—такое же ускореніе онъ сообщаетъ и частицамъ воздуха; поэтому слѣдующій голубь, летящій за нимъ на разстояніи

какихъ либо 20 сант., уже черезъ $^1/_{100}$ сек. встрѣчаетъ вызванную имъ струю воздуха и, если онъ теперь же ею пользуется, то ударъ его крыльевъ покажется намъ одновременнымъ съ ударомъ крыльевъ перваго голубя; у быстрѣе летающихъ птицъ эта разница еще меньше. Только передовая или передовыя птицы стаи не получаютъ никакого облегченія въ полетѣ и поэтому скорѣе устаютъ и уступаютъ свое мѣсто другимъ.

Млекопитающія могутъ по своему произволу измѣнять быстроту своего хода—отъ самаго медленнаго шага до бѣшеннаго бѣга, птицы же не могутъ летать, какъ угодно, медленно. Ихъ полетъ долженъ имѣть извѣстную быстроту, чтобы необходимый для полета вѣтеръ достигалъ опредѣленной силы. Сверхъ минимальной быстроты птица можетъ, насколько позволяютъ ей силы, ускорять свой полетъ, быстрѣе двигая крыльями или дѣлая ими болѣе широкія взмахи, но замедлять своего полета она не можетъ. Только тогда, когда птица летитъ противъ вѣтра намъ кажется, что она летитъ медленно, на самомъ же дѣлѣ ее просто сноситъ вѣтеръ.

Измѣнять направленіе своего полета птица можетъ различнымъ образомъ. Для этого служитъ не только хвостъ, совершенно правильно называемый рулемъ птицы. Каждое движеніе, измѣняющее положеніе центра тяжести тѣла, въ тоже время измѣняетъ и направленіе полета: поворотъ шеи такимъ же образомъ, какъ и поворотъ хвоста, или какъ движеніе длинныхъ ногъ у голенастыхъ птицъ. Длиннаго хвоста не бываетъ у птицъ одновременно съ длинными ногами, такъ какъ послѣднія отлично выполняютъ задачу перваго. Направленіе полета можетъ измѣнять также разница въ ударахъ обоими крыльями. Образуемое опереніемъ большого пальца «крылушко», называемое нѣмцами «направляющимъ» крыломъ, не служитъ для измѣненіе полета. Выступая надъ переднимъ краемъ крыла и нѣсколько опускаясь, оно можетъ служить для увеличенія выпуклости крыла и дѣлать такимъ образомъ продуктивнѣе его работу.

Всѣми этими приспособленіями вмѣстѣ достигается тотъ удивительный результатъ, которымъ поражаетъ насъ полетъ птицъ:—большая скорость и громадныя пространства, пролетаемыя птицами за одинъ разъ.

Опредѣлить быстроту полета птицы не легко. Всего точнѣе она опредѣлена для почтовыхъ голубей. Обществами любителей голубей ежегодно устраиваются голубиныя гонки, и точно контролируемыя данныя о нихъ составляютъ безукоризненный матеріалъ для опредѣленія быстроты полета почтовыхъ голубей. Однако, въ полученныя цыфры слѣдуетъ ввести поправки, такъ какъ онѣ слишкомъ несходны; такъ напр., гонки между Гильдесгеймомъ и Ганноверомъ дали наибольшую скорость въ 2000 метр. въ минуту, а наименьшую—333 метра. Эта разница объясняется вліяніемъ вѣтра: сравненіе съ данными о погодѣ показываетъ, что наибольшія цифры получены при полетѣ по вѣтру, а наименьшія—при полетѣ противъ вѣтра, — скорость попутнаго вѣтра суммируется со скоростью полета птицы, а скорость противнаго вѣтра вычитается изъ нея. Воздушный шаръ, неимѣющій собственнаго движенія, летитъ вмѣстѣ съ двигающимся воздухомъ, при чемъ пассажиры не чувствуютъ никакого вѣтра. Тоже надо сказать и о птицѣ, которая кромѣ того несется ударами своихъ крыльевъ. Тамъ и сямъ высказывалось мнѣніе, что птица можетъ летать только противъ вѣтра, такъ какъ вѣтеръ дующій ей въ спину долженъ отдувать ея перья; но съ такимъ-же правомъ можно было бы утверждать. что, если лодка плыветъ по теченію, то вода должна откидывать весла ея впередъ! Соотвѣтственно вышеуказаннымъ цифрамъ и поправкамъ на вѣтеръ собственную скорость почтовыхъ голубей при полетѣ на большія разстоянія (100—600 к. м.) надо считать въ 1100—1150 метр. въ минуту или около 18—19 м. въ секунду.

Приведенная скорость не меньше скорости нашихъ скорыхъ поѣздовъ, но для птицъ эта скорость совсѣмъ не представляется большою. Ласточка, выпущенная однимъ антверпенскимъ любителемъ голубей вмѣстѣ съ почтовыми голубями, пролетѣла пространство отъ Компьена до Антверпена въ 235 к. м. въ 1 часъ 8 минутъ и вернулась въ свое гнѣздо на 3 часа раньше возвращенія голубей; она дѣлала по 58 метр. въ секунду, а такъ какъ самый быстрый изъ летѣвшихъ съ нею голубей пролеталъ лишь по 16 мет-

ровъ въ секунду, то надо положить 2—3 метра на противный вѣтеръ и скорость полета ласточки считать приблизительно въ 60—61 метръ. При такой скорости ласточки могли бы во время перелетовъ перелетать изъ средней Европы въ сѣверн. Африку въ 10 часовъ. Нѣсколько большею быстротою полета обладаютъ самые быстрые изъ соколовъ, какъ подсокольникъ Falco subbuteo L.), иногда ловящій ласточекъ. Скорость стрижей (Cypselus) высчитывается изъ сравненія со скоростью ласточекъ не менѣе, чѣмъ въ 80 метр. въ секунду. Отдѣльными, довольно многочисленными указаніями на скорости полета птицъ приходится обыкновенно пренебрегать, потому что въ нихъ не принимается во вниманіе вѣтеръ: такъ, указанія для вороны колеблятся отъ 8,3—11 до 55 метр. въ секунду, для дикихъ утокъ—между 16 и 27 метр. Заслуживаетъ вниманіе, однако, наблюденіе надъ зимородкомъ (Alcedo ispida L.), который летѣлъ рядомъ съ поѣздомъ надъ самой водой, гдѣ на него не вліялъ вѣтеръ, и который дѣлалъ 16 метр. въ секунду.

Нѣтъ сомнѣнія, что многія изъ перелетныхъ птицъ пользуются попутнымъ вѣтромъ, т. е. летятъ при перелетахъ по вѣтру. Такъ, нѣкоторыя изъ мелкихъ пѣвчихъ птицъ появляются въ Германіи весною вмѣстѣ съ фёномъ, т. е. съ сильнымъ южнымъ вѣтромъ. Птица, летящая со скоростью въ 24 метра можетъ при вѣтрѣ въ 8 метр. въ секунду летѣть по вѣтру вдвое скорѣе, чѣмъ противъ вѣтра. Птицы могутъ, кромѣ того, ускорять свой полетъ, забираясь на значительную высоту надъ землей; опыты съ воздушными шарами показали, что сила вѣтра съ высотою вообще возрастаетъ: если у поверхности земли скорость вѣтра равна 5 метр. въ секунду, то на высотѣ 1000 метр. она равна 9 м., на высотѣ 2000 м.—10, на высотѣ 3000 м.—12, на высотѣ 4000 м.—14. Далѣе,—направленіе вѣтра на высотѣ можетъ быть болѣе благопріятное, чѣмъ внизу. Такимъ образомъ, существуетъ рядъ причинъ, въ силу которыхъ перелетъ птицъ часто происходитъ на значительной высотѣ. Однако предположеніе Гетке, что перелетныя птицы летятъ на высотѣ 8000—15000 метр., должно считаться невѣроятнымъ: на высотѣ 8000 м. господствуетъ средняя температура въ—46° Ц., на высотѣ 10000 м. въ—53° Ц., а давленіе воздуха тамъ равно лишь 268 и 198 м. м. При такой температурѣ мелкія птицы позамерзали бы; невѣроятно также, чтобы птицы, живущія не на высотахъ, могли бы приспособляться къ столь низкому давленію воздуха. Ал. ф. Гумбольдъ на Котопахи на высотѣ 4350 м. видѣлъ надъ собою кондора и опредѣлилъ высоту его полета надъ уровнемъ моря въ 7300 метр., но въ данномъ случаѣ передъ нами горная птица, живущая въ разрѣженномъ воздухѣ,—жители горъ и горные звѣри гораздо дольше не захварываютъ горною болѣзнью, наступающею вслѣдствіе разрѣженія воздуха, чѣмъ обитатели долинъ. Тоже слѣдуетъ сказать и объ орлахъ, грифахъ и альпійскихъ воронахъ, встрѣченныхъ братьями Шлагинвейтъ въ Гималаяхъ на высотѣ 7000 м Во время научныхъ полетовъ на воздушныхъ шарахъ въ настоящее время обращаютъ нѣкоторое вниманіе на высоту полета птицъ: одинъ жаворонокъ былъ встрѣченъ на высотѣ въ 1900 м., одинъ орелъ—на высотѣ 3000 м., но выше ихъ не наблюдали ни одной птицы. Нужно думать, однако, что птицы гораздо раньше замѣчаютъ шаръ, чѣмъ аэронавты птицъ, и что онѣ при видѣ такого необыкновеннаго для нихъ явленія сворачиваютъ въ сторону. На основаніи всѣхъ данныхъ можно принять съ извѣстною вѣроятностью, что птицы часто летаютъ на высотѣ 1000—2000 м., а иногда и выше.

Пролетаемыя птицами разстоянія давно уже поражали людей. Во время одной охоты возлѣ Фонтенебло французскій король Генрихъ II выпустилъ сокола, который черезъ день былъ пойманъ на островѣ Мальтѣ, т. е. за 1400 к. м. оттуда. Извѣстный почтовый голубь «Гладіаторъ» пролетѣлъ меньше, чѣмъ въ одинъ день, путь въ 530 к. м. отъ Тулузы до Версаля. Однако сравнительно съ полетами нѣкоторыхъ перелетныхъ птицъ эти цифры еще незначительны. Какъ самый достовѣрный примѣръ, мы приведемъ одну американскую ржанку, Charadrius virginicus Naum.; она гнѣздится въ Лабрадорѣ, а зимуетъ въ сѣверной Бразиліи; свой перелетъ она совершаетъ черезъ море, такъ что не имѣетъ возможности отдыхать въ дорогѣ: во время перелетовъ безчисленныя стаи этихъ птицъ наблюдаютъ на 250 к. м. къ востоку отъ Бермудскихъ о-овъ. Такимъ образомъ, свой путь, болѣе чѣмъ въ 5500 к. м., онѣ пролетаютъ въ одинъ пріемъ.

Картина полета у каждаго рода птицъ и даже почти у каждаго вида характерна, и такой знатокъ птицъ и наблюдатель, какъ Іог. Андр. Науманъ, могъ по полету различать птицъ. Если бы удалось разныя формы полета свести на анатомическія особенности птицы, то это было бы тріумфомъ анализа строенія и движенія крыла. Отчасти это уже удалось; опредѣленный отпечатокъ полету придаютъ, напр., не число взмаховъ крыльями, а величина крыльевъ: между прямолинейнымъ, тяжелымъ и торопливымъ полетомъ зимородка или оляпки, жужжащихъ своими крыльями, и между красивымъ постоянно мѣняющимся, то ускоряющимся, то замедляющимся полетомъ ласточки—колоссальная разница. У короткихъ крыльевъ концы короткихъ маховыхъ перьевъ, особенно если они расположены подъ большимъ угломъ къ плечевой кости, не такъ легко загибаются давленіемъ воздуха, какъ концы длинныхъ маховыхъ перьевъ у длинныхъ крыльевъ; поэтому при опусканіи крыла они ударяютъ о воздухъ подъ меньшимъ наклономъ къ горизонтальной плоскости и слѣдовательно по паралеллограмму силъ слагаемая, поднимающая птицу кверху, должна преобладать надъ слагаемой, толкающей ее впередъ. Вотъ чѣмъ, вѣроятно, объясняется своеобразный волнистый полетъ мелкихъ птицъ, какъ у синицъ, зябликовъ, дятловъ: онѣ дѣлаютъ нѣсколько быстрыхъ ударовъ крыльями и при этомъ поднимаются на нѣкоторую высоту кверху, потомъ онѣ складываютъ крылья и, пользуясь пріобрѣтенной живой силой, несутся въ воздухѣ, не махая крыльями и опускаясь снова ниже; затѣмъ опять махаютъ крыльями, опять поднимаются выше и т. д. Торопливый «гребной» полетъ,—напр., голубя или сокола,—ясно отличается отъ спокойнаго полета птицъ, способныхъ парить, какъ аиста или орла: у первыхъ большія маховыя перья очень тверды, и птицы могутъ, если спѣшатъ, такъ взмахивать крыльями, что концы послѣднихъ почти сходятся надъ спиною птицы; наоборотъ, у вторыхъ маховыя перья не могутъ выдержать такого напряженія, эти птицы не такъ сильно взмахиваютъ крыльями, но благодаря легче сгибаемымъ подъ напоромъ воздуха маховымъ перьямъ, воздухъ сильнѣе толкаетъ птицу впередъ.

Полетъ безъ ударовъ крыльями наблюдается у птицъ довольно часто. Многія быстро летающія птицы, какъ ласточки или хищныя птицы, могутъ проноситься нѣкоторое пространство по воздуху безъ взмаховъ крыльями; голубь, заканчивающій свой полетъ, или ворона, слетающая съ дерева, держатъ свои крылья неподвижно. Тѣло птицы двигается здѣсь безъ помощи крыльевъ живою силою, развивающеюся или какъ результатъ полета, или какъ слѣдствіе ускоренія отъ дѣйствія силы тяжести. Получающійся при этомъ противный (относительный) вѣтеръ давитъ на наклонную плоскость нижней поверхности тѣла птицы и удерживаетъ птицу въ воздухѣ, уменьшая ея скорость: такая птица напоминаетъ бумажнаго змѣя, но змѣй остается привязаннымъ къ нити, птица же передвигается пріобрѣтенной ею живою силою.

Такое скольженіе по воздуху безъ помощи крыльевъ можетъ продолжаться, конечно, лишь короткое время и этимъ существенно отличается отъ «паруснаго» полета, при которомъ птица въ теченіи часовъ носится въ воздухѣ безъ взмаховъ крыльями. Для скользящаго полета достаточно относительнаго вѣтра, для паруснаго полета—необходимъ абсолютный вѣтеръ. Поэтому парусный полетъ мы наблюдаемъ обыкновенно въ вышинѣ, гдѣ воздухъ находится въ движеніи; мы видимъ, какъ во время него высоко надъ нами описываетъ свои круги какая нибудь хищная птица или аистъ. Иногда можно наблюдать этотъ полетъ надъ моремъ, надъ которымъ воздухъ также постоянно движется. Нѣтъ птицъ съ паруснымъ полетомъ, которымъ не былъ бы свойственъ и гребной полетъ: безъ взмаховъ крыльями грифъ не могъ бы достичь высокихъ, движущихся воздушныхъ слоевъ, а несущаяся паруснымъ полетомъ чайка—не могла бы пролетѣть мимо скалы, защищающей ее отъ вѣтра.

Попробуемъ теперь уяснить себѣ, какъ пользуется птица живою силою вѣтра во время паруснаго полета. Самый существенный фактъ, какъ было прекрасно доказано Альборномъ, состоитъ въ томъ, что птица держитъ при этомъ свои крылья наклонно къ вѣтру. Только при такомъ положеніи она можетъ использовать живую силу вѣтра.

Однако держаться такъ своими собственными силами она не въ состояніи, такъ какъ сила тяжести поворачиваетъ ее горизонтально. Слѣдовательно она должна пользоваться для этого особою силою, и такою силою является центробѣжная сила. Центробѣжная сила обнаруживается при движеніи по кругу, по эллипсису или вообще по кривой; поэтому парусный полетъ никогда не происходитъ по прямой линіи, а всегда по изогнутой, хотя бы въ отдѣльныхъ своихъ частяхъ. Мы знаемъ, что лошадь, бѣгущая по кругу въ манежѣ, или велосипедистъ, ѣдущій по эллипсису на циклодромѣ, также какъ мы сами, дѣлая на всемъ бѣгу крутой поворотъ, наклоняемъ свое тѣло, чтобы сохранить равновѣсіе внутрь круга или описываемой дуги. Сила, заставляющая такъ поступать, представляетъ равнодѣйствующую двухъ силъ: силы тяжести, дѣйствующей въ вертикальномъ направленіи, и центробѣжной силы, отбрасывающей тѣло въ сторону. Описывая дугу, тѣло должно въ каждый данный моментъ измѣнять направленіе своего движенія,—иначе, слѣдуя закону инерціи, оно пойдетъ по касательной. Центробѣжная сила старается повернуть птицу центромъ тяжести наружу, т. е. иначе говоря, старается положить птицу бокомъ, при чемъ срединная (сагитальная) плоскость тѣла ея будетъ лежать горизонтально, спина будетъ направлена внутрь круга, а брюхо — наружу. Наоборотъ, подъ вліяніемъ силы

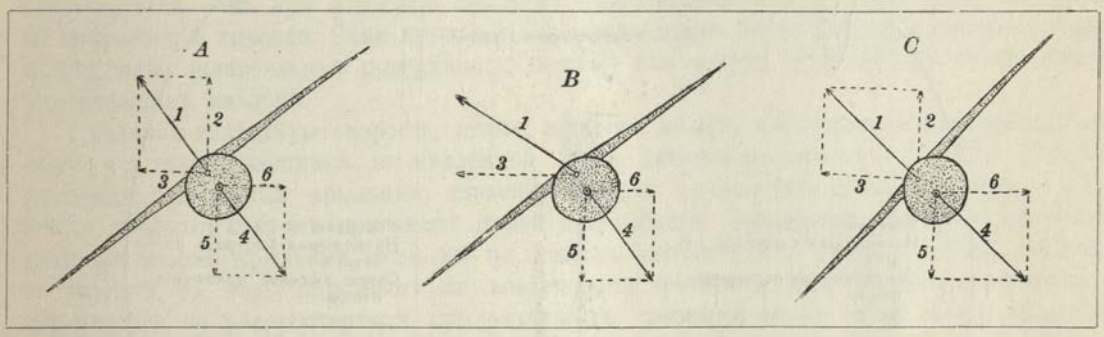


Рис. 161. **Наклонное положеніе тѣла птицы во время полета по кругу.** Птица несется силою вѣтра, которая дѣйствуетъ перпендикулярно на нижнюю поверхность крыльевъ и прикладывается къ средней точкѣ тѣла на уровнѣ крыльевъ (*1*); эта сила можетъ быть разложена на отвѣсную, поддерживающую птицу (*2*), и на горизонтальную, сообщающую птицѣ ускореніе (*3*). Съ другой стороны на тѣло птицы, прикладываясь къ центру тяжести его, дѣйствуетъ въ вертикальномъ направленіи сила тяжести (*5*), а въ горизонтальномъ—центробѣжная сила (*6*); если равнодѣйствующая ихъ (*4*) направлена въ противуположную сторону силѣ вѣтра и равна ей, то птица находится въ равновѣсіи (*A*). Если съ усиленіемъ вѣтра (*1*) это равновѣсіе временно нарушается (*B*), то оно можетъ быть снова возстановлено птицею, которая должна для этого описывать меньшіе круги и этимъ увеличить дѣйствіе центробѣжной силы: тогда тѣло птицы подъ вліяніемъ двухъ противуположныхъ силъ (*1* и *4*) принимаетъ болѣе наклонное положеніе (*C*). По Альборну.

тяжести птица поворачивается спиною кверху, а брюшною стороною, ближе къ которой лежитъ центръ тяжести,—книзу. Взаимодѣйствіе обѣихъ силъ поворачиваетъ птицу спиною косо—кверху—внутрь (рис. 161). Инерція птицы или центробѣжная сила возрастаютъ вмѣстѣ съ увеличеніемъ тяжести тѣла, съ увеличеніемъ скорости его движенія и съ увеличеніемъ кривизны его пути. А такъ какъ для паруснаго полета центробѣжная сила должна быть настолько велика, чтобы быть въ состояніи поставить тѣло въ косое положеніе, то парусный полетъ возможенъ только для большихъ, достаточно тяжелыхъ птицъ. При болѣе сильномъ вѣтрѣ онѣ пріобрѣтаютъ большую скорость и должны описывать меньшіе круги, чтобы развить большую центробѣжную силу и балансировать противъ порывовъ вѣтра.

Въ кругѣ, который описываетъ парящая птица, можно отличить двѣ половины, двѣ дуги, въ которыхъ птица находится при совершенно различныхъ условіяхъ,—дугу, или часть круга, обращенную къ вѣтру, и дугу, повернутую отъ вѣтра, или навѣтренную и подвѣтренную стороны (рис. 162). Въ навѣтренной части круга птица подставляетъ вѣтру свою нижнюю сторону, а вѣтеръ сообщаетъ ей постоянное ускореніе, такъ что скорость ея постепенно возрастаетъ; ускореніе всего больше на срединѣ навѣтренной части, а къ концу ея уменьшается. Если положеніе птицы довольно наклонно, то слагаемая сила

вѣтра, дѣйствующая снизу вверхъ, можетъ быть уменьшена въ пользу слагаемой, двигающей птицу впередъ, и птица будетъ въ навѣтренной сторонѣ круга нѣсколько опускаться. На границѣ между навѣтренною и подвѣтренною частями круга птица достигаетъ наибольшей быстроты и въ то же время опускается наиболѣе низко; здѣсь уже нѣтъ ускоренія. Съ помощью скорости, пріобрѣтенной въ навѣтренной части круга, птица должна теперь пролетѣть подвѣтренную часть и снова достичь прежней высоты. Наибольшее затрудненіе, предстоящее ей здѣсь, составляетъ дующій ей въ спину вѣтеръ: если она будетъ сохранять прежнее положеніе своего тѣла, обусловленное дѣйствіемъ силы тяжести и центробѣжной, то вѣтеръ отнесетъ ее книзу. Пока она движется въ томъ же направленіи, что и вѣтеръ, т. е. пролетаетъ первую четверть подвѣтренной части, и пока ея скорость больше скорости вѣтра, она не испытываетъ его дѣйствія, но чѣмъ болѣе ея путь при-

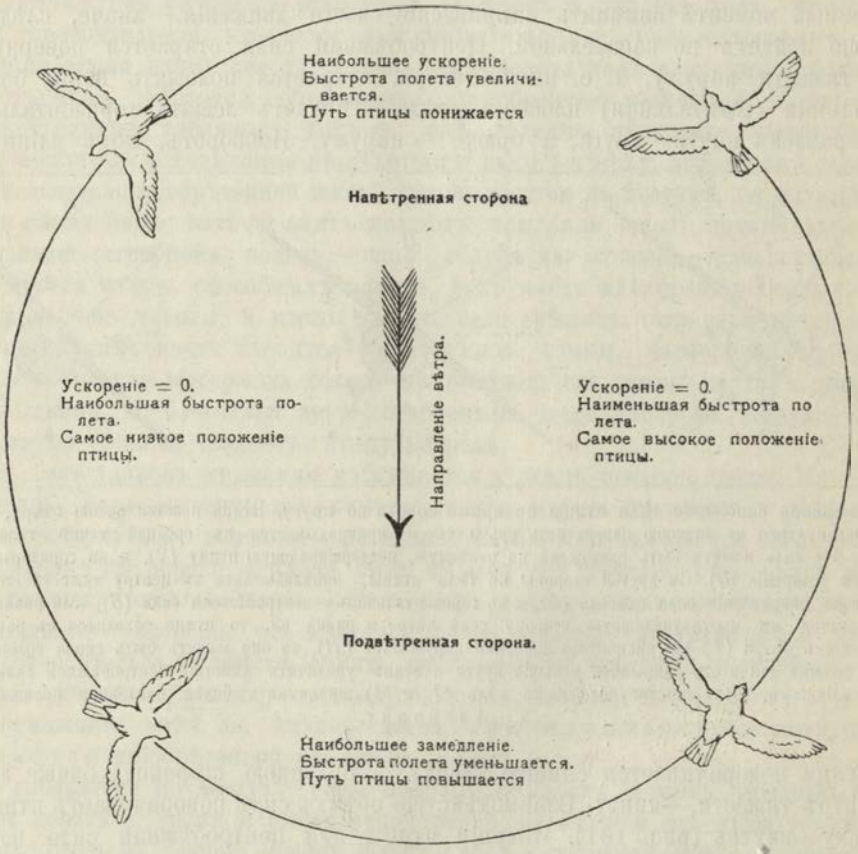


Рис. 162. Схема паруснаго полета по кругу. По Альборну.

нимаетъ направленіе перпендикулярное къ направленію вѣтра, тѣмъ дѣйствіе его становится замѣтнѣе. Избѣжать его дѣйствія птица можетъ двоякимъ способомъ. Во-первыхъ, она можетъ поставить свое тѣло косо къ направленію полета, сообразно вѣтру полета, слагающемуся изъ вѣтра абсолютнаго и вѣтра относительнаго. При большихъ кругахъ и слабомъ вѣтрѣ, когда новое направленіе птицы мало отличается отъ ея пути, птица измѣняетъ свое положеніе безъ затрудненія. Во-вторыхъ, она можетъ вывести продольную ось своего тѣла изъ горизонтальной плоскости и поставить ее наклонно; тогда уголъ наклона летательной поверхности тѣла къ вѣтру увеличится и вѣтеръ будетъ улавливаться нижней поверхностью птицы. Въ результатѣ птица въ подвѣтренной части круга будетъ подниматься. Въ концѣ этой части скорость ея очень уменьшается, но птица достигаетъ здѣсь высшей точки своего пути. Переходя затѣмъ въ навѣтренную часть круга и снова опускаясь, она опять съ помощью своей тяжести и вѣтра, дѣйствующаго теперь на нижнюю

ея сторону, развиваетъ все большую скорость полета, чтобы воспользоваться ею въ подвѣтренной части круга и т. д...

Если поднятіе въ подвѣтренной части круга не уничтожается вполнѣ опусканіемъ въ навѣтренной части, то птица съ помощью вѣтра можетъ подниматься винтомъ все выше и выше. Если же птица пользуется скоростью, пріобрѣтенною въ навѣтренной части круга, прежде всего для того, чтобы пролетѣть нѣкоторое разстояніе по касательной, а затѣмъ, сдѣлавъ петлю и, поднявшись въ подвѣтренной части, она снова развиваетъ скорость и снова летитъ по касательной, то она можетъ безъ взмаховъ крыльями пролетѣть значительное пространство въ горизонтальномъ направленіи. Такой маневръ часто можно наблюдать у аистовъ, у хищныхъ птицъ, а въ особенности у чаекъ.

У парящихъ птицъ летательныя мышцы менѣе развиты, чѣмъ у птицъ, пользующихся всегда гребнымъ полетомъ, потому что для паруснаго полета не нужно никакого особеннаго напряженія мускуловъ: птица должна лишь удерживать крылья отъ движенія при давленіи на нихъ воздуха. Работа маховыхъ перьевъ также менѣе значительна, и поэтому они не столь тверды. Волокна грудныхъ мышцъ идутъ болѣе перпендикулярно къ грудной кости, тогда какъ у птицъ съ гребнымъ полетомъ эти волокна идутъ косо впередъ, такъ какъ при опусканіи крыльевъ сопротивленіе воздуха дѣйствуетъ на крылья по направленію кпереди. Сами крылья у парящихъ птицъ болѣе плоски и имѣютъ сравнительно болѣе значительную поверхность; поэтому они могутъ использовать вѣтеръ полета при меньшемъ наклонѣ.

Развивъ извѣстную скорость, птица, конечно, можетъ пользоваться или горизонтальнымъ, или поднимающимся по наклонной линіи движеніемъ воздуха и летѣть большое разстояніе, не двигая крыльями; давленіе воздуха уравновѣшиваетъ ея тяжесть. Нѣтъ нужды предполагать, что при этомъ птица производитъ невидимыя для насъ дрожащія движенія своими крыльями; если мы не можемъ замѣтить ихъ снизу у птицы, парящей въ вышинѣ, то, вѣдь, подобными же воздушными теченіями пользуется и альбатросъ, а онъ носится на распростертыхъ крыльяхъ надъ гребнями волнъ возлѣ самой поверхности моря.

До сихъ поръ мы разсматривали отношенія между полетомъ и спеціальными органами полета (крыльями), — но весь организмъ птицы приспособленъ къ этой способности летать. Кости птицъ при возможной экономіи матеріала построены съ возможною прочностью. Длинныя кости представляютъ трубчатыя кости, но содержатъ въ себѣ не костный мозгъ, какъ у млекопитающихъ, а воздушныя полости. Также и въ другія кости заходитъ система воздушныхъ пространствъ, проникающихъ черезъ все тѣло птицы и стоящихъ въ связи съ ея органами дыханія, о чемъ далѣе мы будемъ говорить подробнѣе. Поэтому скелетъ птицъ легче скелета млекопитающихъ такой же величины. Напр., у домашняго гуся (вѣсомъ около 3800 гр.) вѣсъ скелета составляетъ 13,4% вѣса всего тѣла, а у одинаковаго съ нимъ по вѣсу макака (Inuus cynomolgus L.) — 16,8%; у чижа онъ равенъ 6,6% вѣса тѣла, а у равной по вѣсу домашней мыши—8,4%; у королька—7,14%, а у землеройки (Sorex vulgaris) — 8%. При меньшей массивности скелетъ птицъ былъ бы менѣе проченъ, если бы костное вещество его не было вообще прочнѣе костнаго вещества млекопитающихъ. Это зависитъ отъ большаго содержанія въ немъ неорганическихъ солей: въ то время какъ кости зайца содержатъ въ себѣ 75,15% неорганическихъ зольныхъ веществъ, въ скелетѣ вальдшнепа ихъ заключается около 80%, а въ скелетѣ горлицы даже до 84,3%. Вслѣдствіе значительнаго содержанія солей, кости птицъ болѣе хрупки, чѣмъ кости млекопитающихъ, и легче разламываются на острые осколки; вотъ почему, напр., ихъ неохотно поѣдаютъ собаки.

Переднія конечности птицъ, превратившись въ крылья, потеряли свое первоначальное назначеніе и прежде всего перестали участвовать въ поддержкѣ тѣла; эта задача всецѣло выполняется задними конечностями. Какъ у всѣхъ двуногихъ животныхъ, ноги птицъ должны быть связаны съ туловищемъ болѣе прочно. Поэтому тазъ птицъ сильно развитъ, имѣетъ значительные размѣры и плотно соединенъ съ позвоночникомъ. Благо-

даря значительному перемѣщенію бедрянаго сочлененія напередъ, ноги птицъ отодвинуты настолько кпереди, что для удержанія равновѣсія тѣла позвоночникъ не долженъ держаться такъ прямо, какъ у многихъ двуногихъ позвоночныхъ (напр., человѣка или кенгуру). Пользоваться передними конечностями для схватыванія—птицы разумѣется, также не могутъ; для этого имъ служитъ ихъ клювъ, замѣняющій имъ руку: онѣ берутъ имъ свою пищу, приводятъ въ порядокъ опереніе, строютъ гнѣзда и т. д. Длина и подвижность шеи, поражающая насъ при сравненіи птицъ съ короткошеими пресмыкающимися или съ шеей изъ 7 позвонковъ млекопитающихъ, тѣсно связана съ разнообразнымъ употребленіемъ птицами своего клюва. Необыкновенно энергичное пищевареніе, происходящее въ железистомъ и мускулистомъ желудкѣ птицъ, препятствуетъ застаиванію пищи въ кишкахъ, что для летающаго животнаго имѣетъ свое значеніе. Въ то время какъ въ другихъ группахъ животнаго царства по крайней мѣрѣ нѣкоторые виды являются живородящими, всѣ птицы безъ исключенія кладутъ яйца, при чемъ одновременно для кладки созрѣваетъ только одно яйцо. Развитіе большаго количества дѣтенышей въ яйцеводахъ обременяло бы летающее животное. Правда летучія мыши относятся къ живородящимъ животнымъ, но плодовитость ихъ очень незначительна: лучше летающія узкокрылыя летучія мыши приносятъ ежегодно по два дѣтеныша, а хуже летающія ширококрылыя только по одному. И дѣйствительно, среди насѣкомыхъ мы встрѣчаемъ формы, у которыхъ самки, благодаря обремененію тѣла яйцами, утратили способность къ полету и отчасти даже потеряли свои крылья, какъ напр., самки свѣтляковъ (Lampyris) или нѣкоторыхъ шелкопрядовъ и пяденицъ (ср. стр. 60).—Такъ способность къ полету, столь характерная для птицъ, накладываетъ свой отпечатокъ на всю организацію ихъ и приводитъ ее къ глубокимъ измѣненіямъ; только съ этой точки зрѣнія можно понять строеніе птицъ.

II. Обмѣнъ веществъ и его органы.

Всѣ тѣ химическія превращенія, которыя происходятъ при непосредственномъ участіи организма и на его пользу, называются обмѣномъ веществъ. Какъ было уже упомянуто выше (на 4 и слѣд. стр.), дѣятельность этихъ процессовъ направлена отчасти на усвоеніе (ассимиляція), отчасти на разложеніе (диссимиляція) сложныхъ химическихъ соединеній. Процессъ обмѣна веществъ состоитъ изъ различныхъ реакцій, послѣдовательно смѣняющихъ другъ друга и имѣющихъ различное значеніе для животнаго организма. Началомъ обмѣна веществъ служитъ поступленіе пищи въ организмъ и ея механическая и химическая обработка; эта обработка подготовляетъ нужныя для организма вещества къ ихъ усвоенію и къ ихъ дальнѣйшимъ превращеніямъ, соотвѣтственно потребностямъ организма; надлежащимъ образомъ переработанныя вещества переносятся, наконецъ, къ мѣстамъ ихъ потребленія. Итакъ, въ организмѣ различается процессъ питанія (въ узкомъ смыслѣ слова), обмѣнъ веществъ и циркуляція переработанныхъ продуктовъ. Параллельно съ этими процессами ассимиляціи въ органахъ, производящихъ работу, совершаются процессы диссимиляціи, состоящіе въ выдѣленіи образовавшихся во время работы продуктовъ разрушенія. Обмѣнъ веществъ служитъ источникомъ энергіи, внѣшнимъ проявленіемъ которой является жизнь. На основаніи этого процессы обмѣна веществъ можно назвать накопленіемъ энергіи, передачей энергіи и ея освобожденіемъ.

А. Питаніе.

1. Пищевыя вещества и ихъ усвоеніе.

Для роста животнаго организма и для поддержанія его жизненныхъ отправленій необходимы опредѣленныя, такъ называемыя, питательныя вещества. Къ нимъ относится всякое вещество, содѣйствующее росту тканей въ организмѣ и возстановляющее его потери. Первое мѣсто среди питательныхъ веществъ принадлежитъ бѣлковымъ веществамъ, такъ какъ они содержатъ всѣ тѣ элементы, которыя входятъ въ составъ животнаго организма и непосредственно усваиваются имъ. Поэтому животное можетъ жить и расти, питаясь исключительно бѣлковой пищей; изъ бѣлковъ образуются всѣ разнообразныя вещества, входящія въ составъ животнаго организма, какъ напр., жиры и такіе углеводы, какъ гликогенъ. Словомъ, бѣлки являются первичной пищей животныхъ, необходимой какъ для построенія новыхъ тканей, обусловливающихъ ростъ организма, такъ и для возстановленія потраченныхъ веществъ. Нѣкоторыя простѣйшія могутъ питаться исключительно бѣлковой пищей и не въ состояніи усваивать никакихъ другихъ веществъ. Другія питательныя вещества, какъ углеводы—крахмалъ и сахаръ, а также жиры не въ состояніи сами по себѣ поддерживать жизнь организма, такъ какъ они не содержатъ главной составной части всякой протоплазмы—азота. Нѣкоторыя жизненныя отправленія совершаются, однако, насчетъ этихъ соединеній. Такъ, они служатъ источникомъ энергіи и тепла и предохраняютъ отъ траты на эти отправленія или драгоцѣнную бѣлковую пищу, или протоплазму тѣла. Такъ, при работѣ мышцъ затрачивается углеводъ гликогенъ, присутствующій въ большомъ количествѣ въ мышцахъ, находящихся въ состояніи покоя. Съ другой стороны извѣстно, что при недостаточномъ количествѣ пищи или полномъ отсутствіи ея на поддержаніе жизненныхъ отправленій быстро тратятся запасы жира въ тѣлѣ. Такимъ образомъ углеводы и жиры предохраняютъ организмъ отъ траты или его азотистыхъ составныхъ частей, или той пищи, которая необходима для его роста.

Иначе говоря, эти соединенія относятся къ такимъ питательнымъ веществамъ, которыя возмѣщаютъ потери организма, а не къ тѣмъ, которыя идутъ на построеніе тканей.

Въ образованіи тканей организма посредственное и непосредственное участіе принимаетъ вода; съ одной стороны она входитъ въ составъ организма, а съ другой—растворяетъ твердыя вещества, употребляемыя организмомъ, подготовляя ихъ къ усвоенію. Также питательнымъ веществомъ является кислородъ. На первый взглядъ можетъ показаться, что нѣкоторыя животныя, по крайней мѣрѣ недолго, напр., лягушки, могутъ жить безъ доступа свободнаго кислорода извнѣ; на самомъ же дѣлѣ они все время не перестаютъ пользоваться кислородомъ, извлекая его изъ живыхъ тканей и разрушая ихъ при этомъ. Такимъ образомъ, на основаніи приведеннаго выше опредѣленія, кислородъ надо причислить къ питательнымъ веществамъ.—Къ питательнымъ веществамъ относятся между прочимъ и опредѣленныя соли, содержащія различныя необходимыя для построенія организма минеральныя элементы,—какъ калій, натрій, желѣзо, фосфоръ и др.

Существуетъ и др. точка зрѣнія на питательныя вещества: къ нимъ относятъ всѣ тѣ вещества, которыя служатъ источникомъ энергіи для организма. Сразу кажется, что это опредѣленіе и приведенное выше, сводятся къ одному; при болѣе же внимательномъ разсмотрѣніи можно замѣтить между ними нѣкоторое различіе. Выяснить это можно на слѣдующемъ примѣрѣ: такое соединеніе какъ вода разлагается лишь при поглощеніи энергіи; понятно, оно не можетъ въ то же время служить и источникомъ энергіи; несмотря на это ее необходимо считать питательнымъ веществомъ, такъ какъ она содержится во всѣхъ живыхъ тканяхъ и необходима для жизни. Алкоголь напротивъ, окисляясь, можетъ доставить организму энергію въ видѣ тепла; между тѣмъ его нельзя причислить къ питательнымъ веществамъ, такъ какъ его употребленіе, какъ источника энергіи, вредно для организма.

Усвоеніе питательныхъ веществъ организмомъ называется питаніемъ. Подъ нимъ не надо разумѣть, однако, одно принятіе пищевыхъ веществъ, т. е. ѣды и питья, такъ какъ пища еще не входитъ въ ткани организма съ поступленіемъ ея въ кишечникъ. Не надо также смѣшивать «пищевыя» и «питательныя» вещества: питательныя вещества входятъ въ составъ пищевыхъ на ряду съ другими частями, которыя не усваиваются организмомъ, напр., волокна древесины въ растительной пищѣ. Вѣрнѣе, къ питанію относить лишь конечный результатъ принятія пищи, а именно всасываніе пищи. Непосредственное всасываніе поступившихъ веществъ возможно лишь въ присутствіи воды и при растворимости въ ней этихъ веществъ. Большая же часть пищи превращается въ растворимыя, легко всасываемыя соединенія химическими реакціями. Эти же реакціи вызываются особыми веществами, вырабатываемыми живымъ организмомъ. Этотъ химическій процессъ измѣненія пищи называется пищевареніемъ. Часто ему предшествуетъ механическая обработка пищи, состоящая въ ея размельченіи и перемалываніи для лучшаго растворенія химическими веществами.

Пищевареніе необходимо не для всѣхъ пищевыхъ веществъ. Такъ, соки цвѣтовъ, содержащіе сахаристыя вещества (глюкозы) слизываются животными и непосредственно усваиваются ими. Кишечныя паразиты тоже всасываютъ безъ предварительной обработки уже готовыя питательныя соки, въ которыхъ живутъ. Къ такимъ веществамъ, усваиваемымъ организмомъ безъ предварительной обработки, относится и кислородъ. Процессъ его усвоенія составляетъ особую функцію питанія, которая разсматривается отдѣльно подъ названіемъ дыханія. Основаніемъ для такого раздѣленія послужило отличіе органовъ дыханія отъ остальныхъ органовъ питанія у высшихъ животныхъ, съ которыхъ началось изслѣдованіе. Этого раздѣленія мы будемъ держаться лишь изъ методическихъ соображеній

Многія другія питательныя вещества или нерастворимы въ водѣ или имѣютъ коллоидальный характеръ, т. е. ихъ растворъ не можетъ диффундировать черезъ животныя перепонки. Ни нерастворимыхъ, ни коллоидальныхъ веществъ организмъ не можетъ всасывать непосредственно. Поэтому они превращаются въ растворимыя химическія соединенія съ помощью разныхъ веществъ, вырабатываемыхъ организмомъ. Такъ напримѣръ,

необходимая многимъ организмамъ известь поступаетъ въ организмъ въ видѣ нерастворимой въ водѣ углекислой соли, но здѣсь она превращается въ растворимый хлористый кальцій, благодаря дѣйствію соляной кислоты, вырабатываемой организмомъ. Многія же пищевыя вещества химически обрабатываются особыми такъ называемыми ферментами, свойственными лишь живымъ организмамъ; въ неорганической природѣ въ такомъ видѣ они не встрѣчаются.

Ферменты имѣютъ исключительное по важности значеніе и при химической обработкѣ пищи, т. е. при превращеніи ея въ растворимыя состоянія, способныя всасываться вещества, и при дальнѣйшемъ потребленіи этихъ веществъ въ тѣлѣ. Дѣйствіе каждаго отдѣльнаго фермента отличается отъ дѣйствія другихъ ферментовъ, но конечный результатъ химической дѣятельности всѣхъ ферментовъ одинъ и тотъ же; онъ состоитъ въ распаденіи сложныхъ и менѣе постоянныхъ соединеній на болѣе простыя и постоянныя. Такъ, нерастворимый крахмалъ подъ вліяніемъ фермента діастаза, находящагося между прочимъ въ слюнѣ млекопитающихъ, превращается въ сахаръ, соединеніе болѣе простое и легко растворимое. Нѣкоторыя растенія, какъ напримѣръ, желтый подмаренникъ (Galium verum L.) и слизистая оболочка четвертаго желудка телятъ и овецъ давно употреблялись при сыровареніи, благодаря ихъ способности свертывать молоко. Это свертываніе происходитъ подъ вліяніемъ сычужнаго фермента. Онъ выдѣляется и въ желудкѣ человѣка и вызываетъ распаденіе бѣлковаго соединенія казеина, находящагося въ молокѣ въ коллоидальномъ состояніи, на два вещества: одно растворяется довольно трудно и выпадаетъ въ видѣ творожистаго осадка, а другое остается растворенным въ молочной сывороткѣ. Эти реакціи распаденія называютъ гидролитическими, такъ какъ въ нихъ участвуетъ вода. Другія реакціи, вызываемыя ферментами, требуютъ участія кислорода, какъ напримѣръ, реакція браженія сахаристыхъ веществъ: здѣсь происходитъ распаденіе сахара на спиртъ и углекислоту при поглощеніи кислорода и подъ вліяніемъ фермента зимаза, содержащагося въ клѣткахъ дрожжевыхъ грибковъ (Soceeharomyces). Это примѣръ такъ называемой реакціи окисленія, происходящей подъ вліяніемъ фермента.

Исходныя (реагирующія) вещества, разлагаемыя ферментами, обладаютъ бо̀льшей скрытой энергіей, чѣмъ продукты распада: такъ сахаръ при сгораніи выдѣляетъ больше тепла, чѣмъ спиртъ, образующійся при его броженіи. Поэтому при этихъ превращеніяхъ и освобождается тепловая энергія.

Отличительная особенность ферментовъ—ихъ неизмѣняемость въ составѣ и количествѣ при вызываемыхъ ими химическихъ измѣненіяхъ. Поэтому небольшимъ количествомъ фермента можно измѣнить чуть-ли не безконечное количество какого-либо вещества. Такъ, нѣкоторое количество діастаза превращаетъ въ 2000 разъ большее количество крахмала въ сахаръ; подъ вліяніемъ же одной части сычужнаго фермента выпадаетъ въ 400.000 разъ бо̀льше казеина.—Не мало аналогичныхъ реакцій встрѣчается и въ неорганической химіи. Такъ, перекись водорода (H_2O_2) разлагается на воду и кислородъ золотомъ, серебромъ, перекисью морганца и др. веществами, особенно если они дѣйствуютъ въ измельченномъ видѣ; муравьиная кислота подъ вліяніемъ рѣдкихъ металловъ, напримѣръ, иридія и др., (въ порошкообразномъ состояніи), разлагается на углекислоту и воду. Въ этихъ реакціяхъ всѣ вызывающія ихъ вещества не измѣняются. Въ химіи такія реакціи называются каталитическими или просто катализомъ. До сихъ поръ достовѣрно не извѣстно въ чемъ заключается дѣйствіе ферментовъ, а гипотезы, придуманныя для объясненія вызываемыхъ ими явленій, еще мало подтверждаются фактами, поэтому мы ихъ и не будемъ касаться. Однако, очень вѣроятно, что основныя причины, вызывающія дѣйствіе ферментовъ и катализъ неорганическихъ веществъ однѣ и тѣ же.

Каждый опредѣленный ферментъ можетъ дѣйствовать на очень ограниченный кругъ веществъ, часто лишь на одно, или на нѣсколько родственныхъ веществъ. Въ этомъ отношеніи ферментъ можно сравнить съ ключемъ, который можетъ запирать только вполнѣ соотвѣтствующій ему замокъ и ни къ какому другому не подходитъ.

Раньше проводили рѣзкую границу между двумя родами ферментовъ. Одни изъ нихъ дѣйствуютъ независимо отъ организма. Напримѣръ, изъ поджелудочной железы можно извлечь вещество, безусловно свободное отъ живыхъ частей, въ которомъ вмѣстѣ съ другими ферментами заключается также ферментъ поджелудочной железы-трипсинъ, разщепляющій бѣлокъ, и дѣйствіе этого трипсина внѣ железы нисколько не ослабѣваетъ. Можно получить этотъ ферментъ и въ сухомъ видѣ, вызвавъ выпаденіе осадка изъ раствора дѣйствіемъ спирта или другими реактивами и высушивъ его; полученный порошекъ сохраняетъ свою способность разлагать бѣлокъ въ водномъ растворѣ. Наоборотъ, изъ дрожжевыхъ клѣтокъ, вызывающихъ спиртовое броженіе сахара (см. выше), невозможно извлечь дѣйствующія составныя части водой или другими реактивами; поэтому думали, что дѣятельность ферментовъ здѣсь тѣсно связана съ жизнью клѣтки и представляетъ ея жизненное проявленіе. Соотвѣтственно этому стали различать неорганизованные ферменты или энзимы, дѣятельность которыхъ не зависитъ отъ производящихъ ихъ клѣтокъ, и организованныя ферменты или ферментативные организмы, дѣйствующіе подобно живой клѣткѣ. Позднѣйшія изслѣдованія это различіе однако сгладили. Такъ Бюхнеру удалось сильнымъ сдавливаніемъ извлечь изъ клѣтокъ дрожжевыхъ грибовъ особый сокъ, который, хотя и обладалъ способностью разлагать сахаръ, но не содержалъ въ себѣ никакихъ живыхъ частей. На основаніи этого опыта въ настоящее время предполагаютъ, что и въ организованныхъ ферментахъ находятся энзимы, но вслѣдствіе непроницаемости для нихъ клѣточныхъ оболочекъ или вслѣдствіе нерастворимости ихъ, ихъ можно извлечь изъ клѣтокъ только раздавливаніемъ.

Въ животномъ организмѣ одни ферменты остаются внутри клѣтокъ, другіе-же выдѣляются ими наружу. Уже у простѣйшихъ мы встрѣчаемъ и тѣ, и другіе ферменты: такъ многія бактеріи дѣйствуютъ ферментами на тотъ субстратъ, на которомъ онѣ живутъ, другими словами—перевариваютъ пищу внѣ своего тѣла; у большинства-же простѣйшихъ пищевареніе происходитъ внутри тѣла. У многоклѣточныхъ встрѣчаются тоже оба вида ферментовъ въ зависимости отъ которыхъ пищевареніе бываетъ или внутриклѣточнымъ, т. е. происходитъ внутри клѣтокъ кишечника, или внѣклѣточнымъ, т. е. сокъ, содержащій ферменты выдѣляется клѣтками въ полость кишекъ и уже тамъ измѣняетъ пищевыя вещества. Однако основного различія между ферментами дѣйствующими внутри и внѣ клѣтокъ—не существуетъ; дѣйствія ихъ вполнѣ сходны между собою, а очень вѣроятно, что и химическій ихъ составъ одинъ и тотъ-же.

Относительно химической природы ферментативно дѣйствующихъ частей клѣтокъ въ наукѣ еще очень мало данныхъ, такъ какъ до сихъ поръ ни разу не удалось очистить эти вещества отъ всѣхъ постороннихъ примѣсей и получить ихъ въ чистомъ видѣ. На основаніи ихъ реакціи сначала предполагали, что это бѣлковыя тѣла, но реакція зависила очевидно не отъ самихъ ферментовъ, а отъ постороннихъ примѣсей. По крайней мѣрѣ относительно нѣкоторыхъ ферментовъ достовѣрно извѣстно, что они не относятся къ бѣлкамъ. Всего вѣроятнѣе предположеніе, что разные ферменты относятся къ различнымъ химическимъ группамъ.

Ферменты сопровождаютъ жизненныя проявленія и въ растительномъ, и въ животномъ царствѣ: и въ простомъ грибкѣ, и въ деревѣ, и въ бактеріи, и въ человѣкѣ. Въ одной и той-же клѣткѣ могутъ находиться даже нѣсколько ферментовъ. Они дѣйствуютъ не только при пищевареніи, но оказываютъ вліяніе на всѣ безъ исключенія процессы обмѣна веществъ; поэтому у высшихъ животныхъ мы ихъ встрѣчаемъ не только въ пищеварительномъ каналѣ и въ его железахъ, но и во многихъ другихъ органахъ тѣла, напримѣръ, въ селезенкѣ, въ мускулахъ. Если нельзя согласиться, что въ дѣятельности ферментовъ заключается сущность жизни, какъ это пытались даже доказывать, то во всякомъ случаѣ они безусловно необходимы для жизни.

Ознакомимся хоть вкратцѣ съ важнѣйшими дѣйствіями ферментовъ при питаніи животныхъ. Наибольшее значеніе имѣютъ ферменты, превращающія самыя важныя нерастворимыя питательныя вещества, въ вещества растворимыя и легко всасываемыя, т. е.

дѣйствующіе на бѣлки, углеводы и жиры. Въ каждомъ животномъ организмѣ происходитъ распаденіе бѣлковъ на болѣе простыя азотсодержащія соединенія; происходитъ это распаденіе подъ вліяніемъ трипсиноподобныхъ ферментовъ, близкихъ по строенію къ трипсину позвоночныхъ, который разлагаетъ бѣлокъ на амміакъ, амидокислоты (напримѣръ, лейцинъ, тирозинъ) и гексозы. У позвоночныхъ разложеніе бѣлковъ производитъ еще другой ферментъ—пепсинъ. Пепсинъ можетъ дѣйствовать лишь въ присутствіи свободной соляной кислоты, трипсинъ-же лучше всего дѣйствуетъ въ нейтральномъ или въ щелочномъ растворѣ. Кромѣ этого различія между ними существуетъ и другое: энергія разложенія пепсиномъ постепенно ослабѣваетъ и его конечные продукты разложенія представляютъ еще довольно сложныя соединенія. Важное значеніе для организма имѣетъ также разложеніе многихъ углеводовъ, а именно нѣкоторыхъ сахаровъ, въ особенности-же крахмала. Крахмалъ образуетъ главную составную часть растительной пищи, но въ естественномъ состояніи не можетъ усваиваться вслѣдствіе своей нерастворимости; въ растворимыя углеводы (декстринъ и мальтозу) онъ превращается діастазомъ,—очень распространеннымъ ферментомъ, какъ въ животномъ, такъ и въ растительномъ царствѣ. Нѣкоторыя животныя, какъ напримѣръ, улитки и рыбы, выдѣляютъ особый ферментъ—цитазу; онъ измѣняетъ клѣтчатку, образующую стѣнки растительныхъ клѣтокъ, очень близкую по строенію къ крахмалу. Наконецъ, большое значеніе для обмѣна веществъ у животныхъ имѣетъ разложеніе жировъ (обмыливаніе). Жиры представляютъ нерастворимое въ водѣ соединеніе глицерина съ различными жирными кислотами:—пальмитиновой, стеариновой, олеиновой. Такъ называемыя липазы, ферменты встрѣчающіеся напримѣръ, въ сокѣ поджелудочной железы обмыливаютъ жиры, т. е. разлагаютъ ихъ на глицеринъ и свободныя жирныя кислоты. Эти же продукты разложенія растворимы въ водѣ и легко всасываются.

2. Различныя способы питанія у животныхъ.

Нѣкоторыя животныя не нуждаются въ ферментахъ для предварительной химической обработки пищи, такъ какъ питаются растворимыми, безъ измѣненій всасывающимися веществами. Въ тѣлѣ нѣкоторыхъ жгутоносцевъ, отношеніе которыхъ къ царству животныхъ еще можетъ оспариваться, и нѣкоторыхъ другихъ инфузорій содержится хлорофиллъ (см. выше стр. 41). При участіи его эти организмы образуютъ изъ неорганическихъ веществъ, а именно изъ воды и углекислоты,—болѣе сложныя органическія соединенія; послѣднія же реагируя съ солями, содержащими азотъ,—образуютъ бѣлковыя вещества. Такой способъ питанія, свойственный главнымъ образомъ зеленымъ растеніямъ, называется—голофитнымъ, а организмы, содержащіе хлорофиллъ—голофитами.

На нѣкоторой глубинѣ въ стоячей загнившей водѣ и во влажной почвѣ находится большое количество растворенныхъ органическихъ веществъ. Они образуются вслѣдствіе гніенія, т. е. разложенія подъ вліяніемъ микроорганизмовъ,—животныхъ и растительныхъ остатковъ. Въ этихъ веществахъ содержатся всѣ элементы необходимые для построенія протоплазмы, почему они и служатъ отличной пищей для разныхъ организмовъ. Питаются ими главнымъ образомъ растенія, называемыя сапрофитами, преимущественно дробянки и др. грибы; среди сапрофитовъ встрѣчаются однако и цвѣтковыя растенія. Такой способъ питанія встрѣчается и у одноклѣточныхъ животныхъ, главнымъ образомъ—жгутиковыхъ (Chilomonas, Astasia); но очень вѣроятно, что такъ питаются и нѣкоторыя инфузоріи и даже низшіе черви. Эти животныя могутъ быть названы—Saprozoa (гнилостными животными).

Наконецъ, нѣкоторые организмы, живущіе въ кишечникѣ другихъ животныхъ питаются уже готовыми, переработанными соками. Это—паразиты, къ которымъ принадлежатъ ленточные черви, круглыя глисты и живущія въ кишкахъ инфузоріи. Но не всѣ паразиты—и даже не всѣ, живущіе въ кишечникѣ,—относятся сюда. Питающіеся, напримѣръ, кровью своего хозяина, поглащаютъ даже въ жидкой плазмѣ крови,—не говоря уже о твердыхъ кровянныхъ шарикахъ,—такія вещества, которыя не могутъ быть прямо усвоены,

такъ какъ не диффундируютъ черезъ органическія перепонки. Слѣдовательно такія паразиты должны переводить свои питательныя вещества въ растворы съ помощью ферментовъ.

Тѣхъ животныхъ, которыя питаются твердою пищею, можно было-бы назвать въ противуположность раньше перечисленнымъ,—«пожирающими». Такія животныя питаются или только растительной пищей, какъ напримѣръ, майскій жукъ или овца, или только животной, какъ морская звѣзда или щука; или, наконецъ, смѣшанной: животной и растительной, какъ воронъ или человѣкъ. На этомъ основаніи мы различаемъ—травоядныхъ животныхъ (herbivora), хищныхъ (carnivora) и всеядныхъ (omnivora).

Большею частью пища, поступившая въ организмъ, не растворяется вся цѣликомъ, такъ какъ нѣкоторыя ея части неперевариміы. Такъ, напримѣръ, хитиновый панцырь жука не растворяется въ желудкѣ птицы, кремневая оболочка діатомовой водоросли—въ плазмѣ инфузоріи, оболочки растительныхъ клѣтокъ, — въ желудкѣ человѣка. Другія вещества обладаютъ различной степенью растворимости въ зависимости отъ различныхъ растворителей; большая или меньшая часть вещества всегда можетъ остаться нерастворенною. Наконецъ, всасывающія клѣтки обладаютъ избирательною способностью къ веществамъ и поэтому не вбираютъ всякій растворъ. Не усвоенныя организмомъ вещества удаляются изъ кишечника въ видѣ кала. Этотъ процессъ или дефекація является необходимымъ слѣдствіемъ питанія твердой пищей. Животныя, питающіяся готовыми, растворенными веществами, не нуждаются въ дефекаціи, такъ какъ усваиваютъ всю пищу безъ остатка, какъ напримѣръ, голофиты, сапрофиты и многіе кишечные паразиты.

Твердой пищей питается значительная часть животныхъ и въ ихъ процессѣ питанія можно отмѣтить слѣдующія отдѣльныя стадіи: 1) поступленіе пищи въ организмъ и ея механическая обработка (если она вообще происходитъ); 2) химическая обработка пищи; 3) усвоеніе питательныхъ веществъ послѣ всасыванія ихъ и 4) дефекація. Мы разсмотримъ эти процессы въ каждой группѣ животныхъ отдѣльно, такъ какъ въ различныхъ группахъ онѣ происходятъ различно.

3. Питаніе у простѣйшихъ.

Между одноклѣточными животными, какъ было упомянуто, выше встрѣчается небольшое число голофитовъ и сапрофитовъ. Многія простѣйшія паразатируютъ или въ тканяхъ и полостяхъ тѣла другихъ животныхъ, или на поверхности ихъ тѣла. Такъ, весь классъ споровиковъ состоитъ изъ клѣточныхъ паразитовъ; многія жгутиковыя и рѣсничныя инфузоріи тоже ведутъ паразатическій образъ жизни и питаются лишь жидкой пищей. Большинство же простѣйшихъ относится къ «пожирающимъ» животнымъ, т. е. употребляетъ твердую пищу.

Способъ поступленія пищи зависитъ отъ устройства поверхности простѣйшаго животнаго. У голыхъ простѣйшихъ болѣе мягкая внутренная эндоплазма окружается слоемъ болѣе плотной, но голой эктоплазмы. Поэтому каждый участокъ на поверхности ихъ тѣла можетъ воспринимать твердыя частички пищи и выдѣлять непереваренныя. Простѣйшіе-же, покрытыя пелликулой, могутъ поглащать твердую пищу только черезъ опредѣленное отверстіе, или вѣрнѣе,—черезъ мѣсто, непокрытое оболочкой; непереваренныя вещества выдѣляются наружу также черезъ подобное-же отверстіе. Такимъ образомъ эти одноклѣточныя имѣютъ ротъ и заднепроходное отверстіе (какъ у многоклѣточныхъ, снабженныхъ кишечникомъ), называемые клѣточнымъ ртомъ (cytostoma) и клѣточною порошицею (cytopyge).

Поступленіе пищи въ тѣло простѣйшихъ особенно удобно наблюдать на амёбѣ. Двигаясь вслѣдствіе переливанія протоплазмы при помощи своихъ ложноножекъ, амеба захватываетъ всевозможныя постороннія тѣльца, встрѣчающіяся ей на пути (рис. 163), мелкія водоросли, кучки бактерій, песчинки, частички красящихъ веществъ, разведенныхъ въ водѣ и т. д. Поступленіе въ тѣло болѣе крупныхъ частицъ пищи, напр. нитей водо-

рослей, сопряжено съ большими затрудненіями: помѣщенный ниже рис. 164 изображаетъ амебу, втягивающую въ свое тѣло подобнаго рода пищу; это происходитъ путемъ постепеннаго измѣненія формы водоросли съ помощью вытягиванія и втягиванія ложноножекъ. Такъ поступаетъ пища въ организмъ всѣхъ простѣйшихъ съ амебообразнымъ движеніемъ, въ томъ числѣ и въ организмъ нѣкоторыхъ жгутоносцевъ.

У фораминиферъ и солнечниковъ протоплазматическія нити, которыя расходятся отъ тѣла по всѣмъ направленіямъ, при соприкосновеніи съ пищей сливаются; къ нимъ наклоняются сосѣднія ложноножки и вся протоплазма ихъ устремляется къ тому мѣсту, гдѣ находится пища. Такимъ образомъ, добыча обволакивается каплей протоплазмы. Затѣмъ ложноножки укорачиваются и втягиваютъ пищу внутрь тѣла. Если такому поступленію пищи препятствуетъ твердая раковина, пронизанная лишь узкими отверстіями, какъ напр., у фораминиферъ, то пища переваривается внѣ клѣтки, въ той небольшой каплѣ протоплазмы, которая собралась вокругъ нея. Солнечники питаются исключительно животной пищей и главнымъ образомъ рѣсничными инфузоріями; при соприкосновеніи съ ложноножками—инфузоріи прилипаютъ къ нимъ и теряютъ способность двигаться, парализованныя, вѣроятно, выдѣленіемъ какихъ либо ядовитыхъ веществъ.

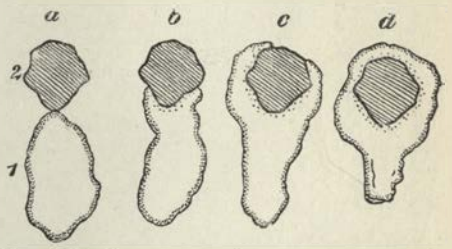


Рис. 163. Четыре послѣдовательныхъ стадіи заглатыванія амёбою (*1*) частицы пищи (*2*). По Румблеру.

Многіе непаразитическіе жгутоносцы, выдѣляющіе пелликулу, какъ напр. большинство монадъ, обладаютъ клѣточнымъ ртомъ, лежащимъ у основанія ихъ жгутика, въ небольшомъ углубленіи. Жгутики пригоняютъ къ этому мѣсту частички пищи, которыя попадаютъ изо рта или въ лежащій близко къ поверхности пузырекъ—ротовую вокуоль, или непосредственно—въ протоплазму.

Рѣсничныя инфузоріи питаются самой разнообразной пищей. Такъ, изъ растеній ими поѣдаются всѣ одноклѣточныя организмы и водоросли, а изъ животныхъ—жгутоносцы, другія рѣсничныя инфузоріи, а нерѣдко и многоклѣточныя животныя, какъ маленькія коловратки, маленькіе рачки, личинки рачковъ и улитокъ. Такимъ образомъ рѣсничныя инфузоріи являются всеядными и въ высшей степени прожорливы: день и ночь онѣ проводятъ въ поискахъ пищи и вслѣдствіе своей прожорливости растутъ поразительно быстро. При обыкновенной комнатной температурѣ (въ 17—18 °C.) туфелька (Paramaecium caudatum Ehrbg.) дѣлится дважды въ теченіи сутокъ, т. е. уже въ 12 ч. ея объемъ увеличивается вдвое. Другія инфузоріи при подобныхъ условіяхъ растутъ еще быстрѣе: Stylonychia pustulata Ehrbg. въ теченіи 12 часовъ дѣлится 3 раза, Glaucoma даже 5 разъ; кромѣ того у нѣкоторыхъ организмовъ быстрота роста еще больше возрастаетъ съ повышеніемъ температуры: такъ, Leucophrys patula Ehrbg. дѣлится при 23—26°C. 7 разъ въ теченіи сутокъ, такъ что изъ одного организма за это время образуется 128 особей. По этимъ цифрамъ можно себѣ представить какое огромное количество пищи истребляютъ эти микроскопическіе организмы по сравненію съ своей величиной.

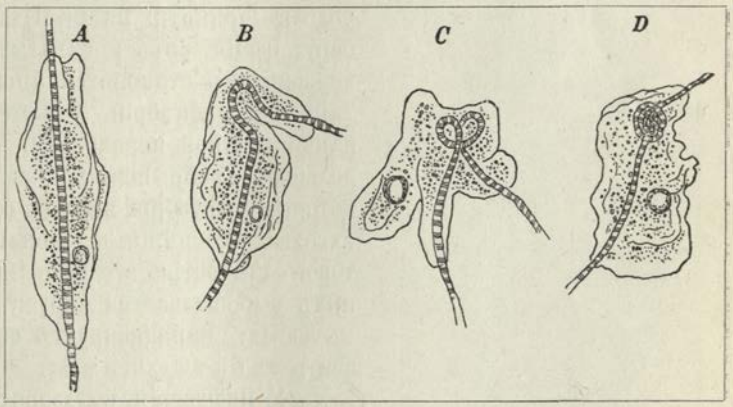


Рис. 164. Четыре послѣдовательныхъ стадіи „пожиранія“ амёбою нитчатой водоросли. По Румблеру.

Всѣ рѣсничныя инфузоріи покрыты пелликулой и поэтому обыкновенно на переднемъ концѣ ихъ тѣла находится клѣточное ротовое отверстіе; оно отсутствуетъ лишь у нѣкоторыхъ паразитирующихъ инфузорій (напр. Opalina), питающихся лишь жидкой пищей Вокругъ рта помѣщаются всякаго рода вспомогательныя механизмы для привлеченія добычи къ этому мѣсту; отъ устройства этихъ приспособленій зависитъ родъ пищи животнаго.

Эти приспособленія бываютъ двухъ родовъ. Въ однихъ случаяхъ, ротовое отверстіе вмѣстѣ съ прилегающей къ нему глоткой помѣщается въ желобковидномъ углубленіи поверхности тѣла (перистомѣ), какъ напр., у Paramaecium bursaria Ehrbg. (табл. 7). Возлѣ рта рѣснички развиваются сильнѣе, чѣмъ на остальной поверхности тѣла, онѣ или окружаютъ перистому въ видѣ спирали, или склеиваются между собою въ волнообразно извивающуюся перепонку (ср. Stentor на таб. 7). Движеніе этихъ органовъ вызываетъ болѣе или менѣе сильный притокъ воды въ углубленіе рта (рис. 165), а съ нимъ увлекается множество пищевыхъ частицъ разнообразной величины. Въ глоткѣ вода находится въ покоѣ и поэтому здѣсь собираются твердыя частицы, подобно дровамъ, скопляющимся въ тихихъ заводяхъ рѣки. Изъ глотки эти вещества попадаютъ въ ротовую вокуоль, образующуюся у ея внутренняго конца. Такимъ-же образомъ поглащаются и непереваримыя вещества, какъ напр. частички прибавленныхъ къ водѣ красящихъ веществъ. Этихъ инфузорій, образующихъ водоворотъ, можно назвать «водоворотными».

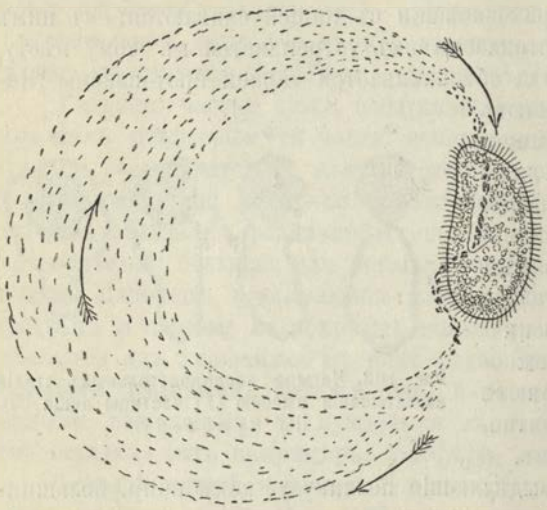


Рис. 165. Туфелька (Paramaecium bursaria Ehrbg.), вызывающая водоворотъ. По Мопа.

У другихъ инфузорій рѣснички не играютъ такой роли въ принятіи пищи. Ихъ замѣняютъ подвижныя губы, окружающія ротъ и схватывающія пищу. Еще болѣе совершеннымъ становится аппаратъ, служащій для схватыванія, у инфузорій, у которыхъ трубчатая глотка выстланна плотной перепонкой, снабженной столбчатыми продольными ребрышками, какъ у Nassula (рис. 166). Нѣкоторыя инфузоріи имѣютъ еще особые органы, помогающіе схватыванію пищи и скопляющіеся въ особенности у ротового отверстія; это такъ называемые—трихоцисты. Изъ нихъ выбрасывается наружу тонкая нить, которая, попадая въ добычу, парализируетъ ее. Этихъ инфузорій можно назвать «хватающими».

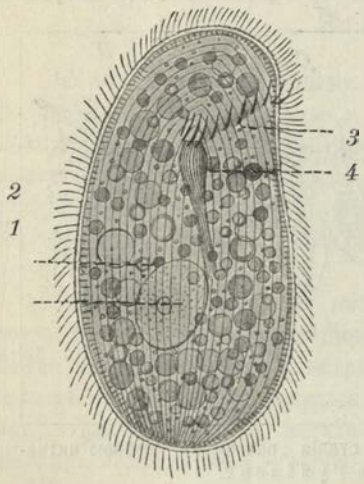


Рис. 166. Nassula elegans Ehrbg. *1* большое ядро, *2* малое ядро, *3* ротовой мерцательный поясокъ, *4* хватательный аппаратъ. По Шевякову.

У инфузорій, водоворотныхъ, и у инфузорій, хватающихъ, родъ пищи различенъ. Исключительно травоядныхъ мы встрѣчаемъ главнымъ образомъ среди водоворотныхъ, и лишь самыхъ мелкихъ—среди хватающихъ. Травоядныя инфузоріи въ большинствѣ случаевъ отличаются неповоротливостью и медленностью въ движеніяхъ и держатся на одномъ мѣстѣ до полнаго истощенія запасовъ пищи. Многія изъ нихъ ведутъ сидячій образъ жизни, какъ напр., сувойка (Vorticella, табл. 7), и только недостатокъ пищи заставляетъ ихъ отрываться отъ мѣста прикрѣпленія и переходить на другое. Къ сидячимъ формамъ относится и родъ Glaucoma изъ хватающихъ инфузорій, о которомъ уже упоминалось.

Къ табл. VII: простѣйшія нашихъ прѣсныхъ водъ. *A* Amoeba proteus Pall., *1* ядро, *2* сократимая вакуоль, *3* поглощеніе пищи (кучки мелкихъ водорослей), *3'* пища внутри энтоплазмы. *B* Arcella vulgaris Ehrbg. *C* Euglena oxyuris Schmarda, — одинъ изъ жгутоносцевъ, *4* жгутикъ, *5* „глазокъ" (stigma). *D* Paramaecium aurelia O. F. Müll., *6* передняя и задняя сократимыя вакуоли съ розетками приводящихъ каналовъ. *E* Paramaecium bursaria Ehrbg., наполненная зоохлореллями, *7* глотка. *F* Stentor coeruleus Ehrbg., *8* адоральный мерцательный вѣнчикъ

9 глотка, *10* пищеварительная вакуоль, *11* четкообразное большое ядро, *12* приводящій каналъ сократимой вакуоли, *13* упругія чувствительныя щетинки между рѣсничками. *G* группа сувоекъ Vorticella nebulifera Ehrbg., *14* міонема ножки, *15* задній мерцательный вѣнчикъ на индивидуумѣ, собираюшемся уплыть, *16* сократимая вакуоль, *17* индивидуумъ, происшедшій путемъ продольнаго дѣленія. *H* Stylonychia mytilus O. F. Müll., бѣгающая по корешку растенія, *18* сократимая вакуоль съ двумя приводящими вакуолями (*19*). *I* Didinium nasutum St., напавшій на Paramaecium, *20* выброшенный изо рта протоплазматическій тяжъ, *21* трихоцисты, выброшенныя Paramaecium для своей защиты. *K* одна изъ сосущихъ инфузорій, Podophrya fixa Ehrbg., *22* сосательныя трубки, *23* ядро; нижній индивидуумъ напалъ на рѣсничную инфузорію и высасываетъ ее. — Увеличеніе въ 250 разъ.

Къ таблъ. VII: простѣйшія нашихъ прѣсныхъ водъ. A Amoeba proteus Pall., 1 ядро, 2 сократимая вакуоля, 3 потопленіе пищи (кучки мелкихъ водорослей), 4 пища внутри эктоплазмы. B Arcella vulgaris Ehrbg. C Euglena oxyuris Schmarda, — одинъ изъ жгутоносцевъ, 4 жгутикъ, 5 „глазокъ" (stigma). D Paramaecium aurelia O. F. Müll., 6 перемѣна и задняя сократимыя вакуоли съ разстояніемъ приводящихъ каналовъ. E Paramaecium bursaria Ehrbg., наполненная зоохлорелліями, 7 глотка. F Stentor coeruleus Ehrbg., 8 вторичный мерцательный вѣнчикъ, 9 глотка, 10 пищеварительная вакуоля, 11 четкообразное большое ядро, 12 приводящій каналъ сократимой вакуоли, 13 упругія удлиненныя щетинки между рѣсничками, 6 группа сухожилій Vorticella nebulifera Ehrbg., 14 міонемы ножки, 15 задній мерцательный вѣнчикъ на нижнемъ, соединяющемся хлопкѣ. H сократимая вакуоля, 17 нижнемъ, проносящій путемъ пропоглоченнаго вѣщества. K Stylonychia mytilus O. F. Müll., бѣгающая по кормовому растенію, 18 сократимая вакуоль съ двумя приводящими каналами (19). 1 Didinium nasutum St., нападающій на Paramaecium, 20 выброшенный изъ рта протоплазматическій тяжъ, 21 трихоцисты, выброшенныя Paramaecium для своей защиты. K одна изъ сосѣднихъ инфузорій. Подобрыя фигуры Ehrbg., 22 соотвѣтныя трубки, 23 ядро; нижній инфузорій нападаетъ на рѣсничкуно инфузоріи и высасываетъ ее. — Увеличеніе въ 250 разъ.

Наши прѣсноводныя простѣйшія животныя.

носцевъ и у водоворотныхъ рѣсничныхъ инфузорій (см. у Stentor, табл. 7). Въ другихъ случаяхъ вокругъ поступившей въ тѣло пищи образуется особая пищеварительная вокуоль. Искусственно примѣшанныя къ пищѣ зернышки лакмуса въ пищеварительной вокуолѣ краснѣютъ, что указываетъ на кислую реакцію содержащейся въ ней жидкости. Ея кислота выдѣляется окружающей протоплазмой, сама-же протоплазма обладаетъ щелочной реакціей. По прошествіи нѣкотораго времени (у амебы 20 минутъ), кислая реакція въ вокуолѣ исчезаетъ. Кислота служитъ для убиванія пищи, такъ какъ перевариваться можетъ лишь уже мертвая пища. Это доказываютъ наблюденія надъ амебами, питающимися бактеріями. Послѣ исчезновенія кислой реакціи въ вокуоль выдѣляется ферментъ, сходный съ трипсиномъ и вызывающій пищевареніе. Во время этого разрушаются лишь переваримыя составныя части пищи; продукты пищеваренія усваиваются организмомъ. Во время пищеваренія вокуоль циркулируетъ въ тѣлѣ, увлекаемая движеніемъ протоплазмы. Съ окончаніемъ пищеваренія всѣ непереваримыя части выбрасываются изъ вокуоли наружу (рис. 168). У формъ, покрытыхъ пелликулой это выдѣленіе совершается черезъ спеціальное отверстіе,—клѣточную порошицу.

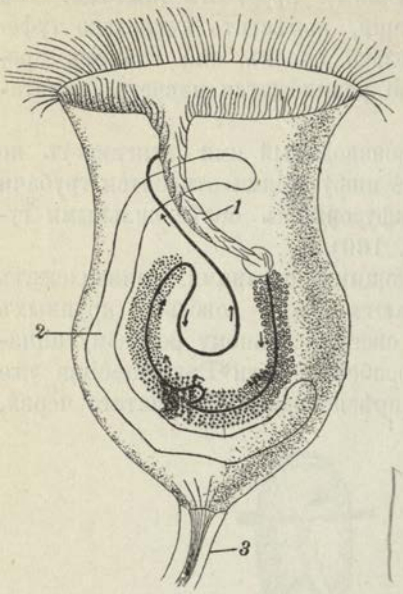


Рис. 168. Схема передвиженія заглоченной пищи у Carchesium (ср. рис. 12). Пища, поступающая въ протоплазму черезъ клѣточный ротъ (*1*), направляется книзу (o o o), остается нѣкоторое время въ покоѣ въ мѣстѣ обозначенномъ крестиками (+ + +), затѣмъ расщепляется (. . .) и растворяется въ клѣточномъ тѣлѣ; непереваренные остатки пищи выталкиваются наружу возлѣ клѣточнаго рта, *2* ядро, *3* ножка съ міонемою. По Гринвуду.

Насколько до сихъ поръ извѣстно, простѣйшія перевариваютъ лишь бѣлковыя вещества. Этотъ фактъ заслуживаетъ вниманія потому, что бѣлковыя вещества представляютъ первичную пищу животныхъ и содержатъ въ себѣ всѣ необходимые для жизни элементы. Въ противуположность бѣлкамъ, жиръ совсѣмъ не усваивается простѣйшими. Перевариваніе же крахмала наблюдалось лишь въ отдѣльныхъ случаяхъ и то въ незначительной степени; измѣненіе крахмала здѣсь сходно съ измѣненіемъ его при прорастаніи сѣмянъ.

4. Питаніе у многоклѣточныхъ.

а) Общій обзоръ.

Колоніи простѣйшихъ образуются отдѣльными клѣтками, вполнѣ однородными, какъ по формѣ, такъ и по отправленію; между-же клѣтками многоклѣточныхъ животныхъ существуетъ раздѣленіе труда, вызывающее разнообразіе въ ихъ строеніи; эта дифференцировка клѣтокъ—составляетъ главное отличіе многоклѣточныхъ отъ простѣйшихъ. Поглащеніе пищи и перевариваніе совершаются у многоклѣточныхъ органами, построенными изъ спеціальныхъ клѣтокъ.

Происхожденіе многоклѣточныхъ отъ одноклѣточныхъ отражается въ ихъ эмбріональномъ развитіи. Такъ, зародышъ на стадіи бластулы представляетъ полый шаръ, стѣнки котораго образованы однимъ слоемъ жгутиковыхъ клѣтокъ; всѣ эти клѣтки большею частью одинаковой формы и имѣютъ совершенно одинаковое значеніе для зародыша. Съ переходомъ бластулы въ двуслойную гаструлу между клѣтками обоихъ слоевъ происходитъ раздѣленіе труда: внѣшній эктодермическій слой начинаетъ завѣдовать движеніемъ и ощущеніемъ, а внутренній эндодермическій—исключительно питаніемъ (рис. 53, стр. 83). Такое приспособленіе цѣлаго слоя клѣтокъ зародыша вполнѣ соотвѣтствуетъ громадному значенію функціи питанія для организма.

Съ постепеннымъ развитіемъ животнаго между клѣтками внутренняго зародышеваго листка происходитъ дальнѣйшая спеціализація, въ результатѣ которой каждый участокъ

клѣтокъ приспособляется къ спеціальнымъ отправленіямъ. Одновременно возникаютъ разнообразныя части органовъ пищеваренія, съ которыми мы познакомимся при описаніи ихъ функцій.

Гаструла является прототипомъ многоклѣточнаго животнаго съ примитивными органами въ видѣ эктодермическаго покрова и энтодермическаго кишечника. Низшіе Metazoa остаются всю свою жизнь на стадіи гаструлы. Кишечникъ ихъ сообщается съ внѣшней средой однимъ отверстіемъ, служащимъ одновременно и ротовымъ, и заднепроходнымъ. У однихъ изъ нихъ кишечникъ сохраняетъ свою первоначальную форму мѣшка; у другихъ-же развиваются вдающіяся внутрь его перегородки или образуются изъ него различныя выступы; но и въ этомъ случаѣ всѣ клѣтки, выстилающія различные отдѣлы кишечника остаются сходными между собой по строенію. Такъ устроенъ кишечникъ низшихъ многоклѣточныхъ; перевариваніе пищи у нихъ происходитъ, какъ и у простѣйшихъ, внутри клѣтокъ, и послѣ того переваренныя части пищи растворяются и всасываются, а непереваренные остатки выталкиваются изъ клѣтки въ полость кишечника, а оттуда наружу черезъ ротовое отверстіе. Заглатываніе пищи клѣтками совершается такъ-же, какъ и у амебъ: протоплазма кишечныхъ клѣтокъ образуетъ отростки, (которыя изображены на рис. 169 у клѣтокъ печеночнаго двурота, Distomum hepaticum L.); они обволакиваютъ частицы пищи и, втягиваясь обратно въ клѣтку, увлекаютъ ихъ за собой. Сосѣднія клѣтки кишечника часто сливаются своими отростками, вслѣдствіе чего границы между ними мало замѣтно. Въ отличіе отъ кишечнополостныхъ, у губокъ, которыя вообще занимаютъ особое мѣсто въ ряду многоклѣточныхъ, поступленіе пищи совершается такъ, какъ у жгутоносцевъ: частички пищи привлекаются къ клѣткѣ движеніемъ жгутика и затѣмъ переходятъ внутрь клѣтки. Въ обоихъ случаяхъ въ протоплазмѣ образуется вокругъ частичекъ пищи—пищеварительная вакуоль. Чтобы убѣдиться въ переходѣ пищи въ клѣтки, къ ней примѣшиваютъ красящія вещества; у животныхъ съ прозрачнымъ тѣломъ за крупинками краски и за поглащеніемъ ихъ клѣтками можно слѣдить непосредственно, а у непрозрачныхъ животныхъ ихъ легко найти въ клѣткахъ кишечника при ихъ расщипываніи. Изъ клѣтокъ кишечника можно извлечь дѣйствующіе на пищу ферменты. Месниль получилъ слѣдующіе четыре фермента въ жидкости, извлеченной изъ клѣтокъ кишечника актиній: 1) ферментъ, растворяющій бѣлки, 2) ферментъ, превращающій крахмалъ въ сахаръ, 3) ферментъ, обмыливающій жиры и 4) такъ называемый сычужный ферментъ.

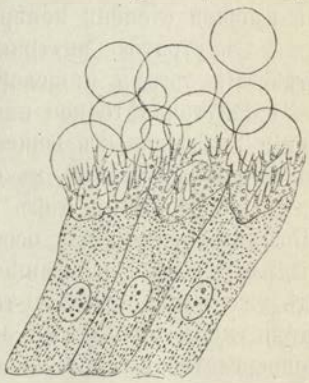


Рис. 169. Клѣтки кишечника печеночнаго двурота во время заглатыванія пищи. По Зоммеру.

Фактъ внутриклѣточнаго пищеваренія у низшихъ животныхъ подтверждаетъ предположеніе о происхожденіи многоклѣточныхъ изъ колоній простѣйшихъ. Такимъ образомъ, многоклѣточныя наслѣдовали у простѣйшихъ ихъ способъ поглащенія пищи. Такъ, при выше упомянутыхъ опытахъ съ окрашенными зернышками, оказалось, что даже эктодермическія клѣтки животныхъ сохранили способность поглащать изъ воды постороннія тѣла. Это явленіе хорошо замѣтно у личинокъ живородящей актиніи Bunodes sabelloides Andr.: при помощи очень короткихъ ложноножекъ она втягиваетъ зернышки кармина въ клѣтки эктодермы; при этомъ наибольшее количество зернышекъ поступаетъ въ молодыя клѣтки. Такою же способностью обладаетъ эпителій на концахъ щупалецъ Actinia equina L.. У гидроидныхъ полиповъ Plumularia сильно развиты такія «пожирающія» эктодермическія клѣтки въ нѣкоторыхъ частяхъ такъ называемыхъ нематофоровъ (nematocalyces); при держаніи этихъ гидроидовъ въ акваріумѣ ихъ гидранты умираютъ и поѣдаются эктодермическимъ эпителіемъ нематофоровъ, у которыхъ отсутствуетъ ротовое отверстіе. Мягкія части ножки гидрантовъ не пропадаютъ и съ наступленіемъ болѣе благопріятныхъ условій вновь разростаются въ гидрантовъ.

Открытiе внутриклѣточнаго пищеваренiя у многоклѣточныхъ, которое вообще было установлено въ 70 годахъ прошлаго столѣтiя знаменитымъ русскимъ ученымъ Мечниковымъ, сначала казалось удивительнымъ. Въ то время были склонны данныя изъ физiологiи человѣка распространять на физiологическiя явленiя и въ остальномъ животномъ мiрѣ. Эта предвзятость тормозила развитiе науки и направляла ее по ложному пути, но тѣмъ не менѣе мы и въ настоящее время не вполнѣ освободились отъ нея.

Столь простые органы пищеваренiя, съ перевариванiемъ пищи внутри клѣтокъ и съ однимъ только отверстiемъ, являющимся какъ входнымъ, такъ и выводнымъ,—мы встрѣчаемъ лишь у животныхъ, относящихся къ низшимъ типамъ многоклѣточныхъ,—къ кишечнополостнымъ и къ плоскимъ червямъ. Губки, причисляемыя обыкновенно къ кишечнополостнымъ, въ отличiе отъ нихъ обладаютъ системою каналовъ съ особымъ выводнымъ отверстiемъ, а изъ плоскихъ червей отдѣльнымъ выводнымъ отверстiемъ кишечнаго канала обладаютъ немертины и коловратки. Внутриклѣточное перевариванiе бѣлковыхъ веществъ наблюдается еще въ выступахъ средней кишки, образующихъ такъ называем. печень, у брюхоногихъ мягкотѣлыхъ; крахмалъ и жиры перевариваются у нихъ съ помощью ферментовъ въ полости кишечника. У высшихъ животныхъ поглощенiе пищи клѣтками кишечника и перевариванiе внутри нихъ неизвѣстно. Долгое время думали, что даже у позвоночныхъ происходитъ поглощенiе клѣтками кишечника при помощи ложноножекъ жира; но это мнѣнiе мало-по-малу теряло своихъ защитниковъ и на нашъ взглядъ кажется въ высшей степени невѣроятнымъ.

Съ утратою внутриклѣточнаго пищеваренiя и съ образованiемъ заднепроходнаго отверстiя органы пищеваренiя становятся болѣе совершенными.

Внутриклѣточное пищеваренiе возможно лишь при непосредственномъ соприкосновенiи питательныхъ веществъ съ клѣтками кишечника, при чемъ пища должна поступать въ кишечный каналъ въ формѣ мельчайшихъ частицъ, или же сами клѣтки должны обладать способностью такъ сказать отдѣлять частички ея отъ болѣе крупныхъ кусковъ. Новая прiобрѣтенная особенность кишечника состоитъ въ томъ, что клѣтки его стали выдѣлять соки, содержащiе въ себѣ пищеварительные ферменты, внутрь кишечной полости, гдѣ уже и происходило теперь перевариванiе пищи. Вмѣстѣ съ тѣмъ функцiи клѣтокъ стали менѣе сложными и могли лучше выполняться. Теперь клѣтки не должны были непосредственно соприкасаться съ пищевыми веществами: химическое измѣненiе веществъ происходило при простомъ пропитыванiи ихъ кишечными соками. Выдѣленiе клѣтками секрета и всасыванiе переваренной пищи могло теперь не прерываться необходимостью выбрасыванiя время отъ времени изъ клѣтки остатковъ непереваренной пищи. Наконецъ, устранялась опасность поврежденiя клѣтокъ кишечника острыми краями и углами частицъ пищи, такъ какъ клѣтки выстилающiя кишечную полость могли теперь не оставаться голыми, а образовать на своей свободной поверхности оболочку, проницаемую для жидкихъ веществъ. Часто для такой защиты ихъ отъ поврежденiй служитъ толстый пограничный слой протоплазмы, состоящiй изъ тонкихъ и плотныхъ палочекъ тѣсно стоящихъ перпендикулярно къ поверхности клѣтки.

Заднепроходное отверстiе образуется на противуположномъ ротовому отверстiю концѣ кишечника. Послѣ образованiя его ротъ служитъ только для принятiя пищи и такимъ образомъ движенiе пищи черезъ ротовое отверстiе по кишечнику не должно время отъ времени прерываться выбрасыванiемъ непереваренныхъ веществъ. Кишечникъ становится настоящимъ каналомъ, по которому происходитъ медленное движенiе пищи всегда въ одномъ направленiи, благодаря перистальтическимъ (волнообразнымъ) сокращенiямъ его стѣнокъ. Существованiе заднепроходнаго отверстiя допускаетъ, далѣе, приспособленiе къ принятiю болѣе значительнаго количества пищи, что уже не мѣшаетъ удаленiю отбросовъ и ради чего часто переднiй отдѣлъ кишечника бываетъ расширенъ.

Обѣ разсматриваемыя особенности въ дифференцировкѣ органовъ пищеваренiя свойственны всѣмъ многоклѣточнымъ, за исключенiемъ кишечнополостныхъ и плоскихъ червей, не считая немертинъ и коловратокъ. Правда, у нѣкоторыхъ кишечнополостныхъ,

напримѣръ, у нѣкоторыхъ медузъ (Rhizostoma) и плоскихъ червей изъ группы морскихъ многовѣтвистыхъ (Polyclada) кромѣ ротового отверстія кишечника существуютъ маленькія, часто очень многочисленныя отверстія, черезъ которыя, несомнѣнно, въ нѣкоторыхъ случаяхъ выталкиваются непереваренныя вещества. Изъ подобныхъ образованій очевидно произошло заднепроходное отверстіе. Но во всякомъ случаѣ это только начало его, развитой-же порошицы ни у одной изъ указанныхъ группъ—нѣтъ. Съ другой стороны отсутствіе порошицы у высшихъ животныхъ,—отсутствіе постоянное, какъ у офіуръ изъ иглокожихъ, или временное, какъ у личинокъ пчелъ или муравьинаго льва,—представляетъ не первичное явленіе, а вторичную атрофію порошицы, дающую животному какое-либо преимущество.

При внутреклѣточномъ перевариваніи пища используется полнѣе, чѣмъ при внѣклѣточномъ: все, что попало въ клѣтку и можетъ растворіться,—растворяется. Но зато рядъ веществъ, которыя могутъ служить пищею, болѣе ограниченъ: могутъ поглащаться лишь мельчайшія частицы продуктовъ распада растительныхъ и животныхъ веществъ или мельчайшіе организмы и при благопріятныхъ обстоятельствахъ—легко схватываемыя части болѣе крупныхъ животныхъ. Части высшихъ растеній,—листья и въ особенности столь богатыя бѣлкомъ и крахмаломъ сѣмена,—изъ этого ряда должны быть исключены. При внѣклѣточномъ пищевареніи число веществъ, могущихъ служить пищею, значительно больше, но использованіе ихъ слабѣе, и этотъ недостатокъ долженъ возмѣщаться болѣе обильнымъ принятіемъ пищи.

Вышеизложенныя отношенія повлекли за собою дальнѣйшую дифференцировку органовъ пищеваренія. Весьма большое значеніе для болѣе полнаго использованія пищевыхъ веществъ имѣло возникновеніе на ряду съ химической еще механической обработки пищи. У кишечнополостныхъ и плоскихъ червей еще нѣтъ никакихъ органовъ пережевыванія пищи; только у коловратокъ имѣется живательный аппаратъ. Эти органы возникаютъ у настоящихъ червей и иглокожихъ, а у моллюсковъ, членистоногихъ и позвоночныхъ становятся постепенно все болѣе совершенными. Обыкновенно эти органы, какъ челюсти, зубы, жевательный желудокъ,—имѣютъ эктодермическое происхожденіе и бываютъ разумно расположены въ началѣ кишечнаго канала,—при входѣ въ ротовую полость или въ передней кишкѣ,—только у птицъ, благодаря особымъ приспособленіямъ, въ жевательный желудокъ превратилась часть эндодермальнаго отдѣла кишечника. Такимъ образомъ, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ добавочными органами пищеварительнаго аппарата, возникшими независимо въ отдѣльныхъ типахъ животныхъ и поэтому построенными въ каждомъ типѣ на свой ладъ. Мы остановимся на нихъ подробнѣе при послѣдующемъ спеціальномъ разсмотрѣніи питанія у различныхъ многоклѣточныхъ.

Дифференцировка происходила также и въ эндодермальномъ отдѣлѣ кишечника, вслѣдствіе чего его работоспособность увеличивалась. И здѣсь она возникла также на почвѣ раздѣленія труда между эндодермальными клѣтками. Сначала всѣ клѣтки кишечника были одинаковы, и каждая изъ нихъ,—если оставить въ сторонѣ такихъ животныхъ, какъ напримѣръ, круглые черви, которые паразитируютъ въ кишечникѣ, окруженные уже переваренными питательными соками,—могла и выдѣлять секреты, и всасывать переваренную пищу. Такое полное сходство между эндодермальными клѣтками мы находимъ между прочимъ у нѣкоторыхъ иглокожихъ, у піявокъ и у нѣкоторыхъ низшихъ щетинконогихъ червей (напримѣръ, у Polygordius). Въ другихъ случаяхъ встрѣчаются различнаго рода клѣтки—вмѣстѣ. Тогда, конечно, нельзя бываетъ сказать безъ спеціальнаго изслѣдованія, что однѣ клѣтки выдѣляютъ только ферментъ, а другія только всасываютъ пищу. Иногда, наоборотъ, второй родъ клѣтокъ съ большимъ вѣроятіемъ можно причислить къ слизистымъ клѣткамъ; онѣ выдѣляютъ секретъ, не имѣющій или почти не имѣющій отношенія къ перевариванію пищи въ собственномъ смыслѣ слова, но все же играющій важную роль: слизь обволакиваетъ пищевыя массы мягкимъ, скользкимъ слоемъ, что облегчаетъ движеніе ихъ по кишечнику и предохраняетъ эпителій кишекъ отъ пораненій объ острые углы и выступы пищевыхъ частицъ. Клѣтки перваго рода также могутъ

*

Открытiе внутриклѣточнаго пищеваренiя у многоклѣточныхъ, которое вообще было установлено въ 70 годахъ прошлаго столѣтiя знаменитымъ русскимъ ученымъ Мечниковымъ, сначала казалось удивительнымъ. Въ то время были склонны данныя изъ физiологiи человѣка распространять на физiологическiя явленiя и въ остальномъ животномъ мiрѣ. Эта предвзятость тормозила развитiе науки и направляла ее по ложному пути, но тѣмъ не менѣе мы и въ настоящее время не вполнѣ освободились отъ нея.

Столь простые органы пищеваренiя, съ перевариваніемъ пищи внутри клѣтокъ и съ однимъ только отверстiемъ, являющимся какъ входнымъ, такъ и выводнымъ,—мы встрѣчаемъ лишь у животныхъ, относящихся къ низшимъ типамъ многоклѣточныхъ,—къ кишечнополостнымъ и къ плоскимъ червямъ. Губки, причисляемыя обыкновенно къ кишечнополостнымъ, въ отличiе отъ нихъ обладаютъ системою каналовъ съ особымъ выводнымъ отверстiемъ, а изъ плоскихъ червей отдѣльнымъ выводнымъ отверстiемъ кишечнаго канала обладаютъ немертины и коловратки. Внутриклѣточное перевариваніе бѣлковыхъ веществъ наблюдается еще въ выступахъ средней кишки, образующихъ такъ называем. печень, у брюхоногихъ мягкотѣлыхъ; крахмалъ и жиры перевариваются у нихъ съ помощью ферментовъ въ полости кишечника. У высшихъ животныхъ поглощенiе пищи клѣтками кишечника и перевариваніе внутри нихъ неизвѣстно. Долгое время думали, что даже у позвоночныхъ происходитъ поглощенiе клѣтками кишечника при помощи ложноножекъ жира; но это мнѣнiе мало-по-малу теряло своихъ защитниковъ и на нашъ взглядъ кажется въ высшей степени невѣроятнымъ.

Съ утратою внутриклѣточнаго пищеваренiя и съ образованiемъ заднепроходнаго отверстiя органы пищеваренiя становятся болѣе совершенными.

Внутриклѣточное пищевареніе возможно лишь при непосредственномъ соприкосновенiи питательныхъ веществъ съ клѣтками кишечника, при чемъ пища должна поступать въ кишечный каналъ въ формѣ мельчайшихъ частицъ, или же сами клѣтки должны обладать способностью такъ сказать отдѣлять частички ея отъ болѣе крупныхъ кусковъ. Новая прiобрѣтенная особенность кишечника состоитъ въ томъ, что клѣтки его стали выдѣлять соки, содержащiе въ себѣ пищеварительные ферменты, внутрь кишечной полости, гдѣ уже и происходило теперь перевариваніе пищи. Вмѣстѣ съ тѣмъ функцiи клѣтокъ стали менѣе сложными и могли лучше выполняться. Теперь клѣтки не должны были непосредственно соприкасаться съ пищевыми веществами: химическое измѣненiе веществъ происходило при простомъ пропитываніи ихъ кишечными соками. Выдѣленiе клѣтками секрета и всасываніе переваренной пищи могло теперь не прерываться необходимостью выбрасыванiя время отъ времени изъ клѣтки остатковъ непереваренной пищи. Наконецъ, устранялась опасность поврежденiя клѣтокъ кишечника острыми краями и углами частицъ пищи, такъ какъ клѣтки выстилающiя кишечную полость могли теперь не оставаться голыми, а образовать на своей свободной поверхности оболочку, проницаемую для жидкихъ веществъ. Часто для такой защиты ихъ отъ поврежденiй служитъ толстый пограничный слой протоплазмы, состоящiй изъ тонкихъ и плотныхъ палочекъ тѣсно стоящихъ перпендикулярно къ поверхности клѣтки.

Заднепроходное отверстiе образуется на противуположномъ ротовому отверстiю концѣ кишечника. Послѣ образованiя его ротъ служитъ только для принятiя пищи и такимъ образомъ движенiе пищи черезъ ротовое отверстiе по кишечнику не должно время отъ времени прерываться выбрасываніемъ непереваренныхъ веществъ. Кишечникъ становится настоящимъ каналомъ, по которому происходитъ медленное движенiе пищи всегда въ одномъ направленiи, благодаря перистальтическимъ (волнообразнымъ) сокращенiямъ его стѣнокъ. Существованiе заднепроходнаго отверстiя допускаетъ, далѣе, приспособленiе къ принятiю болѣе значительнаго количества пищи, что уже не мѣшаетъ удаленiю отбросовъ и ради чего часто переднiй отдѣлъ кишечника бываетъ расширенъ.

Обѣ разсматриваемыя особенности въ дифференцировкѣ органовъ пищеваренiя свойственны всѣмъ многоклѣточнымъ, за исключенiемъ кишечнополостныхъ и плоскихъ червей, не считая немертинъ и коловратокъ. Правда, у нѣкоторыхъ кишечнополостныхъ,

напримѣръ, у нѣкоторыхъ медузъ (Rhizostoma) и плоскихъ червей изъ группы морскихъ многовѣтвистыхъ (Polyclada) кромѣ ротового отверстія кишечника существуютъ маленькія, часто очень многочисленныя отверстія, черезъ которыя, несомнѣнно, въ нѣкоторыхъ случаяхъ выталкиваются непереваренныя вещества. Изъ подобныхъ образованій очевидно произошло заднепроходное отверстіе. Но во всякомъ случаѣ это только начало его, развитой-же порошицы ни у одной изъ указанныхъ группъ—нѣтъ. Съ другой стороны отсутствіе порошицы у высшихъ животныхъ,—отсутствіе постоянное, какъ у офіуръ изъ иглокожихъ, или временное, какъ у личинокъ пчелъ или муравьинаго льва,—представляетъ не первичное явленіе, а вторичную атрофію порошицы, дающую животному какое-либо преимущество.

При внутреклѣточномъ перевариваніи пища используется полнѣе, чѣмъ при внѣклѣточномъ: все, что попало въ клѣтку и можетъ растворіться,—растворяется. Но зато рядъ веществъ, которыя могутъ служить пищею, болѣе ограниченъ: могутъ поглащаться лишь мельчайшія частицы продуктовъ распада растительныхъ и животныхъ веществъ или мельчайшіе организмы и при благопріятныхъ обстоятельствахъ—легко схватываемыя части болѣе крупныхъ животныхъ. Части высшихъ растеній,—листья и въ особенности столь богатыя бѣлкомъ и крахмаломъ сѣмена,—изъ этого ряда должны быть исключены. При внѣклѣточномъ пищевареніи число веществъ, могущихъ служить пищею, значительно больше, но использованіе ихъ слабѣе, и этотъ недостатокъ долженъ возмѣщаться болѣе обильнымъ принятіемъ пищи.

Вышеизложенныя отношенія повлекли за собою дальнѣйшую дифференцировку органовъ пищеваренія. Весьма большое значеніе для болѣе полнаго использованія пищевыхъ веществъ имѣло возникновеніе на ряду съ химической еще механической обработки пищи. У кишечнополостныхъ и плоскихъ червей еще нѣтъ никакихъ органовъ пережевыванія пищи; только у коловратокъ имѣется живательный аппаратъ. Эти органы возникаютъ у настоящихъ червей и иглокожихъ, а у моллюсковъ, членистоногихъ и позвоночныхъ становятся постепенно все болѣе совершенными. Обыкновенно эти органы, какъ челюсти, зубы, жевательный желудокъ,—имѣютъ эктодермическое происхожденіе и бываютъ разумно расположены въ началѣ кишечнаго канала,—при входѣ въ ротовую полость или въ передней кишкѣ,—только у птицъ, благодаря особымъ приспособленіямъ, въ жевательный желудокъ превратилась часть эндодермальнаго отдѣла кишечника. Такимъ образомъ, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ добавочными органами пищеварительнаго аппарата, возникшими независимо въ отдѣльныхъ типахъ животныхъ и поэтому построенными въ каждомъ типѣ на свой ладъ. Мы остановимся на нихъ подробнѣе при послѣдующемъ спеціальномъ разсмотрѣніи питанія у различныхъ многоклѣточныхъ.

Дифференцировка происходила также и въ эндодермальномъ отдѣлѣ кишечника, вслѣдствіе чего его работоспособность увеличивалась. И здѣсь она возникла также на почвѣ раздѣленія труда между эндодермальными клѣтками. Сначала всѣ клѣтки кишечника были одинаковы, и каждая изъ нихъ,—если оставить въ сторонѣ такихъ животныхъ, какъ напримѣръ, круглые черви, которые паразитируютъ въ кишечникѣ, окруженные уже переваренными питательными соками,—могла и выдѣлять секреты, и всасывать переваренную пищу. Такое полное сходство между эндодермальными клѣтками мы находимъ между прочимъ у нѣкоторыхъ иглокожихъ, у піявокъ и у нѣкоторыхъ низшихъ щетинконогихъ червей (напримѣръ, у Polygordius). Въ другихъ случаяхъ встрѣчаются различнаго рода клѣтки—вмѣстѣ. Тогда, конечно, нельзя бываетъ сказать безъ спеціальнаго изслѣдованія, что однѣ клѣтки выдѣляютъ только ферментъ, а другія только всасываютъ пищу. Иногда, наоборотъ, второй родъ клѣтокъ съ большимъ вѣроятіемъ можно причислить къ слизистымъ клѣткамъ; онѣ выдѣляютъ секретъ, не имѣющій или почти не имѣющій отношенія къ перевариванію пищи въ собственномъ смыслѣ слова, но все же играющій важную роль: слизь обволакиваетъ пищевыя массы мягкимъ, скользкимъ слоемъ, что облегчаетъ движеніе ихъ по кишечнику и предохраняетъ эпителій кишекъ отъ пораненій объ острые углы и выступы пищевыхъ частицъ. Клѣтки перваго рода также могутъ

*

удерживать и ту, и другую функцію. Примѣрно такія отношенія мы видимъ въ кишкѣ земляного червя.

Раздѣленіе обѣихъ функцій между различными родами эндодермальныхъ клѣтокъ даетъ животному извѣстное преимущество, такъ какъ при этомъ, какъ при всякомъ раздѣленіи труда, клѣтка, не отвлекаемая другими заботами, можетъ выполнять свою работу болѣе совершенно. Такъ напримѣръ, въ выступахъ средней кишки брюхоногихъ мягкотѣлыхъ расположены рядомъ клѣтки, приготовляющія ферментъ, и клѣтки, всасывающія; если животное голодаетъ, то первыя клѣтки наполняются большими запасами секрета, которые быстро уменьшаются во время принятія животнымъ пищи.

За раздѣленіемъ работы между приготовляющими секретъ и всасывающими клѣтками слѣдовала дальнѣйшая дифференцировка кишечника, которая привела къ развитію сложной системы органовъ пищеваренія. Сначала оба главныхъ рода клѣтокъ эпителія кишечника располагались другъ возлѣ друга, вродѣ, напримѣръ, черныхъ и бѣлыхъ квадратиковъ въ шахматной доскѣ, но съ дальнѣйшимъ раздѣленіемъ работы произошло обособленіе между обоими родами клѣтокъ также и по ихъ размѣщенію. Изъ одной общей кишечной трубки произошли различные, хотя и сообща работающіе органы, расположеніе которыхъ соотвѣтствовало ихъ назначенію. Органы, вырабатывающіе ферменты, эпителій которыхъ состоитъ только изъ секреторныхъ клѣтокъ, располагаются въ начальной части кишечнаго канала, а всасывающій отдѣлъ слѣдуетъ за ними: поэтому пища, переходящая въ него, уже измѣнена ферментами и по крайней мѣрѣ отчасти уже перешла въ растворъ и можетъ всасываться.

Клѣтки, выдѣляющія ферментъ не должны соприкасаться съ питательными веществами, такъ какъ для пищеваренія достаточно, если секретъ ихъ будетъ собираться тамъ, гдѣ находится пища и пропитывать ее. Наоборотъ, всасывающія клѣтки должны непосредственно прикасаться къ переваренной пищѣ, чтобы вбирать изъ нея то, что можетъ всасываться. Этимъ различіемъ между тѣми и другими клѣтками объясняется и различное расположеніе секреторныхъ и всасывающихъ органовъ или участковъ у высшихъ животныхъ. Участки железистаго эпителія образуютъ выпячиванія и болѣе или менѣе обособляются отъ остального эпителія. Такимъ путемъ образовались придаточные органы кишечнаго канала, какъ печень и поджелудочная железа; съ полостью кишечника они соединяются только своими выводными протоками, и лишь у эмбріоновъ существуетъ болѣе тѣсная морфологическая связь ихъ съ кишечнымъ каналомъ.

Настоящія обособленныя пищеварительныя железы встрѣчаются только у позвоночныхъ, у близкихъ къ нимъ оболочниковъ и у головоногихъ. Хотя раньше принимали за печень извѣстныя выпячиванія стѣнокъ кишечника у моллюсковъ и у ракообразныхъ, но болѣе близкое знакомство съ функціей ихъ показало, что сходство ихъ съ железами позвоночныхъ—чисто внѣшнее: эпителій ихъ состоитъ и изъ всасывающихъ, и изъ секреторныхъ клѣтокъ, такъ что они не являются настоящими железами.

Если при внѣклѣточномъ пищевареніи питательныя вещества извлекаются изъ пищи не такъ полно, какъ при внутриклѣточномъ, то съ другой стороны, этотъ недостатокъ уравновѣшивается указаннымъ раздѣленіемъ функціи и увеличеніемъ всасывающей поверхности пищеварительнаго канала, путемъ удлиненія его и образованія складокъ и ворсинокъ.

Вслѣдствіе такого устройства дѣятельность кишечнаго канала становится весьма продуктивной, такъ какъ возможность обрабатывать большее количество пищи соединяется здѣсь съ полнымъ использованіемъ продуктовъ пищеваренія. Это имѣетъ, конечно, не малое значеніе въ борьбѣ за существованіе: животное со столь «цѣлесообразнымъ» устройствомъ органовъ пищеваренія нуждается въ гораздо меньшемъ количествѣ пищи для достиженія опредѣленнаго роста, чѣмъ его конкуренты. Съ другой стороны, вполнѣ возможно, что именно благодаря этимъ приспособленіямъ, животныя способны достигать такого роста, какъ позвоночныя. Между головоногими встрѣчаются также отдѣльныя очень крупныя формы, но и у нихъ въ пищеварительномъ каналѣ происходитъ такое же пол-

ное раздѣленіе труда, какъ у позвоночныхъ. Гигантскіе мертвые осьминоги выбрасываются иногда на берегъ; о жизни ихъ мы знаемъ слишкомъ мало; можетъ быть «тѣ гигантскія морскія змѣи», которыя по временамъ наблюдаются въ разныхъ мѣстахъ, представляютъ этихъ головоногихъ. Во всякомъ случаѣ нельзя сомнѣваться, что значительныхъ размѣровъ животныя могутъ достигать лишь при совершенномъ питаніи, что возможно только при высокомъ развитіи ихъ органовъ пищеваренія.

Мы сдѣлали краткій обзоръ послѣдовательнаго раздѣленія труда, тѣсно связаннаго съ постепеннымъ усовершенствованіемъ пищеварительнаго аппарата. Мы привели лишь отдѣльные типичные примѣры,—въ дѣйствительности же между ними существуютъ самые постепенные переходы. Наши знанія недостаточны, чтобы у каждаго животнаго опредѣлить работу любой части органовъ пищеваренія, и поэтому мы не можемъ относительно любой формы рѣшить, относится ли она по своимъ органамъ пищеваренія къ той или иной группѣ животныхъ или составляетъ между ними переходъ. Это придется намъ особенно чувствовать при послѣдующемъ знакомствѣ съ пищевареніемъ и органами пищеваренія у отдѣльныхъ классовъ животныхъ.

Что касается способа поглощенія пищи, то среди многоклѣточныхъ, за исключеніемъ тѣхъ, которые принимаютъ пищу въ видѣ раствора,—какъ паразиты—изъ кишечнаго сока своего хозяина, — можно различить, какъ и среди рѣсничныхъ инфузорій, животныхъ, производящихъ водоворотъ, и животныхъ, схватывающихъ (эти названія не нуждаются въ дальнѣйшихъ объясненіяхъ).

Вліяніе пищеварительнаго аппарата на остальное тѣло не ограничивается выше приведеннымъ отношеніемъ его къ величинѣ тѣла. У самыхъ примитивныхъ многоклѣточныхъ животныхъ кишечникъ является самымъ древнимъ и самымъ объемистымъ органомъ; все остальное тѣло,—напр., у актиній или у губокъ,—составляетъ только стѣнки пищеварительной полости. Поэтому органы пищеваренія опредѣляютъ собою форму всего животнаго. Это сохраняется до тѣхъ поръ, пока ради добыванія пищи животное не дѣлается болѣе подвижнымъ. Чѣмъ спеціальнѣе становится пища и чѣмъ разборчивѣе въ ней становится животное, тѣмъ больше оно должно двигаться для полученія этой пищи, и тѣмъ важнѣе становятся его органы движенія. И именно эти органы оказываютъ теперь главное вліяніе на внѣшній видъ животнаго.

Послѣ этого общаго обзора питанія у многоклѣточныхъ животныхъ, остановимся подробнѣе на отдѣльныхъ примѣрахъ. При выборѣ этихъ примѣровъ приходится сообразоваться и съ ограниченностью объема нашего труда, и съ неполнотою нашихъ свѣдѣній относительно многихъ животныхъ.

б) Питаніе у кишечнополостныхъ, плоскихъ червей, иглокожихъ и червей.

Всѣ кишечнополостныя питаются исключительно животными, которыя улавливаются ими разнообразными способами. У сидячихъ формъ существуютъ особыя щупальца, которые схватываютъ прикасающуюся къ нимъ пищу и вводятъ ее въ ротовое отверстіе. Свободно плавающіе медузы и гребневики тоже снабжены щупальцами, — но они здѣсь большею частью слишкомъ слабы для удерживанія добычи; они служатъ лишь органами осязанія, пища же схватывается прямо ртомъ, благодаря подвижности всего тѣла или того выроста («ротового стебелька»), на которомъ помѣщается ротъ.

Овладѣваніе добычей часто совершается также съ помощью микроскопическихъ органовъ, представляющихъ такъ называемыя стрекательныя клѣтки у Cnidaria и клейкія клѣтки у гребневиковъ. Болѣе подробное описаніе ихъ см. во второмъ томѣ этого сочиненія.

Кишечная полость Cnidaria тянется черезъ все тѣло ихъ; это даетъ возможность равномѣрно получать пищу всѣмъ частямъ тѣла. Кишечный эпителій беретъ здѣсь на себя еще одну задачу, для выполненія которой у высшихъ животныхъ служитъ особая сосудистая система съ циркулирующими по ней соками, а именно—проведеніе питательныхъ веществъ къ мѣстамъ ихъ потребленія. Кишечникъ имѣетъ только одно отверстіе.

служащее и для принятія пищи, и для выбрасыванія непереваренныхъ веществъ. Съ разнообразіемъ въ устройствѣ кишечника мы познакомились уже раньше (стр. 84—85). Перевариваніе пищи здѣсь происходитъ всегда внутри клѣтокъ. Наблюденія надъ прозрачными формами (напр., надъ Praya изъ отряда трубчатниковъ) показываютъ, что клѣтки кишечника выпускаютъ многочисленные отростки, охватывающіе частички пищи и втягивающіе ихъ въ клѣтку. Такимъ способомъ поглощаются и перевариваются маленькіе мягкіе организмы, служащіе добычей коралловъ и гидроидовъ. Но можетъ показаться удивительнымъ, какъ при такомъ способѣ пищеваренія могутъ поѣдаться большими кораллами (Anthozoa) и медузами даже крупныя животныя съ твердыми покровами, какъ раки, моллюски и рыбы (рис. 170), при чемъ отъ нихъ остаются лишь панцыри, раковины и скелеты. Это казалось необъяснимымъ, если въ полость кишечника не

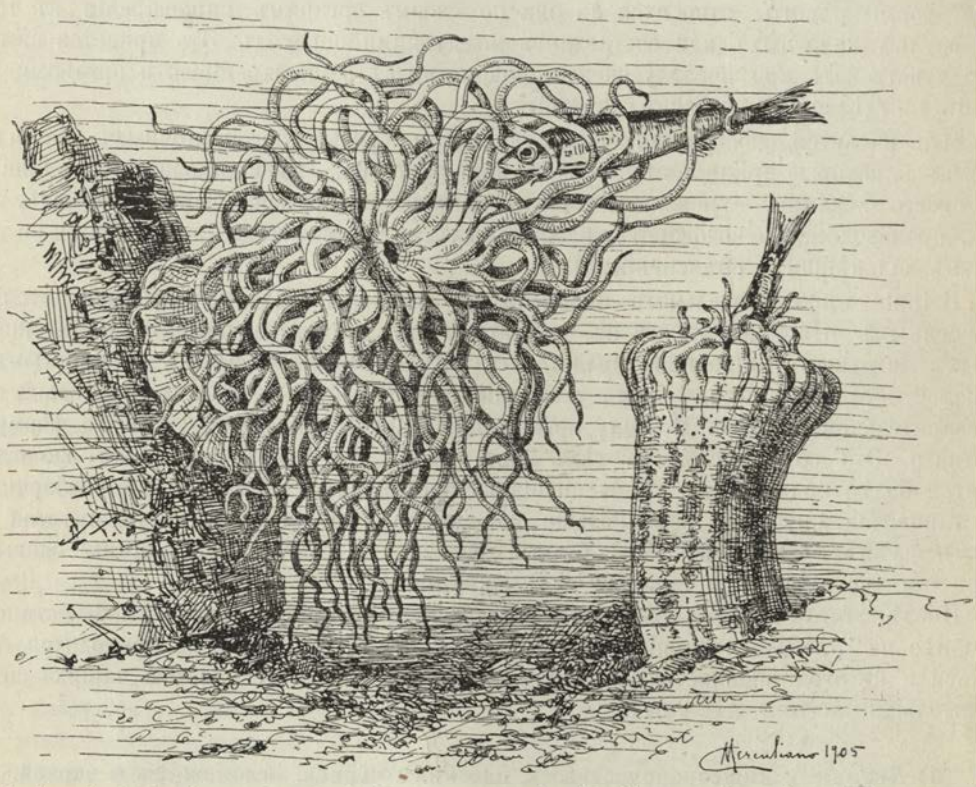


Рис. 170. **Актиніи (слѣва Anemonia sulcata Penn., справа Condylactis aurantiaca Andr.).** Одна—схватываетъ своими щупальцами рыбку, другая—вводитъ рыбку въ свою кишечную полость.

выдѣляется пищеварительный секретъ; но точныя наблюденія Меснила надъ актиніями этотъ вопросъ разъяснили.

Жидкость, наполняющая кишечную полость актиній по своему вліянію на перевариваю щую пищу, ничѣмъ не отличается отъ морской воды. При кормленіи актиній кровяными сгустками, т. е. массою кровяныхъ тѣлецъ, осѣдающею при отстаиваніи крови, можно замѣтить, что только тѣльца, заглоченныя клѣтками кишечника, разбухаютъ и обезцвѣчиваются; кровяныя же тѣльца, оставшіяся въ кишечной полости, не измѣняются, хотя бы они и плотно прилегали къ клѣткамъ ея стѣнокъ. Такимъ образомъ присутствіе въ кишечной полости пищеварительныхъ соковъ—невѣроятно. Далѣе выяснилось, что хотя заглатывать пищу одинаково способны всѣ клѣтки кишечной полости (за исключеніемъ слизистыхъ и стрекательныхъ клѣтокъ на краяхъ желудочныхъ перегородокъ), но въ большинствѣ случаевъ въ этомъ принимаютъ участіе лишь клѣтки мезентеріальныхъ нитей,—широкихъ извивающихся тяжей, которые тянутся возлѣ свободныхъ краевъ желу-

дочныхъ перегородокъ (рис. 171). Эти нити обладаютъ удивительной подвижностью и пластичностью: онѣ тѣсно прилегаютъ со всѣхъ сторонъ къ пищѣ, протискиваются внутрь нея въ тѣ мѣста, въ которыхъ встрѣчаютъ меньше сопротивленія, погружаются въ наиболѣе мягкія части и отрываютъ отъ нихъ частицы, заглатываемыя клѣтками. Послѣ окончанія своей работы желудочныя нити втягиваются обратно, и отъ добычи не остается ничего, кромѣ твердыхъ частей.

Заглоченныя частицы пищи окружаются въ клѣткахъ вакуолями, реакція которыхъ на лакмусъ указываетъ на присутствіе кислоты. Эта кислота, вѣроятно, убиваетъ микроорганизмы, случайно попадающіе въ клѣтку вмѣстѣ съ пищей, напр., бактерій и т. п., и такимъ образомъ пища дезинфецируется, послѣ чего и переваривается. Изъ стѣнокъ желудка можно выдавить жидкость, содержащую рядъ различныхъ ферментовъ: ферментъ, растворяющій бѣлки, видоизмѣняющій крахмалъ, разлагающій жиры и сычужный ферментъ. Главная часть переваривающихъ пищу ферментовъ найдена въ мезентеріальныхъ (желудочныхъ) нитяхъ, и можно принять, что эти ферменты заключаются въ вышеупомянутыхъ пищеварительныхъ вакуоляхъ. Затѣмъ клѣтки выбрасываютъ непереваренныя части въ кишечную полость, а оттуда послѣднія выталкиваются вмѣстѣ съ твердыми частями пищи черезъ ротовое отверстіе. Такъ какъ заглатываніе пищи происходитъ преимущественно клѣтками мезентеріальныхъ нитей, и такъ какъ, съ другой стороны, въ нихъ не происходитъ при этомъ значительнаго потребленія вещества, то надо принять, что питательные соки изъ нихъ проходятъ далѣе въ стѣнки тѣла, несмотря на отсутствіе какой либо циркулирующей по тѣлу жидкости.

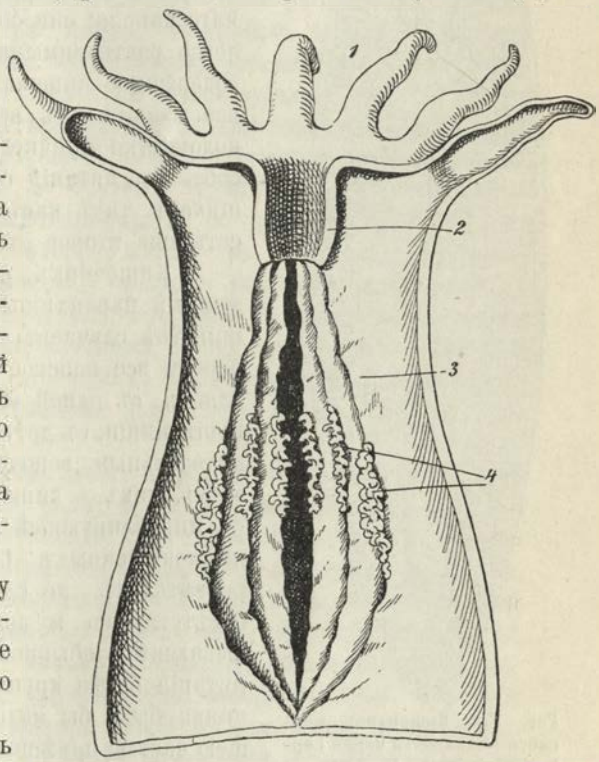


Рис. 171. Актинія, разрѣзанная вдоль. *1* щупальца, *2* глоточная трубка, *3* желудочныя перегородки, *4* мезентеріальныя нити. По Х у н у.

Такъ же переваривается пища и у всѣхъ кишечнополостныхъ. Во всякомъ случаѣ у гребневиковъ доказано заглатываніе клѣтками частичекъ введеннаго въ кишечную полость кармина.

Питаніе губокъ (Spongiae), относимыхъ большею частью къ кишечнополостнымъ, въ существенныхъ чертахъ отличается отъ описаннаго выше. Какъ указывалось уже раньше, внутрь ихъ тѣла ведутъ многочисленныя отверстія, изъ которыхъ у простѣйшихъ губокъ— самое большóе — osculum расположено по вертикальной оси тѣла и служитъ выводнымъ отверстіемъ, а многочисленныя мелкія поры вводными (стр. 86 и рис. 55). По способу принятія пищи губки относятся къ животнымъ, производящимъ водоворотъ; ихъ главная полость, а у другихъ губокъ—многочисленныя мерцательныя камеры, расположенныя между нею и порами,—выстланы жгутиковыми клѣтками; послѣднія вызываютъ движеніемъ своихъ жгутиковъ непрерывный токъ воды, входящей черезъ поры и выходящей черезъ устьице (osculum). Съ водой приносятся мелкія частички пищи, мельчайшіе организмы и продукты разложенія животныхъ и растительныхъ остатковъ, такъ называемый органическій детритъ. Удары жгутиковъ происходятъ не одновременно и направлены не въ одну и ту же сторону, иначе потокъ воды снова уносилъ бы эти частички вонъ изъ губки.

Наиболѣе сильный водоворотъ происходитъ въ мерцательныхъ камерахъ; скопившіяся здѣсь твердыя частички направляются ударами жгутиковъ къ клѣткамъ стѣнокъ и загла-

тываются ими подобно тому, какъ это совершается у нѣкоторыхъ жгутиковыхъ инфузорій. Однако, пища не остается въ этихъ клѣткахъ, а проникаетъ дальше въ клѣтки паренхимы, гдѣ, вѣроятно, и происходитъ ея перевариваніе. Если примѣшать къ водѣ, въ которой находится губка, кармину или молока, то черезъ 1/2 часа или много черезъ 2 часа жгутиковыя клѣтки переполняются зернышками кармина или капельками жира. Черезъ 24 часа большая часть этихъ веществъ оказывается уже въ клѣткахъ паренхимы, а если на два часа помѣстить губку въ чистую воду, то жгутиковыя клѣтки совершенно освобождаются отъ поступившихъ въ нихъ веществъ и ихъ можно найти лишь въ клѣткахъ паренхимы.

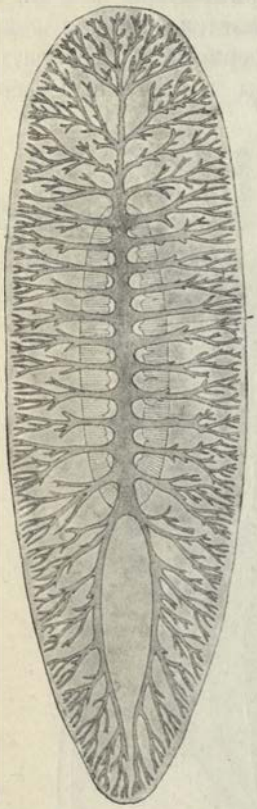


Рис. 172. Кишечникъ морского рѣсничнаго червя Leptoplana alcinoi O. Schm. *1* глотка (pharynx). По Лангу.

Изъ плоскихъ червей остановимся лишь на рѣсничныхъ (Turbelaria) и сосальщикахъ (Trematoda). Ленточные черви, при своемъ паразитическомъ образѣ жизни, обходятся безъ кишечнаго канала; они со всѣхъ сторонъ окружены растворенными или легко растворимыми питательными веществами,—будетъ ли это содержимое кишечника, или соки тѣла животнаго—хозяина,—и всасываютъ ихъ всей поверхностью своего тѣла. Немертины и коловратки причисляются также къ плоскимъ червямъ, но способъ ихъ питанія отличается отъ рѣсничныхъ червей и сосальщиковъ, такъ какъ кромѣ ротового отверстія въ ихъ кишечникѣ есть еще второе отверстіе—заднепроходное.

Кишечникъ рѣсничныхъ червей и сосальщиковъ, окруженный паренхимой тѣла, имѣетъ лишь одно отверстіе. Въ большинствѣ случаевъ онъ сильно древовидно развѣтвляется, идетъ черезъ все плоское тѣло (рис. 172) и вслѣдствіе этого представляетъ, съ одной стороны, большую поверхность для перевариванія пищи, съ другой—равномѣрно распредѣляетъ по всему тѣлу питательныя вещества. Такимъ образомъ кишечная полость и здѣсь, какъ у кишечнополостныхъ, замѣняетъ систему сосудовъ съ циркулирующей въ ней питательной жидкостью. У такъ наз. прямокишечныхъ рѣсничныхъ червей кишечникъ, правда, не развѣтвленъ, но слабому развитію поверхности кишечника соотвѣтствуютъ и незначительные размѣры тѣла этихъ червей, бывающихъ обыкновенно лишь въ нѣсколько м. м. длиной; для питанія болѣе крупныхъ животныхъ поверхность такого кишечника была бы недостаточна. Возлѣ отверстія кишечника большею частью помѣщается сильный мускулистый аппаратъ,—глотка, которая у прямокишечныхъ рѣсничныхъ червей и паразитирующихъ сосальщиковъ служитъ для сосанья, а у болѣе крупныхъ рѣсничныхъ червей образуетъ болѣе или менѣе сложный хоботокъ, который можетъ выставляться изо рта и захватывать и втягивать пищу.

Лишь немногіе рѣсничные черви питаются одноклѣточными водорослями или другими растеніями; громадное же большинство ихъ—хищники. Прѣсноводныя планаріи питаются водяными блохами и др. мелкими животными, а также трупами рыбъ и лягушекъ. Наземныя планаріи поѣдаютъ мелкихъ дождевыхъ червей и голыхъ слизняковъ. Морскіе многовѣтвистые рѣсничные черви ловятъ между прочимъ кольчатыхъ червей и немертинъ. Рѣсничные черви съ трубчатымъ хоботкомъ (планаріи) погружаютъ его въ болѣе мягкое тѣло своей добычи; формы же съ хоботкомъ, собирающимся въ складки (морскіе многовѣтвистые рѣсничные черви), покрываютъ имъ добычу, словно платкомъ. На краю хоботка открываются многочисленныя одноклѣточныя железы, секретъ которыхъ, вѣроятно, размягчаетъ и растворяетъ пищу. Мелкія частички пищи всасываются затѣмъ въ кишечникъ и поступаютъ въ его клѣтки, что можно наблюдать на прозрачныхъ червяхъ (Dendrocoelum). Время отъ времени можно замѣтить сокращеніе главной части кишеч-

ника и выбрасываніе черезъ ротовое отверстіе мутной жидкости; это и есть удаленіе изъ организма непереваренныхъ веществъ.

У сосальщиховъ пища переваривается тоже внутри клѣтокъ. Выросты клѣтокъ кишечника, обволакивающіе частицы пищи, непосредственно наблюдались у живого двурота печеночнаго (рис. 169, стр. 241).

Замѣчательно, что съ появленіемъ заднепроходнаго отверстія какъ бы прекращается внутриклѣточное пищевареніе. Раньше думали, что оно происходитъ у нѣкоторыхъ немертинъ и коловратокъ, но новѣйшія изслѣдованія это опровергаютъ. Мы встрѣчаемъ его въ ограниченномъ видѣ еще у улитокъ; иглокожія же и черви совсѣмъ не обнаруживаютъ его.

У иглокожихъ кишечникъ снабженъ ротовымъ и заднепроходнымъ отверстіемъ; послѣднее отсутствуетъ лишь у нѣкоторыхъ морскихъ звѣздъ (Astropecten) и у офіуръ. Кишечникъ подраздѣляется большею частью на глотку, собственно кишку и заднюю кишку; у голотурій за глоткой располагается еще мускулистый, богатый железами «желудокъ». Весь кишечникъ подвѣшенъ въ полости тѣла на мезентеріяхъ. Онъ обладаетъ кольцевой и продольной мускулатурой, которою приводится въ движеніе его содержимое. Выстилающій полость кишечника эпителій выдѣляетъ пищеварительные соки и всасываетъ пищу. У морскихъ звѣздъ въ томъ и другомъ принимаетъ участіе также эпителій пяти паръ большихъ мѣшковъ, расположенныхъ по радіусамъ и столько же маленькихъ мѣшковъ, расположенныхъ интеррадіально, въ которые, впрочемъ, твердая пища не попадаетъ. Растворенныя вещества,—какъ то указывается, по крайней мѣрѣ, для морскихъ звѣздъ и офіуръ,—диффундируютъ изъ кишечника въ полость тѣла и тамъ поглощаются подвижными амёбовидными клѣтками и переносятся ими къ органамъ. Весьма своеобразный способъ питанія у иглокожихъ представляетъ отличный примѣръ того, какое разнообразіе въ данномъ отношеніи допускаетъ выдѣленіе пищеварительныхъ соковъ въ кишечную полость

Къ хищнымъ иглокожимъ относятся прежде всего морскія звѣзды; добычей имъ служатъ двухстворчатые и брюхоногіе моллюски, раки, черви и даже маленькія рыбки и вооруженныя иглами морскіе ежи. Офіуры питаются какъ мертвыми, такъ и живыми животными. У морскихъ ежей мы впервые встрѣчаемъ особый жевательный аппаратъ, который, однако, служитъ больше для схватыванія пищи, чѣмъ для размельченія ея. Онъ состоитъ изъ пяти сильныхъ зубовъ и 15 добавочныхъ косточекъ; эти отдѣльныя части, связанныя между собою сильными мышцами и связками, образуютъ пирамидальный жевательный аппаратъ, извѣстный подъ названіемъ «аристотелева фонаря». Зубы, торчащіе изъ ротового отверстія, служатъ или для схватыванія живой добычи, напр., мелкихъ червей, раковъ, губокъ и т. п., или для срыванія со скалъ водорослей. Сердцевидные морскіе ежи (Spatangidae), лишенные зубного аппарата, наполняютъ свой кишечникъ пескомъ и иломъ и перевариваютъ содержащихся въ нихъ животныхъ и ихъ остатки. Большинство голотурій, тоже загребаютъ, при помощи щупалецъ, окружающихъ вѣнцомъ ихъ ротъ, песокъ или илъ въ свой кишечникъ, ради содержащихся въ нихъ органическихъ веществъ. Иначе питаются голотуріи съ сильно развѣтвленными щупальцами (Dendrochirota), похожими на изящныя водоросли (табл. 8): сидя на камняхъ, кораллахъ и т. п. предметахъ, онѣ распускаютъ свои щупальца, на которыя опускаются для отдыха маленькія животныя, какъ рачки, медузы, всевозможныя личинки и инфузоріи; время отъ времени каждое щупальце медленно загибается въ ротовое отверстіе, послѣднее сжимается, прикрывается однимъ изъ двухъ маленькихъ ротовыхъ придатковъ и послѣ того щупальце снова вытягивается изо рта, оставляя добычу во рту; такъ происходитъ почти съ ритмической послѣдовательностью поочередно со всѣми щупальцами и никогда не повторяется дважды подъ рядъ съ однимъ и тѣмъ же щупальцемъ.

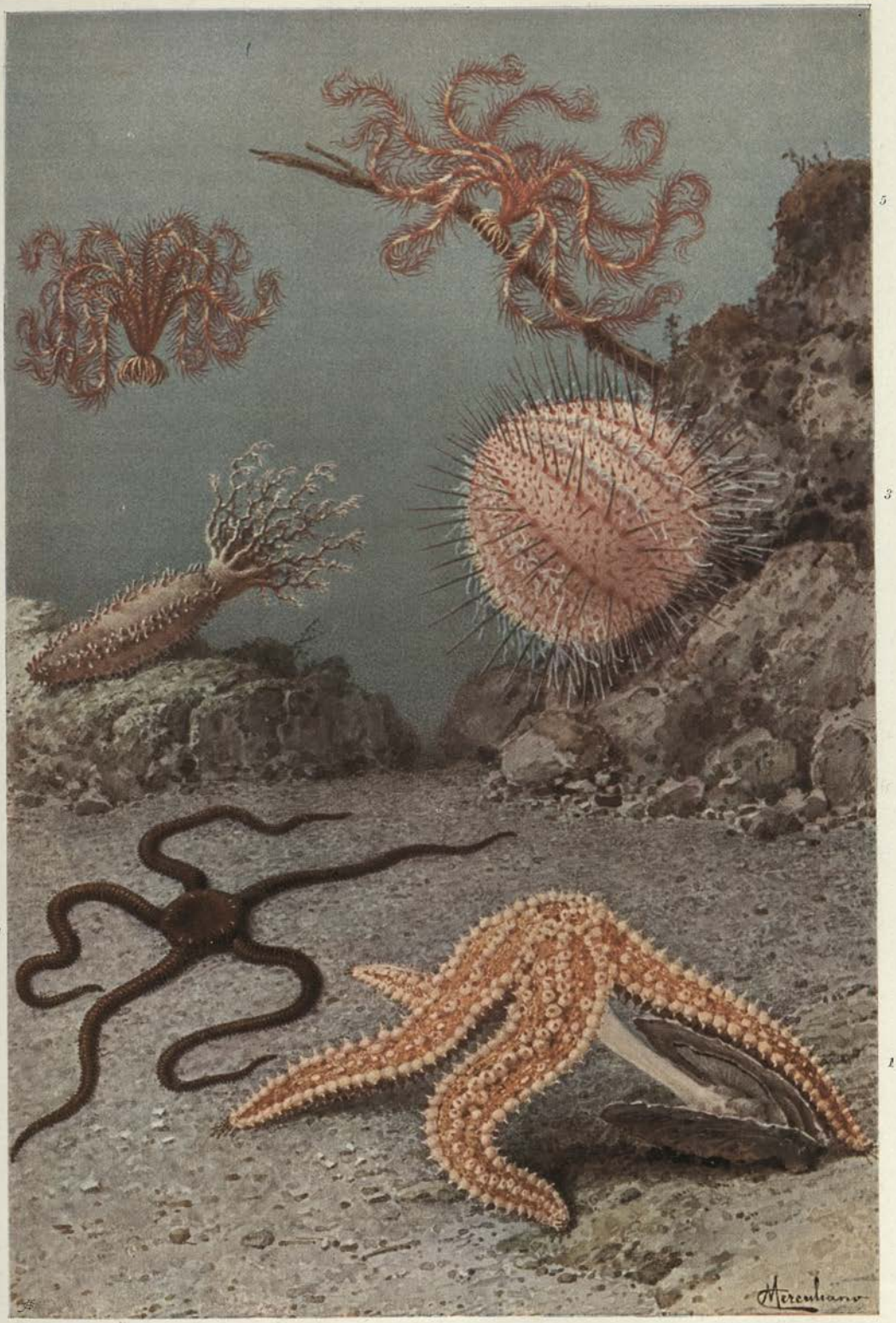
Особенно интересно овладѣваютъ добычей морскія звѣзды. Формы съ широкимъ центральнымъ кружкомъ и съ малоподвижными лучами, какъ Astropecten, имѣютъ широкое ротовое отверстіе, черезъ которое пища вводится прямо въ кишечникъ; мягкія

части перевариваются, твердыя-же снова извергаются наружу. Astropecten часто такъ сильно наѣдается, что его спина приподнимается въ видѣ горба; въ кишечникѣ одной такой звѣзды было найдено:—десять гребешковъ (Pecten), шесть Tellina, нѣсколько мягкотѣлыхъ изъ сем. Conidae и пять Dentalium. У другихъ морскихъ звѣздъ, какъ напр. у Asterias glacialis Müll., ротовое отверстіе слишкомъ узко для проглатыванія такой добычи; у нихъ желудокъ выворачивается, покрываетъ собою добычу, обливаетъ ее пищеварительнымъ сокомъ и затѣмъ всасываетъ растворенную пищу. Такой способъ перевариванія пищи внѣ тѣла животнаго возможенъ лишь при выдѣленіи пищеварительныхъ соковъ въ полость кишечника; съ нимъ мы еще не разъ встрѣтимся. Интересно, какъ эти морскія звѣзды раскрываютъ раковины моллюсковъ: звѣзда сгибаетъ свой центральный кружокъ такимъ образомъ, что лучи ея съ двухъ сторонъ охватываютъ раковину, а средина отверстія раковины приходится какъ разъ противъ рта звѣзды; затѣмъ лучи прикрѣпляются къ створкамъ раковины своими присасывательными ножками и тянутъ за створки до тѣхъ поръ, пока сопротивленіе жертвы не ослабѣетъ и раковина не раскроется; раскрываніе раковины Venus, въ 4 см. длиной, продолжалось 15—20 минутъ. Послѣ раскрыванія раковины желудокъ выворачивается и мягкія части моллюски уничтожаются вышеописаннымъ способомъ. Устрицы въ $2^1/_2$ см. въ поперечникѣ (такъ какъ устрицы приростаютъ ко дну, то онѣ охватываются звѣздой нѣсколько иначе; ср. табл. 8) переваривались звѣздой въ теченіи четырехъ часовъ. Морскія звѣзды сильно вредятъ устричнымъ банкамъ; въ Коннектикутѣ убытокъ отъ нихъ въ среднемъ достигаетъ двухъ милліоновъ марокъ.

Рис. 173. Передній конецъ медицинской піявки (Hirudo medicinalis L.), вскрытый съ брюшной стороны, чтобы показать челюсти. По Пфурчеллеру.

Изъ большого количества червей остановимся лишь на немногихъ примѣрахъ. Нѣсколько лучше извѣстно перевариваніе у ряда кольчатыхъ червей, а именно у піявокъ и нѣкоторыхъ щетинконогихъ червей. Піявки питаются большею частью кровью и соками тѣла другихъ животныхъ; однѣ изъ нихъ какъ Glassosiphonia (рис. 114, стр. 171) высасываютъ улитокъ, другія, какъ рыбья піявка (Piscicola) и настоящая піавка (Hirudo), высасываютъ кровь низшихъ и высшихъ позвоночныхъ. Лишь немногія піявки поглощаютъ добычу цѣликомъ; къ такимъ хищнымъ піявкамъ относятся конскія піявки (Haemopis) и Herpobdella, часто встрѣчающіяся въ канавахъ и болотахъ. Нападаютъ на своихъ жертвъ піявки различнымъ образомъ. У однихъ изъ піявокъ, какъ у рѣсничныхъ червей, существуетъ выпячивающійся мускулистый хоботокъ, представляющій кольцеобразную складку глотки и втягивающійся, какъ во влагалище, въ передній отдѣлъ ея. Таковы хоботныя піявки. Дѣйствіе хоботка очень сильно: противъ него не можетъ устоять даже кожа рыбъ и черепахъ; онъ не въ состояніи проколоть лишь толстый ороговѣвшій эпидермисъ млекопитающихъ. Въ отличіе отъ хоботныхъ піявокъ въ глоткѣ челюстныхъ находится вмѣсто одной общей кольцеобразной складки три отдѣльныхъ низкихъ складочки, которыя соотвѣтствуютъ этой кольцевой и образуютъ такъ наз. челюсти (рис. 173). Эти продольныя складки, полулунной формы, имѣютъ хрящевую консистенцію и усажены по краю рядомъ острыхъ, твердыхъ зубчиковъ; у конской піявки ихъ 14, а у медицинской до 90. При помощи сильной мускулатуры челюсти при своемъ движеніи поворачиваются на подобіе круговой пилы и, при достаточной твердости, могутъ прорѣзать довольно толстую кожу; такъ, медицинскія и тропическія наземныя піявки легко пропиливаютъ кожу человѣка. Оставляемая ими ранка состоитъ изъ трехъ надрѣзовъ, сходящихся вмѣстѣ въ видѣ перевернутаго Y; каждый надрѣзъ сдѣланъ одной изъ челюстей. Изъ ранки піявка высасываетъ кровь.

На краю хоботка—у хоботныхъ піявокъ и на краю челюстей между ихъ зубцами—



Иглокожія. *1* Морская звѣзда (Asterias glacialis Müll.), выѣдающая устрицу. *2* Змѣевикъ (Ophioderma longicauda M. T.). *3* Морской ежъ (Echinus esculentus Lam.). *4* Морская кубышка (Cucumaria planci Br.). *5* Морская лилія (Antedon rosacea Linck), слѣва — плывущая.

у челюстныхъ піявокъ открываются многочисленныя одноклѣточныя железы; это сходство подтверждаетъ гомологію между хоботкомъ и челюстями. Секретъ этихъ железокъ, какъ у нашей медицинской піявки, такъ, вѣроятно, и у всѣхъ другихъ, высасывающихъ кровь, изливается въ ранку и препятствуетъ свертыванію крови и закрытію вслѣдствіе этого ранки; поэтому кровь продолжаетъ довольно долго сочиться изъ ранки отъ укуса піявки послѣ того, какъ піявка уже удалена. Для сосанія піявкамъ служитъ мускулатура глотки: радіальными мышцами глотка расширяется, а кольцевыми сжимается. У конской піявки, глотающей свою добычу цѣликомъ, глотка, наоборотъ, широка, и пища продвигается по ней чередующимися сокращеніями продольной и кольцевой мускулатуры.

Собственно кишка піявокъ состоитъ изъ двухъ отдѣловъ: желудка и тонкой кишки (рис. 174). Вмѣстимость желудка очень велика, благодаря цѣлому ряду боковыхъ парныхъ слѣпыхъ мѣшковъ (отъ 5—10 паръ); только у хищныхъ піявокъ этотъ отдѣлъ имѣетъ меньшіе размѣры. Емкость тонкой кишки много меньше. Строеніе и той и другой части очень просто. Стѣнки ихъ очень тонки и у медицинской піявки выстилаются клѣтками одного вида, у конской-же піявки наблюдается усложненіе въ связи съ хищнымъ образомъ жизни и болѣе быстрымъ перевареніемъ пищи. Въ переднемъ отдѣлѣ желудка конской піявки находятся клѣтки, выдѣляющія слизь, а въ заднемъ, какъ и въ тонкой кишкѣ, помѣщаются большія железистыя клѣтки выдѣляющія вѣроятно ферменты.

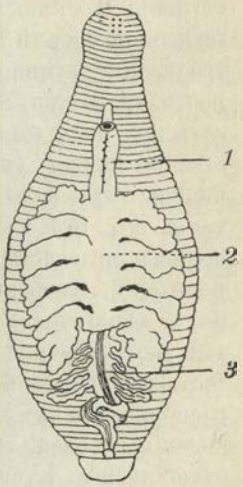


Рис. 174. Піявка Hemiclepsis marginata Müll. съ нанесеннымъ на ней кишечнымъ каналомъ. *1* пищеводъ, *2* желудокъ, *3* кишка. По Лейкарту.

Піявки, питающіяся кровью (особенно теплокровныхъ животныхъ), не имѣютъ эту пищу всегда въ своемъ распоряженіи, а поэтому желудокъ ихъ представляетъ резервуаръ для пищевыхъ запасовъ; этимъ объясняются его большіе размѣры. Часто количество крови, высосанной взрослой медицинской піявкой, въ 4 или въ 6 разъ больше вѣса ея тѣла. Кровь очень питательна, вслѣдствіе чего піявки могутъ очень долго жить однимъ запасомъ. На свободѣ запасъ крови переваривается у самыхъ молодыхъ экземпляровъ въ теченіи 5—6 недѣль, у однолѣтнихъ въ теченіи 3—6 мѣсяцевъ, у двухъ—трехлѣтнихъ въ теченіи 5—9 мѣс., а у вполнѣ взрослыхъ піявокъ въ теченіи 6—15 мѣс. Дождевой-же червь, проглоченный хищной конской піявкой совершенно переваривается всего въ нѣсколько дней. Въ теченіи всего этого долгаго времени кровь въ желудкѣ не портится, хотя на воздухѣ она загниваетъ очень быстро. Изслѣдованіе показываетъ, что загниванію крови препятствуетъ какъ секретъ челюстныхъ железокъ, примѣшивающійся къ ней, такъ и секретъ выдѣляемый стѣнками желудка, содержащій у нѣкоторыхъ формъ (Haementeria costata Müll.) кислоту, которая дѣйствуетъ какъ сильное дезинфицирующее средство. Кислота вызываетъ кромѣ того частичное разложеніе крови. Настоящее перевариваніе наступаетъ лишь въ тонкой кишкѣ: въ желудкѣ одной прозрачной хоботной піявки можно было замѣтить въ крови еще крупно-зернистыя частички, которыя въ тонкой кишкѣ становились мельче и свѣтлѣли и распадались на все болѣе и болѣе мелкіе крошки.

У разнообразныхъ щетинконогихъ червей наблюдаются и разнообразные способы питанія. Одни изъ нихъ—хищники, питающіеся животными, которыми они завладѣваютъ при помощи сильнаго мускулистого хоботка. Онъ вытягивается впередъ и часто снабженъ парою хитиновыхъ крючковъ, двигающихся другъ противъ друга; это такъ называемыя челюсти. Къ такимъ хищникамъ относятся напр. нѣкоторые морскіе кольчатые черви. Другія черви—питаются растеніями, какъ напр. наяды нашихъ прѣсныхъ водъ, а нѣкоторые, живущіе въ неподвижно прикрѣпленныхъ трубочкахъ—привлекаютъ къ себѣ пищу съ помощью водоворота; таковы серпулиды (Spirographis, Protula и др., табл. 9). Изъ известковой трубочки ихъ высовывается лишь вѣнчикъ щупалецъ, который воронкообразно раскрывается. По изслѣдованію Буніоля они участвуютъ въ

дыханіи не болѣе, чѣмъ другія части тѣла, главное-же ихъ назначеніе — производить сильный водоворотъ, втягивающій пищевыя частицы въ ротъ; для сидячихъ формъ этотъ способъ поглощенія пищи представляетъ большія удобства. Наконецъ, между щетинконогими червями есть и илоядныя формы:—онѣ наполняютъ свой желудокъ морскимъ пескомъ и иломъ и перевариваютъ содержащіяся въ нихъ какъ животныя, такъ и растительныя вещества. Къ илояднымъ относятся морскіе пескожилы (Arenicola, табл. 9) и дождевые черви.

Дождевые черви поглощаютъ не только богатую перегноемъ землю, но и разныя полусгнившія или свѣжія части растеній. Въ неволѣ они охотно ѣдятъ также свѣжее мясо и сало. По ночамъ они схватываютъ при помощи своей выворачивающейся глотки листья и затаскиваютъ ихъ въ свои норки. По наблюденіямъ Дарвина они увлажняютъ ихъ при этомъ щелочнымъ сокомъ, выдѣляемымъ, вѣроятно, железами пищевода, а еще вѣрнѣе, представляющимъ кишечный сокъ; подъ вліяніемъ его листья размягчаются, что можно назвать предварительнымъ перевариваніемъ пищи внѣ организма. Дифференцировка кишечника у дождевого червя болѣе значительна, чѣмъ у разсмотрѣнныхъ раньше животныхъ. Тѣмъ не менѣе онъ сохранилъ форму простой трубки безъ боковыхъ выступовъ. Въ пищеводѣ, который слѣдуетъ за глоткой, помѣщаются три пары известковыхъ железъ въ формѣ мѣшечковъ, назначеніе которыхъ, какъ предполагаютъ, состоитъ въ нейтрализаціи гуминовой кислоты проглоченной земли. Расширеніе пищевода въ «зобъ» разсматривается, какъ резервуаръ для пищи. Слѣдующій за нимъ мускулистый желудокъ служитъ, безъ сомнѣнія, для размельченія грубой пищи. Всасывающая поверхность собственно кишки увеличивается образованіемъ продольной складки на спинной стѣнкѣ кишки, такъ называемаго тифлозолиса, который вдается въ просвѣтъ кишки и съуживаетъ его. Всѣ клѣтки, выстилающія кишечный каналъ, снабжены рѣсничками, за исключеніемъ железистыхъ и клѣтокъ тифлозолиса, что указываетъ на особенность ихъ отправленій. Кишечный сокъ дождевого червя перевариваетъ бѣлокъ, видоизмѣняетъ крахмалъ, дѣйствуетъ, какъ полагаютъ, и на клѣтчатку, что имѣетъ существенное значеніе для употребляемой имъ пищи. Черви должны проглатывать большія количества почвы, такъ какъ она довольно бѣдна питательными веществами; зато эта пища находится въ распоряженіи ихъ въ неограниченномъ количествѣ. Вычисленія показываютъ, что черезъ кишечникъ червей, живущихъ на одномъ акрѣ земли, ежегодно проходитъ 25000 килогр. сухой почвы. Кучки экскрементовъ, выносимыя на поверхность земли, часто образуютъ значительныя массы, превышающія вѣсъ тѣла червя.

У многощетинковыхъ кольчатыхъ червей кишечникъ представляетъ обыкновенно простую трубку, стѣнки которой одновременно выдѣляютъ пищеварительные соки и высасываютъ переваренную пищу. Съ образованіемъ слѣпыхъ выростовъ кишечникъ пріобрѣтаетъ болѣе сложное строеніе. Иногда выросты кишечника выдѣляютъ опредѣленные продукты, напр. слизь, между тѣмъ какъ все пищевареніе попрежнему совершается стѣнками кишечника; такъ происходитъ дѣло у пескожиловъ (Arenicola). Дальнѣйшее раздѣленіе труда мы встрѣчаемъ у Aphrodite aculeata L. У нея механическая обработка пищи происходитъ въ толстомъ, выстланномъ твердой кутикулой пищеводѣ, послѣ чего пища поступаетъ въ собственно кишку. Въ послѣднюю открываются узкими отверстіями 18 паръ слѣпыхъ мѣшковъ, въ которые не проникаютъ болѣе грубыя частицы пищи. Въ главной части кишки пища подвергается дѣйствію пищеварительныхъ соковъ, а уже растворенныя вещества проникаютъ съ помощью сильныхъ сокращеній кишки въ ея слѣпые мѣшки, въ которыхъ происходитъ какъ выдѣленіи секретовъ, такъ и всасываніе. Такое устройство кишечника напоминаетъ кишечникъ морской звѣзды, хотя тамъ дифференцировка не достигла еще такой степени.

Сильный жевательный аппаратъ у ранѣе разсматривавшихся животныхъ встрѣчается лишь въ видѣ исключенія: такъ, небольшія «челюсти» коловратокъ дѣйствуютъ очень слабо и не имѣютъ большого значенія; такъ наз. «Аристотелевъ фонарь» морскихъ ежей приспособленъ больше къ схватыванію, срыванію и разрыванію пищи, чѣмъ къ настоя-

щему жеванью; жевательный же желудокъ у дождевыхъ червей и у афродитъ развитъ очень мало. Большинство хищныхъ животныхъ изъ разсмотренныхъ группъ или проглатываютъ свою добычу цѣликомъ, или отрываютъ отъ нея куски Животнымъ же питающимся растеніями пищею служатъ либо одноклѣточныя водоросли, либо мягкія или уже расложившіяся части высшихъ растеній. Наоборотъ, у членистоногихъ и мягкотѣлыхъ мы находимъ почти всегда ротовыя части, часто сильно развитыя. Вмѣстѣ съ тѣмъ эти животныя могутъ питаться болѣе разнообразною пищею и главнымъ образомъ—растительною. Хищныя формы также становятся менѣе разборчивы, добычей ихъ становится бо́льшое число разнообразныхъ животныхъ и вмѣстѣ съ тѣмъ они становятся дѣятельнѣе и сильнѣе. Питающіяся растеніями теперь не ограничиваются уже мелкими растеніями или мягкими, гніющими частями растеній, такъ какъ они въ состояніи пережевывать и болѣе плотныя листья, а также стебли, сѣмена и другія твердыя части. Такая возможность приспособленія къ разнообразнымъ условіямъ жизни объясняетъ намъ необыкновенное богатство формъ, встрѣчаемое нами у членистоногихъ и мягкотѣлыхъ.

в) Питанія у членистоногихъ.

У членистоногихъ жевательный аппаратъ бываетъ двоякаго рода: наружный—въ видѣ челюстей и внутренній—въ видѣ жевательнаго желудка. Послѣдній встрѣчается далеко не у всѣхъ формъ; челюсти же, различнымъ образомъ видоизмѣняясь, свойственны всѣмъ членистоногимъ и развиваются изъ морфологически одинаковыхъ зачатковъ, какъ у пауковъ, съ одной стороны, такъ у остальныхъ членистоногихъ—съ другой.

Подобно тому какъ членистоногихъ вообще при всемъ неисчерпаемомъ богатствѣ ихъ формъ можно производить отъ немногихъ исходныхъ видовъ, такъ и ихъ ротовыя части, несмотря на крайнее разнообразіе ихъ, можно разсматривать съ одной общей точки зрѣнія. Всѣ они представляютъ именно видоизмѣненныя парныя конечности предковъ, служившія первоначально для передвиженія; значеніе ихъ какъ органовъ питанія—вторичное. Поэтому у низшихъ формъ членистоногихъ онѣ состоятъ еще изъ типичныхъ частей конечности ракообразныхъ, а именно изъ двухъ основныхъ члениковъ и двухъ членистыхъ вѣтвей: внутренней (endopodit) и наружной (exopodit). У ракообразныхъ на личиночной стадіи науплиуса (рис. 66, стр. 96) какъ будущія челюсти, такъ и будущіе усики сохраняютъ еще первоначальное значеніе плавающихъ конечностей. Кромѣ вездѣ встрѣчающихся трехъ паръ челюстей, у нѣкоторыхъ формъ, какъ напр., у десятиногихъ раковъ и нѣкоторыхъ тысяченожекъ, и слѣдующія пары членистыхъ конечностей служатъ ротовыми частями и называются челюстными ножками. Онѣ еще больше похожи на конечности, служащія для движенія. Соотвѣтственно своему происхожденію ротовыя части членистоногихъ — парные, и каждая пара «челюстей» движется другъ къ другу снаружи внутрь, а не сверху внизъ, какъ челюсти позвоночныхъ.

Ротовыя части ракообразныхъ принимаются за основную форму для пониманія ротовыхъ частей остальныхъ членистоногихъ. Онѣ состоятъ—изъ пары верхнихъ челюстей или жвалъ, первой пары нижнихъ челюстей или переднихъ максиллъ и изъ второй пары нижнихъ челюстей или заднихъ максиллъ. Жвалы построены очень просто и въ нихъ уже трудно или нельзя узнать части типичныхъ двухвѣтвистыхъ ножекъ. Нижніе челюсти гораздо больше напоминаютъ расщепленныя (двухвѣтвистыя) ножки и часто еще обладаютъ кромѣ сидящихъ на ихъ основномъ членикѣ жевательныхъ лопастей—внутреннею и наружною вѣтвями. Слѣдующія за нижними челюстями у десятиногихъ раковъ три пары челюстныхъ ножекъ представляютъ уже ясный переходъ къ настоящимъ ножкамъ.

У двухъ главныхъ отрядовъ многоножекъ ротовыя части различны. У губоногихъ (Chilopoda), какъ у ракообразныхъ,—три пары челюстей, но послѣдняя пара сростается въ «нижнюю губу», кромѣ того въ ротовыя части превращается первая пара ножекъ туловища, представляющяя сильныя крючки съ сильно развитыми железами, выдѣляющими ядъ. У взрослыхъ двупарноногихъ (Chilognatha) кромѣ жвалъ существуетъ только первая

пара нижнихъ челюстей, вторая же закладывается у зародышей, но съ развитіемъ редуцируется. У насѣкомыхъ есть всѣ три пары челюстей, но третья пара, какъ и у губоногихъ многоножекъ сростается въ непарную «нижнюю губу». У паукообразныхъ—лишь двѣ пары ротовыхъ частей, которыя, вѣроятно, соотвѣтствуютъ жваламъ и переднимъ нижнимъ челюстямъ остальныхъ членистоногихъ; вторымъ нижнимъ челюстямъ въ такомъ случаѣ соотвѣтствуетъ первая пара ножекъ, которая у сольпугъ (Soliphugae) сидитъ на обособленной у нихъ передней части головогруди,—на такъ наз. головѣ.

Ротовыя части членистоногихъ, столь сходныя между собою по основному плану строенія, могутъ необычайно измѣняться, вполнѣ приспособляясь къ нуждамъ животнаго. На ряду съ жующими ротовыми частями встрѣчаются во всѣхъ группахъ колющія и сосущія, представляющія видоизмѣненіе челюстей. Изъ ракообразныхъ такими ротовыми частями обладаютъ—паразитирующіе веслоногія (Copepoda), изъ многоножекъ--семейство Polyzonidae, изъ насѣкомыхъ—различные отряды и изъ паукообразныхъ нѣкоторые клещи.

Изъ ракообразныхъ большинство мелкихъ видовъ питаются растеніями, - какъ напр., многіе листоногія (Phyllopoda), веслоногія (Copepoda) и ракушниковыя (Ostracoda), точно

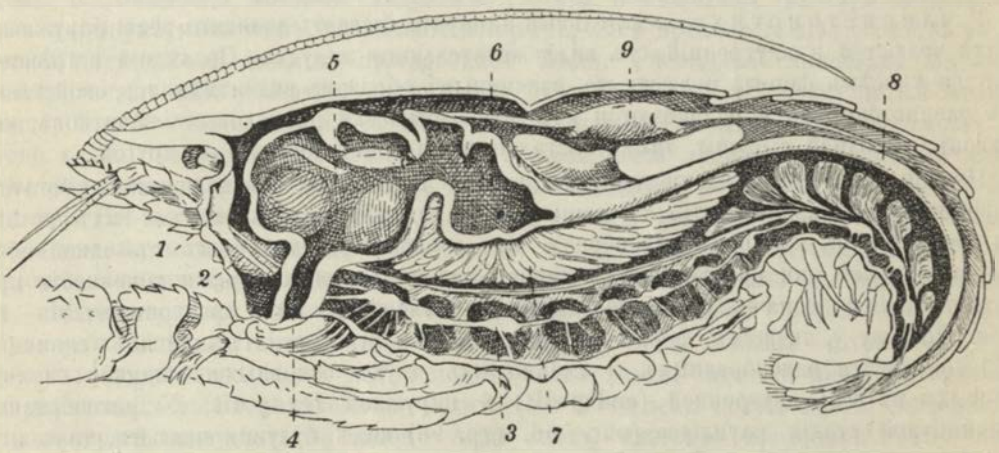


Рис. 175. **Разрѣзанный вдоль рѣчной ракъ (Potamobius astacus L.).** *1* надглоточный нервный узелъ, *2* окологлоточныя нервныя коннективы, *3* брюшная нервная цѣпочка, *4* ротъ, *5* жевательный желудокъ, *6* средняя кишка (изображена сравнительно слишкомъ большою), *7* мѣшки средней кишки, называемые печенью, *8* задняя кишка, *9* сердце. По стѣнной таблицѣ Лейкарта-Ниче.

также водяные ослики (Asellus) и близкія къ нимъ формы; хищники среди нихъ встрѣчаются рѣдко, напр., Apus и Leptodora. Большинство высшихъ ракообразныхъ—наоборотъ—хищники, а частью питаются падалью. Прикрѣпленныя морскія уточки (Lepadidae) и морскіе желуди (Balanidae) привлекаютъ къ себѣ пищу съ помощью водоворота, производимаго не мерцаніемъ рѣсничекъ, а взмахами усикообразныхъ ножекъ, густо покрытыхъ волосками и щетинками. Наконецъ, среди различныхъ отрядовъ ракообразныхъ—много и паразитовъ; типичные паразиты есть, напр., среди веслоногихъ, усоногихъ и равноногихъ (о нихъ будетъ рѣчь во 2-мъ томѣ).

Лучше всего мы знакомы съ способомъ обработки пищи и ея перевариваніемъ у десятиногихъ раковъ,—рѣчного рака и у родственныхъ ему формъ. Длина ихъ эндадермальной средней кишки—незначительна (рис. 175); у рѣчного рака она составляетъ всего двадцатую часть всей длины кишечника; у крабовъ она длиннѣе. Передняя и задняя кишка происходятъ изъ эктодерма и соотвѣтственно этому выстланы хитиновымъ слоемъ; онъ непосредственно переходитъ во внѣшній хитиновый панцырь и вмѣстѣ съ нимъ сбрасывается во время линьки. Для принятія пищи служатъ челюсти и 3 пары челюстныхъ ножекъ; послѣднія главнымъ образомъ поддерживаютъ обрывки и крошки пищи, смыкаясь подо ртомъ. Короткій пищеводъ ведетъ въ жевательный желудокъ, представляющій рас-

ширеніе передней кишки. Внутренняя поверхность его усажена извѣстнымъ числомъ крѣпкихъ хитиновыхъ валиковъ и зубцовъ, которые двигаются по направленію другъ къ другу съ помощью мышцъ стѣнокъ желудка и основательно растираютъ уже измельченную челюстями пищу, перемѣшивая ее съ кишечнымъ сокомъ, попадающимъ въ жевательный желудокъ изъ средней кишки.

Средняя кишка представляетъ короткую простую трубку и два боковыхъ объемистыхъ сильно развѣтвленныхъ выпячиванія. Раньше ихъ называли печенью, но такъ какъ это названіе даетъ ложное представленіе объ ихъ назначеніи, то лучше называть ихъ слѣпыми мѣшками средней кишки. Они имѣютъ важное значеніе для пищеваренія, такъ какъ въ нихъ выдѣляется сильно дѣйствующій богатый ферментами кишечный сокъ, разщепляющій бѣлки, обмыливающій жиры, превращающій крахмалъ въ сахаръ и наконецъ растворяющій клѣтчатку. Этотъ сокъ, скопляясь въ жевательномъ желудкѣ, пропитываетъ собою пищу и быстро растворяетъ ее.

Черезъ воронкообразный выступъ жевательнаго желудка, тянущійся черезъ среднюю кишку, непереваренные остатки пищи могутъ прямо переходить въ заднюю кишку, и такимъ образомъ нѣжная клѣточная выстилка предохраняется отъ поврежденій. Растворенная пища переходитъ изъ жевательнаго желудка въ среднюю кишку, а оттуда въ боковые слѣпые мѣшки, гдѣ происходитъ не только выдѣленіе пищеварительныхъ соковъ, но и всасываніе переваренной пищи. Черезъ стѣнки самой (осевой) средней кишки всасываются лишь жиры.

Слѣпые мѣшки средней кишки имѣютъ еще одно важное значеніе: они задерживаютъ опредѣленныя ядовитыя вещества и послѣднія не попадаютъ въ кровь. Такъ, наземнаго краба Gecarcinus ruricola L. можно было кормить мышьякомъ, не отравляя его; черезъ мѣсяцъ же животное померло и въ стѣнкахъ мѣшковъ средней кишки былъ найденъ въ большомъ количествѣ мышьякъ. Вѣроятно, многіе раки могутъ питаться падалью, благодаря этой способности мѣшковъ средней кишки обезвреживать гніющее мясо отъ образующихся въ немъ ядовитыхъ веществъ (птомаиновъ).

Длина задней кишки длиннохвостыхъ раковъ обуславливается длиной ихъ брюшка, на концѣ котораго кишка открывается наружу. Для всасыванія переваренныхъ веществъ она не имѣетъ никакого значенія. Въ началѣ задней кишки открываются железы несомнѣнно эктодермальнаго происхожденія, какъ и вся эпителіальная выстилка этого отдѣла. Вѣроятно, выдѣляемый ими секретъ склеиваетъ непеваренныя вещества въ комочки кала, на поверхности которыхъ всегда бываетъ замѣтенъ слизистый слой этого секрета.

У трахейныхъ членистоногихъ, живущихъ вообще не въ водѣ, появляются еще новые органы, въ видѣ железъ, выдѣляющихъ секретъ въ ротовую полость. Эти железы не являются кишечными железами,—онѣ происходятъ не изъ эндодерма, и секретъ ихъ не представляетъ пищеварительнаго сока. Первоначально ихъ секретъ могъ служить для смачиванія сухой пищи и для сформированія изъ нея легко проглатываемыхъ комковъ, а затѣмъ для быстраго растворенія растворимыхъ въ водѣ частей пищи. Это объясняетъ ихъ отсутствіе у водяныхъ ракообразныхъ, а также, напр., у живущихъ въ водѣ личинокъ стрекозъ, которыя во взросломъ состояніи ими обладаютъ. Но первоначальное значеніе ихъ секрета не сохранилось. У насѣкомыхъ, питающихся жидкой или достаточно влажной пищей, его особенности стали весьма различными. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ,—напр., у гусеницъ бабочекъ—эти железы обратились въ паутинныя железы, выдѣляющіе тягучій секретъ, затвердѣвающій на воздухѣ въ видѣ нитей. У другихъ насѣкомыхъ, главнымъ образомъ сосущихъ кровь (у комаровъ, клоповъ, блохъ), эти железы выдѣляютъ раздражающее вещество, вызывающее воспаленіе въ мѣстѣ укола и сильный приливъ къ нему крови, высасываемой хоботкомъ насѣкомаго. У рабочихъ пчелъ секретъ железъ представляетъ пищевую кашицу, служащую кормомъ для молоди. При такомъ разнообразномъ значеніи ихъ неправильно употреблять общепринятое для нихъ названіе «слюнныхъ железъ», а лучше называть ихъ ротовыми железами.

Обратимся теперь къ процессу пищеваренія насѣкомыхъ, не останавливаясь на мало

еще изслѣдованныхъ въ данномъ отношеніи многоножкахъ. Богатству видовъ насѣкомыхъ и ихъ безконечному разнообразію въ строеніи—соотвѣтствуютъ и разнообразные способы питанія. Здѣсь встрѣчаются хищники, травоядныя, всеядныя, паразиты внѣшнія и внутреннія; нѣкоторые насѣкомые питаются падалью, очень многія—навозомъ или древесиной. Есть и такія, которыя находятъ себѣ пищу въ пыли нашихъ комнатъ; есть между насѣкомыми уничтожающія засушенныхъ насѣкомыхъ нашихъ коллекцій, перья птицъ, волосы млекопитающихъ и даже обработанную шерсть. Многія высасываютъ кровь животныхъ или соки разныхъ растеній. У нѣкоторыхъ насѣкомыхъ принятіе пищи ограничивается опредѣленнымъ періодомъ времени, какъ у подёнокъ, многихъ сѣтчатокрылыхъ и у шелкопрядовъ и пяденицъ—изъ бабочекъ. Ѣдятъ у нихъ только личинки, запасающія пищу въ формѣ сильно развитаго жирового тѣла для остального періода жизни; вполнѣ развитыя, взрослыя насѣкомыя являются въ такихъ случаяхъ половыми особями, не принимающими никакой пищи, живущими очень недолго и умирающими, обезпечивъ сохраненіе вида.

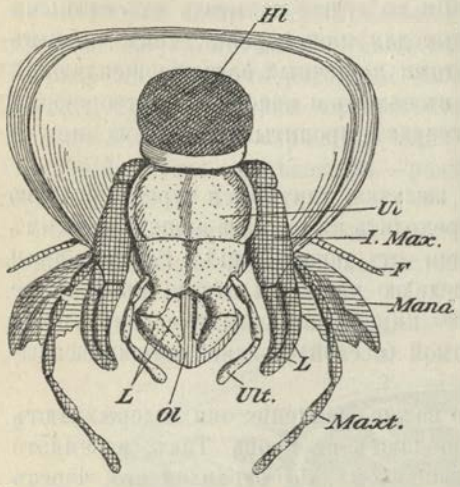


Рис. 176. Голова полевого сверчка (Gryllus campestris L.)—снизу, съ жующими ротовыми частями. *Hl* затылочное отверстіе, *Ol* верхняя губа, *Mand.* жвалы, *I Max.* нижнія челюсти, *Maxt.* челюстныя щупальца, *Ul* нижняя губа, *Ult.* нижнегубныя щупальца, *L* жевательныя лопасти, *F* усики. Какъ здѣсь, такъ и на рис. 180—183 верхняя губа заштрихована вертикальными штрихами, жвалы—горизонтальными, а нижнія челюсти—перекрещивающимися; нижняя губа—покрыта пунктиромъ. По Муру.

По способу питанія мы можемъ подраздѣлить насѣкомыхъ на жующихъ и сосущихъ. Исходную, первоначальную форму ротовыхъ частей составляютъ жующія (рис. 176); они встрѣчаются у всѣхъ личинокъ за исключеніемъ членистохоботныхъ (Rynchota) и многихъ мухъ. Жующіе органы состоятъ изъ трехъ паръ челюстей, унаслѣдованныхъ отъ общихъ предковъ, къ которымъ присоединяется еще впереди жвалъ верхняя губа (Ol.), представляющая простую непарную кожную складку. Каждая жвала (Mand) является сплошною, нечленистою. Первая пара нижнихъ челюстей (I. Max) первоначально состоитъ изъ двухчлениковаго основного стволика, на которомъ находятся двѣ жевательныхъ лопасти и членистый челюстной щупикъ, несущій органы чувствъ. Вторая пара нижнихъ челюстей видоизмѣнена: у зародышей зачатки обѣихъ челюстей еще обособлены другъ

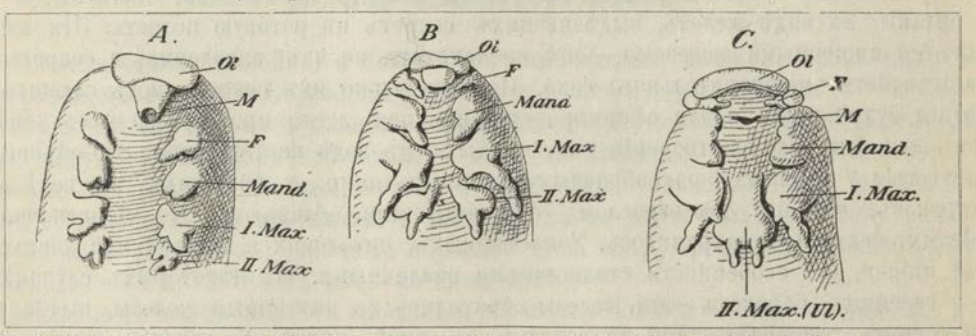


Рис. 177. Зачатки ротовыхъ частей на разныхъ стадіяхъ развитія водолюба (Hydrophilus). *Ol* верхняя губа, *M* ротъ, *F* усики, *Mand* жвалы, *I. Max.* нижніе челюсти, *II. Max.* вторая пара нижнихъ челюстей или нижняя губа (*Ul*). По Дежене.

отъ друга (рис. 177), но еще до вылупленія личинки они сливаются между собою въ непарную нижнюю губу (Ul). Ея парное происхожденіе у взрослаго насѣкомаго часто можно замѣтить по разщепленію передняго ея конца на-двое, по двумъ парамъ жевательныхъ лопастей (L) на послѣднемъ членикѣ ихъ двучленистой основной части и по двумъ такъ называемымъ губнымъ щупикамъ (Ult).

Строеніе жвалъ зависитъ у разныхъ насѣкомыхъ отъ рода пищи. У нѣкоторыхъ хищныхъ насѣкомыхъ, лишенныхъ другихъ хватательныхъ органовъ, вродѣ хищныхъ ногъ, жвалы служатъ единственнымъ аппаратомъ для схватыванія добычи и нанесенія ей ранъ; въ этомъ случаѣ онѣ длины, заострены, часто усажены острыми зубцами и при схватываніи добычи заходятъ другъ за друга, какъ напр. у скакуна (Cicindela) (рис 178 B). У насѣкомыхъ, питающихся растеніями, онѣ, напротивъ,—широкой, конусообразной формы и служатъ для разжевыванія пищи, какъ напримѣръ у майскаго жука (рис. 178 A) или у гусеницъ бабочекъ. Всеядныя насѣкомыя занимаютъ середину между этими крайними типами. Такъ же устроены жвалы и тѣхъ хищныхъ насѣкомыхъ, которыя пользуются для схватыванія и убиванія добычи хищными ногами, какъ напр. у богомола (Mantis religiosa L.). У бронзовокъ (Cetonia), поѣдающихъ пыльцу цвѣтовъ, жвалы превращены въ родъ щеточекъ, смахивающихъ пыльцу къ ротовому отверстію.

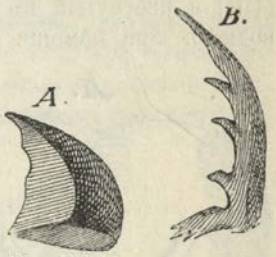


Рис. 178. Верхняя челюсть (жвало) майскаго жука (*A*) и скакуна (*B*).

Жвалы жующихъ насѣкомыхъ обладаютъ иногда чрезвычайной силой. Большія жужелицы изъ рода Procrustes прокусываютъ крѣпкія раковины улитокъ, чтобы добраться до мягкаго тѣла животнаго. Личинки усача Cerambyx cerdo L. прогрызаютъ ходы въ древесинѣ дуба. Рогохвосты (Sirex), выходящіе изъ куколокъ внутри уже выдѣланныхъ сосновыхъ балокъ, въ состояніи прогрызать толстыя свинцовыя пластинки, препятствующія ихъ выходу изъ коконовъ на свободу. Для такой работы жвалъ необходимо сильное развитіе ихъ хитина и мышцъ, и потому голова такихъ формъ, внутри которой помѣщаются и прикрѣпляются мышцы жвалъ, бываетъ увеличина и сильно хитинизирована. Для примѣра достаточно сравнить большую голову стрекозы или жующаго жука съ маленькой головкой подёнки или метлы, голову многихъ гусеницъ съ головой бабочекъ, развившихся изъ нихъ, голову майскаго жука съ головой бронзовки. У «солдатъ» муравьевъ и термитовъ сильнымъ челюстямъ соотвѣтствуетъ и большая голова. У личинокъ съ жующими челюстями голова сильно хитинизирована, даже и въ томъ случаѣ, если все остальное тѣло —мягко, какъ то наблюдается у личинокъ жуковъ дровосѣковъ и у гусеницъ многихъ бабочекъ, между тѣмъ какъ у личинокъ пчелъ и осъ голова такая же мягкая, какъ и все тѣло.

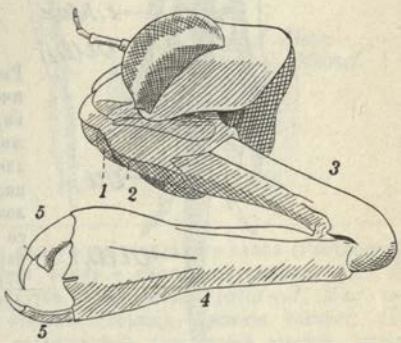


Рис. 179. Голова личинки коромысла (Aeschna), разсматриваемая наискось снизу. *1* жвалы, *2* нижнія челюсти, *3* и *4* основные членики нижней губы, *5* наружныя жевательныя лопасти.

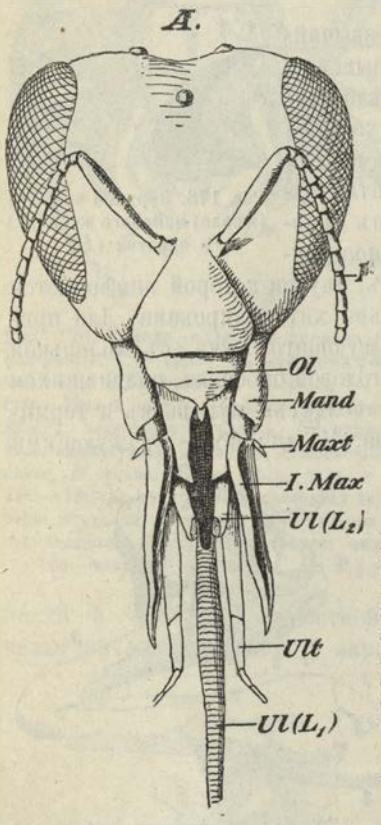
Нижнія челюсти насѣкомыхъ подвижнѣе жвалъ, такъ какъ состоятъ изъ отдѣльныхъ члениковъ, но зато слабѣе ихъ. Онѣ формируютъ комки пищи для проглатыванія, а если жевательныя лопасти ихъ хорошо развиты, то онѣ участвуютъ также и въ измельченіи пищи. Форма ихъ также зависитъ отъ рода пищи. У жука оленя массивныя жвалы могутъ совсѣмъ не участвовать въ принятіи пищи и превращаться у самцовъ въ рога, такъ какъ для принятія пищи служитъ послѣдній членикъ нижнихъ челюстей: онъ удлиненъ и благодаря длиннымъ густымъ волоскамъ имѣетъ видъ кисточки, которой жукъ слизываетъ соки, служащіе ему пищей.

Нижняя губа прикрываетъ ротовой аппаратъ снизу и не даетъ выпадать пищѣ, пережевываемой челюстями. Но иногда она пріобрѣтаетъ и болѣе важное значеніе: такъ, у личинокъ стрекозъ она измѣнена въ сильный хватательный органъ (рис. 179 и 187). Оба основныхъ членика ея вообще мало подвижны, но здѣсь они соединяются между собою и съ головой легко подвижными сочлененіями; на концѣ послѣдняго членика помѣщаются два крючка, которыя образуютъ клешню и соотвѣтствуютъ жевательнымъ лопастямъ нижнихъ челюстей другихъ насѣкомыхъ. Въ спокойномъ состояніи нижняя губа

стрекозъ согнута поперекъ вдвое и прижата къ нижней сторонѣ головы; при приближеніи же добычи губа быстро вытягивается, схватываетъ добычу своею клешнею, какъ рукой, (рис. 187) и притягиваетъ ее ко рту. Затѣмъ пища обрабатывается жвалами и нижними челюстями.

Жевательный аппаратъ, состоящій изъ верхней и нижней губы и двухъ паръ челюстей, можетъ измѣняться въ сосущій хоботокъ. Для всасыванія жидкой пищи служитъ трубка, въ образованіи которой у разныхъ насѣкомыхъ участвуютъ разныя ротовыя части.

У пчелъ (рис. 180) хоботокъ состоитъ изъ двухъ отдѣловъ. Конечный отдѣлъ представляетъ язычекъ, образованный сросшимися внутренними лопастями нижней губы [Ul (L_1)] и изогнутый въ видѣ трубки (рис. 180 B); изъ этой трубки цвѣточный сокъ переводится при помощи придаточныхъ язычковъ, т. е. наружныхъ лопастей нижней губы [Ul (L_2)], въ другой отдѣлъ хоботка, именно—на верхнюю сторону нижней губы, съ которою губные щупальцы (Ult) и нижнія челюсти (I. Max) составляютъ одну трубку. Верхнія челюсти пчелъ не измѣнены и служатъ для пережевыванія пыльцы и для обработки воска. Такія, такъ называемые лижущія или лакающія, ротовыя части представляютъ различные переходы къ жующимъ ротовымъ частямъ другихъ перепончатокрылыхъ.—У клоповъ хоботокъ образованъ (рис. 181) нижними челюстями (I. Max), имѣющими видъ длинныхъ щетинокъ. На внутренней поверхности ихъ находятся два продольныхъ желобка, которые при прилеганіи щетинокъ другъ къ другу, образуютъ два канала; одинъ изъ нихъ служитъ выводнымъ протокомъ для слюны, другой—для принятія пищи (C, 2 и 1); эта трубка, какъ и колющіе стилеты, представляющіе жвалы (C, Mand), расположены въ желобкѣ, который образованъ нижней губой и прикрытъ сверху—верхней (рис. 181 B); онъ служитъ для введенія хоботка и препятствуетъ сгибанію его при прокалываніи имъ болѣе твердыхъ частей. У бабочекъ (рис. 182) внутреннія лопасти нижнихъ челюстей (I. Max L_2) образуютъ сворачивающійся хоботокъ; каждая лопасть имѣетъ форму желобка, и обѣ вмѣстѣ образуютъ одну трубку (C, 1). Нижняя губа остается рудиментарною и служитъ только для прикрѣпленія щупалецъ (Ult); верхнія челюсти или жвалы (Mand)—или совсѣмъ не развиваются, или представляютъ маленькіе, неимѣющіе значенія, придатки. У мухъ (рис. 183) на нижней сторонѣ верхней губы (Ol) находится желобокъ, который у нѣкоторыхъ мухъ вмѣстѣ съ сложенными верхними челюстями, образуютъ трубку; у другихъ мухъ, существуютъ такъ называемый подглоточникъ hypopharynx (Hyp), очень слабо развитой у другихъ насѣкомыхъ; онъ представляетъ здѣсь сильно вытянутую, выдающуюся изъ ротовой полости трубку, на концѣ которой расположено отверстіе слюнныхъ железъ; нижнія челюсти (I. Max) и здѣсь образуютъ колющія щетинки, а нижняя губа (Ul) охватываетъ всѣ эти органы въ видѣ жолоба, какъ у клоповъ.—Наконецъ, у личинокъ нѣкоторыхъ насѣкомыхъ существуютъ парныя трубки, служащія для сосанія.



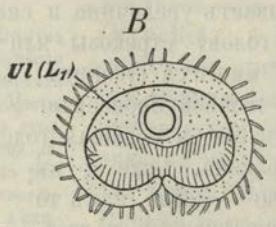


Рис. 180. Голова рабочей пчелы спереди (*A*). *F* усики, *Ol* верхняя губа. *Mand*—жвалы, *I. Max* нижнія челюсти, *Maxt* челюстныя щупальца, *Ul* (L_1) внутреннія лопасти нижней губы, слившіяся въ одинъ язычекъ, *Ul* (L_2) наружныя лопасти нижней губы, *Ult* нижнегубныя щупальца. *B*. Поперечный разрѣзъ черезъ язычекъ.

У личинки окаймленнаго плавунца (Dytiscus marginalis L.) заостренныя жвалы снабжены внутреннимъ желобкомъ, края котораго находятъ другъ на друга, такъ что въ каждой челюсти образуется каналъ. У личинки муравьинаго льва (Myrmeleo, рис. 184) внутренній желобокъ жвалъ (Mand) открытъ, но его прикрываютъ плотно прилегающія къ нимъ нижнія челюсти (I. Max).

Итакъ, у насѣкомыхъ трубки, служащія для сосанія, могутъ быть, какъ мы видимъ, образованы весьма различно: то верхнею губою съ участіемъ жвалъ или подглоточника (мухи), то одними жвалами (личинки плавунцовъ), то жвалами вмѣстѣ съ нижними челюстями (муравьиный левъ), то однѣми нижними челюстями (бабочки и клопы), то, наконецъ, нижней губой вмѣстѣ съ нижними челюстями (пчелы). Остальныя ротовыя части, не участвуя въ самомъ актѣ сосанія. или служатъ вспомогательными органами и для защиты сосущихъ ротовыхъ частей, или сохраняютъ самостоятельное значеніе, или-же редуцируются. Это разнообразіе въ развитіи ротовыхъ частей можно объяснить только тѣмъ, что хоботокъ въ различныхъ группахъ насѣкомыхъ развился самостоятельно изъ жующихъ ротовыхъ частей первичныхъ насѣкомыхъ.

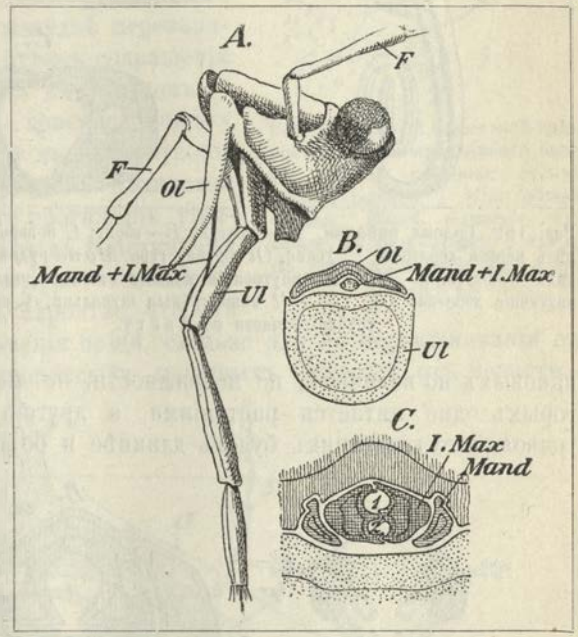


Рис. 181. Голова одного растительнаго клопа (Pentatoma) при разсматриваніи сбоку и нѣсколько спереди (*A*). *F* усики, *Ol* верхняя губа (приподнята), *Mand+I. Max* четыре колющихъ стилета = верхнія + нижнія челюсти. *Ul* нижняя губа. *B* представляетъ поперечный разрѣзъ черезъ хоботокъ на уровнѣ верхней губы. *C* показываетъ среднюю часть верхней половины рисунка *B* при болѣе сильномъ увеличеніи. 1 сосательная трубка, 2 слюнный каналъ. По Н и ч е.

Кишечный каналъ насѣкомыхъ часто бываетъ длиннѣе ихъ тѣла и поэтому изгибается петлями. Здѣсь трудно сказать, насколько длина его зависитъ отъ рода пищи, что такъ ясно замѣтно у позвоночныхъ животныхъ. Растительная пища, въ особенности листья или даже древесина, гораздо менѣе питательны, чѣмъ мясная пища, и поэтому должны поглощаться въ большемъ количествѣ; кишечникъ долженъ тогда быть длиннѣе и шире, потому что для лучшаго использованія содержащихся въ такой пищѣ питательныхъ веществъ особенно важно увеличеніе поверхности его. Если у травоядныхъ или навозныхъ пластинчатоусыхъ кишечникъ очень длиненъ, или если у хищной личинки водолюба (Hydrophilus piceus L.) онъ представляетъ прямую трубку, въ то время какъ у взрослаго водолюба, питающагося растеніями, онъ сложенъ петлями,—то, повидимому, это доказываетъ, что съ увеличеніемъ удобоваримости пищи длина кишечника уменьшается. Однако, существуютъ и исключенія: такъ, напримѣръ, у гусеницъ бабочекъ, поѣдающихъ растенія, кишечникъ прямой, хотя и широкій, у взрослыхъ же бабочекъ, сосущихъ цвѣточный сокъ, онъ немного извивается; у хищныхъ кузнечиковъ отношеніе длины кишечника къ длинѣ тѣла больше, чѣмъ у травоядной саранчи. Если, теперь, принять во вниманіе, что личинка водолюба почти вдвое длиннѣе взрослаго жука (75 : 40 м.м.), какъ и гусеницы бабочекъ по сравненію со взрослыми бабочками (у дровоточеца Cossus cossus L.—гусеница 100 м.м., бабочка 40 м.м.; у ивоваго шелкопряда, Liparis salicis L.—гусеница 40 м.м., бабочка 22 м.м.), то выходитъ, что для той же массы тѣла прямой кишечникъ личинки будетъ длиннѣе извитого кишечника взрослаго насѣкомаго. У прямокрылыхъ съ широкимъ тѣломъ — кишечникъ извитой, а у прямокрылыхъ съ узкимъ тѣломъ— прямой; къ первымъ относятся какъ плотоядныя, такъ и травоядныя: кузнечики, сверчки и тараканы, ко вторымъ травоядные саранчевыя и хищные богомолы (Mantis).

*

Помимо формы тѣла длина кишечника зависитъ и отъ другихъ причинъ, вслѣдствіе чего невозможно дать общую формулу для объясненія ея измѣненій. Личинки насѣкомыхъ, питающіяся растительной пищей, бѣдной питательными веществами, и имѣющія вдобавокъ короткій кишечникъ, должны развиваться медленно. У крупныхъ насѣкомыхъ, живущихъ въ древесинѣ, генерація всегда бываетъ многолѣтняя, у хищныхъ же насѣкомыхъ—обыкновенно годовая; такъ, развитіе тополеваго дровосѣка (Saperda carcharias L. и populnea L.) длится два года, у большого дровосѣка (Carambyx cerdo L.)—отъ трехъ до шести лѣтъ; ивовый древоточецъ (Cossus cossus L.)—имѣетъ двухгодовую генерацію, шелкопрядъ сосновый (Lasiocampa pini L.)—годовую, какъ и рогохвостъ великанъ (Sirex gigas L.) и оса шершень (Vespa crabro L.); американская же цикада Cicada septemdecim Fab., личинка которой сосетъ корни, развивается лишь въ 17 лѣтъ. Только въ томъ случаѣ, если сравниваютъ между собою двухъ одинаковыхъ по величинѣ, по подвижности, по потребности въ пищѣ насѣкомыхъ, изъ которыхъ одно питается растеніями, а другое животною пищею,—можно ожидать, что у травояднаго кишечникъ будетъ длиннѣе и объемистѣе, чѣмъ у хищнаго.

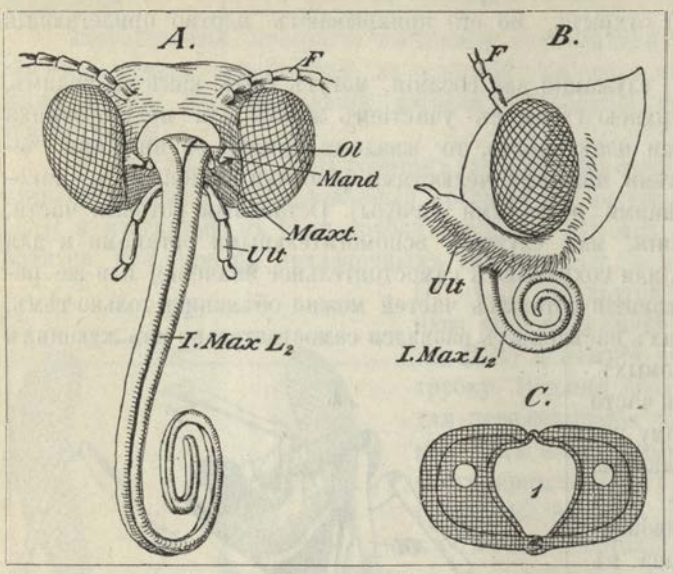


Рис. 182. Голова бабочки. *A*—спереди; *B*—сбоку; *C* поперечный разрѣзъ черезъ хоботокъ. *F* усики, *Ol* верхняя губа, *Mand* рудиментъ верхнихъ челюстей, *I. Max L₂* внутреннія лопасти нижнихъ челюстей, образующія хоботокъ (ср. *C*), *Ult* нижнегубныя щупальца, 1 сосательная трубка. Отчасти по Лангу.

Въ кишечномъ каналѣ различаютъ переднюю, среднюю и заднюю кишку или отдѣлы. Передняя и задняя кишка развиваются изъ внѣшняго зародышеваго листка, средняя же кишка изъ эндодерма, хотя въ послѣднее время Геймонсъ, на основаніи своихъ изслѣдованій и, несмотря на теоретическія возраженія, настаиваетъ на происхожденіи эпителія средней кишки изъ эктодерма.

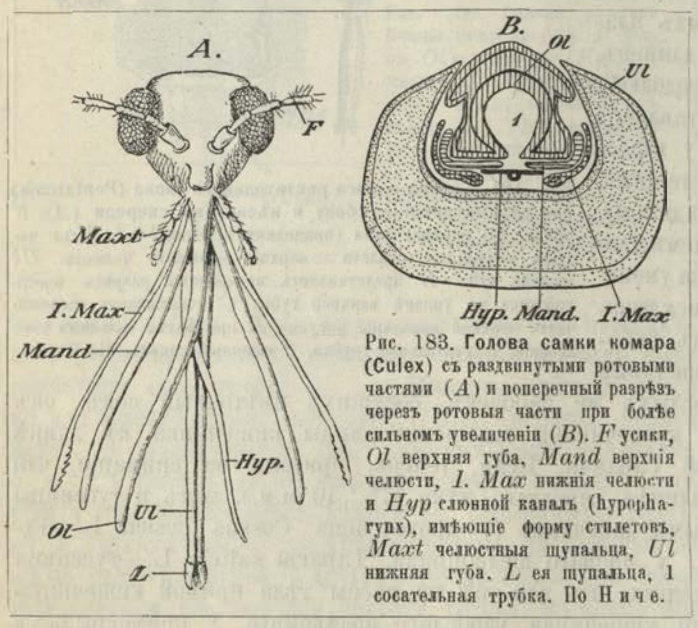


Рис. 183. Голова самки комара (Culex) съ раздвинутыми ротовыми частями (*A*) и поперечный разрѣзъ черезъ ротовыя части при болѣе сильномъ увеличеніи (*B*). *F* усики, *Ol* верхняя губа, *Mand* верхнія челюсти, *I. Max* нижнія челюсти и *Hyp* слюнной каналъ (hypopharynx), имѣющіе форму стилетовъ, *Maxt* челюстныя щупальца, *Ul* нижняя губа, *L* ея щупальца, 1 сосательная трубка. По Ниче.

Передняя кишка можетъ дифференцироваться различнымъ образомъ (рис. 185). Въ началѣ кишечнаго канала расположены уже упоминавшіяся слюнныя железы (9) въ числѣ одной или нѣсколькихъ паръ; слѣдующая за ротовой полостью глотка можетъ расширяться въ зобъ или быть снабжена «сосательнымъ желудкомъ» (10), суживающимся при основаніи въ узкій каналъ; участокъ передней кишки передъ средней кишкой (11) измѣняется часто въ жевательный

желудокъ. Въ началѣ задней кишки въ кишечникъ открываются такъ называемые мальпигіевы сосуды (12).

У насѣкомыхъ, поглощающихъ жидкую пищу, передняя кишка устроена просто и очень узка; у хищныхъ же и растеніеядныхъ она шире, и иногда образуетъ зобъ, служащій резервуаромъ для пищи. У насѣкомыхъ, которыя легко и во всякое время находятъ себѣ пищу, какъ, напримѣръ, у жуковъ, питающихся листьями и навозомъ, зоба не бываетъ. У пчелъ зобъ служитъ для помѣщенія нектара, который отсюда отрыгается ими въ видѣ мёда въ ячейки сотовъ. Такъ называемый «сосательный желудокъ» бабочекъ, сѣтчатокрылыхъ и мухъ (рис. 185), соединяющійся узкимъ каналомъ съ глоткой, служитъ въ дѣйствительности не сосательнымъ органомъ, какъ думали раньше, а также резервуаромъ для жидкой пищи; на прозрачныхъ комарахъ можно наблюдать, какъ ихъ зобъ или «сосательный желудокъ» наполняется кровью, вмѣстѣ съ пищеварительнымъ желудкомъ; по мѣрѣ того, какъ пища въ желудкѣ переваривается и переходитъ въ кишку,—изъ зоба путемъ сокращенія брюшка выдавливаются новые запасы крови въ желудокъ.

Рис. 184. Лѣвый челюстной крючекъ личинки муравьинаго льва съ нижней стороны. *Mand* верхняя челюсть, *I Max* нижняя челюсть, *Maxt* челюстное щупальце, за нимъ—усикъ, 1 глазъ. По стѣнной таблицѣ Лейкарта—Ниче.

Жевательный желудокъ встрѣчается, конечно, лишь у насѣкомыхъ, питающихся твердой пищей,—у многихъ жуковъ, у ряда прямокрылыхъ и у нѣкоторыхъ муравьевъ. Хитиновая выстилка жевательнаго желудка на всемъ его протяженіи утолщена въ видѣ зубцовъ, а между ними покрыта пластинками въ видѣ тёрокъ (рис. 186). Сильная мускулатура заставляетъ эти части тереться другъ объ друга. Очень вѣроятно, что онѣ служатъ не столько для вторичнаго измельченія пищи, сколько для ея перемѣшиванія съ желудочнымъ сокомъ и для отдѣленія растворенныхъ пищевыхъ веществъ отъ нераство-

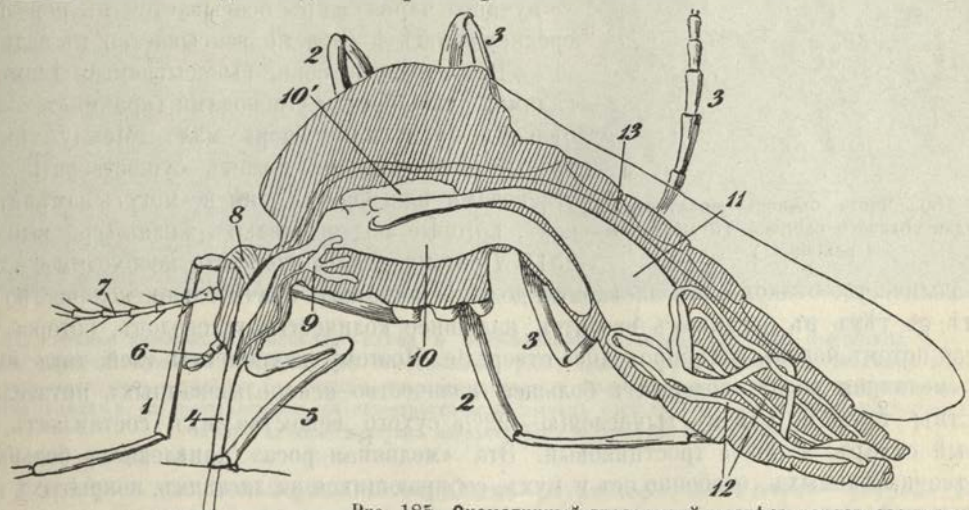


Рис. 185. Схематичный продольный разрѣзъ черезъ сосущаго комара (Culex). *1—3* пары ногъ, *4* верхняя губа и колющія щетинки, погруженныя нижнимъ концомъ въ кожу, *5* нижняя губа, *6* челюстныя щупальца, *7* усики, *8* мускулы сосательнаго аппарата, *9* ротовыя железы, *10* непарный и *10'* парные мѣшки для запаса пищи, *11* средняя кишка, *12* мальпигіевы сосуды, *13* сердце. По Шаудину съ измѣненіями.

ренныхъ. Это мнѣніе подтверждается тѣмъ, что изъ жевательнаго желудка въ среднюю кишку вдается такъ называемая воронка, которая повидимому представляетъ такой же аппаратъ, какъ мы видимъ у рѣчного рака, предохраняющій стѣнки желудка отъ поврежденія твердой пищей.

Средняя кишка часто раздѣляется на передній и широкій отдѣлъ (пищеварительный желудокъ) и на болѣе узкій задній. Несмотря на отрывочныя наблюденія, мы можемъ для многихъ насѣкомыхъ принять, что пищеварительный сокъ образуется путемъ разрушенія эпителіальныхъ клѣтокъ средней кишки. У мучного червя (личинки мучного хруща, Tenebrio molitor L.) и у нѣкоторыхъ пластинчатоусыхъ жуковъ на образованіе пищеварительнаго сока тратятся отдѣльныя клѣтки, замѣщающіяся вновь образующимися; у водолюба (Hydrophilus), у котораго пищеварительный желудокъ снабженъ придаточными мѣшечками, уничтожается для образованія кишечнаго сока черезъ короткіе промежутки времени (примѣрно каждые два дня)—весь эпителій и возстановляется затѣмъ путемъ разростанія клѣтокъ изъ придаточныхъ мѣшочковъ. Желудочный сокъ мучного червя, по изслѣдованіямъ Бидермана, хорошо перевариваетъ бѣлки и содержитъ кромѣ того ферменты, растворяющіе крахмалъ и разлагающіе жиры. Такъ же дѣйствуетъ секретъ средней кишки у гусеницъ бабочекъ. Замѣчательно, что у нихъ желудочный сокъ не содержитъ фермента растворяющаго клѣтчатку, встрѣчающагося у рѣчного рака и у нашихъ наземныхъ улитокъ (Helix, Limax). Поэтому у гусеницъ бабочекъ перевариваться можетъ содержимое лишь тѣхъ растительныхъ клѣтокъ, которыя разрѣзаются и разрываются при жеваніи; такъ какъ большинство клѣтокъ не переваривается, то калъ гусеницъ состоитъ изъ многочисленныхъ мелкихъ кусочковъ листьевъ, у которыхъ повреждены лишь крайнія клѣтки. Такое неполное использованіе пищи объясняетъ намъ необычное количество ея, поглащаемое гусеницами. Такъ, по Ратцебургу, гусеница сосноваго шелкопряда (Lasiocampa pini L.) съѣдаетъ въ среднемъ 1000 сосновыхъ иглъ за время своего развитія.

Рис. 186. Часть стѣнокъ жевательнаго желудка полевого сверчка (Gryllus campestris L.).

Въ средней кишкѣ происходитъ и всасываніе переваренныхъ веществъ, но не всѣхъ одинаково: такъ, у мучного червя жиръ всасывается въ переднемъ и среднемъ отдѣлѣ ея и не всасывается въ заднемъ.

Растительные соки, высасываемые тлями и цикадами, очень богаты углеводами (крахмалъ, сахаръ), бѣлковъ же въ нихъ очень мало. Между тѣмъ животный организмъ не можетъ существовать одними углеводами или жирами, они не могутъ замѣнить бѣлковъ, которые поддерживаютъ жизнь (ср. выше стр. 231). Поэтому, чтобы получить необходимое для развитія количество бѣлковъ, эти насѣкомыя должны поглащать значительное количество пищи; вмѣстѣ съ тѣмъ въ организмъ вводится излишнее количество углеводовъ, которое и выводится потомъ черезъ заднепроходное отверстіе. Поэтому экскременты тлей, такъ называемая «медвяная роса», содержатъ большее количество неиспользованныхъ питательныхъ веществъ; такъ, по одному вычисленію—22% сухого вещества ихъ составляетъ виноградный сахаръ, а 30% тростниковый. Эта «медвяная роса» привлекаетъ большое количество насѣкомыхъ, особенно осъ и мухъ, собирающихся на листьяхъ, покрытыхъ тлями; муравьи поѣдаютъ ее во время самаго выхожденія ея изъ тѣла тли.

У личинокъ нѣкоторыхъ насѣкомыхъ существуетъ особый способъ питанія. Такъ, личинки окаймленнаго плавунца (Dytiscus marginalis L.), смѣлые, прожорливые хищники, нападающіе на всѣхъ небольшихъ водныхъ животныхъ, не исключая молодыхъ рыбокъ и головастиковъ, высасываютъ изъ нихъ кровь своими жвалами (рис. 187). Но они поглощаютъ при этомъ не только жидкія вещества, а и всѣ мягкія части тѣла, такъ что отъ личинки какого-нибудь насѣкомаго обыкновенно остается только хитинистый покровъ. По ихъ жваламъ, впивающимся въ добычу, внутрь ея вливается коричневатый сокъ, содержащій въ себѣ ферментъ, растворяющій бѣлки. Такъ какъ «слюнныхъ же-

лезъ» у личинокъ Dytiscus нѣтъ, то этотъ сокъ можетъ быть лишь желудочнымъ сокомъ; онъ растворяетъ мышцы и прочія мягкія части тѣла добычи. Такимъ образомъ, здѣсь перевариваніе пищи происходитъ внѣ тѣла хищника, а всасываются лишь уже растворенныя вещества. Такой же способъ поглощенія пищи существуетъ и у личинокъ муравьинаго льва. Этотъ способъ вызываетъ нѣкоторыя особенности въ строеніи личинки: такъ, ротовое отверстіе очень узко, такъ какъ пища не проходитъ черезъ него; средняя кишка оканчивается слѣпо; соединеніе ея съ задней кишкой устанавливается лишь при превращеніи личинки муравьинаго льва во взрослое насѣкомое (въ стадіи куколки); небольшое количество остатковъ пищеваренія и продуктовъ выдѣленія скопляется въ концѣ слѣпой средней кишки и выдѣляется наружу лишь послѣ превращенія.

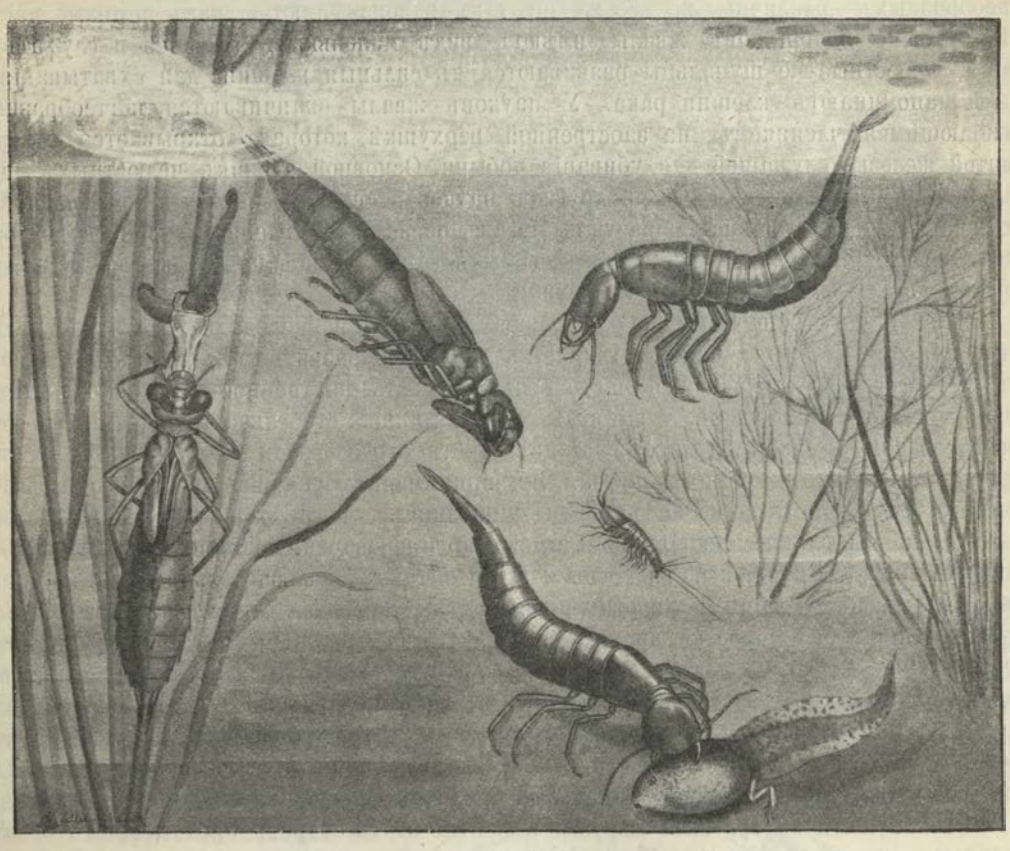


Рис. 187. **Личинки коромысла (Aeschna)—слѣва и окаймленнаго плавунца (Dytiscus marginalis L.)—справа.** Одна изъ личинокъ коромысла схватила своей выброшенной губой—піявку, другая плыветъ за водянымъ осликомъ, съ силою выталкивая воду, служащую для дыханія, изъ заднепроходнаго отверстія. Верхняя личинка плавунца—въ обычномъ покойномъ положеніи, съ выставленнымъ на поверхность воды заднимъ концемъ тѣла, на которомъ помѣщаются стигмы; нижняя личинка плавунца вонзаетъ свои челюсти въ головастика.

У личинокъ высшихъ перепончатокрылыхъ—муравьевъ, осъ и пчелъ—устройство средней кишки такое же. Этихъ личинокъ выкармливаютъ рабочіе; для пчелъ доказано, что пища личинокъ матокъ представляетъ однородный густой сокъ, въ которомъ нѣтъ ни пыльцы, ни другихъ твердыхъ составныхъ частей, такъ какъ пища была предварительно переварена въ кишечникѣ кормящаго насѣкомаго; поэтому такая пища можетъ всасываться непосредственно; подобной же пищею кормятся и другія личинки пчелъ въ теченіи по крайней мѣрѣ первыхъ четырехъ дней; потомъ онѣ получаютъ уже не вполнѣ переваренную пищу, которая содержитъ еще въ себѣ многочисленные пыльцевыя крупинки. Остатки отъ усвоенія такой пищи такъ незначительны, что нѣтъ необходимости сейчасъ же выбрасывать ихъ изъ тѣла.

Задняя кишка жуковъ и членистохоботныхъ выстлана типичнымъ железистымъ эпитиліемъ. У большинства другихъ насѣкомыхъ стѣнки ея покрыты кутикулой. Эти стѣнки образуютъ нѣсколько выпячиваній, которыя образованы железистыми клѣтками и называются ректальными железами (т. е. железами прямой кишки). Значеніе ихъ то же, что и железистаго эпителія у жуковъ и членистохоботныхъ, но железистыя клѣтки здѣсь не соприкасаются съ экскрементами и поэтому не повреждаются твердыми частями экскрементовъ. По всей вѣроятности, выдѣленія задней кишки и ея железъ имѣютъ значеніе для формированія каловыхъ массъ; точнѣе значеніе ихъ неизвѣстно.

У паукообразныхъ—лишь двѣ пары ротовыхъ частей—жвалы или хилицеры (chelicerae) и челюстные щупальцы или педипальпы (pedipalpi). Хотя онѣ у различныхъ паукообразныхъ—различны, но все же не такъ видоизмѣняются, какъ ротовые части у насѣкомыхъ. У скорпіоновъ жвалы имѣютъ видъ маленькихъ клешней и служатъ для кусанія, челюстные-же щупальцы развиваются въ сильныя клешни для схватыванія добычи и напоминаютъ клешни рака. У пауковъ жвалы оканчиваются когтеобразнымъ, пригибающимся членикомъ, на заостренной верхушкѣ котораго открывается отверстіе ядовитой железы, служащей для убиванія добычи. Основной членикъ челюстныхъ щупалецъ пауковъ, какъ и у многихъ другихъ паукообразныхъ, снабженъ жевательной лопастью, а остальные членики образуютъ органъ осязанія. У клещей устройство ротовыхъ частей чрезвычайно разнообразно; и здѣсь мы встрѣчаемъ всѣ переходы отъ кусающихъ ротовыхъ частей—къ колющимъ и сосущимъ.

Почти прямой кишечникъ паукообразныхъ дѣлится на переднюю, среднюю и заднюю кишку, при чемъ средняя кишка отличается сильнымъ развитіемъ слѣпыхъ мѣшкообразныхъ выростовъ, составляющихъ часто большую часть внутренностей и заходящихъ въ основанія ножекъ. У пауковъ, у которыхъ средняя кишка стебельчатымъ суженіемъ между головогрудью и брюшкомъ дѣлится на двѣ части—головогрудную и брюшную, слѣпые придатки отходятъ отъ обѣихъ частей. Они принимались раньше просто за железы, на самомъ же дѣлѣ они такъ же какъ и самъ кишечникъ, участвуютъ въ перевареніи пищи: они не только выдѣляютъ секретъ, но и всасываютъ переваренную пищу, проникающую до самаго ихъ конца. Скорпіоны, сѣнокосцы и пауки питаются исключительно животной пищей и главнымъ образомъ живыми животными; клещи же питаются отчасти и растеніями. Поглащеніе пищи и ея обработка происходитъ различно. Скорпіоны и сѣнокосцы разжевываютъ ее очень мелко, такъ какъ ихъ глотка очень узка; въ слѣпые выросты кишечника попадаютъ лишь вещества, уже растворенныя въ пищеварительномъ сокѣ. Пауки же только прокусываютъ добычу и затѣмъ высасываютъ; у нихъ есть сосательный аппаратъ, расположенный въ началѣ пищеварительнаго канала; высасываются не только кровь и др. жидкія части тѣла животнаго, но и твердыя, которыя предварительно растворяются секретомъ, выдѣляемымъ паукомъ внутрь тѣла жертвы; вѣроятно этотъ секретъ представляетъ богатый ферментами сокъ средней кишки. Такимъ образомъ, здѣсь перевариваніе пищи происходитъ отчасти до ея поглащенія, какъ у личинки плавунцевъ и муравьиныхъ львовъ. Это подтверждаютъ наблюденія Рейса надъ паукомъ—птицеядомъ (Mygale avicularia L.): послѣдній, убивъ маленькую ящерицу ядомъ своихъ челюстныхъ железъ и разрѣзавъ ее своими челюстями, двигающимися взадъ и впередъ, такъ высосалъ ее, что остались лишь чешуя и кости.

г). Питаніе мягкотѣлыхъ.

У мягкотѣлыхъ развитіе пищеварительнаго аппарата примѣрно такъ же высоко, какъ у членистоногихъ, а у головоногихъ даже еще выше.

По способу питанія, мягкотѣлыхъ можно подраздѣлить на двѣ большія группы:—на моллюсковъ, производящихъ водоворотъ, и на моллюсковъ, хватающихъ пищу. Къ первымъ относятся лишь медленные пластинчато-жаберныя или двустворчатыя, которыя очень мало подвижны, а иногда приростаютъ къ одному мѣсту или всверливаются внутрь скалъ. Остальныя мягкокрылыя, за исключеніемъ немногихъ паразитирующихъ формъ, относятся къ «хватающимъ».

Водоворотъ для привлеченія пищи пластинчато-жаберныя производятъ своими жабрами. Соотвѣтственно такой работѣ, жабры эти развиты у нихъ несравненно сильнѣе, чѣмъ у брюхоногихъ и головоногихъ моллюсковъ, и обладаютъ бо́льшей величиной, чѣмъ нужно для дыханія. У задняго конца тѣла края обѣихъ половинъ мантіи не плотно при-

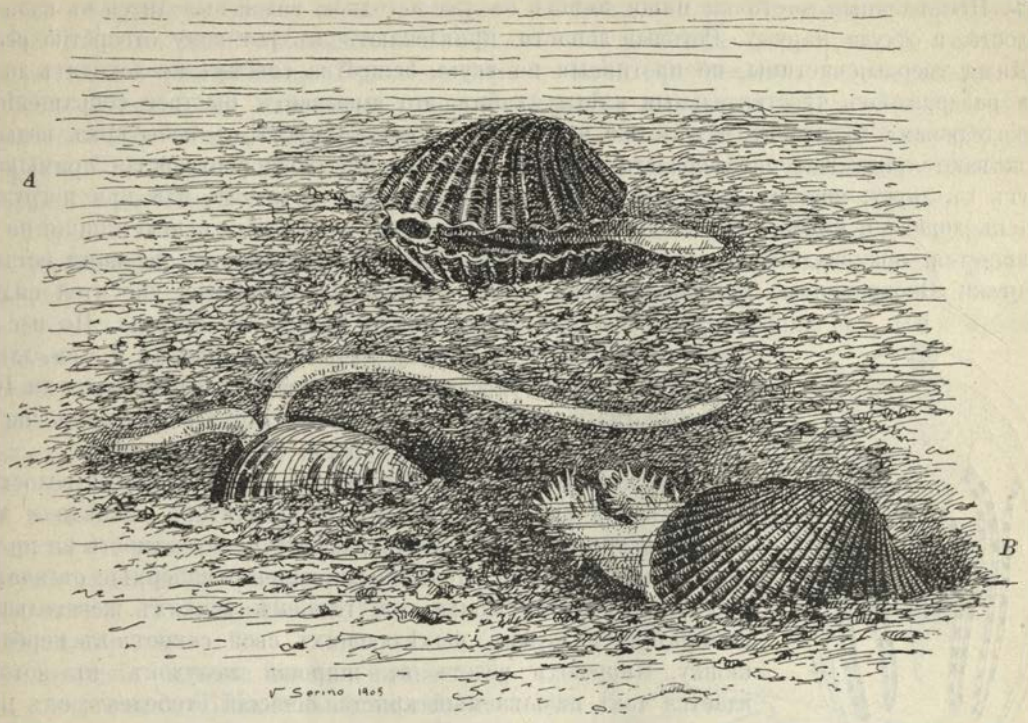


Рис. 188. Ракушки съ различно развитыми сифонами *A* Cardita calyculata L. (сифоны—слѣва, справа—выпущена нога), *B* сердцевидка, Cardium edule L., *C*—Scrobicularia piperata Gm.

легаютъ другъ къ другу, а оставляютъ между собою двѣ щели, изъ которыхъ верхняя ведетъ въ клоачную полость, а нижняя—въ жаберную. У нѣкоторыхъ формъ края мантіи въ другихъ мѣстахъ сростаются между собой а вокругъ упомянутыхъ щелей вытягиваются въ двѣ трубки, такъ называемые сифоны (клоакальный и жаберный; рис. 188 и 189). Вода втягивается въ жаберный сифонъ работою многочисленныхъ мерцательныхъ рѣсничекъ, покрывающихъ жабры; она входитъ въ жаберныя полости съ каждой стороны тѣла и затѣмъ, проходя между нитями жабръ, проникаетъ во внутрижаберное пространство, соединенное съ клоакальною полостью (рис. 190, см. ниже). При прохожденіи воды внутрь жабръ отъ нея отфильтровываются, благодаря работѣ сильныхъ краевыхъ рѣсничекъ жаберныхъ нитей, постороннія тѣльца и пищевыя частицы; онѣ обволакиваются слизью и пригоняются съ помощью особыхъ мерцательныхъ полосокъ къ ротовымъ лопастямъ, сидящимъ по обѣ стороны ротового отверстія. На ротовыхъ лопастяхъ находятся параллельныя ребрышки, покрытыя рѣсничками, при чемъ въ однихъ изъ мерцательныхъ поя-

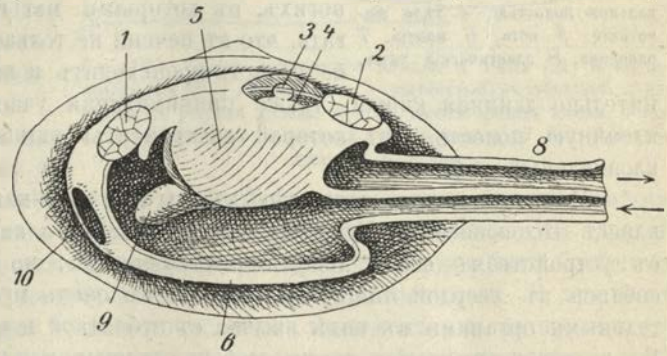


Рис. 189. Mya arenaria L. съ вскрытой мантійной полостью. *1* и *2* передній и задній замыкательные мускулы, *3* желудочекъ сердца, *4* предсердіе, *5* жабры, *6* края мантіи, сросшіеся между собою до нижней щели (*10*) и до отверстій сифоновъ—вводнаго *7* и клоакальнаго *8*,—которые здѣсь сростаются, *9* нога. По Гётте.

сковъ рѣснички гонятъ воду ко рту, а въ другихъ вызываютъ токъ воды ото рта; въ зависимости отъ того какіе изъ ребрушокъ выпрямляются, а какіе пригибаются, — вода движется въ томъ или другомъ направленіи. Принесенныя водой частички скопляются у ротового отверстія, и животное время отъ времени раскрываетъ ротъ и проглатываетъ ихъ. Несъѣденныя частички пищи вмѣстѣ съ уже негодною водой выводятся въ клоачную полость, а оттуда наружу. Ротовыя лопасти привлекаютъ къ ротовому отверстію всевозможныя твердыя частицы, но противныя на вкусъ вещества совсѣмъ не доходятъ до рта: они раздражаютъ чувствительныя клѣтки жабръ, это вызываетъ быстрое сокращеніе замыкательныхъ мускуловъ, вслѣдствіе чего эти вещества вмѣстѣ съ избыткомъ воды выталкиваются изъ жаберной полости наружу. Вводное и выводное отверстія примыкаютъ другъ къ другу; поэтому, при зарываніи моллюска въ илъ и песокъ или при погруженіи его въ дерево и камень, вхожденіе и выхожденіе воды, а вмѣстѣ съ нею и пищи не прекращается, пока задній конецъ тѣла съ обоими отверстіями или концы сифоновъ остаются снаружи. Экскременты, выбрасываемые черезъ клоакальное отверстіе, уносятся сильной струей воды и не поступаютъ больше въ органы. По изслѣдованіямъ Валленгрена, у рѣчной ракушки въ 7,5 см. длиной, частички кармина уносятся выбрасываемой струей воды на 40 см. отъ животнаго, жаберный же сифонъ всасываетъ лишь частички, находящіяся не дальше 1,5 см. отъ его отверстія.

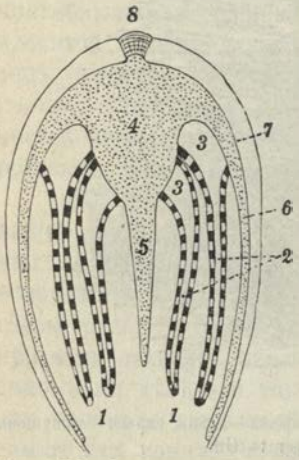


Рис. 190. **Схематичный поперечный разрѣзъ черезъ ракушку.** *1* жаберная (мантійная) полость, *2* внутрежаберная полость, *3* наджаберное пространство, соединяющееся съ клоакальною полостью, *4* тѣло животнаго, *5* нога, *6* мантія, *7* раковина, *8* эластическій тяжъ.

Пища, принесенная движеніемъ мерцательныхъ волосковъ, состоитъ изъ крошечныхъ частицъ продуктовъ распада и мельчайшихъ организмовъ, что устраняетъ необходимость ея предварительной обработки. Поэтому пластинчатожаберные отличаются отъ двугихъ мягкотѣлыхъ отсутствіемъ всякихъ жевательныхъ аппаратовъ и железъ, выдѣляющихъ свой секретъ въ переднюю кишку. Пищеводъ ведетъ въ широкій желудокъ, въ который вдается такъ называемый кристаллическій стебелекъ; онъ представляетъ студенистое бѣлковое выдѣленіе слѣпого трубчатаго выпячиванія желудка, можетъ быть, содержащее въ себѣ ферментъ. Несмотря на многочисленныя попытки значеніе этого органа еще не выяснено. Объемистый мѣшковидный придатокъ, такъ называемая «печень», открывается въ желудокъ двумя отверстіями. По аналогіи съ соотвѣтственнымъ органомъ у брюхоногихъ, съ которыми мы еще познакомимся, можно предполагать, что въ печени не только выдѣляется пищеварительный сокъ, но отчасти происходитъ и всасываніе растворенной пищи. Сравнительно длинная кишка, также принимающая участіе въ всасываніи, открывается въ клоачную полость, изъ которой экскременты выносятся наружу токомъ воды, черезъ клоакальный сифонъ.

Изъ остальныхъ мягкотѣлыхъ мы остановимся лишь на классѣ брюхоногихъ и классѣ головоногихъ. Устройство ихъ кишечнаго канала въ основныхъ чертахъ сходно съ устройствомъ его у пластинчатожаберныхъ; но передній отдѣлъ пищевода, приспособлясь къ твердой пищи, превращенъ въ очень мускулистую глотку и снабженъ жевательными органами въ видѣ язычка съ зубчаткой и непарныхъ или парныхъ «челюстей». Въ глотку открываются также особыя слюнныя или, лучше, «ротовыя» железы.

Передняя часть тѣла брюхоногихъ часто вытягивается въ рыло, на концѣ котораго помѣщается ротъ; иногда существуетъ хоботокъ, выпячиваемый изъ ротового отверстія; у нѣкоторыхъ формъ онъ очень длиненъ, и превышаетъ иногда даже длину животнаго. Такіе брюхоногіе—хищники. Они нападаютъ, конечно, не на подвижныхъ животныхъ (вродѣ раковъ или рыбъ), а на медленно двигающихся морскихъ звѣздъ, голотурій и пластинчатожаберныхъ. Нѣкоторыя изъ нихъ, какъ напримѣръ Buccinium, Murex, Purpura, Natica—наносятъ вредъ устричнымъ банкамъ. Они пробуравливаютъ кожу и скор-

лупу иглокожихъ и раскрываютъ створки пластинчато-жаберныхъ. Въ образовавшееся отверстіе они погружаютъ свой хоботокъ и поѣдаютъ мягкія части. Такимъ образомъ, присутствіе хоботка указываетъ на хищный образъ жизни.

На вентральной стѣнкѣ мускулистой глотки возвышается языкъ, а на противоположной—челюсти; въ глотку же открываются слюнныя железы. Величина глотки зависитъ отъ той роли, которую она выполняетъ. Если есть хоботокъ—она коротка, такъ какъ роль ея тогда незначительна. При отсутствіи хобота—она бываетъ развита больше. Наибольшаго развитія она достигаетъ у такихъ хищныхъ легочныхъ моллюсковъ, у которыхъ высовывающійся языкъ служитъ для схватыванія добычи, какъ у рода Testacella (рис. 191, *B* и *C*) и Daudebardia, питающихся другими улитками и дождевыми червями. У нихъ глотка простирается до половины длины тѣла животнаго, и даже больше.

На днѣ глотки, находится въ видѣ продолговатаго вздутія—язычекъ, внутри котораго помѣщается скелетъ изъ хрящеобразныхъ тѣлецъ. Благодаря своей хорошо развитой мускулатурѣ, язычекъ можетъ двигаться въ самыхъ различныхъ направленіяхъ. Снаружи онъ покрытъ особымъ образованіемъ—теркой или зубчаткой (radula; рис. 191). Зубчатка представляетъ хитинистую пластинку, усаженную поперечными и продольными рядами твердыхъ зубчиковъ, обращенныхъ остріями назадъ и дѣйствующихъ, какъ рашпиль (рис. 192). Язычекъ вмѣстѣ съ зубчаткой можетъ высовываться и опять втягиваться въ ротъ. Дѣйствіе его можно сравнить съ лизаніемъ кошки, но движеніе его совершается медленнѣе.

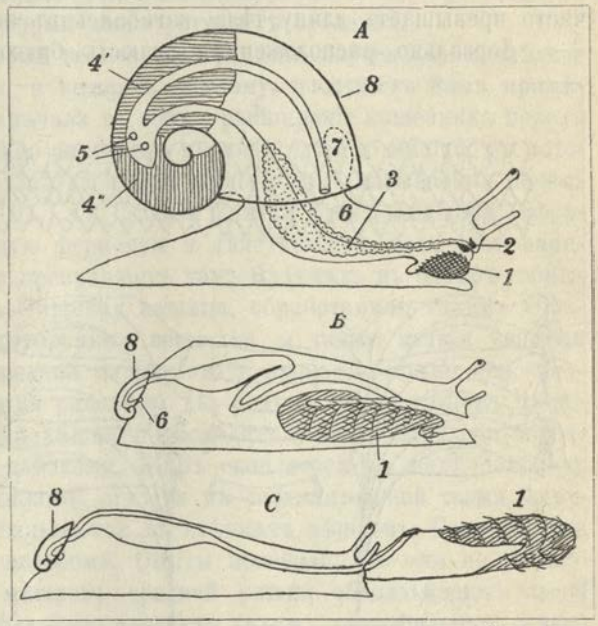


Рис. 191. Схема кишечнаго канала у Helix (*A*) и Testacella (*B* и *C*). *1* язычекъ (въ *C*—вытянутый) съ зубчаткой, *2* челюсть, *3* ротовая железа, *4* и *4'* мѣшки средней кишки, *5* вхъ мѣста впаденія въ кишечникъ, *6*—порошица, *7* мантійная полость, *8* раковина.

Движенія язычка можно наблюдать у прудовика (Limnaea), когда онъ слизываетъ водоросли со стѣнокъ аквариума, или—у ползущей по стеклянной пластинкѣ улитки, если навстрѣчу ей пустить на стекло каплю 10—20-процентнаго раствора виноградного сахара. Во время кормленія въ садкахъ съѣдобныхъ виноградныхъ улитокъ (Helix pomatia L.) отъ работы ихъ зубчатокъ слышенъ шумъ на подобіе падающаго дождя.

Форма и расположеніе зубчиковъ на зубчаткѣ бываютъ очень различны, но у родственныхъ формъ большею частью сходны. Поэтому форма и расположеніе ихъ имѣетъ большое значеніе для систематическаго раздѣленія брюхоногихъ моллюсковъ. Съ другой стороны, устройство зубчатки зависитъ отъ рода пищи: зубчики могутъ быть большими или мелкими, острыми или тупыми, малочисленными или многочисленными. У хищныхъ брюхоногихъ зубчики большіе, острые и немногочисленны, такъ какъ имъ не приходится мелко растирать пищу; у питающихъ-же растеніями—маленькіе и большею частью—многочисленны, а сама зубчатка—широка; примѣромъ послѣднихъ могутъ служить большинство европейскихъ легочныхъ моллюсковъ, какъ Helix (рис. 192, *A*), Arion, Limnaea. У нѣкоторыхъ видовъ число зубчиковъ достигаетъ 40000, а у нѣкоторыхъ морскихъ голыхъ слизняковъ изъ семейства Pleurobranchidae даже 70000, между тѣмъ какъ у живущихъ вмѣстѣ съ ними хищныхъ видовъ Aeolis – изъ того-же отряда,—только 16 зубчиковъ. У формъ съ хоботкомъ роль зубчатки вспомогательная; но тамъ, гдѣ она служитъ для схватыванія живой добычи, какъ у хищныхъ киленогихъ, она вытянута, а одиночные

зубчики ея очень большіе и острые (рис. 192, *B*). У ядовитыхъ брюхоногихъ, къ которымъ относятся красивые конусы (Conus), находятся лишь три, расположенныхъ въ одинъ поперечный рядъ, крупныхъ зубчика. Они направлены впередъ и пробуравлены каналомъ, въ который открывается выводной протокъ ядовитой железы. Зубчики эти наносятъ раны, смертельныя для маленькихъ животныхъ, и даже у человѣка вызывающія сильное воспаленіе.

Зубчатка образуется въ особомъ мѣшкѣ, такъ называемомъ влагалищѣ зубчатки, расположенномъ позади язычка, на днѣ глотки; эпителіальныя клѣтки этого влагалища выдѣляютъ отчасти основную перепонку зубчатки, отчасти зубчики ея. Ростъ зубчатки продолжается и у взрослаго животнаго, и по мѣрѣ того, какъ передніе ряды стираются, новые выступаютъ наружу. Зубчатка обыкновенно короче глотки; однако, у брюхоногихъ, вродѣ Patella и Littorina, держащихся въ поясѣ отлива и соскабливающихъ съ камней и скалъ одѣвающій ихъ тонкій покровъ изъ животныхъ и растеній,—она стирается гораздо быстрѣе, чѣмъ у плотоядныхъ или у питающихся листьями и поэтому ради болѣе быстраго возстановленія зубчатки, влагалище ея достигаетъ здѣсь значительной длины и часто превышаетъ длину тѣла, загибаясь въ этомъ случаѣ спирально.

Дорзально расположенная челюсть брюхоногихъ состоитъ изъ одного или двухъ симметричныхъ утолщеній кутикулярнаго покрова глотки. Она служитъ для разрыванія и разрѣзанія пищи, при чемъ кольцевыя мышцы глотки прижимаютъ ее къ зубчаткѣ. У легочныхъ брюхоногихъ отношеніе между зубчаткой и челюстью обыкновенно обратное. У группы безчелюстныхъ (Agnatha:—Testacella, Daudebardia), у которыхъ зубчатка вооружена сильными зубцами, челюстей или совсѣмъ нѣтъ, или онѣ рудиментарны и гладки. У настоящихъ растеніеядныхъ, какъ Helix и Arion, челюсти сильно развиты и болѣе или менѣе сильно зазубрены, зубчатка-же покрыта многочисленными, но мелкими зубчиками. Переходную группу составляютъ Vitrina, Hyalina и Limax,—преимущественно хищники: на краю зубчатки находятся большіе крючковатые зубчики, какъ у безчелюстныхъ (Agnatha), а на гладкой челюсти—одинъ средній зубецъ.

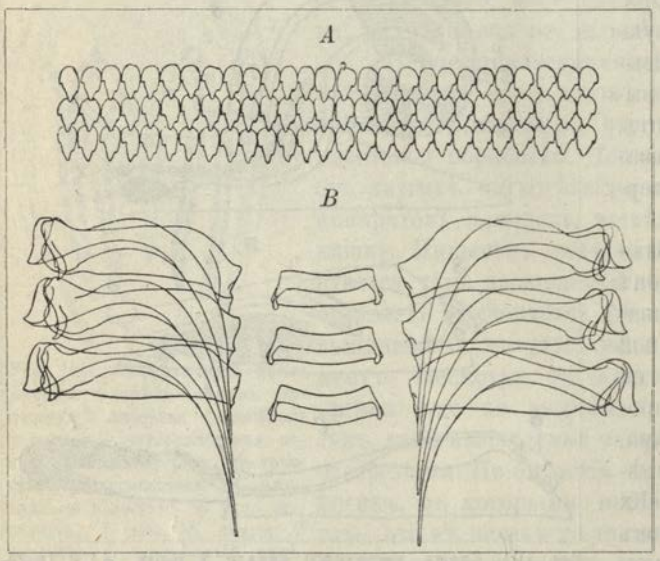


Рис. 192. **Три ряда зубчиковъ изъ терокъ брюхоногихъ моллюсковъ.** *A*—виноградной улитки (Helix pomatia L.), изображенные не во всю ширину ряда; *B*—одного пелагическаго брюхоногаго (Carinaria mediterranea Pér. Les.). *A* увелич. въ 75 разъ, *B*—въ 15 разъ.

При овладѣваніи добычей хищнымъ брюхоногимъ помогаютъ обыкновенно ротовыя (букальныя) железы. Названіе «слюнныхъ железъ» къ нимъ не подходятъ, такъ какъ, насколько извѣстно, онѣ не содержатъ въ себѣ фермента даже у растеніеядныхъ формъ и не имѣютъ прямого отношенія къ пищеваренію, какъ настоящія слюнныя железы млекопитающихъ. Морскія брюхоногія могутъ большею частью произвольно выпускать секретъ изъ железъ: железы покрыты особою мускулистою оболочкою и,—напр., у Dolium—при сокращеніи ея секретъ изъ железъ выбрасывается на воздухѣ на разстояніе полъ метра. Железы хищныхъ киленогихъ содержатъ, вѣроятно, специфическій ядъ для парализованія добычи. У нѣкоторыхъ-же морскихъ брюхоногихъ въ ротовыхъ железахъ заключается крѣпкая кислота; зоологъ Трошель во время своего пребыванія въ Мессинѣ первый сдѣлалъ весьма интересное наблюденіе, что секретъ крупной Dolium galea L. произво-

дилъ сильное шипѣніе на мраморѣ; болѣе точное наблюденіе показало, что этотъ секретъ выдѣляется «слюнными железами» и содержитъ въ большомъ количествѣ свободную сѣрную кислоту. Это открытіе было затѣмъ неоднократно провѣрено: въ слюнѣ Dolium, Cassis и родственныхъ формъ было найдено отъ 2 до 4 и даже почти 5 процентовъ сѣрной кислоты; у Tritonium вмѣсто сѣрной кислоты въ ней содержится въ большемъ количествѣ органическая аспарагиновая кислота. Раздражая этихъ брюхоногихъ, можно заставить ихъ выпускать изъ себя слюну; если вода, въ которой они находятся, окрашена въ голубой цвѣтъ лакмусомъ, то вокругъ рта животнаго появляется красноватое облачко, вслѣдствіе дѣйствія кислоты на лакмусъ. Въ желудокъ брюхоногаго кислота не попадаетъ: тамъ часто можно найти, напримѣръ, нерастворенныя известковыя частицы изъ кожи морскихъ звѣздъ. Секретъ этихъ железъ служитъ главнымъ образомъ для того, чтобы парализовать добычу: напр., морскія звѣзды дѣлаются неподвижными отъ дѣйствія слабой кислоты. Особое значеніе секрета состоитъ, кромѣ того, въ томъ, что кислота его дѣйствуетъ на панцырь морскихъ звѣздъ, на раковины моллюсковъ и на известковыя тѣльца въ кожѣ голотурій; она или растворяетъ известь (аспарагиновая кислота) или превращаетъ ее въ хрупкій гипсъ (сѣрная кислота), который легко уступаетъ зубчаткѣ.

У виноградной улитки, питаніе которой весьма обстоятельно изучено въ послѣднее время Бидерманомъ и Морицомъ, и которая, поэтому, послужитъ намъ примѣромъ, проглатываемая пища поступаетъ сначала въ зобъ—расширеніе кишечника передъ желудкомъ. За нимъ расположенъ собственно желудокъ въ видѣ слѣпого мѣшка; въ который открываются два большихъ сильно развѣтвленныхъ мѣшка, такъ называемая печень или лучше, мѣшки средней кишки (рис. 191, *A*). Особыя клѣтки этихъ мѣшковъ («ферментныя») выдѣляютъ жидкость, содержащую ферменты и дѣйствующую, какъ пищеварительный сокъ. Она проникаетъ въ зобъ и превращаетъ тамъ крахмалъ въ сахаръ, обмыливаетъ жиры и растворяетъ клѣтчатку. Пищевая кашица, обработанная такимъ образомъ, поступаетъ въ желудокъ, откуда растворенныя вещества а также мелкія твердыя частицы пищи вдавливаются въ мѣшки средней кишки; этотъ процессъ можно непосредственно наблюдать послѣ удаленія съ улитки раковины. На ряду съ образованіемъ пищеварительныхъ соковъ—въ мѣшкахъ средней кишки происходитъ и всасываніе растворенныхъ веществъ особыми всасывающими клѣтками. Жиръ скопляется въ видѣ запасовъ отчасти въ особыхъ клѣткахъ стѣнокъ мѣшковъ, отчасти въ соединительной ткани, окружающей «печень». Гликогенъ и известь скопляются въ стѣнкахъ мѣшковъ. Что касается бѣлковъ, то они перевариваются инымъ способомъ. Опыты показали, что они не растворяются кишечнымъ сокомъ, но клѣтки мѣшковъ средней кишки обволакиваютъ своей протоплазмой находящіеся поблизости бѣлковыя частички (напр., хлорофильныя зерна) и перевариваютъ ихъ внутри себя. По наблюденіямъ Брюэля, у одного голаго морского слизня Calliphylla эти клѣтки послѣ ѣды такъ наполнялись зернами хлорофилла, что мѣшки казались темнозелеными. Непереваренныя остатки выталкиваются изъ клѣтокъ, а затѣмъ движеніемъ мерцательныхъ волосковъ выводятся изъ желудка и кишекъ наружу. Такимъ образомъ, мѣшки средней кишки представляютъ не только железы, но и всасывающіе органы, какъ у высшихъ ракообразныхъ; какъ тамъ, такъ и здѣсь нѣжныя клѣтки этихъ органовъ не соприкасаются съ твердыми частицами пищи и не повреждаются ими.

Слѣдующій за желудкомъ отдѣлъ кишечнаго канала виноградной улитки, вѣроятно, не принимаетъ участія въ всасываніи переваренной пищи. У нѣкоторыхъ другихъ брюхоногихъ, однако, и онъ, вѣроятно, участвуетъ въ этомъ, такъ какъ иначе нельзя было бы объяснить удлиненіе кишекъ какъ разъ у такихъ формъ, пища которыхъ бѣдна питательными веществами,—какъ у хитоновъ (Chiton) и Patella и у тѣхъ, которыя постоянно ѣдятъ грубыя водоросли.

У большинства брюхоногихъ кишечникъ устроенъ, какъ у виноградной улитки. Нѣсколько отличается онъ у голожаберныхъ морскихъ слизней. Самъ по себѣ короткій кишечникъ несетъ здѣсь двѣ или три сильно развѣтвляющіяся вѣтви. Вѣроятно, онѣ выполняютъ роль мѣшковъ средней кишки, т. е. служатъ какъ железами, такъ и всасыва-

ющими органами; однако, въ нихъ здѣсь проникаетъ также и непереваренная пища. Очень вѣроятно, что кишечникъ этихъ моллюсковъ, несмотря на сильныя измѣненія ихъ въ другихъ отношеніяхъ, сохранилъ свое первичное состояніе. У Calliphylla, какъ уже упоминалось выше, наблюдалось поступленіе пищевыхъ частицъ внутрь клѣтокъ вѣтвей кишечнаго канала. У другихъ голыхъ морскихъ слизней передній отдѣлъ кишечнаго канала превратился въ мускулистый желудокъ, внутреннія стѣнки котораго вооружены хитинистыми зубцами или пластинками для разжевыванія растительной пищи,—какъ у морского зайца (Aplysia),—или для размельченія раковинъ, съѣденныхъ двухстворчатыхъ моллюсковъ, какъ у Bulla.

Головоногія, какъ наиболѣе развитыя мягкотѣлыя, превосходятъ остальныхъ и сложностью строенія своего кишечнаго канала (рис. 193). Всѣ они—исключительно хищники. За ротовымъ отверстіемъ, которое окружено сильными руками, вооруженными присосками, идетъ глотка съ двумя сильными челюстями, двигающимися сверху внизъ; своей формой онѣ напоминаютъ клювъ попугая. Ихъ рѣжущіе края не приходятся другъ противъ друга при смыканіи, такъ какъ верхняя челюсть не доходитъ до конца нижней; поэтому онѣ мало пригодны для разрѣзанія пищи, а служатъ для удерживанія ея и для разрыванія панцыря раковъ; на собственномъ пальцѣ можно испытать, съ какой силой они схватываютъ добычу. Между челюстями и позади ихъ находится языкъ съ зубчаткой, которая построена, какъ у брюхоногихъ. Противъ зубчатки въ глотку открывается непарный протокъ одной или двухъ паръ ротовыхъ железъ. До сихъ поръ не извѣстно, содержатся-ли въ ихъ секретѣ переваривающіе пищу ферменты; извѣстно лишь, что секретъ заднихъ «слюнныхъ железъ» у осьминоговъ дѣйствуетъ, какъ ядъ, на схваченныхъ раковъ: краббъ, прижатый къ ротовому отверстію осьминога помираетъ послѣ трехъ—четырехъ конвульсивныхъ движеній; если онъ будетъ сейчасъ-же отнятъ отъ врага, то никакихъ пораненій на его тѣлѣ замѣтить нельзя, но изслѣдованія показали, что такое дѣйствіе вызываетъ «слюна»,—при прикосновеніи къ жабрамъ рака, она моментально вызываетъ у него столбнякъ. Послѣ того добыча не проглатывается цѣликомъ и не разрывается на части, а переваривается внѣ животнаго, какъ у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ и паукообразныхъ. Во всякомъ случаѣ отъ рака черезъ нѣкоторое время остается только панцырь безъ мягкихъ частей. По всей вѣроятности хищникъ черезъ какое-либо отверстіе вливаетъ въ тѣло рака свой желудочный сокъ, а затѣмъ всасываетъ растворившіяся части тѣла.

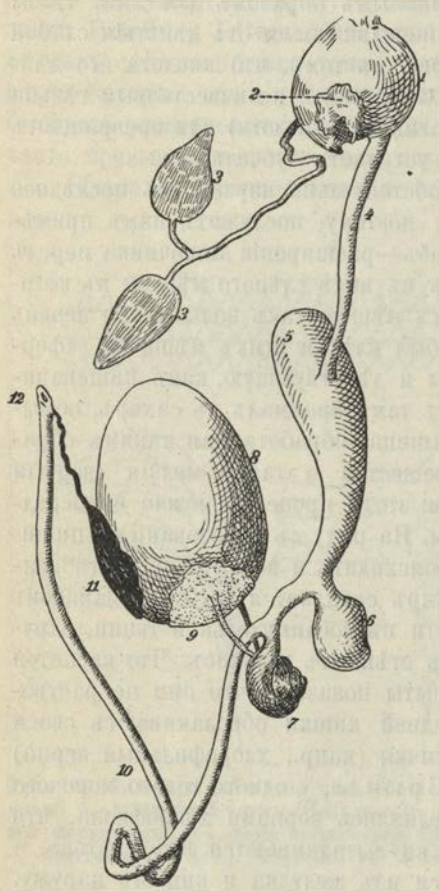


Рис. 193. Кишечникъ мускуснаго осьминога (Eledone moschata Leach.). *1* глотка, *2* слюнныя железы, *3* ядовитыя железы, *4* пищеводъ, *5* зобъ, *6* желудокъ, *7* спиральная кишка, *8* печень, *9* поджелудочная железа, *10* кишка, *11* чернильный мѣшекъ, *12* порошица. По Жамму.

Въ желудокъ открывается такъ называемая спиральная слѣпая кишка (7). Она служитъ резервуаромъ для секрета двухъ железъ, которыя можно сравнить съ мѣшками средней кишки остальныхъ моллюсковъ. Это такъ называемая «печень» и «панкреатическая железа». И та, и другая являются настоящими железами, такъ какъ въ нихъ происходятъ лишь выдѣленіе секрета, а не всасываніе переваренной пищи, какъ въ мѣшкахъ средней кишки. Секретъ «печени» содержитъ какъ діастатическій ферментъ, такъ и ферментъ, растворяющій, какъ трипсинъ, бѣлки, секретъ-же панкреатической железы содер-

житъ лишь діастазъ. Клапанъ, находящійся въ отверстіи спиральной слѣпой кишки, не пропускаетъ въ нее пищи, но не задерживаетъ выходъ изъ нея жидкости. Пищевареніе, начавшееся внѣ животнаго, заканчивается въ желудкѣ, всасываніе же происходитъ въ кишкѣ; незначительная длина ея вполнѣ достаточна для пищи, богатой питательными веществами. Такимъ образомъ, здѣсь мы впервые встрѣчаемся съ совершенно обособленными пищеварительными железами, функція которыхъ состоитъ лишь въ выдѣленіи пищеварительныхъ соковъ. Такая дифференцировка кишечника позволяетъ поставить головоногихъ рядомъ съ низшими позвоночными, которымъ головоногія не уступаютъ въ сложности своей организаціи. Въ рядѣ позвоночныхъ происходитъ дальнѣйшее раздѣленіе труда по перевариванію пищи между отдѣльными частями кишечника, достигающее у млекопитающихъ своего высшаго резвитія.

д). Питаніе хордовыхъ.

α) Общая часть.

Органы пищеваренія хордовыхъ находятся въ тѣсной связи съ органами дыханія, состоящими или изъ жабръ, или изъ легкихъ. Нужная для дыханія вода поступаетъ къ жабрамъ черезъ ротовое отверстіе и черезъ щели въ боковыхъ стѣнкахъ передней кишки; легкія же представляютъ мѣшковидныя выпячиванія передней части кишечника. У низшихъ группъ хордовыхъ — у оболочниковъ и у ланцетника (Amphioxus), эта связь органовъ пищеваренія съ органами дыханія имѣетъ важное значеніе для питанія: вмѣстѣ съ водою для дыханія, приносятся мелкія посторонніе частички и организмы, служащіе пищею. Они задерживаются клейкой слизью и попадаютъ въ мерцательный желобокъ на вентральной сторонѣ жабернаго отдѣла кишечника — эндостиль, а оттуда въ пищеводъ. Позвоночныя унаслѣдовали эту связь между дыхательнымъ и пищеварительнымъ аппаратомъ, но указанное соотношеніе между ними исчезло, такъ какъ эти животныя относятся къ хватающимъ.

У хордовыхъ и особенно у позвоночныхъ выдѣленіе секрета и всасываніе составляютъ задачи клѣтокъ, различныхъ не только по ихъ происхожденію, но и по ихъ мѣстоположенію. Въ этомъ—главное различіе въ устройствѣ пищеварительнаго канала позвоночныхъ и безпозвоночныхъ. Клѣтки, выдѣляющія ферментъ, расположены въ выпячиваніяхъ кишечнаго канала. Къ такимъ образованіямъ относится у оболочниковъ—пилорическая железа, у ланцетника—«печень». Еще сильнѣе обособлены эти железы у позвоночныхъ: печень, поджелудочная железа, часто железы желудка и даже слюнныя железы играютъ у нихъ различную роль при перевариваніи пищи. Клѣтки, завѣдующія всасываніемъ пищи, выстилаютъ сами кишечный каналъ.

Въ обработкѣ и перевариваніи пищи большое значеніе (особенно у позвоночныхъ) имѣютъ вспомогательные органы. Устройство ихъ въ общихъ чертахъ обыкновенно одинаково (исключеніе составляютъ органы паразитирующихъ круглоротыхъ): мы находимъ обычно челюсти, вооруженныя зубами или инымъ образомъ и прикрытыя иногда мускулистыми губами, затѣмъ—языкъ, а часто—открывающіяся въ полость рта железы. Изъ хордовыхъ—оболочники и ланцетникъ, конечно, не нуждаются въ особыхъ хватающихъ и жевательныхъ органахъ, такъ какъ пищею имъ служатъ такія же мелкія частицы и организмы, какъ двустворчатымъ моллюскамъ и нѣкоторымъ другимъ безпозвоночнымъ.

Кишечный каналъ позвоночныхъ можно раздѣлить на отдѣльныя части различнымъ образомъ. У безпозвоночныхъ мы отличили переднюю, среднюю и заднюю кишку на томъ основаніи, что передняя и задняя образуются изъ внѣшняго зародышеваго листка, средняя же—изъ внутренняго. У позвоночныхъ среднею кишкой, вѣроятно, надо считать весь тотъ отдѣлъ кишечнаго канала, который выстланъ однослойнымъ эпителіемъ, а—передней и задней—отдѣлы, выстланные многослойнымъ эпителіемъ. Во всякомъ случаѣ, можно думать, что при развитіи зародыша эктодермальная ротовая ямка разростается вглубь на различное протяженіе и что передній отдѣлъ кишечника, покрытый многослойнымъ

эпителіемъ, представляетъ именно разростаніе этой ямки; у многихъ млекопитающихъ онъ простирается до самаго желудка. Этому морфологическому раздѣленію кишечника противополагается физіологическое, въ основаніи котораго кладется работа разныхъ отдѣловъ кишечнаго канала. Первый отдѣлъ состоитъ изъ ротовой полости, пищевода и желудка; если здѣсь у млекопитающихъ и происходитъ перевариваніе пищи подъ вліяніемъ кишечнаго сока и секрета слюнныхъ железъ, то оно лишь подготовляетъ пищу въ главному акту перевариванія и въ отличіе отъ него можетъ быть названо подготовительнымъ пищевареніемъ. Главный актъ пищеваренія происходитъ въ тонкой кишкѣ; въ начало ея, сейчасъ за желудкомъ, открываются протоки печени и поджелудочной железы, секретъ которыхъ богатъ ферментами. Третій отдѣлъ кишечника составляютъ толстая и прямая кишка. Этотъ отдѣлъ у рыбъ и земноводныхъ не отдѣленъ замѣтно отъ тонкой кишки, у высшихъ-же позвоночныхъ начало толстой кишки отмѣчается непарнымъ или парными слѣпыми выростами, и между тонкой и толстой кишкой иногда бываетъ расположенъ клапанъ. Толстая кишка и ея выросты принимаютъ также участіе въ всасываніи питательныхъ веществъ, но перевариванія пищи въ этомъ отдѣлѣ уже не происходитъ здѣсь пища можетъ измѣняться только путемъ броженія и гніенія. Въ толстой кишкѣ изъ остатковъ отъ пищеваренія формируется калъ.

Для механической обработки пищи служатъ челюсти, зубы, иногда языкъ и довольно часто жевательный желудокъ, представляющій особый отдѣлъ кишечника. Химическое измѣненіе и раствореніе пищи происходитъ подъ вліяніемъ ферментовъ, которые находятся въ желудочномъ сокѣ, въ сокѣ поджелудочной железы, въ желчи и иногда въ слюнѣ. Растворенныя пищевыя вещества всасываются поверхностью различныхъ отдѣловъ кишечника. Всѣ эти задачи, необходимыя для питанія животнаго, или выполняются болѣе или менѣе равномѣрно, или же однѣ изъ нихъ въ противоположность другимъ выступаютъ на первый планъ; поэтому органы пищеваренія могутъ быть весьма различны даже у животныхъ, питающихся однимъ способомъ. У позвоночныхъ, лишенныхъ зубовъ, служащихъ для механической обработки твердой пищи, есть жевательный желудокъ, какъ напр., у крокодиловъ, многихъ птицъ и у нѣкоторыхъ неполнозубыхъ млекопитающихъ. Пищевареніе въ тонкихъ кишкахъ можетъ быть значительно облегчено предварительной обработкой пищи; какъ напр., у млекопитающихъ. У другихъ позвоночныхъ, напр., у нѣкоторыхъ рыбъ, предварительной обработки пищи совсѣмъ не существуетъ. Кишки, внутренняя поверхность которыхъ служитъ для всасыванія, могутъ быть или короткими и широкими, или длинными и тонкими. Увеличеніе поверхности кишекъ можетъ достигаться также сильнымъ развитіемъ слѣпой кишки. Требованія, предъявляемыя къ органамъ пищеваренія, весьма различны въ зависимости отъ рода пищи животнаго. Обработка питательной, мягкой, легко перевариваемой пищи, вродѣ пищи плотоядныхъ животныхъ, конечно, требуетъ совершенно иныхъ средствъ, чѣмъ обработка мало питательной, трудно перевариваемой пищи травоядныхъ животныхъ. Плотоядныя насыщаются небольшимъ количествомъ пищи; поэтому желудокъ ихъ не великъ, длина кишекъ незначительна, слѣпая кишка большею частью мала или совсѣмъ отсутствуетъ; пища ихъ обрабатывается преимущественно химически. У травоядныхъ животныхъ желудокъ, напротивъ, бываетъ обыкновенно большимъ, кишки достигаютъ значительной длины, слѣпая кишка часто сильно развита, химическая обработка пищи всегда сопровождается тщательнымъ измельченіемъ ея, производимымъ тѣмъ или инымъ способомъ. Приспособленіе организма къ условіямъ питанія бываетъ такимъ совершеннымъ, что по устройству органовъ пищеваренія животнаго можно судить и о его пищѣ.

Челюсти отсутствуютъ у ланцетника и у присасывающихся, какъ паразиты, къ другимъ животнымъ—круглоротыхъ (напр. у миноги). Зачатковъ челюстей нѣтъ также и у личинокъ миногъ: онѣ схватываютъ червей и личинокъ насѣкомыхъ своими губами. Всѣ остальныя позвоночныя имѣютъ челюсти, почему и называются въ отличіе отъ круглоротыхъ Gnathostomata—«челюстноротыя». Такимъ образомъ, челюсти являются пріобрѣтеніемъ уже позвоночныхъ. Онѣ симметрично расположены вокругъ ротового от-

верстія, и нижняя челюсть двигается снизу—вверхъ (или сзади—на передъ), верхняяже челюсть большею частью остается неподвижной. У селяхій бросается въ глаза сходство челюстного скелета (I) съ непосредственно слѣдующими за нимъ хрящевыми висцеральными дугами (II—VII, рис. 194). Челюстная дуга является лишь первою изъ этого ряда дугъ, и форма ея у селяхій еще мало измѣнена соотвѣтственно ея спеціальному назначенію. Висцеральныя дуги, состоящія каждая изъ нѣсколькихъ хрящиковъ, расположены въ стѣнкахъ глотки и ограничиваютъ спереди и сзади жаберныя щели. Правая и лѣвая половина каждой дуги сходятся на брюшной сторонѣ и соединяются промежуточными хрящиками, такъ называемыми copulae.

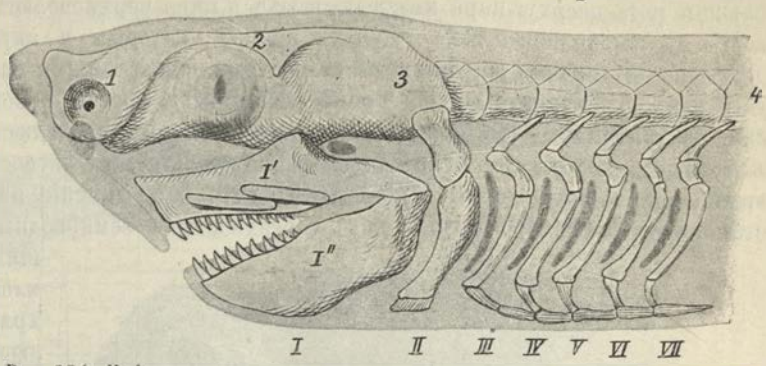


Рис. 194. **Набросокъ черепа и висцеральнаго скелета акулы.** *1* носовой, *2* глазной и *3* слуховой отдѣлы черепа; *4* позвоночникъ. *I—VII* отъ первой до седьмой пары висцеральныхъ дугъ. *I* челюстная дуга (*I'* небно-квадратный хрящъ съ прилегающими губными хрящами, *I''* нижне-челюстной хрящъ), *II* подъязычная дуга, *III—VII 1.—5.* жаберныя дуги; между ними намѣчены жаберныя щели.

Первая висцеральная дуга—челюстная ограничиваетъ спереди первую жаберную щель, такъ называемое брызгальце (между I' и 3), и подобно другимъ дугамъ также несетъ жабру. Эта дуга состоитъ изъ двухъ сочленяющихся между собою хрящей; одинъ изъ нихъ, небноквадратный (I'')—соединяется съ черепомъ, другой—нижне-челюстной или мандибулярный (I'') расположенъ далѣе книзу. Небноквадратные хрящи обѣихъ половинокъ дуги образуютъ верхнюю челюсть, а оба мандибулярныхъ—нижнюю челюсть. Къ той и другой присоединяется еще нѣсколько такъ называемыхъ губныхъ хрящей, интересныхъ по тѣмъ измѣненіямъ, которыя они претерпѣваютъ у высшихъ рыбъ.

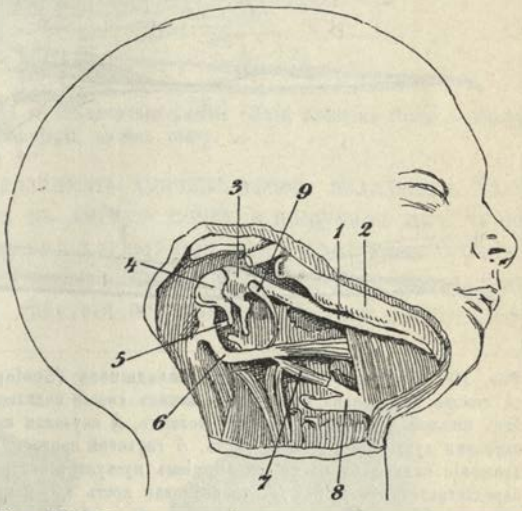


Рис. 195. **Висцеральный скелетъ 18-ти недѣльнаго человѣческаго зародыша.** *1* мекелевъ хрящъ, *2* окостенѣвающая нижняя челюсть, *3* суставной конецъ мекелева хряща, превращающійся въ молоточекъ, *4* квадратная кость = наковальня, *5* стремячко, *6* шиловидный отростокъ каменистой кости, соединяющійся посредствомъ связки (*7*) съ малымъ рогомъ подъязычной кости (*8*); они образуютъ остальныя части подъязычной дуги; *9* барабанное кольцо. По Кёлликеру.

Въ простѣйшихъ случаяхъ челюстной аппаратъ соединенъ съ черепомъ еще очень непрочно. У нѣкоторыхъ акулъ, однако, соединеніе челюстного аппарата съ черепомъ уже болѣе прочное: они соединяются посредствомъ верхняго отдѣла второй висцеральной или подъязычной дуги, которая въ видѣ подъязычно-челюстнаго или гіо-мандибулярнаго хряща прикрѣпляется однимъ концомъ къ черепу, а другимъ къ небноквадратному хрящу; остальная часть подъязычной дуги (гіоидная), образующая у высшихъ животныхъ бо̀льшую часть скелета языка, остается свободной. Челюстной аппаратъ химеръ, вооруженный сильными зубами, которыми они могутъ разгрызать раковины моллюсковъ, является еще болѣе прочнымъ, благодаря полному сліянію небноквадратнаго хряща съ хрящевымъ черепомъ.

У остальныхъ позвоночныхъ тѣ части скелета, которыя у селляхій образуютъ скелетъ челюстей, претерпѣваютъ весьма интересныя измѣненія. Всюду основою нижней че-

люсти остается мандибулярный хрящъ, поверхъ котораго развиваются покровныя кости, образующія костную нижнюю челюсть. Въ отличіе отъ мандибулярнаго хряща, небноквадратный у вышестоящихъ позвоночныхъ уже не ограничиваетъ собою рта сверху. Начиная съ высшихъ рыбъ съ костнымъ скелетомъ, развиваются особыя кости, ограничивающія ротъ сверху: пара межчелюстныхъ и пара верхнечелюстныхъ костей, какъ кроющія кости на поверхности тѣхъ губныхъ хрящей, которыя у акулъ прилегаютъ къ верхней челюсти. Онѣ прочно соединяются съ костями, образующими впослѣдствіи костяной черепъ. Изъ небноквадратнаго хряща кромѣ нѣкоторыхъ костей основанія черепа, происходитъ еще квадратная кость, съ которой сочленяется нижняя челюсть у всѣхъ выше-стоящихъ животныхъ, вплоть до птицъ. Квадратная кость можетъ соединяться съ черепомъ подвижно или неподвижно. Въ послѣднемъ случаѣ соединеніе нижней челюсти съ черепомъ становится болѣе прочнымъ,—какъ у безхвостыхъ земноводныхъ, у многихъ пресмыкающихся и у птицъ. У зародышей млекопитающихъ (рис. 195) хрящевой зачатокъ нижней челюсти, такъ называемый меккелевъ хрящъ (1), тоже сочленяется съ квадратною костью (4); но нижняя челюсть развитыхъ млекопитающихъ (2) соотвѣтствуетъ только одной части тѣхъ костей, которыя составляютъ нижнюю челюсть у прочихъ позвоночныхъ; у млекопитающихъ она не доходитъ до задняго конца меккелева хряща, и сочленяется съ черепомъ далѣе кпереди, а именно съ чешуей височной кости. Однако, суставъ квадратной кости, съ внутреннимъ концемъ меккелева хряща (между 4 и 3) или съ возникающею на его мѣстѣ покровной костью (такъ называемой суставной), соотвѣтствующій сочлененію нижней челюсти съ черепомъ у остальныхъ позвоночныхъ, остается и у млекопитающихъ; но онъ отдѣляется отъ нижней челюсти и образуетъ двѣ слуховыхъ косточки: наковальню (4) и молоточекъ (3); послѣдній соединяется у млекопитающихъ съ верхнимъ концомъ (5) подъязычной дуги, превращающимся въ третью слуховую косточку, въ стремячко, которому у остальныхъ позвоночныхъ,—начиная съ земноводныхъ до птицъ,—соотвѣтствуетъ слуховой «столбикъ» (columella). Эти измѣненія, надо думать, происходили слѣдующимъ образомъ: первоначально при подвижномъ соединеніи квадратной кости съ черепомъ, животное могло сильно кусать только потому, что при закрываніи рта особый отростокъ нижней челюсти упирался въ выпуклость чешуйчатой кости; это мѣсто превратилось затѣмъ въ главное сочлененіе нижней челюсти съ черепомъ; послѣ того могъ отдѣлиться отъ нижней челюсти ея задній конецъ, участвовавшій въ образованіи первоначальнаго сочлененія, а еще позднѣе произошло, наконецъ, соединеніе его съ слуховымъ аппаратомъ. Такому соединенію благопріятствовало положеніе сочлененія въ стѣнкахъ

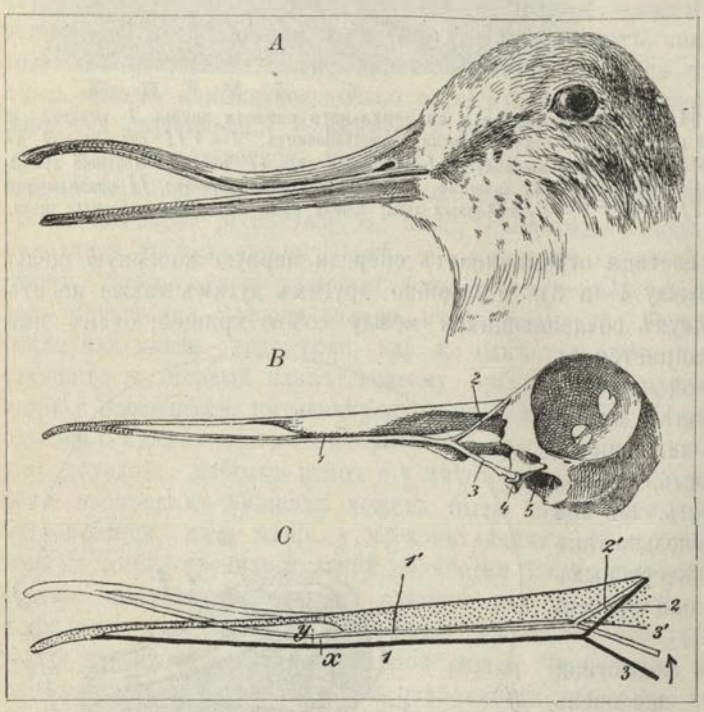


Рис. 196. Движенія надклювья у вальдшнепа (Scolopax rusticola L.). *A* голова вальдшнепа, изогнувшаго конецъ своего надклювья. *B* черепъ его безъ нижней челюсти. *1* верхняя челюсть, *2* скуловая кость, *3* квадратно-скуловая дуга. *4* квадратная кость, *5* слуховой проходъ. *C* схема механизма движенія надклювья: когда сокращеніемъ мускуловъ квадратно-скуловая дуга передвигается изъ *3* въ *2'*, то скуловая кость (*2*) принимаетъ положеніе *2'*, а точка *x* передвигается въ *y*. *A* по Бекману.

брызгальца, — которое уже у низшихъ позвоночныхъ превращается въ особый отдѣлъ органа слуха,—въ среднее ухо съ евстахіевой трубой, открывающейся въ полость рта.— На судьбѣ остальныхъ висцеральныхъ дугъ у разныхъ позвоночныхъ мы остановимся, когда будемъ говорить о языкѣ и органахъ дыханія.

Въ то время какъ у большинства позвоночныхъ верхняя челюсть прикрѣплена къ

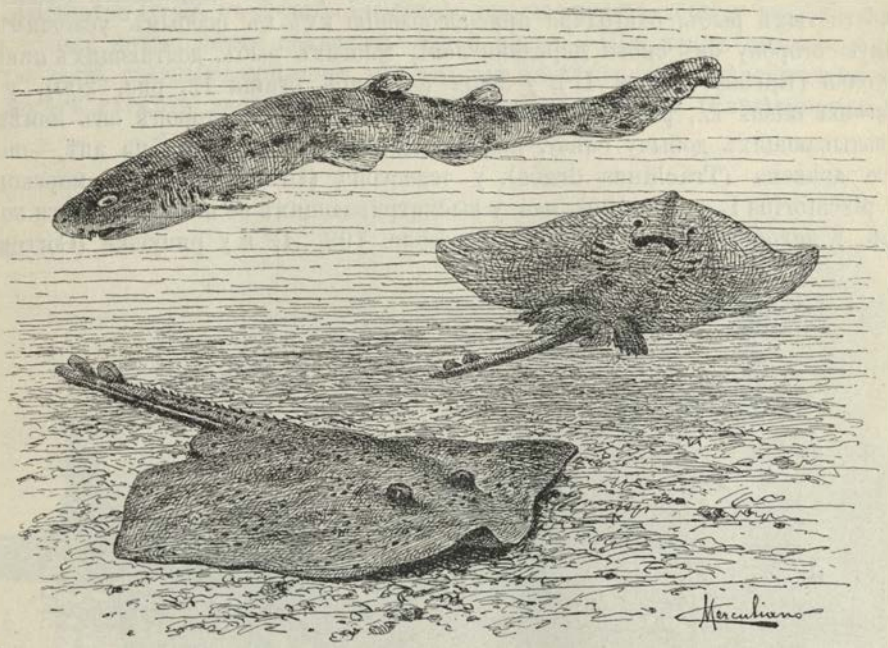


Рис. 197. Кошачья акула (Scyllium canicula Cuv.,—сверху) и звѣздчатые скаты (Raja asterias Rond.,—внизу): изъ послѣднихъ правый, плывущій, видѣнъ снизу.

черепу неподвижно, многія птицы могутъ приподнимать кончикъ своего надклювья. Такъ, напримѣръ, вальдшнепъ, погружая свой клювъ въ мягкую почву и нащупавъ имъ червя, можетъ схватывать его, открывая только кончикъ клюва, при чемъ подклювье остается неподвижнымъ. «Надклювье вальдшнепа представляетъ орудіе вродѣ проволочныхъ щипцовъ», пишетъ одинъ охотникъ. Механизмъ дѣйствія его слѣдующій (рис. 196): квад-

Рис. 198. *A*. Голова чехони (Pelecus cultratus L.). *B*. Голова ряпушки (Chondrostoma nasus L.).

ратно-скуловая дуга (3) образуетъ со скуловой костью равныя стороны равнобедреннаго треугольника; при приподниманіи посредствомъ мышцъ квадратно-скуловой дуги (отъ 3 къ 3′ въ C) основаніе треугольника становится короче, а высота его увеличивается; вслѣдствіе этого верхняя челюсть (1) сдвигается впередъ, точка x передвигается въ точку y; давленіе передается на передній конецъ надклювья, который и изгибается кверху. Это движеніе клюва можно вызвать на черепѣ вальдшнепа соотвѣтствующимъ давленіемъ на

квадратно-скуловую дугу. Подобную-же особенность мы находимъ у клюва утокъ, попугаевъ и колибри.

У хрящевыхъ рыбъ (акулъ, скатовъ, осетровъ; рис. 197) ротъ расположенъ еще на нижней сторонѣ головы, сейчасъ-же передъ жабернымъ аппаратомъ,—какъ если-бы онъ произошелъ изъ сліянія передней пары жаберныхъ щелей. Обыкновенно-же ротъ помѣщается на переднемъ концѣ головы; иное положеніе рта мы встрѣчаемъ только у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, благодаря приспособленію ихъ къ особымъ условіямъ жизни: на брюшную сторону онъ снова передвинулся у многихъ рыбъ, достающихъ пищу со дна, какъ у усача (Barbus barbus L.), у леща (Abramis brama L., рис. 200), у подуста (Chondrostoma nasus L., рис. 198, *B*) и др.,—а на спинной сторонѣ онъ помѣщается у рыбъ, схватывающихъ добычу снизу, подкарауливающихъ ее, лежа на днѣ,—напримѣръ у морского дракона (Trachinus draco), у телескопа (Uranoscopus), у морского черта (Lophius piscatorius L., рис. 199), или у высматривающихъ ее на поверхности воды, какъ напримѣръ, у чехони (Pelecus cultratus L., рис. 198, *A*) и у ряпушки (Corregonus al-

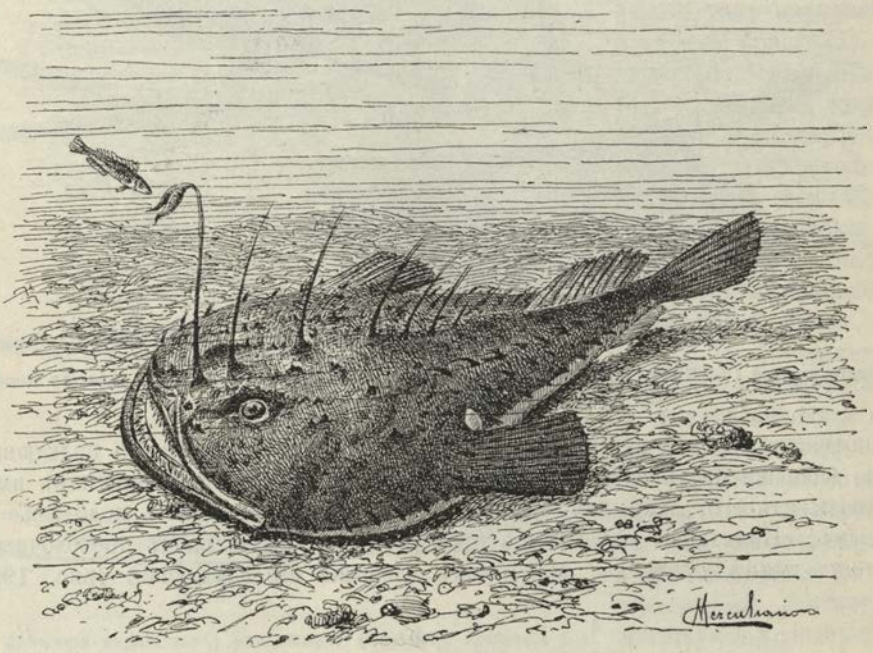


Рис. 199. Морской чортъ (Lophius piscatorius L.).

bula L). Ротъ нѣкоторыхъ рыбъ снабженъ губами, могущими вытягиваться при схватываніи пищи со дна въ трубку; это мы видимъ, напримѣръ, у осетровъ, губачей (Labrus), карповъ и особенно у лещей (рис. 200). Это выпячиваніе губъ при широкомъ разѣваніи рта совершается само собою съ помощью особыхъ хрящиковъ. Величина рта зависитъ отъ рода пищи, что ясно замѣтно именно у рыбъ: у хищныхъ рыбъ, какъ у щуки, судака, морского черта и у многихъ глубоководныхъ морскихъ рыбъ—пасть очень широка, у не хищныхъ—какъ у карповыхъ, ротовое отверстіе мало. Подобное различіе существуетъ и между близкими видами: среди лососевыхъ—у хищной форели—широко раскрывающійся ротъ, а у питающихся планктономъ сиговъ—узкій (рис. 201).

Изъ пресмыкающихся необычайно растяжимою пастью отличаются змѣи. Для этого служитъ цѣлый рядъ приспособленій (рис. 202): длинная нижняя челюсть (7) змѣй выступаетъ назадъ за черепъ, такъ что ротовая щель очень широка; квадратная кость (6), къ которой подвѣшена нижняя челюсть, очень подвижна и отодвинута отъ черепа выдающейся чешуйчатою костью (5), съ которой она сочленяется; верхняя челюсть (1) и дуги

(4), соединяющія ее съ квадратной костью, могутъ раздвигаться наружу; обѣ половины нижней челюсти соединяются между собою спереди растяжимою связкою, могутъ поэтому отодвигаться другъ отъ друга и каждая можетъ двигаться независимо отъ другой. Такимъ образомъ, кости, окружающія ротовую полость, могутъ такъ сильно раздвигаться, что черезъ нее проходятъ куски пищи, бо́льшей ширины, чѣмъ сама змѣя. Удавъ Python reticulatus Gray, въ 8 метровъ длины, проглатываетъ добычу въ 1,4 – 1,5 метра— хотя его голову можно почти обхватить одной рукой.—Изъ птицъ имѣютъ широко расщепленную пасть главнымъ образомъ тѣ, которыя схватываютъ насѣкомыхъ на лету; примѣромъ могутъ служить ласточки, стрижи (Cypselus), козодои (Caprimulgus).—Ширину

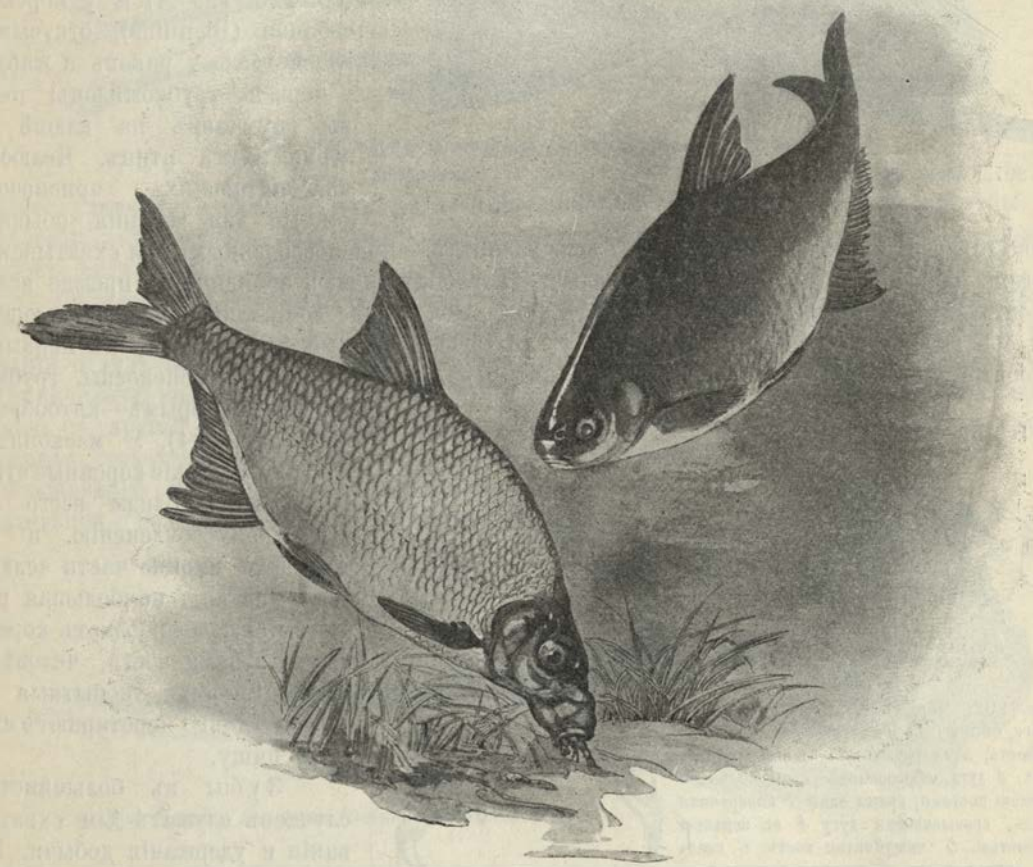


Рис. 200. Лещи. (Abramis brama L.); лѣвая рыба, выпятивъ губы, забираетъ въ свой ротъ со дна личинку мошки.

ротовой щели млекопитающихъ по большей части уменьшаетъ развитіе мускулистыхъ щекъ. У хищныхъ млекопитающихъ ротъ, однако, разѣвается шире, чѣмъ у растеніеядныхъ. Наибольшей ширины ротовая щель достигаетъ у китовъ, которые, благодаря этому могутъ улавливать колоссальное количество пелагическихъ животныхъ.

Сила челюстей зависитъ не отъ ихъ величины, а отъ развитія двигающихъ ихъ мышцъ. Для открыванія рта (для опусканія нижней челюсти), однако, не нужно силы, такъ какъ съ ослабленіемъ мышцъ, закрывающихъ ротъ, нижняя челюсть отвисаетъ уже въ силу своей собственной тяжести; мышцы, раскрывающія ротъ, регулируютъ лишь силу и быстроту этого движенія. Отъ развитія замыкающихъ мышцъ прежде всего зависитъ сила, съ которой челюсти смыкаются. Эти мышцы отходятъ отъ черепа, частью отъ его

внѣшней поверхности (височной кости, скуловой дуги), частью отъ его основанія (клиновидной кости); первыя прикрѣпляются къ наружной, вторыя—къ внутренней сторонѣ нижней челюсти. Онѣ прикрѣпляются возможно ближе къ челюстному сочлененію, такъ какъ иначе онѣ съуживали бы ротовое отверстіе. Сила дѣйствія ихъ становится тѣмъ меньше, чѣмъ длиннеѣ рычагъ, которымъ схватывается добыча; поэтому, при одинаковой силѣ жевательныхъ мышцъ и при одинаковомъ разстояніи мѣста прикрѣпленія ихъ отъ мѣста сочлененія челюсти съ черепомъ,—короткія челюсти смыкаются съ бо̀льшей силой, чѣмъ длинныя. Эти соображенія выясняютъ намъ многія явленія. Тамъ, гдѣ требуется сила, челюсти—коротки; напримѣръ изъ селяхій—у химеръ (Chimaera), разгрызающихъ своими челюстями раковины, у сростночелюстныхъ (Plectognathi) съ ихъ острыми зубами (ср. рис. 123 *A*) и у морской собачки (Blennius), откусывающей глаза у раковъ и жабры у червей—трубкожиловъ; тоже мы замѣчаемъ на клювѣ у зерноядныхъ птицъ. Челюсти млекопитающихъ, приспособленныя для жеванія, обыкновенно гораздо короче челюстей другихъ позвоночныхъ,—приспособленныхъ для схватыванія добычи. Такое укорачиваніе нижней челюсти млекопитающихъ объясняется прежде всего перемѣщеніемъ напередъ мѣста ея сочлененія. Исключеніе составляютъ млекопитающія, или совсѣмъ не имѣющія зубовъ, или не пользующіяся ими для жеванія; къ первымъ относится большинство неполнозубыхъ,—какъ муравьѣды (рис. 203), броненосцы, трубкозубы,—ко вторымъ—китообразныя (рис. 204). У млекопитающихъ—широкіе коренные зубы расположены ближе всего къ челюстному сочлененію, и на долю этой именно части челюстей выпадаетъ наибольшая работа: гіена раздробляетъ коренными зубами кости, человѣкъ грызетъ орѣхи, копытныя и грызуны тонко перетираютъ ими свою пищу.

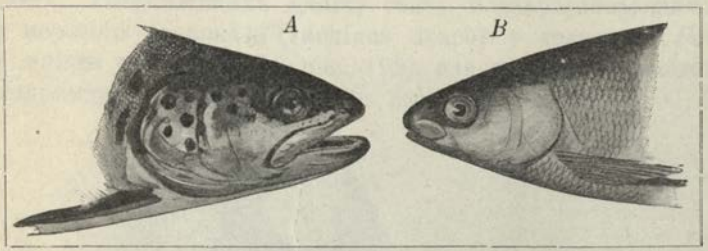


Рис. 201. Голова форели (Salmo fario L., *A*) и одного сига (Coregonus wartmanni Bl., *B*.).

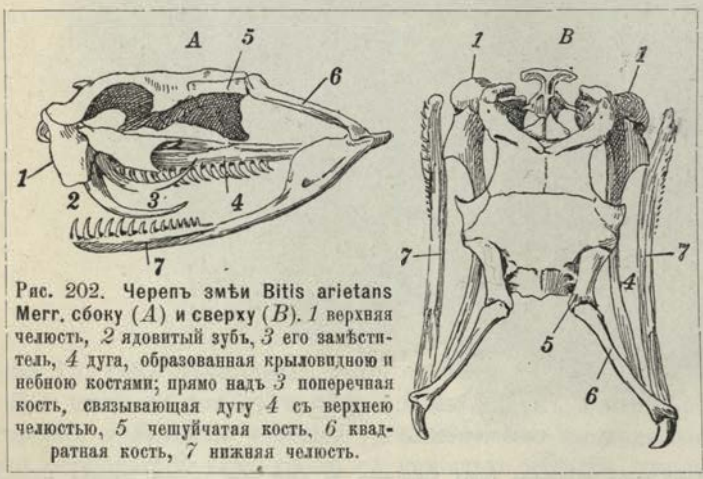


Рис. 202. Черепъ змѣи Bitis arietans Merr. сбоку (*A*) и сверху (*B*). *1* верхняя челюсть, *2* ядовитый зубъ, *3* его замѣститель, *4* дуга, образованная крыловидною и небною костями; прямо надъ *3* поперечная кость, связывающая дугу *4* съ верхнею челюстью, *5* чешуйчатая кость, *6* квадратная кость, *7* нижняя челюсть.

Зубы въ большинствѣ случаевъ служатъ для схватыванія и удержанія добычи. Въ этомъ случаѣ они остры, конусообразны и часто загнуты нѣсколько назадъ; поэтому, если добыча старается вырваться, то такіе зубы только сильнѣе въ нее впиваются. У земноводныхъ и пресмыкающихся зубы почти всегда имѣютъ такую форму. У современныхъ птицъ—они совсѣмъ отсутствуютъ, но существовали у птицъ мѣловой эпохи, у которыхъ они служили также для схватыванія добычи и поэтому имѣли ту же коническую форму. У многихъ рыбъ мы встрѣчаемъ такіе же зубы; у другихъ рыбъ зубы—широкіе, плоскіе и служатъ для раздавливанія пищи. Изъ млекопитающихъ острыми коническими зубами, приспособленными для схватыванія добычи (рис. 204), обладаютъ зубастые киты; у большинства же другихъ млекопитающихъ только нѣкоторые зубы сохраняютъ это свое первоначальное значеніе, а остальные приспособились къ разжевыванію пищи. Зубы млекопитающихъ и остальныхъ позвоночныхъ дѣйствуютъ раз-

лично: у всѣхъ позвоночныхъ, за исключеніемъ млекопитающихъ,—шарнирное сочлененіе нижней челюсти съ черепомъ допускаетъ лишь размыканіе и смыканіе рта; изъ млекопитающихъ это мы встрѣчаемъ только у хищныхъ, китообразныхъ и неполнозубыхъ; у большинства же остальныхъ челюстное сочлененіе допускаетъ движеніе нижней челюсти впередъ и назадъ или въ стороны. Благодаря этому, широкіе коренные зубы могутъ служить здѣсь для растиранія пищи, у остальныхъ же позвоночныхъ плоскіе зубы могутъ дѣйствовать только какъ половинки плоскогубцевъ. Такъ дѣйствуютъ зубы химеръ, губановъ (Labrus) и морскихъ карасей (Sargus,) раздавливая твердыя раковины, или—глоточные зубы костистыхъ рыбъ. Африканская тропическая ящерица, Varanus niloticus L., пи-

Рис. 203. Черепъ муравьѣда (Myrmecophaga jubata L.).

тается улитками,—особенно изъ рода Achatinella, и соотвѣтственно этому ея зубы притуплены, а у родственныхъ формъ остаются острыми. Настоящаго жеванія при помощи зубовъ, сидящихъ въ челюстяхъ, нигдѣ, кромѣ млекопитающихъ, не наблюдалось.

Нѣкоторыя костистыя рыбы, однако, могутъ растирать свою пищу посредствомъ своихъ глоточныхъ костей, то есть опредѣленныхъ частей жабернаго скелета. У карповыхъ рыбъ задній отдѣлъ жаберной коробки представляетъ особую жевательную полость (рис. 205), ограниченную кольцевыми мускулами, съ одной стороны, отъ дыхательнаго отдѣла кишечника, съ другой,—отъ пищевода. На спинной сторонѣ жевательной полости находится твердая жевательная пластинка, прилегающая снизу къ основанію черепа; снизу по обѣимъ сторонамъ жевательной полости располагаются вооруженныя

Рис. 204. Черепъ дельфина (Delphinus delphis L.).

зубами такъ называемые глоточныя кости, то есть видоизмѣненныя заднія жаберныя дуги. Эта жевательная полость окружена кольцевою мышцею, а глоточныя кости могутъ двигаться по направленію къ жевательной пластинкѣ съ помощью пяти паръ мускуловъ. Здѣсь посредствомъ сложныхъ жевательныхъ движеній пища подготовляется для дальнѣйшаго своего измѣненія въ кишечникѣ; при этомъ непереваримыя части пищи, отдѣляясь отъ переваримыхъ, выплевываются наружу. У тѣхъ изъ карповыхъ рыбъ, которыя питаются преимущественно растительною пищею, какъ настоящіе карпы, глоточные зубы широки и покрыты складками эмали, благодаря чему они очень хорошо растираютъ пищу, у тѣхъ же рыбъ, которыя являются скорѣе хищными, какъ виды Leuciscus, они имѣютъ болѣе крючковатую форму. Также у растительноядныхъ скаридъ (Scaridae), про которыхъ древніе авторы говорили, что они жуютъ жвачку, въ желудкѣ находятъ тонко пережеванныя водоросли; глоточныя кости у Scarus усажены слоемъ плоскихъ зубовъ.

Происхожденіе зубовъ въ челюстяхъ можно видѣть на зубахъ селяхій. Какъ у костистыхъ рыбъ вся кожа покрыта чешуею, такъ у селяхій она усажена то мелкими, то крупными зубами (рис. 206), служащими для ея защиты. У зародышей селяхій на раннихъ стадіяхъ развитія можно видѣть, какъ кожные зубы непосредственно переходятъ въ зубы, сидящіе на челюстяхъ (рис. 207). И тѣ, и другіе имѣютъ совершенно одинаковое строеніе: острый, крючкообразно изогнутый зубъ состоитъ главнымъ образомъ изъ дентина, покрытаго снаружи слоемъ эмали; внутри себя онъ заключаетъ полость, выполненную сосочкомъ соединительной ткани, богатой кровеносными сосудами; это образованіе сидитъ на основной пластинкѣ изъ костной ткани или цемента, продыравленной подъ сосочкомъ. Также и по своему развитію зубы, помѣщающіеся на челюстяхъ, совершенно сходны съ кожными, и въ образованіи тѣхъ и другихъ принимаютъ участіе и эпидермисъ и собственно кожа. Изъ перваго развивается эмаль, изъ второй выдѣляется дентинъ (слоемъ одонтобластовъ) и развивается цементъ. Но зубы челюстей развиваются не на поверхности кожи, а внутри полоски эпидермиса, впячивающейся внутрь кожи, параллельно верхнему краю челюстнаго хряща съ внутренней стороны его. Тамъ образуется извѣстное число поперечныхъ рядовъ зубовъ, изъ которыхъ въ каждомъ ряду верхній зубъ, стоящій ближе къ верхнему краю челюсти, служитъ пока не сотрется, а послѣ того замѣщается слѣдующимъ за нимъ; въ наиболѣе глубокой части эпителіальной полоски происходитъ образованіе все новыхъ и новыхъ зубовъ. Такимъ образомъ, здѣсь смѣняютъ многочисленныя генераціи зубовъ одна другую: селяхіи являются полифіодонтными, то есть у нихъ смѣна зубовъ происходитъ въ теченіи всей жизни. У рыбъ съ плоскими зубами, какъ у нѣкоторыхъ скатовъ и у химеры (Chimaera), по мѣрѣ стиранія зубовъ, зубы наростаютъ въ своемъ основаніи.

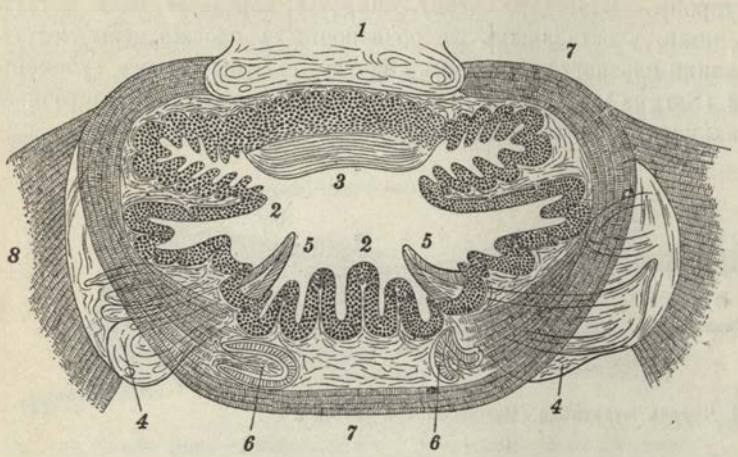


Рис. 205. Полусхематичный поперечный разрѣзъ черезъ жевательную полость карповой рыбы. *1* кости основанія черепа, *2* эпителій глотки, *3* жевательная пластинка, *4* глоточныя кости съ зубами *(5)* и ихъ замѣстителями *(6)*, *7* кольцевые мускулы, *8* мышцы глоточныхъ костей. По Гейнке.

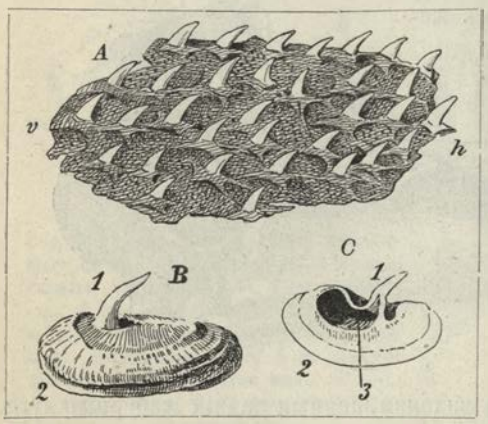


Рис. 206. *A*. Кожа одной акулы (Etmopterus princeps Collett). *v*—передъ, *h*—задъ. По Коллетту *B* и *C* такъ наз. плакоидная чешуя ската (Raja clavata L.) сбоку и въ продольномъ разрѣзѣ. *1* зубъ, *2* основная пластинка зуба, *3* полость зубной пульпы.

Остальныя позвоночныя утратили кожныя зубы, но зубы въ ротовой полости, соотвѣтствующіе зубамъ селяхій, у нихъ сохранились, и даже развились еще сильнѣе; они могутъ развиваться не только на обоихъ челюстныхъ хрящахъ, но (напр., у высшихъ рыбъ и у земноводныхъ) почти на всѣхъ костяхъ, окружающихъ ротовую полость и прилегающихъ къ жаберному аппарату (рис. 202).

Зубы костистыхъ рыбъ по большей части прочно сростаются съ костями, на которыхъ сидятъ. Крупные хищные зубы при смыканіи челюстей часто пригибаются внутрь,

а при раскрываніи рта снова выпрямляются, благодаря эластичности прикрѣпляющей ихъ ткани. Величина и форма зубовъ бываютъ очень различны: иногда это—очень тонкіе, какъ щетинки, острые зубы, сидящіе тѣсно другъ возлѣ друга, иногда—большіе коническіе хищные зубы, наносящіе опасные раны и отлично удерживающіе вырывающуюся жертву; но встрѣчаются и тупые плоскіе зубы, удобныя для раздавливанія пищи, какъ у Scaridae, Labridae, Largidae и у двоякодышащей рыбы Ceratodus, или же путемъ сростанія многихъ отдѣльныхъ зубовъ происходятъ острые широкіе рѣжущіе зубы, какъ у сростночелюстныхъ рыбъ (Plectognathi), у которыхъ эти зубы сидятъ въ клювообразныхъ челюстяхъ. У костистыхъ рыбъ смѣна зубовъ также происходитъ въ теченіе всей жизни; подлѣ функціонирующихъ зубовъ всегда существуютъ и ихъ замѣстители (рис. 205).

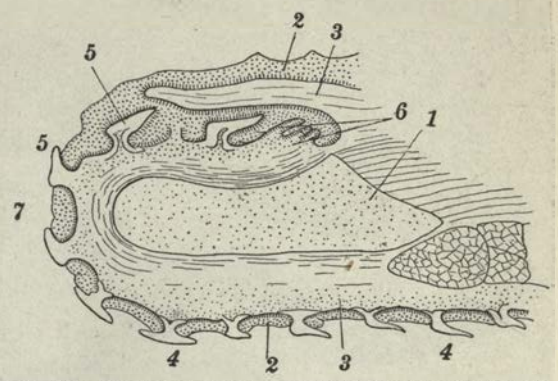


Рис. 207. Разрѣзъ черезъ нижнюю челюсть молодой кошачьей акулы (Scyllium). *1* нижнечелюстной хрящъ, *2* кожица (эпидермисъ), *3* собственно кожа, *4* кожные зубы, *5* челюстные зубы, *6* зубные сосочки замѣстителей челюстныхъ зубовъ, *7* передняя сторона нижней челюсти. По Гегенбауру.

Зубы современныхъ земноводныхъ и пресмыкающихся служатъ также почти исключительно для удержанія добычи и обыкновенно имѣютъ коническую форму; у пресмыкающихся они часто крючкообразно изогнуты, а у нѣкоторыхъ ящерицъ имѣютъ двойные (настоящія ящерицы) или тройные (нѣкоторыя агамы) кончики. У нѣкоторыхъ безхвостыхъ земноводныхъ, напр., у пипы (Pipa), зубовъ совершенно нѣтъ. Ихъ расположеніе въ челюстяхъ здѣсь болѣе правильно, чѣмъ у рыбъ: за исключеніемъ безногихъ земноводныхъ (Gymnophionia), они расположены въ одинъ рядъ, а не стоятъ группами по нѣсколько другъ возлѣ друга. Затѣмъ, они встрѣчаются здѣсь также на другихъ костяхъ ротовой полости, особенно часто—на сошникѣ. По большей части зубы прочно соединены съ костями. У нѣкоторыхъ пресмыкающихся (рис. 208) челюстные зубы сидятъ по краю челюсти и приростаютъ къ ней своимъ небольшимъ основаніемъ (акродонтный типъ); у другихъ—они приростаютъ всею боковою стороною къ внутренней поверхности челюстей, благодаря чему соединеніе ихъ съ челюстями является болѣе широкимъ и поэтому болѣе прочнымъ (плевродонтный типъ); наконецъ, у крокодиловъ зубы не сростаются съ челюстями, но каждый вставленъ своимъ основаніемъ въ особую лунку, въ которой онъ укрѣпленъ при помощи соединительной ткани (текодонтный типъ). Послѣдній способъ прикрѣпленія зубовъ свойственъ всѣмъ млекопитающимъ; сравнительно съ хрупкимъ сростаніемъ зубовъ съ челюстями, онъ представляетъ то преимущество, что здѣсь зубъ укрѣпленъ со всѣхъ сторонъ, окруженъ нѣсколько податливой, какъ бы пружинящей, массою и не можетъ быть отломанъ сильнымъ толчкомъ отъ мѣста своего соединенія; если даже онъ будетъ расшатанъ, живая ткань, окружающая его, разростаясь, снова укрѣпляетъ его. При текодонтномъ типѣ прикрѣпленія зубовъ—зубы-замѣстители

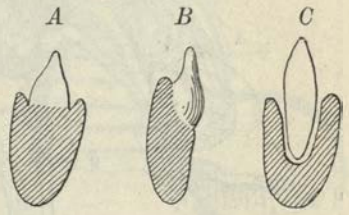


Рис. 208. Акродонтное (*A*), плевродонтное (*B*) и текодонтное (*C*) прикрѣпленіе зубовъ у пресмыкающихся (схема). По Видерсгейму.

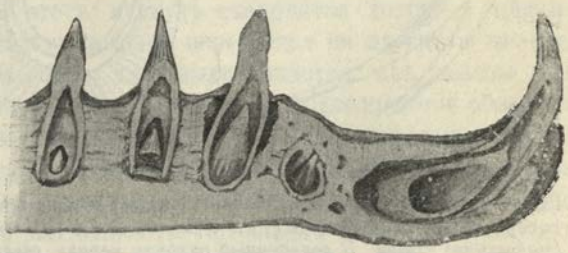


Рис. 209. Продольный разрѣзъ черезъ нижнюю челюсть крокодила, показывающій смѣну зубовъ. Въ лункахъ подъ функціонирующими зубами сидятъ ихъ замѣстители разной величины.

развиваются въ зубныхъ лункахъ подъ функціонирующими зубами; послѣдніе послѣ ихъ использованія и послѣ разсасыванія внутренней части ихъ вслѣдствіе давленія на ткань, которое производится новымъ развивающимся зубомъ, выпихиваются (рис. 209).

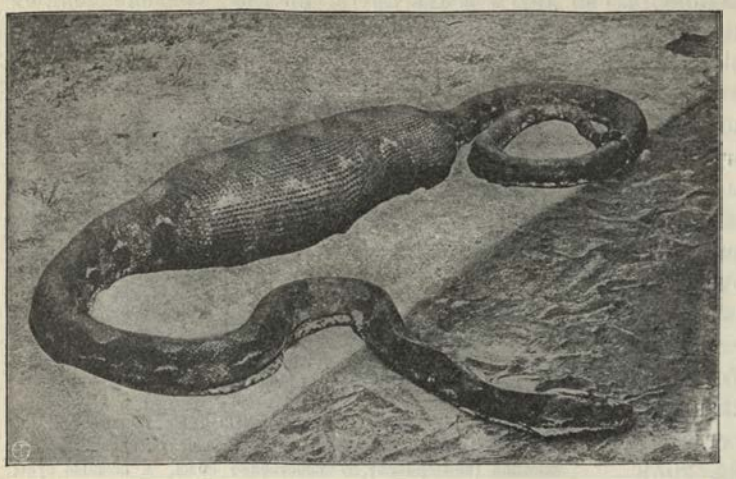


Рис. 210. Удавъ (Python reticulatus Gray), проглотившій дикую свинью.

У земноводныхъ и пресмыкающихся смѣна зубовъ, какъ у рыбъ, происходитъ въ теченіи всей жизни. Но, чѣмъ сильнѣе отдѣльные зубы, тѣмъ они дольше служатъ и тѣмъ меньше число генерацій зубовъ, смѣняющихъ одна другую. Мы можемъ сказать, что то количество вещества, которымъ животное располагаетъ въ теченіе своей жизни для образованія зубовъ, можетъ быть имъ употреблено или на образованіе многочисленныхъ генерацій мелкихъ зубовъ, или на образованіе небольшого числа генерацій болѣе крупныхъ.

Проглатываніе крупныхъ животныхъ змѣями можетъ происходить не только благодаря особому устройству ихъ челюстнаго аппарата (см. выше стран. 266—267), но также, благодаря направленію ихъ зубовъ косо назадъ. При стараніи жертвы вырваться, зубы глубже вонзаются въ нее и въ то же время они легко выходятъ изъ нея при продвиганіи ея глубже въ ротъ. Такъ дѣйствуютъ отдѣльные участки челюстей, двигаясь независимо другъ отъ друга и продвигая пищу все глубже и глубже; змѣя медленно и постепенно какъ бы надвигается на заглатываемую добычу, пока вся добыча не окажется внутри змѣи, и пока не возьмутъ на себя дальнѣйшее продвиженіе пищи сокращенія глотательныхъ мышцъ и сильной мускулатуры туловища. На проглатываніе каменнаго козла удаву (Python reticulatus Gray.) требуется $2^1/_2$ часа. Многія змѣи имѣютъ обыкновеніе передъ проглатываніемъ добычи сжимать ее спиральными оборотами своего тѣла и такимъ образомъ нѣсколько подготовлять къ проглатыванію, вытягивая ее въ длину и производя вывихи ребръ и конечностей. Тѣмъ не менѣе всегда бываетъ замѣтно на тѣлѣ змѣи, въ видѣ утолщенія, то мѣсто, гдѣ лежитъ (въ желудкѣ) проглоченная крупная добыча (рис. 210).

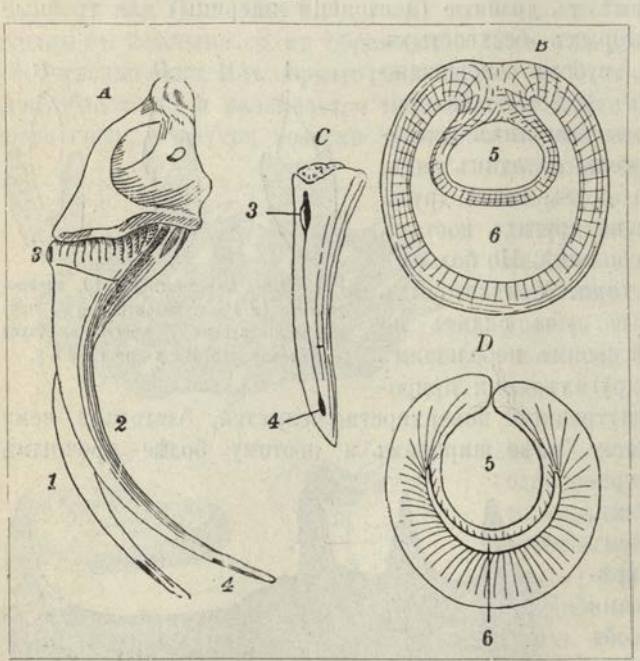


Рис. 211. *A* верхняя челюсть ядовитой змѣи Lachesis lanceolata Lacép., съ функціонирующимъ *(1)* и сбрасывающимся *(2)* ядовитыми (трубчатыми) зубами. *B* поперечный разрѣзъ черезъ такой трубчатый зубъ. *C* и *D* переднебороздчатый ядовитый зубъ очковой змѣи (Naja)—цѣликомъ и въ поперечномъ разрѣзѣ. *3* мѣсто вливанія яда, *4* мѣсто выливанія его, *5* ядоносный каналъ, *6* полость зубной пульпы. *A* по Катаринеру, *B* по Лейдигу, *C* и *D* по Боасу.

Особаго разсмотрѣнія заслуживаютъ еще ядовитыя зубы змѣй и механизмъ укуса ими (рис. 211). Верхнія челюсти ядовитыхъ змѣй представляютъ короткія кости, подвижно соединенныя съ черепомъ; каждая изъ нихъ несетъ одинъ развитой ядовитый зубъ, сзади котораго въ два ряда расположены его замѣстители, находящіеся на разныхъ стадіяхъ развитія (*A*). На передней поверхности слегка изогнутаго зуба проходитъ или глубокій продольный желобокъ (у «бороздчато-зубыхъ» змѣй, Proteroglypha, напр., у очковой змѣи, Naja; *C* и *D*), или каналъ, открывающійся наружу отверстіемъ какъ у основанія, такъ и у вершины зуба (у «трубчато-зубыхъ» змѣй, Solenoglypha,—напр., у гадюкъ; *A* и *B*). Ядовитые зубы у трубчато-зубыхъ змѣй являются единственными зубами, сидящими въ верхнихъ челюстяхъ. Длиной своей они значительно превосходятъ остальные зубы, и, если бы они при помощи поворачиванія верхней челюсти не прикладывались къ небу, то змѣя не могла бы закрывать своей пасти. Верхняя челюсть можетъ или выпрямляться, или наклоняться назадъ посредствомъ дужки, соединяющей ее съ квадратною костью и состоящей изъ двухъ прочно связанныхъ костей (крыловидной и поперечной, рис. 202). Эта дужка двигается взадъ и впередъ посредствомъ сильныхъ мускуловъ, представляя для прикрѣпленія ихъ лучшія условія, чѣмъ сама верхняя челюсть; такимъ образомъ производятся болѣе сильныя движенія съ меньшей затратою силы, а верхняя челюсть надежнѣе держитъ схваченное и вырывающееся животное. Объ укусѣ ядовитыми зубами, вродѣ, напр., укуса собаки, когда челюсти дѣйствуютъ, какъ клешни,—не можетъ быть рѣчи, такъ какъ податливая нижняя челюсть змѣй не можетъ представить нужнаго сопротивленія, а хрупкіе, какъ стекло, ядовитые зубы при такомъ давленіи подвергались бы большой опасности. Укусъ змѣи скорѣе можно было бы назвать ударомъ верхнею челюстью; въ моментъ удара ядовитый зубъ нѣсколько оттягивается назадъ и, благодаря отдергиванію назадъ головы змѣи, а также порывистому движенію жертвы въ обратную сторону,—глубоко вонзается въ ея тѣло. При этомъ получается разрывъ ткани, въ который и вливается ядъ. Выливаніе яда происходитъ слѣдующимъ образомъ: ядовитая железа не имѣетъ собственныхъ мускуловъ и окружена со всѣхъ сторонъ расширеніемъ скуловой связки, которая натянута между сочлененіемъ нижней челюсти и верхнею челюстью снаружи отъ жевательнаго мускула или, лучше сказать, мускула, поднимающаго нижнюю челюсть. При сокращеніи этотъ мускулъ становится толще и надавливаетъ съ изнутри на вышеупомянутую связку; давленіе передается на ядовитую железу, и изъ нея выливается ея секретъ; слѣдовательно ядъ выдавливается изъ железы при закрываніи рта. Ядовитый зубъ окруженъ спереди и съ боковъ складкою слизистой оболочки (рис. 212, 1), и на днѣ этой складки прямо, безъ связи съ зубнымъ каналомъ, открывается ядовитая железа; по складкѣ слизистой оболочки, какъ по воронкѣ, ядъ вливается въ каналъ зуба, а оттуда въ ранку. У гадюкъ ядовитые зубы смѣняются лѣтомъ примѣрно черезъ каждыя шесть недѣль, и новый зубъ располагается не вполнѣ на мѣстѣ прежняго, а лишь возлѣ него; но — только что упомянутая складка слизистой оболочки обезпечиваетъ соединеніе съ железою каждаго ядовитаго зуба.

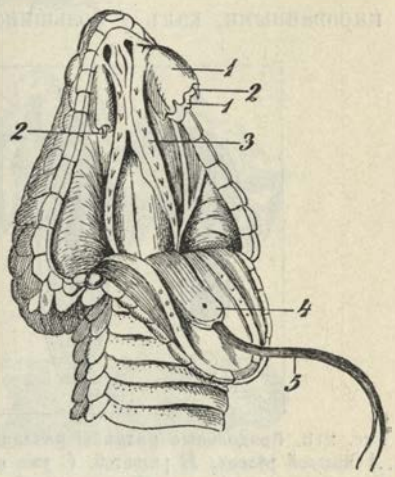


Рис. 212. Голова змѣи асписа (Vipera aspis L.) съ раскрытой пастью. *1* складка слизистой оболочки вокругъ ядовитаго зуба, *2*, *3* крыловидныя и небныя кости съ зубами, *4* влагалище языка, *5* языкъ. Лѣвый ядовитый зубъ прижатъ, правый—поднятъ. По Катаринеру.

У млекопитающихъ челюсти болѣе или менѣе укорочены, и вслѣдствіе этого въ нихъ можетъ помѣститься лишь незначительное число зубовъ. Число ихъ ограничивается иногда еще тѣмъ, что на значительномъ участкѣ челюстей совсѣмъ нѣтъ зубовъ, какъ, напр., у грызуновъ или парнокопытныхъ, и существуютъ широкіе беззубые промежутки (діастема). У млекопитающихъ ограничено также и число слѣдующихъ другъ за другомъ генерацій

зубовъ: обыкновенно ихъ бываетъ только двѣ,—молочные и постоянные зубы; млекопитающія — дифодонтны. Весь, находящійся въ распоряженіи млекопитающихъ матеріалъ на образованіе зубовъ, концентрируется всего на двѣ смѣны немногочисленныхъ зубовъ.

Эта ограниченная смѣна зубовъ произошла очевидно изъ неограниченной, и болѣе внимательное изслѣдованіе обнаруживаетъ остатки другихъ генерацій зубовъ, не достигающихъ полнаго развитія и остающихся безъ употребленія. Молочнымъ зубамъ предшествуетъ такъ называемая предмолочная (прелактальная) генерація зубныхъ зачатковъ, которые у сумчатыхъ даже пропитываются известью, но затѣмъ атрофируются; съ другой стороны,—за постоянными зубами, послѣ ихъ отдѣленія отъ эпителіальной зубной полоски—иногда намѣчаются на той же зубной полоскѣ зачатки еще одной, — четвертой генераціи зубовъ, но развитіе ея останавливается въ самомъ началѣ. У зубастыхъ китовъ уменьшеніе числа генерацій зубовъ идетъ еще дальше, и у нихъ вообще существуетъ только одна генерація зубовъ. Послѣднее можетъ имѣть мѣсто только у тѣхъ животныхъ, у которыхъ зубы служатъ лишь для схватыванія добычи и у которыхъ смыканіе ряда зубовъ ненужно и даже нецѣлесообразно;—если же наоборотъ зубы являются дифференцированными, какъ у большинства млекопитающихъ, то смѣна ихъ необходима, такъ какъ

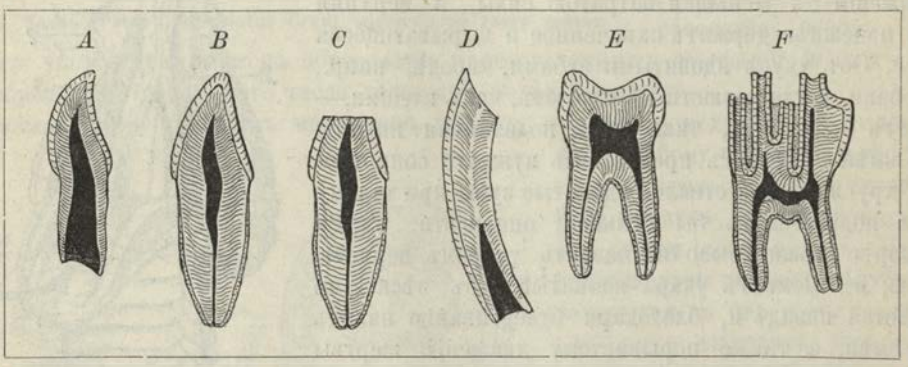


Рис. 213. **Продольные разрѣзы различныхъ зубовъ млекопитающихъ.** *A—C* развитіе рѣзца, снабженнаго корнемъ. *A* молодой рѣзецъ, *B* развитой, *C* уже стертый, *D* рѣзецъ грызуна, *E* коренной зубъ человѣка, *F* коренной зубъ со складками эмали коровы. Полость зубной пульпы—черная; дентинъ—заштрихованъ болѣе частыми, а эмаль—болѣе рѣдкими штрихами; цементъ—покрытъ пунктиромъ. По Циттелю

безъ нея съ розростаніемъ челюстей появятся промежутки между рѣзцами и между коренными, между тѣмъ какъ для откусыванія и для жеванія ряды этихъ зубовъ должны быть сомкнуты.

Какъ упоминалось раньше, зубы млекопитающихъ отличаются отъ зубовъ большинства другихъ позвоночныхъ по способу своего укрѣпленія въ челюстяхъ: — они сидятъ здѣсь въ отдѣльныхъ лункахъ. Въ связи съ этимъ у нихъ развивается особый корень. Не всегда корнемъ называется часть зуба, сидящая въ лункѣ, такъ какъ у нѣкоторыхъ млекопитающихъ есть зубы безъ корней, которые тѣмъ не менѣе также сидятъ въ лункахъ. Ростъ такихъ зубовъ постоянно продолжается: клѣтки, расположенныя на поверхности зубного сосочка,—одонтобласты, постоянно отлагаютъ дентинъ, а на поверхности зуба продолжаетъ наростать эмаль. Такимъ образомъ, зубъ увеличивается въ длину, и его наружный конецъ все болѣе выдвигается изъ лунки; онъ—или достигаетъ колоссальной величины, какъ бивни слона и нарвала, клыки кабана, моржа и кабарги, или, благодаря постоянному употребленію, по мѣрѣ роста постепенно стирается, какъ рѣзцы у всѣхъ грызуновъ (рис. 213, *D*), или коренные зубы нѣкоторыхъ изъ нихъ (полевокъ) и копытныхъ (напр., лошади). У такихъ зубовъ внутреній конецъ, спрятанный въ лункѣ, сохраняетъ свое эмбріональное состояніе; полость зубной пульпы открывается въ глубинѣ лунки широкимъ отверстіемъ, какъ это вообще бываетъ у невыросшихъ еще зубовъ млекопитающихъ (рис. 213 *A*). Но въ другихъ отношеніяхъ этотъ отдѣлъ зуба не отличается

отъ наружной части его, въ которую онъ превращается при своемъ дальнѣйшемъ разростаніи. Въ большинствѣ случаевъ, однако, ростъ зубовъ млекопитающихъ — ограниченъ; полость зубного сосочка постепенно замыкается со стороны челюсти, благодаря развитію одного или нѣсколькихъ сосочкообразныхъ корней, остающихся спрятанными въ лункахъ

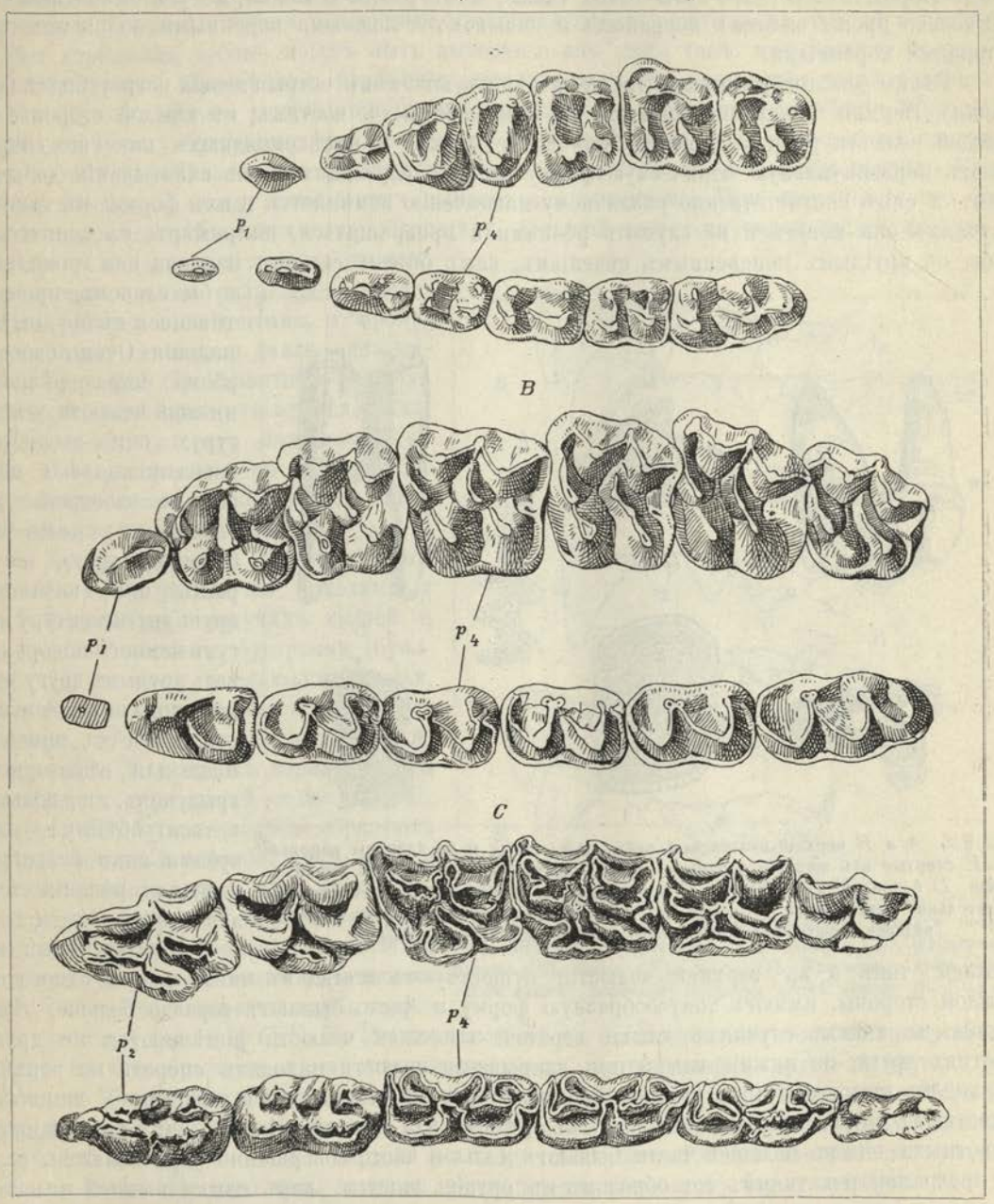


Рис. 214. Измѣненіе формъ зубовъ въ родословной лошади; верхніе и нижніе коренные зубы Eohippus (*A*), Mesohippus (*B*) и современной лошади (*C*) p_1, p_2, p_4 1., 2., 4. ложные коренные. *A* и *B* по Метью.

(рис. 213 *B*, *E*, *F*); корни никогда не покрываются эмалью, а одѣваются особою массою, напоминающею кость,—цементомъ, на концѣ же корней сохраняется лишь узкій каналъ для прохода въ полость зуба нервовъ и кровеносныхъ сосудовъ.

Зубы млекопитающихъ, въ отличіе отъ зубовъ большинства земноводныхъ и пресмыкающихся, не всѣ между собою одинаковы: млекопитающіе относятся не къ изодонт

нымъ, а къ гетеродонтнымъ позвоночнымъ Только дельфины (рис. 204) и нѣкоторыя неполнозубыя, какъ броненосцы съ ихъ длинными челюстями, представляютъ исключеніе. У прочихъ млекопитающихъ съ вполнѣ развитою зубною системою мы различаемъ три рода зубовъ, а именно, считая отъ конца челюсти къ ея сочлененію,—рѣзцы, клыки и кореные зубы. Передніе коренные зубы точно также, какъ рѣзцы и клыки, могутъ смѣняться; они нѣсколько проще заднихъ коренныхъ и называются ложными коренными, задніе же—настоящими коренными.

Рѣзцы долотообразно заострены, и дѣйствуютъ какъ острыя лезвія острогубцевъ (кусачки). Верхніе рѣзцы помѣщаются въ межчелюстныхъ костяхъ; съ каждой стороны въ каждой челюсти рѣзцовъ можетъ быть до четырехъ. У насѣкомоядныхъ они еще сохраняютъ первоначальную коническую форму зубовъ, служащихъ для схватыванія добычи. Тамъ и сямъ соотвѣтственно различному назначенію измѣняется и ихъ форма; въ такихъ случаяхъ они могутъ и не служить рѣзцами и превращаться, напримѣръ, въ коническіе зубы съ круглымъ поперечнымъ сѣченіемъ, какъ бивень самцовъ нарвала или громадные зубы слоновъ, превратившіеся въ орудія нападенія. Очень своеобразна пара рѣзцовъ нижней челюсти у кенгуру: они выдаются довольно далеко впередъ и заострены по своему внутреннему боковому краю, которымъ они касаются другъ друга; кенгуру могутъ немного поворачивать другъ къ другу обѣ половины нижней челюсти, какъ то описано ниже для нѣкоторыхъ грызуновъ, и пользоваться обѣими этими зубами какъ острогубцами для срѣзанія стеблей травы и т. п.

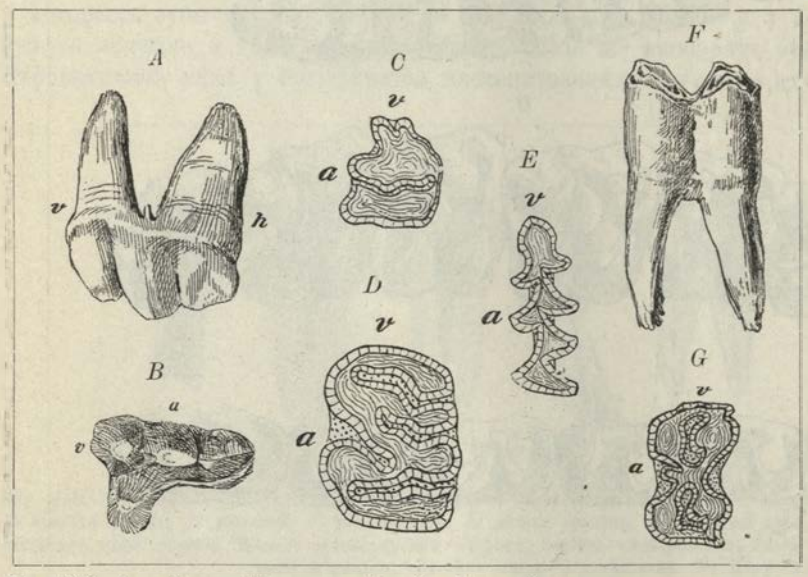


Рис. 215. *A* и *B* верхній плотоядный зубъ гіены сбоку и со стороны коронки; *C—E* стертые отъ жеванія коренные зубы грызуновъ со складками эмали: *C* зайца, *D* бобра, *E* полевки; *F* и *D* коренные зубы коровы сбоку и со стороны жевательной поверхности. *v*—передъ, *h*—задъ, *a*—внѣшняя сторона. Эмаль отмѣчена рѣдкими штрихами, дентинъ—болѣе частыми, цементъ—пунктиромъ.

Клыки, какъ въ нижней, такъ и въ верхней челюсти, существуютъ всегда въ числѣ только одного съ каждой стороны, имѣютъ конусообразную форму и часто бываютъ гораздо больше, чѣмъ рѣзцы; въ такихъ случаяхъ клыки верхней и нижней челюсти помѣщаются не другъ противъ друга, но нижніе клыки при закрываніи челюсти находятъ спереди на верхніе и входятъ въ промежутокъ, остающійся между верхними клыками и рѣзцами. У хищныхъ животныхъ они всегда служатъ сильнымъ орудіемъ для схватыванія добычи; у травоядныхъ животныхъ они по большей части бываютъ малы и часто совершенно утрачиваются, если не превращаются такимъ же образомъ въ орудіе защиты, какъ клыки нижней челюсти бегемота, клыки верхней челюсти самца кабарги или въ обѣихъ челюстяхъ—у кабана. Рѣзцы всегда, а клыки большею частью бываютъ снабжены только однимъ корнемъ.

Въ отличіе отъ клыковъ и рѣзцовъ коренные зубы, обладающіе широкими коронками, имѣютъ нѣсколько корней (рис. 213 *E*, *F*). Существованіе нѣсколькихъ корней, быть можетъ, указываетъ намъ на то, что такіе зубы произошли сліяніемъ нѣсколькихъ зубовъ съ однимъ корнемъ; этотъ взглядъ подтверждается тѣмъ, что при развитіи такого зуба эмалевая шапочка закладывается нѣсколькими отдѣльными участками, которые однако

вскорѣ сливаются. Коренные зубы представляютъ настоящіе жевательные зубы, а такъ какъ они расположены ближе, чѣмъ другіе, зубы, къ мѣсту сочлененія челюсти и къ мѣсту прикрѣпленія жевательныхъ мускуловъ, то они дѣйствуютъ сильнѣе. Въ устройствѣ этихъ зубовъ всего яснѣе сказывается зависимость зубовъ отъ пищи. Первоначальная форма коренныхъ зубовъ—это бугорчатые зубы съ тремя возвышеньицами на жевательной поверхности. Сравненіе зубовъ вымершихъ млекопитающихъ показываетъ, что всѣ различныя формы коренныхъ зубовъ могутъ быть выведены изъ этого такъ называемаго трехъ-бугорчатаго типа. Простѣйшее измѣненіе ихъ состоитъ въ увеличеніи числа бугорковъ. Болѣе сложныя формы получаются путемъ углубленія и различнаго изгибанія бороздокъ, лежащихъ между бугорками, при чемъ сами бугорки сильно разростаются въ ширину, изгибаются дугообразно, или образуютъ на своихъ краяхъ неправильные выемки. Углубленія (бороздки) между ними могутъ выполняться цементомъ. При стираніи такого зуба на его жевательной поверхности, благодаря бо́льшей твердости эмали бугорковъ, эмаль образуетъ выдающіяся линіи; островки, окружаемые этими складками эмали, состоятъ тогда изъ дентина, а промежутки между складками эмали—изъ цемента (рис. 215 *G*). Развитіе коренныхъ зубовъ въ рядѣ предковъ лошади, нѣкоторыя стадіи котораго изображены на рис. 214, показываетъ съ большой наглядностью,—какъ происходило такое постепенное измѣненіе зубовъ.

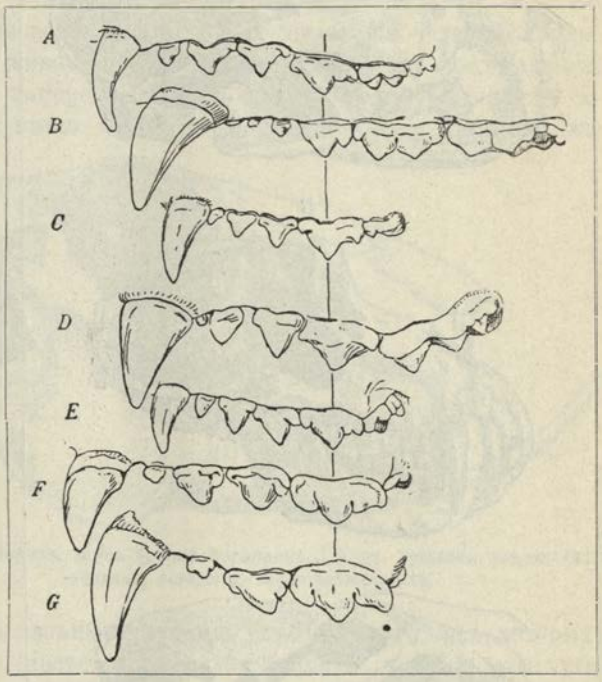


Рис. 216. Зубы лѣвой стороны верхней челюсти собаки (*A*), медвѣдя (*B*), куницы (*C*), барсука (*D*), фараоновой крысы (*E*), гіены (*F*), льва (*G*). Плотоядные зубы (самые задніе ложные коренные) отмѣчены общей линіей. По Боасу.

Бугорчатые зубы съ острыми коническими бугорками мы находимъ у насѣкомоядныхъ и летучихъ мышей, а съ тупыми плоскими бугорками (бунодонтный типъ)—у всеядныхъ (свиньи, приматы) и первичныхъ травоядныхъ (тапиры, предки лошади, рис. 214, *A*) животныхъ. У хищныхъ коренные зубы вытягиваются по длинѣ челюстей (рис. 215 *A*, *B*); бугорки здѣсь образуютъ острый рѣжущій верхній край ихъ и расположены въ одинъ рядъ (секодонтный типъ). Бугорки V-образной формы, между которыми бороздки, идущія болѣе или менѣе поперекъ, выполнены цементомъ,—отличаютъ коренные зубы лофодонтнаго типа (рис. 215 *C*, *D*, *E*). У коренныхъ зубовъ селенодонтнаго типа бугорки имѣютъ форму подковообразнаго ярма и расположены въ длину попарно другъ за другомъ параллельно длинѣ челюсти (рис. 215 *F*, *G*). У зубовъ лофодонтнаго и селенодонтнаго типовъ коронки при жеваніи быстро стираются, и остающіяся между островками дентина и зубного цемента полоски твердой эмали дѣлаютъ жевательную поверхность зуба неровною, вслѣдствіе чего зубы гораздо лучше перетираютъ пищу (ср. также рис. 213 *F*). Соотвѣтственно этому такая форма коренныхъ зубовъ встрѣчается у типичныхъ травоядниковъ: лофодонтными зубами обладаютъ грызуны, селенодонтными—парнокопытныя.

Зубную систему того или другого млекопитающаго можно представить схематично въ видѣ формулы; если обозначить рѣзцы буквою *i* (incisivi), клыки посредствомъ *c* (canini), ложные коренные буквою *p* (praemolares), а настоящіе коренные буквою *m* (molares), то полная формула зубовъ человѣка будетъ — $\frac{m\,3\;p\,2\;c\,1\;i\,2}{m\,3\;p\,2\;c\,1\;i\,2} \,\Big|\, \frac{i\,2\;c\,1\;p\,2\;m\,3}{i\,2\;c\,1\;p\,2\;m\,3}$.

Число зубовъ одного и того же рода далеко не всегда бываетъ одинаково въ обѣихъ челюстяхъ, какъ то имѣетъ мѣсто у человѣка, но правая и лѣвая стороны одной челюсти,—за исключеніемъ только самцовъ нарвала, у которыхъ обыкновенно лѣвый верхній рѣзецъ становится бивнемъ, а правый атрофируется,—бываютъ сходны. Поэтому достаточно приводить только половину зубной формулы. при чемъ условились писать правую половину (напр., у человѣка — $\frac{2123}{2123}$); сокращенное названіе разнаго рода зубовъ въ такой краткой формулѣ опускается, въ случаѣ же отсутствія того или другого рода зубовъ—на ихъ мѣстѣ ставится 0; напримѣръ, зубная формула мыши $\frac{1003}{1003}$ показываетъ, что въ верхней и нижней челюсти съ каждой стороны находится одинъ рѣзецъ и три настоящихъ коренныхъ, клыки же и ложные коренные—отсутствуютъ.

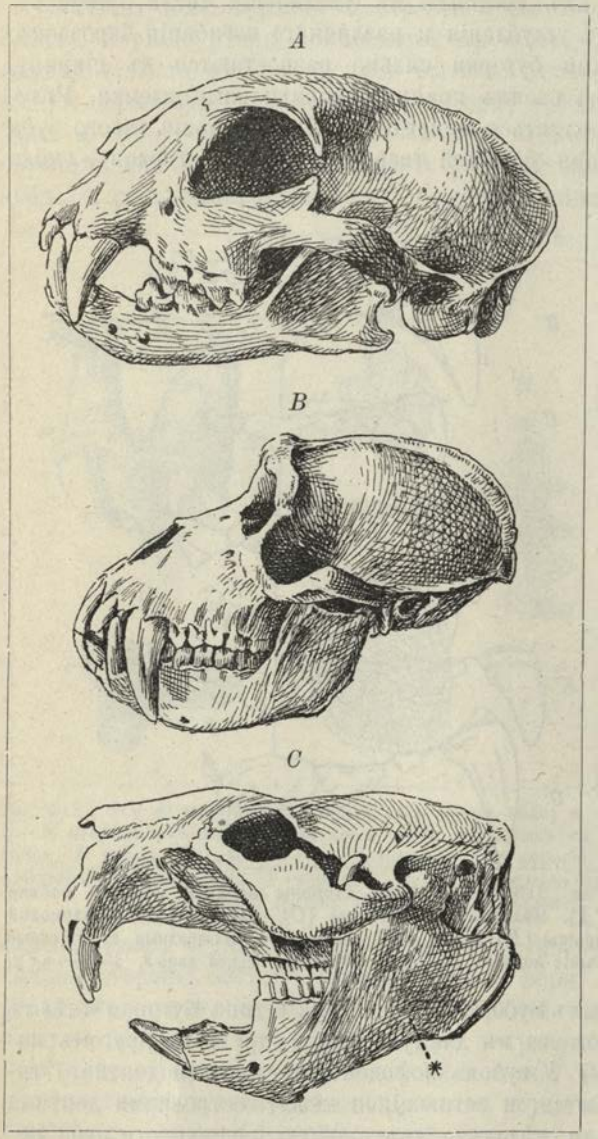


Рис. 217. Черепа рыси (*A*), макака (*B*) и бобра (*C*).

Одного взгляда на крупные отряды млекопитающихъ достаточно, чтобы видѣть, на сколько устройство ихъ зубовъ соотвѣтствуетъ ихъ работѣ. Ближе всего къ первоначальной формѣ трехбугорковыхъ коренныхъ зубовъ стоятъ бугорчатые зубы всеядныхъ млекопитающихъ. Пользованіе ими для растиранія пищи возможно, благодаря свободѣ движеній, допускаемой челюстнымъ сочлененіемъ: оно позволяетъ нижней челюсти двигаться не только вверхъ и внизъ, но также изъ стороны въ сторону и впередъ и назадъ. У человѣка, напримѣръ, это разнообразіе движеній достигается тѣмъ, что находящійся въ суставѣ, способный сдвигаться промежуточный хрящикъ самъ по себѣ представляетъ какъ бы переносную суставную впадину для суставной головки нижней челюсти. Изъ такого челюстнаго сочлененія, допускающаго всевозможныя движенія, произошли затѣмъ спеціализированныя формы сочлененій другихъ млекопитающихъ.

Зубная формула хищныхъ — $\frac{3\,1\,x\,x}{3\,1\,x\,x}$.

Рѣзцы верхней и нижней челюсти дѣйствуютъ у нихъ перпендикулярно другъ къ другу и, прокусывая кожу и кровеносные сосуды жертвы, наносятъ ей смертельныя раны. Колоссально развитые клыки служатъ для удержанія добычи. Коренные зубы здѣсь секодонтны; число и величина ихъ, въ особенности настоящихъ коренныхъ, непостоянны. Какъ правило, послѣдній ложный коренной верхней челюсти и первый настоящій коренной нижней представляютъ такъ называемые плотоядные зубы, отличающіеся своей величиной. Они служатъ для откусыванія болѣе крупныхъ кусковъ и для раздробленія костей. На каждомъ хищномъ животномъ во время его ѣды можно видѣть, какъ оно своими плотоядными зубами, держа косо голову, отрѣзаетъ куски

пищи. Лезвія ножницъ должны плотно прилегать другъ къ другу, чтобы хорошо рѣзать;—такимъ же образомъ—и плотоядные зубы; поэтому челюстное сочлененіе хищныхъ животныхъ имѣетъ такую форму, что нижняя челюсть совсѣмъ не можетъ двигаться въ стороны. Суставная головка нижней челюсти цилиндрическая и имѣетъ поперечное положеніе; она приходится въ свою суставную впадину на черепѣ, имѣющую форму желобка или полутрубки; у нѣкоторыхъ хищныхъ, какъ напримѣръ, у куницы, суставная впадина такъ обхватываетъ суставную голову, что послѣ удаленія всѣхъ мягкихъ частей нижняя челюсть сама собою держится въ соединеніи съ черепомъ. За исключеніемъ нижняго плотояднаго зуба, большіе коренные у настоящихъ плотоядныхъ хищныхъ очень редуцируются; у формъ же, питающихся также растеніями, каковы барсукъ и медвѣди, они болѣе многочисленны и лучше развиты (рис. 216; сравн. *A*, *B*, *D* съ др. фигур.). Формула зубовъ кошки — $\frac{3131}{3121}$, барсука — $\frac{3141}{3142}$, причемъ настоящіе коренные длинны и велики, формула зубовъ енота — $\frac{3142}{3142}$, бураго медвѣдя — $\frac{3142}{3143}$. Соотвѣтственно устройству своихъ зубовъ, медвѣди сохранили также болѣе первоначальную форму сочлененія челюсти и образуютъ какъ бы переходъ къ всеяднымъ животнымъ: суставная ямка у нихъ представляетъ не поперечный желобокъ, а удлиненную напередъ простую ямку, допускающую также боковое движеніе челюсти для растиранія пищи. Сильное развитіе зубовъ у хищныхъ животныхъ связано съ сильнымъ развитіемъ жевательныхъ мышцъ, а послѣднее, съ своей стороны, вліяетъ замѣтнымъ образомъ на общую форму черепа (рис. 217 *A*). Мѣсто прикрѣпленія височной мышцы къ черепу, другимъ концомъ прикрѣпляющейся къ внѣшнему отростку нижней челюсти, увеличено развитіемъ сильнаго гребешка по средней линіи на черепѣ, какъ у собакоголовыхъ и человѣкообразныхъ обезьянъ (217, *B*), обладающихъ сильными зубами; скуловыя дуги, отъ которыхъ отходитъ другой жевательный мускулъ (массетеръ), сильно развиты и очень выгнуты, благодаря чему подъ ними остается достаточно мѣста для сокращенія проходящаго тамъ височнаго мускула. Челюсти типичныхъ хищныхъ животныхъ, каковы кошки, въ отличіе отъ челюстей собакъ, гіенъ и медвѣдей, замѣтно укорочены,—очевидно, съ цѣлью достиженія большей силы при кусаніи.

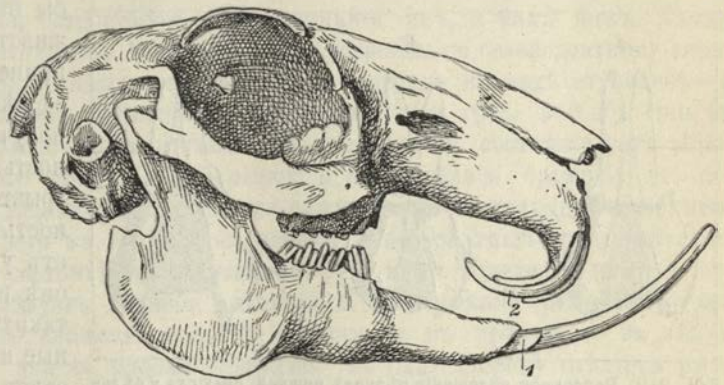


Рис. 218. Черепъ зайца (Lepus europaeus L.), съ уродливо разросшимися рѣзцами, вслѣдствіе неупотребленія ихъ.

Грызуны отличаются сильнымъ развитіемъ своихъ рѣзцовъ, служащихъ для того, чтобы грызть. Въ верхней и въ нижней челюсти бываетъ всего по два рѣзца, кромѣ зайцевъ, у которыхъ вверху находится еще пара болѣе мелкихъ рѣзцовъ. Клыки, а часто и малые коренные у грызуновъ отсутствуютъ $\left(\text{бѣлка} — \frac{1023}{1013}, \text{мышь} — \frac{1003}{1003}\right)$. Рѣзцы грызуновъ не имѣютъ замкнутыхъ корней и непрерывно растутъ; въ то же время они непрерывно стираются отъ употребленія. Они сидятъ въ челюстяхъ необыкновенно глубоко (на рис. 217 *C* до *) и дугообразно изогнуты. Благодаря послѣднему, давленіе, испытываемое зубомъ при его работѣ, не передается непосредственно на его внутренній конецъ, какъ это имѣло бы мѣсто, если бы зубы были прямыми,—но распредѣляется на стѣнки всей зубной лунки, т. е. на бо́льшую часть челюсти; такимъ образомъ, это давленіе не наноситъ вреда тканямъ въ мѣстѣ роста зуба. Благодаря тому, что слой эмали на передней сторонѣ зуба сильно развитъ, а въ другихъ мѣстахъ очень тонокъ или со-

вершенно отсутствуетъ, и что дентинъ стирается скорѣе эмали рѣзцы при стираніи остаются очень острыми. Для такихъ животныхъ грызть составляетъ необходимость, и грызуны, которые временами ѣдятъ мягкую пищу, должны какимъ либо образомъ стирать свои рѣзцы: такъ, напримѣръ, бѣлки часто грызутъ такіе твердые предметы, какъ кости, или сброшенные оленями рога, не пользуясь ими, какъ пищею; одна африканская бѣлка (Sciurus ebenivorus Duchaillu) грызетъ съ этою цѣлью бивни слоновъ, а наши мыши иногда грызутъ камни. Если одинъ изъ такихъ зубовъ, благодаря поврежденію противуположнаго ему зуба другой челюсти, не можетъ употребляться въ дѣло, то онъ выростаетъ въ видѣ длиннаго клыка (какъ, напримѣръ, у изображеннаго на рис. 218 зайца, у котораго были повреждены рѣзцы выстрѣломъ).

Интересно, что у нѣкоторыхъ грызуновъ рѣзцы путемъ поворачиванія обоихъ половинъ въ нижней челюсти могутъ измѣнять свое положеніе относительно другъ друга; это наблюдается у бѣлокъ, крысъ и сурковъ (рис. 219). Въ обычномъ положеніи (*A*) эти зубы стоятъ параллельно другъ другу, при чемъ между ними остается промежутокъ; при сокращеніи одного мускула (2), сближающаго нижніе края обѣихъ половинъ челюстей, концы зубовъ раздаются (*D*), при противуположномъ дѣйствіи одной части жевательнаго мускула эти концы, наоборотъ, сближаются (*C*). Такимъ путемъ примѣненіе зубовъ становится болѣе разнообразнымъ. Будучи раздвинуты, они дѣйствуютъ, какъ клыки, и если бы бѣлки и крысы были хищными животными, то эти зубы могли бы принести имъ большую пользу при одолѣваніи добычи; при смыканіи ихъ получается болѣе значительная прочность, необходимая для того, чтобы грызть твердые вещества. Подвижность рѣзцовъ нижней челюсти имѣетъ у бѣлокъ еще одно примѣненіе: онѣ пользуются ею при раскрываніи такихъ твердыхъ сѣмянъ, какъ лѣсные и кедровые орѣхи; бѣлки прогрызаютъ въ ихъ скорлупѣ лишь маленькую дырку, въ которую втыкаютъ сомкнутые рѣзцы нижней челюсти, а затѣмъ съ силою раздвигаютъ ихъ и такимъ путемъ разрываютъ скорлупу.

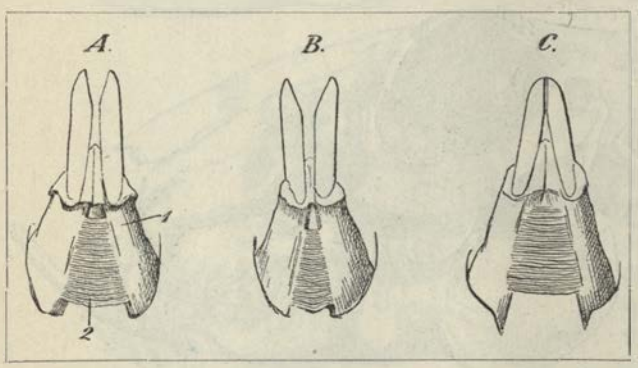


Рис. 219. Различное положеніе рѣзцовъ нижней челюсти у бѣлки (Sciurus vulgaris L.). *1* кости нижней челюсти, *2* мышцы, связывающія обѣ вѣтви нижней челюсти. По Крумбаху.

Для того, чтобы грызть, нижняя челюсть должна быть подвижна спереди назадъ, такъ какъ при закрываніи рта рѣзцы нижней челюсти скользятъ, какъ лезвія закрываемыхъ ножницъ, по скошенной задней поверхности верхнихъ рѣзцовъ и, слѣдовательно, вмѣстѣ съ ними нижняя челюсть должна оттѣсняться назадъ. Подобнымъ же образомъ двигаютъ грызуны своею челюстью и при жеваніи; она скользитъ взадъ и впередъ, при чемъ суставная головка ея, сжатая съ боковъ, двигается въ желобкѣ на нижней сторонѣ височной кости. При такомъ движеніи поперечныя складки эмали коренныхъ зубовъ (лофодонтные зубы) дѣйствуютъ съ большою силою, подобно ребрышкамъ напильника, стоящимъ перпендикулярно къ направленію движенія; къ тому же у многихъ формъ, какъ, напр., у бобра и полевокъ, коренные зубы снизу открыты и постоянно наростаютъ, какъ рѣзцы. Настоящія мыши (Muridae) и бѣлки обладаютъ значительно менѣе приспособленными зубами. Ихъ настоящіе коренные представляютъ бугорчатые зубы съ загнутыми корнями, хуже пережевывающіе твердую пищу; вотъ почему эти грызуны питаются смѣшанною пищею въ противоположность другимъ, питающимися исключительно растеніями. Въ этомъ отношеніи они примыкаютъ къ всеяднымъ млекопитающимъ.

Приспособленіе къ питанію твердыми растительными веществами вызвало у нѣкоторыхъ видовъ, принадлежащихъ также къ другимъ отрядамъ млекопитающихъ, развитіе

формы зубовъ, очень похожей на форму зубовъ грызуновъ; напр., изъ сумчатыхъ—у вомбата (Phascolomys), изъ полуобезьянъ—у руконожки (Chiromys).

Совершенно инымъ образомъ, нежели у грызуновъ, приспособлены къ растительной пищѣ зубы копытныхъ. Въ то время какъ у первыхъ въ измельченіи пищи играютъ выдающуюся роль рѣзцы, у копытныхъ рѣзцы отступаютъ на второй планъ и часто атрофируются, главная же роль выпадаетъ на долю коренныхъ зубовъ, которыхъ здѣсь всегда бываетъ болѣе значительное число. У первичныхъ травоядныхъ, какъ тапиръ, которые питаются сочными частями растеній, мы встрѣчаемъ еще бугорчатые зубы, точно также какъ и у вымершихъ хоботныхъ,—напр., у мастодонта (Mastodon); коренные же зубы слоновъ напоминаютъ поперечными складками эмали зубы грызуновъ и соотвѣтственно этому нижняя челюсть ихъ движется также впередъ и назадъ. Всего лучше растираютъ сухую пищу коренные зубы лошади съ ихъ широкою, почти ровною жевательною поверхностью; несмотря на короткіе корни, коронки ихъ очень длины, и поэтому зубы эти могутъ служить очень долго. Особаго интереса заслуживаетъ устройство зубовъ и пережевываніе пищи у жвачныхъ. Рѣзцы мы находимъ здѣсь обыкновенно только въ нижней челюсти, въ верхней же они по большей части отсутствуютъ. Поэтому они направлены не кверху, а впередъ, и ихъ расширенный острый верхній край служитъ для срѣзанія пучковъ травы, захватываемыхъ и втягиваемыхъ въ ротъ языкомъ; такимъ образомъ, они дѣйствуютъ не такъ, какъ края острогубцевъ при сжиманіи ихъ, а какъ ножъ. Клыки развиты мало и нерѣдко отсутствуютъ. Коренные зубы устроены по селенодонтному типу Ихъ жевательная поверхность, однако,—не ровная, а срѣзана въ видѣ ступенекъ—у верхнихъ зубовъ со стороны языка, у нижнихъ—со стороны губъ (рис. 213 *F*). Они не столько растираютъ пищу, сколько раздавливаютъ, что совершенно соотвѣтствуетъ обработкѣ такой пищи, которая уже пропиталась слюною и подвергалась броженію въ переднемъ отдѣлѣ желудка. При пережовываніи жвачки нижняя челюсть ударяетъ о верхнюю сбоку, дѣйствуя при этомъ строго въ три такта: первый и второй такты представляютъ подготовительныя движенія и состоятъ въ открываніи рта и въ отведеніи нижней челюсти въ сторону, затѣмъ слѣдуетъ главное движеніе, т. е. замыканіе рта. При этомъ происходитъ или попеременное движеніе нижней челюсти то въ правую, то въ лѣвую сторону (у верблюда, ламы), или за рядомъ движеній въ одну сторону слѣдуетъ рядъ движеній въ другую; часто одинъ комокъ пищи пережевывается правою стороною челюстей, а слѣдующій—лѣвою. Большой подвижности нижней челюсти соотвѣтствуетъ и устройство ея сочлененія: плоская суставная головка нижней челюсти можетъ совершенно свободно скользить по довольно большой суставной поверхности височной кости, вокругъ которой нѣтъ выдающихся краевъ, которые бы стѣсняли это движеніе.

Какъ измѣнчиво устройство зубовъ и какъ легко они приспособляются къ различнымъ родамъ пищи,—ясно иллюстрируютъ намъ многочисленные примѣры изъ отряда сумчатыхъ. Всѣ сумчатыя въ устройствѣ своихъ зубовъ обладаютъ важнымъ общимъ признакомъ, а именно—число зубовъ ихъ бываетъ значительно, и смѣняются только послѣдніе ложные коренные, всѣ же остальные зубы имѣютъ только одну генерацію. Соотвѣтствуютъ ли смѣняющіеся зубы сумчатыхъ молочнымъ зубамъ другихъ млекопитающихъ, или же—постояннымъ, не рѣшено. У насѣкомоядныхъ шерстохвостовъ (сумчатыхъ куницъ) и сумчатыхъ крысъ зубы сомкнуты и снабжены бугорками, а нижняя челюсть при жеваніи ясно обнаруживаетъ круговое движеніе. Плотоядный сумчатый волкъ (Thylacinus) своими коренными зубами секодонтнаго типа и большими клыками необыкновенно походитъ на хищныхъ животныхъ, и движеніе его челюстей напоминаетъ такое же рѣжущее движеніе ножницъ безъ отклоненія нижней челюсти ни впередъ и назадъ, ни въ стороны. Зубы вомбата (Phoscolomys), питающагося корнями и травой, весьма похожи на зубы грызуновъ: въ каждой челюсти съ каждой стороны находится только по одному большому рѣзцу, клыки отсутствуютъ, и между рѣзцами и коренными существуетъ большой промежутокъ лишенный зубовъ; рѣзцы покрыты эмалью лишь спереди и съ боковъ и, подобно коренным зубамъ, непрерывно растутъ, не боясь сильнаго стиранія. Кенгуру,—

настоящее травоядное животное,—по устройству зубовъ и по отсутствію клыковъ примыкаетъ къ жвачнымъ, а движеніемъ своихъ челюстей во время жеванія напоминаетъ ламу.

Итакъ, млекопитающія, благодаря своимъ высоко-дифференцированнымъ зубамъ, превосходятъ всѣхъ остальныхъ позвоночныхъ совершенствомъ предварительной обработки пищи. Хотя разрѣзаніе и растираніе пищи во рту мы встрѣчаемъ также у нѣкоторыхъ рыбъ, но не столь полное; обыкновенно же у рыбъ пища проглатывается или цѣликомъ, или большими кусками, безъ размельченія. При такихъ условіяхъ можетъ быть использована въ достаточной степени только животная, а не растительная пища. Вотъ почему среди низшихъ позвоночныхъ мы встрѣчаемъ травоядныхъ животныхъ лишь въ видѣ рѣдкихъ исключеній: растительною пищею питаются нѣкоторыя рыбы, затѣмъ,—изъ пресмыкающихся—нѣкоторыя черепахи и немногія ящерицы, каковы морскія ящерицы Amblyrhynchus и наземныя изъ рода Conolophus съ Галапагосскихъ острововъ; только изъ птицъ весьма многіе питаются растеніями, но—по преимуществу сѣменами и плодами, богатыми бѣлкомъ и крахмаломъ, листьями же (какъ гуси или дрохвы) питается гораздо меньше птицъ. Наоборотъ, изъ млекопитающихъ къ питающимся растеніями относится, можно сказать, больше половины всѣхъ видовъ; изъ 3648 видовъ современныхъ млекопитающихъ около 229 относятся къ всеяднымъ, 1488—къ плотояднымъ и 1931 къ растительнояднымъ; по числу особей травоядные виды еще болѣе превосходятъ плотоядные. Такое развитіе травоядныхъ формъ среди млекопитающихъ возможно только, благодаря существованію у млекопитающихъ жевательнаго аппарата въ видѣ зубовъ.

Въ связи съ пережевываніемъ пищи у млекопитающихъ стоятъ еще нѣкоторыя образованія, также отличающія ихъ отъ другихъ позвоночныхъ. Чтобы отдѣльные кусочки пищи могли быть вполнѣ пережеваны, они должны постоянно подкладываться подъ растирающіе ихъ зубы. Это происходитъ при помощи языка (съ внутренной стороны) и мускулистыхъ щекъ (съ наружной стороны). Ни въ одномъ изъ другихъ классовъ собственная мускулатура языка не развита такъ хорошо, какъ здѣсь, и нигдѣ мы не находимъ такихъ мускулистыхъ кожныхъ складокъ (щекъ), покрывающихъ снаружи ротовую щель и часто весьма ограничивающихъ способность рта раскрываться. Щеки удержались также у нежующихъ млекопитающихъ, вторично потерявшихъ свои зубы, какъ, напр., у муравьеѣдовъ, маленькій ротъ которыхъ состоитъ въ удивительномъ противорѣчіи съ длиною челюстей (рис. 203). Развитое уже у черепахъ и крокодиловъ твердое небо, образующее сводъ ротовой полости со стороны носовой полости,—у млекопитающихъ пріобрѣтаетъ болѣе важное значеніе, какъ твердый упоръ для языка при раздавливаніи имъ комковъ пищи.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ и у млекопитающихъ пища проглатывается безъ пережевыванія; вмѣстѣ съ тѣмъ у такихъ формъ происходитъ постепенное упрощеніе челюстей и недоразвитіе зубовъ. Это мы видимъ, напримѣръ, у видовъ, питающихся муравьями и термитами и у китообразныхъ. Первые относятся къ совершенно различнымъ отрядамъ млекопитающихъ, но измѣненія происходили у нихъ въ одномъ направленіи: добыча схватывается длиннымъ языкомъ; ротовая полость узкая и вытянута въ длину; въ въ челюстяхъ, несмотря на ихъ длину, зубовъ мало или нѣтъ совершенно; мѣста прикрѣпленія слабо развитыхъ жевательныхъ мышцъ,—скуловыя дуги и вѣнечные отростки нижней челюсти,—значительно уменьшились. У африканскаго трубкозуба (Orycteropus) зубы еще существуютъ, но они лишены эмали; у азіатскихъ и африканскихъ ящеровъ (Manis) и у южно-американскихъ муравьеѣдовъ (Myrmecophagidae) зубы совершенно исчезли и даже зачатки ихъ у Manis пропадаютъ очень рано, а у Myrmecophaga, повидимому,—совсѣмъ отсутствуютъ. За такое сходство эти три формы вмѣстѣ съ нѣкоторыми другими соединяли въ одну группу неполнозубыхъ, но по новѣйшей систематикѣ онѣ относятся къ тремъ различнымъ отрядамъ. Подобнымъ же образомъ утратила свои зубы ехидна (Echidna), одинъ изъ представителей однопроходныхъ, и только во время эмбріональнаго развитія можно замѣтить у нея намеки на развитіе эмалевой полоски. У ав-

стралійскаго сумчатаго Tarsipes, схватывающаго при помощи своего длиннаго языка насѣкомыхъ и достающаго при помощи него изъ цвѣтовъ нектаръ, величина и число зубовъ очень уменьшены.

Особаго упоминанія заслуживаютъ китообразные. Мы отличаемъ между ними двѣ группы, которыя по своей формѣ тѣла, напоминающей рыбъ, и по другимъ приспособленіямъ къ жизни въ водѣ весьма сходны между собою, но имѣютъ совершенно различное происхожденіе: зубастыхъ и беззубыхъ китовъ. Подъ вліяніемъ жизни въ водѣ они прежде всего, вѣроятно, утратили способность къ пережевыванію пищи и вмѣстѣ съ тѣмъ происходило измѣненіе въ самихъ зубахъ. Зубастые киты (дельфины и кашалоты) живутъ насчетъ крупныхъ и сильныхъ водяныхъ животныхъ съ гладкою поверхностью тѣла, каковы тюлени и рыбы, и зубы этихъ китовъ отлично приспособлены для схватыванія и удержанія такой добычи; гетеродонтные, одинъ разъ смѣнявшіеся зубы ихъ предковъ, какъ то мы находимъ еще у Zeuglodon изъ нижнихъ третичныхъ отложеній, превратились въ несмѣняемые зубы гомодонтнаго типа, имѣющіе правильно коническую форму и служащія для схватыванія (рис. 204). Своими зубами они напоминаютъ нѣкоторыхъ пресмыкающихся, вродѣ крокодиловъ или ихтіозавровъ. Число зубовъ у нихъ значительно больше, чѣмъ у другихъ млекопитающихъ, и у Delphinus longirostris достигаетъ почти 250. Съ другой стороны и у зубастыхъ китовъ зубы могутъ почти совершенно исчезать: у бѣлухи (Delphinapterus leucas Gray) зубы выпадаютъ, у самокъ нарвала (Monodon) они совершенно отсутствуютъ, а у самцовъ за исключеніемъ одного клыка верхней челюсти, превращающагося въ бивень, — остаются рудиментарными. Оба эти китообразныя питаются мелкими рыбами, головоногими и другими моллюсками, ракообразными и т. п. Пищу беззубыхъ китовъ, наоборотъ, составляютъ мелкія плавающія большими стадами животныя, напримѣръ, мелкія рыбы, крылоногіе моллюски (кліоны,—Clio borealis и др.), медузы, рачки; крупная пища не могла бы пройти черезъ ихъ узкій пищеводъ. Для ловли этой добычи у нихъ—необыкновенно широкая пасть; у гренландскаго кита, напримѣръ, она занимаетъ почти треть тѣла; ихъ расширенная верхняя челюсть покрыта тѣсно другъ за другомъ стоящими роговыми пластинками,—китовымъ усомъ,—имѣющими форму прямоугольнаго треугольника, который своимъ малымъ катетомъ сидитъ на стѣнкахъ ротовой полости, а большимъ катетомъ обращенъ къ губамъ; край соотвѣтствующій гипотенузѣ этихъ треугольниковъ размочаленъ и ограничиваетъ собою съ боку пространство, въ которое вдвинутъ снизу приросшій къ нижней челюсти языкъ (рис. 220). Китовый усъ образуетъ гигантскій цѣдильный аппаратъ: попадающія въ пасть вмѣстѣ съ водою животныя задерживаются при замыканіи рта размочаленными краями пластинокъ китоваго уса, вода же свободно выдавливается между ними наружу. Хотя у зародышей беззубыхъ китовъ находятся зачатки зубовъ, и при томъ довольно значительной величины, но передъ рожденіемъ они атрофируются.

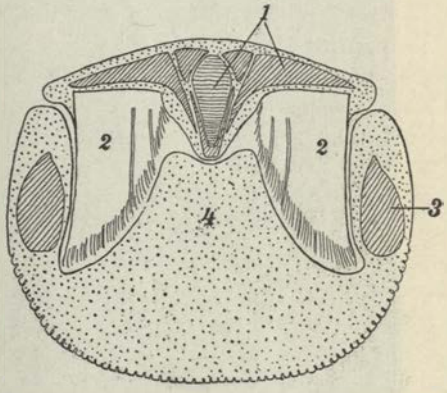


Рис. 220. Поперечный разрѣзъ черезъ голову обыкновеннаго кита. *1* кости черепа, *2* пластинки китоваго уса, *3* кости нижней челюсти, *4* языкъ. По Делажу.

Совершенно независимо въ разныхъ группахъ позвоночныхъ вмѣстѣ съ атрофіей зубовъ развилось другое вооруженіе челюстей, а именно роговой покровъ, превращающій иногда челюсти въ клювъ, что наблюдается то у отдѣльныхъ представителей, то у всѣхъ членовъ данной группы. Такимъ сильнымъ ороговѣніемъ кожи челюстей въ видѣ чехла съ мелкими роговыми зубами обладаетъ изъ земноводныхъ такъ называемый вооруженный тритонъ, водящійся въ болотахъ Каролины, Siren lacertina L.; роговымъ клювомъ обладаютъ также личинки многихъ безхвостыхъ земноводныхъ, какъ, напримѣръ, головастики нашихъ лягушекъ и жабъ. Изъ пресмыкающихся подобное образованіе клюва свой-

ственно, какъ правило, черепахамъ (рис. 221); вѣроятно, также длинныя челюсти вымершихъ летучихъ ящеровъ представляли роговой клювъ. Изъ зубастыхъ птицъ мѣлового періода у Hesperornis передній беззубый конецъ верхней челюсти былъ покрытъ роговымъ чехломъ, на задней же части ея, снабженной зубами, равно и на вооруженной зубами нижней челюсти,—рогового чехла не было. Современныя птицы всѣ безъ исключенія снабжены роговымъ клювомъ, а отъ зубовъ, которыми обладали ихъ предки, даже

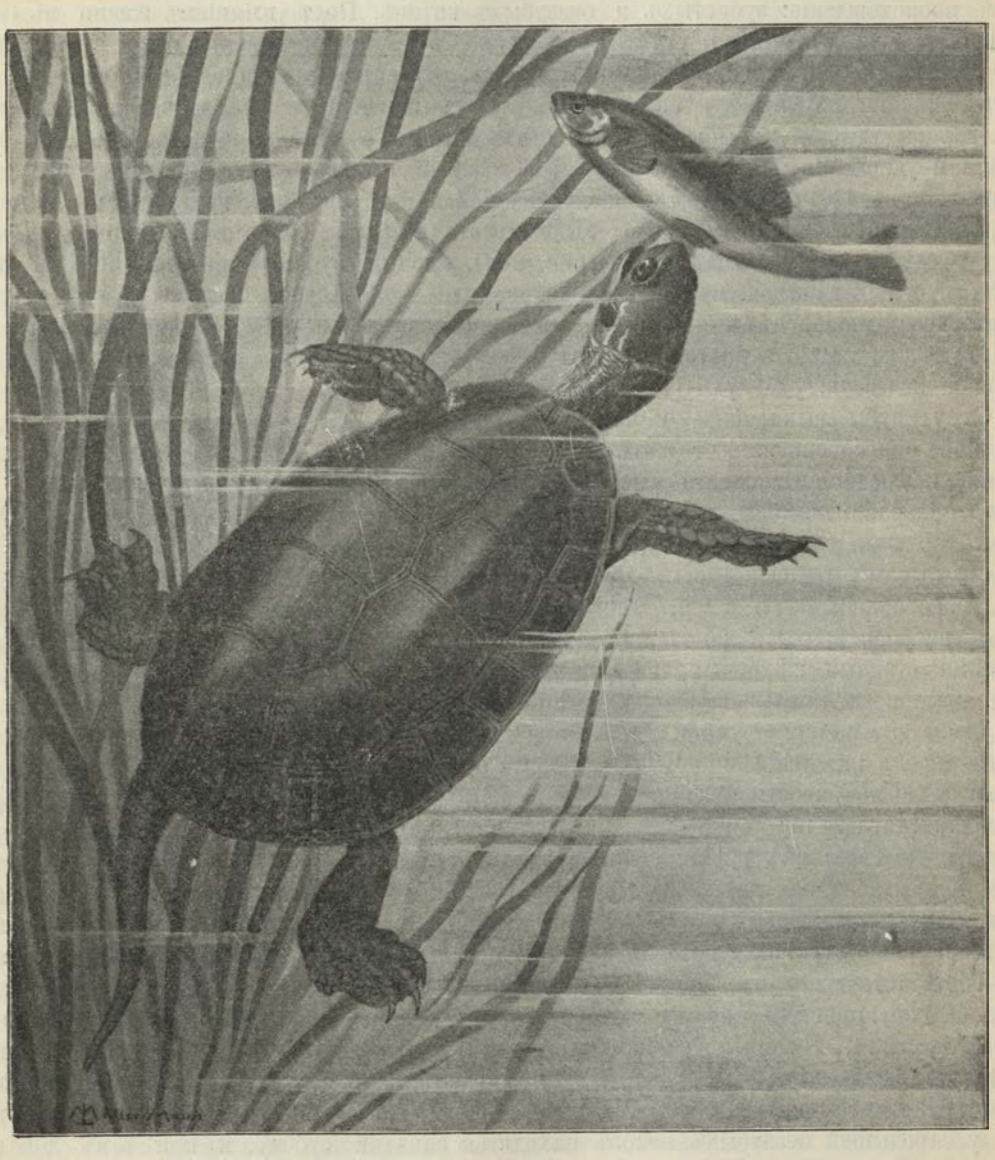


Рис. 221. Каспійская черепаха (Clemmys caspia Gmel.) во время охоты за рыбами.

въ эмбріональный періодъ—не сохранилось никакого слѣда. Наконецъ, изъ млекопитающихъ подобнымъ вооруженіемъ челюстей отличается удивительный австралійскій утконосъ. Образованіе клюва встрѣчается у животныхъ, ведущихъ совершенно различный образъ жизни,—у живущихъ въ водѣ, на сушѣ, у летающихъ, у плотоядныхъ и травоядныхъ. Изъ черепахъ—у плотоядныхъ формъ края рогового клюва остры, а у травоядныхъ они широки. Во всякомъ случаѣ сравнительно съ простыми зубами, служащими только для схватыванія, клювъ можетъ примѣняться болѣе разнообразно: съ одной стороны онъ, по-

Рис. 222. Клесты (Loxia curvirostra Gmel.)

добно этимъ зубамъ, представляетъ сильное орудіе схватыванія, съ другой стороны, онъ можетъ разрѣзать пищу, а у птицъ въ сомкнутомъ видѣ благодаря подвижности ихъ шеи представляетъ сильное орудіе для нанесенія ударовъ. Клювъ птицъ, кромѣ того, обнаруживаетъ необыкновенное разнообразіе по своимъ приспособленіямъ;— ограничимся указаніемъ лишь на нѣкоторыя формы ихъ клюва:—укажемъ на служащій для схватыванія клювъ съ острымъ изогнутымъ книзу концомъ—у хищныхъ птицъ, сорокопутовъ и мухоловокъ, на короткій крѣпкій клювъ, служащій для разгрызанія, у зерноядныхъ птицъ, на клювъ въ видѣ ножницъ у клестовъ (рис. 222), на клювъ-долото у дятловъ, на цѣдильный клювъ утокъ, который съ помощью своихъ поперечныхъ роговыхъ пластинокъ по краямъ дѣйствуетъ въ маломъ масштабѣ такимъ же образомъ какъ цѣдильный аппаратъ беззубыхъ китовъ. Подобно уткамъ, пользуется своимъ широкимъ клювомъ и утконосъ, ныряя въ водѣ или доставая со дна рѣки разное звѣрье,—червей, личинокъ насѣкомыхъ и ракушекъ. У молодыхъ утконосовъ въ задней части верхнихъ и нижнихъ челюстей находится восемь зубовъ съ широкими коронками, но они скоро изнашиваются и выпадаютъ. Своимъ клювомъ утконосъ можетъ раздавливать твердыя раковины моллюсковъ.

Чтобы принятая пища могла двигаться во рту и продвигаться далѣе назадъ, дно ротовой полости должно имѣть нѣкоторую подвижность. У рыбъ она достигается тѣмъ,

что подвижныя части жабернаго скелета заключены отчасти въ нижней стѣнкѣ ротовой и глоточной полости; болѣе или менѣе выдающаяся подушечка на передней copula, то есть на кости (или хрящѣ), соединяющей нижніе концы второй пары глоточныхъ дугъ (подъязычной дуги), образуетъ у рыбъ первый зачатокъ того органа, который у вышестоящихъ позвоночныхъ развивается въ языкъ. Благодаря тому, что этотъ примитивный языкъ рыбъ не обладаетъ собственными движеніями и можетъ двигаться только вмѣстѣ со всемъ жабернымъ скелетомъ, примѣненіе его не разнообразно. Только съ развитіемъ легочнаго дыханія, когда жаберныя дуги атрофируются и значеніе ихъ измѣняется, движенія языка дѣлаются самостоятельными. Copula вмѣстѣ съ соединенными съ нею остатками второй и третьей глоточной дуги получаетъ большую свободу движеній и образуетъ теперь скелетъ языка, состоящій изъ тѣла подъязычной кости (copula) и отходящихъ отъ него рожковъ (рудиментовъ глоточныхъ дугъ); отходящія отъ подъязычной кости мускулы образуютъ внѣшнія мускулы языка. У земноводныхъ языкъ увеличивается въ объемѣ и вмѣстѣ съ тѣмъ становится болѣе важнымъ органомъ, путемъ присоединенія къ первичному языку новой мускулистой и богатой железами части, образующейся на счетъ участка дна ротовой полости между copula и нижнею челюстью. У пресмыкающихся съ языкомъ связываются еще боковые участки тканей и такимъ образомъ языкъ превращается еще въ болѣе значительный органъ. Путемъ дальнѣйшаго развитія этихъ составныхъ частей языка онъ достигаетъ высшаго своего развитія у млекопитающихъ. Уже у нѣкоторыхъ земноводныхъ новые отдѣлы языка, присоединяющіеся къ тому первоначальному языку, который существуетъ у рыбъ, превосходятъ своею величиною эту первоначальную часть его. Въ нихъ образуется болѣе или менѣе развитая мускулатура, при чемъ мускульныя волокна, проходящія внутри языка, не связываются ни съ какимъ скелетомъ, благодаря чему языкъ дѣлается болѣе подвижнымъ, а употребленіе его болѣе разнообразнымъ. Въ большинствѣ случаевъ онъ остается органомъ, помогающимъ проглатыванію пищи; только въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ послѣднее является невозможнымъ, благодаря слишкомъ большому объему проглатываемой пищи, какъ, напримѣръ, у змѣй, это первоначальное свое значеніе языкъ утрачиваетъ. Если языкъ не достаточно развитъ, то для проталкиванія пищи въ глотку служатъ другія средства. Какъ это происходитъ у змѣи при помощи попеременнаго передвиженія челюстей,—нами уже указывалось (стр. 282). Зимородокъ и удодъ, вслѣдствіе незначительныхъ размѣровъ своего языка, не могутъ поворачивать имъ пищу, которую они держатъ въ клювѣ; поэтому они подбрасываютъ ее сначала въ воздухъ и затѣмъ ловятъ, вытянувъ голову кверху: тогда пища попадаетъ какъ разъ въ начало глотки.

Часто языкъ можетъ далеко выбрасываться изо рта и служитъ для схватыванія мелкой добычи; это—хватательный языкъ. Такой языкъ мы находимъ у цѣлаго ряда земноводнымъ, напримѣръ, у южно-европейской саламандры Spelerpes (рис. 139, стр. 196) или у нашихъ лягушекъ, затѣмъ, изъ пресмыкающихся—у хамелеона (табл. 14), изъ птицъ у дятловъ, колибри (рис. 160.) и кистеязычныхъ, изъ млекопитающихъ—въ различныхъ отрядахъ у животныхъ, питающихся муравьями и термитами, у ехидны (Echidna), мурашеѣда (Myrmecobius), ящера (Manis), трубкозуба (Orycteropus) и у муравьеѣдовъ (Mermecophaga и др. роды, рис. 90, стр. 136). Этотъ языкъ покрытъ клейкимъ секретомъ, выдѣляемымъ частью особыми железами, открывающимися на его поверхности, частью—железами ротовой полости,—и къ нему, какъ къ прутику, намазанному клеемъ, при ловлѣ птицъ,—прилипаютъ мелкія животныя. У ящерицъ и змѣй языкъ также можетъ далеко выставляться изо рта, но здѣсь онъ кромѣ слизыванія воды служитъ только для осязанія.

Выставляться и выбрасываться изо рта языкъ можетъ различными способами. У лягушекъ задняя часть языка сростается съ дномъ ротовой полости, а свободная передняя часть въ спокойномъ состояніи загнута назадъ и обращена своимъ концомъ внутрь полости рта. При сокращеніи подбородочно-язычной мышцы (M. geniolgossus) эта часть, какъ хлопушка для мухъ, выбрасывается изо рта. Клейкость ея, обусловленная

выдѣленіемъ секрета многочисленныхъ, расположенныхъ на ней, железъ, увеличивается еще тѣмъ, что при выворачиваніи изо рта она задѣваетъ за отверстіе межчелюстной железы и смазывается ея выдѣленіемъ. Такъ какъ компактный свободный конецъ языка при быстромъ выбрасываніи наружу тянетъ за собою также мягкое основаніе его, то языкъ при этомъ довольно значительно удлинняется. Во всѣхъ другихъ случаяхъ языкъ высовывается при помощи выдвиганія скелета языка. Къ рогамъ подъязычной кости прикрѣпляются мышцы, отходящія отъ нижней челюсти, и при ихъ сокращеніи языкъ выставляется тѣмъ дальше изо рта, чѣмъ длиннѣе рога подъязычной кости, а вмѣстѣ съ тѣмъ, чѣмъ длиннѣе и сами мышцы. Въ деталяхъ особенности при выдвиганіи языка могутъ быть весьма разнообразны. У Spelerpes длинные рога подъязычной кости обходятъ съ двухъ сторонъ шеи и тянутся далеко назадъ подъ кожею спины. Языкъ Spelerpes состоитъ изъ ножки, которая можетъ втягиваться въ особое влагалище, и изъ собственно языка, сидящаго на ней, какъ шляпка гриба на пенькѣ. У змѣй длинные рога подъязычной кости лежатъ по обѣ стороны шеи (рис. 223). Выбрасываніе съ быстротою молніи языка у хамелеона происходитъ также съ помощью выталкиванія скелета языка, но при этомъ булавовидная объемистая конечная часть его проходитъ значительно большій путь, чѣмъ конецъ подъязычной кости; внутри этой булавы заключается полость, въ которую вставлено тѣло подъязычной кости, какъ конецъ пальца въ наперстокъ; такимъ образомъ, при покойномъ состояніи языка стѣнки его полости надѣты на подъязычную кость въ видѣ чехла и слизистая оболочка ихъ сложена въ многочисленныя поперечныя складки (см. рис. 224). При сокращеніи собственной мускулатуры булавовидной части языка полость ея съуживается и, благодаря этому, стѣнки ея быстро соскальзываютъ съ тѣла подъязычной кости; одновременно скелетъ языка быстро выталкивается впередъ. Послѣднее происходитъ путемъ поворачиванія короткихъ роговъ подъязычной кости, образующихъ при покойномъ состояніи языка острый уголъ съ тѣломъ ея: при поворачиваніи ихъ вокругъ ихъ внутреннихъ концовъ весь аппаратъ выпрямляется и тѣло кости выдвигается впередъ (рис. 224, ср. 1 и 2 съ 1′ и 2′). Вслѣдствіе этого булавообразная часть языка выбрасывается изо рта, на сколько позволяетъ длина чехла, который при этомъ она сдергиваетъ съ тѣла подъязычной кости. Одновременно на концѣ языка образуется клейкая площадка, на мѣстѣ которой при покойномъ состояніи языка было углубленіе. Хамелеонъ, имѣющій 157 мм. въ длину, считая отъ морды до бедрен-

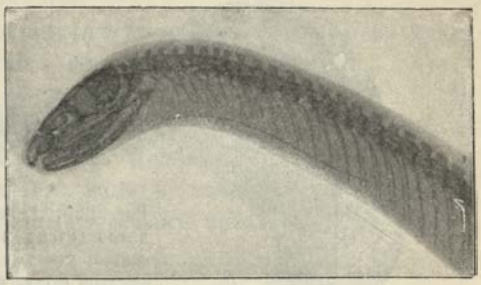


Рис. 223. Снимокъ ренгеновскими лучами передней части тѣла ужа (Tropidonotus natrix L.). У концевъ реберъ видны рога подъязычной кости.

Рис. 224. Схема выбрасыванія языка у хамелеона. Тѣло (1) и рога (2) подъязычной кости принимаютъ положеніе, заштрихованное линіями (1′ и 2′); при этомъ булава языка (3) выбрасывается впередъ (3′) и сдергиваетъ съ подъязычной кости ея влагалище, которое при покойномъ состояніи языка было сложено складками и внутри котораго теперь замѣтна полость (4).

наго сустава, можетъ выбрасывать языкъ на 144 мм. Въ стѣнкахъ чехла находится мышца, втягивающая языкъ обратно. У трехъ семействъ птицъ, которымъ свойственъ выставляющійся изо рта языкъ, длинные рога подъязычной кости продолжаются подъ кожею вокругъ черепа и, переходя на его верхнюю сторону, доходятъ до глазъ и дальше. Чѣмъ длиннѣе эти рога, тѣмъ дальше можетъ выставляться языкъ. Виды дятловыхъ птицъ, питающіеся муравьями, какъ вертиголовка, зеленый и сѣдой дятлы, обладаютъ самымъ длиннымъ языкомъ, а виды, преимущественно долбящіе дерево, какъ пестрые дятлы,—самымъ короткимъ; черный дятелъ занимаетъ середину. У большого пестраго дятла подъязычная кость въ $2^1/_2$ раза длиннѣе надклювья, у чернаго дятла въ три раза, у зеленаго—въ четыре, у вертишейки—даже въ пять разъ. У пестраго дятла рога подъязычной кости доходятъ до промежутка между глазами, у зеленаго дятла и вертишейки ихъ концы складываются вмѣстѣ и проникаютъ черезъ одну изъ ноздрей (у зеленаго дятла черезъ правую, у вертишейки обыкновенно черезъ лѣвую) въ полость надклювья (межчелюстныхъ костей) почти до ея конца (рис. 225). Несмотря на это, у зеленаго дятла они еще слишкомъ длинны, чтобы плотно прилегать къ черепу, и образуютъ еще петли направленныя книзу, по обѣ стороны шеи. Передвиженіе скелета языка при его выдвиганіи изо рта иллюстрируетъ прилагаемая схема (рис. 226). Опорою для самого языка дятловъ служитъ длинное тонкое тѣло подъязычной кости (2), на которомъ спереди сидитъ еще одна маленькая косточка, os entoglossum (1), происшедшая путемъ

Рис. 225. Голова зеленаго дятла (Picus viridis L) со снятою кожею. *1* рога подъязычной кости, съ своимъ мышечнымъ покровомъ (*2*), простирающіеся въ надклювье; *3* железы подклювья. По Лейберу.

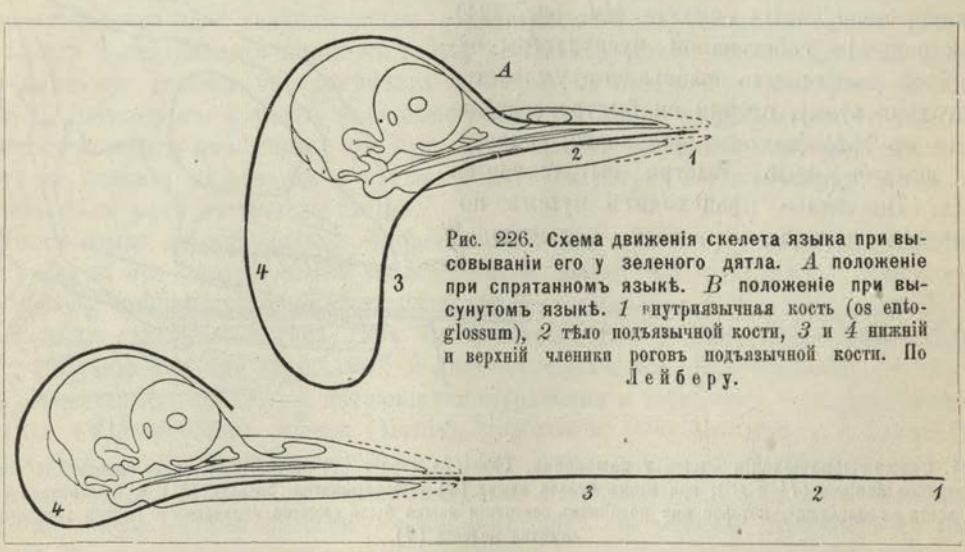


Рис. 226. Схема движенія скелета языка при высовываніи его у зеленого дятла. *A* положеніе при спрятанномъ языкѣ. *B* положеніе при высунутомъ языкѣ. *1* внутриязычная кость (os entoglossum), *2* тѣло подъязычной кости, *3* и *4* нижній и верхній членики роговъ подъязычной кости. По Лейберу.

сліянія вмѣстѣ незначительныхъ рудиментомъ второй глоточной дуги. Языкъ образуетъ твердый стилетъ, на который животное можетъ накалывать живущихъ въ деревѣ личинокъ насѣкомыхъ съ мягкими покровами или ихъ куколокъ; на роговомъ покровѣ кончика языка находятся маленькіе, обращенные назадъ крючечки, отсутствующіе у вертиголовки. Съ помощью особыхъ мускуловъ языкъ можетъ различнымъ образомъ двигаться также въ вытянутомъ состояніи. У видовъ, питающихся муравьями, железы подклювья (рис. 225, 3) очень развиты и покрываютъ языкъ своею клейкою слизью, такъ что къ

нему прилипаютъ насѣкомыя. Тѣло подъязычной кости и os eutoglossum въ языкѣ колибри остаются короткими, для удлинненія же языка служитъ длинный роговой придатокъ; языкъ превращается здѣсь въ сидящую на длинной ножкѣ кисточку, посредствомъ которой колибри достаютъ насѣкомыхъ изъ глубины цвѣтовъ (рис. 160, стр. 220).—Въ то время какъ у всѣхъ птицъ съ выставляющимся языкомъ рога подъязычной кости загибаются вокругъ черепа, у млекопитающихъ съ хватательнымъ языковъ, также какъ у змѣй, эти рога лежатъ по сторонамъ шеи.

Червеобразный языкъ млекопитающихъ, питающихся муравьями, сильно отличается отъ типичнаго языка млекопитающихъ. Послѣдній,—широкій и плоскій,—выполняетъ собою все дно ротовой полости, какъ въ длину такъ и въ ширину; онъ можетъ болѣе или менѣе далеко высовываться изо рта, хотя и не такъ значительно, какъ у питающихся муравьями. Сильно развитая своя собственная мускулатура дѣлаетъ его весьма подвижнымъ; такъ напримѣръ, при локаніи воды конецъ его можетъ такимъ образомъ выгибаться, что получается настоящая чашка, а у жвачныхъ языкъ представляетъ органъ, посредствомъ котораго эти животныя схватываютъ пучки травы и прижимаютъ ихъ къ рѣзцамъ нижней челюсти. Своеобразную функцію языка млекопитающихъ представляетъ лизаніе, которое часто служитъ для принятія пищи и для чистки тѣла. Ради этого поверхность его дѣлается шершавою, покрываясь мелкими ороговѣвающими выступами слизистой оболочки, напоминающими часто по своей формѣ мелкіе кожные зубы акулъ и направленными своими кончиками внутрь рта (рис. 227); эти выступы или зубчики сидятъ на сосочкообразныхъ возвышеніяхъ собственно кожи, а эпителій ихъ настолько сильно ороговѣваетъ, что можетъ оказывать значительное сопротивленіе. Эти дѣйствующіе механически сосочки языка называются обыкновенно нитевидными сосочками. Они достигаютъ у коровы въ длину до 4 мм. Всего сильнѣе они развиты у хищныхъ и жвачныхъ. Благодаря имъ, языкъ хищныхъ превращается какъ бы въ рашпиль, посредствомъ котораго животныя могутъ срывать послѣдніе остатки мяса съ костей. У жвачныхъ они играютъ важную роль при слизываніи ими соли. Мы сами можемъ испытать на себѣ ихъ дѣйствіе, если дадимъ лизать себя кошкѣ. На сколько оно можетъ быть сильно, видно изъ того, что въ Швеціи въ видѣ пытокъ заставляли телятъ слизывать соль съ подошвъ несчастныхъ преступниковъ.

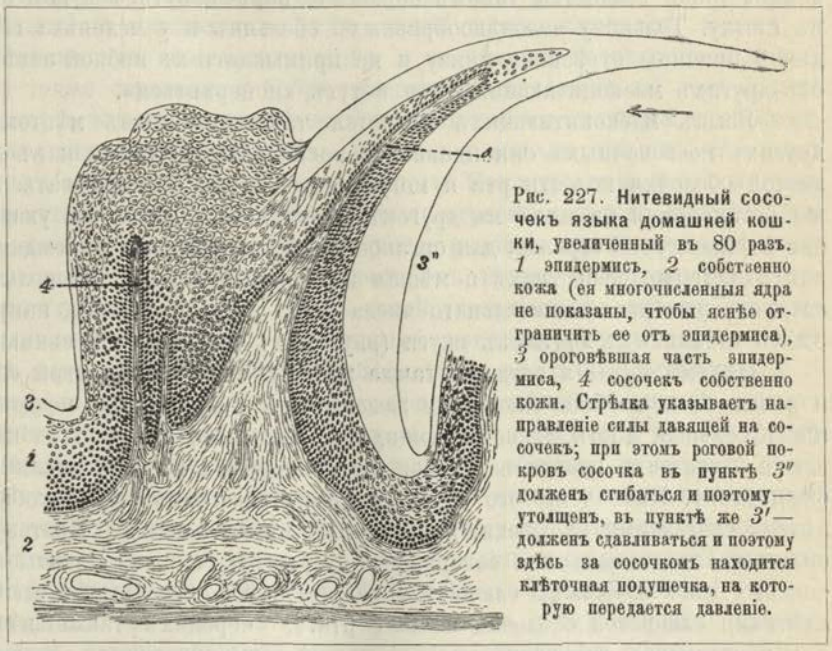


Рис. 227. Нитевидный сосочекъ языка домашней кошки, увеличенный въ 80 разъ. *1* эпидермисъ, *2* собственно кожа (ея многочисленныя ядра не показаны, чтобы яснѣе отграничить ее отъ эпидермиса), *3* ороговѣвшая часть эпидермиса, *4* сосочекъ собственно кожи. Стрѣлка указываетъ направленіе силы давящей на сосочекъ; при этомъ роговой покровъ сосочка въ пунктѣ *3"* долженъ сгибаться и поэтому—утолщенъ, въ пунктѣ же *3'*—долженъ сдавливаться и поэтому здѣсь за сосочкомъ находится клѣточная подушечка, на которую передается давленіе.

У жвачныхъ кромѣ языка такими же сосочками покрыты внутренніе края губъ и слизистыя оболочки щекъ; такъ какъ при жеваніи жвачныя не закрываютъ своихъ губъ, то эти сосочки могутъ служить для того, чтобы мѣшать пищѣ вываливаться изо рта. Вѣрнѣе, однако, они принимаютъ участіе въ переработкѣ пищи.

Мясистый языкъ млекопитающихся имѣетъ значеніе, главнымъ образомъ, при пе-

режевыванiи пищи: вмѣстѣ съ мускулистыми щеками онъ служитъ для подкладыванiя пищи при жеванiи подъ коренные зубы и поэтому долженъ занимать дно ротовой полости во всю ея ширину. Исключенiе составляютъ только не жующiя млекопитающiя, т. е. млекопитающiя, питающiяся муравьями и китообразныя; у первыхъ языкъ имѣетъ длинную, червеобразную форму, у вторыхъ онъ спереди и сзади не выполняетъ собою ротовой полости и остается мало подвижнымъ. Во многихъ случаяхъ, языкъ млекопитающихъ принимаетъ участiе даже въ размельченiи пищи, раздавливая о твердое небо мягкiе комочки ея и содѣйствуя этимъ пропитыванiю ихъ слюною; соотвѣтственно такой работѣ языка, слизистая оболочка твердаго неба бываетъ покрыта ороговѣвающими поперечными возвышенiями. Твердое, костное небо продолжается назадъ въ видѣ мускулистой небной завѣсы. Она доходитъ до выдающейся въ полость рта гортани съ ея надгортанникомъ и, покрывая ее спереди, отдѣляетъ путь, по которому идетъ пища, отъ пути, по которому идетъ въ легкiя воздухъ, (рис. 252 В). Это также составляетъ особенность млекопитающихъ,—необходимую при размельченiи пищи во рту. Для пережеванной пищи создается, такимъ образомъ, парный путь, ведущiй по обѣ стороны гортани въ глотку. Только у человѣкообразныхъ обезьянъ и у человѣка гортань безъ всякой видимой причины оттѣснена книзу и не примыкаетъ къ небной завѣсѣ; поэтому въ отличiе отъ другихъ млекопитающихъ они могутъ «поперхаться».

Языкъ млекопитающихъ является также главнымъ мѣстомъ органовъ вкуса. У другихъ позвоночныхъ они правильно располагаются также и въ другихъ частяхъ слизистой оболочки полости рта и могутъ совершенно отсутствовать на языкѣ. Подробнѣе мы остановимся на нихъ въ другомъ мѣстѣ книги. Здѣсь мы укажемъ только на то, что они играютъ роль стражей для органовъ пищеваренiя, предупреждая животное о вредныхъ или ядовитыхъ веществахъ и мѣшая ихъ проглатыванiю. Насколько важна эта задача, слѣдуетъ уже изъ значительнаго числа ихъ; такъ, у коровы, напр., находится не менѣе 32500 отдѣльныхъ органовъ вкуса (вкусовыхъ луковицъ), у свиньи—почти 10000.

Цѣлямъ питанiя служатъ также железы, выливающiя свой секретъ въ полость рта и называемые вообще, слюнными железами. У большинства позвоночныхъ, за исключенiемъ большей части млекопитающихъ и, вѣроятно, нѣкоторыхъ птицъ, этотъ секретъ,—слюна,—состоитъ просто изъ слизи и не содержитъ въ себѣ никакихъ пищеварительныхъ ферментовъ. Назначенiе его состоитъ прежде всего въ томъ, чтобы увлажнять пищу и дѣлать скользкими ея комки, помогая ихъ проглатыванiю. Поэтому слюнныя железы у водяныхъ животныхъ или совершенно отсутствуютъ, или развиты очень слабо. У рыбъ совсѣмъ нѣтъ сложныхъ слюнныхъ железъ; здѣсь слизь выдѣляется только бокальчатыми клѣтками слизистой оболочки полости рта. У черепахъ также нѣтъ слюнныхъ железъ, а у крокодиловъ онѣ очень малы. У птицъ, отыскивающихъ свою пищу въ водѣ, онѣ или слабо развиты, или отсутствуютъ. Онѣ утрачены также китообразными и очень редуцированы у ластоногихъ. Наоборотъ, у животныхъ, пользующихся сухою пищею, онѣ всегда хорошо развиты: напр., у травоядныхъ, и въ особенности у зерноядныхъ птицъ, и у травоядныхъ млекопитающихъ.

По отношенiю къ слюннымъ железамъ млекопитающiя также занимаютъ особое мѣсто среди другихъ позвоночныхъ. Какъ правило, мы встрѣчаемъ у нихъ на ряду съ вырабатывающими слизь, мукозными слюнными железами—съ ихъ вязкимъ, тянущимся въ видѣ нитей секретомъ,—еще такъ называемыя серозныя слюнныя железы, доставляющiя водянистый, содержащiй бѣлокъ и,—что особенно важно,—богатый ферментомъ секретъ. Ферментъ слюны млекопитающихъ относится къ группѣ дiастаза, т. е. превращаетъ крахмалъ въ сахаръ. Одна слюнная железа можетъ отдѣлять или только слизь, или только серозный секретъ, или, наконецъ, и то, и другое вмѣстѣ. Присутствiе фермента въ слюнѣ стоитъ въ тѣсномъ отношенiи къ тому, что пища млекопитающихъ болѣе или менѣе основательно размельчается уже во рту: при такомъ размельченiи ферментъ очень легко достигаетъ клѣтокъ, содержащихъ крахмалъ. Поэтому здѣсь перевариванiе пищи начинается уже во рту сейчасъ же вслѣдъ за ея принятiемъ.

У млекопитающихъ встрѣчается всегда отъ трехъ до четырехъ паръ крупныхъ слюнныхъ железъ, а именно: лежащія возлѣ ушей околоушныя железы (parotis), протоки которыхъ открываются на щекахъ, затѣмъ, лежащія между подъязычною костью и позвоночникомъ подчелюстныя железы (snbmaxillaris), протокъ которыхъ открывается возлѣ нижнихъ рѣзцевъ, и, наконецъ, одна изъ двухъ паръ или обѣ пары подъязычныхъ железъ (snblingualis), изъ которыхъ одна пара,—бартолиновы железы,—открывается подъ языкомъ однимъ протокомъ, а другая,—ривиніевы железы,—открывается тамъ же многочисленными мелкими протоками. Кромѣ этихъ железъ встрѣчаются еще скопленія болѣе мелкихъ железъ на щекахъ, губахъ, небѣ и языкѣ. Околоушныя железы всегда бываютъ серозными, прочія же могутъ быть и серозными, и мукозными, и смѣшанными. Сухой кормъ требуетъ болѣе сильнаго развитія слюнныхъ железъ сочный же кормъ,—напр., пища плотоядныхъ животныхъ,—менѣе сильнаго. У травоядныхъ млекопитающихъ съ крахмалистою пищею, какъ у жвачныхъ, непарнокопытныхъ и грызуновъ, превалируютъ железы съ секретомъ, содержащимъ ферментъ. Такъ, почти всѣ травоядныя наземныя животныя обладаютъ сильно развитыми околоушными железами: у лошади онѣ въ четыре раза больше подчелюстныхъ и составляютъ 72 % общей массы слюнныхъ железъ; у коровы абсолютная величина ихъ еще значительнѣе, и къ тому же подчелюстная железа здѣсь по преимуществу также серозная; у бобра околоушныя железы въ 20 разъ больше подчелюстныхъ; у кроликовъ только маленькія подъязычныя железы являются мукозными. Чисто мукозныя подъязычныя железы жвачныхъ—малы, и у лошади, гдѣ онѣ не вполнѣ мукозны, онѣ составляютъ лишь 5% общей массы железъ. Поэтому слюна у всѣхъ этихъ животныхъ богата ферментомъ и въ перевариваніи пищи играетъ довольно значительную роль. У плотоядныхъ млекопитающихъ, наоборотъ, общее развитіе железъ незначительно; околоушныя железы у нихъ малы, а серозный секретъ ихъ бѣденъ діастатическимъ ферментомъ, что при незначительномъ содержаніи въ пищѣ углеводовъ не имѣетъ большого значенія. Ривиніевы подъязычныя железы плотоядныхъ млекопитающихъ относятся къ мукознымъ железамъ, а подчелюстныя и бартолиновы подъязычныя—къ смѣшаннымъ.

У питающихся муравьями птицъ и млекопитающихъ слизистый липкій секретъ слюнныхъ железъ служитъ для смачиванія ихъ длиннаго языка. Поэтому у такихъ формъ железы развиты сильнѣе, чѣмъ у родственныхъ видовъ: у зеленаго и чернаго дятла (рис. 225,3) онѣ значительно крупнѣе, чѣмъ у пестраго дятла; у млекопитающихъ, поѣдающихъ муравьевъ, подчелюстныя железы иногда достигаютъ необычайной величины,—напр., у ехидны (Echidna) и въ особенности у четырехпалаго муравьеѣда (Tamandua tetradactyla L.), гдѣ онѣ тянутся отъ угла нижней челюсти до грудной кости.

Железы, открывающіяся въ полость рта, превратились у нѣкоторыхъ пресмыкающихся въ ядовитыя; въ такихъ случаяхъ секретъ ихъ содержитъ не слизь, но бѣлокъ и заключаетъ въ себѣ специфическій ядъ, различный у разныхъ видовъ. У ядовитыхъ змѣй ядовитыя железы находятся на верхнихъ челюстяхъ и подобно верхнечелюстнымъ железамъ млекопитающихъ, называются околоушными. У единственной ядовитой ящерицы Heloderma suspectum Cope, живущей въ Техасѣ, ядовитою железою является нижнечелюстная железа. Секретъ этихъ железъ вливается въ ранку отъ укуса по желобкамъ или каналамъ ядовитыхъ зубовъ, сидящихъ у змѣй въ верхней челюсти (ср. раньше стр. 283), а у Heloderma—въ нижней.

Въ связи съ пережевываніемъ пищи млекопитающими стоитъ еще одна особенность ихъ, а именно—узость ихъ пищевода. Болѣе крупные куски пищи не могутъ пройти черезъ пищеводъ млекопитающихъ безъ предварительнаго разрѣзанія и раздавливанія ихъ. Наоборотъ, у остальныхъ позвоночныхъ пищеводъ по большей части широкъ и пища проходитъ черезъ него цѣликомъ: акула проглатываетъ цѣликомъ треску, водяная лягушка—травяную, удавъ—дикую свинью, цапля—рыбъ. Длина пищевода бываетъ различна; она зависитъ только отъ длины шеи, а не отъ рода пищи. Въ стѣнкахъ пищевода нѣтъ ни пищеварительныхъ железъ, ни всасывающаго эпителія, а только такой же плоскій эпителій, какъ въ ротовой полости.

β) Желудокъ.

Желудокъ, вообще говоря, представляетъ расширеніе кишечника непосредственно передъ мѣстомъ впаденія выводныхъ протоковъ печени и поджелудочной железы—и физіологически характеризуется происходящимъ въ немъ перевариваніемъ бѣлковъ посредствомъ фермента пепсина въ присутствіи соляной кислоты. Пепсинъ представляетъ характерный ферментъ позвоночныхъ. У безпозвоночныхъ, весьма вѣроятно, встрѣчаются только такіе переваривающіе бѣлокъ ферменты, которые у позвоночныхъ доставляются поджелудочной железою; они дѣйствуютъ въ щелочной или нейтральной средѣ, кислота же дѣлаетъ ихъ недѣятельными; наоборотъ, пепсинъ дѣйствуетъ лишь въ кислыхъ растворахъ. Такимъ образомъ, время, въ теченіи котораго пища остается въ желудкѣ, энергично вырабатывающемъ кислоту, не теряется для пищеваренія. Впрочемъ, расщепленіе бѣлковъ пепсиномъ представляетъ лишь предварительный актъ ихъ перевариванія и менѣе энергично, чѣмъ расщепленіе ихъ трипсиномъ.

Желудочный сокъ, содержащій въ себѣ пепсинъ и соляную кислоту, выдѣляется опредѣленными желудочными железами или железами дна желудка. Только тамъ, гдѣ такія железы встрѣчаются, можно говорить въ физіологическомъ смыслѣ о желудкѣ, простое же расширеніе кишечника, въ которое не вливается желудочнаго сока, названія желудка не заслуживаетъ. Железы дна желудка всегда лежатъ въ его стѣнкахъ, и именно въ такихъ мѣстахъ, гдѣ стѣнки покрыты однослойнымъ эпителіемъ. Однако, границы желудка никоимъ образомъ не опредѣляются мѣстомъ, въ которомъ расположены эти железы. Наоборотъ, въ желудкѣ встрѣчаются мѣста, занятыя также другими железами или, какъ въ пищеводѣ,—свободныя отъ железъ; а у одного ящера (Manis javanica Desm.) железы дна желудка перемѣщены даже въ особый слѣпой придатокъ желудка, стѣнки же той полости, въ которой происходитъ пищевареніе, совершенно лишены такихъ железъ. Итакъ, мы называемъ желудкомъ тотъ отдѣлъ кишечнаго канала, въ который вливается секретъ желудочныхъ железъ.

У нѣкоторыхъ позвоночныхъ совсѣмъ нѣтъ железъ, выработывающихъ желудочный сокъ. Между рыбами мы встрѣчаемъ такихъ, у которыхъ есть расширеніе кишечника вродѣ желудка, но нѣтъ въ немъ желудочныхъ железъ, а, съ другой стороны,—такихъ, у которыхъ какъ разъ обратно—есть эти железы, но нѣтъ желудка. Кромѣ ланцетника желудокъ отсутствуетъ въ семействѣ миногъ, у карповыхъ рыбъ и у Labridae. Иногда близкія между собою формы отличаются въ этомъ отношеніи другъ отъ друга: такъ у вьюна (Cobitis fossilis L.) нѣтъ желудка, у гольца (Cobitis barbatula L.) онъ существуетъ; онъ отсутствуетъ также у девяти-иглой колюшки (Gasterosteus pungitius L.), а у трехъ-иглой и морской (G. aculeatus L. и G. spinachia L.) онъ выраженъ. Должно поэтому принять, что отсутствіе его во многихъ случаяхъ представляетъ не первичное явленіе, унаслѣдованное отъ общихъ предковъ, а—вторичное. Желудка съ желудочными железами нѣтъ также и у нѣкоторыхъ млекопитающихъ, а именно у однопроходныхъ (Ornithorynchus и Echidna). То обстоятельство, что перевариваніе бѣлка не ограничивается желудкомъ, а, какъ было выше указано, продолжается болѣе энергично подъ вліяніемъ секрета поджелудочной железы,—объясняетъ намъ, почему желудокъ можетъ отсутствовать. Даже у тѣхъ животныхъ, у которыхъ желудокъ существуетъ, функція его при извѣстныхъ условіяхъ можетъ выпадать. Такъ, напр., послѣ опытовъ съ вырѣзаніемъ желудка у собакъ, хирурги при операціяхъ рака желудка пробовали вырѣзать его у людей, и паціенты послѣ операціи могли жить въ продолженіи долгихъ лѣтъ.

Перевариваніе бѣлковъ при помощи пепсина представляетъ лишь побочную задачу желудка, болѣе же важною задачею его является защита кишекъ. Соляная кислота, выдѣляемая желудкомъ, составляетъ сильное антисептическое средство, убивающее многихъ микроскопическихъ возбудителей гніенія, броженія и разныхъ болѣзней. Ею убиваются, напр., холерные вибріоны; если давать ихъ собакамъ, то собаки не заболѣваютъ, пока желудокъ ихъ работаетъ исправно, но, если его промыть и послѣ того ввести бациллъ

такъ, чтобы онѣ быстро, безъ вреда для себя прошли черезъ желудокъ, то получается инфекція.

Величина желудка находится въ связи съ особенностями пищи. Если пища богата питательными веществами и достается животному безъ хлопотъ, то она можетъ поглащаться въ небольшихъ количествахъ. Если же наоборотъ она бѣдна питательными веществами, или трудно переварима, и требуетъ отъ животнаго предварительно болѣе продолжительной работы, то животное должно поглащатъ ее въ болѣе значительномъ количествѣ. Трудно переваримымъ, бѣднымъ питательными веществами кормомъ пользуются, не считая нѣкоторыхъ птицъ, въ особенности многія млекопитающія. У птицъ роль резервуара, наполняемаго пищей, беретъ на себя расширеніе пищевода,—зобъ, что облегчаетъ желудокъ; у млекопитающихъ же зависимость величины желудка отъ количества поглащаемой пищи выступаетъ вполнѣ ясно: плотоядныя млекопитающія обладаютъ сравнительно самымъ маленькимъ желудкомъ, у млекопитающихъ, питающихся смѣшанною пищею, какъ у приматовъ, желудокъ представляетъ болѣе значительное расширеніе ки-

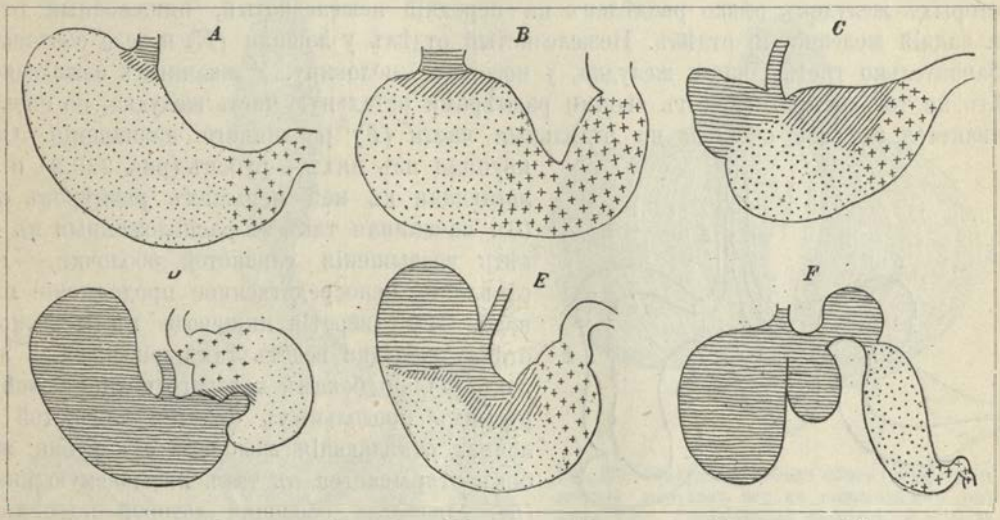


Рис. 228. **Схемы желудка человѣка (*A*), собаки (*B*), крысы (*C*), хомяка (*D*), лошади (*E*) и жвачнаго (*F*).** Многослойный эпителій пищевода и пищеводнаго отдѣла желудка отмѣченъ поперечными штрихами; однослойный эпителій желудка образуетъ различныя железы (косыми штрихами покрыта область кардіальныхъ железъ, пунктиромъ—область железъ дна желудка, крестиками —область пилорическихъ железъ). *A*, *B*, *F*—по Оппелю, *C*, *E*—по Эдельману, *D*—по Тёпфферу.

шечника, наконецъ,—у питающихся растительною пищею, особенно у травоядныхъ,—желудокъ иногда достигаетъ исключительныхъ размѣровъ.

Увеличеніе размѣровъ желудка млекопитающихъ отнюдь не влечетъ за собой также увеличеніе поверхности, занятой железами. Наоборотъ,—въ то время какъ при небольшихъ размѣрахъ желудокъ бываетъ на всемъ своемъ протяженіи выстланъ однослойнымъ эпителіемъ съ многочисленными железами,—съ увеличеніемъ его размѣровъ образуется болѣе или менѣе значительный отдѣлъ, прилегающій къ пищеводу, покрытый, какъ пищеводъ, многослойнымъ эпителіемъ безъ железъ (рис. 228). Очевидно, при этомъ въ часть желудка превращается расширяющійся конечный участокъ пищевода, и дѣло здѣсь—не въ увеличеніи поверхности, отдѣляющей секретъ, не въ увеличеніи количества желудочнаго сока, а въ увеличеніи только емкости желудка. Въ этомъ пищеводномъ отдѣлѣ желудка можетъ еще продолжаться измѣненіе углеводовъ подъ вліяніемъ проглоченной вмѣстѣ съ пищею слюны, пока кислота желудочнаго сока не превратитъ дѣйствія ея фермента. Однако, и въ томъ случаѣ, если весь желудокъ выстланъ кишечною слизистою оболочкою и если въ немъ уже находится пища, вновь проглатываемая пища не сразу приходитъ въ соприкосновеніе съ стѣнками желудка, выдѣляющими секретъ, и, оставаясь посрединѣ желудка, можетъ нѣкоторое время не испытывать дѣйствія желудочнаго сока.

Пищеводный отдѣлъ желудка совершенно отсутствуетъ у хищныхъ (рис. 228 B), насѣкомоядныхъ и летучихъ мышей; у всеядныхъ млекопитающихъ отношенія могутъ быть различны: въ желудкѣ человѣка (*A*) и свиньи пищеводнаго отдѣла нѣтъ, у пекари (Dycotyles) онъ существуетъ. Какъ общее правило, этотъ отдѣлъ болѣе или менѣе развитъ у млекопитающихъ, питающихся растеніями, особенно у грызуновъ (*C*, *D*) и копытныхъ (*E*, *F*); онъ существуетъ у питающихся растеніями кенгуру и лѣнивцевъ (Bradypus) и имѣетъ довольно значительные размѣры у нѣкоторыхъ ящеровъ (Manis longicaudata Schaw и M. tricuspis Rafin.). Поучительно сравненіе этого отдѣла у различныхъ грызуновъ: у всеядной бѣлки онъ совершенно не существуетъ, а у настоящихъ мышей, при ихъ смѣшанной пищи,—онъ гораздо меньше (*C*), чѣмъ у полевокъ, питающихся исключительно растительной пищею. У земляной крысы (Microtus terrestris L.) желудокъ легкимъ перешнуровываніемъ дѣлится на двѣ части,—на пищеводный отдѣлъ и железистый отѣлъ, а еще яснѣе это раздѣленіе у хомяка (*D*). Среди китообразныхъ можно указать на рядъ переходовъ отъ формъ съ простымъ железистымъ желудкомъ къ формамъ, у которыхъ желудокъ рѣзко раздѣленъ на передній нежелезистый, пищеводный отдѣлъ и на задній железистый отдѣлъ. Нежелезистый отдѣлъ у лошади (*E*) и осла составляетъ приблизительно третью часть желудка, у носорога—половину. У жвачныхъ нежелезистый отдѣлъ не только превосходитъ своими размѣрами остальную часть желудка, но еще подраздѣляется въ свою очередь на отдѣльныя части (*F*) различнаго назначенія. Самая крупная изъ нихъ,—рубецъ (рис. 229,2). и прилегающая къ ней меньшихъ размѣровъ сѣтка (3), названная такъ за расположенныя въ видѣ сѣти возвышенія слизистой оболочки, — представляетъ непосредственное продолженіе пищевода. Отъ отверстія пищевода къ железистому отдѣлу желудка ведетъ такъ называемый желобокъ (4), по бокамъ котораго поднимаются двѣ рѣзкихъ продольныхъ складки слизистой оболочки, отдѣляющія желобокъ отъ рубца; желобокъ открывается въ такъ называемую книжку (5), слизистая оболочка которой поднимается внутрь въ видѣ высокихъ, тѣсно другъ возлѣ друга расположенныхъ, параллельныхъ складокъ, напоминающихъ листы прираскрытой книги. За книжкою слѣдуетъ, наконецъ, собственно желудокъ или сычугъ. У верблюдовъ и ламъ книжки нѣтъ, а желобокъ ведетъ въ нежелезистый, но покрытый однослойнымъ эпителіемъ отдѣлъ сычуга, который по функціи, вѣроятно, замѣняетъ книжку. Принимаемая пища, состоящая обыкновенно изъ травы или листьевъ, попадаетъ безъ особаго пережевыванія въ рубецъ и въ сѣтку (рис. 229). Тамъ отчасти разрушается целлюлеза клѣточныхъ стѣнокъ, но не такъ, какъ у виноградной улитки или рѣчного рака,—съ помощью особаго фермента, переводящаго целлюлезу въ растворимыя глюкозы и дѣлающаго ее такимъ образомъ полезною для питанія, а съ помощью броженія, вызываемаго бактеріями. При этомъ целлюлеза разщепляется на углекислоту и болотный газъ ($C_6H_{10}O_5$ [целлюлеза] $+ H_2O$ [вода] $= 3CO_2$ [углекислота] $+ 3CH_4$ [болотный газъ]). Такимъ способомъ изъ клѣтокъ растеній, служащихъ кормомъ, освобождаются бѣлковыя вещества и крахмалъ и становятся доступными дѣйствію слюны, желудочнаго сока и сока поджелудочной железы. Въ рубцѣ и въ слѣпой кишкѣ (гдѣ происходитъ подобное же броженіе клѣтчатки) такимъ путемъ разрушается три четверти всей поглащаемой целлюлезы. Такъ подготовленная пища затѣмъ отрыгается изъ рубца снова въ ротъ порціями въ куриное яйцо величиною; теперь она тщательно пережевывается и пропитывается слюною: она служитъ для «жвачки». Послѣ 50—80 движеній челюстями жвачка проглатывается и замѣняется новою порціею изъ рубца. Тщательно пережеванная пища по желобку попадаетъ въ

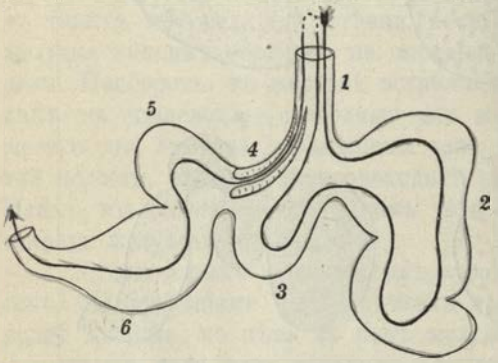


Рис. 229. Схема желудка жвачнаго; стрѣлка обозначаетъ путь пищи. *1* пищеводъ, *2* рубецъ, *3* сѣтка, *4* желобокъ, *5* книжка, *6* сычугъ.

книжку, гдѣ всѣ болѣе грубыя частицы ея окончательно перетираются между листками книжки, при чемъ изъ пищи выдавливается заключающаяся въ ней въ большомъ количествѣ жидкость. Послѣдняя переливается въ сычугъ и тамъ всасывается. Высушиваніе пищи, т. е. отдѣленіе жидкости отъ твердой пищи, у верблюдовъ беретъ на себя, повидимому, передній отдѣлъ сычуга. Сухая пищевая кашица переходитъ затѣмъ у другихъ жвачныхъ въ сычугъ и пропитывается желудочнымъ сокомъ, который такимъ образомъ не слишкомъ разжижается. Кислота желудочнаго сока убиваетъ теперь бродильныя бактеріи и предохраняетъ отъ нихъ кишки. Пережевываніе жвачки происходитъ во время отдыха, гдѣ либо въ укромномъ уголкѣ. Такъ, эти мало одаренныя и по большей части слабо вооруженныя животныя могутъ въ короткое время поглащать большое количество пищи, чтобы затѣмъ въ безопасномъ мѣстѣ тщательно, не торопясь, пережевать ее. Здѣсь желудокъ, служащій резервуаромъ для запасовъ пищи, сталъ одновременно же-

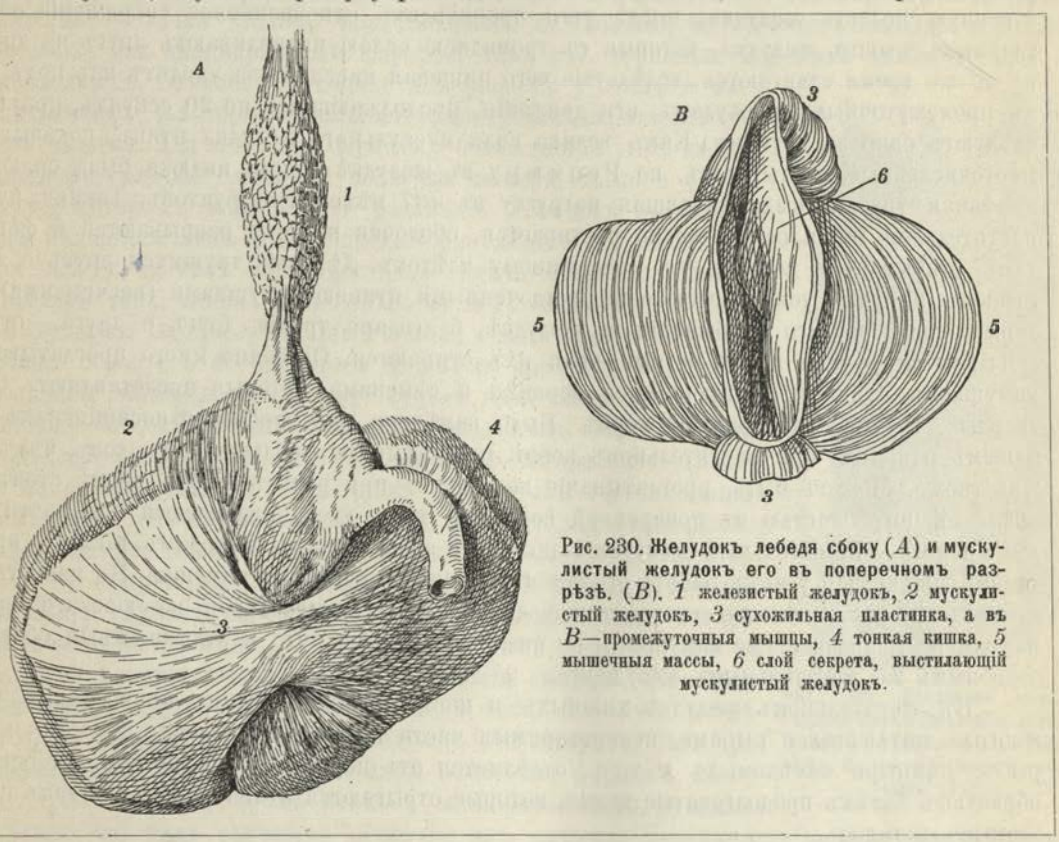


Рис. 230. Желудокъ лебедя сбоку (*A*) и мускулистый желудокъ его въ поперечномъ разрѣзѣ. (*B*). *1* железистый желудокъ, *2* мускулистый желудокъ, *3* сухожильная пластинка, а въ *B*—промежуточныя мышцы, *4* тонкая кишка, *5* мышечныя массы, *6* слой секрета, выстилающій мускулистый желудокъ.

лудкомъ, въ которомъ мало питательный и трудно переваримый кормъ, улучшается при помощи броженія.

У птицъ, у которыхъ при отсутствіи зубовъ происходитъ лишь очень несовершенное измельченіе пищи при помощи рогового клюва, механическую обработку пищи беретъ на себя одинъ отдѣлъ желудка, дѣйствующій, какъ жевательный желудокъ. Въ него превращается, однако, не та часть желудка, которая слѣдуетъ сейчасъ за пищеводомъ и въ которой многослойный, ороговѣвающій съ поверхности эпителій, представляющій непосредственное продолженіе эпителія пищевода, могъ бы образовать твердыя, способныя выдерживать сопротивленіе стѣнки, а наоборотъ — задній отдѣлъ желудка, покрытый железистою слизистою оболочкою съ однослойнымъ цилиндрическимъ эпителіемъ. Этотъ послѣдній отдѣлъ превращается здѣсь въ органъ, служащій для растиранія пищи: секретъ железъ отвердѣваетъ въ плотную, кожистую, напоминающую рогъ, массу, выстилающую этотъ желудокъ и постоянно наростающую по мѣрѣ ея стиранія, благодаря не останав-

ливающейся работѣ железъ. Въ то время какъ у хищныхъ птицъ этотъ отдѣлъ желудка мало обособленъ отъ собственно железистаго желудка,—стѣнки его тонки, а выстилающій его слой отвердѣвшаго секрета сравнительно мягокъ,—у птицъ, питающихся растеніями и въ особенности зернами, мускулистый желудокъ образуетъ вполнѣ обособленную часть кишечника съ толстыми, мускулистыми стѣнками (рис 230). Онъ имѣетъ плоско сжатую, линзообразную форму, и на обѣихъ сторонахъ его находятся сухожильныя пластинки, отъ которыхъ отходятъ, отчасти перекрещиваясь подъ острымъ угломъ, мускульныя волокна къ противоположной сторонѣ. Такимъ образомъ, получаются два мускульныхъ полукольца (рис. 230, *B*), связь между которыми по переднему и заднему (ростральному и каудальному) ребру желудка прерывается двумя болѣе тонкими промежуточными мускулами, съ инымъ направленіемъ волоконъ. При работѣ желудка сначала сокращаются промежуточные мускулы и сдвигаютъ пищевую массу, лежащую въ ихъ области, въ собственную полость желудка; послѣ того происходитъ одновременное сокращеніе обѣихъ главныхъ мышцъ желудка, которыя съ громадною силою надавливаютъ другъ на друга и въ то же время сдвигаются, вслѣдствіе чего пищевая масса снова уходитъ изъ подъ нихъ къ промежуточнымъ мускуламъ; эти движенія, продолжающіяся по 20 секундъ, правильно слѣдуютъ одно за другимъ. Какъ велика сила мускульнаго желудка птицъ, показываютъ многочисленные опыты; такъ, по Реомюру въ желудкѣ одного индюка была сплющена желѣзная трубка, выдерживавшая нагрузку въ 437 нѣмецкихъ фунтовъ. Такимъ путемъ растительная пища основательно растирается, оболочки клѣтокъ разрываются и ферментамъ открывается доступъ къ содержимому клѣтокъ. Дѣйствіе трущихся другъ о друга стѣнокъ желудка усиливается еще проглоченными птицею камушками (песчинками), которые, послѣ долгаго пребыванія въ желудкѣ, благодаря тренію другъ о друга,—отшлифовываются, и углы и всѣ острые края ихъ стираются. Особенно много проглатывается камушковъ птицами, питающимися зернами и сѣменами, которыя представляютъ болѣе твердый, труднѣе растираемый кормъ. Было замѣчено, что вороны, относящіяся къ всеяднымъ птицамъ, при растительномъ кормѣ проглатываютъ больше камушковъ, чѣмъ при животномъ. Можетъ быть, проглатываніе камушковъ при растительномъ кормѣ стоитъ въ связи съ потребностью въ поваренной соли для тѣла, увеличивающеюся при растительномъ кормѣ.—Жевательный желудокъ, подобный птичьему, мы находимъ также у крокодиловъ, при чемъ и у нихъ работѣ его помогаютъ проглатываемые камушки. Въ извѣстныхъ мѣстахъ тѣла окаменѣлыхъ остатковъ крокодилообразныхъ телеозавровъ изъ юрскаго періода находятъ отшлифованные камушки и по нимъ заключаютъ, что и эти животныя обладали подобнымъ же жевательнымъ желудкомъ.

Въ жевательномъ желудкѣ хищныхъ и насѣкомоядныхъ птицъ, точно также, какъ многихъ питающихся рыбами, непереваримыя части пищи, какъ волосы и кости, чешуя рыбъ, панцыри насѣкомыхъ и т. п., отдѣляется отъ переваримыхъ частей; эти остатки образуютъ затѣмъ продолговатые комки, которые отрыгаются птицами въ видѣ такъ называемымъ погадокъ.

γ) Кишки и ихъ придатки.

Разсматривавшіеся нами до сихъ поръ процессы пищеваренія, вызываемые ферментами слюны и желудочнаго сока, имѣютъ скорѣе побочное значеніе, что слѣдуетъ уже изъ того, что они существуютъ не у всѣхъ позвоночныхъ. Ихъ можно считать за предварительную обработку пищи. Главное пищевареніе происходитъ въ среднемъ отдѣлѣ кишечника. Однако, здѣсь дѣйствующимъ является не столько секретъ слизистой оболочки кишекъ, — кишечный сокъ, — сколько секретъ поджелудочной железы, — панкреатическій сокъ, — и отчасти секретъ печени, — желчь. И та, и другая пищеварительная железа встрѣчается у всѣхъ безъ исключенія позвоночныхъ. Только у ланцетника мы находимъ всего одну придаточную железу кишечника, которая называется обыкновенно печенью, но функціи которой въ точности мы не знаемъ.

[1]) 437 нѣмецк. фунт.=533 русск. фунтамъ.

Итакъ, полость кишекъ представляетъ главную пищеварительную полость. Она должна быть поэтому объемистою въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ пища принимается въ значительныхъ количествахъ, какъ у травоядныхъ, и, наоборотъ, небольшую,—гдѣ для насыщенія животнаго достаточно небольшого количества пищи, какъ у плотоядныхъ животныхъ. Кишки, однако, выполняютъ еще другую существенную работу, а именно: служатъ главнымъ органомъ всасыванія пищевыхъ веществъ. Для этой работы весьма важна величина ихъ поверхности: чѣмъ больше послѣдняя, тѣмъ энергичнѣе происходитъ всасываніе. Конечно, величина поверхности кишекъ зависитъ прежде всего отъ длины и ширины кишечнаго канала; тамъ, гдѣ кишки, благодаря значительнымъ количествамъ поглощаемаго мало питательнаго корма, становятся болѣе широкими и длинными, — создается вмѣстѣ съ тѣмъ болѣе значительная поверхность для лучшаго всасыванія питательныхъ веществъ. Кромѣ того, у позвоночныхъ (за исключеніемъ опять таки ланцетника) слизистая оболочка кишекъ представляется не гладкою, но образуетъ складки и мелкіе коническіе или цилиндрическіе выросты, такъ наз. ворсинки. Ворсинки слабы у рыбъ и земноводныхъ, особенно-же сильно онѣ развиты у птицъ и млекопитающихъ, у которыхъ онѣ значительно увеличиваютъ поверхность кишекъ. Для этой цѣли служатъ у большинства рыбъ вмѣсто ворсинокъ складки слизистой оболочки кишекъ, число и расположеніе которыхъ можетъ быть различно. У миногъ въ кишечникѣ находится лишь одна продольная складка. У селяхій длина и вмѣстѣ съ тѣмъ поверхность ея—значительно возростаетъ, благодаря тому, что она идетъ здѣсь въ видѣ спирали (рис. 231). Такъ, у акулы Lamna cornubica Flem. въ кишкѣ длиною въ 16 см. складка образуетъ 40 оборотовъ и такимъ образомъ получается увеличеніе поверхности даннаго отдѣла кишечника въ 6 разъ. Конечно, благодаря столь тѣснымъ спиральнымъ изгибамъ пища продвигается въ кишкѣ лишь очень медленно. Спиральную складку мы находимъ также въ кишечникѣ ганоидныхъ и двоякодышащихъ рыбъ; она существовала также у нѣкоторыхъ вымершихъ животныхъ изъ вышестоящихъ классовъ: указаніемъ на существованіе ея, напримѣръ, у ихтіозавровъ и другихъ древнихъ пресмыкающихся служитъ скрученная форма ихъ окаменѣлыхъ экскрементовъ, — копролитовъ. У костистыхъ рыбъ существуютъ въ кишкахъ многочисленныя, но болѣе низкія складки, часто соединяющіяся другъ съ другомъ въ видѣ сѣти. Ворсинки встрѣчаются у рыбъ рѣдко, а у земноводныхъ отсутствуютъ. Изъ пресмыкающихся онѣ свойственны лишь немногимъ формамъ, но существуютъ почти у всѣхъ птицъ и млекопитающихъ, придавая бархатистый видъ слизистой оболочкѣ ихъ кишекъ. Поверхность кишекъ увеличивается ими очень значительно; напр., у человѣка поверхность тонкихъ кишекъ благодаря ворсинкамъ удваивается (составляетъ болѣе 1 кв. м.).

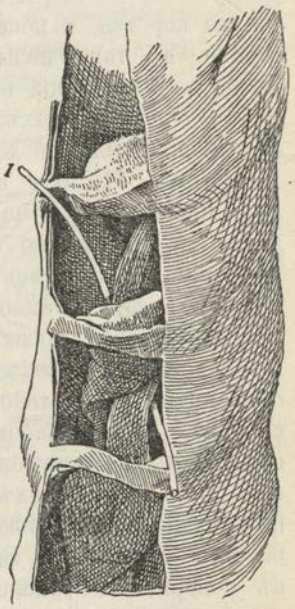


Рис. 231. Вскрытая кишка гладкой акулы (Mustelus laevis Risso) съ спиральнымъ клапаномъ. Въ полость кишки введенъ зондъ (*1*).

Емкость и поверхность кишекъ можетъ увеличиваться также путемъ образованія слѣпыхъ выростовъ. Послѣдніе отсутствуютъ у большинства селяхій и хрящевыхъ ганоидныхъ рыбъ. У костистыхъ рыбъ мы находимъ различное число слѣпыхъ мѣшковъ, называемыхъ пилорическими придатками (appendices pyloricae), сейчасъ за желудкомъ; они могутъ и отсутствовать (у карповыхъ и сомовыхъ), и существовать лишь въ незначительномъ числѣ (у морского черта, Lophius piscatorius L.—1, у окуня—3), и доходить почти до 200 (у макрели—191); значеніе ихъ не выяснено, но повидимому по функціи они мало отличаются отъ кишекъ, такъ какъ ихъ эпителій совершенно сходенъ съ эпителіемъ слизистой оболочки послѣднихъ. За то, что они не имѣютъ какого-либо особаго значенія, говоритъ—большое отличіе ихъ у разныхъ рыбъ: у однихъ видовъ одного и того же рода они существуютъ, а у другихъ могутъ отсутствовать; напр; изъ рода Ophi-

dium; у лососевыхъ рыбъ число ихъ колеблется отъ 5 (у корюшки) до 150 (у нѣкоторыхъ сиговъ). У высшихъ позвоночныхъ слѣпые придатки кишки помѣщаются далѣе къ заду, при переходѣ тонкой кишки въ толстую. У земноводныхъ мы ихъ не наблюдаемъ, но находимъ ихъ у нѣкоторыхъ пресмыкающихся и почти у всѣхъ птицъ и млекопитающихъ. У пресмыкающихся и млекопитающихъ всегда только одна слѣпая кишка (за исключеніемъ рода Hygas изъ плоскокопытныхъ, у котораго двѣ слѣпыхъ кишки), у птицъ—она всегда парная, а у нѣкоторыхъ (напр. у лысухи, Fulica) существуетъ еще одна непарная слѣпая кишка въ другомъ мѣстѣ. Изъ птицъ особенно хорошо развиты слѣпыя кишечки у питающихся растеніями; изъ хищныхъ птицъ длинными слѣпыми кишечками обладаютъ только совы. Также и у млекопитающихъ слѣпая кишка плотоядныхъ очень коротка; у плотоядныхъ сумчатыхъ она совершенно отсутствуетъ, въ то время какъ у плотоядныхъ и травоядныхъ—довольно длинна. Особенно сильнымъ развитіемъ ея отличаются травоядные грызуны и копытные; у лошади, напр., слѣпая кишка имѣетъ въ длину болѣе 60 см., и емкость ея вдвое превышаетъ емкость желудка. У приматовъ слѣпая кишка коротка, а конецъ ея здѣсь превращенъ въ тонкій придатокъ собственно слѣпой кишки, въ такъ называемый червеобразный отростокъ, представляющій рудиментарный, не функціонирующій органъ.

У позвоночныхъ, питающихся животными, полость кишечника и поверхность слизистой оболочки его должна быть менѣе значительна, чѣмъ у позвоночныхъ, питающихся растеніями. Но объ этихъ величинахъ мы знаемъ еще мало, и до сихъ поръ о работѣ кишечника судимъ часто по длинѣ кишекъ, сравнивая у различныхъ животныхъ ихъ длину по отношенію къ длинѣ тѣла. Напр., длина человѣческаго кишечника равна 9,5, т. е. кишечникъ человѣка въ 9,5 разъ длиннѣе туловища, считая отъ темени до начала ногъ. Однако, ни емкость кишекъ, ни размѣръ ихъ поверхности не бываютъ одинаковы при одинаковой абсолютной длинѣ ихъ; эти величины измѣняются вмѣстѣ съ измѣненіемъ діаметра кишекъ и формы ихъ поверхности. Вѣроятно такимъ именно путемъ можно объяснить значительное различіе въ относительной длинѣ кишекъ у трехъ совершенно сходныхъ между собою по пищѣ млекопитающихся изъ отряда насѣкомоядныхъ, — у ежа, крота и выхухоли (Myogale); относительная длина ихъ кишекъ равна 7, 10—11 и 13, но въ кишкахъ выхухоли ворсинки отсутствуютъ совершенно и слѣдовательно не увеличиваютъ собою поверхности кишекъ, у крота онѣ крайнѣ малы, у ежа же онѣ развиты нормально; такимъ образомъ, здѣсь различіе между животными по отношенію къ поверхности слизистой оболочки кишекъ, вѣроятно, незначительно. Само сравненіе длины кишекъ съ длиною тѣла не является раціональнымъ, такъ какъ у длинно вытянутыхъ животныхъ, каковы, напр., змѣи или нѣкоторыя ящерицы, относительная длина кишекъ по большей части будетъ значительно меньше, чѣмъ у животныхъ съ короткимъ, толстымъ тѣломъ, вродѣ, напр., черепахъ; у такихъ животныхъ длина тѣла стоитъ не въ одинаковыхъ отношеніяхъ къ массѣ тѣла. Совершенно понятно, почему у первыхъ кишки мало извилисты и длина ихъ не очень превосходитъ длину тѣла, у вторыхъ же (у нѣкоторыхъ черепахъ) кишки образуютъ многочисленныя петли и отъ 5 до 9 разъ превосходятъ своею длиною тѣло. Прибавимъ къ этому еще одно соображеніе. Если у двухъ животныхъ, съ одинаковымъ родомъ питанія, на единицу массы тѣла должна приходиться одинаковая площадь слизистой оболочки кишекъ, напр., на 1 кг. — 200 кв. стм., то обязательно при геометрическомъ сходствѣ въ строеніи кишекъ—у болѣе мелкаго животнаго онѣ должны быть короче, чѣмъ у болѣе крупнаго, потому что съ увеличеніемъ линейныхъ размѣровъ поверхность растетъ тише, чѣмъ масса, — первая растетъ пропорціонально квадрату, вторая—пропорціонально кубу (ср. выше стр. 43). И дѣйствительно, наиболѣе мелкія изъ млекопитающихъ, — летучія мыши (у Vespertilio murinus Schreb. относит. длина кишекъ равна 1,9) и землеройки—,обладаютъ и наиболѣе короткими относительно кишками.

Поэтому, если бы мы расположили въ простой рядъ позвоночныхъ животныхъ по относительной длинѣ ихъ кишекъ, то мы получили бы пеструю смѣсь плотоядныхъ и

травоядныхъ формъ другъ возлѣ друга. Нѣкоторыхъ ошибокъ, однако, можно избѣжать, если сравнивать животныхъ не очень различныхъ по своей величинѣ, особенно если они не находятся между собою въ далекомъ родствѣ. Тогда, дѣйствительно, видно, что кишки у формъ, питающихся растеніями, въ общемъ длиннѣе, чѣмъ у формъ, питающихся животными. Напр., въ семействѣ зубастыхъ карповъ плотоядные роды (Cyprinodon, Fundulus) обладаютъ короткимъ пищеварительнымъ каналомъ, а у растительныхъ формъ (Girardinus, Poecilia) — онъ образуетъ многочисленные извивы. Кишечникъ головастиковъ, питающихся смѣшанной пищей, во много разъ превосходитъ длину тѣла и свернутъ въ тѣлѣ въ видѣ спирали (рис. 232), у лягушки же, питающейся насѣкомыми, кишечный каналъ лишь немногимъ длиннѣе тѣла. Относительная длина кишекъ сумчатой куницы (Perameles nasuta Geoffr.) и одной сумчатой крысы (Didelphys philander L.), питающихся мясомъ, равна 3,5 и 3,3, а у питающихся растеніями вомбата (Phascolomys wombat Pér. Less.) и у тагуана (Petauroides volans Kerr.), относящихся къ тому же отряду сумчатыхъ—8 и 9,2. Что касается птицъ, то относительная длина кишекъ у хищныхъ и плодоядныхъ большею частью меньше 5, а у зерноядныхъ и растеніеядныхъ по большей части больше 8; но есть и многочисленныя исключенія, которыя нельзя прямо объяснять болѣе слабымъ развитіемъ слѣпыхъ кишечекъ. Точно также извѣстное сопоставленіе длины кишекъ домашнихъ животныхъ въ круглыхъ цифрахъ (собака и кошка—5, лошадь—10, свинья—15, корова—20, овца—25) не даетъ удовлетворительной картины: почему всеядное животное,—свинья, идетъ за травоядною лошадью? и почему такое большое различіе между лошадью, коровою и овцою? Здѣсь для сравненія необходимы другія данныя.

Рис. 232. Головастикъ лягушки со вскрытою брюшною полостью, въ которой виденъ спиральный завитокъ кишекъ.

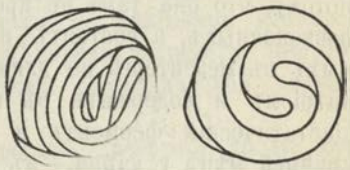


Рис 233. Завитокъ кишекъ у головастиковъ лягушки, изъ которыхъ одинъ кормился растительною пищею (*A*), другой—животною (*B*). По Бабаку.

Вліяніе пищи на длину кишечника гораздо очевиднѣе доказывается другими цифрами. Такъ, по Даубентону кишечный каналъ домашней кошки, которая послѣ прирученія уже не питается исключительно мясомъ, шире и приблизительно на одну треть длиннѣе кишечника дикой кошки, а у волка по Гурльту относительная длина кишекъ равна 4, у собаки же сдѣлавшейся почти всеяднымъ животнымъ,—5 или 6. Въ новѣйшее время это вліяніе было доказано прямыми опытами. Головастики лягушекъ и родственныхъ формъ относятся къ всеяднымъ животнымъ; они проглатываютъ тину и илъ и перевариваютъ находящіеся въ нихъ растительные и животные организмы. Бабакъ и Юнгъ независимо другъ отъ друга кормили головастиковъ одного вывода частью чисто растительною, частью чисто животною пищею. Незадолго до метаморфоза Бабакъ нашелъ, что относительная длина кишечника у питавшихся растеніями была равна въ среднемъ 7, а у получавшихъ животный кормъ—4,4 (рис. 233); самый короткій кишечникъ у первыхъ былъ равенъ 5,7, а самый длинный у вторыхъ—4,9. Далѣе, Бабакъ пробовалъ найти причины, вызывавшія удлинненіе кишечника. При этомъ оказалось, что механическое раздраженіе не производитъ дѣйствія: примѣсь къ животному корму волоконъ целлюлезы или порошка стекла не вызывало никакого отличія. Такое отличіе, однако, получалось при химическихъ раздраженіяхъ: примѣсь къ животному корму растительнаго бѣлка или солей, экстраированныхъ изъ растительныхъ веществъ, имѣло своимъ слѣдствіемъ удлинненіе кишекъ. Такимъ образомъ удлинненіе кишекъ надо приписать дѣйствію химическаго раздраженія.

Какъ уже упомянуто, самъ кишечный сокъ, отдѣляемый слизистою оболочкою кишекъ, не перевариваетъ пищи, если не считать совершенно ничтожнаго діастатическаго дѣйствія. Онъ очень богатъ слизистымъ веществомъ или муциномъ, помогающимъ пищѣ скользить по кишкамъ, защищающимъ эпителій ихъ и предохраняющимъ ихъ отъ поврежденій,

благодаря своей особенности не загнивать. Кромѣ того, кишечный сокъ заключаетъ въ себѣ много углекислаго натрія и такимъ образомъ служитъ, съ одной стороны, для нейтрализаціи и для вызыванія щелочности въ приходящей изъ желудка кислой пищевой кашицѣ, съ другой стороны,—для образованіи мыла съ жирными кислотами, отщепившимися отъ жира пищи. Кишечный сокъ приготовляется бокальчатыми клѣтками, разсѣянными въ эпителіи слизистой оболочки и въ эпителіи такъ наз. люберкюновыхъ железъ, открывающихся между ея складками и ворсинками. Либеркюновы «железы» не выдѣляютъ никакого особаго секрета; у земноводныхъ вмѣсто нихъ мы находимъ компактныя почки клѣтокъ, вдвинутыя въ соединительную ткань слизистой оболочки. По распространенному въ настоящее время взгляду, назначеніе ихъ скорѣе—другое: въ ихъ эпителіѣ мы встрѣчаемъ многочисленныя стадіи дѣленія клѣтокъ, тогда какъ въ другихъ мѣстахъ эпителія слизистой оболочки кишекъ они попадаются рѣдко или совсѣмъ отсутствуютъ; такимъ образомъ здѣсь происходитъ усиленное размноженіе клѣтокъ для замѣщенія погибающихъ эпителіальныхъ клѣтокъ, и прежде всего изнашивающихся бокальчатыхъ клѣтокъ.

Пищеварительный сокъ кишекъ доставляется, главнымъ образомъ, поджелудочной железою. Эта настоящая пищеварительная железа расположена въ началѣ тонкихъ кишекъ и открывается въ нихъ однимъ или нѣсколькими выводными протоками. Она находится у всѣхъ позвоночныхъ, и если раньше ея не замѣчали у многихъ рыбъ, то только потому, что она тамъ не представляетъ замѣтную, компактную железу, какъ у высшихъ позвоночныхъ, а состоитъ изъ отдѣльныхъ железистыхъ мѣшечковъ широко разбросанныхъ въ мезентеріѣ по длинѣ кровеносныхъ сосудовъ. Ея секретъ богатъ углекислымъ натріемъ и содержитъ въ себѣ рядъ ферментовъ: трипсинъ, переваривающій бѣлокъ, діастатическій ферментъ и ферментъ, растворяющій жиръ. У нѣкоторыхъ рыбъ, — по крайней мѣрѣ у карпа,—къ нимъ присоединяется еще ферментъ, дѣйствующій на клѣтчатку, — цитоза, которая не расщепляетъ клѣтчатку на углекислоту и болотный газъ, какъ при броженіи въ желудкѣ жвачныхъ, а переводитъ ее въ растворимыя глюкозы и дѣлаетъ такимъ образомъ питательнымъ веществомъ, какъ у виноградной улитки.

Печень своимъ секретомъ мало участвуетъ въ пищевареніи. Ея главное назначеніе совсѣмъ другого рода: она наблюдаетъ за постоянствомъ состава крови, служитъ мѣстомъ измѣненія и скопленія извѣстныхъ запасныхъ веществъ, каковъ—гликогенъ, задерживаетъ вредныя, поглащаемыя изъ кишечника вещества или обезвреживаетъ ихъ и кромѣ того обладаетъ еще экскреторною функціей. Количество секрета,— желчи, доставляемое печенью сравнительно съ ея величиной очень мало; печень человѣка при вѣсѣ въ 1500—2000 гр. вырабатываетъ въ 24 часа только 400—800 гр. желчи, въ то время какъ околоушная слюнная железа въ 24—30 гр. за то же время доставляетъ 800—1000 гр. слюны. Желчь при пищевареніи въ сущности не играетъ никакой самостоятельной роли. а лишь помогаетъ дѣятельности пищеварительныхъ ферментовъ: она уничтожаетъ ферменты желудочнаго сока и поддерживаетъ ферменты поджелудочной железы. Поэтому она вливается въ кишку въ томъ же мѣстѣ, что и секретъ послѣдней. Особенно усиливается желчью дѣйствіе фермента, разлагающаго жиры. Хотя у собакъ всасываніе жира происходитъ даже и въ томъ случаѣ, если въ кишечный каналъ съ помощью перевязки желчнаго протока не допускается желчь, но оно гораздо слабѣе, чѣмъ при дѣйствіи обоихъ секретовъ вмѣстѣ: всасывается лишь 40%—50% жира вмѣсто нормальныхъ 92%—95%. У большинства позвоночныхъ желчь собирается сначала въ особый резервуаръ, въ желчный пузырь, изъ котораго выливается въ кишку по мѣрѣ надобности. Но у нѣкоторыхъ птицъ и млекопитающихъ желчнаго пузыря нѣтъ и у нихъ секретъ печени уходитъ въ кишечникъ по мѣрѣ его образованія. Интересно отмѣтить, что это бываетъ только у животныхъ, питающихся растеніями (но далеко не у всѣхъ!), у которыхъ количество принимаемаго съ пищею жира настолько незначительно, что постоянно выдѣляющейся желчи достаточно для обмыливанія его. Такъ, напр., желчный пузырь отсутствуетъ у большинства голубей и попугаевъ, у колибри и у большихъ бѣгающихъ птицъ (страусовъ),

а изъ млекопитающихъ у непарнокопытныхъ (лошадей и пр.), у слоновъ, верблюдовъ, оленей и многихъ грызуновъ.

Дѣятельность пищеварительныхъ железъ совсѣмъ не является однообразною, какъ бы механическою; наоборотъ она удивительно гармонируетъ съ потребностями организма и выдѣленіе секрета какъ по отношенію къ свойствамъ его, такъ и по отношенію къ его количеству соотвѣтствуетъ принимаемой пищи, какъ то доказалъ особенно Павловъ и его ученики опытами надъ собаками. Отдѣленіе слюны бываетъ обильно при сухой пищѣ, напр., при хлѣбѣ, и незначительно при сочной пищѣ, вродѣ мяса. Слюна бываетъ жидка и водяниста, когда какое нибудь вещество, напр., песокъ или что либо горькое,—должно быть удалено изо рта; она бываетъ наоборотъ богата муциномъ и вязка, когда требуется сформировать изъ пищи скользкій комокъ. Перевариваюшая сила желудочнаго сока бываетъ различна, смотря по переваримости вводимаго въ желудокъ бѣлка: она слаба при введеніи молока, значительнѣе при введеніи мяса и наиболѣе значительна при введеніи хлѣба; количество фермента въ приведенныхъ трехъ случаяхъ относится, какъ 11 : 16 : 44. Въ сокѣ поджелудочной железы относительное количество различныхъ ферментовъ измѣняется съ измѣненіемъ рода пищи: фермента, дѣйствующаго на бѣлокъ, бываетъ особенно много при введеніи молока, а фермента, дѣйствующаго на крахмалъ,—при кормленіи хлѣбомъ; фермента, дѣйствующаго на жиръ, бываетъ всего больше въ сокѣ, выдѣляемомъ при молочномъ кормѣ и всего меньше при кормѣ хлѣбомъ, мясной же кормъ въ этомъ отношеніи занимаетъ середину. Точное соотвѣтствіе между секретомъ и потребностью организма устанавливается не благодаря непосредственному раздраженію слизистой оболочки кишечника, а черезъ посредство нервовъ, въ особенности — блуждающаго нерва, а отчасти — нервовъ симпатической нервной системы.

Всасываніе переваренной пищи не представляетъ простой диффузіи, вродѣ диффузіи черезъ мертвую животную перепонку, раздѣляющую два различныхъ соляныхъ раствора. Иначе было бы непонятно, почему изъ раствора поваренной соли, крѣпостью въ 1%—2%, осмотическое давленіе котораго меньше осмотическаго давленія крови, все-таки выбирается поваренная соль. Для простого осмотическаго процесса было бы совершенно достаточно выстилки кишечнаго канала изъ широкихъ плоскихъ эпителіальныхъ клѣтокъ подобно клѣткамъ выстилающимъ кровеносные сосуды. Всасываніе представляетъ дѣятельность живыхъ клѣтокъ кишечника, которыя поэтому тѣсно расположены другъ возлѣ друга и имѣютъ характеръ цилиндрическаго эпителія; онѣ сами притягиваютъ къ себѣ и выбираютъ извѣстныя вещества. Если онѣ будутъ отравлены какимъ-нибудь ядомъ, то всасываніе происходитъ уже согласно законамъ диффузіи и въ отправленіяхъ организма замѣчается нарушеніе. Вѣроятно, существуетъ химическое сродство между кишечнымъ эпителіемъ и растворимыми въ протоплазмѣ веществами,—сродство, которое притягиваетъ такія вещества къ клѣткамъ.

Всасываніе происходитъ въ незначительной степени уже въ желудкѣ. Всего энергичнѣе оно идетъ въ тонкихъ кишкахъ, но происходитъ хотя и гораздо слабѣе, также въ толстыхъ кишкахъ и въ слѣпой кишкѣ. Всасываемыя вещества проникаютъ въ тѣло различными путями. Углеводы, всасываемые въ видѣ сахара, проникаютъ прямо въ кровеносные сосуды слизистой оболочки кишекъ. Туда же переходятъ и бѣлковыя вещества. Такъ какъ послѣднія всасываются въ видѣ продуктовъ расщепленія бѣлка,—въ видѣ пептоновъ *), а въ крови пептоновъ совсѣмъ не найдено, то можно предположить, что въ клѣткахъ кишечника изъ пептоновъ снова строятся бѣлковыя вещества, переходящія далѣе въ кровь. Наоборотъ, жиръ, всасываемый вѣроятно въ формѣ мыла, то есть въ формѣ щелочныхъ солей жирныхъ кислотъ, и точно также снова возстановляющійся въ кишечномъ эпителіи,—попадаетъ въ лимфатическіе ходы стѣнокъ кишечника,

*) По новѣйшимъ даннымъ разщепленіе бѣлковъ въ кишкахъ идетъ значительно дальше пептоновъ. *Прим. ред.*

въ такъ называемые млечные сосуды; эти сосуды находятся всюду въ слизистой оболочкѣ кишекъ и у птицъ и млекопитающихъ отсылаютъ отъ себя слѣпыя вѣточки внутрь ворсинокъ. При всасываніи жира содержимое этихъ сосудовъ, благодаря многочисленнымъ мелкимъ жировымъ капелькамъ, становится похожимъ на молоко. Лимфатическіе сосуды въ опредѣленныхъ мѣстахъ открываются въ вены, и такимъ образомъ всосавшійся жиръ тоже попадаетъ въ кровь, хотя и не прямымъ путемъ. Кровь переноситъ питательныя вещества къ мѣстамъ ихъ потребленія или туда, гдѣ они скопляются въ видѣ запасовъ.

Передвиженіе пищи въ кишечномъ каналѣ происходитъ при помощи мускулатуры кишечника, состоящей изъ наружнаго слоя продольныхъ и внутренняго слоя кольцевыхъ мышечныхъ волоконъ. Только въ начальной части пищевода эти волокна бываютъ поперечно-полосатыми; въ остальныхъ же мѣстахъ кишечнаго канала они гладки. Они находятся подъ вліяніемъ особаго нервнаго сплетенія, которое въ свою очередь подчинено блуждающему нерву. Движеніе кишечника относится къ такъ называемымъ перистальтическимъ: кольцеобразное сжатіе кишечника пробѣгаетъ по длинѣ его по направленію къ заднему концу и двигаетъ передъ собою при этотъ его содержимое. У змѣй мускулатура кишечника развита значительно слабѣе, чѣмъ у другихъ пресмыкающихся. Вслѣдствіе узости тѣла змѣй мускулатура его стѣнокъ всюду близко прилегаетъ къ стѣнкамъ кишечника и такимъ образомъ, особенно при проглатываніи пищи, она можетъ помогать перистальтикѣ кишечнаго канала. Изъ жидко-кашицеобразнаго содержимаго тонкихъ кишекъ, попадающаго въ толстыя кишки, уже извлечена большая часть питательныхъ веществъ. Теперь путемъ всасыванія стѣнками толстыхъ кишекъ изъ него удаляется жидкость и оно становится гуще, образуя калъ, къ которому присоединяются выдѣленія слизистой оболочки кишекъ. У различныхъ животныхъ потеря воды бываетъ различна; экскременты овецъ содержатъ въ себѣ только 56% воды, лошадей—77%, коровъ—82%. Въ толстой кишкѣ экскременты принимаютъ опредѣленную форму, характерную для различныхъ животныхъ, такъ что охотникъ можетъ опредѣлить животное по его калу. Въ толстой кишкѣ лошади многочисленныя складки образуютъ небольшіе карманы, благодаря которымъ каловыя массы раздѣляются на отдѣльные шары; каждый такой шаръ одѣтъ слизистымъ слоемъ и поэтому даже въ прямой кишкѣ, гдѣ эти шары плотно прилегаютъ другъ къ другу, они сохраняются. Тотъ же результатъ у овецъ, козъ, козуль, зайцевъ и др. достигается кольцеобразными перехватыми толстой кишки, происходящими при сокращеніи ея мускулатуры; кишка принимаетъ четкообразный видъ, а калъ раздѣляется на отдѣльные мелкіе шарики. Экскременты коровъ настолько жидки, что не могутъ сохранять опредѣленную форму. У многихъ животныхъ съ простою толстою кишкою калъ образуетъ вальковатыя массы, разрѣзаемыя на части мускуломъ, замыкающимъ задній проходъ, при выхожденіи кала наружу. О томъ, какъ на копролитахъ, представляющихъ окаменѣвшіе экскременты ихтіозавровъ, отпечатывается строеніе кишки,— было говорено выше (стр. 307). Выбрасываніе кала происходитъ съ помощью сильнаго перистальтическаго сокращенія прямой кишки, которое по большей части усиливается еще дѣйствіемъ брюшного пресса.

Масса кала находится въ прямой зависимости отъ рода пищи. Она очень значительна у травоядныхъ животныхъ, у которыхъ пища содержитъ въ себѣ много непереваримыхъ частей; затѣмъ слѣдуютъ всеядныя животныя и, наконецъ, плотоядныя. У змѣй проглоченная добыча переваривается даже настолько полно, что изъ задняго прохода ихъ выходятъ едва замѣтные отбросы, представляющія почти исключительно секретъ почекъ.—Запахъ экскрементовъ зависитъ отчасти отъ особенности пищи (напр., отъ летучихъ жирныхъ кислотъ), отчасти отъ характера процесса гніенія, происходящаго въ толстыхъ кишкахъ, отчасти отъ продуктовъ, выдѣляемыхъ кишечникомъ и задне-проходными железами (у виверръ, куницъ и др. хищныхъ). У плотоядныхъ животныхъ обыкновенно бываетъ сильный гнилостный запахъ кала, который у травоядныхъ слышенъ меньше.

5. Запасъ пищевыхъ веществъ и передвиженіе ихъ; количество пищи.

Внутри тѣла животныхъ происходитъ значительное передвиженіе пищевыхъ веществъ. Всасываемыя стѣнками кишекъ и попадающія въ кровь вещества—не идутъ прямо къ мѣстамъ ихъ потребленія, но большею своею частью—и, вѣроятно, даже цѣликомъ,—образуютъ запасы, которые расходуются лишь впослѣдствіи. Мы не знаемъ навѣрное, пользуется ли животное нормальнымъ образомъ какими-либо веществами сейчасъ же послѣ ихъ всасыванія, если еще не израсходованъ запасъ; вѣроятно, животное живетъ всегда насчетъ этихъ запасовъ, постоянно ихъ пополняя новыми пищевыми веществами. Углеводы откладываются въ тѣлѣ въ формѣ гликогена, называемаго животнымъ крахмаломъ и представляющаго трудно диффундирующее, коллоидальное вещество. Передъ употребленіемъ оно расщепляется съ помощью особаго фермента на легко растворимую мальтозу и виноградный сахаръ и въ этомъ видѣ переносится къ мѣстамъ потребленія. Другимъ запаснымъ веществомъ является жиръ, отлагающійся въ опредѣленныхъ мѣстахъ тѣла въ формѣ крупныхъ, часто окрашенныхъ капель внутри клѣтокъ, превращающихся въ жировыя. Жировыя капли бываютъ обыкновенно желтаго цвѣта; у многихъ ракообразныхъ онѣ окрашены въ оранжево-красный цвѣтъ; у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ—въ красный, а у крокодиловъ въ зеленый. Жиръ и гликогенъ могутъ замѣнять другъ друга, подобно маслу и крахмалу въ сѣменахъ растеній, въ которыхъ питательныя вещества откладываются то въ той, то въ другой формѣ. Они могутъ даже переходить другъ въ друга: въ куколкѣ тутоваго шелкопряда (Bombyx mori L.) въ первые дни послѣ окукленія содержится вдвое больше гликогена, чѣмъ въ гусеницѣ въ началѣ закоконированія; такъ какъ, далѣе, въ это время не принимается никакой пищи, то этотъ гликогенъ могъ образоваться лишь насчетъ веществъ бывшихъ въ тѣлѣ, а такъ какъ съ увеличеніемъ количества его совпадаетъ уменьшеніе количества жира, то переходъ жира въ гликогенъ является весьма вѣроятнымъ.

Уже у простѣйшихъ животныхъ встрѣчаются оба рода запасныхъ веществъ: окрашенныя жировыя капли мы находимъ напр. у корненожки Discorbina, а гликогенъ въ амёбахъ, туфелькахъ, сувойкахъ (Paramaecium, Vorticella) и др. О содержаніи жира въ тѣлѣ низшихъ многоклѣточныхъ животныхъ мы знаемъ мало. У членистоногихъ вообще встрѣчается болѣе или менѣе сильно развитое жировое тѣло; у насѣкомыхъ оно представляетъ мѣсто, въ которомъ во время личиночной жизни, благодаря обильному питанію личинки, скопляются пищевыя вещества, расходуемыя на работу не только во время стадіи куколки, но и на стадіи взрослаго насѣкомаго, особенно для образованія половыхъ продуктовъ. У моллюсковъ жиръ скопляется въ особенности вокругъ мѣшковъ средней кишки, называемыхъ печенью. Распространеніе у животныхъ гликогена намъ извѣстно лучше. Въ тѣлѣ двухстворчатыхъ моллюсковъ онъ содержится въ большомъ количествѣ; у сердцевидки (Cardium), напр., изъ него состоятъ 14% сухого вещества тѣла, у устрицы—9,5%. У улитокъ гликогенъ скопляется вокругъ печени; части тѣла возлѣ печени, 24 часа спустя послѣ кормленія, содержатъ въ себѣ въ 10 разъ больше гликогена, чѣмъ такой же величины куски тѣла изъ другихъ мѣстъ. Гликогенъ открытъ также въ тѣлѣ головоногихъ. Изъ червей особенно много гликогена у внутреннихъ паразитовъ, находящихся въ очень хорошихъ условіяхъ по отношенію къ питанію: у аскаридъ (Ascaris) онъ составляетъ до одной трети (20—34%) сухого вещества тѣла, у солитера—почти половину (45%—47%). Онъ найденъ также въ земляномъ червѣ и въ мякоти мускуловъ піявокъ. Большія количества гликогена откладываются въ жировомъ тѣлѣ личинокъ мухъ.

У позвоночныхъ гликогенъ заключается главнымъ образомъ въ печени и въ мышцахъ. Жиръ откладывается преимущественно въ печени (обиліе жира въ печени у рыбъ общеизвѣстно) и подъ кожей. У лягушекъ съ каждой стороны передъ почками находится лопастное жировое тѣло. У птицъ и млекопитающихъ дольки жирового тѣла образуются

на кишкахъ и вдоль кровеносныхъ сосудовъ брыжжейки, при чемъ примѣрно на каждый капиляръ приходится одна жировая клѣтка и почти каждая жировая долька обладаетъ своею собственною системою капиляровъ. Вездѣ мы встрѣчаемся у птицъ и млекопитающихъ съ подкожнымъ жиромъ,—особенно у водяныхъ животныхъ, гдѣ жиръ служитъ также защитой отъ потери тепла. Особыя скопленія жира представляютъ горбы верблюдовъ и зебу (Bos indicus L.), полные при хорошемъ питаніи и отвисающіе, вялые при плохомъ. Большое количество жира содержитъ также костный мозгъ.

Потребленіе этихъ запасовъ происходитъ непрерывно, но его нельзя бываетъ замѣтить, такъ какъ запасы одновременно снова пополняются. Однако, какъ только пополненіе пріостанавливается, какъ только животное начинаетъ голодать, убыль запасовъ сейчасъ же обнаруживается. У аскаридъ, напр., исчезаетъ гликогенъ, когда животное-хозяинъ голодаетъ или когда голодаетъ самъ червь, при чемъ въ послѣднемъ случаѣ по наблюденіямъ Вейнланда ежедневно исчезаетъ около 0,73% его. Вейсманъ замѣтилъ, какъ у рачка Leptodora hyalina Lillj. количество жира въ жировомъ тѣлѣ ежедневно колеблется въ зависимости отъ питанія въ данный моментъ. Флеммингъ замѣтилъ начало исчезновенія жира у рыбъ (плотвы, окуня, колюшки), уже спустя полъ дня послѣ ихъ поимки. Жировыя тѣла лягушекъ передъ зимнею спячкою биткомъ набиты жиромъ, а весною почти безъ жира. Наибольшее количество гликогена въ тѣлѣ лягушекъ бываетъ въ сентябрѣ; въ мартѣ остаются еще двѣ трети его; послѣ откладыванія яицъ его бываетъ всего меньше, но потомъ количество его снова увеличивается. Количество гликогена въ отдѣльныхъ мышцахъ одного и того же животнаго бываетъ различно, смотря по требованіямъ, которыя предъявляются къ данной мышцѣ. При усиленной работѣ гликогенъ исчезаетъ изъ мышцы, но сейчасъ же снова возобновляется изъ запасовъ печени.

До полнаго уничтоженія гликогена и жира въ тѣлѣ по большей части дѣло не доходитъ. Во время голоданія, правда, количества гликогена сильно уменьшается, но все таки онъ не можетъ быть весь истребленъ; вѣроятно при этомъ продолжается его новообразованіе насчетъ другихъ составныхъ частей тѣла. У человѣка весь жиръ исчезаетъ лишь при тяжелыхъ заболѣваніяхъ. Во время голоданія животнаго для полученія необходимыхъ для жизни веществъ происходитъ послѣ уничтоженія запасныхъ веществъ уничтоженіе также органовъ тѣла, но не всѣхъ въ одинаковой степени. Всего менѣе при этомъ затрагиваются органы, болѣе важные для жизни, особенно—нервная система и у позвоночныхъ еще сердце. Рѣсничные черви (Triclada) при голоданіи уменьшаются до одной десятой своего первоначальнаго объема. Всего быстрѣе дегенерируютъ ихъ половые органы:—сначала желточники, затѣмъ—совокупительный аппаратъ и, наконецъ, сѣмянники и яичники; остальные органы—особенно нервная система,—сохраняются возможно долгое время. У человѣка при голоданіи болѣе или менѣе уничтожаются различныя ткани,—даже кости; всего менѣе страдаютъ красные кровяные шарики и нервная система; послѣдняя вмѣстѣ съ системою кровообращенія завѣдуютъ переносомъ питательныхъ веществъ и въ извѣстной мѣрѣ заставляетъ остальные органы снабжать себя пищею.

Колоссальныя измѣненія и передвиженія веществъ происходитъ въ лососяхъ (Salmo salar L.) въ то время, какъ они для откладыванія икры поднимаются изъ моря въ рѣки; это явленіе очень подробно прослѣжено Мишеромъ у рейнскаго лосося. Лососи входятъ въ Рейнъ съ весьма слабо развитыми яичниками или сѣменниками; они остаются тамъ смотря по обстоятельствамъ, 5, 10, 12 и даже 15 мѣсяцевъ, не принимая за это время никакой пищи. При этомъ лосось производитъ большую работу, поднимаясь противъ теченія вплоть до быстрыхъ притоковъ Рейна выше Страсбурга и Базеля, при чемъ у самокъ сильно разростается яичникъ: послѣдній вначалѣ составляетъ лишь $^1/_{300}$ твердаго вещества тѣла, а затѣмъ достигаетъ до $^1/_3$ его. Источникомъ энергіи для этой работы служатъ большіе боковые мускулы туловища; мускульные волоконца ихъ подвергаются жировой дегенераціи и вѣсъ ихъ уменьшается параллельно съ увеличеніемъ вѣса

яичника, тогда какъ вѣсъ плавниковыхъ мышцъ и сердца остается прежній. Такимъ же образомъ по наблюденію Пфлюгера личинки повитухи (Alytes), достигнувъ примѣрно 8,1 см. длины, не принимаютъ послѣ того въ теченіе пяти недѣль никакой пищи и развиваютъ въ то же время свои конечности насчетъ веществъ своего разрушающагося хвоста, имѣющаго до 5 см. въ длину. Передвиженіе веществъ у лосося и при разрушеніи хвоста во время метаморфоза головастиковъ происходятъ не одинаковымъ образомъ: у лосося растворяющіяся питательныя вещества переносятся къ мѣстамъ своего потребленія токомъ крови, у головастиковъ же части хвоста разрушаются и пожираются подвижными кровяными тѣльцами, лейкоцитами (фагоцитами) и ими же затѣмъ переносятся изъ хвоста въ тѣло. Подобно превращеніямъ личинокъ лягушекъ происходятъ передвиженія веществъ также съ помощью фагоцитовъ въ куколкахъ насѣкомыхъ, при чемъ большая часть органовъ разрушается и образуется заново.

Возможность имѣть запасы питательныхъ веществъ охраняетъ организмы во время недостатка пищи. Для травоядныхъ животныхъ ѣда съ цѣлью образованія запасовъ представляетъ значительно большія трудности, чѣмъ для плотоядныхъ: благодаря незначительному содержанію въ себѣ питательныхъ веществъ, пища травоядными животными должна поглощаться въ значительно большемъ количествѣ, а объемъ ея уже при нормальныхъ условіяхъ настолько великъ, что возростаніе его возможно лишь въ незначительной степени. Съ другой стороны, добывать пищу легче травояднымъ животнымъ, такъ какъ пища у нихъ подъ ногами и на добычу ея не приходится тратить силы. Животныя, поѣдающія болѣе питательную пищу, легче образуютъ пищевые запасы въ тѣлѣ; напр., сосущая кровь піявка можетъ принимать въ четыре—въ пять разъ больше пищи, чѣмъ вѣситъ ея собственное тѣло, и затѣмъ оставаться безъ ѣды девять мѣсяцевъ, а постельный клопъ по наблюденіямъ еще пастора Гёце можетъ послѣ обильной ѣды шесть лѣтъ оставаться безъ пищи. Удавы (Python reticulatus Gray) выдерживаютъ три четверти года безъ корма, но за то крупные экземпляры ихъ за одинъ разъ пожираютъ массу пищи до 50 к. г. вѣсомъ. Большое количество корма могутъ поглощать также хищныя животныя; Альтумъ разсказываетъ, какъ одну лисицу, испуганную выстрѣломъ, вырвало 42 мышами. По Вернеру, пресмыкающіяся, питающіяся растеніями, ѣдятъ гораздо чаще плотоядныхъ: Uromastix acanthinurus Bell. въ неволѣ наѣдался до насыщенія по меньшей мѣрѣ черезъ день и при голоданіи обнаруживалъ ясный упадокъ силъ и нездоровье уже на второй на третій день, въ то время какъ Varanus griseus Daud. за 285 дней наблюденія принималъ пищу всего 41 разъ и хорошо выдерживалъ голодъ даже въ продолженіе нѣсколькихъ недѣль. Изъ плотоядныхъ животныхъ выдѣляются насѣкомоядныя: ихъ кормъ содержитъ въ себѣ много нерастворимыхъ твердыхъ частей, раздражающихъ, вѣроятно, кишки и заставляющихъ ихъ интенсивнѣе работать; поэтому ѣды имъ не хватаетъ надолго. Кротъ не можетъ оставаться безъ ѣды дольше 12 часовъ и съѣдаетъ ежедневно количество пищи не меньше его собственнаго вѣса. Мелкія насѣкомоядныя птицы выдерживаютъ голодъ едва полъ дня; зяблики и мухоловки не болѣе одного дня; одинъ жирный дроздъ выжилъ безъ пищи всего около двухъ дней, въ то время какъ большія хищныя птицы выживали отъ двухъ до трехъ недѣль. Вообще у теплокровныхъ животныхъ величина ихъ тѣла играетъ въ потребности пищи большую роль: напр., кроликъ при прочихъ равныхъ условіяхъ нуждается въ вдвое большемъ относительно количествѣ пищи, чѣмъ корова. Мелкія животныя имѣютъ сравнительно бо́льшую поверхность тѣла, чѣмъ крупныя, при чемъ часто бываютъ менѣе защищены отъ потери тепла; теряя тепло быстрѣе крупныхъ, они должны возмѣщать его болѣе энергичнымъ обмѣномъ веществъ. Вотъ почему запасы питательныхъ веществъ уничтожаются въ ихъ тѣлѣ быстрѣе.

Легко показать, что общая потребность въ пищѣ у животныхъ, питающихся растеніями, значительно больше, чѣмъ у питающихся животными. Гусеница сосноваго шелкопряда (Lasiocampa pini L.), которая взрослою вѣситъ 3—4 гр., съѣдаетъ отъ выхода изъ яйца до окукленія 900—1000 иголъ сосны, что составляетъ количество пищи

въ 25—30 гр.; гусеницы тутоваго шелкопряда (Bombyx mori L.) достигаютъ въ среднемъ вѣса 2,68 гр. и каждая въ теченіе своей жизни уничтожаетъ около 12,5 клгр. листьевъ шелковицы, представляющихъ во всякомъ случаѣ кормъ, богатый водою; слѣдовательно общій вѣсъ ихъ пищи въ 4659 разъ больше вѣса ихъ самихъ. Наоборотъ, наѣздникъ Rhyssa persuasoria L., живущій внутри личинки одного изъ рогохвостовъ насчетъ соковъ ея тѣла, можетъ достигать почти $^1/_5$ вѣса хозяина, то есть для питанія его служитъ количество пищи, лишь въ пять разъ превышающее его вѣсъ. Рыбоводы считаютъ, что для увеличенія на одинъ клгр. вѣса тѣла карпа необходимо два клгр. животнаго искусственнаго корма (мясной порошокъ и т. п.) и три—четыре клгр. растительнаго (лупинъ, кукуруза). Общее количество корма у мелкихъ хищныхъ рыбъ бываетъ по вѣсу въ пять разъ больше прироста ихъ тѣла, а у питающихся растеніями въ 20 разъ (Вальтеръ). Лошадь получаетъ ежедневно 13—15, 25 клгр. корма, львы же въ нашихъ зоологическихъ садахъ довольствуются 6—7 клгр. мяса вмѣстѣ съ костями. Насѣкомоядныя по своей потребности въ пищѣ стоятъ ближе къ животнымъ, питающимся растеніями. Мелкія птицы,—какъ корольки и крапивники, ежедневно должны съѣдать сухихъ питательныхъ веществъ въ количествѣ 30% вѣса ихъ тѣла; у болѣе крупныхъ насѣкомоядныхъ птицъ масса корма менѣе значительна, при чемъ по Рёригу съ увеличеніемъ вѣса тѣла въ геометрической прогрессіи количество поглощаемыхъ сухихъ питательныхъ веществъ уменьшается въ ариѳметической прогрессіи: напр., птица въ 4 гр. вѣсомъ съѣдаетъ пищи въ количествѣ 28% ея вѣса, птица въ 8 гр.—24%, въ 16 гр.—20%.

Б. Дыханіе.

1. Общія замѣчанія.

Въ ряду питательныхъ веществъ животныхъ находится одно газообразное вещество—кислородъ. Роль кислорода въ жизненныхъ процессахъ столь велика, что еще не такъ давно существовало убѣжденіе въ безусловной необходимости для нихъ этого «жизненнаго воздуха». Лишь новѣйшія изслѣдованія показали, что значительное число низшихъ организмовъ можетъ совершенно обходиться безъ кислорода,—это такъ называемыя «анаэробы». Къ нимъ относится цѣлый рядъ бактерій и грибовъ, напр., холерныя бациллы и бродильныя грибки. Необходимую для своего существованія энергію они почерпаютъ изъ процессовъ разложенія, не требующихъ, какъ извѣстно, притока кислорода. Правда, многимъ изъ нихъ нисколько не вредитъ ни присутствіе кислорода, ни вызываемое имъ окисленіе, но для нѣкоторыхъ изъ нихъ, какъ напр. для нѣкоторыхъ бациллъ, вызывающихъ броженіе, кислородъ является ядомъ—онѣ быстро погибаютъ въ обыкновенномъ воздухѣ. Впрочемъ, не только бактеріи или грибы могутъ жить безъ кислорода. Среди «анаэробовъ» встрѣчаются и болѣе развитые организмы. Такъ, въ кишечникѣ млекопитающихъ, гдѣ даже самое тщательное изслѣдованіе не обнаруживаетъ кислорода, живетъ цѣлый рядъ анаэробныхъ паразитовъ,—солитеровъ и круглыхъ глистовъ. Путемъ опытовъ установлено, что круглые глисты, взятые изъ кишечника, очень долго выживаютъ въ соляномъ растворѣ, насыщенномъ углекислымъ газомъ. Жизненную энергію они получаютъ разлагая гликогенъ, которымъ при благопріятныхъ условіяхъ питанія они могутъ располагать въ достаточномъ количествѣ. При распадѣ гликогена выдѣляется углекислый газъ и образуются жирныя кислоты (начальные гомологи этого ряда), въ особенности валеріановая кислота. У высшихъ растеній и животныхъ не наблюдается, правда, постоянной анаэробіи, но многіе изъ нихъ временно могутъ обходиться безъ кислорода. Такъ, при опытахъ Пфлюгера лягушки впродолженіе многихъ часовъ оставались живыми подъ стеклянным колоколомъ, въ атмосферѣ чистаго азота, безъ всякой примѣси кислорода. Въ теченіе опыта лягушками было выдѣлено довольно большое количество угольной кислоты.

Примѣры, свидѣтельствующіе о возможности жизни безъ кислорода, показываютъ

намъ, что кислородъ не можетъ считаться безусловнымъ и непосредственнымъ факторомъ жизнедѣятельности. Но все же лишь въ случаѣ свободнаго доступа кислорода, химическое разложеніе питательныхъ веществъ доходитъ до конца, т. е. какъ при горѣніи органическихъ матеріаловъ, въ результатѣ получается углекислота и вода. Лишь при такомъ окончательномъ распадѣ достигается полная утилизація скрытой въ питательныхъ веществахъ химической энергіи. Валеріановая кислота, напр., этотъ продуктъ пищевого обмѣна круглыхъ глистовъ, содержитъ еще массу потенціальной энергіи, которая освобождается лишь при дальнѣйшемъ распадѣ молекулъ ея, сопровождающемся поглощеніемъ кислорода. При окисленіи валеріановой кислоты въ воду и углекислоту развивается втрое болѣе теплоты, чѣмъ при распадѣ гликогена на угольную и валеріановую кислоты. Ясно, что весьма не экономно выдѣлять изъ организма не вполнѣ утилизированныя вещества. Анаэробіозъ—это расточительность, возможная лишь тогда, когда къ услугамъ организма имѣется неограниченный запасъ питательныхъ веществъ; это какъ разъ и имѣетъ мѣсто въ обоихъ вышеприведенныхъ случаяхъ: у дрожжевыхъ грибковъ и у паразитовъ. Вообще же говоря, кислородъ безусловно необходимъ для жизни, и притомъ именно потому, что промежуточные продукты распада для большинства организмовъ гораздо вреднѣе углекислоты, этого конечнаго продукта окисленія. Кислородъ—это весьма важный источникъ энергіи, и отсутствіе его въ большинствѣ случаевъ вызываетъ быстрое прекращеніе жизнедѣятельности,—тѣмъ болѣе быстрое, чѣмъ энергичнѣе сама по себѣ жизнедѣятельность животнаго. Теплокровныя животныя, безъ кислорода задыхаются почти моментально; амёба-же перестаетъ двигаться и вскорѣ затѣмъ умираетъ только черезъ 24 часа; птичье яйцо, помѣщенное въ инкубаторъ, въ атмосферу чистаго водорода, гибнетъ не сразу: оно еще можетъ развиваться, если спустя сутки будетъ данъ доступъ кислороду.

Газообмѣнъ, необходимый для живыхъ существъ, въ частности поглощеніе кислорода и выдѣленіе углекислоты, называется дыханіемъ. Каждая клѣтка забираетъ необходимый для себя кислородъ изъ окружающей ее среды. Такъ, клѣтки на поверхности тѣла поглощаютъ его непосредственно изъ воды или воздуха; если же мы имѣемъ дѣло съ многоклѣточнымъ животнымъ, то глубже лежащія клѣтки забираютъ кислородъ изъ омывающихъ ихъ соковъ или отъ сосѣднихъ клѣтокъ. Такимъ образомъ, различаютъ дыханіе наружное или дыханіе въ тѣсномъ смыслѣ слова и внутреннее или дыханіе тканей, хотя между обоими родами дыханія нѣтъ принципіальнаго различія.

Поглощается ли кислородъ изъ воды или изъ воздуха—принципъ дыханія остается одинъ и тотъ же. Зато съ этимъ связаны столь важныя біологическія различія, что есть полное основаніе разсматривать отдѣльно воздушное и водное дыханіе. Прежде всего, проценты содержанія кислорода далеко не одинаковы въ водѣ и въ воздухѣ. Воздухъ представляетъ изъ себя смѣсь, состоящую приблизительно изъ 21% кислорода, 79% азота (по объему), слѣдовъ углекислоты (0,03%) и бо́льшаго или меньшаго количества водяныхъ паровъ; иными словами, въ воздухѣ содержится 210 куб. сант. кислорода на литръ. Составъ воды даетъ совсѣмъ другую картину. Общій объемъ растворенного въ водѣ воздуха, т. е. азота и кислорода вмѣстѣ, не превышаетъ 20—25 куб. сант. на 1 литръ воды; максимумъ газовъ растворяется при низкой температурѣ; по мѣрѣ нагрѣванія воды или уменьшеніи атмосфернаго давленія растворимость быстро падаетъ. Правда, кислородъ растворяется въ водѣ сильнѣе азота: анализъ воздуха, выдѣленнаго изъ воды путемъ нагрѣванія, даетъ 34,9% объемныхъ кислорода и 65,1% азота; это значитъ, что на 100 частей азота приходится 54 части кислорода, тогда какъ въ атмосферномъ воздухѣ только 26; но все же растворимость кислорода въ водѣ весьма незначительна. При нормальной высотѣ барометра и 0° температуры 1 литръ воды, вполнѣ насыщенный воздухомъ, содержитъ лишь 9,6 куб. сант. кислорода, при +5°Ц только 8,6, при +10°—7,6, при +15°—6,8 и при +20°—6,2 куб. сант. Въ естественныхъ условіяхъ вода еще бѣднѣе кислородомъ, особенно при дальнѣйшемъ повышеніи температуры и уменьшеніи атмосфернаго давленія; къ тому же кислородъ непрерывно потребляется водяными животными.

Наиболѣе близкія къ выше приведеннымъ цифрамъ даетъ анализъ воды изъ быстрыхъ ручьевъ и рѣчекъ: тутъ поглощенію кислорода способствуетъ низкая температура и сравнительно большая водяная поверхность, не говоря уже о вліяніи быстраго перемѣщенія воды, частицы которой при своемъ движеніи постоянно встрѣчаются со свѣжими, неиспользованными еще слоями воздуха. Для остальныхъ случаевъ имѣются слѣдующія цифры.

Въ литрѣ рѣчной воды (изъ Сены)	6—8	куб. сант.	кислорода,	13—17	к. с.	азота
» » озерной »	7,9	»	»	»	15	»	»	»
» » морской »	4,8—6,8	»	»	»	12,5—14,1	»	»	»

Растворимость кислорода можетъ еще болѣе понижаться отъ вліянія другихъ факторовъ. При 25° Ц. она составляетъ лишь половину растворимости при 0°. По мѣрѣ паденія барометра масса растворенпаго въ воздухѣ кислорода точно также уменьшается. Отсутствіе рыбы въ горныхъ озерахъ южно-американскихъ Андовъ (Буссиньоль) объясняютъ именно тѣмъ, что на такихъ значительныхъ высотахъ, при пониженномъ воздушномъ давленіи, растворимость кислорода въ водѣ не достигаетъ необходимой нормы. Загрязненіе воды разлагающимися органическими веществами тоже значительно уменьшаетъ запасъ кислорода, идущій на ихъ окисленіе. Напр., вода Темзы выше Лондона содержитъ до 7,4 куб. сант. кислорода на 1 литръ, ниже-же города, сточныя воды котораго спускаются въ Темзу, количество кислорода падаетъ до 0,25 куб. сант. на литръ. Съ другой стороны кислорода весьма много въ водахъ, богатыхъ зелеными растеніями; на свѣту эти растенія выдѣляютъ зачастую столько кислорода, что избытокъ его, не поглощаемый водою, выдѣляется на поверхность въ видѣ пузырьковъ.

Подобно воздуху, и вода содержитъ извѣстное количество угольной кислоты, по большей части въ связанномъ состояніи, въ видѣ раствора углекислыхъ или двууглекислыхъ солей. Вода, конечно, можетъ растворять и свободную углекислоту, но изъ воздуха она поглащаетъ ее въ незначительной степени (0,3—0,5 куб. сант. на литръ), вслѣдствіе того, что парціальное давленіе углекислоты, находящейся въ атмосферѣ, чрезвычайно ничтожно. Въ тѣхъ случахъ, когда подземная вода просачивается черезъ углекислые пласты, она выходитъ на поверхность земли въ видѣ «минеральныхъ» источниковъ, насыщенныхъ углекислымъ газомъ. Въ такихъ источникахъ органическая жизнь невозможна по той же причинѣ, по какой она невозможна въ атмосферномъ воздухѣ, испорченномъ примѣсью углекислоты.

Поглощеніе кислорода изъ окружающей среды не есть результатъ какой-нибудь особенной дѣятельности клѣтокъ; поглощеніе кислорода идетъ само собою, подобно-растворенію кислорода въ водѣ: его обусловливаетъ процессъ диффузіи, стремящійся выравнить парціальныя давленія кислорода внѣ и внутри организма. Коль скоро равновѣсіе достигнуто, диффузія прекращается. Такимъ образомъ, если клѣтка потребляетъ много кислорода, т. е. если обмѣнъ веществъ происходитъ энергично, то давленіе кислорода внутри клѣтки непрерывно идетъ на убыль, сравнительно съ парціальнымъ давленіемъ наружнаго кислорода—дыханіе въ полной силѣ. Если-же потребленіе кислорода незначительно, то и притокъ его слабъ. То же самое можно сказать и о выдѣленіи углекислоты, которое возрастаетъ съ усиленіемъ обмѣна веществъ. Такъ, дыханіе неразвивающагося куринаго яйца весьма незначительно; но оно тотчасъ рѣзко усиливается, какъ только яйцо начинаетъ развиваться.

Очень подробно изучена зависимость между потребленіемъ кислорода, или что то же—выдѣленіемъ углекислоты и интенсивностью обмѣна веществъ при развитіи тутоваго шелкопряда (Bombyx mori L.) Яйца, отложенныя самкой втеченіе лѣта, развиваются лишь на слѣдующую весну; однако уже задолго до этого срока составъ ихъ измѣняется, о чемъ можно судить уже по ихъ цвѣту, который изъ соломенно-желтаго переходитъ въ аспидно-сѣрый (лѣтній періодъ). Гусеница шелкопряда, подрастая, неоднократно линяетъ и каждой такой линькѣ предшествуетъ періодъ оцѣпенѣнія. На 30-ый день жизни гусе-

ница начинаетъ завиваться въ коконъ, а черезъ недѣлю окукливается; спустя 9—14 дней изъ кокона выползаетъ бабочка, которая живетъ всего нѣсколько дней, ничѣмъ не питаясь. Послѣ спариванія и откладыванія яицъ бабочка умираетъ. По выдѣленію углекислоты можно судить объ интенсивности физіологическихъ процессовъ на различныхъ стадіяхъ развитія. Въ теченіи лѣта яйца выдѣляютъ углекислоту весьма энергично; затѣмъ выдѣленіе ея падаетъ и достигаетъ минимума у яицъ, зимующихъ въ прохладномъ помѣщеніи: 1 килограммъ яицъ выдѣляетъ при 0° всего лишь 0,05 граммъ углекислоты въ сутки. Весною обмѣнъ веществъ сильно повышается, и незадолго до вылупленія гусеницъ количество выдѣляемой углекислоты можетъ разъ въ 200 превысить вышеуказанный минимумъ. Днемъ гусеницы подвижнѣе, чѣмъ ночью; въ связи съ этимъ наблюдаются дневныя и ночныя колебанія въ выдѣленіи углекислоты; во время оцѣпенѣнія, передъ линькою, выдѣленіе газа понижается. На стадіи куколки точно также замѣчены колебанія въ выдѣленіи углекислоты, изъ которыхъ наиболѣе характерно внезапное повышеніе его непосредственно передъ появленіемъ бабочки. Наконецъ, что касается самой бабочки, то изслѣдованія показали, что и тутъ явленіе остается въ силѣ: по мѣрѣ того, какъ падетъ жизнедѣятельность бабочки, уменьшается и интенсивность, съ которой ея организмъ вырабатываетъ углекислоту: въ первый день ея количество достигало 90 куб. сант., во второй—76 и въ третій всего 59 куб. сант.

Замѣчено, что чѣмъ выше внутренняя температура тѣла, тѣмъ энергичнѣе идетъ обмѣнъ веществъ въ организмѣ, хотя конечно далѣе извѣстнаго температурнаго предѣла эта зависимость не простирается. Отсюда становится яснымъ почему у животныхъ съ непостоянной температурой тѣла, измѣняющейся въ зависимости отъ внѣшней температуры, потребленіе кислорода должно непрерывно возрастать, по мѣрѣ того какъ повышается температура окружающей среды.

При повышеніи внѣшней температуры съ 2° до 30° Ц. интенсивность дыханія у дождевого червя увеличивается въ 4—6 разъ, у виноградной улитки въ 10 разъ; у рыбы при повышеніи температуры отъ 10° до 24°, она увеличивается втрое. Лягушка, выдѣляющая при температурѣ тѣла въ 1,5° Ц. всего лишь 0,15 куб. сант. углекислоты въ сутки, при 15° выдѣляетъ—1 куб. сант. ея, а при 33°—уже 14,5 куб. сант. У теплокровныхъ животныхъ, благодаря постоянству температуры тѣла, интенсивность дыханія не зависитъ отъ внѣшней температуры.

Кислородъ поглощается организмомъ до тѣхъ поръ, пока парціальное давленіе кислорода внутри тѣла подъ оболочкою, черезъ которую проходитъ кислородъ, не сравняется съ парціальнымъ давленіемъ его въ окружающей средѣ. Чтобы кислородъ поглощался непрерывно, подъ этою оболочкою должно происходить постоянное обновленіе соковъ: насыщенная кислородомъ жидкость должна уноситься, а на ея мѣсто притекать свѣжая. У многихъ животныхъ это достигается перемѣщеніемъ жидкости въ тѣлѣ и въ большинствѣ случаевъ для этого служитъ система кровообращенія. Поглощеніе кислорода усиливается тѣмъ, что жидкость, омывающая внутреннюю сторону дыхательной поверхности заключаетъ въ себѣ вещества, способные химически связывать кислородъ, благодаря чему кислородъ при поглощеніи переходитъ въ связанное состояніе. Къ веществамъ связывающимъ кислородъ относится красящее вещество кровигемоглобинъ и родственныя ему бѣлковыя тѣла, встрѣчающіяся въ крови многихъ животныхъ.

Кромѣ перечисленныхъ выше внутреннихъ причинъ на интенсивность поглощенія кислорода не остаются безъ вліянія и внѣшнія условія. При прочихъ равныхъ условіяхъ, обиліе кислорода въ окружающей средѣ усиливаетъ дыханіе и наоборотъ. Напр., яйца тутоваго шелкопряда, въ атмосферѣ чистаго кислорода, выдѣляютъ значительное количество углекислоты, въ атмосферѣ же чистаго азота, выдѣленіе углекислаго газа крайне незначительно. Быть можетъ, въ связи съ этимъ находится то обстоятельство, что дыханіе у сухопутныхъ животныхъ, окруженныхъ болѣе значительною массою кислорода, вообще говоря, совершается съ бо̀льшею энергіею, чѣмъ у водяныхъ животныхъ.

Рыбы вырабатываютъ за 6 часовъ на каждые 100 граммовъ своего тѣла 0,17—0,25 гр.

угольной кислоты, насѣкомыя 0,44—1,76 гр., птицы и млекопитающія—до 5 гр. и болѣе. Ясно, что по мѣрѣ потребленія кислорода, атмосфера, непосредственно окружающая организмъ будетъ бѣднѣть этимъ газомъ, что въ свою очередь ведетъ за собою уменьшеніе интенсивности дыханія. Поэтому мы у всѣхъ организмовъ находимъ приспособленія, назначеніе которыхъ—устранить это затрудненіе и помочь непрерывному обновленію воздуха или воды, непосредственно соприкасающихся съ поверхностью дыхательныхъ органовъ.

Дыханіе въ тѣсномъ смыслѣ слова, т. е. поглощеніе кислорода изъ воздуха или воды, происходитъ вообще въ тѣхъ частяхъ организма, гдѣ кислородъ имѣетъ возможность диффундировать, т. е. гдѣ живая протоплазма отдѣлена отъ окружающей среды лишь тонкой органической перепонкой. У многихъ водяныхъ животныхъ этимъ свойствомъ обладаетъ вся или почти вся поверхность тѣла и кишекъ. Такъ, оболочка тѣла почти всѣхъ простѣйшихъ пропускаетъ диффундирующіе газы. У кишечнополостныхъ не только внѣшній покровъ соприкасается съ водою, но и кишечная полость наполнена ею. У губокъ точно также непрерывный токъ воды проходитъ черезъ все тѣло. Рѣсничный покровъ рѣсничныхъ червей допускаетъ обмѣнъ газами по всей ихъ поверхности. У нѣкоторыхъ изъ нихъ дыханіе, хотя и въ слабой степени, совершается также поверхностью, на что указываетъ заглатываніе этими формами время отъ времени воды. Равнымъ образомъ, большинство кольчатыхъ червей обладаютъ нѣжною кожею и дышатъ всей ея поверхностью, какъ, напр., дождевые черви, піявки и многіе другіе. Такое равномѣрное поглощеніе кислорода всей поверхностью тѣла можетъ быть названо диффузнымъ дыханіемъ.

Однако, нѣжный, покровъ имѣетъ и свою невыгодную сторону, а именно легкость всякихъ наружныхъ поврежденій. Животнымъ съ нѣжнымъ покровомъ враги грозятъ со всѣхъ сторонъ. Кромѣ того, эти животныя неспособны жить въ сухомъ воздухѣ, такъ какъ испареніе воды, не задерживаемое кожей, можетъ вызвать высыханіе тѣла и смерть. Во избѣжаніе этого многія животныя одѣты панцыремъ или раковиной; различныя выдѣленія кожи и роговыя образованія служатъ для той же цѣли. Такія защищающія тѣло животныхъ приспособленія, какъ панцырь иглокожихъ и ракообразныхъ, хитинная кутикула многоножекъ, насѣкомыхъ и паукообразныхъ или роговой слой кожи наземныхъ позвоночныхъ должны, конечно, совершенно исключать возможность газообмѣна черезъ поверхность тѣла или, по крайней мѣрѣ. сильно ограничивать ее. Въ подобныхъ случаяхъ образуются особые дыхательные органы—жабры для воднаго дыханія, легкія и трахеи для дыханія на сушѣ. Это и будутъ мѣста, гдѣ нѣжная дыхательная поверхность соприкасается съ кислородосодержащей средой (водой или воздухомъ). Условія здѣсь бываютъ весьма благопріятны для поглощенія кислорода: дыхательная поверхность бываетъ сильно увеличена складками и выпячиваніями (напр., внутренняя поверхность человѣческихъ легкихъ достигаетъ до 200 квадр. метровъ, т. е. въ 125 разъ превышаетъ его общую внѣшнюю поверхность); обильный токъ крови быстро уноситъ поглощаемый кислородъ, такъ что диффузія не прекращается даже во время покоя; наконецъ, тонина перепонки, отдѣляющей кровь отъ окружающей среды, допускаетъ весьма быструю диффузію газа. Однако дыхательные органы, благодаря своей нѣжности, могли-бы повреждаться механически или высыхать еще легче, чѣмъ нѣжный покровъ тѣла у животныхъ съ диффузнымъ дыханіемъ. Поэтому эти органы въ большинствѣ случаевъ находятся въ скрытыхъ мѣстахъ внутри тѣла, какъ напр. легкія позвоночныхъ и воздухоносныя трубочки (трахеи) членистоногихъ, или защищенъ складками кожи, панцыремъ или частями скеелта; напр.—жабры моллюсковъ, высшихъ раковъ и костистыхъ рыбъ; или, наконецъ, подобно жабернымъ мѣшечкамъ нѣкоторыхъ червей и иглокожихъ, они лишь временно высовываются изъ тѣла наружу и въ случаѣ опастности могутъ быть втянуты внутрь. Что касается интенсивности поглощенія кислорода, то въ данномъ случаѣ природа еще болѣе, чѣмъ при диффузномъ дыханіи, позаботилась о непрерывномъ притокѣ къ органамъ свѣжей воды (или воздуха)—возникаютъ особыя дыхательныя движенія. Такое дыханіе, въ отличіе отъ диффузнаго, называется мѣстнымъ.

Мѣстное и диффузное дыханіе не только не исключаютъ, но могутъ взаимно дополнять одно другое. У многихъ животныхъ, какъ, напр., у лягушекъ и прочихъ земноводныхъ наблюдаются оба рода дыханія. Зимой, во время спячки, когда обмѣнъ веществъ незначителенъ, лягушка довольствуется дыханіемъ черезъ кожу; этотъ періодъ она проводитъ безъ движенія гдѣ-нибудь на днѣ водоема, и легочное дыханіе у нея совершенно отсутствуетъ; равнымъ образомъ, лягушка съ перевязанными легкими долгое время остается живой. Напротивъ, въ періодъ повышенной дѣятельности у лягушки преобладаетъ не кожное, а легочное дыханіе. При нормальныхъ условіяхъ необходимо одновременно какъ одно, такъ и другое дыханіе.

При диффузномъ дыханіи кислородомъ снабжаются прежде всего наружныя ткани тѣла но, разумѣется, въ притокѣ кислорода нуждаются и всѣ остальныя ткани, и онъ долженъ быть такъ или иначе доставленъ имъ. Это происходитъ въ простѣйшихъ случаяхъ при помощи диффузіи, напр., у кишечнополостныхъ и у плоскихъ червей, у которыхъ еще нѣтъ циркуляціи соковъ или крови; у этихъ животныхъ толщина слоя активныхъ тканей весьма невелика; у кишечнополостныхъ между поглощающими кислородъ наружнымъ и внутреннимъ эпителіями, между эктодермой и энтодермой, расположена поддерживающая ткань съ весьма слабымъ обмѣномъ веществъ, а у плоскихъ червей, при плоской формѣ ихъ тѣла, которой они обязаны своимъ названіемъ, мѣста поглощенія кислорода находятся рядомъ съ мѣстами потребленія его. У многихъ наземныхъ животныхъ кислородъ также при помощи диффузіи достигаетъ мѣста своего потребленія: такъ, у дышащихъ воздухомъ членистоногихъ, многоножекъ, насѣкомыхъ и нѣкоторыхъ паукообразныхъ все тѣло пронизано воздухоносными трубками или трахеями, открывающимися наружу и проникающими при посредствѣ тончайшихъ развѣтвленій въ глубину отдѣльныхъ органовъ тѣла, снабжая ихъ воздухомъ. Въ тѣлѣ остальныхъ животныхъ существуютъ по большей части соки, которые непрерывно движутся отъ мѣстъ, гдѣ организмомъ поглощается кислородъ, къ мѣстамъ его потребленія, и служатъ для разноса этого газа по тѣлу. Такая роль соковъ тѣла обуславливается ихъ способностью легко поглощать кислородъ. Подробнѣе съ этимъ мы познакомимся въ отдѣлѣ о кровообращеніи.

Итакъ, дыхательные органы отсутствуютъ у животныхъ съ однимъ диффузнымъ дыханіемъ. Выше были указаны относящіяся сюда формы. Это, по большей части, обитатели водъ. Однако, сюда же надо отнести цѣлый рядъ сухопутныхъ животныхъ, которыя не боятся высыханія, благодаря своему ночному образу жизни или жизни во влажныхъ мѣстахъ. По большей части это—животныя, не отличающіяся подвижностью и обусловленнымъ ею энергичнымъ обмѣномъ веществъ; дѣло въ томъ, что самый способъ ихъ дыханія не допускаетъ сильнаго притока кислорода, даже при такихъ благопріятныхъ условіяхъ, въ которыя поставлены, напр., кишечнополостныя и плоскіе черви. Изъ прочихъ типовъ животныхъ сюда относятся только мелкія формы, какъ нѣкоторые моллюски (мелкіе морскіе голые слизни) и членистоногія (мелкіе клещи), а также немногія изъ позвоночныхъ, какъ, напр., безлегочныя саламандровыя Speleres и Salamandrina. Это объясняется тѣмъ, что у мелкихъ животныхъ отношеніе поверхности къ массѣ всего тѣла, иными словами отношеніе кислорода поглощающихъ элементовъ къ элементамъ его потребляющимъ—гораздо больше, чѣмъ у крупныхъ животныхъ. Объ этомъ мы уже говорили выше (стр. 43). Такимъ образомъ, мелкія животныя находятся, относительно диффузнаго дыханія, въ лучшихъ условіяхъ, чѣмъ крупныя.

2. Строеніе дыхательныхъ органовъ.

а) Водное дыханіе у безпозвоночныхъ.

Особые органы, предназначенные для мѣстнаго дыханія, построены по различнымъ принципамъ. У животныхъ, дышащихъ водой, вообще говоря, дыхательные органы выступаютъ наружу: они образуютъ складчатые или древовидно-развѣтвленные придатки, свободно омываемые водою. У животныхъ наземныхъ подобные органы слишкомъ легко

могли бы высыхать; поэтому здѣсь наблюдается вростаніе дыхательной поверхности во внутрь тѣла: образуются впячиванія на поверхности тѣла или кишекъ, въ видѣ воздухоносныхъ трубочекъ или мѣшечковъ, внутри которыхъ и происходитъ газообмѣнъ. Ихъ дыхательный эпителій окруженъ влажнымъ воздухомъ, не удаляемымъ при газообмѣнѣ, чѣмъ устраняется опасность высыханія органовъ. Въ видѣ исключенія подобную же форму имѣютъ органы водяныхъ животныхъ; напр., извѣстные мѣшкообразные, древовидно-развѣтвленные кишечные придатки голотурій, такъ называемыя, водныя легкія; однако, можно допустить, что первоначальное назначеніе водныхъ легкихъ было другое,— что они просто служили, напр., выдѣлительными органами и лишь постепенно, поглощая и выпуская воду, выработали способность дыхательныхъ органовъ. Съ другой стороны, существуютъ раки, вполнѣ приспособившіеся къ жизни на сушѣ, которые, однако, продолжаютъ дышать наружными жабрами; но эти жабры находятся у нихъ въ особыхъ полостяхъ, такъ что очень напоминаютъ складки внутреннихъ дыхательныхъ органовъ.

Жабры животныхъ, дышащихъ водой, чрезвычайно разнообразны по своему положенію; это наблюдается даже у родственныхъ животныхъ. Онѣ могутъ находиться какъ у передняго, такъ и у задняго конца тѣла, на спинѣ, на нижней сторонѣ или сбоку, даже въ передней или задней кишкѣ. Можно сказать, что всякое мѣсто поверхности тѣла,—лишь бы покровъ его былъ достаточно тонокъ, можетъ поглощать кислородъ, и такимъ образомъ въ жабры могутъ превращаться части самыхъ различныхъ органовъ.

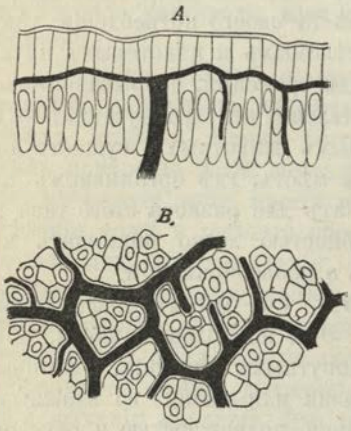
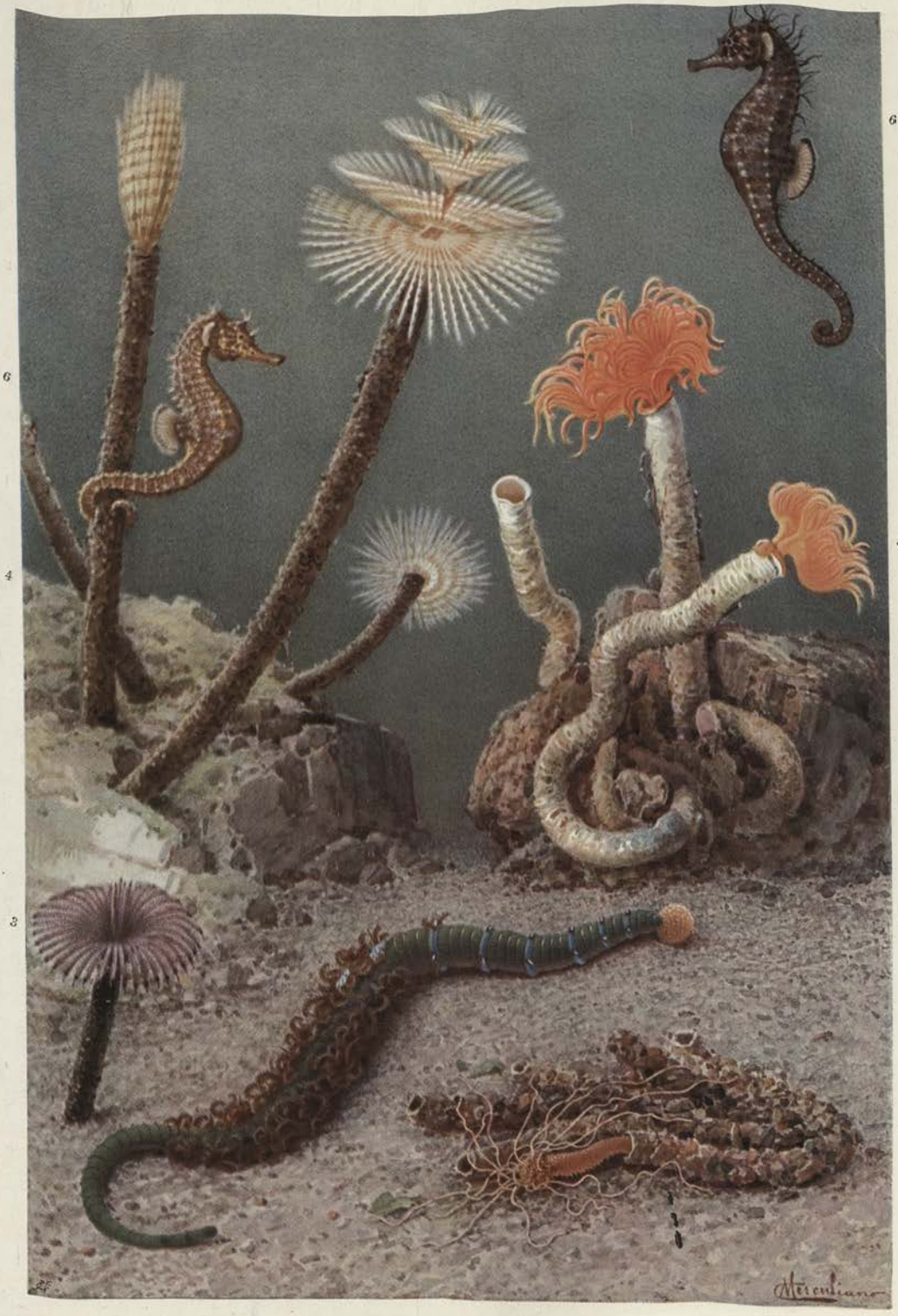


Рис. 234. Межэпителіальные кровеносные сосуды у піявки (Hirudo medicinalis L.) *A*—на поперечномъ разрѣзѣ черезъ эпителій, *B*—съ поверхности.

Лучшій примѣръ—иглокожія; у нихъ нѣтъ спеціальныхъ органовъ дыханія, гомологичныхъ для всѣхъ классовъ. До извѣстной степени кислородъ поглощается всѣми частями ихъ водососудистой (амбулакральной) системы, съ ея амбулакральными ножками и щупальцами, одѣтыми нѣжнымъ покровомъ; кожа, покрывающая панцырь снаружи, также можетъ поглощать кислородъ. Далѣе, у иглокожихъ весьма распространены выпячиванія кожи въ видѣ тонкостѣнныхъ мѣшечковъ, наполненныхъ кровью и могущихъ выпячиватсья или втягиваться. Таковы, напр., жабры морскихъ звѣздъ и развѣтвленныя жабры морскихъ ежей, расположенныя въ области рта. Мерцаніемъ рѣсничекъ, находящихся внутри этихъ жаберныхъ мѣшечковъ движется, наполняющая ихъ кровь, а мерцаніе рѣсничекъ, сидящихъ на ихъ наружной поверхности, освѣжаетъ вокругъ нихъ морскую воду. У змѣевиковъ на нижней сторонѣ тѣла расположены въ основаніи лучей пять тонкостѣнныхъ сумочекъ (bursae), вдающихся въ полость тѣла; мерцаніе ихъ стѣнокъ вызываетъ непрерывный токъ въ окружающей водѣ. Выше мы уже упоминали о такъ называемыхъ водныхъ легкихъ, имѣющихся у большинства голотурій; онѣ могутъ выбрасывать изъ себя воду и снова вбирать отъ одного до трехъ разъ въ минуту.

Значительное большинство кольчатыхъ червей обладаетъ диффузнымъ дыханіемъ; многочисленные кровеносные сосуды, залегающіе непосредственно подъ кожей, какъ это наблюдается у нашихъ тубифицидъ и дождевыхъ червей (рис. 281), или внѣдряющіеся даже между клѣтками эпидермиса, какъ, напр., у пьявокъ (рис. 234), передаютъ поглощеный кислородъ тканямъ. Нѣкоторыя прѣсноводныя формы вызываютъ для дыханія волнообразными движеніями тѣла непрерывное движеніе воды: такъ, напр., тубифициды своими передними концами зарываются въ илъ. (рис. 266), а свободный задній конецъ выставляютъ изъ него и двигаютъ имъ взадъ и впередъ, такъ что колонія этихъ животныхъ очень напоминаетъ волнующуюся отъ вѣтра ниву; пьявки часто присасываются своими присосками и волнообразно изгибаютъ свое тѣло. У многихъ морскихъ и нѣкоторыхъ прѣсноводныхъ щетинконогихъ червей наружная дыхательная поверхность



Морскіе кольчатые черви. *1* Песчанка (Arenicola grubei Clap.). *2* Lanice conchilega Pall. *3* Branchiomma vesiculosum Clap. съ глазами на концахъ „жабръ". *4* Spirographis spallanzanii Viv. *5* Protula protula Cuv. Кромѣ того *6* Морской конекъ (Hippocampus guttulatus Cuv.), слѣва самецъ съ выводковымъ мѣшкомъ на брюхѣ, справа самка.

разростается въ видѣ особыхъ придатковъ (cirri), которые у первыхъ большею частью сидятъ на параподіяхъ и мало поглощаютъ кислородъ. Сравнительно немногія формы имѣютъ настоящія, вѣтвистыя, жабры, обильно снабжаемыя кровью и покрытыя мерцательнымъ эпителіемъ, вызывающимъ притокъ свѣжей воды для дыханія; такъ, дѣло обстоитъ у Eunicidae и Arenicolidae, изъ числа хищныхъ кольчатыхъ червей, а изъ сидящихъ—у Terebellidae (табл. 9). У многихъ другихъ, напр., у Cirratulidae и Serpulidae (талб. 9) тоже имѣются подобные органы, но въ послѣднее время за ними не признается значеніе дыхательныхъ; онѣ служатъ для дыханія нисколько не болѣе другихъ частей поверхности тѣла; водоворотъ, который они вызываютъ, способствуетъ скорѣе обильному притоку пищи ко рту. Изъ числа пьявокъ нѣкоторыя морскія формы (Branchellion, Pseudobranchellion) имѣютъ вѣтвистыя, богатыя кровеносными сосудами жабры, расположенныя по бокамъ нѣкоторыхъ сегментовъ тѣла; быть можетъ, боковые пузырьки въ задней части тѣла нашей рыбьей пьявки (Piscicola), выступающіе наружу при приливѣ крови, тоже должны быть отнесены къ числу дыхательныхъ органовъ. Характернымъ образомъ увеличена дыхательная поверхность у прѣсноводныхъ Nais: они безпрерывно вбираютъ и выбрасываютъ воду своею заднею кишкой и такимъ образомъ часть внутренней поверхности тѣла также служитъ для дыханія.

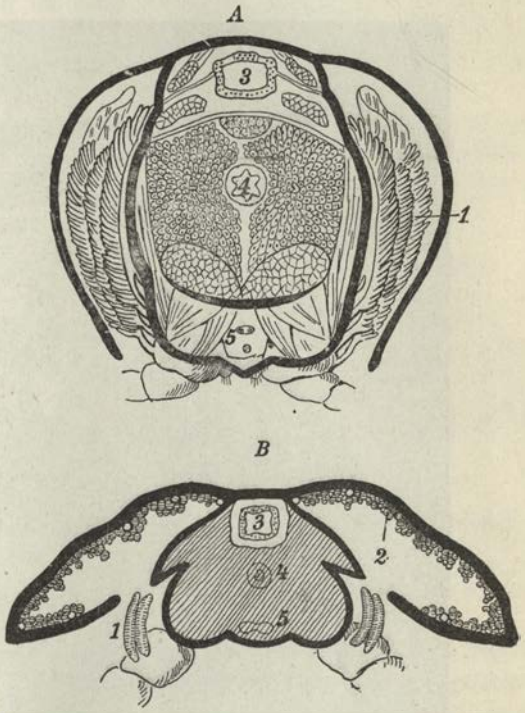


Рис. 235. Поперечный разрѣзъ черезъ головогрудь рѣчного рака (Potamobius astacus L.) (*A*) и сухопутнаго рака отшельника (Birgus latro Hbst.) (*B*). *1* жабры, *2* кожныя складки на стѣнкахъ жаберной полости, *3* сердце, *4* кишка, *5* брюшная нервная цѣпочка. *A* по Гатчеку и Кори, *B* по Земперу.

Почти всѣ ракообразныя имѣютъ спеціальные органы дыханія, но, конечно, газообмѣнъ можетъ происходить и во всѣхъ частяхъ тѣла, одѣтыхъ достаточно тонкимъ покровомъ, и прежде всего на внутренней поверхности идущей отъ головы складки кожи, которая у различныхъ формъ принимаетъ то видъ спинного панцыря, то двустворчатой раковины, то головогруднаго щита. У веслоногихъ, не имѣющихъ жабръ, газообмѣнъ повидимому происходитъ черезъ поверхность перваго свободнаго грудного сегмента, отличающагося своей свѣтлой окраской. За это говоритъ то обстоятельство, что кровь скопляется главнымъ образомъ въ этомъ сегментѣ, и притомъ непосредственно около поверхности тѣла. Если помѣстить рачка въ очень разбавленный растворъ метиленовой сини, то все тѣло остается безцвѣтнымъ, за исключеніемъ вышеупомянутаго сегмента, принимающаго темносиній цвѣтъ, что указываетъ на обиліе кислорода.

У громаднаго большинства ракообразныхъ роль жаберъ играютъ конечности или ихъ придатки; они особенно удобны для этого, благодаря своему движенію, способствующему притоку свѣжей воды. У листоногихъ раковъ (Phyllopoda) всѣ ножки сплющены и снабжены тонкостѣными жаберными мѣшечками. У водяныхъ осликовъ жабрами служатъ нѣжныя сплющенныя концевыя вѣтви брюшныхъ ножекъ; даже при покоѣ животнаго онѣ не прекращаютъ своихъ движеній. У богомола (изъ ротоногихъ раковъ) плавательныя ноги брюшка несутъ на своей наружной вѣтви развѣтвленные жаберные придатки. У бокоплавовъ, многихъ расщепленогихъ и десятиногихъ раковъ жабры, наоборотъ, представляютъ собою придатки грудныхъ ногъ; у бокоплавовъ онѣ мѣшкообразны, а у остальныхъ сильно развѣтвлены.

Въ видѣ примѣра, разсмотримъ подробнѣе дыханіе рѣчного рака. Жабры его имѣютъ видъ то развѣтвленныхъ нитей, то пучковъ нитей на основныхъ членикахъ второй и третьей челюстныхъ ножекъ и на четырехъ переднихъ парахъ ногъ, служащихъ для хожденія. Сюда же нужно отнести 11 жаберныхъ пучковъ, которые расположены по два на сочлененіяхъ третьей челюстной ножки и четырехъ переднихъ ходильныхъ ногъ и, кромѣ того, разбросаны на второй челюстной ножкѣ; наконецъ, существуетъ еще одна жабра, расположенная на мѣстѣ прикрѣпленія 5-ой ходильной ноги къ туловищу; такимъ образомъ, съ каждой стороны тѣла рака расположено по 18 жабръ. Всѣ жаберныя области покрыты боковыми выступами головогруднаго щита, такъ что жабры вполнѣ спрятаны въ полости, сообщающейся съ наружной средою сзади и снизу особыми щелевидными отверстіями (рис. 235, А). Такое положеніе жабръ вызываетъ необходи-

Рис. 236. Сухопутный ракъ—отшельникъ (Birgus latro Hbst.) изъ Остъ-Индіи.

мость постояннаго обновленія воды. На основаніи второй пары нижнихъ челюстей сидитъ ложкообразная пластинка, находящаяся въ непрерывномъ движеніи и вычерпывающая воду изъ жаберной полости впередъ; она можетъ дѣлать 3—4 колебанія въ секунду, при чемъ большая или меньшая быстрота колебанія находится въ соотвѣтствіи съ интенсивностью дыханія. Сколь важно такое приспособленіе, видно изъ того, что ракъ задыхается, т. е. погибаетъ отъ недостатка кислорода, если перерѣзать мускулы второй пары нижнихъ челюстей. Когда ракъ ползетъ, часть жаберъ, прикрѣпленныхъ къ ногамъ, приходитъ въ движеніе и вмѣстѣ съ тѣмъ колышетъ остальныя жабры; такимъ образомъ, съ усиленіемъ дыханія, вызываемымъ движеніемъ рака, усиливается и притокъ свѣжей воды къ жабрамъ. Жаберная полость короткохвостыхъ раковъ, крабовъ, еще болѣе замкнута, чѣмъ у рѣчного рака и другихъ длиннохвостыхъ: свободный край головогруднаго щита такъ тѣсно прилегаетъ къ нижней сторонѣ тѣла, что только на переднемъ концѣ жаберной полости остается отверстіе, черезъ которое можетъ происходить освѣженіе воды.

Благодаря хорошей защитѣ жабръ, многіе виды крабовъ могутъ бродить во время отлива по обнаженному отъ воды морскому берегу, не боясь высыханія жабръ. Кромѣ того, есть роды крабовъ (Gerarcinus, Grapsus, Ocypoda, Gelasimus), къ которымъ примыкаетъ и ракъ отшельникъ (Birgus latro, рис. 236), водящіеся на сушѣ; они могутъ жить не только во влажныхъ, но и въ сухихъ мѣстахъ; они бѣгаютъ даже на солнцѣ по сухому песку; въ воду они уходятъ, напр., при кладкѣ яицъ. Нѣкоторые изъ нихъ снабжены приспособленіями, позволяющими вновь насыщать кислородомъ воду, находящуюся въ жаберныхъ полостяхъ. По большей части, однако, жаберная полость бываетъ очень вздута и наполняется воздухомъ, внутренній покровъ жаберной полости образуетъ богатые кровеносными сосудами выступы, черезъ которые и происходитъ обмѣнъ газами (рис. 235, B). Наряду съ этимъ, въ большинствѣ случаевъ, сохраняютъ свою первоначальную функцію и жабры. Приспособленіе къ жизни на сушѣ заходитъ иногда (у Ocypoda) такъ далеко, что въ водѣ животное задыхается. Въ деталяхъ приспособленія къ дыханію обыкновеннымъ воздухомъ представляютъ большое разнообразіе, такъ какъ у каждой формы они развивались самостоятельнымъ путемъ.

Ни у одного изъ длиннохвостыхъ раковъ такихъ приспособленій къ воздушному дыханію мы не встрѣчаемъ; очевидно, устройство ихъ жаберной полости не допускаетъ необходимыхъ для того измѣненій. Только Potamiidae и Parastacidae живутъ отчасти на сушѣ: онѣ держатся въ выкопанныхъ ими самими норкахъ, отверстія которыхъ выходятъ на сушу, а нижняя часть покрыта водою, въ которую ракъ можетъ уйти во всякое время.

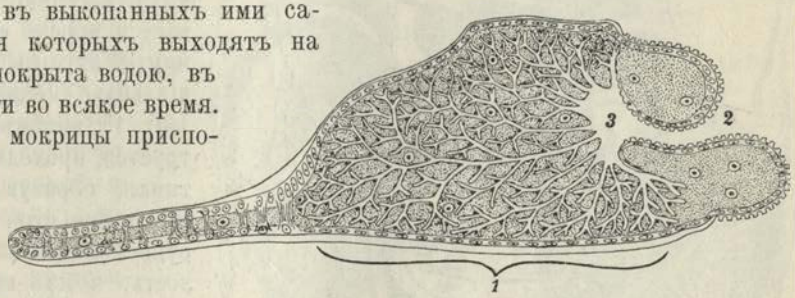


Рис. 237. Поперечный разрѣзъ черезъ наружную вѣтвь первой брюшной ноги мокрицы (Porcellio scaber Latr). *1* бѣлое тѣло, *2* дыхательное отверстіе, *3* воздушная полость, отъ которой отходятъ развѣтвленныя трубки. Промежутки, наполненные кровью, покрыты пунктиромъ; въ нихъ видны кровяныя тѣльца. По Штоллеру.

Напротивъ, многія мокрицы приспособились къ наземной жизни и воздушному дыханію. Пока онѣ пользуются для этого своими жабрами, т. е. внутренними вѣтвями брюшныхъ ножекъ, прикрытыми внѣшними вѣтвями ихъ, (какъ, напр., у Ligidium) онѣ могутъ жить только въ очень сыромъ воздухѣ. Однако, у многихъ сухопутныхъ мокрицъ, напр., у Porcellio и Armadillium имѣются еще особыя приспособленія для воздушнаго дыханія. Наружная половина внѣшнихъ вѣточекъ ихъ первой и второй пары брюшныхъ ногъ выдѣляется своей бѣлой окраской; это «бѣлое тѣло» пронизано внутри цѣлой системой тонкостѣнныхъ трубочекъ, образовавшихся путемъ впячиванія наружнаго покрова и открывающихся наружу (рис. 237). Трубочки наполнены воздухомъ; онѣ внѣдряются въ полость ножки, наполненную кровью и поддерживаютъ такимъ образомъ газообмѣнъ; кровь поглащаетъ изъ воздуха кислородъ и выдѣляетъ внутрь трубочекъ углекислоту. Такого рода дыханіе не энергично, потому что нѣтъ приспособленій для быстраго обновленія воздуха въ трубочкахъ. Благодаря тому, что дыхательная поверхность у мокрицъ впячена внутрь тѣла, онѣ мало боятся высыханія и довольно долгое время могутъ жить въ умѣренно-влажномъ воздухѣ.

Въ то время какъ у разсмотрѣнныхъ нами формъ дыханіе локализируется то въ одномъ, то въ другомъ мѣстѣ тѣла, и дыхательные органы имѣютъ различное происхожденіе, въ обширномъ типѣ моллюсковъ мы встрѣчаемся съ особой формой жабръ, съ такъ называемыми ктенидіями, которые моллюски унаслѣдовали отъ своихъ общихъ предковъ (рис. 63, 1). Ктенидіи—это выросты стѣнокъ тѣла, имѣющіе форму пера, покрытые рѣсничками, и сидящіе съ обѣихъ сторонъ задняго прохода въ мантійной полости; ихъ поверхность покрыта складками, часто въ свою очередь несущими складки второго и третьяго порядка; въ другихъ случаяхъ, напр., у многихъ ракушекъ, ктенидіи проды-

равлены отверстіями; и то, и другое служитъ для увеличенія ихъ поверхности. Кровь, богатая углекислотой, поступаетъ въ ктенидіи изъ синусовъ тѣла; въ ктенидіяхъ она очищается, насыщается кислородомъ и идетъ къ сердцу. Ктенидіи были первоначально парными и, быть можетъ, ихъ было нѣсколько паръ, какъ у современныхъ хитоновъ и Nautilus. Парные ктенидіи сохранились у низшихъ моллюсковъ у головоногихъ (рис. 238) и пластинчато-жаберныхъ. Изъ брюхоногихъ парными ктенидіями обладаютъ только Zygobranchia, къ которымъ относится, напр., морское ушко (Haliotis); непарнымъ ктенедіемъ, съ двойнымъ рядомъ боковыхъ вѣтвей, обладаютъ Diotocardia (напр., Trochus, Patella), а ктенидіемъ съ однимъ рядомъ вѣтвей—Monotocardia, (напр., изъ прѣсноводныхъ—Vivipara и Valvata, у которыхъ жабра высовывается изъ дыхательной полости, ср. рис. 266, 2; изъ морскихъ—Fusus, Conus и мног. др.). Нѣкоторые морскіе голые слизни, напр., покрытожаберныя (Tectibranchia), имѣютъ также только одинъ ктенидій.

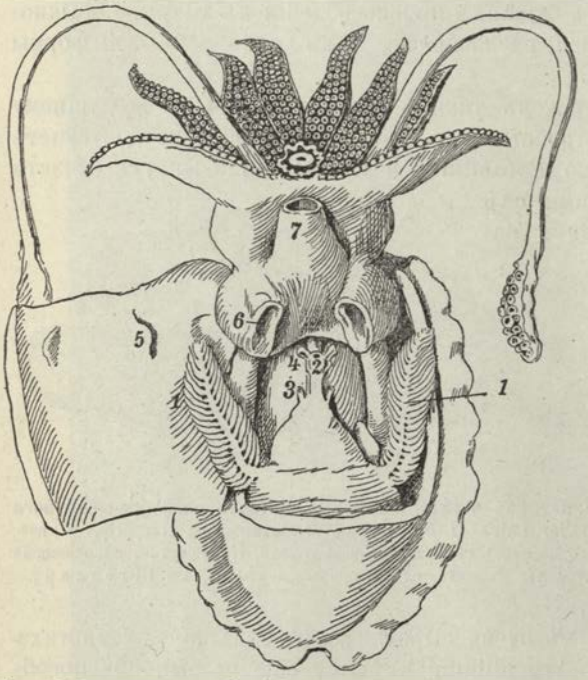


Рис. 238. Каракатица (Sepia) съ вскрытой мантійною полостью. *1* жабры (ктенидіи), *2* порошица, *3* отверстія почекъ, *4* отверстіе чернильнаго мѣшка, *5* „пуговки", приходящіяся при смыканіи щели мантійной полости—въ „ямки", *6*. *7* воронка. По Пфурчеллеру съ измѣненіями.

Вообще обновленіе воды вокругъ ктенидіевъ производится мерцаніемъ рѣсничекъ эпителіальныхъ клѣтокъ ихъ. Въ видѣ примѣра укажемъ на двухстворчатыхъ, въ частности на нашихъ прѣсноводныхъ Anodonta и Unio. У нихъ работою рѣсничекъ вода втягивается черезъ отверстіе между краями мантіи въ такъ называемую инфрабранхіальную (межжаберную) полость (рис. 190, 1); затѣмъ, вода какъ бы фильтруется, проходя черезъ жаберныя пластинки, образующія настоящее рѣшето (ср. выше стр. 265), и попадаетъ въ супрабранхіальную (наджаберную) полость, а изъ нея черезъ выводное отверстіе выливается наружу. Циркуляція воды происходитъ и у ракушекъ, съ закрытыми створками, по крайней мѣрѣ у крупныхъ прѣсноводныхъ наядъ; въ этомъ случаѣ вода изъ супрабранхіальной полости поступаетъ не въ выводное отверстіе, а обратно въ инфрабранхіальную полость, пройдя сквозь щели у краевъ, поднимающихся кверху жаберныхъ пластинокъ. Благодаря этому, наядъ можно пересылать по почтѣ безъ воды, не боясь высыханія моллюска. У головоногихъ, ведущихъ болѣе подвижную жизнь, чѣмъ двухстворчатыя, освѣженіе воды въ жаберной полости происходятъ энергичнѣе; схема его такова: при расширеніи мантійной полости въ нее вдоль всего ея передняго края вливается вода; затѣмъ, край мантіи плотно прижимается къ тѣлу, и съ наружной водой мантійная полость остается въ сообщеніи лишь при помощи воронки (рис. 238, 7); энергичнымъ сокращеніемъ мантіи вода выбрасывается теперь струею черезъ эту воронку; животное по своему желанію можетъ выбрасывать ее настолько сильно, что все тѣло его отталкивается въ обратную сторону.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ ктенидіи совершенно атрофировались: многія брюхоногія, какъ изъ переднежаберниковъ, такъ и изъ заднежаберниковъ, и всѣ лопатоногія (Dentalium) дышатъ всею кожею. У голожаберныхъ (Nudibranchia) часто вмѣсто спеціальныхъ дыхательныхъ органовъ, ради увеличенія общей поверхности тѣла, выростаютъ на немъ отростки (такъ называемые cerata), а у нѣкоторыхъ, именно у Dorididae, вокругъ зад-

няго прохода вновь развиваются, такъ называемыя, порошицевыя жабры, которыя, хотя и сходны по своей формѣ съ ктенидіями, но не могутъ считаться ихъ видоизмѣненіемъ.

Какъ изъ ракообразныхъ мокрицы и нѣкоторые крабы, такъ изъ моллюсковъ нѣкоторые улитки вполнѣ или отчасти приспособились къ наземной жизни. Газообмѣнъ происходитъ у нихъ черезъ стѣнки дыхательной полости, гдѣ сильно развивается сѣть кровеносныхъ сосудовъ, залегающихъ непосредственно подъ эпителіемъ и выпячивающихъ его въ видѣ складокъ. Эти органы дыханія, представляющіе измѣненіе мантійной полости были названы легкими. Внутрь ихъ ведетъ только одно маленькое отверстіе (дыхальце), такъ какъ въ другихъ мѣстахъ края мантіи срослись со стѣнками тѣла (рис. 239); все это сильно напоминаетъ измѣненія жаберной полости у наземнымъ крабовъ и у Birgus. Обновленіе воздуха производится путемъ суженія и расширенія дыхательной полости. У одного изъ переднежаберниковъ, Littorina, живущаго въ поясѣ приливовъ, въ мантійной полости находится сѣть сосудовъ рядомъ съ остатками ктенидія, такъ что животное можетъ по произволу дышать то воздухомъ, то водою. Напротивъ, другіе наземные переднежаберники, изъ которыхъ въ Европѣ живутъ Cyclostoma, Acme и Pomatias, совершенно утратили ктенидіи. То же касается легочныхъ брюхоногихъ (Pulmonata), которыя своимъ строеніемъ, гермофродитизмомъ, отсутствіемъ постоянной крышечки на спинной сторонѣ ноги, наконецъ, расположеніемъ своей нервной системы, рѣзко отличаются отъ переднежаберниковъ. Среди легочныхъ многіе роды, напр., прудовики (Limnaea) и катушки (Planorbis), снова приспособились къ жизни въ водѣ; для дыханія они должны подыматься на поверхность воды (рис. 265). Однако, при извѣстныхъ условіяхъ ихъ дыхательная полость вновь можетъ приспособиться для воднаго дыханія; такъ, въ глубинѣ Боденскаго и Женевскаго озеръ живутъ прудовики (Limnaea), которые никогда не выплываютъ на поверхность воды и слѣдовательно удовлетворяются кислородомъ, растворенным въ водѣ, подобно прудовикамъ, только что вышедшимъ изъ яицъ.

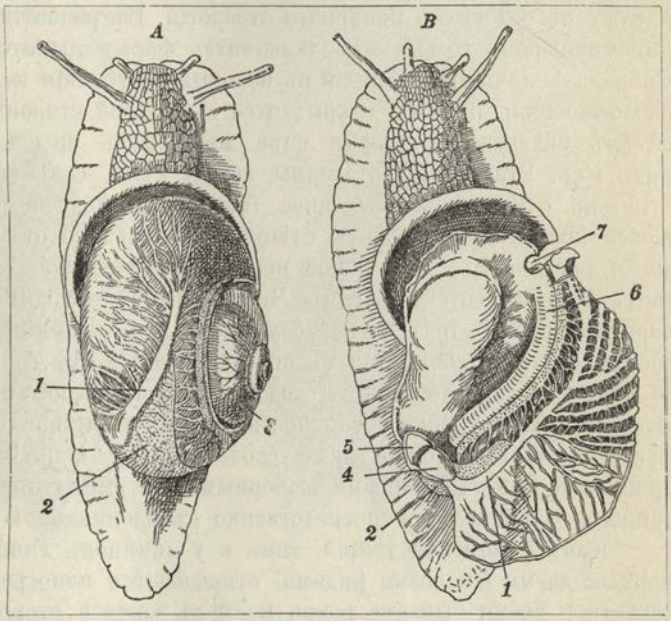


Рис. 239. Виноградная улитка (Helix pomatia L); раковина удалена, а у *B* вскрыта дыхательная полость. *1* общій кровеносный сосудъ, по которому кровь изъ стѣнокъ дыхательной полости течетъ въ сердце, *2* почка, *3* мѣшокъ средней кишки, *4* предсердіе, *5* желудочекъ сердца, *6* конечная кишка, *7* дыхальце. По Гатчеку и Кори.

б) Жаберное дыханіе у хордовыхъ.

Своеобразною особенностью высшихъ, такъ называемыхъ хордовыхъ, животныхъ является развитіе у нихъ дыхательнаго аппарата, связаннаго съ передней кишкой. Низшіе изъ хордовыхъ, оболочники и ланцетникъ, для поглощенія пищи вызываютъ въ водѣ водоворотъ. Непрерывный токъ воды, направляемый въ переднюю кишку, привелъ къ тому, что стѣнки ея стали удобнымъ мѣстомъ обмѣна газовъ и здѣсь локализировалось дыханіе. Наоборотъ, дыханіе черезъ кожу у большинства оболочниковъ было очень затруднено, вслѣдствіе развитія толстой целлулезной оболочки (туники). Входящая въ переднюю кишку вода, выходитъ изъ нея черезъ боковыя щели (рис. 73, стр 101). У позвоночныхъ способъ поглощенія пищи видоизмѣнился; они стали схватывать добычу

ртомъ, но расположеніе дыхательныхъ органовъ осталось то-же (у низшихъ представителей). Вмѣсто движенія рѣсничекъ, производящихъ водоворотъ, у нихъ развились активныя дыхательныя движенія.

Изъ оболочниковъ аппендикуляріи имѣютъ съ каждой стороны тѣла по одному жаберному отверстію, ведущему изъ передней кишки наружу; сильныя рѣснички у внутренняго отверстія жаберныхъ щелей заставляютъ воду входить черезъ ротъ и затѣмъ выходить черезъ жаберныя щели. Такъ какъ у аппендикулярій, въ противоположность остальнымъ оболочникамъ, снабженнымъ болѣе толстой туникой, въ дыханіи участвуетъ вся поверхность тѣла, то ихъ дыхательный аппаратъ сохранилъ свою первоначальную простоту. Напротивъ, у асцидій съ каждой стороны передней кишки въ стѣнкахъ ея расположено по крайней мѣрѣ по три ряда жаберныхъ щелей; онѣ открываются не непосредственно наружу, а въ особую эктодермальную околожаберную (перибранхіальную) полость, которая соединяется съ такъ называемою клоачною полостью, открывающеюся наружу посредствомъ непарнаго отверстія. Въ развитіи асцидій встрѣчается стадія, очень напоминающая только что указанную форму дыхательнаго аппарата аппендикулярій. Сначала у личинокъ асцидій въ боковыя углубленія эктодерма, изъ которыхъ развивается околожаберная полость, открывается съ каждой стороны по одной жаберной щели; вскорѣ затѣмъ развивается вторая пара жаберныхъ щелей и постепенно образуется двойной рядъ ихъ. Углубленія эктодермы, между тѣмъ, сливаются въ одну полость, а ихъ отверстія—въ одно общее выходное (клоакальное) отверстіе. Увеличеніе числа жаберныхъ щелей превращаетъ нѣжную стѣнку дыхательнаго отдѣла кишечника въ настоящее рѣшето; такъ, напр., у Phallusia mamillata Cuv. (рис. 74) число жаберныхъ щелей достигаетъ многихъ сотенъ тысячъ. Черезъ нихъ проходитъ въ защищающую ихъ околожаберную полость токъ воды, служащей для дыханія и такимъ образомъ кровеносные сосуды внутри тонкостѣнныхъ перекладинъ, между сосѣдними жаберными щелями почти со всѣхъ сторонъ омываются водою, богатою кислородомъ. Получающаяся такимъ путемъ огромная дыхательная поверхность вполнѣ возмѣщаетъ утрату, благодаря туникѣ, диффузнаго дыханія. Точно также у родственныхъ асцидіямъ сальпъ стѣнка передней кишки пронизана многочисленными жаберными щелями, которыя расположены съ одной стороны кишки и сообщаются непосредственно съ клоакальною полостью.

Какъ у аппендикулярій, такъ и у личинокъ ланцетника жаберныя щели, расположенныя двумя боковыми рядами, открываются непосредственно наружу. Число ихъ въ извѣстное время бываетъ ровно 8—9 съ каждой стороны, а позднѣе, съ образованіемъ новыхъ щелей и раздѣленіемъ уже существующихъ, сильно возрастаетъ; поэтому и въ данномъ случаѣ дыхательная поверхность чрезвычайно увеличивается. Для защиты нѣжнаго дыхательнаго эпителія развивается околожаберная (перибранхіальная) полость: съ обѣихъ сторонъ тѣла надъ жаберными щелями образуется по кожной складкѣ; обѣ эти складки разростаются затѣмъ книзу, обростаютъ съ боковъ передній отдѣлъ тѣла и сростаются подъ нимъ на брюшной сторонѣ по средней линіи тѣла другъ съ другомъ; сростаніе не происходитъ только у задняго конца складокъ, гдѣ остается отверстіе, ведущее изъ околожаберной полости наружу (рис. 73, B).

У всѣхъ этихъ формъ поверхность каждой жаберной щели въ отдѣльности мала, но благодаря большому числу ихъ, образуется достаточныхъ размѣровъ общая дыхательная поверхность. Число жаберныхъ щелей у позвоночныхъ не превышаетъ 8, въ большинствѣ случаевъ ихъ только 5, у амфибій—4; зато дыхательная поверхность увеличена здѣсь благодаря тому обстоятельству, что въ области щелей развиваются жаберные листочки складчатыя, тонкостѣнныя образованія, богатыя кровяными сосудами. Въ результатѣ достигается значительная экономія пространства: жаберный аппаратъ, который у крупныхъ оболочниковъ занимаетъ гораздо болѣе мѣста, чѣмъ всѣ остальные органы вмѣстѣ взятые, (у ланцетника онъ занимаетъ не менѣе половины кишечника) ограничивается лишь крайнимъ переднимъ отдѣломъ кишечнаго канала. Развитіе позвоночныхъ идетъ и далѣе въ томъ же самомъ направленіи: у миноги жаберный аппаратъ занимаетъ въ длину

около $^1/_6$ части тѣла, у акулъ и скатовъ онъ все еще достигаетъ $^1/_7$—$^1/_9$ части общей длины, а у костистыхъ рыбъ ограниченъ только областью головы.

Жаберныя щели морфологически одинаковы во всемъ классѣ рыбъ: сначала онѣ имѣютъ видъ мѣшковидныхъ выпячиваній передней кишки, которыя затѣмъ открываются наружу. Полоски ткани, раздѣляющія жаберныя щели другъ отъ друга и ограничивающія ихъ спереди и сзади, такъ называемыя глоточныя дуги, тоже гомологичны у всѣхъ рыбъ; передняя дуга называется челюстною, вторая подъязычною, затѣмъ слѣдуютъ въ бо̀льшемъ или меньшемъ количествѣ жаберныя дуги. По этимъ глоточнымъ дугамъ проходятъ жаберныя артеріи, доставляющія кровь изъ сердца; здѣсь же берутъ начало жаберныя вены, несущіе кровь изъ жабръ и соединяющіяся затѣмъ надъ зѣвомъ въ аорту. Максимальное число жаберныхъ щелей—8 съ каждой стороны—наблюдается у акулъ Heptanchus. Миноги имѣютъ только 7 щелей; самая передняя жаберная щель, расположенная межд челюстной и подъязычной дугами, закладывается правда и у нихъ, но она не прорывается наружу и впослѣдствіи заростаетъ совсѣмъ. У поперечноротыхъ—селахій (рис. 194 стр. 273) и нѣкоторыхъ ганоидныхъ рыбъ передняя щель развивается въ такъ называемое

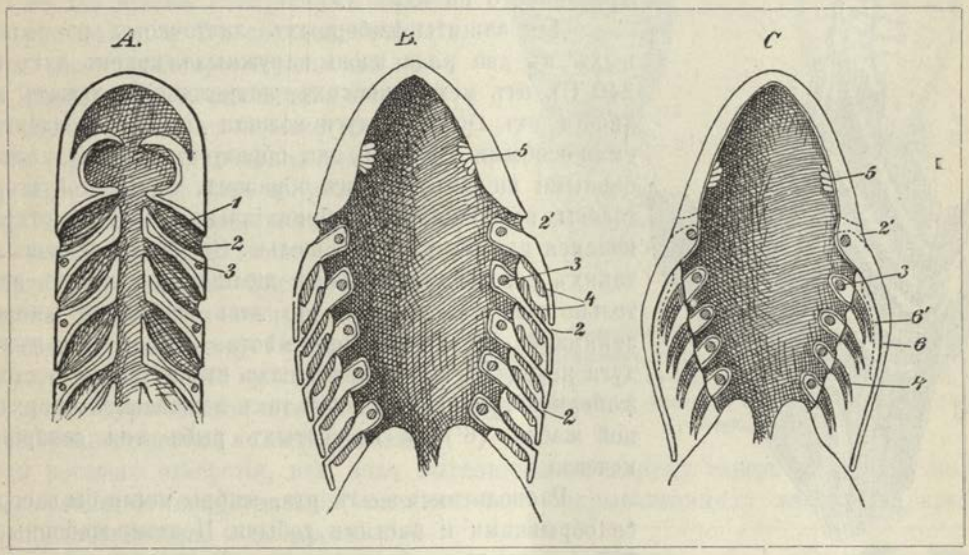


Рис. 240. **Спинная половина головы съ жабернымъ аппаратомъ миноги** (*A*), **селяхій** (*B*), **ганоидныхъ рыбъ и костистыхъ** (*C*). *1* **жаберные карманы**, *2* **наружныя отверстія жаберныхъ щелей**, *2'* **брызгальце**, *3* **глоточныя дуги**, *4* **жабры**, *5* **жабры брызгальца**, *6* **жаберная крышка со своей жаброй** (*6'*). **По Гётте.**

брызгальце, расположеное отдѣльно отъ остальныхъ жаберныхъ щелей, на верхней сторонѣ тѣла возлѣ и позади глазъ. У Hexanchus изъ 8 щелей остается только 6; у большинства селахій и осетровыхъ—только 5, такъ какъ двѣ заднія щели атрофируются; у костистыхъ рыбъ передняя жаберная щель тоже не прорывается наружу.

Что касается самихъ жабръ, расположенныхъ въ щеляхъ, то несмотря на одинаковость ихъ функцій и вообще на большое сходство, ихъ нельзя признать морфологически равнозначными. У круглоротыхъ онѣ эндодермальнаго происхожденія и развиваются на той части жаберныхъ щелей, которая произошла отъ кишечнаго отростка; поэтому ихъ можно назвать кишечными жабрами; у селахій, ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ, напротивъ, онѣ развиваются на внѣшней сторонѣ жаберныхъ дугъ, изъ внѣшняго кожнаго покрова, эктодермы, иногда еще въ тотъ періодъ, когда щели еще не вполнѣ или даже вовсе неразвиты: это кожныя жабры. Обособленное положеніе занимаютъ жабры брызгальца: это образованіе эндодермальнаго происхожденія; также и по своимъ кровеноснымъ сосудамъ оно отличается отъ остальныхъ жабръ: кровь притекаетъ сюда не по жаберной артеріи, а изъ жаберной вены, выходящей изъ слѣдующей жаберной дуги; такимъ образомъ, брызгальце получаетъ свѣжую кровь свободную отъ углекислоты и насыщенную кислородомъ.

Семь паръ жаберныхъ щелей круглоротыхъ (рис. 240, А) превратились въ жаберныя камеры, которыя на всемъ своемъ протяженіи покрылись жаберными листочками; каждая камера открывается однимъ отверстіемъ наружу, а другимъ въ переднюю кишку (рис. 244); благодаря этому, жабры защищены какъ отъ соприкосновенія съ внѣшними посторонними тѣлами, такъ и съ частицами пищи. У селахій (рис. 240, В) жаберные листочки находятся на передней и задней стѣнкѣ жаберной щели, т. е. на задней и передней сторонѣ жаберныхъ дугъ; отъ каждой дуги отходитъ наружу узкая кожная складка, которая налегаетъ на слѣдующую жаберную щель, прикрывая ее собою; сростаясь у верхняго и нижняго своего конца съ кожей туловища, она суживаетъ наружное отверстіе щели и сообщаетъ ей тѣмъ самымъ бо́льшую прочность. У ганоидныхъ и хрящевыхъ рыбъ глоточная дуга, ограничивающая пятую (изъ развитыхъ) жаберную щель, не несетъ на себѣ жабръ; иногда и предыдущая дуга снабжена только однимъ рядомъ жаберныхъ листочковъ. Величина пространства, покрытаго этими листочками, а вмѣстѣ съ тѣмъ ихъ количество и общіе размѣры дыхательной поверхности увеличиваются еще оттого, что жаберныя дуги не идутъ прямо сверху внизъ, какъ у селахій, а образуютъ изгибъ въ видѣ угла, направленнаго назадъ.

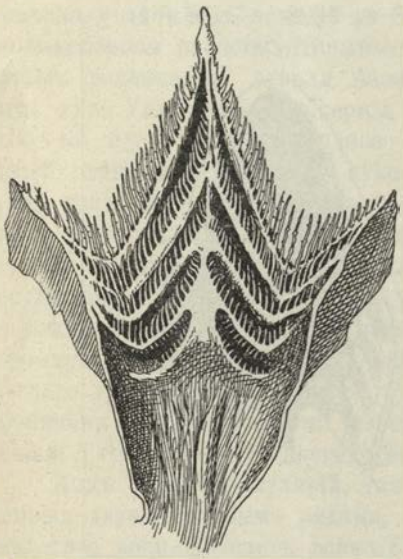


Рис. 241. Дно жабернаго отдѣла кишечника у алозы (Clupea alosa Cuv.), съ жаберными цѣдильными аппаратами, разсматриваемое изнутри. По Цандеру.

Для защиты жаберныхъ листочковъ, расположенныхъ въ два ряда вдоль наружныхъ краевъ дугъ (рис. 240 С), отъ механическихъ поврежденій служитъ отходящая отъ гіоидной дуги кожная складка, поддерживаемая особыми костями; она образуетъ крышку надъ жаберными щелями; такимъ образомъ, съ каждой стороны головы возникаетъ перибранхіальная полость, открывающаяся наружу длинною щелью. Съ другой стороны, при такихъ условіяхъ жаберныя щели и дуги могутъ значительно сблизиться, такъ что весь жаберный аппаратъ занимаетъ весьма немного мѣста. Жабры подъязычной дуги передвинуты у ганоидныхъ на внутреннюю сторону жаберной крышки, въ видѣ такъ называемой оперкулярной жабры (6′); у костистыхъ рыбъ она совершенно исчезла.

Располагаясь возлѣ рта, жабры могли-бы засориться обрывками и частями добычи. Поэтому жаберныя дуги костистыхъ рыбъ усажены съ внутренней стороны рядомъ отростковъ, которые, перекрещиваясь другъ съ другомъ или перекрывая жаберныя щели, образуютъ нѣчто въ родѣ рѣшета или сѣти; у хищныхъ рыбъ (щука, судакъ), глотающихъ крупную добычу, этотъ аппаратъ, правда, состоитъ всего изъ нѣсколькихъ выростовъ, зато у такихъ рыбъ, какъ карпъ, сельдь-алоза (рис. 241), эта рѣшетка такъ густа, что задерживается вся мелкая добыча, не доходящая такимъ образомъ до жабръ. Во многихъ случаяхъ по строенію этого аппарата можно дѣлать тѣ или иныя заключенія о характерѣ пищи.

Въ видѣ примѣра остановимся подробнѣе на строеніи жаберныхъ листочковъ у костистыхъ рыбъ, у которыхъ оно изслѣдовано детальнѣе, чѣмъ у другихъ рыбъ. Жаберный листочекъ (рис. 242 А) представляетъ собой заостренную треугольную или ланцетовидную складку слизистой оболочки и имѣетъ внутри особый аппаратъ, служащій для опоры и для движенія и состоящій изъ хрящевого или костнаго стерженька, окруженнаго соединительной тканью, и изъ мускуловъ, сдвигающихъ или раздвигающихъ листочки сосѣднихъ рядовъ. На поверхности листочка кожа образуетъ частыя поперечныя складочки, покрытыя болѣе тонкимъ эпителіемъ, чѣмъ другія мѣста листочка. У щуки такихъ складочекъ помѣщается въ среднемъ 150 на 10 мм. и такимъ образомъ поверхность листочка увеличивается во много разъ. Вдоль жаберной дуги внутри ея идутъ оба жаберныхъ

сосуда—жаберная артерія и жаберная вена (рис. 242 В); артерія отдаетъ отъ себя въ каждый листочекъ по вѣточкѣ, которая идетъ вдоль края листочка, обращеннаго къ сосѣднему ряду, до самаго конца листочка; въ каждую мелкую складочку слизистой оболочки отъ нея отходитъ побочная вѣточка, которая распадается на сѣть капилляровъ, пронизывающихъ складочку по всѣмъ направленіямъ и собирающихся затѣмъ въ общій сосудъ впадающій въ вену. Въ тонкихъ складочкахъ жабернаго листочка капилляры омываются водой съ двухъ сторонъ и, благодаря этому, легче обогащаются кислородомъ.

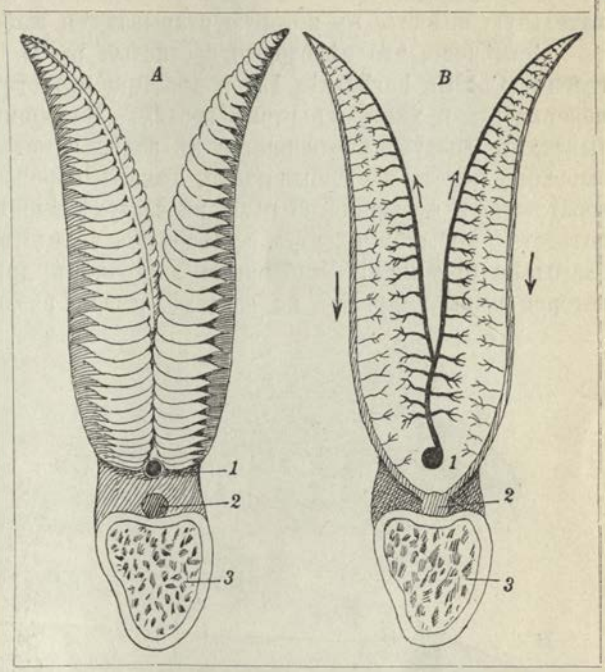


Рис. 242. Поперечный разрѣзъ черезъ жаберную дугу съ парою жаберныхъ листочковъ костистой рыбы. *A*—съ поверхности, *B*—съ изображеніемъ хода кровеносныхъ сосудовъ; схематизировано. *1* жаберная артерія, *2* жаберная вена, *3* жаберная дуга.

Во время дыханія рыбъ главная масса воды входитъ черезъ ротовое отверстіе и выталкивается наружу черезъ жаберныя щели. Этотъ процессъ протекаетъ въ два пріема слѣдующимъ образомъ (рис 243 А и В): сначала происходитъ общее расширеніе; ротовая полость растягивается вслѣдствіе оттягиванія дна ея, ротъ раскрывается, жаберная крышка приподнимается; при этомъ вода заходитъ какъ въ ротъ, такъ и подъ жаберную крышку, хотя въ этомъ мѣстѣ подвижная бранхіостегальная перепонка, образующая брюшной край жаберной крышки, отчасти закрываетъ отверстіе. За этимъ слѣдуетъ общее сжатіе; благодаря тому, что выходъ воды черезъ ротъ задерживается кожной складкой, (В) расположенной въ видѣ клапана, позади ротового отверстія, вся вода выталкивается наружу сквозь жаберныя щели, при чемъ, вслѣдствіе сопротивленія, оказываемаго закрывающимися жаберными крышками, вода продавливается, а не просто проходитъ между отдѣльными жаберными листочками.

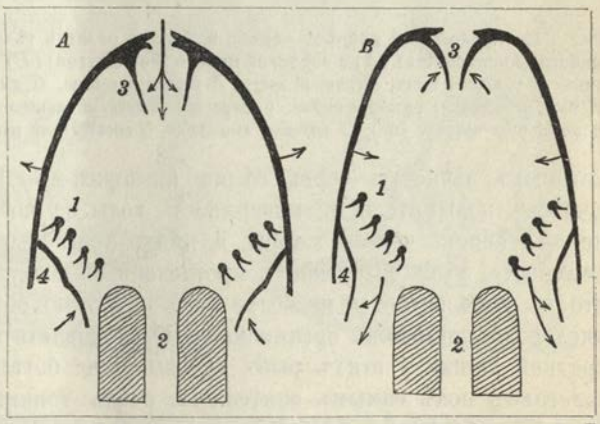


Рис. 243. Схема дыханія у костистыхъ рыбъ. *A* вдыханіе, *B* выдыханіе. *1* жаберныя дуги, *2* пищеводъ, *3* ротовыя складки, *4* жаберная перепонка. По Дальгрену.

Таковъ же, въ общихъ чертахъ, процессъ дыханія у акулъ и ганоидныхъ рыбъ. Наоборотъ, скаты, обыкновенно лежащіе на пескѣ внизъ ртомъ (ср. рис. 197, стр. 275), втягиваютъ воду для дыханія черезъ широкое брызгальце, расположенное на верхней сторонѣ головы, а выталкиваютъ ее черезъ жаберныя щели, расположенныя снизу тѣла. Личинки миногъ (такъ называемые пескоройки, Ammocoetes) по способу дыханія походятъ на костистыхъ рыбъ: вода поступаетъ и черезъ ротъ, и черезъ жаберныя щели, а выходитъ только черезъ послѣднія. Напротивъ, взрослыя миноги (Petromyzon) не могутъ такъ дышать, потому что онѣ, какъ паразиты, присасываются своимъ ртомъ къ другимъ рыбамъ. Поэтому въ отличіе отъ личинокъ у взрослыхъ миногъ вода и входитъ и выходитъ черезъ однѣ и тѣ же жаберныя щели. При развитіи ихъ

измѣняются и анатомическія отношенія ихъ передней кишки (рис. 244 А и В): у личинокъ, какъ у другихъ рыбъ, черезъ жаберный отдѣлъ кишечника проходитъ также пища, у развитой же миноги этотъ отдѣлъ раздѣляется складкой слизистой оболочки на двѣ части—на идущій около спины пищеводъ и на лежащую ближе къ брюшной сторонѣ дыхательную полость, въ которую открываются жаберные мѣшки.

Замѣчено, что нѣкоторые костистыя рыбы, какъ карпъ, пискарь (Gobio gobio L.), голецъ (Cobitis barbatula L.) и др,. при недостаткѣ кислорода въ водѣ, всплываютъ на поверхность и хватаютъ ртомъ воздухъ. Во время дыхательныхъ движеній часть проглатываемаго воздуха растворяется въ водѣ, а остальная часть его выходитъ въ видѣ пузырьковъ черезъ жаберныя щели. Такимъ образомъ, и онѣ дышатъ не непосредственно воздухомъ, и большинство рыбъ на воздухѣ очень быстро погибаетъ. Это происходитъ не вслѣдствіе высыханія жабръ, а, вѣроятно, вслѣдствіе уменьшенія дыхательной поверхности, благодаря прилипанію жаберныхъ листочковъ другъ къ другу. Впрочемъ, быстрота, съ которой рыбы умираютъ на воздухѣ, весьма различна: сельдь погибаетъ, какъ только ее вынули изъ воды, тогда какъ угорь живетъ часами; тутъ, очевидно, играютъ большую роль не выясненныя еще особенности организма, отъ которыхъ зависитъ его выносливость. Какъ нѣкоторые виды раковъ и улитокъ, такъ и нѣкоторые виды рыбъ приспособились къ дыханію обычнымъ воздухомъ. Эти приспособленія развились различно, въ зависимости отъ чего одни виды пріобрѣли способность жить въ испорченной водѣ, другіе же оставаться болѣе или менѣе продолжительное время внѣ воды.

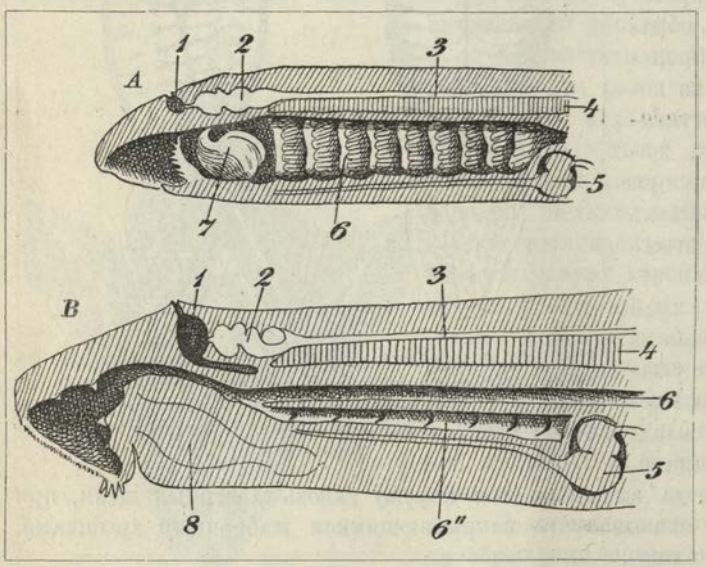


Рис. 244. **Продольный разрѣзъ черезъ жаберную область тѣла личинки миноги (Ammocoetes) (*A*) и взрослой миноги (Petromyzon) (*B*).** *1* носовая ямка, *2* головной мозгъ, *3* спинной мозгъ, *4* хорда, *5* сердце, *6* дыхательный отдѣлъ кишечника, раздѣляющійся у взрослой миноги на пищеводъ (*6′*) и дыхательную полость (*6″*), *7* ротовая зановѣска, *8* сосательная мускулатура.

Весьма своеобразно такое дыханіе у вьюна (Cobitis fossilis L.) и отчасти у подкаменьщика (Cobitis taenia). Вьюнъ (рис. 245) живетъ въ илистыхъ ручьяхъ и лужахъ, вода которыхъ зачастую очень бѣдна кислородомъ. Поэтому отъ времени до времени онъ долженъ подыматься на поверхность воды за воздухомъ, который онъ ловитъ ртомъ, но не выпускаетъ черезъ жабры, а прямо проглатываетъ. При слѣдующемъ поднятіи на поверхность, рыба выпускаетъ проглоченный воздухъ черезъ задній проходъ. Оказывается, что въ немъ остается не болѣе 10%—13% по объему кислорода, остальная же половина кислорода поглощена организмомъ. Изслѣдованія показывали, что средній и задній отдѣлы средней кишки у этихъ рыбъ чрезвычайно богаты кровеносными капиллярами, которые залегаютъ подъ самымъ эпителіемъ, очень тонкимъ въ этихъ мѣстахъ. Благодаря указанной особенности, эти части кишки отчасти служатъ для дыханія, тогда какъ передняя часть средней кишки продолжаетъ служить почти исключительно для пищеваренія. Однако, и здѣсь выдѣленіе углекислоты происходитъ при помощи жабръ, а не слизистой оболочки кишечника. Обыкновенно жаберное и кишечное дыханіе происходитъ одновременно. Но если рыба поглотила достаточное количество кислорода непосредственно изъ воздуха, она можетъ на нѣкоторое время совершенно прекратить движеніе жаберныхъ крышекъ. Съ другой стороны въ хорошей водѣ, при низкой температурѣ (+5° Ц.) рыба

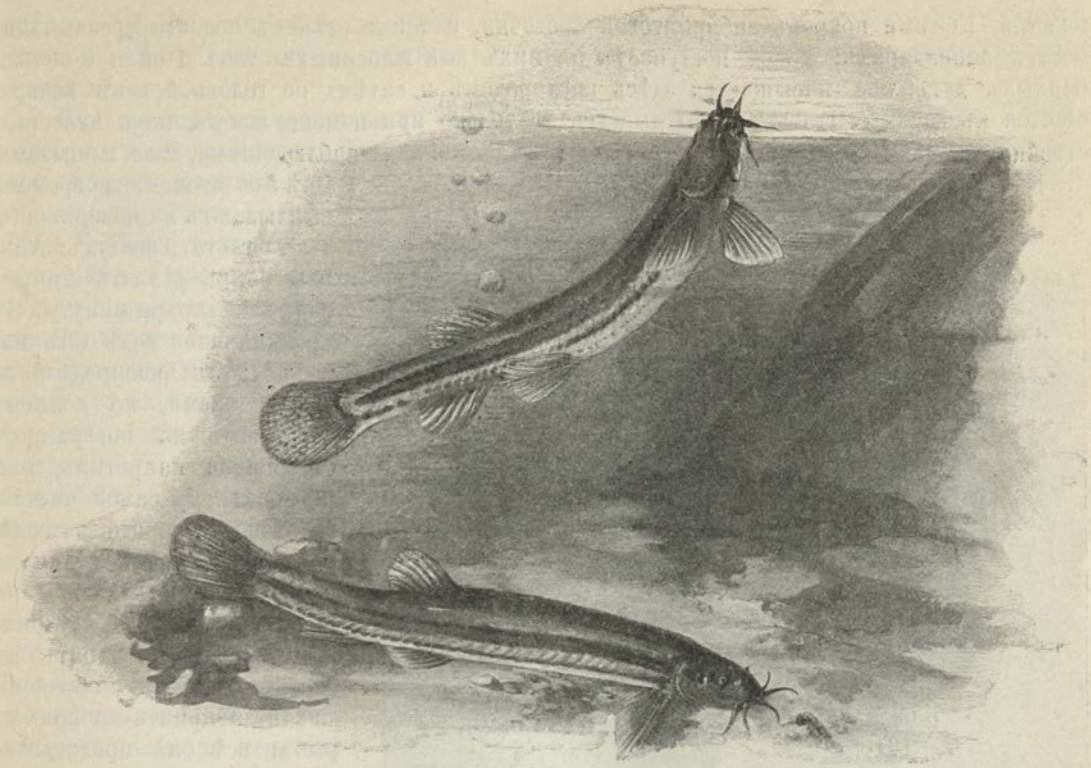


Рис. 245. Вьюны (Cobitis fossilis L.) Верхній заглатываетъ съ поверхности воды воздухъ и въ то-же время выпускаетъ пузырьки воздуха черезъ заднепроходное отверстіе.

дышетъ почти исключительно жабрами. Съ повышеніемъ температуры начинается и кишечное дыханіе, такъ какъ чѣмъ выше температура, тѣлъ энергичнѣе идетъ въ организмѣ обмѣнъ веществъ. Что касается подкаменьщика, то у него кишечное дыханіе не играетъ большой роли,—тутъ мы видимъ лишь начало того приспособленія, которое у вьюна достигаетъ полнаго развитія. Кромѣ нашего вьюна, кишечнымъ дыханіемъ обладаютъ повидимому южно-американскіе парнцырные сомы изъ родовъ Callichtys, Hypostomus и Doras.

Иначе дышатъ обычнымъ воздухомъ рыбы изъ семейства лабиринто-жаберныхъ, которыхъ въ послѣднее время такъ охотно держатъ въ аквариумахъ. Къ нимъ относятся лазащая рыба — Anabas scandens Daldorff, макроподы (Polyacanthus), гурами (Osphromenus) и змѣеголовка (Ophiocephalus). Органомъ воздушнаго дыханія служитъ, существующій у всѣхъ лабиринто-жаберныхъ лабиринтъ, который представляетъ расширеніе жаберной полости надъ 1-ой и 2-ой жаберными дугами (3-ей и 4-ой глоточными дугами); этотъ карманъ окружаетъ собою пластинчатую косточку очень сложной формы, представляющую видоизмѣненіе одного изъ члениковъ первой жаберной дуги (рис. 246). Полость лабиринта открывается и наружу, подъ жаберную крышку и внутрь, въ ротовую

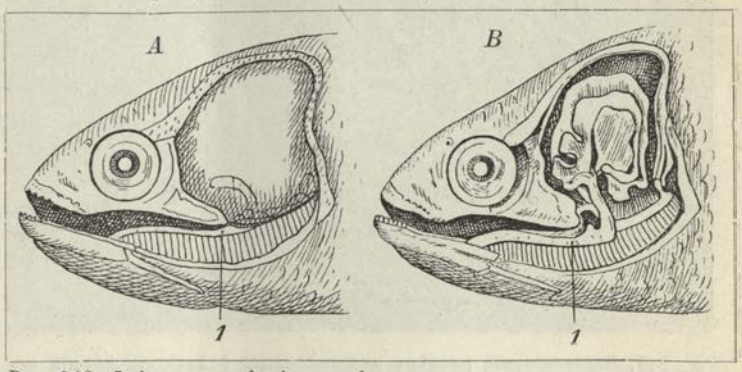


Рис. 246. Лабиринтъ у Anabas; жаберная крышка и прилегающая часть стѣнокъ тѣла удалены. Въ *A*—лабиринтовый мѣшокъ закрытъ, въ *B*—вскрытъ. *1* первая жаберная дуга. По Геннингеру.

полость. Кожный покровъ лабиринтовой косточки, а также стѣнокъ полости чрезвычайно богатъ капиллярами; кровь поступаетъ въ нихъ изъ жаберныхъ венъ 1-ой и 2-ой жаберныхъ дугъ; она насыщается здѣсь кислородомъ и затѣмъ по головной венѣ возвращается къ сердцу. Что эти рыбы дышатъ не только при помощи жабръ, но и непосредственно, вдыхая атмосферный воздухъ, подтверждается какъ наблюденіями, такъ и опытами. Онѣ отъ времени до времени выплываютъ на поверхность, чтобы глотать воздухъ; Anabas, напр., дѣлаетъ это черезъ каждыя три минуты. Въ прокипяченой водѣ онъ можетъ жить неопредѣленно долгое время, но долженъ выплывать на поверхность еще чаще; напротивъ, онъ погибаетъ въ самой чистой, богатой кислородомъ водѣ, если при помощи сѣтки не давать ему подыматься на поверхность за воздухомъ. Эти особенности стоятъ въ соотвѣтствіи съ образомъ жизни лабиринто-жаберныхъ рыбъ; всѣ онѣ представляютъ въ большей или меньшей степени обитателей болотъ: многія изъ нихъ способны выдержать временное высыханіе водоемовъ въ періодъ засухи; нѣкоторыя могутъ оставаться внѣ воды на 5 дней, а относительно Anabas извѣстно, что она можетъ предпринимать большія переходы по сушѣ.

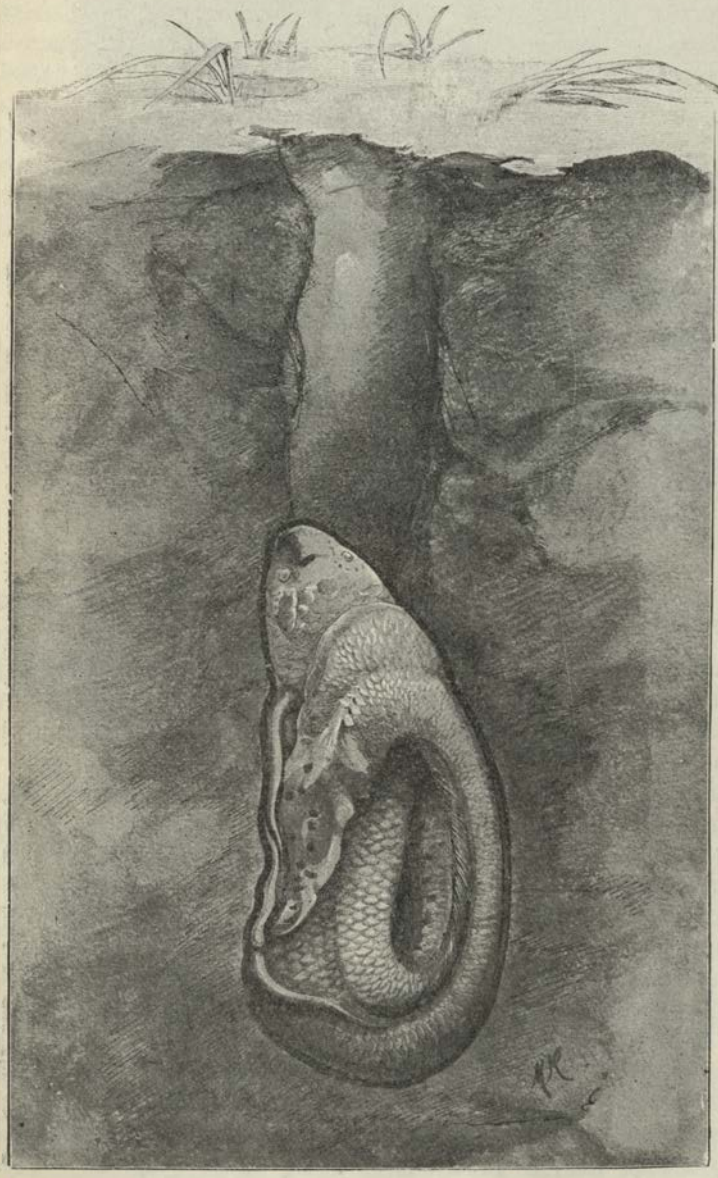


Рис. 247. Вертикальный разрѣзъ дна высохшаго болота, прошедшій черезъ мѣсто съ Protopterus annectens Ow. (Африка).

Третій способъ воздушнаго дыханія мы встрѣчаемъ у двоякодышащихъ рыбъ (Dipnoi); у нихъ служитъ для дыханія, кромѣ жабръ, плавательный пузырь. Его слизистая оболочка вся покрыта выступами въ видѣ петель, и поэтому имѣетъ очень большую поверхность; она богато снабжена капиллярами и напоминаетъ слизистую оболочку легкихъ у нѣкоторыхъ земноводныхъ. Ceratodus (австралійская двоякодышащая рыба) черезъ каждые 40 минутъ выплываетъ на поверхность воды, чтобы обновить запасъ воздуха въ плавательномъ пузырѣ; поглощая воздухъ, рыба издаетъ характерные глухіе звуки, напоминающіе хрюканье. Воздушное дыханіе позволяетъ ей переносить жаркое время года, когда вода въ болотахъ, въ которыхъ она живетъ, бываетъ совершенно испорчена разлагающимися мертвыми рыбами и водо-

рослями. Африканская болотная рыба Protopterus (рис. 247) въ періодъ засухи зарывается въ илъ и впадаетъ въ спячку, впродолженіе которой дышетъ исключительно плавательнымъ пузыремъ.

Земноводныя на личиночныхъ стадіяхъ тоже дышатъ жабрами (рис. 266, 10); но только постоянножаберныя (Perennibranchiata), къ которымъ между прочимъ принадлежатъ протей, живущій въ Адельсбергскомъ гротѣ и въ другихъ пещерахъ Каринтіи (Proteus anguineus Laur.) и японская исполинская саламандра (Megalobatrachus maximus Schleg.), сохраняютъ жаберное дыханіе вмѣстѣ съ легочнымъ на всю жизнь. У земноводныхъ обыкновенно бываютъ 3 пары вѣтвистыхъ, перистыхъ жабръ, возлѣ которыхъ расположены жаберныя щели; послѣднихъ у личинокъ бываетъ 4 пары, у Perennibranchiata отъ одной до трехъ. Жабры земноводныхъ какъ по своему положенію, такъ и по происхожденію отъ эктодермы вполнѣ соотвѣтствуютъ жабрамъ селахій и костистыхъ рыбъ; что касается эндодермальныхъ жабръ, то онѣ встрѣчаются лишь въ видѣ рудиментарныхъ образованій — жаброобразныхъ, поперечныхъ ребрышекъ на стѣнкѣ жаберныхъ отверстій. У личинокъ безхвостыхъ земноводныхъ жабры сначала открыты и, какъ у большинства хвостатыхъ земноводныхъ, остаются такими вплоть до наступленія метаморфозы; но при дальнѣйшемъ развитіи жабры закрываются складками кожи, образующими подобно жабернымъ крышкамъ рыбъ, особую околожаберную полость. У африканской лягушки Xenopus каждая околожаберная полость открывается наружу своимъ отверстіемъ; у личинокъ жерлянки (Bombinator) и повитухи (Alytes) оба отверстія сливаются въ одно, расположенное на нижней сторонѣ. у остальныхъ нашихъ безхвостыхъ земноводныхъ обѣ жаберныя полости соединяются поперечнымъ проходомъ и открываются однимъ отверстіемъ на лѣвой сторонѣ тѣла. При дальнѣйшемъ развитіи первоначальныя «наружныя» жабры постепенно исчезаютъ, а на ихъ мѣстѣ выростаютъ такія-же новыя «внутреннія»; между тѣми и другими нѣтъ никакого принципіальнаго различія. Дыханіе совершается совершенно такъ же, какъ и у рыбъ; вдыханіе происходитъ при помощи раскрыванія рта, оттягиванія дна ротовой полости и подниманія боковыхъ стѣнокъ жаберной коробки; выдыханіе—при помощи обратныхъ движеній. Во время метаморфоза жабры исчезаютъ, жаберныя щели закрываются и изъ нихъ сохраняется только передняя, между челюстной и подъязычной дугой, которая превращается въ среднее ухо и въ евстахіеву трубу. Вмѣстѣ съ этими измѣненіями животныя оставляютъ воду и начинаютъ дышать только легкими.

Признаки существованія жабернаго аппарата сохранились даже у такихъ позвоночныхъ, которыя никогда не дышатъ жабрами, какъ пресмыкающіяся, птицы, млекопитающія. Они ясно обнаруживаются во время эмбріональнаго развитія: у зародышей отъ передней кишки отходятъ глоточные карманы, числомъ 5 (у млекопитающихъ 4), которые иногда прорываются наружу и превращаются въ настоящія жаберные щели (рис. 34, стр. 62). Образованіе глоточныхъ дугъ и ихъ скелета, а также расположеніе ихъ сосудовъ то же, что у рыбъ. Отсутствуютъ лишь сами органы дыханія—жаберныя листочки. Весь аппаратъ можно считать унаслѣдованнымъ отъ дышавшихъ жабрами рыбообразныхъ предковъ. Съ измѣненіями отдѣльныхъ частей его, соотвѣтственно съ измѣненіями ихъ отправленій, мы отчасти уже познакомились, (стр. 307 и сл.), отчасти встрѣтимся еще впослѣдствіи.

в) Воздушное дыханіе у позвоночныхъ.

Мы видѣли, какъ во многихъ крупныхъ группахъ животныхъ, у раковъ, улитокъ и рыбъ, наряду съ первоначальнымъ воднымъ дыханіемъ можетъ развиваться дыханіе воздушное и иногда даже вытѣсняетъ первое. Атмосферный воздухъ, содержащій въ себѣ болѣе кислорода, чѣмъ вода, облегчаетъ газообмѣнъ; поэтому то тамъ, то здѣсь мы встрѣчаемъ у животныхъ какъ-бы «попытки» ввести этотъ способъ дыханія, но такія попытки «вполнѣ удались» только наземнымъ улиткамъ, наземнымъ членистоногимъ (многоножкамъ, насѣкомымъ и паукамъ) и наземнымъ позвоночнымъ. Болѣе значительный обмѣнъ газовъ при дыханіи у наземныхъ животныхъ сравнительно съ дыханіемъ у водяныхъ

былъ доказанъ цифровыми данными въ опытахъ Жоліе и Реньяра. Если вычислить вѣсъ углекислоты, выдѣляемой животнымъ впродолженіе часа на каждый граммъ своего тѣла, то окажется, что наземныя животныя выдѣляютъ углекислоты въ десятки, сотни разъ больше водяныхъ. Вотъ эти цифры:

Медицинская пьявка выдѣляетъ 0,03—0,08 миллиграммовъ углекислоты въ часъ, устрица—0,02, ракушка—0,05, рѣчной ракъ—0,06, Gammarus (бокоплавъ)—0,18, Scyllium stellare L. больш. (акула-собачка)—0,09, линь—0,06, гальянъ—0,22; а вотъ тѣ же величины для наземныхъ животныхъ: ящерица—2,81 мгр., курица—22, теленокъ—7,8, кроликъ—14, и человѣкъ—6,48. Съ помощью кислорода проявляется потенціальная энергія, скрытая въ питательныхъ веществахъ. Такимъ образомъ, болѣе сильный газообмѣнъ и связанное съ нимъ повышеніе энергіи и работоспособности даютъ наземнымъ животнымъ важное преимущество въ борьбѣ за существованіе. Неудивительно поэтому, что наземныхъ животныхъ вообще несравненно больше водныхъ: изъ 412.600 извѣстныхъ до сихъ поръ видовъ многоклѣточныхъ животныхъ 330,250, т. е. болѣе $^4/_5$ приходится на долю дышащихъ атмосфернымъ воздухомъ.

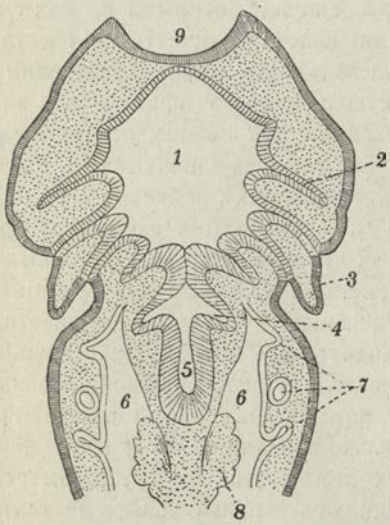


Рис 248. **Горизонтальный продольный разрѣзъ черезъ переднюю половину тѣла личинки земноводнаго.** *1* дыхательный отдѣлъ кишечника, *2* жаберные карманы, *3* жабры, *4* зачатки легкихъ, *5* кишечникъ, *6* полость тѣла, *7* канальцы переднихъ почекъ и ихъ отверстія въ полость тѣла, *8* сплетеніе сосудовъ (glomus) переднихъ почекъ, *9* ротовое углубленіе. По Гётте.

При разсмотрѣніи органовъ воздушнаго дыханія мы прежде всего остановимся на легкихъ позвоночныхъ, такъ какъ по своему возникновенію они тѣсно примыкаютъ къ жабрамъ. Напр., у головастиковъ зачатокъ легкихъ расположенъ сейчасъ же за послѣдней парой жаберныхъ кармановъ кишечника и морфологически равнозначенъ послѣднимъ. И дѣйствительно, у миногъ за послѣдней, 8-ой парой жаберныхъ мѣшковъ, открывающейся еще наружу, расположены двѣ пары рудиментарныхъ мѣшковъ, изъ которыхъ самая задняя находится цѣликомъ внутри полости тѣла, и напоминаетъ зачатокъ легочнаго аппарата земноводныхъ (рис. 248). Поэтому можно представить себѣ, что легкія земноводныхъ возникли изъ шестой пары ихъ жаберныхъ кармановъ. Несомнѣнно, что эти легкія гомологичны легкимъ пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ. Подобнымъ же образомъ развился повидимому плавательный пузырь у ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ. Хотя онъ по большей части непарный и расположенъ надъ кишечникомъ ближе къ спинѣ, но бываетъ и парнымъ, какъ, напр., у двоякодышащихъ рыбъ Protopterus и Lepidosiren, а у Polypterus (одна изъ ганоидныхъ рыбъ) онъ не только парный, но и расположенъ подъ кишечникомъ. Кромѣ того, и плавательный пузырь, расположенный надъ кишечникомъ, не всегда соединяется съ верхней стороной его: у Ceratodus (третій родъ современныхъ двоякодышащихъ рыбъ) плавательный пузырь открывается въ кишечникъ съ брюшной стороны. Перемѣщеніе пузыря на спину не трудно объяснить требованіями равновѣсія (ср. выше стр. 176). Такимъ образомъ, мы видимъ, что легкія и плавательный пузырь имѣютъ одинаковое происхожденіе и возникли изъ рудиментарныхъ жаберныхъ кармановъ, но развитіе ихъ шло разными путями. Эти жаберныя карманы соотвѣтственно своему новому назначенію разрослись въ воздушные резервуары; они служатъ теперь или гидростатическимъ аппаратомъ и развиваются въ плавательный пузырь, или для дыханія и превращаются въ легкія. Легочное дыханіе могло первоначально служить лишь дополненіемъ къ жаберному, какъ это видимъ у двоякодышащихъ рыбъ; но, затѣмъ, какъ у высшихъ позвоночныхъ, легкія становятся единственными органами дыханія.

Оба легкія сообщаются съ передней кишкой однимъ общимъ отверстіемъ. Эта общая трубка у земноводныхъ очень коротка: оба легочные мѣшка начинаются сейчасъ

же у входа въ горло. Начиная съ пресмыкающихся, появляется общее дыхательное горло или трахея, которая дѣлится на двѣ трубки—бронхи, ведущія въ легкія. У земноводныхъ въ короткой общей трубкѣ залегаютъ два хряща, которые какъ по своему расположенію сравнительно съ глоточными дугами, такъ и по соединенію посредствомъ мышцъ съ предыдущей дугой являются остатками седьмой глоточной дуги (пятой жаберной). Это служитъ лишнимъ подтвержденіемъ происхожденія легкихъ изъ 6-ой пары жаберныхъ кармановъ.

У протея (Proteus) эти хрящи образуютъ одно цѣлое, у другихъ земноводныхъ они уже дѣлятся на части и даютъ начало двумъ постоянно встрѣчающимся у позвоночныхъ образованіямъ: перстневидному хрящу, который охватываетъ начало горла, и обоимъ черпаловиднымъ крящамъ. Тѣ и другіе вмѣстѣ образуютъ примитивную гортань, въ родѣ, напр., гортани лягушекъ. Оба черпаловидныхъ хряща двигаются при помощи особыхъ мускуловъ и натягиваютъ двѣ прикрѣпленныя къ нимъ складки слизистой оболочки, называемыя голосовыми связками, при чемъ щель, черезъ которую проходитъ воздухъ, суживается. Когда воздухъ съ силою проходитъ сквозь узкую щель, то въ немъ возникаютъ стоячія волны, и, такимъ образомъ, получаются звуки, какъ въ язычковыхъ музыкальныхъ трубахъ. Путемъ отдѣленія отъ кольцеобразнаго перстневиднаго хряща образовались, вѣроятно, дальнѣйшія хрящевыя кольца, которыя у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ служатъ опорой для стѣнокъ горла и бронхъ и не позволяютъ имъ спадаться; у птицъ эти кольца могутъ отчасти окостенѣвать. У млекопитающихъ три пары заднихъ глоточныхъ дугъ принимаютъ участіе въ образованіи дыхательныхъ путей; изъ этихъ дугъ четвертая и пятая сливаются въ щитовидный хрящъ, помѣщающійся надъ первоначальною гортанью, благодаря чему звуковой отдѣлъ ея оказывается расположеннымъ уже въ глубинѣ ея и защищеннымъ отъ поврежденій. Шестая глоточная дуга превращается въ надгортанникъ. Первоначальная мѣшкообразная форма легкихъ сохранилась вполнѣ только у хвостатыхъ земноводныхъ (напр., у тритона), у которыхъ легкія обладаютъ совершенно гладкими внутренними стѣнками. У остальныхъ земноводныхъ и у самаго низшаго изъ пресмыкающихся—Sphenodon (рис. 250 A) полость легкаго также еще неподраздѣлена, а общая, но стѣнки ея уже покрыты ячеистой сѣтью складокъ. Послѣднія у высшихъ формъ все болѣе развиваются, а общая полость легкаго все болѣе уменьшается; легкія нельзя уже сравнивать съ мѣшками: они становятся скорѣе похожими на губку. Впрочемъ, и при столь сложномъ строеніи легкихъ внутренняя полость ихъ въ началѣ развитія бываетъ весьма простой: она образуетъ непосредственное продолженіе полости бронха, ведущаго въ легкое, и можетъ быть названа легочнымъ отдѣломъ бронха, въ отличіе отъ внѣлегочнаго. Изъ нея образуются потомъ выпячиванія, которыя становятся вторичными полостями или легочными дольками; въ нихъ повторяется тотъ же процессъ, въ результатѣ котораго получаются дольки второго порядка или легочныя воронки, а изъ послѣднихъ, при дальнѣйшемъ такомъ же разростаніи поверхности, получаются полости третьяго порядка или легочныя альвеолы (рис. 249 и 250).

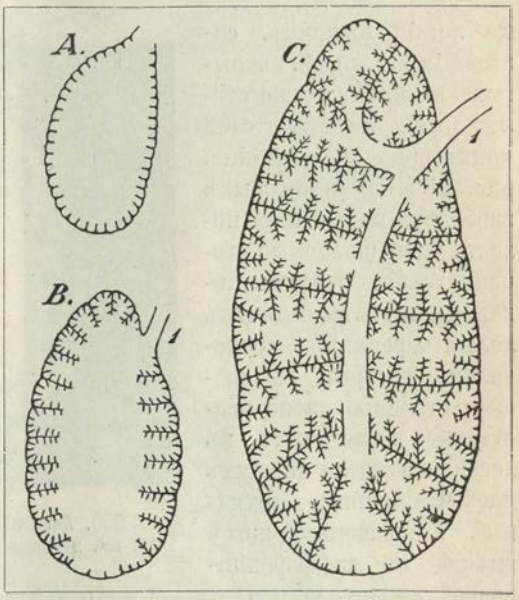


Рис. 249. Схематичное изображеніе постепеннаго разростанія внутренней поверхности легкаго. *1* бронхъ.

Такимъ образомъ, образованіемъ перегородокъ внутренняя легочная полость не только

не съуживается, а, наоборотъ, расширяется по мѣрѣ того, какъ изъ начальнаго бронха образуются дальнѣйшія полости. Дифференцировка, впрочемъ, не идетъ обязательно одинаково во всѣхъ частяхъ легкихъ; часто,—въ особенности на заднемъ концѣ,—легкія сохраняютъ форму мѣшковъ со слабо дифференцированными стѣнками (рис. 250 C и 254).

Легкія земноводныхъ еще очень просты, но не у всѣхъ строеніе ихъ одинаково. У тритона, напр., легочныя стѣнки еще совершенно гладки; у большинства другихъ, напр. у лягушекъ, стѣнки ихъ обыкновенно покрыты ячейками; наконецъ, у чесночницы (Pelobates), у которой легкія наиболѣе развиты, онѣ напоминаютъ собою уже органы дыханія пресмыкающихся. У послѣднихъ также можно различать разныя ступени развитія: на самой нисшей находятся легкія Sphenodon (рис. 250 A), а также легкія ящерицъ, состоящія изъ долей, покрытыхъ ячейками; выше стоятъ легкія представителей мониторовъ (Varanidae, рис. 250 C), у которыхъ свободная внутренняя полость уменьшилась до степени узкаго бронха; наконецъ, всего выше стоятъ легкія черепахъ и крокодиловъ, которыя по своему строенію непосредственно примыкаютъ къ легкимъ птицъ и низшихъ млекопитающихъ (ехидны). У млекопитающихъ вмѣстѣ съ дифференцировкой происходитъ наружное подраздѣленіе ихъ на рядъ болѣе крупныхъ лопастей.

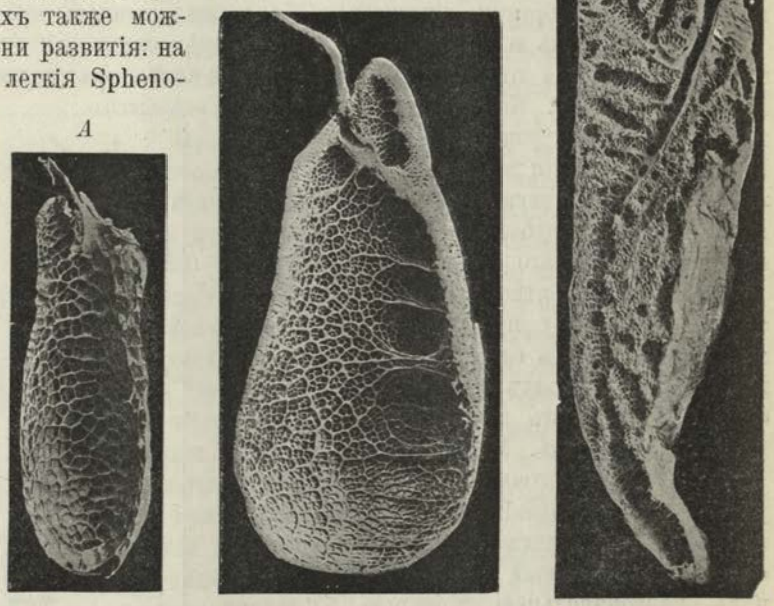


Рис. 250. Легкія пресмыкающихся, разрѣзанныя вдоль. *A*—Sphenodon, *B* одной изъ наземныхъ атамъ (Uromastix), *C* варана (Varanus bengalensis Daud.).

Вообще говоря, форма легкихъ болѣе или менѣе зависитъ отъ формы тѣла. У саламандръ они уже, чѣмъ у лягушекъ; у черепахъ легкія коротки и широки, у ящерицъ и въ особенности у змѣй, наоборотъ,—вытянуты и узки. Далѣе, узость полости тѣла можетъ вызвать атрофію одного изъ легкихъ. Такъ, змѣи имѣютъ одно легкое за исключеніемъ только крупныхъ питоновъ и удавовъ, сохранившихъ оба легкія; то же находимъ мы и у другихъ змѣевидныхъ пресмыкающихся: у мѣдяницы (Anguis) лѣвое легкое приблизительно на одну треть меньше праваго; у ящерицъ изъ семейства амфисбеновыхъ (Amphisbaenidae), наоборотъ, очень мало правое легкое, лѣвое же развито нормально; у безногихъ червеобразныхъ червягъ (Gymnophiona) болѣе развито опять—правое легкое. У млекопитающихъ, благодаря положенію сердца ближе къ лѣвой сторонѣ грудной клѣтки, лѣвое легкое меньше праваго.

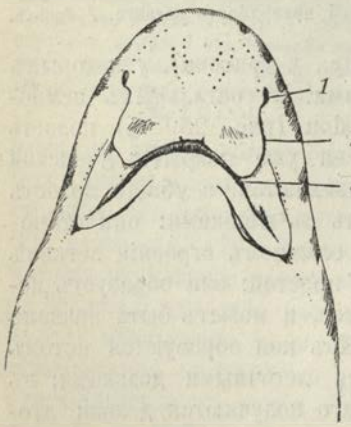


Рис. 251. Нижняя сторона головы акулы (Scyllium). Отъ каждой носовой ямки (*1*) ведетъ желобокъ, прикрытый складкою кожи (*2*) къ ротовому отверстію (*3*).

Для дыханія обновленіе воздуха въ легкихъ—крайне важно. Если бы при выдыханіи изъ легкихъ могъ вытѣс-

няться весь воздухъ и замѣнялся бы при вдыханіи свѣжимъ, то условія дыханія были бы чрезвычайно благопріятными. Но это абсолютно не возможно, потому что нѣжныя легочныя стѣнки, богатыя кровеносными сосудами не выдержали-бы такого энергичнаго сжатія. При выдыханіи воздухъ удаляется изъ легкихъ лишь отчасти, и вновь вдыхаемый свѣжій воздухъ смѣшивается съ «остаточнымъ», въ которомъ много углекислоты и мало кислорода. Раньше мы указывали на то, что наземныя животныя располагаютъ во много разъ бо́льшими массами кислорода по сравненію съ водяными животными. Теперь мы должны сдѣлать поправку, а именно—говоря о газообмѣнѣ въ легкихъ, нужно имѣть въ виду не атмосферный воздухъ, состоящій на $^1/_5$ изъ кислорода, а воздухъ въ легкихъ, который гораздо бѣднѣе кислородомъ. Быть можетъ, конечный отдѣлъ легкихъ пресмыкающихся, имѣющій болѣе простое строеніе и болѣе бѣдный кровеносными сосудами (рис. 254), служитъ именно для оттѣсненія туда бо́льшей части остаточнаго воздуха, и болѣе энергично дышащія части легкаго пользуются тогда воздухомъ, болѣе богатымъ кислородомъ, пока снова не получается равномѣрная газовая смѣсь. Впрочемъ, такое приспособленіе имѣетъ значеніе лишь при наличности общей легочной полости; если же бронхи вѣтвятся, то остаточный воздухъ долженъ распредѣляться равномѣрно по всѣмъ направленіямъ.

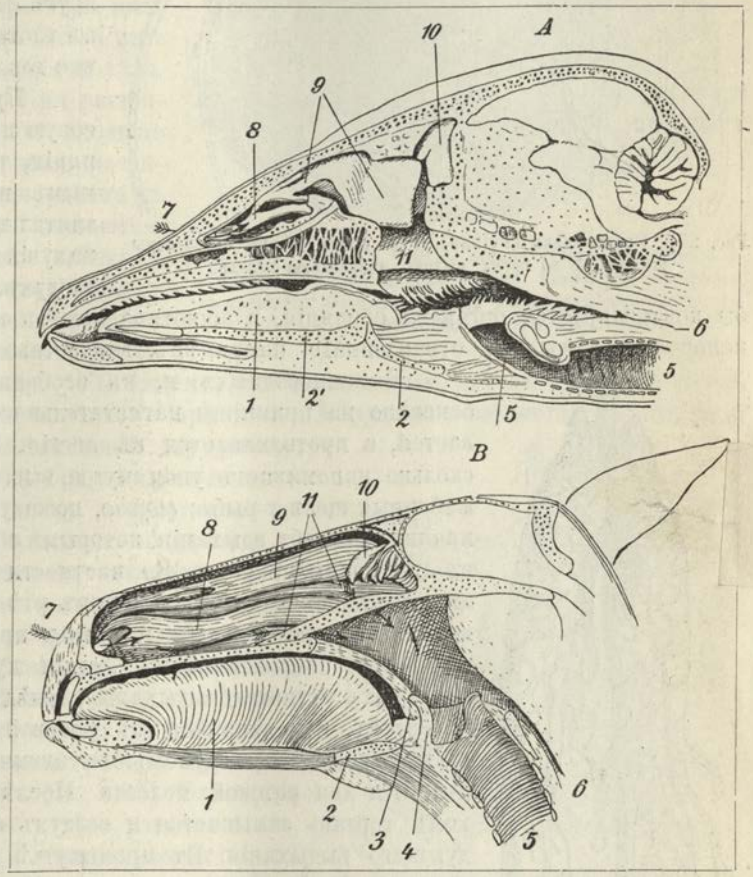


Рис. 252. Продольный разрѣзъ черезъ голову гуся (*A*) и лошади (*B*). *1* языкъ, *2* подъязычная кость, *2'* os entoglossum, *3* мягкое нёбо, *4* надгортанникъ, *5* дыхательное горло, *6* пищеводъ, *7* ноздри (обозначены стрѣлкой), *8—10* носовыя раковины, *11*—хоаны (въ *B* обозначены стрѣлкой). *A* по Гепперту, *B* по Элленбергеру—съ измѣненіями.

Воздухъ при дыханіи наземныхъ позвоночныхъ поступаетъ въ тѣло по иному пути, чѣмъ служащая для дыханія вода у рыбъ. Вода вводится черезъ ротъ, воздухъ же поступаетъ въ легкія вообще черезъ носовую полость. Это возможно, благодаря развитію хоанъ, т. е. соединенія между обонятельными ямками и ротовой полостью: у селахій отъ каждой носовой ямки ко рту идетъ желобокъ, прикрытый складкою кожи (рис. 251); изъ другихъ рыбъ хоаны встрѣчаются только у двоякодышащихъ рыбъ. Внутреннее отверстіе хоанъ лежитъ у нихъ и у земноводныхъ въ самой передней части свода ротовой полости, такъ что путь воздуха и пищи на значительномъ протяженіи совпадаютъ. У нѣкоторыхъ пресмыкающихся и птицъ (рис. 252 A, II), вслѣдствіе образованія костнаго нёба изъ разростающихся въ стороны, въ видѣ пластинокъ, нёбныхъ костей, отдѣляющихъ верхнюю часть ротовой полости отъ остальной ея части, хоаны отодвигаются назадъ, придвигаясь ко входу въ дыхательное горло.

Наконецъ, у млекопитающихъ задній край твердаго неба продолжается въ особую

*

кожную складку, въ мягкое небо (рис. 252 В, 3), которое примыкаетъ къ надгортаннику (4) и такимъ образомъ путь воздуха и путь пищи оказываются теперь вполнѣ раздѣленными, что весьма важно для животныхъ, мелко разжевывающихъ свою пищу. Проглатываемая пища проходитъ по обѣ стороны надгортанника; только у приматовъ мягкое нёбо и надгортанникъ не соприкасаются другъ съ другомъ, и пища проходитъ въ глотку надъ входомъ въ дыхательное горло.

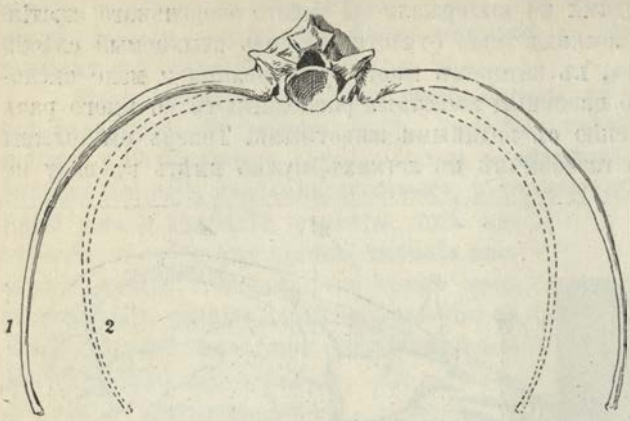


Рис. 253. Ребра удава (Python). *1* во время вздоха, направлены впередъ, *2* во время выхода, направлены назадъ.

Прохожденіе воздуха черезъ носовую полость весьма важно для обонянія, такъ какъ вмѣстѣ съ вдыхаемымъ воздухомъ къ обонятельному эпителію постоянно приносятся и пахучія вещества; такимъ образомъ, воздухъ, служащій для дыханія, какъ бы контролируется органомъ обонянія, и животное можетъ во время избѣгнуть вдыханія испорченнаго воздуха, отравленнаго, напримѣръ, гнилостными газами.


Рис. 254. Легкія хамелеона. По Видерсгейму.

У земноводныхъ и, въ особенности, у лягушекъ вдыханіе основано на принципѣ нагнетательнаго насоса; воздухъ не всасывается, а проталкивается въ легкія. Этотъ способъ вдыханія нѣсколько напоминаетъ упомянутое выше продавливаніе воды черезъ жаберныя щели у рыбъ; можно, пожалуй, сказать, что животное сохранило способъ вдыханія, которымъ обладало при дыханіи жабрами въ личиночный періодъ. Въ частности у лягушки дыханіе происходитъ такъ: сначала при закрытомъ ртѣ ротовая полость наполняется воздухомъ черезъ ноздри и хоаны, при помощи опусканія ея дна; послѣ того опоражниваются легкія путемъ сокращенія мускуловъ брюшныхъ стѣнокъ (выдыханіе); вслѣдъ затѣмъ ноздри замыкаются, и воздухъ, находившійся въ ротовой полости и не смѣшавшійся съ выдыхаемымъ воздухомъ, выталкивается въ легкія при помощи поднятія дна ротовой полости. Послѣ наполненія легкихъ воздухомъ гортань замыкается и воздухъ остается въ легкихъ до слѣдующаго выдыханія. Въ промежуткѣ между двумя вдыханіями лягушка освѣжаетъ воздухъ, находящійся въ ротовой полости путемъ непрерывныхъ колебаній стѣнокъ горла. Подъ эпителіемъ, выстилающимъ полость рта, находится густая сѣть капилляровъ, отдающихъ отъ себя слѣпые выступы въ промежутки между клѣтками эпителія. Такимъ образомъ, кровь очень близко подходитъ къ поверхности эпителія, и здѣсь происходитъ также газообмѣнъ—поглощеніе кислорода и выдѣленіе углекислоты.

Земноводныя дышатъ не только при помощи легкихъ и ротовой полости, но и черезъ свою мягкую кожу. У лягушекъ диффузное дыханіе развито слабо: въ то время, какъ при обычномъ дыханіи поглощается въ часъ на 1 килогр. тѣла до 450 куб. сант. кислорода, при кожномъ дыханіи, при тѣхъ же отношеніяхъ, поглощается только 70—80 куб. сант. кислорода. Тѣмъ не менѣе въ періодъ спячки, когда обмѣнъ веществъ идетъ слабо, диффузное дыханіе оказывается вполнѣ достаточнымъ, и лягушка можетъ для зимовки зарываться въ илъ на днѣ бассейновъ.

Конечно, кожное дыханіе возможно только при развитіи сѣти капиллярныхъ сосу-

довъ подъ эпидермисомъ и идетъ тѣмъ съ большей энергіей, чѣмъ болѣе развита эта сѣть. Многія изъ саламандровыхъ вполнѣ удовлетворяются дыханіемъ черезъ кожу и ротовую полость, такъ какъ легкія у нихъ совершенно атрофировались; такъ, у относящагося сюда Spelerpes (рис. 139, стр. 196) слой подкожныхъ капиллярныхъ сосудовъ развитъ втрое сильнѣе, чѣмъ у дышащей легкими огненной саламандры.

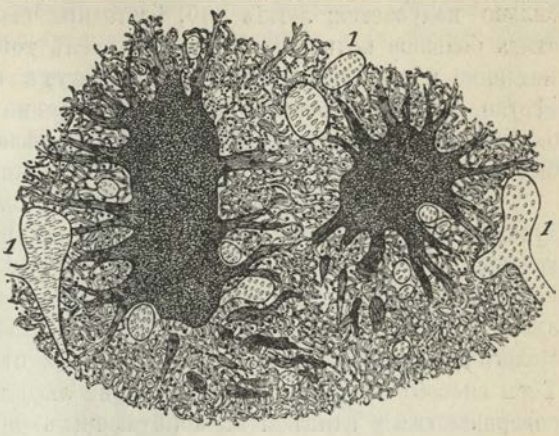


Рис. 255. Разрѣзъ черезъ легкое птицы съ инъецированными воздухоносными путями. Видны два парабронха, развѣтвленія которыхъ связаны тончайшими воздушными капилярами. *1* кровеносные сосуды. По Фяшеру.

Совершенно другой характеръ имѣетъ дыханіе пресмыкающихся. Здѣсь ритмически измѣняется объемъ полости тѣла, въ которой находятся легкія. При расширеніи этой полости атмосферное давленіе вгоняетъ воздухъ въ эластичныя, растяжимыя легкія; наоборотъ, одновременно съ сокращеніемъ полости, легкія спадаются, благодаря находящимся въ ихъ стѣнкахъ многочисленнымъ эластическимъ волокнамъ, которыя при расширеніи легкихъ были растянуты. При спаденіи легкихъ воздухъ изъ нихъ выталкивается. Мы видимъ, что въ данномъ случаѣ вдыханіе и выдыханіе основано на совершенно иномъ принципѣ: воздухъ не вгоняется въ легкія, а всасывается. Механизмъ, выполняющій эту работу, имѣетъ слѣдующее устройство: ребра, которыя охватываютъ съ боковъ грудную клѣтку и сростаются на брюшной сторонѣ съ грудной костью, соединены со спиннымъ хребтомъ подвижно; въ состояніи покоя онѣ идутъ косо назадъ, а при сокращеніи поднимающихъ ребра междуреберныхъ мышцъ они передвигаются впередъ. При этомъ, благодаря особенностямъ ихъ сочлененій, концы каждой пары реберъ раздаются и вмѣстѣ съ тѣмъ немного опускаются, что яснѣе всего замѣтно у змѣй, у которыхъ концы реберъ не связываются съ грудной костью (см. рис. 253). Благодаря такому движенію реберъ, полость тѣла раздается особенно въ ширину, а отчасти увеличивается и въ вышину (т. е. въ спинно-брюшномъ направленіи). При такомъ движеніи грудная кость то удаляется, то опять приближается къ позвоночному столбу. У земноводныхъ дыханіе не можетъ происходить такимъ способомъ, такъ какъ ихъ ребра весьма коротки (ср. рис. 89 стр. 134). То же самое можно сказать и про черепахъ, у которыхъ ребра прочно срослись съ костянымъ спиннымъ щитомъ; полость тѣла ихъ расширяется, не благодаря движенію реберъ, а благодаря передвиженію чрезвычайно подвижного плечевого и тазового поясовъ; выдыханіе обуславливается сокращеніемъ брюшныхъ мускуловъ.

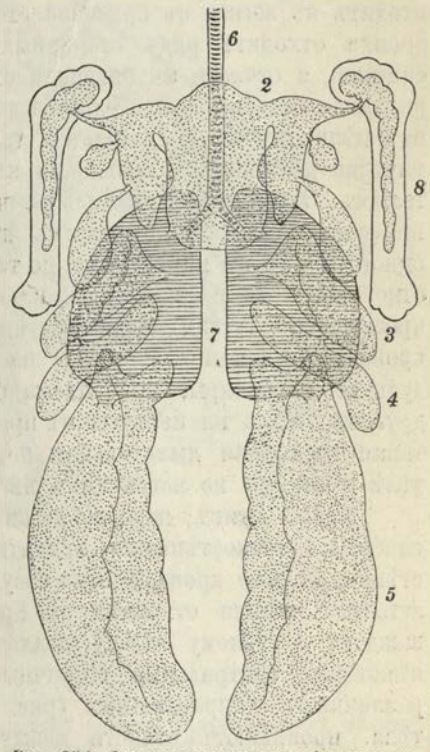


Рис. 256. Схема воздушныхъ мѣшковъ голубя. *2* межключичный мѣшокъ, *3* передніе и *4* задніе грудные мѣшки, *5* брюшные мѣшки, *6* горло, *7* легкія, *8* плечевая кость. По К. Г. Гейдеру.

Большая или меньшая частота вдыханій у пресмыкающихся стоитъ въ извѣстномъ отношеніи къ размѣрамъ животнаго: чѣмъ меньше послѣднее, тѣмъ быстрѣе и энергичнѣе оно дышетъ; подвижность самого животнаго тоже, конечно, не остается безъ вліянія. Такъ, у вялаго

и неповоротливаго хамелеона дыханіе чрезвычайно медленно: промежутокъ между двумя послѣдовательными вдыханіями достигаетъ получаса. При этомъ животное необыкновенно сильно надувается; легкія его, благодаря своимъ придаткамъ (рис. 254), способны вмѣстить большое количество воздуха; послѣ того впродолженіе многихъ минутъ хамелеонъ медленно и постепенно выпускаетъ воздухъ и принимаетъ нормальный видъ. Какъ извѣстно, окраска хамелеона весьма непостоянна и легко мѣняется въ зависимости отъ цвѣта окружающей среды; медленное дыханіе дѣлаетъ его еще менѣе замѣтнымъ; наоборотъ, быстрое дыханіе легко могло бы привлечь вниманіе его враговъ или добычи.

У пресмыкающихся, подобно земноводнымъ, кромѣ обычнаго способа вдыханія воздуха, встрѣчается и нагнетаніе воздуха съ помощью движеній горла. При нормальныхъ условіяхъ оно наблюдается только у хамелеона. У ящерицъ и черепахъ его до сихъ поръ наблюдали лишь при искусственномъ препятствіи движеніямъ реберъ,—но, можетъ быть, здѣсь наши наблюденіе еще недостаточны. На эту способность надо смотрѣть, какъ на физіологическій пережитокъ, унаслѣдованный отъ предковъ, напоминавшихъ земноводныхъ. Тотъ способъ дыханія, который мы наблюдали у пресмыкающихся, достигаетъ бо́льшаго совершенства у птицъ и млекопитающихъ но въ каждомъ изъ этихъ классовъ развитіе его шло своимъ путемъ

Дыханіе птицъ весьма своеобразно. Легкія птицъ почти совершенно утратили свою эластичность; вмѣстѣ съ необыкновеннымъ увеличеніемъ ихъ внутренней поверхности и съ сильнымъ развитіемъ ихъ сосудовъ они сдѣлались неподатливыми и такъ плотно прилегаютъ къ спинной стѣнкѣ грудной клѣтки, что ребра оставляютъ на ихъ спинной сторонѣ неисчезающія вдавленія. Послѣ раздѣленія дыхательнаго горла главный бронхъ входитъ въ легкое съ брюшной стороны, обыкновенно на границѣ второй трети его; отъ бронха отходитъ рядъ вторичныхъ вѣтвей, идущихъ, мало развѣтвляясь, отчасти къ спинной, а отчасти къ брюшной сторонѣ легкаго; отъ нихъ уже отходятъ параллельными рядами собственно дыхательныя части легкаго—парабронхи; ихъ толстыя стѣнки состоятъ цѣликомъ изъ дыхательной ткани и пронизаны радіально расходящимися, дихотомически дѣлящимися легочными канальцами, выстланными плоскимъ дыхательнымъ эпителіемъ. Эти легочные канальцы переходятъ въ сѣть тонкихъ воздушныхъ капилляровъ, при чемъ у хорошо летающихъ птицъ соединяются между собою не только капилляры одного и того же парабронха, но также—и притомъ на большомъ протяженіи—капилляры, относящіеся къ сосѣднимъ парабронхамъ (рис. 255); такимъ образомъ, получается общая чрезвычайно густая сѣть воздушныхъ капилляровъ, весьма тѣсно переплетающаяся съ кровеносными капиллярами. У плохо летающихъ, наземныхъ и плавающихъ птицъ воздушные капилляры, принадлежащіе различнымъ парабронхамъ, соединяются другъ съ другомъ только на небольшомъ протяженіи. Благодаря описанному устройству, получается такая громадная дыхательная поверхность, какой по отношенію къ занимаемому ею въ тѣлѣ мѣсту мы не встрѣчаемъ ни въ одной системѣ органовъ дыханія.

Легкія птицъ, подобно легкимъ хамелеона и нѣкоторыхъ другихъ пресмыкающихся, снабжены тонкостѣнными придатками, представляющими изъ себя выступы легочной стѣнки, бѣдные кровеносными сосудами (рис. 256); эти, такъ называемые, воздушные или легочные мѣшки отходятъ съ брюшной стороны каждаго легкаго въ числѣ пяти. Къ каждому легочному мѣшку подходитъ главный бронхъ, а также передніе дорзальные и нѣкоторые вентральные вторичные бронхи. Воздушные мѣшки идутъ черезъ тѣло по различнымъ направленіямъ (рис. 257): они лежатъ между внутренностями и стѣнками тѣла, проникаютъ отчасти между петлями кишекъ, заходятъ своими выростами подъ дужку и подъ лопатку, точно такъ же, какъ между большимъ и малымъ грудными мускулами ихъ отростки доходятъ до суставовъ, внѣдряются въ трубчатыя кости, пронизываютъ собою шейные позвонки,—однимъ словомъ, эти мѣшки широко распространяются по всему тѣлу птицы.

У нелетящей птицы дыхательный механизмъ работаетъ такъ же, какъ у пресмыкающихся: полость тѣла расширяется вслѣдствіе движенія реберъ. Ребра птицъ состоятъ

изъ двухъ частей: позвоночной, связанной съ позвоночнымъ столбомъ, и грудной, прикрѣпленной къ грудной кости; обѣ части сходятся подъ угломъ, и подвижно соединены между собою. Когда позвоночныя части реберъ подвигаются впередъ, грудная клѣтка раздается въ ширину, какъ у пресмыкающихся; а при увеличеніи угла между обѣими

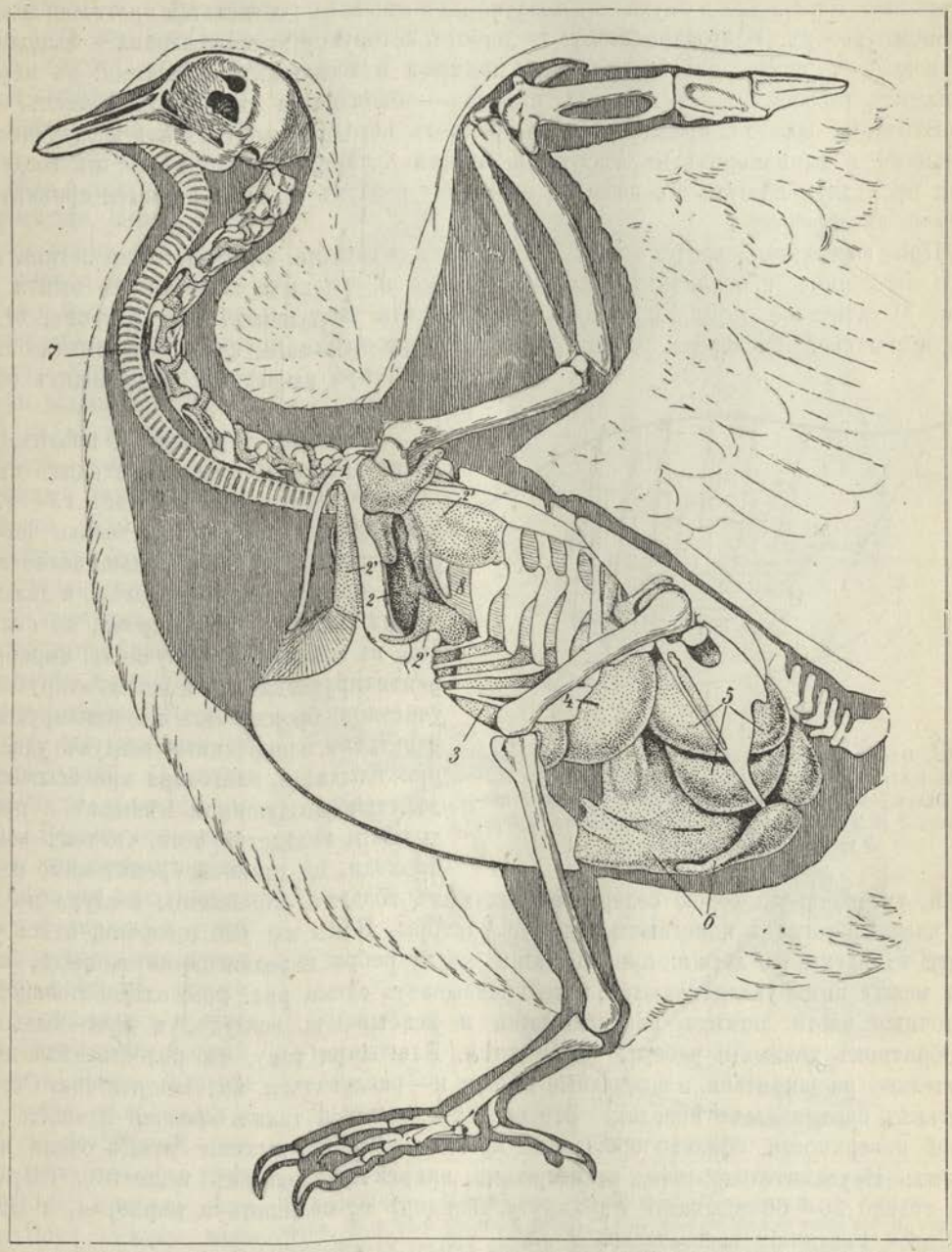


Рис. 257. Расположеніе воздушныхъ мѣшковъ въ тѣлѣ голубя. *1* шейный мѣшокъ, *2* межключичный мѣшокъ съ придаточною полостью *2'*, *3* и *4* передній и задній грудные мѣшки, *5* и *6* лѣвый и правый брюшные мѣшки, *7* дыхательное горло, *8* легкое. По Бр. Мюллеру.

частями реберъ грудная кость удаляется отъ позвоночнаго столба, и грудная клѣтка расширяется въ вертикальномъ направленіи (рис. 258). Значительное увеличеніе грудной полости при движеніи грудной кости зависитъ отъ величины грудной кости, заходящей у птицъ далеко назадъ. При ея движеніи приподнимается также часть брюшныхъ по-

кровов (между грудной костью и тазомъ). Благодаря всему этому, достигается значительное расширеніе полости тѣла. Разрѣженіе воздуха въ воздушныхъ мѣшкахъ, особенно въ трехъ большихъ заднихъ парахъ, сейчасъ же устраняется притокомъ воздуха, проходящаго черезъ легкія, въ воздушные мѣшки. Такъ происходитъ вдыханіе. Сжатіе полости тѣла и удаленіе воздуха изъ воздушныхъ мѣшковъ достигается противоположнымъ движеніемъ реберъ. Благодаря этому, та работа, которую у пресмыкающихся выполняютъ одни легкія, у птицъ раздѣлена между легкими и воздушными мѣшками: въ первыхъ производятъ газообмѣнъ, съ помощью вторыхъ—обновляется въ легкихъ воздухъ.

Входящій воздухъ прежде всего вытѣсняетъ негодный воздухъ изъ воздухоносныхъ канальцевъ и капилляровъ въ воздушные мѣшки и занимаетъ его мѣсто; въ воздушные мѣшки проходитъ воздухъ въ избыткѣ и поэтому воздухъ въ нихъ остается сравнительно богатымъ кислородомъ.

При выдыханіи, воздухъ изъ воздушныхъ мѣшковъ поступаетъ въ легкія, вытѣсняетъ изъ нихъ испорченный воздухъ наружу и, не имѣя возможности выйти сразу черезъ дыхательное горло, проходитъ черезъ сѣть воздушныхъ капилляровъ, отдавая послѣднимъ свой кислородъ. Итакъ, не только при вдыханіи, какъ у пресмыкающихся, но и при выдыханіи происходитъ обмѣнъ газовъ.

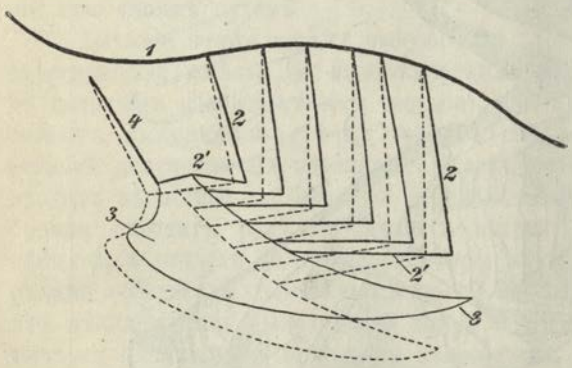


Рис. 258. Схема движенія реберъ и грудной кости при дыханіи у птицъ. Положеніе при выдыханіи обозначено полными линіями,—при вдыханіи—пунктирными линіями. *1* позвоночникъ, *2* и *2'* позвоночный и грудной участки реберъ, *3* грудная кость, *4* коракоидъ.

Дыханіе птицъ еще не вполнѣ изучено въ деталяхъ. Воздухъ входитъ въ воздушные мѣшки не черезъ всѣ 13—17 воздухоносныхъ трубокъ, а только черезъ 5 (съ каждой стороны). Большинство побочныхъ бронхъ кончается слѣпо и даже сѣть воздухоносныхъ капилляровъ, не связываетъ, въ большинствѣ случаевъ, парабронхъ вентилирующихся и и невентилирующихся участковъ бронхъ. Изъ невентилирующихся участковъ испорченный воздухъ удаляется при вдыханіи, благодаря присосывающему дѣйствію воздушныхъ мѣшковъ, а при выдыханіи вслѣдствіе того, что токъ воздуха, проходя, по главной бронхѣ мимо ихъ отверстій, увлекаетъ за собою содержащій въ нихъ воздухъ. Обновленію воздуха въ спинныхъ частяхъ легкихъ помогаютъ и другіе факторы. Какъ мы уже говорили, здѣсь ребра отчасти вдавлены въ легкія; при вдыханіи, когда ребра передвигаются впередъ, промежутки между ними увеличиваются, какъ показываетъ схема рис. 258; слѣдовательно, промежуточныя части легкихъ растягиваются и всасываютъ воздухъ, а при выдыханіи, при обратномъ движеніи реберъ,—сжимаются. Благодаря тому, что полость тѣла можетъ значительно расширяться, а воздушные мѣшки и—раздуваться, масса остаточнаго воздуха въ легкихъ сравнительно невелика. Это обстоятельство, а также большая площадь дыхательной поверхности, обильно орошаемой кровью, дѣлаетъ дыханіе птицъ очень интенсивнымъ. Неудивительно, что, несмотря на энергичный обмѣнъ веществъ, голубь дѣлаетъ только 30—60 вдыханій въ минуту, кондоръ 6, пеликанъ и марабу 4, а казуаръ изъ Новой Голландіи всего только 2—3.

Во время полета птицы дыханіе происходитъ иначе. Грудная кость является мѣстомъ прикрѣпленія летательныхъ мускуловъ; при полетѣ она не можетъ двигаться взадъ и впередъ,—а должна оставаться неподвижною, удерживаясь съ помощью реберъ. Какъ же въ такомъ случаѣ происходитъ дыханіе? Простой опытъ даетъ намъ отвѣтъ: если птица, напр., голубь или ворона, лежитъ спокойно на спинѣ, то хорошо видно, что во время дыханія подымается и опускается ея грудная кость. Если препятствовать этимъ движеніямъ, то вскорѣ наступаетъ удушье, и птица начинаетъ сильно безпокоиться; но если

посредствомъ мѣховъ направить сильную струю воздуха въ ноздри птицы, то вскорѣ дыхательныя движенія почти совершенно прекращаются, грудная клѣтка принимаетъ то положеніе, въ какомъ она находится при вдыханіи, и птица спокойно лежитъ, не обнаруживая признаковъ удушья. То же происходитъ и при полетѣ: тутъ, хотя и нѣтъ воздушной струи, но сама птица, перемѣщаясь, врѣзывается въ воздухъ, и результатъ получается тотъ же. Благодаря быстротѣ полета (15—90 метр. въ сек.), получается сильное движеніе воздуха, попадающаго при вытянутой впередъ головѣ птицы какъ разъ въ ноздри. Воздухъ входитъ внутрь тѣла и надуваетъ воздушные мѣшки. Нужно только, чтобы время отъ времени эти мѣшки опоражнивались, что и происходитъ путемъ сокращенія брюшныхъ мускуловъ. Хотя послѣднее не наблюдалось непосредственно, но за это говоритъ тотъ фактъ, что у летающихъ птицъ грудная кость никогда не заходитъ такъ далеко назадъ, какъ у нѣкоторыхъ бѣгающихъ, напр., у тинаму (Crypturus, ср. рис. 259), и такимъ образомъ для дѣятельности брюшныхъ мускуловъ остается достаточно мѣста; для дыханія же на землѣ такое удлиненіе грудной кости является выгоднымъ. Весьма сомнительно, чтобы при каждомъ взмахѣ крыла части воздушныхъ мѣшковъ у крылового сустава и между грудными мускулами попеременно расширялись и сжимались и тѣмъ самымъ производили бы смѣну воздуха. Чѣмъ быстрѣе летитъ птица, тѣмъ сильнѣе напираетъ встрѣчный воздухъ и, слѣдовательно, тѣмъ значительнѣе притокъ кислорода. Вотъ почему даже при самомъ быстромъ полетѣ птица не задыхается. Наоборотъ, если гонять птицу въ закрытомъ помѣщеніи, напр., въ комнатѣ, то скоро наступаетъ удушье, потому что птица при этомъ летаетъ подъ потолкомъ и по стѣнамъ и не получаетъ достаточно сильнаго встрѣчнаго (относительнаго) вѣтра.

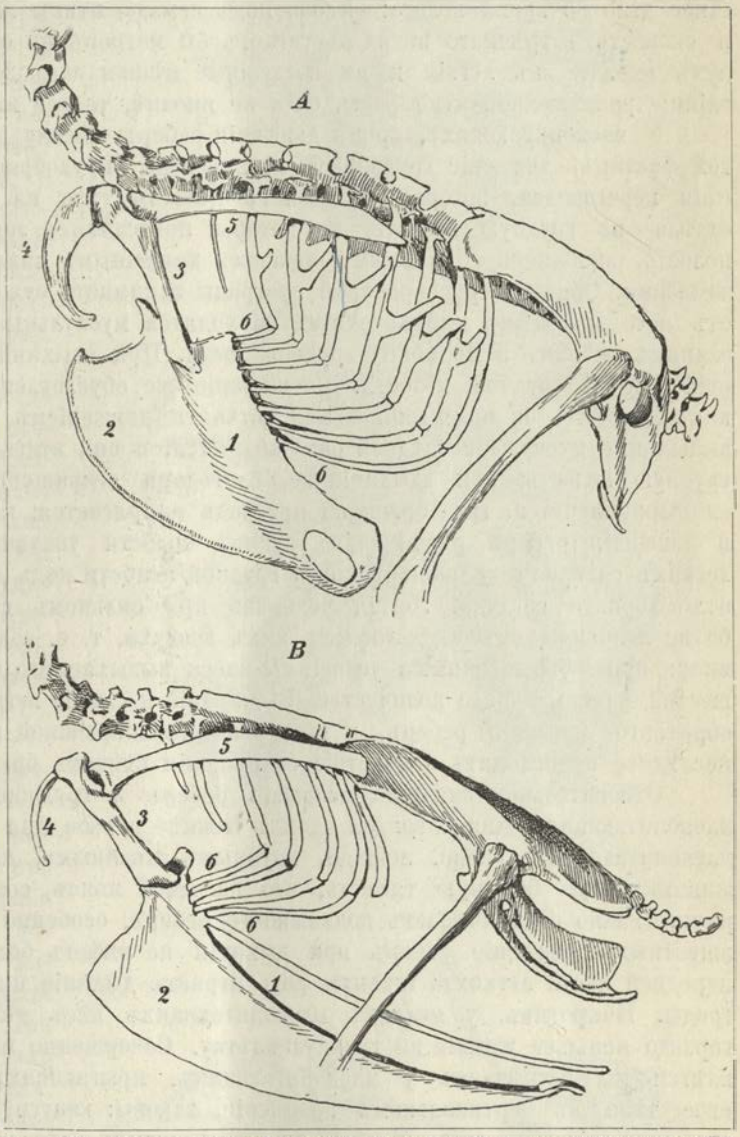


Рис. 259. **Скелетъ грудной коробки ястреба (*A*) и тинаму (Crypturus *B*).** *1* грудная кость, *2* гребешекъ грудной кости, *3* коракоидъ, *4* ключица, *5* лопатка, *6* грудной участокъ реберъ. Такое незначительное число реберъ, прикрѣпляющихся къ грудной кости и такое сближеніе нижнихъ концовъ ихъ другъ съ другомъ, какъ у тинаму, было бы очень невыгодно для летающей птицы, потому что грудная кость, служащая опорою для летательныхъ мышцъ, должна быть во время полета прочно укрѣплена.

Этимъ, быть можетъ, объясняется также способность птицъ подыматься на огромную

высоту (до 4000 метровъ и болѣе), совершая при этомъ громадную работу, тогда какъ млекопитающія уже на высотѣ 3000—4000 метровъ теряютъ силы и начинаютъ страдать отъ горной болѣзни. Опыты съ воздушнымъ насосомъ показываютъ, что въ разрѣженномъ воздухѣ птицы погибаютъ скорѣе млекопитающихъ. (Птицы—при давленіи 120 миллим., млекопитающія—при давленіи въ 40 миллим.) Голуби въ гондолѣ аэростата обнаруживали на большой высотѣ сильное недомоганіе и сидѣли, съежившись, съ закрытыми глазами. Иное дѣло во время полета: высоко надъ землею птицы летятъ съ громадной быстротой, и скорость встрѣчнаго вѣтра достигаетъ 50 метровъ въ секунду. Благодаря этому, воздухъ входитъ въ легкія и въ воздушные мѣшки подъ давленіемъ, и такимъ образомъ вліяніе разрѣженной атмосферы, если не вполнѣ, то все же отчасти устраняется.

У млекопитающихъ, кромѣ движенія реберъ обмѣну воздуха содѣйствуетъ еще другой факторъ—движеніе грудобрюшной преграды. Грудобрюшная преграда—это мускулистая перегородка, которая раздѣляетъ полость тѣла на два совершенно обособленные отдѣла—на грудную полость, въ которой помѣщаются легкія и сердце, и на брюшную полость, заполненную главнымъ образомъ кишечнымъ каналомъ и связанными съ нимъ железами. Средину грудобрюшной преграды занимаетъ сухожильный centrum tendineum; отъ него по всѣмъ направленіямъ расходятся мускульные пучки, прикрѣпляющіеся къ заднимъ ребрамъ и къ концу грудной кости. При вдыханіи здѣсь происходитъ расширеніе самой грудной полости. Расширеніе же обусловлено отчасти движеніемъ реберъ, какъ у птицъ и пресмыкающихся, отчасти движеніемъ грудобрюшной преграды. При выдыханіи мускулы послѣдней разслабляются, и она втягивается въ видѣ полушарія въ грудную полость; при вдыханіи-же, благодаря сокращенію ея мускуловъ, выпуклость ея выравнивается, грудобрюшная преграда напрягается; въ результатѣ такого движенія и движенія реберъ расширеніе грудной полости увеличивается. Эластичныя стѣнки легкихъ слѣдуютъ за расширеніемъ грудной полости подъ давленіемъ входящаго въ нихъ атмосфернаго воздуха. Легкія человѣка при сильномъ выдыханіи могутъ вытолкнуть болѣе половины вмѣщающагося въ нихъ воздуха, т. е. сократиться болѣе чѣмъ на половину; при обыкновенныхъ условіяхъ масса выдыхаемаго воздуха не превышаетъ одной шестой максимальнаго количества. Выдыханіе и сжатіе легкихъ совершается при помощи обратнаго движенія реберъ, и втягиванія грудобрюшной преграды въ грудную полость; послѣднее происходитъ вслѣдствіе сокращенія стѣнокъ брюшной полости.

Относительное значеніе движеній реберъ и грудобрюшной преграды не у всѣхъ млекопитающихъ одинаково: для однихъ важнѣе первое, для другихъ—второе. У крупныхъ млекопитающихъ, слона, лошади, крупныхъ жвачныхъ, переднія ноги должны выдерживать такую большую тяжесть, что плечевой поясъ, соединенный съ ними и съ ребрами, сильно ограничиваетъ подвижность реберъ, особенно переднихъ. Поэтому у такихъ животныхъ движеніе реберъ при дыханіи не имѣетъ большого значенія, особенно для передней части легкихъ; главную роль играетъ дыханіе при помощи грудобрюшной преграды. Напротивъ, у мелкихъ млекопитающихъ вѣсъ тѣла оказываетъ (относительно) гораздо меньшее вліяніе на грудную клѣтку. Совершенно иныя условія нагрузки грудной клѣтки мы встрѣчаемъ у млекопитающихъ, прыгающихъ, лазающихъ и держащихъ свое тѣло въ вертикальномъ положеніи, каковы: кенгуру, тушканчики, лѣнивцы, полуобезьяны, приматы и человѣкъ. Подвижность реберъ здѣсь ничѣмъ не ограничена, и движеніе реберъ играетъ при дыханіи, наряду съ движеніемъ грудобрюшной преграды, важную, иногда даже преобладающую роль. Также и у водныхъ животныхъ, напр., у морскихъ выдръ, тюленей и дельфиновъ движеніе реберъ при дыханіи не стѣсняется передними конечностями. У человѣка отношеніе между тѣмъ и другимъ дыханіемъ, между движеніемъ реберъ и движеніемъ грудобрюшной преграды, выяснено точно. Такъ, при поднятіи большихъ тяжестей у насъ работаетъ во время дыханія почти исключительно грудобрюшная преграда; у женщинъ ребра вообще играютъ болѣе важную роль, чѣмъ у мужчинъ; тутъ, очевидно, сказалось вліяніе беременности, когда движеніе грудобрюшной преграды стѣсняетъ разростаніе матки. Во снѣ человѣкъ дышетъ исключительно при помощи реберъ.

Эти различные способы дыханія вліяютъ, по крайней мѣрѣ отчасти, на строеніе легкихъ. Такъ, направленіе главныхъ воздухоносныхъ путей, вообще говоря, обуславливается направленіемъ тяги со стороны стѣнокъ грудной клѣтки: эти пути идутъ какъ бы въ направленіи всасыванія, т. е. при дыханіи съ помощью реберъ направлены болѣе впередъ и поперекъ къ продольной оси тѣла, а при дыханіи съ помощью грудобрюшной преграды - болѣе назадъ; при соединеніи вмѣстѣ обоихъ видовъ дыханія—они принимаютъ промежуточное положеніе (рис. 260 A—C).

Въ тѣхъ случаяхъ, когда преобладаетъ движеніе реберъ, особенно сильно развиваются переднія части легкихъ, а боковые бронхи бываютъ гораздо толще бронховъ въ заднихъ частяхъ (рис. 260 A); въ случаѣ преобладающаго значенія движенія грудобрюшной преграды — наоборотъ, прежде всего атрофируется передняя часть легкихъ (рис. 260 C).

У очень многихъ позвоночныхъ дыхательный аппаратъ соединенъ съ голосовымъ. Токъ воздуха, идущій къ легкимъ или отъ нихъ, приводитъ въ колебаніе эластичныя перепонки, такъ называемыя, голосовыя связки, натянутыя между прочными хрящевыми или костяными частями. При этомъ образуются попеременно сгущенія и разрѣженія воздуха, какъ въ язычковыхъ духовыхъ инструментахъ. Далеко не всѣ наземныя позвоночныя имѣютъ звуковой аппаратъ: его нѣтъ у многихъ земноводныхъ и большинства пресмыкающихся; изъ птицъ не имѣютъ голосовыхъ связокъ большая часть страусовыхъ, аисты и грифы Новаго Свѣта; изъ млекопитающихъ—китообразныя. Въ различныхъ случаяхъ строеніе го-

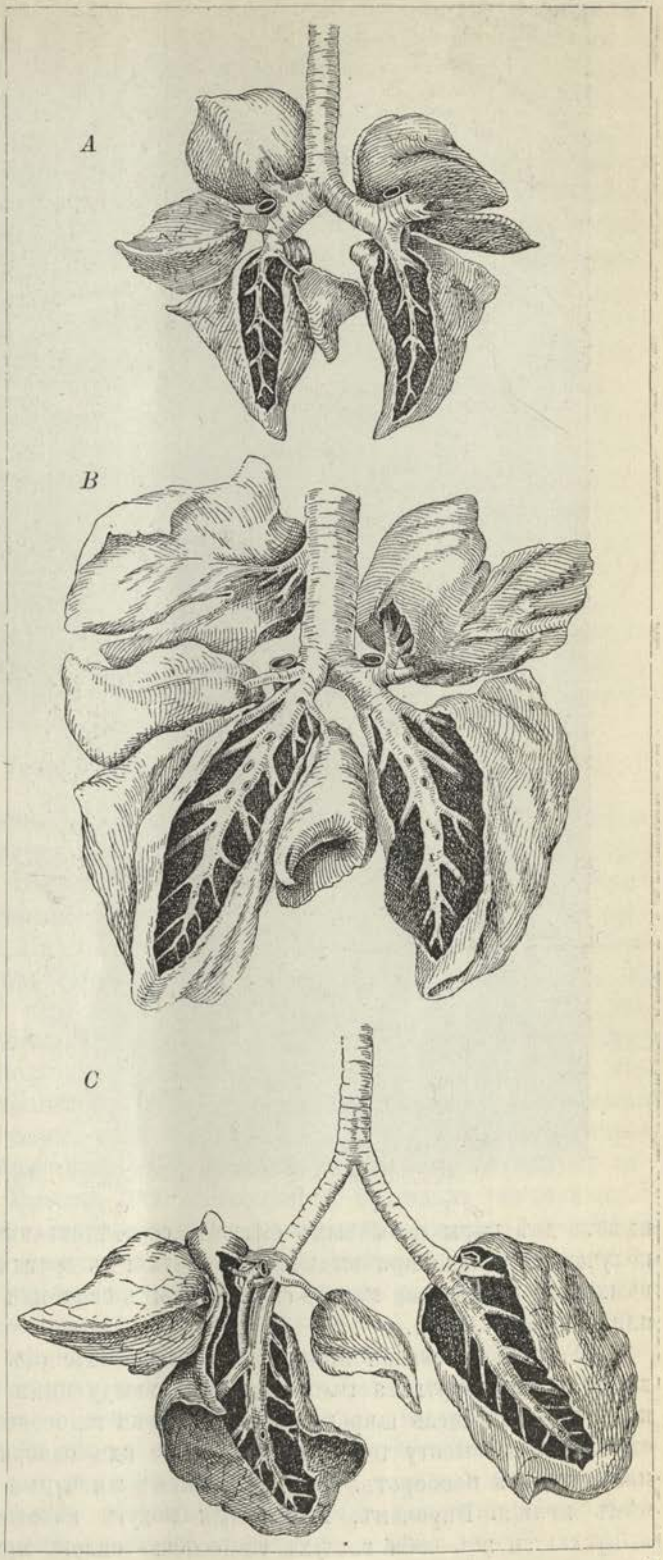


Рис. 260. Легкія съ отчасти отпрепарированными бронхами одной полуобезьяны (*A*, Lemur mongos L.), домашняго быка (*B*) и утконоса (*C*, Ornithorhynchus). По Эби.

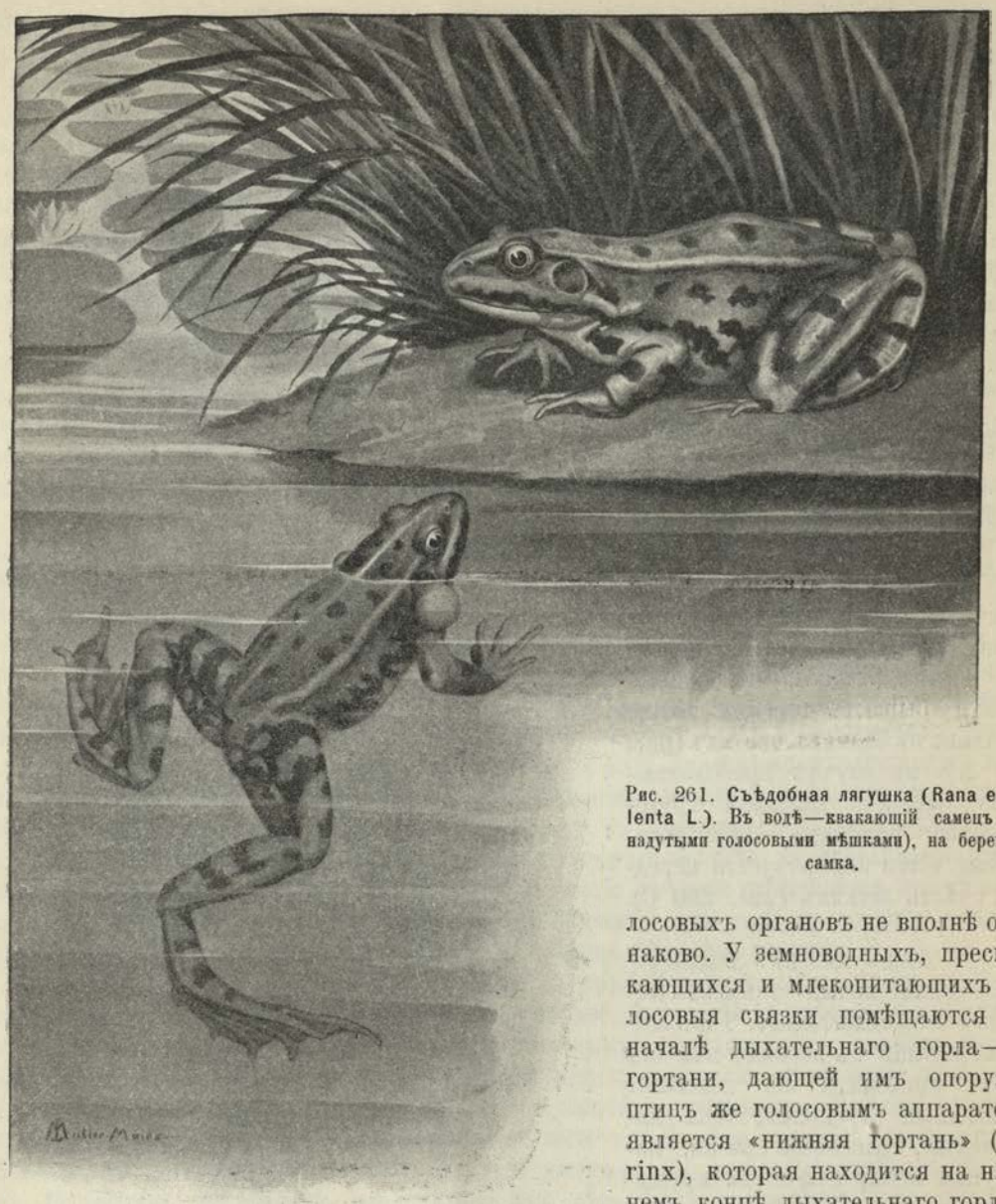


Рис. 261. Съѣдобная лягушка (Rana esculenta L.). Въ водѣ—квакающій самецъ (съ надутыми голосовыми мѣшками), на берегу—самка.

лосовыхъ органовъ не вполнѣ одинаково. У земноводныхъ, пресмыкающихся и млекопитающихъ голосовыя связки помѣщаются въ началѣ дыхательнаго горла—въ гортани, дающей имъ опору; у птицъ же голосовымъ аппаратомъ является «нижняя гортань» (syrinx), которая находится на нижнемъ концѣ дыхательнаго горла и имѣетъ двѣ пары голосовыхъ связокъ, соотвѣтственно двумъ бронхамъ. У человѣка звукъ получается только при выдыханіи воздуха; въ другихъ случаяхъ звуки образуются и при вдыханіи; примѣрами могутъ служить крикъ осла или выпи, непрерывное пѣніе жаворонка или садовой славки.

Голосовыя связки приходятъ въ колебаніе отъ сильнаго тока воздуха только тогда, когда онѣ натянуты, а голосовая щель между ними сужена. Напротивъ, при обыкновенномъ дыханіи щель широко открыта. Длина голосовыхъ связокъ и степень ихъ натяженія опредѣляютъ высоту тона: чѣмъ длиннѣе ихъ связки и чѣмъ слабѣе ихъ натяженіе, тѣмъ ниже тонъ, и наоборотъ. Поэтому крупныя животныя вообще имѣютъ болѣе низкій голосъ, чѣмъ мелкія. Впрочемъ, и крупныя могутъ издавать сравнительно высокіе звуки, если выпускаютъ изъ себя воздухъ съ особою силою, при чемъ натяженіе связокъ увеличивается; звуки ихъ становятся тогда особенно громкими и пронзительными (напр., ревъ скота). При достаточномъ развитіи мускулатуры, управляющей натяженіемъ голосовыхъ

связокъ, животное можетъ вызывать звуки разнообразныхъ тоновъ. Лягушка и большинство птицъ имѣютъ только одну пару такихъ мускуловъ, попугаи—три пары, пѣвчія птицы—до семи паръ; гортань человѣка снабжена сильно дифференцированный мускулатурой. Особый тембръ голоса зависитъ отъ той или иной формы воздушныхъ полостей, расположенныхъ передъ голосовыми связками и представляющихъ то, что въ язычковыхъ трубахъ называется надставками; у земноводныхъ, пресмыкающихся и млекопитающихъ роль такого резонатора играетъ полость зѣва, у птицъ, кромѣ нея,—также дыхательное горло. У человѣка въ зависимости отъ положенія языка происходятъ разнообразныя измѣненія формы резонатора, а слѣдовательно и тембра голоса. У нѣкоторыхъ птицъ, напр., у журавля, дыхательное горло удлинено и образуетъ петлю, что тоже вліяетъ на тембръ голоса. Кадансъ крика лягушки обусловливается тѣмъ, что она квакаетъ съ закрытымъ ртомъ, а характерная трель («брекекекексъ») зависитъ отъ того, что гортанная щель на днѣ ротовой полости попеременно съ большой быстротой то открывается, то закрывается.

У нѣкоторыхъ позвоночныхъ голосъ усиливается еще особыми приспособленіями для резонанса. Такъ, у водяной лягушки при кваканіи вытягивается съ каждой стороны подъ угломъ рта, звуковой пузырь (рис. 261); у древесной лягушки оба пузыря соединяются въ одинъ горловой мѣшокъ. Многія млекопитающія имѣютъ въ своей гортани объемистый резонаторъ: у шимпанзе, орангъ-утанга и гориллы—это боковые выступы слизистой оболочки гортани, которые у старыхъ самцовъ гориллы тянутся вдоль шеи до самыхъ плечъ; у ревуновъ (Mycetes) звуковой пузырь, начинающійся у гортани, сообщается съ полостью находящейся внутри раздутой подъязычной кости. Расширеніе гортани встрѣчается также у самцовъ благородныхъ и сѣверныхъ оленей. У птицъ (особенно у нѣкоторыхъ утокъ) бываетъ раздуто дыхательное горло, и стѣнки этого вздутія окостенѣваютъ.

г). Трахейное дыханіе.

Наземныя членистоногія, подобно наземнымъ позвоночнымъ, получаютъ нужный имъ кислородъ изъ атмосфернаго воздуха. Не у всѣхъ членистоногихъ, однако, дыханіе происходитъ одинаковымъ образомъ. Небольшое число мелкихъ формъ, какъ, нѣкоторые клещи, отдѣльныя многоножки (Pauropoda) и большинство подуръ (Collembola) совсѣмъ не имѣютъ особыхъ органовъ дыханія. При незначительныхъ размѣрахъ ихъ тѣла внѣшняя поверхность его вполнѣ достаточна для газообмѣна. Что касается паукообразныхъ, то какъ по способу дыханія, такъ и по строенію органовъ дыханія, они отличаются отъ многоножекъ и насѣкомыхъ. Скорпіоны, которыхъ можно считать какъ по характеру разчлененія ихъ тѣла, такъ и по палеонтологическимъ даннымъ самыми древними изъ современныхъ паукообразныхъ, и настоящіе пауки дышатъ такъ называемыми трахейными легкими. У скорпіоновъ ихъ четыре пары, у пауковъ двѣ или одна. Трахейныя легкія (рис. 69 В, стр. 98)—это мѣшки, спрятанные подъ кожей и открывающіеся наружу однимъ узкимъ дыхальцемъ, стигмою. Полость ихъ не спадается, благодаря выстилающей ихъ упругой кутикулѣ. Тонкостѣнныя параллельныя перегородки (складки оболочки) раздѣляютъ полость легкаго на рядъ узкихъ камеръ, которыя лежатъ одна возлѣ другой, подобно отдѣленіямъ бумажника, и удерживаются на опредѣленномъ разстояніи другъ отъ друга нѣжными перекладинками. Перегородки внутри полыя, и въ нихъ циркулируетъ кровь. Омывая ихъ нѣжныя стѣнки, кровь поглощаетъ кислородъ изъ воздуха, наполняющаго трахейное легкое, и выдѣляетъ въ него углекислоту. Дыхательная поверхность находится очень близко отъ дыхальца, и поэтому для обновленія воздуха въ легкомъ достаточно, вѣроятно, простой диффузіи черезъ дыхальце, т. е. естественнаго смѣшенія наружнаго воздуха съ внутреннимъ; во всякомъ случаѣ самыми точными наблюденіями надъ пауками и скорпіонами не удалось открыть дыхательныхъ движеній; можно еще только предположить какія-либо внутреннія движенія въ самихъ легкихъ, напр., механическое колебаніе перегородокъ подъ вліяніемъ кровообращенія.

У остальныхъ паукообразныхъ отъ дыхалецъ на брюшкѣ идутъ внутрь тѣла пучки

тонкостѣнныхъ, невѣтвящихся трубокъ, такъ называемыхъ трахей, а у многихъ пауковъ существуютъ одновременно пара легкихъ и пара такихъ трахей. Трахеи омываются кровью, и черезъ ихъ стѣнки происходитъ газообмѣнъ. Повидимому и въ трахеяхъ паукообразныхъ обновленіе воздуха обусловлено только диффузіей. Какія органы дыханія, трахейныя легкія или трубчатыя трахеи появились раньше,—рѣшить трудно. И тѣ, и другія развились изъ впячиваній наружной оболочки. Трубчатыя трахеи такого же проосхожденія и строенія встрѣчаются у многоножекъ и насѣкомыхъ. Если бы, принявъ во вниманіе остальныя особенности строенія паукообразныхъ, допустить, что всѣ эти три класса,—паукообразныя, многоножки и насѣкомыя,—имѣютъ общее происхожденіе, то нужно было бы прежде всего принять, что трубчатыя трахеи унаслѣдованы отъ общихъ предковъ, а трахейныя легкія образовались изъ трахей путемъ расширенія и сплющиванія ихъ трубочекъ.

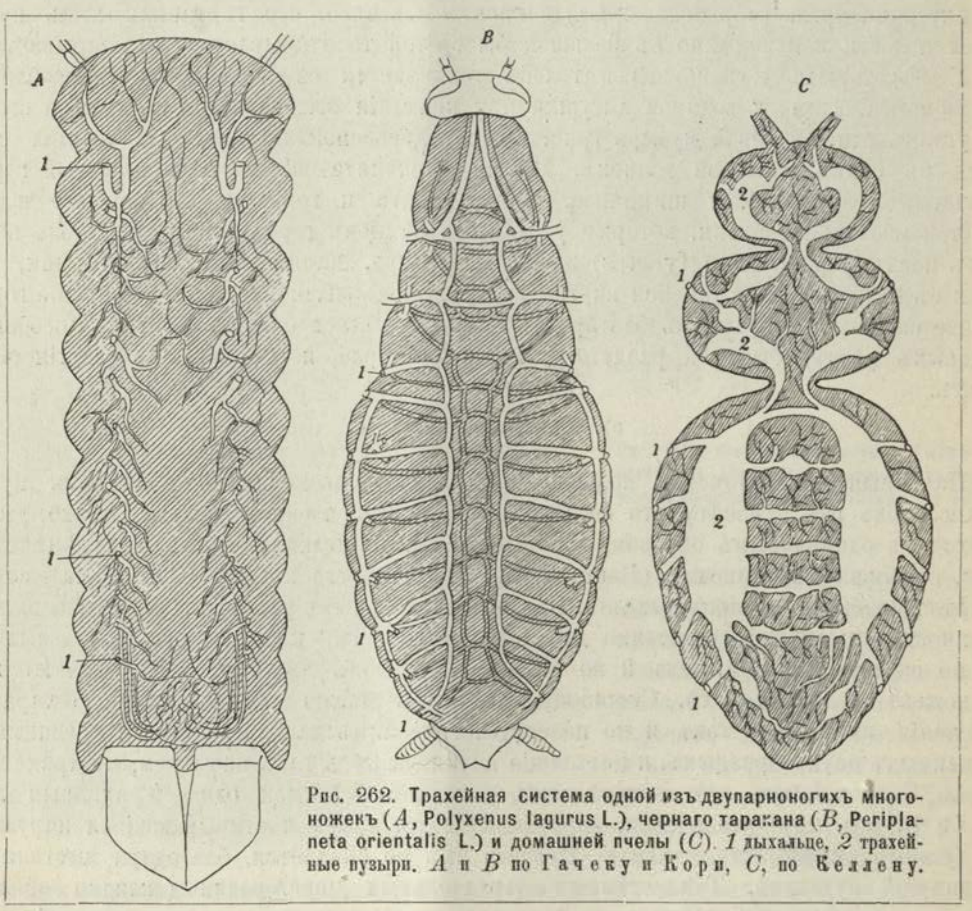


Рис. 262. Трахейная система одной изъ двупарноногихъ многоножекъ (*A*, Polyxenus lagurus L.), чернаго таракана (*B*, Periplaneta orientalis L.) и домашней пчелы (*C*). *1* дыхальце, *2* трахейные пузыри. *A* и *B* по Гачеку и Корн, *C*, по Келлену.

Но уже выше (стр. 97 и слѣд.) было установлено, что паукообразныя развивались самостоятельно. Хотя въ настоящее время нельзя еще сказать, какъ развились трахейныя легкія: изъ жаберныхъ-ли ногъ ракоподобныхъ предковъ паукообразныхъ, или изъ трубчатыхъ трахей, но во всякомъ случаѣ весьма вѣроятно, что трубчатыя трахеи въ различныхъ отрядахъ членистоногихъ возникли самостоятельно. Такъ, у Peripatus, представителя маленькой группы первично-трахейныхъ (Onychophora), пучковидныя трубчатыя трахеи расположены не парами по сегментамъ, а въ болѣе значительномъ числѣ совершенно неправильно по всей спинной сторонѣ тѣла; врядъ, ли, поэтому, трахеи Peripatus соотвѣтствуютъ органамъ дыханія предковъ насѣкомыхъ.

У губоногихъ (Chilopoda) изъ класса многоножекъ большинство члениковъ тѣла, а у насѣкомыхъ каждый членикъ, за исключеніемъ крайнихъ—переднихъ и заднихъ, могутъ

имѣть съ каждой стороны по стигмѣ; у двупарноногихъ (Chilognatha) каждый двойной сегментъ имѣетъ по двѣ пары стигмъ. Большинство насѣкомыхъ имѣетъ десять паръ стигмъ, изъ которыхъ двѣ или три пары расположены на груди и восемь или семь—на брюшкѣ (на послѣднемъ ихъ можетъ быть и меньше въ зависимости отъ числа его сегментовъ). У двупарноногихъ отъ начальной камеры, примыкающей къ стигмѣ, отходитъ одинъ пучекъ тонкостѣнныхъ, невѣтвящихся дыхательныхъ трубокъ, которыя углубляются на нѣкоторое протяженіе въ тѣло, не образуя развѣтвленій или анастомозъ и не расходясь по отдѣльнымъ органамъ (рис. 262, *A*). Наоборотъ, у губоногихъ и насѣкомыхъ стигма ведетъ въ толстостѣнную, широкую трубку, которая затѣмъ развѣтвляется, и ея конечныя вѣточки съ нѣжными стѣнками расходятся по отдѣльнымъ органамъ. Хотя у двупарноногихъ воздухъ въ трахеяхъ и находится вблизи органовъ, но все-таки къ мѣстамъ своего потребленія кислородъ изъ трахей переносится кровью. У губоногихъ же и насѣкомыхъ воздухоносныя трубки проникаютъ во всѣ органы и оканчиваются въ нихъ тончайшими вѣточками, которыя, повидимому, могутъ заходить даже внутрь отдѣльныхъ клѣтокъ.

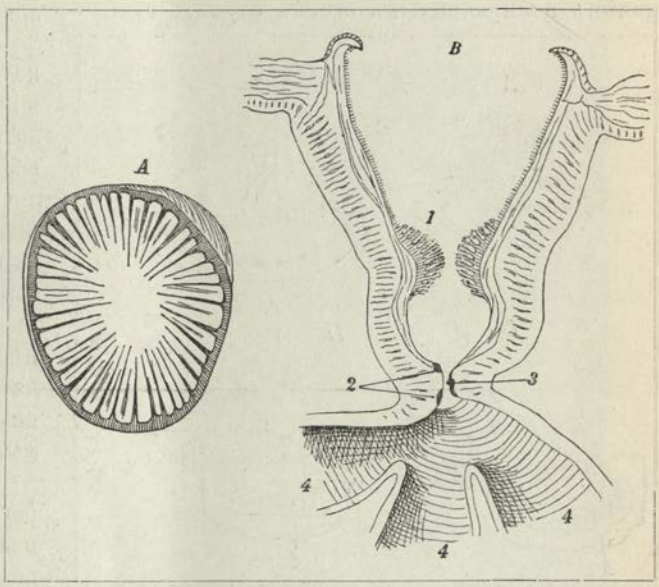


Рис. 263. *A* передняя грудная стигма овечей мухи (Melophagus ovinus L.)—снаружи, *B* стигма гусеницы древоточца (Cossus ligniperda L.)—въ разрѣзѣ. *1* цѣдильный аппаратъ, *2* и *3* части замыкательнаго аппарата, *4* трахеи. По Кранхеру.

У нѣкоторыхъ губоногихъ многоножекъ (Henicops, Lithobius) и у низшихъ насѣкомыхъ (Machilis) деревца трахей, отходящія отъ отдѣльныхъ стигмъ, остаются не соединенными другъ съ другомъ. У большинства же губоногихъ и насѣкомыхъ они объединяются посредствомъ продольныхъ стволиковъ трахей, тянущихся по тѣлу въ числѣ одной или нѣсколькихъ (трехъ) паръ, связанныхъ въ свою очередь поперечными вѣтвями (рис. 262, *B* и *C*). Благодаря такому объединенію, предупреждаются разстройства въ дыханіи какого-либо сегмента тѣла при случайномъ поврежденіи его стигмъ; благодаря этому, далѣе, часть стигмъ можетъ оставаться совсѣмъ закрытою, какъ то имѣетъ мѣсто у личинокъ многихъ насѣкомыхъ; личинки настоящихъ мухъ, напр., имѣютъ только переднюю и заднюю (на послѣднемъ сегментѣ) пары стигмъ.

Трахеи представляютъ трубки, со стѣнками изъ плоскаго эпителія, выстланными внутри у губоногихъ и насѣкомыхъ болѣе или менѣе толстымъ (смотря по ширинѣ трахеи) хитинистымъ слоемъ. Внутреннее утолщеніе хитина въ видѣ спиральной нити поддерживаетъ своею упругостью трахейныя трубки въ открытомъ состояніи, а при сдавливаніи ихъ снова ихъ расширяетъ. Поэтому въ болѣе тонкихъ вѣточкахъ хитинистый слой между оборотами спиральнаго утолщенія можетъ быть такъ тонокъ, что сквозь него легко проходятъ газы. Только въ конечныхъ тончайшихъ развѣтвленіяхъ нѣтъ спиральнаго утолщенія хитина. Во время линьки животнаго вмѣстѣ съ наружнымъ хитинистымъ слоемъ тѣла сбрасывается и старая хитинистая выстилка трахей.

Стигмы бываютъ различнаго строенія. Въ простѣйшихъ случаяхъ, напр., на брюшкѣ жуковъ, онѣ представляютъ простыя отверстія, которыя удерживаются хитинистымъ кольцеобразнымъ утолщеніемъ по краю всегда въ открытомъ положеніи. Отверстіе стигмъ можетъ быть защищено отъ проникновенія въ него постороннихъ тѣлъ посредствомъ при-

крывающихъ его или вдающихся въ него щетинокъ,—часто тонко вѣтвящихся и образующихъ настоящій фильтръ (рис. 263 и 264 *C* и *D*, 5). Иногда стигма бываетъ затянута хитинистой пластинкой, на которой располагаются нѣсколько отверстій; въ такомъ случаѣ отходящія отъ нихъ трубочки соединяются затѣмъ въ одинъ трахейный стволъ, напр., у личинокъ майскаго жука. Часто дыхальце бываетъ окружено парою губъ, которыя могутъ раздвигаться или сдвигаться, замыкая его (напр. у стрекозъ); и въ этомъ случаѣ также существуютъ волоски и щетинки посредствомъ которыхъ цѣдится поступающій въ трахеи воздухъ. Стигмы располагаются въ болѣе или менѣе защищенныхъ мѣстахъ тѣла: простыя, открыто лежащія, стигмы на брюшкѣ жуковъ вполнѣ прикрываются надкрыльями; у перепончатокрылыхъ, роющихся часто въ землѣ или покрывающихся пыльцею цвѣтовъ, брюшныя стигмы располагаются у передняго края сегмента, такъ что ихъ вполнѣ прикрываетъ надвигающійся на него задній край предыдущаго сегмента, не стѣсняя доступа къ стигмамъ воздуха; у многихъ двукрылыхъ, сѣтчатокрылыхъ и бабочекъ для защиты ничѣмъ не прикрытыхъ стигмъ служатъ густые волоски тѣла.

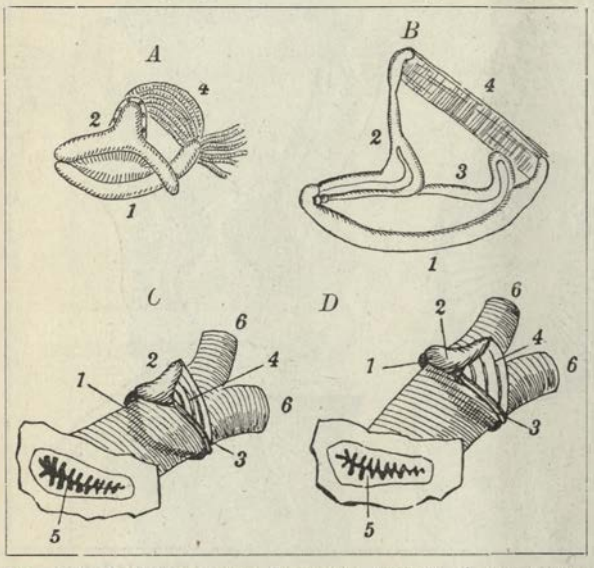


Рис. 264. Замыкательные аппараты трахей. *A* чернаго таракана, *B* тополеваго бражника, *C* и *D* жука оленя въ разомкнутомъ и сомкнутомъ состояніи. *1* замыкательная дужка, *2* замыкательный рычагъ, *3* замыкательная связка, *4* мышца, *5* цѣдильный аппаратъ, *6* трахеи. *A* по Ландуа, *B* по Кранхеру, *C* и *D* по Нитче.

Весьма важенъ для дыханія замыкательный аппаратъ трахей, существующій у всѣхъ насѣкомыхъ. Онъ располагается на главномъ стволикѣ трахеи возлѣ стигмы и бываетъ устроенъ различнымъ образомъ: у рогохвостовъ онъ имѣетъ форму клапановъ, у блохъ форму пинцета, у личинокъ мухъ онъ представляетъ кольцовую мышцу, въ очень многихъ случаяхъ онъ состоитъ изъ нѣсколькихъ частей (рис. 264),—замыкательной дужки (1), рычага (2) и связки (3) сближаемыхъ при помощи одной мышцы.

У летающихъ насѣкомыхъ трахеи расширяются мѣстами въ видѣ пузырей или мѣшковъ, безъ спиральнаго утолщенія хитина (рис. 262 *C*). Самыми крупными и очень многочисленными трахейными мѣшками обладаютъ перепончатокрылыя, бабочки и мухи. Они многочисленны также у стрекозъ и нѣкоторыхъ клоповъ, а всего слабѣе развиты у поденокъ и сѣтчатокрылыхъ. Изъ жуковъ воздушными пузырями въ особенности обладаютъ пластинчатоусые и златки. Изъ прямокрылыхъ они встрѣчаются только у странствующихъ видовъ, у прыгающихъ же развиты слабо. У многоножекъ и паукообразныхъ ихъ нѣтъ совершенно. Трахейные мѣшки стоятъ въ тѣснѣйшей связи съ полетомъ насѣкомыхъ, что видно изъ того, что у видовъ, у которыхъ самки безкрылы, а самцы крылаты, они у самокъ отсутствуютъ, а у самцовъ существуютъ, какъ, напр., у нѣкоторыхъ шелкопрядовъ ((Orgyia) и пяденицъ (Cheimatobia) и у свѣтляка (Lampyris). Мы не находимъ ихъ также ни у одной личинки насѣкомыхъ: трахейные пузыри образуются лишь при превращеніи личинокъ во взрослое насѣкомое.

Такъ какъ главныя вѣтви трахей насѣкомыхъ имѣютъ слишкомъ толстыя стѣнки, чтобы черезъ нихъ могъ происходить газообмѣнъ, то воздуху приходится проходить подъчасъ значительный путь, пока онъ достигнетъ того мѣста, гдѣ происходитъ дыханіе. Поэтому обновленіе воздуха въ трахеяхъ посредствомъ простой диффузіи было бы слишкомъ медленнымъ, и оно совершается здѣсь посредствомъ особыхъ дыхательныхъ движеній. Во время дыханія брюшко насѣкомыхъ, а иногда въ незначительной степени и грудь

(у нѣкоторыхъ жуковъ),—то сжимается, то расширяется. Обыкновенно при этомъ ритмически опускается и поднимается спинка брюшка; опусканіе производится мускулами, а подниманіе—эластичностью самого хитинистаго скелета; эти движенія у майскаго жука передъ полетомъ особенно замѣтны по подниманію и опусканію надкрылій, а у стрекозъ и кузнечиковъ по сопровождающему ихъ закрыванію и раскрыванію дыхалецъ. Только у однихъ перепончатокрылыхъ брюшко расширяется и сжимается путемъ удлинненія и укорачиванія. Число вдыханій бываетъ различно: у жука-оленя и молочайнаго бражника оно равно примѣрно 20 въ минуту, у стрекозъ—отъ 30 до 35,—и, смотря по обстоятельствамъ, можетъ то ускоряться, то замедляться. Расширеніе брюшка вызываетъ расширеніе трахей и вхожденіе въ дыхальца воздуха; оно служитъ, слѣдовательно, для вдыханія. Сжиманіе брюшка можетъ имѣть двоякое дѣйствіе: при открытомъ замыкательномъ аппа-

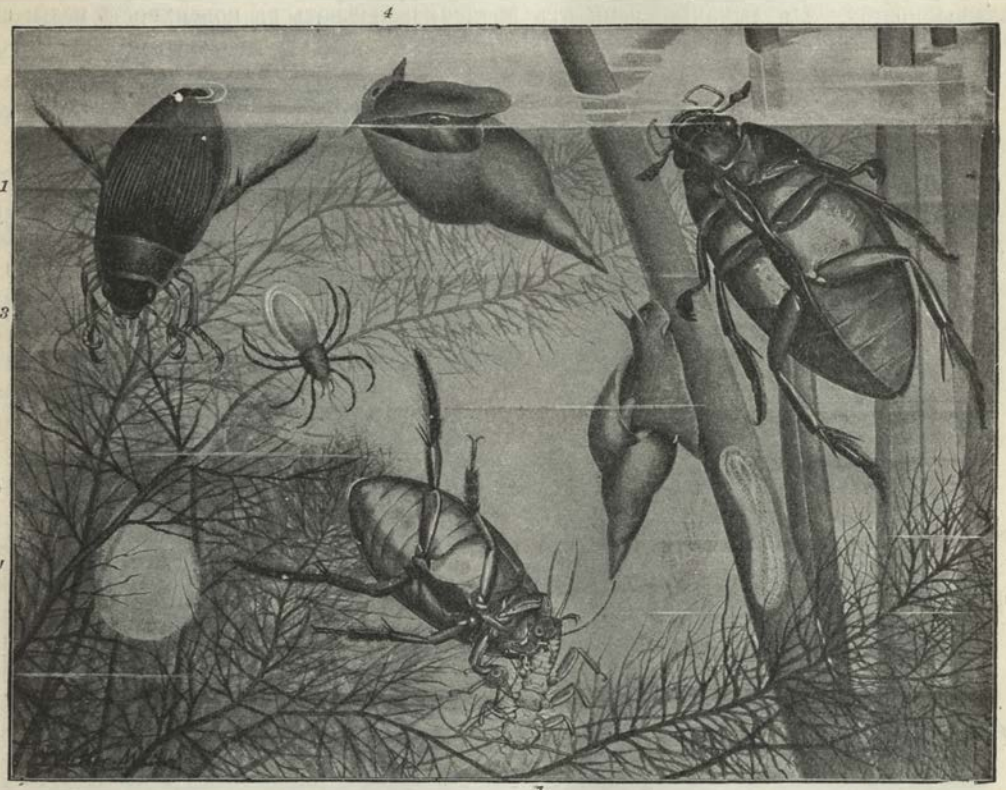


Рис. 265. **Дыханіе у низшихъ водяныхъ животныхъ.** *1* плавунецъ окаймленный (Dytiscus marginalis L.),—внизу самецъ (съ присосками на переднихъ лапкахъ), схватившій личинку веснянки (Perla), сверху—самка, запасающаяся воздухомъ, *2* водолюбъ (Hydrophilus piceus L.), набирающій воздухъ, *3* водяной паукъ (Argyroneta aquatica Cl.), уносящій на своемъ брюшкѣ слой воздуха въ свой подводный «колоколъ» (*3'*), *4* прудовикъ (Limnaea stagnalis L.), плавающій на поверхности воды.

ратѣ трахей воздухъ выдавливается наружу,—насѣкомое его выдыхаетъ, при закрытомъ же—воздухъ изъ главныхъ стволовъ трахей продавливается въ тончайшія окончанія ихъ.

Усиленное дыханіе передъ полетомъ (какъ у майскаго жука, такъ и многихъ другихъ насѣкомыхъ) служитъ для наполненія трахейныхъ пузырей. Конечно, это наполненіе пузырей воздухомъ не уменьшаетъ удѣльнаго вѣса насѣкомаго сравнительно съ воздухомъ, точно также и поверхность насѣкомаго отъ такого расширенія тѣла увеличивается слишкомъ незначительно (ср. раньше стр. 160). Вѣроятно, здѣсь дѣло заключается въ набираніи запасовъ воздуха на время полета, когда (по крайней мѣрѣ по наблюденіямъ надъ майскимъ жукомъ и стрекозами) брюшко бываетъ сжато и поэтому воздухъ можетъ, вѣроятно, входить только черезъ немногія дыхальца груди.

Это тѣмъ болѣе вѣроятно, что насѣкомыя при своей подвижности нуждаются вообще

въ большемъ количествѣ кислорода. Ихъ потребность въ кислородѣ больше, чѣмъ у другихъ безпозвоночныхъ и у рыбъ, и по меньшей мѣрѣ сходна съ потребностью въ кислородѣ у земноводныхъ. Майскій жукъ потребляетъ такое же относительное количество кислорода, какъ собака, а хищные плавающіе жуки—еще больше. Подобныя сравненія, однако, надо дѣлать съ осторожностью: при одинаковой подвижности животныхъ обмѣнъ веществъ у болѣе мелкихъ происходитъ оживленнѣе, чѣмъ у болѣе крупныхъ, и поэтому надо сравнивать только животныхъ одинаковой величины; сравненіе потребленія кислорода на 1 к. г. тѣла собаки и на 1 к. г. тѣла майскаго жука ведетъ къ ошибкамъ. Тѣмъ не менѣе такія данныя показываютъ, что дыханіе у насѣкомыхъ происходитъ вообще очень интенсивно.

Взрослыя насѣкомыя, живущія въ водѣ, берутъ кислородъ изъ атмосфернаго воздуха и должны поэтому для дыханія время отъ времени всплывать на поверхность воды; самъ

Рис. 266. **Дыханіе у низшихъ водяныхъ животныхъ.** *1* гладышъ (Notonecta glauca L.), *2* водяной скорпіонъ (Nepa cinerea L.), *3* водяной осликъ (Asellus aquaticus L.), *4* личинка лютки (Calopteryx) съ тремя трахейными жабрами на заднемъ концѣ, *5* личинка поденки съ боковыми трахейными жабрами, *6* гребенчатая улитка (Valvata piscinalis Müll.) съ вытянутою жаброю. *7* личинка мухи-львинки (Stratiomys), *8* колонія червей Tubifex tubifex Müll. *9* рѣсничный червь (Planaeria gonocephala Dug.), *10* личинка тритона.

механизмъ дыханія едва отличается отъ механизма дыханія у наземныхъ насѣкомыхъ. Окаймленный плавунецъ (Dytiscus marginalis L.) всплываетъ каждыя 8 минутъ, болѣе мелкій плавунецъ, Acilius sulcatus L.—каждыя 3 минуты. Всплывая на поверхность, насѣкомыя возобновляютъ какимъ либо способомъ запасъ воздуха, который они уносятъ съ собою въ воду. Такъ, у окаймленнаго плавунца и его родичей запасъ воздуха находится подъ выпуклыми надкрыльями, подъ которыми открываются стигмы; у плывущаго въ водѣ плавунца можно видѣть серебристый задній край воздушнаго пузыря, выступающаго изъ подъ надкрылій на концѣ брюшка. Испорченный воздухъ выталкивается изъ подъ надкрылій въ воду во время плаванія. Затѣмъ плавунецъ всплываетъ на поверхность воды и выставляетъ изъ нея задній конецъ тѣла (рис. 265, *1*); между плотно прилегающими

къ нему надкрыльями и поверхностью брюшка на заднемъ концѣ его остается узкая щель, и черезъ нее жукъ, втягивая спинку брюшка, всасываетъ подъ надкрылья воздухъ. Отрѣзая жуку надкрылья, мы разрушаемъ его резервуаръ для запаса воздуха; тогда въ водѣ онъ быстро погибаетъ,—«захлебывается», во влажномъ же воздухѣ можетъ жить недѣлями. Водолюбъ (Hydrophilus) набираетъ воздухъ, наоборотъ, на свой передній конецъ тѣла при помощи усиковъ (рис. 265, *2*); воздухъ распространяется по нижней сторонѣ тѣла, задерживаясь между шелковистыми волосками, и втягивается дыхальцами груди, превосходящими здѣсь своею величиной дыхальца брюшка. Запасъ воздуха на нижней сторонѣ тѣла жука отражаетъ въ водѣ лучи свѣта, какъ зеркало, и нижняя сторона тѣла серебрится. Изъ водяныхъ клоповъ такимъ же образомъ носитъ свой запасъ воздуха на нижней сторонѣ брюшка между волосками его—гладышъ (Notonecta; рис. 266, 1); для обновленія его онъ, всплывая на поверхность, выставляетъ изъ воды свою брюшную сторону. У нѣкоторыхъ другихъ водяныхъ клоповъ, напр., у водяного скорпіона (Nepa, рис. 266, 2), послѣдняя пара стигмъ брюшка открывается на концѣ двухъ длинныхъ дыхательныхъ трубокъ, которыя образуютъ какъ бы хвостъ и выставляются для дыханія изъ воды.

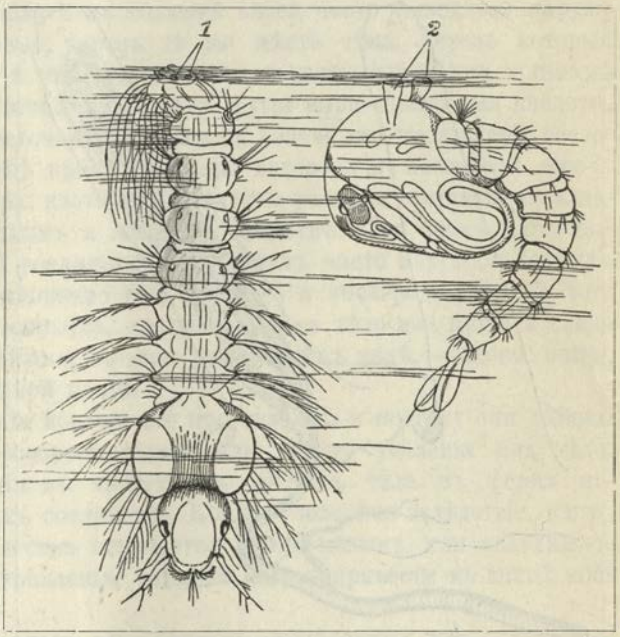


Рис. 267. Личинка и куколка малярійнаго комара (Anopheles claviger Fabr.). По Грасси.

Нѣкоторыя живущія въ водѣ личинки насѣкомыхъ дышатъ также атмосфернымъ воздухомъ. Но у нихъ не бываетъ такого большого числа стигмъ, какъ у взрослыхъ насѣкомыхъ; по большей части существуетъ только самая задняя пара. Остальныя стигмы, правда, закладываются, и отъ того мѣста, гдѣ впослѣдствіи прорывается отверстіе дыхальца, къ продольному трахейному стволу отходитъ клѣточный тяжъ съ компактной хитиновою нитью внутри,—однако, ни открытой полости въ этомъ тяжѣ, ни наружнаго отверстія стигмъ не образуется. Только во время линекъ черезъ этотъ тяжъ вытягивается наружу хитинистая выстилка сосѣднихъ участковъ трахейной системы. Такія личинки выставляютъ свой задній конецъ тѣла съ парою стигмъ на поверхность воды и въ такомъ положеніи остаются какъ бы подвѣшенными къ поверхности воды часто продолжительное время. Такъ происходитъ дыханіе у многихъ личинокъ жуковъ,—напр., у плавунца окаймленнаго (рис. 187), затѣмъ у личинокъ большого числа мухъ, каковы личинки львинки (Stratiomys) (рис. 266, 7), комаровъ (Culicidae, рис. 267, 1) и другія. Подвижныя, свободноплавающія куколки комаровъ (рис. 267, 2) несутъ на спинкѣ груди у своего передняго конца пару «рожковъ», которыми онѣ «подвѣшиваются» къ поверхности воды; на концахъ рожковъ находятся отверстія стигмъ, черезъ которыя и происходитъ дыханіе. Въ частностяхъ—въ приспособленіяхъ, служащихъ для дыханія замѣчается безконечное разнообразіе, соотвѣтствующее разнообразію формъ міра насѣкомыхъ.

Большинство живущихъ въ водѣ личинокъ насѣкомыхъ приспособились къ обитаемой ими средѣ полнѣе и могутъ пользоваться для дыханія кислородомъ, растворенным въ самой водѣ. Ихъ трахейная система вполнѣ замкнулась, и онѣ обладаютъ тонкостѣнными выростами на поверхности тѣла или въ задней кишкѣ, такъ называемыми трахейными жабрами, внутри которыхъ находится богатая сѣть тончайшихъ трахейныхъ вѣточекъ:

изъ омывающей воды въ эти трахеи диффундируетъ кислородъ, а изъ трахей въ воду—углекислота; слѣдовательно здѣсь между воздухомъ трахей и водою происходитъ такой же газообмѣнъ, какъ между кровью и водою въ жабрахъ другихъ водяныхъ животныхъ. Трахейныя жабры мы находимъ у личинокъ всѣхъ поденокъ (рис. 266, *5*), веснянокъ (Perlidae, рис. 265,1), стрекозъ, метлы и вислокрылокъ (Sialidae),—если только у нихъ нѣтъ диффузнаго дыханія. Далѣе, такимъ же образомъ дышатъ нѣкоторыя личинки жуковъ, мухъ и бабочекъ. Трахейныя жабры бываютъ устроены различно; онѣ имѣютъ видъ то плоскихъ листиковъ, то нитевидныхъ или цилиндрическихъ придатковъ; иногда, какъ у личинокъ вислокрылки (Sialis) онѣ бываютъ членистыми. Онѣ располагаются по одиночкѣ, парами или пучками; иногда съ каждой стороны тѣла онѣ расположены въ одинъ рядъ,—какъ напр., у личинокъ поденокъ, у которыхъ по парѣ трахейныхъ жабръ сидитъ у задняго края семи переднихъ брюшныхъ сегментовъ,—чаще же онѣ покрываютъ собою спинную или брюшную сторону. У личинокъ нѣкоторыхъ стрекозъ (напр., Libellula, Aeschna) трахейныя жабры помѣщаются въ задней кишкѣ (рис. 268) и представляютъ видоизмѣненіе ректальныхъ железъ, широко распространенныхъ у другихъ насѣкомыхъ. У личинокъ другихъ стрекозъ (напр., у Callopteryx, Agrion, рис. 266, *4*) на послѣднемъ брюшномъ сегментѣ находятся длинныя листовидныя жабры. Различія въ расположеніи трахейныхъ жабръ на тѣлѣ указываетъ на то, что онѣ морфологически не могутъ быть равнозначны.

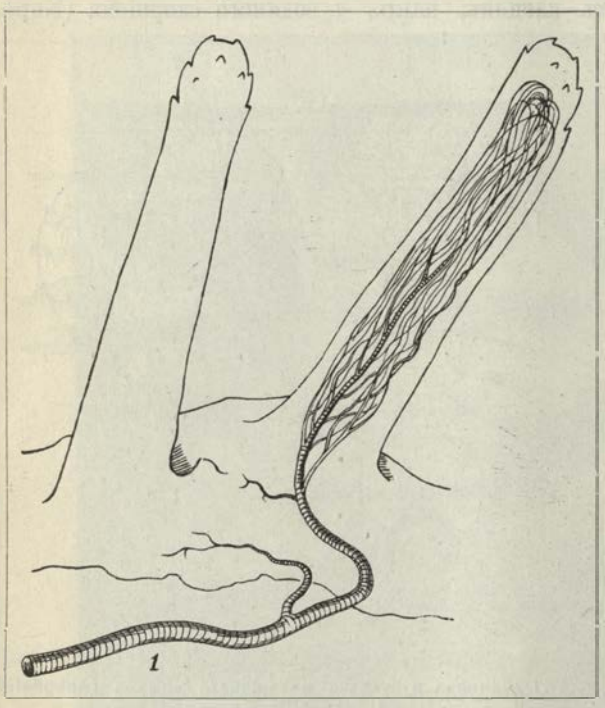


Рис. 268. Трахейныя жабры изъ задней кишки коромысла Aeschna cyanea Müll. (увеличено въ 900 разъ). *1*—трахея по Дюстале.

Обновленіе воды вокругъ трахейныхъ жабръ происходитъ также различнымъ образомъ. Личинки поденокъ своими листовидными жабрами по временамъ быстро двигаютъ и вызываютъ этимъ токъ воды; личинки стрекозъ, съ жабрами въ задней кишкѣ, то вбираютъ въ нее, то выталкиваютъ изъ нея воду; выталкиваніе воды можетъ быть настолько сильнымъ, что получается обратный ударъ, подвигающій личинку въ противоположную сторону (рис. 187). Живущія въ трубкахъ личинки метлы обновляютъ воду, путемъ змѣеобразныхъ извивовъ своего тѣла; тоже мы наблюдаемъ у личинокъ веснянокъ, вислокрылокъ и нѣкоторыхъ жуковъ.

Во время метаморфоза трахейныя жабры обыкновенно сбрасываются. Мѣста, гдѣ онѣ прикрѣплялись, однако, не превращаются въ стигмы; послѣднія развиваются такимъ же образомъ, какъ было указано выше для личинокъ, обладающихъ только одною парою ихъ. У веснянокъ, нѣкоторыхъ фриганидъ и у стрекозъ, съ жабрами въ задней кишкѣ, трахейныя жабры остаются и у взрослаго насѣкомаго, но—съеживаются и не функціонируютъ.

У нѣкоторыхъ водяныхъ личинокъ органами дыханія служатъ тонкостѣнные выросты кожи, въ которыхъ циркулируетъ кровь и которые такимъ образомъ представляютъ настоящія жабры. Они находятся на заднемъ концѣ тѣла личинокъ Chironomus и у личинокъ и куколокъ нѣкоторыхъ фриганидъ. За нихъ принимаютъ также опредѣленные придатки личинки одного водяного жука.

В. Выдѣленіе.

Энергія, заключающаяся въ связанномъ видѣ въ пищевыхъ веществахъ,—въ бѣлковыхъ тѣлахъ, жирѣ и углеводахъ, становится доступною животному послѣ разложенія ихъ на болѣе простыя соединенія, что происходитъ вообще съ поглощеніемъ кислорода. Конечные продукты этого разрушенія веществъ удаляются изъ тѣла, и такая дѣятельность протоплазмы называется выдѣленіемъ. Органы, черезъ которые у позвоночныхъ выводится большая часть выдѣленій, суть—почки, и это названіе часто переносится на органы выдѣленія также низшихъ животныхъ.

Продукты разрушенія при обмѣнѣ веществъ бываютъ различны. Жиры и углеводы, состоящіе лишь изъ углерода, водорода и кислорода, могутъ при полномъ окисленіи разлагаться на углекислоту и воду; другими продуктами окисленія являются прежде всего—щевелевая и молочная кислоты. Углекислота въ большей своей части выводится наружу въ газообразномъ состояніи,—обыкновенно черезъ тѣ же мѣста тѣла, черезъ которыя происходитъ и поглощеніе кислорода и съ которыми мы познакомились при органахъ дыханія. Другая же часть углекислоты, точно также какъ другія выше-названныя кислоты, вступаютъ въ соединеніе отчасти съ щелочами, отчасти съ конечными продуктами разложенія бѣлковъ. Бѣлки содержатъ въ себѣ кромѣ углерода, водорода и кислорода еще—азотъ, а затѣмъ сѣру и немного фосфора; азотистые продукты распада составляютъ главную массу выдѣляемыхъ изъ тѣла твердыхъ и жидкихъ веществъ. При этомъ азотъ выдѣляется не въ формѣ газа, а въ видѣ соединеній, состоящихъ часто изъ производныхъ амміака и заключающихъ въ себѣ обыкновенно еще углеродъ и кислородъ. Кромѣ того въ выдѣленіяхъ находятся нѣкоторыя вещества, поступающія въ тѣло изъ пищи и снова выбрасываемыя изъ него неиспользованными, въ мало измѣненномъ видѣ,—таковы, напр., ароматическія соединенія изъ растительной пищи.

Углекислота и азотистыя выдѣленія вредны для протоплазмы и поэтому они должны сейчасъ же послѣ своего образованія обезвреживаться или путемъ удаленія изъ тѣла, или, по крайней мѣрѣ, путемъ отложенія въ извѣстныхъ мѣстахъ тѣла въ формѣ нерастворимыхъ и поэтому уже безвредныхъ соединеній. Когда у человѣка вслѣдствіе, напр., заболѣванія почекъ удаленіе этихъ веществъ становится невозможнымъ или неполнымъ, то обнаруживаются тяжелыя явленія отравленія, которыя могутъ привести въ концѣ концовъ къ смерти.

Хотя составъ протоплазмы вездѣ очень однообразенъ, выдѣляемые или отлагаемые въ тѣлѣ азотистые продукты обмѣна веществъ у различныхъ животныхъ по своему болѣе точному химическому составу весьма разнообразны. Частью они представляютъ амміачныя соли, частью—мочевую кислоту и близкіе къ ней—гуанинъ и гипоксантинъ, частью—мочевину, имѣющую болѣе простой составъ. Мочевина образуетъ главную массу выдѣленій у рыбъ, земноводныхъ и млекопитающихъ, но до сихъ поръ съ достовѣрностью не найдено въ продуктахъ выдѣленій ни одного безпозвоночнаго. У остальныхъ позвоночныхъ,—у пресмыкающихся и у птицъ, моча состоитъ главнымъ образомъ изъ мочевыхъ кислотъ. Ихъ мы находимъ также въ преобладающемъ количествѣ у иглокожихъ, нѣкоторыхъ моллюсковъ и многихъ членистоногихъ,—у многоножекъ, насѣкомыхъ и отчасти у паукообразныхъ. Гуанинъ содержатъ въ себѣ экскреты (выдѣленія) нѣкоторыхъ улитокъ и паукообразныхъ, а вѣроятно и раковъ; гипоксантинъ вмѣстѣ съ солями аммонія найденъ у головоногихъ, а изъ производныхъ амміака состоятъ выдѣленія аскаридъ. Во многихъ случаяхъ еще нѣтъ достаточно точныхъ данныхъ.

Эти различія легче понять, если имѣть въ виду, что вещества выбрасываются вовсе не въ томъ видѣ, въ какомъ они образуются въ работающихъ органахъ. Отъ мѣста своего образованія до мѣста своего выдѣленія продукты обмѣна веществъ проходятъ часто длинный путь, во время котораго они могутъ перерабатываться и видоизмѣняться синтическимъ путемъ. Такъ, въ работающихъ органахъ млекопитающихъ вовсѣ нѣтъ мочевины, или—

у птицъ—мочевой кислоты; но мы знаемъ, что эти вещества въ главной своей части образуются въ печени подъ вліяніемъ дѣятельности ея клѣтокъ, вѣроятно, изъ молочнокислаго, или карбаминокислаго, или углекислаго аммонія, т. е. изъ веществъ, имѣющихъ большое сходство съ выдѣленіями нѣкоторыхъ низшихъ животныхъ (аскаридъ и каракатицъ). Или другой примѣръ:—гиппуровая кислота, находящаяся въ значительномъ количествѣ въ мочѣ нѣкоторыхъ травоядныхъ млекопитающихъ, образуется, вѣроятно, въ почкахъ посредствомъ соединенія двухъ веществъ, бензойной кислоты и гликоколя, приносимыхъ въ почки кровью несвязанными другъ съ другомъ.

У простѣйшихъ нерѣдко происходитъ выдѣленіе экскретовъ всею поверхностью клѣтки; продукты обмѣна веществъ диффундируютъ наружу и удаляются изъ тѣла. Этому процессу часто помогаютъ такъ называемые сократимыя или пульсирующія вакуоли, благодаря дѣятельности которыхъ черезъ тѣло животнаго идетъ постоянный токъ воды. Въ протоплазмѣ многихъ корненожекъ, жгутоносцевъ и рѣсничныхъ инфузорій можно наблюдать появленіе въ опредѣленномъ мѣстѣ полости, наполненной жидкостью; она постепенно увеличивается и, достигнувъ извѣстныхъ размѣровъ сокращается, и исчезаетъ. Точное наблюденіе показало, что содержимое ея при этомъ выливается наружу; если наблюдать за соотвѣтственнымъ простѣйшимъ животнымъ въ каплѣ воды, въ которой находятся мельчайшія крупинки туши, то видно, какъ при выливаніи содержимаго изъ вакуоли крупинки туши раздвигаются. Послѣ сокращенія вакуоль снова наполняется жидкостью, выбираемой изъ плазмы тѣла. Жидкость попадаетъ въ тѣло отчасти изъ пищеварительныхъ вакуоль (см. стр. 240), отчасти черезъ всю поверхность тѣла. Вмѣстѣ съ водою, съ одной стороны, доставляется протоплазмѣ кислородъ, а съ другой, по всѣмъ вѣроятіямъ, удаляются изъ протоплазмы растворенныя экскреты; непосредственными опытами, однако, послѣднее еще не доказано. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ существуютъ нѣсколько сократимыхъ вакуоль,— напр., у туфельки (Paramaecium, рис. 269) существуютъ двѣ попеременно сокращающихся вакуоли. Къ вакуоли ведутъ иногда особые приводящіе каналы; такъ, у трубача (Stentor, табл. 7) есть одинъ длинный такой каналъ, а у туфельки—шесть короткихъ, расположенныхъ вокругъ вакуоли въ видѣ розетки.

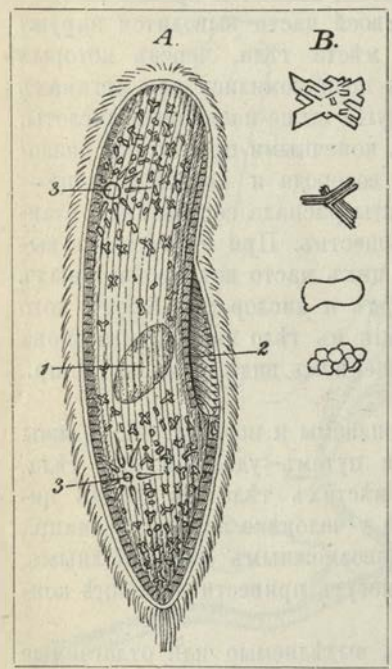


Рис. 269. *A* Paramaecium caudatum Ehrbg. съ зернами экскретовъ. *1* большое ядро, *2* перистома, *3* сократимыя вакуоли. *B* отдѣльныя зерна экскретовъ при болѣе сильномъ увеличеніи. По Шевякову.

Насколько значительна работа сократимыхъ вакуоль, видно изъ того, что по разсчетамъ Моп à Paramaecium aurelia Ehrbg. выводитъ изъ своего тѣла посредствомъ вакуоль при температурѣ въ 27° объемъ воды равный объему тѣла въ 46 минутъ, Stylonychia mytilus Ehrbg. при 18°—въ 45 минутъ, а Euplotes patella Shrbg, при 25°—даже только въ 15 минутъ. Съ повышеніемъ температуры сокращенія вакуоль ускоряется, что соотвѣтствуетъ усиленію обмѣна веществъ вообще.—Нѣкоторыя корненожки, споровики и немногія изъ рѣсничныхъ инфузорій не имѣютъ сократимыхъ вакуоль, слѣдовательно сократимыя вакуоли не являются необходимыми органами.

Въ протоплазмѣ различныхъ отрядовъ простѣйшихъ очень часто встрѣчаются твердыя экскреторныя тѣльца и кристаллы. Они извѣстны у прѣсноводныхъ корненожекъ, у солнечниковъ, жгутоносцевъ и рѣсничныхъ инфузорій. Напр., у Paramaecium они въ видѣ друзъ кристалловъ, крестообразныхъ конкрецій или неправильныхъ образованій скопляются особенно возлѣ вакуоль у обоихъ концовъ тѣла (рис. 269). Повидимому они состоятъ изъ фосфорнокислой извести. По мнѣнію нѣкоторыхъ изслѣдователей эти экскре-

торныя тѣльца выходятъ изъ тѣла цѣликомъ вмѣстѣ съ остатками пищи; вѣроятнѣе, однако, что они постепенно растворяются и удаляются въ видѣ такого раствора посредствомъ сократимыхъ вакуоль.

Какъ клѣтка, составляющая все тѣло простѣйшаго животнаго, такъ и каждая клѣтка тѣла многоклѣточнаго животнаго, вырабатываетъ и выдѣляетъ изъ себя экскреты. Тамъ, гдѣ всѣ или по крайней мѣрѣ значительное большинство клѣтокъ тѣла ограничиваютъ собою его внѣшнюю и внутреннюю поверхность, какъ у кишечнополостныхъ, — каждая изъ клѣтокъ продукты своего обмѣна веществъ можетъ выдѣлять непосредственно или наружу, или въ воду, наполняющую кишечную полость. Такимъ образомъ, здѣсь нѣтъ особой системы органовъ выдѣленія, выводящихъ экскреты наружу; мы можемъ говорить здѣсь о диффузномъ выдѣленіи, какъ раньше говорили о диффузномъ дыханіи.

Въ противуположность этому у всѣхъ остальныхъ многоклѣточныхъ животныхъ удаленіе экскретовъ происходитъ лишь черезъ опредѣленные органы, къ которымъ продукты обмѣна веществъ изъ отдѣльныхъ клѣтокъ приносятся съ помощью находящейся въ тѣлѣ жидкости. Эти органы или служатъ исключительно для выдѣленія, или вмѣстѣ съ тѣмъ обладаютъ также другими функціями. Спеціально экскреторныхъ органовъ мы не находимъ, напр., у иглокожихъ. Здѣсь выдѣленіе повидимому составляетъ побочную функцію въ особенности водососудистой системы; вѣроятно, осмотическимъ путемъ выдѣляются экскреты также черезъ дыхательные мѣшки у змѣевиковъ, и вообще черезъ такія мѣста поверхности тѣла, которыя покрыты тонкою кожей. Особенно широко распространено у иглокожихъ выдѣленіе при помощи свободно-подвижныхъ клѣтокъ тѣла, такъ называемыхъ фагоцитовъ; они заглатываютъ въ полости тѣла или въ тканяхъ экскреторныя тѣльца, ненужные остатки тканей и введенныя искусственно частички красящихъ веществъ и затѣмъ, проходя черезъ стѣнка тѣла, выдѣляютъ ихъ наружу.

У громаднаго большинства многоклѣточныхъ животныхъ выдѣлительная система состоитъ изъ каналовъ или трубокъ, открывающихся наружу. Такіе органы выдѣленія вообще представляютъ большое разнообразіе, но отдѣльныя формы ихъ часто удивительнымъ образомъ связываются другъ съ другомъ самыми постепенными переходами. Хотя и невѣроятно, чтобы во всѣхъ случаяхъ мы имѣли дѣло съ гомологичными образованіями, но дальнѣйшія изслѣдованія, конечно, позволятъ еще не разъ доказать родство между ними въ такихъ случаяхъ, гдѣ мы пока только предполагаемъ о немъ на основаніи сходства во внѣшней формѣ и въ отправленіяхъ. Мы отличаемъ двѣ формы трубчатыхъ экскреторныхъ органовъ, открывающихся на поверхности тѣла: одни изъ нихъ, такъ называемые протонефридіи,—оканчиваются въ тѣлѣ слѣпо, другіе, называемые нефридіями,—открываются въ полость тѣла посредствомъ болѣе или менѣе широкой воронки, покрытой мерцательными волосками.

Протонефридіи мы находимъ прежде всего у животныхъ безъ полости тѣла, напр., у плоскихъ червей. Здѣсь жидкость тѣла ограничивается большею частью узкими межклѣточными пространствами и не двигается свободно по тѣлу; поэтому экскреторные органы какъ бы ищутъ мѣста образованія экскретовъ и распространяются по тѣлу, подобно развѣтвленіями кишечника у болѣе крупныхъ животныхъ безъ полости тѣла, несущимъ питательныя вещества къ мѣстамъ ихъ потребленія. Такимъ образомъ, получается развѣтвленная система каналовъ съ однимъ или двумя боковыми главными стволами. открывающимися наружу по большей части на заднемъ концѣ тѣла. Передъ наружнымъ отверстіемъ они могутъ расширяться въ пузырь, гдѣ временно скопляются выдѣленія. Послѣ многочисленныхъ развѣтвленій боковыя вѣточки оканчиваются слѣпо. Концы ихъ образованы характерными клѣтками съ мерцательнымъ жгутомъ. Тѣло такой концевой клѣтки отсылаетъ отъ себя въ окружающую ткань развѣтвленные отростки, которыми клѣтка можетъ поглощать вещества съ значительнаго пространства вокругъ себя (рис. 270, *A* и *B*). Съ другой стороны концевая клѣтка вытягивается въ трубку, образующую концевую часть канала, въ расширенный слѣпой конецъ которой вдается въ видѣ тонкой протоплазматической лопасти такъ называемый мерцательный жгутъ концевой клѣтки. На этой ло-

пасти замѣчается продольная исчерченность, какъ будто бы она произошла путемъ сліянія ряда отдѣльныхъ мерцательныхъ волосковъ. На прозрачныхъ червяхъ,—напр., на паразитирующей въ почкахъ садовой улитки личинкѣ Cercariaeum helicis Brn. можно наблюдать безостановочное извивающееся движеніе мерцательнаго жгута. Въ концевой клѣткѣ часто находятся вакуоли, наполненныя жидкостью и содержащія очевидно экскреты, которые должны быть выдѣлены въ каналъ. Послѣдній возлѣ концевой клѣтки бываетъ иногда окруженъ вакуолью, изъ которой жидкость можетъ конечно диффундировать внутрь канала. Волнообразныя движенія мерцательнаго жгута служатъ для движенія выдѣляемыхъ веществъ по каналу. Концевыя клѣтки представляютъ экскреторныя клѣтки и число ихъ у плоскихъ червей бываетъ очень значительно. Стѣнки каналовъ—очень тонки и состоятъ изъ немногихъ, необыкновенно вытянутыхъ клѣтокъ, не служащихъ для выдѣленія; черезъ нихъ могла бы происходить только простая диффузія. Главные выводные стволы служатъ также только резервуарами для выдѣляемыхъ веществъ. У ленточныхъ червей въ главныхъ стволахъ находится въ каждомъ членикѣ тѣла по клапану, мѣшающему жидкости при сокращеніяхъ тѣла течь въ другую сторону. У высшихъ рѣсничныхъ червей—Triclada (напр., у планарій) вмѣсто задняго главнаго отверстія мы находимъ у парныхъ главныхъ стволовъ на опредѣленныхъ разстояніяхъ одно отъ другого вторичныя отверстія. Эта особенность составляетъ переходъ къ тому, что мы наблюдаемъ у нѣкоторыхъ тесемчатыхъ червей (немертинъ), а именно—къ раздѣленію первоначально одной общей экскреторной системы на нѣкоторое число самостоятельныхъ участковъ, изъ которыхъ каждый открывается наружу отдѣльно. Въ то время какъ у тѣхъ плоскихъ червей, у которыхъ нѣтъ кровеносной системы, протонефридіи распредѣлены по всему тѣлу,—у немертинъ онѣ находятся въ ограниченныхъ мѣстахъ тѣла, вблизи кровеносныхъ сосудовъ, и выдѣляемыя ими вещества къ нимъ приносятся изъ тѣла—кровью.

Кромѣ плоскихъ червей (рѣсничные черви, сосальщики, ленточные глисты, немертины, коловратки) мы находимъ протонефридіи во многихъ другихъ случаяхъ. Прежде всего парою протонефридіевъ въ формѣ типичныхъ личиночныхъ органовъ обладаетъ столь схожая съ свободно плавающею мюллеровскою личинкою рѣсничныхъ червей трохофора кольчатыхъ червей, звѣздчатыхъ червей и моллюсковъ. Далѣе, нѣсколько паръ протонефридіевъ мы находимъ у личинокъ піявокъ; къ нимъ примыкаютъ также экскреторные органы взрослыхъ піявокъ. Затѣмъ, мы находимъ протонефридіи въ нѣкоторыхъ семействахъ кольчатыхъ червей изъ многощетинковыхъ,—у Phyllodocidae, Nephthyidae и у Glyceridae. У тѣхъ кольчатыхъ червей, у которыхъ полость тѣла соотвѣтственно наружной кольчатости раздѣляется перегородками на отдѣльные участки, каждый такой участокъ долженъ имѣть свой выдѣлительный аппаратъ, и такимъ образомъ какъ протонефридіи, такъ и нефридіи располагаются сегментально по парѣ въ каждомъ кольцѣ тѣла; тамъ же, гдѣ перегородки исчезаютъ, какъ у Terebellidae, число экскреторныхъ органовъ гораздо меньше числа сегментовъ,—напр. у Lanice—всего семь паръ.

Если у плоскихъ червей органы выдѣленія построены довольно однообразно, то у животныхъ съ полостью тѣла мы находимъ разнообразныя измѣненія, которыя часто связаны съ тѣмъ, что здѣсь выдѣлительные каналы лежатъ не въ плотной клѣточной ткани, а свободно въ полости тѣла, омываемые со всѣхъ сторонъ жидкостью. При такихъ условіяхъ экскреторная функція можетъ быть свойственна не только конечнымъ клѣткамъ, но и клѣткамъ самого канала; послѣднія располагаются тѣснѣе, вслѣдствіе чего стѣнки канала становятся толще и внутри ихъ содержатся вакуоли экскретовъ; такой случай представляютъ, напр., личинки нѣкоторыхъ легочныхъ брюхоногихъ моллюсковъ (рис. 270 C). Далѣе, экскреторная дѣятельность коцевой клѣтки совершенно утрачивается и клѣтка составляетъ только элементъ, служащій для движенія экскретовъ; при этомъ клѣточное тѣло редуцируется, вмѣсто широкаго мерцательнаго жгута на немъ остается только одинъ единственный длинный жгутикъ. Примыкающій трубчатый отдѣлъ благодаря тонинѣ своихъ стѣнокъ служитъ, можетъ быть, для фильтрованія внутрь канала воды, разжижающей экскреты и вымывающей ихъ наружу. Такія концевыя клѣтки (имъ даютъ особое наз-

ваніе «соленоцитовъ») мы находимъ у протонефридіевъ нѣкоторыхъ трохофорныхъ личинокъ, напр. Polygordius и нѣкоторыхъ Polychaeta (рис. 270, *D*).—При постепенномъ уменьшеніи значенія концевыхъ клѣтокъ онѣ могутъ въ концѣ концовъ совершенно исчезнуть: это мы видитъ у личинокъ кольчатыхъ червей и піявокъ и у взрослыхъ піявокъ, выдѣлительные органы которыхъ, несмотря на отсутствіе концевыхъ клѣтокъ, приравниваются протонефридіямъ плоскихъ червей и другихъ кольчатыхъ червей.

При близкомъ родственномъ отношеніи кольчатыхъ червей и членистоногихъ, которое обнаруживается во многихъ чертахъ ихъ строенія, гомологами сегментальныхъ экскреторныхъ канальцевъ кольчатыхъ червей считаютъ трубчатые органы выдѣленія

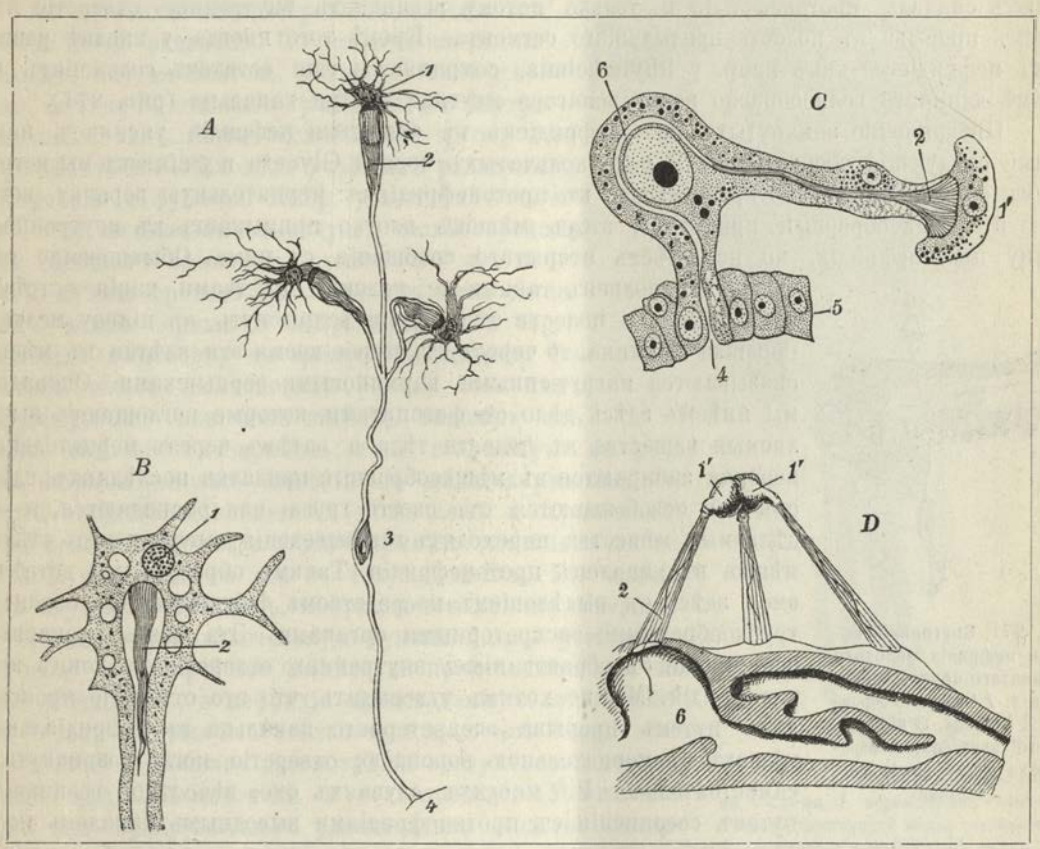


Рис. 270. **Протонефридіи.** *A* три протонефридіи кошачьяго солитера (Taenia crassicollis Rud), *B* экскреторная клѣтка одного рѣсничнаго червя при болѣе сильномъ увеличеніи, *C* протонефридій зародыша улитки—катушки (Planorbis), *D* часть нефридія морского кольчатаго червя Glycera съ тремя «соленоцитами»; каналъ нефридія *6* вскрытъ. *1* ядро концевой клѣтки, *1'* ея клѣточное тѣло, *2* мерцательный жгутъ, *3* ядро клѣтки выводного канальца, *4* выводное отверстіе канальца, *5* эпителій тѣла, *6* каналъ нефридія. *A* по Бугге, *B* по Лангу, *C* по Мейзенхеймеру, *D* по Гудричу.

членистоногихъ, открывающіеся въ основаніи ногъ. Такіе органы мы встрѣчаемъ въ формѣ пары усиковыхъ железъ у ряда ракообразныхъ (у листоногихъ раковъ, бокоплавовъ, расщепленогихъ и десятиногихъ), въ формѣ такъ называемой раковины железы, открывающейся въ основаніи второй пары нижнихъ челюстей,—у прочихъ ракообразныхъ (у листоногихъ, усоногихъ, равноногихъ и ротоногихъ),—въ формѣ нижнегубныхъ железъ—у двупарноногихъ многоножекъ и низшихъ насѣкомыхъ (Thysanura), въ формѣ такъ называемыхъ коксальныхъ железъ, открывающихся въ основаніи ногъ,—у многихъ паукообразныхъ и, въ особенности, въ формѣ «сегментальныхъ органовъ»—у Peripatus. Всѣ эти железы оканчиваются слѣпо и, слѣдовательно, должны считаться за протонефридіи. Отсутствіе у нихъ концевыхъ клѣтокъ съ мерцательными жгутами, объясняемое посте-

пеннымъ уменьшеніемъ значенія этихъ образованій, тѣмъ менѣе бросается въ глаза, что у членистоногихъ нигдѣ не встрѣчается вообще мерцательныхъ эпителіевъ или мерцательныхъ отдѣльныхъ клѣтокъ.

Тамъ, гдѣ у Phyllodocidae и у нѣкоторыхъ другихъ кольчатыхъ червей находятся сегментально расположенныя протонефридіи, у большинства остальныхъ щетинконогихъ кольчатыхъ червей помѣщаются трубкообразные органы, открывающіеся въ полость тѣла мерцательною воронкою, но не обладающіе мерцательными шнурами. Можно предположить, что эти нефридіи возникли изъ протонефридіевъ, чему соотвѣтствуетъ также тотъ фактъ, что у молодыхъ щетинконогихъ червей сегментальные экскреторные канальцы представляютъ сначала протонефридіи и только потомъ возникаетъ внутреннее отверстіе ихъ путемъ прорыва въ полость предыдущаго сегмента. Кромѣ того иногда у вполнѣ развитыхъ нефридіевъ, какъ напр. у Rhynchelmis, сохраняется еще остатокъ соленоцитъ въ формѣ длиннаго волнообразно извивающагося жгутика внутри канальца (рис. 271).

Превращеніе замкнутыхъ протонефридіевъ въ открытыя нефридіи уясняютъ намъ также слѣдующія соображенія. У рода кольчатыхъ червей Glycera и у піявокъ мы встрѣчаемъ образованіе, тѣсно прилегающее къ протонефридіямъ: мерцательную воронку, ведущую въ мѣшкообразный придатокъ; этотъ мѣшокъ плотно примыкаетъ къ внутреннему концу протонефридія, но не имѣетъ открытаго сообщенія съ нимъ. Обыкновенно онъ бываетъ наполненъ такими-же мелкими клѣтками, какія встрѣчаются также въ полости тѣла. Если вспрыснуть въ піявку мелкаго порошка кармина, то черезъ нѣкоторое время эти клѣтки въ мѣшкѣ оказываются нагруженными карминовыми зернышками. Очевидно, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ фагоцитами, которые поглощаютъ выдѣляемыя вещества въ полости тѣла и затѣмъ черезъ мерцательныя воронки забираются въ мѣшкообразные придатки послѣднихъ; здѣсь они или освобождаются отъ своего груза, или распадаются, а выдѣляемыя вещества переходятъ для выведенія наружу черезъ стѣнки мѣшка въ каналецъ протонефридія. Такимъ образомъ мы встрѣчаемся здѣсь съ выдѣленіемъ посредствомъ фагоцитовъ въ связи съ трубкообразными экскреторными органами. Эта связь становится еще проще съ образованіемъ внутренняго отверстія на концѣ протонефридія. Мы не хотимъ утверждать, что это отверстіе происходитъ путемъ прорыва экскреторнаго канальца въ нефридіальный мѣшокъ съ мерцательною воронкою; отверстіе могло возникнуть и самостоятельно. Во многихъ случаяхъ оно, вѣроятно, возникаетъ путемъ соединенія съ протонефридіями выводныхъ каналовъ половыхъ продуктовъ,—генитальныхъ воронокъ, которыя до сихъ поръ открывались наружу самостоятельно. Подобное соединеніе извѣстно для нѣкоторыхъ морскихъ кольчатыхъ червей. Этимъ функціональное отношеніе между экскреторными фагоцитами и нефридіями упростились. И дѣйствительно, мерцательныя воронки нефридіевъ земляныхъ червей почти всегда бываютъ выполнены подвижными клѣтками полости тѣла, не переходящими, однако, въ самые канальцы. Послѣ соединенія нефридіевъ съ полостью тѣла концевыя клѣтки съ мерцательными жгутами, и безъ того уже служившія только для передвиженія содержимаго канальцевъ и, можетъ быть, для фильтраціи воды,—дѣлаются совершенно излишними и исчезаютъ. Жидкость полости тѣла можетъ теперь поступать непосредственно въ нефридіальный каналецъ, а дальнѣйшее передвиженіе ея въ немъ легко производится путемъ сокращенія полости тѣла. Продукты выдѣленія нефридіевъ у кольчатыхъ червей еще не изслѣдованы, и мы не знаемъ содержатъ ли они въ себѣ бѣлковыя вещества, какъ моча осьминога (Octopus), что, конечно, должно было бы быть, если бы жидкость полости тѣла прямо поступала въ мочевой каналецъ. Но весьма возможно, что жидкая часть мочи выдѣляется черезъ стѣнки канальца, а не непосредственно черезъ воронкообразное отверстіе его.

Рис. 271. Внутренній конецъ нефридія молодого кольчатаго червя, Rhynchelmis. *1* Отверстіе воронки, *2* жгутикъ, *3* нефридіальный каналецъ, *4* перегородка между двумя сегментами.

У взрослыхъ мягкотѣлыхъ экскреторные органы представляютъ также канальцы, открывающіеся воронкою въ полость тѣла,—то есть въ околосердечную сумку моллюсковъ,—а другимъ концомъ послѣ многократныхъ извивовъ — наружу (въ мантійную полость). Средняя часть канальцевъ бываетъ обыкновенно расширена и, благодаря образованію эпителіальныхъ складокъ, имѣетъ очень большую поверхность. У симметричныхъ мягкотѣлыхъ существуетъ одна пара (у Nautilus — двѣ) такихъ нефридіевъ, большинство же брюхоногихъ обладаютъ только однимъ нефридіемъ. У всѣхъ мягкотѣлыхъ нефридіи гомологичны; отношеніе ихъ къ нефридіямъ другихъ группъ животныхъ до сихъ поръ не установлено.

Въ деталяхъ экскреторные канальцы построены очень различно. По большей части они проходятъ внутри клѣтокъ и иногда, какъ у піявокъ, отъ нихъ отходятъ развѣтвленія внутрь клѣточныхъ тѣлъ. Самое экскреторную трубку можно раздѣлить на нѣсколько участковъ различныхъ по строенію и функціи. Напр. у дождевого червя (рис. 272) выдѣленіемъ завѣдуетъ только средняя часть длиннаго канальца, сложеннаго во много петель; клѣтки средней части могутъ даже заглатывать мелкія зернышки вспрыснутыхъ въ червя красящихъ веществъ, на манеръ фагоцитовъ. Въ усиковой железѣ десятиногихъ раковъ отличаютъ пузыреобразный конечный отдѣлъ,—sacculus отъ сильно извитого «лабиринта»; если вспрыснуть въ рака смѣсь кармино-кислаго аммонія съ индигокарминомъ, то первый выдѣляется концевымъ мѣшочкомъ и окрашиваетъ его въ красный цвѣтъ, а индигокарминъ, скопляясь въ лабиринтѣ, окрашиваетъ его въ голубой цвѣтъ. Въ отдѣльныхъ случаяхъ, наконецъ, нефридіи повидимому совершенно утрачиваютъ выдѣлительную функцію; такъ у мшанокъ (Bryozoa) по Кори все выдѣленіе происходитъ при помощи фагоцитовъ, а нефридіи представляютъ лишь отверстія, черезъ которыя эти клѣтки выходятъ изъ тѣла.

Рис. 272. **Нефридій земляного червя,—схема.** *1* мерцательная воронка, *2* часть перегородки между сегментами, *3—8* участки нефридіальнго канальца, различнаго строенія и, вѣроятно, различно функціонирующіе (каналецъ петли—*3*, мерцательный каналецъ—*4*, ампулла—*5*, желѣзистый каналецъ—*6*, штриховатый каналецъ—*7*, концевой пузырекъ—*8*). По Мазярскому.

Болѣе подробнаго разсмотрѣнія заслуживаютъ экскреторные органы ланцетника и позвоночныхъ. У низшихъ формъ они обнаруживаютъ удивительное сходство съ нефридіями щетинконогихъ червей, но при дальнѣйшемъ своемъ филогенетическомъ развитіи они претерпѣваютъ рядъ измѣненій и превращаются изъ отдѣльныхъ органовъ, располагавшихся первоначально сегментально по всему тѣлу, въ компактныя образованія, располагающіяся въ одномъ ограниченномъ мѣстѣ тѣла. Прослѣдить за этими превращеніями—составляетъ важную, хотя и очень трудную задачу сравнительной анатоміи позвоночныхъ.

Экскреторные органы ланцетника поражаютъ насъ своимъ сходствомъ съ протонефридіями щетинконогихъ червей изъ семейства Phyllodocidae. Они представляютъ слегка развѣтвляющіеся канальцы, при чемъ внутренніе концы ихъ вѣтвей снабжены плотною каймою изъ соленоцитовъ. Мочевые канальцы ланцетника лежатъ въ тѣхъ участкахъ полости тѣла, которые тянутся по обѣимъ сторонамъ хорды надъ околожаберной полостью и отчасти выпячиваютъ въ эту полость ея боковыя стѣнки. Канальцы открываются съ одной стороны въ околожаберную полость, а съ другой въ полость тѣла, чѣмъ отличаются отъ протонефридіевъ Phyllodocidae. Внутри стѣнокъ полости тѣла между хордою и

этими нефридіями кровеносные сосуды образуютъ по сосѣдству съ нефридіями густую сѣть капиляровъ, называемую у позвоночныхъ клубочкомъ (glomerulus) и стоящею, очевидно, въ связи съ дѣятельностью нефридіевъ. Нефридіи ограничены областью тѣла, въ которой находятся жаберныя щели; на каждыя двѣ щели взрослаго ланцетника приходится одинъ нефридій. Такъ какъ жаберныя щели первоначально образуются сегментально, то надо думать, что и нефридіи располагались первоначально такимъ же образомъ и что число ихъ затѣмъ увеличивалось параллельно съ увеличеніемъ числа жаберныхъ щелей. У взрослаго ланцетника съ каждой стороны тѣла находится около 100 нефридіевъ. Отверстія ихъ въ околожаберную полость соотвѣтствуютъ наружнымъ отверстіямъ, такъ какъ эта полость представляетъ внѣшнее пространство, ограниченное складками кожи. Все говоритъ въ пользу того, что нефридіи ланцетника морфологически равнозначны сегментальнымъ экскреторнымъ органамъ кольчатыхъ червей.

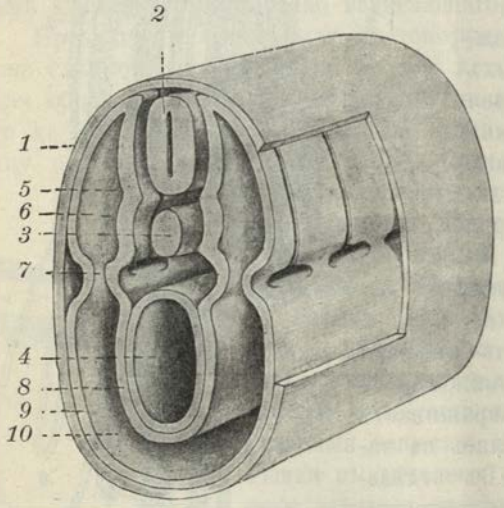


Рис. 273. Отрѣзокъ зародыша позваночнаго,—схема. Справа удаленъ кусокъ кожи, чтобы показать „первичные позвонки“ сбоку. *1* эпидермисъ, *2* трубка спинного мозга, *3* хорда, *4* кишечникъ, *5* мускульная пластинка „первичнаго позвонка“ или міотомъ, *6* полость міотома = міоцѣль, *7* нефротомъ, *8* и *9* висцеральный (кишечный) и париэтальный (кожный) листки боковыхъ пластинокъ мезодерма, *10* Полость тѣло = цѣломъ.

Отношенія у позвоночныхъ сложнѣе. Почки Amniota (пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ) не соотвѣтствуютъ почкамъ Anamnia (рыбъ и земноводныхъ), но у зародышей Amniota мы находимъ временные экскреторные органы, вполнѣ соотвѣтствующіе почкамъ Anamnia,—такъ называемыя первичныя почки. У всѣхъ позвоночныхъ, однако, первичнымъ почкамъ предшествуетъ еще одна (третья) форма экскреторныхъ органовъ, такъ называемыя переднія почки,—которыя только у миксинъ (Myxine) остаются на всю жизнь въ качествѣ единственнаго мочевого аппарата. Такимъ образомъ, во время видового, а отчасти и индивидуальнаго развитія позвоночныхъ мы отличаемъ три, смѣняющихъ другъ друга мочевыхъ аппарата: переднія почки (pronephros), сохраняющіяся у миксинъ и исчезающія у всѣхъ остальныхъ позвоночныхъ, первичныя почки (mesonephros), сохраняющіяся у другихъ рыбъ и у земноводныхъ и атрофирующіяся у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ, и, наконецъ, вторичныя почки (metanephros), представляющія окончательный мочевой аппаратъ Amniota.

Переднія почки состоятъ изъ двухъ рядовъ сегментально расположенныхъ, короткихъ и едва извитыхъ мочевыхъ канальцевъ. Они открываются въ полость тѣла по обѣ стороны позвоночника—каждый своею мерцательною воронкою, а другимъ концомъ связываются съ парою боковыхъ выводныхъ каналовъ; послѣдніе тянутся къ заднему концу тѣла и открываются у рыбъ, за исключеніемъ селяхій и двояко-дышащихъ, — наружу позади порошицы, а у селяхій, двояко-дышащихъ рыбъ, земноводныхъ, Sauropsida и у однопроходныхъ изъ млекопитающихъ — въ клоаку. Канальцы переднихъ почекъ возникаютъ изъ такъ называемымъ ножекъ первичныхъ сегментовъ или первичныхъ позвонковъ (нефротомъ, рис. 273, *7*), т. е. изъ тѣхъ участковъ, которые связываютъ спинную сегментированную часть средняго зародышеваго пласта,—первичные сегменты,—съ несегментированною брюшною частью его, заключающею въ себѣ вторичную полость тѣла. Устья ножекъ, открывающіяся въ полость тѣла превращаются при этомъ въ воронки канальцевъ переднихъ почекъ. Противъ нихъ въ стѣнкахъ полости тѣла залегаетъ густая сѣть кровеносныхъ волосныхъ сосудовъ,—«клубочекъ» (glomerulus, рис. 274, лѣвая сторона); къ нему можетъ присоединиться еще подобный же glomerulus, вдающійся въ сумкообразное боковое расширеніе мочевого канальца,—въ такъ называемую б а у м а н о в у сумку;

его называютъ внутреннимъ glomerulus въ противуположность наружному или glomus. Переднія почки идутъ вдоль всей полости тѣла только у миксинъ, у всѣхъ же прочихъ позвоночныхъ онѣ ограничиваются лишь немногими передними сегментами; у селяхій железистые канальцы ихъ закладываются, напр., въ 3.—5. сегментахъ тѣла, у одного изъ безногихъ земноводныхъ,—Hypogeophis въ 4.—15; у миноги они занимаютъ 6 сегментовъ, у ганоидныхъ рыбъ 2—3, а у костистыхъ даже только одинъ сегментъ. Протокъ переднихъ почекъ, возникающій въ своемъ переднемъ концѣ путемъ сліянія наружныхъ концовъ мочевыхъ канальцевъ, образуется и въ слѣдующихъ сегментахъ, въ которыхъ канальцы отсутствуютъ также изъ расположенныхъ по сегментамъ участковъ, но далѣе кзади онъ отщепляется уже въ видѣ сплошного образованія безъ ясныхъ границъ между сегментами. Развитіе этой задней части выводныхъ каналовъ переднихъ почекъ мы можемъ считать сокращеннымъ вслѣдствіе недоразвитія относящихся къ ней мочевыхъ канальцевъ.

Первичныя почки состоятъ такимъ же образомъ изъ мочевыхъ канальцевъ, возникающихъ изъ тѣхъ же частей зародыша, что и канальцы переднихъ почекъ. Онѣ могутъ также открываться воронками въ полость тѣла; такихъ воронокъ у зародышей Amniota, однако, не бываетъ. Мочевые канальцы первичныхъ почекъ никогда не обладаютъ наружнымъ glomerulus, но внутренній glomerulus всегда существуетъ (рис. 274, правая сторона). Канальцы образуются здѣсь послѣ развитія мочеточника и связываются съ нимъ вторично. Своимъ развитіемъ они превосходятъ канальцы переднихъ почекъ, всегда бываютъ болѣе или менѣе извиты и встрѣчаются въ болѣе значительномъ числѣ (рис. 275). При этомъ сегментальное расположеніе канальцевъ сохраняется лишь въ рѣдкихъ случаяхъ, какъ напр., у селяхій, у которыхъ часть канальцевъ образуетъ сегментально расположенныя группы, открывающіяся въ мочеточникъ каждая вмѣстѣ. Часто между самыми задними канальцами переднихъ почекъ и самыми передними первичныхъ существуетъ перерывъ, обнимающій собою нѣсколько сегментовъ. Въ другихъ случаяхъ канальцы переднихъ почекъ встрѣчаются въ тѣхъ сегментахъ, въ которыхъ развиваются и канальцы первичныхъ почекъ. Поэтому канальцы первичныхъ почекъ нельзя разсматривать за видоизмѣненіе канальцевъ переднихъ почекъ, а надо считать новою, самостоятельною генераціею канальцевъ, которые соотвѣтственно возникшей потребности въ болѣе усиленномъ выдѣленіи являются болѣе работоспособными и болѣе многочисленными. Отверстій въ полость тѣла, что составляетъ правило для мочевыхъ канальцевъ переднихъ почекъ, здѣсь во многихъ случаяхъ нѣтъ;

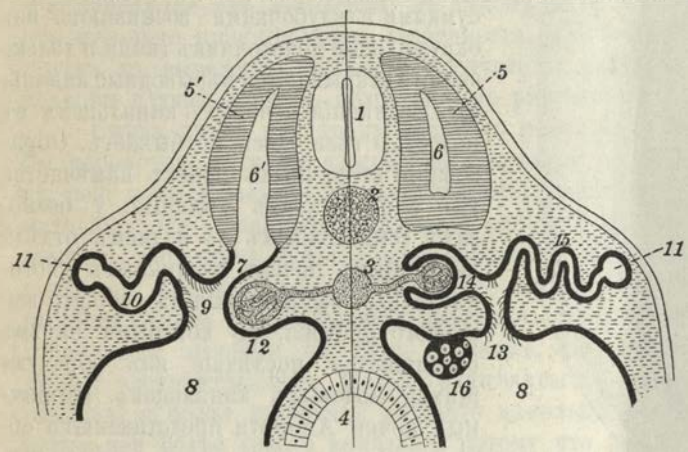


Рис. 274 Передняя (слѣва) и первичная (справа) почка зародыша позваночнаго,—схема. Лѣвая половина представляетъ разрѣзъ ближе къ головѣ. *1* Спинной мозгъ, *2* хорда, *3* аорта, *4* кишечникъ, *5* мускульный сегментъ (міотомъ) со своею полостью, (міоцёлемъ—*6*), слѣва міоцёль (*6'*) находится въ открытомъ соединеніи съ полостью тѣла (*8*) посредствомъ нефротома (*7*), *9* воронка передней почки, *10* каналецъ передней почки, *11* протокъ переднихъ почекъ, *12* glomus, *13* воронка первичныхъ почекъ, *14* тѣльце первичныхъ почекъ съ glomerulus, *15* протокъ первичныхъ почекъ, *16* половая железа. Въ согласіи съ Видерсгеймомъ.

Рис. 275. Передняя почка (съ четырьмя воронками) и первичная личинки миноги (Petromyzon). Glomeruli первичной почки замѣтны въ видѣ черныхъ точекъ. По Велеру.

такое сообщеніе съ полостью тѣла представляетъ наслѣдіе отъ предковъ, у которыхъ полость тѣла была наполнена жидкостью; у позвоночныхъ эта особенность потеряла свое значеніе для мочевого аппарата и могла атрофироваться.—Хотя зачатокъ первичныхъ почекъ простирается довольно далеко напередъ, но у развитого животнаго передній отдѣлъ ихъ большею частью редуцируется, такъ что ограничиваются среднею и заднею частью полости тѣла.

Вторичныя почки Amniota происходятъ непосредственно отъ первичныхъ почекъ (рис. 276). Изъ протока первичныхъ почекъ недалеко отъ задняго конца его выростаетъ боковой каналъ, окруженный тканью, происходящею изъ ткани первичныхъ почекъ. Этотъ отростокъ развивается затѣмъ въ мочеточникъ вторичныхъ почекъ. Отъ его слѣпого конца отходятъ вѣточки, изъ которыхъ образуются выводные канальцы этихъ почекъ. Мочевые канальцы вторичныхъ почекъ съ ихъ баумановыми сумками и клубочками возникаютъ изъ окружающей мочеточникъ ткани и только затѣмъ открываются въ выводные канальцы. Соединенія мочевыхъ канальцевъ съ полостью тѣла здѣсь не бываетъ. Образованіе вторичныхъ почекъ намѣчается уже у нѣкоторыхъ Anamnia: у безногихъ земноводныхъ въ заднемъ отдѣлѣ первичныхъ почекъ возникаютъ многочисленныя выпячиванія ихъ общаго выводного протока, съ которыми затѣмъ соединяются послѣдніе изъ образующихся мочевыхъ канальцевъ. Вторичныя почки Amniota представляютъ образованіе того-же рода, но здѣсь возникаетъ только одно такое выпячиваніе изъ конца общаго протока, и все образованіе достигаетъ такого развитія, что вполнѣ замѣщаетъ собою первичную почку.

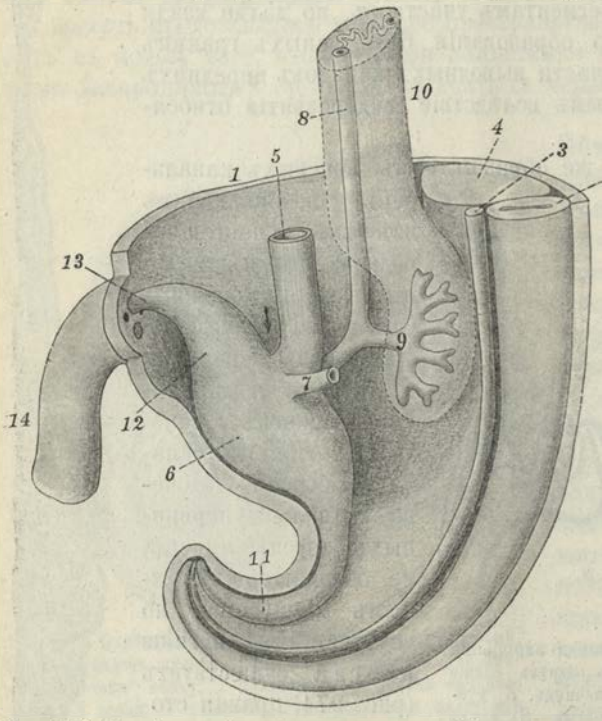


Рис. 276. **Разрѣзанный вдоль пополамъ задній конецъ зародыша позвоночнаго, показывающій развитіе второй почки. Схема** *1* стѣнка полости тѣла, *2* спинной мозгъ, *3* хорда, *4* мышечная масса, *5* кишечникъ, *6* клоака (прорывающаяся позднѣе наружу), *7* устье лѣваго выводного канала первичныхъ почекъ, который обрѣзанъ, *8* правый выводной каналъ ихъ, *9* отвѣтвляющійся отъ него мочеточникъ вторичныхъ почекъ, *10* ткань первичныхъ почекъ, окружающая этотъ мочеточникъ (*9*) и дающая начало мочевымъ канальцамъ вторичныхъ почекъ, *11* хвостовая часть кишечника (исчезающая впослѣдствіи), *12* мочевой пузырь, внутренняя часть аллантоиса, продолжающаяся (*13*) въ пупочный канатикъ (*14*), *13* часть, превращающаяся въ мочевой протокъ (urachus). Въ согласіи съ Кейбелемъ.

При замѣщеніи переднихъ почекъ первичными, а первичныхъ вторичными мочевой аппаратъ, который раньше тянулся вдоль всего тѣла, все болѣе и болѣе оттѣсняется къ заднему отдѣлу полости тѣла и превращается въ концѣ концовъ въ компактный органъ,— вторичныя почки. Распредѣленіе переднихъ почекъ по всему тѣлу быть можетъ стояло въ связи съ первоначальнымъ раздѣленіемъ полости тѣла у предковъ позвоночныхъ на отдѣльные участки, какъ то наблюдается въ формѣ временной стадіи при развитіи ланцетника. Послѣ уничтоженія этого раздѣленія полости тѣла стала возможною концентрація органовъ выдѣленія, а мочевые канальцы безъ ущерба для своей функціи могли утратить непосредственную связь съ мѣстами образованія экскретовъ, такъ какъ быстро циркулирующая кровь могла доставлять имъ эти экскреты. Связь мочевыхъ канальцевъ съ полостью тѣла, потерявшая у позвоночныхъ значеніе для процесса выдѣленія, сохранила, однако, свое значеніе для выведенія черезъ переднія почки женскихъ половыхъ продуктовъ, что составляло ихъ побочную функцію; поэтому изъ отверстій переднихъ почекъ

развились внутреннія воронки яйцеводовъ. Также и у самцовъ мочевые канальцы, и именно — первичныхъ почекъ, вступаютъ въ соединеніе съ сѣменниками, и у Anamnia выведеніе сѣмени составляетъ побочную функцію ихъ мочеточника. (Выводной протокъ первичныхъ почекъ у самцовъ Amniota служитъ только для этой цѣли. Подробнѣе объ этомъ мы будемъ говорить при разсмотрѣніи половыхъ органовъ).

Переднія почки можно сравнивать съ нефридіями кольчатыхъ червей и ланцетника,— но вмѣсто отдѣльныхъ наружныхъ отверстій у нихъ существуетъ съ каждой стороны одинъ общій выводной каналъ. Подобные примѣры общихъ выводныхъ протоковъ встрѣчаются и у нѣкоторыхъ морскихъ кольчатыхъ червей (Lanice, Loimia). Большое затрудненіе для сравненія этихъ органовъ, однако, составляетъ то обстоятельство, что они развиваются изъ различныхъ зародышевыхъ пластовъ: нефридіи кольчатыхъ червей развиваются изъ наружнаго листка, а мочевые канальцы позвоночныхъ — изъ средняго листка. Этому различію—и повидимому съ полнымъ правомъ—приписываютъ большое значеніе. Поэтому нѣкоторые склонны сравнивать мочевые канальцы переднихъ почекъ скорѣе съ половыми протоками кольчатыхъ червей, которые расположены также сегментально и развиваются изъ мезодерма; въ такомъ случаѣ экскреторная функція ихъ представляетъ вторично пріобрѣтенную особенность, а отношеніе переднихъ и отчасти первичныхъ почекъ къ выведенію половыхъ продуктовъ является унаслѣдованною особенностью. Во всякомъ случаѣ вопросъ этотъ еще не рѣшенъ.

Смѣна двухъ или трехъ различно развитыхъ мочевыхъ системъ позвоночныхъ была бы непонятна, если бы каждая послѣдующая система не удовлетворяла предъявляемому къ ней, повысившемуся съ дальнѣйшимъ развитіемъ тѣла—требованію. Если, напр., сравнить переднія и первичныя почки у одной и той же личинки тритона, то клубочки (glomerulus) переднихъ почекъ оказываются примѣрно вдвое больше клубочковъ первичныхъ почекъ, а мочевые канальцы первыхъ—приблизительно на $^1/_3$ шире мочевыхъ канальцевъ вторыхъ. Такое же уменьшеніе размѣровъ наблюдается и при сравненіи первичныхъ съ вторичными почками въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ онѣ встрѣчаются вмѣстѣ,—напр., у зародышей млекопитающихъ. Нельзя сомнѣваться, что работа болѣе крупнаго клубочка (glomerulus) и болѣе широкаго мочевого канальца продуктивнѣе работы болѣе мелкаго клубочка или болѣе узкаго канальца, потому что работающая поверхность первыхъ—значительнѣе. Однако—общая поверхность двухъ болѣе мелкихъ клубочковъ, а слѣдовательно и ихъ общая работа, должны быть значительнѣе, чѣмъ поверхность и работа одного клубочка, построеннаго изъ той же массы вещества; такимъ же образомъ и общая поверхность и работа двухъ болѣе узкихъ канальцевъ, сумма поперечныхъ сѣченій которыхъ равна поперечному сѣченію одного болѣе широкаго,—превосходятъ поверхность и работу послѣдняго. Такъ, при той же массѣ образовательнаго матеріала работа первичныхъ почекъ превосходитъ работу переднихъ, а работа вторичныхъ—работу первичныхъ. Съ увеличеніемъ числа увеличивается и длина мочевыхъ канальцевъ: напр., у зародыша одной акулы (Acanthias) въ 9 см. длиною мочевыхъ канальцевъ первичныхъ почекъ въ каждомъ сегментѣ находится по 6 паръ, а мочевыхъ канальцевъ переднихъ почекъ всего по одной. Особенно возростаетъ число канальцевъ вторичныхъ почекъ, благодаря чему эти почки состоятъ почти исключительно изъ мочевыхъ канальцевъ и кровеносныхъ сосудовъ. Число клубочковъ во вторичной почкѣ кошки считаютъ приблизительно въ 16000. Итакъ, переходъ отъ одной мочевой системы къ другой всегда знаменуетъ собою большую продуктивность въ ихъ работѣ.

Такой переходъ, однако, произошелъ не сразу. Первичныя почки начали образовываться еще въ то время, когда переднія почки находились въ полной дѣятельности, и только послѣ достаточнаго развитія первичныхъ почекъ могла начаться постепенная атрофія переднихъ почекъ; тоже надо сказать и о переходѣ отъ первичныхъ къ вторичнымъ почкамъ. Послѣдующая система сначала играла роль вспомогательнаго органа, пока не замѣщала предшествующую систему окончательно.

Дѣятельность вторичныхъ почекъ подробнѣе изслѣдована у млекопитающихъ (рис. 277). Здѣсь къ баумановой сумкѣ, охватывающей клубочекъ (glomerulus), примыкаетъ сначала

витой участокъ мочевого канальца (tubulus contortus), затѣмъ слѣдуетъ петля, продолжающаяся въ прямой каналецъ (tub. rectus), который при помощи промежуточнаго участка впадаетъ въ общій сборный каналецъ. Сборные канальцы открываются въ расширенный внутренній конецъ мочеточника,—въ почечную лоханку. Характерныя вещества, находящіяся въ мочѣ, выбираются изъ крови клѣтками витыхъ канальцевъ (участковъ). При этомъ отдѣляемая клубочкомъ и стекающая изъ баумановой сумки вода мочи постоянно разжижаетъ и вымываетъ изъ витыхъ канальцевъ растворы мочевыхъ солей, дѣлая такимъ образомъ возможною дальнѣйшую диффузію ихъ изъ клѣтокъ въ полость канальца. Жидкость, просачивающаяся изъ клубочка, должна содержать въ себѣ столько же поваренной соли, что и кровь, т. е. 0,5%;—въ мочѣ, однако, заключается 1% поваренной соли; слѣдовательно изъ мочи вода снова уходитъ и при томъ по меньшей мѣрѣ на половину, а, можетъ быть, и больше, такъ какъ часть соли вѣроятно тоже вторично всасывается. По всѣмъ вѣроятіямъ всасываніе воды происходитъ въ прямыхъ канальцахъ. Выдѣленіе воды въ клубочкѣ происходитъ, благодаря повышенному давленію крови, но это выдѣленіе не представляетъ простую фильтрацію воды черезъ стѣнки сосудовъ клубочка, но зависитъ еще отъ другихъ, не достаточно выясненныхъ отношеній. Сборные канальцы открываются на конусообразныхъ сосочкахъ, вдающихся въ полость почечной лоханки; при наполненіи лоханки отверстія канальцевъ, вслѣдствіе давленія жидкости на сосочки, закрываются, и моча обратно въ канальцы поступать не можетъ (рис. 278).

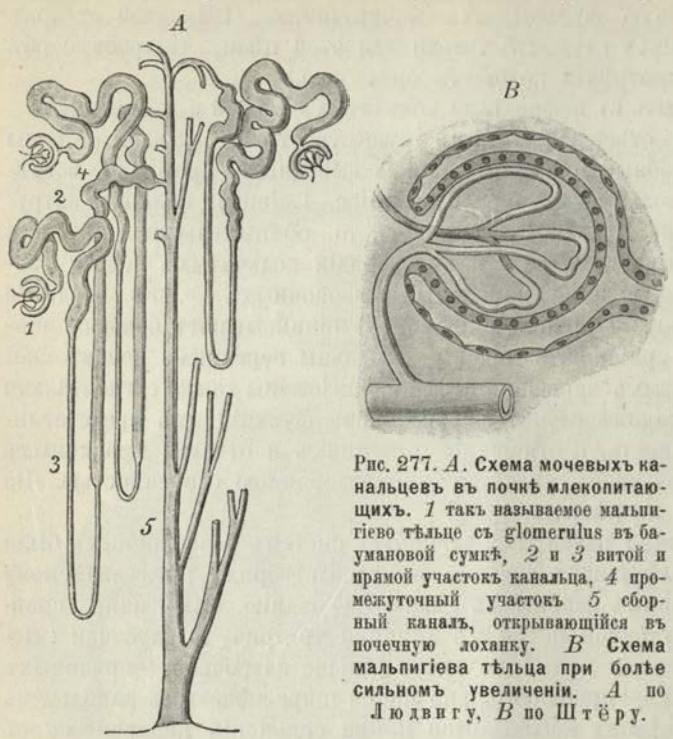


Рис. 277. *A*. Схема мочевыхъ канальцевъ въ почкѣ млекопитающихъ. *1* такъ называемое мальпигіево тѣльце съ glomerulus въ баумановой сумкѣ, *2* и *3* витой и прямой участокъ канальца, *4* промежуточный участокъ *5* сборный каналъ, открывающійся въ почечную лоханку. *B* Схема мальпигіева тѣльца при болѣе сильномъ увеличеніи. *A* по Людвигу, *B* по Штёру.

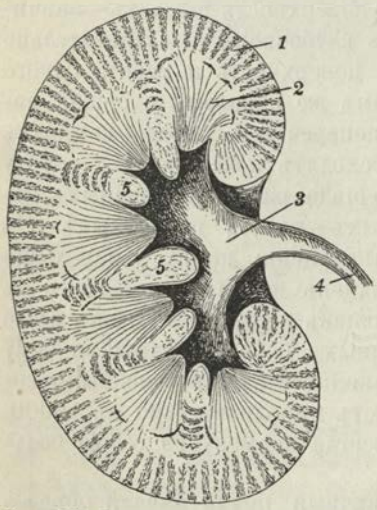


Рис. 278. Почка человѣка, разрѣзанная вдоль. *1* корковый слой, *2* мякотная часть, поднимающаяся въ формѣ сосочковъ, *3* почечная лоханка, *4* мочеточникъ, *5* скопленія жира.

Тамъ, гдѣ выдѣляется почками жидкая моча, почти всегда у позвоночныхъ существуетъ мочевой пузырь. Онъ встрѣчается у большинства рыбъ; здѣсь онъ возникаетъ путемъ сростанія и расширенія наружныхъ концевъ мочеточниковъ. У селяхій онъ открывается въ заднюю кишку, превращающуюся такимъ образомъ въ клоаку, а у остальныхъ рыбъ—прямо наружу позади заднепроходнаго отверстія. У земноводныхъ мочевой пузырь образуется, какъ выпячиваніе нижней (брюшной) стѣнки клоаки напротивъ отверстій мочеточниковъ. Тоже явленіе наблюдается у всѣхъ выше стоящихъ позвоночныхъ и имѣетъ во время эмбріональной жизни большое значеніе. Этотъ мочевой мѣшекъ или аллантоисъ зародыша, представляющій ничто иное, какъ выступъ стѣнокъ задняго отдѣла кишечника, наполняется у эмбріоновъ Sauropsida мочею, выдѣляемою первичными поч-

ками. Въ его содержимомъ можно найти мочевокислый аммоній и мочевокислый натрій, мочевину и соли. Разростаясь, онъ выступаетъ изъ еще не замкнувшейся полости тѣла и прилегаетъ къ стѣнкамъ яйца (рис. 48, стр. 78). Въ стѣнкахъ аллантоиса богато развиваются кровеносные сосуды, и черезъ пористую стѣнку яйца кровь ихъ выдѣляетъ изъ себя углекислоту и поглощаетъ кислородъ; слѣдовательно аллантоисъ во вторую половину эмбріональнаго періода образуетъ главный органъ дыханія зародыша. У млекопитающихъ, путемъ соприкосновенія кровеносныхъ сосудовъ плода съ кровеносными сосудами матери въ дѣтскомъ мѣстѣ или плацентѣ, устанавливается между ними обмѣнъ веществъ, и такимъ образомъ развивающееся животное передаетъ свои экскреты въ кровь матери. Аллантоисъ здѣсь также развивается,—но свое первоначальное значеніе, какъ мочевой мѣшокъ, онъ сохраняетъ лишь въ небольшой степени; въ немъ остается лишь незначительная полость, а въ остальномъ онъ образуетъ, какъ зародышевая часть планцеты,—органъ, служащій для питанія, дыханія и выдѣленія зародыша. Въ части его, находящейся внѣ зародыша существуетъ полость только на начальныхъ стадіяхъ развитія,—позже отъ нея остаются внутри пупочнаго канатика лишь неясные слѣды. У молодыхъ животныхъ превращается затѣмъ въ мочевой пузырь не весь аллонтоисъ, а только ближайшій къ клоакѣ его участокъ (рис. 276). У птицъ, крокодиловъ, змѣй и нѣкоторыхъ ящерицъ мочевой мѣшекъ совершенно атрофируется, такъ что у развитого животнаго мочевого пузыря уже не бываетъ и моча собирается прямо въ клоаку. Въ такихъ случаяхъ, однако, моча не жидкая, а представляетъ бѣлую массу кристаликовъ, которая, напр., у змѣй почти цѣликомъ состоитъ изъ мочевой кислоты. Здѣсь вода отдѣляемая вмѣстѣ съ экстретами, очевидно, снова совершенно всасывается, благодаря чему сохраняются большія запасы ея и потребность въ ней у организма уменьшается.—У млекопитающихъ отверстія мочеточниковъ передвигаются съ клоаки эмбріона на начальную часть мочевого пузыря и ведутъ прямо въ мочевой пузырь (рис. 276). У всѣхъ млекопитающихъ за исключеніемъ однопроходныхъ наружное отверстіе мочевого пузыря вмѣстѣ съ отверстіями полового аппарата обособляется отъ прямой кишки и располагается отдѣльно отъ порошицы. Посредствомъ соединительно-тканнаго тяжа, представляющаго какъ бы остатокъ одного участка аллантоиса,—мочевой пузырь остается на всю жизнь связаннымъ съ пупкомъ, какъ съ мѣстомъ замыканія полости тѣла.

Органы выдѣленія, открывающіяся въ основаніи ногъ, которые можно сравнить съ протонефридіями и которыми обладаютъ многія членистоногія, совершенно не встрѣчаются у насѣкомыхъ. У нихъ органы выдѣленія, называемые мальпигіевыми сосудами, открываются въ видѣ тонкихъ слѣпыхъ трубокъ въ начало задней кишки. Кромѣ насѣкомыхъ подобными органами выдѣленія обладаютъ многоножки и нѣкоторыя паукообразныя. Число ихъ у близкихъ формъ мало варіируетъ, но въ различныхъ группахъ оно колеблется въ широкихъ предѣлахъ: съ одной стороны ихъ можетъ быть только два, съ другой—до 150. Если число ихъ значительно, то длина отдѣльныхъ сосудовъ—мала, если же ихъ немного, то они бываютъ довольно длинны. Обыкновенно они не развѣтвляются, но иногда,—у нѣкоторыхъ бабочекъ, мухъ, пауковъ и скорпіоновъ,—немного вѣтвятся. У нѣкоторыхъ насѣкомыхъ существуютъ сосуды двухъ родовъ: одни—бѣлые, другіе—желтые, которые, вѣроятно, различаются и по функціи. Клѣтки ихъ стѣнокъ имѣютъ по большей части довольно замѣтную величину и часто сильно развѣтвленное ядро (ср. раньше—стр. 28). Содержимое мальпигіевыхъ сосудовъ состоитъ изъ круглыхъ зеренъ мочевокислаго натрія и мочевокислаго аммонія, рядомъ съ которыми находятся щевелевокислая известь и другія выдѣленныя вещества; это содержимое переходитъ въ заднюю кишку.

Рядомъ съ трубчатыми выдѣлительными органами, каковы—протонефридіи, нефридіи и мальпигіевы сосуды, въ выдѣленіи могутъ участвовать и другіе органы. Всего чаще принимаютъ участіе въ выдѣленіи опредѣленные участки поверхности кишечника. Такъ, наблюденіями доказана экскреторная функція для такъ наз. желтыхъ клѣтокъ кишечнаго эпителія у кольчатыхъ червей и близкихъ къ нимъ формъ,—для опредѣленныхъ формъ

клѣтокъ въ мѣшкахъ средней кишки (такъ наз. печени) у брюхоногихъ моллюсковъ и у высшихъ раковъ и для эпителія слѣпыхъ желудочныхъ мѣшковъ у лжескорпіоновъ и у клещей. Наружная поверхность тѣла также можетъ иногда принимать участіе въ выдѣленіи. По крайней мѣрѣ у млекопитающихъ секретъ потовыхъ железъ, представляющихъ впячиваніе эпидермиса, содержитъ въ себѣ немного мочевины и слѣды мочевой кислоты; при усиленіи отдѣленія пота количество мочевины въ мочѣ уменьшается.

Экскреторными органами въ тѣсномъ смыслѣ этого слова мы можемъ называть только органы, выводящіе изъ тѣла продукты распада. Но часто встрѣчаются такіе органы, которые временно или постоянно накопляютъ въ себѣ продукты обмѣна веществъ и этимъ защищаютъ организмъ отъ вреднаго дѣйствія ихъ на него. Такіе органы можно назвать вторичными экскреторными органами. Они собираютъ въ себѣ и иногда видоизмѣняютъ экскреты, которые затѣмъ выдѣляются въ какомъ либо другомъ мѣстѣ. Такими образованіями являются, напр., такъ наз. хлорогогенныя клѣтки земляныхъ червей и многихъ другихъ щетинконогихъ червей,—которыя имѣютъ зеленовато-бурый цвѣтъ и расположены по стѣнкамъ кровеносныхъ сосудовъ, оплетающихъ кишечникъ, а также—сосудовъ, непосредственно связанныхъ съ первыми; эти клѣтки выбираютъ изъ крови сосудовъ продукты обмѣна веществъ и отлагаютъ ихъ въ себѣ въ видѣ полужидкихъ, желтыхъ шариковъ. Выдѣляются-ли затѣмъ эти продукты посредствомъ нефридіевъ изъ тѣла,— не установлено. У десятиногихъ раковъ описаны по сторонамъ жабръ полоски ткани, въ которыхъ скопляются вспрыснутыя во время опыта въ полость тѣла рака красящія вещества, которыя затѣмъ постепенно удаляются черезъ усиковыя железы. Равнымъ образомъ для выдѣленія служатъ такъ наз. перикардіальныя клѣтки насѣкомыхъ и соотвѣтственныя клѣтки другихъ членистоногихъ, которыя вообще называются нефроцитами и могутъ быть расположены въ различныхъ мѣстахъ тѣла. У насѣкомыхъ онѣ покрываютъ сплошнымъ слоемъ сердечныя стѣнки и такъ наз. крыловидныя мышцы сердца. Съ полнымъ правомъ за вторичный экскреторный органъ можно считать и печень позвоночныхъ, въ которой извлекаются изъ крови продукты обмѣна веществъ, образовавшіеся въ другихъ мѣстахъ тѣла, и строятся изъ нихъ вещества, идущія затѣмъ для выдѣленія къ почкамъ. Слѣдуетъ причислить сюда еще фагоциты. Мы уже упоминали объ участіи ихъ въ выдѣленіяхъ у иглокожихъ и червей, но они играютъ важную роль, какъ вспомогательные экскреторные органы, также у многихъ другихъ животныхъ и въ особенности—у членистоногихъ.

Если въ вышеуказанныхъ случаяхъ мы имѣемъ дѣло съ органами, представляющими какъ бы промежуточныя станціи для выдѣляемыхъ веществъ, то съ другой стороны существуютъ и такіе органы, въ которыхъ эти вещества накопляются и удерживаются на всю жизнь безъ дальнѣйшаго выдѣленія; такіе органы называются «складочными» почками. Мы находимъ ихъ у нѣкоторыхъ моллюсковъ; у Cyclostoma elegans Drap. одинъ такой органъ тянется между извивами кишки и, благодаря скопленіямъ въ немъ конкрементовъ мочевой кислоты, имѣетъ бѣлую, какъ мѣлъ, окраску; въ самихъ почкахъ этого моллюска совсѣмъ не находится мочевой кислоты, обычно заключающейся въ почкахъ переднежаберниковъ въ большемъ количествѣ. То же значеніе имѣютъ два бросающихся въ глаза железистыхъ тяжа въ основаніи плавника свободно-плавающаго моллюска Carinaria. Соотвѣтственные органы найдены также у морского брюхоногаго Pleurobranchus.—Значительныя массы мочевой кислоты въ формѣ натровой соли ея находятся въ извѣстныхъ клѣткахъ жирового тѣла насѣкомыхъ и двупарноногихъ многоножекъ, оставаясь тамъ въ продолженіи всей жизни животнаго. Изъ асцидій накопляющія въ себѣ экскреты почки извѣстны у Phallusia, въ видѣ маленькихъ пузырьковъ, наполненныхъ мочевыми конкрементами, по обѣ стороны жабернаго мѣшка и у Molgula, въ видѣ одного большого мѣшка, лежащаго съ правой стороны, возлѣ сердца. У другихъ асцидій клѣтки съ зернами экскретовъ внутри разсѣяны по всему тѣлу.

Особое біологическое значеніе имѣетъ отложеніе экскретовъ, въ формѣ окрашенныхъ тѣлецъ, вблизи поверхности тѣла, чѣмъ обусловливается отчасти окраска животнаго. Ок-

рашенные экскреты встрѣчаются очень часто. Они заключаются, напр., въ клѣткахъ кишечника кольчатыхъ червей и раковъ, или въ формѣ красной жидкости выдѣляются боярышницами (Aporia crataegi L.) вскорѣ послѣ выхожденія ихъ изъ куколокъ. Пигментомъ тѣла такіе экскреты служатъ у піявокъ; пигментъ червя Sipunculus nudus L. состоитъ преимущественно изъ мочевой кислоты. Пигментъ крыльевъ нѣкоторыхъ бабочекъ, особенно у бѣлянокъ, содержитъ въ себѣ также большое количество мочевокислыхъ солей. Особенно же часто въ формѣ красящаго вещества мы встрѣчаемъ у низшихъ позвоночныхъ гуанинъ, въ видѣ блестящихъ ирризирующихъ кристаликовъ или аморфной мѣлообразной массы, въ особенности въ подкожной соединительной ткани. Этому веществу рыбы обязаны серебристымъ блескомъ своей кожи; оно отлагается также въ ихъ брюшинѣ, въ стѣнкахъ плавательнаго пузыря и въ tapetum ихъ глазъ. Именно изъ этихъ источниковъ и берется гуанинъ въ пометѣ сѣрой цапли и многихъ морскихъ птицъ (поэтому—и въ гуано); въ экскрементахъ куръ и гусей его не найдено. Это серебристое вещество добываютъ посредствомъ вымыванія изъ чешуекъ разныхъ видовъ Alburnus (уклеи и др.) и примѣняютъ его при изготовленіи искусственнаго «жемчуга».

Г. Жидкость тѣла.

1. Общія свѣдѣнія о жидкости тѣла.

Совокупный обмѣнъ веществъ въ многоклѣточномъ организмѣ является суммой обмѣна веществъ въ отдѣльныхъ его клѣткахъ. Условія существованія клѣтокъ весьма различны, въ зависимости отъ положенія клѣтокъ. Сравнительно съ клѣтками, расположенными внутри тѣла, клѣтки на внѣшней поверхности его находятся въ лучшихъ условіяхъ для поглощенія кислорода, клѣтки кишечнаго эпителія — въ лучшихъ условіяхъ для поглощенія пищи, а тѣ и другія—въ лучшихъ условіяхъ для выдѣленія экскретовъ. Дѣйствительно,—наружныя клѣтки соприкасаются непосредственно съ кислородомъ, клѣтки кишечнаго эпителія—съ пищей, а свои экскреты и первыя, и вторыя могутъ выдѣлять непосредственно наружу. Что касается клѣтокъ, лежащихъ глубже въ тѣлѣ, то пища и кислородъ доставляются имъ посредствомъ тѣхъ или иныхъ приспособленій и экскреты свои онѣ выдѣляютъ наружу не непосредственно. Обмѣнъ веществъ въ этихъ клѣткахъ, соотвѣтственно ихъ значенію для организма, часто бываетъ весьма значителенъ, и слѣдовательно должны существовать пути, по которымъ къ нимъ и отъ нихъ могли-бы проводиться необходимыя вещества: въ одну сторону пища и кислородъ, въ другую—ихъ собственные экскреты. Въ простѣйшемъ случаѣ это проведеніе совершается отъ клѣтки къ клѣткѣ, въ большинствѣ же случаевъ для этого имѣется особая жидкость, которая играетъ роль посредника. Она проникаетъ все тѣло, омываетъ отдѣльные органы, ихъ части и даже отдѣльныя клѣтки. Мы называемъ ее жидкостью тѣла, подводя подъ это общее названіе—кровь, лимфу и жидкость полости тѣла. Жидкость тѣла запасается въ органахъ дыханія кислородомъ, въ стѣнкахъ кишечника питательными веществами и снабжаетъ ими клѣтки, находящіяся въ менѣе благопріятныхъ условіяхъ питанія и дыханія; точно также она уноситъ отъ нихъ продукты обмѣна веществъ. Жидкость тѣла образуетъ ту внутреннюю среду, въ которой живутъ элементы тѣла: непосредственно съ внѣшней средой—съ водой, землей и воздухомъ, протоплазма соприкасается рѣдко или мало; жизненныя явленія организмовъ протекаютъ главнымъ образомъ во внутренней средѣ какъ у рыбы, плавающей въ водѣ, или дождевого червя, сверлящаго землю, такъ и у птицы, прорѣзывающая воздухъ.

Жидкость тѣла имѣетъ, разумѣется, гораздо меньше значенія для тѣхъ многоклѣточныхъ животныхъ, у которыхъ всѣ клѣтки тѣла образуютъ только два поверхностныхъ слоя: наружный и внутренній. У кишечнополостныхъ, съ ихъ двумя зародышевыми листками (рис. 18 стр. 43), почти всѣ клѣтки находятся въ одинаковыхъ условіяхъ, какъ въ смыслѣ дыханія, такъ и выдѣленія; лишь тѣ немногочисленныя клѣтки не имѣютъ

*

непосредственнаго общенія съ внѣшней средой, которыя у нѣкоторыхъ формъ лежатъ въ студенистой массѣ тѣла, играющей роль соединительной ткани; но эти клѣтки, благодаря ихъ слабой дѣятельности, отличаются весьма ничтожнымъ обмѣномъ веществъ. Вотъ почему здѣсь не имѣется спеціальныхъ органовъ ни для дыханія, ни для выдѣленія. Но въ питаніи и здѣсь уже сказывается нѣкоторое раздѣленіе труда. Какъ наружныя, такъ и внутреннія клѣтки получаютъ пищу отъ кишечныхъ клѣтокъ, отъ которыхъ, очевидно, идутъ къ нимъ черезъ студень диффузіонные токи. Въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ на долю эктодерма выпадаетъ болѣе интенсивная работа, какъ, напр., на нижней сторонѣ зонтика у медузъ, или же около ротовой щели и на щупальцахъ у актиній, студенистый слой между эктодермомъ и энтодермомъ тоньше, чѣмъ въ другихъ мѣстахъ тѣла, вслѣдствіе чего доставленіе къ клѣткамъ необходимыхъ веществъ облегчается.

Гораздо важнѣе роль жидкости тѣла въ тѣхъ организмахъ, гдѣ на ряду съ первыми двумя зародышевыми листками, эктодермомъ и энтодермомъ, появляется объемистая и весьма важная для жизни организма масса клѣтокъ мезодерма. Здѣсь промежутки въ тканяхъ и лакуны въ тѣлѣ бываютъ наполнены жидкостью, которая допускаетъ сдвиженіе органовъ и ихъ частей относительно другъ друга и играетъ роль посредника при обмѣнѣ веществъ. У низшихъ формъ съ такимъ строеніемъ,—напр., у большинства плоскихъ червей, — жидкость тѣла распредѣлена по узкимъ и тончайшимъ щелямъ и промежуткамъ, расположеннымъ въ тѣлѣ безъ опредѣленнаго порядка Движеніе жидкости здѣсь обыкновенно не наблюдается; но такъ какъ тѣло имѣетъ плоскую форму, а кишечникъ сильно развѣтвленъ и все тѣло пронизано системою протонефридіевъ, то внутреннія клѣтки не изолированы отъ тѣхъ мѣстъ, гдѣ помѣщается пища и кислородъ и гдѣ происходитъ выдѣленіе экскретовъ. Поэтому, диффузіонные токи жидкости тѣла вполнѣ достаточны для поддержанія обмѣна веществъ. Но уже у высшихъ плоскихъ червей, немертинъ, мы встрѣчаемъ цѣлую систему связанныхъ путей и полостей, которыя наполнены жидкостью тѣла, проникающей отсюда къ тканямъ. Быть можетъ, система эта образовалась путемъ соединенія первоначально отдѣльныхъ промежутковъ и щелей. Съ возникновеніемъ вторичной полости тѣла, цѣлома, внутреннія пространства и промежутки тѣла становятся еще обширнѣе. Подъ названіемъ цѣлома разумѣютъ парныя, обыкновенно наполненныя жидкостью полости, которыя въ числѣ одной (напр., у мягкотѣлыхъ) или многихъ, слѣдующихъ одна за другой паръ, (напр., у кольчатыхъ червей), возникаютъ между стѣнками кишки и стѣнками тѣла, вытѣсняя паренхиму его. Вѣроятнѣе всего, что эти цѣломическія полости представляютъ собой расширенія половыхъ полостей (гонадъ, яичниковъ и сѣменниковъ), какъ объ этомъ уже говорилось раньше (стр. 93). Жидкость, наполняющая цѣломъ, играетъ, какъ посредникъ, при обмѣнѣ веществъ важную роль. Къ полости тѣла могутъ присоединяться наполненныя жидкостью сосуды, которыя располагаются въ стѣнкахъ между отдѣльными участками цѣлома и въ стѣнкахъ кишечника, а также продолжаются въ такія части тѣла, куда цѣломъ не проникаетъ: это кровеносные сосуды.

Жидкость тѣла, наполняющая всѣ эти пространства и сосуды, приводится въ движеніе. Въ простѣйшемъ случаѣ это движеніе обусловливается сокращеніемъ мускулатуры тѣла и кишечника. Если-бы жидкость не двигалась, то заключающіяся въ ней вещества были бы распредѣлены крайне неравномѣрно: питательныя вещества скопились бы около кишечника, кислородъ насыщалъ бы жидкость, соприкасающуюся съ дыхательной поверхностью, а часть жидкости, вокругъ работающихъ мышцъ, была бы насыщена продуктами обмѣна веществъ. Диффузія происходитъ слишкомъ медленно для равномѣрнаго распредѣленія всѣхъ этихъ веществъ, и только непрерывное движеніе жидкости и постоянное перемѣшиваніе ея не даетъ скопляться тѣмъ или инымъ веществамъ въ отдѣльныхъ мѣстахъ. Задачи жидкости тѣла еще болѣе облегчаются при круговомъ движеніи ея по опредѣленнымъ путямъ; при этомъ она проходитъ послѣдовательно органы питанія и дыханія и запасается въ нихъ пищею и кислородомъ, затѣмъ несетъ эти вещества къ нервнымъ клѣткамъ и мускуламъ, получая отъ нихъ взамѣнъ продукты обмѣна веществъ, которыя на дальнѣйшемъ пути она отдаетъ органамъ выдѣленія и послѣ того начинаетъ

свой путь снова. Это самостоятельное движеніе жидкости въ тѣлѣ по замкнутымъ путямъ, регулируемое опредѣленнымъ образомъ, мы называемъ обращеніемъ или циркуляціей жидкости (крове-«обращеніе»). Путями при этомъ служатъ или только кровеносные сосуды, или также болѣе широкія пространства—лакуны или синусы, или, наконецъ, даже цѣлые отдѣлы цёлома.

Во многихъ случаяхъ жидкость тѣла въ животномъ--одна. Но въ тѣлѣ могутъ быть двѣ или три обособленныя полости, изъ которыхъ каждая можетъ заключать жидкость особаго рода. Это бываетъ тогда, когда рядомъ съ полостью тѣла развивается вполнѣ обособленная и изолированная отъ этой полости сосудистая система, — какъ, напр., у большинства кольчатыхъ червей, — или, кромѣ того, появляется еще особая система каналовъ, — какъ, напр., амбулакральная система иглокожихъ. Содержимое полости тѣла называется жидкостью цёлома, а иногда лимфой, въ отличіе отъ содержимаго сосудовъ,— крови. Если же система сосудовъ сообщается съ полостью тѣла, то содержимое одинаково, и называется гемолимфой или также просто—кровью.

Жидкость тѣла всегда содержитъ въ себѣ соли, нѣкоторое количество бѣлковъ и различное количество плавающихъ въ ней клѣтокъ. Жидкая часть крови называется кровяной плазмой. Кровяныя клѣтки, или, какъ обыкновенно ихъ называютъ, кровяныя тѣльца имѣютъ или опредѣленную форму, или измѣняютъ ее амёбовидно, благодаря чему онѣ могутъ, подобно амёбамъ. поглощать твердыя частицы и въ формѣ такихъ фагоцитовъ выполнять функціи питанія и выдѣленія. Если въ одномъ организмѣ находятся разнородныя жидкости,—какъ, напр., у кольчатыхъ червей—жидкость цёлома и кровь,—то онѣ раздѣляютъ между собою, хотя и неполно, трудъ по обмѣну веществъ.

2. Кровь и ея особенности.

Кровь, которой мы должны удѣлить особенное вниманіе, приспособлена въ различной степени къ своимъ задачамъ посредника при питаніи, дыханіи и выдѣленіи. Для дыханія, напр., весьма важна способность крови вбирать въ себя кислородъ въ гораздо большемъ количествѣ, чѣмъ при простомъ физическомъ раствореніи его въ ней. Для этой цѣли она должна содержать въ себѣ извѣстныя вещества, которыя въ органахъ дыханія при избыткѣ кислорода, когда, слѣдовательно, его парціальное давленіе значительно, химически связываютъ его, а въ мѣстахъ потребленія его, съ уменьшеніемъ его парціальнаго давленія, снова освобождаютъ его.

Наиболѣе извѣстнымъ носителемъ кислорода является гемоглобинъ, очень распространенное у животныхъ, содержащее желѣзо бѣлковое вещество, отъ котораго зависитъ красный цвѣтъ крови позвоночныхъ. Гемоглобинъ встрѣчается уже у нѣкоторыхъ немертинъ; отъ него зависитъ красный цвѣтъ крови у піявокъ, звѣздчатыхъ червей, дождевыхъ и многихъ другихъ щетинконогихъ червей. Онъ же окрашиваетъ кровь и у болотной улитки—катушки (Planorbis), у нѣкоторыхъ пластинчатожаберныхъ моллюсковъ, а также у нѣкоторыхъ низшихъ ракообразныхъ (Branchipus и др.). При соединеніи гемоглобина съ кислородомъ, напр., при взбалтываніи крови съ воздухомъ, кровь окрашивается въ ярко-красный цвѣтъ, а теряя кислородъ и обогащаясь углекислотой, она становится темной. Можно, поэтому, по цвѣту крови судить, насколько она богата кислородомъ. Гемоглобинъ, вступая въ химическое соединеніе съ какимъ-нибудь другимъ газомъ, напр., съ закисью углерода при отравленіи угаромъ, теряетъ способность поглощать кислородъ. При этихъ условіяхъ очень часто наступаетъ смерть организма отъ недостатка кислорода.

Другой распространенный поглотитель кислорода — это гемоціанинъ. Онъ синяго цвѣта и содержитъ мѣдь, связанную съ бѣлковымъ веществомъ. И здѣсь поглощеніе кислорода обусловливаетъ болѣе яркій синій цвѣтъ, въ безвоздушномъ-же пространствѣ, въ которомъ газы изъ крови уходятъ, гемоціанинъ обезцвѣчивается. Мы встрѣчаемъ это вещество въ крови нѣкоторыхъ пластинчатожаберныхъ моллюсковъ, напр., у беззубокъ и рѣчныхъ ракушекъ (Anodonta и Unio), а также у нѣкоторыхъ брюхоногихъ (Helix,

Limnaea, Murex, Triton и др.) и у головоногихъ. Это же красящее вещество находится въ крови высшихъ раковъ (у Squilla и у десятиногихъ, напр., у рѣчного рака, омара), скорпіоновъ и нѣкоторыхъ пауковъ.

Кромѣ этихъ, наиболѣе распространенныхъ носителей кислорода, встрѣчаются иногда и другія бѣлковыя соединенія, связывающія кислородъ; къ нимъ относится, напр., красноватый эхинохромъ въ крови нѣкоторыхъ иглокожихъ (Sphaerechinus и др.), зеленый хлорокруоринъ нѣкоторыхъ щетинконогихъ червей (Sabella, Spirographis и др.), красный гемэритринъ въ кровяныхъ тѣльцахъ нѣкоторыхъ звѣздчатыхъ червей (Sipunculus). Нѣкоторыя неокрашенныя бѣлковыя соединенія обладаютъ также способностью непрочно связывать кислородъ и при тѣхъ затрудненіяхъ, съ которыми связано распознаваніе ихъ, надо думать, что они распространены гораздо шире, чѣмъ это принимается въ настоящее время. Такіе «ахроглобины» найдены покуда у нѣкоторыхъ брюхоногихъ моллюсковъ (Patella, Chiton), затѣмъ—у Pinna изъ пластинчатожаберныхъ и у асцидій.

Въ большинствѣ разсмотрѣнныхъ случаевъ вещество, поглощающее кислородъ, растворено въ кровяной плазмѣ; но въ отдѣльныхъ случаяхъ, какъ у немертинъ, морскихъ ежей, Capitellidae и у нѣкоторыхъ другихъ семействъ щетинконогихъ червей, у Sipunculus и у всѣхъ позвоночныхъ, поглощающее кислородъ бѣлковое вещество заключено главнымъ образомъ въ особыхъ кровяныхъ клѣткахъ, отличающихся постоянствомъ формы. Хотя кровяная плазма также принимаетъ нѣкоторое участіе въ дыханіи, но главная роль ея теперь заключается въ перенесеніи питательныхъ веществъ и экскретовъ Въ этомъ могутъ участвовать также безцвѣтныя амёбовидныя тѣльца, поскольку они, конечно, являются фагоцитарными.

Итакъ, красный цвѣтъ крови позвоночныхъ зависитъ исключительно отъ окраски кровяныхъ тѣлецъ постоянной формы. Въ противоположность имъ амёбовидныя тѣльца называются бѣлыми. Красныя кровяныя тѣльца позвоночныхъ суть сплющенныя клѣтки овальной или круглой формы. Соотвѣтственно своему особому назначенію они имѣютъ особую дифференцировку: они состоятъ изъ безцвѣтной, вѣроятно, вязкой оболочки и болѣе жидкаго содержимаго, представляющаго собой растворъ солей, бѣлковъ, и главнымъ образомъ, гемоглобина. Ядро ихъ мало, и у млекопитающихъ бываетъ лишь у молодыхъ клѣтокъ, у зрѣлыхъ-же кровяныхъ тѣлецъ его нѣтъ; оно или выбрасывается или дегенерируетъ. По формѣ красныя кровяныя тѣльца большею частію бываютъ эллиптическими. Круглую форму имѣютъ тѣльца у млекопитающихъ,—за исключеніемъ верблюда и ламы, и у миногъ. Ради увеличенія поверхности кровяныя тѣльца бываютъ изогнуты,—особенно сильно у млекопитающихъ, у которыхъ въ живой крови они настолько выгибаются, что принимаютъ форму колокольчиковъ, и только при препарированіи, благодаря внѣшнимъ вліяніямъ, становятся плоскими.

Величина, число красныхъ кровяныхъ тѣлецъ и содержаніе въ нихъ гемоглобина въ различныхъ группахъ позвоночныхъ различны. Наибольшую величину они имѣютъ у низшихъ земноводныхъ и селахій, нѣсколько меньшую у безхвостыхъ земноводныхъ, пресмыкающихся и костистыхъ рыбъ, еще меньшую—у птицъ и въ особенности—у млекопитающихъ. Для сравненія можетъ служить слѣдующая таблица, въ которой приводятся большой и малый діаметры краснаго кровяного тѣльца (для млекопитающихъ только одинъ діаметръ), выраженные въ микронахъ (1 μ=1 микронъ=$^1/_{1000}$ м.м.), а также числа этихъ тѣлецъ въ одномъ куб. м.м. крови, выраженныя въ милліонахъ.

	μ	Милліоны		μ	Милліоны
Электрическій скатъ .	27 × 20	0,14	Протей	58,2 × 33,7	0,036
Обыкновенный скатъ .	25 × 14	0,23	Пятнистая саламандра	43,1 × 25,5	0,09
Минога	15 × 15	0,13	Гребенчатый тритонъ .	31,2 × 21,5	0,164
Угорь	15 × 12	1,10	Травяная лягушка. .	23,2 × 16,1	0,40
Усачъ	14,6 × 4,8	1,28	Обыкновенная жаба .	21,8 × 15,9	0,39
Морской языкъ . . .	12 × 9	2,00			

	μ	Милліоны
Греческая черепаха .	21,2 × 12,4	0,63
Ужъ.	17,6 × 11,1	0,97
Стѣнная ящерица . .	15,4 × 10,3	0,96
Зеленая ящерица . .	15,9 × 9,9	1,42
Страусъ	14,3 × 9,1	1,62
Сѣрая цапля . . .	13,6 × 8,7	2,48
Голубь	13,7 × 6,8	2,40
Черная ворона. . .	11,8 × 7,2	2,49
Зябликъ	12,4 × 7,5	2,66

	μ	Милліоны
Лама	7,6 × 4,4	13,19
Двугорбый верблюдъ .	7,5 × 4,4	10,93
Слонъ	9,4	2,02
Свинья	5,28 — 7,9	6,96
Быкъ	6	6,28
Овца	3,9 — 5,9	9,13
Коза	3,5	18,00
Бѣлка	5,7 — 7,25	7,49
Соня	6,2	8,41
Кошка	4,5 — 7,1	8,22
Собака	7 — 8	6,65
Человѣкъ { женщина	6,6 — 9,2	4,50
Человѣкъ { мужчина	6,6 — 9,2	5,00

Приведенныя въ таблицѣ цифры, выражающія количество кровяныхъ тѣлецъ, принадлежатъ различнымъ изслѣдователямъ и добыты, къ сожалѣнію, различными методами; тѣмъ не менѣе и они могутъ дать кое-какія указанія. Вообще можно считать правиломъ, хотя и имѣющимъ нѣкоторыя исключенія, что количество красныхъ кровяныхъ телѣцъ обратно пропрорціонально ихъ величинѣ; чѣмъ меньше кровяныя тѣльца, тѣмъ больше ихъ число. Кровяныхъ тѣлецъ всего меньше у хвостатыхъ земноводныхъ и селахій, нѣсколько больше ихъ у безхвостыхъ земноводныхъ; у костистыхъ рыбъ и у пресмыкающихся эти числа приблизительно одинаковы, у птицъ они выше, но всего больше они у млекопитающихъ, при чемъ опять-таки заслуживаетъ вниманія, что у козы, обладающей самыми мелкими изъ всѣхъ приведенныхъ въ таблицѣ кровяныхъ тѣлецъ, число ихъ особенно велико. Далѣе оказывается, что, по крайней мѣрѣ среди теплокровныхъ, крупныя животныя имѣютъ сравнительно меньше кровяныхъ тѣлецъ, чѣмъ родственные этимъ животнымъ болѣе мелкіе виды. Изъ птицъ наименьшее число кровяныхъ тѣлецъ имѣетъ страусъ, а изъ млекопитающихъ—слонъ; у ламы кровяныхъ тѣлецъ больше, чѣмъ у верблюда, у козы больше, чѣмъ у овцы, а у овцы больше, чѣмъ у быка; изъ грызуновъ у домовой мыши въ одномъ куб. мм. крови найдено 8,9 милліоновъ кровяныхъ тѣлецъ, у сони—8,4 м., у бѣлки 7,5 м., а у сурка 4,4 м.; изъ птицъ—у утки кровяныхъ тѣлецъ больше, чѣмъ у лебедя (3 мил. противъ 2,3 мил.), у колпицы (3,4 мил.) больше, чѣмъ у сѣрой цапли (2,5 мил.) а у сѣрой цапли больше, чѣмъ у аиста (2,2 мил.). Но все же для выводовъ необходимы еще болѣе точныя изслѣдованія. Мы еще вернемся къ этимъ отношеніямъ, когда будемъ говорить о величинѣ сердца позвоночныхъ.

Большія кровяныя тѣльца, при одинаковой формѣ съ маленькими, имѣютъ относительно меньшую поверхность на ту же массу вещества. Стало быть, уменьшеніе кровяныхъ тѣлецъ знаменуетъ собой увеличеніе поверхности при одинаковой затратѣ вещества. А такъ какъ количество связаннаго въ единицу времени кислорода будетъ возрастать въ зависимости отъ увеличенія поверхности кровяныхъ тѣлецъ, то опредѣленная масса, напр., въ 1 куб. мм. болѣе мелкихъ кровяныхъ тѣлецъ свяжетъ кислорода, при прочихъ равныхъ условіяхъ, больше, чѣмъ такая же масса болѣе крупныхъ тѣлецъ. Отсюда ясно, что у высшихъ позвоночныхъ вещество кровяныхъ тѣлецъ использовано лучше, чѣмъ у низшихъ. Какихъ громадныхъ размѣровъ достигаетъ поверхность, представляемая кровяными тѣльцами, показываетъ вычисленіе, произведенное для человѣка. Поверхность одного кровяного тѣльца составляетъ 126,4 кв. микроновъ, а такъ какъ въ куб. мм. крови находится 5 мил. кровяныхъ тѣлецъ, то общая поверхность ихъ будетъ 6,32 кв. см.; на 4,4 литра человѣческой крови это составитъ поверхность въ 2781 кв. метровъ, т. е. поверхность квадрата, сторона котораго равна приблизительно 53 метрамъ.

Количество гемоглобина, въ равной массѣ кровяныхъ тѣлецъ, у низшихъ позвоночныхъ меньше, чѣмъ у высшихъ. И особенно велико оно опять-таки у млекопитающихъ. Сухое вещество кровяныхъ тѣлецъ содержитъ по Гоппе-Зейлеру у человѣка

94,3% гемоглобина, у собаки 86,5%, у ежа 92,25%, у гуся же только 62,65%, а у ужа 46,7%. Стало быть, кровяныя тѣльца млекопитающихъ и по химическому своему составу наиболѣе приспособлены для своей спеціальной задачи.— О количествѣ крови у различныхъ позвоночныхъ, къ сожалѣнію, не имѣется еще сравнительныхъ данныхъ.

Гемоглобинъ встрѣчается въ крови у всѣхъ позвоночныхъ. Его нѣтъ только у ланцетника и у личинокъ угрей и родственныхъ формъ. Что же касается безпозвоночныхъ, то у громаднаго числа ихъ въ крови не найдено бѣлковаго вещества, поглощающаго кислородъ, при чемъ часто нельзя объяснить, почему у одного вида окисленіе крови облегчается помощью особаго вещества поглощающаго кислородъ, а у другого, родственнаго ему, такого вещества—нѣтъ. Особенно страннымъ должно казаться, что такихъ веществъ мы не находимъ ни у одного изъ представителей класса насѣкомыхъ, обнимающаго болѣе двухъ третей всѣхъ извѣстныхъ видовъ животныхъ, тогда какъ встрѣчаемъ ихъ у дышащихъ жабрами членистоногихъ—у раковъ, и часто также у пауковъ. Этотъ фактъ, однако, становится понятнымъ, если вспомнить, что у насѣкомыхъ кровь почти не участвуетъ въ дыханіи. Кислородъ доставляется здѣсь посредствомъ трахей, которыя проводятъ его прямо въ мѣста его потребленія, во внутрь органовъ безъ помощи крови; кровь служитъ лишь для питанія и выдѣленія. Только у личинокъ комара Chironomus, живущихъ въ застоявшихся лужахъ и дышащихъ жабрами, найденъ въ крови гемоглобинъ, хотя опять-таки у родственныхъ формъ, живущихъ въ такихъ же условіяхъ,—его нѣтъ. Точно также гемоглобинъ найденъ и у личинокъ обыкновенныхъ мухъ (Musca); причины существованія его здѣсь остаются невыясненными.

Кровь, поступающая въ органы дыханія, бѣдна кислородомъ и богата углекислотой; протекая черезъ нихъ, она отдаетъ углекислоту и обогащается кислородомъ, часто мѣняя при этомъ свой цвѣтъ. Для этихъ различныхъ состояній крови существуютъ особыя названія: бѣдную кислородомъ кровь называютъ венозной, богатую—артеріальной. Названія эти взяты изъ анатоміи позвоночныхъ, гдѣ сосуды, идущіе къ сердцу, называются венами, а идущіе отъ сердца — артеріями. По венамъ течетъ бѣдная кислородомъ кровь, артеріи же несутъ кровь, богатую кислородомъ. Но не всякая вена имѣетъ венозную кровь, какъ равно и не всякая артерія несетъ артеріальную кровь. Въ легочныхъ артеріяхъ—кровь венозная, а въ легочныхъ венахъ—артеріальная. Обозначенія эти, стало быть, не идентичны, что нужно имѣть въ виду во избѣжанія недоразумѣній.

Весьма важнымъ свойствомъ крови, характернымъ для всѣхъ позвоночныхъ, а также для нѣкоторыхъ безпозвоночныхъ, является способность ея свертываться. Если кровь быка оставить короткое время на воздухѣ, то изъ нея выдѣляется густая красная масса, такъ называемый кровяной сгустокъ, который осѣдаетъ на дно, а сверху остается прозрачная жидкость—кровяная сыворотка. Въ кровяномъ сгусткѣ находятся всѣ клѣточные элементы крови, т. е. красныя и бѣлыя кровяныя тѣльца. Наряду съ ними мы тамъ находимъ еще особое волокнистое бѣлковое вещество—фибринъ, которое и связываетъ всѣ отдѣльные элементы въ одну общую массу. Фибринъ выпадаетъ изъ крови сейчасъ же по выходѣ ея изъ тѣла. Онъ образуется изъ жидкаго бѣлковаго вещества—фибриногена, растворенного въ кровяной плазмѣ. Свертываніе крови предохраняетъ отъ кровоизліяній; по крайней мѣрѣ разрывы незначительныхъ сосудовъ сейчасъ же закупориваются фибринными пробками. Важность этого приспособленія видна изъ того, что у людей, страдающихъ гемофиліей, т. е. у такихъ, у которыхъ свертываніе крови не наблюдается, самыя ничтожныя раны ведутъ къ обильнымъ кровотеченіямъ. Среди безпозвоночныхъ кровь высшихъ раковъ также обладаетъ значительной способностью свертываться: кровь омаровъ и лангустъ затвердѣваетъ въ сплошную студень. Даже кровь насѣкомыхъ свертывается на воздухѣ, а у нѣкоторыхъ моллюсковъ найденъ даже фибриногенъ. Но такъ какъ у большинства безпозвоночныхъ кровь гораздо бѣднѣе бѣлковыми веществами, чѣмъ у позвоночныхъ, и быстрѣе возмѣщается при поглащеніи жидкостей, то потеря ея здѣсь не такъ опасна.

3. Движеніе крови.

Троякая задача жидкости тѣла, а именно ея участіе въ дѣлѣ питанія, дыханія и выдѣленія, выполняется тѣмъ лучше, чѣмъ чаще и полнѣе эта жидкость соприкасается съ одной стороны, съ мѣстами поглащенія веществъ извнѣ, съ другой—съ мѣстами потребленія ихъ и выдѣленія. Мы уже видѣли, что въ простѣйшихъ случаяхъ это достигается путемъ обыкновеннаго перемѣшиванія жидкости посредствомъ сокращенія тѣла; въ большинствѣ же случаевъ существуютъ спеціальные болѣе или менѣе развитые пути, по которымъ движеніе происходитъ въ опредѣленномъ направленіи. У весьма мелкихъ животныхъ мѣста поглащенія и потребленія, мѣста накопленія продуктовъ обмѣна и мѣста ихъ выдѣленія, настолько сближены между собою, что для обмѣна веществъ имѣетъ большое значеніе уже простая диффузія, и круговоротъ крови не достигаетъ того совершенства, какъ у болѣе крупныхъ животныхъ. Такъ, напр., не существуетъ правильнаго кровообращенія изъ ракушниковыхъ раковъ у Cyteridae и Cypridae, изъ веслоногихъ—у Cyclops и Canthocamptus и изъ паукообразныхъ—у большинства клещей.

Для движенія жидкости тѣла,—какъ это видно на крови у низшихъ немертинъ, на цёломической жидкости у кольчатыхъ червей и у веслоногихъ,—служитъ мускулатура стѣнокъ тѣла и кишечника, сокращенія которой, правда, въ первую очередь имѣютъ другую цѣль. Въ тѣхъ же случаяхъ, когда жидкость тѣла совершаетъ правильный оборотъ, для движенія ея служитъ собственная мускулатура кровеносныхъ сосудовъ. Сократимыми могутъ быть или значительная часть кровеноснаго сосуда,—напр., у большинства немертинъ главные сосуды на всей ихъ длинѣ снабжены кольцевыми мышечными волокнами, у кольчатыхъ червей можетъ сокращаться весь спинной сосудъ и нѣкоторыя отходящія отъ него вѣтви,—или лишь небольшой участокъ всей системы, достигающій въ такомъ случаѣ весьма высокаго развитія. Всѣмъ такимъ центральнымъ органамъ, гонящимъ кровь, дается общее названіе какъ у позвоночныхъ,—«сердца».

Въ простѣйшихъ случаяхъ, какъ, напр., у низшихъ щетинконогихъ червей (напр. Chaetogaster), стѣнки сократимаго отдѣла кровеносныхъ сосудовъ окружены клѣтками, которыя могутъ сокращаться всею своей массой, какъ амёбы, и не заключаютъ въ себѣ мускульныхъ фибриллъ. Такимъ же образомъ происходитъ ритмическое сокращеніе сердца у зародышей позвоночныхъ задолго до появленія дифференцированныхъ сократимыхъ фибриллъ. Въ большинствѣ же случаевъ существуютъ мускульныя фибриллы. Онѣ находятся или въ тѣхъ самыхъ клѣткахъ, изъ которыхъ построены стѣнки сосудовъ, или въ мускульныхъ клѣткахъ въ соединительной ткани, окружающей стѣнки сосуда, какъ это имѣетъ мѣсто въ спинномъ сосудѣ у высшихъ червей. Мышечныя стѣнки сердца бываютъ тѣмъ толще, чѣмъ этотъ отдѣлъ кровеносной системы—короче. Мускульныя клѣтки сердца обладаютъ нѣкоторыми особенностями: онѣ обыкновенно очень богаты протоплазмой и у позвоночныхъ въ отличіе изъ прочихъ мышцъ непроизвольнаго движенія,—поперечно-полосаты. Эта особенность, по всей вѣроятности, стоитъ въ связи съ ихъ непрерывной и интенсивной дѣятельностью.

Работа сердца заключается въ непрерывныхъ ритмическихъ сокращеніяхъ, которыя пробѣгаютъ по нему въ направленіи движенія крови. Ни одна мышца не работаетъ такъ продолжительно, какъ сердце. Неудивительно, поэтому, что простодушное міросозерцаніе смотритъ на сердце, какъ на воплощеніе принципа жизни: первымъ оно начинаетъ шевелиться у зародыша, являясь «primum movens», послѣднимъ сохраняетъ свои движенія у умирающаго, являясь «ultimum moriens». Импульсъ къ движенію, какъ и при сокращеніи кишечныхъ мышцъ, сердце получаетъ не извнѣ. Это относится какъ къ позвоночнымъ, такъ и къ высшимъ безпозвоночнымъ (членистоногимъ, мягкотѣлымъ, оболочникамъ). На примѣрѣ сердца лягушки, мы видимъ, что при соблюденіи нѣкоторыхъ условій, оно, будучи вытянуто изъ тѣла, цѣлыми днями можетъ жить и пульсировать. Вліяніе внѣшнихъ нервныхъ центровъ ограничивается лишь регулированіемъ сердечныхъ ударовъ, ихъ замедленіемъ или ускореніемъ. Нѣкоторые изслѣдователи даже вообще отрицаютъ нервную

природу двигательныхъ импульсовъ сердца и полагаютъ, что они создаются явленіями обмѣна веществъ въ мышцахъ сердца. Правда, въ сердцѣ позвоночныхъ найдены гангліозныя клѣтки; но сокращенія продолжаются и въ такихъ отдѣлахъ сердца, гдѣ гангліозныя клѣтки не обнаружены, даже если эти отдѣлы изолированы отъ остальныхъ частей сердца. Въ сердцѣ безпозвоночныхъ гангліозныя клѣтки вообще не найдены.

Та роль, которую кровь играетъ въ явленіяхъ обмѣна веществъ, имѣетъ, конечно, весьма крупное вліяніе на ея движеніе. Чѣмъ больше потребленіе кислорода и питательныхъ веществъ, чѣмъ быстрѣе идетъ накопленіе продуктовъ распада въ работающихъ органахъ, тѣмъ сильнѣе сказывается потребность организма въ кровообращеніи, тѣмъ живѣе оно становится. Опытъ на нашемъ собственномъ тѣлѣ подтверждаетъ сказанное. Сердце бьется всего медленнѣе и пульсъ бываетъ всего спокойнѣе, когда мы лежимъ; при стояніи онъ дѣлается уже быстрѣе; еще быстрѣе онъ при ходьбѣ, а въ особенности при быстромъ бѣгѣ или восхожденіи на гору. Также послѣ ѣды дѣятельность сердца оживляется, тогда какъ послѣ продолжительнаго голоданія пульсъ замедляется на 10—12 ударовъ въ минуту. У лошади. пульсъ которой при спокойномъ стояніи имѣетъ приблизительно 40 ударовъ въ минуту, черезъ четверть часа быстраго бѣга пльсъ доходитъ уже до 48—56 ударовъ, а черезъ полъ часа—60 ударовъ; послѣ галопа въ теченіе 7 минутъ число ударовъ пульса достигаетъ 90—100. Если сердце того или иного животнаго, при усиленномъ обмѣнѣ веществъ, должно работать интенсивнѣе, то можно ожидать, что у животныхъ, съ различной интенсивностью обмѣна веществъ, сердце работаетъ различно. Однако, стѣнки его состоятъ почти исключительно изъ мускульныхъ клѣтокъ, а величина работы мускула, при прочихъ равныхъ условіяхъ, зависитъ отъ его массы. Можно, поэтому, предположить что у животныхъ съ интенсивнымъ обмѣномъ веществъ сердце бываетъ сравнительно большей величины, чѣмъ у животныхъ съ слабымъ обмѣномъ веществъ. Взвѣшиванія сердца вполнѣ подтверждаютъ эти предположенія. Лучше всего это видно на рыбахъ, гдѣ обмѣнъ веществъ доставляетъ энергію главнымъ образомъ лишь для движенія. Нѣсколько сложнѣе отношенія тамъ, гдѣ энергія, освобождающаяся при обмѣнѣ веществъ, превращается въ движеніе лишь отчасти, другая же часть ея обращается на теплоту, для поддержанія постоянной температуры тѣла. Ниже, приводится относительный вѣсъ сердца, выраженный въ тысячныхъ доляхъ вѣса всего тѣла; соотвѣтствующія числа показываютъ, сколько граммовъ сердца приходится на каждый килограммъ тѣла (‰).

Вѣсъ сердца у нѣкоторыхъ мягкотѣлыхъ очень хорошо согласуется съ нашими требованіями. У медленнаго и неповоротливаго морского зайца (Aplysia depilans Gm.), питающагося травой, вѣсъ сердца составляетъ 0,43‰, у сильнаго, хищнаго, но неподвижно выжидающаго свою добычу, осминога (Octopus vulgaris Lam.),—0,72‰; у быстроплавающаго и постоянно подвижного кальмара (Loligo vulgaris Lam.)—1,16‰.

Подобныя различія мы находимъ и у рыбъ. Изъ всѣхъ позвоночныхъ онѣ имѣютъ наименьшій вѣсъ сердца: вода подпираетъ и поддерживаетъ ихъ тѣло; у большинства изъ нихъ, благодаря плавательному пузырю, вѣсъ становится равнымъ вѣсу окружающей воды, такъ что работа мышцъ требуется не для поднятія или опусканія, а только для передвиженія тѣла въ горизонтальномъ направленіи. Наименьшій вѣсъ сердца имѣютъ нѣкоторыя угревыя морскія рыбы, которыя, закопавшись въ песокъ, выжидаютъ добычу: у Ophisurus вѣсъ сердца составляетъ только 0,15‰, а у Sphagebranchus—0,28‰ вѣса тѣла. Другія болѣе сильныя рыбы, держащіяся на днѣ и ведущія сходный образъ жизни, имѣютъ болѣе значительный вѣсъ сердца: у звѣздочета (Uranoscopus)—0,52‰, у Trachinus—0,62‰. У большинства свободно плавающихъ, нехищныхъ морскихъ рыбъ вѣсъ сердца колеблется между 0,6 и 0,8‰. У настоящихъ же быстро плавающихъ хищниковъ, близкихъ къ макрелевымъ, не имѣющихъ вдобавокъ плавательнаго пузыря, вѣсъ сердца гораздо больше: у ставриды (Trachurus) 1,56‰, а у паламиды (Pelamys sarda C. V.) даже 2,12‰. Насколько интенсивно происходятъ у этихъ животныхъ процессы обмѣна веществъ, видно изъ того, что у тунца температура внутри тѣла можетъ быть на 10° выше температуры воды.—Замѣчательно, что у акулъ и скатовъ, среди которыхъ я могъ изслѣ-

довать лишь малоподвижныя формы, сердце больше, чѣмъ у большинства костистыхъ рыбъ; вѣсъ его колеблется отъ 0,75—1,2‰; быть можетъ, это зависитъ и оттого, что у этихъ животныхъ нѣтъ плавательнаго пузыря, и работа мышцъ требуется не только для передвиженія въ горизонтальномъ направленіи, но и для плаванія вообще, и поэтому мышцы больше напрягаются.

Не такъ легко опредѣляются эти отношенія у тѣхъ позвоночныхъ, у которыхъ значительная часть энергіи, получаемой при обмѣнѣ веществъ, переходятъ въ теплоту. У отдѣльныхъ особей рыбъ вѣсъ сердца колеблется въ весьма узкихъ предѣлахъ, независимо отъ возраста и величины животнаго. У семи скатовъ вѣсомъ отъ 140—1100 граммовъ, относительный вѣсъ сердца оказался одинаковымъ у всѣхъ, составляя около 1‰ вѣса тѣла; точно также у пяти морскихъ чертей (Lophius piscatorius L.), вѣсомъ отъ 268 до 17000 гр., вѣсъ сердца составлялъ у каждаго около 1,14‰ вѣса тѣла. Совершенно иное мы видимъ у теплокровныхъ: вѣсъ сердца только что вылупившагося цыпленка составляетъ около 9‰ вѣса тѣла, у подросшей курицы—6,7‰, у вполнѣ взрослой—6,3‰; или—у новорожденнаго кролика—5,85‰, у кролика 14 дней—3,91‰, 4 недѣль—3,77‰ и у взрослаго—только 2,74‰ вѣса тѣла. Въ то время, какъ у родственныхъ формъ рыбъ относительная величина сердца остается приблизительно одинаковой, у теплокровныхъ она возрастаетъ съ уменьшеніемъ величины животнаго. Такъ, напр., у филина, вѣсомъ въ 1875 гр., сердце составляетъ 4,7‰, у неясыти въ 441 гр. вѣса—5,07‰, а у домового сирина, вѣсомъ въ 170 гр.,—8,25‰; у хорька, вѣсомъ въ 1268 гр., сердце составляетъ 6,73‰, тогда какъ у горностая (Putorius ermineus Ow.) вѣсомъ въ 139,5 гр.—11,02‰; у пасюка (391 гр.)—4,02‰, а у домовой мыши (20,3 гр.)—6,85‰.

Указанныя отношенія объясняются тѣмъ, что потеря тепла у мелкихъ птицъ и млекопитающихъ идетъ гораздо быстрѣе, чѣмъ у крупныхъ. То тепло, которое теряется путемъ излученія теплокровными животными, должно быть возмѣщено при посредствѣ обмѣна веществъ. Количество излучаемой теплоты, при прочихъ равныхъ условіяхъ, пропорціонально поверхности тѣла; а такъ какъ поверхность тѣла сравнительно съ массой его у мелкихъ животныхъ гораздо больше, чѣмъ у подобныхъ имъ болѣе крупныхъ (см. стр. 43), то мелкія животныя теряютъ теплоты сравнительно больше. Опытами надъ взрослыми собаками разной величины, Рубнеръ установилъ, сколько тепла каждая собака вырабатываетъ ежедневно на одинъ килограммъ своего тѣла. Изъ ряда опытовъ мы приведемъ результаты изслѣдованій надъ двумя собаками. Одна изъ нихъ вѣсила 20 кгр., другая—3,2 кгр.; поверхность первой равнялась 7500 кв. см., поверхность другой—2423 кв. см.; на килограммъ тѣла первой собаки приходилось, стало быть, 375 кв. см. поверхности, а на килограммъ второй—757 кв. см., т. е. почти вдвое больше. Результаты опыта оказались въ полномъ согласіи съ этими данными: большая собака вырабатывала на каждый килограммъ своего тѣла 45 калорій, маленькая—88 калорій,—т. е. вдвое больше. Къ этому нужно еще прибавить, что мелкія птицы и млекопитающія имѣютъ болѣе рѣдкое опереніе и шерсть и поэтому защищены отъ потерь тепла гораздо хуже крупныхъ. Сравнительно большая потеря тепла обусловливаетъ болѣе интенсивный обмѣнъ вещества, а вмѣстѣ съ тѣмъ и относительно болѣе крупное сердце.

Итакъ, при сравненіи величины сердца у теплокровныхъ позвоночныхъ можно поступать двоякимъ образомъ. Или сравнивать животныхъ, ведущихъ одинаковый образъ жизни и одинаково подвижныхъ, какъ, напр., ястреба и кобчика, крысу и мышь, принадлежащихъ къ одной и той же группѣ животныхъ. Въ такомъ случаѣ болѣе мелкое животное будетъ всегда имѣть относительно болѣе тяжелое сердце. Или же сравнивать животныхъ одинаковой величины, теряющихъ въ окружающую среду одинаковое количество тепла. Тогда—болѣе тяжелымъ сердцемъ будетъ всегда обладать болѣе подвижное животное. Для перваго изъ этихъ случаевъ нами уже приведено нѣсколько примѣровъ, прибавимъ къ нимъ еще слѣдующія: у вяхиря (Columba palumbus L.) вѣсомъ въ 500 гр., вѣсъ сердца составляетъ 10,63‰ этого вѣса, у голубя-клинтуха (Col. oenas L.), въ 247 гр. вѣса—13,8‰; у ястреба-тетеревятника (Astur palumbarius L.), вѣсомъ въ

1200 гр., сердце составляетъ 8,65‰ всего тѣла, а у ястреба-перепелятника (Accipiter nisus L.) въ 125 гр. вѣсомъ—12‰; у обыкновеннаго нетопыря (Vespertilio murinus Schreb.), который вѣситъ 21 гр., сердце составляетъ 10‰ этого вѣса. а у кожана малорослаго (Vesperugo pipistrellus Keys.) въ 3,73 гр. вѣсомъ—14,36‰. Слѣдуетъ отмѣтить, что именно это самое мелкое изъ изслѣдованныхъ млекопитающихъ имѣетъ относительно наибольшее сердце.

Еще интереснѣе сравнительныя данныя о вѣсѣ сердца у животныхъ одинаковой величины, но различной подвижности. При вѣсѣ тѣла въ 200 гр., вѣсъ сердца у сороки составляетъ 9,34‰, у пустельги—11,9‰, а у гораздо болѣе быстраго подсокольника (Falco subbuteo L.)—17‰ вѣса тѣла. Дикій кроликъ, вѣсомъ въ 1500 гр., имѣетъ сердце, составляющее 3,16‰ этого вѣса; такого же вѣса лѣсная куница—7,66‰. У птицъ, у которыхъ обмѣнъ веществъ, особенно во время полета, требующаго огромной затраты энергіи, происходитъ гораздо интенсивнѣе, чѣмъ у млекопитающихъ, сердце въ общемъ тяжелѣе, чѣмъ у млекопитающихъ: лѣсная мышь (Mus sylvaticus L.), при 20 гр. вѣса, имѣетъ сердце, составляющее 7,16‰ всего тѣла, у обыкновеннаго нетопыря (V. murinus Schreb.) вѣсомъ въ лѣсную мышь сердце составляетъ уже—10‰, а у деревенской ласточки (Hirundo rustica L.), вѣсящей тоже 20 гр.,—14,5‰; у крота вѣсомъ въ 65 гр., сердце составляетъ 6‰ всего тѣла, у удода, имѣющаго такой же вѣсъ—приблизительно 12‰, а у большого пестраго дятла— 17,26‰. (Для самки зеленой лягушки, вѣсящей столько же, это число равно 1,65‰). По той же причинѣ у нѣкоторыхъ домашнихъ животныхъ сердце—легче, чѣмъ у ихъ свободно живущихъ предковъ: сердце домашней утки, вѣсящей 1100 гр., составляетъ 6,35‰ этого вѣса, сердце же дикой утки кряквы (Anas boschas L.), отъ которой произошла домашняя, при вѣсѣ тѣла въ 1000 гр., составляетъ 8,5‰; у домашняго кролика въ 1800 гр. вѣсъ сердца—2,78‰, у дикаго же, въ 1600 гр.,—3,16‰.

Тѣло земноводныхъ, благодаря постоянному испаренію влаги, съ поверхности ихъ богатой железами кожи, значительно охлаждается; это охлажденіе особенно сильно въ сухомъ воздухѣ. Происходящая отъ испаренія воды потеря тепла должна возмѣщаться энергіей обмѣна веществъ. Въ водѣ потери тепла отъ испаренія не происходитъ. Вотъ почему сердце у тѣхъ земноводныхъ, которыя большую часть времени проводятъ на сушѣ, больше, чѣмъ у земноводныхъ, живущихъ преимущественно въ водѣ. У пятнистой саламандры, выходящей изъ своихъ убѣжищъ лишь при очень влажномъ воздухѣ, сердце вѣситъ почти столько-же какъ у тритона (Triton cristatus Laur.), который все лѣто проводитъ въ водѣ (1,86‰ : 1,9‰); но у бурой лягушки (Rana fusca Rös.) сердце больше, чѣмъ у зеленой (R. esculenta L.), живущей всегда около воды или въ водѣ: вѣсъ сердца первой—2,73‰, второй—2,01‰. У обыкновенной жабы сердце равно 3,2‰ общаго вѣса, у живущей же въ водѣ жерлянки (Bombinator pachypus Boul.)—2,77‰. Такъ какъ испареніе и охлажденіе увеличиваются съ увеличеніемъ поверхности, то болѣе мелкія формы изъ живущихъ на сушѣ земноводныхъ, имѣющія бо́льшую относительную поверхность тѣла, должны терять и тепла сравнительно больше, а это въ свою очередь обусловливаетъ болѣе крупную величину сердца: въ то время, какъ у бурой лягушки сердце вѣситъ 2,73‰, а у жабы 3,2‰,—вѣсъ сердца у древесной лягушки доходитъ до 4,06‰ общаго вѣса. Всѣ эти числа относятся къ самцамъ.

Иначе обстоитъ дѣло у пресмыкающихся: несмотря на ихъ подвижность, вѣсъ сердца у нихъ очень незначителенъ и меньше, чѣмъ у многихъ земноводныхъ, и даже, чѣмъ у нѣкоторыхъ рыбъ. Въ то время, какъ земноводныя и при холодной погодѣ ведутъ обычную жизнь, и многія изъ нихъ покидаютъ свои зимнія убѣжища очень рано,—пресмыкающіяся не могутъ обходиться безъ солнца. Кожа у нихъ сухая, и они не теряютъ тепла путемъ испаренія. Только на солнцѣ они становятся подвижными и, вѣроятно, получаютъ часть энергіи, помимо обмѣна веществъ, непосредственно отъ солнца. Въ холодную погоду они вялы,—очевидно, обмѣнъ веществъ одинъ не можетъ создать энергію необходимую для быстрыхъ движеній. Вѣсъ сердца у мѣдянки составляетъ только 1,48‰, у зеленой яще-

рицы (Lacerta viridis Gessn.)—2,11‰, а у проворной ящерицы (L. agilis L.)—2,32‰ вѣса тѣла.

Такимъ образомъ величина сердца всегда отвѣчаетъ той роли, которую оно играетъ въ круговоротѣ крови, служащей посредникомъ при обмѣнѣ веществъ. Оно, какъ говорится, составляетъ центръ жизни, и вѣсъ его, по крайней мѣрѣ у позвоночныхъ, можетъ служить дѣйствительною мѣрой для энергіи обмѣна веществъ.

4. Кровеносные пути и ихъ расположеніе.

Пути, по которымъ кровь двигается по тѣлу, бываютъ различны. Стѣнки ихъ тонки тамъ, гдѣ кровь вступаетъ въ обмѣнъ веществъ съ тканями, ибо только при этомъ условіи возможна диффузія доставляемыхъ и отдаваемыхъ веществъ. Самыя ткани пронизываются этими путями либо въ видѣ щелей и промежутковъ, называемыхъ синусами,—безъ собственныхъ стѣнокъ или съ весьма тонкими стѣнками,—либо въ видѣ волосныхъ сосудовъ,—капилляровъ, представляющихъ очень тонкія трубки съ стѣнками изъ одного слоя весьма плоскихъ клѣтокъ. У нѣкоторыхъ мелкихъ, мало дифференцированныхъ животныхъ, напр., у червей Aeolosoma и Chaetogaster, большинство или даже всѣ кровеносные пути могутъ имѣть такое строеніе, но когда по главнымъ сосудамъ должны перемѣщаться значительныя количества крови и когда органы болѣе дифференцированы, къ путямъ, въ которыхъ происходитъ диффузія, присоединяются еще проводящіе пути, по которымъ кровь направляется къ мѣстамъ обмѣна веществъ и обратно. Эти проводящіе пути имѣютъ толстыя стѣнки, выдерживающія давленіе на нихъ крови. Давленіе, разумѣется, сильнѣе возлѣ сердца: у крупныхъ млекопитающихъ въ сосудахъ, непосредственно связанныхъ съ сердцемъ и несущихъ кровь къ капиллярамъ,—существуетъ давленіе въ 250 м.м. ртутнаго столба, стало быть, въ одну треть атмосферы. На болѣе значительномъ разстояніи отъ сердца давленіе меньше, ибо его ослабляютъ разнаго рода препятствія внутри самой кровеносной системы. Въ капиллярахъ давленіе не превосходитъ 20—40 м.м., а по выходѣ крови оттуда оно равно лишь нѣсколькимъ м.м. У прочихъ позвоночныхъ давленіе распредѣляется приблизительно такимъ же образомъ. Въ зависимости отъ этого сосуды, идущіе отъ сердца къ капиллярамъ, или артеріи построены иначе, чѣмъ сосуды, идущіе отъ капилляровъ къ сердцу, или вены. Чѣмъ ближе артерія къ сердцу, тѣмъ толще ея стѣнки, такъ какъ давленіе крови на нихъ сильнѣе. Три слоя, изъ которыхъ построены стѣнки артерій, заключаютъ въ себѣ довольно значительное количество эластической ткани; средній слой представляетъ болѣе или менѣе толстый слой кольцевыхъ мышечныхъ волоконъ. Эта мускулатура, однако, не имѣетъ непосредственнаго отношенія къ поступательному движенію крови по сосудамъ, а лишь регулируетъ количество протекающей крови, увеличивая и уменьшая просвѣтъ сосуда. Въ стѣнкахъ венъ эластическая ткань и мускульныя волокна развиты очень мало, и эти стѣнки состоятъ преимущественно изъ соединительной ткани; онѣ сильно растяжимы и гораздо тоньше стѣнокъ артерій.

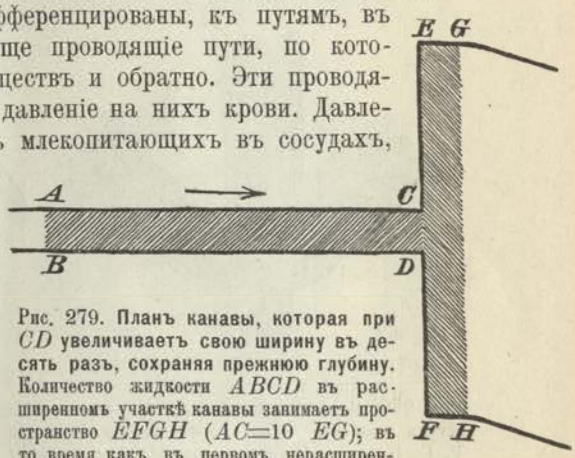


Рис. 279. Планъ канавы, которая при CD увеличиваетъ свою ширину въ десять разъ, сохраняя прежнюю глубину. Количество жидкости $ABCD$ въ расширенномъ участкѣ канавы занимаетъ пространство $EFGH$ (AC=10 EG); въ то время какъ въ первомъ, нерасширенномъ участкѣ какая либо частица жидкости проходитъ путь отъ A до C, во второмъ, расширенномъ участкѣ другая частица проходитъ всего отъ E до G.

Въ устройствѣ тѣхъ участковъ кровеносной системы, гдѣ происходитъ диффузія, существуютъ особенности, способствующія обмѣну веществъ между кровью и тканями. Сумма поперечныхъ сѣченій всѣхъ капилляровъ, на которые распадается какая-нибудь артерія, значительно превосходятъ поперечное сѣченіе этой послѣдней. У человѣка сумма поперечныхъ сѣченій всѣхъ капилляровъ тѣла въ 500 разъ, а по другимъ вычисленіямъ—даже въ 800 разъ больше поперечнаго сѣченія аорты. Подобныя же отношенія суще-

ствуютъ и у безпозвоночныхъ между поперечнымъ сѣченіемъ приводящаго сосуда и тѣхъ синусовъ, къ которымъ онъ ведетъ. Вслѣдствіе этого кровь въ капиллярахъ и синусахъ течетъ гораздо медленнѣе. Вообразимъ себѣ водостокъ въ метръ глубиною и въ метръ шириною, вливающійся въ проточный прудъ той-же глубины и 10 метровъ ширины (рис. 279). При передвиженіи воды въ водостокѣ на 10 метровъ (отъ *AB* до *CD*) вода въ прудѣ перемѣщается лишь на 1 метръ (отъ *EF* до *GH*), такъ какъ вливающіеся въ прудъ изъ водостока 10 куб. метровъ воды разливаются въ немъ на пространствѣ шириною въ 10 метр. Такимъ образомъ, скорость теченія обратно пропорціональна поперечному сѣченію потока, если не обращать вниманія на замедленіе теченія отъ тренія. Все это приложимо и къ теченію по трубкамъ. Согласно этому закону теченіе крови въ капиллярахъ человѣка должно быть въ 500 или 800 разъ медленнѣе, чѣмъ въ аортѣ. Чѣмъ дольше остается кровь въ капиллярахъ,—тѣмъ основательнѣе могутъ ткани использовать заключающійся въ ней питательный матеріалъ, и тѣмъ болѣе онѣ могутъ насытить ее веществами, уже негодными для жизни. Капилляры позвоночныхъ оказываются лучше приспособленными для обмѣна веществъ, чѣмъ синусы безпозвоночныхъ: у капилляровъ поверхность соприкосновенія крови съ тканями гораздо больше. Треніе, которое кровь испытываетъ въ капиллярахъ, также—больше, а вслѣдствіе этого нужна и большая работа, чтобы прогнать черезъ нихъ кровь. Вотъ почему сердце у позвоночныхъ въ среднемъ гораздо сильнѣе, чѣмъ у безпозвоночныхъ.

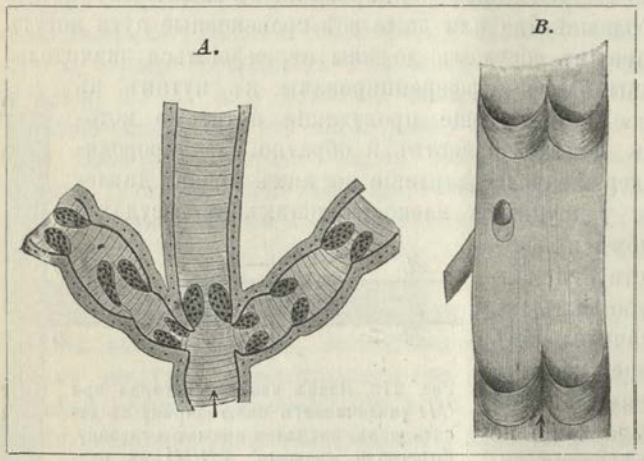


Рис. 280. Клапаны внутри кровеносныхъ сосудовъ. *A* спинной сосудъ земляного червя съ отходящими боковыми анастомозами. По Р. С. Бергу. *B* часть вскрытой вены человѣка съ 2 парами карманныхъ клапановъ. Слѣва впадаетъ болѣе мелкая вена. По Гегенбауру. Стрѣлки показываютъ направленіе тока крови.

Направленіе крови въ сосудахъ всегда одно и то же; исключеніе составляютъ только оболочники. Обыкновенно имѣются приспособленія, которыя не позволяютъ крови течь въ обратномъ направленіи. Къ нимъ относятся клапаны или карманы (рис. 280) на стѣнкахъ сосудовъ, которые при нормальномъ теченіи крови прижимаются къ стѣнкѣ сосуда, оставляя проходъ свободнымъ, а при обратномъ движеніи ея оттопыриваются и запираютъ просвѣтъ. Клапаны обыкновенно находятся въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ одинъ сосудъ вливается въ другой; карманы стоятъ въ сосудѣ по два, по три или по нѣскольку вмѣстѣ на одной и той же высотѣ и дѣйствуютъ сообща. Высшаго развитія эти образованія достигаютъ въ сердцѣ высшихъ позвоночныхъ, гдѣ они работаютъ съ удивительной точностью.

а) Кровеносные пути у безпозвоночныхъ.

Краткое описаніе устройства и расположенія кровеносныхъ путей у различныхъ животныхъ иллюстрируетъ вышеизложенныя общія данныя. У кишечнопостныхъ совершенно нѣтъ ни кровеносной системы, ни полости тѣла. Точно также ея нѣтъ у плоскихъ червей, за исключеніемъ немертинъ. Но у плоскихъ червей все же имѣется жидкость тѣла, выполняющая промежутки между клѣтками и тканями; однако, эта жидкость здѣсь нигдѣ не скопляется, если не считать небольшихъ вакуолеобразныхъ полостей, наполненныхъ ею, около протонефридіевъ ленточныхъ глистовъ. У круглыхъ червей, напр., у аскаридъ, пространство между стѣнкой тѣла и кишкой заполнено богатой бѣлкомъ жидкостью тѣла; но особаго движенія ея здѣсь не существуетъ.

Настоящіе зачатки кровеносной системы мы встрѣчаемъ впервые у немертинъ. Въ простѣйшемъ случаѣ она состоитъ только изъ двухъ лакунъ, тянущихся по обѣимъ сторонамъ кишки и связанныхъ между собою спереди и сзади. Въ нихъ, однако, не наблюдается еще опредѣленнаго движенія жидкости и, вѣроятно, существуютъ только неправильныя колебанія отъ движенія тѣла. У большей части немертинъ къ боковымъ сосудамъ присоединяется еще спинной сосудъ, который тянется надъ кишкой и соединяется съ боковыми сосудами посредствомъ передней и задней анастомозъ. Онъ имѣетъ сократимыя стѣнки и сокращенія ихъ гонятъ кровь сзади напередъ, тогда какъ въ боковыхъ сосудахъ она течетъ спереди назадъ. Такимъ образомъ здѣсь мы уже имѣемъ правильную циркуляцію крови.

Изъ червей, съ хорошо выраженною вторичною полостью тѣла, высоко развитою кровеносною системою особенно отличаются кольчатые черви. У щетинконогихъ червей она со всѣми ея развѣтвленіями вполнѣ обособлена отъ полости тѣла; здѣсь—рядомъ съ особою жидкостью, наполняющею полость тѣла, мы имѣемъ кровь, болѣе богатую бѣлковыми веществами и отличающуюся также другими особенностями. Кровеносная система здѣсь обыкновенно состоитъ изъ спинного и брюшного сосудовъ, изъ которыхъ первый проходитъ надъ кишкой, а послѣдній—между кишкой и брюшною нервною цѣпочкой. Оба сосуда соединяются между собою анастомозами, расположенными метамерно справа и слѣва, при чемъ спинной сосудъ связанъ еще съ особымъ кровеноснымъ синусомъ, окружающимъ кишку. Кромѣ спинного сосуда, въ которомъ кровь течетъ сзади напередъ, сократимостью обладаютъ часто и нѣкоторыя изъ боковыхъ анастомозъ. Благодаря тому, что у мелкихъ формъ боковыя анастомозы тѣсно прилегаютъ къ тонкой стѣнкѣ тѣла, кровь въ нихъ можетъ обогащаться кислородомъ (рис. 284, *A*). Наиболѣе примитивное расположеніе сосудовъ (какъ напр., у Polygordius и Tubifex) можетъ упрощаться у мелкихъ формъ еще недоразвитіемъ большинства анастомозъ. Съ увеличеніемъ тѣла и съ утолщеніемъ его стѣнокъ одной диффузіи, идущей изъ главныхъ кровеносныхъ сосудовъ къ различнымъ частямъ тѣла и обратно, становится недостаточно для поддержанія обмѣна веществъ. Поэтому кромѣ кишечныхъ кровеносныхъ сосудовъ развиваются периферическія развѣтвленія и капилляры, которые внѣдряются въ стѣнку тѣла, доходятъ до эпителія, или даже заходятъ въ него. Эти сосуды служатъ для дыханія (рис. 281, *B*). Такимъ же образомъ развиваются сосуды, проникающія въ центральную нервную систему и въ мускулатуру, развиваются капилляры, оплетающіе нефридіи и отдающіе имъ экскреторныя вещества. Такое строеніе, напр., имѣетъ кровеносная система дождевыхъ червей. Впрочемъ, и у этихъ формъ выдѣленіе ненужныхъ веществъ въ значительной степени происходитъ при помощи жидкости полости тѣла, какъ и у низшихъ червей. Заключающіяся въ полости тѣла клѣтки (по крайней мѣрѣ на извѣстной стадіи своего развитія) играютъ роль фагоцитовъ. Обыкновенно жидкость полости тѣла имѣетъ меньшее значеніе, чѣмъ кровь. Это видно хотя бы изъ того, что у дождевыхъ червей жидкость эта при

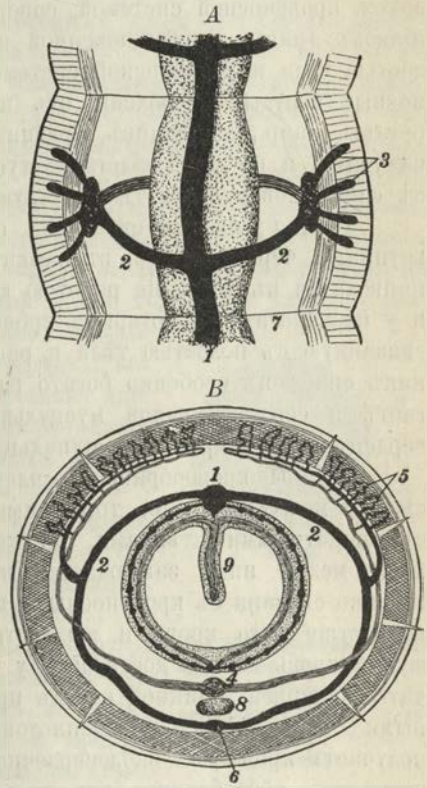


Рис. 281. Ходъ кровеносныхъ сосудовъ у малощетинковыхъ щетинконогихъ червей. *A* одинъ изъ сегментовъ прѣсноводнаго Limnodrilus со спинной стороны; *B* поперечная проекція кровеносной системы одного изъ земляныхъ червей (Urochaeta). *1* спинной сосудъ, *2* боковыя анастомозы (петли), *3* отростки сосудовъ, заходящія въ эпидермисъ, *4* брюшной сосудъ, *5* капилляры въ стѣнкахъ тѣла (въ мускулатурѣ), *6* продольный сосудъ подъ нервной цѣпочкой, *7* перегородки, *8* брюшная нервная цѣпочка, 9 typhlosolis (ср. стр. 252). *A* по Вейдовскому, *B* по Перрье.

нѣкоторыхъ условіяхъ идетъ на смачиваніе поверхности тѣла, при чемъ она выходитъ изъ тѣла черезъ особыя поры, расположенныя сегментально на спинѣ червя. Однако, при редукціи кровеносной системы, какъ, напр., у нѣкоторыхъ морскихъ кольчатыхъ червей (Capitellidae, Glyceridae, Polycirrhidae); жидкость полости тѣла беретъ на себя ея функціи по отношенію къ питанію и дыханію и содержитъ въ себѣ окрашенныя, заключающія гемоглобинъ, клѣтки, какія въ другихъ случаяхъ встрѣчаются только въ крови.

Изъ піявокъ по крайней мѣрѣ хоботныя, подобно щетинконогимъ червямъ, обладаютъ кровеносной системой, совершенно обособленной отъ полости тѣла. У челюстныхъ піявокъ (напр. у обыкновенной піявки и Haemopis) существуетъ соединеніе между полостью тѣла и кровеносной системой. Но во всякомъ случаѣ и здѣсь проводящіе кровеносные сосуды обособлены отъ путей, по которымъ происходитъ диффузія:—различные органы, напр., кишечникъ, брюшная нервная система, окружены широкими кровеносными синусами, а въ кожѣ залегаетъ густая сѣть тончайшихъ капилляровъ, которые подходятъ къ самой поверхности тѣла и служатъ для дыханія. (Рис. 234, стр 322).

Тѣсная связь кровеносной системы съ кишечникомъ наблюдается и въ другихъ группахъ червей. Такъ, въ замкнутой кровеносной системѣ Echiurida кровь, вѣроятно, приводится въ движеніе работою кровеноснаго синуса, окружающаго кишку. Точно также и у плеченогихъ, у которыхъ кровеносные сосуды образуютъ одну общую систему лакунъ, связанную съ полостью тѣла и расположенную въ соединительной ткани, именно кишечникъ снабженъ особенно богато развѣтвленіями этой системы, при чемъ къ нему прилегаетъ и сердце, слѣпой мускульный мѣшокъ, который съ помощью двухъ добавочныхъ сердецъ гонитъ кровь къ щупальцамъ и половымъ органамъ.

Органы кровообращенія членистоногихъ и родственныхъ имъ кольчатыхъ червей сходны между собою въ томъ смыслѣ, что въ обоихъ случаяхъ имѣется спинной сосудъ съ сократимыми стѣнками, въ которомъ кровь движется сзади напередъ. Коренное отличіе между ними заключается въ томъ, что у членистоногихъ полость тѣла непосредственно связана съ кровеносными путями, кровеносная система, стало быть, не замкнутая, вслѣдствіе чего кровь и жидкость полости тѣла не различаются между собою. Но движущій кровь насосъ достигаетъ у членистоногихъ болѣе высокаго развитія, чѣмъ у кольчатыхъ червей: спинной сосудъ превращенъ у нихъ въ «сердце» съ сильными мускульными стѣнками. Сердце членистоногихъ не имѣетъ никакихъ приводящихъ сосудовъ и получаетъ кровь изъ околосердечнаго синуса, представляющаго особое кровеносное пространство, обособленное отъ полости тѣла; кровь вступаетъ въ сердце черезъ боковыя, первоначально метамерно расположенныя парныя щели (устьица), которыя при сокращеніи сердца запираются—или особыми запирательными мускулами (высшіе раки), или же внутренними клапанами, приводимыми въ движеніе давленіемъ крови. Расширеніе сердца производится особыми мускулами: у высшихъ раковъ перикардіальными мускулами, у многоножекъ и насѣкомыхъ такъ называемыми крыловидными мускулами; благодаря расширенію сердца происходитъ высасываніе крови, клапаны сердечныхъ устьицъ при этомъ открываются и кровь наполняетъ сердце.

Сердце членистоногихъ, соотвѣтственно своему происхожденію отъ спинного сосуда ихъ предковъ, напоминавшихъ кольчатыхъ червей, тянулось первоначально черезъ все тѣло. Эти отношенія сохранились вполнѣ или отчасти у нѣкоторыхъ низшихъ раковъ (напр., Branchipus; рис. 65, стр. 95) и многоножекъ. Часто, однако, передній конецъ сердца, теряя совершенно свою сократимость и боковыя устьица, превращается въ аорту, названную такъ по аналогіи съ аортой позвоночныхъ и несущую кровь къ головѣ и къ главнымъ органамъ внѣшнихъ чувствъ; такъ обстоитъ дѣло у насѣкомыхъ и паукообразныхъ. Длина сердца у раковъ въ отдѣльныхъ отрядахъ весьма измѣнчива и въ большинствѣ случаевъ зависитъ отъ расположенія на тѣлѣ жабръ, изъ которыхъ кровь течетъ къ сердцу: у болѣе крупныхъ жаброногихъ оно тянется еще черезъ все тѣло; у равноногихъ, у которыхъ жабры располагаются на брюшкѣ, сердце находится лишь въ задней части тѣла, у бокоплавовъ, съ жабрами на грудныхъ ножкахъ, оно расположено

въ передней части тѣла; у ротоногихъ, гдѣ жабры прикрѣплены къ брюшнымъ ножкамъ, сердце достигаетъ болѣе полнаго развитія въ брюшной части тѣла, наконецъ у десятиногихъ раковъ, у которыхъ жабры прикрѣплены къ груднымъ ножкамъ, короткое мѣшкообразное сердце лежитъ въ груди. У паукообразныхъ, сердце находится въ брюшкѣ, въ которомъ расположены и трахейныя легкія.

Периферическая кровеносная система у членистоногихъ развита весьма неодинаково. У высшихъ раковъ, гдѣ кровь играетъ важную роль въ передачѣ кислорода существуетъ богато развѣтвленная система сосудовъ, по которымъ кровь отъ сердца разливается по тѣлу, а оттуда по широкимъ лакунамъ направляется къ жабрамъ: изъ жабръ она поступаетъ въ околосердечную полость, а оттуда уже попадаетъ обратно въ сердце (рис. 235, А); сердце такимъ образомъ получаетъ богатую кислородомъ кровь; это—артеріальное сердце. У паукообразныхъ отъ сердца отходятъ многочисленные сосуды, если для дыханія служатъ обособленныя трахейныя легкія, въ тѣхъ-же случаяхъ, когда они дышатъ трахеями или при кожномъ дыханіи число сосудовъ меньше. У многоножекъ, дышащихъ трахеями, имѣется, кромѣ сердца, еще брюшной сосудъ и множество другихъ сосудовъ, направленныхъ къ органамъ. У насѣкомыхъ кровь играетъ ничтожную роль въ передачѣ кислорода и это сказывается какъ на составѣ крови, такъ и на слабомъ развитіи кровеносной системы. Кромѣ аорты, представляющей продолженіе сердца впередъ, здѣсь нѣтъ никакихъ другихъ сосудовъ; вся кровь, которую нельзя назвать ни артеріальною, ни венозною, движется исключительно по промежуткамъ между различными органами.

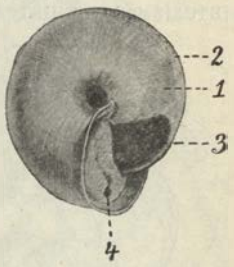


Рис. 282. Положеніе сердца у улитки Helix fruticum Müll., втянувшейся въ раковину. *1* сердце, *2* „легочная вена“. *3* почка, *4* дыхальце.

Органы кровообращенія мягкотѣлыхъ въ основныхъ своихъ чертахъ очень однообразны. Вторичная полость тѣла сведена у нихъ къ околосердечной полости, а кровеносные пути представляютъ собой или трубкообразные сосуды, или же болѣе или менѣе широкія каналообразныя пространства, расположенныя въ тканяхъ. Сердце, которое всегда имѣется, представляетъ собой мѣшокъ, отъ котораго отходятъ два большихъ сосуда: одинъ къ головѣ, другой къ внутренностямъ. У тѣхъ мягкотѣлыхъ, у которыхъ имѣются парныя жабры, сердце снабжево двумя предсердіями, изъ которыхъ каждое принимаетъ кровь изъ соотвѣтственной жабры и препровождаетъ ее въ сердце (сравн. рис. 63, стр. 92), у Nautilus, съ двумя парами жабръ, имѣются и двѣ пары предсердій. Наоборотъ у брюхоногихъ, у которыхъ, благодаря ассиметріи тѣла, одна жабра исчезла, сохранилось и одно лишь предсердіе, и только въ рѣдкихъ случаяхъ наблюдаются остатки второго предсердія (Haliotus, Fissurella); только одно предсердіе имѣется также у легочныхъ моллюсковъ. Мѣсто перехода предсердій въ желудочекъ снабжено клапанами, которые запираются при сокращеніи желудочка. Сердце обыкновенно расположено надъ задней кишкою и въ ближайшемъ сосѣдствѣ съ жабрами; у тѣхъ брюхоногихъ, у которыхъ заднепроходное отверстіе и жабры передвинуты въ сторону и впередъ, сердце также повернуто предсердіемъ впередъ, но сохраняетъ свое положеніе возлѣ задней кишки. У многихъ пластинчатожаберныхъ и нѣкоторыхъ брюхоногихъ сердце и околосердечная сумка такъ обрастаютъ заднюю кишку, что она какъ бы прободаетъ собою сердце; но физіологическое значеніе такого соотношенія пока не ясно. Мускулистое сердце, дѣйствіе котораго легко наблюдается у брюхоногихъ съ прозрачной раковиной, напр., у Helix fruticum Müll. (рис. 282), получаетъ артеріальную кровь непосредственно изъ жабръ или легкихъ и гонитъ ее по всему тѣлу, откуда она возвращается опять къ жабрамъ, побывавъ предварительно въ почкахъ, гдѣ освобождается отъ захваченныхъ по пути экскреторныхъ веществъ. У головоногихъ съ ихъ богато развѣтвленной кровеносной системой, въ которой мы отличаемъ, какъ у позвоночныхъ, капилляры, связывающіе артеріи съ венами, дѣятельности одного только сердца недостаточно. Поэтому у основанія жабръ у нихъ на-

ходятся сократимыя расширенія сосудовъ, называемыя жаберными сердцами, которыя гонятъ кровь черезъ жабры въ предсердія.

Своеобразное мѣсто, какъ во всемъ остальномъ, такъ и по отношенію къ жидкости тѣла, занимаютъ иглокожія. Мы находимъ здѣсь три различныхъ вида жидкости тѣла: жидкость полости тѣла, жидкость амбулакральной системы и кровь. Всѣ онѣ содержатъ въ себѣ бѣлковыя тѣла: двѣ первыя—въ количествѣ 0,5 —2%, послѣдняя—больше. Во всѣхъ трехъ находятся также амеобообразныя подвижныя клѣтки—кровяныя или лимфатическія тѣльца, о которыхъ говорилось уже выше, въ отдѣлѣ о выдѣленіяхъ. Клѣтки эти образуются въ «осевомъ органѣ» полости тѣла, служащемъ лимфатическою железою, а также—въ поліевыхъ пузыряхъ и тидемановскихъ тѣльцахъ амбулакральной системы. Разсматриваемыя системы имѣютъ различныя назначенія. Амбулакральная система, кромѣ главной своей роли въ передвиженіи, имѣетъ болѣе или менѣе серьезное значеніе и для дыханія. Но главная роль въ процессѣ дыханія и выдѣленія принадлежитъ жидкости полости тѣла: она наполняетъ собою выпячивающіеся, служащіе жабрами органы, называемые у морскихъ звѣздъ папулами (papulae), а у морскихъ ежей околоротовыми (перистомальными) жабрами; она омываетъ дыхательные мѣшки (bursae) змѣевиковъ, и водныя легкія голотурій. Движеніе и перемѣшиваніе этой жидкости производится различными рѣсничными органами: выпячивающіяся жабры снабжены внутри рѣсничнымъ эпителіемъ; мерцательныя полоски въ полостяхъ рукъ (лучей) у змѣевиковъ «рѣсничныя урны» на стѣнкахъ полости тѣла у морскихъ лилій и у Synaptidae изъ голотурій возбуждаетъ токи въ жидкости полости тѣла. У морскихъ ежей эти токи вызываются даже свободными клѣтками, движущимися наподобіе сперматозоидовъ.—Кровеносная система иглокожихъ состоитъ изъ сѣти узкихъ лакунъ, расположенныхъ въ соединительно-тканныхъ оболочкахъ различныхъ органовъ. Особенно богата эта сѣть въ стѣнкахъ кишечника; отсюда отходятъ болѣе крупные стволы, преимущественнно къ половымъ органамъ, а также въ другія части тѣла. Соотвѣтственно расположенію кровеносной системы и богатству крови бѣлковыми веществами, кровь иглокожихъ, очевидно, играетъ главную роль въ процессѣ питанія: на ней лежитъ обязанность разносить полученныя изъ кишечника питательныя вещества къ мѣстамъ ихъ потребленія. Примитивность устройства кровеносной системы сказывается здѣсь въ томъ, что особаго сердца, какъ движущаго кровью насоса, здѣсь нѣтъ. Наблюдались лишь неправильныя и неясныя сокращенія кишечныхъ сосудовъ, и то покуда лишь у голотурій. У морскихъ звѣздъ и морскихъ лилій кровеносная система, повидимому, совершенно отсутствуетъ; разносомъ питательныхъ веществъ здѣсь завѣдуетъ жидкость полости тѣла.

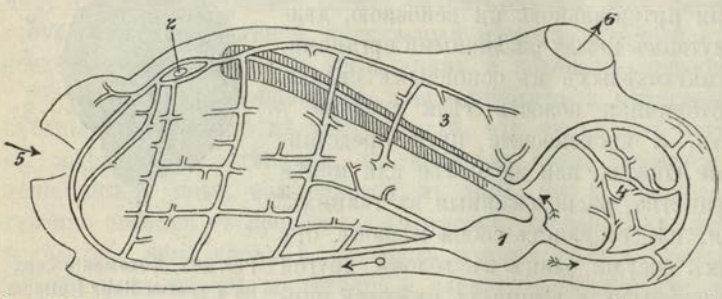


Рис. 283. Расположеніе кровеносныхъ сосудовъ у сальпы. *1* сердце, *2* нервный узелъ, *3* жабра, *4* внутренносное ядро. *5* входное и *6* выводное отверстія. Кровь движется поперемѣнно въ направленіи стрѣлокъ ⟹ и ⟶ По Шульце.

Очень своеобразно кровообращеніе—у оболочниковъ; у нихъ кровь течетъ въ сосудахъ поперемѣнно то въ одномъ, то въ другомъ направленіи. Мѣшкообразное сердце сальпъ лежитъ возлѣ внутренноснаго ядра. Въ обѣ стороны отъ сердца отходятъ сосуды, развѣтвленія которыхъ переходятъ другъ въ друга, образуя замкнутую кровеносную систему (рис. 283). Сокращенія сердца сначала направлены къ внутренностямъ, и гонятъ въ этомъ направленіи кровь. Затѣмъ, послѣ короткой паузы, начинаются сокращенія на томъ концѣ сердца, который обращенъ къ внутреносному ядру и идутъ теперь въ противоположную сторону. Потомъ опять наступаетъ пауза и новая перемѣна въ направленіи сокращеній. Даже вырѣзанное сердце продолжаетъ работать такимъ же образомъ, мѣняя

время отъ времени направленія своихъ сокращеній: повидимому это происходитъ автоматически, такъ какъ нервныхъ клѣтокъ въ сердцѣ совершенно нѣтъ. Сосуды, которые у сальпъ идутъ отъ сердца къ внутренносному ядру проходятъ черезъ него и черезъ жабры и доходятъ на другомъ концѣ до нервнаго узла, сосуды же, идущіе въ противоположную сторону, снабжаютъ кровью прежде всего брюшную сторону мантіи и область эндостиля. При сокращеніяхъ сердца, идущихъ отъ внутренноснаго ядра, область эндостиля и прилегающая часть мантіи снабжаются обильнѣе, чѣмъ нервный узелъ и жабры, богатой питательными веществами кровью. При противоположномъ направленіи крови, наоборотъ, въ болѣе выгодныя условія попадаютъ нервный узелъ и жабры. То-же можно сказать и о снабженіи этихъ органовъ кислородомъ. Періодически мѣняющееся направленіе крови имѣетъ, вѣроятно, то значеніе, что способствуетъ болѣе равномѣрному распредѣленію ея по различнымъ частямъ тѣла.

б) Сосудистая система позвоночныхъ.

Происхожденіе позвоночныхъ отъ животныхъ, родственныхъ кольчатымъ червямъ (допущеніе, которое, несмотря на нѣкоторые недочеты, изъ всѣхъ гипотезъ пользуется наибольшею популярностью), подтверждается также и кровообращеніемъ въ томъ смыслѣ, что какъ у кольчатыхъ червей, такъ и у позвоночныхъ кровь на нейральной сторонѣ тѣла, т. е. на сторонѣ, на которой расположена центральная нервная система (на брюшной—у кольчатыхъ червей, на спинной—у позвоночныхъ), течетъ спереди назадъ, а на противоположной, анейральной — сзади напередъ. Органъ, движущій кровь, лежитъ въ обоихъ случаяхъ на анейральной сторонѣ тѣла. Однако, если остановиться на кровообращеніи лишь однихъ позвоночныхъ, то и тогда разсмотрѣніе его оказывается весьма важнымъ для ученія о филогеніи. Расположеніе кровеносныхъ сосудовъ рыбъ, зависящее отъ ихъ жабернаго дыханія было унаслѣдовано высшими позвоночныхъ, которые (пресмыкающіяся, птицы и млекопитающія) уже всю жизнь дышатъ легкими. Оно опредѣляетъ собою положеніе главнѣйшихъ сосудовъ у взрослыхъ животныхъ и повторяются и въ индивидуальномъ развитіи высшихъ позвоночныхъ съ такой полнотою, что можетъ служить вѣскимъ подтвержденіемъ происхожденія ихъ отъ рыбообразныхъ предковъ, дышавшихъ жабрами.

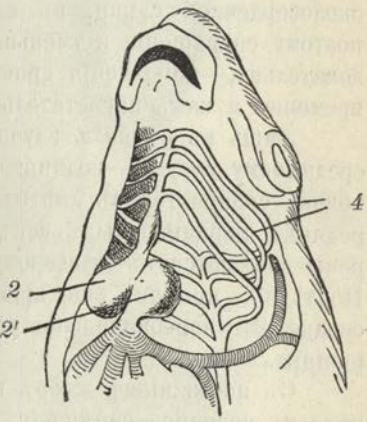


Рис. 284. Схема расположенія жаберныхъ сосудовъ у костистой рыбы. *2* желудочекъ сердца, *2'* предсердіе, *4* жаберные сосуды.

Сердце рыбъ лежитъ непосредственно за жабернымъ аппаратомъ. Обыкновенный прямой трубкообразный сосудъ, существующій въ этой части тѣла у ланцетника и регулярно появляющійся при эмбріональномъ развитіи рыбъ, при дальнѣйшемъ развитіи изгибается и дѣлится перехватами на отдѣлы, отличающіеся одинъ отъ другого толщиною стѣнокъ (рис. 284): изъ задней части образуется тонкостѣнный венозный синусъ, въ который собирается кровь изъ всего тѣла; онъ впадаетъ въ большое мускулистое предсердіе, изливающее свое содержимое въ толстостѣнный желудочекъ. Сосудъ, идущій отсюда къ жабрамъ, у различныхъ рыбъ представляетъ отличіе: являясь у селахій въ формѣ весьма длиннаго «артеріальнаго конуса» (conus arteriosus), снабженнаго внутри нѣсколькими рядами клапановъ, онъ редуцированъ у костистыхъ рыбъ; здѣсь къ короткому и снабженному клапанами отдѣлу примыкаетъ толстостѣнная сердечная луковица (bulbus arteriosus), продолжающаяся въ такъ называемый артеріальный стволъ (truncus arteriosus), отъ котораго отходятъ сосуды жаберныхъ дугъ. Эти приводящіе сосуды несутъ кровь къ жабрамъ, гдѣ, пройдя капилляры, кровь собирается въ отводящіе сосуды. Послѣдніе надъ глоткой соединяются въ большую нисходящую аорту тѣла (aorta descendens) (рис. 287 B, 4). Первоначальное число сосудовъ жаберныхъ дугъ, или кратко артеріальныхъ дугъ соотвѣтствуетъ количеству висцеральныхъ дугъ, которыхъ у громаднаго большинства рыбъ

шесть (рис. 287 А). Первая артеріальная дуга относится къ челюстной дугѣ и вмѣстѣ съ тѣмъ къ рудиментарной жабрѣ этой дуги. Но вездѣ, гдѣ эта жабра еще сохранилась, она у взрослаго животнаго получаетъ кровь не отъ своей артеріальной дуги, а отъ отводящаго сосуда ближайшей висцеральной дуги,—получаетъ, стало быть, богатую кислородомъ кровь. Вторая артеріальная дуга, относящаяся къ подъязычной дугѣ, несетъ кровь къ жабрѣ этой дуги; у ганоидныхъ рыбъ это будетъ жабра крышечки; слѣдующія четыре артеріальныхъ дуги соотвѣтствуютъ каждая своей жаберной дугѣ. Въ связи съ высокимъ развитіемъ головного мозга и глазъ, кровь изъ первыхъ двухъ дугъ почти цѣликомъ идетъ къ головѣ, и эти дуги превращаются въ сонныя артеріи. Соотвѣтственныя имъ жабры теряютъ постепенно свое значеніе, и у костистыхъ рыбъ совершенно исчезаютъ.

Сердце рыбъ (рис. 285 А.) сравнительно небольшое, и соотвѣтственно этому его работоспособность незначительна. Масса крови невелика и движется медленно. У мелкихъ видовъ карповыхъ рыбъ наблюдается не болѣе 18 сокращеній сердца въ минуту. Главная масса энергіи сердца тратится на продавливаніе крови черезъ жаберные капилляры; по ту сторону капилляровъ, въ аортѣ, пульсація еле замѣтна. Обратное передвиженіе крови изъ тѣла въ сердце происходитъ не въ силу давленія, а путемъ всасыванія: стѣнки околосердечной сумки, въ которой лежатъ предсердіе и желудочекъ, мало податливы, поэтому сокращеніе и уменьшеніе объема желудочка должно вызвать расширеніе—и, слѣдовательно,—наполненія кровью предсердія; такимъ образомъ, сердце дѣйствуетъ одновременно и какъ нагнетательный, и какъ всасывающій насосъ.

Лишь въ рѣдкихъ случаяхъ венозная кровь направляется къ сердцу по брюшному срединному сосуду,—подкишечной венѣ, какъ у ланцетника. Вообще-же кровь первичныхъ почекъ собирается въ двѣ заднія боковыя кардинальныя вены, а отъ головы въ пару переднихъ кардинальныхъ венъ. Передняя и задняя кардинальныя вены съ каждой стороны сливаются въ кювьеровъ протокъ, а оба протока впадаютъ въ венозный синусъ. Послѣдній, принявъ еще кровь изъ печени, переливаетъ всю эту венозную кровь въ сердце. Это первоначальное расположеніе сосудовъ подвергается у рыбъ различнымъ измѣненіямъ.

Съ исчезаніемъ жабръ и съ появленіемъ легочнаго дыханія кровообращеніе претерпѣваетъ коренное измѣненіе: съ одной стороны, кровь изъ сердца расходится по всему тѣлу и поступаетъ обратно въ сердце; съ другой стороны, она идетъ къ легкимъ, а оттуда опять возвращается въ сердце. Такимъ образомъ возникаютъ два круга кровообращенія—большой и малый. Но переходъ этотъ совершился далеко не сразу. Уже у двоякодышащихъ рыбъ отъ заднихъ артеріальныхъ дугъ отходитъ съ каждой стороны по одному сосуду къ плавательному пузырю, служащему отчасти органомъ дыханія. Точно такимъ же образомъ и легочныя артеріи наземныхъ позвоночныхъ развиваются изъ особой вѣтви послѣдней артеріальной дуги (рис. 287, 3). Периферическая часть этой дуги, впадающая въ корень аорты, на первыхъ порахъ сохраняется, и исчезаетъ какъ филогенетически, такъ и онтогенетически лишь постепенно. У черепахъ она остается на всю жизнь, у другихъ пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ она существуетъ по крайней мѣрѣ, у зародышей въ видѣ боталлова протока (ductus Botalli), связывающаго большой и малый кругъ кровообращенія (7).

Указанное раздѣленіе кровеносныхъ путей ведетъ къ постепенному раздѣленію сердца на артеріальную и венозную половины. Это раздѣленіе начинается съ предсердія. У земноводныхъ предсердіе дѣлится перегородкой (рис. 285 В) на двѣ части: на правую, принимающую венозную кровь изъ тѣла, и лѣвую, получающую артеріальную, богатую кислородомъ кровь изъ легкихъ. Хотя въ желудочкѣ происходитъ отчасти смѣшеніе обоихъ родовъ крови, но сосуды, отходящіе къ легкимъ, берутъ начало изъ правой части желудочка, а отходящіе къ тѣлу изъ лѣвой и поэтому въ первыхъ все-таки преобладаетъ венозная кровь, а во вторыхъ артеріальная. У пресмыкающихся дѣлится не только предсердіе (рис. 285 С), но болѣе или менѣе полная перегородка образуется и въ желудочкѣ. Желудочекъ вполнѣ раздѣляется у крокодиловъ, въ большинствѣ же случаевъ въ перего-

родкѣ остается отверстіе, соединяющее обѣ полости желудочка, вслѣдствіе чего къ артеріальной крови лѣваго желудочка можетъ примѣшиваться венозная кровь праваго.

Неполнота раздѣленія сердца тѣсно связана со степенью развитія легкихъ. При полномъ раздѣленіи сердца на правую и лѣвую половины, на легочное кровообращеніе и кровообращеніе тѣла, съ каждымъ ударомъ сердца, при одновременномъ сокращеніи обѣихъ половинъ его, изъ праваго желудочка въ лѣвое предсердіе должно поступать черезъ легкія ровно столько крови, сколько изъ лѣваго желудочка поступаетъ черезъ тѣло въ правое предсердіе. До тѣхъ поръ, пока капиллярная сѣть легкихъ еще слабо развита и не можетъ вмѣщать такую массу крови, нѣкоторая часть венозной крови, поступающей

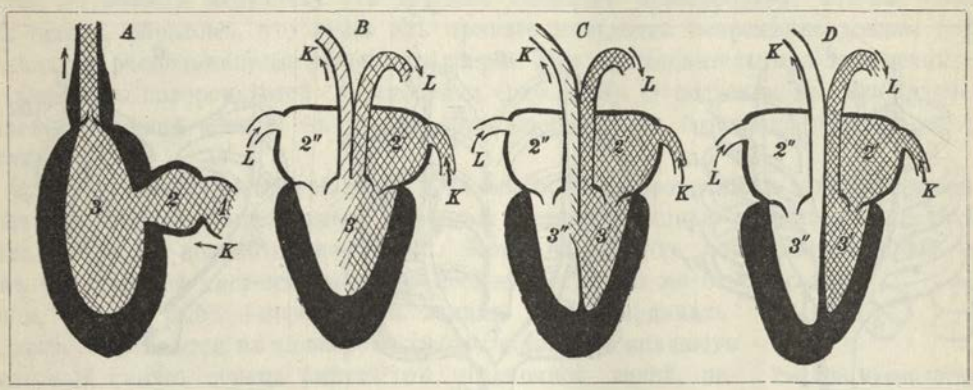


Рис. 285. **Сердце различныхъ позвоночныхъ,—схема** *A* рыбъ, *B* земноводныхъ, *C* пресмыкающихся, *D* птицъ и млекопитающихъ. *1* венозный синусъ, *2* предсердіе, *2'* правое предсердіе, *2''* лѣвое предсердіе, *3* желудочекъ сердца, *3'* правый желудочекъ, *3''* лѣвый желудочекъ сердца. Стрѣлки показываютъ направленіе движенія крови, *K*—изъ или въ тѣло, *L* -изъ или въ легкія. Артеріальная кровь не заштрихована, венозная—заштрихована въ двухъ направленіяхъ, смѣшанная—заштрихована въ одномъ направленіи.

изъ тѣла въ правую половину сердца, должна снова поступать въ большой кругъ кровообращенія. Это происходитъ отчасти черезъ отверстіе въ перегородкѣ желудочка, отчасти черезъ боталловъ протокъ, соединяющій легочную артерію съ корнемъ аорты.

У птицъ и млекопитающихъ, наконецъ, (рис. 285 D) сердце раздѣлено вполнѣ на артеріальную и венозную половины, а баталловъ протокъ совершенно атрофировался. Тѣло снабжается здѣсь исключительно артеріальной кровью, при чемъ вся кровь при каждомъ оборотѣ ея проходитъ черезъ легкія (рис. 287, E и F). Значительная жизненная энергія, наблюдающаяся у представителей этихъ двухъ классовъ, находится, повидимому, въ тѣсной связи съ указаннымъ усовершенствованіемъ кровеносной системы. У зародышей ихъ при слабомъ еще развитіи легочнаго кровообращенія раздѣленіе сердца—неполное, и кровь изъ правой половины попадаетъ въ лѣвую черезъ особое отверстіе въ перегородкѣ предсердія. Однако,—это не венозная кровь: притекая въ правое предсердіе изъ желточнаго мѣшка и аллантоиса, а у млекопитающихъ изъ послѣда,—она богата какъ питательнымъ матеріаломъ, такъ и кислородомъ. Не должно забывать, что аллантоисъ служитъ органомъ дыханія какъ въ яйцѣ у зародышей птицъ, такъ и въ дѣтскомъ мѣстѣ въ маткѣ у зародышей млекопитающихъ. Эта кровь примѣшивается къ возвращающейся изъ тѣла крови, вслѣдствіе чего правая половина сердца получаетъ смѣшанную кровь.

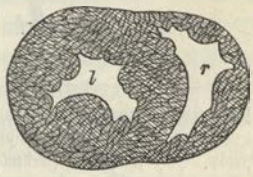


Рис. 286. **Поперечный разрѣзъ черезъ желудочки сердца человѣка.** *l* лѣвый желудочекъ, *r* правый желудочекъ. По ф. Мейеру.

Такъ какъ путь, совершаемый кровью въ большомъ кругѣ кровообращенія, и сумма препятствій, которыя крови приходится здѣсь преодолѣвать, значительно больше, чѣмъ въ кругѣ легочнаго кровообращенія, то ясно, что работа лѣваго желудочка значительно больше работы праваго. Давленіе крови въ лѣвомъ желудочкѣ, по измѣреніямъ на собакахъ, въ $2^1/_2$ раза больше, чѣмъ въ правомъ. По другимъ даннымъ у кошекъ давленіе крови въ сонныхъ артеріяхъ въ 5 разъ больше давленія крови въ легочной артеріи.

Слѣдовательно при полномъ раздѣленіи большого и малаго круговъ кровообращенія легочные капилляры испытываютъ меньшее давленіе, чѣмъ при неполномъ раздѣленіи. Поэтому стѣнки ихъ, безъ опасности разрыва, могутъ быть весьма тонкими, что въ свою очередь облегчаетъ газовый обмѣнъ. Разница въ количествѣ работы, производимой желудочками сердца, находитъ вполнѣ ясное выраженіе въ массѣ ихъ мускулатуры: стѣнки лѣваго желудочка гораздо толще стѣнокъ праваго, какъ это видно на поперечномъ разрѣзѣ сердца (рис. 286).

Сосуды, отходящіе у позвоночныхъ, дышащихъ легкими, отъ сердца, морфологически соотвѣтствуютъ тѣмъ или инымъ артеріальнымъ дугамъ рыбъ. Воззрѣніе это подтвер-

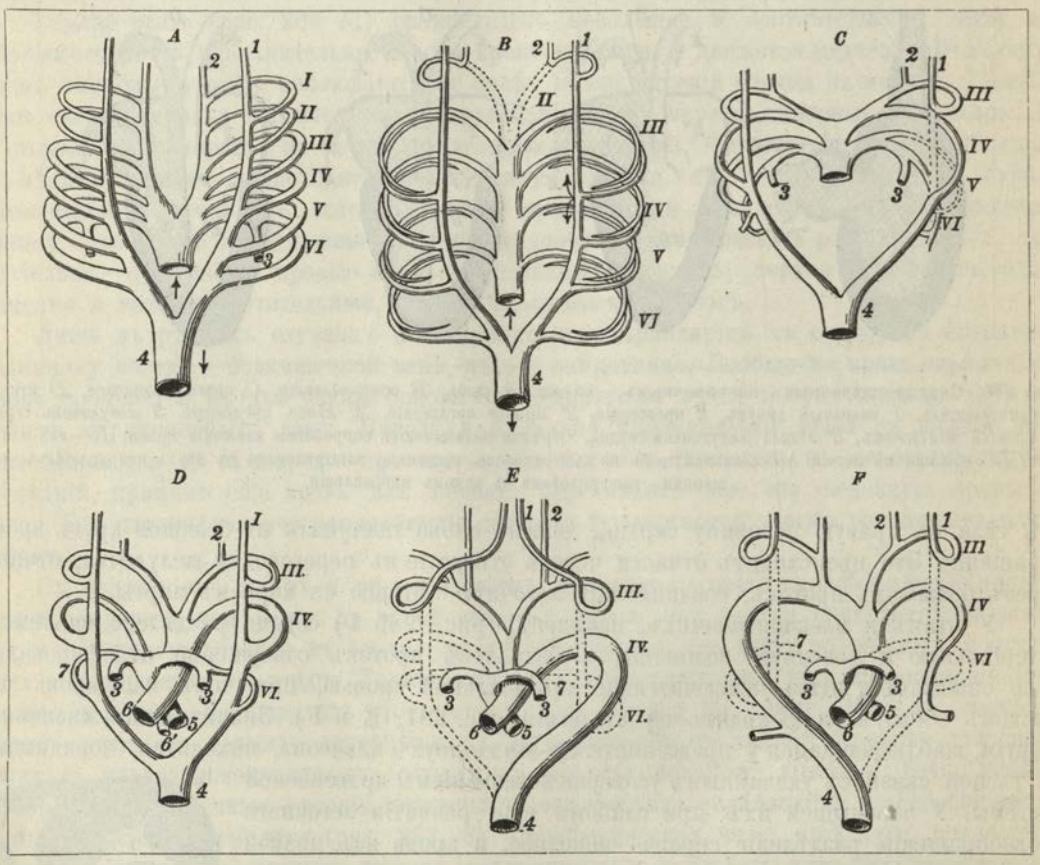


Рис. 287. **Схема артеріальныхъ дугъ въ различныхъ классахъ позвоночныхъ при разсматриваніи со спинной стороны.** *A* основная форма, свойственная селахіямъ, если оставить въ сторонѣ легочныя артеріи (*3*), *B* у костистыхъ рыбъ, *C* у лягушки (слѣва—въ молодости, справа—у взрослой формы), *D* у пресмыкающихся (новорожденной ящерицы), *E* у птицъ, *F* у млекопитающихъ. *I—IV* артеріальныя дуги, *1* и *2* внутренняя и наружная сонныя артеріи, *3* легочная артерія, *4* аорта, *5* корень легочной артеріи, *6* корень аорты, *6'* правый корень аорты, *7* боталловъ протокъ.

ждается данными исторіи развитія: дышащія легкими позвоночныя повторяютъ при своемъ индивидуальномъ развитіи во всѣхъ деталяхъ то расположеніе кровеносныхъ сосудовъ, какое мы встрѣчаемъ у рыбъ, а появляющіяся у нихъ между отдѣльными артеріальными дугами жаберныя щели или жаберные карманы несомнѣнно доказываютъ, что это соотвѣтствіе въ кровеносной системѣ не случайное явленіе, а зависитъ отъ унаслѣдованныхъ приспособленій, которыя потеряли свое функціональное значеніе, но сохранили морфологическое (рис. 287). У взрослыхъ животныхъ первыя двѣ артеріальныя дуги всегда исчезаютъ, оставляя лишь ничтожные остатки, пятая—очень часто. Изъ третьей артеріальной дуги развиваются сосуды, несущія кровь къ головѣ,—внутреннія и наружныя сонныя артеріи (1 и 2). Четвертая дуга даетъ у всѣхъ позвоночныхъ, дышащихъ легкими, два

корня дуги аорты, несущія кровь изъ лѣвой половины сердца въ аорту, разносящую ее по тѣлу (4). У земноводныхъ дуги аорты сохраняются съ обѣихъ сторонъ. У нѣкоторыхъ пресмыкающихся лѣвая дуга, перекрещиваясь съ правой, беретъ свое начало изъ праваго желудочка, доставляя такимъ образомъ въ аорту нѣкоторое количество венозной крови, —но кровь, идущая къ головѣ, не смѣшивается. У птицъ (*E*) правая дуга аорты становится единственнымъ корнемъ всей аорты, а лѣвая изчезаетъ; у млекопитающихъ, наоборотъ, аорту питаетъ лѣвая дуга, правая-же редуцируется и образуетъ лишь начальную часть подключичной артеріи, несущей кровь въ правую переднюю конечность (arteria subclavia). Шестая артеріальная дуга даетъ вездѣ начало легочной артеріи (3). Она отдѣляется въ полости желудочка отъ другихъ сосудовъ перегородкой, которая поворачивается такимъ образомъ, что кровь изъ праваго желудочка непремѣнно должна попадать въ дорзально расположенныя легочныя артеріи. Три послѣдовательныхъ поперечныхъ разрѣза, уясняютъ поворотъ этой перегородки (рис. 288). О постоянномъ или временномъ соединеніи легочной артеріи съ дугой аорты посредствомъ боталлова протока говорилось уже раньше.

Въ то время, какъ артеріальная система всѣхъ позвоночныхъ сохраняетъ основныя особенности этой системы у рыбъ, венозная система высшихъ представителей типа претерпѣваютъ болѣе коренныя измѣненія. Хотя въ періодъ зародышевой жизни мы находимъ въ венозной системѣ высшихъ позвоночныхъ тѣ же отношенія, какъ у рыбъ:—передняя и задняя пары кардинальныхъ венъ соединяются въ кювьеровы протоки, которые впадаютъ въ венозный синусъ сердца вмѣстѣ съ печеночной веной, несущей кровь изъ кишечника, черезъ воротную вену,—но какъ только первичныя почки замѣняются постоянными, заднія кардинальныя вены, обслуживающія ихъ, уже теряютъсвое значеніе и главнымъ венознымъ стволомъ становится непарная нижняя полая вена, которая принимаетъ въ себя отводящіе сосуды постоянныхъ почекъ, а позднѣе и кровь изъ заднихъ конечностей. Въ нее же, недалеко отъ сердца, впадаетъ печеночная вена. Обѣ переднія кардинальныя вены сливаются въ верхнюю полую вену, а кювьеровы протоки исчезаютъ. Происходятъ также и другія измѣненія въ венозной системѣ, преимущественно благодаря тому, что кровь всегда выбираетъ кратчайшій путь къ сердцу. Такъ какъ у высшихъ позвоночныхъ венозный синусъ втягивается въ правое предсердіе, то верхняя и нижняя полыя вены впадаютъ непосредственно въ это предсердіе.

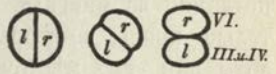


Рис. 288. Схема трехъ послѣдовательныхъ поперечныхъ разрѣзовъ черезъ начало аорты, показывающая ходъ перегородки между аортою (l) и легочною артеріею (r) III, IV, VI третья, четвертая и шестая артеріальныя дуги.

У позвоночныхъ существуетъ вторичная полость тѣла; но она наполнена не жидкостью, а содержитъ лишь газы и водяные пары. Стало быть, у нихъ не существуетъ особой целомической жидкости. Зато въ тѣлѣ ихъ находится, рядомъ съ кровью, другая жидкость, которая называется лимфой. Черезъ тонкія стѣнки капиллярныхъ сосудовъ, пропитывающихъ собою органы, фильтруется изъ кровяной плазмы жидкость, которая нѣсколько отличается отъ нея по своему составу. Вмѣстѣ съ ней черезъ тончайшія поры въ стѣнкахъ капилляровъ проникаютъ, благодаря своимъ амебообразнымъ движеніямъ, и бѣлыя кровяныя тѣльца; красныя, конечно, неспособны къ такому проползанію сквозь стѣнки сосудовъ. Лимфа пропитываетъ собою ткани и доставляетъ имъ пищу. Неиспользованная часть ея собирается въ лакуны, называемыя лимфатическими сосудами, которые образуютъ въ тѣлѣ весьма сложную систему. По ходу этихъ сосудовъ залегаютъ скопленія клѣтокъ, представляющія собой лимфатическія железы. Въ нихъ происходитъ образованіе новыхъ бѣлыхъ кровяныхъ тѣлецъ взамѣнъ непрерывно погибающихъ во время ихъ работы на пользу организма. Слизистая оболочка кишечника очень богата лимфатическими сосудами, берущими свое начало въ многочисленныхъ складкахъ и ворсинкахъ кишекъ. Сосуды эти имѣютъ громадное значеніе для питанія, такъ какъ на ихъ обязанности лежитъ непосредственная доставка въ кровеносную систему жировъ изъ переваренной пищи. Лимфатическіе ходы соединяются постепенно въ главные сосуды, которые впадаютъ въ

вены, при чемъ у большинства позвоночныхъ это впаденіе происходитъ въ двухъ мѣстахъ: въ хвостовой области и недалеко отъ головы. У млекопитающихъ лимфа вливается въ венозную систему лишь въ одномъ мѣстѣ, а именно возлѣ сердца, гдѣ давленіе въ венахъ очень слабо, въ vena brachio-cephalica, несущую кровь отъ головы и переднихъ конечностей къ сердцу. Движеніе лимфы обусловливается не только сокращеніемъ мускулатуры, но и всасывающимъ дѣйствіемъ кровяного потока въ венахъ. Многочисленные клапаны, которыми снабжены лимфатическіе сосуды, позволяютъ лимфѣ двигаться лишь въ направленіи къ сердцу. У рыбъ, земноводныхъ и пресмыкающихся ко всему этому присоединяется сократимость нѣкоторыхъ отдѣловъ самихъ лимфатическихъ сосудовъ, что въ значительной степени способствуетъ движенію лимфы; эти лимфатическія сердца отсутствуютъ у птицъ и млекопитающихъ. Итакъ, внутренней средой тѣла позвоночныхъ пропитывающей всѣ части его является лимфа.

5. Температура тѣла.

Отличіе птицъ и млекопитающихъ, какъ теплокровныхъ животныхъ, отъ животныхъ имѣющихъ холодную кровь со временъ Линнея, который ввелъ его въ качествѣ діагностическаго признака въ свою систему,—общеизвѣстно. Отличіе это оправдывается вполнѣ, но названіе неудачно во многихъ отношеніяхъ. Во-первыхъ, теплой или холодной можетъ быть не только кровь; во-вторыхъ, не кровь, собственно, является спеціальной носительницей теплоты или тѣмъ мѣстомъ, гдѣ она возникаетъ. Теплота появляется при механической работѣ, напримѣръ, мускуловъ; точно также появленіе ея вызываетъ треніе: напримѣръ, въ тепло превращается почти вся работа сердца по преодолѣнію тренія крови о стѣнки кровеносныхъ сосудовъ. Главнымъ же источникомъ теплоты служатъ химическія реакціи разложенія, которыя непрерывно происходятъ въ организмѣ. Поэтому теплоты освобождается больше всего тогда, когда процессы разложенія протекаютъ интенсивнѣе: наблюдается, напримѣръ, повышеніе температуры въ железахъ при выдѣленіи ими секретовъ, въ кишечной стѣнкѣ—во время пищеваренія, въ мозгу—при работѣ мысли и въ крови при усиленномъ окисленіи ея. Кровь, протекая черезъ эти органы, конечно, нагрѣвается отъ нихъ и можетъ на своемъ пути отдавать полученную теплоту другимъ частямъ тѣла. Высокую температуру тѣла могутъ, однако, временно имѣть и такъ называемыя холоднокровныя животныя; напримѣръ,—въ тѣхъ случаяхъ, когда они нагрѣваются непосредственно солнцемъ. Только теплота эта, получаемая почти цѣликомъ извнѣ, исчезаетъ сейчасъ же съ исчезновеніемъ внѣшняго источника тепла. Теплота же теплокровныхъ животныхъ возникаетъ почти исключительно въ ихъ тѣлѣ. Правильнѣе было бы, поэтому, говорить о животныхъ съ постоянной и непостоянной температурой тѣла, разумѣя подъ первыми тѣхъ, у которыхъ температура тѣла, независимо отъ внѣшней среды, всегда держится приблизительно на одной и той же высотѣ, подъ вторыми—тѣхъ, температура которыхъ колеблется въ широкихъ предѣлахъ, въ зависимости отъ температурныхъ колебаній въ окружающей средѣ.

Такъ какъ теплота, между прочимъ, возникаетъ и при движеніяхъ и при процессахъ обмѣна веществъ, то понятно, что теплота этого рода свойственна и животнымъ съ непостоянной температурой тѣла, при чемъ температура ихъ тѣла должна тѣмъ сильнѣе разниться отъ температуры окружающей среды, чѣмъ интенсивнѣе происходитъ у нихъ обмѣнъ веществъ, чѣмъ быстрѣе они двигаются, чѣмъ энергичнѣе перевариваютъ пищу. Опыты надъ піявками показали, что теплота, которую они производятъ своими болѣе или менѣе энергичными движеніями, достаточна для того, чтобы на нѣкоторое время воспрепятствовать замерзанію ближайшихъ къ нимъ слоевъ воды. Кохсъ бралъ для этого три стакана, содержавшіе по литру воды каждый, и, помѣстивъ въ одинъ изъ нихъ одну піявку, въ другой двухъ, въ третій—трехъ, выставлялъ стаканы на морозъ. По мѣрѣ того, какъ температура приближалась къ нулю, животныя, остававшіяся до того совершенно спокойными, начали энергично двигаться. Черезъ 24 часа піявка, которая была

въ стаканѣ одна, была уже почти заключена въ ледъ. Въ стаканѣ съ двумя піявками оставалось къ этому времени еще пространство незамерзшей воды величиной съ куриное яйцо, въ которомъ обѣ піявки продолжали двигаться. Онѣ замерзали лишь черезъ 48 часовъ. Въ послѣднемъ стаканѣ незамерзшее пространство, хотя и небольшое, оставалось вокругъ піявокъ еще спустя 48 часовъ. У низшихъ животныхъ, съ непостоянной температурой и весьма слабымъ обмѣномъ веществъ, разница между внутренней и внѣшней температурами разумѣется бываетъ ничтожна. У кишечнополостныхъ она составляетъ 0,2°Ц., у иглокожихъ—0,4° Ц., у мягкотѣлыхъ—0,5° Ц. Но въ нѣкоторыхъ другихъ случаяхъ она можетъ быть весьма значительной, въ зависимости отъ интенсивности обмѣна веществъ. Напримѣръ, температура насѣкомыхъ во время покоя ихъ мало превосходитъ температуру окружающей среды, но во время дѣятельности она бываетъ значительно выше: у вьюнковаго бражника (Sphinx convolvuli L.), при 17° тепла въ воздухѣ, температура внутри груди поднимается во время полета до 27° Ц., превосходя при этомъ температуру брюшка на 4—6° или даже на 10°. Извѣстно, далѣе, что даже при самыхъ сильныхъ морозахъ зимой термометръ въ ульѣ, среди кучи пчелъ, показываетъ до 15° тепла, а у поверхности кучи—до 10°. Эта температура поднимается еще выше, если, раздражая пчелъ, заставить ихъ энергичнѣе двигаться. Температура лягушки и безъ всякаго движенія ея на 1° превышаетъ температуру среды; у морской черепахи (Chelone imbricata Schweigg.) температура тѣла иногда до трехъ градусовъ бываетъ выше температуры воды. Наибольшее превышеніе температуры тѣла надъ температурой среды у земноводныхъ бываетъ ровно 4—5°, у пресмыкающихся 4—8°. Температура тѣла тунцовъ, относящихся къ лучшимъ пловцамъ среди рыбъ, бываетъ даже на 10° выше температуры воды.

У животныхъ съ постоянной температурой тѣла повышенія температуры, вызываемыя процессами обмѣна веществъ, не носятъ уже случайнаго характера: здѣсь всегда и неизмѣнно часть энергіи, получаемой отъ обмѣна веществъ, идетъ на созданіе и поддержаніе собственной температуры тѣла. У млекопитающихся она колеблется между 35°—40° Ц., у птицъ же, которыя гораздо болѣе подвижны, она доходитъ до 45°. Собственная теплота тѣла является не только результатомъ обмѣна веществъ, но въ то же время и условіемъ для самой возможности этого процесса: теплота тѣла не только значительно облегчаетъ химическія реакціи, происходящія во время обмѣна веществъ, но очень часто является необходимымъ условіемъ самаго наступленія этихъ реакцій. Большинство теплокровныхъ животныхъ при значительномъ охлажденіи сперва цѣпенѣютъ, а потомъ, при продолжительномъ дѣйствіи холода, умираютъ. Различія въ развитіи и поддержаніи собственной температуры тѣла у современныхъ млекопитающихъ даетъ возможность прослѣдить всѣ этапы, которые въ данномъ отношеніи проходили млекопитающія при своемъ историческомъ развитіи, начиная съ животныхъ съ непостоянной температурой тѣла и кончая животными, съ температурою тѣла въ высокой степени—постоянною. Эхидна (Echidna), которая по многимъ признакамъ анатомическаго строенія, а также и по способу развитія стоитъ ближе другихъ къ предкамъ млекопитающихъ, составляя въ то же время переходъ къ предкамъ пресмыкающихся съ непостоянною температурою тѣла, низко стоитъ и по отношенію къ сохраненію постоянной температуры тѣла: при колебаніи въ ту или другую сторону окружающей температуры отъ 5°—35°, ея собственная температура измѣняется на 10°. У родственнаго ей утконоса нѣтъ столь широкихъ колебаній температуры, но собственная его теплота сравнительно еще не велика. У сумчатыхъ мы уже находимъ приспособленія для болѣе строгаго регулированія температуры тѣла, при чемъ у высшихъ млекопитающихъ они достигаютъ такого совершенства что, напр., у человѣка колебанія температуры происходятъ лишь въ предѣлахъ одного градуса. Нѣкоторымъ подтвержденіемъ того, что современныя животныя съ постоянной температурой тѣла въ своемъ филогенетическомъ развитіи проходили стадію животныхъ съ непостоянной температурой тѣла, служитъ зимняя спячка, въ которую впадаютъ многія млекопитающія,—какъ, напр., эхидна, нѣкоторыя насѣкомоядныя, летучія мыши и грызуны,—причемъ

температура ихъ тѣла можетъ опускаться до +1° Ц., сопровождаясь чрезвычайнымъ замедленіемъ процессовъ обмѣна веществъ. Взглядъ на зимнюю спячку млекопитающихъ, какъ на явленіе, напоминающее опредѣленную стадію ихъ филогенетическаго развитія, подкрѣпляется еще и тѣмъ, что новорожденныя млекопитающія лучше выдерживаютъ пониженіе температуры, чѣмъ взрослыя и, стало быть, сохранили еще одно изъ своихъ наиболѣе первоначальныхъ качествъ, которое потомъ утрачивается.

Для того, чтобы собственная температура тѣла держалась всегда на одинаковой высотѣ, необходимы особыя приспособленія, которыя предупреждаютъ, съ одной стороны, паденіе ея при низкой внѣшней температурѣ, а съ другой—повышеніе отъ жары и усиленнаго обмѣна веществъ. Животныя съ постоянной температурой тѣла защищены различнымъ образомъ отъ наружнаго охлажденія. Въ большинствѣ случаевъ они снабжены густымъ волосянымъ покровомъ или опереніемъ, которые всегда задерживаютъ въ себѣ слои согрѣтаго тѣломъ воздуха; этотъ воздухъ, представляющій плохой проводникъ тепла, служитъ хорошею защитою отъ излученія тепла. Въ холодныхъ странахъ волосяной покровъ и опереніе въ общемъ бываютъ сильнѣе развиты, а въ умѣренныхъ поясахъ зимнее одѣяніе обыкновенно бываетъ гуще лѣтняго. Водяныя млекопитающія и ныряющія птицы съ плотно прилегающими перьями, въ покровѣ которыхъ почти не содержится воздуха, защищены отъ охлажденія значительнымъ слоемъ жира. Изъ птицъ зимнюю стужу въ нашемъ климатѣ прекрасно переносятъ даже очень мелкія формы, представляющія, какъ, напр., корольки и крапивники, наименѣе выгодныя отношенія между массой тѣла и излучающей поверхностью его. Сходные съ ними по величинѣ млекопитающія или впадаютъ въ зимнюю спячку, или спасаются отъ зимняго холода въ различныхъ убѣжищахъ. Это заставляетъ думать, что у птицъ, помимо обычныхъ способовъ защиты отъ холода, имѣются еще и особые спеціальные органы, напр.,—въ формѣ ихъ воздушныхъ мѣшковъ, которые, очевидно, предназначены для защиты преимущественно внутреннихъ органовъ, особенно же внутренностей брюшной полости и сердца. Наиболѣе вѣрнымъ средствомъ къ уменьшенію потери тепла служитъ уменьшеніе относительной поверхности тѣла. Изъ млекопитающихъ наименьшею поверхностью тѣла обладаютъ постоянныя обитатели водъ, напр., киты и тюлени, съ ихъ округленнымъ тѣломъ и короткими конечностями. Такія формы, какъ жираффы и гиббоны, обладающія весьма значительною относительною поверхностью тѣла, столь же типичны для тропическихъ областей, какъ мускусный быкъ, съ своимъ компактнымъ тѣломъ, для полярныхъ странъ. Многія млекопитающія свертываются во время сна или зимней спячки, уменьшая открытую поверхность своего тѣла. Сравнительно небольшую поверхность тѣла имѣютъ птицы, такъ какъ переднія конечности у нихъ плотно прилегаютъ къ тѣлу. Ноги ихъ, т. е. цѣвка и пальцы, значительно увеличиваютъ ихъ поверхность, но, за отсутствіемъ здѣсь богатыхъ кровью органовъ (напр., мускуловъ и железъ), онѣ мало снабжаются кровью и поэтому очень слабо охлаждаютъ тѣло—и обыкновенно остаются непокрытыми перьями.—У животныхъ съ непостоянной температурой тѣла даже умѣренныхъ и холодныхъ странъ не бываетъ никакой защиты отъ потери тѣломъ тепла.

Какъ охлажденіе, такъ и повышеніе температуры тѣла имѣетъ для животныхъ съ постоянной температурой тѣла пагубное значеніе. Иногда сравнительно небольшое поднятіе температуры, на нѣсколько лишь градусовъ, оказывается уже смертельнымъ. Поэтому у нихъ имѣются различныя приспособленія для охлажденія тѣла: при повышеніи внѣшней температуры или усиленіи мускульной работы дыханіе ихъ становится болѣе частымъ, благодаря чему кровь, наполняющая легкія, теряетъ больше тепла,—какъ вслѣдствіе усиленія испаренія, такъ и вслѣдствіе болѣе частаго соприкосновенія со сравнительно болѣе холоднымъ воздухомъ. Подъ вліяніемъ дѣятельности нервовъ, при сильномъ нагрѣваніи тѣла происходитъ расширеніе поверхностныхъ кровеносныхъ сосудовъ, вызывающее притокъ крови къ поверхности тѣла. Это также ведетъ къ усиленію излученія тепла. Далѣе, тѣ млекопитающія, которыя, какъ напр., человѣкъ, имѣютъ многочисленныя потовыя железы, при повышеніи температуры начинаютъ выдѣлять много пота, испареніе котораго отнимаетъ у

тѣла много тепла; въ этомъ и заключается значеніе потѣнія во время жары или при сильномъ напряженіи. Нѣкоторыя млекопитающія совершенно не имѣютъ потовыхъ железъ (напр., эхидна), у другихъ (напр., у собакъ и крысъ) ихъ очень мало. У собакъ сильное охлажденіе крови и вмѣстѣ съ тѣмъ тѣла, вызывается языкомъ, который далеко высовывается собакою изо рта, и съ поверхности котораго происходитъ усиленное испареніе выдѣленій его железъ. У птицъ нельзя говорить объ охлажденіи тѣла посредствомъ выдѣленій железъ, такъ какъ у нихъ потовыхъ железъ нѣтъ. Зато у нихъ, благодаря воздушнымъ мѣшкамъ,—громадная внутренняя поверхность, такъ что регулированіе нагрѣванія можетъ происходить путемъ болѣе или менѣе усиленнаго вдыханія сравнительно прохладнаго воздуха.

Способность птицъ и млекопитающихъ регулировать свою температуру независимо отъ температуры внѣшней среды даетъ имъ много преимуществъ передъ животными съ непостоянной температурой тѣла. Въ то время, какъ у этихъ послѣднимъ жизненныя проявленія достигаютъ своего полнаго развитія, лишь при согрѣвающихъ лучахъ лѣтняго солнца, ночью-же или въ холодное время года эти животныя становятся вялыми или даже неподвижными, погибая массами при рѣзкихъ измѣненіяхъ температуры,—животныя съ постоянной температурой тѣла не испытываютъ въ общемъ никакого пониженія жизненной энергіи ни при суточныхъ, ни при годичныхъ колебаніяхъ температуры. Они всегда одинаково питаются и съ одинаковымъ успѣхомъ борются со своими врагами. Въ общей борьбѣ за существованіе вслѣдствіе такого приспособленія ихъ шансы выше и для нихъ доступны такія области, какъ полярныя страны и горныя высоты, которыя совершенно закрыты для позвоночныхъ съ непостоянной температурой тѣла, дышащихъ легкими. Но всѣ эти преимущества даются не даромъ: животныя съ постоянной температурой тѣла расходуютъ несравненно больше энергіи, которую, разумѣется, пріобрѣтаютъ путемъ болѣе обильнаго питанія. Вслѣдствіе этого они гораздо чувствительнѣе къ недостатку пищи и легко умираютъ отъ голода, тогда какъ животныя съ непостоянной температурой могутъ голодать удивительно долго.

III. Размноженіе и наслѣдственность.

А. Различные виды размноженія.

Жизнь съѣдаетъ организмъ: какъ каждая вещь, такъ и организмъ отъ работы изнашивается и послѣ того погибаетъ. Поэтому должно происходить постоянное возобновленіе жизни; когда одряхлѣвшіе старые организмы перестаютъ удовлетворять требованіямъ, предъявляемымъ къ нимъ жизнью, они должны очистить мѣсто для свѣжихъ, новыхъ организмовъ, для своего потомства, которое, спустя нѣкоторое время, въ свою очередь смѣнится новыми поколѣніями. Такъ поколѣніе слѣдуетъ за поколѣніемъ. При этомъ, однако, не возникаетъ, собственно говоря, новой жизни, но каждое живое существо сохраняетъ непрерывную связь съ существомъ, слѣдующимъ за нимъ; родители не вполнѣ погибаютъ; они носятъ въ себѣ зачатки новаго поколѣнія; въ каждомъ индивидуумѣ продолжаетъ жить частичка его потомства; прежнее пламя жизни продолжаетъ горѣть и снова разгорается. Это не новое возникновеніе жизни, а передача жизни. «Все живое происходитъ отъ живого, omne vivum ex vivo». Каждое нормальное живое существо по самой природѣ своей способно оставлять послѣ себя потомство. Какъ говорятъ о стремленіи къ самосохраненію, такъ можно говорить и о стремленіи въ сохраненію рода. Но далеко не всѣ живыя существа достигаютъ высшей точки своего расцвѣта и приступаютъ къ размноженію: большинство ихъ погибаетъ ранѣе отъ недостатка пищи, отъ враговъ, отъ болѣзней, отъ неблагопріятныхъ метереологическихъ условій.

Размноженіе представляетъ возникновеніе новыхъ индивидуумовъ отъ индивидуумовъ существующихъ. Оно можетъ, какъ у растеній, такъ и у животныхъ происходить различнымъ образомъ. У одного мелкаго щетинконогаго червя нашихъ прѣсныхъ водъ, у «хоботковой наяды» (Nais proboscidea aut.= Stylaria lacustris L.), какъ она названа за свой тонкій хоботкообразный придатокъ на головномъ концѣ, можно временами наблюдать образованіе на серединѣ тѣла отличающагося по своей окраскѣ пояска, на которомъ вырастаетъ новый хоботокъ и образуется пара глазныхъ пятенъ (табл. 11): здѣсь возникаетъ новый головной конецъ. Когда развитіе его подвинется достаточно впередъ, животное разрывается въ этомъ мѣстѣ на двое, и мы имѣемъ теперь вмѣсто одного— двухъ червей, у которыхъ снова начинаетъ по мѣрѣ роста увеличиваться число сегментовъ тѣла. Еще чаще случается видѣть, какъ на неотдѣлившейся еще части червя образуется зачатокъ новой головы, и тогда на одномъ и томъ же животномъ замѣчаются зачатки трехъ будущихъ индивидовъ. Въ другое время, однако, этотъ червь откладываетъ яйца, изъ которыхъ постепенно развиваются молодые черви. Такимъ образомъ мы имѣемъ здѣсь два рода размноженія у одного и того же животнаго. Въ первомъ случаѣ зачатокъ новаго индивида представляетъ цѣлый комплексъ клѣтокъ и этотъ способъ размноженія кажется болѣе простымъ, но на самомъ дѣлѣ онъ не является первоначальнымъ и болѣе распространеннымъ; въ нѣкоторыхъ типахъ мы совершенно не встрѣчаемъ его, какъ напр., у членистоногихъ и у позвоночныхъ. У растеній этотъ способъ очень распространенъ: когда садовникъ пользуется ивовою вѣтвью, какъ черенкомъ, или получаетъ новыя растенія изъ усовъ земляники, то въ такихъ случаяхъ мы имѣемъ дѣло съ размноженіемъ растенія посредствомъ дѣленія, какъ у наяды. Этотъ способъ размноженія называется поэтому вегетативнымъ. При другомъ видѣ размноженія начало новому индивидууму даетъ только одна клѣтка, оплодотворенное или неоплодотворенное яйцо.

Такое размноженіе посредствомъ одной клѣтки называется цитогеннымъ; оно распространено у всѣхъ многоклѣточныхъ животныхъ. У одноклѣточныхъ животныхъ оно, конечно, представляетъ единственный видъ размноженія, такъ какъ здѣсь новому индивидууму не можетъ давать начало цѣлый комплексъ клѣтокъ.

1. Цитогенное размноженіе.

Цитогенное размноженіе свойственно всѣмъ организмамъ. У одноклѣточныхъ каждое дѣленіе клѣтки представляетъ въ тоже время размноженіе, такъ какъ при этомъ возникаютъ новые способные къ самостоятельной жизни индивидуумы. Многоклѣточныя животныя развиваются изъ яйца, представляющаго одну клѣтку, также путемъ дѣленія ея, но при этомъ клѣтки остаются соединенными вмѣстѣ въ одно клѣточное государство; онѣ погибаютъ, если будутъ раздѣлены. Повторное дѣленіе клѣтокъ ведетъ здѣсь къ разростанію клѣточнаго государства и къ образованію новыхъ клѣтокъ, замѣщающихъ собою отработавшихъ и погибшихъ. Лишь немногія изъ этихъ клѣтокъ, а именно половыя, способны при соотвѣтственныхъ условіяхъ жить самостоятельно и давать начало новымъ индивидуумамъ.

Отличаютъ двѣ формы цитогеннаго размноженія, но не по особенностямъ самого дѣленія, а по неимѣющимъ прямого отношенія къ дѣленію и предшествующимъ ему условіямъ: дѣлящаяся клѣтка представляетъ или продуктъ предшествовавшаго дѣленія клѣтки, или продуктъ сліянія двухъ клѣтокъ. Простѣйшія вообще размножаются дѣленіемъ, но между двумя дѣленіями время отъ времени вдвигается процессъ сліянія двухъ индивидовъ одного и того же вида: сливается ихъ клѣточное тѣло, сливаются ихъ ядра и получившаяся такимъ образомъ клѣтка черезъ нѣкоторое время снова дѣлится. Такое сліяніе называется копуляціей, сливающіяся клѣтки—гаметами, а продуктъ сліянія—зиготой. Копуляція происходитъ почти всегда при цитогенномъ размноженіи многоклѣточныхъ животныхъ: соединеніе яйца со сперматозоидомъ, называемое оплодотвореніемъ, представляетъ ничто иное, какъ копуляцію двухъ клѣтокъ. То обстоятельство, что клѣтки здѣсь неодинаковы, что онѣ дифференцированы соотвѣтственно полу на женскую и мужскую клѣтку, не имѣетъ принципіальнаго значенія. — Нельзя каждое размноженіе съ предшествовавшею копуляціею называть половымъ; для многихъ простѣйшихъ это названіе не подходитъ, такъ какъ у нихъ нѣтъ отличій между клѣтками, подобно отличіямъ между яйцомъ и сперматозоидомъ. Поэтому вмѣсто названія половое размноженіе лучше употреблять названіе гамогонія или размноженіе посредствомъ гаметъ. Цитогенное размноженіе безъ копуляціи слѣдуетъ тогда называть агамогоніей или размноженіемъ безъ гаметъ.

а) Цитогенное размноженіе у одноклѣточныхъ.

Агамогонія почти исключительно ограничивается одними простѣйшими; только самыя простыя изъ многоклѣточныхъ, Dicyemidae, удержали этотъ способъ размноженія. Примѣромъ его можетъ служить дѣленіе амёбы. Дѣленіе клѣтки начинается измѣненіями въ ядрѣ. Въ простѣйшемъ случаѣ происходитъ его перешнуровываніе: ядро вытягивается, принимаетъ бисквитообразную форму, затѣмъ, при постепенномъ суженіи перехвата,— форму гимнастической гири, и, наконецъ, раздѣляется на два ядра. За дѣленіямъ ядра слѣдуетъ дѣленія клѣтки посредствомъ постепенно углубляющейся кольцевой борозды. Каждая изъ двухъ происшедшихъ частей представляетъ теперь новую амёбу. Каждая изъ нихъ растетъ и, достигнувъ опредѣленной величины, дѣлится снова. Приводимый рис. 289 иллюстрируетъ этотъ процессъ у одной морской амёбы (A. crystalligera Grbr.). Не всегда дѣленіе ядра происходитъ такъ просто: нерѣдко и у амёбъ механизмъ его бываетъ сложнѣе. При этомъ красящееся вещество ядра располагается опредѣленнымъ образомъ и вступаетъ въ соединеніе съ веретенообразными пучками волоконецъ, отходящими отъ двухъ противулежащихъ мѣстъ; повидимому, сокращеніемъ этихъ волоконецъ обѣ половины ядернаго вещества растягиваются въ противуположныя стороны, и изъ каждой изъ нихъ

затѣмъ образуется новое ядро. Этотъ видъ дѣленія ядра, на которомъ мы позже подробнѣе остановимся и который въ его характерной формѣ изображенъ на рис. 333, называется митотическимъ, а также—непрямымъ (митозомъ, каріокинезомъ).

За дѣленіемъ ядра дѣленіе клѣтки можетъ слѣдовать и не непосредственно; у простѣйшихъ часто дѣленія ядра посредствомъ перетяжки или посредствомъ митоза слѣдуютъ одно за другимъ, и въ результатѣ получается многоядерная клѣтка; послѣ того ограничиваются вокругъ отдѣльныхъ ядеръ участки протоплазмы и отрываются въ формѣ

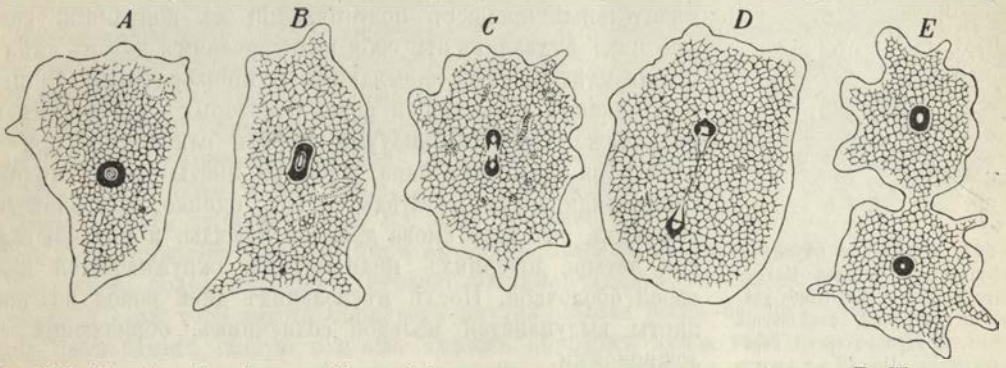


Рис. 289. Дѣленіе у Amoeba crysalligera Grbr. посредствомъ перешнуровыванія ядра. По Шаудину.

отдѣльныхъ мелкихъ клѣтокъ. Рис. 290 изображаетъ этотъ процессъ у одной изъ нашихъ прѣсноводныхъ амёбъ, Amoeba proteus Pall.: изъ одной крупной амёбы происходятъ многочисленныя мелкія. Хотя между такимъ и обычнымъ дѣленіемъ на двое нѣтъ принципіальнаго различія, но внѣшность у обоихъ процессовъ неодинакова: въ послѣднемъ случаѣ происходитъ раздѣленіе клѣтки сразу на большое число частей; такое раздѣленіе называютъ расщепленіемъ (шизогоніей). Amoeba proteus Pall. размножается обыкновенно дѣленіемъ на двое, но иногда наблюдается расщепленіе, при чемъ тѣло амёбы округляется и предварительно одѣвается плотною оболочкою. Въ силу какихъ условій наступаетъ расщепленіе,—неизвѣстно.

Какъ при обычномъ дѣленіи, такъ и при расщепленіи продукты дѣленія между собою—одинаковой величины. Но бываютъ случаи, когда клѣтка дѣлится на двѣ неравныя части, изъ которыхъ болѣе крупная начинаетъ снова дѣлиться. Въ этомъ случаѣ отъ индивидуума отдѣляются какъ бы почки. Примѣръ такого почкованія у солнечника Acanthocystis представляетъ рис. 291.

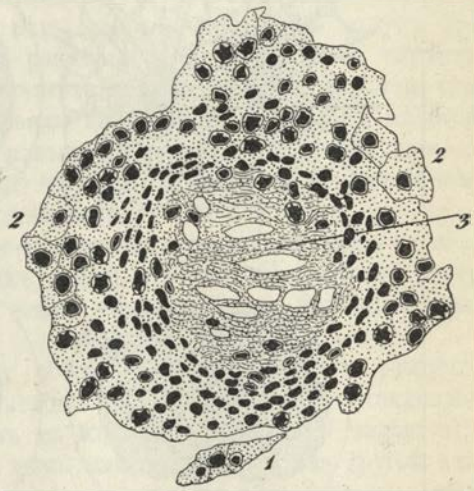


Рис. 290. Разрѣзъ черезъ одну изъ стадій расщепленія инцистированной (циста не изображена) Amoeba proteus Pall. *1* молодая амёба, *2* тоже, начавшая обособляться, *3* разрушающійся остатокъ протоплазмы. По Шелю.

Копуляція, отличающая гамогонію отъ агамогоніи, представляетъ не размноженіе, а наоборотъ уменьшеніе числа индивидуумовъ. Она не вызываетъ также непремѣнно и ускоренія дѣленія наоборотъ нерѣдко за сліяніемъ слѣдуетъ стадія покоя. Но, какъ мы увидимъ ниже, копуляція имѣетъ значеніе для сохраненія способности дѣленія у клѣтки, и поэтому она стоитъ въ извѣстномъ отношеніи къ размноженію.

Первоначальную форму гамогоніи мы встрѣчаемъ у простѣйшихъ: сливаться другъ съ другомъ могутъ индивидуумы, происшедшіе путемъ обычнаго дѣленія клѣтки на двое. Въ такихъ случаяхъ гаметы бываютъ вполнѣ одинаковы; онѣ называются поэтому изогаметами, а сама такая форма гамогоніи—изогаміей. Изогамія можетъ происходить и при копуляціи индивидуумовъ, получившихся отъ расщепленія клѣтки на большое число

частей, при чемъ двѣ такихъ одинаковыхъ гаметы обыкновенно происходятъ отъ различныхъ животныхъ. Мы приведемъ примѣры обоихъ случаевъ.

Солнечникъ Acthinophrys sol Ehrbg. обнаруживаетъ въ извѣстное время склонность къ копуляціи (рис. 292). Два индивидуума располагаются другъ возлѣ друга, втягиваютъ свои ложноножки и окружаются одною студенистою оболочкою и особою внутреннею цистою. Внутри этихъ оболочекъ они остаются сначала отдѣленными, и въ нихъ происходитъ замѣчательный процессъ подготовленія къ копуляціи: каждый изъ нихъ отдѣляетъ отъ себя митотическимъ путемъ двѣ очень мелкія клѣтки, такъ называемыя полярныя тѣльца, не играющія никакой дальнѣйшей роли, о которыхъ мы будемъ говорить ниже. Оба индивидуума затѣмъ сливаются, при чемъ сливаются также ихъ ядра, и внутри цисты теперь находится одинъ индивидуумъ. Вслѣдъ затѣмъ, однако, при извѣстныхъ условіяхъ его ядро снова дѣлится дважды, и получаются два или четыре дочернихъ индивидуума, окружающіеся каждый своей оболочкой. Послѣ нѣсколькихъ дней покоя изъ каждой цисты вылупляется молодой солнечникъ, образующій снова ложноножки.

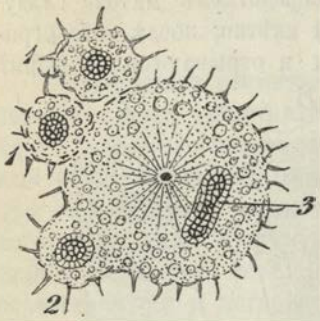


Рис. 291. Отдѣленіе почекъ у Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser. *1* уже отдѣлившійся участокъ, *2* слѣдующій, отдѣляющій участокъ, *3* ядро во время перешнуровыванія. По Шаудину.

Примѣромъ изогаміи, съ предшествующимъ размноженіемъ индивидуумовъ, можетъ служить жгутоносецъ Stephanosphaera pluvialis Cohn. Онъ представляетъ колоніальное животное изъ группы шаровиковъ; колонія состоитъ изъ восьми одинаковыхъ индивидуумовъ, лежащихъ внутри почти круглой студенистой оболочки съ

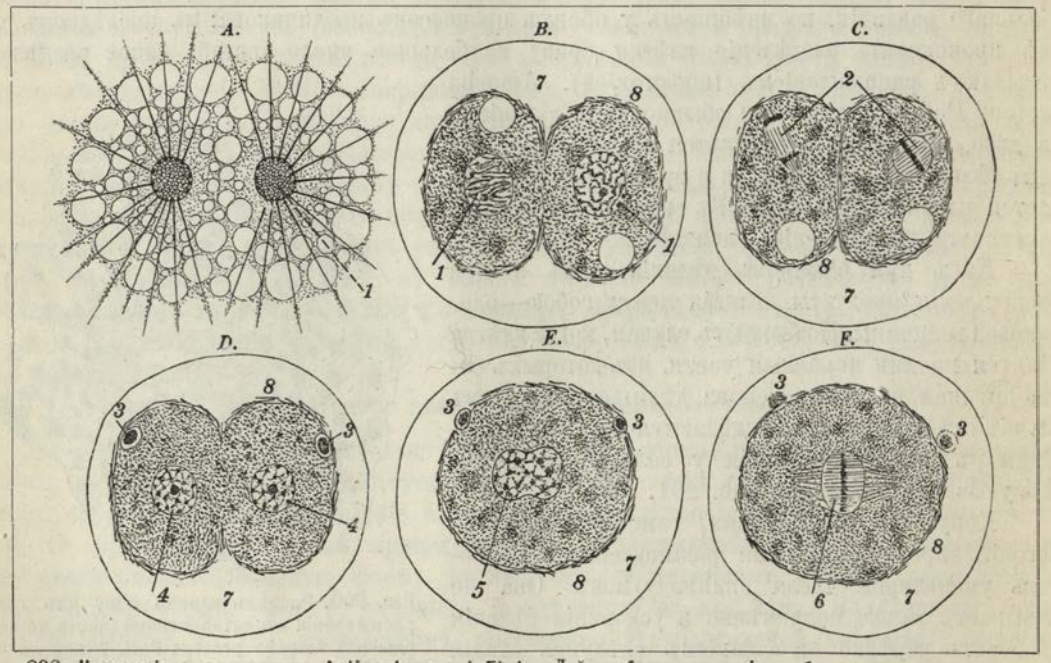


Рис. 292. Копуляція у солнечника Actinophrys sol Ehrbg. Двѣ свободноплавающія особи прилегаютъ другъ къ другу (*A*) и инцистируются (*B*), окружаясь одною общею, наружною, студенистою оболочкою (*7*) и внутреннею цистою (*8*). Ихъ ядра (*1*) дѣлятся въ *C* митотически дважды, и такимъ путемъ происходятъ (*D*) по двѣ отдѣляющихся мелкихъ клѣтки (*3*), такъ называемыя полярныя тѣльца (на рис. изображено изъ нихъ только одно). Уменьшенныя ядра сливаются въ *E* въ ядро зиготы (*5*), которое затѣмъ (*F*) дѣлится митотически (*6*), послѣ чего зигота раздѣляется на двѣ новыхъ особи. По Шаудину.

болѣе плотнымъ поверхностнымъ слоемъ. Размноженіе безъ гаметъ происходитъ такимъ образомъ, что каждый изъ индивидуумовъ колоніи, дѣлясь трижды на двое, расщепляется на восемь частей, выдѣляющихъ общую оболочку и образующихъ новую колонію. Иногда,

однако, дѣленіе индивидуумовъ идетъ далѣе, и, въ концѣ концовъ, получается большое число болѣе мелкихъ жгутоносцевъ; они свободно плаваютъ и конъюгируютъ съ индивидуумами одинаковой величины, но происшедшими отъ другой колоніи. Зигота разростается, окружается оболочкою и послѣ нѣкотораго періода покоя, раздѣляясь послѣдовательно на восемь частей, даетъ начало новой колоніи. Изогамію у Trichosphaerium sieboldi Schn. представляетъ рис. 330 IX—XI.

У весьма близкой къ Stephanosphaera эвдорины (Eudorina elegans Ehrbg.) мы находимъ другую форму гамогоніи, имѣющую особый интересъ. Эта эвдорина представляетъ колонію жгутоносцевъ изъ 32 индивидуумовъ, равномѣрно расположенныхъ по стѣнкамъ студенистаго шара. Когда индивидуумы достигнутъ опредѣленной величины, они всѣ одновременно начинаютъ дѣлиться; каждый изъ нихъ послѣ пятикратнаго дѣленія даетъ начало новой колоніи изъ тридцати двухъ клѣтокъ. Послѣ этого новыя колоніи выплываютъ изъ полаго шара материнской колоніи. Такъ происходитъ размноженіе безъ гаметъ. Гамогонія протекаетъ здѣсь иначе, чѣмъ у Stephanosphaera. При этомъ у эвдорины всѣ индивидуумы колоніи дѣлятся не на 32, а на бо̀льшее число болѣе мелкихъ частей. Онѣ плаваютъ и отыскиваютъ другія колоніи эвдорины; затѣмъ каждый мелкій индивидъ сливается съ обычнымъ болѣе крупнымъ, нераздѣлившимся индивидомъ колоніи, втягивающимъ свои жгутики. Послѣ того зигота образуетъ внутри полаго шара колоніи, какъ и при размноженіи безъ гаметъ, новую колонію. Такимъ образомъ здѣсь гаметы неодинаковы; между ними отличаютъ крупныя, нераздѣлившіяся макрогаметы и мелкія микрогаметы; копуляцію ихъ называютъ гетерогаміей. Различіе гаметъ имѣетъ особое значеніе. При изогаміи плаваютъ и отыскиваютъ себѣ пары для копуляціи всѣ гаметы; при гетерогаміи обыкновенно бываютъ подвижны только микрогаметы. Этого достаточно для копуляціи, и макрогаметы остаются неподвижными. Уменьшеніе величины однихъ изъ гаметъ, съ одной стороны, повышаетъ ихъ подвижность, съ другой,—допускаетъ образованіе болѣе значительнаго числа ихъ при одинаковой затратѣ матеріала. Оба момента увеличиваютъ вѣроятность встрѣчи гаметъ между собою для копуляціи. Что касается макрогаметъ, то, оставаясь неподвижными и не отыскивая себѣ пары для копуляціи, онѣ могутъ быть болые массивными; онѣ сохраняютъ свои прежніе размѣры, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ могутъ даже еще увеличиваться. Благодаря этому зигота получается болѣе крупная, чѣмъ при изогаміи, а возникающіе изъ нее новые индивиды или колоніи поставлены въ болѣе благопріятныя условія существованія. Такимъ образомъ здѣсь между гаметами происходитъ раздѣленіе труда: съ одной стороны увеличеніе числа и подвижности насчетъ объёма, съ другой стороны увеличеніе объёма насчетъ подвижности.

Въ то время, какъ у эвдорины между макро-и микро-гаметами замѣчается въ величинѣ значительная разница, у нѣкоторыхъ другихъ формъ эта разница – меньше (напр., у родственной ей пандорины). Такимъ образомъ между гетерогаміей и изогаміей существуютъ постепенные переходы.

Какъ было говорено, копулирующія между собою изогаметы имѣютъ различное происхожденіе; онѣ происходятъ изъ различныхъ колоній или отъ различныхъ индивидовъ и, слѣдовательно, не находятся другъ съ другомъ въ близкомъ родствѣ. У эвдорины, у которой всегда изъ одной колоніи происходятъ лишь микрогаметы, а изъ другой лишь макрогаметы, копуляція между гаметами различнаго происхожденія обезпечивается тѣмъ, что микрогаметы не могутъ копулировать другъ съ другомъ, какъ и макрогаметы, а только микро-съ макро-гаметами.

У рѣсничныхъ инфузорій гетерогамія интереснымъ образомъ измѣнена. Здѣсь двѣ особи сближаются и связываются другъ съ другомъ протоплазматическимъ мостикомъ. Послѣ ряда подготовительныхъ измѣненій ядро въ каждомъ изъ индивидовъ дѣлится, и одна изъ частей дѣленія его переходитъ въ другую особь, гдѣ сливается съ остававшейся тамъ частью ядра. Такой способъ копуляціи называется конъюгаціей. Этотъ процессъ обоюднаго обмѣна половинами ядеръ можно представить себѣ, какъ дѣленіе каждаго изъ индивидовъ на крупную макрогамету и на очень мелкую микрогамету съ ничтожнымъ ко-

личествомъ протоплазмы, послѣ чего микрогамета одной особи сливается съ макрогаметой—другой. Такова быть можетъ, была начальная форма этого удивительнаго процесса. Послѣ подобнаго измѣненія обычной копуляціи образованіе большого числа микрогаметъ стало излишнимъ, такъ какъ не надо было уже находить макрогаметы: микрогаметы не могли теперь сбиться съ дороги. Соединеніе особей для конъюгаціи пріобрѣло у многоклѣточныхъ характеръ совокупленія, которое также допускаетъ образованіе небольшого числа микрогаметъ. т. е. сперматозоидовъ. При такомъ способѣ, съ другой стороны, могутъ копулировать между собою только гаметы, не находящіеся въ непосредственномъ родствѣ.

У Stephanosphaera и Eudorina всѣ особи колоніи способны дать начало новой колоніи или гаметамъ. Иначе обстоитъ дѣло у родственнаго имъ шаровика, Volvox (рис. 13 на стр. 32). Шаровикъ также, какъ эвдорина представляетъ шаръ, въ студенистыхъ стѣнкахъ котораго какъ бы погружены отдѣльныя особи колоніи, но число ихъ здѣсь значительно больше и достигаетъ до 12000, и даже по нѣкоторымъ указаніямъ до 20000. Всѣ онѣ произошли изъ одной первоначально материнской клѣтки путемъ повторныхъ ея дѣленій. Эти клѣтки, однако, не остаются одинаковыми и не всѣ онѣ служатъ для размноженія; развивается далѣе лишь небольшое число клѣтокъ,—напр., у Volvox aureus Ehrbg. всего восемь въ каждой половинѣ шара. Онѣ разростаются, втягиваютъ въ себя свои жгутики и попадаютъ въ полость шара. Ихъ называютъ партеногонидіями. Каждая партеногонидія, дѣлясь, даетъ начало новому клѣточному шару, новой колоніи. Часто эти колоніи остаются внутри материнской до тѣхъ поръ, пока у нихъ самихъ не начинается тотъ же способъ размноженія. Вмѣстѣ съ этимъ размноженіемъ безъ гаметъ временами происходитъ гамогонія. Отдѣльныя особи колоніи выростаютъ въ большія, попадающія внутрь колоніи, макрогаметы, отличающіяся отъ партеногонидій тѣмъ, что онѣ отдѣляютъ отъ себя полярныя тѣльца, какъ то мы видѣли у Actinophrys передъ копуляціей. Другія особи не достигающія такой величины, многократно дѣлятся и даютъ начало мелкимъ микрогаметамъ со жгутиками. Образованіе обоихъ родовъ гаметъ происходитъ или въ различныхъ колоніяхъ, какъ напр., у Volvox aureus Ehrbg., или же въ одной и той же колоніи, но въ послѣднемъ случаѣ, какъ у V. globator St., микрогаметы выплываютъ изъ колоніи прежде, чѣмъ макрогаметы ея вполнѣ разовьются. Такимъ образомъ и здѣсь копуляція между гаметами одного происхожденія—устраняется.

б) Цитогенное размноженіе у многоклѣточныхъ.

α) Яйцо и сперматозоидъ.

У многоклѣточныхъ животныхъ копуляція можетъ быть, конечно, связана только съ ихъ одноклѣточною стадіею, съ которой при цитогенномъ размноженіи начинается ихъ развитіе. При вегетативномъ размноженіи конъюгація у нихъ невозможна. Здѣсь никогда не встрѣчается изогаметъ, и раздѣленіе работы между гаметами,—часто въ высокой степени, — свойственно всѣмъ многоклѣточнымъ. Макрогаметы или, какъ ихъ здѣсь называютъ,—яйца, даже если онѣ очень мелки, обладаютъ сравнительно съ другими клѣтками тѣла очень значительной величиной, превосходящей иногда въ тысячи разъ величину обыкновенныхъ клѣтокъ. Онѣ большею частью неподвижны. Микрогаметы, наоборотъ, представляютъ обыкновенно мелкія, въ сравненіи съ яйцами даже ничтожныя—клѣтки и всегда обладаютъ приспособленіями, позволяющими имъ болѣе или менѣе быстро передвигаться. Онѣ называются живчиками, сѣменными нитями или сперматозоидами. Примѣромъ различія въ величинѣ обоихъ родовъ гаметъ могутъ служить отношенія у человѣка: человѣческое яйцо въ общемъ обладаетъ объемомъ въ 0,003 мм.^{3}. (30 милліоновъ μ^3), а сперматозоидъ только около 12,5 μ^3; такимъ образомъ первое болѣе, чѣмъ въ 2 милліона больше второго. Объемъ наиболѣе крупныхъ яицъ (вродѣ яицъ страуса) неизмѣримо больше; наиболѣе же крупные сперматозоиды, хотя и достигаютъ значительной длины (у ракушниковыхъ раковъ—до 5—7 мм., у южно-европейскаго тритона Discoglossus pictus Otth—$2^1/_4$ мм.), всегда имѣютъ форму тончайшихъ нитей, такъ что масса ихъ

остается незначительною. Яйцо, какъ и сперматозоидъ, представляетъ одну клѣтку, а соединеніе его со сперматозоидомъ (оплодотвореніе яйца) представляетъ ничто иное, какъ копуляцію.

Особи, въ которыхъ развиваются яйца, называются вообще самками, а тѣ, въ которыхъ возникаютъ сперматозоиды, — самцами. Но существуютъ также случаи, гдѣ оба рода гаметъ развиваются въ одной особи, какъ у наземныхъ улитокъ или у земляныхъ червей; тогда ихъ называютъ гермафродитами. Названіе самецъ и самка могутъ быть примѣнены также для колоній эвдорины и шаровика, въ которыхъ развиваются только макрогаметы или только микрогаметы; въ такомъ случаѣ Volvox globotor St., содержащій въ себѣ оба рода клѣтокъ, можетъ быть названъ гермафродитомъ. Различіе «половыхъ продуктовъ», какъ называются гаметы у многоклѣточныхъ, составляетъ главное, а у многихъ низшихъ животныхъ—единственное, отличіе самцовъ отъ самокъ. Между обоими полами существуетъ, конечно, раздѣленіе работы, но нѣтъ противуположности, подобно тому, какъ, выражаясь языкомъ натурфилософовъ, нѣтъ ея между положительнымъ и отрицательнымъ электричествомъ. У двухъ копулирующихъ солнечниковъ еще нельзя одну изъ клѣтокъ называть мужскою, а другую женскою. Постепенный переходъ отъ изогаметъ къ макро-и къ микро-гаметамъ, съ которымъ мы выше познакомились, дѣлаетъ весьма вѣроятнымъ, что значительное отличіе между обоими родами половыхъ клѣтокъ является лишь внѣшнимъ, не имѣетъ принципіальнаго значенія и объясняется раздѣленіемъ между ними труда. Позднѣе мы придемъ другимъ путемъ къ тому же заключенію. Такимъ же образомъ различіе между самками и самцами, часто весьма сильное, выработалось въ животномъ царствѣ лишь постепенно.

Всякое яйцо представляетъ одну клѣтку. На мелкихъ яйцахъ это замѣтно само собою, у крупныхъ же это показываетъ ихъ образованіе. По большей части яйца имѣютъ круглую или овальную, рѣдко иную форму. У мелкихъ яйцъ легко отличить всѣ части клѣтки: внутри ихъ протоплазматическаго тѣла заключается одно большое ядро, въ которомъ обыкновенно бываетъ замѣтно ядрышко; для обозначенія этихъ частей часто употребляютъ еще старое названіе: — желтокъ, зародышевый пузырекъ и зародышевое пятнышко. Зародошевыя клѣтки, изъ которыхъ вырастаютъ яйца, не рѣзко отличаются по величинѣ отъ другихъ клѣтокъ тѣла. Мелкія молодыя яйца еще совершенно плазматичны. Значительное увеличеніе яицъ зависитъ отъ отложенія въ нихъ питательнаго матеріала, «питательнаго желтка». Послѣдній состоитъ отчасти изъ бѣлковыхъ веществъ, отчасти изъ жирообразныхъ; первыя или не имѣютъ опредѣленной формы, или образуютъ пластинки (желточныя пластинки), вторыя являются въ видѣ часто значительныхъ капель. Обыкновенно ростъ яицъ зависитъ отъ дѣятельности вспомогательныхъ клѣтокъ; онѣ или ассимилируютъ питательныя вещества и передаютъ ихъ въ такомъ подготовленномъ видѣ яйцамъ, или сами служатъ пищей послѣднимъ. У болѣе мелкихъ яицъ подобныхъ вспомогательныхъ клѣтокъ обыкновенно не бываетъ; у млекопитающихъ, обладающихъ мелкими яйцами, эти клѣтки, если и встрѣчаются, унаслѣдованы отъ предковъ, обладавшихъ яйцами богатыми желткомъ; такими яйцами обладаютъ остальныя позвоночныя, а изъ современныхъ млекопитающихъ—клоачныя. Вспомогательныя клѣтки представляютъ часто тѣ же зародышевыя клѣтки, что и яйца, на потребу которымъ они идутъ. Иногда встрѣчаются также другія клѣтки, служащія яйцамъ, какъ напр., фолликулярныя клѣтки въ яйцевыхъ трубкахъ насѣкомыхъ (рис. 7 А на стр. 28).

Число яицъ стоитъ въ тѣсномъ соотношеніи съ условіями жизни животнаго. Чѣмъ благопріятнѣе условія для выхода изъ нихъ молоди, тѣмъ число яицъ можетъ быть незначительнѣе. Чѣмъ больше въ яицѣ желтка, тѣмъ дольше можетъ зародышъ развиваться на счетъ отложенныхъ въ яйцѣ запасовъ; изъ яйца развивается въ такомъ случаѣ болѣе сильное животное, способное дольше голодать, легче находить себѣ пищу и лучше избѣгать опасностей. Поэтому для сохраненія вида въ такихъ случаяхъ нужно меньше яицъ, чѣмъ въ тѣхъ случаяхъ, когда яйца малы и бѣдны желткомъ. Такъ, рѣчной ракъ, у котораго яйца довольно велики, откладываетъ ихъ за одинъ разъ около 100—300, а молодой омаръ,

ростомъ примѣрно съ рѣчного рака (въ 20 сант.), у котораго яйца мельче, откладываетъ ихъ около 4800; другой примѣръ: форель (Salmo fario L.) откладываетъ 500—2000 яицъ величиною съ горошину, а родственная ему молодая ряпушка (Corregonus albula), такой же величины, какъ онъ, откладываетъ примѣрно 10000 яицъ въ 2 мм. діаметромъ. Тамъ, гдѣ существуетъ забота о потомствѣ, число яицъ бываетъ незначительно: такъ, напр., у колюшки (Gasterosteus), у которой отложенныя въ гнѣздо яйца оберегаетъ самецъ, яицъ бываетъ только отъ 80 до 100; бычекъ (Cottus gobio L.), у котораго яйца закапываются въ ямку и охраняются самцомъ, откладываетъ отъ 100 до 1000 яицъ; наоборотъ, рыбы, откладывающія свои яйца прямо на растенія или камни, кладутъ ихъ гораздо больше, — вьюнъ (Cobitis fossilis L.), напр., до 100—150 тысячъ, карпы—2—7 сотенъ тысячъ, а налимъ (Lota lota L.) до 1 милліона. У рыбъ, съ незначительнымъ числомъ яицъ, послѣднія бываютъ крупнѣе, но въ общемъ количество матеріала, идущаго на нихъ,— меньше, такимъ образомъ работа тѣла на охрану потомства какъ бы окупается. Тоже самое показываютъ и примѣры изъ насѣкомыхъ: заботящійся о своемъ потомствѣ голубой шмель-плотникъ (Xylocopa violacea Lep.) кладетъ только 10 — 12 яицъ, а бабочка монашенка (Liparis monacha L.)—около 150. Тамъ, гдѣ потомство во время своего развитія подвергается большимъ опасностямъ, бываетъ всегда очень много яицъ. Это мы видимъ у паразитовъ, живущихъ во внутреннихъ органахъ другихъ животныхъ,—паразитовъ, изъ потомства которыхъ лишь незначительная часть снова находитъ своего хозяина и достигаетъ половой зрѣлости. Напр., по Эшрихту дѣтская аскарида (Ascaris lumbricoides L.) приноситъ ежегодно около 64 милліоновъ яицъ. Во всякомъ случаѣ такія животныя находятся въ наиболѣе благопріятныхъ, какія можно только себѣ представить, условіяхъ питанія, такъ что для нихъ такая затрата матеріала на яйца не трудна. Какъ вліяетъ обильная пища на число созрѣвающихъ яицъ, видно на пчелиной маткѣ, откладывающей въ теченіе своей жизни приблизительно отъ 40 до 50 тысячъ яицъ; куры, о которыхъ хорошо заботятся, могутъ нести въ годъ до 247 яицъ, въ то время какъ ни одна другая птица не кладетъ въ годъ болѣе 30 яицъ.

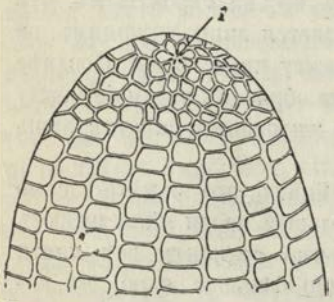


Рис. 293. Верхній конецъ яйца желтянки Colias hyale L., съ сѣтчатостью на поверхности хоріона и съ микропиллярнымъ аппаратомъ (*1*). По Лейкарту.

Яйца бываютъ снабжены разнообразными оболочками, защищающими ихъ отъ различныхъ неблагопріятныхъ условій. Если яйца развиваются внутри тѣла матери или откладываются внутрь растительныхъ и животныхъ тканей, какъ у наѣздниковъ или орѣхотворокъ, то они мало нуждаются въ защитѣ и поэтому бываютъ снабжены лишь мягкими оболочками. Большой опасности подвергаются яйца при откладываніи ихъ въ воду или во влажную почву, гдѣ они могутъ быть поѣдены различными хищниками. Но особенно они должны быть защищены какъ отъ высыханія, такъ и отъ механическихъ поврежденій, и часто отъ рѣзкихъ колебаній температуры, когда они откладываются прямо на воздухъ.—Яйца совершенно безъ оболочекъ встрѣчаются рѣдко; обыкновенно они покрыты хотя бы одной такъ называемой желточной оболочкой, выдѣляемой самимъ яйцемъ. Такой оболочки нѣтъ только у яицъ губокъ, нѣкоторыхъ кишечнополостныхъ и нѣкоторыхъ ракушекъ. У нѣкоторыхъ животныхъ желточная оболочка представляетъ единственную оболочку яйца и довольно сильно развита; это наблюдается, напр., у многихъ низшихъ водяныхъ животныхъ. Примѣромъ того же можетъ служить толстая zona radiata на яйцахъ рыбъ

Обыкновенно болѣе сильно бываютъ развиты вторичныя оболочки, выдѣляемыя клѣтками яйцевой фолликулы, въ которой яйцо лежитъ въ яичникѣ. Эта оболочка называется хоріономъ. Къ такимъ оболочкамъ относится наружная оболочка яицъ, напр., ракообразныхъ и насѣкомыхъ. Хоріонъ послѣднихъ часто бываетъ удивительно твердымъ и имѣетъ особую скульптуру на своей поверхности (рис. 293).

При своемъ выходѣ изъ тѣла матери яйцо иногда окружается еще оболочками,

выдѣляемыми железистыми стѣнками яйцевода или особыми придаточными железами. Примѣромъ такихъ третичныхъ оболочекъ можетъ служить студенистый слой на поверхности яицъ у тритона и нѣкоторыхъ рыбъ, склеивающій часто икру въ одну массу,— затѣмъ также—студенистыя оболочки нашихъ прудовиковъ и катушекъ (Limnaea, Planorbis) или слизь, окружающая находящіяся въ водѣ яйца нѣкоторыхъ насѣкомыхъ (напр., метлы и ручейника). У птичьяго яйца только шарообразный желтокъ соотвѣтствуетъ яицу, окружающемуся въ яичникѣ желточною оболочкою, бѣлокъ же и скорлупа образуются въ яицеводѣ и, слѣдовательно, представляютъ третичныя оболочки. То же самое и у яицъ пресмыкающихся. У многихъ селяхій яйцо также окружается въ яицеводѣ бѣлкомъ и роговою оболочкою; то же—и яйца нашихъ наземныхъ улитокъ. Бѣлокъ представляетъ запасное питательное вещество для зародышей.

Железы, открывающіяся или въ яицеводъ, или наружу вмѣстѣ съ отверстіемъ женскихъ половыхъ органовъ, служатъ для образованія оболочки, окружающей въ видѣ одного кокона большое количество яицъ или вмѣстѣ съ яицами также питательный матеріалъ и питательныя клѣтки. Послѣднее наблюдается, напр., у рѣсничныхъ червей и сосальщиковъ, первое—у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ (напр., яицевыя коконы богомоловъ и таракановъ). Своеобразны коконы у земляного червя (и у остальныхъ малощетинковыхъ червей) и піявокъ. Здѣсь ко времени наступленія половой зрѣлости группа колецъ тѣла, замѣтная по утолщенію своей кожи, образуетъ такъ называемый поясокъ (clitellum); ко времени кладки яицъ онъ выдѣляетъ вокругъ тѣла массу секрета въ видѣ муфты, которая затѣмъ сползаетъ назадъ до той части тѣла, гдѣ открываются яицеводы; откладываемыя теперь яйца попадаютъ въ эту муфту или трубку; послѣ того при дальнѣйшемъ сползаніи ея выливаются червемъ на яйца изъ пріемниковъ сѣмени сперматозоиды; животное вылѣзаетъ, въ концѣ концовъ, изъ муфты совершенно, и оба конца ея стягиваются, благодаря эластичности массы, изъ которой она состоитъ. Рис. 294 показываетъ образованіе кокона у морской піявки Pontobdella muricata Lam., который приклеивается къ какому-нибудь предмету.

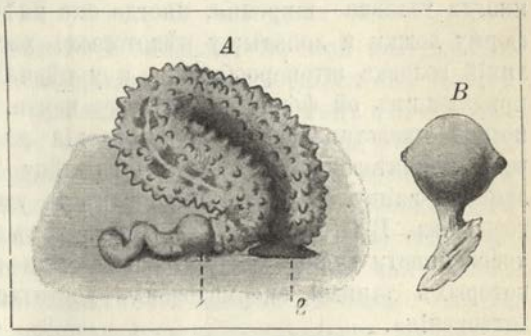


Рис. 294. *A* Pontobdella muricata Lam. во время кладки яицъ. *1* приклеенный къ субстрату коконъ, *2* задняя присоска. Приблизительно 1/2 ест. величины. *B*. Готовый коконъ,—немного увеличенъ.

Тамъ, гдѣ твердая оболочка выдѣляется на яйцѣ еще въ яичникѣ, въ формѣ ли желточной оболочки, или хоріона, сперматозоиды не могли бы копулировать съ яйцомъ если бы въ этой оболочкѣ не оставались особыя входныя отверстія для нихъ, называемыя микропиле. Микропиле въ желточной оболочкѣ мы встрѣчаемъ у мягкотѣлыхъ (напр. у ракушекъ), у нѣкоторыхъ иглокожихъ (голотурій) и у многихъ рыбъ; микропиле въ хоріонѣ существуетъ, напр., у яицъ каракатицы, въ особенности же у покрытыхъ твердою скорлупою яицъ насѣкомыхъ, у которыхъ иногда въ оболочкѣ находятся многочисленныя канальцы одинъ возлѣ другого. У третичныхъ яйцевыхъ оболочекъ микропиле не бываетъ: онѣ или проходимы для сперматозоидовъ, какъ студенистая оболочка икры лягушки, или выдѣляются уже послѣ оплодотворенія яйца, какъ у птицъ.

Какъ яйцо, такъ и сперматозоидъ представляетъ одну клѣтку, но на зрѣлыхъ сперматозоидахъ это по большей части не замѣтно и, чтобы убѣдиться въ этомъ, необходимо изученіе ихъ развитія. Большинство сперматозоидовъ нитевидны, за что они и получили свое названіе сѣменныхъ нитей. У нихъ можно отличить три части—головку, шейку и хвостикъ. Головка содержитъ ядро и состоитъ почти нацѣло изъ ядернаго вещества, покрытаго снаружи только тонкою оболочкою протоплазмы. Въ шейкѣ заключается центральное тѣльце, о значеніи котораго мы будемъ говорить ниже. Хвостикъ состоитъ изъ протоплазмы и заключаетъ внутри себя осевую нить, сложенную изъ волоконецъ; под-

вижность хвостика зависитъ отъ этихъ волоконецъ. Извивы хвостика передвигаютъ сперматозоидовъ такимъ же образомъ, какъ то мы видѣли при разсмотрѣніи вообще змѣеобразныхъ движеній. Часто на хвостикѣ (напр., у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ, хвостатыхъ земноводныхъ, птицъ) находится еще нѣсколько сплоенная по своему краю, идущая вдоль хвостика оторочка, по которой пробѣгаютъ волнообразныя движенія и которая представляетъ, такимъ образомъ, волнующуюся перепонку. Край ея образованъ сократимымъ краевымъ волокномъ; его сокращеніе, вѣроятно, и производитъ волнообразныя движенія. На способъ движенія сперматозоидовъ, конечно, вліяетъ форма ихъ и отношеніе между длиною головки и хвостика. Сперматозоиды не въ формѣ нитей существуютъ у круглыхъ червей, нѣкоторыхъ ракообразныхъ (рис. 23, стр. 49), у пауковъ, клещей и многоножекъ. Ихъ подвижность очень ограничена и они переносятся въ надлежащее мѣсто пассивно, такъ что для достиженія яйца и копуляціи съ нимъ сперматозоиду остается пройти лишь короткое разстояніе.

Разнообразіе формъ сперматозоидовъ необыкновенно велико; уже выше говорилось (стр. 49), что сперматозоиды характерны не только для родовъ, но часто и для видовъ. Длина и толщина отдѣльныхъ участковъ тѣла сперматозоидовъ очень варьируетъ, особенно же разнообразна форма головки: она то круглая, то цилиндрическая, то коническая; иногда головка—широкая, иногда она имѣетъ форму кинжала, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ форму ложки и лопаты; у нѣкоторыхъ хвостастыхъ земноводныхъ (Discoglossus) и селяхій головка штопорообразна, а у пѣвчихъ птицъ снабжена спиральнымъ ребрышкомъ, придающимъ ей форму настоящаго винта. Можно думать, что многія изъ этихъ особенностей представляютъ приспособленія для ввертыванія сперматозоида внутрь яйца и что сперматозоидъ соотвѣтствуетъ яйцу того же вида животнаго, какъ ключъ опредѣленному замку. Къ сожаленію, какъ то удостовѣряетъ лучшій знатокъ строенія сперматозоидовъ, Балловицъ,—до сихъ поръ ни для одного изъ случаевъ не доказано, чтобы «особенности формы сперматозоида были механически обусловлены особенностями, при которыхъ данный сперматозоидъ достигаетъ до яйца и проникаетъ въ него для оплодотворенія».

Итакъ, мы не знаемъ, существуютъ ли подобныя механическія отношенія. Если они существуютъ, то во всякомъ случаѣ между яйцомъ и сперматозоидомъ есть и другія, болѣе сложныя физіологическія отношенія, которыя содѣйствуютъ соединенію сперматозоида и яйца одного и того же вида животнаго и препятствуютъ проникновенію сперматозоида въ яйцо другого вида. І. Лёбъ при опытахъ съ гибридизаціей, нашелъ, что сперматозоиды морскихъ звѣздъ и змѣевиковъ при нормальныхъ условіяхъ лишь очень рѣдко проникаютъ въ яйца морскихъ ежей, но что при прибавленіи къ морской водѣ незначительнаго количества ѣдкаго калія эти сперматозоиды копулируютъ съ ними, точно съ яйцами своего вида, и, далѣе, что дѣйствующей причиной при этомъ являются заключающіяся въ ѣдкомъ каліи гидроксиліоны. Такимъ образомъ здѣсь измѣняется физіологическая природа половыхъ продуктовъ, и при томъ, какъ доказываетъ Годлевскій, вѣроятно, главнымъ образомъ—яйца. При нормальныхъ условіяхъ яица оказываютъ предпочтеніе сперматозоидамъ своего вида передъ сперматозоидами чужого вида. Такъ, по опытамъ Ланга при спариваніи садовой улитки (Helix hortensis Müll) съ лѣсною (H. nemoralis L.), заключавшею въ своемъ сѣмяпріемникѣ уже сперматозоидовъ своего вида, яица оплодотворялись исключительно послѣдними, а не полученными позже отъ чужого вида.

Масса производимыхъ сперматозоидовъ или, короче говоря, масса спермы бываетъ различна. Конечно ихъ число несравненно больше числа яицъ, потому что они должны находить яйца для копуляціи съ ними, а большая часть ихъ при этомъ, не достигнувъ цѣли, погибаетъ; оплодотвореніе только тогда будетъ обезпечено, когда будетъ излишекъ сперматозоидовъ. Такъ, считаютъ, что въ теченіи всего періода половой дѣятельности мужчина вырабатываетъ около 340 билліоновъ сперматозоидовъ, что составляетъ по 850 милліоновъ ихъ на каждое изъ примѣрно 400 яицъ, созрѣвающихъ у женщины въ теченіи ея жизни. Вообще, масса спермы зависитъ отъ большей или меньшей опастности,

которой подвергаются сперматозоиды во время своего пути къ яйцу. У животныхъ, у которыхъ сперматозоиды выпускаются прямо, «на счастье», въ воду и должны затѣмъ сами отыскивать тамъ яица, масса сѣменниковъ равна массѣ яичниковъ,—какъ напр., у кишечно-полостныхъ, у иглокожихъ, у сельди. Тамъ же, гдѣ сперматозоидамъ труднѣе сбиться съ дороги, ихъ требуется меньше: у лосося, выливающаго свои молоки въ мѣстахъ откладыванія самками икры, сѣменники составляютъ 3,3% вѣса тѣла, а яичники—23,3%, т. е. въ семь разъ больше; у травяной лягушки, выливающей сѣмя непосредственно на вытекающую икру, зрѣлые сѣменники составляютъ 1,1% вѣса тѣла, а яичники—34,8%, т. е. въ 30 разъ больше,—или у жабы—сѣменники—0,36%, яичники—18,5%, т. е. въ 50 разъ больше; наконецъ, у воробья, съ внутреннимъ оплодотвореніемъ, зрѣлые сѣменники составляютъ 2% вѣса тѣла, а масса яицъ, образующихся въ теченіи одного года—120%, т. е. въ 60 разъ больше! Почему у земляного червя и піявки, не смотря на то, что у нихъ существуетъ совокупленіе, масса сѣменниковъ равна массѣ яичниковъ (на пару яичниковъ у земляныхъ червей имѣются двѣ пары, а у піявокъ 9—10 паръ сѣменниковъ),—остается еще не выясненнымъ.

β) Гонады.

Подобно тому какъ у Volvox globator St. гаметы возникаютъ на всей поверхности его шаровиднаго тѣла, у нѣкоторыхъ низшихъ многоклѣточныхъ животныхъ они могутъ образовываться также во многихъ мѣстахъ ихъ тѣла; такое образованіе яицъ или сперматозоидовъ называется разлитымъ, диффузнымъ. Это мы встрѣчаемъ у губокъ, у которыхъ вырастаютъ въ яица или даютъ начало сперматозоидамъ зародышевыя клѣтки, возникающія изъ клѣтокъ паренхимы тѣла, ничѣмъ ни отличающихся отъ обычныхъ амёбовидныхъ клѣтокъ ея. Также у нѣкоторыхъ кишечнополостныхъ (напр. у гидроплиповъ) извѣстно диффузное возникновеніе зародышевыхъ клѣтокъ, переползающихъ затѣмъ какъ амёбы въ опредѣленныя мѣста; у другихъ кишечнополостныхъ эти клѣтки съ самаго начала имѣютъ постоянное положеніе, что, повидимому представляетъ первоначальное отношеніе; въ такомъ случаѣ—диффузное возникновеніе половыхъ клѣтокъ было вызвано ускореннымъ созрѣваніемъ ихъ. У плоскихъ червей скопленія зародышевыхъ клѣтокъ, хотя и лежатъ въ опредѣленныхъ мѣстахъ паренхимы, но часто не рѣзко ограничены и не образуютъ еще строго обособленныхъ органовъ. У остальныхъ многоклѣточныхъ животныхъ существуютъ всегда опредѣленнымъ образомъ расположенныя, рѣзко ограниченныя половыя железы, гонады. Въ нихъ зародышевыя клѣтки или образуютъ плотное скопленіе, какъ у кольчатыхъ червей и большинства членистоногихъ, или расположены по стѣнкамъ полости и по поверхности соединительно тканнаго выроста; послѣднее расположеніе клѣтокъ даетъ преимущество имъ при питаніи. Гонады въ формѣ мѣшкообразныхъ полостей свойственны иглокожимъ, мягкотѣлымъ и ланцетнику, а выступы соединительной ткани, покрытые зародышевыми клѣтками, встрѣчаются у позвоночныхъ.—У кишечнополостныхъ половые продукты развиваются то изъ наружнаго (у гидрообразныхъ), то изъ внутренняго (у сцифообразныхъ) зародышеваго листка. У остальныхъ многоклѣточныхъ они происходятъ всегда изъ средняго листка и, если существуетъ вторичная полость тѣла, то—изъ ея эпителія.

Въ простѣйшемъ случаѣ при выведеніи половыхъ продуктовъ изъ гонадъ сперматозоиды выпускаются прямо въ окружающую воду, гдѣ они находятъ яица, или заплывая въ тѣло другихъ особей, какъ у губокъ, или встрѣчая ихъ прямо въ водѣ. Въ такихъ случаяхъ не нужно никакихъ приспособленій для выведенія сперматозоидовъ изъ тѣла: у кишечнополостныхъ половые продукты освобождаются путемъ разрыва эпителія, покрывающаго снаружи гонаду; у иглокожихъ каждая гонада открывается наружу отдѣльно; у морскихъ кольчатыхъ червей каждый сегментъ, содержащій гонады, первоначально имѣетъ пару выводныхъ протоковъ, открывающихся воронкою въ полость тѣла; они могутъ соединяться съ нефридіями въ одинъ общій органъ. Тамъ, гдѣ сперма должна быть

не просто выпущена, а доставлена въ опредѣленное мѣсто:—или на только что отложенныя яица, или на поверхность материнскаго тѣла, или, наконецъ, внутрь него, гонады никогда не открываются наружу отдѣльными протоками, но имѣютъ общіе парные протоки, соединяющіяся обыкновенно другъ съ другомъ вмѣстѣ передъ своимъ наружнымъ отверстіемъ. Это встрѣчается у плоскихъ червей, малощетинковыхъ червей и піявокъ. Сюда можно причислить также насѣкомыхъ, гонады которыхъ хотя и образуютъ одно цѣлое, но при развитіи своемъ имѣютъ отношеніе къ сегментальнымъ целломическимъ мѣшкамъ зародыша и происходятъ изъ многихъ, располагавшихся первоначально по сегментамъ паръ. Въ случаѣ одной гонады или одной пары гонадъ, какъ у моллюсковъ и позвоночныхъ, существуетъ, само-собою понятно, только одинъ или два выводныхъ протока.

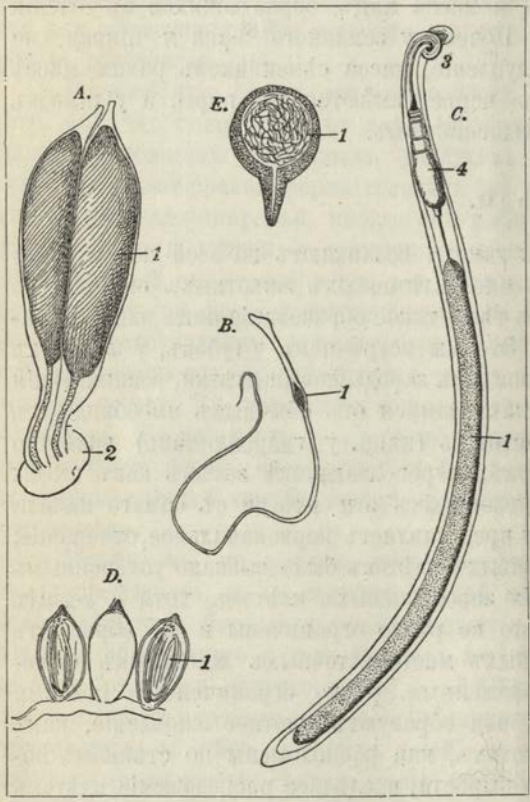


Рис. 295. Сперматофоры *A* одной піявки (Glossisiphonia heteroclita L.), *B* виноградной улитки (Helix pomatia L.), *C* каракатицы (Sepia officinalis L.), *D* одного краба (Porcellana longicornis), *E* скакунчика (Decticus verrucivorus L.). *1* полость со сперматозоидами, *2* основная пластинка, *3* узелъ, *4* пробка. По Брумпту, Мейзенгеймеру, Мильнъ-Эдвардсу, Гроббену и ф. Зибольду.

Гонады позвоночныхъ связаны съ органами выдѣленія, и половые продукты выводятся наружу черезъ протоки послѣднихъ. Только у акулы Laemargus яйца и сперматозоиды попадаютъ въ полость тѣла и выходятъ оттуда наружу черезъ брюшную пору, лежащую сзади порошицы; у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ (у лососевыхъ и угревыхъ) подобнымъ же образомъ выводятся яйца, у остальныхъ же костистыхъ рыбъ оба яичника сростаются въ одинъ мѣшекъ, открывающійся сзади порошицы. У всѣхъ прочихъ позвоночныхъ половые продукты выводятся черезъ часть первичныхъ почекъ: яйца выходятъ черезъ отшнуровывающійся отъ протока первичныхъ почекъ такъ называемый мюллеровъ протокъ, открывающійся въ полость тѣла мерцающимъ отверстіемъ; сѣменники же связываются съ переднею частью первичныхъ почекъ и протокъ послѣднихъ становится общимъ выводнымъ протокомъ для сѣмени и мочи, если только первичныя почки остаются функціонирующими органами выдѣленія (ср. стр. 365 и сл.). У пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ первичныя почки служатъ только для выведенія сперматозоидовъ, такъ какъ функцію выдѣленія здѣсь принимаютъ на себя вторичныя почки. Вмѣстѣ съ органами выдѣленія выводные протоки половыхъ органовъ открываются въ конечный отдѣлъ кишки, называемой клоакой; только у млекопитающихъ происходитъ раздѣленіе кишечника и мочеполовой системы, но остается связь половыхъ органовъ съ мочеполовымъ аппаратомъ: «inter faeces et urinam nascimur».

Въ конечномъ отдѣлѣ выводныхъ протоковъ мужского полового аппарата часто находится железистый участокъ, секретъ котораго образуетъ оболочку, окружающую массу сперматозоидовъ какъ бы кокономъ; такъ получаются такъ называемыя сперматофоры (рис 295). Форма сперматофоръ представляетъ точный отпечатокъ часто весьма сложной формы этого железистаго участка. Защищенные такимъ способомъ отъ вредныхъ вліяній сперматозоиды приклеиваются къ тѣлу самки (ср. рис. 130, *C* стр. 184); сравнительно рѣже сперматофоры вводятся непосредственно въ женское половое отверстіе. Подобные

сперматофоры образуютъ рѣсничныя черви и піявки; они распространены у легочныхъ моллюсковъ; имѣютъ сложное строеніе у головоногихъ и простое у ракообразныхъ; очень «затѣйливыя» образованія получаются въ клоакѣ тритона (рис. 296) въ формѣ колокола, который служитъ какъ бы цоколемъ для пакета со сперматозоидами.

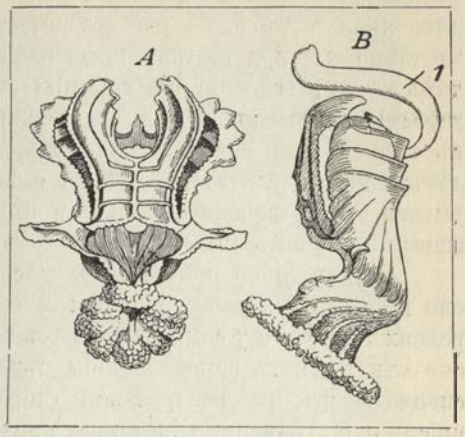


Рис. 296. Подставка для сперматофора Molge vulgaris L. *A* сзади, *B* сбоку съ сперматофоромъ *1*. Увел. въ 5 разъ. По Целлеру.

γ) Приготовленіе къ оплодотворенію.

Простое выливаніе сѣмени наружу можетъ быть только при оплодотвореніи яицъ въ водѣ. Оно встрѣчается у цѣлаго ряда водяныхъ животныхъ: у губокъ, кишечнополостныхъ, иглокожихъ, двухстворчатыхъ моллюсковъ, морскихъ кольчатыхъ червей, оболочниковъ, ланцетника и у большинства рыбъ за исключеніемъ селяхій. Наземныя животныя, выпускающія подобнымъ образомъ свои половые продукты, должны для этого спускаться въ воду (напр., большинство земноводныхъ). У настоящихъ наземныхъ животныхъ,—насѣкомыхъ, паукообразныхъ, пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ, всегда происходитъ совокупленіе, при чемъ сѣмя вводится въ женскій половой аппаратъ.—Весьма важное явленіе, составляющее во многихъ случаяхъ основное условіе оплодотворенія, представляетъ періодическое наступленіе половой зрѣлости одновременно у самокъ и самцовъ одного вида. Наоборотъ, у различныхъ даже близкихъ между собою видовъ время размноженія часто бываетъ различно. Такъ, откладываніе икры о травяной лягушки (Rana fusca Rös.) происходитъ въ серединѣ марта, у полевой (R. arvalis Nilss.)—на 2—3 недѣли позже, а у водяной (R. esculenta L.) только въ серединѣ мая. Конечно, наступленіе это зависитъ отъ климатическихъ и метереологическихъ условій, но почему у одного вида зрѣлость наступаетъ при однихъ условіяхъ, а у другихъ при другихъ,—намъ неизвѣстно.

У многихъ низшихъ водяныхъ животныхъ сѣмя и яйца прямо выпускаются въ воду, при чемъ можетъ быть на это вліяетъ освѣщеніе, напр., наступленіе темноты (какъ у ланцетника), благодаря чему и самки и самцы выпускаютъ половые продукты одновременно. Такъ происходитъ у большинства кишечнополостныхъ, иглокожихъ, морскихъ кольчатыхъ червей, пластинчатожаберныхъ и оболочниковъ. Рыбы собираются для нереста въ опредѣленныхъ мѣстахъ; напр., сиги, Coregonus wartmanni Bl., водящіеся въ Боденскомъ озерѣ всплываютъ при этомъ на его поверхность, сельди направляются къ извѣстнымъ мѣстамъ у береговъ, усачи собираются на песчаныхъ отмеляхъ рѣкъ: все это помогаетъ встрѣчѣ половъ. Еще болѣе вѣроятнымъ дѣлаетъ оплодотвореніе откладываніе яицъ въ строго ограниченныхъ мѣстахъ; такъ напр., самка колюшка откладываетъ свои яйца въ гнѣздо построенное самцомъ, а самецъ выливаетъ туда же свои молоки; самки горчака (Rhodeus amarus Bl.) откладываютъ свои яйца посредствомъ длиннаго, выростающаго ко времени нереста—яицеклада въ дыхательную полость рѣчной ракушки (Unio), отсюда яйца попадаютъ между пластинками жабръ, куда вмѣстѣ съ водою, служащею для дыханія приносятся и сперматозоиды. У безхвостыхъ земноводныхъ существуетъ даже наружное соединеніе половъ: самецъ садится на спинку самки и выливаетъ сѣмя прямо на яйца, выступающія изъ отверстія клоаки самки.—Въ нѣкоторыхъ случаяхъ въ воду выпускаются только сперматозоиды; въ такихъ случаяхъ для оплодотворенія яицъ они проникаютъ или въ гонады самокъ, или въ выводковыя полости ихъ, а яйца проходятъ большую или меньшую часть своего развитія въ тѣлѣ матери. Такъ происходитъ дѣло у губокъ и коралловъ, затѣмъ —у нѣкоторыхъ актиній и иглокожихъ, у нѣкоторыхъ кольчатыхъ червей (Capitellidae, Spio), у ряда асцидій и у сальпъ.

Еще болѣе вѣрнымъ дѣлается оплодотвореніе при перенесеніи сперматозоидовъ внутрь тѣла самки или при помѣщеніи ихъ возлѣ ея полового отверстія. Процессъ, происходящій при этомъ называется совокупленіемъ. При немъ сперматозоиды легче находятъ яйца, и это одно уже создаетъ большую экономію въ выработкѣ сѣмени, съ другой же стороны,—при долгомъ пребываніи въ водѣ сперматозоиды погибаютъ, а въ пріемникахъ сѣмени (receptacula seminis) самокъ они могутъ—часто очень долго — оставаться живыми; такъ,—въ пріемникѣ сѣмени пчелиной матки, которая совокупляется одинъ разъ въ своей жизни, сперматозоиды сохраняются живыми въ продолженіи четырехъ и болѣе лѣтъ; садовая улитка можетъ на слѣдующій годъ послѣ своего совокупленія еще откладывать оплодотворенныя яйца, а въ сѣмепріемникахъ пятнистой саламандры находили живыхъ сперматозоидовъ черезъ годъ послѣ послѣдняго совокупленія.

Сравнительно просто совокупленіе происходитъ у ракообразныхъ. Болѣе подробно оно наблюдалось у веслоногихъ: у самцовъ нашихъ циклоповъ и Canthocampus оба переднихъ усика, а у самцовъ Diaptomus только правый—превратились въ органы, которыми они схватываютъ самокъ, чтобы приклеить къ ихъ четвертому брюшному сегменту свой сперматофоръ; на вентральной сторонѣ этого сегмента у самокъ открываются отверстія пріемниковъ сѣмени; Diaptomus приклеиваетъ свой сперматофоръ, дѣйствуя пятой парой плавательныхъ ножекъ,—возлѣ самаго отверстія пріемника; заключающійся въ сперматофорѣ секретъ постепенно разбухаетъ и выдавливаетъ изъ сперматофора сперматозоидовъ, которые переливаются въ самый пріемникъ сѣмени; отсюда они позже выливаются на яйца, выступающія изъ того же сегмента, и оплодотворяютъ ихъ. У многихъ ракообразныхъ, и въ томъ числѣ у многихъ десятиногихъ раковъ, совокупленіе происходитъ подобнымъ же образомъ; только у крабовъ (Maja, Carcinus) сперматозоиды переносятся непосредственно въ начальную часть яйцеводовъ. Такимъ способомъ протекаетъ совокупленіе и у части многоножекъ,—у губоногихъ.

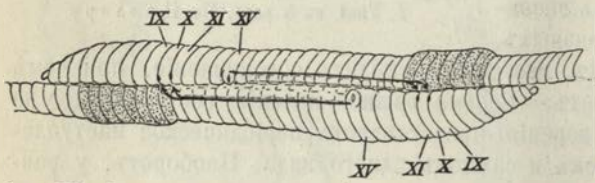


Рис. 297. **Земляные черви во время совокупленія**; схематизировано. Мужскія половыя отверстія распологаются на 15. сегментѣ (*XV*), отверстія пріемниковъ сѣмени (Receptacula seminis) въ бороздкахъ между 9. и 10. (*IX*, *X*) и 10. и 11. (*X*, *XI*) сегментами. Толстая черта со стрѣлками указываетъ путь капелекъ сѣмени. Поясокъ покрытъ пунктиромъ; начинающееся отъ него кольцо слизи, соединяющее обоихъ червей, не изображено.

Также и у земляныхъ червей сперматозоидами наполняются пріемники сѣмени, отдѣленные отъ половыхъ отверстій; оплодотвореніе же происходитъ уже послѣ откладыванія яицъ. Процессъ совокупленія здѣсь очень своеобразенъ. Земляныя черви—гермафродиты, и по этому во время совокупленія каждый изъ червей играетъ одновременно роль самца и самки. Два червя соединяются другъ съ другомъ обыкновенно въ своихъ норкахъ и прилегаютъ одинъ къ другому брюшною стороною, при чемъ одноименные концы бываютъ направлены въ разныя стороны (рис. 297). Поясокъ (см. раньше стр. 407) одного прилегаетъ къ 9., 10. и 11. кольцамъ другого, т. е. къ кольцамъ, между которыми открываются обѣ пары пріемниковъ сѣмени. Слизь, выдѣляемая особенно пояскомъ, связываетъ обоихъ животныхъ. Съ каждаго бока тѣла отъ пояска впередъ къ 15-му сегменту, гдѣ открываются протоки сѣменниковъ, тянется продольная складочка, образуемая сокращеніемъ мускуловъ и окаймленная съ каждой стороны своей продольнымъ желобкомъ. По верхнему желобку пробѣгаютъ во время совокупленія волнообразныя сокращенія отъ передняго конца къ заднему. Этими сокращеніями гонится назадъ капелька сѣмени выступающая изъ мужского полового отверстія. За первой каплей вскорѣ выступаетъ вторая, затѣмъ—третья и т. д.—съ обѣихъ сторонъ. Всѣ капли собираются къ пояску и къ обращеннымъ къ нему отверстіямъ пріемниковъ сѣмени другого индивидуума. При наполненіи сѣмяпріемниковъ, можетъ быть, происходитъ всасываніе ими сѣмени. Послѣ этого черви расходятся. Въ соприкосновеніи съ яйцами сѣмя приходитъ лишь позже: яйца откладываются въ коконъ, выдѣляемый пояскомъ, а затѣмъ туда же выливается и со-

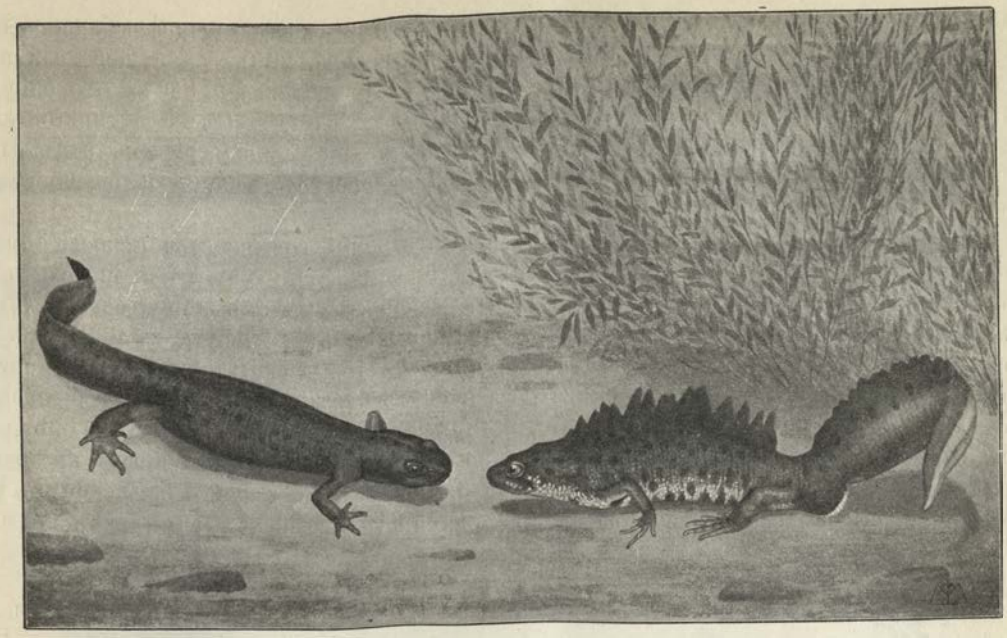


Рис. 298. Ухаживаніе самца гребенчатаго тритона (Molge cristata Laur.) за самкою. Самецъ прыгаетъ передъ мордой медленно ползущей самки, преграждая ей путь и яростно ударяя хвостомъ.

держимое сѣмепріемниковъ; такимъ образомъ оплодотвореніе происходитъ внѣ тѣла червя.

Земляной червь представляетъ примѣръ совокупленія безъ внутренняго оплодотворенія; обратный примѣръ—внутренняго оплодотворенія безъ совокупленія—мы встрѣчаемъ у тритоновъ (Molge). Самка тритона послѣ продолжительнаго, длящагося иногда часами ухаживанія самца, на котораго она вначалѣ не обращаетъ вниманія (рис. 298), начинаетъ, затѣмъ, ползти за нимъ; возбужденный самецъ изгибаетъ въ сторону свой хвостъ и такъ его поворачиваетъ, что обнажаетъ раскрытое отверстіе своей клоаки; тогда самка толкаетъ туда своей мордой, и вслѣдъ затѣмъ самецъ выдавливаетъ изъ клоаки сперматофоръ (рис. 296). Слѣдомъ за самцомъ самка пе-

Рис. 299. Внизу самка Molge cristata Laur., вбирающая въ себя сперматозоидовъ изъ сперматофора; вверху самка, кладущая между свернутыми листьями яица. Отложенное яйцо находится на 1,5 сант. книзу отъ четвертаго пальца передней ноги послѣдней самки.

решагиваетъ черезъ сперматофоръ и раскрытыми губами своей клоаки выбираетъ сѣмя изъ его студенистаго колокола, остающагося цѣликомъ (рис. 299). Сѣмя переходитъ теперь въ сѣмяпріемникъ, открывающійся въ клоаку; его хватаетъ на оплодотвореніе 100 яицъ, послѣ чего самка снова уступаетъ ухаживаніямъ самца.—Самка пятнистой саламандры также сама забираетъ пучекъ сперматозоидовъ изъ сперматофора, откладываемаго самцомъ,—но на сушѣ можетъ происходить и непосредственная передача сѣмени въ ея клоаку.

Чаще всего перенесеніе сѣмени при оплодотвореніи совершается непосредственно изъ полового отверстія самца въ половое отверстіе самки. Это можетъ происходить при простомъ прижиманіи одного полового отверстія къ другому;—такъ, напр., совокупляются большинство птицъ. Чаще, однако, конецъ сѣмянного протока мускулистъ и можетъ выворачиваться; онъ образуетъ совокупительный органъ, который вводится въ половые органы самки. Такимъ совокупительнымъ органомъ обладаютъ плоскіе черви, піявки и брюхоногіе моллюски. У нѣкоторыхъ прѣсноводныхъ щетинконогихъ червей, какъ у Lumbriculus variegatus Gr. или у Stylodrilus, соотвѣтственно двумъ отверстіямъ сѣменныхъ протоковъ, существуетъ и парный органъ совокупленія. У насѣкомыхъ совокупительный органъ развивается не изъ выворачивающагося конца сѣменного протока а изъ двухъ первона-

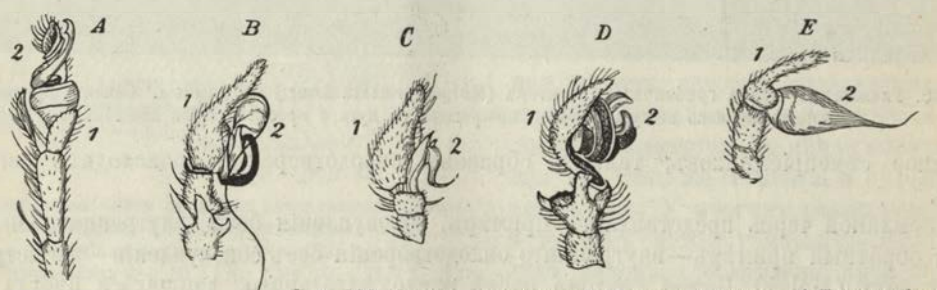


Рис. 300. Органъ совокупленія самцевъ пауковъ. *A* Tetragnatha extensa L., *B* Histopona torpida C. L. Koch, *C* Cicurina cinerea Panz., *D* Amaurobius ferox C. L. Koch., *E* Segestria senoculata L. *1* конечный членикъ челюстнаго щупальца, *2* его совокупительный придатокъ. По Бёзенбергу.

чальныхъ сосочковъ; послѣдніе расщепляются, среднія части ихъ, сростаясь, образуютъ трубку органа, а боковыя—такъ называемыя створки, прилегающія къ органу по бокамъ.—Изъ рыбъ органами совокупленія обладаютъ селяхіи. Въ эти органы у нихъ превращаются участки брюшныхъ плавниковъ по обѣимъ сторонамъ отверстія клоаки. Подобное же превращеніе брюшныхъ плавниковъ мы встрѣчаемъ у одного рода костистыхъ рыбъ. Органъ совокупленія другихъ позвоночныхъ дифференцируется изъ передней губы клоаки. Изъ нея происходятъ парные, выворачивающіеся сосочки ящерицъ и змѣй, прилегающіе къ задней стѣнкѣ клоаки. При совокупленіи въ клоаку самки вводится только одинъ изъ нихъ. На немъ находится желобокъ, по которому, вѣроятно, переливается сѣмя. Изъ того же зачатка возникаетъ непарный органъ крокодиловъ и черепахъ, къ которому присоединяется еще непарный эктодермальный отдѣлъ. Таковъ-же и органъ совокупленія у бѣгающихъ и утиныхъ птицъ: онъ отходитъ отъ вентральной стѣнки клоаки назадъ и несетъ на своей спинной сторонѣ продольный желобокъ, по которому стекаетъ сѣмя. На это образованіе напоминаетъ органъ совокупленія у однопроходныхъ. У нихъ сѣмянной ходъ на органѣ совокупленія замкнулся въ трубку, но самый органъ не представляетъ продолженія моче-полового канала или такъ называемой моче-половой пазухи (sinus urogenitalis); моче-половой каналъ открывается въ клоаку и только во время совокупленія, вступаетъ въ соединеніе съ каналомъ совокупительнаго органа,—въ другое же время моча выливается черезъ клоаку. У остальныхъ млекопитающихъ протоки моче-полового аппарата отдѣляются отъ кишки, и ихъ отверстія обособляются отъ порошицы,—каналъ сово-

купительнаго органа примыкаетъ непосредственно къ моче-половой пазухѣ и служитъ для выведенія какъ сѣмени, такъ и мочи. У всѣхъ позвоночныхъ органы совокупленія отличаются большимъ развитіемъ ткани, способной набухать, которая при совокупленіи наливается кровью, вслѣдствіе чего членъ увеличивается и становится твердымъ.—Вообще вездѣ совокупительный органъ во время покоя прячется въ ямку, въ какую нибудь полость или прикрывается кожей и такимъ образомъ остается защищеннымъ отъ раздраженія и сохраняетъ свою раздражимость.

Слѣдуетъ указать еще на одинъ удивительный способъ совокупленія, при которомъ органъ совокупленія не связанъ съ сѣменнымъ протокомъ. Такой примѣръ представляютъ пауки. У самцовъ ихъ ко времени наступленія зрѣлости конечный членикъ ного-щупалецъ (педипальпъ) своеобразно измѣняется: на немъ образуется пузыревидный придатокъ, имѣющій въ простѣйшихъ случаяхъ грушевидную, обыкновенно же болѣе сложную,—съ различными отростками,—форму (рис. 300). Изъ мужского полового отверстія онъ наполняется сѣменемъ, которое самецъ переноситъ затѣмъ въ половое отверстіе самки. Такимъ образомъ, самцы пауковъ для передачи сѣмени берутъ его какъ бы «въ руку».

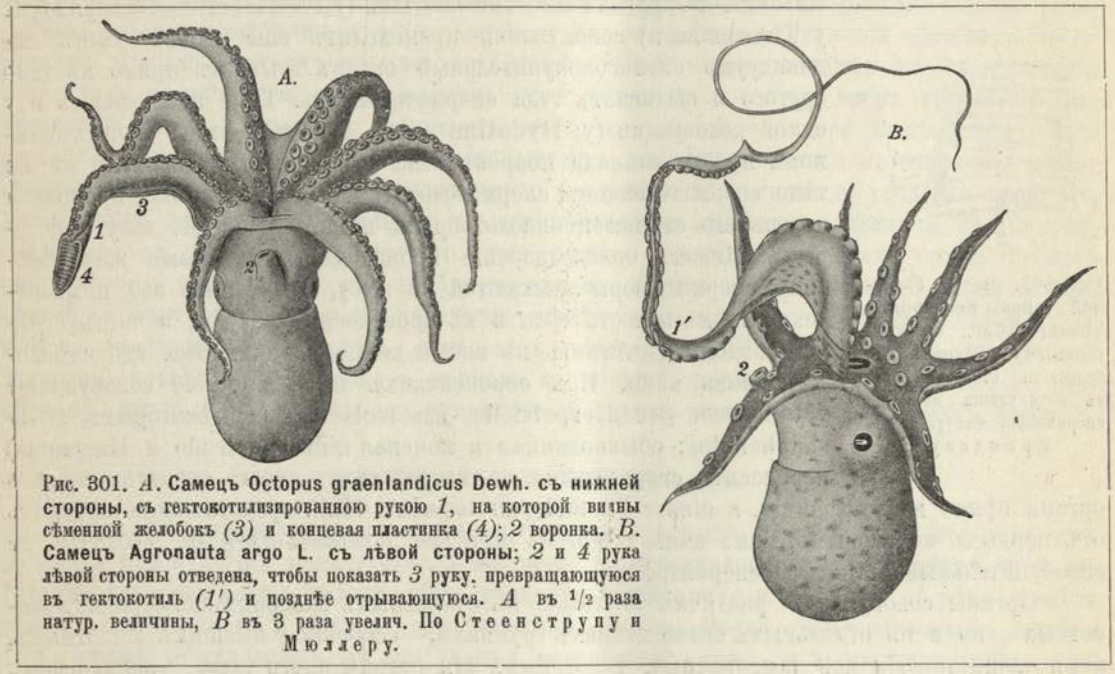


Рис. 301. *A*. **Самецъ Octopus graenlandicus Dewh. съ нижней стороны**, съ гектокотилизированною рукою *1*, на которой видны сѣменной желобокъ *(3)* и концевая пластинка *(4)*; *2* воронка. *B*. **Самецъ Agronauta argo L. съ лѣвой стороны**; *2* и *4* рука лѣвой стороны отведена, чтобы показать *3* руку, превращающуюся въ гектокотиль *(1')* и позднѣе отрывающуюся. *A* въ 1/2 раза натур. величины, *B* въ 3 раза увелич. По Стееншрупу и Мюллеру.

Съ пауками можно сравнить по способу совокупленія нѣкоторыхъ головоногихъ. У самцовъ ихъ одна изъ рукъ измѣняется особымъ образомъ: она остается короче другихъ рукъ, бываетъ снабжена по всей своей длинѣ желобкомъ и имѣетъ лопатообразный конецъ (рис. 301 A); обыкновенно—это четвертая рука лѣвой стороны, а у осьминога (Octopus) [illegible] воды, и сперматозоиды выливаются въ лицевой, гдѣ они встрѣчаются съ откладываемыми яйцами и оплодотворяютъ ихъ. Въ другихъ случаяхъ, спермотофоръ прикрѣпляется къ рукѣ, служащей для совокупленія,—заранѣе. Въ такихъ случаяхъ эта рука съ сперматофоромъ можетъ отрываться отъ тѣла самца, нѣкоторое время—плавать, какъ самостоятельный организмъ, отыскивать самку и проникать въ ея мантійную полость. Такъ, про-

исходитъ дѣло у кораблика (Argonauta, рис. 301 B) и у Philonexidae; въ мантійной полости ихъ самокъ часто находятъ болѣе одной (до четырехъ) такихъ рукъ самцовъ. Ихъ нервная система развита не больше, чѣмъ въ другихъ рукахъ, и — какъ они находятъ свой путь,—до сихъ поръ является загадкой. Неудивительно, что раньше эту руку принимали за самостоятельный организмъ, паразитирующій въ самкахъ, и дали названіе ему гектокотиля (Hectocotylus); это названіе удержалось за отрывающеюся рукою до сихъ поръ, неотрывающіяся же руки, служащія для совокупленія у другихъ осьминогихъ называются поэтому гектокотилизированными.

Во всѣхъ до сихъ поръ разсмотрѣнныхъ случаяхъ сперматозоиды или переносились въ сѣмяпріемники и въ конецъ яицевода, или, вообще, прикрѣплялись (въ сперматофорахъ) возлѣ половыхъ органовъ самки; но существуетъ и другой способъ совокупленія. Лангъ первый замѣтилъ, какъ одна изъ многовѣтвистыхъ планарій (Cryptocelis alba Lang) втыкаетъ свои сперматофоры въ любое мѣсто мягкаго тѣла другого индивидуума, какъ булавку: сѣмя изъ сперматофора проникаетъ затѣмъ въ паренхиму тѣла и въ концѣ концовъ достигаетъ до яицъ. Послѣ того оболочка сперматофора отпадаетъ и рана на тѣлѣ заживаетъ. У другихъ многовѣтвистыхъ (у Pseudoceridae, напримѣръ, у Thysonozoon) совокупленіе происходитъ еще проще: одинъ индивидуумъ свой совокупительный органъ втыкаетъ прямо въ тѣло другого и выливаетъ туда сперматозоидовъ. Тоже наблюдалось и у одной коловратки (у Hydatina senta Ehrbg.): самцы своимъ органомъ пробуравливали покровъ тѣла самки и выпрыскивали въ ея тѣло сперматозоидовъ; сперматозоиды достигали яичника, проходили черезъ его стѣнки и оплодотворяли яйца. Наконецъ, и у нѣкоторыхъ піявокъ оплодотвореніе происходитъ подобнымъ же способомъ: сперматофоры втыкаются въ кожу, содержимое изъ нихъ переходитъ въ полость тѣла и въ кровеносные сосуды, и часть сперматозоидовъ достигаетъ въ концѣ концовъ яичниковъ, гдѣ и оплодотворяетъ яйца. Изъ европейскихъ піявокъ такое совокупленіе установлено для Herpobdella, Piscicola и для нѣкоторыхъ Glossisiphonidae; обыкновенная и конская піявка (Hirudo и Haemopis) переносятъ сперматозоидовъ посредствомъ своего совокупительнаго органа прямо во влагалищѣ, а піявка Protoclepsis tesselata Müll. представляетъ переходъ отъ первыхъ ко вторымъ, такъ какъ у нея въ женское половое отверстіе вводится не совокупительный органъ, а сперматофоръ.

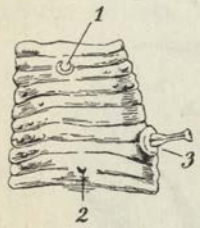


Рис. 302. **Часть брюшной стороны Herpobdella atomaria Car., съ мужскимъ *(1)* и женскимъ *(2)* половыми отверстіями и съ воткнутыми въ тѣло сперматофоромъ *(3)*.** По Брандесу.

Органы совокупленія различны не только въ отдѣльныхъ классахъ или отрядахъ животныхъ, но и въ отдѣльныхъ болѣе мелкихъ группахъ,—особенно у высшихъ животныхъ, какъ членистоногія или позвоночныя, у которыхъ эти органы почти также разнообразны, какъ сами сперматозоиды. Органъ совокупленія разныхъ млекопитающихъ отличается, напр., существованіемъ или отсутствіемъ внутри него особой кости и концевого утолщенія, образующаго такъ называемую головку. Форма его вообще можетъ быть чрезвычайно разнообразна: у ежей половой членъ цилиндрическій съ вздутіемъ на концѣ, у многихъ парнокопытныхъ конецъ члена вытянутъ въ отходящій влѣво отростокъ различной длины, на концѣ котораго открывается мочевой каналъ, у ламы конецъ члена—очень неправильной формы и снабженъ двумя неравными отростками, у одного оленька (Tragulus meminna Erxl.) и у одного насѣкомояднаго (Centetes) конецъ члена штопорообразенъ; у кабана онъ образуетъ короткій завитокъ; у морскихъ свинокъ въ мочеиспускательномъ отверстіи члена въ особомъ слѣпомъ мѣшечкѣ сидятъ два шипа, выступающіе наружу при набуханіи члена, тоже мы находимъ у тушканчика (Dipus); у домашней кошки возлѣ конца члена находятся довольно твердые шипы, направленные назадъ;—короче говоря, эти образованія настолько разнообразны, что можно было бы виды опредѣлять по половымъ органамъ самцовъ. Такимъ же образомъ виды бабочекъ опредѣляются по ихъ совокупительному органу или виды пауковъ по ранѣе упоминавшемуся придатку ихъ ногощупалецъ.

При разсмотрѣніи различій въ устройствѣ совокупительнаго органа самцовъ у насъ возникаетъ тотъ же вопросъ, что и при разсмотрѣніи различій между сперматозоидами: не стоятъ ли они въ извѣстномъ механическомъ отношеніи къ соотвѣтственнымъ отличіямъ въ женскомъ половомъ аппаратѣ, не приходится ли опредѣленная форма органа совокупленія къ женскому половому отверстію только того же вида животнаго? По наблюденіямъ Петерсена мужской и женскій половые аппараты нѣкоторыхъ бабочекъ такъ приспособлены, что скрещиваніе между близкими видами становится невозможнымъ; еще болѣе отличаются между собою половые аппараты менѣе близкихъ видовъ. Такъ, наблюденіе надъ совокупленіемъ двухъ близкихъ видовъ бражниковъ, самца Sphinx elpenor L. и самки Sph. porcellus L., показало, что соединявшаяся пара, несмотря на самыя энергичныя усилія, не могла затѣмъ раздѣлиться. У самокъ пауковъ половое отверстіе окружено каемкою, удачно названною замкомъ, и къ ней приходится придатокъ ногощупалецъ самца, какъ ключъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ подобныя же отношенія представляютъ и млекопитающія: расщепленіе полового члена у многихъ сумчатыхъ на двѣ части, очевидно, соотвѣтствуетъ двойному влагалищу ихъ самокъ; винтообразный конецъ члена кабана точно приходится къ извитой формѣ полости нижняго отдѣла матки свиньи; роговые зазубрины и шипы служатъ для раздраженія слизистой оболочки. Но во многихъ другихъ случаяхъ у млекопитающихъ такой согласованности не существуетъ. Уже длина можетъ быть очень различна: если у лошади и тапира членъ при своей значительной длинѣ и толщинѣ занимаетъ во время совокупленія все влагалище, то, съ другой стороны, у нѣкоторыхъ парнокопытныхъ онъ сравнительно съ шириною влагалища—очень тонокъ, у кошки сравнительно съ длиною влагалища до уродства коротокъ. Повидимому, здѣсь мы встрѣчаемся съ измѣнчивостью, которая не связана съ приспособленіемъ къ особенностямъ другого пола. Однако, если половой членъ самца приметъ такую форму, при которой онъ не будетъ входить во влагалище самки, то такой самецъ останется безъ потомства и не передастъ своей особенности по наслѣдству. Такимъ способомъ измѣнчивость органовъ сама себя регулируетъ. Вѣроятно, такой постоянный контроль варьирующихъ органовъ привелъ въ концѣ концовъ къ тѣмъ тонкимъ соотношеніямъ, которыя мы встрѣчаемъ у самцовъ и самокъ нѣкоторыхъ бабочекъ и пауковъ.

б) Образованіе помѣсей.

Хотя уже различіе въ половыхъ продуктахъ разныхъ видовъ и въ строеніи ихъ органовъ совокупленія представляетъ моментъ, не допускающій или по крайней мѣрѣ затрудняющій смѣшиваніе видовъ, тѣмъ не менѣе встрѣчаются и при томъ не рѣдко помѣси между видами одного и того же или близкихъ родовъ. Среди безпозвоночныхъ помѣси очень рѣдки. Обыкновенно онѣ получаются искуственно, напр., у иглокожихъ, гдѣ иногда удавалось выводить личинокъ; такъ какъ, однако, и при нормальномъ оплодотвореніи невозможно изъ личинокъ иглокожихъ воспитать развитое животное, то нельзя утверждать, что у нихъ такія личинки помѣсей могутъ выживать. Очень немного случаевъ скрещиванія извѣстно среди моллюсковъ. По Кобельту, скрещиваніе, вѣроятно, происходитъ между улитками Helix ligata Müll., lucorum Müll., и pomatia L.; возможность его между нашими полевою и садовою улитками (Helix nemoralis L. и hortensis Müll.) была доказана опытами Ланга и, вѣроятно, такія помѣси встрѣчаются также въ природѣ. Что касается членистоногихъ, то кромѣ бабочекъ немногія изъ нихъ даютъ помѣси. Фрицъ Мюллеръ считаетъ одного морского жолудя за бастардъ (помѣсь) между Balanus armatus Fr. Müll. и B. improvisus Darw. var. assimilis Darw. Циклопъ, Cyclops distinctus Rich., считается за помѣсь между Cycl. fuscus Jur. и C. albidus Jur., хотя опытнаго доказательства мы не имѣемъ. Въ Сѣверной Америкѣ повидимому смѣшиваются между собою два вида саранчевыхъ изъ рода Trimerortopis тамъ, гдѣ сходятся области ихъ распространенія. Изъ сѣтчатокрылыхъ встрѣчали помѣси между Ascalaphus cocajus W. V. и A. longicornis L., а наша домашняя пчела (Apis mellifica L.) скрещивается

въ Египтѣ съ полосатою пчелою A. fasciata Latr. Въ отличіе отъ другихъ отрядовъ насѣкомыхъ среди бабочекъ извѣстно болѣе ста помѣсей. Нѣкоторыя изъ нихъ принадлежатъ къ дневнымъ бабочкамъ (Colias edusa Fabr. ♂ × C. hyale L. ♀, Parnassius delius Esp. ♂ × P. apollo L. ♀ и н. др.) *), нѣкоторыя къ шелкопрядамъ, большинство же къ бражникамъ (напр., помѣсь между глазчатымъ и тополевымъ бражниками, Smerinthus ocellata L. × Sm. populi L.) и къ пяденицамъ (напр., помѣсь Drepana curvatula Bkh. ♂ × D. falcataria L.). Большая часть выведена искусственно, но нѣкоторыя были встрѣчены въ природѣ. Спариваніе между различными видами насѣкомыхъ, особенно у жуковъ, а также у стрекозъ и саранчевыхъ, наблюдалось довольно часто, но результатъ такихъ спариваній оставался неизвѣстнымъ.

Среди позвоночныхъ помѣси встрѣчаются гораздо чаще. Среди рыбъ онѣ извѣстны въ семействахъ карповыхъ и лососевыхъ, затѣмъ у камбалъ и морскихъ окуней (Serranus); считается не менѣе 26 различныхъ помѣсей между европейскими карповыми рыбами, изъ которыхъ всѣхъ чаще попадается помѣсь карпа съ карасемъ (Cyprinus carpio L. × Carassius carassius L.); особенно легко удается искусственное полученіе помѣсей лососевыхъ рыбъ, что такъ часто практикуется при рыборазведеніи,—напр., полученіе помѣси европейской форели (Salmo fario L.) съ американскою (S. fontinalis Mitsch.). Изъ земноводныхъ скрещиваются водящійся въ средиземноморскихъ странахъ мраморный тритонъ (Molge marmorata Latr.) съ гребенчатымъ тритономъ (M. cristata Laur.); эта помѣсь была описана раньше за особый видъ (M. blasii De l'Isle), и только недавніе опыты указали на ея происхожденіе. Наоборотъ, среди безхвостыхъ земномодныхъ помѣсей въ природѣ еще не извѣстно; только при примѣненіи различныхъ предосторожностей удалось искусственнымъ оплодотвореніемъ яицъ вывести помѣси съѣдобной лягушки съ полевою (Rana esculenta L. ♂ × R. arvalis Niss. ♀ и наоборотъ) и измѣнчивой жабы съ обыкновенной (Bufo varialilis Pall. ♂ × B. vulgaris Laur. ♀). Помѣсей среди пресмыкающихся достовѣрно неизвѣстно; среди же птицъ онѣ встрѣчаются въ очень значительномъ числѣ. Особенно часто происходитъ скрещиваніе разныхъ видовъ въ семействахъ утокъ и гусей, у куриныхъ птицъ (въ особенности у фазановъ), у конусоклювыхъ (вьюрковъ) и у голубей. Рядъ помѣсей птицъ наблюдался въ природѣ, напр., помѣсь глухаря съ тетеревомъ, помѣси дроздовъ и помѣсь черной вороны съ сѣрою. Изъ ублюдковъ млекопитающихъ общеизвѣстны помѣси между лошадью и осломъ: мулъ, происходящій отъ жеребца и ослицы, и лошакъ, происходящій отъ осла и кобылы. Въ послѣднее время пробовали также скрещивать зебру какъ съ лошадьми, такъ и съ ослами. Среди парнокопытныхъ также извѣстенъ рядъ помѣсей. Даютъ помѣси и грызуны, при чемъ помѣси европейскаго зайца съ зайцемъ русакомъ (Lepus europaeus L. × L timidus L.) иногда встрѣчаются въ Скандинавіи на свободѣ. Болѣе всѣхъ склонны къ скрещиванію хищныя и обезьяны, и помѣси ихъ часто получаются въ зоологическихъ садахъ; извѣстны напр., помѣси между львомъ и тигромъ, бѣлымъ и бурымъ медвѣдемъ, домашней собакой и различными дикими видами собакъ, затѣмъ помѣси павіановъ, мадрилла съ мартышками, макаками и т. д.

Весьма замѣчательно, что у гибридовъ половыя отправленія почти всегда ограничены или совершенно отсутствуютъ. Лишь очень немногіе изъ нихъ могутъ оставлять послѣ себя потомство, а плодовитость ихъ почти всегда менѣе значительна, чѣмъ у ихъ родительскихъ видовъ. Нѣсколько чаще получается потомство при смѣшиваніи помѣсей съ однимъ изъ ихъ родительскихъ видовъ или какимъ либо близкимъ видомъ; получающіеся при этомъ ублюдки иногда оказываются плодовитыми. Всего чаще, однако, помѣси бываютъ вполнѣ безплодны. Лангъ получилъ отъ пяти скрещиваній гибридовъ Helix nemoralis L. × hortensis Müll. только одного потомка. При спариваніи между собою помѣси бабочекъ, повидимому, никогда не оставляютъ потомства, но самцы гибридовъ иногда спариваются съ самками основного вида, и тогда получаются плодовитые ублюдки. Такъ

*) ♂ = самецъ, ♀ = самка.

напр., Штандфусъ получилъ плодовитыхъ ублюдковъ отъ спариванія гибрида Saturnia pavonia L. ♂ × S. spini Schiff. ♀ съ самкою S. pavonia L. Слѣдуетъ отмѣтить, что у бабочекъ безплодіе самокъ встрѣчается гораздо чаще, чѣмъ безплодіе самцовъ, а въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ гибридныя самки при скрещиваніи съ основнымъ видомъ оставляютъ потомство, послѣднее состоитъ только изъ самцовъ. — Полною плодовитостью въ теченіи цѣлаго ряда поколѣній, повидимому, обладаютъ помѣси лосося съ форелью (Salmo salar L. ♂ × S. fario L. ♀); помѣси карпа съ карасемъ, повидимому также плодовиты, другіе же помѣси карповыхъ рыбъ плодовиты только при смѣшиваніи съ основнымъ видомъ. Изъ многочисленныхъ помѣсей птицъ плодовиты помѣси двухъ видовъ гусей Anser anser dom. L. × A. cygnoides L. и помѣси щегловъ съ канарейками. Скрещиваніе съ основнымъ видомъ или съ родственными ему видами даетъ лучшіе результаты; напр., въ берлинскомъ зоологическомъ саду было получено потомство отъ гибриднаго самца Ibis melanocephala Lath ♂ × Platelea minor ♀ и самки Platalea ajaja L. Среди млекопитающихъ вполнѣ плодовитыхъ помѣсей неизвѣстно; ублюдки между собакой и шакаломъ, правда, плодовиты, но ихъ нельзя принимать во вниманіе, такъ какъ домашняя собака не представляетъ чистаго вида и, повидимому, уже содержитъ въ себѣ отчасти кровь шакала; лепориды, часто приводимые, какъ примѣръ плодовитой помѣси зайца съ кроликомъ (Lepus europaeus L. × L. cuniculus L.) представляютъ ублюдковъ, происшедшихъ отъ скрещиванія настоящихъ гибридовъ съ основными видами. И у млекопитающихъ такое скрещиваніе не рѣдко даетъ результатъ, напр., скрещиваніе мулихи и лошачихи съ жеребцомъ или осломъ.

Не разъ пытались узнать причину безплодія гибридовъ. У гибридовъ Smerinthus ocellata L. ♂ × S. populi L. ♀ оказались значительныя неправильности и уродливости въ строеніи внутреннихъ и отчасти наружныхъ половыхъ органовъ: у гибридныхъ самцовъ прежде всего неправильно образованы выводные протоки сѣмянниковъ, сами сѣмянники имѣютъ, правда, нормальную форму, но всегда бываютъ меньше нормальныхъ и сперматозоиды въ нихъ не созрѣваютъ; у другихъ помѣсей самцы могутъ быть и нормальными. Еще большія неправильности наблюдаются у гибридныхъ самокъ Smerinthus: у нихъ всегда отсутствуютъ яичники, къ этому присоединяется появленіе зачатковъ вторичныхъ половыхъ признаковъ самца въ формѣ болѣе или менѣе рудиментарныхъ придатковъ на концѣ брюшка. У другихъ помѣсей бабочекъ самки съ внѣшней стороны хорошо развиты; онѣ откладываютъ, однако, лишь небольшое число недоразвитыхъ яицъ; въ рѣдкихъ случаяхъ яйца бываютъ по внѣшности нормальны и иногда нѣкоторыя изъ нихъ способны къ развитію, какъ напр., у самокъ Drepana curvatula Bkh. ♂ × D. falcataria L. ♀. Изслѣдованіе гибридовъ птицъ указало на нарушенія въ развитіи сперматозоидовъ. Такъ, у одной гибридной утки (Cairina moschata L. ♂ × Anas boschas dom. L.) сѣмянники съ виду напоминали сѣмянники нормальнаго селезня, но развитіе въ нихъ сперматозоидовъ, благодаря прекращенію дѣленія сѣменныхъ клѣтокъ на раннихъ стадіяхъ созрѣванія, не доходило до конца. Въ сѣмени мула и лошака нѣтъ сперматозоидовъ или они недоразвиты и уродливы. Полное отсутствіе сперматозоидовъ въ сѣмени и недоразвитіе ихъ въ сѣмянникахъ доказано также для жеребцовъ зеброидовъ (Equus caballus L. ♂ × E. chapmani Layard ♀). Наоборотъ нѣкоторыя гибридныя самки млекопитающихъ и птицъ при скрещиваніи съ родительскими видами оказываются плодовитыми. Причины такого недоразвитія половыхъ железъ и при томъ у бабочекъ преимущественно у самокъ, а у млекопитающихъ и птицъ у самцовъ неизвѣстны. Что же касается до предпологаемыхъ причинъ, то эти предположенія такъ мало опираются на факты, что касаться ихъ здѣсь мы не станемъ.

Помѣси, происходящія отъ одинаковаго скрещиванія, часто бываютъ очень разнообразны (напр., помѣси карповыхъ рыбъ) и представляютъ различные переходы между родительскими формами въ ту и другую сторону. Если-же признаки ихъ постоянны, то такіе гибриды, конечно, представляютъ собою промежуточныя формы, но далеко не всегда являются дѣйствительно средними формами. Лучше всего это видно изъ сравненія обоюд-

ныхъ гибридовъ, т. е. такихъ, которые произошли отъ однихъ и тѣхъ же видовъ, но при различной комбинаціи половъ; такіе гибриды часто бываютъ неодинаковы и обладаютъ опредѣленными отличіями другъ отъ друга. Такъ, помѣсь Deilephila elpenor L.♂×D. porcellus L. ♀ отличается отъ помѣси D. porcellus L. ♂×D. elpenor L. ♀ тѣмъ, что рисунокъ на крыльяхъ приближается больше къ рисунку elpenor, у послѣдней же помѣси онъ приближается къ рисунку porcellus, т. е. у обѣихъ помѣсей къ рисунку отцовскаго вида. Также отличаются постоянными признаками и мулъ отъ лошака: отъ отца они наслѣдуютъ голосъ и хвостъ и походятъ на него контуромъ головы, отъ матери же свою величину и общую форму тѣла.

ε) Рожденіе дѣтенышей живыми.

Въ большинствѣ случаевъ при внутреннемъ оплодотвореніи яицъ развитіе яицъ происходитъ уже послѣ кладки ихъ, но внутреннее оплодотвореніе позволяетъ развитію начаться еще въ тѣлѣ матери,—или въ мѣстѣ созрѣванія яицъ, или въ выводныхъ протокахъ (яйцеводахъ). Въ группахъ животныхъ, у которыхъ оплодотвореніе яицъ вообще происходитъ внѣ тѣла, встрѣчается въ видѣ исключенія совокупленіе и оно бываетъ связано тогда съ живорожденіемъ, какъ напр., у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ (Zoarces). Примѣръ яйцекладущихъ животныхъ, у которыхъ развитіе яицъ начинается въ тѣлѣ матери, представляютъ птицы: у нихъ первыя дѣленія яйца заканчиваются въ яицеводѣ. Если у яицекладущаго животнаго яйца задерживаются внутри тѣла, то развитіе ихъ можетъ заходить дальше: такъ у мухи-жужжалки (Musca vomitoria L.), которой помѣшали отложить яйца, задержанныя яйца откладываются съ новою порціей яицъ, но уже не въ видѣ яицъ, а въ видѣ личинокъ; также у ужей въ неволѣ можетъ происходить задержаніе кладки яицъ и въ такомъ случаѣ зародыши въ отложенныхъ, наконецъ, яицахъ достигаютъ довольно значительнаго развитія.

Рожденіе живыхъ дѣтенышей представляетъ одну изъ формъ заботъ о потомствѣ и поэтому будетъ подробнѣе разсмотрѣно вмѣстѣ съ другими формами этого явленія во 2-мъ томѣ настоящаго сочиненія. Здѣсь мы укажемъ только животныхъ, у которыхъ оно наблюдается. Живородящими являются всѣ губки, часть коралловъ, нѣкоторыя немертины и иглокожія, изъ улитокъ лужанка (Paludina), Clausilia и Pupa, изъ членистоногихъ—Peripatus, скорпіоны и отдѣльныя насѣкомыя (тли, поденки изъ рода Cloëon, нѣкоторые жуки, рядъ мухъ); что касается позвоночныхъ, то здѣсь всѣ классы за исключеніемъ птицъ содержатъ въ себѣ живородящія формы, а изъ млекопитающихъ къ живородящимъ принадлежатъ всѣ, кромѣ однопроходныхъ, которыя откладываютъ яйца.

в) Различія между полами.

У многихъ раздѣльнополыхъ животныхъ самцы и самки болѣе или менѣе отличаются другъ отъ друга уже по внѣшнему виду. Что существуетъ отличіе въ половыхъ железахъ, въ ихъ протокахъ и связанныхъ съ ними органахъ, каковы придаточныя железы и т. п., то это понятно само собою, такъ какъ эти органы, составляющія такъ называемые первичные половые признаки, необходимы и тому, и другому полу для цѣлей размноженія. Но кромѣ нихъ существуютъ половыя отличія, не стоящія ни въ какой анатомической связи съ половыми органами и по большей части для размноженія въ собственномъ смыслѣ имѣющія лишь второстепенное значеніе: это такъ называемые вторичные половые признаки. Впрочемъ, нѣкоторые изъ нихъ также необходимы для размноженія; напр., придатокъ ногощупалецъ самцевъ пауковъ или гектокотиль головоногихъ также нужны для совокупленія, какъ и совокупительный органъ пресмыкающихся; но ни тотъ, ни другой не связаны анатомически съ половымъ аппаратомъ, а развились изъ органа, который первоначально имѣлъ другое назначеніе; поэтому мы и ихъ причисляемъ къ вторичнымъ половымъ признакамъ.

О первичныхъ половыхъ признакахъ говорилось выше, и здѣсь мы остановимся только на вторичныхъ. У низшихъ животныхъ, у кишечнополостныхъ и иглокожихъ, они, разумѣется, отсутствуютъ. У двухъ раздѣльнополыхъ видовъ плоскихъ червей вторичныя половыя отличія выражены очень ясно. У кольчатыхъ червей они наблюдаются довольно рѣдко, у коловратокъ же и круглыхъ червей чаще. Встрѣчаются вторичные половые признаки тамъ и сямъ также у моллюсковъ. Особенно же обычными они являются для членистоногихъ и позвоночныхъ.

Разнообразіе вторичныхъ половыхъ признаковъ прямо поражаетъ: нѣтъ ни одной части тѣла, которая не служила бы у тѣхъ или иныхъ животныхъ однимъ изъ такихъ признаковъ, при чемъ у близкихъ видовъ эти признаки могутъ быть совершенно различны. Вмѣстѣ съ тѣмъ бросается въ глаза, что вторичные половые признаки свойственны главнымъ образомъ самцамъ. У самокъ они представляютъ вообще только приспособленія для охраны яицъ или потомства,—какъ сверло и яицекладъ многихъ насѣкомыхъ и горчака (Rhodeus amarus Bl.) или различнаго рода выводковыя полости. Чтобы сдѣлать возможнымъ обзоръ вторичныхъ половыхъ признаковъ самцевъ, мы должны ихъ подраздѣлить на болѣе мелкія группы. Мы ихъ раздѣляемъ прежде всего на признаки, непосредственно связанные съ размноженіемъ и съ заботою о потомствѣ о первыхъ уже говорилось, а о вторыхъ будетъ говориться во 2-мъ томѣ,—затѣмъ, на признаки, помогающіе самцамъ находить самокъ, и, наконецъ на признаки, которыми, какъ думаютъ, возбуждается самка и сдается на совокупленіе. Соотвѣтственно этому мы послѣдовательно разсмотримъ органы, служащіе для схватыванія самокъ, затѣмъ органы, служащіе самцамъ въ борьбѣ изъ за самокъ, органы, служащіе для отысканія самокъ и, наконецъ, признаки, служащіе, вѣроятно, для возбужденія самокъ.

α) Средства для схватыванія самокъ.

Вторичные половые признаки, служащіе самцамъ для удерживанія самокъ очень распространены. Они свойственны преимущественно низшимъ изъ безпозвоночныхъ, у позвоночныхъ же совсѣмъ не встрѣчаются. Будучи тѣсно связаны съ размноженіемъ животныхъ, они должны считаться за первоначальную форму вторичныхъ половыхъ признаковъ. Таковыми признаками является, напр., у раздѣльнополаго кровяного двурота (Schistosomum haematobium Bilh., рис. 304) болѣе значительная ширина тѣла самцевъ, благодаря чему самецъ можетъ обхватывать самку, или у самцовъ аскаридъ загибъ задняго конца тѣла, или у многихъ другихъ круглыхъ червей совокупительный колоколъ самцевъ. У альціопидъ (Alciopidae), единственныхъ представителей кольчатыхъ червей, имѣющихъ совокупленіе,—на брюшной сторонѣ всѣхъ сегментовъ, заключающихъ въ себѣ сѣмянные пузыри, находятся железистые бугорки, помогающіе, вѣроятно, самцамъ, прилѣпляться къ самкамъ. Особенно часто встрѣчаются подобныя приспособленія у ракообразныхъ. Самцамъ веслоногихъ раковъ (Copepoda) для схватыванія самокъ служатъ передніе усики: конечный членикъ ихъ можетъ прижиматься къ основному, который содержитъ въ себѣ сильныя мышцы и поэтому утолщенъ. У Cyclops и у Canthocamptus такъ измѣнены оба плавательныхъ усика, а у Diaptomus только правый. У самцевъ бокоплавовъ для схватыванія самокъ приспособлена вторая пара ногочелюстей, у самцевъ десятиногихъ раковъ обыкновенно увеличена одна изъ клешней, а у нѣкоторыхъ формъ ихъ, родственныхъ нашему рѣчному раку, для этой цѣли служатъ крючкообразные придатки на 2., 3. и 4. парахъ ходильныхъ ногъ. Изъ насѣкомымъ самцы жуковъ, — въ особенности у бѣгуновъ, — имѣютъ расширенныя переднія лапки; самцы многихъ плавунцовъ имѣютъ на расширенномъ основномъ членикѣ переднихъ лапокъ такъ называемые присоски, служащія для прилипанія къ самкамъ (рис. 265). Голени и лапки переднихъ ногъ у поденокъ очень удлиннены и служатъ для обхватыванія самокъ У большей части насѣкомыхъ, однако, для удержанія самокъ служитъ конецъ брюшка; придатки его у самцевъ стрекозъ, у нѣкоторыхъ двукрылыхъ (Culex), многихъ сѣтчатокры-

лыхъ особенно у скорпіоницы (Panopa) превратились въ настоящія хватательныя клешни. Часто приходится наблюдать, какъ самцы стрекозъ схватываютъ самокъ этими клешнями за шею и уносятся съ ними въ воздухъ; на брюшной сторонѣ второго брюшного сегмента они имѣютъ сѣмепріемники которые передъ тѣмъ наполняются сѣменемъ; при совокупленіи самка подгибаетъ свое брюшко впередъ и выбираетъ изъ этихъ пріемниковъ сперматозоидовъ. У ряда рыбъ, напр., у нѣкоторыхъ видовъ бычковъ (Cottus), у Callichthys, у панцырныхъ сомовъ (Loricariidae) и у вьюновъ (Cobitis fossilis L. и близкихъ видовъ) грудные плавники самцовъ очень развиты, съ утолщенными передними лучами и помогаютъ самцамъ плотно прижиматься къ самкамъ, откладывающимъ яйца. Для прижиманія къ самкамъ служатъ также утолщенный первый лучъ брюшныхъ плавниковъ у линя (Tinca tinca L.) За органы схватыванія нужно считать и сильно развитыя мозоли на большомъ пальцѣ переднихъ ногъ самцевъ лягушекъ и жабъ, помогающія имъ прочнѣе обхватывать самокъ, кладущихъ икру. У высшихъ позвоночныхъ для схватыванія самокъ могутъ служить ихъ конечности, вооруженныя зубами челюсти или, наконецъ, клювъ, и спеціальныхъ приспособленій для этого не требуется.

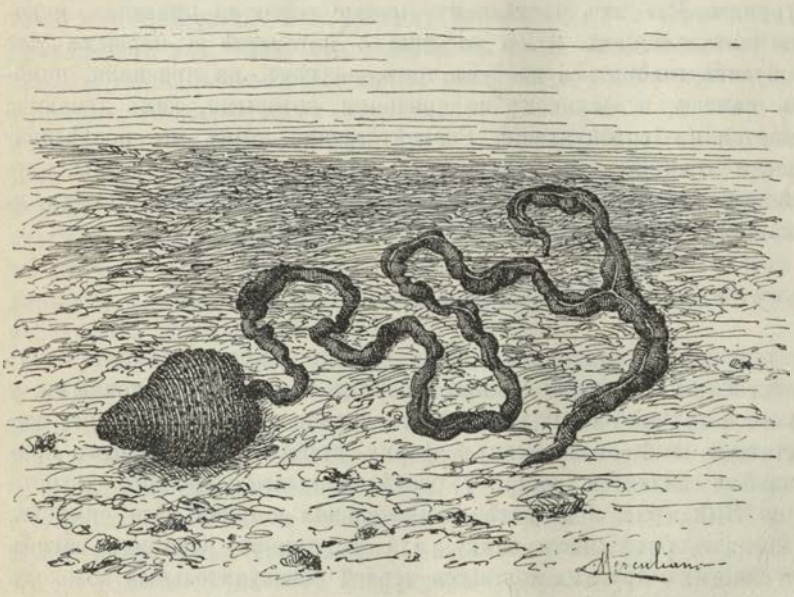


Рис. 303. Самка Bonellia viridis Rol. Приб. 1/2 натур. велич.

Для овладѣванія самками имѣетъ также значеніе величина самца, но отношенія въ величинѣ между полами вообще очень разнообразны. Гораздо чаще самцы бываютъ меньше самокъ, и это различіе можетъ доходить до того, что самецъ является сравнительно съ самкою карликомъ. Такъ, у звѣздчатаго червя Bonellia (рис. 303) многочисленные самцы, лишь въ 1—2 м.м. длиною, съ кишечникомъ, лишеннымъ ротового и заднепроходнаго отверстій, сначала паразитируютъ въ глоткѣ самокъ, а послѣ достиженія ею половой зрѣлости въ половыхъ протокахъ ея. У многихъ паразититеческихъ или неподвижно-прикрѣпленныхъ низшихъ ракообразныхъ изъ усоногихъ, веслоногихъ и равноногихъ также существуютъ карликовые самцы, живущіе на самкахъ. Самцы паукообразныхъ бываютъ часто значительно меньше самокъ; напр., у собачьего клеща (Ixodes reduvius L.) самка въ 3—4 раза больше самца, у нѣкоторыхъ пауковъ, какъ у Thomisus citreus Geer,—въ 10 разъ, а у тропическаго крестовика, Nephila imperialis Dol., даже въ 12 разъ больше и въ 1350 разъ тяжелѣе. Также у насѣкомыхъ въ общемъ самки превосходятъ своими размѣрами самцевъ: это замѣчается у прямокрылыхъ, вшей, блохъ, бабочекъ и наѣздниковъ; у червецовъ, муравьевъ, нѣмки (Mutilla) и близкихъ къ ней родовъ самцы бываютъ часто вдвое меньше самокъ; у шелкопряда Aglia tau L. самка имѣетъ въ размахѣ 90 м.м., а самецъ только 57 м.м. Самцы мягкотѣлыхъ въ общемъ также меньше самокъ, и иногда очень значительно; такъ, у одного морского брюхоногаго, Lacuna pallidula da Costa самецъ имѣетъ въ длину 4 м.м, а самка 13, у одного головоногаго, Ocythoë tuberculata Raf. самка 28 см., а самецъ только 3 см. Тѣмъ болѣе является удивительнымъ, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ самцы имѣютъ болѣе крупные размѣры. У кровяного двурота (Schistosomum

haematobium Bilh.) самецъ кажется массивнѣе самки (рис. 304). Изъ ракообразныхъ самцы Branchipus grubei Dyb. имѣютъ 30 м.м. въ длину, а самки 22; самцы бокоплавовъ и водяныхъ мокрицъ вообще бываютъ больше самокъ; самцы американскихъ омаровъ всегда бываютъ тяжелѣе самокъ,—максимальный вѣсъ ихъ 11 кил., а самокъ 8, 5. Изъ нашихъ пауковъ только у водяного паука (Argyroneta aquatica Cl.) самцы больше самокъ (отношеніе въ величинѣ половъ равно 5 : 3). Изъ насѣкомыхъ болѣе значительная величина самца встрѣчается чаще у жуковъ, напр., у жуковъ-оленей и у пластинчатоусыхъ (самецъ жука-геркулеса имѣетъ въ длину 15 сант., а самка 9). Самцы превосходятъ самокъ и у нѣкоторыхъ бабочекъ: такъ, у пестрянки Syntomis phegea L. величина самца относится къ величинѣ самки, какъ 6 : 5.

Изъ позвоночныхъ самцы рыбъ обыкновенно меньше самокъ, у угрей даже вдвое. Исключеніе, повидимому, представляетъ Polyacanthus. Тоже надо сказать и о земноводныхъ, изъ которыхъ только у пятнистой саламандры вѣсъ самца и самки одинаковы; примѣрами могутъ служить гребенчатый тритонъ (♂—6,7 гр., ♀—8,8 гр.), древесная лягушка (♂—4.5 гр., ♀—6 гр.), водяная лягушка (♂—36 гр., ♀—61 гр.) и въ особенности обыкновенная жаба (♂—46 гр., ♀—124 гр.). Изъ пресмыкающихся самцы меньше самокъ у черепахъ и особенно у змѣй; наоборотъ, у ящерицъ они крупнѣе: у живородящей европейской ящерицы (Lacerta vivipara Iacq.) немногимъ, у прыткой ящерицы (L. agilis L.) нѣсколько болѣе, особенно же у большихъ южно-европейскихъ видовъ, затѣмъ,—у агамъ и легуановъ. Изъ птицъ только у хищныхъ самцы обыкновенно бываютъ значительно меньше самокъ (у ястреба-перепелятника ♂—134 гр., ♀—250 гр., у сапсана ♂—555 гр., ♀—1052 гр.), у прочихъ же они — крупнѣе (напр., у черной вороны ♂—520 гр., ♀—350 гр.) особенно у полигамныхъ видовъ, какъ у куриныхъ и страусовъ. У млекопитающихъ величина половъ весьма различна; примѣръ болѣе крупныхъ самокъ представляютъ землеройка (Crocidura aranea Wagn. ♂—8,7 гр.,—9,9 гр.) и обыкновенный нетопырь (Vespertilio murinus Schreb. ♂—18 гр., ♀—30 гр.); у бѣлокъ полы примѣрно одинаковы, у лѣсной мыши превосходятъ самцы, точно также какъ и въ отрядѣ хищныхъ и особенно у полигамныхъ формъ, у парнокопытныхъ, ластоногихъ и у зубастыхъ китообразныхъ; у нерпухъ сѣкачи (самцы) бываютъ въ шесть разъ тяжелѣе самокъ, у кашалотовъ самцы вдвое длиннѣе самокъ, но у беззубыхъ китовъ самки больше самцовъ.

Рис. 304. Schistosomum haematobium Bilh.—раздѣльнополый сосальщикъ; широкій самецъ носитъ съ собою круглую самку въ продольномъ желобкѣ, происходящемъ отъ изгибанія его тѣла.

β) Органы борьбы самцовъ изъ-за обладанія самками.

Насколько часто самцы обладаютъ особенностями, служащими для схватыванія самокъ, на столько рѣдко встрѣчаются у нихъ органы борьбы изъ-за обладанія самками. У низшихъ группъ животныхъ они совершенно отсутствуютъ, и о такой борьбѣ можно говорить только у ракообразныхъ, насѣкомыхъ и позвоночныхъ. Всегда ли, однако, имѣетъ мѣсто при этомъ дѣйствительная борьба «изъ-за самокъ» или просто повышенная раздражимость вслѣдствіе полового возбужденія, едва ли можно сказать достовѣрно; мы склоняемся скорѣе въ пользу второго. Это представляется болѣе вѣроятнымъ, если вспомнить о нападеніяхъ возбужденныхъ самцовъ вообще на другихъ животныхъ,—напр., оленей или даже глухарей на человѣка. У насѣкомыхъ борьбу самцовъ наблюдали сра-

внительно рѣдко, именно, у нѣкоторыхъ пчелъ, какъ у Anthophora pilipes Fab. и у Osmia, а также у нѣкоторыхъ жуковъ; драки самцовъ жука-оленя всѣмъ извѣстны, и нерѣдко случается находить этихъ жуковъ съ слѣдами отъ пораненій челюстями противника; наблюдались также драки самцовъ у священныхъ копровъ (Ateuchus sacer L.), у одного калоѣда (Sisyphus schäfferi L.) и у головача (Lethrus apterus). Наоборотъ, у позвоночныхъ драки самцовъ обычное явленіе. Мы встрѣчаемъ ихъ у многихъ рыбъ, кладущихъ икру въ одиночку, напр., у лососей или у забіяки (Betta pugnax Cant.). У земноводныхъ борьбы самцовъ, повидимому, не существуетъ, зато пресмыкающіяся въ періодъ спариванія дѣлаются весьма воинственными; даже неповоротливые хамелеоны дерутся съ ожесточеніемъ. У птицъ и млекопитающихъ борьба самцовъ очень распространена.

Спеціальныя орудія борьбы, хотя и встрѣчаются у самцовъ тамъ и сямъ, но не особенно часто. Увеличенная клешня самцовъ десятиногихъ раковъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ, можетъ быть, служитъ для нападенія, но въ другихъ случаяхъ она становится настолько массивною, что ракъ не можетъ пользоваться ею, какъ орудіемъ борьбы: напр., у крабовъ изъ рода Uca она превосходитъ своею величиною все тѣло рака; въ этомъ случаѣ на нее надо смотрѣть скорѣе, какъ на «украшеніе» самца. Рога самцовъ жука оленя служатъ орудіями борьбы, но самки своими короткими челюстями кусаются гораздо чувствительнѣе самцовъ; у головача на верхнихъ челюстяхъ сидитъ большой, направленный книзу, изогнутый отростокъ. У позвоночныхъ спеціальные органы борьбы также не очень распространены: мы ихъ совсѣмъ не находимъ у рыбъ, земноводныхъ, пресмыкающихся. Изъ птицъ самцы глухарей отличаются отъ самокъ болѣе сильнымъ клювомъ, а пѣтухи отъ куръ своими шпорами. У млекопитающихъ за орудія борьбы самцовъ считаются болѣе развитые зубы, напримѣръ бивни кабана и кабарги, бивни слона и нарвала, клыки жеребцовъ и оленей, а также рога парнокопытныхъ. Но очень часто эти орудія, благодаря чрезмѣрному развитію ихъ, становятся мало пригодными для борьбы: бивни самцовъ бабируссы загнуты кверху и назадъ спирально, такъ что конецъ ихъ не выдается; точно также бивни мамонта, вслѣдствіе своего изгиба, были мало пригоднымъ орудіемъ борьбы; рога благороднаго оленя, снабженные многочисленными отростками, менѣе удобны для нападенія, чѣмъ рога безъ отростковъ; если старый олень случайно вооруженъ такими простыми рогами, то онъ наноситъ ими страшныя раны, и охотники боятся встрѣчи съ этихъ «опаснымъ» оленемъ. Хотя во время драки животныя и пользуются перечисленными орудіями, но исходъ борьбы зависитъ не отъ примѣненія ихъ, а отъ силы противниковъ. Поэтому часто приходится смотрѣть на нихъ, какъ на «украшенія». Такимъ образомъ, отъ спеціальныхъ орудій, служащихъ самцамъ для борьбы изъ-за самокъ, послѣ всего сказаннаго остается очень немного.

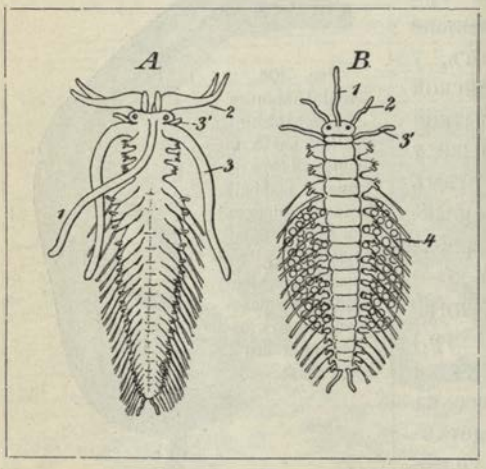


Рис. 305. Самецъ (*A*) и самка (*B*) Autolytus varians Verrill. *1* спинные усики, *2* боковые усики, *3* и *3'* спинной и брюшной cirrus'ы усиковъ, 4 яйцевой мѣшекъ. По Меншу.

7) Органы, служащіе для отыскиванія самокъ.

Вторичные половые признаки, служащіе самцамъ для отыскиванія самокъ, очень распространены: это органы обонянія и зрѣнія. У водяныхъ животныхъ органы, воспринимающіе химическія раздраженія (объ органахъ обонянія по отношенію въ водянымъ животнымъ, едва ли можно говорить), помѣщаются главнымъ образомъ на усикахъ. Усики у самцовъ кольчатого червя Autolytus (рис. 305) гораздо сильнѣе развиты, чѣмъ у

самокъ. У ракообразныхъ на обѣихъ парахъ усиковъ находятся цилиндрическіе, нѣжные органы, называемые прозрачными мѣшечками или чувствительными колбочками; у самцовъ они часто бываютъ болѣе многочисленны, чѣмъ у самокъ, благодаря тому, что или усики ихъ больше, или сами колбочки расположены тѣснѣе и сильнѣе развиты. Такъ, у самцовъ группы Cumacea жгутикъ второй пары усиковъ достигаетъ длины тѣла, а у самокъ укороченъ; у самцевъ Nebalia этотъ жгутикъ состоитъ изъ 80 члениковъ, а у самокъ только изъ 12—17. Увеличеніе числа и длины чувствительныхъ колбочекъ на усикахъ самцовъ особенно замѣтно у листоногихъ раковъ и ракушниковыхъ. У насѣкомыхъ на усикахъ помѣщаются органы обонянія. У самцовъ усики очень часто бываютъ значительно длиннѣе, чѣмъ у самокъ, или ихъ поверхность бываетъ увеличена, благодаря утолщенію или расширенію отдѣльныхъ члениковъ. У богомоловъ, напр., усики самца достигаютъ длины тѣла, а у самки вдвое короче его; усики самца мотыля (Chironomus plumosus L.) состоятъ изъ 14 члениковъ, усики самки—только изъ 7; замѣтно удлиннены усики у самцовъ осъ и жуковъ-дровосѣковъ; у самцовъ моли Adela degeerela L. усики втрое длиннѣе переднихъ крыльевъ, а у самокъ гораздо короче. Очень часто при расширеніи отдѣльныхъ члениковъ усиковъ, ради увеличенія ихъ поверхности и вмѣстѣ съ тѣмъ ради увеличенія числа располагающихся на нихъ органовъ обонянія, на членикахъ образуются выросты или придатки, и усики получаютъ пилообразную, гребенчатую, перистую и т. п. форму. Такъ, напр., у пластинчатоусыхъ жуковъ булава на концѣ усиковъ составлена изъ пластинокъ, стоящихъ поперечно къ длинѣ усика; у самцовъ майскаго жука въ пластинки превратились 7 конечныхъ члениковъ, а у самокъ только 6, и кромѣ того у самцовъ они гораздо шире и вдвое длиннѣе; соотвѣтственно этому на листоватой булавѣ усиковъ самцовъ помѣщается около 50000 отдѣльныхъ органовъ чувствъ, а у самокъ только 8000. Гребенчатые усики у насѣкомыхъ встрѣчаются очень часто: такъ, у самцовъ южно-европейскаго представителя семейства богомоловъ, Empusa egena Charp. они двурядно-гребенчатые, у самокъ просто гребенчатые; у самцовъ многихъ бабочекъ особенно шелкопрядовъ и пяденицъ двурядно-гребенчатые усики, а у самокъ только зазубренные; самцы комаровъ (Culicidae и Chironomidae) отличаются пушистыми усиками, у самокъ же усики покрыты болѣе рѣдкими щетинками; самцы нѣкоторыхъ пилильщиковъ (напр., Lophyrus) и нѣкоторыхъ жуковъ (изъ семейства щелкуновъ и др.) также отличаются отъ самокъ перистыми или двурядно-гребенчатыми усиками.

Болѣе сильное развитіе органовъ зрѣнія самцовъ сравнительно съ органами зрѣнія самокъ наблюдается только у насѣкомыхъ, но среди нихъ встрѣчается нерѣдко. Изъ прямокрылыхъ болѣе крупные, чѣмъ у самокъ, сложные глаза мы находимъ у самцовъ Proscopia radula Klg. Замѣчательно различіе въ глазахъ самцовъ и самокъ у свѣтляка (Lampyris splendidula L.): у летающихъ самцовъ въ каждомъ глазу 2500 фасетокъ, а у безкрылой самки только 300. Подобная же разница, только не такая рѣзкая, замѣчается и у нѣкоторыхъ другихъ жуковъ, напр., у корнеѣда (Rhizotrogus solstitialis L., ♂—3700, ♁—2700) или у тополеваго дровосѣка (Saperda carcharias L., ♂—2200, ♁—1775). О громадныхъ, раздѣленныхъ на двое глазахъ самцовъ поденокъ мы будемъ говорить еще ниже. Изъ мухъ болѣе крупные глаза, сталкивающіеся на темени, мы встрѣчаемъ у самцовъ нѣкоторыхъ мошекъ (Bibionidae, напр., у Bibio marci L., Dilophus vulgaris Meig.), затѣмъ, у Beris, у самцовъ толкунчиковъ (Empis) и у самцовъ цѣлаго ряда сирфидъ (Syrphidae). У трутней, представляющихъ самцовъ пчелъ, глаза сходятся на темени, у матки-же и рабочихъ пчелъ—раздѣлены широкимъ промежуткомъ.

Среди позвоночныхъ неизвѣстны примѣры болѣе сильнаго развитія органовъ чувствъ самцовъ сравнительно съ самками. Самцы и самки здѣсь одинаково развиты какъ въ отношеніи органовъ обонянія, такъ и въ отношеніи органовъ зрѣнія. Органы чувствъ здѣсь, вообще, достигаютъ своего высшаго развитія и нѣтъ необходимости въ еще большемъ совершенствованіи ихъ въ цѣляхъ размноженія. Только у самцовъ угрей глаза нѣсколько больше, чѣмъ у самокъ и вырастаютъ еще сильнѣе въ то время, когда самецъ

Рис. 306. Пядяница обдирало (Hibernia defoliaria L.) Самецъ—летѣтъ а безкрылая самка сидитъ на вѣткѣ.

достигаетъ въ морѣ половой зрѣлости; но вѣроятно и глаза самокъ также увеличиваются въ морской глубинѣ.

Самцы вообще являются болѣе подвижными, чѣмъ самки, и съ цѣлью размноженія отыскиваютъ ихъ, особенно если передвиженію самокъ что-либо препятствуетъ. Такою помѣхою у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ служитъ тяжесть яицъ, и часто самки, напримѣръ, изъ бабочекъ у шелкопрядовъ и пяденицъ, неохотно летаютъ. Это ведетъ нерѣдко даже къ уменьшенію или атрофіи крыльевъ самокъ. Такъ самки лапландскаго таракана (Ectobia lapponica L.) обладаютъ короткими, а самцы длинными крыльями; также у богомола (Mantis religiosa L.) крылья самцовъ длиннѣе; у червецовъ самцы-крылаты, а самки совсѣмъ не имѣютъ крыльевъ. Атрофія крыльевъ у бабочекъ наблюдается нерѣдко: мы находимъ ее у психидъ (Psychidae), у нѣкоторыхъ шелкопрядовъ (напр. Orgyia) и пяденицъ (напр. Cheimatobia, Hibernia, рис. 306 и стран. 60), у совки Agrotis fatidica Hb. и у нѣкоторыхъ Microlepidoptera (напр., Acentropus niveus Ol.). Изъ перопончатокрылыхъ самки безкрылы у нѣмокъ (Mutilla); изъ жуковъ у свѣтляковъ (Lampyris), а также обыкновенно у видовъ Ptinus. Но, съ другой стороны, есть примѣры когда крылья наоборотъ исчезаютъ у самцовъ, а сохраняются у самокъ, какъ напр., у веснянки Taeniopteryx trifasciata Pict, у трипса Thrips cerealium Halid и у орѣхотворки Blastophaga grossorum Grav.

б) Особенности самцовъ, служащія для «возбужденія самокъ».

Значительная часть вторичныхъ половыхъ признаковъ самцовъ съ большимъ или меньшимъ вѣроятіемъ принимается за приспособленіе, служащее для возбужденія самокъ и для того, чтобы побудить ихъ къ акту размноженія. Сравнительно съ другими признаками у высшихъ животныхъ они встрѣчаются чаще, и у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ являются даже почти единственными вторичными половыми признаками. У низшихъ животныхъ мы ихъ совсѣмъ не встрѣчаемъ, напр., у червей и низшихъ ракообразныхъ. Что касается высшихъ ракообразныхъ, то уже раньше упоминалось объ массивной клешнѣ краба Uca, которую можно считать за «украшеніе» самца. Очень часто эти приспособленія встрѣчаются у насѣкомыхъ. Мы раздѣляемъ ихъ по органамъ чувствъ, на которые они дѣйствуютъ: на глаза дѣйствуютъ пластическіе признаки и окраска, на органы обонянія секретъ, выдѣляемый разными железами самца, на органы слуха звуковые аппараты.

Пластическія отличія самцовъ, вообще говоря состоятъ въ болѣе сильномъ развитіи нѣкоторыхъ органовъ и въ образованіи придатковъ и выростовъ на тѣлѣ, не существующихъ или едва намѣченныхъ у самокъ. О болѣе сильномъ развитіи клешни у деся-

тиногихъ раковъ уже упоминалось; у самцовъ водяныхъ клещей изъ рода Arrhenurus задняя половина тѣла имѣетъ странную форму съ различными придатками (рис. 316), а у самцовъ сѣнокосца Phalangium cornutum L. второй членикъ челюстныхъ щупалецъ вытянутъ кверху въ видѣ длиннаго рога. Пластическія отличія половъ часто встрѣчаются у насѣкомыхъ. Клешня на концѣ брюшка уховертокъ у самцовъ сильнѣе, вдвое длиннѣе, съ болѣе многочисленными зубцами и иначе изогнута, чѣмъ у самокъ; у самцовъ поденокъ хвостовыя нити гораздо длиннѣе хвостовыхъ нитей самокъ. Самцы нѣкоторыхъ перепончатокрылыхъ (Anthidium, Bembex и др.) снабжены выростами въ видѣ брюшной на шиповъ сторонѣ. У многихъ бабочекъ самцы отличаются болѣе узкими и болѣе длинными крыльями,— признакъ, указывающій, быть можетъ, на лучшее развитіе ихъ органовъ полета. Очень распространены пластическіе признаки самцовъ у жуковъ: громадныя верхнія челюсти жуковъ-оленей и близкихъ формъ, рога жука-носорога (Oryctes) и подобные же выросты у очень многихъ другихъ пластинчатоусыхъ (напр., у Xylotrupes gideon L., рис. 315), вотъ наиболѣе извѣстные изъ этихъ признаковъ. Челюсти бываютъ удлиннены у самцовъ многихъ дровосѣковъ. У нѣкоторыхъ видовъ рода Clythra самцы имѣютъ болѣе крупныя челюсти и голову, а у самцовъ рода Bledius на грудномъ щиткѣ часто находится направленный впередъ рогъ.

Пластическіе половые признаки нерѣдко встрѣчаются у рыбъ. Напр., у самцовъ нѣкоторыхъ рыбъ плавники бываютъ крупнѣе, чѣмъ у самокъ; таковы макроподы (Polyacanthus), Geophagus gymnogenus и Callionymus lyra. У самцовъ нѣкоторыхъ панцырныхъ сомовъ (напр., у Chaetostomus) около рта сидятъ волосовидныя щетинки или же сильнѣе развиты панцырные щитки на брюхѣ. Самцы многихъ скатовъ отличаются отъ самокъ болѣе сильнымъ развитіемъ кожныхъ зубовъ и формою зубовъ ротовой полости. Самцы многихъ легуановъ и агамъ (напр., Draco, табл. 5) отличаются бросающимися въ глаза кожными выростами, складками и гребнями, а у самцовъ хамелеоновъ на головѣ нерѣдко бываютъ рогообразные наросты и т. п. образованія (табл. 14). У самцовъ черепахъ хвостъ длиннѣе, чѣмъ у самокъ. Конечно, сюда же надо отнести и большую длину головы и шеи и болѣе сильное развитіе заднихъ ногъ у самцовъ ящерицъ. Пластическіе признаки самцовъ у птицъ безконечно разнообразны: стоитъ только сравнить пѣтуха съ курицей, самцовъ и самокъ фазана или глухаря и тетерева, или самцовъ райской птицы и колибри съ ихъ самками! Мы находимъ здѣсь разнообразныя перья, служащія для украшенія, значительной длины и удивительной формы на головѣ, шеѣ, хвостѣ, крыльяхъ, въ видѣ хохловъ, воротниковъ, зеркалецъ и т. п., а также—мясистые гребни, кожистые придатки и даже надувающіеся мѣшки, какъ напр., у американскаго степного тетерева (Tetrao cupido L.). У млекопитающихъ отличіемъ самцовъ часто служитъ сильное развитіе волосъ; вспомнимъ о гривѣ львовъ, оленей и павіановъ, о болѣе пушистомъ хвостѣ у котовъ, о развитіи у самцовъ бороды и щетины на спинѣ. У самцовъ хохлачей (Cystophora cristata Nilss.) на лбу находится кожный мѣшокъ, который можетъ надуваться изъ носа и надвигаться на голову въ видѣ шапки, а самцы морскихъ слоновъ (Mocrorhinus) могутъ въ два раза удлиннять свой хоботъ, достигающій у нихъ 30—40 с. м. длины. Рога бываютъ часто только у самцовъ, какъ напр., у овецъ и нѣкоторыхъ антилопъ, или же они у самцовъ—сильнѣе развиты, какъ у нѣкоторыхъ другихъ антилопъ и у козловъ. Самцы млекопитающихъ могутъ отличаться также болѣе сильнымъ развитіемъ отдѣльныхъ зубовъ, особенно рѣзцовъ и клыковъ (примѣръ: нарвалъ, Monodon monoceros L.), которые служатъ, конечно, орудіемъ защиты и нападенія (см. раньше).

Совершенно особый интересъ представляютъ пластическіе признаки, появляющіеся у самцовъ въ періодъ спариванія и затѣмъ снова исчезающіеся. Къ нимъ относятся у рыбъ утолщенія кожи и странное разростаніе въ видѣ крючка нижней челюсти у самцовъ форели, лосося (рис. 307) и паліи, а также сыпь въ формѣ твердыхъ бородавочекъ, появляющаяся у многихъ карповыхъ рыбъ и особенно замѣтная у Leuciscus virgo Heck. Подобными же признаками обладаютъ изъ земноводныхъ нѣкоторые тритоны; на спинѣ

ихъ самцовъ къ періоду спариванія выростаетъ складка кожи въ видѣ гребня; у гребенчатаго тритона (рис. 298) этотъ спинной гребень имѣетъ зубчатый край. У самцовъ тритона Molge palmata Schneid. одновременно развивается между пальцами заднихъ ногъ плавательная перепонка. Къ періодическимъ пластическимъ признакамъ относятся украшенія изъ перьевъ у нѣкоторыхъ птицъ, какъ, напр., воротникъ самцовъ турухтановъ (Machetes pugnax L., табл. 10). Въ извѣстномъ смыслѣ къ нимъ можно относить и рога оленей. За исключеніемъ одного сѣвернаго оленя, они развиваются только у самцовъ, и послѣ періода спариванія сбрасываются. Отпаденіе роговъ происходитъ вслѣдствіе того, что въ основаніи ихъ, благодаря дѣятельности клѣтокъ, растворяющихъ кость, такъ называемыхъ, остеокластовъ, появляется поперечный разрывъ костной ткани.

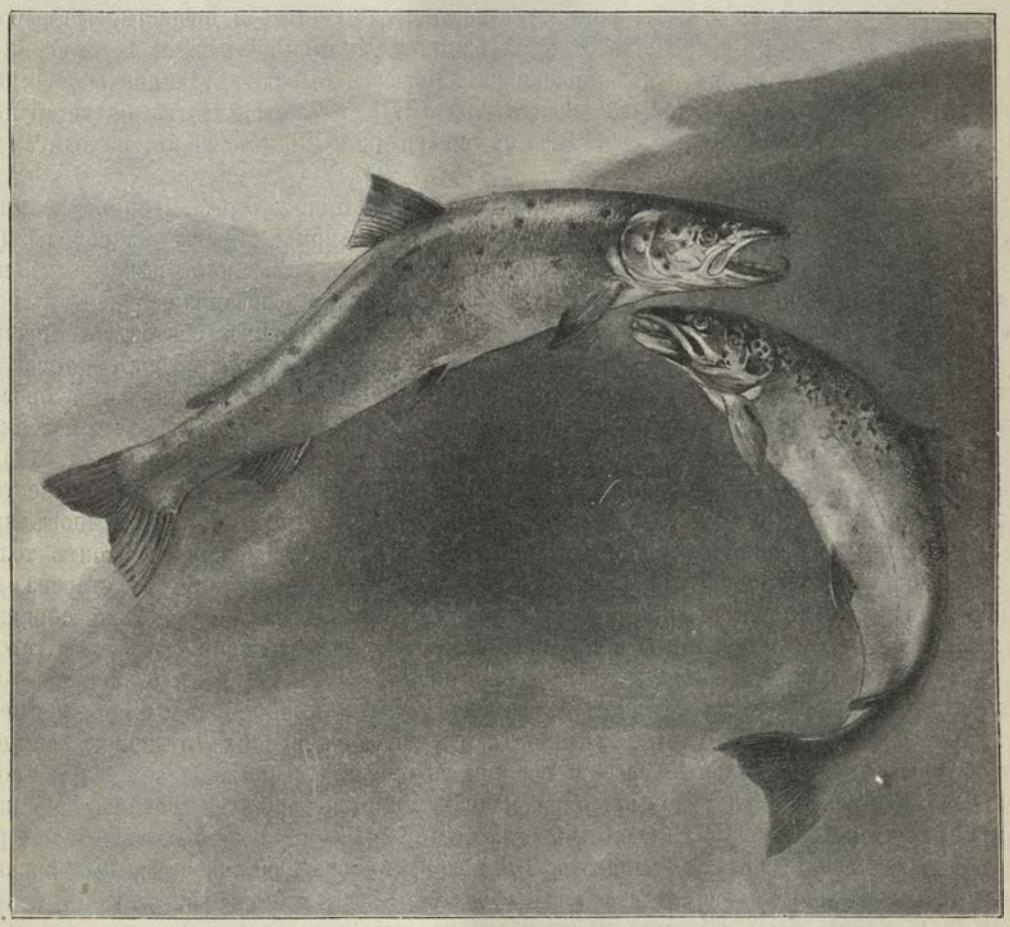


Рис. 307. Дерущіеся самцы лососей (Salmo salar L.).

Послѣ отпаденія роговъ рана быстро заростаетъ окружающей кожею, и на ихъ мѣстѣ образуется вздутіе изъ соединительной ткани, въ которомъ затѣмъ развиваются новые рога: внутри вздутія начинается процессъ окостенѣнія, распространяющійся отъ основанія его къ вершинѣ. Когда рога вполнѣ разовьются, кожа на нихъ засыхаетъ и сходитъ съ нихъ лоскутами, при чемъ олень самъ сдираетъ ее о стволы и вѣтви деревьевъ (рис. 308), такъ образуются новые рога.

Очень часто самцы отличаются отъ самокъ болѣе яркою окраскою. У краснокрылой кобылки (Psophus stridulus L.) спинка самцовъ черная, а самокъ бурая. У самцовъ многихъ видовъ стрекозъ (Libellula) брюшко свѣтлѣе, чѣмъ у самокъ. У самцовъ обыкновенной лютки (Calopteryx virgo L.) крылья—темно-синія, а у самокъ буровато-

коричневыя. Крылья самцовъ скорпіоницы (Panorpa communis L.) разукрашены темными поперечными полосками, а самокъ только темными пятнышками. У многихъ бабочекъ самцы имѣютъ блестящую окраску, какъ напр., чудныя тропическія бабочки изъ родовъ Ornithoptera и Morpho; изъ бабочекъ нашей фауны самцы авроры (Anthocharis cardamines L.) отличаются отъ самокъ оранжевымъ пятномъ на переднихъ крыльяхъ; у нѣкоторыхъ лиценъ (Licaena) самцы блестящіе голубые, а самки бурыя или черныя; у Aglia tau L. самцы желто-коричневые, самки коричневато-бѣлыя; у самцовъ сосновой пяденицы (Fidonia piniaria L.) крылья шоколадно-коричневыя съ бѣлымъ, а у самокъ просто ржаво-коричневыя; заднія крылья у самцовъ совки восклицательной (Agrotis exclamationis L.) бѣлыя, а у самокъ буровато-сѣрыя. Также у многихъ перепончатокрылыхъ самцы окрашены иначе, чѣмъ самки, но, разумѣется, не всегда свѣтлѣе. Наоборотъ, среди жуковъ болѣе яркая окраска самцовъ встрѣчается не часто.

Рис. 308. **Самецъ дикой козы, сдирающій кожу съ роговъ.**

Изъ позвоночныхъ животныхъ болѣе красивая, часто роскошная окраска самцовъ особенно часто наблюдается у птицъ, и самые рѣзкіе примѣры такой разницы въ окраскѣ представляютъ куриныя птицы, райскія и колибри. У млекопитающихъ разница въ окраскѣ самцовъ и самокъ хотя и наблюдается, но не такъ часто. Наоборотъ, у пресмыкающихся, а именно у ящерицъ и змѣй самцы нерѣдко отличаются яркою окраскою. Періодически развивающеюся ко времени спариванія яркою окраскою отличаются самцы нѣкоторыхъ рыбъ, кладущихъ икру въ одиночку, и нѣкоторыхъ земноводныхъ; таковы изъ рыбъ колюшки, горчаки (Rhodeus amarus Bl.), лососи, макроподы (Polyacanthus), изъ морскихъ рыбъ, особенно губачи (Labiidae), колбневыя (Gobiidae) и др. Изъ земноводныхъ у самцовъ гребенчатаго тритона бока тѣла въ брачномъ нарядѣ отливаютъ серебристымъ блескомъ, а у альпійскаго тритона (Molge alpestris Laur.) спина и бока

становятся лазоревыми, а брюхо огненно-оранжевымъ. Такое измѣненіе въ окраскѣ ко времени спариванія извѣстно и у пресмыкающихся: такъ, у одной стѣнной ящерицы спина самца дѣлается мѣдно-коричневою, на бокахъ выступаютъ голубыя пятна, а брюхо становится изъ блѣдно-красноватаго ярко-оранжево-краснымъ. Брачное опереніе птицъ лишь въ рѣдкихъ случаяхъ развивается путемъ выростанія весною новыхъ перьевъ, какъ у кукушки, удода, водяного пастушка или у нашихъ славокъ, обыкновенно же окраска становится лишь интенсивнѣе, благодаря, напримѣръ, отпаденію тускло окрашенныхъ краевъ опахалъ перьевъ.

Выдѣленій, которыя бы дѣйствовали на органы химическаго чувства самокъ, мы не встрѣчаемъ ни у самцовъ водяныхъ членистоногихъ, ни у самцовъ водяныхъ позвоночныхъ. Однако, отрицать ихъ вполнѣ у этихъ животныхъ мы не можемъ; по крайней мѣрѣ, у самцовъ американскаго тритона Molge viridescens Raf., котораго часто держатъ въ акваріумахъ, сзади глаза находится ямка съ железистымъ аппаратомъ, интенсивно работающимъ въ періодъ спариванія, тогда какъ у самокъ этотъ аппаратъ остается рудиментарнымъ. Наоборотъ, у самцовъ наземныхъ членистоногихъ и позвоночныхъ часто замѣчается запахъ въ періодъ спариванія, и извѣстны органы, производящіе его. Наиболѣе извѣстные примѣры представляютъ бабочки: если потереть между пальцами крылья самца брюквенницы (Pieris napi L.), то ощущается запахъ, напоминающій запахъ мелиссиноваго спирта. Онъ идетъ отъ своеобразныхъ чешуекъ, называемыхъ перистыми (рис. 309 A), изъ которыхъ каждая стоитъ въ соединеніи съ одной железистой клѣткой и которыя разсѣяны по всей верхней поверхности крыльевъ. Такія пахучія чешуйки различной формы (отличаютъ именно восемь формъ ихъ) и пучки волосовидныхъ чешуекъ, называемые пахучими кисточками, очень распространены у бабочекъ и различнымъ образомъ расположены. Пахучія чешуйки или распредѣлены равномѣрно по верхней поверхности крыльевъ, какъ у бѣлянокъ и лиценъ, или соединены группами въ видѣ пахучихъ пятенъ, какъ у нѣкоторыхъ желтянокъ (Colias) и у видовъ Thecla, или спрятаны въ краевой оберткѣ крыльевъ (у Syrichthus malvae L. и нѣкоторыхъ папиліонидъ) и въ особыхъ крыловыхъ карманахъ, предохраняющихъ отъ быстраго улетучиванія изъ нихъ пахучаго вещества (какъ у перламутреницы царскаго плаща, Argynis paphia L., у сумеричницы Hesperia comma L. и у данаидъ, рис. 310 C). Пахучія кисточки изъ волосковъ находятся, напр., на заднихъ крыльяхъ у Zeuxidia; онѣ могутъ находиться также и на ногахъ: на переднихъ ногахъ онѣ расположены у нѣкоторыхъ орденскихъ лентъ (Catocala fraxini L., nupta L., electa Bkh.) и у совки Pechipogon barbalis L., на среднихъ ногахъ у нѣкоторыхъ Erebidae, на заднихъ у Syrichthus malvae L.

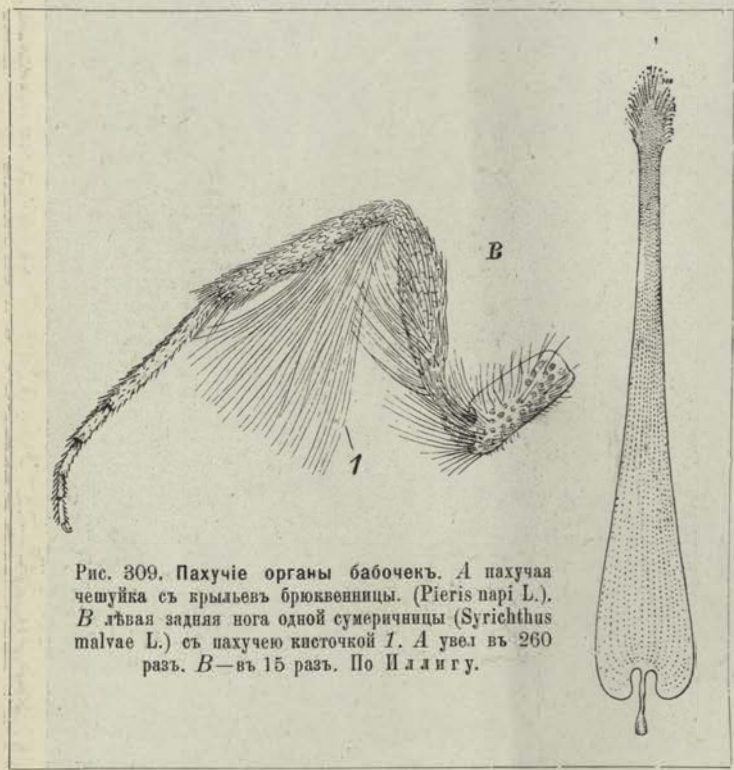


Рис. 309. Пахучіе органы бабочекъ. *A* пахучая чешуйка съ крыльевъ брюквенницы. (Pieris napi L.). *B* лѣвая задняя нога одной сумеричницы (Syrichthus malvae L.) съ пахучею кисточкой *1*. *A* увел въ 260 разъ. *B*—въ 15 разъ. По Иллигу.

(рис. 309 *B*); у одного тонкопряда (Hepialus hectus L.) голени заднихъ ногъ, на которыхъ помѣщается пахучій аппаратъ, даже изогнуты внутрь, чтобы прятаться въ спокойномъ состояніи въ боковые карманы брюшка для защиты отъ улетучиванія запаха. У мертвой головы (Acherontia atropos L.) и у вьюнковаго и сиреневаго бражниковъ (Sphinx convolvuli L. и Sph. ligustri L.) пахучія кисточки скрываются въ боковыхъ карманахъ двухъ первыхъ брюшныхъ сегментовъ, а у нѣкоторыхъ данаидъ онѣ могутъ временно высовываться изъ конца брюшка (рис. 310, A и B). Запахъ, вырабатываемый этими органами, бываетъ иногда пріятнымъ для насъ,—напримѣръ, мускусный запахъ бражниковъ, ароматъ, напоминающій землянику, у Hepialus или запахъ ванили южно-американской Dicenna xantho, а иногда—непріятнымъ, какъ напр., запахъ летучихъ мышей у Thecla atys Esp. и у Prepona laertes; въ нѣкоторыхъ случаяхъ, наконецъ, мы его совсѣмъ не ощущаемъ, очевидно, благодаря своему недостаточно тонкому обонянію.

Пахучіе органы извѣстны также у самцовъ и другихъ отрядовъ насѣкомыхъ. У нашего чернаго таракана (Periplaneta orientalis L.,) и у близкихъ къ нему формъ (напр., у Aphlebia bivittata Brullé) они помѣщаются на спинкѣ брюшка самца и представляютъ пахучія щетинки, сидящія въ карманообразныхъ углубленіяхъ. У метлы Sericostoma personatum Mc. Lachl. такія же щетинки спрятаны въ углубленіи конечнаго членика челюстныхъ щупалецъ, которыя въ состояніи покоя прижимаются къ головѣ, чтобы запахъ напрасно не улетучивался. У сѣтчатокрылаго Isoscelipteron flavicorne на крыльяхъ самца М. Лахланъ нашелъ особыя чешуйки, которыхъ нѣтъ у самокъ и которыя онъ принимаетъ за пахучія. Изъ жуковъ, наконецъ, пучки пахучихъ щетинокъ найдены на нижней сторонѣ брюшка у самцовъ кожеѣда (Dermestes lardarius L.) и медляка (Blaps mortisaga L.). У паукообразныхъ—пахучихъ органовъ неизвѣстно.

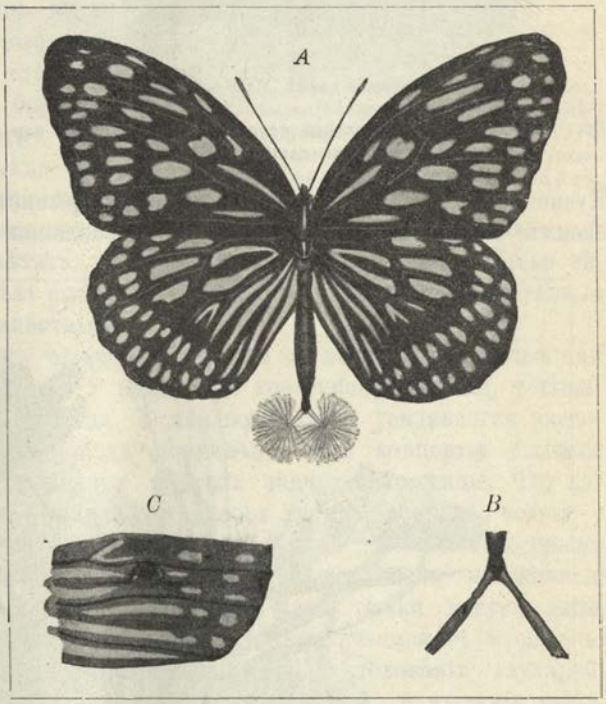


Рис. 310. *A* Самецъ Danais septentrionis B. съ выпущенными пахучими кисточками. *B* сложенныя, но еще не втянутые пахухіе кисточки. *C* пахучіе карманы на нижнихъ крыльяхъ Danais. По Дофлейну, путешеств. по Вост. Азіи.

Изъ позвоночныхъ пахучими органами обладаютъ пресмыкающіяся и въ особенности млекопитающія. Что касается птицъ, то, соотвѣтственно ихъ слабо развитому обонянію, пахучихъ органовъ у нихъ нѣтъ; можно указать только на мускусную утку (Biziura lobata Schaw.), живущую въ Австраліи, селезень которой лѣтомъ такъ сильно пахнетъ, что при приближеніи къ нему раньше слышишь запахъ, чѣмъ видишь самоё птицу. Мускусомъ пахнетъ секретъ подчелюстныхъ железъ самцовъ крокодила, выдѣляемый особенно въ періодъ спариванія. Пахучія железы возлѣ порошицы у самцовъ змѣй въ брачный періодъ бываютъ особенно дѣятельны. У самцовъ гардуна (Stellio) и самцовъ агамъ существуетъ рядъ анальныхъ поръ, которыхъ нѣтъ у самокъ и которыя представляютъ, вѣроятно, отверстія пахучихъ железъ; у самцовъ многихъ ящерицъ встрѣчаются железы на брюшной сторонѣ бедеръ; у нашей обыкновенной ящерицы онѣ у обоихъ половъ обычно даютъ ороговѣвшія клѣтки, но у самцовъ въ періодъ спариванія приготовляютъ желтый содержащій жиръ секретъ, имѣющій, конечно, и запахъ

У млекопитающихъ самцы довольно часто отличаются отъ самокъ железами, выдѣляющими сильно пахучій секретъ. Что касается европейскихъ млекопитающихъ, то достаточно будетъ вспомнить о железахъ позади роговъ у серны, о фіалковыхъ железахъ на хвостѣ лисы и волка и о пахучихъ карманахъ и пахучихъ железахъ летучихъ мышей. Сильнымъ мускуснымъ запахомъ отличаются самцы кабарги (Moschus moschiferus L.) и овцебыка (Ovibos moschatus Blainv), за что послѣдній и называется мускуснымъ быкомъ. Но въ большинствѣ случаевъ у млекопитающихъ подобными железами снабжены бываютъ оба пола одинаково.

Рис. 311. Стрекочущій полевой сверчокъ передъ своей норкой (Gryllus campestris L.).

Теперь остановимся еще на такихъ звуковыхъ аппаратахъ, которые или свойственны однимъ самцамъ, или, по крайней мѣрѣ, развиты у нихъ сильнѣе, чѣмъ у самокъ. Изъ насѣкомыхъ извѣстными музыкантами являются самцы кузнечиковъ, саранчевыхъ и сверчковъ. Кузнечики и сверчки производятъ свое отрывистое стрекотаніе треніемъ другъ о друга своихъ надкрылій (рис. 311). Одна сильная жилка верхняго надкрылья—у кузнечиковъ праваго, у сверчковъ лѣваго—покрыта снизу зазубринками и превращена въ смычекъ, который трется объ «стрекочущее ребрышко» нижняго надкрылья. Надкрылья полевого сверчка во время стрекотанія его дѣлаютъ 6—8 движеній въ ту и другую сторону

Рис. 312. Стрекочущая кобылка Stethophyma fuscum Pall.

въ 1 секунду, а такъ какъ двигаются оба надкрылья одновременно, то быстрота движенія удваивается; такимъ образомъ стрекочущее ребрышко въ секунду проходитъ 32 раза по 131—138 зубчикамъ смычка; это должно было бы давать тонъ изъ 131×32=4192 колебаній, что дѣйствительно соотвѣтствуетъ наблюдаемой высотѣ (c^5) получающагося звука. Звукъ усиливается спеціальною дрожжащею пластинкою,—звуковымъ зеркальцемъ нижняго надкрылья. У саранчевыхъ для вибраціи служитъ краевая жилка переднихъ крыльевъ, при чемъ по ней быстро взадъ и впередъ скользятъ заднія бедра, снабженныя на внутренней сторонѣ полоскою изъ зубчиковъ (рис. 312 и 313); тонъ получается менѣе отрывистый и болѣе напоминающій жужжаніе. Самцы цикадъ издаютъ звуки, выдувая воздухъ черезъ стигмы заднегруди, снабженныя звуковыми тяжами и открывающіяся въ особыхъ углубленіяхъ. Издаютъ стрекочущій звукъ въ водѣ также самцы водяного клопа Corixa; для этого они царапаютъ полоскою изъ зубчиковъ, находящеюся на внутренней сторонѣ переднихъ лапокъ, покрытой поперечными бороздками, по верхней поверхности предпослѣдняго членика хоботка. У многихъ другихъ насѣкомыхъ,—напримѣръ, у жуковъ дровосѣковъ,—издаютъ звуки оба пола; то же касается и издающихъ звуки десятиногихъ раковъ,—напримѣръ, представителей рода Ocypoda. Интересно при этомъ отмѣтить, что изъ раковъ издаютъ звуки только тѣ, которые могутъ большую часть своего тѣла выставлять изъ воды (какъ и вообще звуковые органы свойственны только наземнымъ животнымъ).

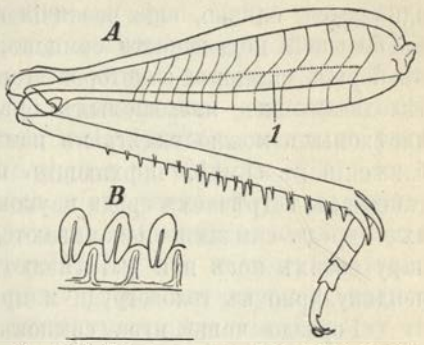


Рис. 313. Лѣвая задняя нога самца марокской кобылки (Stauronotus maroccanus Thb.) *A* съ внутренней стороны съ смычкомъ (*1*) и часть послѣдняго (*B*) при болѣе сильномъ увеличеніи. По Петрункевичу и по Гваита.

У позвоночныхъ обладаютъ голосомъ только самцы, или же во всякомъ случаѣ они въ данномъ отношеніи превосходятъ самокъ. У водяной и древесной лягушки, у повитухи и жерлянокъ могутъ кричать только самцы. У первыхъ звукъ усиливается звуковыми пузырями (ср. выше стр. 349). Въ періодъ спариванія ихъ концерты слышны издалека, въ то время какъ повитухи и жерлянки кричатъ значительно тише. Что касается пресмыкающихся, то въ періодъ спариванія самцы громко ворчатъ только у крокодиловъ. У птицъ самцы очень часто превосходятъ самокъ своими голосовыми средствами: всего замѣчательнѣе пѣсни пѣвчихъ птицъ, нерѣдко очень мелодичныя и представляющія смѣну разныхъ мотивовъ, въ то время какъ самки могутъ лишь однообразно пищать. Въ другихъ отрядахъ птицъ мы также встрѣчаемся съ музыкальными способностями у самцовъ: вспомнимъ о пѣніи пѣтуховъ, о токованіи глухарей, тетеревовъ и рябчиковъ, о кукованіи кукушки, о воркованіи голубей, о мычаніи выпи. Среди птицъ есть также «музыканты, играющіе на инструментахъ»; самцы аистовъ щелкаютъ своимъ клювомъ; «блеяніе» бекаса (Scolopax gallinago L.), эти «дрожжащіе, клокочущіе, жужжащіе, ворчащіе и бормочущіе звуки», происходятъ отъ дрожанія хвостовыхъ перьевъ, когда бекасъ во время своей игры въ воздухѣ бросается отвѣсно книзу; самцы дятловъ въ брачный періодъ барабанятъ своимъ клювомъ въ сучки деревьевъ, заставляя ихъ вибрировать. Далеко не такъ рѣзко выражена способность къ издаванію особыхъ звуковъ у самцовъ млекопитающихъ. Нѣкоторые изъ нихъ вообще не издаютъ звуковъ или издаютъ лишь немногіе звуки, какъ кротъ или землеройка; у другихъ кричатъ и самки, но голосъ самца сильнѣе и при спариваніи раздается чаще. Вспомнимъ о ревѣ оленей, о концертахъ котовъ и рычаніи львовъ или о визгѣ самцовъ бѣлокъ. Гортань самцовъ имѣетъ нѣсколько иное строеніе—такъ, у мужчинъ, напр., она больше, чѣмъ у женщинъ—и если существуетъ для усиленія звуковъ гортанный пузырь, какъ у сѣвернаго оленя, нѣкоторыхъ антилопъ и у многихъ обезьянъ, то онъ бываетъ у самцовъ развитъ сильнѣе.

ε) Различія въ темпераментѣ между самцами и самками.

Вышеприведенныя данныя достаточно иллюстрируютъ, не вдаваясь въ частности, безконечное разнообразіе физическихъ признаковъ и связанныхъ съ ними отправленій, отличающихъ у многихъ животныхъ самцовъ отъ самокъ. Къ этимъ признакамъ присоединяются, однако, еще различія въ темпераментѣ, выражающіяся почти всегда хотя бы въ большей подвижности самцовъ. Кромѣ того, различія въ темпераментѣ сказываются въ борьбѣ самцовъ, о которой говорилось раньше, но въ особенности—въ различныхъ тѣлодвиженіяхъ, называемыхъ брачными играми и танцами. Слѣды такихъ движеній у насѣкомыхъ можно видѣть въ измѣненіи движеній крыльями у самца бабочки, при приближеніи къ самкѣ: порхающій полетъ измѣняется въ танцующій. Вполнѣ типичный танецъ мы встрѣчаемъ среди пауковъ у представителей семейства Attidae (рис. 314): самцы ихъ передъ самками «покачиваются изъ стороны въ сторону, поднимаютъ кверху первую пару своихъ ногъ или вытягиваютъ ихъ въ стороны, поднимаютъ кверху брюшко перпендикулярно къ головогруди и принимаютъ различныя другія удивительныя позы.

Гораздо чаще игра самцовъ при ухаживаніи за самками наблюдается у позвоночныхъ. У рыбъ она бываетъ, конечно, только въ такихъ случаяхъ, когда рыбы для нереста раздѣляются на пары. Сюда надо отнести тѣ «толчки», которыми самецъ нашей колюшки (Gasterosteus) гонитъ самку для кладки яицъ къ своему гнѣзду. Легко наблюдать за любовной игрой самца передъ «избранной» имъ самкой у макроподовъ

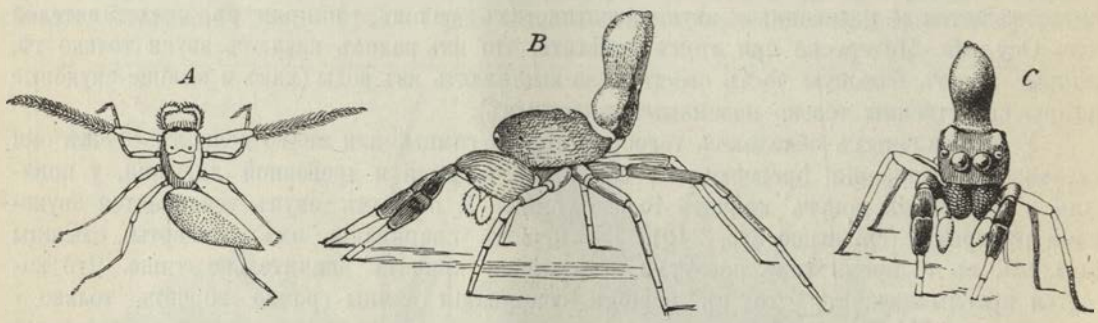


Рис. 314. Танецъ самцевъ пауковъ изъ сем. Attidae. *A* Icius mitratus, *B* и *C* Synageles picata. По Пекгаму.

(Polyacanthus), которыхъ часто держатъ въ аквариумахъ: самецъ вертится вокругъ самки съ оттопыренными спинными и заднепроходнымъ плавниками и съ распущеннымъ вѣеромъ хвостомъ и, конечно, угощаетъ ее при этомъ пиньками и толчками; подобнымъ же образомъ играютъ при спариваніи самцы гурами (Osphromenus oefax Cuv.) и рыбы-забіяки (Betta pugnax Cant.). Нѣкоторое сходство съ ихъ игрой представляетъ игра хвостатыхъ земноводныхъ, напримѣръ, пятнистой саламандры или еще рѣзче выраженная игра у тритоновъ: семеня ногами и пританцовывая, самецъ ходитъ около самки и плаваетъ вокругъ нея, становится противъ ея носа и толкаетъ ее своей мордой или быстро плыветъ на нее и вдругъ сразу останавливается передъ нею (рис. 298). У лягушекъ и жабъ совсѣмъ нѣтъ такой игры. Изъ пресмыкающихся повидимому только змѣи спариваются безъ предшествовавшихъ игръ и дракъ самцовъ. Борьба самцовъ несомнѣнно существуетъ у крокодиловъ, а самцы аллигаторовъ при спариваніи носятся и вертятся передъ самками въ водѣ, раздуваясь и поднимая кверху голову и хвостъ. Самцы нашей прыткой ящерицы бѣгаютъ вокругъ самокъ мелкими шажками, своеобразно выгибая спину и дугою приподнимая основаніе хвоста, и тихо пихаютъ ее своей мордой. Даже у черепахъ такая игра предшествуетъ спариванію. Всего замѣчательнѣе и всего извѣстнѣе любовные танцы у птицъ. Танецъ токующаго глухаря и въ особенности тетерева съ его верченіемъ, присѣданіемъ и прыжками описывался и изображался очень часто. Чибисы, козодои, представители семейства бекасовъ и нѣкоторыя другія птицы въ

брачный періодъ выдѣлываютъ во время полета въ воздухѣ удивительные фокусы. Нѣкоторыя пѣвчія птицы съ игрою въ воздухѣ связываютъ свои пѣсни: во время пѣсни сѣрыя славки, коньки (щеврицы) и попутчики (Saxicola oenanthe) поднимаются въ воздухъ и снова опускаются книзу; подниманіе въ воздухъ жаворонка во время его пѣсни также представляетъ не что иное, какъ любовный полетъ.

У млекопитающихъ едва ли есть настоящія любовныя игры. Здѣсь спариванію часто предшествуетъ охота самцовъ за самками, и самцы становятся тогда задорными и раздражительными: совершенно не видя самокъ, олени и козули въ это время бьютъ своими рогами деревья, какъ бы давая этимъ выходъ накопившейся энергіи. Сколько силы растрачивается такъ животными на такое движеніе и возбужденіе, видно по изнуренію ихъ въ теченіи періода спариванія: козуля уменьшается въ вѣсѣ на 9%.

Повидимому, въ связи съ возбужденіемъ самцовъ и съ увеличеніемъ вслѣдствіе этого въ періодъ спариванія обмѣна веществъ стоитъ иногда развитіе у самцовъ яркой окраски. П. Беръ замѣтилъ, что вьюны (Gobio gobio L.) въ чистомъ кислородѣ принимаютъ яркую окраску, которая свойственна имъ въ періодъ нереста; поэтому вѣроятно, что въ послѣднемъ случаѣ она вызывается усиленнымъ дыханіемъ, потому что эта окраска пропадаетъ, если рыба погибаетъ отъ недостатка кислорода.

г) Теоретическія соображенія, касающіяся вторичныхъ половыхъ признаковъ.

α) Происхожденіе вторичныхъ половыхъ признаковъ.

Во всѣхъ случаяхъ, когда полы отличаются другъ отъ друга вторичными признаками, самки почти всегда представляютъ болѣе первоначальныя отношенія. Самцы являются болѣе измѣненными, и часто ихъ спеціальные признаки, какъ яркость окраски, кожные выросты, пахучія выдѣленія и т. п., проявляются только въ періодъ спариванія, а потомъ исчезаютъ. Въ такихъ случаяхъ передъ и послѣ спариванія самецъ можетъ очень походить на самку, какъ напр., у горчака, обыкновеннаго тритона, нѣкоторыхъ утокъ и т. д. Число случаевъ, когда половыя отличія появляются лишь ко времени спариванія, было бы гораздо больше, если бы форму взрослыхъ насѣкомыхъ считать также за брачную форму и противуполагать личиночной, во время которой полы, если не считать нѣкоторыхъ исключеній (напр., непарнаго шелкопряда — Liparis dispar L. и др.), или совсѣмъ неотличимы, или различаются съ трудомъ. Лишь въ рѣдкихъ случаяхъ самки—подвижнѣе самцовъ, или ярче окрашены, какъ у плавунчиковъ (Phalaropus).

О причинахъ этого явленія было много споровъ, и много теорій было предложено для объясненія происхожденія вторичныхъ половыхъ признаковъ самцовъ. Мы думаемъ, наше изложеніе выиграетъ, если мы сначала остановимся еще на одномъ важномъ фактѣ,— а именно на бо̀льшей измѣнчивости самцовъ сравнительно съ самками. Измѣренія показываютъ, что размѣры головогруди и клешней рака отшельника Eupagurus prideaux; Leach варіируютъ значительнѣе у самцовъ, чѣмъ у самокъ. Тоже относится и до измѣнчивости трутней сравнительно съ рабочими пчелами. Очень бросается въ глаза измѣнчивость самцовъ нѣкоторыхъ жуковъ съ рѣзко выраженными вторичными половыми признаками: напр., непостоянство въ величинѣ и развитіи верхнихъ челюстей («роговъ») у жука-оленя (Lucanus cervus L.); у родственнаго ему Cladognathus tarandus Thbg. онѣ такъ варіируютъ, что можно подобрать самыя постепенные переходы отъ сильно развитыхъ верхнихъ челюстей самца до гораздо слабѣе развитыхъ верхнихъ челюстей самки. Подобнымъ же образомъ варіируютъ фантастическіе рога на головѣ и на грудномъ щиткѣ у нѣкоторыхъ пластинчатоусыхъ жуковъ, какъ напр., у нашего жука-носорога (Oryctes nasicornis L.), у индійскаго Xylotrupes gideon L. (рис. 315), у жука-атланта (Chalcosoma atlas L.) и у многихъ другихъ. Аналогичныя отношенія мы встрѣчаемъ и у третьяго семейства жуковъ, у стафилинидъ (Staphylinidae): одинъ изъ видовъ Bledius снабженъ двумя боковыми рогами на головѣ и однимъ среднимъ рогомъ на грудномъ щиткѣ; въ одной и той же мѣстности встрѣчаются какъ индивидуумы съ

рудиментарными рогами на головѣ, но съ длиннымъ рогомъ на грудномъ щиткѣ, такъ и индивидуумы съ обратными отношеніями—и всевозможныя переходныя формы. То же мы находимъ и у рода Siagonium. У бабочекъ измѣнчивость самцовъ выражена не такъ ясно. У варіететовъ чудныхъ тропическихъ Ornithoptera priamus L. самки другъ на друга походятъ болѣе самцовъ. Но, съ другой стороны существуютъ какъ разъ обратные примѣры, гдѣ на одну форму самцовъ приходятся нѣсколько варіирующихъ формъ самокъ, какъ у Papilio merope L., Hypolimnas bolina L. и H. misippus L.; однако, тутъ дѣйствуютъ особыя условія: разнообразіе самокъ вызывается тѣмъ, что онѣ подражаютъ своею окраскою и рисункомъ другимъ бабочкамъ, защищеннымъ отъ своихъ враговъ противнымъ вкусомъ, при чемъ въ различныхъ мѣстностяхъ это подражаніе происходитъ различнымъ видамъ (ср. отдѣлъ о мимикріи во 2-мъ томѣ). Впрочемъ по отношенію къ величинѣ самцы Hypolimnas bolina L. гораздо измѣнчивѣе самокъ: въ то время, какъ на Амбоинѣ попадаются настоящіе великаны въ 90 м.м. въ размахѣ крыльевъ, на Цейлонѣ встрѣчаются карлики только въ 50 м.м. въ размахѣ. При опытахъ съ вліяніемъ повышенной или пониженной температуры на развитіе нашихъ дневныхъ бабочекъ самцы даютъ всегда большее число аберраціи (уклоненій). У самцовъ уховертки (Forficula auricularia L.) очень измѣнчива клешня на концѣ брюшка: у самокъ длина ея не измѣняется болѣе, чѣмъ на 1 м.м., у самцовъ же она бываетъ отъ 2,5 до 9 м.м. въ длину. Самцы оказываются измѣнчивыми также и у нѣкоторыхъ видовъ пауковъ (изъ родовъ Linyphia, Theridium и др.) и встрѣчаются въ двухъ формахъ, — одни съ слабыми челюстными щупальцами, другіе съ болѣе длинными и болѣе сильными.

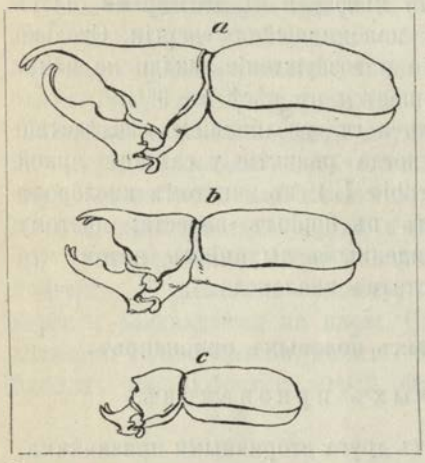


Рис. 315. Различныя формы самцовъ яванскаго пластинчатоусаго Xolotrupes gideon L. Схематизировано, — ноги не изображены. По Бэтсону и Бриндлею.

Самый замѣчательный примѣръ измѣнчивости самцовъ у позвоночныхъ представляютъ турухтаны (Machetes pugnax L.; табл. 10); здѣсь едва-ли мы можемъ найти двухъ сходно окрашенныхъ самцовъ въ брачномъ нарядѣ: ихъ вортники «окрашены то въ черно-голубой, то въ черный, то въ черновато-зеленый, то въ темно-ржаво-коричневый, то въ ржаво-бурый, то въ свѣтло-ржавый. то въ бѣлый, то, наконецъ, въ другой какой-нибудь основной цвѣтъ, испещренный пятнами, полосками или другимъ какимъ-либо то темнымъ, то свѣтлымъ рисункомъ». Измѣренія показываютъ что у европейскихъ воробьевъ переселившихся въ Америку, гдѣ они благодаря новымъ для нихъ условіямъ жизни, оказываются измѣнчивѣе, чѣмъ въ Европѣ, самцы представляютъ больше варіацій, чѣмъ самки. Внимательное наблюденіе показало что самцы нашей обыкновенной ласки (Putorius vulgaris L.) весьма измѣнчивы по отношенію къ строенію тѣла, своей величинѣ и окраскѣ. У львовъ отличаютъ рядъ подвидовъ, различающихся другъ отъ друга главнымъ образомъ по развитію и окраскѣ гривы самцовъ. Всѣмъ извѣстна необыкновенная измѣнчивость роговъ у оленя и козули. Изслѣдованіе мюллеровыхъ железъ на переднихъ ногахъ свиней показало, что самцы примѣрно на 2,5% измѣнчивѣе самокъ. Наконецъ, и по отношенію къ человѣку существуетъ цѣлый рядъ указаній на большую измѣнчивость мужчинъ сравнительно съ женщинами. Такъ, аномаліи въ мускулахъ у мужчинъ встрѣчаются въ $1^1/_2$ раза чаще, чѣмъ у женщинъ; изъ 125 зарегистрированныхъ случаевъ развитія лишнихъ пальцевъ 86 приходятся на долю мужчинъ и только 39 на долю женщинъ; развитіе лишнихъ реберъ у мужчинъ наблюдается втрое чаще, чѣмъ у женщинъ; точно также встрѣчается чаще у нихъ и лишнее число позвонковъ въ крестцѣ.

Основаніемъ для такой большей измѣнчивости самцовъ должны служить, конечно, половыя отношенія, и эта измѣнчивость во многихъ случаяхъ стоитъ въ прямомъ соот-

Турухтаны (Machetes pugnax L.). Три различно окрашенныхъ самца и одна (сзади-справа) самка.

ношеніи съ вторичными половыми признаками. Она напоминаетъ повышенную измѣнчивость у домашнихъ животныхъ. Дарвинъ, особенно подробно разобравшій варіаціи домашнихъ животныхъ, говоритъ объ этой измѣнчивости: «изъ всѣхъ причинъ, обусловливающихъ измѣнчивость, наибольшее значеніе имѣетъ, вѣроятно, излишекъ въ пищѣ». Самъ собою является вопросъ не существуетъ ли подобной же причины измѣнчивости и у самцовъ животныхъ, обладающихъ рѣзкими половыми отличіями. Отвѣтомъ на это можетъ служить то соображеніе, что вещественный расходъ для цѣлей размноженія у самцовъ менѣе значителенъ, чѣмъ у самокъ, и что, такимъ образомъ, у нихъ можетъ оставаться не израсходованный излишекъ; этотъ то излишекъ, соотвѣтствующій излишку пищи у домашнихъ животныхъ, и могъ бы служить основаніемъ для большей измѣнчивости, при чемъ онъ могъ расходоваться или на развитіе морфологическихъ особенностей, или на проявленія темперамента, въ формѣ, напр., излишнихъ движеній.

Хотя эта теорія кажется на первый взглядъ довольно выдержанною, но она представляетъ тѣмъ не менѣе большія затрудненія. Одно изъ нихъ это значительная разница въ величинѣ самцовъ и самокъ. Если бы самцы были всегда приблизительно одинаковой величины съ самками, то, конечно, для нихъ была бы доступна приведенная выше экономія вещества. Но мы видѣли, что самцы очень часто бываютъ меньше самокъ. И какъ разъ ихъ меньшая величина могла бы быть слѣдствіемъ меньшаго потребленія веществъ. Но и въ томъ случаѣ, если взять отношеніе между количествомъ вырабатываемыхъ веществъ и величиною тѣла, то оно всегда бываетъ у самцовъ менѣе значительно, чѣмъ у самокъ. Вѣсъ сѣмянниковъ у половозрѣлыхъ лососей составляетъ 3,3% вѣса тѣла, а вѣсъ яичниковъ—24%, т. е. въ семь разъ больше. У жабы вѣсъ сѣмянниковъ равенъ 0,4% вѣса тѣла, а яичниковъ — 18,6%, у травяной лягушки эти числа будутъ 1,1% и 33,3%, т. е. въ первомъ случаѣ самки вырабатываютъ въ 46 разъ, а во второмъ въ 30 разъ большее количество вещества, чѣмъ самцы. У одного воробья въ 25 гр. вѣсомъ сѣмянники вѣсили всего 0,68 гр.; если около трехъ четвертей этого вѣса приходится на сѣмя и это количество сѣмени приготовляется самцомъ четыре раза въ годъ, то всего онъ вырабатываетъ въ годъ около 2 гр. сѣмени, т. е. 8% вѣса своего тѣла; съ другой стороны, воробей кладетъ четыре раза въ годъ по 5—6 яицъ, по 1,5 гр. вѣсомъ—каждое, т. е. всего 30 гр., что составляетъ 120% вѣса тѣла; если качество работы самца и самки неодинаково, то во всякомъ случаѣ количество работы послѣдней всегда значительнѣе. Наконецъ, у собакъ количество сѣмени, выпускаемаго самцомъ при одномъ совокупленіи можно принять немногимъ больше 1 гр. при вѣсѣ самца въ 22 килогр., вѣсъ же одного помета изъ 10 щенковъ по 440 гр.—каждый составляетъ 4,4 килогр.; слѣдовательно, если принять даже 20 совокупленій на одинъ пометъ щенковъ, то и то затраты самки будутъ разъ въ 200 больше затратъ самца.

Преимущество за самцами остается и въ томъ случаѣ, если принять, что выработка сперматозоидовъ съ ихъ тонкимъ строеніемъ требуетъ большаго расхода энергіи, чѣмъ выработка яицъ. Это предположеніе, конечно. нельзя доказать, и этотъ расходъ, вѣроятно, никогда не удастся выразить числами, — но мы можемъ сравненіе самцовъ съ самками произвести нѣсколько иначе. Матеріальный расходъ самцовъ у родственныхъ формъ можетъ быть очень различенъ. Напр., у сельдей железы у обоихъ половъ одинаковой величины; при измѣреніи 16 самокъ въ 28,5 сант. длиною Фультонъ получилъ средній вѣсъ яичниковъ въ 35 гр., а изъ 10 измѣреній самцовъ такой же длины средній вѣсъ сѣмянниковъ въ 35,6 гр.; то же наблюдается у шпротовъ (Clupea sprattus L.) и у Gadus merlangus L. Наоборотъ, у лососей яичники составляютъ 24% вѣса тѣла, а сѣмянники — только 3,3%; у одной пары изслѣдованныхъ мною радужныхъ форелей (Salmo irrideus W. Gibb.) я нашелъ, что яичники составляютъ 6,7% вѣса тѣла, сѣмянники 1,6%, а у колюшки (Gasterosteus aculeatus L.) яичники—25,6%, сѣмянники 0,57%. Ясно, что самцы сельди, шпрота и приведеннаго вида трески несутъ болѣе значительный матеріальный расходъ, чѣмъ самцы лосося; но у нихъ самцы не имѣютъ и вторичныхъ половыхъ признаковъ и не ведутъ борьбы изъ за самокъ; у самцовъ же лососей, форелей

и колюшекъ существуетъ ясно выраженный брачный нарядъ; у лосося утолщенія на кожѣ въ видѣ сыпи, яркая окраска, а у болѣе старыхъ еще крючкообразный загибъ на нижней челюсти (рис. 307); къ этому присоединяются схватки между ревнивыми самцами. У колюшекъ мы имѣемъ кромѣ того еще заботы самца о гнѣздѣ и защиту развивающейся икры. Сопоставляя все сказанное, мы приходимъ, такимъ образомъ, къ слѣдующему заключенію: у тѣхъ рыбъ, которыя разбиваются на пары и гдѣ вмѣстѣ съ тѣмъ на оплодотвореніе яицъ идетъ меньше сѣмени, (иногда, благодаря совокупленію) и слѣдовательно, самцы вырабатываютъ меньшее количество его, тамъ самцы ведутъ, вообще говоря, любовныя игры, у нихъ развивается брачный нарядъ, идетъ борьба между соперниками, а иногда появляется забота о потомствѣ; это замѣчается у колюшки, у горчака, у гольяна и у многихъ рыбъ, которыхъ охотно держатъ въ акваріумахъ, какъ у макроподовъ (Polyacanthus), гурами (Osphromenus), забіяки (Betta pugnax Cant.). Наоборотъ,—у карповыхъ рыбъ, собирающихся для нереста обществами и вырабатывающихъ большое количество сѣмени, не бываетъ ни любовныхъ игръ, ни дракъ самцовъ, ни заботы о потомствѣ, брачный же нарядъ самцовъ очень бѣденъ и иногда существуетъ также у самокъ. Въ такомъ же смыслѣ можно толковать и тотъ фактъ, что у плавунчика (Phalaropus), у котораго опереніе самокъ ярче оперенія самцовъ, самка кладетъ только четыре сравнительно мелкихъ яйца и высиживаніе ихъ, какъ и заботу о птенцахъ, принимаетъ на себя самецъ. Далѣе, у самцовъ тѣхъ птицъ, у которыхъ самки откладываютъ всего 1 или 2 яйца, никогда не наблюдаются рѣзкія вторичныя половыя отличія, какъ напр., у чистиковъ, пингвиновъ, голубей и попугаевъ. Также и у самцовъ питающихся навозомъ пластинчатоусыхъ жуковъ, если они не принимаютъ участія въ заботахъ о потомствѣ, часто развиваются на тѣлѣ рога и выросты (Ontophagus), если же, однако, работаютъ оба пола одинаково, то такихъ отличій не замѣчается, какъ у представителей родовъ Ateuchus, Sisyphus и Aphodius.

Съ другой стороны у кишечнополостныхъ, у иглокожихъ и у большинства кольчатыхъ червей вторичныхъ половыхъ признаковъ не бываетъ. Здѣсь яица и сѣмя выпускаются прямо въ воду, и сперматозоиды должны сами отыскивать яйца: громадное количество яицъ оставалось бы неоплодотворенными, если бы не вырабатывалось такъ много сперматозоидовъ. Въ такихъ случаяхъ мужскія и женскія гонады бываютъ одинаковой величины. Средній вѣсъ яичниковъ у 7 самокъ морского ежа Strongylocentrotus lividus Lam. составлялъ 5,3%, вѣса тѣла, а вѣсъ сѣмянниковъ 5,9% или при вѣсѣ ежа въ 55 гр. яичники вѣсили 4,5 гр., сѣмянники—5,7 гр. Съ другой стороны въ одномъ случаѣ замѣчательнаго полового диморфизма у кольчатыхъ червей работа обоихъ половъ также различна. Возникающіе путемъ почкованія самцы и самки Autolytus на столько различны, что раньше принимались за представителей разныхъ родовъ: самцы за Polybostrychus, самки за Sacconereis. У Autolytus varians Verrill самцы имѣютъ 5 м.м. въ длину, самки 3—4 м.м.; значительная разница въ ихъ внѣшнемъ видѣ видна изъ рис. 305. Сперматозоиды у этого вида образуются только въ трехъ сегментахъ, а у другихъ видовъ въ пяти сегментахъ, яйца же у зрѣлыхъ самокъ наполняютъ собою все тѣло и даже проникаютъ въ параподіи; вѣроятно у этихъ червей существуетъ какая нибудь форма совокупленія, потому что самка заботится о своемъ потомствѣ, нося отложенныя яйца вмѣстѣ съ собою въ особомъ мѣшкѣ изъ отвердѣвшаго секрета; такимъ образомъ самка беретъ на себя еще и другую работу, требующую траты вещества.

Далѣе, оказывается, что почти всегда у самцовъ тѣхъ животныхъ, у которыхъ они превосходятъ самокъ своей величиною, у которыхъ такимъ образомъ скорѣе всего можно предположить употребленіе излишка не на ростъ, а на другія цѣли, вторичные половые признаки ясно выражены. Какъ на исключеніе я могу указать только на водяного паука (Argyroneta aquatica Cl.) и на нѣкоторыхъ зубастыхъ китообразныхъ (напр., на Physeter macrocephalus Lac.). Среди жуковъ это правило сказывается на представителяхъ семейства жуковъ-оленей и пластинчатоусыхъ; среди рыбъ я знаю лишь одинъ примѣръ болѣе значительной величины у самца, именно Polyacanthus, гдѣ вмѣстѣ съ яркой ок-

раской въ брачный періодъ мы находимъ сильное удлинненіе плавниковъ; изъ хвостатыхъ земноводныхъ самцы достигаютъ болѣе крупныхъ размѣровъ какъ разъ у тритоновъ, снабженныхъ сильнымъ плавниковымъ гребнемъ на спинѣ, у Molge vulgaris L., cristata Laur. и въ особенности у M. vittata Gray, у котораго гребень достигаетъ крайняго развитія; наоборотъ у формъ безъ гребня, какъ M. boscae Lat. и M. italica самки больше самцовъ. Изъ пресмыкающихся особенно часто самцы бываютъ больше самокъ среди агамъ и легуановъ, и именно здѣсь они отличаются различными гребнями, кожистыми лопастями, рогами и т. п. украшеніями. Чѣмъ значительнѣе разница въ величинѣ между самцами и самками у ящерицъ, тѣмъ ярче бываетъ брачный нарядъ самцовъ: у европейской горной ящурки (Lacerta vivipara Jacq.) въ величинѣ, окраскѣ и въ формѣ тѣла разница между полами очень слаба; значительнѣе эта разница у ящурки прыткой (L. agilis L.), особенно же значительна какъ въ величинѣ, такъ и въ окраскѣ разница у крупныхъ средиземноморскихъ видовъ, у зеленой (L. viridis major Blgr.) и жемчужной ящерицы (L. ocellata Daud.). У крокодиловъ, у которыхъ самцы бываютъ больше самокъ, мы знаемъ, существуютъ вторичные половые признаки, любовныя игры и драки самцовъ. Изъ птицъ самыми рѣзкими половыми различіями обладаютъ райскія птицы, колибри, куриныя птицы и страусы, и всегда у этихъ птицъ самцы бываютъ значительно больше самокъ. На нашихъ лѣсныхъ куриныхъ птицахъ можно даже видѣть, какъ параллельно съ возрастаніемъ разницы въ величинѣ происходитъ и усиленіе вторичныхъ половыхъ признаковъ: у глухаря и тетерева самка на одну треть меньше самца, и полы здѣсь очень различны по окраскѣ и оперенію; у рябчиковъ отношеніе въ величинѣ между самцомъ и самкою примѣрно равно 5 : 4 или 6 : 5, и половыя различія слабѣе; наконецъ, у снѣжнаго тетерева (Lagopus mutus) половыя отличія выражены всего слабѣе, а отношеніе въ величинѣ равно 15 : 14. Также и у млекопитающихъ вторичные половые признаки сильно бываютъ выражены тамъ, гдѣ самцы превосходятъ величиною самокъ: у парнокопытныхъ, живущихъ стадами и табунами, какъ олени и бизоны, у большихъ обезьянъ, какъ павіаны, наконецъ, у ластоногихъ и въ особенности у морскихъ слоновъ (Macrorhinus) и хохлачей (Cystophora).

Во всякомъ случаѣ, это очень интересное совпаденіе, и я склоненъ объяснить его въ вышеприведенномъ смыслѣ. Но въ высшей степени трудно рѣшить, почему у животныхъ, у которыхъ самцы меньше или по крайней мѣрѣ не больше самокъ, прочія же условія для экономіи вещества благопріятствуютъ самцамъ, — въ однихъ случаяхъ нѣтъ никакихъ вторичныхъ половыхъ признаковъ (напр., у пятнистой саламандры), а въ другихъ такіе признаки существуютъ? Почему у горной ящурки полы между собою почти одинаковы, а у прыткой ящурки различаются? Почему у живорооящаго Zoarces vivipara Cuv., гдѣ имѣется внутреннее оплодотвореніе и такимъ образомъ имѣетъ мѣсто большая экономія сѣмени, самцы обладаютъ столь слабыми вторичными половыми признаками (иною окраскою брюха и плавниковъ)? И такіе вопросы возникаютъ безъ конца. Благодаря недостаточности нашихъ знаній, эти отношенія остаются пока необъяснимыми.

Слѣдуетъ указать еще на одинъ важный моментъ, вліяющій на вторичные половые признаки, а именно на относительное число самцовъ и самокъ. При прочихъ равныхъ условіяхъ самцы будутъ находиться въ болѣе благопріятномъ положеніи по отношенію къ тратѣ вещества, если на каждую самку будетъ приходиться по меньшей мѣрѣ одинъ самецъ. Если же число самцовъ будетъ еще меньше, то къ каждому изъ нихъ будетъ предъявляться больше требованія. Отношеніе половъ выражать удобнѣе всего числомъ самцовъ на 100 самокъ. При установленіи чиселъ надо быть, однако, очень осторожнымъ, такъ какъ только безспорно точные числа допускаютъ выводы, источники же ошибокъ могутъ быть очень разнообразны. Напримѣръ, у майскаго жука, какъ у многихъ другихъ насѣкомыхъ, самцы появляются раньше самокъ и, благодаря этому, въ одномъ случаѣ 11 мая на 65 самцовъ можно было насчитать только 35 самокъ, а 25 мая на 26 самцовъ — уже 74 самки. Если собирать пятнистыхъ саламандръ послѣ первыхъ теплыхъ весеннихъ дождей, когда самки спѣшатъ стадами къ ближайшимъ удобнымъ водоемамъ для откла-

дыванія молоди, то будетъ попадаться гораздо больше самокъ, если же производить эти сборы въ продолженіе всего лѣтняго періода, то получится одинаковое число для обоихъ половъ. При недостаточномъ питаніи гусеницъ изъ куколокъ бабочекъ получаются преимущественно самцы, потому что при этомъ куколки самокъ легче погибаютъ.

Въ очень многихъ случаяхъ отношеніе половъ близко къ 100. Такъ, при выведеніи бабочекъ изъ яицъ въ широкомъ масштабѣ (было выведено 32000 экземпляровъ, относящихся къ 40 видамъ) въ среднемъ было получено число 106,9, т. е. на 100 самокъ пришлось 106,9 самцовъ. У сельди это число равно 101, у сардинки (Engraulis encrasicholus L.)—115, у макрели (Scomber scomber L.) — 85,5; у трески (Gadus morrhua L.)—75, у пикши (G. aeglefinus L.)—только 53, у подкаменщика (Cottus gobio L.)—188, а у морского чорта (Lophius piscatorius L.)—385. У куръ кохинхинокъ найдено число около 95, для жаворонковъ и щегловъ оно, должно быть, близко къ 100; оно равно 100 у пустельги, 114—у ушастой совы, 125—у сарыча, 157—у сойки желудковой, но только—87 у ястреба-тетеревятника и 70—у ястреба-перепелятника. У англійскихъ скаковыхъ лошадей оно равно 99,7, у англійскихъ борзыхъ собакъ—100, у лейстерскихъ овецъ—96,7, у быковъ—94,4, у свиней—117. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ наблюдается колоссальное преобладаніе самцовъ, — напр. у ивовой галлицы (Cecidomyia saliciperda Duf.)—300, у краснохвостки Orgyia antiqua L. — 800, а у еловаго пилильщика (Lyda hypotrophica)—даже 1330. Съ другой стороны, однако, число самцовъ можетъ быть удивительно ограничено: у семейства кольчатыхъ червей альціопидъ (Alciopidae) самцы повидимому встрѣчаются гораздо рѣже чѣмъ самки; у головоногихъ ихъ относительное число также очень мало,—у кальмара (Loligo) — 16,6, у осьминога (Octopus) — 33,3; у одной камбалы (Hippoglossoides limandoides Bl.) оно—только 12, у вьюна (Cobitis fossilis L.) по Канестрини это отношеніе равно 11, для окуней въ окрестностяхъ Парижа по Кювье и Валансьену—только 2 (?), возлѣ Зальцбурга — 10, а по Зибольту возлѣ Мюнхена — 47. Подобные случаи для насъ особенно интересны потому, что они даютъ объясненіе почему отсутствуютъ ясные половые различія у этихъ животныхъ. У альціопидъ происходитъ совокупленіе, такъ какъ придатки пятаго сегмента тѣла у самокъ, превратившіеся въ сѣмяпріемники, бываютъ наполнены сѣменемъ; при этомъ одинъ самецъ, вѣроятно, совокупляется съ нѣсколькими самками, такъ какъ у него 14 или 15 сегментовъ тѣла содержатъ въ себѣ каждый пару сѣменныхъ пузырей, и на каждомъ изъ нихъ находится пара железистыхъ бугорковъ, служащихъ очевидно для прикрѣпленія къ самкамъ; такъ какъ каждый сѣменной пузырь имѣетъ свое выводное отверстіе и нѣтъ приспособленій для выведенія сѣмени изъ нѣсколькихъ сѣменныхъ пузырей одновременно, то, очевидно, совокупленіе происходитъ нѣсколько разъ и каждый разъ опорожняется только одна пара сѣменныхъ пузырей. Совокупленіе существуетъ точно также у головоногихъ—Octopus и Loligo, и мы могли бы ожидать здѣсь рѣзко выраженныхъ вторичныхъ половыхъ признаковъ, если бы не приходился одинъ самецъ на три и на шесть самокъ. Для оплодотворенія яицъ у вьюновъ самецъ плотно прижимается къ самкѣ; поэтому самцы казалось бы должны быть очень экономны, но превышеніе числа самокъ (9 самокъ на одного самца) указываетъ на значительную трату вещества самцами и, такимъ образомъ, объясняетъ отсутствіе у нихъ отличительныхъ признаковъ.

Для подтвержденія высказываемаго здѣсь нами взгляда могутъ служить также явленія компенсаціи между какими-либо двумя вторичными половыми признаками. Самцы жуковъ дровосѣковъ обыкновенно отличаются очень длинными усиками; однако, у болѣе первичныхъ видовъ дровосѣковъ самцы обладали короткими усиками и удлинненными верхними челюстями. Просматривая рядъ формъ жуковъ этого семейства, мы видимъ, какъ одновременно съ удлиненіемъ усиковъ происходило постепенное укорачиваніе верхнихъ челюстей. Намъ извѣстенъ даже одинъ видъ (Acanthophorus confinis Lameere изъ Конго), у котораго существуетъ двоякая форма самцовъ,—одни съ болѣе короткими усиками и съ болѣе сильными верхними челюстями, другіе съ болѣе длинными усиками и короткими челюстями. Подобный же примѣръ, какъ выше было указано, представляетъ

развитіе роговъ на головѣ и на грудномъ щиткѣ у самцовъ Bledius. Далѣе, всѣмъ извѣстно, что лучшіе пѣвцы изъ нашихъ пѣвчихъ птицъ, напр. соловьи или славки, обладаютъ невзрачнымъ опереніемъ, въ то время какъ ярко окрашенные самцы такихъ видовъ, какъ снѣгирь, относятся къ мало искуснымъ пѣвцамъ. Такимъ образомъ, существуетъ какъ бы «фондъ», изъ котораго черпаютъ вторичные половые признаки вещества необходимые для своего развитія, и если на развитіе однихъ тратится матеріала больше, то для другихъ остается мало.

Гипотеза, согласно которой вторичные половые признаки самцовъ представляютъ лишнія образованія, развивающіяся на счетъ сбереженій, остающихся отъ развитія половыхъ продуктовъ, нуждается еще въ дальнѣйшихъ подтвержденіяхъ. Какъ бы то ни было, однако, она объясняетъ только существованіе какого-либо изъ такихъ признаковъ, но не указываетъ, почему онъ развивался въ томъ или другомъ направленіи. Гипотеза дѣлаетъ понятнымъ какъ разъ безпорядочное, безъ опредѣленнаго направленія развитіе признаковъ самцовъ. Біологическія основанія не являются одинаковыми для всѣхъ вторичныхъ половыхъ признаковъ. Нѣкоторыя изъ нихъ облегчаютъ самцу совокупленіе съ самкою: они служатъ или для схватыванія самокъ, или для отыскиванія ихъ, или для борьбы съ соперниками. Легко представить себѣ, какъ такіе признаки возникли. Обладающіе ими самцы, отличающіеся болѣе сильными органами, служащими для схватыванія самокъ, болѣе острыми органами чувствъ, болѣе значительною силою мышцъ и болѣе развитыми орудіями борьбы, легче овладѣвали самками сравнительно съ своими конкурентами, и могли особенности, давшія имъ преимущество, передавать по наслѣдству своимъ потомкамъ. Такъ происходилъ подборъ между самцами, который усиливалъ эти признаки. Основнымъ условіемъ для такого подбора является излишекъ самцовъ, который можетъ возникать временно или періодически (напр., у бабочекъ вслѣдствіе голода) даже у видовъ съ одинаковымъ числомъ обоихъ половъ или также съ меньшимъ числомъ самцомъ.

Конечно, такое объясненіе приложимо не ко всѣмъ вторичнымъ половымъ признакамъ. Красивая окраска, пластическія образованія въ формѣ наростовъ, спинныхъ гребней, кожныхъ придатковъ и т. п., особый запахъ, испускаемый самцомъ, проявленія темперамента въ видѣ любовныхъ игръ не могутъ принести пользу самцу въ нахожденіи самки и овладѣваніи ею. Дарвинъ объясняетъ развитіе подобныхъ признаковъ вліяніемъ выбора самцовъ самками: самцы, болѣе красиво окрашенные или имѣющіе пластическія украшенія, сильнѣе пахнущіе или лучше ухаживающіе, болѣе нравятся самкамъ или, какъ мы теперь говоримъ, сильнѣе ихъ возбуждаютъ, предпочитаются другимъ самцамъ и, такимъ образомъ, могутъ передавать особенности, давшія имъ преимущество, по наслѣдству своему потомству. Такимъ путемъ и «эстетическіе» признаки самцовъ могли стать признаками вида. Этотъ подборъ Дарвинъ называетъ половымъ. И при немъ также необходимъ излишекъ самцовъ, среди которыхъ производится выборъ. Особенно вѣроятнымъ представляется такой излишекъ у видовъ, у которыхъ самцы живутъ въ полигаміи:—у многихъ куриныхъ птицъ, у страусовъ, у многихъ жвачныхъ, у ластоногихъ и у обезьянъ. И дѣйствительно въ такихъ случаяхъ самцы отличаются рѣзкими половыми признаками, стоитъ только сравнить живущихъ въ полигаміи фазановъ или павлиновъ съ живущими въ моногаміи куропатками или цесарками. Посмотримъ, однако, существуетъ ли у животныхъ подобный выборъ и можно ли привести факты въ пользу выбора самцовъ самками.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ подобное объясненіе несомнѣнно допустимо. Наприм., установлено и можетъ быть въ любое время доказано опытами, что у нѣкоторыхъ животныхъ запахъ самца приводитъ самку въ половое возбужденіе и она соглашается на спариваніе. Этимъ объясняется, напримѣръ, тотъ фактъ, что самка одного вида бабочекъ спаривается съ самцомъ другого вида только въ томъ случаѣ, если по близости находится самецъ ея вида, запахъ котораго до нея доносится. Нѣкоторыя варіаціи бабочекъ, благодаря разницѣ въ запахѣ, чуждаются даже основной формы своего вида; напр., у Callimorpha dominula L. и var. persona Hb. самцы одной формы не спариваются съ самками другой.

Для полученія помѣсей между лошадью и осломъ животныя, предназначенныя для скрещиванія, должны раньше привыкнуть къ запаху другъ друга. Отношенія самокъ къ самцамъ передъ спариваніемъ у мотылька Hepialus hectus L. несомнѣнно указываютъ на существованіе у нихъ инстинктивнаго выбора самцовъ; передъ спариваніемъ самцы его пархаютъ невысоко надъ землею на небольшомъ пространствѣ, расправивъ свои органы запаха; въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ порхаетъ нѣсколько самцовъ можно наблюдать, какъ прилетѣвшая на запахъ самцевъ самка, приблизившись къ одному изъ нихъ, оставляетъ его и улетаетъ для спариванія съ другимъ самцемъ. Повидимому и у сверчковъ самки отыскиваютъ себѣ самцевъ по ихъ пѣснямъ. Руководствуются ли, однако, насѣкомыя также органами зрѣнія и разбираютъ, что красиво разрисовано и что имѣетъ красивую форму,— составляетъ вопросъ, на который едва ли можно отвѣчать утвердительно. У многихъ насѣкомыхъ, вѣроятно, не существуетъ никакого выбора самцовъ; напр., въ семействахъ жуковъ-оленей и пластинчатоусыхъ встрѣчаются самцы съ весьма развитыми украшеніями рядомъ съ самцами, у которыхъ эти украшенія едва намѣчены, а у Xylotrupes gideon L. можно было непосредственно наблюдать, что самки не дѣлаютъ никакой разницы между болѣе крупными и болѣе мелкими самцами. Самки шелкопрядовъ, выставлявшіяся для привлеченія самцовъ, также, повидимому не дѣлали между ними никакого выбора и спаривались съ первымъ прилетавшимъ самцомъ. Самцы многихъ дневныхъ бабочекъ,— напр., огнеглазокъ (Polyommatus phlaeas L.), радужницы и авроры, обыкновенно спариваются лишь въ облеталомъ, невзрачномъ видѣ. Весьма сомнительно, чтобы существовалъ выборъ со стороны самокъ также у рыбъ и земноводныхъ. Наоборотъ, насколько можно судить по наблюденіемъ надъ жизнью въ акваріумахъ, у макроподовъ (Polyacanthus) красиво окрашенный самецъ, снабженный удлиненными плавниками, выбираетъ себѣ самку и гонитъ отъ себя и даже убиваетъ ту, которая ему не нравится.

Способность къ выбору можно, повидимому, предполагать у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ. Однако, если вспомнить о равнодушіи, съ какимъ самки павлина относятся къ роскошному оперенію самца, или о томъ, какъ тетерка отдается на сторонѣ молодому тетереву, который еще не отваживается выходить на состязаніе съ стариками, или, наконецъ, о томъ, какъ у оленей старыя самки спариваются съ молодыми самцами въ то время, какъ пылкій старый олень гоняется за годовалою самкою, — то значеніе выбора со стороны самокъ становится очень сомнительнымъ. Съ другой стороны самцы птицъ въ брачный періодъ становятся раздражимы и въ отсутствіи самокъ, какъ то можно наблюдать на воспитываемыхъ въ неволѣ самцахъ райскихъ птицъ, буйволовыхъ ткачей и золотистыхъ скворцовъ. Турухтаны (Machetes) ведутъ свои «бои» не передъ самками. Индюкъ надувается и распускаетъ колесомъ свой хвостъ при каждомъ возбужденіи, вызвано ли оно видомъ самки, или появленіемъ собаки, или дразнящимъ его человѣкомъ. Эти явленія, такимъ образомъ, не имѣютъ прямого отношенія къ самкамъ.

Указываемыя затрудненія отпадаютъ, если принять, что эти «украшенія» являются лишь выходомъ для того остатка, который образуется у самцовъ, благодаря менѣе значительнымъ матеріальнымъ затратамъ ихъ, и что они могутъ развиваться независимо отъ выбора самокъ. Съ этимъ связана большая измѣнчивость самцовъ. Тамъ, гдѣ вслѣдствіе соревнованія самцовъ при ухаживаніи за самками величина самцовъ становится больше, какъ у полигамичныхъ птицъ и млекопитающихъ, возрастаетъ также и этотъ остатокъ.

β) Корреляція между вторичными половыми признаками и гонадами.

Чѣмъ обуславливается своеобразная трата вещества на образованіе вторичныхъ половыхъ признаковъ, т. е. прязнаковъ, которые развиваются у самцовъ иначе, чѣмъ у самокъ? Почему это вещество только у одного пола употребляется опредѣленнымъ образомъ? На поставленный вопросъ можетъ быть двоякій отвѣтъ: или это вызывается первичными половыми признаками, т. е. гонадами, ихъ выводными протоками и придаточными железами, и такимъ образомъ вторичные половые признаки стоятъ съ первичными въ

извѣстномъ соотношенiи (корреляцiи), или же само тѣло животнаго во всѣхъ своихъ частяхъ дифференцировано въ половомъ отношенiи. Этотъ вопросъ можно пытаться рѣшить путемъ удаленiя половыхъ железъ, т. е. путемъ кастрацiи. Какъ извѣстно, своимъ внѣшнимъ видомъ и поведенiемъ каплуны, мерины, волы, кастрированные бараны, боровы и скопцы отличаются отъ нормальныхъ индивидуумовъ, но и не походятъ на самокъ. У настоящихъ каплуновъ гребень и бородки на головѣ не только не растутъ дальше, но даже становятся меньше, чѣмъ у куръ; каплуны не поютъ, но, съ другой стороны имѣютъ, шпоры и серповидныя перья, какъ настоящiе пѣтухи. Если при кастрацiи пѣтушковъ остается часть сѣменниковъ, хотя бы въ горошину величиной, то не наблюдается вообще никакого влiянiя кастрацiи на вторичные половые признаки. При достаточно ранней кастрацiи у барановъ не вырастаютъ рога, у бычковъ получается иная форма черепа и болѣе длинные рога, у кабановъ клыки не разростаются въ бивни, а у мужчинъ не развивается борода и не расширяется гортань, вслѣдствiе чего голосъ остается высокимъ. Болѣе поздняя кастрацiя оказываетъ значительно меньшее влiянiе, измѣняя главнымъ образомъ тѣ половые признаки, которые появляются перiодически. У оленя, напр., при ранней кастрацiи совсѣмъ не развиваются шишки на лбу и рога́, болѣе поздняя-же кастрацiя ведетъ, смотря по времени, въ которое она произведена, или къ преждевременному сбрасыванiю роговъ, или къ уродливому образованiю ихъ; интересно, что при односторонней кастрацiи эти уродства возникаютъ лишь на одной сторонѣ тѣла и при томъ на противуположной кастрированной. Наоборотъ, ранняя кастрацiя гусеницъ не оказываетъ никакого влiянiя на вторичные половые признаки вылупляющихся изъ нихъ бабочекъ; въ опытахъ Мейзенгеймера надъ гусеницами непарнаго шелкопряда—даже пересадка гонадъ изъ гусеницы одного пола на гусеницу другого ни разу не повлiяла на эти признаки. Связь между вторичными половыми признаками и гонадами, которая, вообще говоря, существуетъ,—этими фактами не подтверждается. Въ общемъ можно сдѣлать тотъ выводъ, что хотя все тѣло дифференцировано въ половомъ отношенiи, но въ нѣкоторыхъ случаяхъ для проявленiя вторичныхъ половыхъ признаковъ имѣетъ значенiе присутствiе гонадъ.

Въ случаѣ удаленiя гонадъ излишекъ веществъ, остающiйся въ распоряженiи самцовъ можетъ тратиться и другимъ образомъ. Кастрированные самцы домашнихъ животныхъ легче откармливаются, чѣмъ самцы съ нормальными половыми органами; волы становятся при этомъ крупнѣе быковъ. Такимъ же образомъ, при задержкѣ въ развитiи гонадъ животныя жирѣютъ, какъ, напр., озерныя форели Боденскаго озера или остающiеся безплодными харiусы. Ожирѣнiе угрей въ рѣкахъ стоитъ, повидимому, также въ связи съ тѣмъ, что въ прѣсной водѣ ихъ половые органы остаются не развитыми.

γ) Передача признаковъ самцовъ по наслѣдству самкамъ.

Если существуетъ половая дифференцировка всего тѣла, то, конечно, уже въ яйцѣ должна существовать общая причина, опредѣляющая какъ характеръ половыхъ железъ, такъ и вторичные половые признаки. Удивительно, однако, что признаки, наслѣдуемые въ общемъ лишь однимъ поломъ, въ нѣкоторыхъ случаяхъ могутъ переходить и на другой полъ. Такъ, у нѣкоторыхъ видовъ бабочекъ изъ рода Lycaena мы встрѣчаемъ на ряду съ нормальными коричневыми или бурыми самками также самокъ, окрашенныхъ въ голубой цвѣтъ, какъ самцы (Lycaena argiades Pall. и L. orion Pall.): онѣ унаслѣдовали голубую пыльцу отъ самцовъ. Самцы окаймленнаго плавунца (Dytiscus marginalis L.) имѣютъ гладкiе надкрылья, а самки бороздчатыя; но встрѣчаются отдѣльныя самки и съ гладкими надкрыльями. У одного рода сѣтчатокрылыхъ, Neurothenius, у однѣхъ самокъ обыкновенныя крылья, а у другихъ съ гораздо болѣе густою сѣтью жилокъ, какъ у самцовъ. У вилорога (Antilocarpa americana Ow.) большинство самокъ безрогiя, но у 20% ихъ рога существуютъ, хотя и меньшей величины, чѣмъ у самцовъ. У пятнистаго кускуса (Phalanger maculatus Geoff.), одного изъ сумчатыхъ, распространеннаго отъ

Новой Гвинеи до Целебеса, самцы вообще испещрены бѣлыми пятнами, а самки одноцвѣтны; но на островѣ Вайгіу къ сѣверу отъ Новой Гвинеи оказываются пятнистыми также и самки. Такимъ унаслѣдованіемъ признаковъ одного пола другимъ поломъ надо вѣроятно объяснить также тотъ фактъ, что у нѣкоторыхъ видовъ признаки, которые у родственныхъ видовъ представляютъ вторичныя половыя особенности самцовъ, свойственны

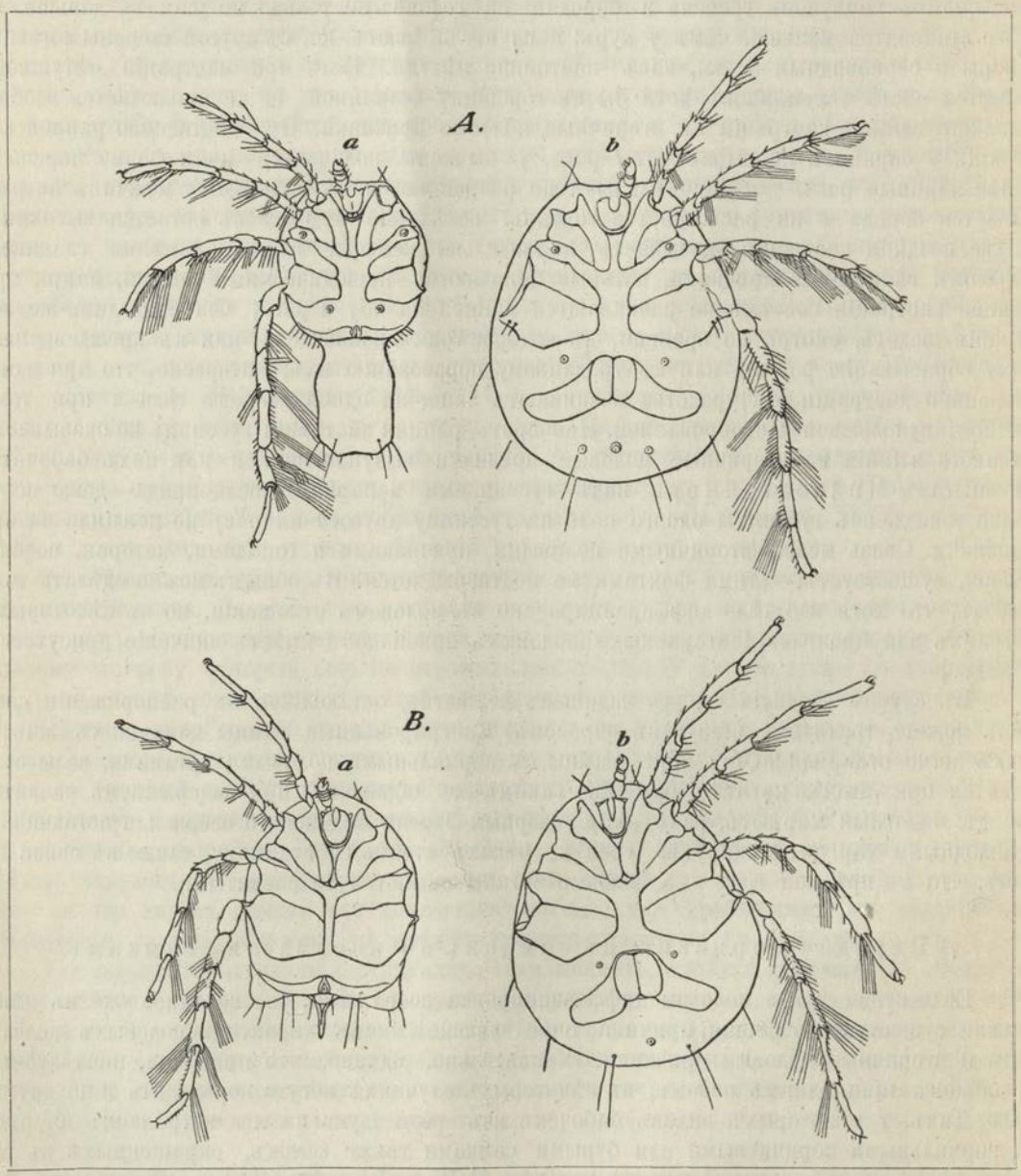


Рис. 316. Самцы (*a*) и самки (*b*) водяныхъ клещей Arrhenurus globator Müll. (*A*) и Arrh. fimbriatus Koenike (*B*). По Пирсигу.

обоимъ поламъ. Такъ, у нѣкоторыхъ породъ куръ существуютъ шпоры какъ у самцовъ, такъ и у самокъ; самки ушастаго фазана (Crossoptilon auritum Pall.) имѣютъ такое же роскошное опереніе, какъ самцы, у нихъ отсутствуютъ только шпоры; также у щегловъ красивая окраска самокъ сходна съ окраскою самцовъ. Сѣверный олень представляетъ единственный видъ оленей съ рогами у самокъ; повидимому, рога у нихъ сначала

появлялись только случайно, но затѣмъ эта особенность удержалась, благодаря тому, что здѣсь рога приносили пользу при разбрасываніи снѣга и отыскиваніи спрятаннаго подъ снѣжнымъ покровомъ корма. Такимъ образомъ, здѣсь корреляція между рогами и сѣменниками, существующая у другихъ видовъ оленей, исчезла: здѣсь также кастрированные олени правильно смѣняютъ свои рога. Въ то время какъ у большинства кузнечиковъ на крыльяхъ самокъ существуетъ только рудиментъ звукового аппарата, у рода кузнечиковъ Ephippigera находится функціонирующій звуковой аппаратъ на укороченныхъ крыльяхъ обоихъ половъ; звукъ, издаваемый самками, отличается, однако, отъ звука самцовъ.

Раньше указывавшаяся болѣе значительная измѣнчивость самцовъ сравнительно съ самками и передача вторичныхъ половыхъ признаковъ самцовъ самкамъ вызываютъ нѣкоторыя не лишенныя значенія соображенія. Существуетъ цѣлыи рядъ группъ животныхъ, у которыхъ самцы ясно различаются, а виды самокъ узнаются лишь съ трудомъ. Таковы, напр., нѣкоторые роды пауковъ Cheiracanthium, Erigone, Micryphantes и др.); различіе видовъ сольпугъ производится почти исключительно по вторичнымъ половымъ признакамъ самцовъ, различеніе же видовъ по самкамъ представляетъ во многихъ случаяхъ почти непреодолимыя затрудненія. Самки у рода водяныхъ клещей Arrhenurus почти не различимы, но это затрудненіе сейчасъ же исчезаетъ при сличеніи между собою самцовъ съ ихъ совершенно своеобразными придатками брюшка (рис. 316). Въ южноамериканскомъ родѣ бабочекъ Eubagis самки въ общемъ очень похожи другъ на друга и представляютъ значительно больше однообразія, чѣмъ ихъ самцы. Подобное же мы наблюдаемъ напр. у фазановъ, самцы которыхъ такъ рѣзко отличаются другъ отъ друга; также нѣкоторые рядомъ живущіе виды колибри, какъ напр. Schistes personatus J. Gd. и geoffroyi Bourc. Muls., или Eustephanus galeritus Molina, fernandensis King и leyboldi J. Gd. различаются почти исключительно по самцамъ. Сама собою напрашивается мысль, что измѣнчивость самцовъ здѣсь ведетъ къ образованію новыхъ видовъ. Такъ, родъ клещей Arrhenurus особенно богатъ видами; болѣе $^1/_5$ всѣхъ германскихъ видовъ водяныхъ клещей относятся къ этому роду; онъ дѣлится на 53 вида, въ то время какъ остальные роды заключаютъ въ себѣ не болѣе чѣмъ по 20—21, а обыкновенно лишь по 5—7 видовъ. Также фазаны и въ особенности колибри представляютъ группы, очень богатые видами. Когда часть признаковъ самцовъ перейдетъ вполнѣ на другой полъ, и такимъ образомъ будутъ различны также самки,—этотъ путь образованія видовъ станетъ не яснымъ.

д) Гермафродитизмъ.

Если обыкновенно мужскіе и женскіе половые продукты возникаютъ въ различныхъ индивидуумахъ, то, съ другой стороны, во многихъ случаяхъ оба рода клѣтокъ образуются въ одномъ и томъ же индивидуумѣ; такія особи называются гермафродитами. Нѣтъ ни одного типа животныхъ, въ которомъ бы,—по крайней мѣрѣ, отдѣльные виды не являлись гермафродитами. Могутъ цѣлые типы, классы или отряды состоять почти или исключительно изъ гермафродитовъ, каковы, напр., оболочники, сосальщики и ленточные глисты, легочные моллюски, піявки. Въ анатомическомъ отношеніи гермафродитизмъ можетъ представлять различныя модификаціи. По большей части яйца и сперматозоиды развиваются въ различныхъ железахъ и выводятся наружу черезъ обособленные протоки съ раздѣльными (напр. у земляныхъ червей) или общими (напр. у рѣсничныхъ червей) наружными отверстіями. Однако, встрѣчаются случаи, когда какъ сперматозоиды, такъ и яйца возникаютъ въ одной и той же железѣ, при чемъ они развиваются то въ различное время,—напр. железа служитъ сначала сѣменникомъ, а затѣмъ яичникомъ, какъ у нѣкоторыхъ пластинчатожаберныхъ моллюсковъ, то, наоборотъ, одновременно; въ послѣднемъ случаѣ железа называется гермафродитною (обоеполою). Отъ гермафродитной железы отходитъ или одинъ общій протокъ для сперматозоидовъ и яицъ (напр. у морского брюхоногаго Gasteropteron) или онъ отчасти дѣлится и открывается наружу то однимъ общимъ (Helix), то двумя отдѣльными (Limnaea) отверстіями.

Гермафродитизмъ и раздѣльнополость не исключаютъ взаимно другъ друга. Въ одномъ и томъ же родѣ мы часто встрѣчаемъ гермафродитные и раздѣльнополые виды. Такъ, изъ устрицъ Ostraea edulis L. и lurida гермафродиты, а O. virginica и angulata—раздѣльнополы; большинство видовъ гребешка гермафродиты, но у Pecten inflexus Poli и varius L. полы раздѣлены. Есть даже такіе виды, которые въ одной мѣстности являются гермафродитами, а въ другой раздѣльнополыми: у морского щетинконогого червя Nereïs dumerilii Aud. Edw. полы обыкновенно раздѣлены, но возлѣ Баньюля въ Ліонскомъ заливѣ встрѣчаются также гермафродитныя формы; мелкая морская звѣзда Asterina gibbosa Forb. въ Эрмельскомъ каналѣ является гермафродитомъ и производитъ въ молодомъ возрастѣ сперматозоидовъ, а, затѣмъ, послѣ выведенія ихъ наружу, въ продолженіи всей остальной жизни развиваетъ въ тѣхъ же железахъ яйца; въ Баньюлѣ встрѣчаются индивидуумы этой звѣзды, которыя въ продолженіи нѣсколькихъ лѣтъ остаются

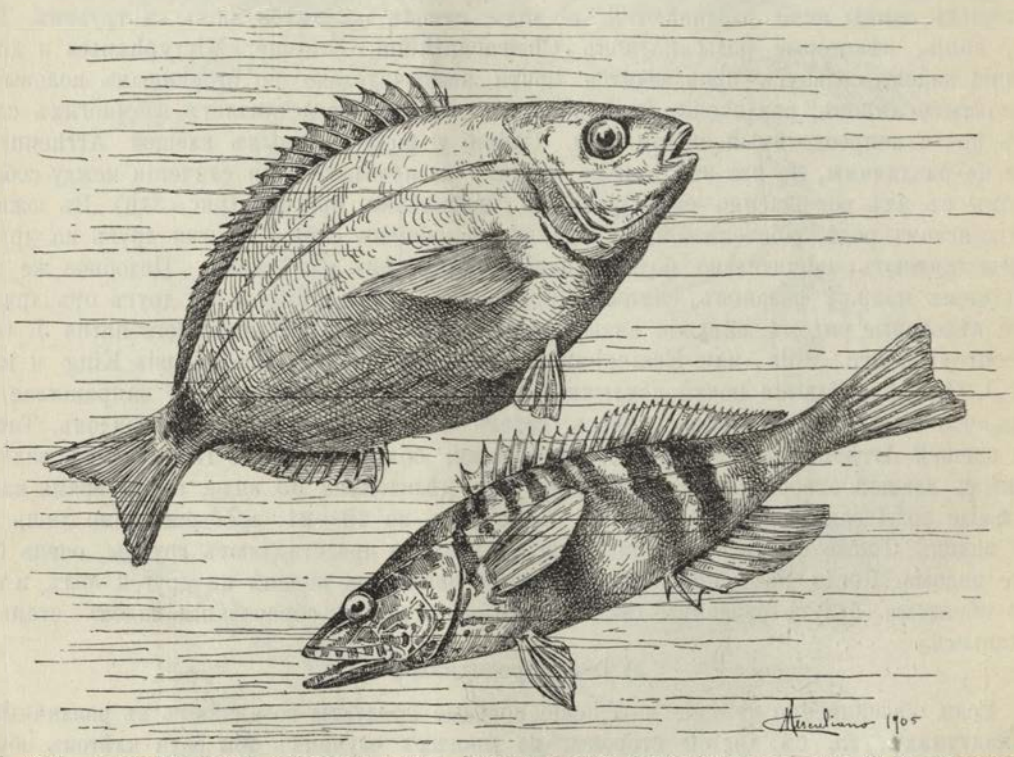


Рис. 317. **Гермафродитныя костистыя рыбы.** Вверху Sargus, внизу Serranus scriba C. V. Уменьшены.

самцами и только послѣ того превращаются въ самокъ; въ Неаполѣ, наконецъ, мы находимъ рядомъ настоящихъ самцовъ, настоящихъ самокъ и гермафродитовъ, производящихъ сперматозоидовъ и яйца одновременно.

Эти переходы показываютъ, что гермафродитныя формы могутъ развиваться изъ раздѣльнополыхъ и наоборотъ. Едва ли можно рѣшить, какое изъ состояній, раздѣльнополость или гермафродитизмъ, является первичнымъ; уже у прототипа многоклѣточныхъ животныхъ, у рода Volvox точно также, какъ у такихъ простыхъ многоклѣточныхъ, какъ прѣсноводная гидра (Hydra), гермафродитныя и раздѣльнополыя формы встрѣчаются рядомъ. Этотъ вопросъ, однако, не трудно рѣшить по отношенію къ отдѣльнымъ группамъ животныхъ. Такъ, нельзя, конечно, сомнѣваться, что гермафродитизмъ единственнаго гермафродитнаго насѣкомаго, а именно живущей въ термитникахъ мухи Termitomyia, представляетъ вторичное состояніе, и что раздѣльнополость Schistosomum haematobium Bilh. (рис. 304) и Distomum filicolle Rud., двухъ единственныхъ раздѣльнополыхъ сосальщиковъ, развилась изъ гермафродитнаго состоянія, которое свойственно всѣмъ

остальнымъ сосальщикамъ. Также немногія гермафродитныя костистыя рыбы изъ родовъ Serranus и Sargus (рис. 317) несомнѣнно развились изъ раздѣльнополыхъ формъ.

Гермафродитизмъ часто встрѣчается у высоко-спеціализированныхъ формъ съ особымъ образомъ жизни. Особенно часты гермафродитныя формы среди неподвижныхъ и прочно прикрѣпляющихся животныхъ. Губки представляютъ гермафродитовъ, а изъ Cnidaria среди прикрѣпленныхъ формъ гермафродиты очень многочисленны, среди же свободно-плавающихъ попадаются очень рѣдко (напр., медуза Chrysaora). Изъ пластинчатожаберныхъ многіе виды приростающихъ устрицъ и леечницы (Ostrea и Aspergillum) гермафродиты, изъ кольчатыхъ червей рядъ трубкожиловъ, изъ ракообразныхъ усоногіе раки и, наконецъ, изъ оболочниковъ всѣ асцидіи гермафродиты. Очень часто гермафродитами бываютъ также паразиты: напр., изъ брюхоногихъ моллюсковъ переднежаберники—раздѣльнополы, но паразитическая Entoconcha гермафродитъ; сосальщики и ленточные глисты гермафродиты; изъ круглыхъ глистовъ у лягушечьей нематоды, Rhabdonema nigrovenosum Rud. чередуются свободнодвижущія поколѣнія съ паразитическими; первыя раздѣльнополы, а вторыя, живущія въ легкихъ лягушки, гермафродиты. Среди паразитическихъ ракообразныхъ также часто встрѣчаются гермафродиты: напр., среди паразитирующихъ на рыбахъ равноногихъ (Cryptoniscidae и Cymothoidae) и корнеголовыя, паразитирующія на крабахъ (рис. 16, стр. 42). Изъ рыбъ гермафродитами являются полупаразитныя миксины. Съ другой стороны, однако, есть гермафродитныя животныя, гермафродитизмъ которыхъ не стоитъ ни въ какомъ соотношеніи съ ихъ образомъ жизни, и есть также прикрѣпленныя и паразитическія животныя не гермафродиты.

Для представленія о способѣ и пути, которымъ совершалось превращеніе раздѣльнополыхъ животныхъ въ гермафродитовъ, очень поучительны отношенія между полами у двухъ группъ, у Myzostomidae и у усоногихъ раковъ. Myzostomidae представляютъ щетинконогихъ червей, паразитирующихъ на морскихъ лиліяхъ. По большей части они являются гермафродитами, но у нѣкоторыхъ видовъ, какъ напр., у Myzostoma glabrum F. S. Leuck., встрѣчаются наряду съ гермафродитными формами еще маленькіе самцы, которыхъ находятъ сидящими на самкахъ. У одного вида, Myzostoma cysticolum Graff, полы раздѣлены, но самцы меньше самокъ, а у самокъ замѣтно начало гермафродитизма. Наконецъ, есть два вполнѣ раздѣльнополыхъ вида (M. inflator и murrayi), у которыхъ самцы опять таки—меньше самокъ. Та же послѣдовательность замѣтна и у усоногихъ раковъ. Большая часть ихъ—гермафродиты, но у Scalpellum vulgare Leach мы находимъ вмѣстѣ съ гермафродитными формами карликовыхъ, живущихъ на нихъ самцовъ, лишенныхъ желудка и поэтому не принимающихъ никакой пищи и обнаруживающихъ вообще признаки вырожденія. У Scalpellum ornatum Gray полы раздѣлены, при чемъ самцы очень малы, съ неразвитымъ кишечникомъ и живутъ на самкахъ. Наконецъ, у раздѣльнополаго Ibla cummingii Darw. самцы, хотя и мелкіе, но уже имѣютъ желудокъ и способны принимать пищу. Карликовые размѣры самцовъ представляютъ здѣсь несомнѣнно явленіе обратнаго развитія; раздѣльнополость въ приведенныхъ примѣрахъ нельзя производить изъ гермафродитизма, представляя себѣ, что самцы произошли путемъ атрофіи яичниковъ, а самки путемъ исчезновенія сѣмянниковъ. По всѣмъ вѣроятіямъ раздѣльнополость здѣсь является первоначальнымъ состояніемъ, и послѣ того какъ самки превратились въ гермафродитовъ, число самцовъ стало уменьшаться, сами они начали недоразвиваться и въ концѣ концовъ—исчезли. Случайное появленіе гермафродитизма, составляющее условіе для широкаго распространенія гермафродитизма, наблюдается очень часто. Извѣстны отдѣльные случаи гермафродитизма у нашихъ беззубокъ (Anodonta), у улитокъ Ampullaria, у лангусты (Palinurus), у ряда бабочекъ и у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ (трески, сельди, окуня, карпа).

Какое значеніе имѣетъ гермафродитизмъ для животныхъ, у которыхъ онъ встрѣчается? Какое онъ можетъ дать преимущество и какой причинить вредъ? На эти вопросы возможно отвѣтить лишь приблизительно и то только по отношенію къ такимъ гермафродитамъ, у которыхъ и яица, и сперма развиваются одновременно. Прежде всего важно

то, что здѣсь число самокъ такъ велико, какъ число индивидуумовъ вообще, благодаря чему быстрота размноженiя повышается. Это должно быть даже и въ томъ случаѣ, если одновременное образованiе сперматозоидовъ затрудняетъ образованiе яицъ. Правильное оплодотворенiе яицъ обезпечено тѣмъ, что число самцевъ также равно числу индивидуумовъ вообще.

Быстрота размноженiя, однако, составляетъ лишь одну сторону значенiя гермафродитизма. У животныхъ, медленно двигающихся, неподвижно прикрѣпленныхъ или, какъ напр., у внутреннихъ паразитовъ, живущихъ изолированно другъ отъ друга,—оплодотворенiе яицъ сперматозоидами другого индивидуума очень мало обезпечено. Они не въ состоянiи отыскивать другихъ индивидуумовъ своего вида. Если у раздѣльнополыхъ животныхъ только двѣ особи находятся одна возлѣ другой, то онѣ могутъ быть или самцами, или самками, или, наконецъ, самцомъ и самкою; вѣроятность того, что онѣ относятся къ одному и тому же полу, и того, что онѣ составляютъ пару, одинакова; поэтому только въ половинѣ случаевъ, когда двѣ особи находятся въ одномъ мѣстѣ, можетъ наступить оплодотворенiе яицъ. Иное дѣло—гермафродиты: тогда оплодотворенiе яицъ всегда возможно. Если даже встрѣчается одинъ только индивидуумъ отдѣльно отъ другихъ, то и то остается возможность самооплодотворенiя.

Вообще говоря, и у гермафродитовъ происходитъ перекрестное оплодотворенiе, а самооплодотворенiе составляетъ лишь исключенiе. Какъ постоянное явленiе, оно наблюдалось до сихъ поръ только у прямокишечныхъ рѣсничныхъ червей (Секера). Но оно существуетъ въ отдѣльныхъ случаяхъ также и у другихъ животныхъ. Его наблюдали, напр., у сосальщиковъ и ленточныхъ глистовъ. У пiявокъ Clepsine, которыя держались послѣ ихъ вылупленiя изъ яицъ отдѣльно одна отъ другой, происходило нормальное развитiе яицъ, что указываетъ или на партеногенезисъ, или, вѣроятнѣе, на самооплодотворенiе. Находили также прудовиковъ (Limnaea) съ совокупительнымъ органомъ, введеннымъ въ ихъ собственное влагалище. Наконецъ, многочисленными опытами доказано, что яица, оплодотворенныя сперматозоидами того же индивидуума, развиваются. Но извѣстно также много примѣровъ, когда самооплодотворенiе является невозможнымъ. Ему могутъ мѣшать уже анатомическiя особенности: напр., у животныхъ съ внутреннимъ оплодотворенiемъ, когда сперматозоиды вводятся въ тѣло при совокупленiи, обособленныя другъ отъ друга половыя отверстiя могутъ такъ располагаться, что сѣмя не въ состоянiи попасть въ женское половое отверстiе; такой примѣръ представляютъ земляные черви. Обыкновенно, однако, для той же цѣли служитъ другое средство, а именно: разновременность созрѣванiя мужскихъ и женскихъ половыхъ продуктовъ. По большей части раньше созрѣваютъ сперматозоиды. Такъ бываетъ у гермафродитныхъ немертинъ и круглыхъ червей, у Myxine и Bdellostoma изъ круглоротыхъ, у Chrysophrys и Seranus изъ костистыхъ рыбъ. При этомъ въ тѣлѣ животнаго въ каждый данный моментъ обыкновенно заключается лишь одинъ родъ половыхъ продуктовъ. Когда животное сначала является самцомъ, а затѣмъ самкою, говорятъ о протерандрiи, какъ, напр., у устрицъ, у асцидiй и сальпъ или у насѣкомаго Termitomyia. Протогюнiя, т. е. превращенiе самки въ самца, наблюдается гораздо рѣже; оно извѣстно, напр., у пирозомы и у сложныхъ асцидiй.

При преимуществахъ, которыя даетъ гермафродитизмъ и о которыхъ мы только что говорили, у него есть важныя вредныя стороны. При гермафродитизмѣ совершенно выпадаетъ раздѣленiе труда между самцами и самками, составляющее существенное дополненiе къ раздѣленiю труда между яйцомъ и сперматозоидомъ; вмѣстѣ съ тѣмъ при немъ исчезаетъ и то преимущество, которое такое раздѣленiе труда представляетъ для сохраненiя и дальнѣйшаго развитiя вида.

e) Партеногенезисъ.

У простѣйшихъ отдѣльныя особи всегда могутъ размножаться безъ гаметъ, безъ предшествовавшей копуляцiи. У многоклѣточныхъ же животныхъ такой первичной агамогонiи уже не встрѣчается. Хотя въ отдѣльныхъ случаяхъ яицо можетъ разви-

ваться, какъ говорится, партеногенетически, т. е. безъ оплодотворенія,—но это явленіе не стоитъ въ непосредственной связи съ размноженіемъ простѣйшихъ безъ гаметъ, а объясняется вторичною утратою необходимости оплодотворенія яйца. Партеногенетически развивающіяся яйца сохранили ясные признаки ранѣе бывшаго у нихъ оплодотворенія: именно они отдѣляютъ отъ себя въ концѣ своего развитія полярныя тѣльца, какъ то мы видѣли у копулирующихъ Actinophrys и у макрогаметъ Volvox. Позднѣе мы увидимъ, что образованіе полярныхъ тѣлецъ стоитъ въ тѣснѣйшей связи съ оплодотвореніемъ. Такъ, у партеногонидій Volvox, развивающихся всегда безъ гаметъ, полярныхъ тѣлецъ никогда не образуется, но мы ихъ всегда находимъ какъ у его макрогаметъ, такъ и у яицъ всѣхъ многоклѣточныхъ животныхъ.

Также исключительная ограниченность случаевъ партеногенезиса говоритъ противъ толкованія его за первичное явленіе. Извѣстны лишь отдѣльные случаи партеногенезиса у щетинконогихъ червей (Dodecaceria concharum Oerst.), затѣмъ, онъ распространенъ въ классѣ коловратокъ и довольно часто встрѣчается у членистоногихъ. У нѣкоторыхъ видовъ членистоногихъ онъ встрѣчается случайно, въ видѣ исключенія; напримѣръ, самки цѣлаго ряда бабочекъ, особенно изъ шелкопрядовъ и бражниковъ, вышедшія изъ куколокъ въ неволѣ, откладываютъ яица безъ предшествовавшаго спариванія, при чемъ иногда изъ этихъ яицъ развиваются гусеницы. Конечно, такое развитіе въ данномъ случаѣ не является обычнымъ. У другихъ насѣкомыхъ, наоборотъ, самцы неизвѣстны или настолько рѣдки, что размноженіе происходитъ почти исключительно посредствомъ неоплодотворенныхъ яицъ; сюда относятся приведѣнія Bacillus rossii Fab. изъ прямокрылыхъ, Psyche и Solenobia—изъ бабочекъ и рядъ мелкихъ формъ изъ перепончатокрылыхъ, каковы нѣкоторые пилильщики (напр., Nematus gallicola), орѣхотворки (родъ Aphilothrix) и немногіе изъ наѣздниковъ. У нѣкоторыхъ насѣкомыхъ,—какъ напр., у ряда орѣхотворокъ, чередуются поколѣнія, состоящія изъ самцовъ и самокъ, съ поколѣніями, состоящими изъ однихъ самокъ и, слѣдовательно, размножающимися партеногенетически; или вслѣдъ за рядомъ партеногенетическихъ генерацій появляется одно поколѣніе съ самцами, какъ напр., у тлей.—Изъ ракообразныхъ партеногенетическое или дѣвственное размноженіе очень распространено у жаберноногихъ, и у нѣкоторыхъ формъ ихъ, какъ у Apus и Artemia salina Leach, долгое время тщетно искали самцовъ. У другихъ ракообразныхъ за генераціей съ самцами, какъ у тлей, слѣдуетъ длинный рядъ генерацій безъ самцовъ, а затѣмъ снова одна генерація съ самцами; это наблюдается у водяныхъ блохъ (Cladocera) и ракушниковыхъ. Таковы же отношенія и у коловратокъ. Появленіе самцовъ здѣсь вызывается какими либо внѣшними вліяніями, вродѣ недостатка пищи или пониженія температуры; объ этомъ см. во 2-мъ томѣ.

У послѣднихъ формъ размноженіе посредствомъ неоплодотворенныхъ яицъ легко доказывается: самцы отсутсутствуютъ, а предположеніе, что самки представляютъ гермафродитовъ и могутъ развивать въ себѣ кромѣ яицъ также сперматозоидовъ, съ полною достовѣрностью опровергается анатомическимъ изслѣдованіемъ ихъ. Труднѣе доказать существованіе партеногенезиса тамъ, гдѣ одна и та же самка то откладываетъ оплодотворенныя, то неоплодотворенныя яйца, — процессъ, который извѣстенъ у домашнихъ пчелъ и родственныхъ имъ осъ, шмелей и муравьевъ. У всѣхъ нихъ изъ оплодотворенныхъ яицъ развиваются самки, а изъ неоплодотворенныхъ—самцы; такъ наз. «рабочіе», представляющіе самокъ съ рудиментарными половыми органами, развиваются изъ тѣхъ же яицъ, что и нормальныя самки, но остаются безплодными, потому что они въ стадіи личинокъ хуже питаются. Такую форму партеногенезиса, при которой только часть яицъ не соединяется съ сперматозоидами, наз. факультативнымъ партеногенезисомъ.

Доказательствомъ факультативнаго партеногенезиса служатъ изслѣдованія надъ домашней пчелой и стѣнной осой (Polistes). Самки этихъ перепончатокрылыхъ, такъ наз. царицы, спариваются только разъ въ своей жизни, и при томъ во время полета, т. е. у пчелъ—внѣ улья. Запасъ сперматозоидовъ, полученный самкою во время брачнаго полета, остается въ ея пріемникѣ сѣмени и служитъ для оплодотворенія яицъ,—у пчелиной матки

впродолженіе нѣсколькихъ лѣтъ. Если что-нибудь помѣшаетъ пчелиной маткѣ совершить брачный полетъ, напр. какой-либо недостатокъ въ крыльяхъ,—то она остается безъ совокупленія, ея яйца не могутъ оплодотворяться и ея потомство будетъ состоять только изъ самцовъ или, какъ ихъ называютъ,—трутней. Матка-трутневка получается также въ томъ случаѣ, если вслѣдствіе ущемленія ея брюшка будетъ поврежденъ ея пріемникъ сѣмени. Того же результата можно достигнуть, выдерживая матку впродолженіи 36 часовъ въ ледникѣ, вслѣдствіе чего, очевидно, въ ея сѣмяпріемникѣ сперматозоиды погибаютъ. Если спаривается самка итальянской расы домашнихъ пчелъ съ самцомъ нѣмецкой расы, то получающіеся отъ нея трутни бываютъ совершенно похожи на свою мать, а матки и рабочіе—на обоихъ родителей; у первыхъ, конечно, не было въ яйцѣ отцовскаго сперматозоида. Когда откладываютъ яйца несовокупляющіеся рабочіе стѣнныхъ осъ,—именно при вылавливаніи изъ гнѣзда всѣхъ самокъ,—изъ ихъ яйцъ вылупляются исключительно самцы. Къ этимъ біологическимъ доказательствамъ присоединяется также микроскопическое доказательство присутствія сперматозоида въ яйцахъ, которыя вынуты изъ рабочихъ ячеекъ пчелиныхъ сотъ,—ячеекъ, ясно отличимыхъ отъ трутневыхъ,—въ то время какъ въ яйцахъ, вынутыхъ изъ трутневыхъ ячеекъ, сперматозоидовъ никогда не находили; современная микроскопическая техника позволяетъ доказать присутствіе сперматозоида въ яйцѣ съ полною достовѣрностью.—Всѣми выше приведенными фактами первоначальное мнѣніе о невозможности партеногенетическаго развитія было вполнѣ опровергнуто.

При постоянномъ партеногенезисѣ или партеногенезисѣ въ теченіе цѣлаго ряда поколѣній значеніе его для быстроты размноженія само собою очевидно. Потомство одной тли, оставляющей послѣ себя 20 новыхъ тлей, достигнетъ черезъ 5 поколѣній 200 тысячъ особей, если всѣ получающіяся тли будутъ участвовать въ размноженіи и давать каждый разъ половину самцовъ и половину самокъ; при партеногенетическомъ же размноженіи потомство этой тли черезъ 5 поколѣній при прочихъ равныхъ условіяхъ будетъ болѣе трехъ милліоновъ. Мы видимъ, далѣе, что партеногенезисъ этого рода часто свойственъ маленькимъ прѣсноводнымъ или наземнымъ животнымъ, которыя очень зависятъ отъ климатическихъ условій,—каковы, напр., водяныя блохи, ракушниковыя и коловратки, гибнущія при высыханіи болотъ, или тли, погибающія зимою. Для такихъ животныхъ быстрота размноженія при благопріятныхъ условіяхъ жизни составляетъ очень большое преимущество. Этимъ, конечно, совсѣмъ не указывается какъ возникъ у нихъ партеногенезисъ. Изъ того, что онъ ограниченъ почти исключительно членистоногими, можно, разумѣется, предположить, что въ другихъ типахъ животныхъ условія для развитія яицъ безъ оплодотворенія гораздо менѣе благопріятны; у членистоногихъ эти благопріятныя отношенія въ организаціи, возникшія, вѣроятно, самостоятельно у различныхъ формъ, превратили случайный пертеногенезисъ въ постоянный, который могъ распространиться на весь данный видъ животнаго, благодаря большей быстротѣ размноженія особей, развивавшихся партеногенетически.

Иначе обстоитъ дѣло съ факультативнымъ партеногенезисомъ общественныхъ перепончатокрылыхъ, при которомъ развиваются самцы. Изъ яицъ нѣкоторыхъ одиночно живущихъ пилильщиковъ, напр. кружовеннаго пилильщика (Nematus ventricosus Kl.), если они откладываются безъ совокупленія, иногда развиваются не самки, какъ въ вышеприведенныхъ случаяхъ партеногенезиса, а самцы. То же имѣетъ мѣсто и у общественныхъ перепончатокрылыхъ, но здѣсь откладываніе части яицъ, развивающихся безъ оплодотворенія, является правиломъ. Такія отношенія не могли привести къ выработкѣ постояннаго партеногенезиса, но они могли здѣсь регулировать отношенія числа самцовъ и самокъ въ сообществахъ перепончатокрылыхъ, и въ особенности,—регулировать время появленія самцовъ. Непосредственнаго усиленія размноженія этимъ, конечно, не достигалось.

Въ отдѣльныхъ случаяхъ можно говорить о партеногенезисѣ и у простѣйшихъ животныхъ. Иногда, именно, гаметы, отличающіяся отъ обыкновенныхъ индивидуумовъ, размножаются простымъ дѣленіемъ, и копулирующія обыкновенно съ другими гаметами,—

развиваются безъ предшествовавшей копуляціи. Такое развитіе наблюдалось только у макрогаметъ простѣйшихъ животныхъ; напр., рецедивъ маляріи, вѣроятно, происходитъ благодаря партеногенетическому развитію макрогаметъ живущаго въ крови малярійнаго паразита (Plasmodium malariae Lav.). У нѣкоторыхъ водорослей наблюдался партеногенезисъ даже микрогаметъ, но при немъ получались изъ нихъ жалкія растеньица.

2. Вегетативное размноженіе.

Лейкартъ называетъ вегетативное размноженіе съ полнымъ правомъ размноженіемъ посредствомъ роста; это—ростъ за предѣлы индивидуума. Молодое животное остается долгое время въ непосредственной связи со старымъ. Эта связь прекращается обыкновенно только тогда, когда новое животное приметъ вполнѣ форму стараго и будетъ способно къ самостоятельному питанію.

Вегетативное размноженіе ограничивается животными, стоящими болѣе низко по своей организаціи. У столь дифференцированныхъ формъ, какъ моллюски, членистоногія и позвоночныя, мы его никогда не встрѣчаемъ и очень рѣдко находимъ его у иглокожихъ. Наоборотъ, у кишечнополостныхъ и губокъ, плоскихъ червей, настоящихъ червей и оболочниковъ оно широко распространено и встрѣчается въ очень различныхъ видоизмѣненіяхъ. Обычное дѣленіе пополамъ простѣйшихъ животныхъ причисляли раньше къ вегетативному размноженію. Оно имѣетъ, однако, такъ много соотношеній съ размноженіемъ посредствомъ отдѣльныхъ клѣтокъ у многоклѣточныхъ животныхъ, что мы его относимъ къ цитогенному размноженію. Такимъ образомъ, вегетативное размноженіе мы можемъ, вообще говоря, ожидать только у многоклѣточныхъ животныхъ. Однако, встрѣчаются случаи, когда простѣйшія, съ многочисленными ядрами, перешнуровываются на нѣсколько частей, содержащихъ въ себѣ каждая также нѣсколько ядеръ (ср. рис. 330, I A и B и IV A и B); это перешнуровываніе правильно разсматривать какъ вегетативное размноженіе, то же можно сказать о дѣленіи колоній простѣйшихъ, какъ напр., у колоніальныхъ лучевиковъ.

а) Общія данныя о дѣленіи и почкованіи.

Различныя видоизмѣненія вегетативнаго дѣленія могутъ быть сведены къ двумъ основнымъ формамъ, которыя называются — одна — дѣленіемъ, другая — почкованіемъ. Внѣшнее различіе между ними заключается въ томъ, что при дѣленіи обѣ возникающія особи бываютъ одинаковой величины, а при почкованіи новый молодой индивидуумъ бываетъ меньше стараго. Болѣе существеннымъ отличіемъ является то, что при дѣленіи въ составъ новаго индивидуума входятъ уже функціонировавшія части стараго, образующія по большей части главную массу тѣла новой особи. При этомъ, конечно, происходитъ и новообразованіе, путемъ котораго отдѣляющіяся части восполняются до организаціи вполнѣ сходной съ родительскою формою. Кратко описанное выше вегетативное размноженіе у Stylaria представляетъ дѣленіе; здѣсь у передняго участка должна возникать новая порошица, а у задняго—новый головной конецъ съ ротовымъ отверстіемъ, головнымъ нервнымъ узломъ, глазами и щупальцами. Въ противуположность дѣленію почкованіе характеризуется тѣмъ, что новый индивидуумъ возникаетъ путемъ особаго процесса роста, отличающагося отъ обычнаго роста, свойственнаго данному виду, и что на тѣлѣ животнаго образуется выростъ, существованіе котораго не является для животнаго необходимостью; въ остальномъ почкующееся животное остается безъ всякихъ перемѣнъ. Типичную форму почкованія представляетъ наша прѣсноводная гидра (Hydra; рис. 318 и табл. 11). У нея при почкованіи стѣнка тѣла выпячивается въ одномъ мѣстѣ въ видѣ мѣшка или бугорка; бугорокъ представляетъ полый придатокъ (7), стѣнки котораго подобно стѣнкамъ самой гидры состоятъ изъ двухъ клѣточныхъ пластовъ,—эктодерма и энтодерма,—а полость представляетъ продолженіе кишечной полости животнаго. Этотъ придатокъ разростается, на свободномъ его концѣ выростаютъ щупальца, какъ выступы

его стѣнокъ, между ними прорывается отверстіе, соединяющее его полость съ наружной средой и представляющее ротъ молодого животнаго. Такимъ образомъ строеніе почки (8) становится довольно схожимъ со строеніемъ взрослаго животнаго. Сходство постепенно становится полнымъ, и почка отшнуровывается отъ материнскаго животнаго и живетъ далѣе уже самостоятельно. Такихъ почекъ на одномъ животномъ можетъ возникать одновременно—нѣсколько.

Главная масса животнаго, возникающаго путемъ дѣленія, обычно уже существуетъ, какъ функціонирующій отдѣлъ тѣла стараго животнаго; въ тѣхъ же случаяхъ, когда она выростаетъ изъ него вновь, этотъ ростъ представляетъ вполнѣ обычную форму роста для даннаго вида. Для новой особи, образующейся путемъ такого разростанія, мы будемъ употреблять названіе «побѣгъ» вмѣсто мало удачнаго, ведущаго къ смѣшенію съ почкованіемъ «почка». Подъ почкованіемъ въ узкомъ смыслѣ слова мы понимаемъ дифференціальный ростъ, хотя, конечно, при каждомъ превращеніи части животнаго въ новый самостоятельный организмъ происходитъ процессъ, имѣющій извѣстное сходство съ почкованіемъ:—а именно—возстановленіе путемъ новообразованія недастоющихъ частей.

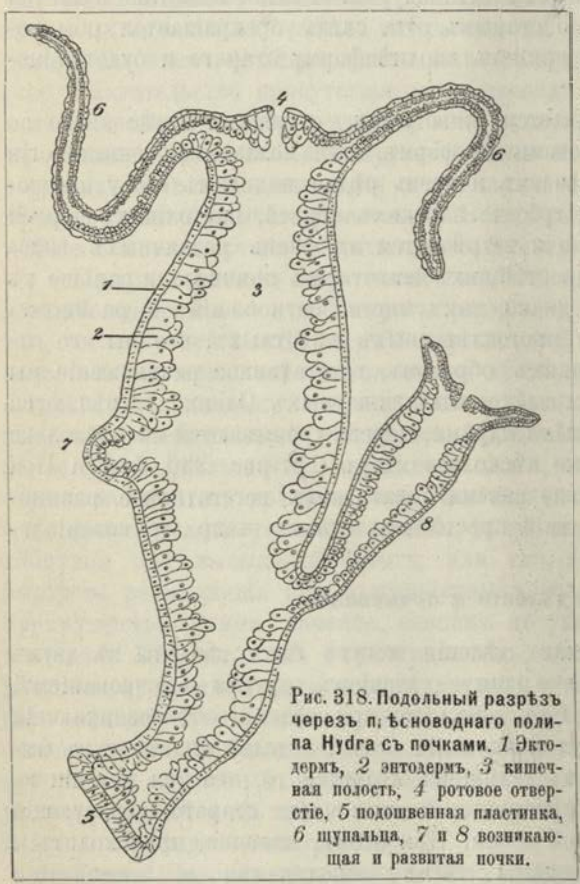
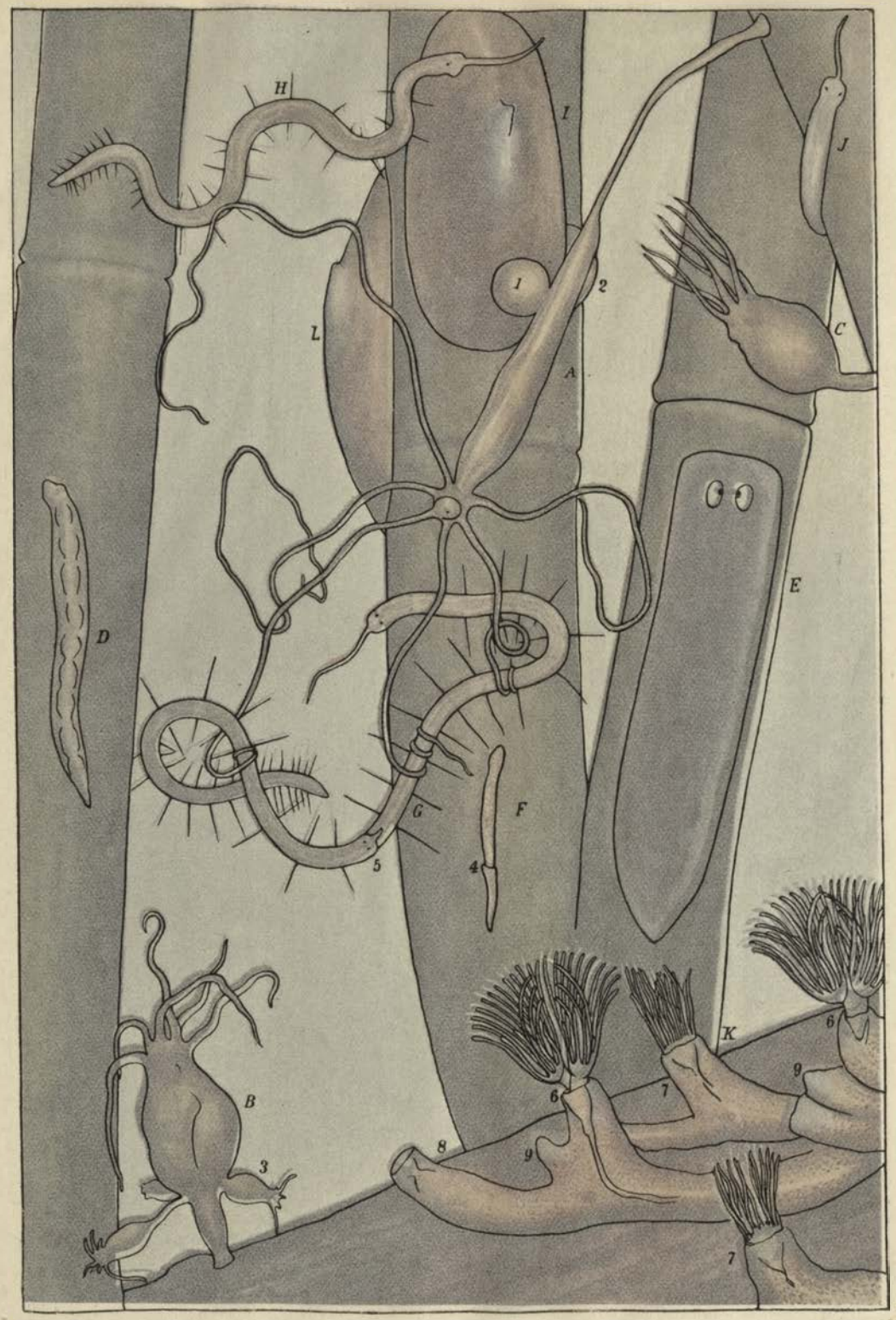


Рис. 318. Подольный разрѣзъ черезъ пѣсноводнаго полипа Hydra съ почками. *1* Эктодермъ, *2* энтодермъ, *3* кишечная полость, *4* ротовое отверстіе, *5* подошвенная пластинка, *6* щупальца, *7* и *8* возникающая и развитая почки.

Подобныя явленія возстановленія или регенераціи весьма распространены въ животномъ царствѣ,—независимо отъ размноженія животныхъ,—какъ средство для заживленія пораненій и возстановленія утраченныхъ частей. Хотя, правда, вегетативнаго размноженія никогда не встрѣчается у тѣхъ животныхъ, у которыхъ нѣтъ способности къ регенераціи, но съ другой стороны, есть группы животныхъ, у которыхъ регенерація наблюдается, но размноженія посредствомъ дѣленія или почкованія не бываетъ. Изъ иглокожихъ большою способностью къ регенераціи обладаютъ морскія звѣзды и голотуріи. Отломанный лучъ звѣзды регенерируетъ въ новую звѣзду, возстановляя центральный дискъ тѣла и четыре остальныхъ луча; такая стадія регенераціи морскихъ звѣздъ извѣстна подъ названіемъ кометной формы. Голотуріи при извѣстномъ раздраженіи выбрасываютъ изъ себя большую часть своихъ внутренностей и могутъ снова возстановлять ихъ. Не смотря на все это, вегетативное размноженіе у иглокожихъ наблюдается въ очень ограниченныхъ случаяхъ.—Ракообразныя возстановляютъ потерянную ногу или усикъ, насѣкомыя могутъ возстановлять, по крайней мѣрѣ, членики лапокъ, а по новымъ изслѣдованіямъ также крылья, если они обрѣзаны на стадіи куколки. У нашихъ улитокъ могутъ регенерировать отрѣзанныя щупальца и даже большая часть головы. Въ меньшей степени свойственна регенерація холоднокровнымъ позвоночнымъ животнымъ; лучше всего она выражена у земноводныхъ, у которыхъ можетъ возстановляться цѣлая конечность; у рыбъ и пресмыкающихся она очень незначительна. Но ни въ одномъ изъ названныхъ типовъ животныхъ не встрѣчается размноженія дѣленіемъ. Сравнительно у очень немногихъ животныхъ, какъ у ребровиковъ и піявокъ, совсѣмъ не наблюдается регенераціи, и вмѣстѣ съ тѣмъ, какъ и слѣдовало ожи-



Къ табл. XI: мелкія животныя прѣсныхъ водъ. *A—C* прѣсноводный полипъ (Hydra polypus L.). *A* въ вытянутомъ состояніи, съ яйцомъ (*1*) и сѣмянникомъ (*2*). *B* съ почками (*3*). *B* и *C* сократившіяся особи съ пищею въ кишечной полости. *D* рѣсничный червь (Microstoma lineare O. F. Müll.); происшедшая путемъ дѣленія цѣпь индивидуумовъ. *E* Planaria torva M. Schultze. *F* Aeolosoma tenebrarum Vejd., маленькій кольчатый червь; *4* обозначившееся мѣсто дѣленія. *G—J* Stylaria lacustris L. *G* съ обозначившимся мѣстомъ дѣленія (головой дочерняго индивида — *5*). *K*. колонія мшанокъ (Plumatella repens L.). *6* индивидъ съ вполнѣ вытянутымъ вѣнцомъ щупалецъ, *7* индивидъ полу-втянувшійся, *8* индивидъ вполнѣ втянувшійся, *9* разрастающаяся почка. *L* улитка-черепашка (Acroloxus lacustris L.). — Увелич. въ 7 разъ.

Къ таб. XI: мелкія животныя прѣсныхъ водъ. А—С прѣсноводный полипъ (Hydra polypus L.), А въ вытянутомъ состояніи, съ рѣшомъ (1) и сѣмянникомъ (2), В съ почками (3), В и С сокращавшіеся особи съ щупцами въ кишечной полости. D рѣсничный червь (Microstoma linearе O. F. Müll.); проползшая цѣпочка бѣлоснѣжнаго индивидуумовъ. E Planaria torva M. Schultze. F Acolosoma tenebratum Vejd., маленькій колчатый червь; G обозначающееся мѣсто бѣленія. G—I Stylaria lacustris L. G съ обозначившимся мѣстомъ бѣленія (головой дочерняго индивида — 5), K колоніи мшанокъ (Plumatella repens L.), 6 индивидъ съ вполнѣ вытянутымъ вѣнцомъ щупальцевъ, 7 индивидъ полу-втянувшійся, 8 индивидъ вполнѣ втянувшійся, 9 разрастающаяся почка. L улитка-черепашка (Acrolexus lacustris L.). — Увелич. въ 7 разъ.

Прѣсноводныя мелкія животныя.

дать, у нихъ нѣтъ ни дѣленія, ни почкованія, хотя у близкихъ къ нимъ формъ и то, и другое очень обычны. Такимъ образомъ, хотя способность къ регенераціи свойственна почти всѣмъ животнымъ, но нельзя говорить, что дѣленіе потому не является чѣмъ то отличнымъ отъ почкованія, что и тамъ, и здѣсь имѣетъ мѣсто дифференціальный ростъ въ формѣ процессовъ регенераціи.

Всего замѣчательнѣе явленія регенераціи у кишечнополостныхъ, плоскихъ червей и кольчатыхъ червей. Наша гидра представляетъ классическій объектъ для изученія регенераціи. За способность къ регенераціи дано ей ея названіе изъ сравненія съ лернейской гидрой, у которой на мѣстѣ срубленной головы выростали двѣ новыхъ. Гидру можно разрѣзать на мелкія кусочки,—даже до $^1/_6$ м. м. въ поперечникѣ, и каждый изъ нихъ регенерируетъ въ новаго полипа. Изъ отрѣзка губки возстановляется новая цѣлая губка,—явленіе, которымъ пользуются для искусственнаго разведенія грецкихъ губокъ. Рѣсничныя черви нашихъ прудовъ и болотъ изъ рода Planaria въ способности возстановленія едва уступаютъ гидрѣ. Куски ихъ болѣе, чѣмъ въ $^1/_{279}$ червя, могутъ уже возстановлять всего червя; пораненія, очень легко происходящія на ихъ мягкомъ тѣлѣ, заживаютъ въ очень короткое время. Посредствомъ опредѣленнымъ образомъ произведенныхъ вырѣзокъ на тѣлѣ червя удается даже получить червя съ нѣсколькими головными и хвостовыми концами, какъ показываетъ рис. 319: изъ вырѣзки, смотрящей впередъ, при соблюденіи извѣстныхъ предосторожностей, выростаетъ головной конецъ, а изъ вырѣзки, смотрящей назадъ, — хвостовой. Земляного червя можно перерѣзать поперегъ на двѣ части, при чемъ онъ не погибаетъ: передній конецъ возстановляетъ задній, а задній—передній, и такимъ образомъ послѣ операціи получаются два новыхъ червя. У нѣкоторыхъ формъ, близкихъ къ землянымъ червямъ, эта способность идетъ еще дальше: Lumbriculus variegatus Gr. можно разрѣзать на 14 частей, и каждая часть возстановляетъ передній и задній конецъ.

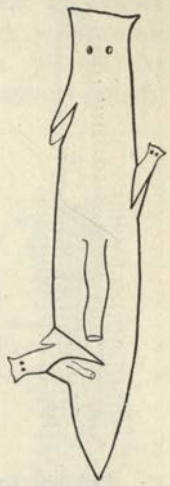


Рис. 319. Прѣсноводный рѣсничный червь Planaria alpina Dana, съ регенерирующими головными и хвостовыми концами на мѣстахъ порѣзовъ. По В. Фогту.

На объектахъ, подобныхъ вышеуказаннымъ, которые удобны для экспериментовъ, процессы регенераціи были точно изучены, при чемъ было найдено, что ткани возстановляющейся части обыкновенно происходятъ изъ тѣхъ же тканей:—эпидермисъ изъ эпидермиса, ткань кишечника изъ ткани кишечника и т. д., или, что онѣ развиваются изъ тѣхъ-же зачатковъ, что и при эмбріональномъ развитіи,—напр., нервная система, какъ при эмбріональномъ развитіи, такъ и при регенераціи происходитъ изъ эпидермиса. Части гидры только тогда могутъ регенерировать въ цѣлое животное, когда онѣ заключаютъ въ себѣ оба зародышевыхъ пласта,—и наружный, и внутренній. Однако, сказанное не является правиломъ безъ исключеній: ткани могутъ замѣнять другъ друга, — напр., мускулы могутъ образовываться изъ эпидермальныхъ клѣтокъ, или эпителій передней кишки кольчатыхъ червей—изъ эпителія средней, тогда какъ при эмбріональномъ развитіи онъ возникаетъ изъ эктодерма. Очевидно, природа не укладывается въ схему зародышевыхъ пластовъ: часть какого нибудь зародышеваго пласта можетъ при извѣстныхъ обстоятельствахъ производить ткани, которыя обыкновенно происходятъ изъ другого зародышеваго пласта.

б) Размноженіе посредствомъ дѣленія.

Въ предѣлахъ именно тѣхъ трехъ типовъ животныхъ, у которыхъ наиболѣе развита способность къ регенераціи, у кишечнополостныхъ, плоскихъ червей и червей въ собственномъ смыслѣ, встрѣчается чаще всего также и размноженіе посредствомъ дѣленія, среди кишечнополостныхъ чаще всего у—Cnidaria, среди плоскихъ червей у—рѣсничныхъ и ленточныхъ, а среди червей въ собственномъ смыслѣ—у щетинконогихъ. Мы займемся сперва послѣдними, такъ какъ они представляютъ большое разнообразіе про-

цессовъ дѣленія въ поразительно тѣсномъ сочетаніи и поэтому являются наиболѣе подходящими для пониманія.

Начнемъ съ Lumbriculus, одного изъ щетинконогихъ червей нашихъ стоячихъ водъ, о большой регенеративной способности котораго мы уже раньше упоминали. Въ извѣстное время въ природѣ можно встрѣтить почти исключительно лишь экземпляры съ регенерировавшими частями, то съ однимъ переднимъ, то съ однимъ заднимъ, или наконецъ, съ обоими вновь возстановленными концами, что легко узнать по болѣе свѣтлой окраскѣ. Наблюденія въ акваріумѣ показали, что этотъ червь обладаетъ способностью самопроизвольно, внезапно и безъ предварительной подготовки разрывать свое тѣло на части, очевидно посредствомъ опредѣленныхъ мускульныхъ сокращеній; такъ какъ эти части регенирируютъ въ цѣлыхъ животныхъ, то это самораздробленіе или автотомія служитъ для размноженія.—У другихъ щетинконогихъ червей дѣленію на отдѣльные куски предшествуетъ перешнуровываніе между двумя сегментами, что не ведетъ къ образованію большихъ поверхностныхъ ранъ. Такъ бываетъ у одного маленькаго щетинконогаго морского червя, Ctenodrilus monostylos Zepp.; отдѣленныя другъ отъ друга части возстановляются въ полнаго червя посредствомъ регенераціи недостающихъ концовъ лишь послѣ окончанія дѣленія. Отшнуровываться и возстановляться въ полнаго червя могутъ даже частички тѣла въ 1—3 сегмента. Въ другихъ же случаяхъ дѣленіе подготовляется заранѣе: происходитъ возстановленіе частей тѣла посредствомъ разростанія тканей еще до того, какъ совершится дѣленіе на части. Подобный случай мы видѣли уже раньше у Stylaria. Однако, предшествуетъ ли раздѣленіе регенераціи, или слѣдуетъ за ней, это не является существенной разницей, что видно уже изъ того, что у одного вида, близкаго къ Ctenodrilus monostylos Zepp., у Ct. pardalis Clap. процессы протекаютъ въ обратномъ порядкѣ: сперва наступаетъ регенерація, а затѣмъ уже раздѣленіе. Тоже

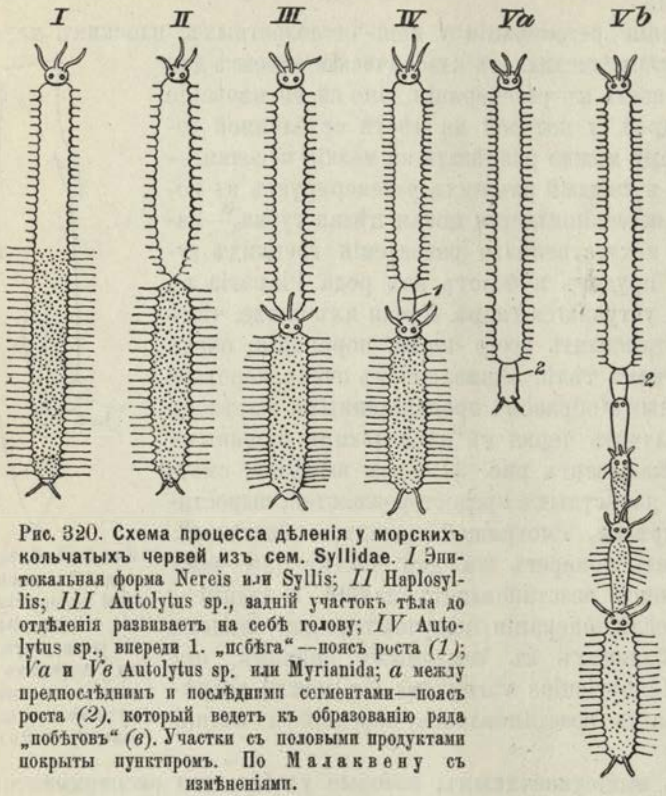


Рис. 320. Схема процесса дѣленія у морскихъ кольчатыхъ червей изъ сем. Syllidae. *I* Эпитокальная форма Nereis или Syllis; *II* Haplosyllis; *III* Autolytus sp., задній участокъ тѣла до отдѣленія развиваетъ на себѣ голову; *IV* Autolytus sp., впереди 1. „побѣга"—поясъ роста *(1)*; *Va* и *Vв* Autolytus sp. или Myrianida; *a* между предпослѣднимъ и послѣдними сегментами—поясъ роста *(2)*, который ведетъ къ образованію ряда „побѣговъ" *(в)*. Участки съ половыми продуктами покрыты пунктиромъ. По Малаквену съ измѣненіями.

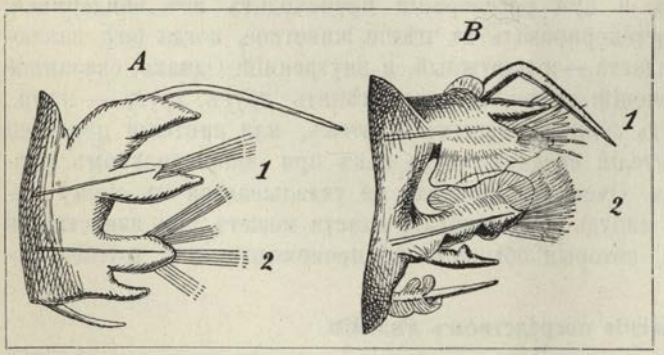


Рис. 321. Параподіи атокольнаго *(A)* и эпитокальнаго *(B)* отдѣла Nereis dumerilii Aud. Edw. спереди. *1* Спинной, *2* брюшной пучекъ щетинокъ. По Элерсу.

происходитъ у большинства нашихъ мелкихъ прѣсноводныхъ кольчатыхъ червей изъ сем. Naididae, у Chaetogaster и Aeolosoma (табл. 11). Здѣсь раздѣленіе можетъ даже настолько запаздывать, что на передней или даже на обѣихъ раздѣляющихся частяхъ появляются новыя зоны роста, подготовляющія новое дѣленіе, такъ что временами образуются маленькія цѣпочки молодыхъ особей («побѣговъ»), которыя позднѣе распадаются.

Особенно интересныя явленія представляютъ нѣкоторые морскіе щетинконогіе черви тѣмъ, что у нихъ процессы дѣленія стоятъ въ связи съ половымъ размноженіемъ (рис. 320). Нужно замѣтить, что многіе виды очень распространенныхъ родовъ Nereis и Syllis претерпѣваютъ во время половой зрѣлости у обоихъ половъ замѣчательный метаморфозъ: въ заднемъ отдѣлѣ тѣла, именно въ тѣхъ сегментахъ, въ которыхъ развиваются половые продукты, параподіи и ихъ щетинки преобразуются и пріобрѣтаютъ совершенно другой видъ, чѣмъ на переднихъ сегментахъ (рис. 320 I); параподіи становятся длиннѣе и получаютъ листовидные плоскіе придатки; щетинки тоже удлиняются и часто на концахъ нѣсколько сплющиваются (рис. 321). Словомъ, изъ конечностей, приспособленныхъ до того времени къ ползанію по дну, теперь возникаютъ весла, позволяющія животному свободно плавать. Параллельно съ этимъ появляются также измѣненія на головѣ, особенно въ органахъ чувствъ. Прежде такихъ индивидумовъ считали особыми видами червей, Heteronereis и Heterosyllis, пока не была установлена указанная зависимость; теперь ихъ называютъ эпитокальными формами; ихъ передній безполый отдѣлъ называется атокальною частью, а задній, въ которомъ созрѣваютъ половые продукты, — эпитокальною. Выгода этого преобразованія заключается въ томъ, что, благодаря повышенной способности къ движенію этихъ ползавшихъ раньше червей, облегчается встрѣча самца и самки и создается благопріятное условіе для распространенія вида. Посредствомъ совершенно подобнаго же преобразованія превращается маленькій кольчатый червь Dodecaceria concharum Oerst. во время половой зрѣлости въ эпитокальную форму (рис. 322).

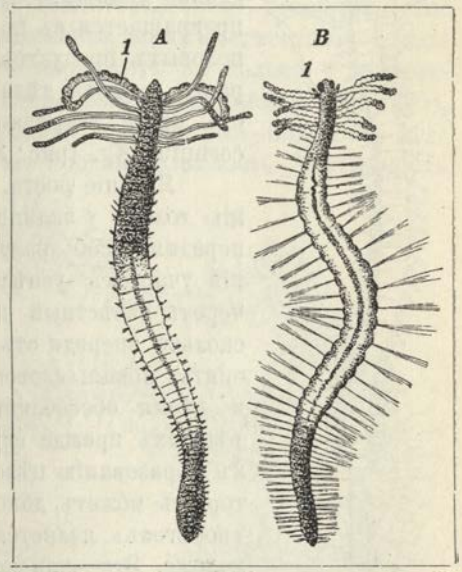


Рис. 322. Атокальная (*A*) и эпитокальная (*B*) форма Dodecaceria concharum Oerst. Увел. прибл. въ 3 раза. *1* усики (у *B* атрофирующіеся); *B* съ глазами на головѣ. По Коллери и Меснилю.

Было сдѣлано наблюденіе, что у одного червя изъ семейства Syllidae, у Haplosyllis, эпитокальный отдѣлъ, послѣ созрѣванія половыхъ продуктовъ, отдѣляется отъ атокальнаго (рис. 320 II), свободно плаваетъ нѣкоторое время, выпускаетъ наружу яйца или сперматозоиды и, наконецъ, погружается на дно: онъ сыгралъ свою роль и умираетъ; атокальный же отдѣлъ снова отростаетъ и возстановляетъ отшнурованные сегменты для того, чтобы снова въ извѣстное время, по достиженіи половой зрѣлости, превратиться въ эпитокальную форму и испытать вышеуказанную судьбу. Отшнуровываніе задняго отдѣла тѣла, заключающаго половые продукты, наблюдалось у щетинконогихъ червей также и безъ предварительнаго преобразованія соотвѣтствующихъ сегментовъ тѣла. Одинъ водящійся въ Средиземномъ морѣ червь, Clistomastus, освобождается отъ своихъ половыхъ продуктовъ, отшнуровывая отъ себя въ воду послѣдовательно участки своего тѣла различной длины. Особенно поразительно подобное отшнуровываніе задняго половозрѣлаго отдѣла тѣла у такъ называемаго червя-палоло (Eunice viridis Gr.) Самоанскихъ острововъ благодаря тому, что у этихъ червей, живущихъ въ невѣроятно огромномъ количествѣ въ трещинахъ коралловыхъ рифовъ, указанный процессъ совершается почти одновременно и пріуроченъ къ днямъ, стоящимъ въ явной и точно вычисляемой

зависимости отъ явленій прилива и, слѣдовательно, отъ фазъ луны (ср. томъ 2); въ такой день-палоло съ наступленіемъ темноты вода рифа кишитъ червями или, вѣрнѣе, кусками червей, но среди милліоновъ нельзя найти ни одного головного конца: это только одни отшнурованные и биткомъ набитые яйцами или сперматозоидами задніе сегменты тѣла; головные концы остаются на мѣстѣ ихъ обитанія, чтобы снова расти и снова періодически доставлять палоло.

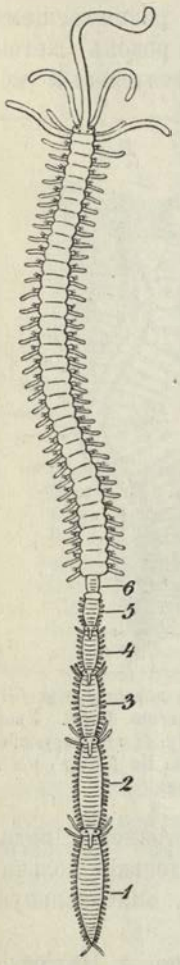


Рис. 323. Autolytus varians Verrill, материнское животное съ цѣпочкой изъ пяти обособленныхъ молодыхъ особей (1—5). („побѣговъ"), 6 поясъ роста. По Меншу.

Итакъ, въ этихъ случаяхъ отдѣляющіяся части, пріобрѣтая быстропреходящую самостоятельность, не возстанавляются до полныхъ индивидовъ. Подобное возстановленіе уже отдѣленнаго участка происходитъ, однако у другого червя, у Syllis hyalina Gr.; здѣсь отдѣленный участокъ превращается въ полнаго червя, который, однако, погибаетъ послѣ кладки половыхъ продуктовъ, тогда какъ передняя часть продолжаетъ жить, расти и снова дѣлиться. Возстановленіе передъ отдѣленіемъ частей другъ отъ друга встрѣчается у другихъ силлидъ, у Autolytus pictus Ehl. и cornutus Ag. (рис. 320 III).

Явленіе роста, которое въ этихъ случаяхъ ведетъ къ возстановленію головы у задняго участка, можетъ, однако, идти и дальше, причемъ передняя особь разростается для новаго дѣленія еще прежде, чѣмъ задній участокъ успѣлъ отдѣлиться (рис. 320 IV); въ этомъ поясѣ роста черезъ извѣстный промежутокъ времени образуется новая голова нѣсколько впереди отъ впервые регенерировавшей, затѣмъ нѣсколько спустя опять новая; словомъ, отдѣленіе другъ отъ друга особей задерживается, и время обособленія отдѣльныхъ особей, совершавшагося въ разсмотрѣнныхъ прежде случаяхъ постепенно, сближается. Поясъ роста ведетъ къ образованію цѣлой цѣпочки молодыхъ особей («побѣговъ»), число которыхъ можетъ доходить до 15 и болѣе (рис. 323); самый задній изъ «побѣговъ» является самымъ старымъ, а чѣмъ далѣе впередъ, тѣмъ они моложе. Это—или только самцы, или только самки. Образованіе такой цѣпочки представляетъ лишь незначительное видоизмѣненіе разсмотрѣнныхъ до сихъ поръ видовъ дѣленія; это ясно видно изъ того, что у нѣкоторыхъ видовъ Autolytus образуется иногда лишь одинъ «побѣгъ», иногда цѣлая цѣпочка ихъ. Однако многіе виды прозводятъ всегда цѣпочки «побѣговъ», какъ напр., Autolytus prolifer Müll.

Наконецъ, сходство съ обыкновеннымъ дѣленіемъ на обѣ равныя или почти равныя части можетъ еще болѣе стушевываться: на первоначальномъ животномъ образуется поясъ роста, дающій начало цѣпочкѣ молодыхъ особей («побѣговъ»), начиная, однако, не съ одного изъ среднихъ сегментовъ, а съ предпослѣдняго (рис. 320 V a, 2), вслѣдствіе чего у задняго «побѣга» не весь рядъ сегментовъ, за исключеніемъ самыхъ переднихъ, заимствуется у первичнаго животнаго, а лишь одинъ конечный сегментъ; всѣ другіе сегменты даже у этой особи образуются заново. Такъ бываетъ у Myrianida (рис. 320 V b). Однако и здѣсь вся цѣпочка, пока она не распалась, является непосредственной составною частью первоначальнаго червя, что лучше всего доказывается тѣмъ, что заднепроходное отверстіе червя лежитъ на концѣ цѣпочки; такимъ образомъ остатки пищи, чтобъ быть изверженными наружу, должны пройти черезъ кишечникъ новообразованныхъ особей; лишь послѣ отдѣленія цѣпочки передній участокъ долженъ образовать новое заднепроходное отверстіе.

Во всѣхъ этихъ случаяхъ отдѣлившіеся участки тѣла становятся половыми животными, которыя кладкой половыхъ продуктовъ заканчиваютъ свое существованіе и умираютъ. Первоначальный участокъ также содержитъ въ себѣ иногда яйца, но большей частью лишенъ ихъ. Такъ какъ одинъ червь даетъ начало нѣсколько разъ цѣлому ряду

половыхъ животныхъ, то эти послѣднія безъ вреда для вида, могутъ цѣликомъ идти на образованіе яицъ и сперматозоидовъ; часто почти всѣ ткани этихъ «побѣговъ» уничтожаются для этой цѣли: ихъ кишечникъ съеживается до простого тяжа, стѣнки ихъ тѣла утончаются, благодаря дегенераціи мускулатуры, и только лишь мускулы параподій (ножныхъ бугорковъ) остаются безъ измѣненія и служатъ для движенія индивида и тѣмъ самымъ для распространенія вида.

Широкое распространеніе размноженія посредствомъ дѣленія и, вѣроятно, также сильно выраженная способность къ регенераціи у щетинконогихъ червей стоитъ, конечно, въ тѣсной связи со строеніемъ ихъ тѣла и способомъ ихъ роста. Тѣло ихъ состоитъ изъ равнозначныхъ участковъ,—колецъ или сегментовъ, число которыхъ увеличивается въ теченіи всей жизни червя путемъ образованія новыхъ сегментовъ на заднемъ концѣ тѣла. Такимъ образомъ число сегментовъ варіируетъ не только у различныхъ видовъ (напр., въ семействѣ земляныхъ червей оно колеблется между 40 и 400), но даже у каждаго отдѣльнаго вида въ очень широкихъ границахъ:—Lumbricus herculeus Sav. имѣетъ 110—180 сегментовъ. Рѣзкую противоположность составляютъ другіе кольчатые черви, піявки, которыя многими считаются близкими родственниками малощетинковыхъ червей; у нихъ число истинныхъ (внутреннихъ) сегментовъ тѣла всегда одно — именно 33. Такимъ числомъ сегментовъ обладаютъ ужѐ молодыя животныя и въ теченіе жизни оно не увеличивается. Вмѣстѣ съ тѣмъ у піявокъ имѣются лишь слѣды регенераціи и до сихъ поръ не найдено никакихъ явленій дѣленія. Очень вѣроятно, что эта особенность свойственна уже первымъ эмбріональнымъ зачаткамъ ихъ. О причинахъ отсутствія регенеративной способности у гребневиковъ мы будемъ говорить подробнѣе дальше.

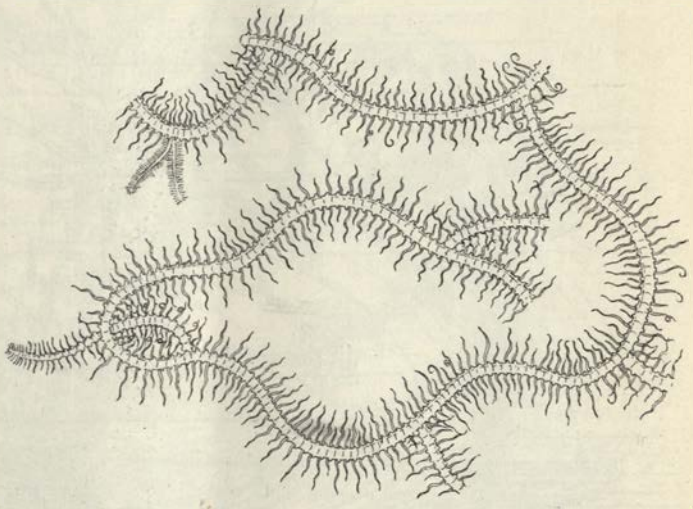


Рис. 324. Часть Syllis ramosa M'Int., развѣтвленная, съ многочисленными хвостовыми концами, изъ которыхъ на рисункѣ видно три. По Макъ-Интошу.

Почкованія у щетинконогихъ червей не бываетъ. Единственный случай, который могъ бы, пожалуй, соблазнить къ подобному толкованію, можно объяснить и иначе: это своеобразное развѣтвленіе тѣла у Syllis ramosa M'Int. (рис. 324). Этотъ найденный въ Индійскомъ океанѣ червь живетъ въ одной кремневой губкѣ, проникая своими развѣтвленіями въ ея жгутиковые каналы. Большое количество вѣтвей лучше всего разсматривать, какъ результатъ регенераціи, и тогда весь червь по своему просхожденію былъ бы подобенъ изображенной выше планаріи (рис. 319) съ искусственно образованными, благодаря регенераціи, головными и хвостовыми концами. У другого вида Syllis былъ найденъ экземпляръ съ двумя головными концами образованіе которыхъ можетъ быть объяснено только регенераціей. У Syllis ramosa M'Int. случаи пораненія острыми кремневыми иглами губки, въ которой онъ живетъ, должны происходить довольно часто. Почкованіе и дѣленіе въ общемъ настолько разграничены въ своемъ распространеніи, что это объясненіе является болѣе пріемлемымъ, нежели почкованіе для одного единственнаго щетинконогаго червя. То обстоятельство, что въ этомъ случаѣ образуются преимущественно или даже исключительно хвостовые концы, говоритъ также не въ пользу почкованія, а въ пользу явленій регенераціи.

Подобные-же случаи размноженія дѣленіемъ, что у щетинконогихъ червей, мы встрѣчаемъ также у плоскихъ червей, въ частности—у рѣсничныхъ. Относительно Planaria

subtentaculata Drap. есть указаніе, что отдѣленіе другъ отъ друга участковъ тѣла предшествуетъ регенераціи; у другихъ планарій послѣдовательность обратная. Маленькій прямокишечный рѣсничный червь Microstoma (табл. 11) образуетъ небольшія цѣпочки изъ молодыхъ особей, «побѣговъ», благодаря тому, что оба дочернихъ животныхъ, берущихъ начало отъ первоначальной особи, растутъ и подготовляются къ новому дѣленію прежде, чѣмъ произойдетъ ихъ отдѣленіе. Плоскости дѣленія во всѣхъ случаяхъ перпендикулярны къ продольной оси животнаго. Извѣстно также отдѣленіе участковъ тѣла у ленточныхъ червей; такъ называемые членики или проглоттиды ихъ послѣ сформированія и созрѣванія заключающихся въ нихъ половыхъ органовъ и послѣ оплодотворенія, отдѣляются отъ тѣла паразита и выходятъ изъ кишечника хозяина. Это напоминаетъ выше описанное послѣдовательное отдѣленіе частей отъ половозрѣлаго задняго конца у щетинконогаго червя Cbistomastus Можно поэтому разматривать членикъ ленточнаго червя, какъ отдѣлившійся, но не возстановившійся до полной особи участокъ тѣла, и говорить здѣсь также о размноженіи посредствомъ дѣленія. Незначительная продолжительность самостоятельной жизни и отсутствіе регенераціи также мало говорятъ противъ этого воззрѣнія, какъ и въ случаѣ Haplosyllis и червя-палоло: вѣдь, у ихъ близкихъ родственниковъ отдѣляющіеся участки возстановляются до полныхъ особей.

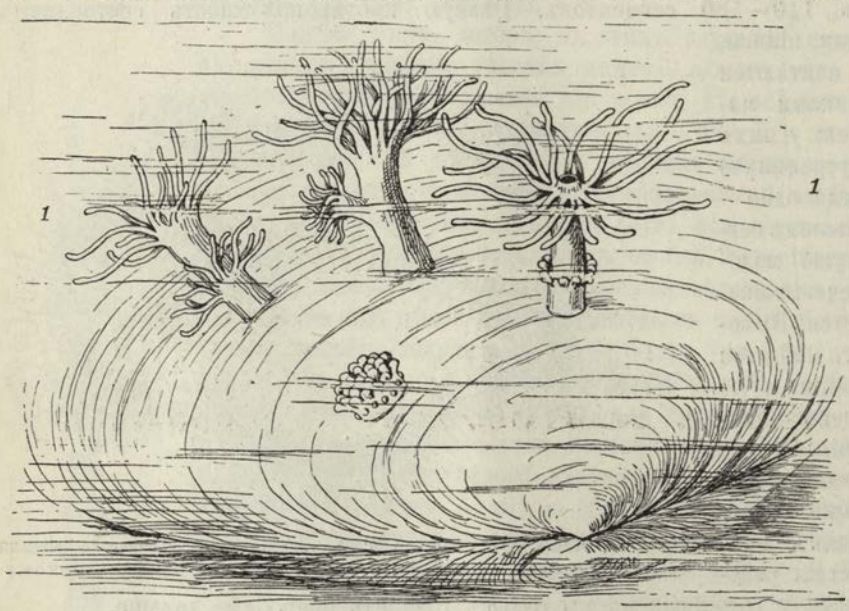


Рис. 325. Gonactinia prolifera Sara на раковинѣ моллюска (Scrobicularia). *1* въ дѣленіи, *2* съ почкой. Увеличено По Блохману и Гильгеру.

Наконецъ, размноженіе посредствомъ дѣленія распространено также и у Cnidaria, преимущественно у сцифообразныхъ. У гидрополиповъ оно встрѣчается лишь въ видѣ исключенія, именно у Protohydra leuckartii Greeff; нѣсколько разъ оно наблюдалось также у Hydra и въ единичныхъ случаяхъ встрѣчается у гидромедузъ. Послѣдній примѣръ представляетъ снабженная нѣсколькими ротовыми стебельками Gastroblasta raffaeli Lang., которая посредствомъ перешнуровыванія зонтика можетъ давать начало двумъ особямъ. Среди сцифообразныхъ, напротивъ, дѣленіе очень распространено: вмѣстѣ съ почкованіемъ оно служитъ для образованія колоній у коралловъ, встрѣчается чаще, чѣмъ почкованіе (рис. 325), у актиній и играетъ важную роль въ развитіи сцифомедузъ. У коралловъ плоскость дѣленія располагается параллельно оси симметріи, у актиній она можетъ быть также перпендикулярна къ послѣдней. Подобный случай мы имѣемъ, напримѣръ, у Gonactinia prolifera Sars (рис. 325): на половинѣ высоты тѣла появляется кольцевая перетяжка, на ея краяхъ у нижняго участка образуются маленькія выпячиванія, зачатки щупалецъ, затѣмъ послѣ полнаго раздѣленія въ этой плоскости у нижней особи выростаетъ новая глоточная трубка, и такимъ способомъ образуются двѣ актиніи. Подобнымъ же образомъ происходитъ развитіе медузъ на сцифистомѣ. Но въ этомъ случаѣ полное отдѣленіе можетъ запаздывать и наступить новое дѣленіе, благодаря чему можетъ произойти то же самое, что было описано у видовъ Autolytus при образованіи

цѣпочныхъ формъ: образуется цѣлый рядъ молодыхъ медузъ, лежащихъ другъ надъ другомъ, какъ ставка тарелокъ: это «цѣпочное образованіе» является даже болѣе обычнымъ явленіемъ и называется стробиляціей. Сцифистома съ подобнымъ повторнымъ дѣленіемъ называется многодисковой стробилой (рис. 326); въ случаѣ же отшнуровыванія заразъ лишь одной медузы, она представляетъ собой однодисковую стробилу.

Именно на примѣрѣ сцифообразныхъ, гдѣ продольное и поперечное дѣленія встрѣчаются рядомъ у родственныхъ формъ,— напр., перешнуровываніе параллельно оси симметріи у Gastroblasta и у коралловъ, перпендикулярно къ ней—у актиній,—ясно видно, что направленіе дѣленія не имѣетъ принципіальнаго значенія. Оно не зависитъ отъ систематическаго положенія животнаго, а опредѣляется лишь формой тѣла: дѣленіе происходитъ въ плоскости наиболѣе короткихъ осей. Насколько при этомъ играетъ роль расположеніе мускуловъ, мы не знаемъ.

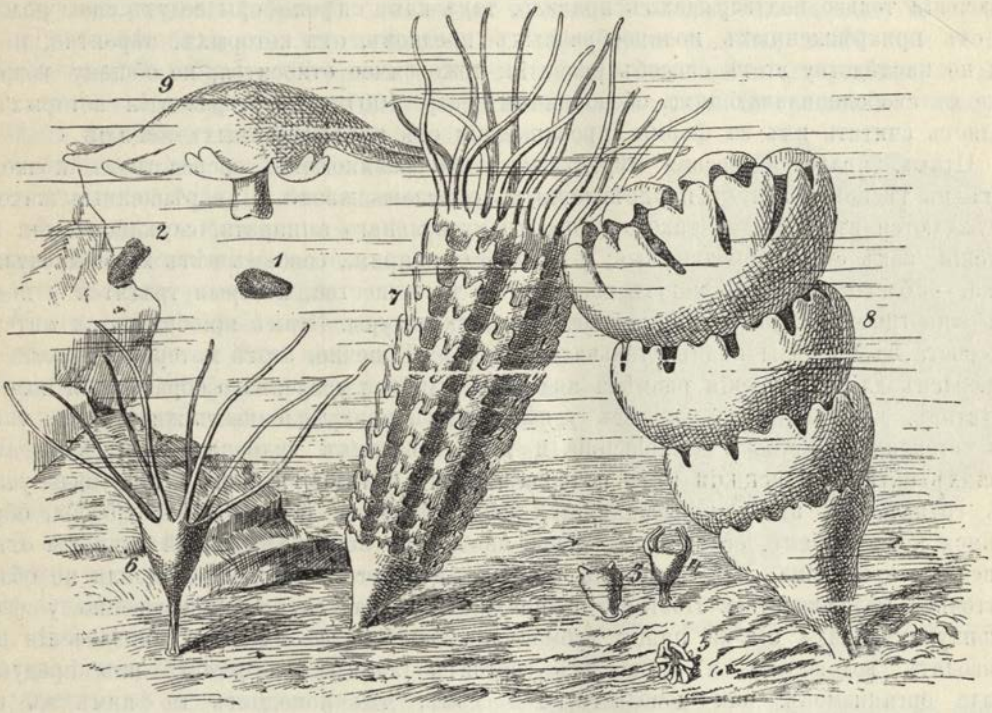


Рис. 326. **Развитіе сцифомедузы (Aurelia).** Мерцательная личинка (*1*) прикрѣпляется (*2*) и превращается, развивая щупальцы (*3*, *4*, *5*) въ сцифистому (*6*). Послѣдняя повторнымъ перешнуровываніемъ превращается въ стробилу (*7*), отъ которой затѣмъ отдѣляются молодыя сцифомедузы (*8*), свободно плавающія въ видѣ т. наз. эфиръ (*9*). Послѣднія выростаютъ во взрослую медузу. Все увеличено.

Біологическое значеніе дѣленія лучше всего можно прослѣдить въ ряду щетинконогихъ червей: всюду, гдѣ образуются свободноподвижные продукты дѣленія— что̀ и является самымъ распространеннымъ случаемъ—дѣленіе помогаетъ половому размноженію: половые продукты, берущіе свое начало изъ одного оплодотвореннаго яйца и заключенные въ развившейся изъ него особи, распредѣляются по многочисленнымъ особямъ; благодаря этому увеличиваются шансы, что молодыя животныя, развившіяся изъ этихъ половыхъ продуктовъ, достигнутъ благопріятныхъ для существованія мѣстъ, равно какъ и шансы, что возможно бо́льшее число отдѣлившихся участковъ, носителей половыхъ продуктовъ, избѣжитъ преслѣдованія враговъ. Тоже самое относится и къ сцифомедузамъ, и въ особенности къ ленточнымъ червямъ, гдѣ дѣленіе ведетъ къ отшнуровыванію половозрѣлыхъ проглоттидъ: въ этомъ случаѣ, когда отъ столькихъ случайностей зависитъ, попадутъ ли оплодотворенныя яйца или личинки изъ нихъ снова въ подходящаго хозяина, распредѣленіе яицъ на возможно большее число особей является лучшимъ обезпеченіемъ для сохраненія вида.

б) Почкованіе.

Почкованіе встрѣчается гораздо чаще дѣленія, хотя область его распространенія и не шире; въ нѣкоторыхъ группахъ животныхъ размноженіе почкованіемъ является почти правиломъ; напримѣръ, у гидрополиповъ, мшанокъ и сальпъ. Что почкованіе встрѣчается большею частью у прикрѣпленныхъ животныхъ, каковы губки, полипы, мшанки и асцидіи, не является, конечно, простой случайностью. Съ другой стороны, мы знаемъ также свободноплавающія формы, у которыхъ почкованіе играетъ большую роль: среди кишечнополостныхъ нѣкоторыя гидромедузы размножаются почкованіемъ, а сифонофоры представляютъ собой колоніи, развившіяся изъ одиночныхъ особей при помощи почкованія; среди оболочниковъ почкованіе распространено, какъ правило, у сальпъ, а пирозомы (Pyrosoma) представляютъ колоніальныя формы, возникшія посредствомъ почкованія. Однако, эти исключенія только подтверждаютъ правило, такъ какъ сифонофоры ведутъ свою родословную отъ прикрѣпленныхъ полипообразныхъ предковъ, отъ которыхъ, вѣроятно, и получили по наслѣдству этотъ способъ развитія; тоже самое относится, по общему возрѣнію, также къ свободноплавающимъ оболочникамъ (стр. 100), исторія развитія которыхъ заставляетъ считать ихъ за формы, происшедшія отъ прикрѣпленныхъ асцидій.

Итакъ, является весьма вѣроятнымъ, что размноженіе посредствомъ почкованія стоитъ въ тѣсной связи съ прикрѣпленнымъ образомъ жизни. Прикрѣпленныя животныя не нуждаются въ закладкѣ такого сложнаго мускульнаго аппарата, служащаго для передвиженія, какъ свободноподвижныя; у мшанокъ, наприм., совсѣмъ нѣтъ кожномускульнаго мѣшка, — благодаря чему могутъ сберегаться тѣ вещества, которыя тратятся у подвижныхъ животныхъ на питаніе и обновленіе мускулатуры. Этимъ пріобрѣтается матеріалъ для «роста за предѣлы индивидуальнаго объема». Конечно, этотъ матеріалъ можетъ быть употребленъ для увеличенія размѣра индивида или для усиленнаго образованія половыхъ продуктовъ, что именно и бываетъ у нѣкоторыхъ прикрѣпленныхъ животныхъ: у большихъ стекляныхъ губокъ (Euplectella и др.), большихъ гидрополиповъ (Monocaulus), большихъ актиній и асцидій нѣтъ почкованія; имъ обладаютъ лишь мелкіе виды указанныхъ группъ. Къ этому присоединяется еще слѣдующее обстоятельство: особи, образовавшіяся почкованіемъ, остаются большею частью въ непосредственной близости отъ материнскаго организма, или сохраняя съ нимъ непосредственную связь, или не обладая достаточной подвижностью. Поэтому, почкованіе встрѣчается преимущественно у формъ, не конкурирующихъ изъ-за пищи: громадное большинство ихъ для привлеченія пищи производятъ водоворотъ, и пища ихъ состоитъ главнымъ образомъ изъ продуктовъ распада организмовъ: они довольствуются тѣмъ, что попадаетъ къ нимъ въ ротъ; токъ, который они могутъ производить своимъ мерцательнымъ аппаратомъ, увлекаетъ пищу лишь изъ небольшого раіона. Такимъ образомъ почкованіе, приводитъ въ данномъ случаѣ къ соразмѣрному использованію благопріятныхъ условій существованія; чѣмъ лучше условія питанія, тѣмъ энергичнѣе почкованіе; когда же особи достигаютъ края благопріятной области и питаніе становится болѣе скуднымъ, то задерживается также и энергія почкованія. Заселеніе сосѣднихъ областей этимъ способомъ обезпечивается вѣрнѣе, чѣмъ при помощи свободноплавающихъ личинокъ. — Тѣ почкующіяся животныя, которыя, подобно гидрѣ, могутъ захватывать свободноплавающую добычу, не являются безусловно прикрѣпленными къ одному мѣсту и не сохраняютъ постоянной связи со своими почками; напротивъ, почки отдѣляются и отдаляются отъ материнской особи. Въ тѣхъ случаяхъ, когда почкующіяся животныя плаваютъ свободно, какъ сальпы, біологическія условія измѣняются и походятъ болѣе на условія, соотвѣтствующія дѣленію.

Почкованіе является для прикрѣпленныхъ формъ дополненіемъ къ цитогенному размноженію: изъ оплодотворенныхъ яицъ происходятъ большей частью свободноплавающія личинки, которыя служатъ для экстенсивнаго распространенія вида на большія пространства; почкованіе, напротивъ, способствуетъ интенсивному заселенію однажды занятаго

мѣста. Съ другой стороны, эта многочисленность самцовъ и самокъ, собранныхъ на одномъ мѣстѣ, представляетъ несомнѣнно выгоду для полового размноженія. Хотя оплодотвореніе яицъ у прикрѣпленныхъ животныхъ часто обезпечивается гермафродитизмомъ, но, согласно опыту, перекрестное оплодотвореніе, какъ мы увидимъ ниже, является болѣе выгоднымъ, и эта выгода достигается у прикрѣпленныхъ животныхъ лучше всего скученностью особей на одномъ мѣстѣ.

Образующіяся почкованіемъ новыя животныя могутъ отдѣляться отъ материнскаго организма, какъ мы это описали у гидры, или же остаются соединенными съ нимъ. Такъ какъ въ послѣднемъ случаѣ старыя особи окружаются многочисленными почками, которыя въ свою очередь производятъ почки, то въ результатѣ образуются сообщества соединенныхъ между собой особей, колоніи. Образованіе колоній очень часто встрѣчается у губокъ: развившаяся изъ оплодотвореннаго яйца губки особь обладаетъ многочисленными вводными отверстіями (порами), но лишь однимъ большимъ выводнымъ отверстіемъ (osculum); благодаря росту, увеличивается ея внутренняя полость, послѣ чего посредствомъ почкованія образуются новыя особи съ новыми выводными отверстіями, число которыхъ показываетъ число индивидовъ, составляющихъ колонію. Посредствомъ почкованія подобнымъ образомъ возникаютъ колоніи коралловъ, въ образованіи которыхъ можетъ принимать участіе также дѣленіе; далѣе,—колоніи мшанокъ (табл. 11), колоніи сложныхъ асцидій (рис. 327) и пирозомы. Въ частностяхъ образованіе почекъ представляетъ большое разнообразіе.

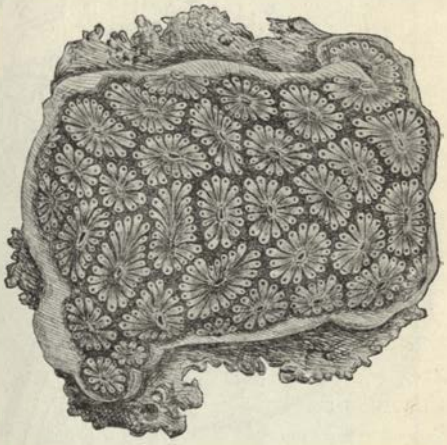


Рис. 327. Колонія сложныхъ асцидій (Polycyclus cyaneus Drasche) на кампѣ. Увеличено. По ф. Драше.

Часто почка новаго животнаго возникаетъ не непосредственно на тѣлѣ матери, а на особыхъ выростахъ или столонахъ, которые выростаютъ отъ подошвы животнаго. Образованіе столоновъ очень распространено среди гидрополиповъ (рис. 328) и встрѣчается кое-гдѣ у асцидій (Clavelina). У сальпъ образуются свободныя почки, отдѣляющіяся отъ материнскаго животнаго своеобразнымъ способомъ, который можно сравнить съ развитіемъ почекъ асцидій на столонахъ и который, безъ сомнѣнія, произошелъ изъ подобнаго способа почкованія ихъ прикрѣпленныхъ предковъ. И у сальпъ есть выростъ, но его можно назвать внутреннимъ; онъ лежитъ вентрально на заднемъ концѣ сальпы, представляя собой тяжъ, состоящій изъ всѣхъ трехъ зародышевыхъ листковъ и сохраняющій съ ними постоянную связь. Этотъ тяжъ, производящій почки, stolo prolifer, распадается, начиная со своего свободнаго конца, на участки, изъ которыхъ каждый превращается въ молодую сальпу; образовавшіяся подобнымъ образомъ новыя животныя остаются еще долгое время связанными въ цѣпочку (рис. 331); позднѣе они отдѣляются другъ отъ друга и производятъ яйца и сперматозоиды, т. е. размножаются «половымъ путемъ».

Посредствомъ почкованія не всегда образуются, какъ у гидры, животныя, похожія на мать. Такъ, у многихъ гидрополиповъ путемъ почкованія возникаютъ колоколообразныя особи, которыя отрываются въ видѣ свободноплавающихъ медузъ (рис. 22 и 328). Подобнымъ же образомъ у нѣкоторыхъ колоніальныхъ животныхъ, отдѣльныя особи, возникающія почкованіемъ изъ материнскаго животнаго, не всѣ одинаковы, а отличаются какъ по своему строенію, такъ и по своей дѣятельности. Между ними произошло раздѣленіе труда, и физіологически онѣ относятся другъ къ другу почти, какъ органы отдѣльнаго животнаго. Для жизни колоніи, которую онѣ составляютъ, достаточно, если лишь нѣкоторыя изъ нихъ будутъ завѣдывать принятіемъ пищи и для этого сохранятъ свое ротовое отверстіе; тогда другія могутъ взять на себя выработку половыхъ продуктовъ,

третьи могутъ принять на себя защиту колоніи, выработавъ для этого особыя орудія и т. д. Подобныя колоніи съ ихъ раздѣленіемъ труда уже ранѣе упоминались у трубчатниковъ (стр. 33 и рис. 14); здѣсь мы укажемъ лишь на подобныя же образованія у гидроидныхъ полиповъ (рис. 328).

Почкованіе съ послѣдующимъ отдѣленіемъ почки (какъ у гидры), встрѣчается не такъ часто, какъ образованіе колоній. Уже раньше упоминалось о медузообразныхъ почкахъ, отдѣляющихся отъ гидрополиповъ: онѣ являются половыми животными, въ которыхъ, созрѣваютъ яйца и сперматозоиды. У нѣкоторыхъ губокъ также встрѣчаются отдѣляющіяся почки: онѣ возникаютъ въ видѣ возвышеній на поверхности губки и заключаютъ въ себѣ жгутиковую камеру; послѣ отдѣленія почка садится на дно и превращается въ молодую губку.

Совершенно своеобразное образованіе почекъ, внутреннее почкованіе, мы встрѣчаемъ въ двухъ различныхъ группахъ животныхъ, у губокъ и мшанокъ. Прѣсноводныя

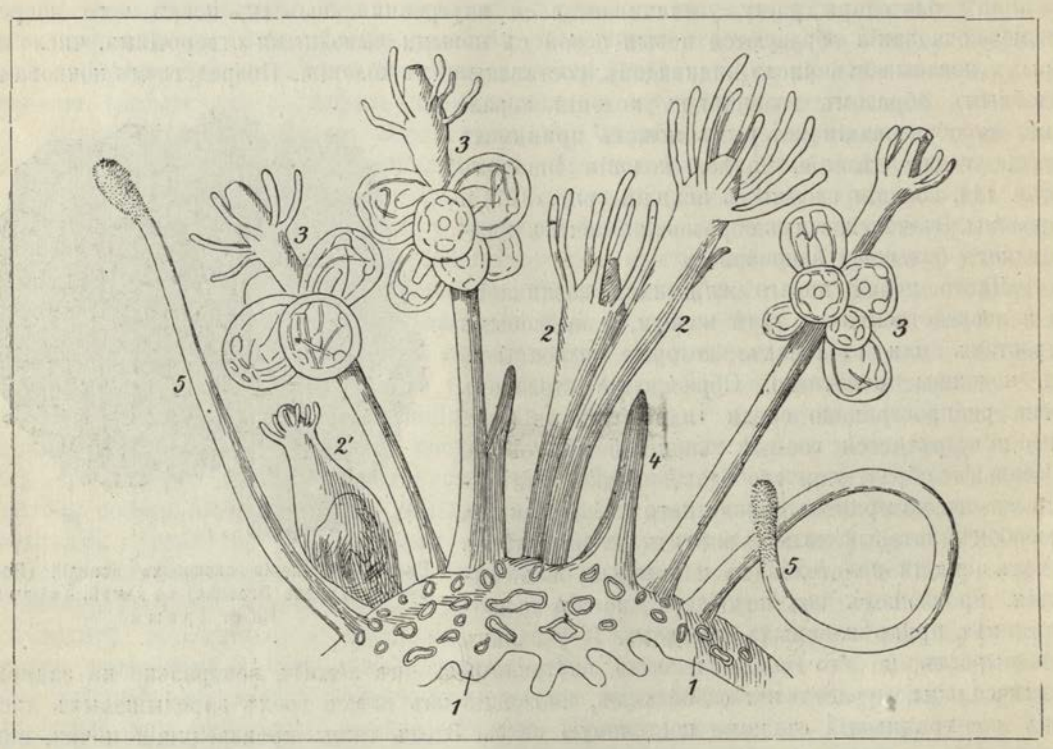


Рис. 328. Колонія гидрополиповъ Podocoryne carnea Sars *1* корневые отростки (столоны), *2* питательные полипы, *2'* съ пищей въ кишечникѣ, *3* половые полипы съ почками медузъ, которыя позднѣе отдѣляются, *4* скелетные полипы съ кутикулярнымъ скелетомъ, *5* спиральные полипы съ баттареями стрекательныхъ пузырьковъ на концѣ. Увеличено. По Гроббену.

губки являются колоніальными животными, жизнь которыхъ подвергается нѣкоторымъ невзгодамъ; въ сѣверныхъ странахъ онѣ вымираютъ къ началу холоднаго періода года, въ тропикахъ для нихъ гибельно время засухи. Передъ наступленіемъ неблагопріятныхъ условій въ нихъ возникаютъ образованія, которыя по внѣшности выглядятъ почти, какъ зимнія яйца: круглыя тѣльца, окруженныя твердой хитиновой скорлупой и защищенныя кромѣ того кремнеземными образованіями различнаго вида, иголочками или такъ называемыми амфидисками. Однако внутри заключается не одна, а цѣлая группа клѣтокъ, (рис. 329): это блуждающія клѣтки, нагруженныя питательными веществами, собирающіяся для образованія «геммулъ» (т. е. «почечекъ») въ одно мѣсто и окружающіяся, благодаря дѣятельности другихъ клѣтокъ тѣла губки, оболочкой. Отъ эмбріона подобный зачатокъ отличается тѣмъ, что здѣсь клѣтки не являются продуктомъ дѣленія одной единственной клѣтки, оплодотвореннаго яйца, но имѣютъ болѣе разнообразное происхожденіе.

Геммулы пережидаютъ неблагопріятное время года; какъ только наступаютъ снова благопріятныя условія, клѣтки выходятъ черезъ особое отверстіе (4), бывшее въ оболочкѣ, и превращаются въ маленькую губку, которая далѣе растетъ и почкуется. Подобныя геммулы мы встрѣчаемъ также у нѣкоторыхъ морскихъ губокъ.—Покоющіеся зародыши прѣсноводныхъ мшанокъ, называемые статобластами, представляютъ въ своемъ образованіи тѣмъ большее сходство съ другими явленіями почкованія, что составляющія ихъ клѣтки берутъ начало изъ нѣсколькихъ зародышевыхъ листковъ и, слѣдовательно, обладаютъ уже извѣстной дифференцировкой. Они развиваются на особомъ поджелудочномъ снуркѣ (такъ называемомъ funiculus), образованномъ изъ эктодерма и покрытомъ мезодермомъ. Они окружаются хитиновой оболочкой, пассивно выносятся изъ родительской колоніи и могутъ выносить жару, холодъ и засуху. При новыхъ благопріятныхъ условіяхъ, они развиваются въ новыя колоніи.

Мы видѣли, что у гидры оба зародышевыхъ листка принимаютъ участіе въ образованіи почки: эктодермъ стараго животнаго даетъ начало эктодерму почки, а энтодермъ энтодерму. Тоже самое мы находимъ въ большинствѣ случаевъ, гдѣ имѣетъ мѣсто почкованіе. Но какъ и при регенераціи, такъ и здѣсь оказывается возможнымъ по временамъ замѣщеніе одного зародышеваго листка другимъ: Кунъ доказалъ, что почки гидромедузъ Margelidae строятся исключительно изъ эктодерма.

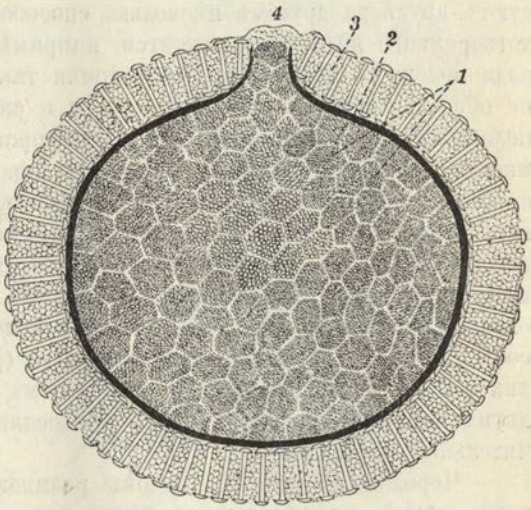


Рис. 329. Геммула прѣсноводной губки (Ephydatia) въ разрѣзѣ (схема). *1* зародышевыя клѣтки, *2* хитиновая оболочка, *3* скорлупа съ кремневыми тѣльцами (амфидисками), *4* пора. Сильно увеличено.

Вегетативное размноженіе встрѣчается, говоря вообще, только у маленькихъ формъ. Такъ, изъ губокъ его не бываетъ у большихъ стеклянныхъ губокъ (Hexactinellidae), среди гидрополитовъ—у немногихъ крупныхъ формъ, какъ Monocaulus и др., изъ рѣсничныхъ червей—у болѣе крупныхъ Triclada и Polyclada. Изъ гидромедузъ обладаютъ почкованіемъ только мелкія формы, какъ и актиніи. Всѣ мшанки безъ исключенія имѣютъ незначительную величину. Изъ щетинконогихъ червей способны къ дѣленію лишь самые мелкіе. Это стоитъ въ тѣсной связи съ тѣмъ, что вегетативное размноженіе не является единственнымъ способомъ размноженія у этихъ животныхъ; среди вегетативно образующихся поколѣній вклиниваются развивающіяся половымъ путемъ. Если, съ одной стороны, незначительная величина тѣла, обусловленная его организаціей, даетъ нѣкоторыя преимущества, напримѣръ, для движенія или дыханія, то, съ другой стороны, она имѣетъ ту невыгоду, что количество яицъ и сперматозоидовъ, которое можетъ развиться въ такомъ маленькомъ тѣлѣ, относительно невелико. Мы увидимъ позднѣе, что яйца и живчики происходятъ по прямой линіи, безъ посредства тѣлесныхъ клѣтокъ отъ того оплодотвореннаго яйца, изъ котораго развилось животное. При этомъ болѣе крупныя животныя въ общемъ вовсе не получаютъ отъ матери въ оплодотворенномъ яйцѣ больше зародышевой субстанціи, чѣмъ болѣе мелкія, и все таки въ первомъ случаѣ количество образуемыхъ половыхъ продуктовъ бываетъ гораздо болѣе значительнымъ. Если поэтому у мелкихъ видовъ выработка половыхъ продуктовъ будетъ распредѣлена между множествомъ особей, благодаря предшествующему вегетативному размноженію развивающагося изъ яйца животнаго, то зародышевая субстанція, происходящая изъ оплодотвореннаго яйца, можетъ быть лучше использована, и производство яицъ и сперматозоидовъ можетъ быть болѣе значительнымъ, чѣмъ еслибъ животное тотчасъ опять размножалось половымъ пу-

темъ. И. К. Шефферъ вычислилъ, что изъ одной гидры въ теченіе пятимѣсячнаго вегетативнаго періода образовалось посредствомъ почкованія около 25000 особей; онѣ могли бы составить массу равную одной большой актиніи и вмѣстѣ произвести приблизительно столько же половыхъ продуктовъ, какъ эта послѣдняя.

Высказанному взгляду, что только мелкія животныя размножаются вегетативно, противорѣчатъ, повидимому, сальпы; къ нимъ непримѣнимы вышеизложенныя соображенія. У нихъ преимущество, представляемое вегетативнымъ размноженіемъ, ограничивается, повидимому, тѣмъ, что половые продукты распредѣляются на возможно большее число особей и тѣмъ самымъ пріобрѣтаютъ лучшіе шансы на сохраненіе. Здѣсь дѣло доходитъ до того, что каждая изъ отпочковавшихся особей заключаетъ въ себѣ только одно яйцо, или, выражаясь иначе, для каждаго яйца образуется, въ качествѣ носителя, отдѣльная особь.

3. Чередованіе различныхъ видовъ размноженія.

Мы знаемъ много случаевъ, когда въ циклѣ развитія одного вида животныхъ слѣдуютъ другъ за другомъ нѣсколько способовъ размноженія: особь, развившаяся изъ оплодотвореннаго яйца, размножается, напримѣръ, лишь вегетативнымъ путемъ, не производя половыхъ продуктовъ, ея потомки такимъ же способомъ до тѣхъ поръ, пока опять не образуются яйца и сперматозоиды и снова не появляется поколѣніе размножающееся половымъ путемъ. Если бъ мы могли произвольно комбинировать четыре способа размноженія по два, мы должны были бы получить шесть различныхъ сочетаній: гамогонія съ агамогоніей, съ вегетативнымъ размноженіемъ, съ партеногенезомъ; агамогонія съ вегетативнымъ размноженіемъ или съ партеногенезомъ; вегетативное размноженіе съ партеногенезомъ. Въ природѣ встрѣчаются лишь три первыхъ сочетанія: слѣдовательно, всегда гамогонія въ соединеніи съ однимъ изъ другихъ способовъ. Сочетаніе становится, однако, еще болѣе сложнымъ, если къ подобному циклу присоединяется еще третій способъ. Такъ, въ развитіи Trichosphaerium (см. ниже) мы встрѣчаемъ гамогонію въ соединеніи съ вегетативнымъ размноженіемъ и агамогоніей, у малярійнаго паразита къ двумъ первымъ способамъ порой присоединяется партеногенезъ. Однако это лишь исключительные случаи.

Чередованіе разныхъ видовъ размноженія пріобрѣтаетъ еще большій интересъ въ томъ случаѣ, если размножающіяся различными способами особи имѣютъ къ тому же различное строеніе.

Неоднократно относили эти формы животныхъ къ различнымъ видамъ и нерѣдко даже къ различнымъ родамъ; лишь позднѣе оказывалось, что онѣ принадлежатъ къ циклу развитія одного вида, и что мы имѣемъ передъ собой лишь чередованіе различныхъ по виду поколѣній. Это явленіе назвали чередованіемъ поколѣній. Если же у одного и того же вида животныхъ существуютъ рядомъ два различныхъ способа размноженія въ одномъ и томъ-же поколѣніи,—напр., гамогонія и вегетативное размноженіе у Stylaria и Hydra, то чередованія поколѣній еще нѣтъ.

Первоначальнымъ видомъ чередованія поколѣній является сочетаніе гамогоніи съ агамогоніей у одноклѣточныхъ существъ, не встрѣчающееся у многоклѣточныхъ животныхъ, такъ какъ агамогонія ограничена только одноклѣточными. Его мы называемъ «первоначальнымъ» видомъ чередованія потому, что оно распространено исключительно у самыхъ низшихъ живыхъ существъ; болѣе полное же обоснованіе такого взгляда мы приведемъ при дальнѣйшемъ изложеніи.

Въ качествѣ примѣра первичнаго чередованія поколѣній остановимся на циклѣ развитія одной морской корненожки, Trichosphaerium sieboldii Schn. (рис. 330). Взрослая особь (I) является существомъ, живущимъ среди ила и водорослей, шарообразной формы, окруженнымъ студневидной оболочкой, сквозь которую проходитъ извѣстное число нитевидныхъ протоплазматическихъ отростковъ, псевдоподій; въ плазматическомъ тѣлѣ заключены

многочисленныя ядра. Этотъ видъ является въ двухъ формахъ, которыя различаются главнымъ образомъ своими оболочками: у одной (I) оболочка покрыта тѣсно радіально расположенными палочками изъ углекислаго магнія, у другой (VI) оболочка голая. Эти

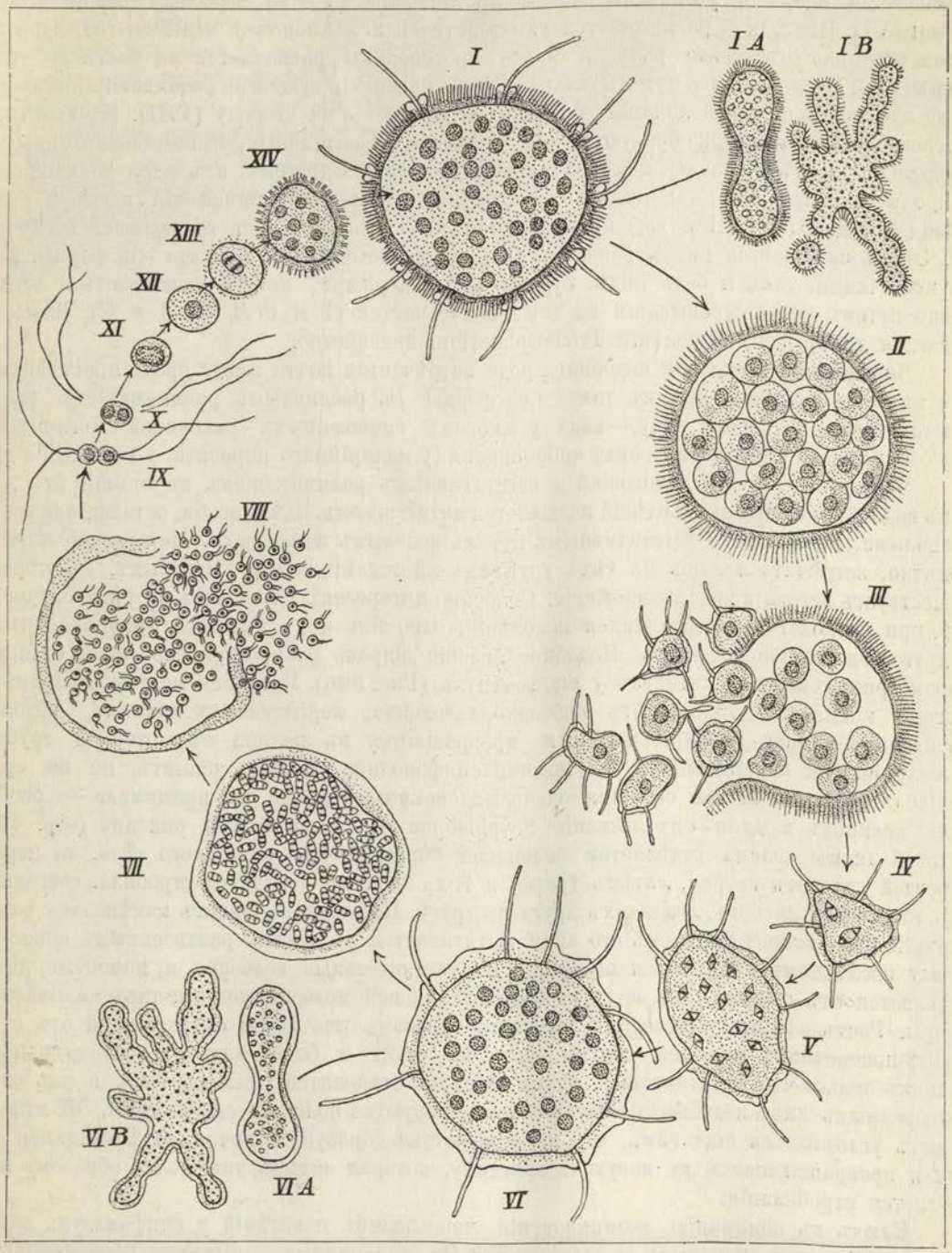


Рис. 330. Чередованіе поколѣній у Trichosphaerium sieboldii Sch. Объясненіе въ текстѣ. По Шаудинну.

двѣ формы обязаны своимъ происхожденіемъ различнымъ видамъ размноженія. Форма съ колючей оболочкой размножается агамнымъ путемъ: вокругъ каждаго изъ многочисленныхъ ядеръ обособляется извѣстная массса протоплазмы (II); образующіеся этимъ пу-

темъ продукты дѣленія становятся свободными, благодаря разрыву оболочки (III), окружаются каждый новой оболочкой и выпускаютъ нитевидныя ложноножки (IV): они образуютъ молодыхъ корненожекъ безъ щетинистой оболочки и превращаются путемъ размноженія ядеръ и увеличенія массы протоплазмы (V) во взрослыя особи второй формы (VI). Послѣдняя размножается гамогенетически: ложноножки втягиваются, ядра дѣлятся повторно нѣсколько разъ, и масса протоплазмы распадается на части по числу ядеръ (VII). Получающіяся путемъ такого дѣленія маленькія существа развиваютъ каждый по парѣ жгутиковъ и послѣ лопанія оболочки выплываютъ на свободу (VIII): это-гаметы; у Trichosphaerium всѣ особи образуютъ гаметы одинаковой величины. Двѣ подобныя изогаметы, происходящія отъ различныхъ особей сливаются другъ съ другомъ, ихъ ядра соединяются, и продуктъ копуляціи (XI) путемъ образованія оболочки, размноженія ядеръ и выпусканія псевдоподій (XII и сл.) превращается въ Trichosphaerium съ колючей оболочкой (I). Этимъ замыкается циклъ развитія. Онъ усложняется еще тѣмъ, что обѣ формы, какъ съ иголочками, такъ и безъ нихъ, будучи многоядерными, могутъ размножаться вегетативно путемъ перешнуровыванія на двѣ и болѣе частей (I *A* и *B*, VI *A* и *B*). Чѣмъ объясняется диморфизмъ поколѣній Trichosphaerium неизвѣстно.

Чередованіе поколѣній подобнаго рода встрѣчается почти всюду среди простѣйшихъ; оно является особенно яснымъ тамъ, гдѣ формы съ различнымъ размноженіемъ различаются также по своему виду,—какъ у многихъ снабженныхъ раковиной Foraminifera и особенно часто у паразитическихъ споровиковъ (у малярійнаго паразита, у кокцидій и др.).

Чередованіе между гамогоніей и вегетативнымъ размноженіемъ въ отличіе отъ другихъ видовъ чередованія поколѣній называется метагенезомъ. Здѣсь особи, остающіяся всегда безполыми, производятъ вегетативнымъ путемъ половыхъ животныхъ. Метагенезъ можетъ, понятно, встрѣчаться лишь въ тѣхъ группахъ многоклѣточныхъ животныхъ, у которыхъ существуетъ вегетативное размноженіе. Особенно интересенъ матагенезъ въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ, при несходствѣ чередующихся поколѣній, одно изъ нихъ является прикрѣпленнымъ, а другое свободноподвижнымъ. Подобное явленіе широко распространено среди Cnidaria. Разсмотримъ сперва метагенезъ у сцифомедузъ (Рис. 326). Изъ яйца медузы, напримѣръ, Aurelia aurita Lam., выходитъ свободноплавающая, мерцательная личинка, которая, проплававъ немного, прикрѣпляется и превращается въ полипа съ глоточной трубкой и желудочными перегородками, на подобіе сцифополипа. Полипъ растетъ, но по сравненію съ медузой, все-же остается очень маленькимъ. Прежде его принимали за особый родъ полиповъ и дали ему названіе Scyphistoma. Какъ уже было описано (стр. 459), ротовой дискъ полипа отдѣляется кольцевой бороздой отъ остального тѣла; за первой бороздой слѣдуетъ вторая, затѣмъ третья и т. д., пока не получится стробила, состоящая изъ множества дисковъ, лежащихъ другъ на другѣ. Первымъ начинаетъ измѣняться самый верхній изъ дисковъ, причемъ его край вытягивается въ восемь раздвоенныхъ лопастей; между послѣднимъ появляются щупальца и чувствительныя колбочки, и, наконецъ, дискъ отдѣляется отъ стробилы въ видѣ свободноплавающей молодой медузы, такъ называемой, эфиры. Ростъ эфиры происходитъ главнымъ образомъ уже послѣ отдѣленія ея отъ стробилы; поперечникъ взрослой медузы часто въ сотню и болѣе разъ превосходитъ поперечникъ только-что отдѣлившейся эфиры. Медуза становится половозрѣлой, и изъ оплодотворенныхъ яицъ подобныхъ медузъ снова образуются полипы—сцифистомы. Это явленіе можетъ усложняться еще тѣмъ, что на сцифистомѣ образуется почка, отдѣляющаяся отъ нея и превращающаяся въ новую сцифистому, которая затѣмъ, такимъ же образомъ подвергается стробиляціи.

Ключъ къ пониманію возникновенія чередованія поколѣній у сцифомедузъ даютъ намъ аналогичныя отношенія у гидроидовъ. На гидроидныхъ полипахъ образуются колоколообразныя почки, заключающія въ себѣ половые продукты; онѣ остаются у нѣкоторыхъ формъ на колоніи и тамъ достигаютъ половой зрѣлости, напримѣръ, у плумулярій; у другихъ онѣ отдѣляются въ видѣ свободноплавающихъ гидромедузъ (рис. 22 и 328). Слѣдовательно, въ первомъ случаѣ онѣ образуютъ вмѣстѣ съ гидрополипами колонію изъ

особей различнаго строенія; плавающія гидромедузы являются особями, отдѣлившимися отъ подобной колоніи для распространенія половыхъ продуктовъ. Изъ ихъ яицъ развиваются снова гидрополипы, и такъ продолжается далѣе чередованіе между гамогенетически образующимися полипами и вегетативно развивающимися медузами. Подобнымъ образомъ, вѣроятно, и сцифомедузы ведутъ свое происхожденіе отъ постоянно прикрѣпленныхъ полиповъ, и ихъ чередованіе поколѣній представляетъ «краткое повтореніе» ихъ филогенетическаго развитія. Но здѣсь полипная форма отодвинута на задній планъ и низведена до роли скоро-преходящей стадіи развитія медузы. Существуютъ даже медузы, у которыхъ полипная форма совершенно вытѣснена, и гдѣ, слѣдовательно, изъ яйца развивается снова свободноплавающая молодая медуза, какъ напримѣръ, у Pelagia noctiluca Pér. Lsr., свѣтящейся медузы европейскихъ морей. То же встрѣчается и у нѣкоторыхъ гидромедузъ.

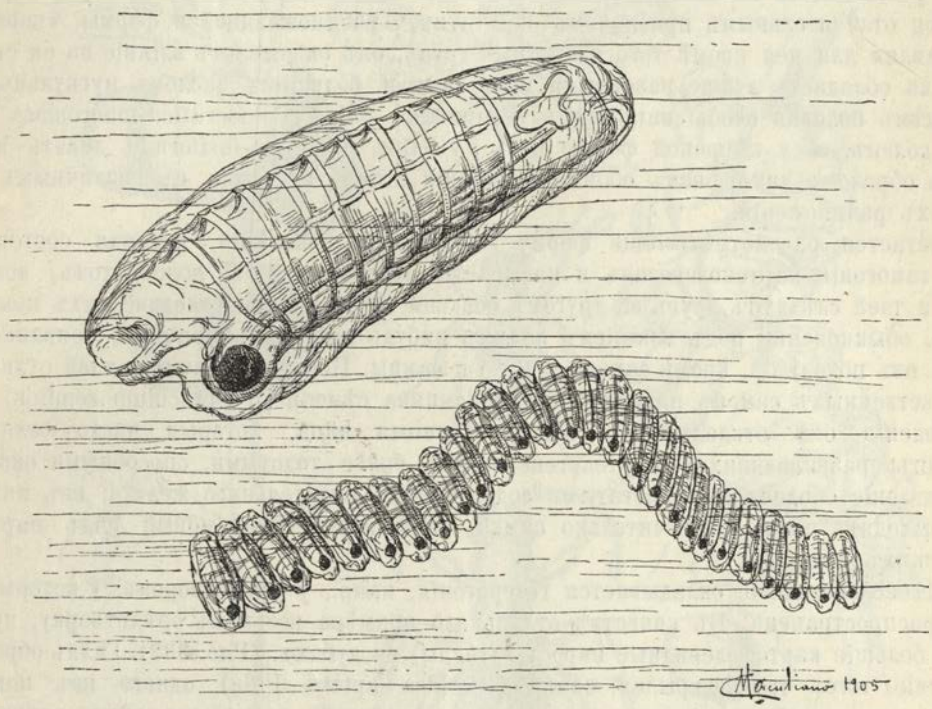


Рис. 331. Одиночная сальпа (Salpa africana Forsk.) и часть относящейся къ ней цѣпочки сальпъ (S. maxima Forsk.) Уменшено вдвое.

Еще яснѣе возникновеніе чередованія поколѣній у рода Autolytus, гдѣ оно обусловлено явленіями дѣленія. Мы видѣли, что здѣсь посредствомъ дѣленія особей, остающихся большею частью безполыми, образуются самцы и самки другого внѣшняго вида, изъ оплодотворенныхъ яицъ которыхъ развивается снова безполое поколѣніе. Сравненіе приведенныхъ раньше разнообразныхъ явленій дѣленія у Syllidae показываетъ, какъ половая зрѣлость у нихъ постепенно переносилась на вторичный рядъ особей: у многихъ Syllidae задній отдѣлъ тѣла является просто мѣстомъ, гдѣ созрѣваютъ половые продукты и образуются параподіи служащія для плаванія; у Haplosyllis эта часть отдѣляется отъ остального тѣла; у Syllis hyalina Gr. она становится самостоятельнымъ животнымъ, возстановляя свой собственный передній конецъ, а у многихъ видовъ Autolytus образуются цѣлыя цѣпочки подобныхъ формъ, возстановляющихся вполнѣ еще до отдѣленія отъ материнскаго животнаго. Такимъ образомъ рядомъ постепенныхъ переходовъ выработался настоящій метагенезъ. Сравненіе отшнуровыванія члениковъ ленточныхъ червей съ явленіями дѣленія у аннелидъ (стр. 458) позволяетъ разсматривать также размноженіе ленточныхъ червей, какъ чередованіе поколѣній.

Особенно важное значеніе для исторіи чередованія поколѣній пріобрѣлъ циклъ развитія сальпъ, такъ какъ чередованіе поколѣній впервые было замѣчено у сальпъ. Мы обязаны этимъ открытіемъ поэту Адальберту фонъ Шамиссо. Во время своего кругосвѣтнаго путешествія на русскомъ кораблѣ Рюрикѣ онъ открылъ, что различныя сальпы принадлежатъ къ одному циклу развитія. На stolo prolifer образуются посредствомъ почкованія одна за другой формы, называемыя цѣпочными за то, что они остаются въ соединеніи въ видѣ цѣпи другъ съ другомъ (рис. 331 внизу). Цѣпочныя формы представляютъ гермафродитовъ, причемъ въ ихъ яичникахъ развивается большею частью только по одному яйцу, которое проходитъ свое развитіе внутри матери. Изъ яйца образуется снова форма со столономъ для почкованія (рис. 331 вверху); эта «кормилка» по окончаніи почкованія, не развивая въ себѣ половыхъ органовъ, умираетъ. Обѣ формы особей различаются по своему внѣшнему виду. Присутствіе столона уже само по себѣ является отличительнымъ признакомъ вегетативно размножающейся формы, «кормилки»; представляя для нея кромѣ того извѣстный грузъ, онъ оказываетъ вліяніе на ея строеніе: кормилка обладаетъ лучше развитыми мускулами и бо́льшимъ числомъ мускульныхъ колецъ, чѣмъ половая особь: напримѣръ у кормилки Salpa democratica-mucromata Forsk. шесть колецъ, а у цѣпочной формы пять, у Salpa runcinata-fusiformis девять и семь. Такимъ образомъ диморфизмъ обоихъ поколѣній стоитъ въ связи съ различнымъ способомъ ихъ размноженія.

Остается разсмотрѣть еще форму чередованія поколѣній, которая состоитъ въ смѣнѣ гамогоніи партеногенезомъ и называется гетерогоніей. У коловратокъ, водяныхъ блохъ и тлей слѣдуютъ другъ за другомъ большое число партеногенетическихъ поколѣній; затѣмъ, обыкновенно подъ вліяніемъ какихъ нибудь внѣшнихъ причинъ, появляются въ одномъ изъ поколѣній, кромѣ самокъ, также и самцы. Послѣднія самки у тлей отличаются отъ дѣвственныхъ самокъ присутствіемъ пріемника сѣмени (receptaculum seminis) Послѣ совокупленія онѣ откладываютъ оплодотворенныя яйца, которыя часто отличаются отъ яицъ, развивающихся партеногенетически болѣе толстыми, способными оказывать сопротивленіе оболочками и богатымъ содержаніемъ питательнаго желтка; изъ нихъ затѣмъ выходятъ снова исключительно самки, начинающія собой новый рядъ партеногенетическихъ поколѣній.

Нѣсколько иначе складывается гетерогонія, напр., у орѣхотворокъ, у которыхъ она очень распространена. Въ качествѣ отдѣльнаго примѣра возьмемъ орѣхотворку, производящую большіе картофелевидные наросты (галлы) на дубахъ. (Рис. 332). Галлъ образуется вслѣдствіе того, что безкрылая самка (Biorhiza aptera Fab.) одного изъ поколѣній откладываетъ зимой неоплодотворенныя яйца въ молодую почку; изъ яицъ развиваются крылатые самцы и безкрылыя самки (Biorhiza terminalis Fab.), которыя отличаются отъ дѣвственныхъ самокъ предыдущаго поколѣнія своей меньшей величиной и другими признаками. Они вылупляются въ іюлѣ, и оплодотворенныя самки кладутъ свои яйца въ кору корней однолѣтнихъ дубовъ. Этимъ путемъ образуются красноватые корневые галлы, величиной съ вишню; въ нихъ развиваются втеченіе ближайшаго года исключительно самки, которыя вылупляются въ декабрѣ и, откладывая свои неоплодотворенныя яйца въ почки, снова производя картофелевидные галлы. Такъ правильно чередуются партеногенетическія и гамогенетическія поколѣнія. Здѣсь поколѣнія отличаются другъ отъ друга не только своимъ внѣшнимъ видомъ, но и своимъ образомъ жизни и производимыми ими галлами.

Замѣчательно, что при чередованіи поколѣній однимъ изъ способовъ размноженія является всегда гамогонія, другимъ же, напротивъ, одинъ изъ способовъ, при которомъ не происходитъ копуляціи двухъ клѣтокъ. Мы знаемъ лишь незначительное число случаевъ, когда одинъ изъ способовъ размноженія безъ копуляціи продолжается непрерывно; обыкновенно черезъ извѣстные промежутки наступаетъ необходимость копуляціи. Постояннымъ агамогенетическимъ размноженіемъ обладаютъ быть можетъ, лишь немногія одноклѣточныя водоросли. Раньше думали, что простѣйшія размножаются непрерывно простымъ дѣ-

леніемъ; затѣмъ была открыта у нихъ копуляція, и хотя она наблюдалась до сихъ поръ далеко не у всѣхъ видовъ, но намъ извѣстно уже столько случаевъ ея въ самыхъ различныхъ группахъ, что едва-ли возможно говорить противъ распространенія ея у всѣхъ простѣйшихъ. Правда, инфузорій заставляли размножаться въ теченіе многихъ поколѣній безъ конъюгаціи; Калькинсъ получилъ въ теченіе 23 мѣсяцевъ 742 поколѣнія Paramaecium; но опыты кончались всегда дегенераціей особей.—Вегетативное размноженіе въ теченіе продолжительнаго періода съ достовѣрностью извѣстно также лишь у единичныхъ растеній, каковы плакучая ива, пирамидальный тополь и водяная чума (Helodea canadensis Rich.

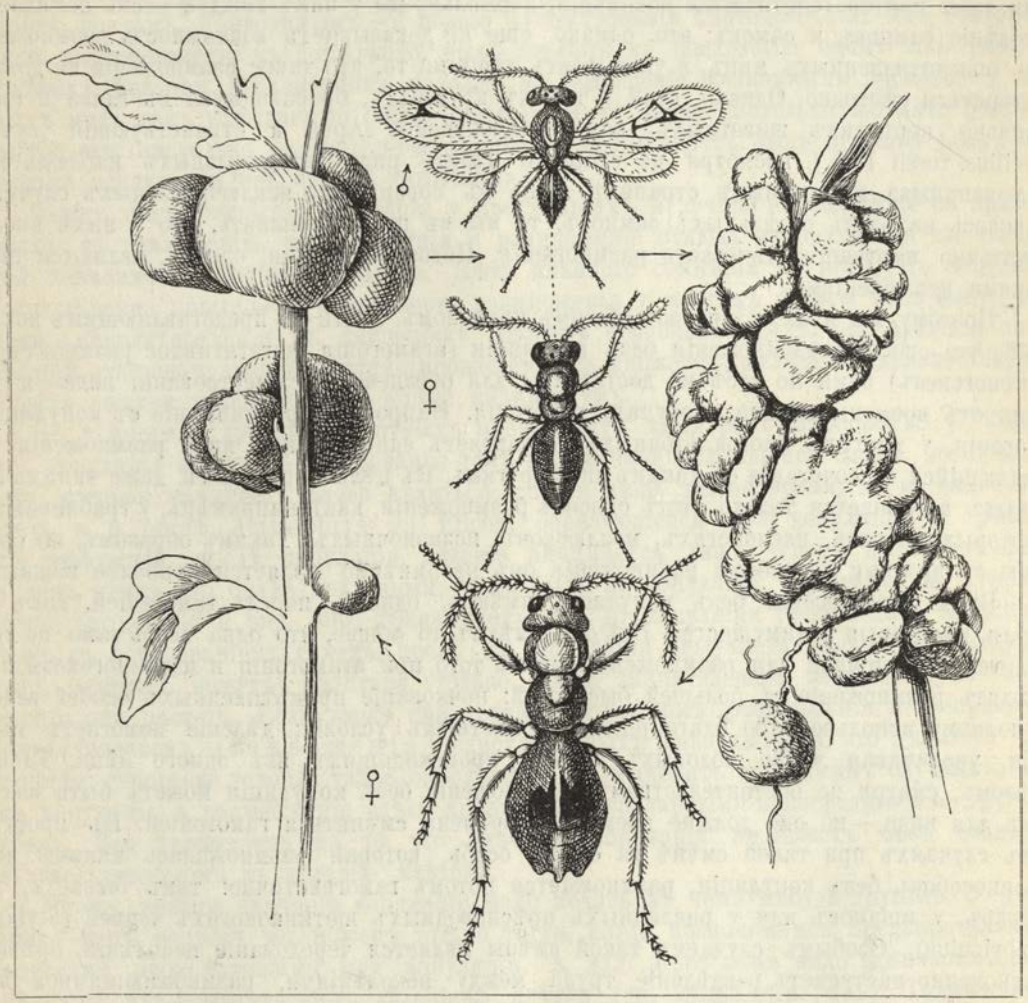


Рис. 332. Гетерогонія у Biorhiza terminalis—aptera Fab. Внизу дѣвственная самка B. aptera; она производитъ галлы, откладывая яйца въ почки дуба; изъ нихъ вылупляются самцы и самки B. terminalis, и оплодотворенная самка производитъ корневые галлы (справа), изъ которыхъ выходитъ снова B. aptera.

Mich.). Оба дерева перенесены къ намъ съ востока и до сихъ поръ размножались въ Европѣ только отводками, а не сѣменами; тоже самое относится къ водяной чумѣ, которая была завезена въ Европу въ 1836 году изъ Америки. Однако, число поколѣній у этихъ долголѣтнихъ деревьевъ пока еще не можетъ быть велико, и тѣмъ не менѣе у пирамидальнаго тополя появляются уже признаки дегенераціи, а относительно водяной чумы извѣстно, что ея ужасающая способность разростаться, которая въ началѣ во многихъ странахъ наносила такой тяжелый вредъ, какъ засореніе судоходныхъ каналовъ и уничтоженіе рыбоводства, въ значительной степени уже ослабла. Если у одного малень-

каго кольчаго червя, Chaetogaster, было получнно 45 слѣдовавшихъ непрерывно другъ за другомъ вегетативныхъ поколѣній, то это лишь показываетъ, что довольно большое число дѣленій можетъ слѣдовать одно за другимъ, но еще не говоритъ вообще противъ необходимости гамогоніи. Въ природѣ у животныхъ размножающихся вегетативно, всегда наблюдается правильное возвращеніе полового размноженія,—обыкновенно въ связи съ опредѣленными измѣненіями внѣшнихъ условій.

Нѣсколько иначе обстоитъ дѣло съ партеногенезомъ. У обыкновенныхъ тлей изъ рода Aphis удавалось получать въ теплицахъ въ продолженіе нѣсколькихъ лѣтъ одни лишь партеногенетическія поколѣнія; нормально-же у нихъ каждую осень появляется поколѣніе самцовъ и самокъ; это, однако, еще не доказываетъ возможность размноженія безъ оплодотворенныхъ яицъ, а указываетъ лишь на то, что такое размноженіе не должно повторяться ежегодно. Однако, если у такихъ крупныхъ, бросающихся въ глаза и сравнительно нерѣдкихъ животныхъ, какъ ракообразное Apus и странствующій сучекъ (Bacillus rossii Fab.), несмотря на стараніе цѣлаго ряда внимательныхъ наблюдателей въ различныхъ культурныхъ странахъ, лишь въ совершенно исключительныхъ случаяхъ удавалось находить отдѣльныхъ самцовъ, то мы въ правѣ признать, что у нихъ вполнѣ достаточно партеногенетическаго размноженія. Подобные случаи, однако, являются лишь рѣдкими исключеніями.

Поэтому мы можемъ считать общимъ правиломъ, почти не представляющимъ исключеній, что способы размноженія безъ копуляціи (агамогонія, вегетативное размноженіе и партеногенезъ) сами по себѣ не достаточны для обезпеченія существованія вида и что время отъ времени должна наступать гамогонія. Напротивъ, размноженіе съ копуляціей, гамогонія, у многихъ многоклѣточныхъ составляетъ единственный видъ размноженія, не нуждающійся въ сочетаніи съ какимъ либо другимъ. Въ цѣлыхъ отрядахъ, даже типахъ животныхъ встрѣчается только этотъ способъ размноженія, какъ напримѣръ, у гребневиковъ, нѣкоторыхъ червей, плеченогихъ, моллюсковъ, позвоночныхъ. Такимъ образомъ, по сравненію съ другими способами размноженія онъ несомнѣнно является наиболѣе важнымъ.

Виды размноженія безъ копуляціи имѣютъ, однако, передъ гамогоніей, какъ мы видѣли, нѣкоторыя преимущества. Всѣ они имѣютъ то общее, что одна особь сама по себѣ является достаточной для размноженія; кромѣ того при агамогоніи и партеногенезѣ происходитъ размноженіе съ большей быстротой; почкованіе прикрѣпленныхъ особей ведетъ къ полному использованію благопріятныхъ мѣстныхъ условій; дѣленіе помогаетъ гамогоніи, увеличивая число половыхъ особей, происходящихъ изъ одного яйца. Такимъ образомъ, смотря по обстоятельствамъ, размноженіе безъ копуляціи можетъ быть выгоднымъ для вида,—но оно должно время отъ времени смѣняться гамогоніей. Въ простѣйшихъ случаяхъ при такой смѣнѣ та самая особь, которая размножалась какимъ либо изъ способовъ безъ копуляціи, размножается потомъ гамогенетично: такъ бываетъ, напримѣръ, у мшанокъ или у различныхъ прѣсноводныхъ щетинконогихъ червей (Stylaria, Lumbriculus). Особымъ случаемъ такой смѣны является чередованіе поколѣній, причемъ обыкновенно наступаетъ раздѣленіе труда между поколѣніями, размножающимися безъ гаметъ и съ гаметами; если одно изъ поколѣній является прикрѣпленнымъ или, по крайней мѣрѣ, менѣе подвижнымъ, а другое свободноподвижнымъ, то обыкновенно при помощи гаметъ размножается послѣднее: такъ бываетъ у гидромедузъ и сцифомедузъ, у Autolytus, а также въ извѣстномъ смыслѣ и у Biorhiza aptera-terminalis Fabr., такъ какъ здѣсь по крайней мѣрѣ самцы являются крылатыми; послѣднее необходимо для встрѣчи особей различнаго происхожденія.

B. Оплодотвореніе и наслѣдственность.

Изъ описанія гамогенеза ясно видно чрезвычайно важное значеніе копуляціи для размноженія животныхъ. Копуляція состоитъ въ соединеніи двухъ отдѣльныхъ клѣтокъ; у многоклѣточныхъ животныхъ копуляція осуществляется соединеніемъ двухъ половыхъ

клѣтокъ, что возможно только въ началѣ жизни развивающагося изъ нихъ индивидуума. Такъ какъ копуляцію прежде наблюдали только у многоклѣточныхъ въ видѣ оплодотворенія яицъ сперматозоидами, то думали, что она тѣсно связана съ размноженіемъ и развитіемъ и самое существенное значеніе «оплодотворенія» видѣли въ томъ, что оно даетъ толчекъ къ развитію. Правда, открытіе партеногенеза показало, что развитіе яйца можетъ происходить и безъ оплодотворенія,—но старое воззрѣніе настолько глубоко укоренилось, что многіе авторитетные изслѣдователи долгое время относились отрицательно къ существованію партеногенеза. Слѣдующее мнѣніе, высказанное по этому поводу физіологомъ Рудольфомъ Вагнеромъ, показываетъ, насколько трудно было заставить ученыхъ повѣрить фактамъ, приводимымъ въ пользу существованія партеногенеза. Онъ говоритъ: «черезъ партеногенезъ, къ сожалѣнію, былъ внесенъ въ физіологію одинъ изъ самыхъ неудобныхъ фактовъ, отдаляющихъ надежду на подведеніе жизненныхъ процессовъ животныхъ подъ такъ называемые общіе законы», и «я лично настолько же мало радуюсь открытію его, насколько радовался-бы физикъ, если-бы вдругъ былъ открытъ одинъ или нѣсколько исключеній изъ закона тяготѣнія».

Между тѣмъ, открытіе копуляціи у простѣйшихъ и точное изслѣдованіе ея привело ученыхъ къ заключенію, что копуляція и размноженіе отнюдь не находятся въ необходимой зависимости другъ отъ друга. Нѣтъ никакого сомнѣнія въ томъ, что копуляція непосредственно повышаетъ способность размноженія у многихъ формъ: такъ напр., грегарины, паразитирующія въ кишечникѣ многихъ безпозвоночныхъ, распадаются послѣ копуляціи, сопровождающейся инцистированіемъ, на множество мелкихъ отдѣльностей, изъ которыхъ каждая выростаетъ въ новый индивидуумъ.

Но у многихъ другихъ животныхъ происходитъ какъ разъ наоборотъ: у Volvox, напр., копуляція ведетъ къ образованію такъ называемой покоющейся споры, покоющейся стадіи, которая начинаетъ снова дѣлиться, спустя лишь долгое время; то же самое надо сказать и о цистѣ Actinophrys sol Ehrbg, образующейся при копуляціи. У рѣсничныхъ инфузорій, послѣ копуляціи дѣленіе начинается лишь черезъ нѣкоторое время, при чемъ темпъ его болѣе медленный, чѣмъ былъ до копуляцій. Примѣръ съ Trichosphaerium (стр.—466 и рис. 330) показываетъ, что до копуляціи происходитъ энергичное дѣленіе съ образованіемъ гаметъ, послѣ же копуляціи получается новый индивидуумъ-зигота, которая можетъ дѣлиться только послѣ значительнаго перерыва, во время котораго она растетъ. Если выше при установленіи формъ размноженія и говорилось о гамогенетическомъ размноженіи у одноклѣточныхъ животныхъ, то это дѣлалось ради краткости; строго-же говоря, такое опредѣленіе не подходитъ ко многимъ случаямъ, такъ какъ копуляція и размноженіе здѣсь не является связанными непосредственно другъ съ другомъ. Все указываетъ на то, что значеніе копуляціи не можетъ безъ оговорокъ считаться стимуломъ къ дѣленію клѣтокъ.

Итакъ, важное значеніе копуляціи надо искать въ чемъ нибудь другомъ. Успѣшно рѣшить этотъ вопросъ мы можемъ только тогда, когда познакомимся предварительно съ процессами происходящими при копуляціи. А для этого намъ надо познакомиться съ непрямымъ или митотическимъ дѣленіемъ клѣтки (ср. выше стр. 401). Такимъ образомъ, мы теперь должны нѣсколько отвлечься въ сторону, а затѣмъ вернемся снова къ вопросу о значеніи копуляціи.

1. Митотическое или непрямое дѣленіе ядра.

Когда клѣтка подготовляется къ митотическому дѣленію, то объ этомъ раньше всего можно судить по ядру. Такъ называемая ядерная сѣть состоитъ изъ твердаго вещества двоякаго рода: одного, которое въ убитомъ ядрѣ не красится опредѣленными красками и называется ахроматиномъ, и другого—хроматина, которое легко и интенсивно окрашивается ими. Ячеи этой сѣти выполнены жидкостью—ядернымъ сокомъ. Когда ядро находится въ покоѣ, то хроматинъ обыкновенно разсѣянъ въ видѣ зернышекъ по всей

ахроматиновой сѣти. Но когда ядро готовится къ дѣленію, то картина мѣняется (рис. 333). Зернышки хроматина соединяются все болѣе и болѣе въ опредѣленное число хроматиновыхъ отдѣльностей или сначала въ одну непрерывную нить, которая только затѣмъ распадается на опредѣленное число отдѣльностей хроматина: прежде всего хроматиновая нить образуетъ такъ называемый клубокъ, который сначала представляется болѣе плотнымъ (*A*), а затѣмъ, при болѣе сильномъ утолщеніи и укорачиваніи нити, становится болѣе рыхлымъ (*B*). Отдѣльности хроматина носятъ названіе хромозомъ. Иногда можно ясно видѣть, что онѣ состоятъ изъ отдѣльныхъ хроматиновыхъ зеренъ. Форма хромозомъ измѣняется въ зависимости отъ вида животнаго, а у одного и того же животнаго въ зависимости отъ вида клѣтки и отъ значенія даннаго дѣленія. Онѣ бываютъ нитевидныя, извилистыя, кольцевидныя, толстыя и короткія, и даже кубическія. Хромозомы чрезвычайно важны для дѣленія ядра, такъ какъ съ ними связаны почти всѣ процессы, происходящіе въ ядрѣ. Хромозомы располагаются теперь въ одной, такъ называемой—экваторіальной плоскости, перпендикулярной къ оси дѣленія клѣтки (*C*), и каждая изъ хро-

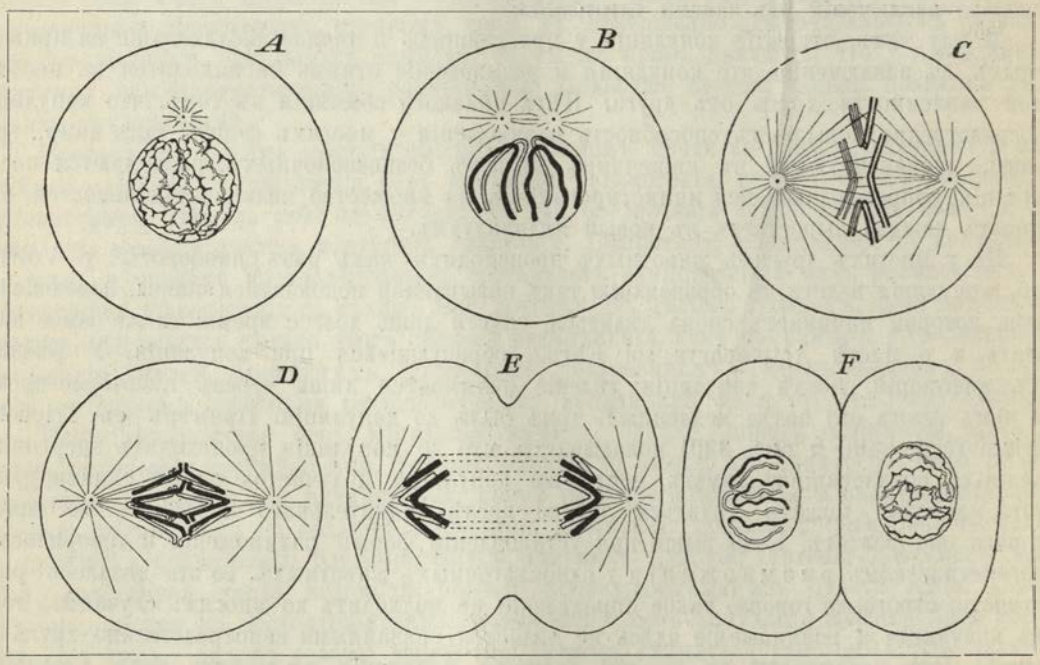


Рис. 333. **Схема митотическаго дѣленія клѣтки.**

мозомъ расщепляется продольно (теперь или иногда еще до этого момента) на двѣ половины, при чемъ дѣлится на двое каждое входящее въ составъ ея хроматиновое зерно. Между тѣмъ оболочка ядра постепенно исчезаетъ, и обѣ половины расщепившихся хромозомъ расходятся въ двѣ противуположныя стороны (*D*). Такимъ образомъ въ клѣткѣ образуются двѣ группы хромозомъ (*E*); каждая изъ группъ содержитъ какъ разъ столько же хромозомъ, сколько ихъ было въ ядрѣ до начала дѣленія, и возможно, что каждая изъ хромозомъ содержитъ столько же хроматиновыхъ зернышекъ, какъ и соотвѣтствующая ей хромозома материнскаго ядра, изъ которой она произошла. Каждая группа хромозомъ превращается затѣмъ въ ядро и окружается оболочкой (*F*), причемъ здѣсь происходятъ тѣ же самые процессы, какъ и при превращеніи материнскаго ядра въ двѣ группы хромозомъ, но въ обратномъ порядкѣ. Еще раньше, чѣмъ окончилось образованіе дочернихъ ядеръ, наступаетъ дѣленіе самой клѣтки: большей частью на экваторѣ появляется кольцевая борозда, которая становится все глубже и глубже, пока совершенно не раздѣлитъ клѣтку на двѣ половины.

Во время описанныхъ измѣненій съ хроматиномъ въ ахроматинѣ и въ протоплазмѣ

клѣтки также произошли нѣкоторыя измѣненія. Въ протоплазмѣ вблизи оболочки ядра находится тѣльце, окруженное обыкновенно слоемъ гомогенной массы, это такъ называемое центральное тѣльце или центрозома. Оно дѣлится еще во время первыхъ перетруппировокъ хроматина; обѣ половины центрозомы расходятся (*B*), но остаются связанными пучкомъ тонкихъ нитей, который за его позднѣйшее положеніе названъ центральнымъ веретеномъ; кромѣ того отъ каждой изъ дочернихъ центрозомъ отходятъ въ видѣ лучей во всѣ стороны многочисленныя нити, образуя такъ называемую полярную лучистость. Центральныя тѣльца удаляются другъ отъ друга и располагаются у противоположныхъ сторонъ ядра (*C*). Между тѣмъ оболочка ядра исчезаетъ и центральное веретено теперь располагается какъ разъ по линіи, соединяющей обѣ центрозомы перпендикулярно къ плоскости экватора. Отъ каждой центрозомы отходятъ нити, волокна веретена, прикрѣпляющіяся каждая къ одной изъ обращенныхъ къ центрозомѣ половинокъ раздѣлившейся хромозомы. Въ то время, какъ хромозомы расходятся, можно замѣтить, что между двумя половинами одной и той же хромозомы также проходятъ соединительныя нити (*E*). Центральное тѣльце, волокна веретена, сіяніе, соединительныя волокна, все это вмѣстѣ носитъ общее названіе ахроматиновой фигуры.

При дѣленіи различныхъ видовъ ядеръ можно замѣтить множество различій въ частностяхъ.—Почти каждая частность можетъ варіировать: можетъ измѣняться, напримѣръ, форма хромозомъ, дѣленіе центрозомы можетъ наступать раньше или позже, форма ахроматиновой фигуры можетъ быть различной. Особенно разнообразно бываетъ дѣленіе ядеръ у одноклѣточныхъ животныхъ (фиг. 334). Такъ какъ дѣленіе послѣднихъ очень важно для пониманія процесса дѣленія вообще, то мы должны удѣлить ему нѣкоторое вниманіе.

Въ простѣйшемъ случаѣ (*A*) дѣленіе происходитъ безъ измѣненія формы хроматина и безъ ахроматиновой фигуры. Оболочка ядра остается въ теченіе всего процесса дѣленія. Ядро удлиняется, перетягивается посрединѣ, принимая бисквитообразную форму, что, вѣроятно, зависитъ отъ процессовъ, происходящихъ въ его ахроматинѣ. Затѣмъ эта перетяжка все болѣе и болѣе съуживается и, наконецъ, разрывается, благодаря чему ядро дѣлится на двѣ части—или на два дочернихъ ядра. Дѣленіе тѣла клѣтки происходитъ также посредствомъ перешнуровыванія. Такъ происходитъ, напримѣръ, дѣленіе у Amoeba crystalligera Grbr.

Въ другихъ случаяхъ, наблюдаемыхъ чаще всего у инфузорій (рис. 334 *B*), передъ началомъ дѣленія сѣтчатое строеніе ядра превращается въ продольно-волокнистое, при чемъ ясно видно, какъ изъ поперечныхъ волоконъ ядерной сѣти, образуются—продольныя и какъ хроматинъ принимаетъ форму вытянутыхъ волоконъ. Ядро все болѣе и болѣе вытягивается; на обоихъ полюсахъ его иногда появляются особыя пластинки, похожія по ихъ направляющимъ свойствамъ на центрозому; эти пластинки образуются дѣленіемъ массы, лежащей внутри ядра и раздвиженіемъ продуктовъ ея дѣленія. Ядерная оболочка и здѣсь остается въ теченіе всего процесса. Продольныя нити хроматина дѣлятся поперекъ посрединѣ и подвигаются къ полюсамъ, причемъ ядро вытягивается посрединѣ и съуживается; въ концѣ концовъ и здѣсь ядро перешнуровывается на двѣ части, которыя превращаются въ дочернія ядра. Такъ, напримѣръ, происходитъ дѣленіе ядра Paramaecium, туфельки.

Въ этихъ двухъ примѣрахъ процессы дѣленія ограничивались только ядромъ. Но у многихъ одноклѣточныхъ во время дѣленія появляются внѣ ядра такія же образованія, какъ и у многоклѣточныхъ (рис. 334 *C*): въ плазмѣ клѣтки дѣлится центрозома, и раздѣлившіяся части передвигаются къ противоположнымъ полюсамъ съ образованіемъ веретена и лучистости вокругъ полюсовъ. Въ ядрѣ хроматиновыя петли располагаются въ экваторіальной плоскости; каждая изъ нихъ дѣлится, и раздѣлившіяся части передвигаются по направленію волоконъ, отходящихъ къ нимъ отъ центрозомъ. Ядро при этомъ вытягивается въ длину и перешнуровывается; оболочка ядра сохраняется въ теченіе всего процесса. За дѣленіемъ ядра слѣдуетъ дѣленіе тѣла клѣтки, которое проис-

ходитъ также путемъ перешнуровыванія. Этотъ способъ дѣленія клѣтки мы находимъ, напримѣръ, у солнечника Actinosphaerium во время второго редукціоннаго дѣленія.

Наконецъ, у другого солнечника, Acanthocystis, мы встрѣчаемъ дѣленіе (рис. 334 *D*),

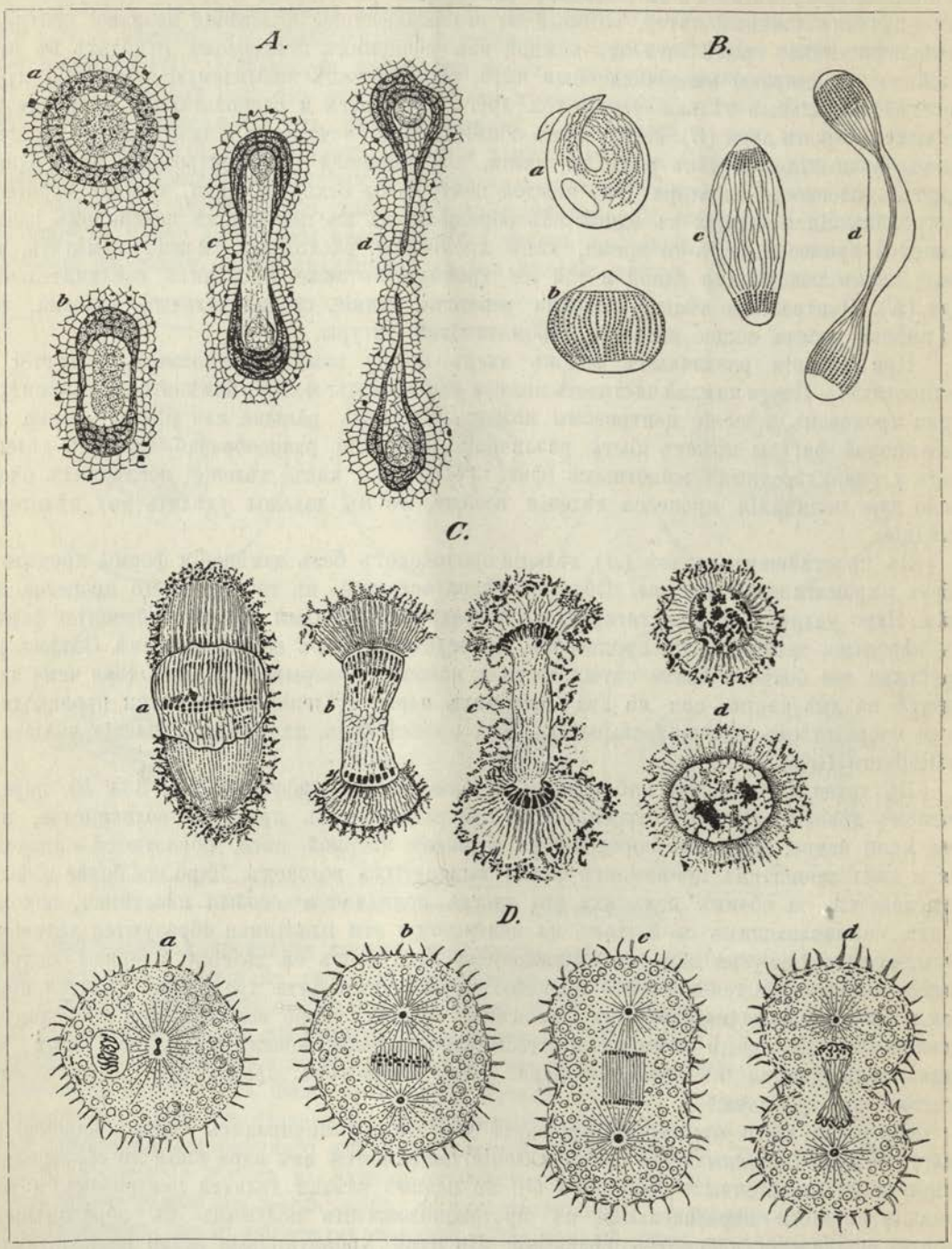


Рис. 334 **Дѣленіе ядра у одноклѣточныхъ:** *A* у Amoeba crystalligera Grbr, *B* у Paramaecium, *C* у Actinosphaerium; *Д* дѣленіе клѣтки у Acanthocystis. *A* и *Д* по Шаудинну, *B* и *C* по Р. Гертвигу.

которое происходитъ точно такимъ-же образомъ, какъ и выше описанное дѣленіе Metazoa, т. е. во время дѣленія ядра появляется та же самая ахроматиновая фигура и

исчезаетъ оболочка ядра. Такимъ образомъ, мы привели нѣсколько примѣровъ, занимающихъ среднее мѣсто между митозомъ одноклѣточныхъ, съ одной стороны, и простымъ перешнуровываніемъ ядра, какъ оно происходитъ у Amoeba crystalligera Grbr., съ другой; между приведенными примѣрами существуютъ еще различные переходы.

Если мы теперь обратимся къ механизму дѣленія клѣтки, то оно, конечно, представится намъ наиболѣе простымъ въ случаяхъ перешнуровыванія ядра и въ примѣрѣ съ Paramaecium. Повидимому въ ахроматинѣ происходитъ процессъ роста, благодаря которому раздвигаются обѣ половины ядра,—происходитъ именно ростъ продольныхъ волоконъ ядерной сѣти. Подобнымъ же процессомъ обусловливается, вѣроятно, и раздвиганіе половинъ центрозомы при дѣленіи ядеръ у многоклѣточныхъ животныхъ: здѣсь растетъ и вытягивается центральное веретено. Также дѣйствуютъ и волокна, соединяющія половины расщепившихся хромозомъ: благодаря ихъ росту въ длину дочернія хромозомы раздвигаются къ противоположнымъ полюсамъ. У Actinosphaerium, Acanthocystis и многоклѣточныхъ животныхъ въ дѣленіи ядра принимаетъ также участіе протоплазма лучистыми фигурами, образующимися вокругъ центральныхъ тѣлецъ. Если лучи этихъ фигуръ не служатъ простыми проводящими нитями, по которымъ хромозомы скользятъ къ къ центральнымъ тѣльцамъ, то онѣ могутъ дѣйствовать на хромозомы только посредствомъ своего укорачиванія, притягивая хромозомы къ центрозомамъ. Во многихъ случаяхъ даже удавалось наблюдать, что при расхожденіи дочернихъ хромозомъ происходитъ утолщеніе этихъ нитей. Можетъ быть, однако, и у многоклѣточныхъ животныхъ при раздвиганіи хромозомъ играютъ большую роль связывающія нити.

Далѣе, сравненіе процессовъ дѣленія ядра у одноклѣточныхъ и многоклѣточныхъ животныхъ показываетъ, что ахроматиновая фигура (по крайней мѣрѣ, лежащая въ протоплазмѣ клѣтки) настолько несущественна, что процессъ дѣленія совершается во многихъ случаяхъ и безъ нея. Какъ на важный результатъ дѣленія надо указать на распредѣленіе хроматина между дочерними ядрами. Благодаря тому, что хромозомы и ихъ хроматиновыя зерна или части, изъ которыхъ состоятъ хромозомы, дѣлятся точно пополамъ, дочернія клѣтки получаютъ не только одинаковое количество хроматина, но и одинаковаго качества, если мы примемъ, что существуютъ различія между отдѣльными зернами хроматина (а послѣдующее покажетъ, что мы это должны принять). Весь механизмъ дѣленія со всѣми его сложными приспособленіями направленъ къ одной «цѣли» — распредѣлить равномѣрно хроматинъ между дочерними клѣтками.

Эта равномѣрность распредѣленія хроматина между ядрами одного происхожденія особенно ясно выражается въ томъ, что у каждаго вида животныхъ во время подготовки къ дѣленію образуется изъ ядерной сѣти опредѣленное число хромозомъ, независимо отъ величины ядра; такимъ образомъ число хромозомъ находится въ зависимости не отъ количества хроматина, а отъ принадлежности къ опредѣленному виду. Но у родственныхъ видовъ число хромозомъ не бываетъ всегда одинаковымъ, а, наоборотъ, часто бываетъ даже очень различнымъ, въ то время, какъ у отдаленныхъ видовъ оно можетъ быть одинаковымъ. Такъ напримѣръ, у одного маленькаго кольчатаго червя (Ophryotrocha) образуются 4 хромозомы, у прѣсноводнаго рѣсничнаго червя (Dendrocoelum)—8, а у прѣсноводной губки (Euspongilla)—12; 14 хромозомъ имѣютъ многіе веслоногіе раки (Cyclops fuscus Jur., albidus Jur., leuckarti Claus); у обыкновеннаго слизня (Limax), у водолюба (Hydrophilus) и у крысы ихъ—16; 18 хромозомъ найдено у одного морского ежа (Echinus) и 20—у одного муравья (Lasius); наконецъ 22—у Cyclops trenuus Fisch.. Очень часто встрѣчаются 24 хромозомы, такъ напримѣръ,—у виноградной улитки, у уховертки, у пятнистой саламандры и у человѣка; 28 хромозомъ имѣетъ капустница, 32—мышь и 168—одинъ листоногій ракъ (Artemia salina Leach). Уже изъ приведенныхъ примѣровъ видно, что число хромозомъ всегда бываетъ четнымъ; почему это такъ покажетъ дальнѣйшее изложеніе.

Такое постоянство числа хромозомъ показываетъ, что при подготовленіи къ дѣленію въ ядрѣ образуется каждый разъ столько же хромозомъ, сколько въ него вошло послѣ

послѣдняго дѣленія. Оно обусловливается простыми морфологическими условіями, а не химическими или молекулярными; его нельзя было-бы сравнить, напримѣръ, съ постоянствомъ, съ которымъ образуются изъ одного маточнаго раствора кристаллы въ видѣ четырехстороннихъ пирамидъ, а изъ другого — въ видѣ шестистороннихъ. Въ этомъ насъ убѣждаютъ случаи ненормальнаго числа хромозомъ; напримѣръ, у лошадиной аскариды (Ascaris megalocephala Cloq.) образуются иногда ненормально большіе зародыши, происшедшіе черезъ сліяніе двухъ яицъ и ихъ ядеръ; въ такомъ случаѣ сегментаціонныя клѣтки имѣютъ вмѣсто 4 хромозомъ—8, т. е. удвоенное число, соотвѣтственно двумъ ядрамъ. Такія ненормальности встрѣчаются довольно часто. Онѣ показываютъ, что число хромозомъ зависитъ отъ того, сколько изъ нихъ принимало участіе въ постройкѣ ядерной сѣти покоющагося ядра.

Лучшее объясненіе этихъ явленій даетъ гипотеза, по которой каждая хромозома индивидуальна и не теряетъ своей самостоятельности. Ихъ индивидуальность проявляется вполнѣ во время митоза; въ покоющимся же ядрѣ онѣ не отличимы другъ отъ друга; но это явленіе лишь кажущееся, и во многихъ ядрахъ замѣчено, что каждый участокъ ядра, происшедшій изъ данной хромозомы, снова превращается въ нее-же. У яицъ Ascaris megalocephala Cloq. ядра не правильной овальной или круглой формы (фиг. 335), а съ нѣсколькими выступами; послѣдніе образуются вслѣдствіе того, что концы хромозомъ выдаются изъ остальной ядерной массы при образованіи покоющейся стадіи ядра. Легко замѣтить, что при подготовкѣ такого ядра къ дѣленію концы хромозомъ образуютъ совершенно такіе же выступы. Когда, далѣе, ядра дочернихъ клѣтокъ снова готовятся къ дѣленію, то въ нихъ хромозомы занимаютъ то же самое положеніе (рис. 335 *C*) сообразно съ механизмомъ дѣленія. Можно также замѣтить,—напримѣръ, у пятнистой саламандры,—что петлевидныя хромозомы при реконструкціи изъ ядерной сѣти бываютъ съ самаго начала повернуты сгибами къ центрозомѣ совершенно такъ, какъ передъ переходомъ ядра въ стадію покоя. Часто бываетъ, что хромозомы одного и того же ядра отличаются другъ отъ друга своей величиной, при чемъ это различіе передается всѣмъ ядрамъ этого вида; это особенно ясно видно въ сперматогоніяхъ (рис. 336) одного американскаго саранчеваго насѣкомаго (Brachystola magna). Такимъ образомъ, теорія индивидуальности хромозомъ, вѣроятная сама по себѣ, хорошо объясняетъ многіе факты, и мы ею будемъ часто пользоваться.

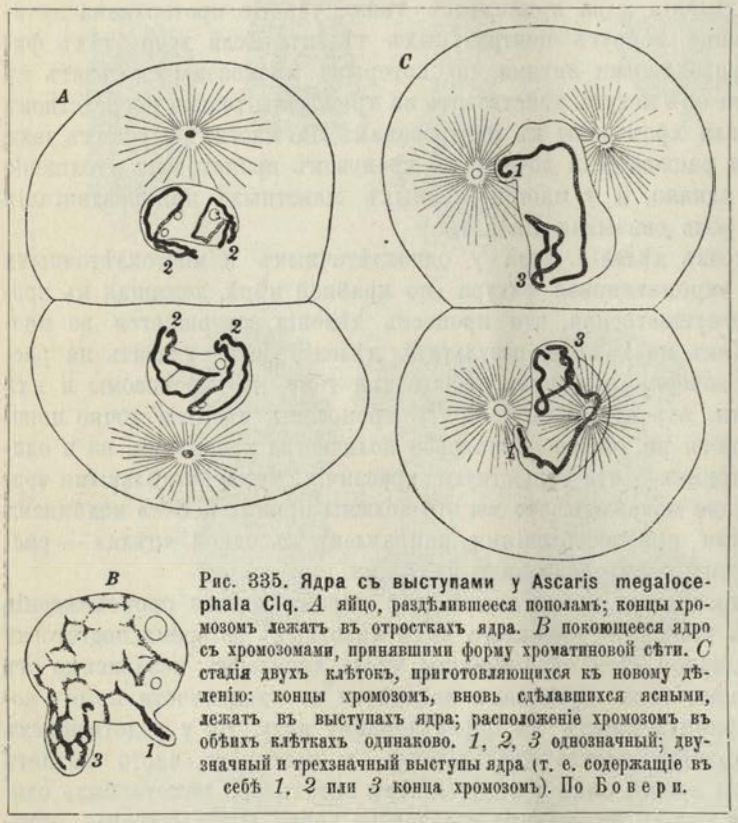


Рис. 335. **Ядра съ выступами у Ascaris megalocephala Clq.** *A* яйцо, раздѣлившееся пополамъ; концы хромозомъ лежатъ въ отросткахъ ядра. *B* покоющееся ядро съ хромозомами, принявшими форму хроматиновой сѣти. *C* стадія двухъ клѣтокъ, приготовляющихся къ новому дѣленію: концы хромозомъ, вновь сдѣлавшихся ясными, лежатъ въ выступахъ ядра; расположеніе хромозомъ въ обѣихъ клѣткахъ одинаково. *1*, *2*, *3* однозначный; двузначный и трехзначный выступы ядра (т. е. содержащіе въ себѣ *1*, *2* или *3* конца хромозомъ). По Бовери.

Наряду съ митозомъ встрѣчается у многоклѣточныхъ также и такъ называемое прямое или амитотическое дѣленіе ядра, при которомъ ядро дѣлится простымъ перешнуровываніемъ, не образуя ахроматиновой фигуры и не измѣняя структуры хроматина.

Оно встрѣчается у многоклѣточныхъ сравнительно рѣдко. Интересно отмѣтить, что у нихъ всегда амитотически дѣлятся только узко спеціализированныя клѣтки, въ которыхъ происходитъ интенсивная ассимиляція, выдѣленіе секретовъ или экскретовъ, и которыя затѣмъ погибаютъ. Такъ дѣло происходитъ, напримѣръ, въ эмбріональныхъ оболочкахъ скорпіоновъ и въ послѣдѣ млекопитающихъ, въ покровныхъ и питательныхъ клѣткахъ яйцевыхъ трубокъ у насѣкомыхъ и въ такъ называемыхъ желточныхъ клѣткахъ, образующихся при развитіи яицъ костистыхъ рыбъ. Всѣ эти клѣтки и ихъ ближайшее потомство погибаютъ. У бѣлыхъ кровяныхъ шариковъ позвоночныхъ мы встрѣчаемъ оба типа дѣленія: митотическое и амитотическое, причемъ въ образовательныхъ центрахъ преобладаетъ митотическое дѣленіе, что заставляетъ думать, что шарики, происшедшіе путемъ амитоза, не способны размножаться и должны погибнуть. Наоборотъ, всѣ дѣленія ядеръ при различныхъ процессахъ развитія, особенно во время эмбріональнаго развитія, совершаются митотически, и амитозъ никогда здѣсь не встрѣчается.

Вышеописанное прямое дѣленіе клѣтокъ, съ высоко дифференцированнымъ хроматиномъ, неправильно было бы сопоставлять съ перешнуровываніемъ ядра у амебъ. Оно представляетъ вторичное явленіе, и мы могли-бы думать, что оно произошло, благодаря несоотвѣтствію между маленькимъ ядромъ и большимъ количествомъ протоплазмы, и что сначала оно служило только для увеличенія поверхности ядра, подобно, напримѣръ, развѣтвленію ядеръ, которое нерѣдко предшествуетъ амитозу; поэтому за амитотическимъ дѣленіемъ ядра часто не слѣдуетъ дѣленія клѣточнаго тѣла. Этотъ дегенеративный характеръ амитотическаго дѣленія тоже указываетъ на значеніе для жизни клѣтки равномѣрнаго распредѣленія хроматина между дочерними ядрами при митозѣ.

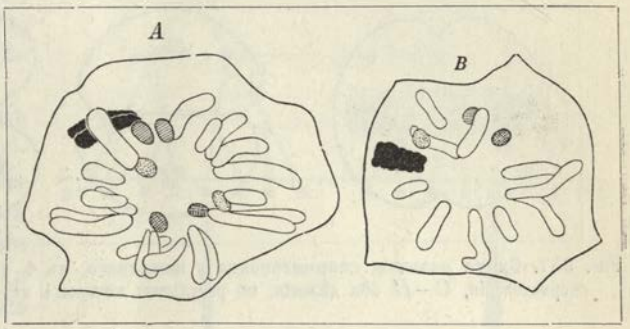


Рис. 336. *A* Экваторіальная пластинка сперматогоніи Brachystola (изъ саранчевыхъ насѣкомыхъ) при разсматриваніи со стороны полюса, *B* редуцированная группа хромозомъ въ сперматоцитѣ 2-го порядка того-же насѣкомаго. Въ *A* по *2* хромозомы—каждой величины, въ *B* по одной (и кромѣ того отмѣченная чернымъ гетерохромозома). По Сёттону.

2. Развитіе сперматозоида и яйца (сперматогенезъ и овогенезъ).

При развитіи сперматозоидовъ и яицъ у многоклѣточныхъ происходитъ также митотическое дѣленіе клѣтокъ. Какъ сперматозоидъ, такъ и яйцо происходятъ изъ такъ называемыхъ первичныхъ половыхъ клѣтокъ, которыя бываютъ замѣтны уже на очень раннихъ стадіяхъ развитія эмбріона: ихъ бываетъ одна или двѣ, при чемъ нельзя еще установить полового различія.

У самцевъ первичныя или материнскія половыя клѣтки превращаются путемъ многократнаго дѣленія въ такъ называемыя сперматогоніи. Послѣ періода энергичнаго размноженія (рис. 337 A и B) наступаетъ періодъ покоя, во время котораго сперматогоніи растутъ; затѣмъ онѣ превращаются въ сперматоциты. Послѣднія дважды подрядъ дѣлятся (C—H) и даютъ 4 сѣменныя клѣтки; такимъ образомъ сѣменныя клѣтки являются внучатыми клѣтками сперматоцитъ. Эти два послѣднихъ дѣленія ясно отличаются отъ другихъ: въ то время, какъ послѣ каждаго обычнаго дѣленія въ дочернихъ клѣткахъ образуется снова ядерная сѣть и ядро переходитъ въ стадію покоя, здѣсь второе дѣленіе слѣдуетъ непосредственно за первымъ и его фигуры образуются прямо изъ фигуръ перваго дѣленія (F, G.). Сѣменныя клѣтки (сперматиды) прямо, безъ дѣленій превращаются въ сперматозоидовъ. Ядро вытягивается, теряетъ свой ядерный сокъ, превращается въ компактную массу, образуя главную часть головки сперматозоида. Центральное тѣльце дѣ-

лится: изъ одной его части образуется весь средній отдѣлъ сперматозоида или только часть его, изъ другой—осевая нить хвостика. Наконецъ, протоплазма сперматиды окружаетъ осевую нить и образуетъ вокругъ нея оболочку.

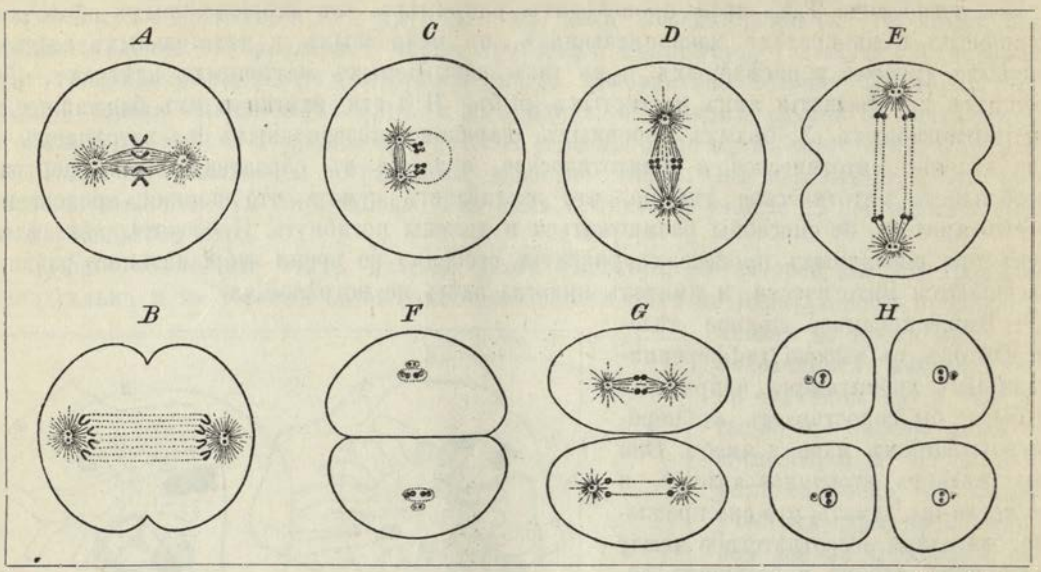


Рис. 337. Схема развитія сперматозоида у животнаго, съ 4 хромозомами въ клѣткахъ тѣла. *A* и *B* дѣленіе сперматогоніи, *C—H* оба дѣленія, въ результатъ которыхъ изъ спермотоцитъ происходятъ 4 сѣменныя клѣтки.

Развитіе яйца или овогенезъ протекаетъ почти совершенно сходно съ сперматогенезомъ. Первичныя половыя клѣтки дѣлятся на многочисленныя овогоніи, послѣ чего каждая изъ нихъ переходитъ въ зону роста яичника. Этотъ періодъ роста, во время ко-

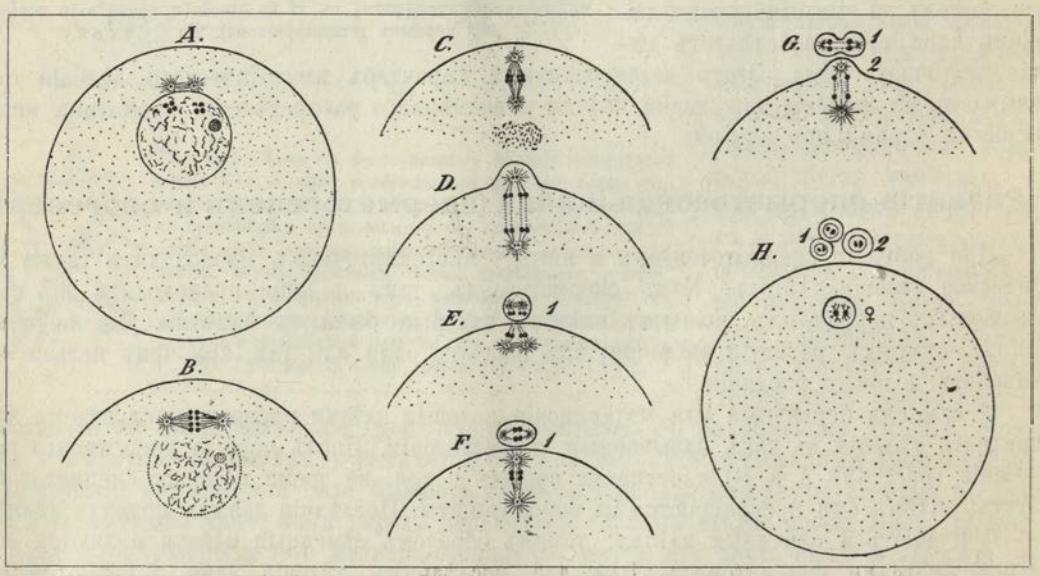


Рис. 338. Схема дѣленій при созрѣваніи яица у животнаго, съ 4 хромозомами въ клѣткахъ тѣла. *1* первая полярная клѣтка или происходящія изъ нея дочернія клѣтки, *2* вторая полярная клѣтка, ♀ яицевое ядро.

тораго овогоніи превращаются въ овоциты, здѣсь имѣетъ болѣе важное значеніе, чѣмъ при сперматогенезѣ, ибо даже мелкія яйца представляютъ собой очень большія клѣтки; овогоніи же, напротивъ, очень маленькія клѣтки и, превращаясь въ овоциты, онѣ увеличиваются иногда въ нѣсколько тысячъ разъ. Какимъ образомъ это происходитъ, объ этомъ

говорилось раньше. Клѣтка, выросшая въ овоциту, по виду очень похожа на созрѣвшее яйцо. Но для того, чтобы созрѣть, она должна еще дважды раздѣлиться (рис. 338), при чемъ, какъ и при дѣленіи сперматоцитъ, одно дѣленіе слѣдуетъ непосредственно за другимъ и ядро не проходитъ періода покоя. Но дѣленія овоцитъ отличаются тѣмъ, что получаются 4 клѣтки различной величины: 3 очень мелкихъ такъ называемыхъ полярныхъ клѣтокъ (прежде ихъ неправильно называли направляющими тѣльцами, такъ какъ придавали имъ неправильное значеніе) и четвертая—зрѣлое яйцо, къ которому переходитъ большая часть овоциты. Если сравнить дѣленіе овоцитъ съ таковымъ же сперматоцитъ, то становится яснымъ значеніе и происхожденіе полярныхъ клѣтокъ (срав. схему рис. 339): сначала всѣ 4 клѣтки, происходящія отъ дѣленія овоцитъ, были равнозначны, какъ при сперматогенезѣ, но затѣмъ 3 изъ нихъ лишились того, что досталось въ наслѣдство четвертой; это намѣчается часто уже во время роста овоциты. Итакъ, полярныя клѣтки суть дегенерирующія яйца и онѣ погибаютъ, яйцевая-же клѣтка получаетъ большое количество матеріала, а это имѣетъ большое значеніе для дальнѣйшаго ея развитія.

Образованіе полярныхъ клѣтокъ разсматриваютъ обыкновенно, какъ созрѣваніе яйца, а два послѣднихъ дѣленія носятъ названіе дѣленій созрѣванія или направляющихъ дѣленій *). Они наступаютъ или еще до откладыванія яйца, или послѣ того, или часто даже послѣ внѣдренія сперматозоида въ яйцо.

Редукціонныя дѣленія при созрѣваніи яйца и сперматозоида отличаются еще нѣкоторыми особенностями отъ остальныхъ митозовъ. Въ то время, какъ при обыкновенномъ митозѣ сохраняется число хромозомъ даннаго вида, здѣсь послѣ, двухъ дѣленій въ зрѣлыхъ половыхъ клѣткахъ остается лишь половина числа хромозомъ, бывшихъ въ овогоніи и въ сперматогоніи. Такъ какъ число хромозомъ редуцировалось, то соотвѣтственно этому и дѣленія эти называются также редукціонными.

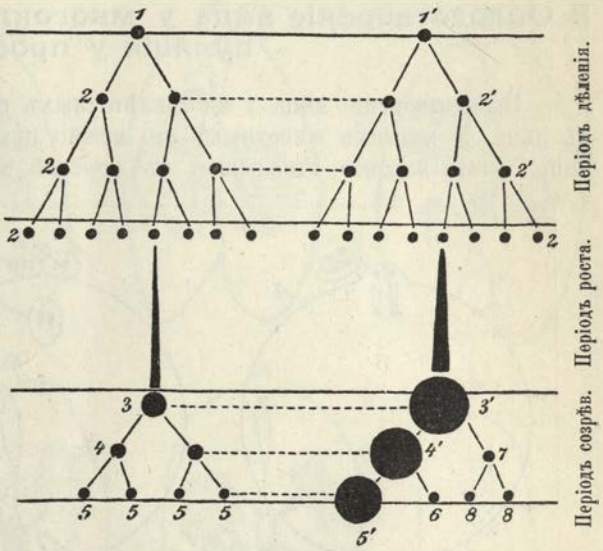


Рис. 339. Схема для сравненія развитія сперматозоида и яица. *1* и *1'* первичныя половыя клѣтки. *2* и *2'* сперматогоніи и овогоніи, *3* и *3'* сперматоциты и овоциты I-го порядка, *4* и *4'* сперматоциты и овоциты II-го порядка, *5* и *5'* зрѣлая сѣмянная и зрѣлая яицевая клѣтки, *6* вторая полярная клѣтка, *7* первая полярная клѣтка, *8* ея дочернія клѣтки Число клѣточныхъ генерацій въ періодѣ дѣленія представлено слишкомъ малымъ; изъ сперматогоній и овогоній изображена только одна въ ея дальнѣйшемъ развитіи (въ періодѣ роста и въ періодѣ созрѣванія). По Боверп.

Когда ядро сперматоциты или овоциты готовится къ первому редукціонному дѣленію, то въ немъ уже находится половина первоначальнаго числа хромозомъ, но каждая изъ нихъ состоитъ изъ четырехъ отдѣльностей, образуя такъ называемую тетраду—четверную группу (срав. рис. 337 A съ C). Тетрады происходятъ путемъ склеиванія хромозомъ по парно, при чемъ каждая хромозома одновременно расщепляется вдоль, какъ при обычномъ дѣленіи ядра; плоскость, по которой двѣ хромозомы склеиваются, бываетъ перпендикулярна къ плоскости ихъ расщепленія и часто имѣетъ видъ поперечной щели. Во время перваго редукціоннаго дѣленія каждая тетрада дѣлится на 2 группы, состоящія изъ 2 отдѣльностей хроматина; во время же второго—каждая изъ послѣднихъ группъ дѣлится на 2 отдѣльныя хромозомы. Такимъ образомъ, всякій разъ въ результатѣ дѣленій каждая изъ 4 конечныхъ клѣтокъ (т. е. сперматиды или зрѣлое яйцо и 3 полярныхъ клѣтки) получаетъ лишь половинное число обычныхъ хромозомъ.

*) Въ дальнѣйшемъ мы будемъ называть ихъ также „редукціоннымъ“ дѣленіемъ. *Прим. ред.*

Въ зависимости отъ того, дѣлятся ли тетрады по плоскости, соединяющей ихъ хромозомы или по плоскости расщепленія, редукція хроматина происходитъ либо уже во время перваго дѣленія, либо во время второго; это происходитъ различно у разныхъ животныхъ.

Редукція числа хромозомъ на первый взглядъ какъ бы противорѣчитъ теоріи постоянства числа хромозомъ; въ дѣйствительности-же она ее подтверждаетъ, въ чемъ насъ убѣждаетъ процессъ оплодотворенія. При оплодотвореніи соединяются ядро яйца и сперматозоида, и происходитъ сложеніе хромозомъ, такъ что оплодотворенное яйцо и всякая происшедшая изъ него клѣтка содержитъ вдвое больше хромозомъ, чѣмъ неоплодотворенное яйцо и сперматозоидъ въ отдѣльности, т. е. при оплодотвореніи возстановляется нормальное для даннаго вида число хромозомъ.

3. Оплодотвореніе яйца у многоклѣточныхъ животныхъ и копуляція у простѣйшихъ.

Оплодотвореніе яйца у многоклѣточныхъ состоитъ въ проникновеніи сперматозоида въ яйцо. У многихъ животныхъ это можно прямо наблюдать подъ микроскопомъ. Если напр., взять часовое стеклышко съ морской водой и туда помѣстить яйца и спермато-

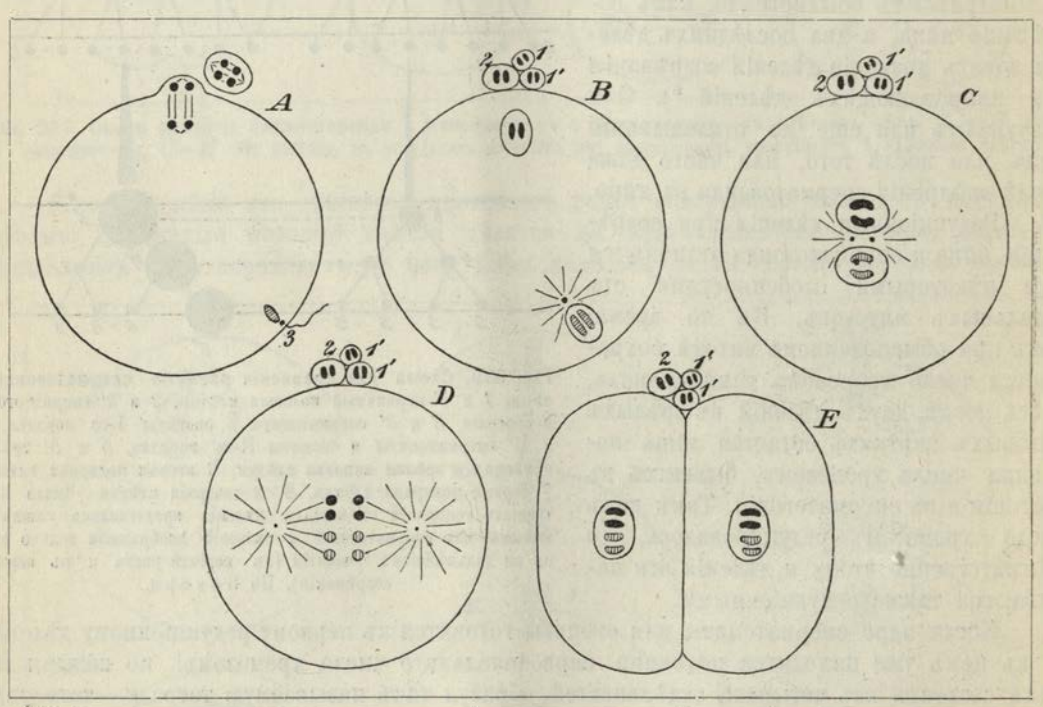


Рис. 340. **Схема оплодотворенія у животнаго, съ 4 хромозомами въ клѣткахъ тѣла.** Хромозомы яицевого ядра—черныя, сѣмянного—заштрихованы. *1* первая полярная клѣтка, *1'* ея дочернія клѣтки, *2* вторая полярная клѣтка, *3* сперматозоидъ.

зоиды морского ежа, то видно, какъ масса сперматозоидовъ окружаетъ одно яйцо и всѣ они стремятся проникнуть въ него съ помощью движеній своихъ хвостиковъ. Когда одному изъ нихъ удалось пробуравить студенистую оболочку яица, то послѣднее посылаетъ навстрѣчу ему бугорокъ протоплазмы; головка и средняя часть сперматозоида проникаютъ въ протоплазму яйца, а хвостикъ отшнуровывается. Какъ только одинъ сперматозоидъ проникнулъ въ яйцо, послѣднее выдѣляетъ на своей поверхности оболочку, которая препятствуетъ проникновенію другихъ сперматозоидовъ. Такимъ же образомъ происходитъ въ общемъ оплодотвореніе и у другихъ животныхъ, отличаясь лишь въ деталяхъ.

Проникнувъ въ яйцо, части сперматозоида измѣняются, и въ нихъ снова можно узнать клѣточные органы (рис. 340 A и B): такъ, головка вздувается и превращается въ ядро съ ядерной сѣтью, часто достигая величины ядра яйца; средній участокъ превращается въ центрозому, окруженную лучистой сферой. При внѣдреніи сперматозоида въ яйцо, средняя часть лежала ближе къ периферіи яйца, теперь же она передвигается,—разумѣется, при помощи лучей сферы,—къ центру яйца и влечетъ за собой ядро сперматозоида къ ядру яйца; здѣсь центрозома останавливается, дѣлится и раздѣлившіяся части расходятся (C), какъ при обычномъ митозѣ. Послѣ того оба ядра—яйца и сперматозоида могутъ соединиться въ одно еще до начала своего дѣленія. У нѣкоторыхъ животныхъ, однако, они остаются обособленными, и каждое изъ нихъ готовится къ дѣленію, т. е. распадается на хромозомы, которыя затѣмъ продольно расщепляются; лучи веретенъ обѣихъ дочернихъ центрозомъ соединяются съ хромозомами и тянутъ теперь къ каждой сторонѣ яйца расщепившіяся части какъ материнскихъ, такъ и отцовскихъ хромозомъ (D). Такимъ образомъ въ каждомъ изъ обоихъ дочернихъ ядеръ одна половина хромозомъ произошла изъ материнскихъ, а другая—изъ отцовскихъ (E); то-же касается и всѣхъ ядеръ животнаго, получающихся путемъ дальнѣйшихъ митозовъ изъ оплодотвореннаго яйца. У нѣкоторыхъ животныхъ, напр. у прѣсноводныхъ циклоповъ (Cyclops), можно долгое время отличать при дѣленіи ядеръ яйца отцовскія и материнскія хромозомы въ видѣ двухъ обособленныхъ группъ. Такое обособленіе обѣихъ группъ хромозомъ на протяженіи многихъ поколѣній клѣтокъ говоритъ снова и опредѣленно въ пользу теоріи индивидуальности хромозомъ.

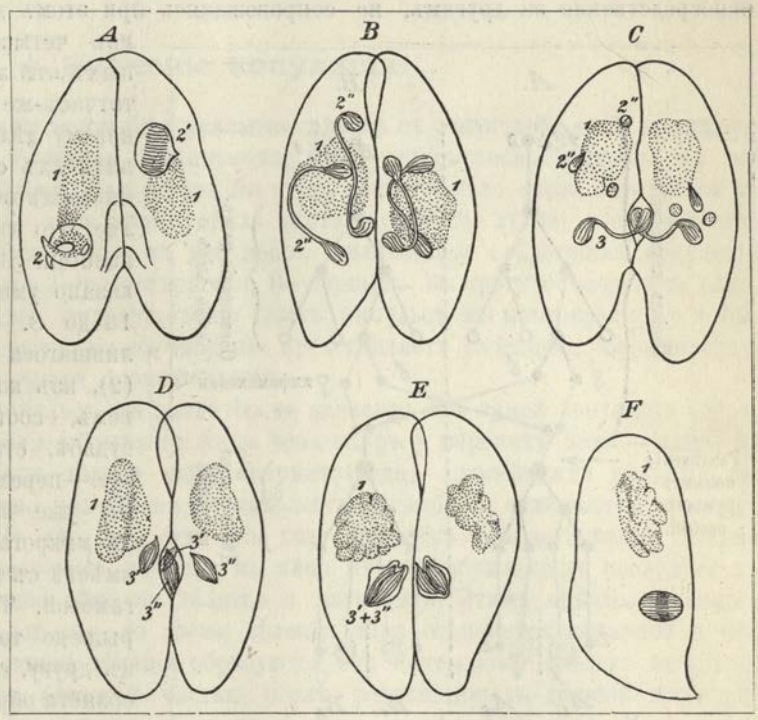


Рис. 341. Конъюгація у Paramaecium. *1* ядро обмѣна веществъ, *2* половое ядро, которое въ *2'* дѣлится; его половины дѣлятся еще разъ *(2'')*. Изъ получающихся 4 продуктовъ дѣленія три уничтожаются; четвертый (*3*) дѣлится (въ *C*) снова, и изъ двухъ получившихся частей одна переходитъ въ другую конъюгирующую особь и тамъ сливается съ оставшейся въ ней частью ядра. Это ядро копуляціи (*3'+3''*) готовится въ *F* къ новому дѣленію, въ результатѣ котораго, получается новое ядро обмѣна веществъ и половое ядро, въ то время какъ старое ядро обмѣна веществъ (*1*) разрушается. По Р. Гертвигу и Мопа.

Такъ какъ число хромозомъ клѣтокъ тѣла получилось сложеніемъ въ оплодотворенномъ яйцѣ одинаковаго числа отцовскихъ и материнскихъ хромозомъ, то оно въ соматическихъ клѣткахъ всегда бываетъ четнымъ.

Совершенно такіе же процессы, какъ при оплодотвореніи у Metazoa, происходятъ и при копуляціи у простѣйшихъ. Выше была уже описана въ общихъ чертахъ изогамная копуляція Actinophrys sol Ehrbg. Здѣсь надо только указать, что соединенію обоихъ индивидуумовъ предшествуетъ двукратное дѣленіе каждаго изъ нихъ. При этихъ дѣленіяхъ каждый индивидуумъ отдѣляетъ отъ себя два маленькихъ участка, точно также какъ яйцо при созрѣваніи, которые погибаютъ. Несомнѣнно эти дѣленія представляютъ редукціонныя, хотя редукцію числа хромозомъ не удается установить, благодаря слишкомъ малой величинѣ объектовъ. Созрѣвшія такимъ образомъ изогаметы соединяются затѣмъ

и образуютъ зиготу, причемъ ядра сливаются другъ съ другомъ. Дѣленіе зиготы наступаетъ, конечно, черезъ болѣе продолжительное время, чѣмъ дѣленіе оплодотвореннаго яйца.

Съ внѣшней стороны мы встрѣчаемъ совсѣмъ иныя отношенія у рѣсничныхъ инфузорій; но при болѣе внимательномъ изученіи ихъ насъ тѣмъ болѣе поражаетъ тождество этихъ процессовъ съ происходящими при сперматогенезѣ и при овогенезѣ у многоклѣточныхъ. Примѣромъ можетъ служить Paramaecium, туфелька (рис. 441). Здѣсь, какъ вообще у рѣсничныхъ инфузорій, мы встрѣчаемъ 2 различныхъ ядра — одно большое, главное ядро, активное или ядро обмѣна веществъ (1), и другое маленькое, побочное ядро, нерасходующееся или половое (2). Приготовленіе къ конъюгаціи состоитъ у инфузорій въ томъ, что животныя плаваютъ попарно другъ подлѣ друга и, наконецъ, плотно прижимаются другъ къ другу (A). Малое ядро теперь дважды дѣлится, причемъ одно дѣленіе слѣдуетъ непосредственно за другимъ, не сопровождаясь при этомъ дѣленіемъ самой клѣтки (B); изъ четырехъ частей ядра, полученныхъ отъ этихъ дѣленій, три погибаютъ тотчасъ-же или во время подготовки къ новому дѣленію (C). Мы можемъ сравнить ихъ съ полярными клѣтками яицъ многоклѣточныхъ животныхъ, тѣмъ болѣе, что въ одномъ случаѣ (у Didinium nasutum St. по Прандтлю) было доказано уменьшеніе числа хромозомъ съ 16 до 8. Четвертая же часть раздѣлившагося ядра снова дѣлится на двѣ (2), изъ которыхъ одну часть мы назовемъ, соотвѣтственно ея дальнѣйшей судьбѣ, стаціонарнымъ ядромъ, а другую—переходящимъ. Переходящее ядро мы уже выше (стр. 403) сравнивали съ микрогаметой, а станціонарное ядро вмѣстѣ съ тѣломъ инфузоріи—съ макрогаметой. Теперь обѣ инфузоріи, которыя до того только прилипали другъ къ другу, сливаются, и впереди ротовой области образуется протоплазматическій мостикъ, по которому переходящее ядро одной особи передвигается въ другую (D) и сливается тамъ съ стаціонарнымъ ядромъ (E). Образовавшееся копуляціонное ядро происходитъ, такимъ образомъ, отъ двухъ различныхъ индивидуумовъ, и его можно сравнить съ ядромъ оплодотвореннаго яйца. Обмѣнявшись ядрами, обѣ слившіяся особи разъединяются; въ каждой изъ нихъ старое большое ядро распадается и исчезаетъ, а новый ядерный аппаратъ происходитъ дѣленіемъ ядра копуляціи (F). Это ядро даетъ начало какъ большому, такъ и малому ядрамъ всѣхъ поколѣній данной туфельки вплоть до новой конъюгаціи. Въ простѣйшемъ случаѣ (напр., у Colpidium, ср. схему рис. 342) это ядро сначала дважды дѣлится, и изъ полученныхъ отъ этого четырехъ ядеръ—два превращаются въ главныя, а два—въ добавочныя ядра двухъ новыхъ инфузорій; у Paramaecium и другихъ этотъ процессъ сложнѣе, но мы на немъ не будемъ останавливаться, такъ какъ его особенности не имѣютъ принципіальнаго значенія.

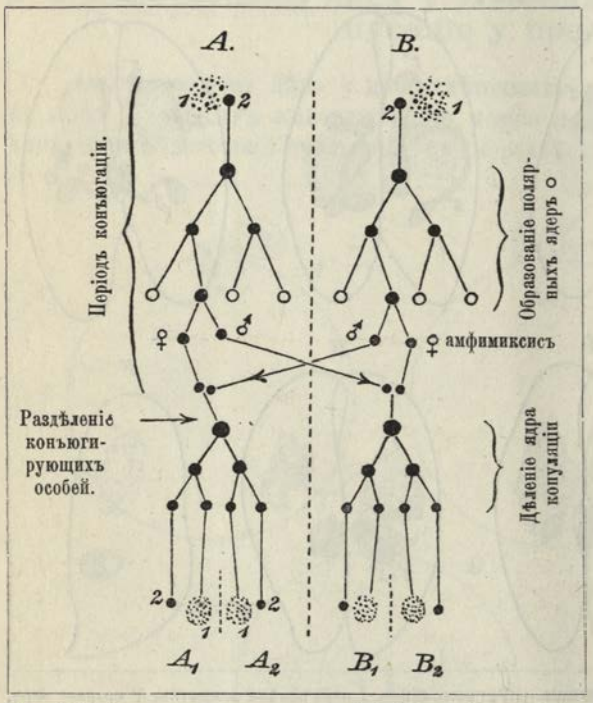


Рис. 342 Діаграмма конъюгаціи у Colpidium. *1* ядро обмѣна веществъ, *2* половое ядро, ♀ стаціонарное ядро, ♂ переходящее ядро. Пунктирная линія означаетъ раздѣленіе индивидуумовъ. По Моп а съ измѣненіями.

Эти два примѣра показываютъ, что у простѣйшихъ также имѣется процессъ, аналогичный созрѣванію и оплодотворенію половыхъ клѣтокъ у многоклѣточныхъ; здѣсь при

копуляціи редукція хроматина осуществляется образованіемъ полярныхъ ядеръ, и послѣ того происходитъ соединеніе двухъ ядеръ различныхъ особей въ одно новое. Теперь является вопросъ: если при оплодотвореніи не происходитъ удваиваніе нормальнаго числа хромозомъ, благодаря именно редукціи числа хромозомъ во время редукціоннаго дѣленія, то какъ обстоитъ дѣло въ партеногенетически развивающихся яйцахъ, гдѣ не происходитъ оплодотворенія? Наблюденія показываютъ, что при созрѣваніи партеногенетическихъ яицъ тлей и водяныхъ блохъ (Daphnidae) отдѣляется отъ яйца только одна полярная клѣтка и благодаря этому число хромозомъ не редуцируется. Однако у формъ съ случайнымъ или факультативнымъ партеногенезомъ (напр. у шелкопряда Liparis или въ остающихся неоплодотворенными яйцахъ пчелъ) происходитъ два редукціонныхъ дѣленія и число хромозомъ редуцируется; здѣсь вѣроятно, оно затѣмъ восполняется расщепленіемъ оставшихся хромозомъ.

4. Значеніе копуляціи.

Широкое распространеніе копуляціи указываетъ намъ съ очевидностью на ту важную роль, которую она играетъ въ жизни организмовъ, и мы теперь снова вернемся къ вопросу о сущности и значеніи ея. Для отвѣта на этотъ вопросъ надо снова обратиться къ многоклѣточнымъ животнымъ, такъ какъ у нихъ этотъ процессъ лучше всего изученъ. Здѣсь мы должны обратить вниманіе на двѣ вещи, являющіяся слѣдствіемъ копуляціи или, какъ ее здѣсь называютъ,—оплодотворенія. Во-первыхъ, въ противоположность одноклѣточнымъ животнымъ, здѣсь оплодотвореніе даетъ импульсъ къ многократному и быстрому дѣленію ядра; во-вторыхъ, оплодотвореніе представляетъ смѣшеніе, амфимиксисъ, двухъ ядерныхъ массъ различнаго происхожденія.

Легко замѣтить, что импульсъ къ развитію не зависитъ отъ самой копуляціи ядеръ, такъ какъ и при оплодотвореніи обрывковъ яицъ безъ ядеръ у морскихъ ежей,—яицъ, въ которыхъ, слѣдовательно, было только ядро сперматозоида,—происходитъ развитіе личинокъ. Послѣднія совершенно похожи на нормальныхъ личинокъ и отличаются отъ нихъ лишь меньшей величиной. Но все же, судя по ходу процесса оплодотворенія, весьма вѣроятно, что именно сперматозоидъ вноситъ въ яйцо нѣчто, побуждающее послѣднее къ дѣленію, ибо неоплодотворенное яйцо не дѣлится и погибаетъ. Этимъ «нѣчто» является центрозома сперматозоида, которая во время дѣленія яйца становится активной и изъ которой путемъ послѣдовательнаго дѣленія образуются всѣ центрозомы клѣтокъ эмбріона. Центральное же тѣльце яйца большей частью послѣ редукціонныхъ дѣленій дегенерируетъ. Итакъ, повидимому, сперматозоидъ даетъ толчекъ къ развитію яйца. Но у цвѣтковыхъ растеній, у которыхъ процессы оплодотворенія совершенно такіе-же, центрозомы нѣтъ, да и у одноклѣточныхъ мы также видѣли дѣленіе ядра безъ центрозомы. Поэтому предположеніе, что яйцо становится только тогда способнымъ къ развитію, когда въ него входитъ центрозома сперматозоида, не всегда, можетъ быть, правильно. Этому соотвѣтствуетъ и тотъ фактъ, что у яицъ со случайнымъ партеногенезомъ, у которыхъ центрозома также дегенерируетъ, развитіе можетъ происходить и безъ оплодотворенія. Кромѣ того, этому противорѣчатъ высоко интересныя явленія такъ называемаго искусственнаго партеногенеза. Послѣдній состоитъ въ томъ, что дѣйствуя на яйца низшихъ животныхъ, напр., иглокожихъ, нѣкоторыхъ червей и моллюсковъ, извѣстными химическими реагентами, напр., слабымъ растворомъ калійнаго щелока опредѣленной концентраціи или углекислотой, можно заставить эти яйца развиваться партеногенетически до той или другой стадіи, нормально-же эти яйица нуждаются въ оплодотвореніи и при обыкновенныхъ условіяхъ безъ оплодотворенія погибли бы. Въ такомъ случаѣ въ протоплазмѣ яйца образуется новая центрозома, играющая при дѣленіи совершенно такую же роль, какъ и нормальная. Однимъ изъ средствъ, вызывающихъ искусственный партеногенезисъ, является также экстрактъ, полученный изъ сперматозоидовъ даннаго вида животныхъ. Благодаря этому факту, становится весьма вѣроятнымъ, что сперматозоидъ вноситъ въ яйцо химическое

вещество, которое даетъ толчокъ къ развитію. Гдѣ, въ какомъ мѣстѣ сперматозоида это вещество находится, объ этомъ мы еще ничего сказать не можемъ.

а) Матеріальная основа наслѣдственности.

Совершенно иными, чѣмъ возбужденіе къ развитію, являются послѣдствія амфимиксиса, подъ которымъ понимаютъ сліяніе въ оплодотворенномъ яйцѣ двухъ ядеръ различнаго происхожденія. Здѣсь двѣ индивидуальности сливаются въ одну, и результатъ этого, какъ мы знаемъ изъ опыта,—новый индивидуумъ, развившійся изъ оплодотвореннаго яйца, обладаетъ частью признаками отца, частью признаками матери или, какъ говорятъ, «наслѣдуетъ» свойства своихъ родителей.

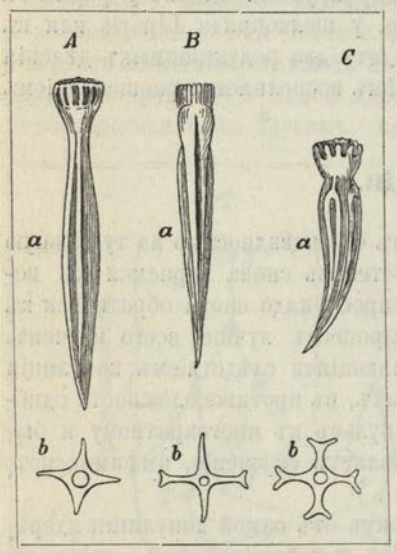


Рис. 343. Любовная стрѣла, Helix nemoralis L. (*A*), Hel. nemoralis L.×hortensis Müll. (*B*) и Hel. hortensis Müll. (*C*). *a* видъ сбоку при увелич. въ 5 разъ, *b* поперечный разрѣзъ. По Лангу.

Явленія наслѣдственности намъ извѣстны изъ повседневныхъ наблюденій надъ человѣкомъ; здѣсь мы настолько опытны, что легко отличаемъ, какія черты физическаго или духовнаго характера ребенокъ унаслѣдовалъ отъ того или другого изъ родителей. Результатъ этихъ наблюденій бываетъ различнымъ: то преобладаетъ вліяніе отца, то матери. Одно мы только можемъ сказать съ увѣренностью,—что вліяніе матери отнюдь не всегда преобладаетъ. Это очень важно, такъ какъ у человѣка дитя получаетъ отъ матери несравненно больше, чѣмъ отъ отца. Уже масса яйца превосходитъ массу сперматозоида больше, чѣмъ въ двадцать милліоновъ разъ, а затѣмъ питаніе ребенка до рожденія происходитъ всецѣло на счетъ материнскаго организма.

Наблюденія надъ ублюдками, которые получаются отъ спариванія различныхъ видовъ, даютъ намъ еще болѣе точныя свѣдѣнія на счетъ участія родителей въ организмѣ потомства. Въ этомъ случаѣ дѣти очень часто представляютъ промежуточныя формы между обоими видами, отъ которыхъ они произошли, хотя и здѣсь часто бываютъ исключенія. Самцы-ублюдки Smerinthus ocellata L. и Sm. populi L. обнаруживаютъ даже въ мелочахъ свое промежуточное положеніе. Ублюдки нашихъ садовыхъ и луговыхъ улитокъ, Helix hortensis Müll. и Helix nemoralis L., которыхъ точно изслѣдовалъ Лангъ, занимаютъ во многихъ отношеніяхъ промежуточное положеніе между обоими родителями; прежде всего это обнаруживается въ относительной величинѣ отдѣльныхъ частей: въ длинѣ столбика, въ величинѣ поперечника послѣдняго завитка раковины, въ величинѣ всей раковины, длинѣ сумки любовной стрѣлы и самой стрѣлы, величинѣ flagellum—придатка мужского полового аппарата; точно также форма любовной стрѣлы занимаетъ среднее положеніе (рис. 343).

Рис. 344. Хвостъ глухарки (*A*), помѣси ея съ тетеревомъ (*B*) и тетерки (*C*)—снизу. По Альтуму.

Въ рядѣ признаковъ, которыми родители отличаются другъ отъ друга, дѣти могутъ

обнаруживать смѣсь признаковъ обоихъ родителей, образуя такимъ образомъ мозаичныя формы, при чемъ часть компонентовъ они получаютъ со стороны отца, а часть—со стороны матери. Промежуточное положеніе между обоими родителями занимаютъ также ублюдки глухаря и тетерева; рис. 344 показываетъ это, напр., на формѣ хвоста самки, на которомъ при сложенныхъ рулевыхъ перьяхъ и расправленныхъ бѣлыхъ кроющихъ перьяхъ видно, что помѣсь (*B*) занимаетъ среднее положеніе между глухаркой и тетеркой; у самца это еще яснѣе. Въ такихъ случаяхъ не подлежитъ сомнѣнію, что молодь унаслѣдовала отъ обоихъ родителей одинаковое количество признаковъ. Иногда этотъ результатъ затемняется благодаря тому, что нѣкоторые признаки одного изъ родителей могутъ оставаться въ индивидуальной жизни молодого животнаго въ скрытомъ состояніи и проявиться лишь въ слѣдующемъ поколѣніи. Этимъ объясняется частое сходство дѣтей съ дѣдушкой и бабушкой и многіе другіе случаи такъ наз. атавизма. Отсюда вытекаетъ весьма вѣроятное предположеніе, что количество признаковъ, унаслѣдованныхъ ребенкомъ отъ каждаго изъ родителей, по крайней мѣрѣ потенціально,—одно и то же.

Признаки, которые проявляются у новаго существа, должны быть въ скрытомъ состояніи уже въ оплодотворенной яйцевой клѣткѣ. Для объясненія этого, мы можемъ допустить лишь одно, а именно, что въ яйцѣ эти признаки находятся въ формѣ матеріальныхъ частичекъ; такія частички обозначаютъ, какъ матеріальные зачатки. Но изслѣдованія показали, что эти матеріальные зачатки не тождественны съ тѣми признаками, для дальнѣйшаго развитія которыхъ они являются основаніемъ. какъ это думали старые эволюціонисты (см. ниже); ибо нигдѣ въ оплодотворенномъ яйцѣ не находятъ миніатюрнаго изображенія того будущаго организма, который развивается изъ этого яйца. Напротивъ, мы должны принять, что въ яйцѣ находятся свойства или качества плазмы, которыя при развитіи либо прямо воспроизводятъ признаки, либо дѣйствуютъ на другія части такимъ образомъ, что способствуютъ проявленію опредѣленныхъ признаковъ. Совокупность матеріальныхъ зачатковъ, матеріальную основу наслѣдственности, согласно Негели обозначаютъ, какъ идіоплазму или зародышевую плазму. Такъ какъ весьма вѣроятно, что наслѣдуется одинаковое количество признаковъ, какъ со стороны отца, такъ и со стороны матери, то мы имѣемъ основаніе предположить, что и количество носителей наслѣдственности также должно быть одинаково велико. Такимъ образомъ мы приходимъ къ заключенію, что въ сперматозоидѣ и яйцѣ должно находиться одинаковое количество зародышевой плазмы.

Но массы яйца и сперматозоида очень различны; поэтому они не могутъ всецѣло состоять только изъ зародышевой плазмы. Къ тому же они состоятъ также изъ различныхъ частей. Такъ, въ яйцѣ постоянно находится много протоплазмы, ядро и болѣе или менѣе значительное количество запасныхъ питательныхъ веществъ; центрозома же въ зрѣломъ яйцѣ большей частью исчезаетъ. А въ сперматозоидѣ—очень мало протоплазмы (въ нитевидныхъ сперматозоидахъ она находится только въ хвостикѣ), затѣмъ,—ядро и центрозома. Итакъ, общимъ элементомъ въ яйцѣ и сперматозоидѣ является только ядро, такъ какъ въ яйцѣ нѣтъ центрозомы, а въ сперматозоидѣ, можно сказать, нѣтъ протоплазмы, потому что во многихъ случаяхъ при оплодотвореніи она даже не входитъ въ яйцо, а остается снаружи, вслѣдствіе отшнуровыванія хвостика. Такимъ образомъ мы приходимъ къ заключенію, что зародышевая плазма локализируется въ ядрѣ. Это хорошо согласуется съ важнымъ значеніемъ ядра въ клѣткѣ, которое мы уже выше (стр. 475) охарактеризовали.

Ядра яйца и сперматозоида морфологически тождественны, такъ какъ овогенезъ и сперматогенезъ какъ разъ въ этомъ отношеніи сходны между собою. Различіе между яйцомъ и сперматозоидомъ явленіе не первичное; оно вторично пріобрѣтено и обусловлено раздѣленіемъ труда между обоими родами половыхъ продуктовъ; это подтверждается различными переходами отъ изогаміи къ гетерогаміи.—Но и физіологически ядра яйца и сперматозоида тождественны, ибо на счетъ каждаго изъ нихъ безъ участія другого можетъ развиться новый индивидуумъ: при партеногенезисѣ — на счетъ ядра

яйца, при оплодотвореніи безъядерныхъ обрывковъ яйца—на счетъ ядра сперматозоида. Это подтверждаетъ также предположеніе, что ядра обоихъ родовъ половыхъ продуктовъ являются въ одинаковой степени носителями наслѣдственныхъ свойствъ.

Въ ядрѣ намъ не приходится принимать во вниманіе ядерный сокъ, такъ какъ его нѣтъ въ головкѣ сперматозоида, и поэтому, для того, чтобы рѣшить, что является носителемъ наслѣдственности,—намъ остается остановиться или на ахроматинѣ, или на хроматинѣ ядра. Этотъ вопросъ рѣшается легко. Мы видимъ, что путемъ послѣдовательнаго митотическаго дѣленія оплодотворенной яйцевой клѣтки образуется множество клѣтокъ, составляющихъ организмъ индивидуума, и знаемъ, что механизмъ митотическаго дѣленія приспособленъ всецѣло къ точному распредѣленію хроматина между дочерними клѣтками. Кромѣ того, мы видѣли, что редукціонныя дѣленія являются средствомъ для достиженія постоянства числа хромозомъ при образованіи яйцевой и сѣмянной клѣтокъ. Наконецъ, мы видѣли, что въ составъ хромозомъ оплодотвореннаго яйца, а слѣдовательно и всѣхъ происшедшихъ изъ него соматическихъ клѣтокъ новаго индивидуума,—входитъ половина хромозомъ отцовскаго ядра и половина материнскаго. Ахроматиновое же вещество играетъ при дѣленіи, какъ намъ извѣстно, второстепенную роль; новыя центральныя тѣльца и лучистость въ неоплодотворенномъ яйцѣ могутъ быть получены искусственнымъ путемъ. Эти наблюденія показываютъ, что мы должны разсматривать, какъ зародышевую плазму, именно—хроматинъ, а не ахроматинъ.

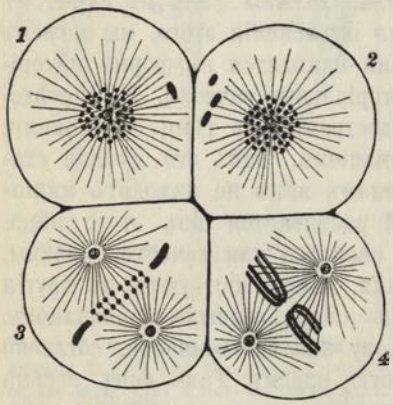


Рис. 345. Четырехклѣточный зародышъ Ascaris megalocephala Cloq. Въ клѣткахъ *1*, *2* и *3*,—изъ которыхъ *1* и *2* видны со стороны полюса, а *3*—перпендикулярно къ оси дѣленія,—хромозомы, отбросивъ свои концы, распались на мелкія хроматиновыя отдѣльности; въ клѣткѣ *4*., относящейся къ зародышевому ряду клѣтокъ, хромозомы сохранились цѣликомъ. По Бовери.

Въ виду большого интереса, который представляютъ зародышевыя клѣтки, какъ носители наслѣдственной субстанціи или зародышевой плазмы, мы позволимъ себѣ коснуться нѣсколько подробнѣе ихъ появленія на раннихъ стадіяхъ. Происхожденіе ихъ легче всего прослѣдить у лошадиной аскариды, Ascaris megalocephala Cloq.. У нея всѣ клѣтки, являющіяся непосредственными предшественниками зародышевыхъ клѣтокъ (весь рядъ этихъ клѣтокъ называютъ зародышевымъ рядомъ), отличаются отъ остальныхъ клѣтокъ формой ядра, особенно во время его дѣленія. Это отличіе состоитъ въ томъ, что ядро ихъ содержитъ 2 хромозомы (у другой разновидности аскариды ихъ 4), въ ядрѣ-же клѣтокъ тѣла (соматическихъ) каждая хромозома распадается на множество частей, отбрасывая при этомъ свои концы; эти части хроматина сходны во всѣхъ остальныхъ отношеніяхъ съ обыкновенными хромозомами (рис. 345). Такимъ образомъ, уже начиная съ перваго дѣленія яицевой клѣтки, можно точно различить клѣтки, изъ которыхъ разовьются зародышевыя клѣтки. При пятомъ дѣленіи образуется клѣтка, отъ которой уже болѣе не отдѣляются соматическія клѣтки; это—первичная половая клѣтка; всѣ зародышевыя клѣтки происходятъ отъ нея, и ни одна соматическая клѣтка не даетъ зародышевой. Раннее обособленіе первично-половыхъ клѣтокъ извѣстно у очень многихъ животныхъ: у губокъ, плоскихъ червей, у червя Sagitta, у нѣкоторыхъ мягкотѣлыхъ, у многихъ членистоногихъ и у ряда позвоночныхъ. Ни одна изъ клѣтокъ зародышеваго ряда не выполняетъ для индивидуума никакой работы; онѣ не служатъ ни для движенія, ни для питанія, ни для выдѣленія. Онѣ лишь косвенно вліяютъ на организмъ, отнимая у него питательныя вещества. Онѣ не выполняютъ никакой функціи, которая была-бы полезна организму, а всегда находятся въ покоѣ и поэтому никогда не изнашиваются, какъ это бываетъ съ соматическими клѣтками. Ихъ отношеніе къ соматическимъ клѣткамъ аналогично отношенію добавочнаго ядра къ главному у рѣсничныхъ инфузорій, которыя поэтому выше были названы, какъ ядро неиспользованное и ядро расходуемое.

Можно сказать, что оплодотворенное яйцо отдѣляетъ отъ себя множество частей, которыя превращаются въ клѣтки тѣла или въ «сому», свойства которыхъ болѣе или менѣе отличаются отъ таковыхъ яйца; послѣ отдѣленія ихъ, остаются еще первично-половыя клѣтки, которыя являются пріемниками яйца и повторяютъ его свойства. Они должны только увеличиться, и матеріалъ для этого имъ доставляютъ соматическія клѣтки. Эту пищу онѣ ассимилируютъ; но она настолько же мало вліяетъ на ихъ свойства, насколько мало вліяетъ на свойства человѣческаго ребенка молоко кормилицы или коровы, которымъ его питаютъ. Клѣтки тѣла служатъ только для защиты или «покрова» и для питанія половымъ клѣткамъ. Итакъ, половыя клѣтки продуцируются не тѣломъ животнаго, въ которомъ онѣ находятся, а, наоборотъ, онѣ даютъ начало тѣлу новаго животнаго; сами же онѣ во всей ихъ совокупности происходятъ непосредственно отъ зародышевыхъ клѣтокъ родителей даннаго индивидуума, а эти послѣднія берутъ опять-таки начало отъ зародышевыхъ клѣтокъ четырехъ прародителей: яйцо происходитъ отъ яйца и сперматозоида, изъ которыхъ произошло материнское животное, соотвѣтственнымъ образомъ происходитъ и сперматозоидъ. Такимъ образомъ существуетъ прямая матеріальная связь между зародышевыми клѣтками цѣлаго ряда предковъ индивидуума (рис. 346). Но отдѣльные индивидуумы этого ряда предковъ, состоящіе главнымъ образомъ изъ соматическихъ клѣтокъ, не находятся въ такой непосредственной связи другъ съ другомъ. Каждое поколѣніе половыя клѣтки должны сами образовать для себя «покровъ», и такъ какъ послѣднему даютъ начало существенно одинаковыя клѣтки, то эти «покровы», заключающіе въ себѣ половыя клѣтки, бываютъ похожи другъ на друга. Связь между клѣтками зародышеваго ряда и, слѣдовательно,—между содержащейся въ нихъ зародышевой плазмой Вейсманъ обозначаетъ, какъ непрерывность зародышевой плазмы.

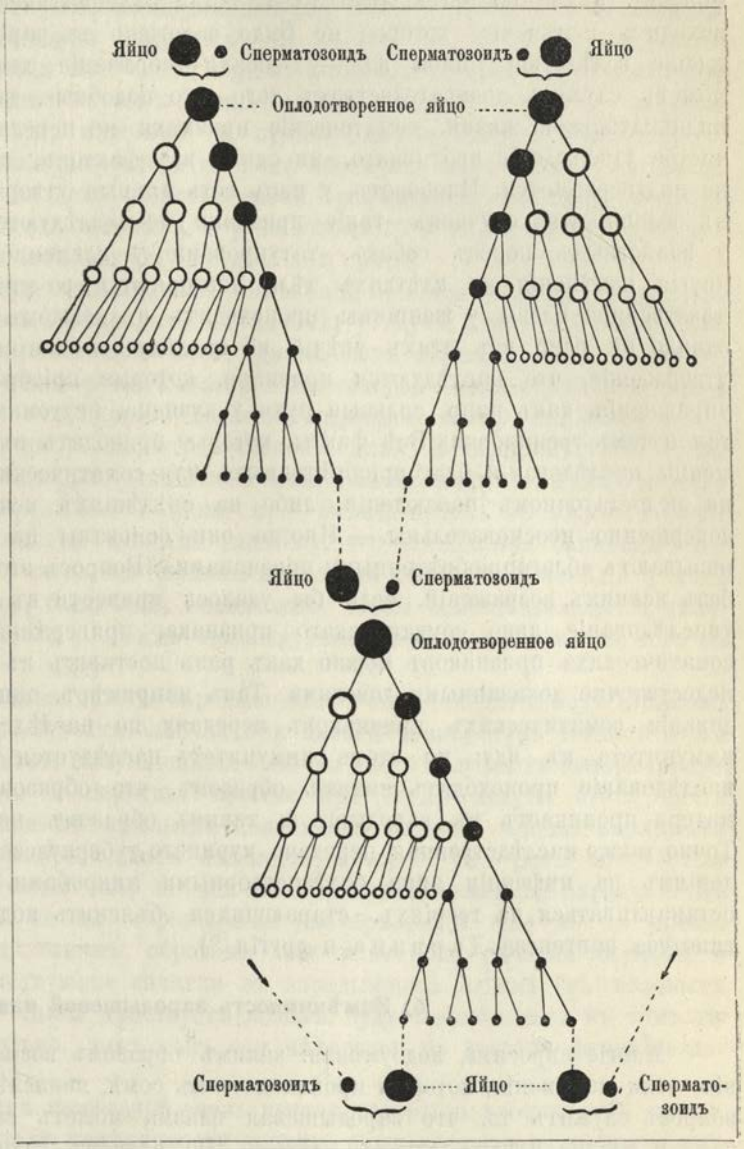


Рис. 346. **Схема возникновенія клѣтокъ размноженія (половыхъ) и клѣтокъ тѣла (сомы) изъ оплодотвореннаго яйца.** ● клѣтки размноженія и ихъ предшественники (клѣтки зародышеваго ряда), ○ клѣтки тѣла. Число клѣточныхъ генерацій отцовскаго, материнскаго и дочерняго индивидуума представлено слишкомъ незначительнымъ.

Согласно этому взгляду не трудно понять, какъ ребенокъ «наслѣдуетъ» свойства родителей, которыя уже заложены въ ихъ зародышевой плазмѣ; но само выраженіе—«наслѣдуетъ»—неправильно, такъ какъ ребенокъ получаетъ свойства не отъ родителей, т. е. не отъ ихъ клѣтокъ тѣла или сомы, а отъ зародышевой плазмы; дитя черпаетъ свои свойства изъ того-же самаго источника, изъ котораго почерпнули ихъ и родители. Совсѣмъ иначе обстоитъ дѣло тогда, когда въ соматическихъ клѣткахъ родителей происходитъ измѣненіе, которое не было заложено въ зародышевой плазмѣ, напр. поврежденіе вслѣдствіе ушиба или—у собаки—обрѣзаніе хвоста. Наше собственное тѣло можетъ служить доказательствомъ того, что подобные, вновь пріобрѣтенные въ теченіи индивидуальной жизни, соматическіе признаки не передаются потомству. Несмотря на частое утвержденіе противнаго, ни одинъ изъ фактовъ, приводимыхъ въ доказательство не подтверждается. Наоборотъ, у насъ есть данныя утверждать, что,—по крайней мѣрѣ, въ большинствѣ случаевъ—такіе признаки не наслѣдуются: обрѣзаніе хвостовъ и ушей у извѣстныхъ породъ собакъ, татуированіе у племени Маори, обрѣзаніе у евреевъ и другія измѣненія въ клѣткахъ тѣла повторяются во многихъ поколѣніяхъ, а разрывъ дѣвственной плевы у женщины происходитъ въ каждомъ безъ исключенія поколѣніи и однако ни одно изъ этихъ увѣчій не наслѣдуется потомствомъ. Неосновательно также утвержденіе, что наслѣдуются признаки, которые пріобрѣтены индивидуумомъ путемъ упражненія, какъ напр. сильныя руки у кузнеца, неутомимость скаковой лошади, развитая путемъ тренировки. Всѣ факты, которые приводятъ въ защиту своей теоріи приверженцы наслѣдованія благопріобрѣтенныхъ или соматическихъ признаковъ, основаны либо на недостаточномъ наблюденіи, либо на свѣдѣніяхъ некомпетентныхъ лицъ и поэтому совершенно неосновательны. — Иногда они основаны на ложномъ толкованіи того, что называютъ «благопріобрѣтенными признаками». Вопросъ этотъ былъ бы уже давно рѣшенъ безъ всякихъ возраженій, если бы удалось привести въ доказательство дѣйствительное унаслѣдованіе явно соматическаго признака; приверженцамъ же теоріи наслѣдованія соматическихъ признаковъ можно какъ разъ поставить въ упрекъ, что они отдѣлываются недостаточно доказанными доводами. Такъ напримѣръ, они разсматриваютъ, какъ наслѣдованіе соматическихъ признаковъ передачу по наслѣдству у мышей пріобрѣтеннаго иммунитета къ яду; но этотъ иммунитетъ наслѣдуется только отъ матери, при чемъ наслѣдованіе происходитъ такимъ образомъ, что образовавшееся противоядіе изъ тѣла матери проникаетъ въ зародышъ и такимъ образомъ передается молодому животному. Точно также наслѣдственная передача куринаго туберкулеза основана по многимъ наблюденіямъ на инфекціи яйца болѣзнетворными микробами. Поэтому мы не будемъ здѣсь останавливаться на теоріяхъ, старающихся объяснить подобную наслѣдственность, какъ гипотеза пангенеза Дарвина и другія *).

б) Измѣнчивость зародышевой плазмы.

Многіе спросятъ, недоумѣвая: какимъ образомъ возможны наслѣдственныя измѣненія, если измѣненія, которыя происходятъ въ сомѣ, ненаслѣдственны? Отвѣтомъ на этотъ вопросъ служитъ то, что зародышевая плазма можетъ сама варіировать, точно также какъ и плазма всѣхъ другихъ клѣтокъ. Во всякомъ случаѣ эти измѣненія становятся для насъ замѣтными лишь въ слѣдующемъ поколѣніи и только тогда проявляются; мы ихъ не можемъ тогда отличить отъ такихъ измѣненій, которыя получены отъ сомы и которыя появились благодаря измѣненію клѣтокъ лишь даннаго поколѣнія. Отличительнымъ признакомъ измѣненія зародышевой плазмы является его наслѣдственность, хотя бываютъ случаи, когда, несмотря на наслѣдованіе зачатковъ, это измѣненіе не проявляется (срав. ниже). Конечно, и приверженцы наслѣдованія соматическихъ признаковъ также

*) Работы послѣднихъ лѣтъ сильно поколебали развиваемый здѣсь взглядъ Вейсмана. Вліяніе измѣненій тѣла на половыя клѣтки и на развивающееся изъ нихъ поколѣніе можетъ считаться почти установленнымъ. *Прим. ред.*

признаютъ существованіе и наслѣдственность зачатковыхъ измѣненій; но они оспариваютъ, что только эти послѣднія наслѣдуются. Итакъ, въ зародышевой плазмѣ варіируютъ зачатки, и малѣйшія измѣненія въ нихъ ведутъ къ замѣтнымъ измѣненіямъ въ сомѣ, когда эти зачатки станутъ активными, то есть начнутъ проявляться и вліять на строеніе развивающагося индивидуума, — также точно, какъ легкое поврежденіе почки растенія вызываетъ сильное измѣненіе въ развивающемся изъ нея побѣгѣ. Измѣненія въ зародышевой плазмѣ происходятъ благодаря тому, что она растетъ въ каждомъ отдѣльномъ индивидуумѣ во время образованія изъ одной первично-половой клѣтки массы половыхъ клѣтокъ. Этотъ ростъ происходитъ путемъ принятія питательныхъ веществъ, которыя ассимилируются; при ассимиляціи, вѣроятно, и происходятъ небольшія измѣненія въ зачаткахъ, такъ какъ ассимиляція не находится подъ абсолютно постоянными условіями. Такъ, на зародышевую плазму вліяютъ свойства крови, родъ пищи, вещества, которыя воспринимаются, затѣмъ, вѣроятно,—климатъ, а у животныхъ съ непостоянною температурою тѣла, вѣроятно, также и температура окружающей среды.

Дарвинъ приводитъ слѣдующій примѣръ измѣненія, причину котораго мы можемъ съ большой вѣроятностью видѣть въ зародышевой плазмѣ: у двухъ дѣвочекъ близнецовъ, очень похожихъ другъ на друга, наблюдали массу одинаковыхъ аномалій, такъ, у обѣихъ были искривлены мизинцы на обѣихъ рукахъ и второй постоянный малый коренной верхней челюсти былъ сдвинутъ внутрь отъ перваго большого коренного зуба,—особенность, которой не было ни у родителей, ни у одного изъ членовъ семьи. Нельзя допустить, чтобы причиной этой послѣдней аномаліи было одинаковое вліяніе на близнецовъ въ тѣлѣ матери, такъ какъ эта особенность проявляется лишь при смѣнѣ зубовъ въ возрастѣ около 11 лѣтъ. Если мы примемъ принятую многими гипотезу, что одинаковые близнецы происходятъ изъ одного яйца, то тогда мы сможемъ объяснить тождество аномалій у нихъ свойствами зародышевой плазмы, такъ какъ невозможно, чтобы самостоятельное измѣненіе соматическихъ клѣтокъ привело у обоихъ индивидуумовъ независимо ни отъ чего къ одному и тому же результату.

Слѣдующій примѣръ показываетъ, что зародышевая плазма находится подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій. Если держать куколки бабочки при низкой температурѣ тотчасъ послѣ превращенія гусеницъ въ куколки, то вылупившіяся бабочки часто получаютъ ненормальную окраску. У бабочки Arctia caja L. переднія крылья при этомъ могутъ стать почти сплошь черно-бурыми, а на заднихъ крыльяхъ появляются большія черныя пятна; эти измѣнившіяся бабочки, размножаясь, даютъ потомство, которое уже безъ воздѣйствія холода на куколокъ обладаетъ такою же, но не столь рѣзко выраженной окраской. Въ этихъ опытахъ холодъ вліяетъ не на окрашенныя уже крылья, а еще въ то время, когда они еще не окрашены; такимъ образомъ онъ вліяетъ на зачатки окраски, и поэтому понятно, что соотвѣтствующіе зачатки въ зародышевой плазмѣ (въ половыхъ клѣткахъ) куколки, на которые также дѣйствуетъ холодъ, будутъ измѣняться въ томъ же направленіи, хотя и менѣе сильно, такъ какъ они находятся въ другомъ функціональномъ состояніи.

Большинство наблюдаемыхъ измѣненій очень незначительны и происходятъ въ общемъ въ опредѣленныхъ границахъ измѣняемости даннаго вида, которыя легко опредѣлить путемъ сравнительнаго изслѣдованія. Но существуютъ также измѣненія, которыя переходятъ эту границу, которыя независимо отъ нея обнаруживаютъ большее количество уклоненій; это—такъ называемыя внезапныя измѣненія или мутаціи. Весьма вѣроятно, что онѣ вызываются измѣненіями зародышевой плазмы, усилившимися по мѣрѣ развитія зачатковъ. Въ качествѣ примѣра приведемъ «человѣка-дикообраза» Ламберта, кожа котораго была покрыта мозольными, періодически смѣнявшимися выростами. Всѣ шестеро дѣтей его и два внука отличались тѣмъ-же. Сюда также относится внезапное измѣненіе барана, которому обязана своимъ происхожденіемъ разведенная въ Массачузетсѣ раса кривоногихъ овецъ. Эти овцы имѣли длинное туловище и короткія ноги, какъ у таксъ, и передавали свои признаки части своего потомства. Этотъ фактъ особенно замѣчателенъ потому, что

подобное же уродство внезапно появилось также у одного жеребенка, но передалось ли оно затѣмъ по наслѣдству, осталось, къ сожалѣнію, невыясненнымъ. Возможно, что и порода таксъ также произошла благодаря подобной «случайности».

Эти три случая измѣненій у трехъ различныхъ видовъ млекопитающихъ вызываютъ насъ на дальнѣйшее размышленіе. Организмъ, — а вмѣстѣ съ тѣмъ и зародышевая плазма,—не можетъ измѣняться въ любомъ направленіи, а существуютъ извѣстныя ограниченія, и въ нѣкоторыхъ направленіяхъ измѣненія могутъ совершаться легче, чѣмъ въ другихъ. Такъ напр., еще ни одному садоводу не удалось получить голубой розы или зеленаго голубя, въ то время какъ у различныхъ видовъ домашнихъ птицъ удалось получить хохолъ перьевъ на головѣ: у куръ, утокъ, голубей, канареекъ; онѣ всѣ измѣнялись въ одномъ и томъ же направленіи независимо другъ отъ друга. Если измѣненіе въ рядѣ поколѣній происходитъ постоянно въ одномъ опредѣленномъ направленіи и постепенно увеличивается, то въ результатѣ получается прогрессивное развитіе въ данномъ направленіи. Этотъ непрерывный прогрессъ не можетъ быть связанъ съ постоянно прерывающимися клѣтками тѣла слѣдующихъ другъ за другомъ поколѣній. Онъ нуждается въ постоянной основѣ, и таковой является зародышевая плазма. Мы можемъ себѣ хорошо представить, что подобные ряды прогрессивныхъ измѣненій въ опредѣленномъ направленіи возникаютъ въ зародышевой плазмѣ. Однимъ изъ наиболѣе извѣстныхъ примѣровъ развитія въ опредѣленномъ направленіи является увеличеніе роговъ и ихъ вѣтвистости въ ряду оленей; рога древнѣйшихъ оленей изъ средняго міоцена были малы и вилкообразны; уже въ верхнемъ міоценѣ и въ пліоценѣ находятся большіе рога, о трехъ концахъ,— увеличеніе, которое, вѣроятно, приносило оленю выгоду въ борьбѣ съ врагами и соперниками; затѣмъ появились олени съ восьмиконечными рогами значительно большей величины; въ верхнемъ пліоценѣ и въ дилювіальныхъ отложеніяхъ появляются, наконецъ, формы со все возрастающими рогами, которые становятся все болѣе вѣтвистыми, пока, наконецъ, у Cervus euryceros Aldr. (таблица 12) и у близкихъ ему формъ рога не достигли чудовищной величины. Такая колоссальная затрата, какъ ежегодная смѣна этихъ роговъ, и трата силъ на ношеніе не можетъ быть цѣлесообразной; благодаря этому, большерогіе олени стали неповоротливыми, медленными, такъ что весьма вѣроятно, что вымираніе ихъ было вызвано ихъ рогами.—Точно также благодаря развитію въ опредѣленномъ направленіи клыки кошачьихъ, сначала цѣлесообразно увеличивавшіеся, превратились затѣмъ у Machaerodus и Smilodon въ сильные саблевидные зубы, которые мѣшали имъ ѣсть и безъ сомнѣнія способствовали ихъ вымиранію. Опредѣленнымъ образомъ направленное развитіе, вѣроятно, способствовало также образованію сильныхъ, загнутыхъ назадъ клыковъ мамонта, длиннаго бивня нарвала (Monodon) и длинныхъ, достигающихъ почти 2 м. хвостовыхъ перьевъ у пѣтуховъ японскихъ куръ—фениксовъ.

в) Различіе хромозомъ.

Съ непрерывностью клѣтокъ зародышеваго ряда въ рядѣ слѣдующихъ другъ за другомъ поколѣній связаны еще другія важныя слѣдствія. Хромозомы оплодотвореннаго яйца, состоятъ на половину изъ материнскихъ и на половину изъ отцовскихъ, и если теорія индивидуальности хромозомъ вѣрна, то эти хромозомы должны сохранять свои индивидуальныя свойства и не смѣшиваться другъ съ другомъ. По скольку различіе между родителями является выраженіемъ различія ихъ зародышевыхъ плазмъ, постольку и эти двѣ группы хромозомъ должны отличаться другъ отъ друга. Но и въ клѣткахъ родителей находятся хромозомы различнаго происхожденія, а именно—хромозомы двухъ прародителей и такъ далѣе. Такимъ образомъ былъ бы вполнѣ возможенъ случай, когда всѣ хромозомы въ оплодотворенномъ яйцѣ имѣли-бы различное происхожденіе.

Бовери доказалъ опытами, что отдѣльныя хромозомы ядра разнозначны и поэтому содержатъ зачатки различныхъ частей тѣла. Если дѣйствовать на яйцо наркотическими средствами, напр. хлороформомъ, то тогда въ него можетъ войти больше одного сперма-

Исполинскій олень (Cervus euryceros Aldrovandi), реконструированный.

тозоида. Если такимъ путемъ оплодотворить яйцо двумя сперматозоидами, то при дѣленіи фукціонируютъ обѣ центрозомы, которыя вносятся сперматозоидами въ яйцо; каждая изъ нихъ дѣлится на двѣ центрозомы, между получившимися 4 дочерними центрозомами образуются фигуры дѣленія и клѣтка также дѣлится на 4 части. Но эти 4 дочернія клѣтки получаютъ хромозомы только 3 ядеръ, которыя неравномѣрно распредѣляются между ними. Если отдѣлить другъ отъ друга 4 клѣтки, получившіяся изъ нормально оплодотвореннаго яйца морского ежа послѣ первыхъ друхъ дѣленій его, то изъ каждой клѣтки, какъ мы увидимъ ниже, можетъ образоваться личинка, похожая на нормальную, но только меньшей величины. Если же то же самое сдѣлать съ яйцомъ, оплодотвореннымъ двумя сперматозоидами, то эти 4 клѣтки, будутъ дальше развиваться не одинаково, а въ различной степени патологически. Если бы это неправильное развитіе вызывалось нарушеніями въ плазмѣ, то тогда всѣ четыре клѣтки должны бы были развиваться въ одинаковой степени ненормально; различно же онѣ развиваются, очевидно, вслѣдствіе неодинаковаго распредѣленія хроматина, а сама ненормальность зависитъ отъ того, что каждая клѣтка не получаетъ всѣхъ хромозомъ, нужныхъ для полнаго развитія. Простое уменьшеніе числа хромозомъ не можетъ еще вызывать ненормальнаго развитія, такъ какъ при искусственномъ партеногенезисѣ и при оплодотвореніи безъядерныхъ обрывковъ яйцъ, гдѣ имѣется лишь половина обыкновеннаго числа хромозомъ, получаются нормальныя личинки. Поэтому мы должны принять, что хромозомы сперматозоида или зрѣлаго яйца отличаются другъ отъ друга: онѣ разнозначны. Выражаясь грубо, представимъ себѣ, что одна хромозома какъ бы содержитъ зачатокъ головы, другая—зачатокъ туловища, третья и четвертая—зачатки рукъ и ногъ и т. д.,—такъ что для нормальнаго развитія необходимъ полный рядъ хромозомъ, цѣлый ихъ «ассортиментъ». Такъ какъ ядро яйца и ядро сперматозоида могутъ каждое въ отдѣльности дать начало нормальному зародышу, то редуцированное число хромозомъ должно представлять собой весь рядъ; въ оплодотворенномъ яйцѣ, какъ и во всѣхъ происшедшихъ изъ него клѣткахъ, должно находиться два соотвѣтственныхъ ассортимента, т. е. изъ каждаго вида хромозомъ по двѣ:—одна изъ отцовскаго и одна—изъ материнскаго ядра.

При редукціонномъ дѣленіи должны существовать приспособленія, которыя бы препятствовали нарушенію цѣльности ряда хромозомъ и содѣйствовали тому, чтобы каждая клѣтка съ редуцированнымъ хроматиномъ имѣла полный ассортиментъ хромозомъ. Извѣстны животныя, у которыхъ разнозначность выражается видимымъ образомъ въ различной величинѣ хромозомъ; яснѣе всего это видно у упомянутаго уже насѣкомаго Brachystola (рис. 336). Въ сперматогоніяхъ его находятся шесть очень мелкихъ и шестнадцать большихъ, но не одинаково крупныхъ хромозомъ. Каждый родъ хромозомъ образуетъ пару. Если мы примемъ, что въ такой парѣ равныхъ хромозомъ одна произошла изъ материнскаго ядра, а другая—изъ отцовскаго, то тогда при образованіи тетрадъ передъ редукціоннымъ дѣленіемъ соединятся равнозначныя отцовскія и материнскія хромозомы. Благодаря этому, сохранится весь ассортиментъ хромозомъ.

Пояснимъ сказанное на примѣрѣ. Предположимъ, что въ соматическихъ и зародышевыхъ клѣткахъ до редукціи какого либо вида животныхъ находится восемь хромозомъ, четыре отцовскихъ abcd и четыре материнскихъ αβγδ; обозначенныя соотвѣтственными буквами—равнозначны. Въ сперматоцитѣ мы найдемъ тогда четыре четверныхъ группы: $\frac{a\alpha}{a\alpha}$, $\frac{b\beta}{b\beta}$, $\frac{c\gamma}{c\gamma}$ и $\frac{d\delta}{d\delta}$; во время редукціоннаго дѣленія будутъ попадать въ различныя ядра различныя хромозомы, и въ сѣменныхъ клѣткахъ (сперматидахъ) возможны слѣдующія комбинаціи хромозомъ, составляющихъ цѣлый ассортиментъ хромозомъ даннаго вида:

abcd, abcδ, abγd, aβcd, αbcd, abγδ, aβcδ, aβγd, αbcδ, αbγd, αβcd, aβγδ, αbγδ, αβcδ, αβγd, αβγδ.

Такимъ образомъ возможны шестнадцать видовъ сперматозоидовъ съ различной комбинаціей хромозомъ. Тоже самое возможно и въ яйцахъ. Чѣмъ больше число хромозомъ, тѣмъ возможно большее число комбинацій хромозомъ; такъ, у животныхъ, съ 12 хромозомами въ нередуцированныхъ клѣткахъ, возможно 64 различныхъ комбинацій въ

зрѣлыхъ половыхъ клѣткахъ, у животныхъ съ 16 хромозомами—256, съ 20—1024, съ 32—65536.

Но у каждаго вида имѣются также различныя яйцевыя и сѣменныя клѣтки, и при оплодотвореніи можетъ любая яйцевая клѣтка копулировать съ любымъ сперматозоидомъ. Поэтому въ оплодотворенномъ яйцѣ возможно еще большее число комбинацій хромозомъ; при 8 хромозомахъ въ нередуцированныхъ клѣткахъ, т.-е. когда имѣются 16 видовъ сѣменныхъ и яйцевыхъ клѣтокъ съ разнозначными хромозомами, возможно 16^2 комбинацій=256; при 12 хромозомахъ—64^2=4096, при 16—65536, при 20—свыше 1 милліона, а при 32 хромозомахъ около 4295 милліоновъ! А такъ какъ по нашему заключенію хромозомы являются носителями зачатковъ опредѣленныхъ признаковъ, то комбинаціи хромозомъ тождественны съ комбинаціями зачатковъ и потому потомство животнаго, въ клѣткахъ тѣла котораго находится 8 хромозомъ, можетъ образовать 256 различныхъ измѣненій, отличающихся другъ отъ друга унаслѣдованными зачатками.

Изъ всего изложеннаго явствуетъ, что различіе потомковъ каждой пары животныхъ заранѣе предопредѣляется способомъ, по которому совершается амфимиксисъ, предшествуемый редукціей хромозомъ. Для человѣка возможно 2704156 различныхъ комбинацій зачатковъ, если принять, что число хромозомъ его=24, и вѣроятность того факта, что существуютъ совершенно одинаковые сестры и братья, въ зависимости только отъ внутреннихъ причинъ, а не отъ внѣшнихъ вліяній, выражается отношеніемъ 1 : 2,7 милліона [1]). Такимъ образомъ, благодаря этимъ приспособленіямъ получается опредѣленная измѣнчивость въ предѣлахъ даннаго вида, а такая измѣнчивость является основой прогресса. Извѣстныя комбинаціи признаковъ будутъ давать преимущества, и тѣ индивидуумы, которые ихъ получатъ, будутъ находиться въ лучшихъ условіяхъ и улучшать свое потомство. Но не слѣдуетъ переоцѣнивать вліянія этой измѣнчивости; въ общемъ она заключена въ тѣсныя рамки, такъ какъ амфимиксисъ препятствуетъ сильному уклоненію отъ средняго типа вида, причемъ значительныя измѣненія въ одномъ направленіи уравниваются смѣшеніемъ съ неизмѣненными индивидуумами или съ индивидуумами, измѣненными въ противоположномъ направленіи. Смѣшеніе же признаковъ въ оплодотворенномъ яйцѣ всегда является основой законовъ наслѣдственности.

г) Законъ Менделя.

Мы должны остановиться еще на томъ фактѣ, что въ оплодотворенномъ яйцѣ, а слѣдовательно и въ клѣткахъ тѣла, двѣ хромозомы всегда равнозначны. Возьмемъ грубый примѣръ: предположимъ, что опредѣленная хромозома содержитъ ту зародышевую плазму, которая предназначена для развитія ноги—въ дѣйствительности это, вѣроятно, не такъ просто,—тогда нога находилась бы подъ двумя, возможно, совершенно различными вліяніями, причемъ вліяніе обѣихъ хромозомъ могло быть одинаково сильно и результатъ его средній, или же вліяніе одной хромозомы могло быть сильнѣе и взяло верхъ надъ вліяніемъ другой; въ послѣднемъ случаѣ могла бы получиться либо чисто материнская наслѣдственность, либо чисто отцовская.

Мы знаемъ, дѣйствительно, такія явленія наслѣдственности, когда потомство не представляетъ смѣси признаковъ обоихъ родителей, а наслѣдуетъ всецѣло признаки одного изъ нихъ. Напр., при спариваніи садовой улитки (Helix hortensis Müll.) безъ полосъ на раковинѣ съ садовой улиткой, у которой 5 полосъ, получается поколѣніе съ неполосатою раковиною. При спариваніи особей этого поколѣнія между собой, получается во внучатномъ поколѣніи опредѣленное число индивидуумовъ съ полосатою раковиной, а остальные—съ неполосатою. Точно также при спариваніи сѣрыхъ мышей съ бѣлыми первое поколѣніе получается сѣрое, а въ слѣдующемъ рождаются и бѣлыя мыши. Много опытовъ было сдѣлано надъ растеніями, которыя значительно удобнѣе для полученія помѣсей, и

[1]) При этомъ, конечно, не принимаются во вниманіе близнецы, происшедшіе изъ одного яйца, которые должны имѣть совершенно одинаковыя хромозомы.

даютъ поэтому болѣе точные результаты. Если скрещивать горохъ, имѣющій желтыя сѣмена (А въ нижеслѣдующей схемѣ I) съ горохомъ, имѣющимъ зеленыя сѣмена (В въ схемѣ I), то въ первомъ поколѣніи получаются исключительно желтыя сѣмена; потомство этого поколѣнія, полученное опыленіемъ своей же пыльцей, даетъ частью зеленыя, частью желтыя сѣмена, и число послѣднихъ втрое больше числа первыхъ (при одномъ опытѣ были получены слѣдующія числа—775:247). Полученный такимъ образомъ зеленый горохъ размножается дальше; изъ желтаго же только $^1/_3$ даетъ желтыя сѣмена (въ опытѣ—7 изъ 21), остальныя же $\frac{2}{3}$ даютъ частью желтыя, частью зеленыя сѣмена и снова въ отношеніи 3:1 (въ опытѣ—462:149). Такимъ же образомъ размноженіе идетъ и дальше; приводимая схема I поясняетъ дѣло. Въ ней имѣются въ виду двуполыя растенія, у которыхъ, благодаря возможности самоопыленія цвѣтовъ, дѣло очень упрощается:

	Схема I (факты).	Схема II (объясненіе).
Родители:	A B	dd rr
Дочернее поколѣніе:	A	dr
Внучатное поколѣніе:	A A A B	dd dr rd rr
Правнуки:	A A A A B B	dd dd dr rd rr rr
Праправнуки:	A A A A A B B B	dd dd dd dr rd rr rr rr

Двѣ расы животныхъ или растеній, дающихъ ублюдки, отличаются другъ отъ друга опредѣленными признаками; два соотвѣтственныхъ противуположныхъ признака обозначаются антагонистами, какъ напр. одноцвѣтность и полосатость у садовой улитки, желтый и зеленый цвѣтъ сѣмянъ гороха. Одинъ изъ такихъ признаковъ безъ измѣненія передается помѣси и называется доминирующимъ: у улитокъ—одноцвѣтность, у гороха—желтый цвѣтъ сѣмянъ; другой антагонистъ остается у помѣси въ скрытомъ состояніи и проявляется лишь во внучатномъ поколѣніи: онъ называется подчиненнымъ или скрытымъ признакомъ. Эти явленія были открыты Брюннскимъ аббатомъ Георгомъ Менделемъ при опытахъ надъ растеніями и были имъ опубликованы въ 1866 году. Но не у всѣхъ разновидностей или родственныхъ видовъ одинъ изъ антагонистическихъ признаковъ при скрещиваніи доминируетъ, а другой находится въ скрытомъ состояніи; такъ напр., у глухаря и тетерки или у шелкопрядовъ признаки гибридовъ занимаютъ среднее положеніе между признаками обоихъ родителей. Если мы встрѣчаемъ у скрещивающихся расъ или видовъ доминирующій и подчиненный признаки, то мы говоримъ о «менделевскихъ явленіяхъ».

Эти «менделевскія явленія» подчиняются опредѣленнымъ законамъ, что доказывается поразительной правильностью числовыхъ отношеній. Ключъ къ объясненію этихъ удивительныхъ явленій намъ даетъ вышеизложенная теорія наслѣдственности (срав. схему II со схемой I). У обоихъ родителей А и В зачатки антагонистическихъ признаковъ находятся въ двухъ постоянно равнозначныхъ хромозомахъ (одна, унаслѣдованная отъ отца, и другая,—отъ матери). Эти зачатки, вѣроятно, находятся на ряду съ еще другими. Зачатки доминирующаго признака обозначимъ черезъ d, а зачатки подчиненнаго черезъ r. Зрѣлыя мужскія и женскія половыя клѣтки содержатъ только одну такую хромозому, клѣтка А только d, клѣтка В только r. Такимъ образомъ, при скрещиваніи въ оплодотворенномъ яйцѣ встрѣтятся хромозомы d съ r, независимо отъ того будетъ ли А функціонировать, какъ мужской, а В, какъ женскій индивидуумъ, или наоборотъ; а такъ какъ d сильнѣе, чѣмъ r, то все дочернее поколѣніе будетъ походить на родителя съ доминирующимъ признакомъ. При созрѣваніи половыхъ продуктовъ этого дочерняго поко-

лѣнія и редукціонномъ дѣленіи одна изъ данныхъ хромозомъ будетъ удалена и одна половина сперматозоидовъ должна содержать хромозому d, а другая половина хромозому r; то же самое будетъ по теоріи вѣроятности и въ яйцахъ. Затѣмъ путемъ копуляціи (оплодотворенія) образуется одинаковое число каждой изъ четырехъ слѣдующихъ комбинацій: dd, dr, rd, rr. Три четверти внуковъ—и именно съ хромозомами dd, dr и rd—имѣютъ одинаковый видъ: они отличаются доминирующимъ признакомъ. У особей съ хромозомою dd зачатка подчиненнаго признака уже нѣтъ, но у особей съ хромозомами dr и rd онъ еще существуетъ и проявляется въ половинѣ зародышевыхъ клѣтокъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ и въ опредѣленной части потомства. У внуковъ съ хромозомами rr, конечно, ясно обнаруживается подчиненный признакъ, такъ какъ онъ здѣсь не будетъ подавленъ доминирующимъ признакомъ. Тотъ фактъ, что можно провести такую замѣчательную параллель между редукціей числа хромозомъ въ зрѣлыхъ половыхъ клѣткахъ и результатами скрещиванія, говоритъ за то, что хромозомы дѣйствительно представляютъ зародышевую плазму или по крайней мѣрѣ содержатъ ее. Мендель далъ уже подобное объясненіе, которое въ переводѣ на языкъ вышеприведенной теоріи гласитъ: въ ядрахъ половыхъ клѣтокъ бастардовъ бываютъ соединены отдѣльные признаки родителей во всевозможныхъ комбинаціяхъ, но никогда не встрѣчаются рядомъ оба признака одной антагонистической пары; каждая изъ этихъ комбинацій признаковъ встрѣчается приблизительно одинаково часто. Корренсъ, который вновь открылъ одновременно съ Де-Фризомъ и Чермакомъ эту законность, назвалъ ее закономъ Менделя.

Тотъ фактъ, что при скрещиваніи одни антагонистическіе признаки доминируютъ надъ другими, которые проявляются въ позднѣйшихъ поколѣніяхъ, имѣетъ большое значеніе. Въ то время, какъ вновь появившіеся признаки снова смѣшиваются при амфимиксисѣ, если только они не представляютъ менделевскихъ явленій, признаки, подчиняющіеся законамъ Менделя, не смѣшиваются и могутъ все болѣе и болѣе распространяться на потомство, если они полезны и благопріятствуютъ его существованію. Такіе доминирующіе признаки ведутъ въ концѣ концовъ къ возникновенію новыхъ расъ или даже новыхъ видовъ. Мы знаемъ изъ исторіи разведенія растеній и животныхъ примѣры появленія вновь менделевскихъ признаковъ: такіе примѣры представляютъ родоначальникъ кривоногихъ овецъ, родившійся въ Массачузетсѣ въ 1791 году, внезапно возникшая форма акаціи безъ колючекъ, не пускающій побѣговъ садовый горошекъ, отъ котораго произошли всѣ растенія подобнаго вида.

Изложенная здѣсь теорія наслѣдственности съ различными вспомогательными гипотезами, какъ индивидуальность хромозомъ или отождествленіе зародышевой плазмы съ хроматиномъ,—есть именно теорія и поэтому въ отдѣльныхъ своихъ частяхъ можетъ оспариваться. Для оцѣнки ея имѣетъ большое значеніе то, что она хорошо объясняетъ большое число установленныхъ фактовъ. Если мы не видимъ подъ микроскопомъ зачатковъ отдѣльныхъ признаковъ въ зародышевыхъ клѣткахъ, то, вѣдь, развившійся изъ нихъ организмъ является какъ-бы спектромъ, въ которомъ становятся доступными нашимъ методамъ наблюденія малѣйшія особенности зародышевой клѣтки.

Опыты скрещиванія животныхъ, у которыхъ доминирующіе и подчиненные признаки конкурируютъ другъ съ другомъ, ясно показываютъ, что зачатки могутъ оставаться въ скрытомъ состояніи на протяженіи многихъ поколѣній и затѣмъ снова проявляться тогда, когда ихъ болѣе сильные конкуренты, вѣроятно, слабѣютъ или совсѣмъ исчезаютъ. Это внезапное проявленіе признаковъ отдаленныхъ предковъ носитъ названіе атавизма или возврата къ предкамъ. Такъ напр., мы иногда встрѣчаемъ на ногахъ лошади слѣды полосатости, какъ у зебры; изрѣдка встрѣчаются лошади съ большимъ числомъ пальцевъ на ногахъ, у которыхъ, по крайней мѣрѣ, на одной сторонѣ ноги находится по маленькому добавочному пальцу съ копытомъ, какъ у Hipparion и другихъ предковъ лошади (стр. 69). Одичалыя домашнія животныя—собаки и свиньи, обнаруживаютъ признаки своихъ родоначальныхъ формъ въ окраскѣ, способности поднимать уши вверхъ и въ другихъ особенностяхъ. Одинъ изъ самыхъ извѣстныхъ примѣровъ атавизма наблю-

дается при скрещиваніи голубей, на основаніи котораго Дарвинъ пришелъ къ заключенію, что всѣ наши домашніе голуби произошли отъ обыкновеннаго сизаго голубя. При скрещиваніи двухъ различныхъ расъ, не имѣющихъ сизаго оперенія и безъ полосъ на крыльяхъ, какъ черные чистые голуби и рыжіе трубачи, получаются голуби съ сизой окраской и двойной полосой на крыльяхъ, какъ у обыкновеннаго голубя (Columba livia L).

д) Обновленіе путемъ амфимиксиса.

До сихъ поръ мы анализировали амфимиксисъ главнымъ образомъ съ цѣлью дать морфологическое объясненіе явленіямъ наслѣдственности. Мы установили понятія носитель наслѣдственности и зародышевая плазма, затѣмъ, мы высказали предположеніе, что въ хромозомахъ заключаются опредѣленныя количества зародышевой плазмы, и на основаніи ихъ редукціи сдѣлали выводъ, который хорошо согласуется съ фактами. Теперь намъ остается коснуться еще одной важной стороны амфимиксиса, а именно вызываемаго имъ обновленія.

Такъ какъ копуляція ядеръ присуща и царству животныхъ, и царству растеній, и такъ какъ всѣ виды размноженія безъ копуляціи заканчиваются гамогоніей, то мы можемъ сказать, что размноженіе клѣтокъ путемъ дѣленія не можетъ продолжаться до безконечности. Способность клѣтокъ дѣлиться въ концѣ концовъ прекращается, такъ какъ клѣтка постепенно изнашивается, если не наступаетъ обновленія. Это обновленіе, какъ думаютъ, обусловливается копуляціей.

Такого рода заключенія дѣлались уже и раньше, на основаніи только вышеприведенныхъ данныхъ, безъ формальныхъ доказательствъ. Но вотъ Мопá, работавшій надъ размноженіемъ инфузорій, первый—обосновалъ это предположеніе. По его наблюденіямъ инфузоріи не размножаются неограниченное время, если препятствовать ихъ конъюгаціи. Для того, чтобы помѣшать конъюгаціи, въ сосудъ для разводки пускались лишь близко родственныя особи инфузорій, которыя затѣмъ хорошо питались, такъ какъ голодъ способствуетъ наступленію конъюгаціи. При такихъ условіяхъ эти инфузоріи размножались дѣленіемъ въ теченіе многихъ мѣсяцевъ. Но мало-по малу культура ихъ слабѣла. Раньше всего уменьшалась ихъ величина; затѣмъ появлялись ненормальности въ развитіи рѣсничекъ, причемъ мѣстами рѣснички или неправильно развивались, или совсѣмъ исчезали; наконецъ, разрушался ядерный аппаратъ, и культура вымирала. Такимъ образомъ Мопá получилъ 316 поколѣній у Stylonychia mytilus Ehrbg, а у Leucophrys patula Ehrbg—даже 660; но, въ концѣ концовъ, и онѣ погибали. Вымираніе инфузорій можно предотвратить, если при первомъ же появленіи признаковъ дегенераціи (вырожденія) побудить ихъ къ конъюгаціи, заставивъ ихъ голодать и впустивъ къ нимъ въ сосудъ инфузорій неродственной культуры. — Эти опыты были недавно повторены Калькинсомъ надъ Paramaecium caudatum Ehrbg. И оказалось, что можно еще другимъ средствомъ предотвратить дегенерацію, а именно—измѣненіемъ пищи; послѣ каждыхъ 120—150 поколѣній въ культурѣ наступало разстройство, выражавшееся въ различныхъ ненормальныхъ явленіяхъ; измѣненіе пищи снова возстанавливало обычный ходъ культуры. Такимъ образомъ можно было получить въ 23 мѣсяца 742 поколѣнія. Но, въ концѣ концовъ, и при такихъ условіяхъ культура все-таки вымирала, и указанное средство уже не помогало. Передъ вымираніемъ наблюдались другія явленія вырожденія, чѣмъ при предыдущихъ разстройствахъ въ культурѣ. Итакъ, эти опыты дали тотъ-же результатъ, что и опыты Мопá. Можно было бы думать, что эти опыты имѣютъ лишь отрицательное значеніе и только показали, что не найдено пока средства для предотвращенія дегенераціи. Однако, другія побочныя явленія, сопровождающія вырожденіе, приводятъ насъ къ выводу, что здѣсь есть и иныя причины, и если удалось получить 742 поколѣнія, то нужно думать, что этому способствовали условія жизни животныхъ.

Дальнѣйшимъ доказательствомъ обновляющаго дѣйствія копуляціи служитъ то, что у Paramaecium послѣ конъюгаціи удалось получить до наступленія разстройства въ куль-

турѣ (депрессіи) — въ одномъ случаѣ 354 поколѣнія, въ другомъ 376 поколѣній, въ то время какъ при обыкновенныхъ условіяхъ, т. е. безъ копуляціи получали только 120—150 поколѣній.

Такимъ же точно образомъ у многоклѣточныхъ животныхъ изъ оплодотворенной яйцевой клѣтки путемъ многократныхъ дѣленій ея происходятъ соматическія клѣтки, причемъ въ промежуткахъ между дѣленіями не происходитъ копуляціи. Здѣсь также послѣ извѣстнаго времени уменьшается способность клѣтокъ дѣлиться, онѣ истощаются во время дѣятельности, дегенерируютъ и не могутъ возмѣстить потеряннаго: тѣло старѣетъ. Симптомы старости, хорошо извѣстные намъ у человѣка, соотвѣтствуютъ дегенераціи, предшествующей вымиранію, у инфузорій. Размноженіе клѣтокъ эпидермиса прекращается, кожа становится сухой и ростъ новыхъ волосъ останавливается, раны медленно заживаютъ, переломы костей часто совсѣмъ уже не сростаются; ослабѣваютъ мускулы и умственныя способности и, въ концѣ концовъ, наступаетъ естественная смерть. У различныхъ видовъ животныхъ способность клѣтокъ дѣлиться продолжается неодинаковое время, что доказалъ Мопá, получивъ при одинаковыхъ условіяхъ у Stylonychia около 320 поколѣній, у Leucophrys же 660 до наступленія дегенераціи. Число дѣленій, наблюдавшееся у инфузорій, достаточно даже для развитія большого многоклѣточнаго организма изъ яйца, ибо изъ одной клѣтки послѣ 320 послѣдовательныхъ дѣленій на двое получается число клѣтокъ съ 96 нулями, а послѣ 660 дѣленій, какъ у Leucophrys, получилось бы число приблизительно съ 200 нулями.

Размноженіе дѣленіемъ и почкованіемъ можно было-бы объяснять тѣмъ, что способность дѣлиться у клѣтокъ тѣла индивидуума не ограничивается ростомъ его и ведетъ къ дальнѣйшему росту за предѣлы индивидуальной величины; именно поэтому вегетативное размноженіе свойственно только мелкимъ формамъ и видамъ животныхъ.

Совершенно иначе обстоитъ дѣло у клѣтокъ зародышеваго ряда. Онѣ меньшее число разъ дѣлятся послѣ оплодотворенія яйца до образованія первичной половой клѣтки и затѣмъ до созрѣванія новыхъ половыхъ клѣтокъ,—чѣмъ клѣтки тѣла. 50000 яицъ, откладываемыхъ пчелиною маткой, образуются изъ первично-половой клѣтки путемъ 16 слѣдующихъ другъ за другомъ дѣленій, а для образованія 340 билліоновъ сперматозоидовъ, которые развиваются у человѣка въ теченіе всей его жизни изъ первичной половой клѣтки, достаточно всего 45 дѣленій. Способность дѣлиться у зародышевыхъ клѣтокъ, особенно у яицъ, остается, такимъ образомъ, далеко неиспользованной, тѣмъ болѣе, что онѣ не изнашиваются во время жизни животнаго на какую-либо работу, какъ клѣтки Protozoa или соматическія клѣтки Metazoa. Такимъ образомъ, должны существовать другія причины, благодаря которымъ яйца и сперматозоиды погибаютъ, если не происходитъ копуляціи. Въ сперматозоидѣ нѣтъ запасныхъ веществъ, и онъ не способенъ самостоятельно питаться. Иное дѣло — у яйца; если неоплодотворенное яйцо не развивается дальше, то это происходитъ только вслѣдствіе какого-нибудь препятствія, какъ напр., неправильнаго обмѣна веществъ или чего-либо подобнаго, что устраняется оплодотвореніемъ. Это приспособленіе мы можемъ разсматривать, какъ средство, препятствующее развитію безъ копуляціи и вмѣстѣ съ тѣмъ повышающее способность клѣтокъ тѣла дѣлиться.

Наоборотъ, способность дѣлиться используется у зародышевыхъ клѣтокъ въ тѣхъ случаяхъ, когда на протяженіи многихъ поколѣній происходитъ развитіе партеногенетически. Здѣсь зрѣлое яйцо должно много разъ дѣлиться, прежде чѣмъ наступитъ копуляція. Если мы примемъ, что у зародыша Bacillus rossii Fab. на стадіи развитія съ 250 шарами (клѣтками) дробленія, т. е. послѣ 8 дѣленій, обособляется первичная половая клѣтка и что изъ нея развивается около 500 яицъ, для чего необходимо 9 послѣдовательныхъ дѣленій, то тогда въ ходѣ развитія половыхъ клѣтокъ каждаго поколѣнія будетъ 17 дѣленій. Допустимъ, что у этихъ клѣтокъ возможно около 600 дѣленій безъ копуляціи, — что очень мало, такъ какъ надо принять въ расчетъ, что эти клѣтки не изнашиваются отъ работы,—то тогда число поколѣній, образующихся партеногенетически, будетъ равно 36; такимъ образомъ, при одной генераціи въ годъ необходимо было бы появ-

леніе самцовъ лишь черезъ каждые 36 лѣтъ. Для тлей всѣ эти числа можно значительно уменьшить, такъ какъ у нихъ число яицъ невелико; здѣсь можно принять для одного поколѣнія въ зародышевомъ рядѣ клѣтокъ всего 10—12 послѣдовательныхъ дѣленій; такимъ образомъ для тлей возможно еще большее число поколѣній безъ гамогоніи; такъ, если предположить, какъ выше, 600 возможныхъ дѣленій, то это дастъ 60 — 50 поколѣній. Итакъ, партеногенезисъ не говоритъ противъ предположенія, что безъ копуляціи возможно только ограниченное число дѣленій. Если у Bacillus до сихъ поръ лишь въ рѣдкихъ случаяхъ встрѣчаютъ самцовъ, если тли удавалось разводить въ теченіе долгихъ лѣтъ чисто партеногенетическимъ путемъ, то эти данныя еще не говорятъ противъ нашей хорошо обоснованной гипотезы. Для окончательнаго выясненія отношеній—необходимы еще дальнѣйшіе опыты.

Опыты съ культурами инфузорій проливаютъ еще большій свѣтъ на сущность копуляціи. Оказывается, что близко родственныя формы, т. е. такія, общій предокъ которыхъ старше ихъ лишь на нѣсколько дѣленій, не конъюгируютъ другъ съ другомъ даже при голоданіи. Только въ уже дегенерирующихъ культурахъ происходитъ иногда конъюгація, но она все-же кончается вымираніемъ. Такимъ образомъ, копуляція возможна только между клѣтками (ядрами) различнаго происхожденія, причемъ необходима извѣстная степень различія. Это различіе не должно быть ни слишкомъ незначительнымъ, ни слишкомъ большимъ; конъюгируютъ другъ съ другомъ только формы, принадлежащія къ одному виду. Итакъ, существуетъ извѣстный optimum различія, при которомъ копуляція ведетъ къ дѣйствительному обновленію ядеръ, а слѣдовательно и клѣтокъ.

Фактическій матеріалъ, добытый въ данномъ отношеніи у Metazoa, очень ограниченъ. Мы уже упоминали при описаніи гермафродитизма, что очень часто встрѣчаются приспособленія, которыя препятствуютъ самооплодотворенію; если же въ другихъ случаяхъ происходитъ самооплодотвореніе, то оно все-же постоянно смѣняется перекрестнымъ оплодотвореніемъ и нигдѣ не является исключительной формой оплодотворенія. У живущихъ въ древесинѣ короѣдовъ (напр., у Tomicus lineatus Oliv.) самки должны бы спариваться съ самцами того же самаго приплода, но благодаря тому, что у этихъ короѣдовъ гнѣзда отдѣльныхъ жуковъ располагаются близко другъ возлѣ друга, очень возможно, что въ ходы одного гнѣзда проникаютъ самцы изъ сосѣднихъ ходовъ чужихъ гнѣздъ и происходитъ, такимъ образомъ, перекрестное оплодотвореніе. Опыты любителей животныхъ привели къ выводу, что копуляція близко родственныхъ клѣтокъ ведетъ не къ обновленію, а къ гибели. Животноводамъ, напримѣръ, приходилось для сохраненія породы въ возможной чистотѣ скрещивать другъ съ другомъ изъ поколѣнія въ поколѣніе животныхъ одной семьи, т. е. родителей съ ихъ дѣтьми или братьевъ съ сестрами. При подобномъ отборѣ признаки чистой породы не искажались спариваніемъ съ животными, у которыхъ данные признаки были слабо выражены. Но такой отборъ, какъ оказалось, всегда приводилъ къ болѣе или менѣе быстрой дегенераціи: тѣлосложеніе молоди становилось болѣе слабымъ, животныя мельчали, у млекопитающихъ кожа дѣлалась тоньше, шерсть рѣже. У разныхъ животныхъ обнаруживались еще другія явленія; у морскихъ свинокъ, напр., развивался альбинизмъ и появлялись уродства, у свиней отнимались ноги, у оленей возникали неправильности въ развитіи роговъ, у лягавыхъ собакъ—неправильности въ развитіи хвоста; канарейки переставали самостоятельно ѣсть; аксолотли дѣлались альбиносами. У дѣтей отъ браковъ между родственниками часто замѣчаются психическія разстройства. Вездѣ смѣшеніе между родственными формами ведетъ къ уменьшенію плодовитости.

Наоборотъ, введеніе «свѣжей крови», т. е. спариваніе съ неродственной особью, особенно съ особью другой породы того же вида,—оказываетъ блестящее вліяніе на силу и плодовитость потомства. Мы приведемъ здѣсь только одинъ яркій примѣръ. Одинъ животноводъ вывезъ изъ Англіи беременную іокширскую свинью и ради сохраненія чистоты расы соединялъ между собою въ продолженіи трехъ поколѣній дѣтей одного помета; вліяніе такого соединенія ясно сказались въ ослабленіи и уменьшеніи плодовитости потомства. Самое лучшее животное при скрещиваніи съ родственною особью принесло одинъ

разъ 6 слабыхъ поросятъ, другой разъ—всего 5. Между тѣмъ, та же свинья, скрещенная съ кабаномъ другой породы, принесла одинъ разъ 21 сильнаго поросенка, а другой разъ 19 такихъ же поросятъ.

Необходимость извѣстнаго различія между копулирующими ядрами объясняется, по всѣмъ вѣроятіямъ, тѣмъ, что такимъ путемъ происходитъ сглаживаніе различій между двумя въ различныхъ направленіяхъ измѣнявшимися зародышевыми плазмами; наоборотъ, при соединеніи зародышевыхъ плазмъ, измѣнявшихся въ одномъ и томъ же направленіи, происходитъ не выравниваніе, а накопленіе уклоненій. Именно въ сглаживаніи различій зародышевыхъ плазмъ лежитъ, вѣроятно, главное значеніе копуляціи и причина ея обновляющаго дѣйствія. Но все это лишь—предположенія, для яснаго доказательства которыхъ фактическаго матеріала пока еще нѣтъ.

е) Опредѣленіе пола.

Передъ нами встаетъ еще одинъ вопросъ, надъ разрѣшеніемъ котораго думали, какъ въ древнее, такъ и въ позднѣйшее время,—а именно, отчего зависитъ, чѣмъ опредѣляется полъ. Этотъ вопросъ имѣетъ, конечно, смыслъ только по отношенію къ раздѣльнополымъ животнымъ, а не по отношенію къ гермафродитамъ.

Что касается времени, въ которое опредѣляется полъ организма, то тутъ представляются три возможности. Или полъ опредѣляется еще до оплодотворенія, при чемъ половые продукты, — яйца и сперматозоиды, — обладаютъ уже опредѣленнымъ половымъ характеромъ, не измѣняющимся отъ копуляціи ихъ между собою; такое опредѣленіе пола называется прогамнымъ. Или полъ опредѣляется при встрѣчѣ мужской и женской половыхъ клѣтокъ, и тогда это опредѣленіе называется сингамнымъ. Или, наконецъ, мыслимо, что въ оплодотворенномъ яйцѣ еще совсѣмъ не выраженъ характеръ пола будущаго индивидуума и что онъ обозначается только во время эмбріональнаго развитія, благодаря внѣшнимъ вліяніямъ; такое опредѣленіе пола носитъ названіе эпигамнаго. Нѣтъ никакой необходимости, чтобы у всѣхъ организмовъ полъ опредѣлялся одинаковымъ образомъ; наоборотъ, у однихъ изъ животныхъ можетъ существовать одинъ изъ названныхъ случаевъ, у другихъ—другой.

Намъ извѣстно небольшое число случаевъ, гдѣ полъ несомнѣнно опредѣленъ уже у половыхъ продуктовъ. Напримѣръ, нѣкоторыя животныя откладываютъ два рода яицъ,— крупныя и болѣе мелкія, — изъ крупныхъ развиваются самки, а изъ мелкихъ — самцы. Всего яснѣе это выражено у одного маленькаго кольчатаго червя, — Dinophilus apatris Korsch., у котораго длина крупныхъ яицъ превосходитъ вдвое длину мелкихъ; послѣ оплодотворенія яицъ изъ крупныхъ развиваются самки, а изъ мелкихъ карликовые самцы. Яйца, откладываемыя тутовымъ (Bombyx mori L.) и непарнымъ (Ocneria dispar L.) шелкопрядами, можно разсортировать на болѣе крупныя и болѣе мелкія; изъ послѣднихъ развивается 88 — 92% самцовъ, изъ первыхъ — 88—95% самокъ. Также у коловратки Hydatina senta Ehrbg яица, изъ которыхъ безъ оплодотворенія развиваются самцы или самки, отличаются другъ отъ друга своей величиной. Партеногенетически развивающіяся въ самцовъ и самокъ яйца филоксеры (Phylloxera vastatrix Pl.) также различны по величинѣ. Опредѣленіе пола въ яйцѣ надо признать и для такихъ случаевъ, гдѣ при партеногенетическомъ развитіи яицъ развивается всегда одинъ полъ: Джердзонъ и фонъ Зибольдъ первые указали, — и позднѣйшія наблюденія ихъ указанія подтвердили,—что у пчелъ, шмелей, осъ и, вѣроятно, у муравьевъ изъ неоплодотворенныхъ яицъ всегда развиваются самцы: въ этихъ яйцахъ, слѣдовательно, уже предопредѣленъ мужской полъ. Нѣкоторыя другія членистоногія и коловратки періодически откладываютъ яйца, изъ которыхъ партеногенетически развиваются самки; однако, при измѣненіи окружающихъ условій изъ неоплодотворенныхъ яицъ могутъ возникать также самцы, и поэтому мы не можемъ сказать съ полной достовѣрностью, опредѣленъ ли здѣсь полъ уже въ яйцѣ, или зависитъ отъ вліянія внѣшнихъ условій.

На основаніи этихъ фактовъ и въ особенности на основаніи того, что въ нѣкото-

рыхъ случаяхъ полъ предопредѣленъ въ яйцахъ, которыя оплодотворяются, многіе думаютъ, что на опредѣленіе пола вліяетъ только яйцо, а не сперматозоидъ. Такая неравноцѣнность половыхъ клѣтокъ при равенствѣ ихъ въ другихъ отношеніяхъ представляется, однако, мало вѣроятной. Кромѣ того въ настоящее время мы знаемъ факты, которыми ясно доказывается возможность опредѣленія пола сперматозоидомъ. У нѣкоторыхъ клоповъ наблюдается въ сперматогоніяхъ неодинаковое число хромозомъ: хотя хромозомы имѣютъ различную величину, но всѣ онѣ образуютъ пары, кромѣ одной, такъ называемой гетерохромозомы, и при редукціонномъ дѣленіи, при распредѣленіи хромозомъ между сѣменными клѣтками половина сперматидъ получаетъ на одну хромозому (именно на эту гетерохромозому) больше. Наоборотъ, зрѣлыя яйца имѣютъ одинаковое число хромозомъ. Изъ того, что въ клѣткахъ тѣла самокъ этихъ клоповъ бываетъ на одну хромозому меньше, чѣмъ въ клѣткахъ тѣла самцовъ, вытекаетъ, что оплодотвореніе яица сперматозоидомъ безъ лишней хромозомы ведетъ къ образованію женскаго пола, а сперматозоидомъ съ гетерохромозою къ образованію мужского пола.

Не у всѣхъ клоповъ сперматогенезъ происходитъ описаннымъ образомъ. У нѣкоторыхъ – рядомъ съ гетерохромозомой находится рудиментъ еще одной хромозомы, образующей съ гетерохромозомой одну пару. При редукціонномъ дѣленіи сперматоцитъ обѣ эти хромозомы распредѣляются по различнымъ сперматозоидамъ,—одинъ получаетъ гетерохромозому, другой — рудиментарную хромозому. У нѣкоторыхъ другихъ клоповъ число хромозомъ одинаково во всѣхъ клѣткахъ. Послѣдній случай мы должны, конечно, считать первичнымъ; оба другихъ случая, очевидно, развились изъ него путемъ постепеннаго исчезновенія одной хромозомы. Но весьма вѣроятно, что два рода сперматозоидовъ создались не такимъ путемъ; они сдѣлались теперь лишь ясно различимыми, но существуютъ уже и у тѣхъ видовъ, гдѣ всѣ они имѣютъ одинаковое число хромозомъ.

Различная величина яицъ, развивающихся въ самцовъ и въ самокъ, представляетъ, вѣроятно, лишь внѣшній сопровождающій признакъ, а не дѣйствующую причину, опредѣляющую полъ. Разницу въ числѣ хромозомъ можно было бы скорѣе связывать непосредственно съ причиною, опредѣляющею полъ, такъ какъ въ хромозомахъ мы усматриваемъ дѣйствительные комплексы зачатковъ. Въ пользу этого можно привести еще слѣдующія данныя. У партеногенетически возникающаго раздѣльнополаго поколѣнія филоксеры (Phylloxera) въ клѣткахъ тѣла самокъ мы находимъ 6 хромозомъ, а въ клѣткахъ тѣла самцовъ—5. Такимъ образомъ, здѣсь уже неоплодотворяющіяся яйца должны имѣть или 6, или 5 хромозомъ, и опредѣленіе пола должно быть тѣсно связано съ различіемъ въ числѣ хромозомъ. Во время сперматогенеза каждая сперматоцита дѣлится на двѣ неравныхъ дочернихъ клѣтки, изъ которыхъ въ большей находятся 3 хромозомы, а въ меньшей только 2. Меньшія клѣтки дегенерируютъ, большія же дѣлятся еще разъ на двѣ сѣменныхъ клѣтки, которыя обладаютъ 3 хромозомами – каждая. Такъ какъ при созрѣваніи яицъ число хромозомъ редуцируется до 3-хъ, то при оплодотвореніи и присоединеніи хромозомъ сперматозоида оно снова возстановляется до 6-ти: такимъ образомъ развивающіяся изъ оплодотворенныхъ яицъ тли по числу хромозомъ сходны съ своею матерью и соотвѣтственно этому являются самками. Совершенно такія же отношенія встрѣчаются у тли Aphis saliceti Klib.

Такимъ образомъ, мы знаемъ, съ одной стороны, случаи, гдѣ полъ предопредѣленъ въ яйцѣ, сперматозоидъ-же на опредѣленіе его не оказываетъ никакого вліянія,—какъ у Dinophilus,—съ другой стороны, случаи, гдѣ яйца между собою—одинаковы, опредѣленіе же пола зависитъ отъ хроматина сперматозоида, какъ у клоповъ. Мы могли бы считать индиферентными въ первомъ случаѣ сперматозоидовъ, въ послѣднемъ—яйца; но вѣроятнѣе, что и тѣ, и другія обладаютъ нѣкоторою опредѣленною половою тенденціей и только благодаря вліянію копулирующей съ ними половой клѣтки видоизмѣняются, и опредѣленіе пола является не прогамнымъ, а сингамнымъ. Такое представленіе могло бы объяснить намъ отношенія, существующія у пчелъ; у нихъ неоплодотворенныя яйца развиваются партеногенетически въ самцовъ, а оплодотворенныя—въ самокъ (матокъ или рабочихъ).

Поэтому можно думать, что у пчелъ всѣ яйца имѣютъ мужскую тенденцію, но оплодотвореніе ихъ видоизмѣняетъ. Предположеніе, что существуютъ мужскія и женскія яйца у пчелъ и что оплодотворяются именно послѣднія, нельзя согласить съ тѣмъ фактомъ, что изъ всѣхъ яицъ, откладываемыхъ рабочими пчелами въ ульѣ, потерявшемъ матку, развиваются только самцы. При такомъ пониманіи у пчелъ долженъ былъ-бы существовать только одинъ родъ сперматозоидовъ (также—у шмелей и осъ). Однако, Мевесъ наблюдалъ, что при сперматогенезѣ пчелъ сперматоцита дѣлится на двѣ неодинаковыхъ клѣтки, изъ которыхъ меньшая погибаетъ; это весьма напоминаетъ дегенерацію болѣе мелкихъ дочернихъ клѣтокъ сперматоцитъ у филоксеры и Aphis saliceti Klbt., гдѣ также остаются лишь сперматозоиды съ характеромъ женскаго пола. Во всякомъ случаѣ у пчелъ не опредѣлено еще число хромозомъ въ этихъ клѣткахъ, такъ что болѣе точное доказательство отсутствуетъ.

При незначительномъ числѣ фактовъ, представляющихся для рѣшенія вопроса объ опредѣленіи пола у животныхъ, мы можемъ обратиться къ ботаникамъ, которыми былъ произведенъ цѣлый рядъ выдающихся изслѣдованій для рѣшенія этого вопроса. Къ морфологическимъ фактамъ, даваемымъ намъ зоологіей, ботаника присоединяетъ рядъ интересныхъ дополненій. Корренсъ пытался рѣшить этотъ вопросъ путемъ скрещиванія двухъ близкихъ видовъ переступня (Bryonia), изъ которыхъ красноягодный переступень (Bryonia dioica Jacq.) представляетъ двудомное растеніе, т. е. — отдѣльныя мужскія и женскія особи, а черноягодный переступень (Br. alba L.) — однодомное съ мужскими и женскими цвѣтами; послѣдній можно сравнивать съ гермафродитами у животныхъ. Оплодотворенныя зародышевыя клѣтки его не обладаютъ, конечно, половою тенденціей, также какъ половыя клѣтки гермафродитовъ. Наоборотъ, оплодотворенная половая клѣтка красноягоднаго переступня обнаруживаетъ то мужскую, то женскую половую тенденцію, что, надо думать, свойственно и тѣмъ клѣткамъ, изъ которыхъ она возникаетъ. Оба вида скрещивались троякимъ способомъ съ различными результатами; если опылялись цвѣты женскихъ особей Bryonia dioica пыльцею Br. alba, то изъ полученныхъ сѣмянъ развивались только женскія помѣси,—слѣдовательно яйца Br. dioica имѣютъ характеръ женскаго пола, такъ какъ пыльцевыя клѣтки однодомной Br. alba, которыми они оплодотворялись, должны считаться (для опредѣленія пола растенія) индифферентными. Если цвѣты женской особи Br. dioica опылялись пыльцею мужскихъ особей того же вида, или если цвѣты Br. alba опылялись пыльцею Br. dioica, то въ обоихъ случаяхъ изъ полученныхъ сѣмянъ развивались на половину мужскія, а на половину—женскія растенія. Изъ этого слѣдуетъ, что въ мужскихъ зародышевыхъ клѣткахъ Br. dioica предопредѣленъ то мужской, то женскій полъ. Опредѣленіе пола здѣсь происходитъ во время оплодотворенія, при чемъ мужской половой характеръ пыльцевыхъ клѣтокъ Br. dioica побѣждаетъ женскій характеръ ея яицъ, а женскій половой характеръ пыльцевыхъ клѣтокъ ея, конечно, не измѣняетъ характера ея яицъ. Такимъ образомъ, при соединеніи зародышевыхъ клѣтокъ съ мужскою и женскою тенденціей не получается промежуточной формы смѣшаннаго характера, т. е. гермафродита, но, какъ въ менделевскихъ явленіяхъ, одинъ признакъ доминируетъ надъ другимъ. Нѣтъ необходимости, чтобы это угнетеніе одного признака другимъ всегда протекало одинаковымъ образомъ: въ однихъ случаяхъ берутъ верхъ свойства мужской половой клѣтки, въ другихъ — свойства женской; у Dinophilus—беретъ верхъ тенденція яицъ надъ тенденціей сперматозоидовъ,—если только послѣдніе дѣйствительно обладаютъ половою тенденціей. Если выше приведенный взглядъ на отношенія у пчелъ справедливъ, то у нихъ опредѣленіе женскаго пола со стороны сперматозоида одерживаетъ верхъ надъ обратной тенденціей яйца. Такимъ образомъ, «сила» тенденціи, опредѣляющей полъ, у разныхъ видовъ бываетъ различна.

Итакъ, при гамогенетическомъ размноженіи мы имѣемъ примѣры опредѣленія пола во время оплодотворенія, т. е. сингамное, а при партеногенетическомъ оно зависитъ отъ характера яйца, т. е. является прогамнымъ. Доказательствъ того, что встрѣчается эпигамное опредѣленіе пола,—мы не имѣемъ. Но нѣкоторые факты наводятъ насъ на мысль,

не опредѣляется ли половая тенденція зародышевыхъ клѣтокъ внѣшними вліяніями, дѣйствующими на тѣло организма при образованіи въ немъ зародышевыхъ клѣтокъ? Такъ напр., при равномѣрной температурѣ, какъ въ оранжереяхъ, тли могутъ въ теченіе долгаго времени давать только самокъ, размножающихся, конечно, партеногенетически; наоборотъ,—на свободѣ тѣ же тли при пониженіи температуры осенью или, быть можетъ, благодаря связанному съ этимъ измѣненію въ пищѣ, родятъ партеногенетически самцовъ и самокъ или, какъ филоксера,—откладываютъ мужскія и женскія яйца. О различіи въ числѣ хромозомъ у этихъ яицъ мы говорили раньше; вѣроятно, оно возникаетъ подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій. Такимъ же образомъ температура вліяетъ на появленіе мужскихъ и женскихъ яицъ у дафній и у Hydatina senta Ehrbg (подробнѣе объ этомъ см. во 2-омъ томѣ). Все это—яйца, изъ которыхъ партеногенетически развиваются самцы. Но у Dinophilus температура вліяетъ на половую тенденцію и оплодотворяемыхъ яицъ: если держать животныхъ при температурѣ въ 10—12° Ц., то число развивающихся изъ нихъ самцовъ относится къ числу самокъ, какъ 1 : 3, при температурѣ же въ 25° это отношеніе измѣняется въ 1 : 1,75 и даже иногда въ 1 : 1.

По опытамъ Р. Гертвига измѣненіе половой тенденціи наблюдается также у незрѣлыхъ или перезрѣлыхъ яицъ; по крайней мѣрѣ, при оплодотвореніи перезрѣлыхъ яицъ онъ получалъ значительный излишекъ самцовъ. Мы знаемъ, однако, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ скрещиванія бабочекъ или при недостаточномъ питаніи ихъ гусеницъ получается значительный избытокъ самцовъ, который объясняется преждевременною гибелью самокъ вслѣдствіе ихъ меньшей стойкости;—можетъ быть, и въ опытахъ Р. Гертвига избытокъ самцовъ обусловленъ подобными же отношеніями.

Рядъ наблюденій показываетъ, что половой характеръ зародышевой клѣтки стоитъ въ связи съ особенностями ея ядра. У клопа Protenor, у филоксеры и у Aphis saliceti Klib. особенность ядра, выражающаяся незначительнымъ числомъ хромозомъ, свойственна не только клѣткамъ всего зародышеваго ряда, но и всѣмъ клѣткамъ тѣла. На сколько подобныя отношенія распространены у другихъ организмовъ должны показать дальнѣйшія наблюденія. Во всякомъ случаѣ, у подобныхъ формъ не только зародышевыя клѣтки дифференцированы въ половомъ отношеніи, но и каждая клѣтка тѣла. Къ тому же выводу насъ уже привело разсмотрѣніе опытовъ кастраціи животныхъ и вліянія ея на вторичные половые признаки, — особенно у насѣкомыхъ. Можетъ быть, съ этимъ связано явленіе латеральнаго гермафродитизма, наблюдаемаго иногда у членистоногихъ: среди ракообразныхъ, паукообразныхъ и особенно насѣкомыхъ попадаются иногда индивидуумы съ признаками на одномъ боку тѣла самцовъ, на другомъ—самокъ, при чемъ признаки обоихъ половъ сталкиваются другъ съ другомъ какъ разъ по средней линіи тѣла. Такой латеральный гермафродитизмъ наблюдался также у нѣкоторыхъ птицъ,—напр., у зяблика и снѣгиря. При этомъ, однако, половыя железы часто бываютъ лишь одного пола. Разсматриваемое явленіе, быть можетъ, надо объяснять тѣмъ, что ядра сперматозоида и яйца, съ различною половою тенденціей, при оплодотвореніи не соединились, а стали ядрами двухъ первыхъ сегментаціонныхъ клѣтокъ, и что такимъ образомъ соотвѣтственная половина тѣла животнаго получила отъ ядра свой половой характеръ. Тотъ фактъ, что такой латеральный гермафродитизмъ встрѣчается особенно часто при скрещиваніи бабочекъ, служитъ подтвержденіемъ для высказаннаго предположенія. Есть даже такіе примѣры латеральнаго гермафродитизма, гдѣ половины тѣла различны не только по полу, но и по виду; подобный случай представляла, напр., помѣсь Smerinthus ocellata L. × Sm. populi L.: съ правой стороны—Sm. ocellata ♂, съ лѣвой—Sm. populi ♀; съ сожалѣнію, она не была изслѣдована анатомически.

Были, кромѣ того, многочисленныя попытки свести на различнаго рода вліянія преобладаніе того или другого пола у высшихъ животныхъ, спеціально у человѣка и домашнихъ животныхъ. Старались, напримѣръ, поставить въ связь съ опредѣленіемъ пола прежде всего—возрастъ родителей, ихъ половую потребность, затѣмъ, ихъ родство другъ къ другу, избытокъ или недостатокъ пищи и т. п. Но основанія, приводившіяся въ

пользу того или иного взгляда, совершенно недостаточны. Статистическія данныя—слишкомъ мало достовѣрны и часто даютъ противорѣчивые результаты, а точныя наблюденія О. Шульце надъ мышами не подтвердили ни одного изъ этихъ предположеній. Поэтому мы не будемъ на нихъ останавливаться.

В. Развитіе.

1. Дробленіе яйца и начало развитія.

Оплодотворенное яйцо многоклѣточнаго животнаго представляетъ одну клѣтку, и поэтому для того, чтобы стать снова многоклѣточнымъ животнымъ, оно должно повторно дѣлиться. Внѣшнія измѣненія, происходящія съ яйцомъ во время его дѣленія, наблюдались на яйцахъ лягушки раньше, чѣмъ сталъ извѣстенъ составъ растеній и животныхъ изъ клѣтокъ. Поэтому истинное значеніе этихъ измѣненій не было тогда правильно понято. Дѣленіе яйца снаружи можно замѣтить по образованію на поверхности его бороздъ (рис. 347). Оно было названо дробленіемъ или сегментаціей (нѣмецкое названіе—«Furchung» отъ слова «Furche»,—«борозда»). Плоскости дѣленія часто называются «бороздами», а получающіяся при сегментаціи клѣтки — шарами дробленія, сегментаціонными клѣтками или бластомерами. Послѣднее названіе мы будемъ обыкновенно употреблять въ дальнѣйшемъ изложеніи.

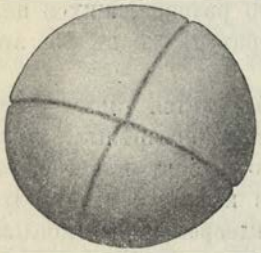


Рис. 347. Сегментирующееся яйцо лягушки послѣ второго дѣленія (стадія 4-хъ бластомеръ)—сверху.

Всего лучше наблюдать дробленіе на мелкихъ яйцахъ, напр.,—на яйцахъ иглокожихъ или ланцетника. У ланцетника двѣ первыхъ борозды сегментаціи проходятъ перпендикулярно другъ другу и пересѣкаются по линіи, образующей ось яйца и имѣющей всегда опредѣленное положеніе въ яйцѣ (рис. 348). По аналогіи съ линіями на глобусѣ борозды, проходящія черезъ ось яйца, называются меридіональными. Третья борозда у ланцетника проходитъ перпендикулярно къ оси яйца (C) и пересѣкаетъ обѣ первыхъ борозды подъ прямымъ угломъ. Соотвѣтственно этому она называется экваторіальною, хотя проходитъ ближе къ одному изъ полюсовъ яйца. Затѣмъ слѣдуютъ новыя меридіональныя и экваторіальныя борозды, и бластомеры постепенно становятся мельче. При этомъ бластомеры на одномъ полюсѣ яйца, благодаря не вполнѣ центральному положенію первой экваторіальной борозды, остаются мельче, чѣмъ на другомъ (D). Два первыхъ бластомера соотвѣтствуютъ каждый—половинѣ яйца ($^1/_2$), четыре первыхъ—каждый—четверти яйца ($^1/_4$), изъ восьми же клѣтокъ, получающихся послѣ третьяго дѣленія, четыре составляютъ каждая менѣе $^1/_8$ яйца, а четыре, наоборотъ,—болѣе $^1/_8$ яйца; тѣмъ не менѣе ихъ также обозначаютъ $^1/_8$ яйца, а дальнѣйшія сегментаціонныя клѣтки—$^1/_{16}$, $^1/_{32}$ и т. д.

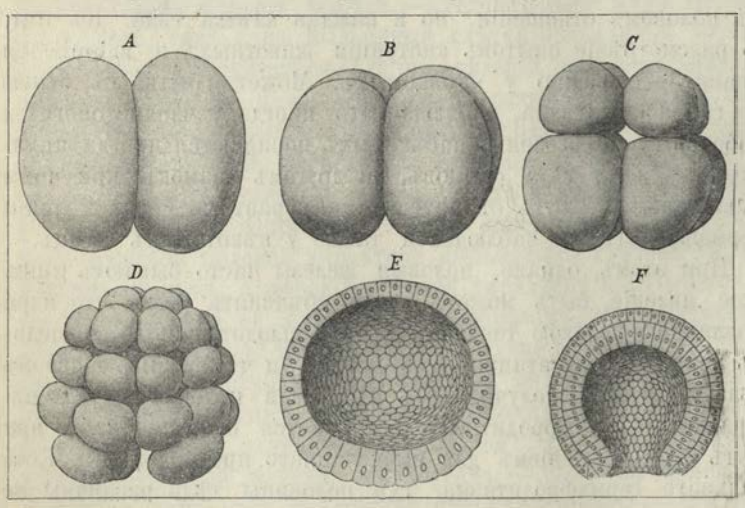


Рис. 348. Начальныя стадіи развитія ланцетника. *A—D* стадіи двухъ, четырехъ, восьми и тридцати двухъ бластомеръ, *E* бластула, *F* гаструла—разрѣзанная пополамъ.

Бластомеры не удерживаютъ формы части шара (половины, четверти и т. д.), но

округляются. Благодаря этому, внутри ихъ кучки появляется полость, которая постепенно увеличивается. Вначалѣ она не вполнѣ замкнута, но затѣмъ плотно окружается дѣлящимися бластомерами, образующими вокругъ нея сплошной эпителіеобразный слой: это—сегментаціонная полость или бластоцель. Получившійся такимъ образомъ полый шаръ, бластула (рис. 358 E), оставляетъ у нѣкоторыхъ животныхъ яйцо, какъ свободно плавающая личинка, каждая клѣтка которой снабжена одной рѣсничкой; но у ланцетника развитіе въ яйцѣ продолжается далѣе. При дальнѣйшихъ дѣленіяхъ клѣтокъ бластулы происходитъ впячиваніе ихъ на томъ полюсѣ, гдѣ бластомеры немного крупнѣе. Въ результатѣ получается личинка въ формѣ бокальчика съ двойными стѣнками,—такъ наз. гаструла (рис. 348 F). Впятившіяся клѣтки ограничиваютъ собою кишечную полость этой личинки,—«первичную кишку»; стѣнки ея заняты исключительно поглащеніемъ пищи и принимаютъ на себя заботу о питаніи всего цѣлаго. Отверстіе, остающееся на мѣстѣ впячиванія, представляетъ первичный ротъ или бластопоръ. Мерцательныя клѣтки наружнаго слоя стѣнокъ завѣдуютъ движеніемъ; благодаря ихъ работѣ, вылупившаяся личинка подвигается аборальнымъ полюсомъ впередъ; вмѣстѣ съ тѣмъ движеніемъ рѣсничекъ увлекаются мельчайшія, плавающія въ водѣ тѣльца къ ротовому полюсу и такимъ образомъ попадаютъ въ первичный ротъ. Итакъ, изъ восьми первыхъ бластомеровъ ланцетника четыре крупныхъ пошли главнымъ образомъ на постройку первичной кишки, а четыре мелкихъ — на постройку наружнаго покрова личинки; такъ какъ первая завѣдуетъ вегетативными или растительными функціями личинки,—питаніемъ, а послѣдній— животными,—движеніемъ и ощущеніемъ, то обыкновенно половину яйца съ болѣе крупными бластомерами называютъ растительною, а—съ болѣе мелкими—животною, также какъ и соотвѣтственные концы оси яйца въ несегментировавшемся яйцѣ—растительнымъ и животнымъ полюсами.

Съ впячиваніемъ первичной кишки происходитъ первое раздѣленіе работы между клѣтками тѣла личинки, — образованіе первыхъ простѣйшихъ органовъ. Клѣтки, дающія начало наружному покрову личинки, называютъ наружнымъ зародышевымъ пластомъ или эктодермомъ, въ отличіе отъ клѣтокъ стѣнокъ первичной кишки или клѣтокъ внутренняго пласта,—энтодерма. Такъ какъ затѣмъ отъ клѣтокъ первичной кишки отщепляется еще клѣточная масса, вдвигающаяся въ промежутокъ между эктодермомъ и энтодермомъ и образующая средній пластъ или мезодермъ, то слѣдуетъ отличать первоначальныя клѣтки энтодерма или первичный энтодермъ и остающуюся часть его (послѣ отдѣленія мезодерма) или вторичный энтодермъ. Такъ происходитъ обособленіе зародышевыхъ пластовъ. Построенная изъ нихъ личинка ланцетника имѣетъ уже продолговатую форму и путемъ болѣе или менѣе сложныхъ измѣненій и постепенной дифференцировки развивается далѣе въ совершенное животное.

Сходно съ развитіемъ яицъ ланцетника происходитъ первое развитіе очень многихъ яицъ, но—только мелкихъ, содержащихъ въ себѣ небольшое количество питательнаго матеріала, — и при томъ — не всегда одинаково; такъ напр., у аскаридъ уже при первой сегментаціонной бороздѣ становится ясно замѣтною разница между животною и растительною «половинами» яйца. Съ увеличеніемъ количества питательнаго желтка въ яйцѣ картина сегментаціи всегда искажается.

Въ мелкихъ яйцахъ, съ незначительнымъ количествомъ желтка, желточныя крупинки распредѣляются по большей части равномѣрно (т. наз. изолецитальныя яйца); на растительномъ полюсѣ желточные шарики скопляются лишь немногимъ тѣснѣе, чѣмъ на животномъ. Наоборотъ, въ крупныхъ яйцахъ, богатыхъ желткомъ, наблюдается по большей части рѣзкое обособленіе между желткомъ и протоплазмою яйца, при чемъ распредѣленіе желтка бываетъ различно. Въ однихъ яйцахъ имѣетъ мѣсто значительное скопленіе его на растительномъ полюсѣ, главная-же масса (у земноводныхъ), а иногда и вся (у костистыхъ рыбъ и ящерообразныхъ) протоплазма сосредоточивается на животномъ полюсѣ; это—телолецитальныя яйца. Въ другихъ яйцахъ желтокъ собирается къ центру яйца, а протоплазма окружаетъ его сплошнымъ слоемъ снаружи; такія яйца называются центролецитальными; они свойственны, напр., ребровикамъ и членистоногимъ.

Желтокъ представляетъ мертвую, неподвижную массу, принимающую лишь пассивное участіе въ дѣленіи протоплазмы и составляющую для нея какъ-бы баластъ. Если одна часть клѣтки богаче желткомъ, чѣмъ другая, какъ въ телолецитальныхъ яйцахъ, то экваторіальная борозда дѣлитъ клѣтку на двѣ неравныя части: къ бо́льшей части отходитъ вмѣстѣ съ половиною протоплазмы почти весь желтокъ. Въ такихъ случаяхъ сегментаціонная полость бываетъ придвинута къ животному полюсу, и дробленіе происходитъ ясно неравномѣрно; такая сегментація называется «инэквальною» (неравномѣрною). Обременяющій клѣтку желтокъ кромѣ того нѣсколько задерживаетъ дѣленіе ея: сегментаціонная борозда проходитъ не сразу черезъ все яйцо отъ животнаго къ растительному полюсу, а задерживается въ растительной половинѣ, поэтому здѣсь раздѣленіе бластомеровъ запаздываетъ. Эта половина яйца можетъ быть на столько перегруженной желткомъ, что раздѣленія ея вообще не происходитъ: сегментаціонныя борозды прорѣзаютъ животную часть яйца, но не продолжаются далѣе, дробленіе яйца становится частич-

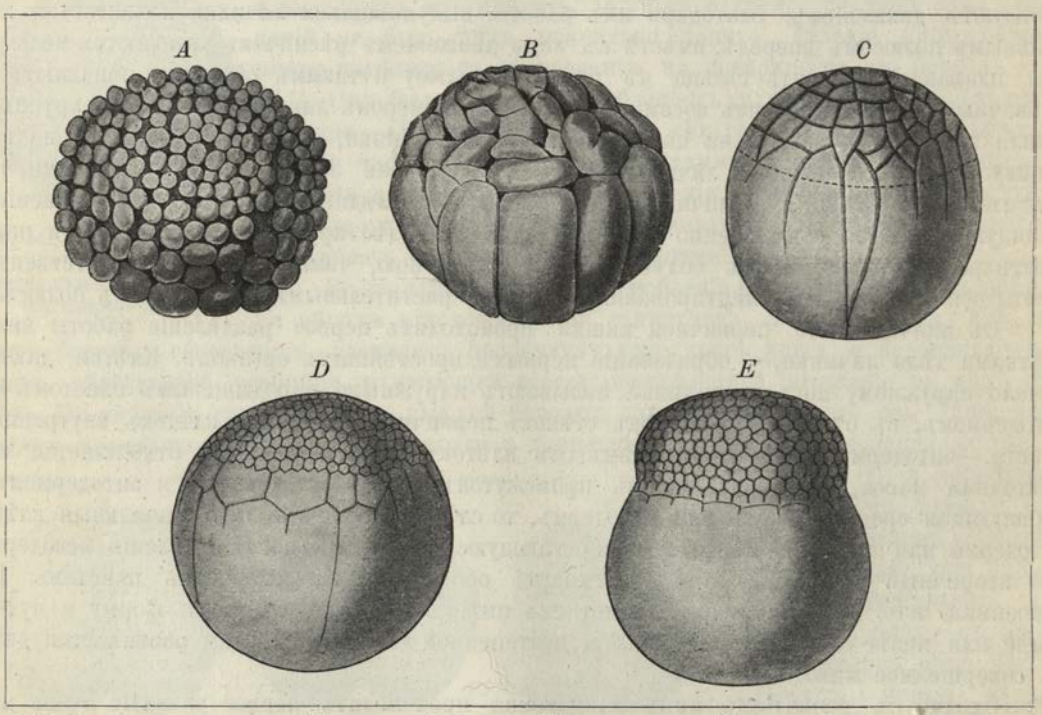


Рис. 349. Сегментація у миноги (*A*), осетра (*B*), Amia (*C*), Lepidosteus (*D*) и одной костистой рыбы—Crenilabrus (*E*). При различномъ увеличеніи. По Купфферу, Заленскому, Уитману и Эклесгеймеру Бальфуру и Паркеру, Копшу.

нымъ. Въ такихъ случаяхъ сегментированная животная часть яйца, въ видѣ «зародышеваго диска», налегаетъ снаружи на несегментированную растительную массу яйца; поэтому сегментація называется «дисковидною». Подобнымъ же образомъ въ центролецитальныхъ яйцахъ, съ большимъ количествомъ желтка, сегментаціонныя борозды, хотя и возникаютъ всюду на поверхности яйца, но не проникаютъ вглубь до центра его; это—«поверхностная» сегментація.

Изъ сказаннаго можно видѣть, что различіе между полной равномѣрной сегментаціей мелкихъ яицъ, бѣдныхъ желткомъ, и полной неравномѣрной и частичной дискоидальной,—съ одной стороны, и между полной равномѣрной и частичной поверхностной,—съ другой, представляется лишь количественнымъ, и поэтому между различными формами сегментаціи существуютъ постепенные переходы. Такъ напр., изъ рыбъ (рис. 349) у миноги (A) ясно выражена неравномѣрная сегментація, но сегментаціонныя борозды каждый разъ проходятъ черезъ все яйцо; у болѣе богатыхъ желткомъ яицъ осетра (B)

борозды достигаютъ растительнаго полюса значительно медленнѣе. Еще медленнѣе переходятъ на растительную половину яйца борозды у костной ганоидной рыбы Amia (C), при чемъ нѣкоторыя изъ бороздъ до растительнаго полюса совсѣмъ не достигаютъ. У другой костной гоноидной рыбы, Lepidosteus (D), растительная часть яйца остается несегментированной, хотя главныя борозды проникаютъ въ нее еще довольно глубоко. Наконецъ, у костистыхъ рыбъ сегментируется только обособленное отъ желтка скопленіе протоплазмы на животномъ полюсѣ. Такимъ образомъ, мы встрѣчаемъ всѣ переходы отъ полной сегментаціи къ частичной дисковидной.—Центролецитальныя яйца гребневиковъ претерпѣваютъ полную сегментацію, а почти всѣхъ членистоногихъ поверхностную. У нѣкоторыхъ ракообразныхъ (у водяныхъ блохъ) богатыя желткомъ зимнія яйца проходятъ поверхностную сегментацію, у болѣе же бѣдныхъ желткомъ лѣтнихъ яицъ мы замѣчаемъ сначала полную равномѣрную сегментацію, но затѣмъ она измѣняется въ поверхностную, благодаря тому, что внутренніе концы бластомеровъ, содержащіе въ себѣ большое количество желтка, снова сливаются въ одну массу.

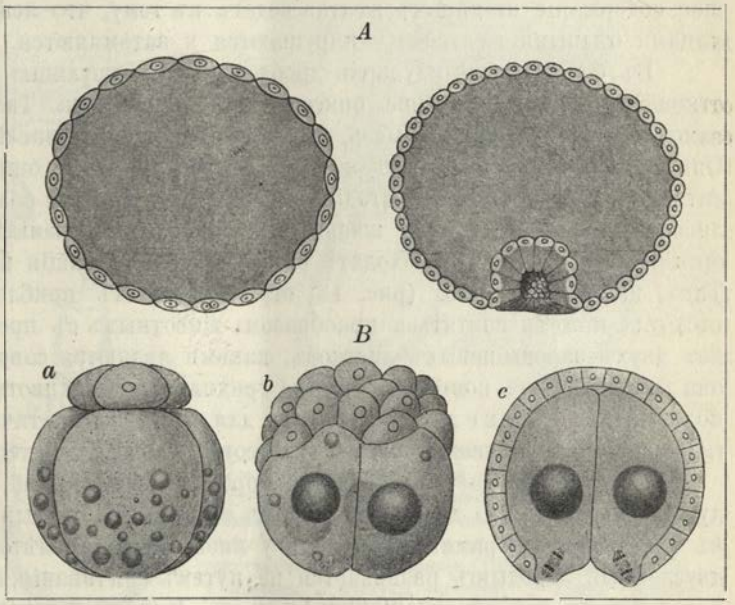


Рис. 350. **Гаструляція.** *A*—у яйца съ поверхностнымъ дробленіемъ (напр., у рѣчнаго рака); бластомеры растительнаго полюса поглащаютъ желтокъ и переводятъ его въ первичную кишку; *B*—у Bonellia; бластомеры растительной половины яйца (содержащія въ себѣ нѣсколько капель жира, сливающихся затѣмъ въ одну крупную) обрастаются мелкими бластомерами животной половины; *a* и *b*—съ поверхности, *c*—въ разрѣзѣ.—*A* по Лангу, *B* согласно Шпенгелю.

Такъ какъ накопленіе желтка въ яйцѣ представляетъ вторичное явленіе, то мы съ полнымъ правомъ можемъ яйца, бѣдныя желткомъ, считать первичными; ихъ сегментація и развитіе должны поэтому представлять первичныя отношенія. Въ пользу такого пониманія говорятъ также многочисленные переходы отъ крайнихъ случаевъ дискоидальной и поверхностной сегментаціи къ общему исходному типу полной равномѣрной сегментаціи. Надо указать также на то, что бѣдныя желткомъ яйца, съ полной и приблизительно равномѣрной сегментаціей, встрѣчаются во всѣхъ типахъ животныхъ, яйца же, съ дисковидной сегментаціей,—только у головоногихъ и ряда позвоночныхъ, а яйца, съ поверхностной сегментаціей,—только у членистоногихъ.

Намъ остается еще вкратцѣ остановиться на томъ, какъ происходитъ образованіе двухслойнаго зародыша (т. е. гаструляція) у яицъ богатыхъ желткомъ. У центролецитальныхъ яицъ впячиванію первичной кишки препятствуетъ масса желтка, выполняющаго сегментаціонную полость. Чтобы обойти это препятствіе, у нѣкоторыхъ формъ клѣтки первичной кишки при впячиваніи какъ бы фильтруютъ желтокъ черезъ себя: онѣ поглащаютъ его и затѣмъ накопляютъ въ себѣ у противуположнаго своего конца (рис. 350 A). Наблюдается также, что клѣтки, превращающіяся въ стѣнки первичной кишки, отдѣляются одна отъ другой и какъ бы расходятся въ желткѣ, не нарушая, однако, своего общаго строя; такимъ образомъ желтокъ попадаетъ внутрь первичной кишки. Другихъ видоизмѣненій впячиванія первичной кишки, ведущихъ къ тому же результату, мы касаться не будемъ. У многихъ весьма богатыхъ желткомъ яицъ, особенно у насѣкомыхъ, эти отношенія настолько измѣнены, что до сихъ поръ толкуются наблюдателями

различно. То же мы встрѣчаемъ у телолецитальныхъ яицъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ у гребневиковъ или у нѣкоторыхъ червей, при образованіи двуслойнаго зародыша большіе, богатые желткомъ бластомеры растительнаго полюса яйца, которые не могутъ, благодаря своей величинѣ, впячиваться въ сегментаціонную полость, обрастаются мелкими бластомерами животнаго полюса (рис. 350 В). У яицъ земноводныхъ впячиваніе крупныхъ бластомеровъ, хотя и ясно выражено, но происходитъ не по срединѣ растительной половины яйца, а на краю, именно — тамъ, гдѣ тонкая стѣнка сегментаціонной полости переходитъ въ болѣе толстую, и гаструляція заканчивается также обрастаніемъ крупныхъ бластомеровъ мелкими. У пресмыкающихся за образованіе первичной кишки принимается впячиваніе на краю зародышеваго диска; то же касается птицъ и млекопитающихъ; но такое толкованіе допускаетъ возраженія; во всякомъ случаѣ и здѣсь окончаніе гаструляціи задерживается до тѣхъ поръ, пока весь желтокъ не обрастется сегментаціонными клѣтками. У головоногихъ картина гаструляціи также мало выяснена. Вездѣ большое содержаніе въ яйцахъ желтка ведетъ къ тому, что ясныя отношенія, представляемыя яйцами бѣдными желткомъ,—нарушаются и затемняются.

Въ большинствѣ случаевъ дробленіе и гаструляцію можно свести на тѣ простыя отношенія, какія мы выше описали для ланцетника. Такое сходство между животными само собою вызываетъ мысль, что эти отношенія унаслѣдованы отъ общихъ предковъ. Они пріобрѣтаютъ для насъ поэтому особое значеніе: они представляютъ собою приблизительно повтореніе тѣхъ стадій, на которыхъ предки современныхъ животныхъ оставались въ продолженіи всей жизни. Мы знаемъ организмы, сохранившіе до сихъ поръ ту организацію, которую проходятъ болѣе высоко стоящія животныя при своемъ развитіи. Такъ, шаровикъ Volvox (рис. 13, стр. 32) имѣетъ приблизительно строеніе бластулы, а гаструла можетъ считаться праобразомъ животныхъ съ простымъ мѣшкообразнымъ тѣломъ изъ двухъ зародышевыхъ листковъ, какими являются современныя кишечнополостныя,— она представляетъ повтореніе предка трехпластныхъ животныхъ, напоминавшаго кишечнополостныхъ. Геккель предложилъ для этого гипотетичнаго предка названіе гастреи (gastrea), соотвѣтственно чему сама теорія называется теоріей гастреи.

Если теорія гастреи является хорошо обоснованной, то, съ другой стороны, не слѣдуетъ забывать, что далеко не у всѣхъ животныхъ первыя стадіи развитія укладываются въ требуемыя ею рамки. Какъ разъ у низшихъ многоклѣточныхъ,—у кишечнополостныхъ, двуслойный зародышъ развивается не путемъ впячиванія, а путемъ внѣдренія отдѣльныхъ бластомеровъ въ сегментаціонную полость. Впячиваніе можно разсматривать, какъ одновременное внѣдреніе всѣхъ бластомеровъ растительнаго полюса бластулы. У нѣкоторыхъ животныхъ, наконецъ, совсѣмъ не развивается гаструлы или такой личинки, которую можно было бы свести на гаструлу; таковы, напр., круглые черви (объ отношеніяхъ у яицъ, богатыхъ желткомъ, мы здѣсь уже не говоримъ).

Если обособленіе эктодерма и первичнаго энтодерма происходитъ не вездѣ одинаково, то еще больше различій наблюдается при образованіи мезодерма. Въ то время, какъ нѣкоторые принимаютъ общее происхожденіе мезодерма для всѣхъ животныхъ, другіе совершенно не считаютъ его за особый зародышевый листокъ, а лишь за извѣстный комплексъ образованій, возникающихъ частью изъ эктодерма, частью изъ энтодерма. Изложеніе этихъ спорныхъ вопросовъ слишкомъ отвлекло бы насъ отъ нашей цѣли.

Послѣ того, какъ первичные органы зародыша заложены, наступаетъ обособленіе тканей. Одновременно, однако, идутъ и дальнѣйшія морфологическія измѣненія, приводящія къ образованію личинки или молодого животнаго. И здѣсь также обнаруживается существенное вліяніе желтка. Яйца, бѣдныя желткомъ, цѣликомъ идутъ на образованіе личинки, какъ это имѣетъ мѣсто, напр., у ланцетника (рис. 357 В). У яицъ же, очень богатыхъ желткомъ, зародышъ формируется только изъ части поверхности яйца, а рядъ продолжающихъ дѣлиться сегментаціонныхъ клѣтокъ служитъ только для сохраненія и дальнѣйшей переработки желтка и совсѣмъ не идетъ на постройку зародыша. Желтокъ различнымъ образомъ вліяетъ на форму зародыша: у пятнистой саламандры, напр., или

еще лучше—у форели (рис. 351 A) зародышъ несетъ на брюшной сторонѣ желточный мѣшекъ, такъ какъ его спинная сторона первою развивается изъ яйца; у рѣчного рака, у котораго развивается первою брюшная сторона, желточный мѣшекъ, наоборотъ, находится па спинѣ (рис. 351 B). У самыхъ богатыхъ желткомъ яицъ зародышъ сначала образуетъ маленькія образованія, едва выдающіяся надъ поверхностью остального яйца, состоящаго изъ желтка; приводимый нами рисунокъ стадій развитія одного головоногаго лучше поясняетъ дѣло, чѣмъ описаніе (рис. 351 C и D). Кишечникъ форели или, скажемъ, цыпленка не представляетъ съ самаго начала сплошной трубки, а простую пластинку, прилегающую своей внутренней стороной къ желтку и лишь постепенно обрастающую его. Такимъ образомъ, величина и форма яйца оказываетъ значительное вліяніе на образованіе зародыша: яйцо представляетъ какъ бы «форму, къ которой приспособляется зародышъ».

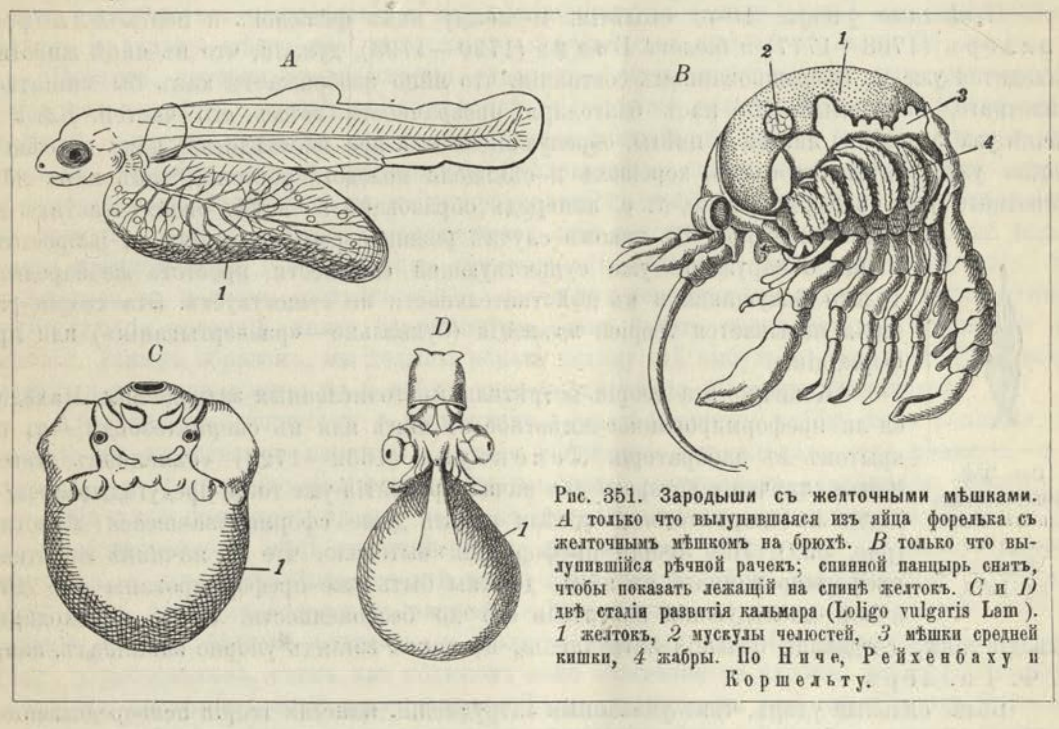


Рис. 351. Зародыши съ желточными мѣшками. *A* только что вылупившаяся изъ яйца форелька съ желточнымъ мѣшкомъ на брюхѣ. *B* только что вылупившійся рѣчной рачекъ; спинной панцырь снятъ, чтобы показать лежащій на спинѣ желтокъ. *C* и *D* двѣ стадіи развитія кальмара (Loligo vulgaris Lam). *1* желтокъ, *2* мускулы челюстей, *3* мѣшки средней кишки, *4* жабры. По Ниче, Рейхенбаху и Коршельту.

2. Эволюція и эпигенезъ.

Развитіе яйца вызываетъ цѣлый рядъ важныхъ общихъ вопросовъ. Сегментація и слѣдующіе за ней процессы не представляютъ просто рядъ клѣточныхъ дѣленій, а имѣютъ совершенно опредѣленную, особую для каждой данной группы животныхъ послѣдовательность и непремѣнно ведутъ къ характернымъ для каждаго вида конечнымъ результатамъ. Гдѣ и какова причина такого хода явленій развитія?

Для нормальнаго развитія оплодотворенное яйцо нуждается въ опредѣленныхъ внѣшнихъ условіяхъ. Для развитія нужна извѣстная температура и присутствіе кислорода; яйца, развивающіяся въ водѣ, часто вбираютъ въ себя воду и въ нѣкоторыхъ случаяхъ въ этой водѣ должны заключаться извѣстныя соли, безъ которыхъ развитіе не идетъ нормально. Но всѣ эти внѣшнія условія нужны вообще для поддержанія жизни. Они содѣйствуютъ или мѣшаютъ развитію, ускоряютъ или замедляютъ его, но на специфическій характеръ развитія не оказываютъ никакого вліянія. Подобно тому, какъ на одной грядкѣ рядомъ различныя растенія растутъ каждое по своему, такъ и въ одной и той-же водѣ развиваются тысячи яицъ различныхъ животныхъ, и изъ каждаго яйца, смотря по виду животнаго, происходитъ своя форма. Причины, въ силу которыхъ изъ яйца развивается

животное опредѣленнаго вида, лежатъ въ самомъ яйцѣ. Въ этомъ смыслѣ Нэгели говоритъ: «Яйцевыя клѣтки содержатъ въ себѣ существенные признаки столь-же полно, какъ и развитые организмы, и въ формѣ яйца организмы отличаются другъ отъ друга не меньше, чѣмъ въ развитомъ состояніи. Въ куриномъ яйцѣ такъ-же полно выражается видъ животнаго, какъ и въ курицѣ, и куриное яйцо отличается отъ яйца лягушки такъ-же сильно, какъ курица отъ взрослой лягушки».

Развитіе есть возникновеніе сложной формы изъ простой. Возникаетъ ли эта сложность заново или она существуетъ съ самаго начала въ яйцѣ, но только скрыта отъ насъ? Существуетъ ли дѣйствительная простота или только кажущаяся? Эти вопросы возникали уже давно; со средины 18-го столѣтія въ періодъ новаго разцвѣта біологическихъ наукъ они занимали наиболѣе выдающіеся умы, и отвѣты на нихъ въ различное время были діаметрально противуположны.

Извѣстные ученые 18-го столѣтія, и между ними физіологъ и поэтъ Альбр. ф. Галлеръ (1708—1777) и біологъ Бонэ (1720—1793), думали, что въ яйцѣ животное находится уже въ сформированномъ состояніи, что яйцо изображаетъ какъ бы миніатюръ животнаго, невидимый для насъ благодаря прозрачности всѣхъ его частей. Какъ въ почкѣ уже заложены листья и цвѣты, образующіеся изъ нея впослѣдствіи, какъ въ сѣмени можно уже видѣть стебелекъ, корешокъ и сѣмядоли молодого растенія, такъ и въ яйцѣ животнаго уже преформировано, т. е. напередъ образовано во всѣхъ своихъ частяхъ молодое животное. Въ такомъ случаѣ развитіе сводится лишь на разростаніе и на обнаруженіе уже существующей сложности, простота же зародыша только кажущаяся и въ дѣйствительности не существуетъ. Эта теорія развитія называется теоріей эволюціи (буквально—«развертыванія») или преформаціи.

Рис. 352. Сперматозоидъ („animalculum") человѣка по А. ф. Левенгуку 1678.

Конечно, эта теорія встрѣтила многочисленныя затрудненія. Находится ли преформированное животное въ яйцѣ или въ сперматозоидѣ,—въ открытомъ въ лабораторіи Левенгука (1632—1723) «сѣменномъ животномъ», значеніе котораго для начала развитія уже тогда предугадывалось?—Тогда въ сперматозоидѣ хотѣли видѣть даже сформировавшееся животное (рис. 352)! Изъ теоріи преформаціи вытекало, что въ яичникѣ животнаго преформированнаго въ яйцѣ, должны быть уже преформированы его дѣти и всѣ послѣдующія поколѣнія его до безконечности. Этотъ необходимый выводъ также создавалъ большія затрудненія, но такой взглядъ упорно защищалъ, напр., А. Ф. Галлеръ.

Болѣе сильный ударъ, чѣмъ указанныя затрудненія, нанесли теоріи непосредственныя наблюденія надъ развитіемъ животныхъ. Своими изслѣдованіями надъ развитіемъ цыпленка Каспаръ Фридрихъ Вольфъ (1733—1794) строго доказалъ, что въ яйцѣ не существуютъ органы молодого животнаго, какъ таковые, одинъ возлѣ другого, но что они развиваются лишь постепенно одинъ за другимъ. Если Вольфъ на основаніи этого думалъ, что развивающееся яйцо является совершенно неорганизованнымъ, что животное происходитъ изъ сырой воспроизводящей матеріи, то, отрицая на основаніи своихъ собственныхъ наблюденій теорію эволюціи, онъ впалъ здѣсь въ противуположную ошибку. И если эволюціонисты, принимая преформацію, основывались не на достовѣрныхъ наблюденіяхъ, то Вольфъ дѣлалъ то же самое, принимая за дѣйствующую причину развитія совершенно недоступную наблюденію «vis essentialis»,—жизненную силу, которая въ однихъ случаяхъ дѣйствовала такъ, въ другихъ—иначе. Тѣмъ не менѣе ученіе Вольфа, — теорія эпигенеза, — опиравшееся на положительныя наблюденія, одержало сначала надъ теоріей преформаціи побѣду.

Въ настоящее время не возникаетъ уже вопросовъ о томъ, является-ли простота яйца кажущеюся въ томъ смыслѣ, какъ понимали эволюціонисты, и возникаетъ-ли сложность развитого животнаго заново въ томъ смыслѣ, какъ утверждали эпигенисты. Мы должны, несомнѣнно, признать въ яйцѣ матеріальныя зачатки возникающаго изъ него

животнаго и здѣсь мы являемся настоящими преформистами. Но, съ другой стороны, мы знаемъ, что путемъ образованія изъ одной клѣтки,—изъ оплодотвореннаго яйца,—многихъ клѣтокъ создается сложность, которая не существовала раньше (не была преформирована). Если, однако, и въ настоящее время еще возникаютъ споры, вродѣ спора между эволюціонистами и эпигенистами, то точки зрѣнія спорящихъ уже иныя, и прежнія названія надо примѣнять къ новымъ школамъ съ извѣстною осторожностью.

Можно представить себѣ два противуположныхъ случая. Во первыхъ, части, на которыя дѣлится яйцо при сегментаціи, могутъ быть не равнозначны, а совершенно различны; этимъ различіемъ обуславливается развитіе изъ нихъ различныхъ органовъ, и если-бы мы могли какія либо клѣтки передвинуть во время сегментаціи на другое мѣсто, то у развитого животнаго на этомъ мѣстѣ оказались бы и соотвѣтственные органы. Съ другой стороны, сегментаціонныя клѣтки могутъ быть равнозначны, и ихъ будущность можетъ опредѣляться исключительно ихъ положеніемъ; въ такомъ случаѣ при передвиженіи клѣтокъ въ другое мѣсто изъ нихъ должны развиваться уже не тѣ, а другіе органы.

Противъ перваго предположенія говорятъ факты, наблюдаемые при регенераціи. Когда изъ куска гидры, вырѣзаннаго возлѣ ея подошвы, развивается новая цѣлая гидра со ртомъ и щупальцами, то клѣтки этого куска производятъ нѣчто такое, чего при нормальныхъ условіяхъ они не производили. Слѣдовательно, заключающіеся въ нихъ зачатки не настолько спеціализированы, какъ предполагаетъ теорія; по меньшей мѣрѣ надо было бы принять, что въ клѣткахъ заключаются еще дополнительные зачатки, но въ пользу такого предположенія говоритъ лишь простота его. Противъ второго предположенія, находящагося въ полномъ соотвѣтствіи съ явленіями регенераціи, говоритъ дѣйствительно существующія различія между бластомерами, какъ будетъ видно изъ послѣдующаго изложенія. Такимъ образомъ, мы должны искать истину гдѣ нибудь по серединѣ. Во всякомъ случаѣ одно—несомнѣнно: не у всѣхъ видовъ отношенія бываютъ одинаковы!

Для рѣшенія вопросовъ о моментахъ, опредѣляющихъ собою ходъ развитія, мы имѣемъ два средства: во первыхъ,—точное наблюденіе нормальнаго хода развитія, и во вторыхъ,—искусственное измѣненіе этого процесса, опыты надъ «механикою развитія».

Оба пути приводятъ прежде всего къ весьма важному результату,—а именно, что въ оплодотворенномъ яйцѣ въ извѣстномъ смыслѣ уже обозначено положеніе будущаго зародыша, и что, стало быть, не всѣ части яйца между собою равнозначны. У телолецитальныхъ яицъ, съ полярнымъ расположеніемъ желтка, два полюса яйца уже ясно отличимы: полюсъ бѣдный желткомъ и полюсъ—богатый имъ. Въ другихъ яйцахъ, какъ напр., у ребровиковъ, одинъ изъ полюсовъ ясно обозначается ядромъ, лежащимъ эксцентрично въ наружномъ слоѣ протоплазмы. Такая полярность уже опредѣляетъ положеніе одной изъ осей тѣла будущаго животнаго, а именно (по большей части)—спинно-брюшной. Подобная полярность во многихъ случаяхъ наблюдается также и у яицъ, бѣдныхъ желткомъ. Такъ, для яицъ одного морского ежа изъ рода Strongylocentrotus доказано, что тонкій каналъ, проходящій черезъ студенистую оболочку яйца, соотвѣтствуетъ его животному полюсу (рис. 353 А). Можетъ быть, эта полярная дифференцировка свойственна не только яйцамъ, но и многимъ другимъ или даже всѣмъ клѣткамъ тѣла.

Положеніе второй оси яйца, черезъ которую проходитъ плоскость симметріи будущаго животнаго, въ неоплодотворенномъ яйцѣ въ нѣкоторыхъ случаяхъ еще не опредѣлено и опредѣляется лишь послѣ оплодотворенія. Наприм., въ яйцахъ морскихъ ежей и лягушки направленіе плоскости перваго дѣленія опредѣляется совмѣстно съ осью яйца линіей, перпендикулярной къ пути, по которому проникъ въ яйцо сперматозоидъ; эта первая плоскость дѣленія представляетъ въ то же время плоскость симметріи, дѣлящую тѣло зародыша на правую и лѣвую половины. Есть, однако, и такія яйца, въ которыхъ плоскость симметріи зародыша опредѣлена уже съ самаго начала. Такъ, яйца нѣкоторыхъ головоногихъ и нѣкоторыхъ насѣкомыхъ ясно двусимметричны, при чемъ симметрія ихъ соотвѣтствуетъ симметріи зародыша. Точно опредѣлено положеніе продольной оси тѣла также и въ птичьихъ яйцахъ: продольная ось здѣсь всегда перпендикулярна къ линіи,

соединяющей тупой конецъ яйца съ острымъ, при чемъ тупой конецъ соотвѣтствуетъ правой сторонѣ тѣла зародыша.

Сказаннымъ далеко не исчерпывается отношеніе между организаціей яйца и обра-

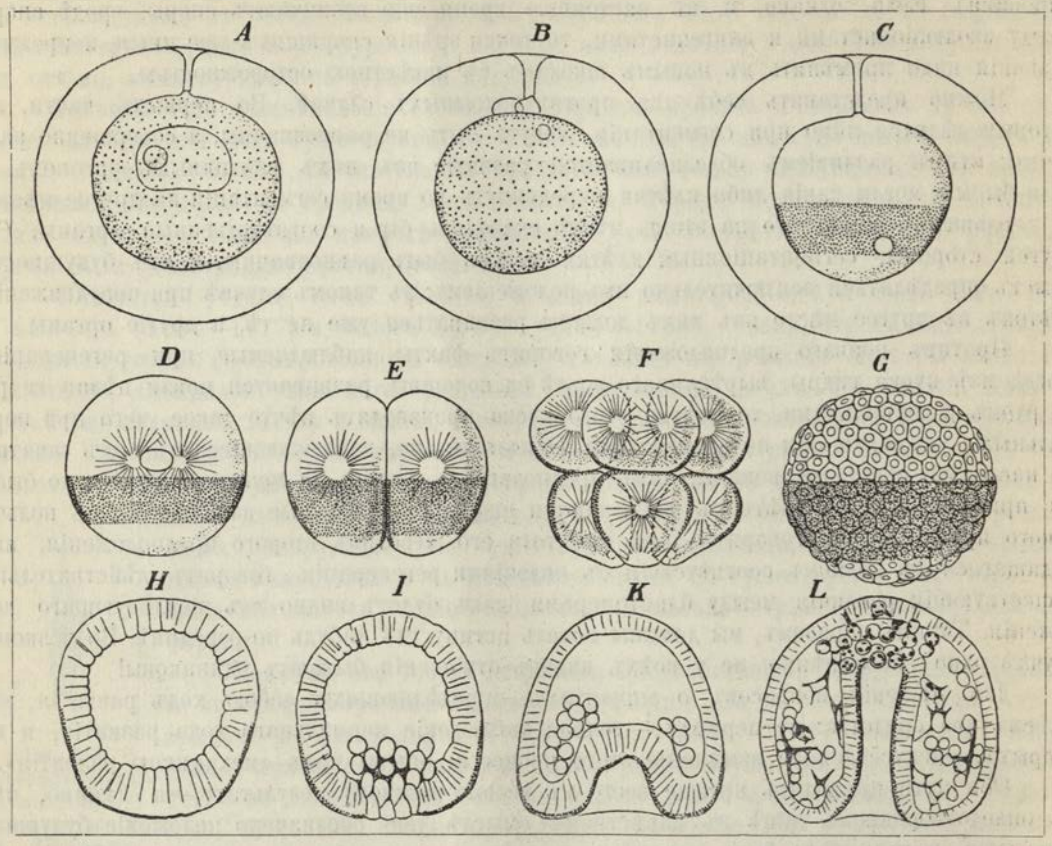


Рис. 353. Стадіи развитія Strogylocentrotus lividus Lam. до стадіи гаструлы. *A* незрѣлое яйцо, *B* яйцо послѣ выдѣленія руководящихъ тѣлецъ, *C* оплодотворенное яйцо (*A—C* съ студенистою оболочкою, которая на слѣдующихъ стадіяхъ удалена). *D—F* сегментація, *G* и *H* бластула снаружи и въ разрѣзѣ. *I* вростаніе мезенхимы, *K* начало впячиванія. *L* гаструла. Красный пигментъ обозначенъ пунктиромъ. По Бовери.

зованіемъ формы зародыша. Мы имѣемъ примѣры, когда на оплодотворенномъ яйцѣ ясно замѣтно, какой изъ органовъ разовьется изъ даннаго мѣста яйца: мы отличаемъ ясно очерченные органообразовательные зародышевые участки. Одинъ изъ лучшихъ примѣровъ этого представляетъ яйцо морского ежа Strongylocentrotus lividus Lam. (рис. 353). У еще незрѣлаго яйца, взятаго изъ яичника (A), ось котораго, какъ было говорено, опредѣляется каналомъ въ яйцевой оболочкѣ, замѣчается красноватая пигментація, зависящая отъ окрашенныхъ зернышекъ, равномѣрно распредѣленныхъ по поверхности яйца. Послѣ оплодотворенія этотъ пигментъ собирается въ поясъ (рис. 353 C) въ растительной половинѣ яйца, при чемъ самъ

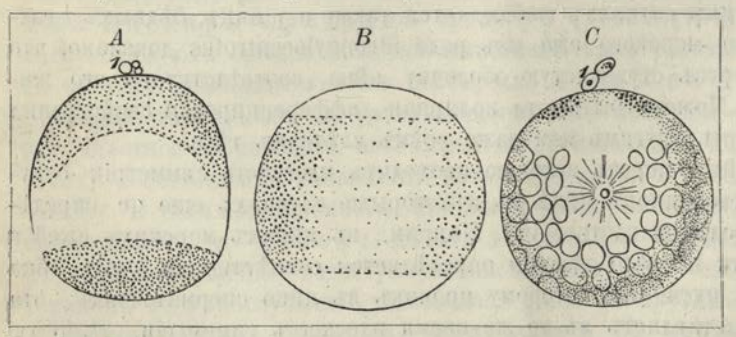


Рис. 354. Яйца съ уже обозначенными органообразовательными участками. *A* Myzostoma, *B* Dentalium, *C* Neritina. По Дришу, Уильсону и Блохману.

растительный полюсъ остается отъ пигмента свободнымъ. Съ дальнѣйшимъ развитіемъ изъ трехъ, обозначившихся такимъ образомъ поясовъ возникаютъ три первыхъ органа личинки (I—L): животная непигментированная половина яйца становится эктодермомъ, пигментированный поясъ—первичнымъ энтодермомъ, а свѣтлое поле на растительномъ полюсѣ — первичною мезенхимой, изъ которой развивается, напр., скелетъ личинки. Пигментъ самъ по себѣ ни коимъ образомъ не имѣетъ при этомъ опредѣляющаго значенія; но, благодаря ему, дѣлается замѣтною организація яйцевой плазмы, въ формѣ, вѣроятно, слоистости, о существованіи которой у яицъ безъ пигмента можно только заключать на основаніи опытовъ. Подобную дифференцировку въ окраскѣ мы находимъ у оплодотворенныхъ яицъ нѣкоторыхъ кольчатыхъ червей (Chaetopterus, Myzostoma, рис. 354 A), моллюсковъ (Dentalium, рис. 354 B, Physa, Planorbis) и асцидій (Cynthia), и всегда при нормальномъ развитіи изъ различно окрашенныхъ участковъ яйца возникаютъ опредѣленные органы.

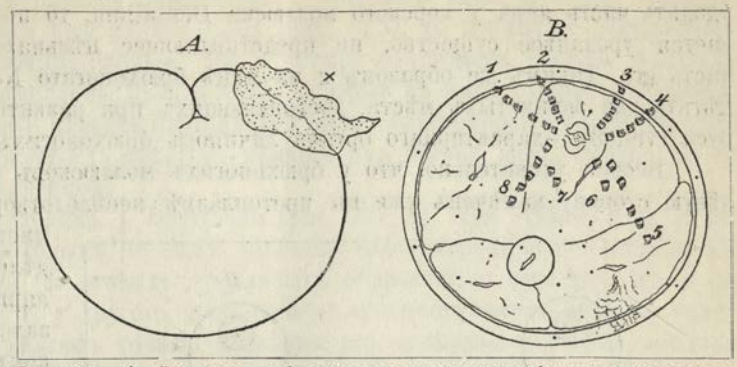


Рис. 355. *A* яйцо одного ребровика въ началѣ раздѣленія на два бластомера, изъ которыхъ одинъ поврежденъ въ пунктѣ, обозначенномъ ×. *B* личинка, развившаяся изъ этого поврежденнаго яйца; мерцательныя ребра *6* и *7* разрушены. По Фишелю.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ—по крайней мѣрѣ относительно опредѣленныхъ участковъ яицъ—мы можемъ напередъ сказать, какія части зародыша изъ нихъ разовьются. Отдѣльные участки протоплазмы у яицъ нѣкоторыхъ медузъ (напр., у Geryonia) имѣютъ различный видъ, и одинъ изъ нихъ даетъ начало эктодерму, другой энтодерму, третій студенистой массѣ зонтика. Если у оплодотвореннаго, но еще не сегментировавшагося яйца какого нибудь ребровика сдѣлать вырѣзку въ протоплазмѣ возлѣ животнаго полюса, то соотвѣтственный зародышъ при нормальномъ развитіи остальнаго тѣла бываетъ частью

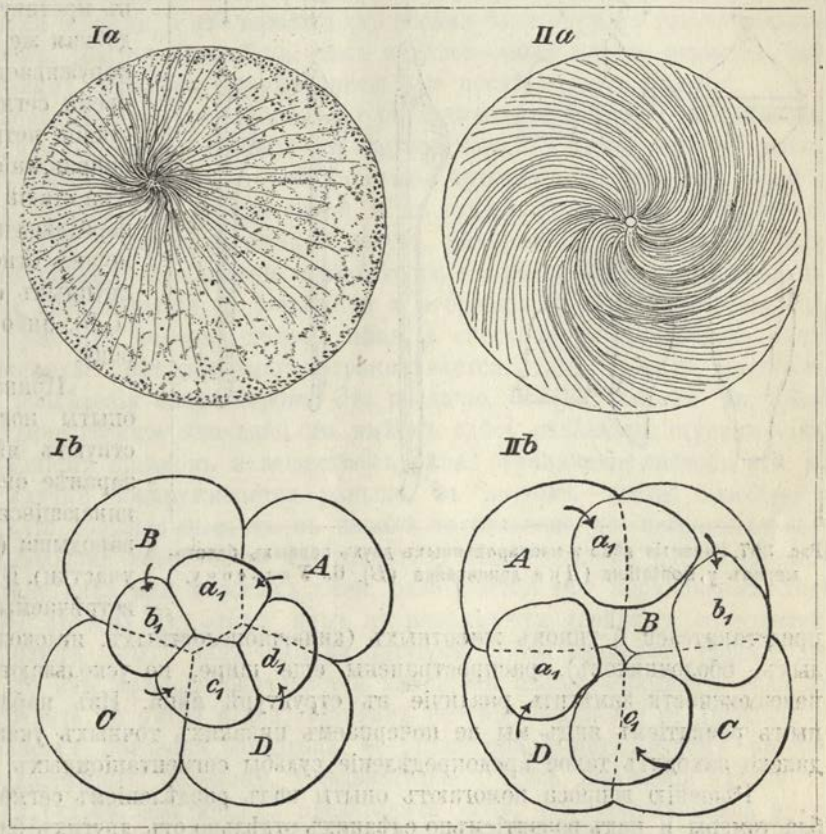


Рис. 356. Лучистость въ протоплазмѣ при полярномъ дѣленіи (*a*) и стадія восьми бластомеровъ (*b*) брюхоногихъ моллюсковъ съ лѣвымъ (*I*, Physa) и съ правымъ (*II*, Limax) завиткомъ. По Костанеки и Зидлеки, Крамптону, Марку и Майзенгеймеру.

или вполнѣ лишенъ одного или нѣкоторыхъ характерныхъ для ребровиковъ мерцательныхъ реберъ (рис. 355); нѣтъ никакого сомнѣнія, что поврежденная часть протоплазмы представляла именно матеріалъ для образованія этихъ реберъ. Если подобнымъ же образомъ удалить часть яйца у морского моллюска Dentalium, то послѣ оплодотворенія его развивается уродливое существо, не представляющее цѣльнаго зародыша, а скорѣе только часть его. Такимъ же образомъ и на яйцѣ брюхоногаго Neritina (рис. 354 C) можно замѣтить два зернистыхъ мѣста, доставляющихъ при развитіи матеріалъ для клѣтокъ паруса (velum),—характернаго органа личинокъ брюхоногихъ.

Весьма удивительно, что у брюхоногихъ моллюсковъ завитокъ тѣла въ правую или лѣвую сторону намѣченъ уже въ протоплазмѣ неоплодотвореннаго яйца. Сравненіе лучистости въ протоплазмѣ во время дѣленія ядра при образованіи полярныхъ тѣлецъ (рис. 356) показало, что у Physa (I a), съ завиткомъ въ лѣвую сторону, и у слизня Limax (II a), который по положенію дыхальца и порошицы на правой сторонѣ тѣла относится къ формамъ съ завиткомъ въ правую сторону,—лучи фигуры изгибаются въ противуположныя стороны. Подобная же противуположность обнаруживается у этихъ формъ и во время сегментаціи,—а именно на стадіи четырехъ бластомеровъ—направленіемъ ядерныхъ веретенъ, а на стадіи восьми бластомеровъ—передвиженіемъ мелкихъ бластомеровъ относительно своихъ болѣе крупныхъ сестеръ либо въ лѣвую (I b), либо въ правую (II b) сторону.

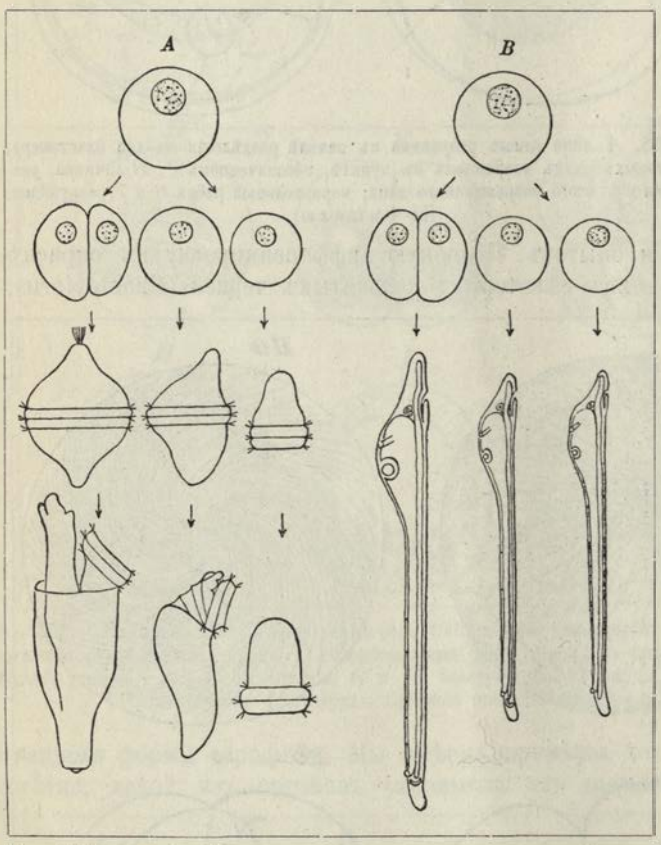


Рис. 357. Развитіе яйца и изолированныхъ двухъ первыхъ бластомеровъ у Dentalium (*A*) и ланцетника (*B*). По Уильсону.

Приводимые наблюденія и опыты показываютъ, что существуютъ яйца, въ которыхъ уже заранѣе опредѣлены участки, развивающіеся въ главнѣйшіе органы зародыша (органообразовательные участки). Вѣроятно, эти отношенія, встрѣчаемыя нами у отдѣльныхъ представителей 5 типовъ животныхъ (кишечнополостныхъ, иглокожихъ, червей, мягкотѣлыхъ, оболочниковъ), распространены еще шире, но ускользаютъ отъ насъ, благодаря невозможности замѣтить различіе въ структурѣ яйца. Изъ наблюденій надъ нормальнымъ развитіемъ яицъ мы не почерпаемъ никакихъ точныхъ указаній на то, на сколько далеко заходитъ такое предопредѣленіе судьбы сегментаціонныхъ клѣтокъ.

Рѣшенію вопроса помогаютъ опыты надъ раздѣленіемъ сегментирующагося яйца на бластомеры и надъ развитіемъпо слѣднихъ отдѣльно отъ другихъ бластомеровъ. Я приведу здѣсь лишь нѣкоторые изъ этихъ опытовъ. Первые два бластомера ланцетника, отдѣленные другъ отъ друга (рис. 357 B), продолжаютъ развиваться, какъ цѣлое яйцо, и даютъ начало полной, но болѣе мелкой личинкѣ. Раздѣленные первые четыре бластомера ланцетника сегментируются также, какъ цѣлое яйцо, но—иногда и какъ четверть яйца; изъ нихъ развивается бластула и гаструла другой величины, но въ высшей степени

рѣдко—личинка. Раздѣленные первые восемь бластомеровъ уже не сегментируются, какъ цѣлое яйцо, и изъ нихъ никогда не развивается гаструла. То же наблюдалось и на яйцахъ морскихъ ежей. Слѣдовательно, по мѣрѣ сегментаціи происходитъ спеціализація клѣтокъ. Если мы примемъ въ яйцахъ ланцетника и морскихъ ежей строеніе, подобное вышеописанному строенію яицъ Strongylocentrotus (рис. 353), то пониманіе результатовъ приведенныхъ опытовъ облегчается: первые два и четыре бластомера должны заключать въ себѣ всѣ три участка протоплазмы цѣлаго яйца, которые въ нихъ сходнымъ образомъ расположены; послѣ же третьяго дѣленія протоплазма между бластомерами распредѣляется не одинаково, и поэтому возможность развитія каждаго изъ восьми бластомеровъ въ отдѣльности оказывается ограниченной.

Совершенно иное мы находимъ у Dentalium (рис. 357 А). При отдѣленіи другъ отъ друга двухъ первыхъ неодинаковыхъ по своей величинѣ бластомеровъ получаются не двѣ карликовыхъ личинки, но два различныхъ уродливыхъ образованія: одно изъ нихъ обладаетъ тѣмъ, что отсутствуетъ у другого, и въ общемъ они составляютъ какъ бы одного зародыша, хотя и не представляютъ точныя половины его, а каждое является самостоятельно округленнымъ цѣлымъ.—Сравнимъ съ этимъ развитіе бластомеровъ у ребровиковъ. Здѣсь три первыя борозды проходятъ отъ животнаго полюса къ растительному, и только четвертая располагается къ нимъ перпендикулярно. Если раздѣлить два первыхъ бластомера, то получаются половинчатые зародыши съ четырьмя мерцательными ребрами каждый; они содержатъ въ себѣ, однако, кишечную полость и со стороны плоскости дѣленія обрастаются эктодермомъ. Изъ каждаго изъ четырехъ бластомеровъ развивается четверть зародыша только съ двумя ребрами, а изъ каждаго изъ восьми бластомеровъ только восьмая часть съ однимъ ребромъ. Какъ у Dentalium, такъ и здѣсь—возможность развитія бластомеровъ является, такимъ образомъ, ограниченною уже послѣ перваго дѣленія.

Уже эти опыты показываютъ, что отношенія у различныхъ животныхъ неодинаковы. Первые два изолированные бластомера ланцетника или морского ежа даютъ нѣчто большее, чѣмъ при нормальномъ развитіи яйца; но уже на стадіи четырехъ бластомеровъ возможность ихъ къ развитію оказывается ограниченной, а на стадіи восьми бластомеровъ она очень незначительна. Также у морскихъ ежей и медузъ, начиная со стадіи восьми бластомеровъ, происходитъ сильное ограниченіе возможности къ развитію и наступаетъ постепенно возрастающая спеціализація. У Dentalium и ребровиковъ соотвѣтственная спеціализація возникаетъ уже при первомъ дѣленіи яйца, а способность производить нѣчто большее, чѣмъ опредѣленную часть зародыша, ограничивается, такъ сказать, затягиваніемъ раны на мѣстѣ раздѣленія бластомеровъ. Это различіе, однако, имѣетъ не принципіальное, а лишь количественное значеніе: мы имѣемъ здѣсь отдѣльныя ступени зависимости между образованіемъ органовъ и веществомъ яйца; ограниченіе способности къ развитію въ одномъ случаѣ обнаруживается раньше, въ другомъ—позже; способность развивать изъ себя нѣчто большее бываетъ въ началѣ то большою, то незначительною.

Почему, однако, бо̀льшая способность къ развитію, заложенная въ двухъ первыхъ бластомерахъ яицъ ланцетника или морскихъ ежей, оказывается при нормальномъ ходѣ развитія ограниченною? Почему изъ этихъ яицъ не развивается двойныхъ зародышей? Это объясняетъ намъ одинъ опытъ надъ яйцами лягушки. Если раздѣлить первые два бластомера ея яйца, то изъ каждаго развивается маленькій цѣлый зародышъ; если же одинъ бластомеръ умертвить нагрѣтой иглой, оставивъ его въ соединеніи съ другимъ, то изъ послѣдняго развивается половина зародыша, но позже она можетъ путемъ регенераціи возстановить недостающую половину. Слѣдовательно, здѣсь положеніе клѣтки въ цѣломъ опредѣляетъ ея судьбу. Мы можемъ представить себѣ, что, соприкасаясь другъ съ другомъ, бластомеры препятствуютъ передвиженію различныхъ веществъ яйца,—передвиженію, которое происходитъ при раздѣленіи бластомеровъ и ихъ округленіи. Въ послѣднемъ случаѣ бластомеры снова пріобрѣтаютъ симметричную организацію, находясь же въ соединеніи другъ съ другомъ они остаются несимметричными.

Такимъ образомъ, при развитіи зародыша дѣйствуютъ внутреннія особенности

отдѣльныхъ бластомеровъ, и одновременно различные бластомеры вліяютъ другъ на друга. Эти два принципа не исключаютъ другъ друга, но могутъ дѣйствовать рядомъ. Послѣдній факторъ можетъ имѣть то большее, то меньшее значеніе. Наоборотъ, внутреннія особенности,—внутренняя опредѣленность, преформированная организація яйца,—оказываетъ главное вліяніе на выработку специфическаго характера зародыша, и въ нѣкоторыхъ случаяхъ только ее одну и приходится принимать во вниманіе при развитіи животнаго.

Какимъ образомъ это вліяніе строенія протоплазмы яйца на развитіе зародыша согласить съ тѣмъ фактомъ, что носителемъ наслѣдственности является не протоплазма, а ядро? Если, далѣе, уже на неоплодотворенномъ яйцѣ обозначаются органообразовательные участки, то гдѣ же вліяніе на развитіе отцовскаго ядра?

Прежде всего слѣдуетъ отмѣтить, что въ яйцевой протоплазмѣ преформированы только наиболѣе примитивныя особенности, свойственныя всѣмъ родственнымъ формамъ. Но и эта преформація можетъ зависѣть отъ яйцевого ядра (а у неоплодотворенныхъ яицъ—исключительно отъ него)! Мы имѣемъ даже нѣкоторыя опредѣленныя указанія на то, что она вырабатывается подъ вліяніемъ зрѣлаго яйцевого ядра: такъ, яйцо Strongylocentrotus до созрѣванія равномѣрно пигментировано, а при отдѣленіи полярныхъ клѣтокъ пигментъ стягивается въ одинъ поясъ; точно также въ яйцахъ Myzostoma три различно окрашенныхъ пояса выдѣляются только послѣ созрѣванія. Перестройка можетъ подготовляться тѣмъ, что во время роста овоциты хроматинъ изъ ядра переходитъ въ протоплазму яйца и вліяетъ на нее. Перераспредѣленіе протоплазмы въ яйцахъ асцидіи Cynthia наступаетъ даже послѣ оплодотворенія; но проникновеніе сперматозоида въ яйцо здѣсь, быть можетъ сообщаетъ также толчекъ къ нему; во всякомъ случаѣ лишь послѣ проникновенія сперматозоида въ протоплазмѣ яйца начинается быстрое теченіе, приводящее къ новому распредѣленію ея. Такъ какъ при нормальныхъ условіяхъ ядра яйца и сперматозоида принадлежатъ къ одному и тому же виду животнаго или—при образованіи помѣсей—къ родственнымъ видамъ, то характеръ новаго существа въ обоихъ ядрахъ очерченъ въ общихъ чертахъ одинаково. Вліяніе на отдѣльные признаки при дальнѣйшемъ развитіи исходитъ отъ обоихъ уже коньюгировавшихъ ядеръ и ихъ потомковъ.

Какъ происходитъ это вліяніе, каковы взаимныя отношенія между ядромъ и протоплазмою,—мы не знаемъ. Довольно вѣроятно, однако, что часть хроматина переходитъ изъ ядра въ протоплазму и такимъ образомъ вліяетъ на нее. Главный вопросъ заключается здѣсь въ томъ, почему находящіеся въ ядрахъ зачатки становятся активными лишь въ опредѣленныхъ мѣстахъ,—почему, напримѣръ, при унаслѣдованіи отъ отца бѣлой пряди волосъ она вырастаетъ у сына на томъ же самомъ мѣстѣ головы. Нѣкоторые ученые полагаютъ, что во время сегментаціи, при дѣленіи ядеръ, отдѣльные зачатки распредѣляются по различнымъ клѣткамъ и, благодаря этому, получаются неодинаковыя клѣтки, съ неравномѣрнымъ распредѣленіемъ между ними хроматина. Но, какъ мы видѣли, сущность митотическаго дѣленія заключается какъ разъ въ томъ, чтобы раздѣлить хроматинъ точно пополамъ на одинаковыя части. Намъ извѣстны неравнозначныя дѣленія,—а именно редукціонныя дѣленія при созрѣваніи яйца и сперматозоида. Но, съ одной стороны, при этомъ дочернія ядра получаютъ полный ассортиментъ (гарнитуръ) соотвѣтственныхъ хромозомъ, — хотя и различнаго происхожденія,—съ другой стороны, митозы во время сегментаціи совсѣмъ не имѣютъ характерныхъ особенностей дѣленій при созрѣваніи половыхъ клѣтокъ. Кромѣ того противъ такого распредѣленія хроматина говорятъ явленія регенераціи. Вѣроятнѣе предположить, что не только ядро вліяетъ на протоплазму, но и протоплазма—на ядро. Если ядро попадаетъ въ спеціализированную протоплазму, то при нормальномъ ходѣ развитія въ немъ становятся активными лишь опредѣленные зачатки, которые и дѣйствуютъ на протоплазму, въ то время какъ другіе зачатки остаются въ скрытомъ состояніи, или даже совершенно исчезаютъ. Но это только гипотеза. Все, что мы знаемъ относительно матеріальныхъ причинъ особенностей клѣтокъ, мы выводимъ пока изъ дѣйствія этихъ причинъ. Болѣе удачные объекты изслѣдованія,

искусная постановка вопроса и удачно поставленные опыты могутъ пролить свѣтъ еще на тѣ пункты, пониманіе которыхъ лежитъ въ настоящее время за предѣлами нашихъ знаній.

3. Метаморфозъ и сокращеніе развитія.

Въ то время какъ при почкованіи или при размноженіи дѣленіемъ масса клѣтокъ, изъ которой развивается новое животное, превращается въ него безъ уклоненій хода развитія въ сторону,—развитіе животнаго изъ яйца лишь въ рѣдкихъ случаяхъ происходитъ, такъ сказать, прямолинейно, безъ отклоненій. Почти всегда при развитіи возникаютъ органы, потомъ атрофирующіеся и не существующіе у развитого животнаго, и почти всегда молодое животное пріобрѣтаетъ форму, болѣе или менѣе отличную отъ формы взрослаго. Уклоненія развитія въ сторону хорошо замѣтны тогда, когда вылупляющееся изъ яйца молодое животное превращается въ развитое только послѣ полнаго или частичнаго измѣненія своихъ наружныхъ и внутреннихъ органовъ: напр., изъ яйца лягушки выходитъ хвостатый, дышащій жабрами, безногій и не имѣющій легкихъ головастикъ, который, превращаясь въ лягушку, развиваетъ недостающія у него органы и теряетъ личиночные—жаберный аппаратъ и хвостъ. Такія измѣненія послѣ выхода изъ яйца — или, какъ говорится, послѣ вылупленія, — вообще называются метаморфозомъ (превращеніями). Менѣе замѣтны уклоненія въ развитіи, когда молодое существо по вылупленіи уже походитъ во всѣхъ существенныхъ отношеніяхъ на своихъ родителей. Но и тогда часто бываютъ отклоненія у зародыша. Напр., у высшихъ позвоночныхъ, — у ящерообразныхъ и млекопитающихъ,—яйцо оставляется на стадіи, которая обладаетъ уже всѣми признаками вида и походитъ на родителей,—но само развитіе въ яйцѣ происходитъ не прямо: закладываются личиночные органы, затѣмъ снова атрофирующіеся, каковы жаберные карманы и жаберные сосуды, или — аллантоисъ, служащій органомъ дыханія или питанія у зародыша, или, наконецъ,—хвостъ у человѣка. Подобныя отклоненія при эмбріональномъ развитіи вполнѣ правильно называть также метаморфозомъ и отличать эмбріональный метаморфозъ отъ личиночнаго.

Личиночный метаморфозъ распространенъ особенно тамъ, гдѣ молодое существо остается въ яйцѣ лишь короткое время и затѣмъ оставляетъ его на сравнительно мало развитой стадіи. Наоборотъ, эмбріональный метаморфозъ наиболѣе выраженъ тамъ, гдѣ развитіе зародыша, благодаря болѣе обильному питанію его, можетъ продолжаться до болѣе позднихъ стадій,—напр., въ крупныхъ яйцахъ, богатыхъ питательнымъ желткомъ, какъ у головоногихъ или птицъ,—или тамъ, гдѣ зародышъ получаетъ пищу отъ матери, какъ у млекопитающихъ. Но оба рода метаморфоза могутъ встрѣчаться и рядомъ въ развитіи одного и того же животнаго; напр., у зародышей жука-водолюба и другихъ насѣкомыхъ на брюшкѣ закладываются конечности (рис. 47, стр. 78), атрофирующіяся до вылупленія личинки,—это—эмбріональный метаморфозъ,—а личинка, отличающаяся отъ развитого животнаго по общей своей формѣ и въ особенности полнымъ отсутствіемъ крыльевъ, должна для превращенія въ жука проходить такъ называемую стадію куколки,—это—личиночный метаморфозъ.

Эмбріональный метаморфозъ совсѣмъ не бросается такъ въ глаза, какъ личиночный. Молодыя личинки должны сами заботиться о себѣ и приспособляться къ существующимъ условіямъ; ихъ органы движенія, органы чувствъ, ротовыя части должны быть развиты съ самаго начала для того, чтобы онѣ могли отыскивать свою пищу, поглощать ее и избѣгать своихъ враговъ. Напр., у трохофоры такими органами являются мерцательные пояски, теменная пластинка съ султаномъ мерцательныхъ волосковъ и простые личиночные глаза (рис. 60, стр. 89). Свободнодвижущіяся личиночныя стадіи очень часто представляютъ повтореніе формъ предковъ, являясь болѣе простыми и поэтому при развитіи ранѣе достижимыми ступенями организаціи, чѣмъ совершенная форма родителей; такова, напр., рыбообразная форма головастика. Но, съ другой стороны, могутъ создаваться и совершенно новыя личиночныя стадіи, или вновь возникающія особенности личинокъ—

маскировать и сглаживать унаслѣдованные признаки ихъ, какъ напр., у личинки ракообразныхъ, науплиуса. О послѣднемъ мы говорили раньше (стр. 96). Наоборотъ, при прохожденіи личиночной стадіи въ яйцѣ, ея спеціальные органы становятся ненужными, и въ тѣхъ случаяхъ, когда личиночная форма соотвѣтствуетъ одной изъ формъ предковъ, эти органы часто даже исчезаютъ. Такимъ путемъ развитіе становится укороченнымъ. Какъ желтокъ, содѣйствующій сокращенію развитія, такъ и само сокращенное развитіе суть явленія вторичныя. Если при такомъ сокращенномъ развитіи у зародыша, тѣмъ не менѣе, возникаютъ такіе органы, какъ органы движенія или органы чувствъ, то они не могутъ представлять приспособленій къ условіямъ жизни личинки,—къ отыскиванію, скажемъ, пищи,—и вѣрнѣе, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ признаками болѣе раннихъ предковъ. Такъ, зачатки брюшныхъ конечностей у зародыша водолюба, весьма вѣроятно, указываютъ на то, что шестиногіе жуки, какъ и вообще насѣкомыя, происходятъ отъ многоногихъ предковъ; наоборотъ, съ гораздо меньшимъ вѣроятіемъ личинку этого жука можно принимать за форму болѣе позднихъ предковъ.

Богатство желтка или питаніе зародыша на счетъ матери ведутъ къ сокращенію развитія въ двоякомъ видѣ: во-первыхъ,—въ видѣ ускоренія его, во вторыхъ,—въ видѣ уничтоженія личиночныхъ стадій. Ускореніе хода развитія можно объяснять себѣ тѣмъ, что личинка на отыскиваніе пищи затрачиваетъ довольно много силъ, зародышъ же въ яйцѣ, богатомъ питательнымъ желткомъ, получаетъ пищу безъ одновременной выработки энергіи на добычу ея. Сокращеніе развитія въ формѣ уничтоженія отклоненій его въ стороны представляетъ очень много примѣровъ.

У большинства иглокожихъ яйца—мелкія, и вылупляющіяся изъ нихъ двусторонне-симметричныя свободно-плавающія личинки очень рѣзко отличаются отъ лучисто-симметричныхъ взрослыхъ животныхъ; только у немногихъ видовъ, съ яйцами, богатыми желткомъ, развитіе происходитъ прямо. Въ то время какъ у большей части морскихъ ежей яйца имѣютъ 0,1—0,13 м.м. въ поперечникѣ, у Hemiaster cavernosus Phil. они имѣютъ почти 1 м.м., т. е. въ 400—500 разъ большую массу, а у Stereocidaris nutrix Thoms. даже—до 2 м.м. или въ 2000 разъ большую массу, — и у обоихъ этихъ ежей личиночныя формы выпали, и развитіе приводитъ прямо къ выходу изъ яйца молодого ежа. Тѣ же отношенія мы находимъ у морскихъ кубышекъ, — напр., у видовъ Cucumaria съ яйцами въ 1 м.м. въ діаметрѣ (C. laevigata Verrill, glacialis Ljg.), въ то время какъ у большей части морскихъ кубышекъ, яйца которыхъ имѣютъ лишь 0,1 м.м. въ діаметрѣ, существуетъ отлично выраженный личиночный метаморфозъ. Крайне интересно, что оба рода этихъ отношеній могутъ существовать и у одного и того же вида животнаго. Такъ, изъ богатыхъ желткомъ яицъ щетинконогаго червя Nereis dumerilii Aud. M. E. прямо развивается новый червь, а изъ бѣдныхъ желткомъ яицъ относящейся къ этому виду формы Heteronereis (ср. раньше—стр. 454) выходитъ трохофора, проходящая личиночный метаморфозъ.—Въ то время какъ у моллюсковъ изъ яицъ выходитъ вообще трохофора или происшедшая изъ нея личиночная форма—велигеръ (парусникъ), въ необыкновенно богатыхъ желткомъ яйцахъ головоногихъ моллюсковъ (у Eledone они достигаютъ, напр., до 15 м.м. въ длину) всякій слѣдъ личиночныхъ стадій исчезъ.

Весьма поучительно уменьшеніе продолжительности и сложности личиночнаго метаморфоза у десятиногихъ раковъ. Лишь очень немногіе изъ нихъ начинаютъ свою индивидуальную жизнь въ формѣ личинки науплиуса, столь распространеннаго у низшихъ ракообразныхъ. Сюда относится Penaeus, яйца котораго имѣютъ только $^1/_4$ м.м. въ поперечникѣ. Здѣсь метаморфозъ ведетъ отъ науплиуса (рис. 358, A) ко второй личиночной формѣ,—zoёa (C); за нею слѣдуетъ еще мизидная стадія (Mysis—одинъ изъ представителей расщепленогихъ раковъ, Schizopoda) съ расщепленными ногами (D), и только послѣ того образуется форма, напоминающая взрослаго рака. У большинства десятиногихъ раковъ яйца—крупнѣе, а ракъ вылупляется на стадіи zoёa. У омара, имѣющаго яйца въ 1,9 м.м. въ діаметрѣ, стадія zoёa выпадаетъ, и личинка оставляетъ яйцо на мизидной стадіи. Наконецъ, у нашего рѣчного рака, у котораго діаметръ яицъ достигаетъ почти

3 м.м., личиночный метаморфозъ совершенно отсутствуетъ; вылупляющееся молодое животное обладаетъ на груди не расщепленными, какъ мизидная стадія, а одновѣтвистыми

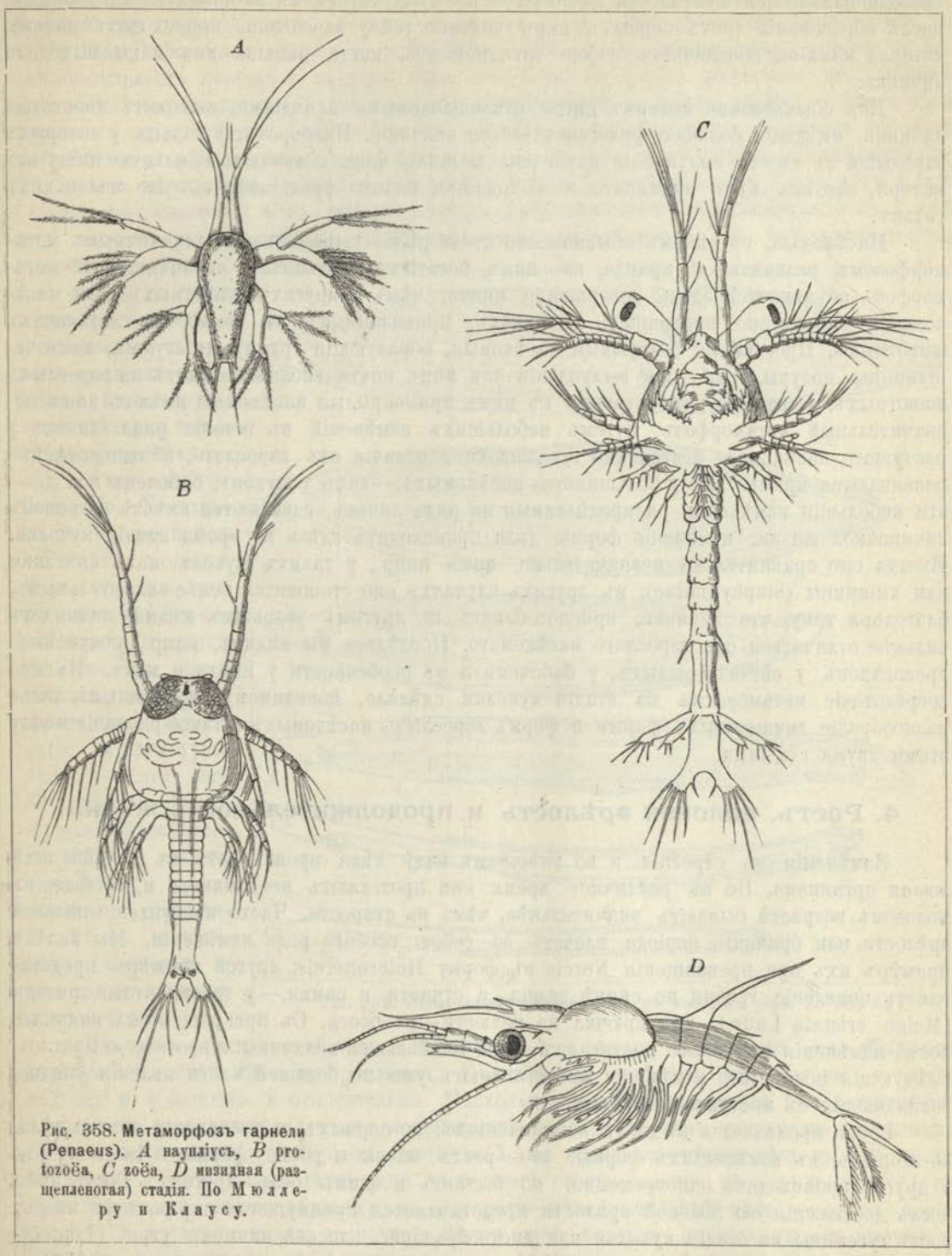


Рис. 358. Метаморфозъ гарнели (Penaeus). *A* науплiусъ, *B* protozoëa, *C* zoëa, *D* мизидная (разщепленогая) стадія. По Мюллеру и Клаусу.

конечностями, какъ взрослый ракъ (рис. 351). Продолжительный личиночный метаморфозъ, какъ то наблюдается кромѣ Penaeus еще у Lucifer, здѣсь представляетъ первичное явленіе, а сокращеніе его—вторичное; въ послѣднемъ случаѣ большая или меньшая часть

личиночнаго метаморфоза отодвигается въ эмбріональный періодъ, который удлинняется. Это доказывается тѣмъ, что въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ нѣтъ стадіи науплiуса въ формѣ свободноплавающей шестиногой личинки,—она существуетъ въ эмбріональномъ развитіи: послѣ образованія трехъ первыхъ паръ конечностей у зародыша, происходитъ линька, которая какъ-бы обозначаетъ собою тотъ моментъ, когда раньше изъ яйца выходила личинка.

Изъ обыкновенно мелкихъ яицъ, откладываемыхъ асцидіями, выходятъ хвостатыя личинки, имѣющія большое филогенетическое значеніе. Наоборотъ, у сальпъ, у которыхъ зародыши до своего вылупленія изъ очень мелкихъ яицъ получаютъ обильную пищу отъ матери, совсѣмъ нѣтъ личинокъ, и выходящая молодь представляетъ уже маленькихъ сальпъ.

Насѣкомыя, съ своимъ обыкновенно столь рѣзко выраженнымъ личиночнымъ метаморфозомъ, развиваются, правда, изъ яицъ, богатыхъ желткомъ, — но личиночный метаморфозъ объясняется здѣсь совершенно иначе, чѣмъ у другихъ животныхъ. Для насѣкомыхъ характерно превращеніе личинокъ, привязанныхъ къ землѣ, въ летающихъ животныхъ. Простѣйшія безкрылыя насѣкомыя, образующія группу Apterygota, какъ чешуйницы, подуры и др., при вылупленіи изъ яицъ почти вполнѣ походятъ на взрослыхъ животныхъ. Ближе другихъ стоящія къ нимъ прямокрылыя насѣкомыя имѣютъ лишь незначительный метаморфозъ: путемъ небольшихъ измѣненій въ теченіе ряда линекъ у растущаго насѣкомаго постепенно сглаживаются отличія отъ взрослаго, и одновременно развиваются крылья. Но у большинства насѣкомыхъ,—какъ у жуковъ, бабочекъ и т. д.,— эти небольшія измѣненія, распредѣленныя на рядъ линекъ, сдвигаются вмѣстѣ на конецъ личиночной жизни; измѣненіе формы тѣла происходитъ здѣсь во время стадіи куколки. Иногда оно сравнительно незначительно, какъ напр., у такихъ жуковъ, какъ свѣтляки или хищницы (Staphylinidae); въ другихъ случаяхъ оно становится болѣе значительнымъ, благодаря тому, что личинка, приспособляясь къ другимъ условіямъ жизни, начинаетъ сильнѣе отличаться отъ взрослаго насѣкомаго. Послѣднее мы видимъ, напр., у жуковъ— дровосѣковъ, у сѣтчатокрылыхъ, у бабочекъ и въ особенности у пчелъ и мухъ. Именно сосредоточіе метаморфоза на стадіи куколки сдѣлало, повидимому, возможнымъ такое разнообразіе личиночныхъ формъ и формъ взрослыхъ насѣкомыхъ и такое различіе между этими двумя стадіями.

4. Ростъ, половая зрѣлость и продолжительность жизни.

Измѣненія въ строеніи и во внѣшнемъ видѣ тѣла происходятъ въ теченіе всей жизни организма. Но въ различное время они протекаютъ неодинаково и, вообще, въ молодомъ возрастѣ бываютъ значительнѣе, чѣмъ въ старости. Часто наступленіе половой зрѣлости или брачнаго періода влечетъ за собою особаго рода измѣненія. Мы видѣли примѣръ ихъ при превращеніи Nereis въ форму Heteronereis; другой примѣръ представляетъ появленіе гребня на спинѣ самца, а отчасти и самки,—у гребенчатаго тритона (Molge cristata Laur.), или крючка на челюсти—у лосося. Съ прекращеніемъ видимаго роста измѣненія животнаго достигаютъ своей наибольшей величины: животное «вырасло». Слѣдующія послѣ того измѣненія представляютъ уже по большей части явленія упадка, совпадающія съ наступленіемъ старости.

Ростъ проявляется въ двухъ направленіяхъ: во-первыхъ, въ увеличеніи объема тѣла, во-вторыхъ, въ измѣненіяхъ формы; это—ростъ массы и ростъ формы. Часто и тотъ и другой происходятъ одновременно, но бываетъ и одинъ безъ другого. Ростъ змѣи послѣ достиженія ею половой зрѣлости представляется преимущественно ростомъ массы; ростъ гусеницы на стадіи куколки или листообразной, плоской личинки угря (Leptocephalus brevirostris) при превращеніи въ молодого угря съ круглымъ тѣломъ (рис. 359),— причемъ въ обоихъ случаяхъ измѣненія происходятъ на счетъ составныхъ частей тѣла, и масса его уменьшается,—представляетъ, конечно, ростъ формы. При ростѣ массы

тѣло увеличивается на счетъ принимаемой пищи или воды; послѣдняя играетъ на первыхъ стадіяхъ развитія значительную роль: объемъ личинки лягушки, напр., не принимающей еще никакой пищи, больше объема ея яйца, и это увеличеніе происходитъ на счетъ воды, вбираемой яйцомъ въ себя. Разрастаніе идетъ обыкновенно вмѣстѣ съ послѣдовательнымъ дѣленіемъ клѣтокъ тѣла, и клѣтки взрослаго животнаго не бываютъ больше клѣтокъ молодого. Но въ немногихъ отдѣльныхъ случаяхъ дѣленіе клѣтокъ тѣла животнаго прекращается задолго до достиженія имъ полнаго роста, и такимъ образомъ дальнѣйшее его разрастаніе происходитъ путемъ увеличенія размѣровъ самихъ клѣтокъ. Это имѣетъ мѣсто, напр., у круглыхъ червей; у лошадиной аскариды, по Гольдшмидту, (Ascaris megalocephala Cloq.) передняя кишка, имѣющая объемъ приблизительно въ 7 куб. мм., состоитъ изъ 33 клѣтокъ, центральная нервная система — изъ 162, экскреторные органы—изъ 3, задняя кишка, ея губы и аппаратъ совокупительныхъ щетинокъ—каждый изъ немногихъ крупныхъ клѣтокъ; только въ средней кишкѣ клѣтки многочисленны. У только что появившейся на свѣтъ личинки Oxyuris органы, кромѣ эпителія средней кишки, состоятъ изъ того же числа клѣтокъ, что и у взрослаго животнаго; мускулатура, напр., — всего изъ 65 клѣтокъ. Также и у коловратокъ число клѣтокъ кишечника мышцъ и эпидермиса — постоянно. То же, повидимому, касается и аппендикулярій изъ оболочниковъ.

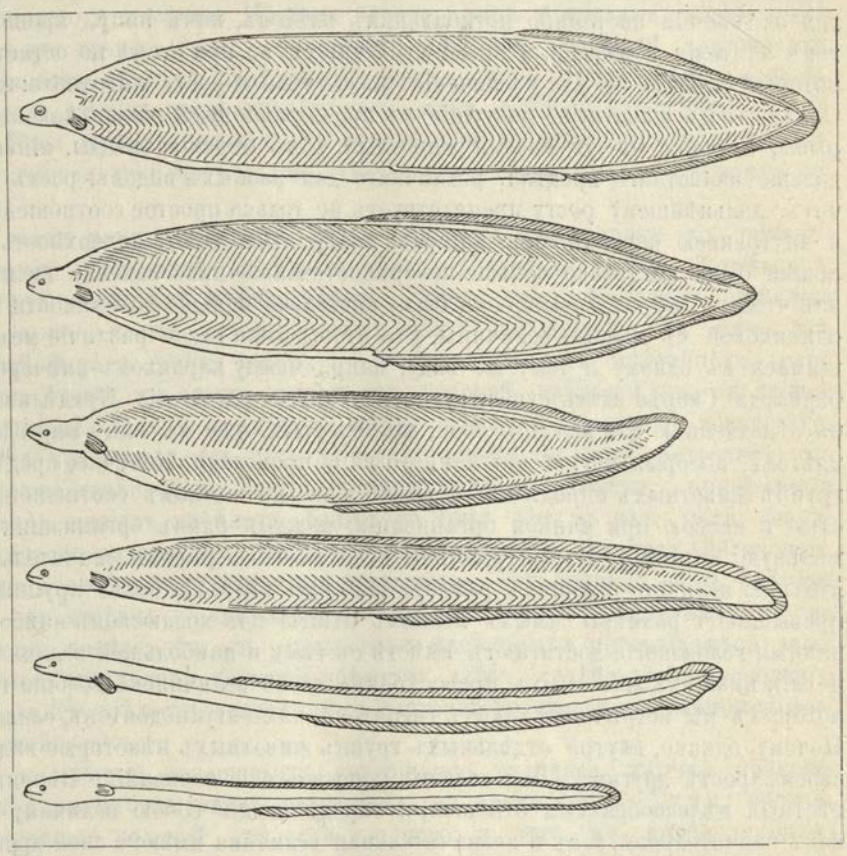


Рис. 359. Превращеніе личинки угря въ молодого угря. По Шмиду.

Быстрота роста у отдѣльныхъ животныхъ и у одного и того же въ различные періоды его жизни бываетъ различна. Вначалѣ она особенно значительна, а затѣмъ падаетъ и абсолютно, и относительно. Насколько она бываетъ велика при достаточномъ питаніи въ отдѣльныхъ случаяхъ показываютъ наблюденія надъ личинками насѣкомыхъ. Яйца мухи жужжалки (Calliphora vomitoria L.) въ среднемъ имѣютъ вѣсъ въ 0,15 м. гр., а личинки ея въ теплые лѣтніе дни достигаютъ своего полнаго вѣса въ 0,09—0,11 гр., превышающаго, такимъ образомъ, въ 700 разъ ихъ начальный вѣсъ, — всего черезъ 5 дней. У личинокъ пчелъ въ теченіе шести дней, которые протекаютъ отъ вылупленія изъ яйца до окукленія, вѣсъ возрастаетъ въ 1000 разъ, а у шелковичныхъ червей въ теченіе 30 дней—въ 5400 разъ. Большая быстрота роста вначалѣ и уменьшеніе ея потомъ объясняются отчасти простыми отношеніями между измѣреніями тѣла: въ то время какъ масса тѣла растетъ пропорціонально кубу линейнаго измѣренія, всасывающая поверх-

ность кишечника увеличивается лишь пропорціонально квадрату этого измѣренія (ср. выше стр. 43),—такимъ образомъ, у болѣе мелкаго животнаго того же строенія поверхность кишечника сравнительно больше, чѣмъ у болѣе крупнаго. Этимъ объясняется, почему ребенокъ въ теченіе перваго мѣсяца увеличивается ежедневно въ вѣсѣ на 35 гр., въ теченіе третьяго мѣсяца—на 28, шестого—на 14, девятаго—на 10 и двѣнадцатаго—только на 6. Мелкія животныя удваиваютъ тотъ вѣсъ, который они имѣли при рожденіи, быстрѣе, чѣмъ крупныя: собака и кошка приблизительно—черезъ 9 дней, свинья—черезъ 14, овца—черезъ 15, корова—черезъ 47 и лошадь—черезъ 60 дней.

При постепенномъ уменьшеніи прибыли въ вѣсѣ большинство животныхъ достигаютъ въ концѣ концовъ такого пункта, когда дальнѣйшее увеличеніе вѣса тѣла только покрываетъ собою траты тѣла. Новыя дѣленія клѣтокъ въ такомъ случаѣ служатъ только для замѣщенія постоянно погибающихъ клѣтокъ, какъ напр., кровяныхъ шариковъ, клѣтокъ эпителія и железъ, а также мышечныхъ; но при этомъ не остается никакого избытка, который служилъ бы для увеличенія массы тѣла и роста животнаго: животное уже выросло. Однако, есть животныя, растущія въ продолженіе всей жизни, каковы, напр., головоногія и рыбы, а также многія низшія животныя, какъ морскія звѣзды, піявки и др. Но и у нихъ дальше извѣстнаго предѣла, различнаго для разныхъ видовъ, ростъ не происходитъ. Значитъ, дальнѣйшему росту препятствуетъ не только простое соотношеніе между массою тѣла и внутреннею поверхностью кишекъ: невѣроятно, чтобы поверхность кишечника взрослой кошки была настолько меньше поверхности кишечника львенка величиною въ эту кошку, или чтобы у взрослой мыши она была настолько меньше поверхности кишечника крысенка, одинаковой съ мышью величины, или чтобы было такое различіе между породами, относящимися къ одному и тому же виду, напр., между карликомъ-пинчеромъ и щенкомъ сенъ-бернарда. Скорѣе здѣсь существуютъ еще другія отношенія. Предѣльная величина является наслѣдственною для каждаго вида; можетъ быть, уже въ яйцѣ опредѣлено число генерацій клѣтокъ, которыя могутъ изъ даннаго яйца произойти. Конечно, предѣлъ роста въ каждой группѣ животныхъ опредѣляется также физіологическимъ соотношеніемъ между поверхностью и массою при данной организаціи; каждый планъ организаціи имѣетъ свою максимальную величину. Напр., размѣры десятиногихъ раковъ значительно превосходятъ предѣльную величину низшихъ раковъ; размѣры тѣла наиболѣе крупныхъ насѣкомыхъ едва превышаютъ размѣры самыхъ мелкихъ птицъ; изъ моллюсковъ наиболѣе высоко организованныя головоногія достигаютъ вмѣстѣ съ тѣмъ и наибольшей величины (ср. выше стр. 214 и сл.); низшихъ животныхъ превосходятъ своей величиною, вообще говоря, высшія, среди которыхъ мы встрѣчаемъ такихъ гигантовъ, какъ игуанодонтовъ, слоновъ и китообразныхъ. Почему, однако, внутри отдѣльныхъ группъ животныхъ нѣкоторые виды такъ уступаютъ въ своемъ ростѣ другимъ,—мы должны поискать еще основаній. Вѣроятно, существуютъ извѣстныя цѣлесообразныя отношенія, опредѣляющія собою величину тѣла животнаго, ибо какъ значительная, такъ и незначительная величина имѣютъ свои преимущества и свои недостатки. Значительная величина тѣла сопровождается сравнительно меньшимъ обмѣномъ веществъ и поэтому сравнительно меньшею потребностью въ питаніи; она представляетъ большую гарантію при нападеніи враговъ, благодаря большей силѣ и быстротѣ животнаго; наоборотъ, невыгодныя стороны ея составляютъ болѣе медленный ростъ, позднее наступленіе половой зрѣлости, менѣе значительная плодовитость и болѣе продолжительное развитіе яицъ или—у живородящихъ животныхъ—болѣе продолжительная беременность. Преимущества незначительной величины животнаго заключаются въ сравнительной экономіи матеріала и въ абсолютно меньшей потребности въ пищѣ, въ болѣе раннемъ наступленіи половой зрѣлости, большей плодовитости и въ болѣе быстромъ развитіи; невыгода ея заключается въ опасности уничтоженія болѣе крупными врагами, въ меньшей выносливости и въ болѣе оживленномъ обмѣнѣ веществъ, увеличивающемъ потребность въ пищѣ и дѣлающемъ невозможнымъ продолжительное голоданіе въ случаѣ недостатка корма. Смотря по образу жизни вида, можетъ быть болѣе важнымъ то или иное преимущество, а та или другая невыгода можетъ становиться менѣе чувствительною.

Измѣненія организма въ своихъ существенныхъ частяхъ заканчиваются къ тому времени, когда животное становится способнымъ къ размноженію или, какъ говорится, дѣлается половозрѣлымъ. У нѣкоторыхъ животныхъ половая зрѣлость совпадаетъ съ высшимъ пунктомъ ихъ развитія, съ концомъ ихъ роста, и часто непосредственно послѣ полового размноженія наступаетъ смерть. Такъ бываетъ изъ кишечнополостныхъ у медузъ, изъ кольчатыхъ червей, напр., у „побѣговъ" Autolytus, далѣе,—у отдѣльныхъ моллюсковъ, какъ у слизня Arion или у головоногаго Rossia, наконецъ,—у цѣпныхъ формъ сальпъ, а изъ позвоночныхъ—у миногъ и угрей. Особенно обычны такія отношенія у насѣкомыхъ. Личинокъ ихъ можно назвать питательными или вегетативными формами, а взрослыхъ насѣкомыхъ—половыми, хотя во многихъ случаяхъ послѣднія также принимаютъ пищу. Совокупленіемъ оканчивается у насѣкомыхъ обыкновенно жизнь самца, а послѣ кладки яицъ помираютъ и самки. Но сама кладка яицъ у многихъ насѣкомыхъ продолжается значительное время; такъ, европейскій большой сосновый долгоносикъ (Hylobius abietis L.) кладетъ яйца въ продолженіе двухъ лѣтъ. Лишь немногія насѣкомыя продолжаютъ долго жить и послѣ кладки яицъ, какъ медвѣдка (Gryllotalpa) или уховертка (Forficula). Если держать поденокъ въ неволѣ и не допускать ихъ до половыхъ отправленій, то онѣ остаются живыми дольше, чѣмъ при нормальныхъ условіяхъ въ природѣ.

Но есть случаи также ранней зрѣлости, когда животное приступаетъ къ размноженію до окончанія своего роста массы и формы. Такъ, у самцовъ лосося созрѣваютъ сѣмянники уже на вторую осень ихъ жизни, раньше, чѣмъ они оставляютъ прѣсныя воды и переходятъ въ море,—и они оплодотворяютъ икру заходящихъ къ нимъ изъ моря самокъ. У озерной форели (Salmo lacustris L.) отличаютъ пять слѣдующихъ другъ за другомъ возрастныхъ стадій, но самцы достигаютъ половой зрѣлости уже на второй стадіи, а самки—на третьей. Такихъ примѣровъ можно привести большое количество. Особенно удивительными представляются случаи, когда половая зрѣлость наступаетъ уже на стадіи, считаемой нами личиночною. Такъ, личинки галлицы Miastor, минирующія листья, рождаютъ новыхъ живыхъ личинокъ, благодаря тому, что въ ихъ тѣлѣ созрѣваютъ и партеногенетически развиваются яйца. У одного комара изъ рода Chironomus, наблюдалась кладка яицъ свободно-подвижными куколками. Эти личинки — въ первомъ случаѣ—или куколки—во второмъ — умираютъ вслѣдъ за своимъ размноженіемъ, не достигая стадіи взрослаго насѣкомаго; въ крылатыхъ насѣкомыхъ превращаются лишь ихъ потомки; но раннее наступленіе половой зрѣлости здѣсь содѣйствуетъ ускоренію развитія. Эта форма ранней зрѣлости, связанной съ партеногенетическимъ размноженіемъ, называется пэдопартеногенезомъ.

Родственное, но во многихъ отношеніяхъ совершенно отличное явленіе представляетъ такъ называемая диссогонія: этимъ названіемъ, по предложенію Хуна, обозначается вторичное наступленіе половой зрѣлости у одного и того же индивидуума на другой стадіи его развитія, причемъ между первой и второй половой стадіями происходитъ метаморфозъ, сопровождаемый атрофіей половыхъ органовъ. Такой примѣръ представляютъ роды ребровиковъ, снабженныхъ лопастями, Eucharis (рис. 105, стр. 177) и Bolina. Лѣтомъ молодыя личинки ихъ становятся половозрѣлыми на второй или третій день послѣ оставленія яйца (рис. 106); маленькія животныя, достигающія всего 1—2 мм. въ діаметрѣ, какъ и взрослыя формы, представляютъ гермафродитовъ и выпускаютъ свои половые продукты прямо наружу. Послѣ того ихъ четыре „гермафродитныхъ железы" совершенно атрофируются, и личинки, измѣняя свой внѣшній видъ, превращаются въ ребровиковъ, снабженныхъ лопастями. Двукратная половая зрѣлость очень содѣйствуетъ быстротѣ размноженія этихъ нѣжныхъ животныхъ, которыя при своемъ постоянномъ пребываніи на поверхности моря подвергаются большой опасности во время каждаго вѣтра.

Съ раннимъ наступленіемъ половой зрѣлости не надо смѣшивать другого явленія, а именно, сохраненія личиночныхъ особенностей у взрослаго животнаго и удержанія имъ

тѣхъ признаковъ, которые у родственныхъ ему видовъ исчезаютъ до наступленія зрѣлости. Это явленіе называется неотеніей. Примѣръ неотеніи представляетъ сохраненіе у взрослаго человѣка молочныхъ зубовъ. Изъ европейскихъ тритоновъ особенно часто наблюдается задержка превращенія въ наземную форму и исчезновенія жабръ у альпійскаго (Molge alpestris Laur.) и у обыкновеннаго (M. vulgaris L.) тритона; это наблюдается, когда личинокъ тритоновъ держатъ въ акваріумахъ съ отвѣсными стѣнками, по которымъ животныя не могутъ выползти изъ воды, или также при иной формѣ сосуда, если ко времени наступленія метаморфоза животныхъ усиленно кормятъ. Тритоны при такихъ условіяхъ продолжаютъ расти, достигаютъ величины взрослыхъ формъ и становятся половозрѣлыми, не утрачивая своего личиночнаго характера. Было бы неправильно считать ихъ за половозрѣлыхъ личинокъ: преждевременной зрѣлости здѣсь нѣтъ. У американскаго аксолотля (Amblystoma mexicanum Cope) половая зрѣлость при сохраненіи жабръ личинки и хвостового плавника составляетъ обычное явленіе,—а наоборотъ, превращеніе въ саламандрообразную форму, что является правиломъ у родовъ, близкихъ къ аксолотлю, наблюдается лишь въ видѣ исключенія. Эта форма, не имѣющая жабръ, раньше принималась за особый родъ, пока въ 1865 году въ Jardin d'Acclimatisation въ Парижѣ впервые не было установлено превращеніе въ нее молодого аксолотля, потерявшаго свои жабры и плавниковую оторочку хвоста. Можетъ быть, слѣдуетъ всѣхъ постоянножаберныхъ земноводныхъ (Perennibranchiata) производить отъ наземныхъ формъ, достигшихъ половой зрѣлости при сохраненіи личиночныхъ признаковъ. Также нѣкоторыя другія группы животныхъ, каковы аппендикуляріи и коловратки, разсматриваются нѣкоторыми изслѣдователями за неотеничныя формы.

Если жизнь продолжается и послѣ наступленія половой зрѣлости, то животное производитъ половые продукты или постоянно, или періодически и достигаетъ болѣе значительнаго возраста. Сравненіе животныхъ по возрасту, котораго они достигаютъ, даетъ довольно спутанную картину, и мы не находимъ причинъ, которыя бы могли объяснить эти различія. Можно было бы думать, что вялыя животныя, тѣло которыхъ менѣе используется, достигаютъ глубокой старости; но какъ разъ среди птицъ, отличающихся своей подвижностью, мы встрѣчаемъ животныхъ, достигающихъ наибольшаго возраста! Предположеніе, что крупныя животныя бываютъ старѣе мелкихъ, приложимо, быть можетъ, къ млекопитающимъ, среди которыхъ слоны и киты живутъ особенно долго, — вѣроятно, до 200 и больше лѣтъ; но, съ другой стороны, попугаи, повидимому, достигаютъ того же возраста, что и орлы. Не всегда справедливо также и то, что медленнѣе растущія животныя достигаютъ и большей старости: жаба, достигающая половой зрѣлости лишь послѣ нѣсколькихъ лѣтъ, живетъ тѣ же 40 лѣтъ, что и кукушка, становящаяся половозрѣлою уже на другой годъ послѣ своего появленія на свѣтъ. Утвержденіе, что животныя, оставляющія послѣ себя незначительное потомство, являются болѣе долголѣтними, также не вездѣ оправдывается, напр., карпъ и орелъ живутъ болѣе ста лѣтъ, но первый ежегодно кладетъ въ среднемъ 500000 икринокъ, второй же только 2—3 яйца. Если же говорятъ, что виды, мало плодовитые, только въ томъ случаѣ могутъ сохраниться, когда они достигаютъ значительнаго возраста, то этимъ въ сущности причина такой глубокой старости не выясняется. Обыкновенно мы бываемъ рѣшительно не въ состояніи указать причины различія продолжительности жизни у видовъ, ведущихъ сходный образъ жизни; такъ, слизнякъ Arion empiricorum Fer. живетъ одинъ годъ, а Limax cinereus Lister—$2^1/_2$—3 года, или прудовикъ Limnaea stagnalis L.—2 года, а садовая улитка (Helix hortensis Müll.)—болѣе 9 лѣтъ. Если указывать на разницу въ организаціи этихъ брюхоногихъ, какъ на основаніе для такого различія въ продолжительности жизни, то такое указаніе было бы простою перифразою.

Въ силу сказаннаго мы ограничимся здѣсь лишь приведеніемъ данныхъ о продолжительности жизни у различныхъ животныхъ. Кишечнополостныя: Actinia equina L.—50 лѣтъ, Cerianthus membranaceus Haime—24, Heliactis bellis Ell.—67. Черви: земляной червь—болѣе 10 лѣтъ, медицинская піявка—свыше 20, можетъ быть, 27 лѣтъ, коло-

вратка Hydatina senta Ehrb. при 18°Ц. — 13 дней. Членистоногія: рѣчной ракъ— до 20 лѣтъ, пауки по большей части только 1—2 года, Atypus piceus Sulz. — 7 лѣтъ, Mygale — свыше 15. Высшая продолжительность личиночнаго развитія у европейскихъ насѣкомыхъ—4—5 лѣтъ, у китайскихъ усачей —7, у американской Cicada septemdecim L., повидимому.—до 17; время метаморфоза еще удлиняется, когда закоконировавшіяся личинки или куколки «перележатъ», т. е. нѣсколько лѣтъ остаются безъ превращенія во взрослое насѣкомое; это наблюдается обычно у нѣкоторыхъ пилильщиковъ (напр., у Lyda) и болѣе или менѣе часто у бабочекъ; въ нѣкоторыхъ случаяхъ куколки Saturnia pavonia L. перезимовываютъ пять разъ, одна куколка молочайнаго бражника (Sphinx euphorbiae L.) зимовала 7 разъ, Biston alpinus Sulz.—до 7 разъ и Bombyx lanestris var. arbusculae Frr. — до 8 разъ Продолжительность жизни взрослаго насѣкомаго обыкновенно очень невелика; но и здѣсь есть исключенія: жуковъ (Carabus auratus L., Blaps mortisaga L., Timarcha) держали въ неволѣ до 5 лѣтъ, пчелиная матка достигаетъ трехлѣтняго и даже пятилѣтняго возраста, въ то время, какъ рабочія въ лѣтніе мѣсяцы живутъ всего 6 недѣль; муравьи изъ родовъ Lasius и Formica жили въ неволѣ 10—15 лѣтъ. — Изъ мягкотѣлыхъ Natica живетъ 30 лѣтъ, Paludina—8—10, Helix hortensis Müll. — свыше 9-ти, Limnaea stagnalis L. — 2 года, всѣ виды Arion, Limax tenellus Nils. и Agriolimax agrestis L.—1 годъ, всѣ же остальные Limax — $2^1/_2$—3; беззубки и рѣчныя ракушки (Anodonta и Unio)—12—14 лѣтъ, перловка (Margaritana)—50—60 и даже до 80 и до 100; изъ головоногихъ Rossia macrosoma Chiaje живетъ 1 годъ, другія же достигаютъ, вѣроятно, глубокой старости. — Изъ позвоночныхъ изъ рыбъ карпъ и щука, а, вѣроятно, и сомъ живутъ свыше 100 лѣтъ. Изъ земноводныхъ альпійскаго тритона (Molge alpestris Laur.) держали въ неволѣ 15 лѣтъ, M. cristata Laur.—12, Salamandra maculosa Laur.—11, древесную лягушку—болѣе 10-ти; жабы достигаютъ возраста болѣе 40 лѣтъ. Данныхъ, касающихся пресмыкающихся,—немного: одна черепаха Testudo daudinii жила въ неволѣ 150 лѣтъ и въ общемъ, конечно, выжила 300 лѣтъ; желтопузикъ (Pseudopus apus Pall.) выжилъ въ неволѣ 12 лѣтъ, Scincus officinalis Laur. и Uromastix acanthinus — $9^1/_2$. Лучше всего извѣстна продолжительность жизни у птицъ: домашній пѣтухъ живетъ 15 — 20 лѣтъ, серебристая чайка — 44 года, гусь и гага — 100 лѣтъ, лебедь—102 года, цапля—60 лѣтъ, аистъ—70, журавль—40, соколъ—162 года, орелъ-халзанъ—104 года, грифъ—118 лѣтъ, филинъ — болѣе 68, можетъ быть, 100, черный дроздъ—18, канарейки—до 24, кардиналъ (Paroaria cucullata Lath.)—$29^1/_4$, воронъ—болѣе 100, сорока—25, горлица—40, вѣнценосный голубь—53 года, кукушка—40 лѣтъ, попугаи — болѣе 100. Изъ млекопитающихъ оселъ достигаетъ возраста 106 лѣтъ, лошадь—40—60, мулъ—40—45, быки—20—25, овцы — 20, собаки — 28, кошки — 22, слоны—150—200 лѣтъ.

IV. Нервная система и органы чувствъ.

А. Строеніе и дѣятельность нервной системы вообще.

Тѣло животныхъ состоитъ изъ множества органовъ, и каждый изъ нихъ исполняетъ свою работу съ нѣкоторой самостоятельностью, хотя можетъ жить и работать только въ связи съ другими органами. Совокупныя отправленія, создающія жизнь, совершаются лишь въ томъ случаѣ, если функціи отдѣльныхъ органовъ находятся въ опредѣленномъ соотношеніи между собою, и если каждый органъ во-время вступаетъ въ общую жизнь своею дѣятельностью; послѣдняя же должна распредѣляться такимъ образомъ, чтобы достигалось нѣкоторое состояніе тѣла, отвѣчающее внутреннимъ и внѣшнимъ жизненнымъ требованіямъ. Эти послѣднія воздѣйствуютъ на организмъ, и подъ вліяніемъ измѣненія въ существовавшихъ условіяхъ жизненная субстанція, раздражаясь, приходитъ въ возбужденіе, которое вызываетъ ее къ дѣятельности; дѣятельность эта представляетъ реакцію на раздраженіе. Раздражителями могутъ быть не только измѣненія во внѣшнемъ мірѣ, но и измѣненія внутри самого организма; послѣднія возникаютъ только въ опредѣленныхъ мѣстахъ организма. Однако, рѣдко бываетъ, чтобы возбужденная часть организма сама же и отвѣчала на раздраженіе: расположеніе воспринимающихъ раздраженіе мѣстъ и связь съ отвѣчающими на раздраженіе соотвѣтствуетъ совершенству организаціи животнаго. Поэтому въ большинствѣ организмовъ возбужденія должны быть предварительно проведены отъ мѣстъ воспріятія къ мѣстамъ, гдѣ возбужденіе перейдетъ въ дѣятельность, т. е. получится отвѣтъ на раздраженіе. Воспріятіе раздраженія и передача возбужденія совершается посредствомъ особой системы органовъ—нервной системы. Такимъ образомъ, нераздѣльность во взаимодѣйствіи частей цѣлаго, какъ и реакцію на временныя впечатлѣнія внѣшняго міра, мы приписываемъ нервной системѣ: связь между органами воспріятія и органами конечнаго отвѣта поддерживается тѣми путями, по которымъ проводится возбужденіе отъ первыхъ ко вторымъ.

Способность къ воспріятію раздраженія для дѣятельности нервной системы очень важна: она не можетъ работать сама по себѣ, и дѣятельность ея всегда вызывается внѣшней причиной, исходящей не только отъ внѣшняго міра въ тѣсномъ смыслѣ этого слова, но и отъ остальныхъ органовъ тѣла. Съ другой стороны, чѣмъ выше организовано животное, тѣмъ больше зависятъ всѣ его жизненныя отправленія отъ нервной системы: выдѣленіе пищеварительныхъ соковъ, движенія мускулатуры кишечника, дыханіе, дѣятельность сердца, распредѣленіе крови въ сосудахъ, половая жизнь, — все это находится подъ постояннымъ контролемъ нервной системы и получаетъ отъ нея побужденіе къ дѣятельности или къ прекращенію ея. Зависимость отъ нервныхъ побужденій яснѣе всего замѣтна въ работѣ мышцъ: «что въ концѣ-концовъ проявляется въ формѣ движеній тѣла при помощи сокращенія мускуловъ, должно было сначала произойти въ формѣ взаимодѣйствія между клѣтками центральной нервной системы».

Изъ этого назначенія нервной системы слѣдуетъ, что степень ея развитія и ея дифференцировка соотвѣтствуютъ, съ одной стороны, разнообразію органовъ, составляющихъ организмъ, и, слѣдовательно, совершенству въ раздѣленіи между ними труда, а, съ другой,—разнообразію и непостоянству отношеній между организмомъ и внѣшнимъ міромъ. У такого существа, напримѣръ, какъ прѣсноводный полипъ (Hydra), который, можно сказать, построенъ лишь изъ внѣшняго покрова да стѣнки внутренней кишечной полости, нервная система проста и развита очень слабо; также и у животныхъ, живущихъ въ

однообразныхъ условіяхъ, какъ у паразитовъ въ кишкахъ, нервная система развита гораздо слабѣе, чѣмъ у родственныхъ формъ, живущихъ на свободѣ. Наоборотъ, муравьи или каракатица, соотвѣтственно разнообразію отношеній къ окружающему міру, развитіемъ нервной системы превосходятъ своихъ сородичей. Словомъ, всюду въ животномъ царствѣ мы видимъ, что развитіе нервной системы идетъ параллельно съ развитіемъ организаціи вообще и съ усложненіемъ условій жизни. Сравнительное изслѣдованіе даетъ намъ и въ этой области много данныхъ, иллюстрирующихъ соотношеніе между строеніемъ и отправленіями. Конечной цѣлью подобныхъ изслѣдованій является уясненіе работы человѣческаго мозга, какъ органа мысли, и работы нашихъ органовъ чувствъ, которыми мы познаемъ окружающій насъ внѣшній міръ. Если мы еще очень далеки отъ достиженія этой цѣли, то все же важность разрѣшенія этой проблемы сообщаетъ нашей работѣ особую энергію... «Сравнительное изученіе органовъ чувствъ и нервныхъ центровъ остается богатѣйшимъ источникомъ для нашего представленія о вселенной, какъ о феноменѣ мозга». (Зури).

У животныхъ, тѣло которыхъ представляетъ одну только клѣтку, воспріятіе раздраженія и дальнѣйшая передача обусловленнаго имъ возбужденія совершается посредствомъ всей протоплазмы, а не опредѣленными только мѣстами и путями. На амебу дѣйствуютъ внѣшнія раздраженія со всѣхъ сторонъ, и если дотронуться до конца одной изъ ея ложноножекъ, то втягиваются и всѣ остальныя. Способность воспринимать раздраженія и отвѣчать на нихъ есть основное свойство протоплазмы, какъ и способность къ движенію. Послѣднее иногда (у многихъ одноклѣточныхъ) связано съ особою дифференцировкой протоплазмы,—съ такъ называемыми міонемовыми волокнами; поэтому можно предполагать, что у высоко дифференцированныхъ формъ есть также и особые пути, проводящіе возбужденіе, какъ и особенно возбудимыя мѣста. Какъ для движенія, такъ и для воспріятія и проведенія раздраженій существуютъ особыя системы органовъ; клѣтки ихъ выполняютъ лишь опредѣленную работу, и поэтому работа ихъ идетъ лучше, чѣмъ у другихъ клѣтокъ, у которыхъ раздражимость и способность передавать раздраженія значительно понижены; такова нервная система.

Нервная система слагается изъ анатомическихъ единицъ, представляющихъ клѣтки съ однимъ или нѣсколькими отростками. Такія клѣтки вмѣстѣ со своими отростками называются нейронами. Прежде говорили, что нервная система состоитъ «изъ нервныхъ клѣтокъ и нервныхъ волоконъ». Но волокна, составляющія всегда преобладающую по массѣ часть этой системы, представляютъ лишь отростки клѣтокъ, то-есть составляютъ съ клѣткою, отъ которой отходятъ, одно цѣлое; самостоятельныхъ же волоконъ въ нервной системѣ не существуетъ. Это положеніе доказано сравнительно недавно, потому что отростки нервныхъ клѣтокъ бываютъ часто такъ многочисленны и длинны, что прослѣдить отдѣльный нейронъ во всѣхъ отдѣльныхъ частяхъ является задачею очень трудною. Постоянно развивающаяся техника изслѣдованія выработала методы изслѣдованія, позволяющіе окрашивать отдѣльныя нервныя клѣтки со всѣми ихъ отростками, въ то время, какъ тѣсно сплетающіеся съ ними сосѣдніе нейроны остаются неокрашенными. Одинъ изъ такихъ методовъ, предложенный итальянскимъ анатомомъ Гольджи, состоитъ въ пропитываніи изслѣдуемыхъ тканей съ нервными элементами смѣсью, содержащею въ себѣ хромовую кислоту, и въ послѣдующей обработкѣ ихъ растворомъ азотнокислаго серебра. Темно-коричневый, почти черный осадокъ хромоваго серебра появляется только въ отдѣльныхъ клѣткахъ, проникая всѣ части ихъ, тогда какъ все, окружающее эти клѣтки, остается свободнымъ отъ осадка; на разрѣзахъ такія клѣтки кажутся черными на свѣтломъ фонѣ. Подобная «эллективная» окраска, то-есть окраска лишь опредѣленныхъ клѣтокъ, получается и при обработкѣ живой нервной ткани растворомъ анилиновой краски метиловой сини. Такое свойство метиловой сини было открыто и введено въ технику патологомъ Эрлихомъ. Эти два метода многое уяснили намъ въ строеніи нервной системы.

Изслѣдуя эмбріональное развитіе нервной системы, покойный анатомъ Гисъ нашелъ, что нервныя волокна вырастаютъ изъ невробластовъ, то-есть эмбріональныхъ клѣтокъ, превращающихся въ нервныя. Наоборотъ, рядъ старыхъ и новыхъ изслѣдователей на основаніи микроскопическаго строенія нервныхъ волоконъ позвоночныхъ считаютъ, что эти волокна представляютъ не выросты невробластовъ, а происходятъ изъ рядовъ слившихся клѣтокъ, причемъ ядра клѣтокъ сохраняются въ видѣ ядеръ такъ называемой шванновской оболочки, одѣвающей нервныя волокна. Однако, у нервныхъ волоконъ, проходящихъ внутри головного и спинного мозга позвоночныхъ, а также вообще у нервныхъ волоконъ безпозвоночныхъ нѣтъ шванновской оболочки, и, слѣдовательно, нѣтъ основанія принимать такое происхожденіе ихъ. Поэтому правильнѣе будетъ думать, что нервныя волокна, одѣтыя клѣточной оболочкой, не представляютъ исключенія, но возникаютъ тоже, какъ выросты клѣтокъ, и что клѣтки шванновской оболочки осѣдаютъ на нервное волокно на очень раннихъ стадіяхъ развитія или значительно позднѣе, какъ бы очищая для него дорогу.

Въ пользу связи между нервными волокнами и нервными клѣтками говорятъ также патологическія явленія. Если убить клѣтку нейрона, то погибаютъ всѣ его отростки; сосѣдніе же нейроны остаются невредимы. Если перерѣзается нервъ, т. е. пучекъ нервныхъ волоконъ, то погибаютъ части волоконъ, отдѣленныя отъ ихъ клѣтокъ,—части же, оставшіяся въ соединеніи съ клѣтками, остаются живыми и, при извѣстныхъ обстоятельствахъ, могутъ снова отрасти, и такимъ образомъ нервъ регенерируетъ.

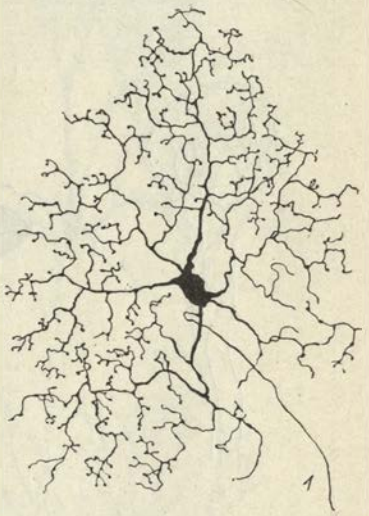


Рис. 360. Многополюсная (мультиполярная) нервная клѣтка (изъ сѣтчатки ящерицы). *1* осевой отростокъ. По Рамонъ-и-Кайалю.

Итакъ, данныя анатомическія, эмбріологическія и патологическія доказываютъ, что каждое нервное волокно составляетъ съ нервной клѣткою одно цѣлое—нейронъ, и что нервная система построена изъ этихъ нейроновъ.

Едва-ли какой-либо другой родъ клѣтокъ, исключая, быть можетъ, сѣменныя, представляетъ столько разнообразія, какъ нервныя. Отъ нѣкоторыхъ изъ нихъ отходитъ только одинъ отростокъ — это униполярные нейроны (рис. 361, А); другія имѣютъ по два и болѣе отростковъ—это биполярные и мультиполярные нейроны (рис. 360). Если существуетъ много отростковъ, то одинъ изъ нихъ отличается отъ остальныхъ и соотвѣтствуетъ единственному отростку униполярныхъ нейроновъ; онъ идетъ въ одномъ опредѣленномъ направленіи, не развѣтвляется такъ, какъ другіе отростки, и не отдаетъ отъ себя никакихъ или лишь совсѣмъ тонкія боковыя вѣточки. Это — осевой отростокъ или аксонъ (рис. 360, 1), какъ его называютъ, представляющій настоящее нервное волокно. Осевой отростокъ бываетъ то короткимъ, то длиннымъ; напримѣръ, нервныя волокна, идущія отъ поясничной части спинного мозга человѣка къ мускуламъ пальца ноги, имѣютъ въ длину больше 1 метра. Остальные же отростки нейрона, называемые въ отличіе отъ осевого дендритами, многократно вѣтвятся и не бываютъ длинными. Нѣкоторые считаютъ ихъ за питательные отростки; но мы смотримъ на нихъ, какъ на нервные, проводящіе возбужденія, подобно осевому. Основанія для этого взгляда будутъ приведены ниже.

Величина нейроновъ весьма измѣнчива: бываютъ и очень мелкіе, бываютъ и такіе, которые можно видѣть невооруженнымъ глазомъ; такъ, у Lophius, одной изъ костистыхъ рыбъ, діаметръ нѣкоторыхъ гангліозныхъ клѣтокъ достигаетъ до 0,25 мм. Размѣръ самой клѣтки находится въ извѣстномъ соотношеніи съ ея отростками, причемъ у болѣе крупныхъ клѣтокъ бываютъ болѣе длинные, или многочисленные, или толстые отростки:

напримѣръ, такъ называемыя гигантскія нервныя волокна спинного мозга ланцетника (Branchiostoma) отходятъ отъ особенно крупныхъ нервныхъ клѣтокъ, а самыя крупныя клѣтки спинного мозга электрическаго сома (Melapterurus) принадлежатъ къ тѣмъ двумъ нейронамъ, которые одни иннервируютъ электрическіе органы; ихъ отростки имѣютъ до 2.000.000 тончайшихъ окончаній.

Въ тончайшемъ строеніи всѣхъ нейроновъ замѣчается одна общая особенность, вѣроятно, стоящая въ связи съ ихъ способностью проводить возбужденіе: въ протоплазмѣ какъ тѣла клѣтки, такъ и отростковъ опредѣленнымъ образомъ расположены волоконца, нервныя фибриллы (рис. 361). Въ отросткахъ онѣ тянутся параллельно ихъ длинѣ; въ тѣлѣ клѣтки онѣ прямо переходятъ изъ одного отростка въ другой (В и С), или образуютъ сплетеніе, окружающее ядро (А). Часто въ клѣткѣ находится только одна такая сѣть изъ фибриллъ, но въ униполярныхъ клѣткахъ бываетъ ихъ иногда двѣ: внутренняя и наружная, причемъ онѣ соединяются другъ съ другомъ тонкими фибриллами; каждое изъ этихъ

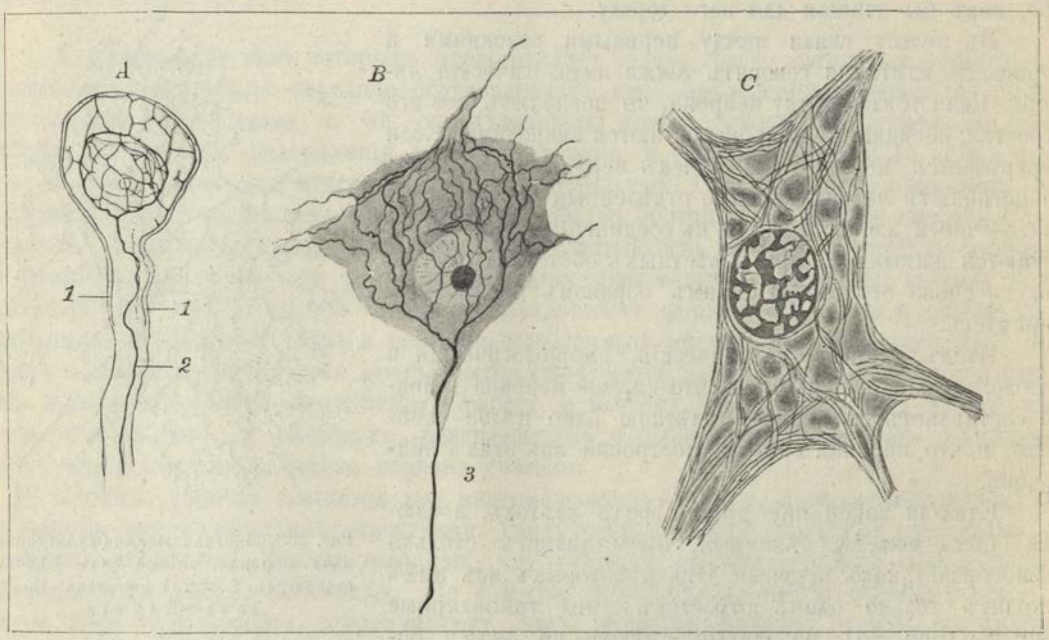


Рис. 361. **Расположеніе нервныхъ фибриллъ въ клѣточномъ тѣлѣ** униполярнаго нейрона піявки (*A*), мультиполярнаго нейрона дождевого червя (*B*) и мультиполярнаго нейрона кролика (*C*). *1* нервныя фибриллы приводящія—*2* то-же—отводящія; нервная фибрилла осевого отростка; въ *C* между нервными фибриллами видны висслевы зернистости. *A* и *B* по Апати, *C* по Бетэ.

сплетеній переходитъ въ фибриллы осевого отростка (361, А). Фибриллы, располагающіяся въ нервныхъ волокнахъ, идутъ прямо, если волокно растянуто, и извиваются петлями, когда оно благодаря своей эластичности укорачивается.

Фибриллы въ нервныхъ клѣткахъ и въ нервныхъ волокнахъ такъ часто наблюдались, что можно считать доказаннымъ существованіе ихъ въ нервной системѣ всѣхъ животныхъ. Поэтому принимаютъ, что фибриллы представляютъ проводящую часть системы, соотвѣтственно чему онѣ безъ перерывовъ тянутся отъ тѣла или къ тѣлу клѣтки черезъ весь нейронъ. Въ пользу этого мнѣнія, вѣроятно, говоритъ еще слѣдующее замѣчательное наблюденіе: Stentor и Spirostoma, двѣ высоко дифференцированныя рѣсничныя инфузоріи, въ отличіе отъ другихъ простѣйшихъ, парализуются такими ядами, какъ атропинъ, никотинъ и морфій, дѣйствующими на нервную систему у многоклѣточныхъ животныхъ; и какъ разъ у этихъ двухъ формъ инфузорій существуютъ фибриллярныя образованія въ протоплазмѣ вблизи сократимыхъ элементовъ ихъ клѣточнаго тѣла. Весьма вѣроятно, что оба эти факта надо объяснять одинаковымъ образомъ, а именно, принять для обѣихъ

формъ проведеніе возбужденій нервными фибриллами и сводить на это вышеуказанное вліяніе ядовъ.

При такомъ взглядѣ на роль фибриллъ протоплазма нейрона является посредницей въ обмѣнѣ веществъ фибриллъ. Центромъ обмѣна веществъ является клѣточное тѣло (отсюда понятно умираніе отростковъ съ отдѣленіемъ ихъ отъ клѣтки). Въ клѣточномъ тѣлѣ часто наблюдается скопленіе веществъ, которыя надо считать за запасныя питательныя вещества,—въ видѣ зернистыхъ, интенсивно красящихся опредѣленными красками массъ, образующихъ глыбки между нервными фибриллами; по имени открывшаго ихъ изслѣдователя онѣ названы нисслевыми зернистостями (рис. 361, С). Опыты надъ собаками показали, что при утомленіи собакъ усиленными движеніями въ протоплазмѣ сильно возбужденной нервной клѣтки, вмѣстѣ съ другими измѣненіями, разсасываются также нисслевы зернистости; когда же клѣтка приходитъ въ состояніе покоя, онѣ снова регенерируютъ (рис. 9, стр. 30).

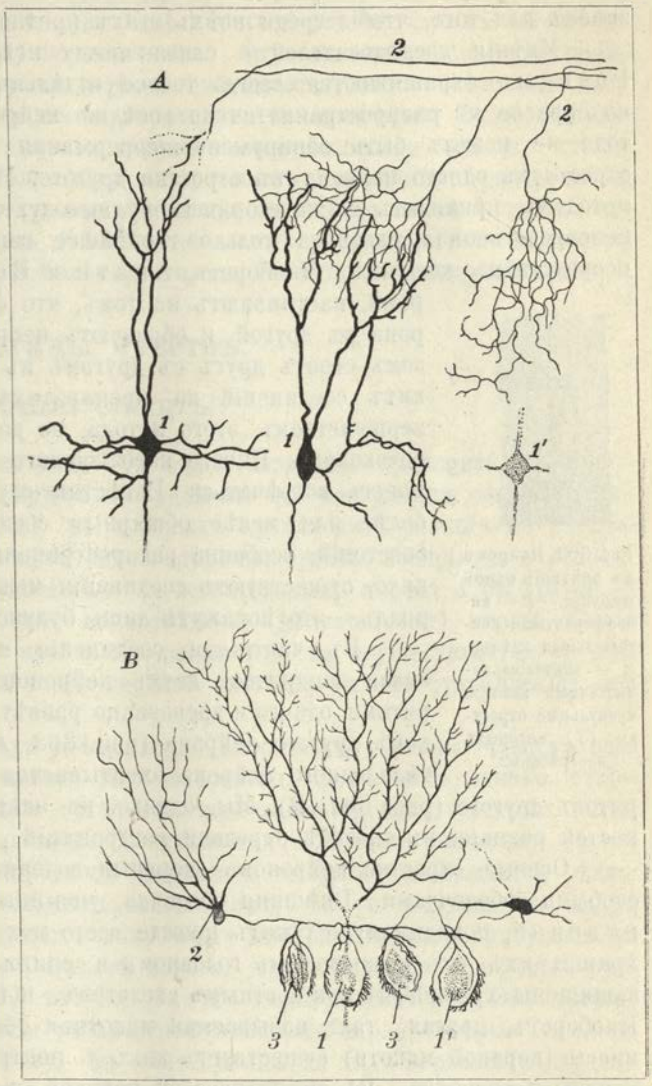


Рис. 362. **Соединенія нейроновъ.** *А*—соединенія черезъ соотвѣтственныя конечныя развѣтвленія (изъ средняго мозга птицы), *1*—веретеновидныя клѣтки средняго мозга (правая—*1'*—изображена безъ отростковъ), *2*—конечныя развѣтвенія зрительныхъ нервныхъ волоконъ; средняя фигура показываетъ ихъ отношенія къ мозговымъ клѣткамъ *(1)*. *В*—концевыя развѣтвенія однихъ нейроновъ, обнимающія въ формѣ корзиночки клѣтки другихъ невроновъ (изъ малаго мозга млекопитающаго): тѣла пуркиньевыхъ клѣтокъ (*1*; *1'*—безъ отростковъ) обнимаются сплетеніями нервныхъ волоконецъ (*3*) т. наз. „корзиночныхъ" клѣтокъ. По Кёлликкеру.

Играетъ-ли еще какую-либо роль сама клѣтка нейрона, имѣетъ-ли она вліяніе на проводимость возбужденія въ фибриллахъ, участвуетъ-ли въ суммированіи возбужденій, задерживая или усиливая ихъ, — все это вопросы, разрѣшеніе которыхъ очень трудно. Большая часть нервныхъ клѣтокъ организма заключается въ такъ называемыхъ нервныхъ центрахъ, въ которыхъ ясно сказываются особенности нервныхъ проводниковъ; этотъ фактъ раньше принимался за несомнѣнный отвѣтъ въ положительномъ смыслѣ на вышеприведенные вопросы. На такое представленіе оказалъ, конечно, вліяніе взглядъ на ядро, какъ на центръ, управляющій дѣятельностью клѣтки. Особое распредѣленіе фибриллъ въ нѣкоторыхъ клѣткахъ, пожалуй, можетъ считаться доказательствомъ того, что на долю клѣточнаго тѣла выпадаетъ особая роль при проведеніи возбужденія; однако, мы знаемъ, что есть нейроны, въ которыхъ фибриллы, не доходя до клѣточнаго тѣла, переходятъ изъ вѣтви одного отростка въ вѣтвь другого. Иные изслѣдователи самимъ клѣткамъ нейрона (именно «гангліознымъ клѣткамъ») приписываютъ высшія психическія функціи, хотятъ видѣть въ нихъ мѣста возникновенія картинъ воспоминанія, центры во-

левыхъ импульсовъ и т. д.; но это еще не единственное возможное толкованіе. Такія сплетенія фибриллъ, какъ въ нѣкоторыхъ униполярныхъ клѣткахъ и въ соединеніяхъ между собою различныхъ нейроновъ, находящіяся по преимуществу именно въ нервныхъ центрахъ, могутъ также вліять на проводимость возбужденія, благодаря чему и получается отличіе передачи возбужденій въ центральной нервной системѣ отъ передачи въ периферической. Впрочемъ, о процессахъ, происходящихъ въ нейронахъ, мы еще слишкомъ мало знаемъ для того, чтобы среди всѣхъ этихъ предположеній найти вѣрное.

Мнѣнія изслѣдователей о связи между нейронами очень расходятся. При методѣ Гольджи окрашиваются всегда только отдѣльные нейроны на всемъ ихъ протяженіи, но окраска не распространяется на сосѣдніе нейроны; поэтому, при примѣненіи его метода не можетъ быть обнаружена непрерывная связь между нейронами и переходы отростковъ одного нейрона въ отростки другого. И изслѣдователи, пользовавшіеся этимъ методомъ, приходятъ къ категорическому выводу, что между нейронами существуетъ не непосредственная связь, а только тѣснѣйшее соприкосновеніе: происходитъ соединеніе посредствомъ контакта. Наоборотъ, Апати и Бетэ, описывая ходъ фибриллъ въ нейронѣ, настаиваютъ на томъ, что фибриллы переходятъ изъ одного нейрона въ другой и образуютъ непрерывную сѣть, что они такимъ образомъ стоятъ другъ съ другомъ въ непрерывной связи; отсутствіе же такихъ соединеній на препаратахъ Гольджи они объясняютъ несовершенствомъ этого метода, не допускающаго окрашиванія тончайшихъ волоконецъ. Ничего невозможнаго нѣтъ въ томъ, что такія соединенія могутъ встрѣчаться. Извѣстны случаи, гдѣ сосѣдніе нейроны образуютъ болѣе или менѣе обширныя соединенія, которыя, въ видѣ нервныхъ сплетеній, особенно распространены у безпозвоночныхъ. Всюду ли, однако, существуютъ соединенія между нейронами посредствомъ сѣти фибриллъ,—это покажутъ лишь будущія изслѣдованія.

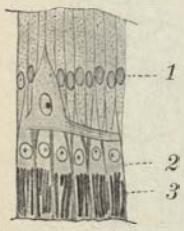


Рис. 363. Нейронъ въ эпителіѣ одной медузы. *1* — индифферентныя эпителіальныя клѣтки, *2* — эпителіально-мышечныя клѣтки, мускульные отростки *(3)* которыхъ перерѣзаны.

Въ частности соединенія могутъ устанавливаться или въ видѣ связи дендритовъ двухъ нейроновъ, или же въ видѣ связи между дендритами одного и древовидно развѣтвляющимся на концѣ осевымъ отросткомъ другого нейрона (рис. 362, А), или, наконецъ, такъ, что клѣточное тѣло одного нейрона охватывается корзинообразнымъ сплетеніемъ дендритовъ другого (рис. 362, В). Мы, однако, не знаемъ, зависитъ ли отъ этихъ особенностей разница въ способѣ передачи раздраженій.

Осевые отростки нейроновъ—нервныя волокна—отчасти снабжены у позвоночныхъ особыми оболочками. Внѣшняя оболочка, упоминавшаяся выше подъ именемъ шванновской, повидимому, служитъ прежде всего механическою защитой волокнамъ, предохраняя ихъ отъ разрыва; въ головномъ и спинномъ мозгу, гдѣ нервныя волокна уже защищены хрящевымъ или костнымъ скелетомъ, шванновская оболочка отсутствуетъ. Наоборотъ, другая, такъ называемая мякотная оболочка, состоящая изъ жирообразной массы (нервной мякоти) существуетъ какъ у центральныхъ, такъ и у периферическихъ нервныхъ волоконъ. Въ симпатической нервной системѣ позвоночныхъ и почти всюду у безпозвоночныхъ особая мякотная оболочка у нервныхъ волоконъ отсутствуетъ, причемъ въ нервныхъ волокнахъ безпозвоночныхъ все же находится болѣе или менѣе обильное количество вещества, подобнаго нервной мякоти. Можно думать, что мякотная оболочка имѣетъ большое значеніе при передачѣ раздраженія въ нервѣ, изолируя нервныя волокна одно отъ другого, отъ чего, вѣроятно, и зависитъ наибольшая скорость передачи раздраженій въ мякотныхъ нервныхъ волокнахъ. У безпозвоночныхъ съ ихъ почти или вовсе безмякотными волокнами быстрота эта незначительна: у беззубки (Anodonta)—1 см. въ сек.; въ нервахъ мантіи мускуснаго осьминога (Eledone moschata Leach)—0,4 до 1, 0 м.; въ нервахъ клешни омара—6—12 м. Безмякотныя волокна обонятельнаго нерва щуки передаютъ раздраженіе съ быстротою 0,06—0,24 м. въ сек., а по наблюденіямъ надъ лошадью—безмякотные нервы передаютъ раздраженіе со скоростью около 8,0 м., а мякотные—около 30. Въ бе-

дренныхъ нервахъ лягушки эта скорость доходитъ до 27 м., а у человѣка, въ среднемъ, она равна 34 м. Скорое наступленіе усталости безмякотныхъ волоконъ сравнительно съ содержащими мякоть точно также, можно думать, зависитъ отъ мякотной оболочки.

Насколько показываютъ изслѣдованія, вся нервная система животныхъ происходитъ всегда изъ наружнаго зародышеваго пласта, эктодерма. Часто большинство нейроновъ съ ихъ клѣточными тѣлами лежатъ еще въ эктодермѣ,—или непосредственно въ наружномъ эпителіѣ тѣла (рис. 363), или въ частяхъ, уже отдѣлившихся отъ него, какъ это имѣетъ мѣсто въ спинномъ и головномъ мозгу позвоночныхъ. Отростки нейроновъ врастаютъ также въ другіе зародышевые пласты; но нерѣдко наблюдается, что и клѣточныя тѣла уходятъ изъ давшаго имъ начало эктодерма и переходятъ въ мезодермъ. То обстоятельство, что эти клѣтки происходятъ именно изъ наружнаго зародышеваго пласта, клѣтки котораго въ особенно сильной степени способны воспринимать и передавать раздраженія, имѣетъ свое значеніе,—ибо на всѣхъ ступеняхъ развитія животнаго царства клѣтки наружнаго пласта всего болѣе подвергались дѣйствію внѣшнихъ раздражителей, и поэтому у нихъ вполнѣ сохранилась и даже еще болѣе усилилась способность раздражаться.

Б. Органы чувствъ.

1. Общій обзоръ.

Задача нервной системы двоякаго рода: съ одной стороны,—приходить въ возбужденіе отъ внѣшнихъ раздраженій, съ другой,—передавать это возбужденіе соотвѣтствующимъ органамъ (мускуламъ и железамъ), въ которыхъ происходитъ реакція на раздраженіе. Сообразно этому, мы различаемъ, съ одной стороны, органы воспріятія и отходящіе отъ нихъ такъ наз. центростремительные (чувствительные) нервы, а съ другой,—идущіе къ различнымъ органамъ такъ наз. центробѣжные (двигательные) нервы. Связь между тѣми и другими является болѣе или менѣе сложною; она осуществляется посредствомъ нервныхъ центровъ. Эти три части нервной системы (и ихъ отправленія) мы разсмотримъ одну за другою.

Органы воспріятія или, какъ ихъ обыкновенно называютъ, органы чувствъ располагаются большею частью на поверхности тѣла животнаго; кромѣ нихъ, однако, существуютъ въ самыхъ различныхъ частяхъ организма еще такіе органы, которые посылаютъ къ нервнымъ центрамъ раздраженія, возникающія вслѣдствіе измѣненія въ состояніи тѣла. Прямое воспріятіе раздраженій нервнымъ центромъ наблюдается рѣдко, хотя оно вполнѣ возможно при нормальныхъ отношеніяхъ, на что указываетъ, напр., возбужденіе центра дыханія въ продолговатомъ мозгу млекопитающихъ присутствіемъ углекислоты въ крови. Органы чувствъ суть тѣ ворота, чрезъ которыя проходятъ раздраженія въ организмъ животнаго или, точнѣе, въ его нервную систему. Эти органы обладаютъ способностью обращать такія раздраженія внѣшняго міра, которыя сами по себѣ не вліяютъ на обычную протоплазму,—въ дѣйствующія въ тѣлѣ нервныя раздраженія. Такимъ образомъ органы чувствъ «извѣщаютъ» животное о тѣхъ измѣненіяхъ, какія происходятъ вокругъ него, и животное отвѣчаетъ на нихъ измѣненіями состоянія своего организма, движеніями и выдѣленіями. Все поведеніе животнаго находится въ зависимости отъ работы его органовъ чувствъ.

Органы чувствъ составляютъ необходимую часть нервной системы: воспринимающіе аппараты устанавливаютъ связь внѣшняго міра съ выполняющими аппаратами. Такъ же, однако, необходимо и существованіе аппаратовъ-посредниковъ, связующихъ воспринимающіе аппараты съ выполняющими. Поэтому нервные центры связаны тѣснѣйшимъ образомъ съ органами чувствъ: чѣмъ совершеннѣе строеніе послѣднихъ, чѣмъ разнороднѣе и богаче источники возбужденія, тѣмъ выше развиты центральные органы, въ которыхъ раздраженія распредѣляются, приводятся въ соотношеніе, перерабатываются и передаются далѣе. Неудивительно поэтому, что центральные органы часто находятся

и по своему положенію въ тѣснѣйшемъ соотношеніи съ органами чувствъ: у гидроидныхъ медузъ (Craspedota), напр., центральная нервная система тѣсно прилегаетъ къ краевымъ тѣльцамъ съ ихъ органами чувствъ; благодаря положенію важнѣйшихъ органовъ чувствъ на переднемъ концѣ тѣла моллюсковъ, кольчатыхъ червей, членистоногихъ и позвоночныхъ, нервные центры достигаютъ здѣсь бо́льшаго развитія, и этотъ конецъ тѣла играетъ особую роль въ формѣ головы.

Человѣкъ склоненъ думать, что животному присущи тѣ же чувства, что и ему; онъ убѣжденъ, что глазъ совы, какъ и его собственный, служитъ для воспріятія свѣта, что собака чуетъ носомъ, пробуетъ языкомъ—и въ этомъ онъ правъ. Но предположеніе о томъ, что слуховой лабиринтъ рыбъ возбуждается, какъ у человѣка, звуками, при ближайшемъ изслѣдованіи оказалось ошибочнымъ. Чѣмъ дальше какое-либо животное отстоитъ отъ человѣка, тѣмъ сильнѣе будетъ разница и въ органахъ чувствъ. Органы обонянія у насѣкомыхъ прежде искали въ отверстіяхъ трахей, такъ какъ у человѣка они расположены при входѣ въ органы дыханія, а усики насѣкомыхъ считали органами слуха, соотвѣтствующими ушамъ; однако, болѣе точныя наблюденія показали, что органы обонянія у насѣкомыхъ находятся на ихъ усикахъ, а органы слуха у саранчи, кузнечиковъ и сверчковъ расположены въ такихъ мѣстахъ, гдѣ первые наблюдатели не могли даже предполагать ихъ: у сверчковъ и кузнечиковъ они помѣщаются въ голеняхъ переднихъ ногъ, а у саранчи—по обѣ стороны перваго брюшного сегмента. Кто думаетъ, что глаза у всѣхъ животныхъ расположены на головѣ, тотъ будетъ удивленъ, узнавъ, что у рыбьей піявки (Piscicola geometra L.) они находятся также на заднемъ концѣ тѣла, а у одного щетинконогаго червя (Polyophtalmus pictus Duj.) съ каждой стороны вдоль всего тѣла идетъ цѣлый рядъ органовъ зрѣнія. Еще болѣе удивительнымъ покажется то, что у многихъ животныхъ, напр., у дождевыхъ червей, наблюдается реакція на свѣтовыя раздраженія при полномъ отсутствіи особыхъ органовъ зрѣнія. «Зрѣніе безъ глазъ», понятіе на человѣческій взглядъ абсурдное, встрѣчается въ природѣ. Наивное подведеніе организаціи животныхъ подъ организацію человѣка особенно наглядно опровергается приведеннымъ примѣромъ земляного червя: изслѣдованіе его убѣждаетъ насъ, что ощущеніе свѣта не локализируется здѣсь въ опредѣленныхъ органахъ, но распространяется болѣе или менѣе по всей поверхности тѣла, подобно нашему чувству осязанія.

Ввиду такого различія между человѣкомъ и нѣкоторыми животными естественно возникаетъ вопросъ: отличаются-ли органы чувствъ человѣка и животныхъ не только по своему строенію и положенію, но и по своему значенію? Отвѣтъ, безъ сомнѣнія, долженъ быть утвердительнымъ: извѣстно, напр., что зрѣніе птицы острѣе человѣческаго, что собака обладаетъ болѣе тонкимъ чутьемъ. Органъ обонянія у самцовъ многихъ бабочекъ возбуждается такимъ слабымъ запахомъ, котораго мы абсолютно не замѣчаемъ. Комнатная муха различно относится къ сахарину и сахару, тогда какъ на нашъ вкусъ оба эти вещества одинаковы: сахарина она не трогаетъ, а сахаръ сосетъ.

Мы имѣемъ достаточно основаній утверждать, что объемъ раздраженій нѣкоторыхъ органовъ чувствъ животныхъ больше, чѣмъ у человѣка; напр., ультрафіолетовые лучи для человѣческаго глаза невидимы, муравьи же этими лучами возбуждаются: они всегда переносятъ своихъ личинокъ и свои коконы въ темноту. и если на искусственный муравейникъ, расположенный тонкимъ слоемъ и прикрытый тонкимъ стекломъ, направить лучи спектра, то муравьи переходятъ изъ ультрафіолетовыхъ лучей въ ультракрасные (которыхъ мы также не видимъ). Можно устранить ультрафіолетовые лучи, пропуская ихъ черезъ сѣроуглеродъ,—прозрачную свѣтлую жидкость, поглощающую указанные лучи; если теперь предоставить муравьямъ выборъ: оставаться подъ стаканомъ съ сѣроуглеродомъ,—слѣдовательно, въ свѣтѣ свободномъ отъ ультрафіолетовыхъ лучей, или подъ почти непрозрачнымъ для насъ растворомъ темнозеленыхъ хромовыхъ квасцовъ

пропускающихъ ультрафіолетовые лучи,—то они собираются подъ сѣроуглеродомъ, слѣдовательно, въ части, для насъ болѣе свѣтлой.

Несовершенство человѣческихъ органовъ чувствъ показываетъ слѣдующее простое вычисленіе. Наше ухо возбуждается колебаніями воздуха, количество которыхъ колеблется отъ 16—23 до 41000 въ сек.; число колебаній мы различаемъ какъ разные тоны. Нашъ глазъ раздражается колебаніями отъ 481 билліона до 764 билліоновъ въ сек.; ихъ мы воспринимаемъ въ видѣ свѣта различной окраски, смотря по числу колебаній. Можно съ достовѣрностью утверждать, что въ природѣ существуютъ колебанія среднія между вышеприведенными числами; но на наши органы чувствъ они не производятъ никакого впечатлѣнія и не существуютъ для насъ. Количество ясно различаемыхъ нами тоновъ обнимаетъ 11—12 октавъ; подобнымъ-же образомъ воспринимаемыя нами краски имѣютъ только одну октаву, пробѣлъ же, находящійся между границами воспринимаемыхъ нами звуковыхъ и свѣтовыхъ колебаній, составляетъ 33—34 октавы. Какое безконечное число явленій природы остается вмѣстѣ съ тѣмъ скрытымъ отъ насъ! Фотографическая пластинка отвѣчаетъ на болѣе разнообразныя, нежели нашъ глазъ, свѣтовыя колебанія: границы ихъ лежатъ между 18 билл. и 1600 билл. въ сек., что (употребляя тотъ же масштабъ) составляетъ 7—8 октавъ.

Для объясненія нахожденія дороги птицами во время перелетовъ имъ приписывали раньше особое магнитное чувство, которое дѣйствуетъ, какъ компасъ, отвѣчая на магнитныя раздраженія. Это допущеніе безусловно невѣроятно, такъ какъ въ такомъ случаѣ птицы должны бы испытывать раздраженіе не только при перемѣнѣ своего мѣста относительно полюсовъ земного шара, но и при многихъ другихъ обстоятельствахъ, напр., при сѣверномъ сіяніи или гальваническомъ токѣ, идущемъ въ опредѣленномъ направленіи,—чего въ дѣйствительности не наблюдается. Обладая органомъ чувства, который такъ же реагировалъ бы на электричество, какъ глазъ—на свѣтъ, мы отлично оріентировались-бы въ матеріальномъ мірѣ и ночью, и днемъ; но міръ былъ бы для насъ совершенно инымъ; мы различали бы вещи по степени ихъ электрическаго напряженія, имѣли бы совершенно иное представленіе о грозѣ и т. д. Во всякомъ случаѣ, гальванизмъ и его примѣненія не оставались бы такъ долго для насъ неоткрытыми.

При болѣе подробномъ изученіи дѣятельности органовъ чувствъ пользуются, какъ объектомъ, органами чувствъ человѣка. Многія раздраженія вызываютъ въ насъ извѣстныя ощущенія, и мы можемъ поэтому сравнивать ощущенія съ примѣненнымъ раздраженіемъ.

Различныя чувства даютъ намъ различныя ощущенія. Но воспринимаются-ли качества внѣшняго міра нашими органами чувствъ такъ, какъ они существуютъ въ дѣйствительности, т. е. будутъ-ли наши ощущенія въ такой же мѣрѣ различны между собою, какъ и внѣшнія раздраженія, вызвавшія ихъ? Легко доказать, что нѣтъ. Количественная разница, т. е. различіе въ числѣ колебаній, дѣйствующихъ на глазъ и ухо, качественно соотвѣтствуетъ различію въ родѣ ощущенія, давая различные тоны, краски: если нашъ глазъ получаетъ 400 билліоновъ колебаній въ секунду, то мы ощущаемъ красный цвѣтъ; если колебаній около 700 билл., мы видимъ синій цвѣтъ; раздраженія количественно относятся, какъ 4:7, но вызванныя ими ощущенія не могутъ быть сравниваемы между собою этимъ путемъ.

Одно и то же раздраженіе не оказываетъ на различные органы чувствъ одинаковаго вліянія: на вкусъ хлороформъ сладокъ, а ощущеніе, вызываемое его запахомъ, со вкусовымъ не имѣетъ никакого сходства; дѣйствуя на кожу, тотъ-же хлороформъ вызываетъ боль, которую въ свою очередь нельзя сравнивать съ его вкусомъ и запахомъ. Колебанія камертона, ощущаемыя ухомъ, какъ тонъ, щекочутъ кончикъ языка, когда къ нему прикоснешься инструментомъ. Волны эфира, имѣющія незначительное число колебаній (480 билл. въ сек.), воспринимаются глазомъ, какъ красный цвѣтъ, а кожею, какъ тепло.

Каждый органъ чувствъ отвѣчаетъ на всѣ раздраженія лишь однимъ, ему свой-

ственнымъ, родомъ ощущеній. Самыя различныя раздраженія, какія въ состояніи дѣйствовать на глазъ, вызываютъ только свѣтовое ощущеніе,—будь это волны эфира съ колебаніями въ указанныхъ предѣлахъ, или электрическій токъ, или давленіе, или механическое поврежденіе сѣтчатки при операціи глаза. Электрическое раздраженіе вызываетъ въ кожѣ ощущеніе холода, тепла, боли или давленія,—смотря по мѣсту, на какое дѣйствуетъ; въ ухѣ оно вызываетъ ощущеніе звука; въ глазу—ощущеніе свѣта; на различныхъ мѣстахъ языка—сладкій, горькій, кислый или соленый вкусъ. Не только раздраженіе концевыхъ чувствительныхъ аппаратовъ въ органахъ чувствъ, но и раздраженіе нервовъ, идущихъ къ нимъ, вызываетъ то же специфическое ощущеніе: перерѣзываніе зрительнаго нерва при операціи глаза ощущается паціентомъ, какъ блескъ молніи, а механическое раздраженіе «барабанной струны», иннервирующей часть органовъ вкуса, случающееся иногда при поврежденіяхъ въ среднемъ ухѣ, вызываетъ вкусовыя ощущенія.*) Результатъ раздраженія (т. е. у человѣка—ощущеніе) опредѣляется не родомъ раздражителя, а особенностями раздражаемаго органа чувствъ; Іоганнъ Мюллеръ первый обратилъ вниманіе на эти факты и назвалъ это «специфическою энергіей» чувствительныхъ нервовъ или чувствительнаго вещества.

Это свойство или «специфическая энергія» не составляетъ исключительной особенности органовъ чувствъ: она вообще присуща всякой живой субстанціи. Благодаря именно ей, изъ куринаго яйца развивается цыпленокъ, а изъ утинаго—утенокъ, несмотря на полное сходство въ нагрѣваніи во время развитія обоихъ яицъ. На электрическія, химическія, термическія, механическія раздраженія железистыя клѣтки отвѣчаютъ своими выдѣленіями, мускульныя—сокращеніемъ, мерцательныя—ускореніемъ мерцательныхъ движеній. Специфическая энергія клѣтокъ почекъ выражается выдѣленіемъ мочи, а клѣтокъ печени—образованіемъ желчи. То же наблюдается и у одноклѣточныхъ: амёба отвѣчаетъ на разнообразныя раздраженія втягиваніемъ ложноножекъ, а Noctiluca—свѣченіемъ. То же находимъ мы и въ нервной системѣ: одно и то же нервное волокно не можетъ передавать качественно-различныя возбужденія, одинъ и тотъ же нейронъ въ центральной нервной системѣ не можетъ возбуждаться качественно-различными способами. Качественное различіе результатовъ раздраженій обусловливается индивидуальнымъ различіемъ раздражаемыхъ элементовъ. Специфическія особенности органовъ чувствъ составляютъ лишь частный случай особенностей всякой живой субстанціи.

Быть можетъ, послѣ всего вышесказаннаго мы уяснимъ себѣ также значеніе, которое имѣетъ различіе въ устройствѣ конечныхъ аппаратовъ органовъ чувствъ. Если какой либо органъ чувствъ на любое раздраженіе отвѣчаетъ всякій разъ однимъ и тѣмъ же (въ качественномъ отношеніи) возбужденіемъ, то это можетъ служить для оріентировки животнаго, особенно въ томъ случаѣ, когда, соотвѣтственно особенностямъ органа, концевые аппараты его будутъ доступны лишь одному роду раздраженій и будутъ защищены отъ другихъ раздраженій. Въ такомъ случаѣ животное можетъ всегда связывать ощущеніе, получаемое отъ раздраженія одного изъ органовъ чувствъ, съ опредѣленнымъ раздражителемъ, т.-е. для него становятся «различимыми» разные роды раздражителей. Это и составляетъ задачу конечныхъ аппаратовъ органовъ чувствъ: они должны сортировать раздраженія, отвѣчая на одни и не воспринимая другихъ.

Раздражители, нормально возбуждающіе какой-либо чувствительный аппаратъ, называются адэкватными (специфическими) для него. Волны эфира съ опредѣленнымъ числомъ колебаній являются адэкватными раздражителями для глаза, газообразныя химическія вещества—адэкватными раздражителями для органа обонянія. Другіе же раздражители инадэкватны (общи) для этихъ органовъ; напр., давленіе можетъ раздражать какъ глазъ, такъ и органы обонянія. Такіе раздражители могутъ не допускаться къ органамъ

*) Барабанная струна (Chorda tympani) представляетъ вѣтвь лицевого нерва, которая отдѣляется отъ него при выходѣ его изъ черепа, проходитъ подъ названіемъ „барабанной струны“ черезъ среднее ухо (т. е. черезъ барабанную полость) и, выйдя оттуда, направляется вмѣстѣ съ язычнымъ нервомъ (т. е. одною изъ вѣточекъ нижнечелюстного нерва) — къ языку. (Прим. ред.)

чувствъ двоякимъ образомъ. Въ простѣйшихъ случаяхъ само расположеніе органовъ чувствъ не позволяетъ дѣйствовать на нихъ общимъ раздражителямъ: органы обонянія и вкуса, напр., защищены отъ механическихъ раздраженій своимъ положеніемъ въ углубленіяхъ и складкахъ тѣла; адэкватнымъ же раздражителямъ они легко доступны. Часто органы осязанія бываютъ защищены отъ химическихъ раздражителей покровами, не пропускающими черезъ себя химическихъ веществъ; таковы, напр., осязательныя тѣльца въ кожѣ наземныхъ позвоночныхъ или хитиновыя осязательныя щетинки членистоногихъ. Съ другой стороны, существуютъ приспособленія, которыя превращаютъ раздраженія, вообще не вліяющія на воспринимающіе аппараты, въ раздраженія, дѣйствующія; эти приспособленія могутъ быть названы трансформаторами. Имъ органы чувствъ обязаны своею чрезвычайно тонкою чувствительностью и способностью воспринимать такія слабыя раздраженія, которыя не могли бы непосредственно сами возбуждать нервныя волокна. Сущность и способъ дѣйствія трансформаторовъ еще совсѣмъ неизвѣстны. Мы совершенно не знаемъ, почему однѣ тепловыя точки кожи возбуждаются только высокими температурами, а другія—только низкими, или почему въ сѣтчаткѣ позвоночныхъ одни элементы возбуждаются свѣтовыми лучами одного цвѣта, другіе—другого, или, иначе говоря, волнами эфира того или иного числа колебаній.

Органы чувствъ, доступные одному лишь роду раздраженій, называются элективными или специфическими. Таковы человѣческіе органы чувствъ. Однако, вполнѣ допустимо существованіе органовъ, отвѣчающихъ на различныя раздраженія, какъ то мы видимъ у амёбы, возбуждающейся и механическими, и химическими, и термическими, и свѣтовыми раздраженіями. Подобные органы чувствъ называются анэлективными или общими. Однако, и у нихъ разнородныя раздраженія не влекутъ за собою качественно различныхъ результатовъ; подобно тому, какъ амёба на всѣ роды раздраженія отвѣчаетъ всегда втягиваніемъ ложноножекъ и съеживаніемъ своего тѣла, такъ и результатъ разнородныхъ раздраженій у анэлективнаго органа всегда бываетъ одинъ. Необязательно, чтобы анэлективный органъ отвѣчалъ на всѣ роды раздраженій; достаточно, если онъ будетъ возбуждаться хотя бы двумя различными раздражителями. У человѣка подобные органы неизвѣстны, но есть данныя принимать за анэлективные органы сидящія на ножкахъ клешни на кожѣ морскихъ ежей, называемыя педицелляріями, а также—нѣкоторыя клѣтки въ кожѣ мягкотѣлыхъ.

Анэлективные органы, надо полагать, появились въ мірѣ животныхъ раньше элективныхъ, послѣдніе же развились изъ нихъ. Часто высказывался взглядъ, что изъ органовъ чувствъ органы осязанія являются не только самыми распространенными, но и самыми примитивными, и что изъ нихъ возникли всѣ остальные органы чувствъ. Однако, уже у самыхъ низшихъ одноклѣточныхъ организмовъ наблюдается реакція не только на механическія раздраженія, но и на химическія, свѣтовыя и термическія. Далѣе, трудно понять, какъ происходилъ переходъ отъ элективныхъ органовъ осязанія къ элективнымъ же органамъ зрѣнія или обонянія; изъ анэлективныхъ же органовъ элективные могли произойти путемъ сохраненія способности реагировать на одни раздраженія и утраты способности отвѣчать на раздраженія другого рода. Послѣднее толкованіе, пожалуй, объясняетъ также, почему органы чувствъ, на которые нормально инадэкватные раздражители не дѣйствуютъ, при искусственныхъ условіяхъ могутъ ими возбуждаться, какъ напр., глаза—механическимъ давленіемъ.

Осязаніе, слухъ, вкусъ, обоняніе, зрѣніе — вотъ пять обычно различаемыхъ органовъ чувствъ. Раздѣленіе это, чисто топографическое, возникло изъ самонаблюденія и указываетъ на ощущенія кожи, носа, уха, языка и глаза. Но оно не представляется ни исчерпывающимъ, ни раціональнымъ; осязаніе, т. е. кожное чувство, охватываетъ, кромѣ чувства собственно осязанія, еще совершенно отличное отъ него чувство температурное; чувства вкуса и обонянія очень близки между собою: они являются, какъ реакція органовъ чувствъ на дѣйствіе химическихъ веществъ,—въ одномъ случаѣ жидкихъ, въ другомъ газообразныхъ, — и у водяныхъ животныхъ они не могутъ быть раздѣлены.

Кромѣ того, существуютъ и другія чувства. Это, прежде всего, чувство устойчивости или равновѣсія, органъ котораго помѣщается въ слуховомъ лабиринтѣ, и о которомъ обыкновенно люди не имѣютъ представленія. Дѣятельность глаза и уха мы можемъ по своему желанію прервать, не допуская до нихъ раздраженій; раздраженія органовъ обонянія, вкуса и осязанія также до извѣстной степени зависятъ отъ нашей воли. Органъ же чувства равновѣсія функціонируетъ постоянно; дѣятельность его нельзя ни возбудить, ни прекратить, подобно работѣ другихъ органовъ, и поэтому присутствіе его не можетъ быть обнаружено по контрастамъ въ его работѣ. Кромѣ чувства равновѣсія существуютъ еще разные подвиды кожнаго чувства, какъ чувство щекотанія и чувство сладострастія.

Поэтому, вмѣсто субъективнаго раздѣленія по ощущеніямъ, лучше пользоваться объективнымъ раздѣленіемъ органовъ по природѣ раздражителей. Въ зависимости отъ нихъ различаютъ: органы механическаго, химическаго, термическаго и оптическаго чувства. Органы механическаго чувства можно, въ свою очередь, подраздѣлить на органы осязанія, боли, равновѣсія и слуха. Органы химическаго чувства мы раздѣляемъ на органы вкуса и обонянія, въ зависимости отъ раздраженія ихъ веществами жидкими или газообразными.

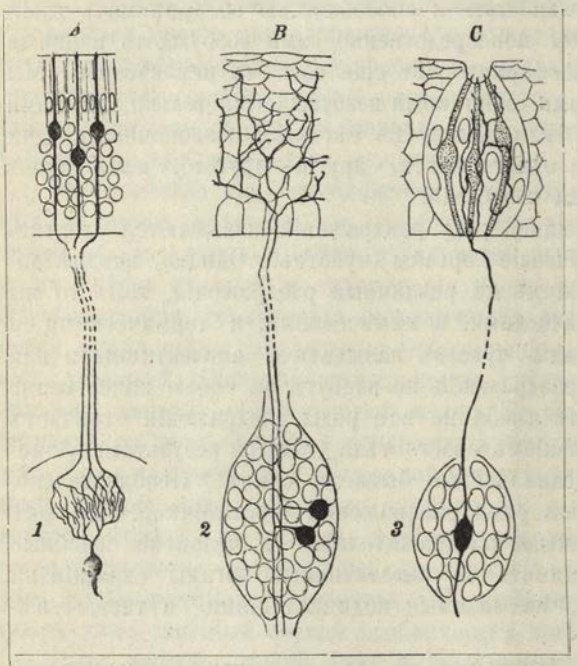


Рис. 364. *A*—первичная чувствительная клѣтка (изъ обонятельной слизистой оболочки млекопитающаго, *1*—обонятельная лопасть съ митрообразной клѣткой), *B*—голое нервное окончаніе (въ кожѣ земноводнаго, *2*—спинальный нервный узелъ, въ которомъ лежатъ клѣтки, отсылающія нервныя волокна въ кожу), *C*—вторичная чувствительная клѣтка (вкусовая почка млекопитающаго; три вкусовыхъ клѣтки покрыты пунктиромъ; клѣтки подходящихъ къ нимъ нервныхъ отростковъ лежатъ въ нервномъ узелкѣ языка *3*). Схема.

До сихъ поръ въ своемъ изложеніи мы имѣли передъ собою человѣка и исходили изъ его чувствъ. При дальнѣйшемъ, однако, знакомствѣ съ дѣятельностью нервной системы у животныхъ аналогіи съ человѣкомъ намъ будутъ мѣшать. Уже предыдущее показало намъ, какъ часто отношенія у животныхъ бываютъ отличны отъ отношеній у человѣка. Прежде всего нужно помнить, что весьма многія ощущенія у человѣка имѣютъ своимъ результатомъ работу сознанія и такъ тѣсно связаны съ нею, что въ понятіе о работѣ органовъ чувствъ мы въ обыденной рѣчи неразрывно включаемъ и сопутствующее ей психическое явленіе. О дѣятельности органовъ чувствъ, не вліяющихъ на сознаніе,—напр., объ органѣ равновѣсія,—люди обыкновенно ничего не знаютъ. Психическіе процессы извѣстны намъ только благодаря самонаблюденію; мы не знаемъ, какъ далеко заходятъ подобные процессы параллельно дѣятельности нервовъ у другихъ животныхъ, и если мы можемъ это до извѣстной степени принимать для высшихъ млекопитающихъ и птицъ, то, съ другой стороны, чѣмъ ниже мы спускаемся по ступенямъ органической лѣстницы, тѣмъ такое допущеніе становится менѣе вѣроятнымъ. Странно слышать объ ощущеніяхъ и чувствахъ какого-нибудь дождевого червя или медузы, о томъ, что піявка видитъ, что моллюски имѣютъ вкусъ. Далѣе мы будемъ говорить только о физической сторонѣ нервныхъ явленій, не касаясь психической. Чтобы подчеркнуть это, было бы хорошо, вмѣсто названій, взятыхъ изъ психологіи и физіологіи человѣка, ввести новые термины, обозначающіе процессы въ нервной системѣ животныхъ. Но это позволительно только для спеціалистовъ; въ нашемъ же случаѣ непривычная для читателя терминологія только затруднила-бы пониманіе книги. Я введу только нѣкоторые новые термины,

употребляя ихъ по крайней мѣрѣ наряду съ другими. Названіе «воспринимающій» органъ, вмѣсто органа чувствъ, мы употребляли уже раньше. Соотвѣтственно этому мы будемъ говорить «воспринимать» вмѣсто «ощущать» или «чувствовать». Но вообще мы будемъ по возможности придерживаться обычныхъ выраженій.

Конечные аппараты органовъ чувствъ, разумѣется, представляютъ части нейроновъ. Однако, эти нейроны по своему расположенію могутъ быть различны (рис. 364). Клѣтка нейрона представляетъ иногда периферическую эпителіальную клѣтку, которая вмѣстѣ съ другими эпителіальными клѣтками принимаетъ участіе въ образованіи покрова, но отличается отъ нихъ существованіемъ нервнаго отростка. Такую клѣтку мы называемъ первичною чувствительною клѣткой (А). Въ другихъ случаяхъ клѣточное тѣло нейрона болѣе или менѣе удалено отъ поверхности тѣла, и отъ него отходятъ нервныя волокна въ двѣ стороны: одно—къ мѣсту воспріятія раздраженія, гдѣ оно большею частью древовидно развѣтвляется (напр., между эпителіальными клѣтками кожи или въ такихъ внутреннихъ органахъ, какъ мускулы и слизистая оболочка кишекъ), другое—къ центральному органу. Въ этомъ случаѣ часть нейрона, воспринимающая раздраженіе, называется голымъ нервнымъ окончаніемъ (В). Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, наконецъ, подобное окончаніе связано съ особыми клѣтками, воспринимающими раздраженіе, которыя не имѣютъ нервныхъ отростковъ и, слѣдовательно, сами не представляютъ нейроновъ, а служатъ лишь вспомогательными органами. Эти клѣтки называются вторичными чувствительными клѣтками (С); онѣ обычно бываютъ густо оплетены конечными развѣтвленіями нервныхъ волоконъ.

Первичныя чувствительныя клѣтки весьма распространены, какъ органы химическаго, оптическаго, а нерѣдко и механическаго чувствъ, у безпозвоночныхъ; у позвоночныхъ же онѣ встрѣчаются лишь въ слизистой оболочкѣ носовой полости и въ сѣтчаткѣ глаза. Наоборотъ, вторичныя чувствительныя клѣтки, неизвѣстныя до сихъ поръ у безпозвоночныхъ, у позвоночныхъ встрѣчаются очень часто. Голыя нервныя окончанія, насколько мы знаемъ, суть органы механическаго чувства и, по всей вѣроятности, служатъ также въ качествѣ органа термическаго чувства. Относительно послѣдняго, впрочемъ, наши свѣдѣнія очень недостаточны.

2. Органы механическаго чувства.

а) Осязаніе.

Возбуждаемость организма механическимъ раздраженіемъ или чувство осязанія служитъ животному для оріентированія среди предметовъ, временно или постоянно соприкасающихся съ его тѣломъ. Воспринимающіе органы находятся при этомъ на поверхности всего тѣла (то же положеніе, вѣроятно, имѣли первоначально и другіе органы чувствъ). Однако, тонкость ощущенія разныхъ мѣстъ поверхности тѣла далеко не одинакова: повышенною раздражимостью особенно обладаютъ тѣ мѣста, которыя чаще и при болѣе разнообразныхъ условіяхъ соприкасаются съ внѣшнимъ міромъ,—которыя, напр., при движеніяхъ животнаго прежде другихъ встрѣчаются съ новыми предметами. Это—наиболѣе выдающіяся части тѣла,—напр., конечности, хватательные органы и пр. Такимъ образомъ, чувство осязанія предупреждаетъ тѣло отъ опасныхъ соприкосновеній, служитъ ему, такъ сказать, защитою отъ нихъ.

Мѣста, въ которыхъ скучиваются окончанія осязательныхъ нервовъ, становятся орудіями осязанія: таковы хватательные органы актиній, щупальцы медузъ и реброви-ковъ, щупальцы и концы амбулакральныхъ ножекъ иглокожихъ, передній и задній конецъ тѣла кольчатыхъ червей, равно какъ ихъ усикообразные придатки и циррусы. У моллюсковъ особенно чувствительны къ прикосновенію части, выставляемыя наружу изъ раковины, какъ напр., передній край ноги улитокъ, сифоны и край мантіи ракушекъ;

свободноплавающіе двустворчатые моллюски, какъ напр., гребешекъ (Pecten) и Lima, для которыхъ особенно важна оріентировка, снабжены многочисленными осязательными нитями по всему краю мантіи. У членистоногихъ, гдѣ твердый панцырь покрываетъ всю поверхность тѣла и защищаетъ его отъ непосредственнаго соприкосновенія съ предметами, имѣются упругія хитинистыя щетинки, проходящія черезъ отверстія въ панцырѣ и служащія для передачи механическихъ раздраженій; особенно обильно покрыты подобными щетинками и ихъ производными усики и ноги. Крылья бабочекъ также имѣютъ чувствительные волоски и осязательныя колбочки. Скорпіоны осязаютъ своими клешнями, сѣнокосцы—второю парою ногъ. У членистоногихъ обитателей пещеръ, при отсутствіи оптическаго чувства, чувство осязанія пріобрѣтаетъ особое значеніе; поэтому конечности ихъ бываютъ нерѣдко весьма удлинены.

У позвоночныхъ для оріентировки служатъ выдающіяся части тѣла, превращенныя въ орудія осязанія; для оріентировки же относительно болѣе отдаленныхъ предметовъ служатъ имъ органы химическаго и оптическаго чувствъ. У многихъ рыбъ, въ особен-

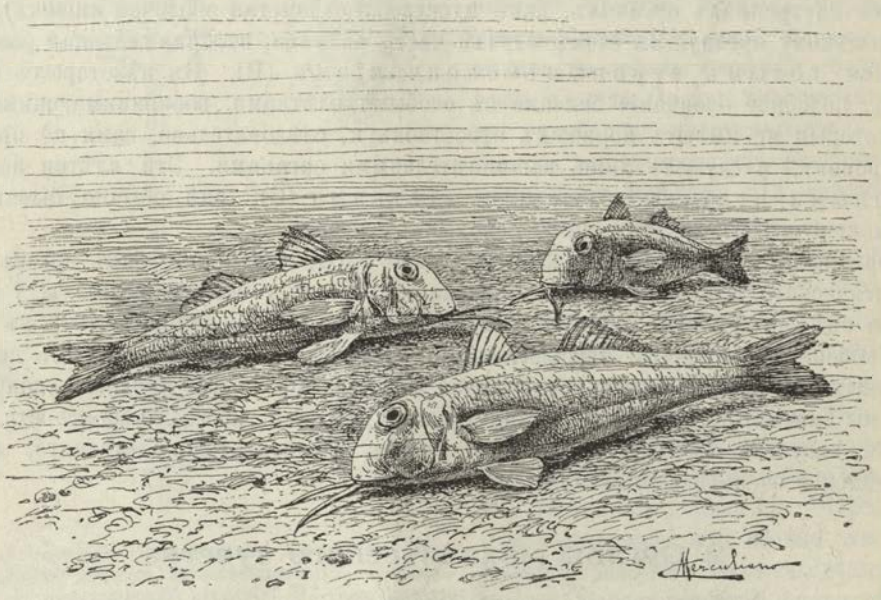


Рис. 365. Краснобородка (mullus barbatus L.), ощупывающая дно своими усами.

ности у держащихся возлѣ дна (карповъ, чебаковъ, вьюновъ), существуютъ на мордѣ усы въ большемъ или меньшемъ количествѣ; у нѣкоторыхъ видовъ сомовъ они достигаютъ колоссальнаго развитія,—напр., у американскаго кошачьяго сома (Amiurus); у краснобородки (Mullus barbatus L., рис. 365) усы чрезвычайно подвижны и употребляются для ощупыванія дна. У гурами (Osphromenus olfax C. V., рис. 366) Зондскихъ острововъ,—рыбы, которую за ея красоту часто держатъ въ неволѣ,—въ орудіе осязанія превратился первый лучъ брюшныхъ плавниковъ, сильно придвинутыхъ къ переднему концу тѣла и въ остальной своей части редуцированныхъ; этотъ лучъ почти достигаетъ длины тѣла. У земноводныхъ орудіями осязанія служатъ пальцы, у пресмыкающихся—языкъ, у птицъ—преимущественно языкъ и клювъ. Млекопитающія осязаютъ обыкновенно концами пальцевъ рукъ и ногъ; у слона особенно чувствителенъ хоботъ, у свиньи и крота—рыло, у обезьянъ Новаго Свѣта — конецъ хвоста. У ночныхъ млекопитающихъ, у летучихъ мышей, ежей и обыкновенныхъ мышей, служатъ также органами осязанія удлиненныя ушныя раковины.

Опыты надъ человѣкомъ показали, что острота чувства осязанія, по мѣрѣ удаленія отъ оси тѣла, увеличивается. Особенно чувствительны концы пальцевъ и мѣста, окру-

жающія ротъ. Для того, чтобы обѣ ножки циркуля чувствовались раздѣльно при одновременномъ прикосновеніи ихъ къ кожѣ, разстояніе между ними должно быть при прикосновеніи къ кончику языка не меньше 1,1 м.м., при прикосновеніи къ кончику пальцевъ руки—уже 2,3 м.м., къ ладонной сторонѣ второго сустава пальцевъ—4,5 м.м., къ тыльной сторонѣ перваго сустава ихъ и къ кончику носа — 6,5 м.м., къ подушечкамъ пальцевъ ногъ —9 м.м , къ ладони руки — 11 м.м., къ внутренней сторонѣ ступни—13,5 м.м., ко лбу—22 м.м., къ тыльной поверхности руки—31 м.м., къ предплечью—36 м.м., къ груди—45 м.м. и къ серединѣ спины—даже 68 м.м.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ для передачи раздраженія служатъ неподвижные, упругіе волоски и щетинки, сами по себѣ нечувствительные. Таковы, напр., длинныя щетинки у многихъ щетинконогихъ червей, осязательныя перья у птицъ и осязательныя щетинки млекопитающихъ. Осязательными перьями обладаютъ особенно ночныя птицы, какъ совы (рис. 374) и козодой, а также птицы, гнѣздящіяся въ пещерахъ; эти перья сидятъ обыкновенно у основанія клюва. Осязательныя щетинки млекопитающихъ особенно сильно развиты также у ночныхъ формъ; въ большомъ количествѣ онѣ растутъ на верхней губѣ въ видѣ усовъ, затѣмъ, надъ глазами и на ушахъ, а также на переднихъ ногахъ. Насколько онѣ важны для животнаго, показываетъ слѣдующій простой опытъ: кошка, которая при помощи осязательныхъ щетинокъ легко идетъ съ завязанными глазами, натыкается на каждый предметъ, если щетинки у нея обрѣзаны.

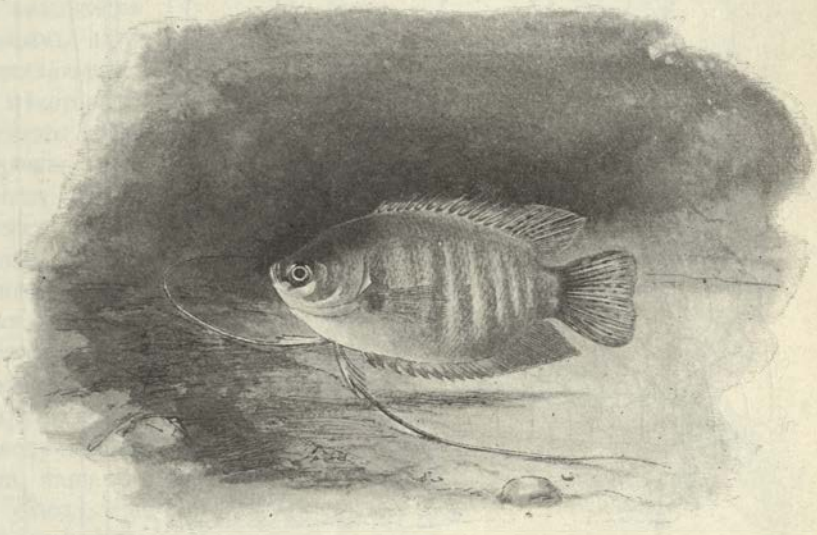


Рис. 366. Гурами (Osphromenus olfax C. V.)

Органы осязанія изучены далеко не такъ хорошо, какъ можно было бы думать, судя по ихъ значенію и широкому распространенію у животныхъ. Напр., относительно какого-либо органа гораздо легче сказать, представляетъ ли онъ органъ зрѣнія, чѣмъ рѣшить, является ли данный органъ органомъ осязанія. Голыя нервныя окончанія въ кожѣ мы должны разсматривать за органы осязанія, такъ какъ химическія раздраженія не могутъ достигать до этихъ окончаній безъ пораненія эпидермиса, а концевые аппараты оптическаго органа никогда не представляютъ, насколько намъ извѣстно, голыхъ нервныхъ окончаній; такимъ образомъ, на нихъ могутъ дѣйствовать только или термическія раздраженія,—еще мало изученныя,—или механическія. У губокъ, повидимому, вообще нѣтъ органовъ чувствъ. У кишечнополостныхъ и иглокожихъ несомнѣнно уже существуютъ первичныя чувствительныя клѣтки, снабженныя жгутиками и воспринимающія механическія раздраженія; но ни у тѣхъ, ни у другихъ голыхъ нервныхъ окончаній въ кожѣ еще не найдено. Подобныя чувствительныя клѣтки пытаются также разсматривать какъ анэлективные органы чувствъ, тѣмъ болѣе, что у обоихъ этихъ типовъ животныхъ до сихъ поръ извѣстенъ только одинъ указанный родъ органовъ чувствъ. Весьма мало данныхъ мы имѣемъ также для сужденія о распредѣленіи химическаго и механическаго чувства въ тѣлѣ этихъ животныхъ. Во всякомъ случаѣ мы достовѣрно

знаемъ, что мѣста вокругъ рта актиній воспринимаютъ механическія раздраженія, но не химическія. Болѣе точныя изслѣдованія должны еще многое уяснить.

У червей голыя нервныя окончанія въ эпителіѣ кожи очень распространены. Мы встрѣчаемъ ихъ у рѣсничныхъ червей рядомъ съ первичными чувствительными клѣтками, снабженными неподвижными осязательными волосками. Находимъ ихъ также у сосальщиковъ и ленточныхъ глистовъ. У піявокъ и земляныхъ червей они очень многочисленны (рис. 367, А), также, какъ и у морскихъ щетинконогихъ червей, у которыхъ они между прочимъ оплетаютъ основанія щетинокъ (рис. 367, С): эти щетинки, какъ уже упоминалось, служатъ для осязанія. Щетинки и волоски членистоногихъ почти всегда бываютъ снабжены нервами, окончанія которыхъ часто заходятъ внутрь ихъ (рис. 368). Въ щетинкообразныхъ органахъ членистоногихъ могутъ встрѣчаться также и первичныя чувствительныя клѣтки (рис. 368, А и С), но онѣ, вѣроятно, воспринимаютъ химическія раздраженія. Въ новѣйшее время открыты нервныя окончанія также въ кожѣ моллюсковъ. Какими органами осязанія обладаютъ оболочники, — еще неизвѣстно.

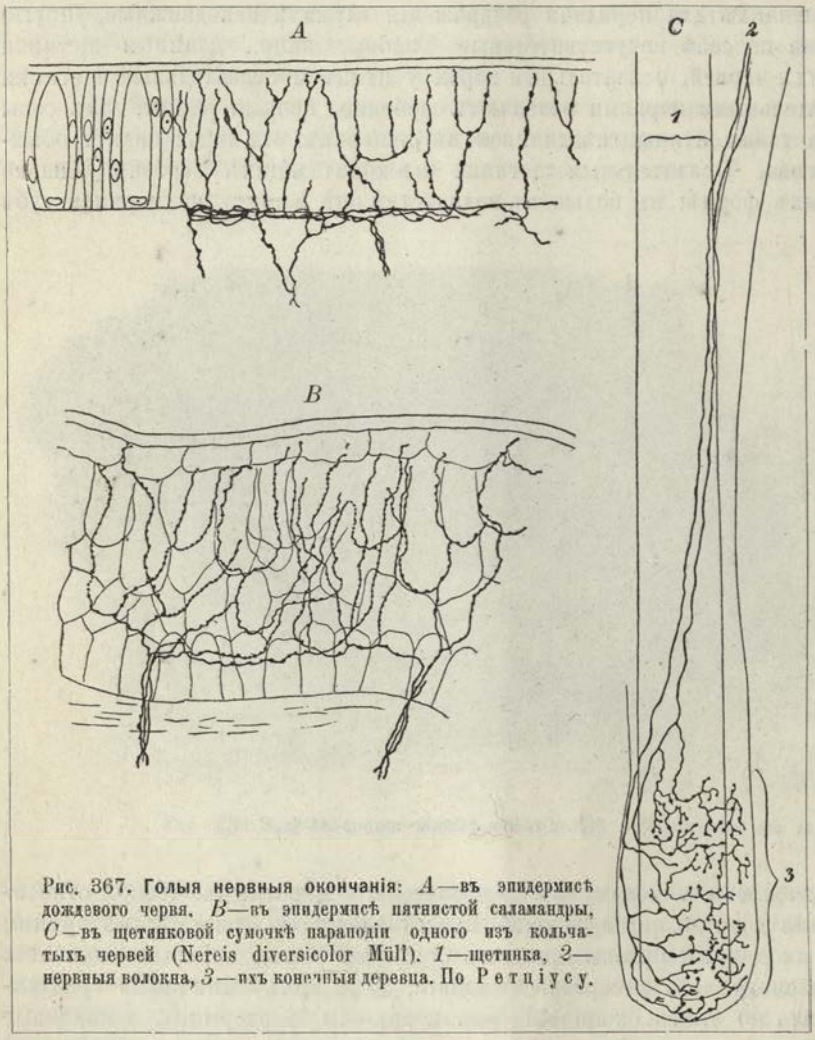


Рис. 367. Голыя нервныя окончанія: *A*—въ эпидермисѣ дождевого червя, *B*—въ эпидермисѣ пятнистой саламандры, *C*—въ щетинковой сумочкѣ параподіи одного изъ кольчатыхъ червей (Nereis diversicolor Müll). *1*—щетинка, *2*—нервныя волокна, *3*—ихъ конечныя деревца. По Ретціусу.

Если уже у безпозвоночныхъ животныхъ опредѣленіе органовъ осязанія представляетъ затрудненіе, то по отношенію къ позвоночнымъ это затрудненіе еще болѣе возрастаетъ, такъ какъ въ ихъ кожѣ мы встрѣчаемъ большое количество различныхъ органовъ чувствъ и между ними рядъ видоизмѣненій органовъ кожнаго чувства. Очень трудно судить о функціи каждаго такого органа въ отдѣльности. Для этого могутъ служить лишь опыты надъ раздраженіемъ кожи человѣка и одновременное изученіе ея строенія; при опытахъ должно быть принято во вниманіе также термическое чувство.

Кожа человѣка не вездѣ раздражается одинаково. Легко раздражаемыя мѣста кожи раздѣлены нечувствительными промежутками. Кромѣ того раздражаемыя мѣста отвѣчаютъ не на каждый родъ раздраженій: есть мѣста, которыя чувствуютъ лишь давленіе, другія раздражаются лишь холодомъ или, наоборотъ, только повышеніемъ температуры, раздраженіе третьихъ вызываетъ только боль; ради краткости такія мѣста называются пунктами давленія и тепловыми и болевыми точками.

Рядъ спеціальныхъ опытовъ показываетъ, что указанныя модификаціи кожнаго чувства дѣйствительно существуютъ. Такъ, наркозъ уничтожаетъ болевыя ощущенія, не заглушая чувства давленія. Во время паралича исчезаетъ иногда чувство давленія, воспріимчивость же къ термическимъ раздраженіямъ остается, и наоборотъ. Но и при нормальномъ состояніи на тѣлѣ человѣка существуютъ мѣста, воспринимающія только извѣстныя раздраженія. Такъ, средина роговой оболочки глаза и зубы даютъ только болевыя ощущенія; краю роговой оболочки, соединительной оболочкѣ глаза и головкѣ мужского члена несвойственно чувство давленія, при существованіи болевыхъ и термическихъ ощущеній. Наоборотъ, на внутренней поверхности щеки есть одно мѣсто, являющееся безболѣзненнымъ, но раздражаемое давленіемъ и измѣненіемъ температуры. Самостоятельное существованіе пунктовъ, раздражаемыхъ холодомъ, и пунктовъ, раздражаемыхъ тепломъ, хорошо доказывается такъ наз. парадоксальнымъ ощущеніемъ холода, возникающимъ при раздраженіи нѣкоторыхъ мѣстъ,—особенно грудного соска и головки мужского члена,—проволокою нагрѣтою выше 45° Ц. Раздраженіе различныхъ точекъ гальваническимъ токомъ можетъ давать также различные результаты. Изслѣдуя кожу различными раздражителями, можно установить распредѣленіе этихъ точекъ на ея поверхности. Рѣже другихъ распредѣлены точки, воспринимающія раздраженія тепла, чаще ихъ располагаются точки холода, еще чаще—точки давленія и, наконецъ, наиболѣе частыми оказываются болевыя точки. На мѣстахъ, покрытыхъ волосами, положеніе точекъ давленія совпадаетъ съ положеніемъ волосъ.

Рис. 368. **Осязательныя щетинки и органы вкуса у членистоногихъ.** Осязательныя щетинки *(2)* съ голыми нервными окончаніями, вкусовыя колбочки *(1)* и конуса съ первичными чувствительными клѣтками. *A*—конецъ короткихъ усиковъ водяного ослика (Asellus aquaticus L.), *B*—его ножка, *C*—губное щупальце Machilis. По фомъ-Рату.

Сравненіе результатовъ опытовъ съ распредѣленіемъ въ кожѣ человѣка органовъ чувствъ различнаго строенія даетъ, можетъ быть, право судить о функціи хотя бы нѣкоторыхъ изъ этихъ органовъ.

Органы чувствъ человѣческой кожи представляютъ или голыя нервныя окончанія, или вторичныя чувствительныя клѣтки; первичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ мы здѣсь не встрѣчаемъ. Такъ какъ наши свѣдѣнія о функціи этихъ органовъ, какъ раньше, такъ отчасти и въ настоящее время,—недостаточны, то они называются обыкновенно просто по имени лица, открывшаго ихъ. По расположенію ихъ мы отличаемъ органы, лежащіе въ эпителіѣ, и органы, находящіеся въ соединительно-тканномъ слоѣ кожи. Много разъ развѣтвляющіяся нервныя окончанія въ большомъ количествѣ вступаютъ въ эпителіальный слой и доходятъ до рогового слоя кожи. Въ cutis также встрѣчаются голыя древовидныя

нервныя окончанія, но кромѣ нихъ мы находимъ здѣсь концевые узелки нервовъ, не связанные ни съ какими клѣтками; это—такъ наз. концевыя колбочки Краузэ, мейсснеровы тѣльца (рис. 369) и нервные клубочки Руффини. Вторичныя чувствительныя клѣтки встрѣчаются здѣсь въ двухъ формахъ: во-первыхъ, въ видѣ меркелевыхъ тѣлецъ (рис. 370) и, во-вторыхъ, въ видѣ колбообразныхъ тѣлецъ, называемыхъ фатеръ-пачиніевыми тѣльцами. Меркелевы тѣльца (рис. 370) лежатъ у млекопитающихъ подъ самымъ нижнимъ слоемъ эпидермиса, а у другихъ позвоночныхъ — въ глубинѣ cutis. Въ нихъ къ каждой осязательной клѣткѣ, имѣющей приблизительно яйцеобразную форму, подходитъ одно нервное волокно, расширяющееся на поверхности клѣтки въ такъ наз. осязательный менискъ; послѣдній представляетъ плотную сѣточку нервныхъ фибриллъ погруженную въ перифибриллярное вещество. Кромѣ того осязательныя клѣтки оплетаются рыхлою сѣтью, образуемою другимъ тонкимъ нервнымъ волокномъ. Колбообразныя тѣльца имѣютъ болѣе сложное строеніе (рис. 371). Сплющенный конецъ нервнаго волокна вступаетъ здѣсь внутрь свѣтлой колбочки, происшедшей, вѣроятно, изъ двухъ рядовъ клѣтокъ (эти клѣтки еще отчетливо видны на колбообразныхъ тѣльцахъ птицъ, — см. рис. 373, В); внутри колбочки отъ нервнаго волокна отходятъ боковыя вѣточки. Это нервное окончаніе представляетъ, подобно осязательному мениску въ меркелевыхъ тѣльцахъ, замкнутую, плотную сѣть нервныхъ фибриллъ. Какъ осязательныя клѣтки меркелевыхъ тѣлецъ, такъ здѣсь вся колбочка оплетена рыхлою нервною сѣтью иного происхожденія. Весь аппаратъ окруженъ нѣкоторымъ количествомъ сплющенныхъ клѣтокъ, налегающихъ другъ на друга, какъ листья въ луковицѣ, и не вполнѣ раздѣленныхъ другъ отъ друга узкими промежутками, наполненными жидкостью. Если колбочки съ ихъ нервными волокнами можно разсматривать, какъ нѣсколько меркелевыхъ тѣлецъ, собранныхъ вмѣстѣ, то значеніе ихъ листоватой оболочки еще не выяснено; можетъ быть, она служитъ для увеличенія объема тѣльца, для увеличенія его поля дѣйствія. Колбообразныя тѣльца лежатъ въ самыхъ поверхностныхъ частяхъ cutis,— именно (вмѣстѣ съ нервными клубочками) въ такъ наз. сосочкахъ кожи, гдѣ они всего болѣе доступны термическимъ раздраженіямъ и давленію. Меркелевы осязательныя клѣтки находятся также въ корневыхъ влагалищахъ волосъ ниже устьевъ сальныхъ железъ, а въ волосяной сумочкѣ на той же высотѣ залегаетъ въ видѣ кольца концевая нервная сѣточка.

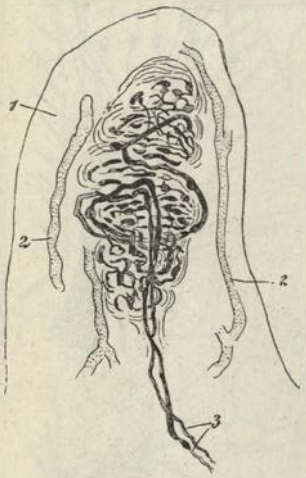


Рис. 369. **Мейсснерово осязательное тѣльце изъ кожи человѣка.** *1*—сосочекъ кожи. *2*—кровеносные сосуды, *3*—нервныя волокна. По Догелю.

Какова функція этихъ органовъ?

Раздраженіе нервныхъ окончаній эпидермиса вызываетъ, повидимому, чувство боли. Въ средней части роговой оболочки, гдѣ можно констатировать только болевыя ощущенія, встрѣчаются одни лишь эти нервныя окончанія. Ощущеніе боли при ожогахъ кожи ѣдкими щелочами, амміакомъ, хлороформомъ и т. под. веществами показываетъ, что раздражаемые органы лежатъ очень близко къ поверхности кожи, подобно голымъ нервнымъ окончаніямъ въ эпидермисѣ. Какъ эти окончанія, такъ и болевыя ощущенія распространены почти по всей поверхности тѣла.

Точки давленія, какъ указывалось, лежатъ возлѣ волосъ, и именно всегда съ той стороны волоса, которая образуетъ, при обычномъ косомъ положеніи волосъ, наибольшій уголъ съ поверхностью кожи. Здѣсь находится кольцеобразная нервная сѣточка волосяной сумочки и меркелевы клѣтки волосяного влагалища, и нѣтъ сомнѣнія, что именно эти органы и представляютъ воспринимающій аппаратъ чувства давленія. Они раздражаются также при прикосновеніи къ волосамъ; при этомъ волосъ дѣйствуетъ, какъ рычагъ, и чѣмъ больше наклонъ его къ поверхности кожи, тѣмъ дѣйствіе его сильнѣе.

Такимъ образомъ, меркелевы клѣтки и нервная сѣточка въ сумочкахъ волосъ представляютъ органы давленія. Въ мѣстахъ, непокрытыхъ волосами, имъ, вѣроятно, соотвѣтствуютъ мейсснеровы осязательныя тѣльца. Распредѣленіе послѣднихъ на ладоняхъ вполнѣ совпадаетъ съ распредѣленіемъ точекъ давленія: на ладони одной руки находится всего около 15.000 такихъ точекъ. На 1 кв. с.м. приходится отъ 100 до 200 мейсснеровыхъ тѣлецъ, т. е. на 72 кв. с.м.—свыше 10.000. Къ концамъ пальцевъ число ихъ, однако, увеличивается: на первомъ суставѣ мизинца на 1 кв. м.м. ихъ приходится 3, на второмъ—8, на третьемъ — 21. Такимъ образомъ, на всей ладонной сторонѣ руки ихъ должно быть также около 15.000. Вѣроятно, сюда же надо причислить и фатеровы тѣльца. Хотя на всей ладони ихъ находится всего 600, но въ пользу принятія ихъ за органы чувства давленія говоритъ ихъ нахожденіе въ суставахъ и въ надкостной плевѣ.

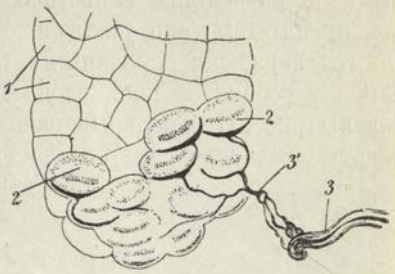


Рис. 370. **Меркелевы осязательныя клѣтки въ эпителіѣ свиного рыла.** *1*—клѣтки эпидермиса, *2*—осязательныя клѣтки, *3*—мякотныя нервныя волокна, которыя, теряя мякоть (*3'*), подходятъ къ осязательнымъ клѣткамъ. Рыхлая сѣточка фибриллъ, оплетающая, кромѣ того, осязательныя клѣтки, не представлена. По Третьякову.

Для опредѣленія органовъ термическаго чувства мы имѣемъ также нѣкоторыя данныя. Краевымъ частямъ роговой оболочки нашего глаза свойственны лишь болевыя ощущенія и ощущенія холода. Тамъ мы находимъ, кромѣ нервныхъ окончаній, дающихъ при раздраженіи болевыя ощущенія, еще концевыя колбочки Краузэ; послѣднія, очевидно, раздражаются холодомъ. Подобные же органы найдены также въ конъюнктивѣ глаза, на головкѣ мужского члена, въ кожѣ ступни, подушечекъ пальцевъ и плеча. Другіе концевые клубочки, тѣльца Руффини, расположенныя на вѣкахъ, на подушечкахъ пальцевъ и въ другихъ мѣстахъ тѣла, служатъ, можетъ быть, для тепловыхъ раздраженій, но точныхъ данныхъ въ пользу такого толкованія мы пока не имѣемъ.

На основаніи наблюденій надъ человѣкомъ мы можемъ судить объ органахъ кожнаго чувства у другихъ позвоночныхъ, но наши свѣдѣнія относительно послѣднихъ оставляютъ желать еще многаго. Удобнѣе всего разсматривать группы позвоночныхъ въ нисходящемъ порядкѣ, проводя параллель между ними и человѣкомъ.

У млекопитающихъ вообще распространены тѣ же нервныя окончанія, что и у человѣка,—особенно голыя нервныя окончанія, меркелевы осязательныя клѣтки и фатеровы тѣльца. Мейсснеровы тѣльца встрѣчаются не такъ часто, потому что при достаточной густотѣ шерсти ихъ замѣняютъ нервные аппараты волосъ. Мейсснеровы тѣльца мы находимъ особенно на ладоняхъ и губахъ обезьянъ и на голой хватательной поверхности хвоста цѣпкохвостыхъ обезьянъ. Упоминавшіяся осязательныя щетинки млекопитающихъ снабжены подобнымъ же, какъ у остальныхъ волосъ, но только болѣе развитымъ нервнымъ аппаратомъ въ волосяной сумочкѣ и въ волосяномъ влагалищѣ. Кромѣ того, въ волосяной сумочкѣ ихъ находится окружающій сумочку со всѣхъ сторонъ кровяной синусъ; имѣетъ ли онъ непосредственное отношеніе къ воспріятію давленія,—является вопросомъ; вѣрнѣе думать, что этотъ синусъ повышаетъ подвижность щетинокъ, позволяя имъ легко слѣдовать за сокращеніями прикрѣпляющихся къ нимъ мускуловъ.

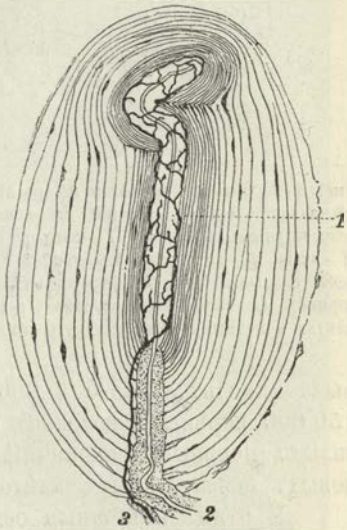


Рис. 371. **Фатеръ-пачиніево тѣльце человѣка** *1*—внутренняя колбочка, *2*—нервное волокно, проходящее по оси колбочки, *3*—нервное волокно, концы котораго оплетаютъ колбочку,—изображенное схематично. По Кёлликеру съ измѣненіями.

Богато иннервированы летательныя перепонки крыльевъ у летучихъ мышей. У

поздно-летающаго кожана (Vesperugo serotinus Keys.-Bl.) на крыльяхъ располагается въ общемъ 8.000—10.000 чувствительныхъ волосковъ. Большія ушныя раковины его также богато иннервированы. Насколько хорошо работаетъ весь этотъ аппаратъ, показываетъ жестокій опытъ Спалланцани. Онъ ослѣплялъ кожана и пускалъ его летать по комнатѣ, въ которой были протянуты перекрещивавшіяся между собою нити въ различныхъ направленіяхъ. Животное, летавшее по комнатѣ, могло совершенно точно обходить всѣ препятствія: оно узнавало о нихъ по отражавшимся отъ нихъ воздушнымъ волнамъ. Богаты нервными окончаніями также голыя мѣста морды у нѣкоторыхъ животныхъ,— напр., у собаки, свиньи, слона и особенно у крота. У крота, у котораго глаза редуцированы (рис. 372), нервныя окончанія въ кожѣ рыла чрезвычайно многочисленны, и, надо думать, эта часть тѣла обладаетъ вмѣстѣ съ тѣмъ повышенною чувствительностью. Въ эпидермисѣ рыла крота находятся колонки изъ двойныхъ рядовъ клѣтокъ (B, 4); между обоими рядами клѣтокъ проходитъ по направленію къ поверхности кожи одно среднее нервное волокно, а по периферіи колонки въ томъ же направленіи тянутся параллельно другъ другу около 20—40 внѣшнихъ нервныхъ волоконъ. Отъ каждаго нервнаго волокна отходятъ короткіе отростки въ клѣтки колонки, въ которыхъ они оканчиваются утолщеніями въ видѣ пуговокъ или головокъ (C). По направленію къ cutis эпидермисъ образуетъ подъ каждой колонкой клѣтокъ выступъ, — такъ наз. сосочекъ; внутри него лежитъ около 5 меркелевыхъ осязательныхъ клѣтокъ, а въ cutis противъ него—1—2 фатеровыхъ тѣлецъ. На всей поверхности рыла находится около 5.000 такихъ осязательныхъ колонокъ и, слѣдовательно, около 150 000 нервныхъ волоконъ съ ихъ окончаніями въ клѣткахъ колонокъ,—и еще тысячи голыхъ нервныхъ окончаній между колонками; къ этому надо прибавить 25.000 меркелевыхъ осязательныхъ клѣтокъ и 7.500 фатеровыхъ тѣлецъ.

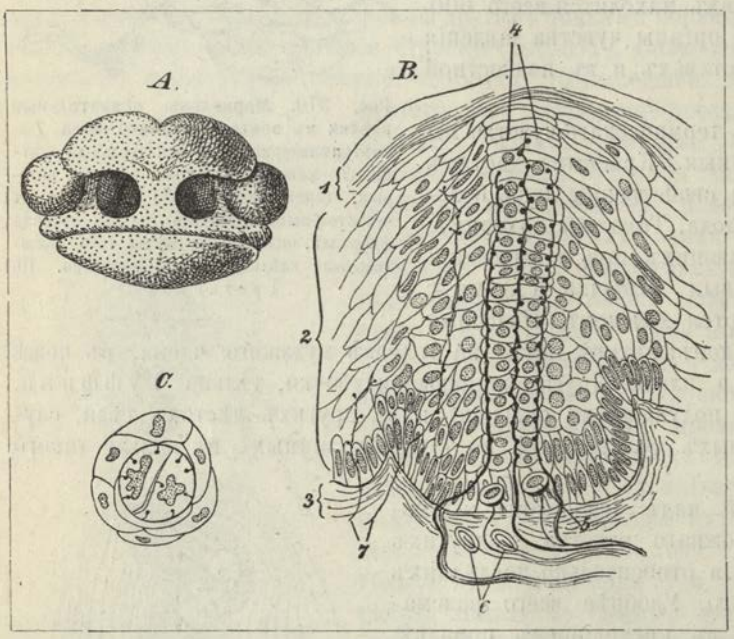
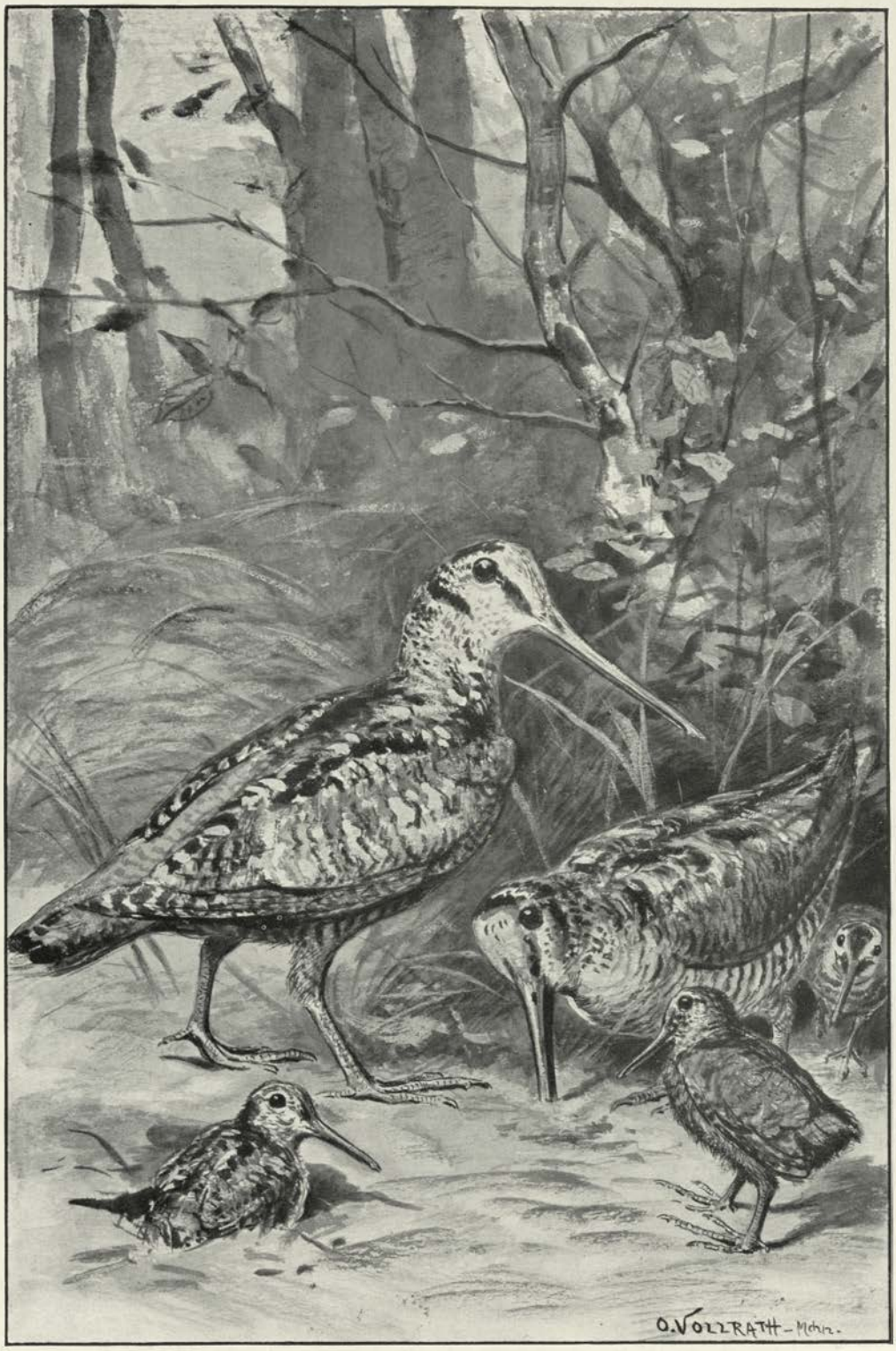


Рис. 372. **Органы осязанія на рылѣ крота.** *A*—видъ рыла спереди; точки обозначаютъ органы осязанія. *B*—поперечный разрѣзъ кожи рыла съ однимъ осязательнымъ органомъ; *1*—роговой слой, *2*—мальпигіевый слой эпидермиса, *3*—cutis, *4*—клѣточныя колонки съ ихъ нервными волокнами, *5*—меркелевы осязательныя клѣтки, *6*—фатеровы тѣльца, *7*—голыя нервныя окончанія въ эпидермисѣ. *C*—поперечный разрѣзъ черезъ клѣточную колонку съ вдающимися въ клѣтки конечными нервными пуговками: *A* по Эймеру, *B* и *C* по Гуссу.

У птицъ клѣточныя осязательныя тѣльца въ cutis играютъ болѣе важную роль, чѣмъ голыя нервныя окончанія въ эпидермисѣ. Обыкновенно мы находимъ у нихъ осязательныя тѣльца, соотвѣтствующія меркелевымъ и колбообразнымъ тѣльцамъ млекопитающихъ. Первыя, называемыя тѣльцами Грандри, лежатъ, однако, не въ эпидермисѣ, а въ cutis, и, хотя состоятъ изъ нѣсколькихъ клѣтокъ, но по отношенію къ нервнымъ волокнамъ вполнѣ походятъ на меркелевы клѣтки млекопитающихъ (рис. 373, A). Колбообразныя тѣльца птицъ (тѣльца Гербста; рис. 373, B и C) отличаются отъ фатеровыхъ тѣлецъ только составомъ колбочки изъ ясныхъ клѣтокъ. Встрѣчаясь разбросанно всюду въ кожѣ, они располагаются прежде всего въ сумочкахъ перьевъ и особенно многочисленны у осязательныхъ перьевъ (рис. 374). Также и въ кожѣ клюва и языка



Вальдшнепы (Scolopax rusticola L.).

находятся оба рода тѣлецъ; здѣсь они особенно многочисленны у тѣхъ птицъ, которыя пользуются клювомъ и языкомъ для осязанія, напр., у гусей и утокъ, которые съ помощью клюва и языка отыскиваютъ свою пищу на днѣ бассейна, у дятловъ, которые простукиваютъ своимъ клювомъ деревья, а языкомъ достаютъ изъ ходовъ въ древесинѣ

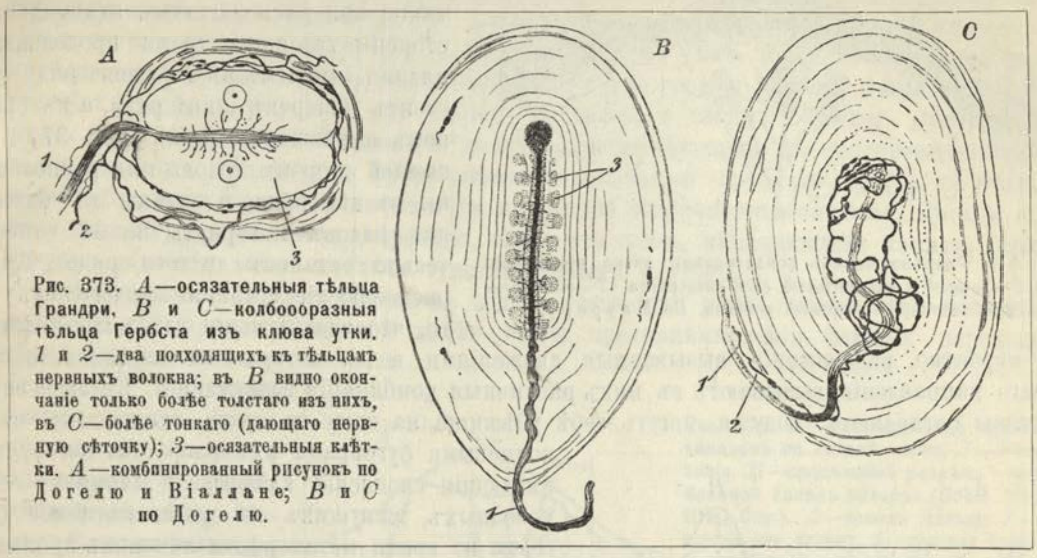


Рис. 373. *A*—осязательныя тѣльца Грандри. *B* и *C*—колбооразныя тѣльца Гербста изъ клюва утки. *1* и *2*—два подходящихъ къ тѣльцамъ нервныхъ волокна; въ *B* видно окончаніе только болѣе толстаго изъ нихъ, въ *C*—болѣе тонкаго (дающаго нервную сѣточку); *3*—осязательныя клѣтки. *A*—комбинированный рисунокъ по Догелю и Віаллане; *B* и *C* по Догелю.

свою пищу, у вальдшнеповъ, которые клювомъ нащупываютъ добычу въ мягкой почвѣ и у которыхъ, соотвѣтственно этому, утолщенный кончикъ клюва и языкъ особенно богаты осязательными тѣльцами (табл. 13).

Осязательныя пятна пресмыкающихся весьма напоминаютъ своимъ строеніемъ сложныя тѣльца Грандри птицъ и лежатъ точно также въ cutis. Эпидермисъ надъ ними часто бываетъ тонокъ и менѣе ороговѣваетъ, какъ это ясно видно на осязательномъ пятнѣ крокодила (рис. 375). Осязательныя пятна располагаются большею частью въ опредѣленномъ порядкѣ (рис. 376). Осязательныя пятна живущихъ на сушѣ земноводныхъ представляютъ также кучки осязательныхъ клѣтокъ въ cutis, надъ которыми эпидермисъ нѣсколько измѣненъ. Вмѣстѣ съ осязательными пятнами мы встрѣчаемъ всюду также голыя нервныя окончанія (рис. 367, B).

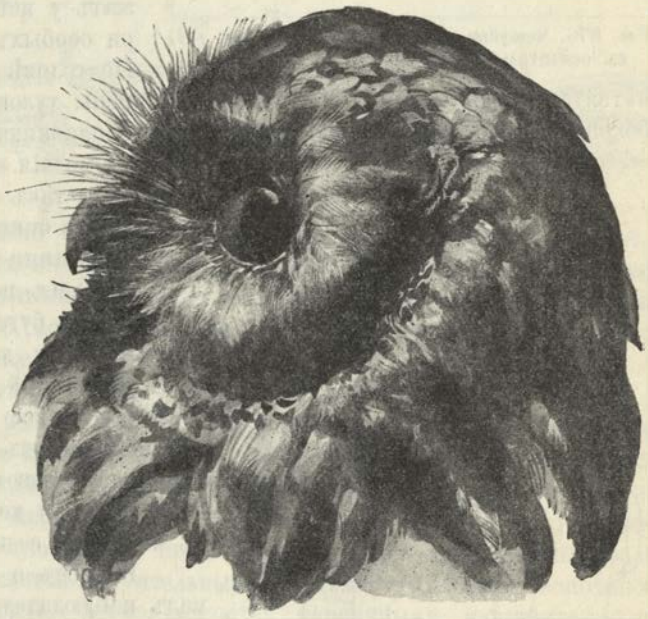


Рис. 374. Голова сѣрой неясыти (Syrnium aluco L.). У основанія клюва—многочисленныя осязательныя перья; у внутренняго угла глаза видна мигательная перепонка.

Особыми органами чувства давленія отличаются низшія водяныя позвоночныя, постоянножаберныя земноводныя, личинки другихъ земноводныхъ и рыбы. Это—такъ называемые концевые бугорки или концевыя почки, представляющіе грушевидныя скопленія вторичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, раздѣленныхъ нитевидными поддерживающими клѣтками и снабженныхъ каждая длинной щетинкой; лежатъ они въ самыхъ по-

верхностныхъ слояхъ эпидермиса. Подходящее къ нимъ нервное волокно охватываетъ эти клѣтки своимъ концевымъ древовиднымъ развѣтвленіемъ. Концевые бугорки разбросаны по всему тѣлу и всего тѣснѣе расположены на головѣ. У земноводныхъ они лежатъ открыто и имѣютъ овальное очертаніе; они располагаются здѣсь по обѣ стороны туловища тремя продольными рядами, причемъ въ верхнемъ ряду они стоятъ поперекъ длинѣ ряда, а въ среднемъ и нижнемъ—вдоль (рис. 377); съ каждой стороны головы они расположены въ два ряда, и органы въ одномъ изъ рядовъ повернуты на 90° относительно органовъ другого ряда. Такое расположеніе органовъ указываетъ на то, что адэкватными для нихъ являются, вѣроятно, раздраженія, вызываемыя движеніями воды, которыя въ зависимости отъ своего направленія вызываютъ въ нихъ различныя комбинаціи возбужденій. Когда осенью тритоны оставляютъ воду и ищутъ себѣ убѣжища на зиму на сушѣ, для защиты надъ концевыми бугорками ихъ разрастаются ороговѣвающія скопленія клѣтокъ. У личинокъ земноводныхъ, живущихъ на сушѣ, концевые бугорки во время метаморфоза личинокъ пропадаютъ, и вмѣсто того развиваются осязательныя пятна.

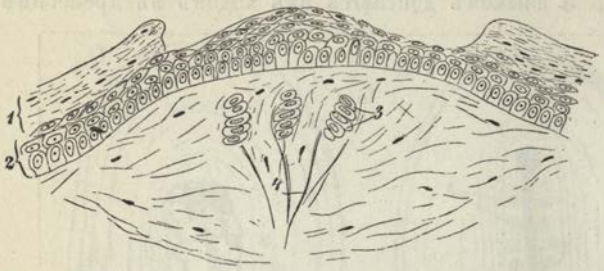


Рис. 375. Разрѣзъ черезъ осязательное пятно крокодила. *1* и *2*—роговой и мальпигіевый слой эпидермиса, *3*—осязательныя клѣтки, *4*—нервныя волокна. По Мауреру.

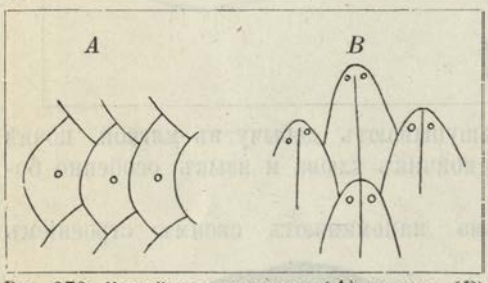


Рис. 376. Чешуйки веретеницы *(A)* и ужа *(B)* съ осязательными пятнами. По Мауреру.

Органы, соотвѣтствующіе открытымъ конечнымъ почкамъ въ кожѣ земноводныхъ, лежатъ у всѣхъ рыбъ, кромѣ круглоротыхъ, внутри особыхъ каналовъ, проходящихъ въ кожѣ. На головѣ эти каналы различнымъ образомъ вѣтвятся (рис. 378, A), а съ каждой стороны туловища проходитъ лишь одинъ простой боковой каналъ—отъ головы до хвостового плавника. Снаружи внутрь каналовъ ведутъ мѣстами мелкія отверстія, образующія съ каждой стороны тѣла такъ наз. боковую линію. Въ глубинѣ канала лежатъ описанные конечные бугорки, а пространство между ними въ каналѣ выполнено слизью. Пока Лейдигомъ не были открыты въ боковомъ каналѣ эти нервные бугорки, „слизистые каналы" считались железами. Эти каналы произошли изъ желобкообразныхъ углубленій поверхности тѣла и въ такомъ видѣ остаются на всю жизнь у химеры (Chimaera). У акулъ прилегающая къ каналамъ плотная соединительная ткань не позволяетъ стѣнкамъ ихъ спадаться; у ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ каналы погружены въ чешуйки, а на головѣ—въ покровныя кости.

Рис. 377. Расположеніе конечныхъ нервныхъ бугорковъ въ кожѣ протея (Proteus anguinus Laur.). *1*—спинной рядъ нервныхъ бугорковъ, *2*—боковой, *3*—брюшной. По Мальбранку.

Вопросъ о значеніи боковой линіи давно занималъ наблюдателей, но только въ послѣднее время нѣкоторый отвѣтъ на него дали опыты надъ рыбами,—особенно надъ щукою, которая, благодаря своему спокойному характеру, оказалась очень подходящею для такихъ опытовъ. Опыты показали, что рыбы, съ перерѣзанными нервами боковой линіи и съ выжженными посредствомъ электричества боковыми каналами на го-

ловѣ, не реагируютъ на слабый токъ воды, ударяющейся въ ихъ тѣло. Наоборотъ, нормальная щука, съ неповрежденными боковыми органами чувствъ, отвѣчаетъ на такія раздраженія немедленно, приподнимая задніе лучи спинного плавника, а при болѣе сильномъ или продолжительномъ раздраженіи, расправляя кромѣ того также заднепроходный и хвостовой плавники и затѣмъ уплывая. Прикосновеніе твердаго тѣла не возбуждаетъ этихъ органовъ чувствъ, и у рыбъ вообще отсутствуютъ на тѣлѣ точки давленія. Когда рыба приближается къ какому-либо твердому предмету, то органы боковой линіи раздражаются теченіемъ воды, отраженной отъ даннаго предмета, и такимъ образомъ предупреждаютъ ударъ рыбы о предметъ. Благодаря этому, ослѣпленная щука съ неповрежденными боковыми каналами обходитъ во время плаванія встрѣчные предметы, щука же безъ глазъ и безъ боковыхъ органовъ натыкается на каждое встрѣчное препятствіе. Органы чувствъ въ каналахъ раздражаются, вѣроятно, тѣмъ, что слизь, наполняющая каналъ, сгибаетъ, уступая давленію воды, щетинки чувствительныхъ клѣтокъ.

Раздраженіе легкимъ теченіемъ воды имѣетъ для рыбъ прежде всего значеніе при плаваніи ночью или въ мутной водѣ. Рыбы, предпринимающія большіе переходы, не могли бы безъ такихъ органовъ оріентироваться среди многочисленныхъ боковыхъ притоковъ и проточекъ рѣчной системы. Можетъ быть, имѣетъ значеніе также то, что рыбы посредствомъ своихъ органовъ могутъ опредѣлять силу теченія и сообразно съ этимъ плыть быстрѣе или тише: „безъ этихъ органовъ всѣ рыбы были бы въ концѣ концовъ вынесены изъ бассейновъ съ проточною водою“. Вѣроятно, наконецъ, именно эти органы возбуждаются у самокъ тритоновъ и нѣкоторыхъ рыбъ, когда самцы ихъ во время своихъ любовныхъ игръ, быстро бросаясь къ нимъ, сразу передъ ними останавливаются. Сильныя теченія воды, сдвигающія рыбу съ мѣста или переворачивающія ее, воспринимаются органами равновѣсія и полукружными каналами лабиринта (см. ниже).

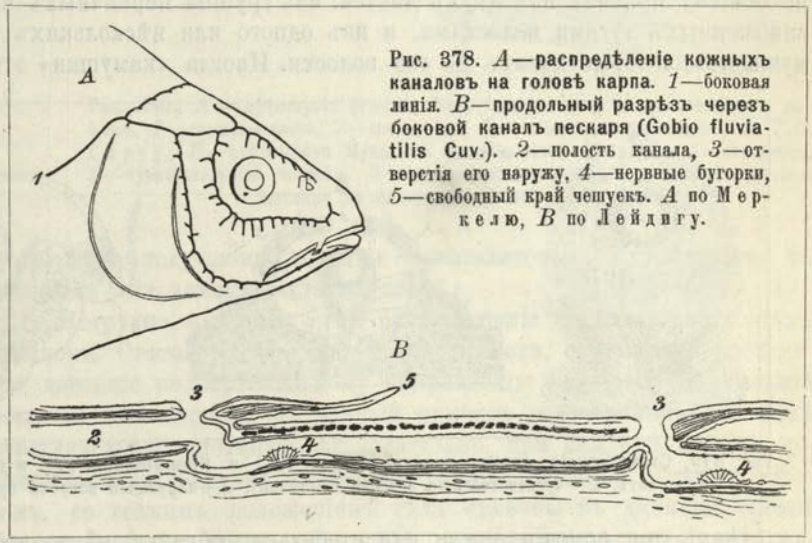


Рис. 378. *A*—распредѣленіе кожныхъ каналовъ на головѣ карпа. *1*—боковая линія. *B*—продольный разрѣзъ черезъ боковой каналъ пескаря (Gobio fluviatilis Cuv.). *2*—полость канала, *3*—отверстія его наружу, *4*—нервные бугорки, *5*—свободный край чешуекъ. *A* по Меркелю, *B* по Лейдигу.

Чѣмъ болѣе мы удаляемся отъ человѣка, тѣмъ труднѣе становится сравненіе съ органами его кожнаго чувства. У рыбъ доказано существованіе болевыхъ точекъ; онѣ расположены гуще на головѣ, чѣмъ на туловищѣ, и, вѣроятно, имъ соотвѣтствуютъ голыя нервныя окончанія. Наблюденій надъ остальными позвоночными въ данномъ отношеніи нѣтъ. У безпозвоночныхъ голыя нервныя окончанія являются часто единственными органами чувства давленія; существуютъ ли у нихъ болевыя точки, аналогичныя болевымъ точкамъ человѣка,—представляется сомнительнымъ. У нѣкоторыхъ бозпозвоночныхъ механическія раздраженія, повидимому, воспринимаются первичными чувствительными клѣтками, у позвоночныхъ же такихъ случаевъ никогда не бываетъ.

У высшихъ животныхъ органы механическаго чувства извѣстны также внутри тѣла. Они раздражаются измѣненіями въ состояніи соотвѣтственныхъ частей тѣла. Различныя формы органовъ, раздражаемыхъ, вѣроятно, давленіемъ, находятся въ мускулахъ и сухожиліяхъ, въ суставахъ, брыжжейкѣ и брюшинѣ. Онѣ найдены у земноводныхъ, пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ. Благодаря имъ, человѣкъ узнаетъ о со-

кращеніи и ослабленіи, а также о силѣ напряженія своихъ мышцъ. Большею частью эти процессы нами не сознаются, но они играютъ въ регулированіи нашихъ движеній выдающуюся роль. Насколько важно раздраженіе этихъ органовъ при ощупываніи видно изъ того, что кончикомъ языка, въ глубокихъ частяхъ котораго органы чувства давленія почти или вполнѣ отсутствуютъ, мы не можемъ прощупать пульса, несмотря на то, что на поверхности языка чувство давленія развито очень тонко. Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ въ глубинѣ нашего тѣла встрѣчаются также органы чувства боли; такъ, хирургическія операціи показываютъ, что брюшина наша въ высшей степени чувствительна. Представляютъ ли чувство голода или жажды, недомоганіе и тому подобныя ощущенія также результатъ раздраженія какихъ-либо нервныхъ окончаній въ нашемъ тѣлѣ,—мы не знаемъ.

б) Чувство равновѣсія и его органы.

Своеобразную форму механическаго чувства представляетъ такъ называемое чувство равновѣсія. У безпозвоночныхъ широко распространены органы чувствъ, состоящіе по общему правилу изъ двухъ частей: изъ группы первичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, снабженныхъ тугими волосками, и изъ одного или нѣсколькихъ тяжелыхъ тѣлецъ—«камушковъ», которые давятъ на эти волоски. Иногда «камушки» эти бываютъ прикрѣплены

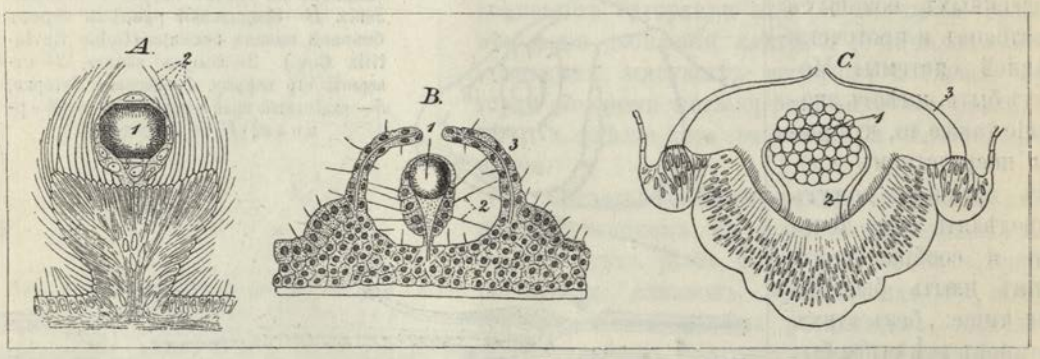


Рис. 379. Статолитные органы медузъ Cunina *(A)* и Rhopalonema *(B)* и ребровика Callianira *(C)*. *1*—статолитъ, *2*—чувствительные волоски (щетинки), *3*—наружный покровъ органа. По Гертвигу.

къ стѣнкѣ при помощи ножки или стебелька, образуя нѣчто вродѣ колотушки, а чувствительныя щетинки отходятъ тогда или отъ сосѣднихъ частей стѣнки, или же сидятъ на самой колотушкѣ (фиг. 379, A и B): такой случай представляютъ многія медузы. Но по большей части весь органъ образуетъ ямку (рис. 379, C) или замкнутый пузырекъ, по стѣнкамъ котораго сидятъ чувствительныя щетинки; въ этомъ случаѣ тѣльце лежитъ свободно въ полости или же, изрѣдка, прикрѣпляется къ концамъ щетинокъ. Подобные же органы встрѣчаются у всѣхъ позвоночныхъ, но воспринимающія клѣтки принадлежатъ здѣсь къ вторичнымъ чувствительнымъ клѣткамъ.

Органы эти раньше принимались за слуховые. Но затѣмъ опыты показали, что большинство безпозвоночныхъ, особенно водныхъ, вовсе не реагируютъ на звукъ; если же и реагируютъ, какъ, напр., гарнели (Palaemon, Palaemonetes), то это происходитъ одинаково и по удаленіи у нихъ сказанныхъ органовъ чувствъ;—вѣроятно, здѣсь имъ служатъ органы осязанія, такъ какъ, вѣдь, звукъ не можетъ распространяться въ водѣ безъ сотрясеній ея массы. Мы сами можемъ ощущать звуковыя волны въ теплой водѣ, опустивъ въ нее руку. Съ другой стороны, описываемые органы нерѣдко бываютъ глубоко погружены въ мягкую, лишенную упругости ткань (какъ у мягкотѣлыхъ), и тогда звуковыя волны не могли-бы до нихъ достичь. Да и зачѣмъ понадобились бы воднымъ животнымъ слуховые органы? Изъ атмосферы не проникаетъ въ воду почти ни одинъ звукъ, въ самой водѣ также почти не возникаетъ звуковъ. Все это говоритъ рѣшительно противъ подобнаго предположенія.

Между тѣмъ многочисленные опыты надъ разными животными приводятъ къ убѣжденію, что удаленіе данныхъ органовъ вызываетъ разнаго рода нарушенія какъ въ движеніяхъ животныхъ, такъ и въ покоящемся ихъ состояніи. Поэтому органы эти принимаются теперь за органы равновѣсія или «статическаго чувства». Въ связи съ этимъ

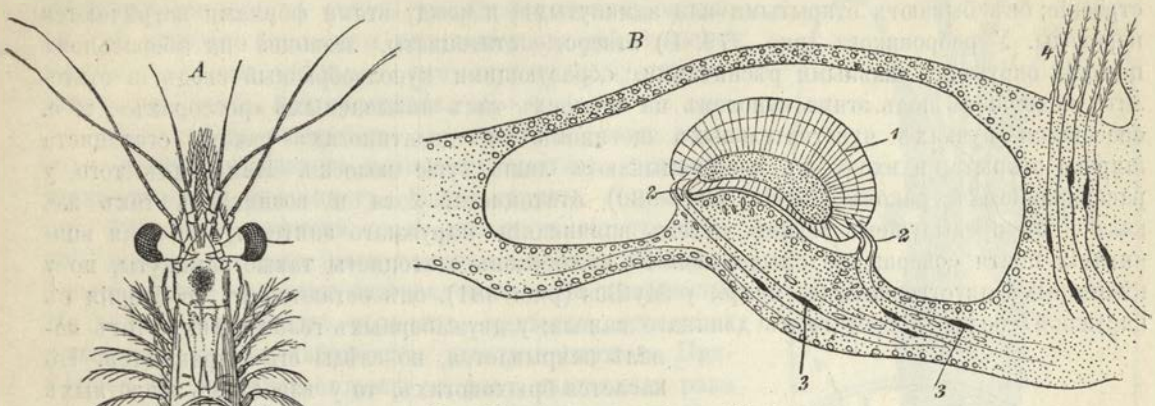


Рис. 380. *A*—Leptomysis gracilis Sars, одинъ изъ расщепленогихъ раковъ. *1*—сложные глаза, *2*—статоциста, *3*—воспитательная камера. По Г. О. Сарсу. *B*—статоциста Mysis въ продольномъ разрѣзѣ. *1*—статолитъ, *2*—чувствительные волоски, *3*—чувствительныя клѣтки, *4*—чувствительныя щетинки на поверхности тѣла. По Бэте.

«камушки» получаютъ названіе «статолитовъ», а пузырьки, въ которыхъ они лежатъ, «статоцистъ».

Нетрудно составить себѣ представленіе о дѣятельности этихъ органовъ. Статолитъ, въ силу своей тяжести, оказываетъ постоянное давленіе по вертикальному направленію книзу, т. е. сильнѣе всего на находящіяся въ данный моментъ вертикально подъ нимъ чувствительныя щетинки; слѣдовательно, при каждомъ новомъ положеніи животнаго онъ давитъ на разныя щетинки. Такимъ образомъ, со всякимъ положеніемъ тѣла связаны въ данномъ органѣ чувства опредѣленныя возбужденія, которыми вызываются въ центральной нервной системѣ цѣлесообразныя рефлекторныя движенія, направленныя къ возстановленію нормальнаго положенія тѣла. Сила тяжести дѣйствуетъ на статолитъ безразлично, лежитъ ли онъ свободно на поверхности тѣла животнаго, или же заключенъ въ пузырькѣ глубоко внутри тѣла.

При всемъ однообразіи общаго строенія органовъ равновѣсія, въ разныхъ случаяхъ наблюдаются все же извѣстныя отклоненія. Мѣстонахожденіе ихъ бываетъ весьма различно: такъ, у медузъ и ребровиковъ они лежатъ на тѣлѣ поверхностно; у червей и моллюсковъ статоцисты располагаются вблизи головного и ножного нервнаго узла; у голотуріи же Synapta онѣ лежатъ парами на радіальныхъ нервахъ вблизи ихъ начала, погруженныя въ стѣнку тѣла; у десятиногихъ раковъ мы находимъ ихъ въ основномъ членикѣ первой пары усиковъ, у расщепленогихъ — во внутренней вѣтви послѣдней пары абдоминальныхъ (брюшныхъ) ножекъ. Статолиты, прикрѣпленные къ стѣнкѣ въ видѣ колотушекъ, встрѣчаются, кромѣ медузъ, еще лишь въ статоцистахъ свободно-плаваю-

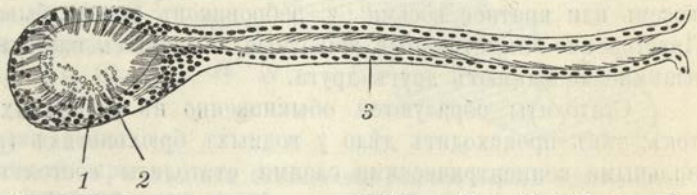


Рис. 381. Статоциста ракушника Mytilus galloprovincialis Lam. *1*—чувствительныя клѣтки съ волосками, *2*—статолиты, *3*—каналъ на мѣстѣ впячиванія. По Листу.

щихъ оболочниковъ—аппендикулярій и личинокъ асцидій. А и В рис. 379 показываютъ намъ эти образованія у трахимедузъ. У сцифомедузъ статолитъ лежитъ на концѣ булавовиднаго краевого тѣльца, и дѣйствіе его выражается здѣсь различнымъ давленіемъ на очень богатый нервами стебелекъ краевого тѣльца; это единственный примѣръ отсутствія чувствительныхъ щетинокъ. Сами статоцисты также могутъ имѣть весьма различное строеніе; онѣ бываютъ открытыми или замкнутыми, и между этими формами встрѣчаются переходы. У ребровиковъ (рис. 379, С) отверстіе статоцисты, лежащей на аборальномъ полюсѣ, окружено сильными рѣсничками, образующими куполообразный сводъ, а статолитъ подвѣшенъ подъ этимъ куполомъ на четырехъ такъ называемыхъ «рессорахъ», т. е. сросшихся пучкахъ чувствительныхъ щетинокъ. У десятиногихъ раковъ статоциста широко открыта, и входъ въ нее замыкаютъ лишь тугіе волоски. Напротивъ того, у расщепленогихъ раковъ (Mysis, рис. 380) статоциста, хотя и возникаетъ такъ же, какъ и въ предыдущемъ случаѣ, путемъ впячиванія наружнаго эпителія, но края впячиванія почти совершенно смыкаются. У моллюсковъ статоцисты также замкнуты, но у нѣкоторыхъ двустворчатыхъ, напр., у Mytilus (рис. 381), онѣ остаются въ сообщеніи съ наружной средою посредствомъ длиннаго канала; у двужаберныхъ головоногихъ этотъ каналъ закрывается, но слѣды его сохраняются. Что касается брюхоногихъ, то у взрослыхъ животныхъ отъ него не остается уже никакихъ признаковъ. Открытое сообщеніе съ внѣшней средой сохраняется также въ статоцистахъ нѣкоторыхъ кольчатыхъ червей (Branchiomma). У многихъ моллюсковъ, напр., у двустворчатыхъ (пластинчатожаберныхъ), сверхъ чувствительныхъ щетинокъ существуютъ еще въ статоцистѣ мерцательные волоски, ударами которыхъ приводятся въ движеніе многочисленные мелкіе статолиты. Необычайно сложно строеніе статоцистъ у двужаберныхъ головоногихъ: въ полость крупнаго пузырька вдаются со стѣнки многочисленные сосочки; чувствительный эпителій ограничивается лишь нѣкоторыми мѣстами, а наряду съ главными статолитами наблюдаются многочисленныя кучки мелкихъ кристалликовъ; сверхъ того, здѣсь имѣются еще узкія полоски чувствительнаго эпителія, такъ называемыя cristae staticae, которыхъ не касаются статолиты и которыя, повидимому, служатъ для воспріятія раздраженій отъ потоковъ жидкости внутри пузырька, возникающихъ при поворотѣ тѣла животнаго. Число органовъ равновѣсія у медузъ бываетъ восемь или кратное восьми; у ребровиковъ всегда бываетъ только одинъ такой органъ. Двусторонне-симметричныя животныя обладаютъ парными органами равновѣсія, которые взаимно дополняютъ другъ друга.

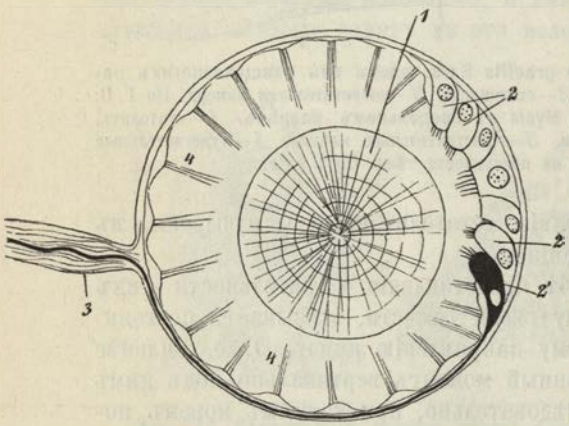


Рис. 382. Статоциста плавающаго брюхоногаго (Pterotrachea). *1*—статолитъ. *2*—чувствительныя клѣтки, изъ которыхъ одна (*2'*) изображена на всемъ ея протяженіи, какъ при элективной окраскѣ, *3* — нервъ органа, *4* — клѣтки со щетинками, поддерживающими статолитъ. Согласно съ Клаусомъ.

Статолиты образуются обыкновенно въ пузырькахъ, какъ продуктъ отдѣленія клѣтокъ: такъ происходитъ дѣло у водныхъ брюхоногихъ (рис. 382), гдѣ красивые, съ правильными концентрическими слоями статолиты состоятъ изъ углекислой извести и органическаго основного вещества; у Mysis (рис. 380, В) статолитъ имѣетъ органическое ядро съ кристаллической оболочкой, отложившейся вокругъ него концентрически и состоящей изъ фтористаго кальція. Иногда въ одномъ пузырькѣ мы находимъ нѣсколько статолитовъ, напр., у пластинчатожаберныхъ и брюхоногихъ. Статолитами у десятиногихъ раковъ служатъ постороннія тѣла, и послѣ каждаго линянія, когда вмѣстѣ съ внѣшнимъ покровомъ сбрасывается и хитинистая выстилка пузырьковъ съ статолитами, животное вновь набираетъ ихъ; они бываютъ здѣсь соединены въ одинъ плотный камушекъ помощью особаго основного вещества. На свѣже-перелинявшихъ гарнеляхъ (Ра-

laemon) можно наблюдать, какъ онѣ усердно шарятъ своими клешнями по дну сосуда и какъ затѣмъ направляютъ ихъ къ своей статоцистѣ. Собранныя песчинки здѣсь слишкомъ мелки для того, чтобы ихъ замѣтить простымъ глазомъ. Но можно положить рачка сейчасъ же послѣ линянія въ сосудъ съ фильтрованной водою, на днѣ котораго насыпаны кристаллики мочевой кислоты,—и тогда мы убѣдимся, что статолиты будутъ состоять изъ этихъ кристалликовъ.

На этой-то особенности десятиногихъ раковъ основанъ одинъ изъ самыхъ изящныхъ опытовъ, выясняющихъ значеніе статоцистъ. Одна гарнель (Palaemon, рис. 383) была опущена послѣ линьки въ сосудъ съ водой, на дно котораго были насыпаны мелкія желѣзныя опилки; этими опилками она наполнила свои статоцисты. На полученные такимъ образомъ желѣзные статолиты можно было затѣмъ дѣйствовать электромагнитомъ. Приближая его съ одной стороны къ раку, заставляли рака поворачиваться спинкой отъ электромагнита, и тѣмъ сильнѣе, чѣмъ ближе къ нему былъ придвинутъ послѣдній. На статолитъ здѣсь дѣйствовали двѣ силы: притяженіе земли и притяженіе электромагнита; равнодѣйствующая двухъ этихъ силъ заставляла статолитъ, давленіе котораго прежде было направлено вертикально книзу, давить теперь наклонно, въ сторону магнита, т. е. такимъ образомъ, какимъ онъ давилъ-бы при нормальныхъ условіяхъ, если-бы ракъ былъ повернутъ спиною къ магниту. Чтобы выйти изъ этого кажущагося наклоннаго положенія, животное и продѣлываетъ соотвѣтствующій поворотъ въ противоположную сторону (рис. 384). Такъ же и лошадь, бѣгущая по кругу, наклоняетъ свое тѣло потому, что на ея статолиты, кромѣ силы тяжести, дѣйствуетъ теперь еще центробѣжная сила.

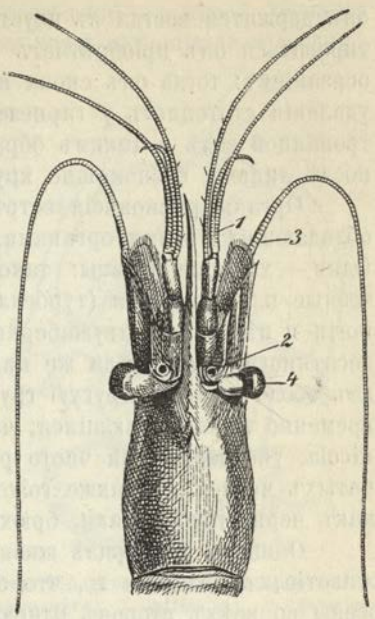


Рис. 383. **Передняя половина тѣла одной гарнели (Palaemon) со спинной стороны.** *1*—передніе усики, *2*—лежащія въ ихъ основномъ членикѣ статоцисты, *3* задніе усики, *4* стебельчатые глаза. По Крейдлю.

Значеніе органа равновѣсія для регулированія положенія тѣла въ пространствѣ доказано и для другихъ животныхъ. Такъ, ребровикъ Beroë, по удаленіи его органа равновѣсія, не въ состояніи бываетъ вернуться въ обычное положеніе, когда ему придано иное положеніе. Одно изъ головоногихъ, Eledone, послѣ удаленія статоцистъ обнаруживаетъ разстройство въ плавательныхъ движеніяхъ: оно кружится вокругъ своей продольной оси, плаваетъ долго на спинѣ, нерѣдко кувыркается, чего никогда не дѣлаютъ нормальныя животныя. Особенно поразительны бываютъ разстройства движеній, если животное вмѣстѣ съ тѣмъ еще ослѣплено; но ослѣпленныя животныя, у которыхъ статоцисты сохранены, плаваютъ вполнѣ нормально. Такимъ же образомъ расщепленогій ракъ Mysis, послѣ подобной же операціи, плаваетъ на спинѣ, между тѣмъ какъ нормально

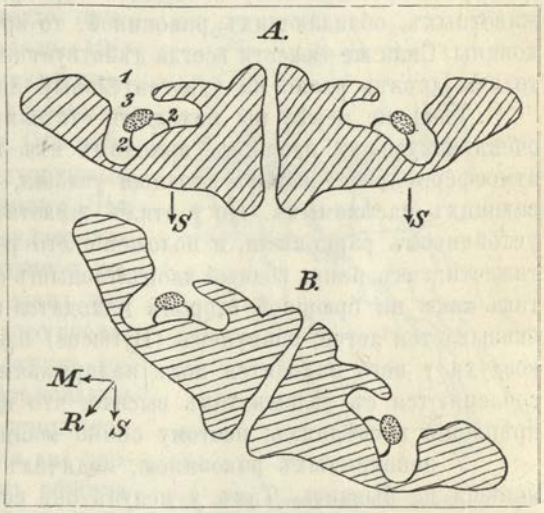


Рис. 384. **Схематичный разрѣзъ черезъ основные членики переднихъ усиковъ Palaemon,** — при нормальномъ положеніи (*A*) и при дѣйствіи магнитомъ слѣва (*B*); въ *B* равнодѣйствующая (*R*) между силою притяженія магнитомъ (*M*) и силою тяжести (*S*) дѣйствуетъ на статолитъ такимъ же образомъ, какъ одна сила тяжести въ *A* (*S*); поэтому ракъ считаетъ свое положеніе тѣла нормальнымъ. *1*—отверстіе статоцисты, *2*—чувствительные волоски, *3*—статолитъ.

онъ держится всегда въ неустойчивомъ равновѣсіи, брюшкомъ внизъ; способность оріентироваться онъ пріобрѣтаетъ вновь только тогда, когда, опустившись на дно, пользуется осязаніемъ: тогда онъ снова принимаетъ обычное положеніе. То же наблюдается и при удаленіи стотоцистъ у гарнелей изъ рода Penaeus. Личинки омара, содержимыя въ фильтрованной водѣ и такимъ образомъ лишенныя возможности наполнить свои статоцисты послѣ линьки, безпомощно кружатся въ водѣ и тоже плаваютъ брюшкомъ кверху.

Органы равновѣсія встрѣчаются далеко не у всѣхъ безпозвоночныхъ. Животныхъ, обладающихъ этими органами, можно раздѣлить по ихъ образу жизни на двѣ группы. Одни — хорошіе пловцы: таковы медузы и ребровики, а также нѣкоторые паренхиматозные плоскіе черви (турбелляріи), а изъ мягкотѣлыхъ—плавающія брюхоногія, крылоногія и нѣкоторыя двужаберныя головоногія; изъ раковъ — расщепленогіе и нѣкоторые десятиногіе раки; сюда же надо причислить еще аппендикулярій и личинокъ асцидій — изъ оболочниковъ. Другую группу составляютъ плохо движущіяся животныя, частью даже временно прикрѣпляющіяся; частью они живутъ, роясь въ пескѣ, какъ, напр., червь Arenicola, употребляемый часто рыбаками для наживки (изъ отряда многощетинковыхъ кольчатыхъ червей), а также голотурія Synapta, частью же бываютъ снабжены «домикомъ» — какъ черви-трубчатники, брюхоногія и пластинчатожаберныя.

Общимъ въ образѣ жизни этихъ, столь различныхъ въ остальныхъ отношеніяхъ животныхъ является то, что они въ теченіе извѣстнаго періода времени бываютъ окружены со всѣхъ сторонъ одною и тою же средой: плавающія—водою, роющіяся—пескомъ, а имѣющія раковину—стѣнками своего жилища. На границѣ двухъ разныхъ средъ, на днѣ, напр., воднаго бассейна или на поверхности земли, достаточно было-бы и чувства осязанія для того, чтобы оріентироваться, или, какъ говорится, чтобы отличить «верхъ отъ низа». Но осязанія недостаточно, если окружающая среда не представляетъ никакихъ ощутимыхъ различій: осязательные аппараты испытываютъ всегда одно и то же ощущеніе, какъ бы водное животное ни было повернуто своею спиной—кверху, книзу или вбокъ. Правда, для оріентированія могутъ служить еще органы зрѣнія,—но только днемъ, а что касается животныхъ, обладающихъ раковиной, то зрѣніе и днемъ немного поможетъ имъ внутри раковины. Сила же тяжести всегда дѣйствуетъ въ одномъ и томъ же направленіи, а оттого статолиты давятъ разно на чувствительный аппаратъ въ зависимости отъ положенія тѣла.

Тѣмъ не менѣе мы находимъ статолиты далеко не у всѣхъ животныхъ изъ числа очень искусныхъ пловцовъ, находимъ ихъ также не у всѣхъ летающихъ, для которыхъ атмосфера представляетъ сходныя условія,—напр., ихъ нѣтъ у всѣхъ летающихъ и плавающихъ насѣкомыхъ. Но у этихъ животныхъ во время движенія тѣло находится въ устойчивомъ равновѣсіи, и положеніе его регулируется непосредственно дѣйствіемъ силы тяжести: такъ, напр., водный клопъ-гладышъ (Notonecta) плаваетъ брюшной стороной кверху, такъ какъ на брюшной сторонѣ находится запасъ воздуха, и, слѣдовательно, эта сторона оказывается легче; плавунецъ (Dytiscus) плаваетъ спинкой кверху потому, что запасъ воздуха у него находится подъ надкрыльями. У всѣхъ летающихъ насѣкомыхъ крылья сочленяются съ тѣломъ такъ высоко, что центръ тяжести тѣла лежитъ ниже точки прикрѣпленія послѣднихъ; поэтому спина всегда должна быть обращена кверху.

У непокрытыхъ раковиною, сидячихъ или ползающихъ животныхъ органовъ равновѣсія не бываетъ. Такъ, у медузъ они есть, а у полиповъ ихъ нѣтъ; асцидіи теряютъ свои статолиты при превращеніи, когда онѣ изъ свободно-плавающихъ личинокъ превращаются въ неподвижно-прикрѣпленныхъ животныхъ. У крабовъ (Carcinus и другихъ), тѣло которыхъ находится въ устойчивомъ равновѣсіи, хотя и имѣются статоцисты въ формѣ ямокъ, но безъ статолитовъ, и очень сомнительно, чтобы ихъ могла замѣнять находящаяся въ ямкахъ морская вода; наоборотъ, ихъ свободно-плавающія личинки (zoëa) обладаютъ статолитами. Исключеніемъ являются голыя брюхоногія и неплавающіе длиннохвостые раки, напр., рѣчной ракъ и омаръ: тѣ и другіе, подобно своимъ снабженнымъ раковинами или свободно-плавающимъ родичамъ, сохранили органы равновѣсія, унаслѣдованные отъ предковъ, ведшихъ иной образъ жизни.

У позвоночныхъ тоже существуютъ органы, соотвѣтствующіе по своей функціи органамъ равновѣсія безпозвоночныхъ, именно,—такіе же статолиты, лежащіе на волоскахъ чувствительныхъ клѣтокъ и раздражающіе ихъ своими движеніями при измѣненіи въ положеніи тѣла животнаго или при измѣненіи быстроты передвиженія животнаго. Статолиты заключены здѣсь не въ маленькій пузырекъ, какъ у большинства безпозвоночныхъ, но, какъ у головоногихъ, лежатъ въ болѣе обширной полости, называемой лабиринтомъ, гдѣ заключаются еще и другіе органы чувствъ. Лабиринтъ общераспространенъ у позвоночныхъ и отсутствуетъ лишь у ланцетника; онъ состоитъ изъ двухъ неправильныхъ пузырьковъ, помѣщающихся въ черепѣ по обѣ стороны продолговатаго мозга. Пузырьки эти, какъ статоцисты безпозвоночныхъ, происходятъ изъ эктодермы и закладываются въ видѣ ямкообразнаго впячиванія эпидермиса, которое опускается въ глубину и отшнуровывается. Каналъ, которымъ первоначально лабиринтъ сообщался съ поверхностью тѣла (такъ называемый эндолимфатическій каналъ), сохраняется на всю жизнь у селахій, у прочихъ же позвоночныхъ онъ оканчивается слѣпо въ стѣнкахъ черепа.

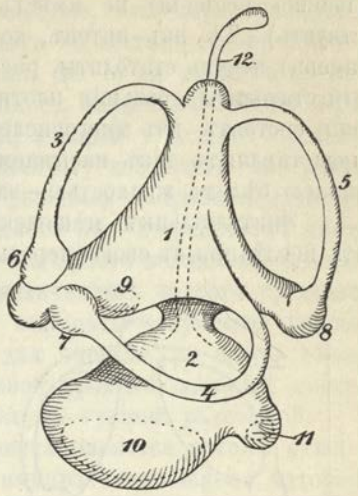


Рис. 385. Схема лѣваго лабиринта позвоночнаго. *1*—utriculus; *2*—sacculus; *3*, *4* и *5*—полукружные каналы съ ихъ ампуллами (*6*, *7* и *8*); *9—11* — чувствительный эпителій съ статолитами, т. наз. macula utriculi, sacculi и lagenae; *12*—эндолимфатическій каналъ. По Видерсгейму.

Только у круглоротыхъ лабиринтовый пузырекъ устроенъ болѣе или менѣе просто; у прочихъ же позвоночныхъ строеніе его весьма сложно, за что онъ и получилъ свое названіе «лабиринта»; онъ состоитъ здѣсь изъ пузырьковъ и каналовъ (рис. 385). Въ немъ различаются два главныхъ отдѣла, верхній, такъ называемый utriculus, и нижній—sacculus, отдѣленные другъ отъ друга перехватомъ. Къ sacculus по срединной линіи всегда примыкаетъ вышеназванный эндолимфатическій каналъ (12), а кзади отходитъ отъ перваго слѣпой мѣшковидный выступъ—улитковый ходъ, lagena (11), имѣющій у разныхъ группъ позвоночныхъ весьма различную форму. Отъ utriculus въ свою очередь берутъ начало три полукружные канала, впадающіе въ него обоими своими концами. Эти каналы располагаются въ трехъ взаимно перпендикулярныхъ плоскостяхъ: два канала стоятъ вертикально и пересѣкаются подъ прямымъ угломъ, причемъ одинъ изъ нихъ (3) обращенъ косо кпереди, другой (5)—косо кзади; третій же каналъ (4) направленъ кнаружи и лежитъ горизонтально. Такимъ образомъ, каналы эти установлены по тремъ измѣреніямъ пространства, словно природная система координатъ. Въ точкѣ своего схожденія два вертикальные канала входятъ въ utriculus однимъ общимъ рукавомъ; два другихъ устья вертикальныхъ каналовъ и переднее устье горизонтальнаго расширены въ видѣ такъ называемыхъ ампуллъ.

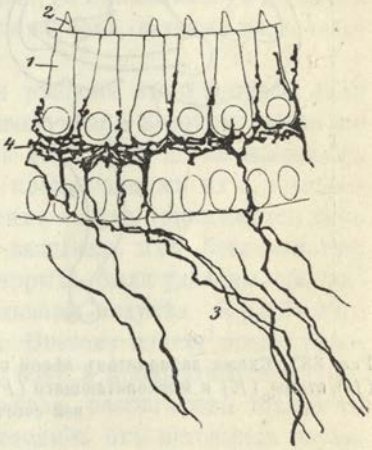


Рис. 386. Нервныя окончанія въ macula sacculi молодой мыши. *1*—чувствительныя клѣтки съ чувствительными штифтиками (*2*), *3*—нервныя волокна, импрегнированныя хромовымъ серебромъ, *4*—ихъ концевыя развѣтвленія; въ глубинѣ эпителія видны ядра поддерживающихъ клѣтокъ. По Ф. Ленхосеку.

Въ лабиринтѣ имѣется нѣсколько участковъ чувствительнаго эпителія, строеніе которыхъ совершенно сходно со строеніемъ нервныхъ бугорковъ въ каналахъ боковой линіи рыбъ: они состоятъ изъ вторичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, изъ которыхъ каждая несетъ тугую щетинку (штифтикъ), и затѣмъ—изъ поддерживающихъ клѣтокъ (рис. 386). Нервныя волокна развѣтвляются между клѣтками, обвивая ихъ своими древовидными

концами. Такія пятна чувствительнаго эпителія находятся въ трехъ ампуллахъ полукружныхъ каналовъ, въ utriculus, въ sacculus, въ lagena, и одно маленькое пятнышко (macula neglecta) не имѣетъ опредѣленнаго положенія (у млекопитающихъ оно отсутствуетъ). Тѣ изъ пятенъ, которыя находятся въ utriculus и sacculus (а у рыбъ—и въ lagena), несутъ статолиты, расположенные на волоскахъ чувствительныхъ клѣтокъ. У рыбъ эти статолиты—большія плотныя конкреціи углекислой извести, у прочихъ позвоночныхъ они состоятъ изъ многочисленныхъ мелкихъ, склеенныхъ между собою кристалликовъ и представляютъ такъ называемый слуховой песокъ. Полость лабиринта наполнена содержащею бѣлокъ жидкостью—эндолимфой.

Эпителіальный мѣшочекъ лабиринта окруженъ соединительнотканной оболочкой, а эта послѣдняя въ свою очередь—костною или хрящевою тканью. Вокругъ лабиринта внутри

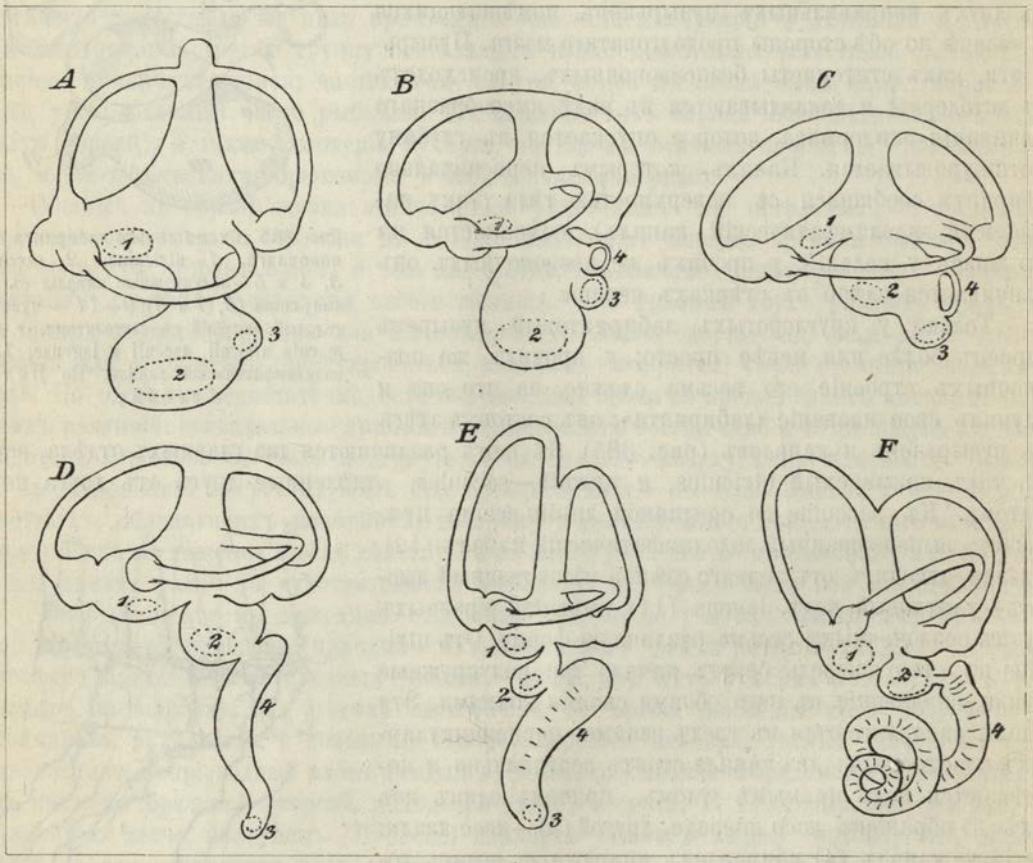


Рис. 387. Схема лабиринтовъ лѣвой стороны тѣла: костистой рыбы (*A*), лягушки (*B*), черепахи (*C*), крокодила (*D*), птицы (*E*) и млекопитающаго (*F*). *1*—macula utriculi. *2*—macula sacculi, *3*—macula lagenae, *4*—т. наз. основной сосочекъ. Эндолимфатическій каналъ вездѣ опущенъ.

соединительной ткани образуется лимфатическое (такъ называемое перилимфатическое) пространство. Эпителіальный пузырекъ лабиринта вмѣстѣ съ его соединительнотканною оболочкою носитъ названіе перепончатаго лабиринта, хрящевая же или костная оболочка, повторяющая въ грубыхъ чертахъ его форму, зовется хрящевымъ или костнымъ лабиринтомъ.

Верхняя часть лабиринта—utriculus, съ его полукружными каналами,—сохраняетъ, въ основныхъ чертахъ, одно и то же строеніе у всѣхъ позвоночныхъ. Напротивъ, нижняя часть, sacculus, съ его придатками, все болѣе и болѣе дифференцируется и пріобрѣтаетъ все большее значеніе: lagena, которая у рыбъ еще едва обозначена, становится постепенно больше и у млекопитающихъ превращается въ очень развитую слуховую улитку

(фиг. 387). Въ то время, какъ остальной лабиринтъ со своими статолитами продолжаетъ играть роль органа равновѣсія, отличаясь отъ подобныхъ же органовъ безпозвоночныхъ (исключая развѣ двужаберныхъ головоногихъ) большею сложностью, благодаря существованію полукружныхъ каналовъ,—lagena, еще входящая у рыбъ въ составъ органа равновѣсія, начиная съ земноводныхъ, становится органомъ слуха. Въ то же время весь лабиринтъ, начиная съ земноводныхъ, вступаетъ въ сношенія съ внѣшнимъ міромъ: онъ располагается непосредственно близъ первой жаберной щели, которая у селахій продолжаетъ еще существовать въ видѣ такъ называемаго брызгальца, у костистыхъ же рыбъ исчезаетъ. Снаружи полость эта замыкается эластической перепонкой—барабанной перепонкой, а внутри она открывается, какъ у селахій, въ полость рта посредствомъ такъ называемой евстахіевой трубы. Такимъ путемъ изъ перваго жабернаго мѣшка образуется среднее ухо; близлежащія части жабернаго скелета, съ увеличеніемъ полости средняго уха, вдаются въ нее и превращаются въ звукопроводящіе аппараты—слуховые хрящи или косточки. Съ перемѣщеніемъ барабанной перепонки для защиты ея вглубь тѣла, возникаетъ, начиная съ пресмыкающихся, наружный слуховой проходъ, который дополняется затѣмъ у млекопитающихъ вспомогательнымъ аппаратомъ—ушной раковиной.

Итакъ, наибольшею и первоначальною частью лабиринта является органъ равновѣсія, и только, какъ придатокъ его, развивается слуховой аппаратъ изъ lagena, которая у рыбъ еще совсѣмъ не развита и представляетъ статолитный органъ. Слѣдовательно, у рыбъ нѣтъ такого слухового аппарата, какъ у прочихъ позвоночныхъ, и если только онъ не замѣняется у нихъ какими-либо другими органами, то онѣ должны быть глухи. Конечно, это противорѣчитъ общераспространенному мнѣнію. Рыбаки, напр., стараются во время ловли рыбъ производить какъ можно меньше шума, чтобы не распугать добычи. Часто разсказываютъ также, какъ рыба въ прудахъ собирается для кормленія по звону колокольчика. Однако, при ближайшемъ изслѣдованіи Крейдля въ прудахъ Кремсмюнстерскаго монастыря въ Верхней Австріи, эти разсказы оказались ошибочными: когда онъ, осторожно подойдя къ каменной плотинѣ пруда и спрятавшись за колонной, звонилъ въ колокольчикъ, то рыба вовсе не приплывала; слѣдовательно, ее приманиваетъ не звукъ колокольчика, а сотрясеніе почвы отъ шаговъ, передающееся въ водѣ, а также видъ человѣка, приближающагося съ кормомъ.

Многочисленные опыты, спеціально произведенные для рѣшенія этого вопроса, дали тотъ же результатъ: рыбы не слышатъ, какъ другіе позвоночные. Золотыя рыбки не реагируютъ на звуки, производимые хлопаньемъ палки въ водѣ. Онѣ не выказываютъ признаковъ возбужденія даже при отравленіи стрихниномъ, повышающимъ ихъ чувствительность, хотя въ то же время отъ малѣйшаго сотрясенія ихъ сосуда принимаются дико метаться во всѣ стороны. Только выстрѣлъ изъ револьвера вызывалъ ихъ безпокойство; но такое же впечатлѣніе онъ производилъ и на рыбъ, у которыхъ были удалены оба лабиринта,—такъ что никакъ нельзя говорить о дѣйствительномъ «слухѣ» Крейдль). Звукъ въ водѣ обязательно сопровождается ея сотрясеніемъ. Поэтому плотву можно разогнать звономъ электрическаго колокольчика, опущеннаго въ воду и прикрытаго толстымъ металлическимъ ведромъ, опрокинутымъ кверху дномъ. Однако, разбѣгаются только тѣ рыбы, которыя находятся не далѣе восьми метровъ разстоянія отъ источника звука, между тѣмъ какъ нырнувшій въ воду человѣкъ слышитъ звукъ колокольчика еще на разстояніи 50 метровъ. Возможно, что болѣе длинныя волны съ меньшимъ числомъ колебаній здѣсь раздражаютъ органы чувствъ, находящіеся въ кожныхъ каналахъ рыбъ (см. выше стр. 549); во всякомъ случаѣ, на основаніи опытовъ Крейдля, слѣдуетъ считать совершенно невѣроятнымъ, чтобы возбужденіе рыбъ здѣсь возникало отъ раздраженія ихъ лабиринтовъ.

Какъ тонка все же бываетъ реакція на звуковыя волны у нѣкоторыхъ рыбъ, показываетъ опытъ съ карликовымъ сомомъ (Amiurus nebulosus Raf.): эта рыба въ спокойно стоящемъ акваріумѣ каждый разъ дѣлала скачекъ въ отвѣтъ на довольно тихій свистъ губами,—даже и въ томъ случаѣ, если для устраненія зрительныхъ впечатлѣній свистя-

щій оборачивался спиною къ акваріуму. Быть можетъ, столь тонкая механическая чувствительность этой рыбы локализирована въ ея многочисленныхъ усикахъ. Примѣръ раздраженія осязательныхъ органовъ такими же слабыми волнообразными движеніями представляетъ актинія Edwardsia lucifuga P. Fisch., которая съеживается отъ свиста, хотя никакихъ органовъ слуха у нея нѣтъ. Можно устранить изъ опыта работу органовъ кожнаго чувства рыбъ, дѣйствуя на нихъ звуками въ иной средѣ (не въ водѣ). Для этого пригоденъ, напр., угорь, способный долго оставаться на воздухѣ, зарывшись во влажный мохъ. Оказывается, что при такихъ условіяхъ угорь совсѣмъ не реагируетъ на звуки.

Объ истинномъ значеніи лабиринта у рыбъ можно составить себѣ понятіе, прекращая его дѣятельность. Послѣднее достигается или удаленіемъ всего органа, или перерѣзаніемъ его нерва (именно 8-ой пары головныхъ нервовъ). Тогда наблюдаются тѣ же явленія, что у головоногихъ и другихъ безпозвоночныхъ при разрушеніи статоцистъ. Оперированныя указаннымъ образомъ акулы и костистыя рыбы вертятся при плаваніи вокругъ своей продольной оси, а временами плаваютъ на спинѣ. Усилія повернуть ихъ брюшною стороною внизъ остаются тщетными, а когда ихъ переворачиваютъ на спину, онѣ не обнаруживаютъ никакого сопротивленія. Если, вдувая воздухъ подъ кожу брюха, сдѣлать брюшную сторону болѣе легкою, то нормальное животное всетаки плаваетъ брюхомъ внизъ, а оперированное—брюхомъ кверху. Итакъ, удаленіе лабиринтовъ вызываетъ тѣ-же явленія, что и удаленіе статоцистъ, откуда, въ свою очередь, слѣдуетъ, что лабиринтъ заключаетъ въ себѣ органъ равновѣсія. Подобные же результаты получаются изъ опытовъ надъ высшими позвоночными. Лягушки безъ лабиринтовъ не въ состояніи удерживаться въ равновѣсіи на наклонной доскѣ. Положенныя на спину въ воду, онѣ проплываютъ довольно большое разстояніе въ такомъ положеніи, чего никогда не бываетъ съ нормальными лягушками. Голуби послѣ такой же операціи при движеніяхъ качаются съ боку на бокъ. Только сухопутныя животныя не теряютъ способности къ оріентировкѣ, потому что здѣсь въ значительной степени выступаютъ на смѣну прочіе органы чувствъ, особенно органы осязанія при соприкосновеніи съ почвой.

Сравненіе съ безпозвоночными ясно указываетъ на то, что всѣ эти явленія происходятъ именно благодаря удаленію статолитовъ въ лабиринтахъ. Кромѣ статолитныхъ органовъ въ utriculus, sacculus и lagena, имѣются еще полукружные каналы, ампуллы которыхъ тоже снабжены нервными окончаніями. Теоретическія соображенія относительно ихъ роли вполнѣ подтверждаются результатами опытовъ. Если мы будемъ вращать вправо тарелку съ жидкостью вокругъ оси, проходящей вертикально черезъ центръ тарелки, то жидкость, въ силу инерціи, не двинется сразу за тарелкою, а будетъ отставать отъ нея, т. е. первое время будетъ вращаться по отношенію къ тарелкѣ—въ лѣвую сторону. Подобнымъ же образомъ должна двигаться и эндолимфа въ полукружныхъ каналахъ при поворотахъ этихъ каналовъ вмѣстѣ съ головою. Движеніе это бываетъ сильнѣе всего въ одномъ опредѣленномъ каналѣ, именно въ томъ, плоскость котораго совпадаетъ съ плоскостью вращенія головы: такъ, если голова человѣка поворачивается въ горизонтальной плоскости (напр., когда мы оглядываемся назадъ),—это вызываетъ движеніе эндолимфы въ горизонтальныхъ каналахъ обоихъ лабиринтовъ; если мы наклоняемъ голову вправо и впередъ (безъ сгибанія шеи), то приходитъ въ движеніе эндолимфа праваго передняго и лѣваго задняго канала. Подобное же движеніе влѣво вызываетъ движеніе эндолимфы въ лѣвомъ переднемъ и въ правомъ заднемъ каналѣ. Въ случаѣ несовпаденія плоскости поворота головы съ направленіемъ полукружныхъ каналовъ, потокъ эндолимфы въ отдѣльныхъ каналахъ бываетъ тѣмъ слабѣе, чѣмъ болѣе плоскость вращенія не совпадаетъ съ плоскостью канала. Чѣмъ быстрѣе вращеніе головы, тѣмъ сильнѣе бываетъ и потокъ эндолимфы. Этимъ потокомъ приводятся въ движеніе и раздражаются чувствительные волоски въ ампуллахъ; у человѣка концы этихъ волосковъ склеены студенистою массой; увлекаемая эндолимфой она передаетъ толчокъ тѣмъ волоскамъ, которые сидятъ по теченію потока; въ силу этого, въ зависи-

мости отъ направленія потока, раздражаются то тѣ, то другіе волоски, и, слѣдовательно, возбужденіе будетъ различно. Такимъ путемъ разнообразныя вращенія головы могутъ отмѣчаться нервной системой, а вмѣстѣ съ тѣмъ могутъ регулироваться и соотвѣтствующія движенія тѣла (напр., при паденіи, когда мы спотыкаемся и т. п.).

Такъ какъ дѣятельность органа равновѣсія совершается безсознательно, и мы не можемъ прекращать или вызывать ее по своему желанію, то въ настоящее время мы не имѣемъ возможности провѣрить вышеизложенныя соображенія на человѣкѣ. Вѣрность ихъ удалось впервые подтвердить экспериментально на голубѣ. Эндолимфа въ обнаженномъ каналѣ голубя приводилась въ движеніе ударами по каналу тонкаго молоточкообразнаго инструмента. Если ударялся лѣвый горизонтальный полукружный каналъ, причемъ движеніе эндолимфы въ немъ происходило въ направленіи отъ ампуллы, т. е. спереди назадъ, то явленіе имѣло такой же видъ, какъ при поворачиваніи головы голубя направо, т. е. въ сторону ампуллы. И животное также проявляло соотвѣтствующую реакцію: оно поворачивало голову влѣво, какъ будто бы ему нужно было противодѣйствовать насильственному повороту головы вправо. Точно также и опыты съ искусственно-вызываемыми движеніями эндолимфы въ другихъ каналахъ приводили къ отвѣтнымъ движеніямъ головы въ направленіи потока эндолимфы. Подобные же опыты и съ одинаковымъ результатомъ производились и надъ другими позвоночными. Рыбы, напр., отвѣчали на такія раздраженія движеніями плавниковъ, какъ бы стараясь вернуться къ нормальному положенію.

Если, такимъ образомъ, полукружные каналы суть органы, возбуждаемые вращательными движеніями или угловыми скоростями, то намъ становится понятнымъ цѣлый рядъ явленій, вызываемыхъ пораненіемъ или заболѣваніемъ полукружныхъ каналовъ. Животныя, у которыхъ эти органы работаютъ ненормально, уже не испытываютъ головокруженія отъ быстраго вращенія: кошка, у которой перерѣзана 8-ая пара головныхъ нервовъ, не обнаруживаетъ при вращеніи никакихъ признаковъ головокруженія, между тѣмъ какъ у здоровой кошки при этихъ условіяхъ наблюдаются даже судороги всего тѣла; у танцующихъ мышей полукружные каналы, повидимому, недостаточно развиты; у молодыхъ радужныхъ форелей (Salmo irideus, W. Gibb.) нѣкоторыя паразитарныя заболѣванія черепного хряща, распространяясь на лабиринты, вызываютъ быстрое вращеніе, такъ называемый «вертежъ» рыбъ. Но во всѣхъ этихъ случаяхъ незамѣтно бываетъ разстройства въ способности оріентировки, которое происходитъ у нормальныхъ животныхъ отъ чрезмѣрной работы полукружныхъ каналовъ. Извѣстно также, что глухонѣмые люди часто бываютъ совершенно не подвержены головокруженію; такъ, изъ числа 519 глухонѣмыхъ у 186 не удавалось вызывать головокруженія. Это, вѣроятно, объясняется болѣзненнымъ измѣненіемъ полукружныхъ каналовъ въ связи съ болѣзнью органовъ слуха.

Дѣятельность полукружныхъ каналовъ напоминаетъ намъ дѣятельность каналовъ кожнаго чувства у рыбъ: какъ тамъ, такъ и здѣсь наблюдаются потоки жидкости въ системѣ каналовъ, служащіе для раздраженія концевыхъ нервныхъ органовъ, да и эти нервныя окончанія въ обоихъ случаяхъ устроены одинаково. 8-ой головной нервъ, идущій къ лабиринтамъ, начинается отъ того же мѣста мозга, что и нервные стволы, снабжающіе нервами чувствительные каналы на головѣ рыбъ. Наконецъ, у акулъ лабиринты всю ихъ жизнь остаются въ связи съ внѣшней средой черезъ эндолимфатическій каналъ. Все это позволяетъ утверждать, что лабиринтъ развился именно изъ такихъ каналовъ кожнаго чувства, и что онъ представлялъ первоначально просто глубже опустившуюся часть чувствительныхъ каналовъ головы.

При вышеупоминавшихся опытахъ удаленія лабиринтовъ, имѣвшихъ задачей выяснить ихъ значеніе, были попутно сдѣланы и другія интересныя наблюденія. У позвоночныхъ, лишенныхъ лабиринтовъ, замѣчается ослабленіе движеній: они неохотно движутся, вяло лежатъ въ своихъ помѣщеніяхъ и очень скоро устаютъ, если ихъ насильно заставляютъ двигаться. Оперированныя акулы уже не могутъ поднимать такъ высоко, какъ прежде, грузъ, прикрѣпленный къ ихъ хвосту. Плотва (Leuciscus erythrophthalmus L.)

послѣ операціи не въ состояніи держаться на днѣ акваріума: мускулатура плавательнаго пузыря становится разслабленной, воздухъ въ пузырѣ, ранѣе сжатый, расширяется, объемъ его увеличивается, тяжесть рыбы уменьшается, и она всплываетъ на поверхность. Оперированные ужи, ползая, не подымаютъ уже головы, какъ они дѣлали это раньше. Голуби быстро устаютъ отъ маленькой ноши, и незначительныя препятствія на пути преодолѣваются ими съ большимъ трудомъ. Даже неполная операція, напр., перерѣзаніе на обоихъ концахъ одного полукружнаго канала, судя по опытамъ Эвальда, вызываетъ у птицъ разстройство ихъ двигательныхъ функцій, которое бываетъ тѣмъ тяжелѣе, чѣмъ труднѣе для животнаго, при данной формѣ движенія, сохранить свое равновѣсіе и чѣмъ тоньше требуемая смѣна мышечныхъ движеній: такъ, наибольшее разстройство замѣчается въ полетѣ ласточки, нѣсколько меньшее—въ полетѣ воробья, середину занимаетъ голубь, а на пѣтуха и особенно на гуся операція производитъ самое незначительное дѣйствіе. Собаки, по удаленіи лабиринтовъ, лишь съ большимъ трудомъ могутъ разгрызать кости. Изъ всего этого, повидимому, слѣдуетъ, что изъ лабиринтовъ постоянно исходятъ возбужденія, которыми поддерживается во всей поперечно-полосатой мускулатурѣ извѣстное напряженіе. Впрочемъ, подобное же дѣйствіе статолитнаго органа наблюдается и у безпозвоночныхъ: мускусный осьминогъ (Eledone moschata Leach,—какъ, вѣроятно, всѣ вообще двужаберныя головоногія) до того слабѣетъ послѣ разрушенія статоцистъ, что не можетъ, присосавшись къ стеклянной стѣнкѣ акваріума, держаться на ней, а сползаетъ внизъ. Отсюда, быть можетъ, слѣдуетъ заключить, что и въ лабиринтахъ позвоночныхъ регулированіе мускульнаго напряженія связано именно со статолитными аппаратами.

Этою связью лабиринтовъ съ мускулатурой, вѣроятно, объясняется также своеобразное приспособленіе, существующее у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, напр., у карповыхъ и сомовыхъ, а именно—такъ называемый веберовъ аппаратъ. У этихъ рыбъ эндолимфатическіе каналы обоихъ лабиринтовъ по средней линіи соединяются вмѣстѣ въ одинъ пузырь—эндолимфатическій мѣшокъ. Къ этому пузырю примыкаетъ цѣлая цѣпь сочлененныхъ между собою косточекъ, видоизмѣненныхъ придатковъ позвоночнаго столба, которыми достигается связь съ плавательнымъ пузыремъ. Вѣроятно, этотъ аппаратъ служитъ для передачи лабиринту перемѣнъ въ напряженіи плавательнаго пузыря, происходящихъ при подыманіи и погруженіи рыбы, равнымъ образомъ и при колебаніяхъ атмосфернаго давленія. Этимъ путемъ вызываются затѣмъ соотвѣтствующія возбужденія въ мускулахъ.

в) Слухъ и органы слуха у позвоночныхъ и безпозвоночныхъ.

У низшихъ позвоночныхъ слуховой отдѣлъ лабиринта по своимъ размѣрамъ сильно уступаетъ статическому отдѣлу его (рис. 387). Какъ уже говорилось, слуховой лабиринтъ развивается изъ lagena, которая является у рыбъ лишь въ видѣ маленькаго выступа sacculus и содержитъ статолитный аппаратъ, такъ называемый pupilla lagenae. У амфибій lagena увеличивается и заключаетъ въ себѣ еще одинъ участокъ чувствительнаго эпителія, такъ называемый основной сосочекъ; статолитовъ здѣсь нѣтъ, но по своему строенію основной сосочекъ совершенно сходенъ съ другими нервными окончаніями въ лабиринтѣ. Lagena и съ нею вмѣстѣ основной сосочекъ разрастаются еще больше у пресмыкающихся и птицъ, наибольшихъ же размѣровъ они достигаютъ у млекопитающихъ; здѣсь lagena завивается спирально и получаетъ названіе улитки, которая слабѣе всего закручена у хомяка (именно на $1^1/_3$ оборота), а сильнѣе всего—у южно-американской паки (Coelogenys—на 5 оборотовъ). Область основного сосочка отличается отъ остальныхъ нервныхъ окончаній лабиринта тѣмъ, что здѣсь кожистая стѣнка лабиринта мѣстами непосредственно связана со скелетомъ: стѣнка улиточнаго хода срастается со стѣнкою костнаго лабиринта съ каждой стороны по линіи, ограничивающей основной сосочекъ, такъ что послѣдняя часть оказывается натянутой, какъ на рамѣ. Для спеціальной функціи основного сосочка, какъ органа слуха, подобное устройство имѣетъ большое значеніе: натянутая

такимъ образомъ перепонка повторяетъ всѣ колебанія, возникающія въ сосѣдней перилимфѣ. Раздраженіе чувствительныхъ клѣтокъ основного сосочка происходитъ, кромѣ того, при помощи особаго приспособленія: отъ сросшагося съ костью края lagena надъ чувствительнымъ эпителіемъ сосочка простирается такъ называемая кроющая перепонка (mb. tectoria, рис. 388); при колебаніяхъ чувствительнаго эпителія отъ волнообразныхъ движеній перилимфы чувствительные волоски его натыкаются на кроющую перепонку и такимъ путемъ раздражаются.

Строеніе слухового органа детальнѣе всего изучено у млекопитающихъ (рис. 388). Улитка (lagena) лежитъ у нихъ въ полости костнаго лабиринта такимъ образомъ, что получаются три отдѣльныхъ трубки: средняя трубка есть собственно улитковый каналъ (can. cochlearis-scala media) перепончатаго лабиринта;—она наполнена эндолимфой; верхній и нижній отдѣлы суть части перилимфатическаго пространства и называются лѣстницей преддверія (scala vestibuli) и барабанной лѣстницей (scala tympani); на концѣ улитки они переходятъ одинъ въ другой. Нижняя стѣнка улитковаго канала, на которой лежитъ упомянутый чувствительный эпителій, образована изъ твердыхъ соединительнотканныхъ волоконъ, тянущихся отъ одной стѣнки къ противолежащей. У человѣка чувствительныя клѣтки расположены по четыре въ рядъ и образуютъ узкую спиральную ленту въ 33,5 мм. длиной, восходящую къ вершинѣ улитки; въ ней насчитывается 4—5 тысячъ подобныхъ четырехклѣточныхъ рядовъ. Такъ какъ ширина канала улитки увеличивается по направленію къ вершинѣ, то сказанныя волокна тоже увеличиваются въ длину; у новорожденнаго человѣка самыя короткія имѣютъ 0,041 мм., самыя длинныя—0,495 мм. длины. Относительно этихъ волоконъ очень распространенъ взглядъ, что они, подобно струнамъ фортепьяно, какъ бы настроены на различные тоны, соотвѣтственно разницѣ въ ихъ длинѣ, натяженіи и толщинѣ, и что каждое волокно приходитъ въ колебаніе лишь тогда, когда до него доходитъ, черезъ каналъ преддверія и барабанный каналъ, звуковая волна опредѣленной длины. Поэтому слуховыя клѣтки, лежащія надъ волокномъ, возбуждаются лишь вполнѣ опредѣленнымъ тономъ. Звукъ, составленный изъ различныхъ тоновъ, возбуждаетъ сразу разныя мѣста канала улитки, какъ въ фортепьяно заразъ звучатъ нѣсколько струнъ, когда кто-либо надъ ними говоритъ или поетъ.—Какое значеніе имѣетъ въ частности то расположеніе чувствительныхъ клѣтокъ, какое мы видимъ на рис. 388, еще неизвѣстно.

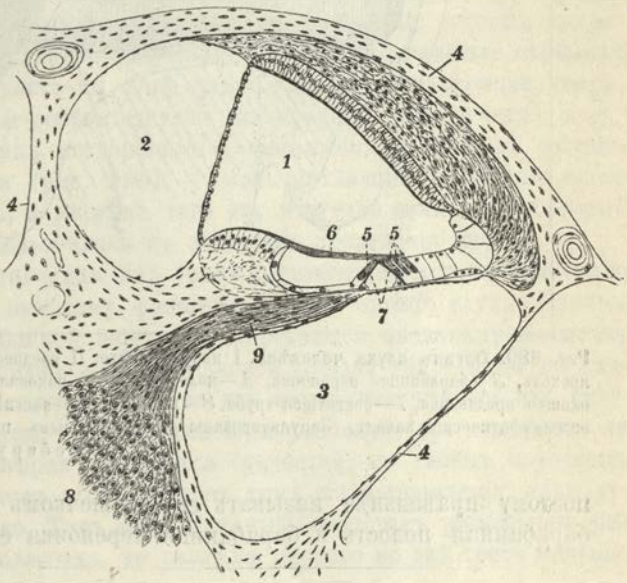


Рис. 388. Поперечный разрѣзъ черезъ одинъ изъ завитковъ улитки летучей мыши. *1*—улитковый ходъ, *2* и *3*—перилимфатическія пространства: „лѣстница преддверія“ и „лѣстница барабанная“, *4*—костныя стѣнки улитки, *5*—слуховыя клѣтки, *6*—покровная перепонка, *7*—столбчатыя клѣтки, *8*—спиральный ганглій, *9* нервъ.

Проведеніе звуковыхъ волнъ къ перилимфѣ sacculi и затѣмъ къ каналу преддверія улитки происходитъ при помощи особыхъ приспособленій (фиг. 389). Уже у селахій лабиринтъ лежитъ возлѣ первой жаберной щели—брызгальца. У позвоночныхъ, дышащихъ обычнымъ воздухомъ, при полномъ исчезновеніи прочихъ жаберныхъ щелей, первая жаберная щель сохраняется, но функція ея совершенно измѣняется—она превращается въ вспомогательный аппаратъ органа слуха. Изъ ея расширеннаго наружнаго отдѣла образуется такъ называемая барабанная полость, замкнутая снаружи барабанною пере-

понкою. Лабиринтъ прилегаетъ непосредственно къ барабанной полости, и костная стѣнка его здѣсь заключаетъ въ себѣ отверстіе, носящее у человѣка названіе овальнаго окошечка за его овальную форму; форма его, однако, неодинакова у различныхъ животныхъ,—

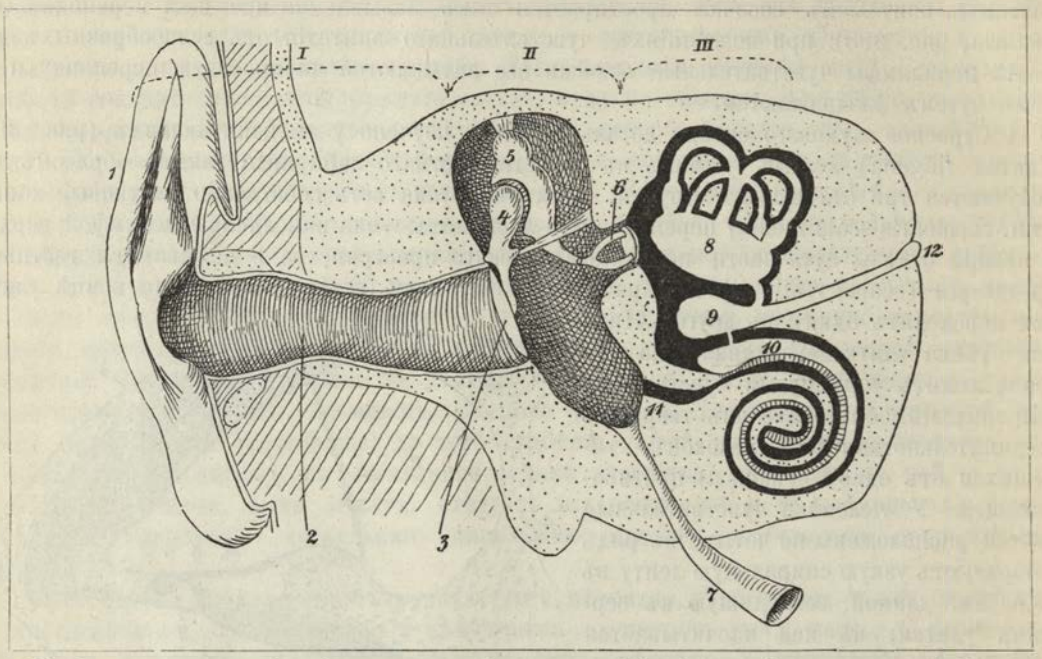


Рис. 389. **Органъ слуха человѣка.** I наружное ухо, II среднее ухо, III лабиринтъ. *1*—ушная раковина, *2*—слуховой проходъ, *3*—барабанная перепонка, *4*—молоточекъ, *5*—наковальня, *6*—стремячко, съ своей подножкой, прикрывающей окошко преддверья, *7*—евстахіева труба, *8*—utriculus, *9*—sacculus, *10*—улитка, *11*—окошко барабанной полости, *12*—эндолимфатическій каналъ. Запунктированы—кости, чернымъ представлено перилимфатическое пространство. Согласно Веберу.

поэтому правильнѣе называть его окошечкомъ преддверія. У нѣкоторыхъ земноводныхъ барабанная полость и барабанная перепонка еще отсутствуютъ—такъ, напр., у хвостатыхъ, у безногихъ, а изъ безхвостыхъ—у чесночницы (Pelobates) и близкихъ формъ. Какъ бывшій жаберный мѣшокъ, барабанная полость сообщается съ полостью рта, благодаря чему заключающееся въ ней воздушное пространство не замкнуто и легче уступаетъ колебаніямъ барабанной перепонки.

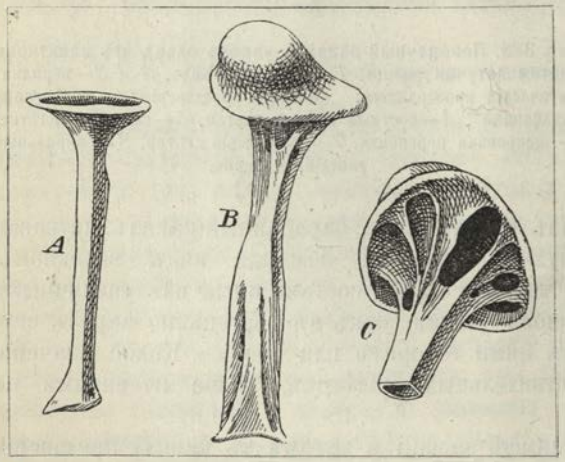


Рис. 390. **Columella плохо-слышащей кайры (Uria troille L., *A*) и хорошо-слышащей неясыти (Syrnium aluco L., *B*).** *C*—головка *B*, при разсматриваніи снизу при бо́льшемъ увеличеніи. По Краузе.

Посредникомъ въ передачѣ колебаній отъ барабанной перепонки къ окошечку преддверія и перилимфѣ является или одна косточка, или цѣлая цѣпь ихъ. У земноводныхъ и Sauropsida это—столбикъ (columella), примыкающій однимъ концомъ къ барабанной перепонкѣ, другимъ—къ перепонкѣ овальнаго окошечка; у млекопитающихъ имѣются три сочлененныя между собою слуховыя косточки: молоточекъ, наковальня и стремячко. Вслѣдствіе несжимаемости перилимфы, какъ жидкости, колебанія въ ней могутъ распространяться лишь въ томъ случаѣ, если она можетъ уступать давленію колеблющейся пластинки; это усло-

віе обезпечивается существованіемъ другого, такъ называемаго «круглаго» или, лучше, барабаннаго эластическаго окошечка, которое обращено къ барабанному каналу (барабанной лѣстницѣ) и представляетъ собою также прободеніе костнаго лабиринта. Внутреннее давленіе жидкости въ лабиринтѣ, въ свою очередь, регулируется большимъ или меньшимъ приливомъ крови къ извѣстныхъ частямъ улитковаго канала.

Слуховыя косточки происходятъ изъ частей первоначальнаго висцеральнаго скелета, граничащихъ съ первой жаберной щелью и вдающихся внутрь барабанной полости при ея разрастаніи. Столбикъ происходитъ изъ внутренняго (верхняго) конца подъязычной дуги, т. е. 2-ой висцеральной дуги; форма его измѣняется сравнительно незначительно. У птицъ онъ представляетъ родъ маленькаго стержня, расширеннаго на обоихъ концахъ въ видѣ шляпки гриба. Форма его бываетъ чрезвычайно стройною, легкою и, можно сказать, даже изящною у тонко-слышащихъ видовъ, напр., у совъ и дневныхъ хищниковъ, которые уже за 50 метровъ различаютъ самый тихій пискъ. Болѣе грубую форму имѣетъ стобикъ у плохо-слышащихъ птицъ, напр., у оглушаемыхъ вѣчнымъ шумомъ прибоя чистиковъ и нырцовъ (рис. 390). У млекопитающихъ, кромѣ столбика, который сохраняется въ видѣ такъ называемаго стремячка и покрываетъ своимъ основаніемъ окошечко преддверія, имѣются еще двѣ новыхъ косточки. Онѣ происходятъ отъ внутренняго (верхняго) конца 1-ой висцеральной дуги и соотвѣтствуютъ квадратной (молоточекъ) и суставной (наковальня) косточкамъ прочихъ позвоночныхъ, входящимъ у нихъ въ составъ подвѣсочнаго аппарата нижней челюсти (рис. 195); у млекопитающихъ возникло новое сочлененіе нижней челюсти съ черепомъ, и взамѣнъ того эти косточки какимъ-то образомъ (ближе мы объ этомъ не знаемъ) приспособились къ задачамъ проведенія звука.

Передаточный аппаратъ млекопитающихъ изъ трехъ косточекъ представляется болѣе совершеннымъ соотвѣтственно болѣе высокому развитію у нихъ органа слуха. Однимъ столбикомъ (columella) колебанія барабанной перепонки передаются овальному окошечку и затѣмъ перилимфѣ съ одинаковой силой и съ одинаковой амплитудой,—цѣпь же слуховыхъ косточекъ, уменьшая размахъ колебаній, въ то же время увеличиваетъ ихъ силу. Рукоятка молоточка (рис. 389) срастается съ барабанной перепонкой; при колебаніи ея молоточекъ увлекаетъ наковальню, которая вращается (качается) на своемъ короткомъ отросткѣ, причемъ ея длинный отростокъ колеблется въ томъ же направленіи, какъ рукоятка молоточка, и двигаетъ стремячко. Такъ какъ длинный отростокъ наковальни равенъ лишь двумъ третямъ рукоятки молоточка, то размахи перваго на двѣ трети меньше, но зато сила его движенія въ полтора раза больше.

Въ среднемъ ухѣ млекопитающихъ имѣются двѣ маленькихъ мышцы: мышца, напрягающая барабанную перепонку (m. tensor tympani), прикрѣпляется къ рукояткѣ молоточка близъ точки вращенія его (рис. 389) и своимъ сокращеніемъ натягиваетъ перепонку, стремянная-же мышца (m. stapedius), наклоняя пластинку стремячка, натягиваетъ волокна перепонки окошечка преддверія, къ которой прикрѣпляется стремячко. Слѣдовательно, сокращеніемъ этихъ двухъ мышцъ достигается болѣе сильное напряженіе колеблющихся перепонокъ слухового аппарата, и благодаря этому размахи ихъ уменьшаются. Такимъ путемъ ослабляется движеніе въ перилимфѣ при сильныхъ звукахъ, къ которымъ ухо какъ бы приспособляется; наоборотъ, при ослабленіи этихъ мышцъ слухъ дѣлается тоньше.

Барабанная перепонка, которая у земноводныхъ лежитъ открыто, у пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ помѣщается на днѣ углубленія и такимъ путемъ предохранена отъ грубыхъ механическихъ раздраженій и отъ пораненій; такъ возникаетъ наружный слуховой проходъ. Млекопитающія, сверхъ того, обладаютъ своего рода слуховой трубкой—ушной раковиной, которая дѣлаетъ слухъ болѣе тонкимъ, собирая и проводя звуковыя волны. Изъ птицъ у однѣхъ лишь совъ, отличающихся тонкимъ слухомъ, мы находимъ зачатки подобнаго же образованія въ видѣ кожной складки, поверхность которой при отгибаніи ея еще увеличивается вѣнчикомъ лучеобразно-расположенныхъ перышекъ. Опорою ушной раковины млекопитающихъ служитъ хрящевая пластинка, которая сама при-

*

ходитъ въ колебаніе отъ звуковыхъ волнъ, передавая ихъ затѣмъ черезъ черепныя кости лабиринту и усиливая раздраженіе. Величина раковины также оказываетъ вліяніе на тонкость слуха; поэтому люди, которые слышатъ плохо, прикладываютъ къ уху руку, увеличивая этимъ свою ушную раковину. Особенно большими ушами обладаютъ ночныя животныя; таковы, напр., мыши и тушканчики, затѣмъ, корсакъ (степная лисица) и большая часть полуобезьянъ (таб. 15). Величиною ушей отличаются также летающія млекопитающія, затѣмъ лошади, антилопы и т. п. Подвижность ушныхъ раковинъ тоже играетъ значительную роль при воспріятіи звука. Извѣстное положеніе раковины можетъ представляться наиболѣе удобнымъ для воспріятія звуковъ, идущихъ съ опредѣленной стороны: этимъ дается возможность «судить» о направленіи звука. Аппаратъ, двигающій ухомъ, состоитъ у лошади изъ десяти отдѣльныхъ мускуловъ. У млекопитающихъ съ мало подвижною или вовсе неподвижною ушною раковиной получаютъ сильное развитіе складки и извилины внутри ея. У человѣка эти неровности съ возрастомъ нерѣдко сглаживаются, что ведетъ къ замѣтному ослабленію слуха; отсюда, очевидно, слѣдуетъ заключить, что онѣ служатъ также для усиленія звуковъ и проведенія ихъ въ слуховой проходъ, замѣняя такимъ образомъ, хотя бы отчасти, подвижность уха.

Рис. 391. Голова ушастой совы (Asio otus L.) съ открытымъ ухомъ.

Уши домашнихъ животныхъ, живущихъ подъ охраною человѣка, бываютъ значительно хуже приспособлены и зачастую отвисаютъ внизъ, закрывая слуховое отверстіе. Такія висячія уши встрѣчаются у нѣкоторыхъ породъ овецъ, козъ, свиней, кроликовъ, собакъ и кошекъ. У дикихъ млекопитающихъ, за единственнымъ исключеніемъ слоновъ, никогда не бываетъ висячихъ ушей. Нѣтъ ихъ также и у дикихъ родоначальниковъ нашихъ домашнихъ животныхъ, а одичавшіе потомки домашнихъ животныхъ пріобрѣтаютъ снова стоячія уши. Совершенно отсутствуютъ ушныя раковины у млекопитающихъ, ведущихъ подземный образъ жизни, какъ—у крота и слѣпыша (Spalax), а также у водяныхъ млекопитающихъ—китовъ, сиренъ и тюленей. У водяныхъ, сверхъ того, слуховой проходъ способенъ закрываться. Наполненіе его водой мѣшало бы звуку доходить въ полной силѣ до барабанной перепонки. Человѣкъ можетъ испытать это на себѣ, когда ему во время купанья попадаетъ въ ухо вода. У рѣчной выдры ушная раковина снабжена родомъ клапана—кожной складкой, прикрывающей слуховой органъ. У ластоногихъ слуховой проходъ идетъ подъ кожей, параллельно поверхности черепа, и при погруженіи въ воду сжимается подъ давленіемъ ея; когда животное выходитъ на воздухъ, то слуховой проходъ открывается помощью особаго мускула.

Почти для всѣхъ животныхъ, стоящихъ ниже земноводныхъ,—для рыбъ и безпозвоночныхъ, царства зуковъ, можно сказать, не существуетъ; такъ какъ они сами остаются нѣмыми, то и звукъ не оказываетъ на нихъ раздражающаго дѣйствія. Исключеніе составляютъ насѣкомыя, во многихъ случаяхъ реагирующія на звуки. Вмѣстѣ съ тѣмъ многія насѣкомыя могутъ испускать звуки: всѣмъ знакома музыка кузнечиковъ, саранчевыхъ насѣкомыхъ, сверчковъ и цикадъ; по большей части эти звуки производятся одними самцами—и только въ періодъ спариванія—и имѣютъ задачей приманивать самокъ или

же приводить ихъ въ состояніе возбужденія. Способность нѣкоторыхъ насѣкомыхъ реагировать на звуки доказана прямыми опытами. Черные тараканы (Periplaneta) вдругъ останавливаются на бѣгу при звукѣ скрипки; самцы ихъ обладаютъ способностью производить звуки; водяные клопы Coriха и Notonecta начинаютъ безпокойно метаться, если взять на скрипкѣ d''', и здѣсь,—по крайней мѣрѣ, у Coriха,—наблюдалась способность производить стрекочущій звукъ; то же самое замѣчалось, изъ водяныхъ жуковъ, у плавунца окаймленнаго (Dytiscus marginalis L.), который тоже можетъ испускать звукъ. Самецъ усача (Cerambyx) обращаетъ вниманіе на свою самку, сидящую въ одной коробкѣ съ нимъ, только тогда, когда она производитъ свой скрыпящій звукъ; онъ тотчасъ же отвѣчаетъ ей движеніемъ своихъ усиковъ. Рой комаровъ (Culex pipiens L.) издаетъ звукъ напоминающій d'' или e''; если кто-либо поетъ эту ноту или беретъ ее на скрипкѣ, то весь рой вдругъ опускается. Ландуа разсказываетъ, какъ онъ воспользовался этимъ наблюденіемъ для шутки: «Недавно я встрѣтилъ своего слугу въ саду, по обычаю занятаго ничегонедѣланіемъ; я былъ сердитъ на него за то, что онъ пренебрегалъ своими обязанностями, чисткой сапогъ и т. п. Случайно по сосѣдству отъ насъ леталъ большой рой комаровъ. Я подозвалъ къ себѣ слугу и сталъ говорить ему повышеннымъ голосомъ, именно въ тонѣ e'': «за то, что ты мнѣ не чистишь сапогъ, какъ слѣдуетъ, пусть тебя комары заѣдятъ до смерти». И вдругъ, какъ по командѣ, весь рой опустился на насъ. Слуга обратился въ поспѣшное бѣгство и послѣ говорилъ: «Тутъ ужъ дѣло не чисто, коли и комары состоятъ подъ командой у господина профессора».—Съ другой стороны, у многихъ другихъ насѣкомыхъ не замѣчается реакціи на какіе бы-то ни было звуки; напр., у муравьевъ.

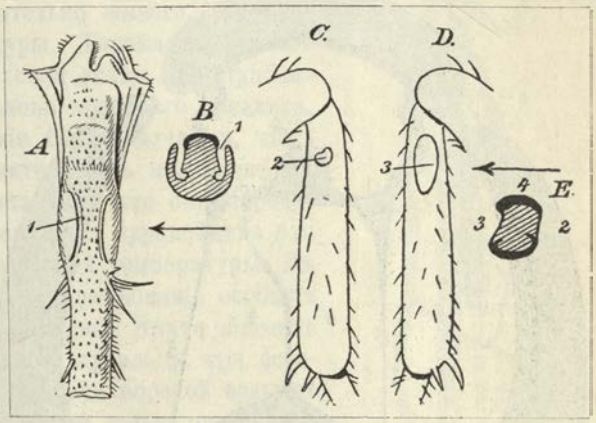


Рис. 392. *A* —передняя голень зеленаго кузнечика (Locusta viridissima L.) съ передней стороны, *B*—разрѣзъ черезъ нее на уровнѣ стрѣлки; *1*—щель тимпанальнаго органа *C* и *D*—передняя голень домоваго сверчка (Gryllus domesticus L.) съ одного и съ другого бока, *E*—поперечный разрѣзъ черезъ нее на уровнѣ стрѣлки; *2*—передняя, *3*—задняя барабанная перепонка, *4*—наружная сторона.

Прежде за органы слуха насѣкомыхъ принимались ихъ усики. Такой взглядъ былъ частью результатомъ ложной аналогіи съ наружнымъ ухомъ млекопитающихъ, частью происходилъ изъ ложнаго толкованія наблюденій, напр., движенія усиковъ при звуковыхъ раздраженіяхъ. Послѣдующіе опыты показали, что слуховые органы насѣкомыхъ не располагаются на однихъ и тѣхъ же опредѣленныхъ мѣстахъ. У насѣкомыхъ основательнѣе всего изслѣдованы такъ называемые тимпанальные (барабанные) органы сверчковъ, кузнечиковъ и саранчевыхъ. Они лежатъ у сверчковъ и кузнечиковъ на голеняхъ переднихъ ногъ, у саранчевыхъ—по сторонамъ перваго брюшного сегмента. Барабанные слуховые органы сверчковъ и кузнечиковъ легко замѣтны снаружи, какъ иначе окрашенные и рѣзко ограниченные участки на обѣихъ сторонахъ передней голени (рис. 392). Всѣ эти животныя вмѣстѣ съ тимпанальными органами обладаютъ и звуковымъ аппаратомъ. Однако, тимпанальные слуховые органы встрѣчаются не только у видовъ, производящихъ звуки, но и у нѣкоторыхъ незвучащихъ. Строеніе этихъ органовъ подтверждаетъ взглядъ на нихъ, какъ на слуховые. Вышесказанные ограниченные участки суть утонченныя мѣста кутикулы, натянутой на болѣе толстую рамку,—это—«барабанныя перепонки» (откуда и названіе барабанныхъ органовъ). У сверчковъ (рис. 392, C—E) они лежатъ открыто на поверхности, у кузнечиковъ (рис. 392, A и B) они прикрыты складкою внѣшняго покрова тѣла, оставляющею на передней сторонѣ ноги свободный доступъ къ нимъ въ формѣ щели. Ножная трахея на нѣкоторомъ протяженіи подъ барабанными

перепонками раздѣлена вдоль перегородкою, которая придаетъ ей большую крѣпость (рис. 393, *4*); къ трахеѣ прилегаютъ концевые нервные аппараты органа, такъ называемые конечные мѣшечки, расположенные двумя или тремя группами. Главную составную часть каждаго мѣшечка составляетъ чувствительная клѣтка (*1*), охватываемая въ своей средней части такъ называемою облекающей клѣткой, а своей дистальной частью входящая въ «чехолъ», образуемый одною клѣткою (*2*), съ помощью которой чувствительная клѣтка прикрѣпляется къ кутикулѣ и поддерживается въ напряженіи. Чувствительная клѣтка продолжается однимъ концомъ въ нервное волокно, а на другомъ концѣ несетъ характерный концевой органъ — штифтикъ, спрятанный въ кутикулярную, бороздчатую оболочку концевого утолщенія нервной фибриллы. Послѣдняя проходитъ черезъ клѣтку, распадается вокругъ ядра на еще болѣе тонкія фибриллы и затѣмъ снова переходитъ въ одно нервное волокно.

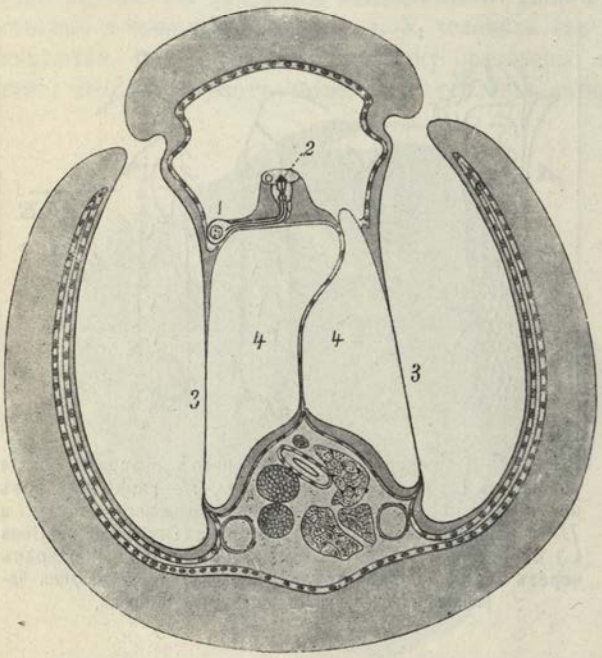


Рис. 393. Поперечный разрѣзъ черезъ переднюю голень скакунчика (Decticus verrucivorus L.). *1*—чувствительная клѣтка, *2*—клѣтка, образующая „чехолъ", обнимающій „штифтъ" чувствительной клѣтки, *3*—барабанная перепонка, находящаяся въ глубинѣ барабанной полости, *4*—обѣ вѣтви трахеи. По Шваб е.

Тѣ же концевые аппараты мы встрѣчаемъ и въ тимпанальныхъ органахъ саранчевыхъ; они прикрѣпляются здѣсь къ утолщеніямъ и впячиваніямъ большихъ барабанныхъ перепонокъ, лежащихъ по бокамъ перваго брюшного сегмента. Подъ каждою барабанною перепонкою находится трахейный пузырь, благодаря чему, какъ у кузнечиковъ, барабанная перепонка можетъ свободно колебаться, и раздраженіе концевыхъ аппаратовъ усиливается.

Чувствительныя клѣтки съ характерными слуховыми штифтиками находятся также и въ другихъ частяхъ тѣла насѣкомыхъ, гдѣ совершенно нѣтъ образованій, похожихъ на барабанную перепонку; такъ, у саранчевыхъ онѣ существуютъ въ голеняхъ среднихъ и заднихъ ногъ, у муравьевъ (Lasius и др.) — въ голеняхъ, у мухъ, жуковъ, сѣтчатокрылыхъ и бабочекъ—при основаніи крыльевъ, у нѣкоторыхъ жуковъ—также въ усикахъ. Весьма вѣроятно, что онѣ раздражаются также звуковыми волнами. Иногда клѣтки со штифтиками бываютъ включены въ тяжъ, натянутый между двумя точками кожнаго панцыря (фиг. 394). Предполагаютъ, что этотъ тяжъ, подобно струнѣ музыкальнаго инструмента, приходитъ въ движеніе отъ звуковыхъ колебаній и раздражаетъ лежащую въ немъ чувствительную клѣтку. Такіе слуховые органы называются хордотональными и наблюдаются между прочимъ у личинокъ нѣкоторыхъ комаровъ (Chironomus, Corethra) и жуковъ.

Наши свѣдѣнія о распространеніи клѣтокъ со штифтиками у насѣкомыхъ еще далеко не полны. Нельзя придавать большого значенія отрицательнымъ результатамъ опытовъ, такъ какъ возможно, что такія животныя реагируютъ лишь на звуки опредѣленнаго числа колебаній, какъ мы видѣли это у комаровъ. Напримѣръ, у муравьевъ найдены слуховые штифтики, но всѣ опыты съ раздраженіемъ звуками даютъ отрицательный результатъ. Этотъ примѣръ показываетъ, насколько нужно быть осторожнымъ въ своихъ выводахъ. Подобно тому, какъ существуютъ пахучія вещества, незамѣчаемыя нами, но раздражающія другихъ животныхъ, такъ могутъ существовать и звуки, неслышные для насъ, но ощущаемые другими животными.

3. Термическое чувство.

Въ то время какъ механическое чувство съ его подраздѣленіями—чувствомъ давленія, равновѣсія и слуха—изучено уже довольно хорошо, наши свѣдѣнія о термическомъ чувствѣ и его органахъ еще крайне недостаточны. Свѣдѣнія эти ограничиваются почти исключительно тѣмъ, что было сказано ранѣе о точкахъ тепла и холода, объ ихъ распредѣленіи и ихъ органахъ у человѣка. Весьма вѣроятно, что и другія млекопитающія, а также и прочія позвоночныя, обладаютъ органами этого чувства. Это можно заключить потому, что пресмыкающіяся, напр., чрезвычайно любятъ тепло, болотныя лягушки съ видимымъ удовольствіемъ грѣются на солнцѣ, а карпы, живущіе на днѣ прудовъ, и даже лини, боящіеся свѣта, выплываютъ на поверхность, чтобы погрѣться на солнцѣ. У нашихъ рыбъ даже доказано присутствіе тепловыхъ точекъ на головѣ; точекъ холода у нихъ не найдено. Что касается безпозвоночныхъ, то объ органахъ этого чувства у нихъ мы не знаемъ рѣшительно ничего. Насѣкомыя реагируютъ на перемѣну температуры. Тараканъ-пруссакъ (Blatta germanica L.) отодвигаетъ назадъ свои усики при приближеніи къ нему накаленной булавки или очень холоднаго предмета, причемъ онъ чувствуетъ ихъ на разстояніи болѣе далекомъ, чѣмъ мы кончиками своихъ пальцевъ. Чувствительность муравьевъ къ перемѣнѣ температуры видна хотя бы изъ того, что они переносятъ своихъ личинокъ и куколокъ на поверхность муравейника или въ глубину его,—смотря по измѣненію внѣшней температуры. Въ этихъ случаяхъ мы вправѣ предполагать существованіе особыхъ органовъ для воспріятія термическихъ раздраженій. Иначе обстоитъ дѣло съ актиніями, которыя втягиваютъ свои щупальцы при осторожномъ подливаніи къ нимъ въ акваріумъ струи морской воды въ 30 градусовъ; здѣсь, можетъ быть, теплота струи только повышаетъ раздражимость органовъ механическаго чувства, и раздраженіе животнаго наступаетъ уже при такой быстротѣ теченія, которая не оказываетъ на него дѣйствія при болѣе низкой температурѣ.

Планомѣрныхъ изслѣдованій органовъ термическаго чувства у безпозвоночныхъ мы еще не имѣемъ.

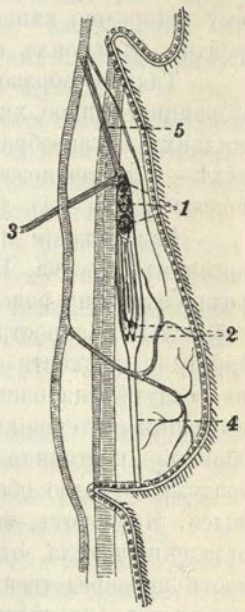


Рис. 394. Хордотональный органъ изъ сегмента брюшка молодой личинки плавунца. *1*—ядра чувствительныхъ клѣтокъ, на которыхъ сидятъ слуховые штфитики (*2*), *3*—нервные отростки этихъ клѣтокъ; весь аппаратъ натянутъ посредствомъ тяжа *4* и *5*. По Граберу.

4. Органы, воспринимающіе химическія раздраженія.

Химическія вещества, какъ въ жидкомъ, такъ и въ газообразномъ видѣ, раздражаютъ чувства, называемыя нами чувствами вкуса и запаха; точнѣе и то, и другое назвать химическимъ чувствомъ. Впрочемъ, на наши органы чувствъ дѣйствуютъ не всѣ химическія вещества, а лишь нѣкоторыя. Но вещества, не дѣйствующія на человѣка, могутъ вызывать возбужденіе у животныхъ; такъ, растворъ хлораль-гидрата кажется намъ безвкуснымъ, піявку же сильно раздражаетъ. Съ другой стороны, животныя иногда могутъ съ помощью своихъ органовъ химическаго чувства различать такія вещества, которыя вызываютъ у человѣка совершенно одинаковое ощущеніе. Напримѣръ, опредѣленные растворы сахара и сахарина мы не различаемъ на вкусъ; между тѣмъ прудовикъ (Limnaea stagnalis L.) растворъ сахара лижетъ, растворъ же сахарина вызываетъ у него, какъ и хининъ, внезапное втягиваніе щупалецъ, губъ и всей головы.

У человѣка чувство вкуса и чувство обонянія раздражаются веществами различныхъ аггрегатныхъ состояній. Но, кромѣ того, между этими органами чувствъ существуютъ еще другія важныя различія. Есть, наприм., вещества, которыя въ видѣ раствора не раздражаютъ органовъ вкуса, въ газообразномъ же состояніи на органы обонянія оказы-

ваютъ вліяніе; таковъ кумаринъ, дѣятельная составная часть въ запахѣ ясменника пахучаго (Asperula odorata). Затѣмъ, одно и то же вещество можетъ дѣйствовать на тѣ и другіе органы различно: хлороформъ, напр., имѣетъ сладкій вкусъ и своеобразный запахъ; кислоты соляная, уксусная, масляная, валерьяновая имѣютъ одинаковый кислый вкусъ, но пахнутъ различно. Пріятно пахнущія ароматическія вещества могутъ имѣть весьма непріятный вкусъ. Что касается рыбъ, гдѣ тѣ и другіе органы — обонятельная слизистая оболочка и вкусовыя почки—доступны лишь для жидкихъ раздражителей, то вещества, раздражающія вкусъ и обоняніе, бываютъ, повидимому, различны. Наоборотъ, у многихъ низшихъ животныхъ жидкія и газообразныя вещества несомнѣнно, возбуждаютъ одни и тѣ же органы: піявки возбуждаются какъ газообразными, такъ и жидкими веществами, а дождевой червь оттягиваетъ назадъ свою голову какъ въ томъ случаѣ, когда къ нему приближаютъ палочку, смоченную уксусной кислотой, такъ и тогда, когда ему осторожно капаютъ на голову каплю очень слабаго раствора той же кислоты; вѣроятно, въ обоихъ случаяхъ у него дѣйствуютъ одни и тѣ же органы.

Такимъ образомъ, у низшихъ животныхъ существуетъ одно общее, еще не дифференцированное химическое чувство; раздѣленіе его на органы вкуса и запаха, для жидкихъ и газообразныхъ веществъ, появляется только у животныхъ, живущихъ на воздухѣ—у тысяченожекъ, насѣкомыхъ и паукообразныхъ, съ одной стороны, у сухопутныхъ позвоночныхъ—съ другой.

Раздраженія проявляются, конечно, при условіи соприкосновенія раздражителя съ органомъ чувства. Поэтому совершенно ошибочно думать, будто обоняніе есть своего рода «вкусъ на разстояніи». Раздражающія вещества, сверхъ того, должны обладать способностью распространяться, чтобы достичь до воспринимающихъ органовъ; но при этомъ диффузія жидкости совершается гораздо медленнѣе, чѣмъ диффузія газовъ; кромѣ того, въ воздухѣ она очень облегчается гораздо большею быстротою перемѣщенія его частицъ воздушными теченіями. Наконецъ, воздухъ, въ которомъ носятся вещества, раздражающія обоняніе, постоянно окружаетъ органъ обонянія, и поэтому для животныхъ, живущихъ на воздухѣ, чувство обонянія получаетъ преобладающее значеніе сравнительно съ чувствомъ вкуса. Наоборотъ, водяныя животныя могутъ «чуять» своими органами вкуса и болѣе отдаленныя тѣла, отъ которыхъ доносятся до нихъ вкусовыя вещества. Изъ необходимости непосредственнаго соприкосновенія веществъ съ органами химическаго чувства вытекаютъ опредѣленныя условія для свойствъ и положенія чувствительныхъ клѣтокъ. Положеніе ихъ должно быть поверхностнымъ, такъ какъ въ противномъ случаѣ безъ пораненій организмъ не могъ бы пользоваться своими органами химическаго чувства. Затѣмъ, точно также понятно, что эти органы должны постоянно поддерживаться во влажномъ состояніи. У водяныхъ животныхъ это условіе создается само собою; поэтому органы химическаго чувства могутъ располагаться здѣсь по всей поверхности тѣла; такъ, напр., піявки и даже нѣкоторыя рыбы, какъ морской чортъ (Lophius), могутъ всею своею поверхностью воспринимать химическія раздраженія. То же относится и къ животнымъ влажнаго воздуха, каковы, напр., улитки и дождевые черви. Напротивъ, у животныхъ, живущихъ на сухихъ мѣстахъ, какъ у большинства наземныхъ членистоногихъ и наземныхъ позвоночныхъ, такіе органы чувствъ должны предохраняться отъ высыханія особыми приспособленіями. Поэтому у тысяченожекъ, насѣкомыхъ и паукообразныхъ клѣтки органовъ химическаго чувства сообщаются съ внѣшнею средою лишь при посредствѣ тонкихъ поръ въ хитиновомъ покровѣ; у наземныхъ позвоночныхъ органы эти помѣщаются въ закрытыхъ мѣстахъ, во рту и въ носовой полости, и поддерживаются во влажномъ состояніи при помощи выдѣленій особыхъ железъ.

У безпозвоночныхъ въ органахъ химическаго чувства мы встрѣчаемъ исключительно первичныя чувствительныя клѣтки, снабженныя тонкими протоплазматическими чувствительными волосками, торчащими сквозь внѣшній, кутикулярно-измѣненный слой клѣточнаго тѣла. У позвоночныхъ же органъ обонянія состоитъ изъ первичныхъ, а

органъ вкуса изъ вторичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ. Голыя нервныя окончанія нигдѣ въ области органовъ химическаго чувства не встрѣчаются.

Задачей органовъ химическаго чувства является прежде всего разысканіе пищи, затѣмъ,—изслѣдованіе окружающей среды—воды или воздуха—на присутствіе въ нихъ вредныхъ веществъ. Для многихъ животныхъ органы эти важны и для оріентировки въ пространствѣ, напр., для нахожденія дороги. Они могутъ предупреждать также о приближеніи враговъ и, наконецъ, играютъ весьма выдающуюся роль (особенно у членистоногихъ и млекопитающихъ) при разысканіи одного пола другимъ.

а) Химическое чувство и его органы у безпозвоночныхъ.

У низшихъ типовъ животнаго царства химическое чувство имѣетъ значеніе главнымъ образомъ при принятіи пищи. Изъ кишечно-полостныхъ точнѣе изслѣдованы въ данномъ отношеніи актиніи. Химически раздражимыми являются у нихъ, повидимому, щупальцы. Если дотронуться кусочкомъ мяса сардинки до одного изъ щупалецъ, то оно, изогнувшись, схватываетъ этотъ кусочекъ и подноситъ его ко рту. Напротивъ, край рта и ротовой кружокъ оказываются химически нераздражимыми: можно положить кусочекъ мяса сардинки прямо на ротъ актиніи, не вызывая этимъ никакого возбужденія,—«она могла бы въ этомъ положеніи умереть съ голоду». Точно также и у трахимедузы Carmarina химическая раздражимость сосредоточена въ щупальцахъ. Но у ребровика Beroë органы химическаго чувства располагаются по краю рта; на чувствительномъ же (аборальномъ) его полюсѣ химическія раздраженія не вызываютъ никакой реакціи. Органами химическаго чувства актиній и медузъ являются разсѣянныя по щупальцамъ чувствительныя клѣтки, нигдѣ не образующія болѣе тѣсныхъ скопленій, хотя и нельзя быть вполнѣ увѣреннымъ, что только онѣ раздражаются химически.

Изъ плоскихъ червей мы остановимся лишь на свободно живущихъ рѣсничныхъ червяхъ. Химически-возбудимыя клѣтки лежатъ у нихъ разсѣянно по всему тѣлу; но на опредѣленныхъ мѣстахъ передняго конца тѣла, особенно въ мерцательныхъ ямкахъ прямокишечныхъ и на такъ называемыхъ «ушкахъ» нѣкоторыхъ планарій, напр., Planaria gonocephala Dug. (рис. 266, *9*), онѣ группируются въ большемъ числѣ, тѣснѣе другъ около друга. Важность этихъ органовъ при отыскиваніи пищи хорошо показываетъ одинъ простой опытъ. Фогтъ положилъ вскрытую лягушку въ маленькій ручей, гдѣ во множествѣ водились планаріи, особенно Pl. gonocephala Dug. Тотчасъ же между камнями, расположенными внизъ по теченію, появились эти боящіеся свѣта черви, и число ихъ все болѣе и болѣе возрастало. Вскорѣ вверхъ по теченію ручейка, по направленію къ лягушкѣ, двигались цѣлыя вереницы червей. Спустя десять минутъ можно было прослѣдить ихъ на протяженіи пяти шаговъ, черезъ двадцать минутъ—на протяженіи шести, черезъ 40 минутъ—восьми, черезъ 80 минутъ—двѣнадцати внизъ по теченію, считая отъ лягушки. Черезъ четыре часа всѣ внутренности лягушки почернѣли отъ массы червей. Но вверхъ по теченію отъ того мѣста, гдѣ лежала лягушка, нельзя было замѣтить на свободномъ днѣ ручейка ни одной планаріи.

У кольчатыхъ червей химическая раздражимость также распространяется по всему тѣлу. Осторожно капая растворомъ хинина различной концентраціи на разныя мѣста поверхности тѣла дождевого червя, можно убѣдиться, что его тѣло всюду раздражимо, но эта раздражимость возрастаетъ какъ къ заднему, такъ въ особенности къ переднему концу. Разбавленіемъ можно получить такой растворъ, который будетъ едва раздражать середину тѣла, но все еще будетъ чувствителенъ для задняго конца тѣла, а затѣмъ—такой, который будетъ дѣйствовать только на головной конецъ. Раздражаемые органы представляютъ группы первичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, снабженныхъ волосками — такъ называемыя чувствительныя почки (рис. 395). Ихъ распредѣленіе вполнѣ соотвѣтствуетъ раздражимости кожи. Всего крупнѣе, многочисленнѣе онѣ на головномъ концѣ и на первомъ сегментѣ тѣла, далѣе число ихъ убываетъ, но къ заднему концу снова возрастаетъ.

У одного червя, длиною въ 19 сантиметровъ и съ 153 сегментами, приходилось, среднимъ числомъ, на каждый сегментъ тѣла по 1000 почекъ; первый сегментъ имѣлъ ихъ 1900, десятый—1200, 56-ой сегментъ—около 700. Нѣтъ сомнѣнія, что химическое чувство сильно помогаетъ этимъ червямъ при отыскиваніи пищи: они находятъ кусочки капусты и луку, зарытые на $^3/_4$ сантиметра глубины въ землю, даже если подъ эти кусочки подложены оловянные листки для того, чтобы червь случайно не натолкнулся на пищу, выползая изъ земли. Черви различаютъ разныя растенія, очевидно, при помощи своихъ органовъ химическаго чувства: такъ, они безусловно предпочитаютъ листья дикой вишни, лука и сельдерея всему остальному. Чувствительныя почки предупреждаютъ ихъ также о кислой почвѣ, которой они избѣгаютъ. Совершенно сходными свойствами отличаются чувствительныя почки и у морскихъ щетинконогихъ червей.

У піявокъ химическая раздражимость также сильнѣе всего на переднемъ концѣ тѣла, но усиленіе ея по направленію къ заднему концу здѣсь не обнаруживается. Особенно сильною раздражимостью отличается верхняя губа піявки: піявка обыкновенно не трогаетъ потныхъ мѣстъ на человѣческомъ тѣлѣ, но если смазать ихъ предварительно молокомъ или кровью, то она къ нимъ присасывается. Чувствительныя почки верхней губы піявки, сходныя по своимъ клѣткамъ съ почками дождевого червя, содержатъ въ себѣ сотни клѣтокъ; на остальной поверхности тѣла онѣ состоятъ лишь изъ 10—15 клѣтокъ и расположены рѣже. Какъ водяныя животныя, піявки чувствительны преимущественно къ жидкимъ раздражителямъ, но и у экзотическихъ наземныхъ піявокъ сохраняются совершенно такіе же органы химическаго чувства. Эти піявки живутъ во влажномъ воздухѣ тропическихъ лѣсовъ и падаютъ съ деревьевъ на теплокровныхъ животныхъ, очевидно, раздражаясь ихъ испареніями.

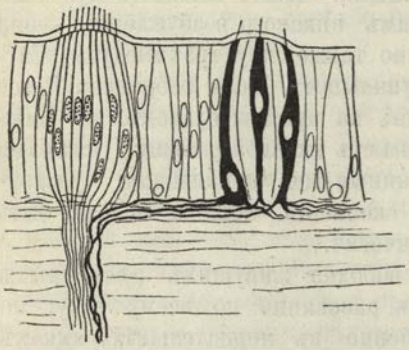


Рис. 395. Двѣ чувствительныя почки изъ эпидермиса дождевого червя. Въ правой почкѣ изображены три клѣтки при элективной окраскѣ хромовымъ серебромъ.

Совершенно не обнаружено химической раздражимости у волосатика (Gordius). Это связано, безъ сомнѣнія, съ тѣмъ, что взрослый волосатикъ, покинувъ животное, въ которомъ онъ паразитировалъ, уже не принимаетъ пищи.

Какъ у червей, такъ и у мягкотѣлыхъ одни и тѣ же органы чувствъ раздражаются и жидкими, и газообразными веществами. У брюхоногихъ нѣтъ обособленныхъ органовъ химическаго чувства: чувствительныя клѣтки у нихъ разсѣяны всюду, гдѣ тѣло не покрыто раковиной, причемъ на нѣкоторыхъ мѣстахъ, именно,—щупальцахъ, верхней губѣ, вокругъ рта и по краю ноги онѣ скопляются тѣснѣе. Прудовика Limnaea сильно раздражаетъ растворъ хинина; но у прудовика, ползущаго по поверхности воды, можно заполнить этимъ растворомъ всю свободную часть раковины, не вызывая немедленной реакціи; только 15—30 секундъ спустя, прудовикъ начинаетъ медленно съеживаться; это зависитъ, очевидно, отъ того, что раздражающее вещество не сразу достигаетъ головы, но, дойдя до нея, вызываетъ сильную реакцію. Виноградную улитку привлекаетъ запахъ различныхъ пищевыхъ веществъ, особенно запахъ дыни. Этотъ запахъ улитка замѣчаетъ иногда на разстояніи уже 40—50 миллиметровъ. Слизнякъ Limax maximus L., принадлежащій къ ночнымъ животнымъ, привлекается запахомъ грибовъ, въ особенности изъ рода Peziza; если дуть надъ грибомъ къ слизню, то онъ измѣняетъ свой путь и поворачиваетъ къ грибу. У двустворчатыхъ мягкотѣлыхъ химическимъ раздраженіямъ доступны преимущественно тѣ части, которыя способны выставляться изъ раковины, за исключеніемъ той части края мантіи, которая скрыта между створками: у песочницы (Psammobia vespertina Lam.)—сифоны, у Lima—нити на краю мантіи. Какъ у брюхоногихъ, такъ и у двустворчатыхъ химическое чувство, вѣроятно, связано съ тѣмъ единственнымъ родомъ чувствительныхъ клѣтокъ, которыя до сихъ поръ найдены въ ихъ

кожѣ. Могутъ-ли тѣ же самыя клѣтки раздражаться и механически, т. е. представляютъ ли онѣ еще недифференцированные органы чувствъ (какъ это долгое время принималось),— неизвѣстно. Такое предположеніе, однако, послѣ открытія у мягкотѣлыхъ голыхъ нервныхъ окончаній въ эпидермисѣ,—мало вѣроятно.

Только у членистоногихъ мы впервые встрѣчаемся съ настоящими органами химическаго чувства, расположенными на строго-ограниченныхъ участкахъ тѣла. Повидимому, это находится въ связи съ тѣмъ, что у членистоногихъ отъ вреднаго вліянія химическихъ веществъ кожа защищена толстымъ хитиновымъ панцыремъ. Быть можетъ также, замѣчающееся здѣсь недоразвитіе органовъ вкуса находится въ соотвѣтствіи съ высокимъ развитіемъ органовъ зрѣнія. Такое предположеніе подтверждается, напр., тѣмъ, что обыкновенный водяной осликъ (Asellus aquaticus L.) гораздо слабѣе раздражается химическими веществами, чѣмъ другой видъ того же рода, пещерный осликъ (As. cavaticus Schöte); водяной осликъ совершенно спокойно переползаетъ черезъ положенный на дно сосуда кристаллъ хлористаго барія, а пещерный осликъ всегда обходитъ его вокругъ.

Во всякомъ случаѣ органы химическаго чувства играютъ у ракообразныхъ меньшую роль, чѣмъ у наземныхъ членистоногихъ. Такими органами служатъ здѣсь такъ называемыя прозрачныя колбочки или блѣдные мѣшечки, располагающіеся преимущественно на первой парѣ усиковъ (рис. 368, A). Они содержатъ въ себѣ извѣстное число чувствительныхъ клѣтокъ, покрытыхъ сверху очень тонкимъ хитиномъ; весьма вѣроятно, что хитинъ этотъ снабженъ надъ окончаніями клѣтокъ весьма тонкими каналами. Въ тѣхъ случаяхъ, когда эти органы чувствъ имѣютъ большое значеніе при отыскиваніи пищи, а также у самцовъ, у которыхъ они служатъ для нахожденія самокъ, они сильно измѣняются; такъ, напр., у питающихся падалью раковъ-отшельниковъ органы химическаго чувства имѣютъ гораздо большую величину, чѣмъ у длиннохвостыхъ десятиногихъ раковъ; у самцовъ нѣкоторыхъ пелагическихъ веслоногихъ и листоногихъ прозрачныя колбочки крупнѣе и многочисленнѣе, чѣмъ у самокъ, таковы, напр., виды Heterocope, Eurytemora и особенно Leptodora kindtii Focke, у которой усики самца, имѣющіе длину въ 1,45 м.м., несутъ 70 такихъ «вкусовыхъ мѣшечковъ», короткіе же усики самки (0,19 м.м.) снабжены лишь 9 «вкусовыми мѣшечками». Что касается опытовъ надъ ракообразными, то они ограничиваются почти однѣми высшими формами этого класса, особенно десятиногими. При раздраженіи внутреннихъ усиковъ рака-отшельника (Pagurus) мяснымъ сокомъ, они начинаютъ быстро двигаться.

Какъ водяныя животныя, ракообразныя имѣютъ дѣло лишь съ жидкими раздражителями, и опыты показываютъ даже, что наземныя мокрицы совершенно не раздражаются газообразными веществами. Зато насѣкомыя реагируютъ на химическія раздраженія обоихъ родовъ и обладаютъ отдѣльными органами воспріятія для жидкихъ и для газообразныхъ раздражителей.

Органы вкуса насѣкомыхъ находятся лишь на опредѣленныхъ мѣстахъ тѣла: они лежатъ частью внутри пищевода, частью снаружи на ротовыхъ частяхъ (рис. 396). Внутренніе органы вкуса, какъ кажется, встрѣчаются у всѣхъ насѣкомыхъ, но развитіе ихъ бываетъ различно. У жующихъ насѣкомыхъ существуютъ только внутренніе органы вкуса. Внѣшніе органы расположены у сосущихъ и лакающихъ насѣкомыхъ на хоботкѣ, такъ какъ это позволяетъ имъ непосредственно пробовать жидкую пищу; у жующихъ водяныхъ насѣкомыхъ они находятся возлѣ рта, такъ что пищевыя вещества касаются ихъ при жеваніи.

Отдѣльные органы вкуса представляютъ коническіе бугорки, сидящіе въ углубленіяхъ (рис. 396, C). Устройство ихъ слѣдующее. Свободный конецъ чувствительной клѣтки входитъ въ каналъ въ хитиновомъ панцырѣ и оканчивается на верхушкѣ тонкостѣннаго купола, которая, быть можетъ, тоже продырявлена или же покрыта лишь весьма тонкою пленкой; куполъ этотъ поднимается со дна углубленія, которое предохраняетъ его отъ механическихъ раздраженій. Такіе органы группируются кучками, — напр., на нижней

сторонѣ верхней губы у жуковъ и перепончатокрылыхъ, на сводѣ ротовой полости у хоботковыхъ, или же на нижней стѣнкѣ пищевода у бабочекъ. Внѣшніе органы вкуса сидятъ у бабочекъ и хоботковыхъ на концѣ хоботка, у мухъ—на хоботкѣ, у перепончатокрылыхъ—на язычкѣ и на добавочныхъ язычкахъ (рис. 396, B). У плавунца окаймленнаго (Dytiscus marginalis L.) и его личинки они помѣщаются на концахъ челюстныхъ и губныхъ щупалецъ. Опыты съ обрѣзаніемъ щупалецъ и усиковъ показываютъ, что щупальцы имѣютъ для разыскиванія пищи больше значенія, чѣмъ усики.

Въ противоположность вкусу, который, повидимому, не играетъ у насѣкомыхъ большой роли, многія насѣкомыя обладаютъ высоко развитымъ обоняніемъ. Жуки-могильщики и навозные находятъ свою пищу по запаху. Въ трюфеляхъ, растущихъ подъ землею, живутъ особые виды жуковъ (Anisotoma) и мухъ (Sapromyza), которые могутъ находить эти растенія, конечно, только по запаху. Изъ жуковъ-дровосѣковъ живущіе на цвѣтахъ (Strangalia, Toxotes) отличаются своимъ острымъ обоняніемъ отъ другихъ дровосѣковъ. Наѣздники только по запаху находятъ тѣхъ животныхъ, въ которыхъ они кладутъ свои яйца: такъ, одинъ коллекціонеръ нашелъ въ кустикѣ черники ведущую скрытый образъ жизни гусеницу боярышниковаго шелкопряда (Gastropacha crataegi L.), благодаря тому, что онъ увидалъ опустившагося на этотъ кустикъ наѣздника, паразитирующаго въ данной гусеницѣ. Другой видъ наѣздника, Rhyssa persuasoria L., откладывающій свои яйца въ личинокъ рогохвостовъ, живущихъ внутри стволовъ хвойныхъ деревьевъ, втыкаетъ свой длинный яйцекладъ какъ разъ въ то мѣсто дерева, гдѣ сидитъ личинка. Муравьи узнаютъ другъ друга тоже по запаху; такимъ же способомъ они находятъ дорогу къ муравейнику; слѣпые виды муравьевъ, какъ Dorylus, Eciton, Aenictus, только и могутъ оріентироваться при помощи обонянія.

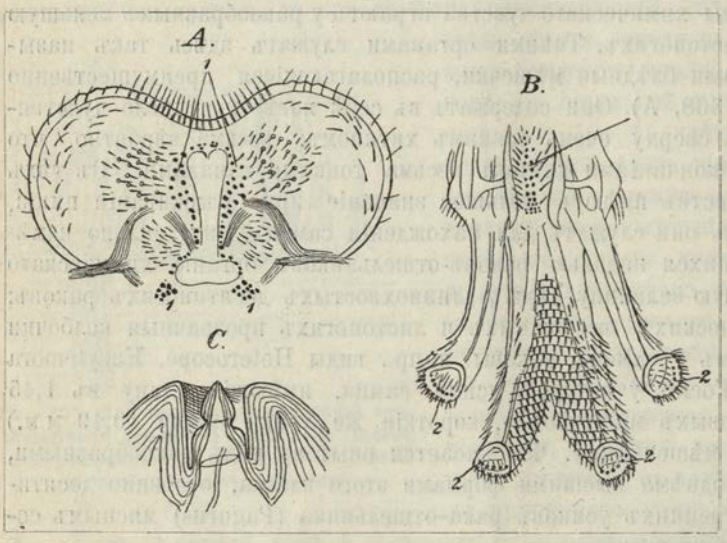


Рис. 396. **Органы вкуса насѣкомыхъ.** *1*—внутренніе, *2*—наружные органы вкуса. *A*—небная пластинка нижней губы коромысла (Aeschna) (снизу). *B*—язычекъ съ побочными язычками осы (Vespa). *C*—вкусовой конусъ (въ углубленіи) съ вершины небнаго сосочка плавунца (Dytiscus). По Нагелю.

Особенно поразительно необыкновенно тонкое обоняніе самцовъ шелкопрядовъ, которые находятъ по запаху недавно вышедшихъ изъ куколокъ самокъ. У этихъ бабочекъ оба пола не могутъ встрѣчаться на растеніяхъ, потому что онѣ ничего не ѣдятъ; поэтому самцамъ приходится самокъ отыскивать. У Фореля въ самомъ центрѣ города Лозаны вывелось однажды нѣсколько самокъ малаго ночного павлиньяго глаза (Saturnia carpini Borkh.), и къ его окну слетѣлись самцы въ такомъ огромномъ количествѣ, что собрали цѣлую толпу уличныхъ мальчишекъ. Точно также въ Цюрихѣ Штандфусу удалось на одну только что вылупившуюся самку Saturnia pavonia L. привлечь 127 самцовъ въ промежутокъ времени между $10^1/_2$ часами утра и 5 часами пополудни, хотя данный видъ шелкопрядовъ въ Цюрихѣ встрѣчается не часто. Здѣсь очевидно часть самцовъ слетѣлась довольно издалека, и слѣдовательно, они почуяли самку на значительномъ разстояніи. Между тѣмъ наше обоняніе не въ состояніи уловить ни малѣйшаго запаха, даже если полсотни самокъ сидитъ вмѣстѣ. Французъ энтомологъ Фабръ дѣлалъ опыты съ дубовымъ шелкопрядомъ (Gastropacha quercus L.); видъ этотъ такъ рѣдокъ въ мѣстности, гдѣ производился опытъ, что Фабръ напрасно искалъ его въ теченіе

трехъ лѣтъ. Наконецъ, онъ нашелъ одну гусеницу, изъ которой послѣ окукленія вывелась самка. Онъ помѣстилъ ее, прикрывъ желѣзной сѣткой, въ разстояніи 4—5 метровъ отъ открытаго окна. Въ теченіе трехъ дней въ комнату налетѣло въ общемъ до 60 экземпляровъ самцовъ—число въ высшей степени изумительное при крайней рѣдкости насѣкомаго. Фабру казалось сомнительнымъ, дѣйствительно ли чувство обонянія привлекло сюда самцовъ, ибо самъ онъ не чувствовалъ ни малѣйшаго запаха. Чтобы рѣшить вопросъ, онъ предпринялъ рядъ дальнѣйшихъ опытовъ. Онъ могъ убѣдиться, что самцы не прилетаютъ, если самка находится въ герметически запертомъ ящичкѣ; если же помѣщеніе съ самкой было открыто, то самцы прилетали даже тогда, когда запахъ ея Фабръ старался заглушить нафталиномъ, сѣроводородомъ, керосиномъ или табачнымъ дымомъ. Когда самку ставили подъ стеклянным колпакомъ на открытое окно, а чашку съ пескомъ, гдѣ она передъ тѣмъ сидѣла,—подальше отъ окна, въ уголъ комнаты, то всѣ самцы перелетали черезъ колпакъ съ самкой и устремлялись къ той чашкѣ, гдѣ оставался еще ея запахъ.

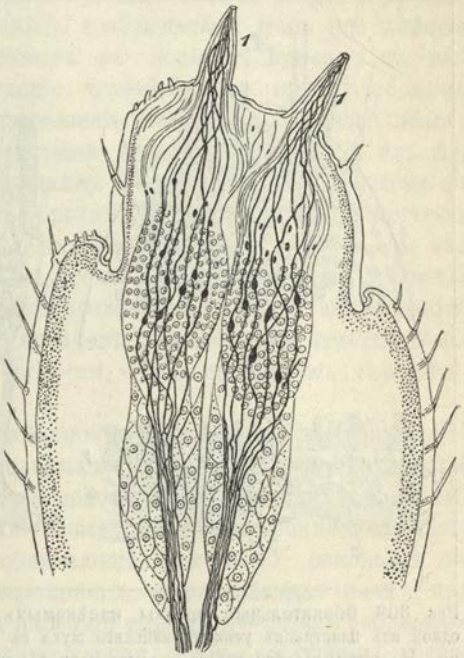


Рис. 397. Обонятельные конусы (*1*) съ конца усика одной многоножки (Glomeris marginata Vill.). Отдѣльныя чувствительныя клѣтки окрашены посредствомъ хромоваго серебра. По фомъ-Рату.

Подобная тонкость обонянія кажется намъ почти чудомъ. Мы не въ силахъ составить о ней даже приблизительное представленіе, и она можетъ быть объяснена, разумѣется, только тѣмъ, что число разныхъ запаховъ, различаемыхъ этими насѣкомыми, весьма ограничено, что ихъ обоняніе оспеціализировано. Запахъ, который предпочтительно ихъ возбуждаетъ, надо думать, связанъ съ ихъ образомъ жизни: самецъ возбуждается запахомъ своей самки—но только имъ. Точно также растенія, издалека привлекающія къ себѣ насѣкомыхъ одного какого-либо вида, не оказываютъ никакого дѣйствія на насѣкомыхъ другого вида.

При опредѣленіи мѣстоположенія органовъ обонянія легко впасть въ ошибку, проводя аналогію съ человѣкомъ. Раньше, напр., думали, что разъ у человѣка эти органы расположены у входа въ дыхательные пути, то тутъ же они должны находиться и у насѣкомыхъ, т. е. у отверстій ихъ трахей, или же въ начальной части кишечника. Теперь извѣстно, что органы обонянія у насѣкомыхъ располагаются на усикахъ, а отчасти на щупальцахъ. Это видно ужъ изъ того, что, напр., у самцовъ шелкопрядовъ поверхность усиковъ гораздо больше, чѣмъ у самокъ: усики первыхъ перистые, усики вторыхъ—только гребенчатые. То же и у майскихъ жуковъ. Наоборотъ, у могильщиковъ, гдѣ обоняніе одинаково развито какъ у самцовъ, такъ и самокъ, усики равной величины у обоихъ половъ. Сказанное вполнѣ подтверждается опытами. Жукъ-могильщикъ (Necrophorus) съ отрѣзанными усиками не въ состояніи найти кусокъ мяса, который онъ только что ѣлъ; но если мясо снова пододвинуть къ нему, то онъ ѣстъ его съ прежней энергіей. Извѣстно также, что муравьи разныхъ видовъ или родовъ яростно дерутся; но когда у этихъ муравьевъ отрѣзаны усики, они мирно ползаютъ рядомъ. Муравьи безъ усиковъ находятъ каплю меда только тогда, если случайно наткнутся на нее своимъ ртомъ. Самцы тутоваго шелкопряда (Bombyx mori L.), трепеща крыльями, поспѣшно ползутъ къ самкѣ, помѣщенной на нѣкоторомъ отъ нихъ разстояніи; но безъ усиковъ они уже не могутъ найти ея.

Органами чувства обонянія служатъ главнымъ образомъ коническіе бугорки, почти одинаковые съ вкусовыми конусами (рис. 398, B). Судя по внѣшности, нельзя сказать,

почему одни играютъ роль органовъ обонянія, а другіе — органовъ вкуса. Кромѣ нихъ встрѣчаются конусообразные органы, сидящіе не въ углубленіяхъ, а открыто (рис. 397); въ такомъ случаѣ они предохраняются отъ механическихъ раздраженій упругими, довольно длинными волосками, которые сидятъ между ними. У перепончатокрылыхъ мы находимъ еще органы, болѣе крупные, такъ называемыя пористыя пластинки (рис. 398, C). Чѣмъ больше поверхность усика, вообще говоря тѣмъ больше и отдѣльныхъ органовъ чувствъ и тѣмъ тоньше обоняніе. Вотъ нѣсколько примѣровъ: у майскаго жука конечные членики усика расширены въ тонкія пластинки, образующія вѣерообразную булавку; у самца число пластинокъ по сравненію съ самкой больше (7 противъ 6), и онѣ крупнѣе; благодаря этому, общая поверхность пластинокъ у самца въ $3^1/_2$ раза больше, и въ то время какъ на усикѣ самца 50.229 органовъ чувствъ, на усикѣ самки ихъ лишь 8.305, т. е. въ 6 съ лишнимъ разъ меньше. У самца Truxalis, изъ семейства саранчевыхъ, на усикахъ насчитывается среднимъ числомъ 2.000 конусовъ въ углубленіяхъ, а у самки — только около 1.300. Наоборотъ, у обыкновеннаго комара, Culex pipiens L., гдѣ только самки сосутъ кровь, самцы же или ничѣмъ не питаются, или лижутъ нектаръ,— самки, разыскивающія своихъ жертвъ по запаху, обладаютъ и болѣе значительнымъ числомъ отдѣльныхъ органовъ обонянія: блѣдные обонятельные волоски разсѣяны здѣсь по всему усику, вперемежку съ тугими осязательными, у самца же они находятся только на послѣднихъ членикахъ. Муха Helophilus floreus L., кладущая яйца прямо въ почву, поросшую травой, вездѣ находитъ мѣсто для кладки ихъ, муха же Echinomia grossa L., кладущая яйца въ гусеницъ шелкопрядовъ, принуждена отыскивать послѣднихъ,—и вотъ у первой изъ этихъ мухъ на каждой сторонѣ усика находится лишь по одной ямкѣ съ обонятельными органами, а у второй такихъ ямокъ свыше 200.

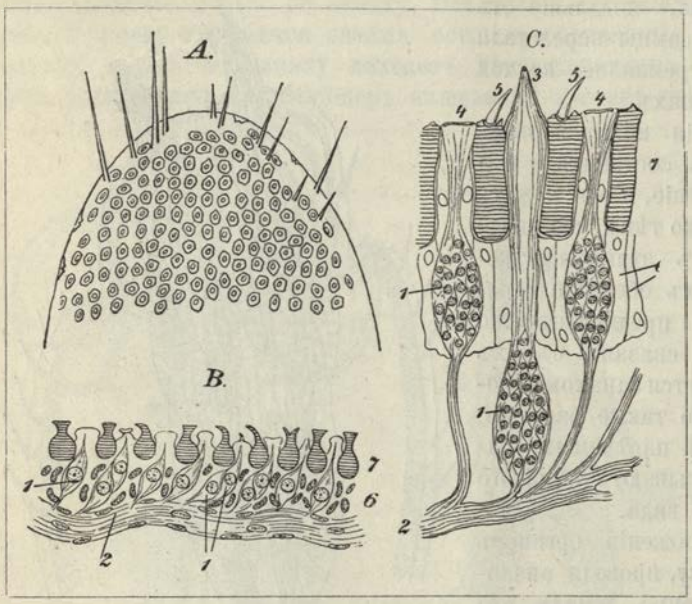


Рис. 398. **Обонятельные органы насѣкомыхъ.** *A*—часть поверхности одной изъ пластинокъ усиковъ майскаго жука съ чувствительными клѣтками. *B*—часть разрѣза черезъ эту пластинку. *C*—часть разрѣза черезъ усикъ осы, съ однимъ обонятельнымъ конусомъ (*3*) и двумя пористыми пластинками (*4*). *1*—первичныя чувствительныя клѣтки, *2*—нервы, *5* щетинки, *6*—клѣтки эпидермиса, *7*—хитинистая кутикула (горизонтально исчерчена). *B* по фомъ-Рату, *C* по Крэпелину.

Подвижность усиковъ позволяетъ насѣкомымъ обновлять воздухъ, содержащій пахучія вещества вокругъ ихъ обонятельныхъ органовъ. Это характерное движеніе усиковъ легко можно наблюдать у жуковъ съ вѣерообразными усиками, напр.,—у майскаго или у навознаго жука, когда они приближаются къ пахучимъ веществамъ. Какъ только растительные клопы начинаютъ безпокоиться, они сейчасъ же двигаютъ своими усиками. У дорожныхъ осъ и наѣздниковъ, когда они ищутъ добычу, усики находятся все время въ лихорадочномъ движеніи. Летающія насѣкомыя менѣе нуждаются въ активномъ обновленіи окружающаго усикъ воздуха путемъ движенія усиковъ. Движеніе усиковъ представляетъ самый простой способъ приближать органы обонянія къ выдѣляющимъ запахъ предметамъ: это своего рода «обонятельное осязаніе»; такимъ именно способомъ муравьи отыскиваютъ дорогу.

Пространственныя представленія у человѣка создаются также съ помощью подвиж-

ныхъ органовъ чувствъ—глазъ и органовъ осязанія, такъ какъ соотвѣтствующія чувственныя воспріятія связываются съ двигательными ощущеніями. Неизвѣстно, имѣемъ ли мы право и въ какой мѣрѣ принимать существованіе и у насѣкомыхъ представленій, аналогичныхъ нашимъ. Но мы можемъ сказать, что если бы какой-либо человѣкъ имѣлъ, подобно насѣкомымъ, подвижные обонятельные органы, то тогда у него и съ обонятельными ощущеніями были бы связаны пространственныя представленія: онъ могъ бы различать четырехугольные, круглые, продолговатые обонятельные комплексы.

б) Вкусъ, обоняніе и органы этихъ чувствъ у позвоночныхъ.

У позвоночныхъ органы химическаго чувства строятся по двумъ совершенно различнымъ планамъ: одни органы состоятъ изъ вторичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, другіе—изъ первичныхъ. Для первыхъ характерна способность возбуждаться лишь отъ дѣйствія жидкихъ раздражителей, почему ихъ и приравниваютъ съ полнымъ правомъ къ человѣческимъ органамъ вкуса. Вторые, соотвѣтствующіе человѣческому органу обонянія, почти у всѣхъ позвоночныхъ реагируютъ лишь на раздраженіе газообразными веществами—за исключеніемъ только класса рыбъ, гдѣ чувствительный эпителій, состоящій изъ первичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, возбуждается жидкими раздражителями. Поэтому физіологически не совсѣмъ правильно говорить объ органѣ обонянія рыбъ; химическое чувство, въ дѣйствительности, еще не раздѣлилось у нихъ на обоняніе и вкусъ. Но такъ какъ органъ химическаго чувства рыбъ, лежащій въ носовой ямкѣ, служитъ несомнѣннымъ предшественникомъ органовъ обонянія прочихъ позвоночныхъ, такъ какъ, затѣмъ, данный органъ сильно отличается и отъ кожныхъ органовъ химическаго чувства рыбъ, и отъ подобныхъ же образованій въ ихъ ротовой полости, — то мы будемъ говорить о немъ все же заодно съ органами обонянія.

Общераспространеннымъ органомъ вкуса у позвоночныхъ является вкусовая почка (рис. 399). Состоитъ она изъ вторичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, изъ которыхъ каждая снабжена тонкимъ, протоплазматическимъ вкусовымъ волоскомъ или штифтикомъ; между этими клѣтками вставлены поддерживающія клѣтки. Между клѣтками проникаютъ древовидно-развѣтвленные концы нервныхъ волоконъ, обвивающіе клѣтки. У основанія вкусовой почки лежитъ еще особая сѣть нервныхъ волоконецъ, охватывающая почку, какъ желудь охватывается своимъ «блюдцемъ», откуда и названіе этой сѣти—cupula («блюдце»). На мѣстахъ расположенія вкусовыхъ почекъ соединительная ткань собственно-кожнаго слоя вдается въ эпидермисъ въ видѣ сосочка, а самыя почки образуютъ среди многослойнаго эпителія однослойные участки. Поверхность кожи на тѣхъ же мѣстахъ у рыбъ и земноводныхъ представляетъ плоскія впадинки, у млекопитающихъ же окружающій почку эпидермисъ такъ нависаетъ надъ наружною поверхностью ея, что получается какъ бы маленькое преддверіе, открывающееся наружу такъ называемою вкусовою порой (рис. 399, B, *a*). Форма вкусовыхъ почекъ у разныхъ классовъ позвоночныхъ бываетъ различна.

У рыбъ вкусовыя почки встрѣчаются частью по всей поверхности тѣла, но главнымъ образомъ ими изобилуютъ «усики» и губы, затѣмъ, мы находимъ ихъ также въ ротовой полости, на небѣ, у входа въ глотку и на жаберныхъ дугахъ. Впрочемъ, распредѣленіе почекъ бываетъ здѣсь не всегда одинаково: обычно химическая раздражимость внѣшняго кожнаго покрова ограничивается головою и ближайшимъ къ ней участкомъ тѣла; но, напр., у Lophius (морской чортъ) свойственна всему тѣлу.

У позвоночныхъ, дышащихъ воздухомъ, вкусовыя почки вполнѣ исчезли съ поверхности тѣла, такъ какъ имъ почти не приходится соприкасаться кожею тѣла съ жидкими вкусовыми веществами, да и вкусовыя почки на наружной поверхности тѣла могли бы высыхать. Поэтому вкусовыя почки ихъ находятся только на стѣнкахъ и органахъ полости рта. Мы находимъ ихъ тамъ, напр., у тритона (Triton), нервныя же концевыя пластинки, расположенныя по краямъ языка и на небѣ лягушекъ, представляютъ, по-

видимому, просто органы осязанія. Крайне бѣдны вкусовыми почками представители пресмыкающихся: у ящерицъ онѣ есть на языкѣ, у черепахъ—на сосочкахъ языка и по краямъ его, у крокодиловъ же языкъ и небо ороговѣли и совершенно лишены вкусовыхъ почекъ; послѣднія лежатъ только у входа въ глотку. О вкусовыхъ почкахъ птицъ долго ничего не было извѣстно, хотя за существованіе ихъ, повидимому, говорила разборчивость этихъ животныхъ въ пищѣ, напр., любовь попугаевъ къ сахару. Въ настоящее время существованіе почекъ доказано уже для значительнаго числа птицъ, у которыхъ онѣ найдены у корня языка, у входа въ глотку и въ особенности на богатыхъ железами частяхъ мягкаго неба, гдѣ нерѣдко клѣтки вкусовыхъ почекъ окружаютъ кольцами отверстія железъ.

Несравненно лучше, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ, органы вкуса развиты у млекопитающихъ. Это тѣснѣйшимъ образомъ связано съ развитіемъ коренныхъ зубовъ, дѣйствіемъ которыхъ пища во рту болѣе или менѣе основательно перетирается и раздавливается, причемъ вытекаютъ жидкія вещества, реагирующія затѣмъ на органы вкуса. Большинство низшихъ позвоночныхъ — за исключеніемъ развѣ нѣкоторыхъ рыбъ— пищу прямо глотаютъ, не пережевывая, и зубы ихъ большею частью служатъ только для схватыванія и удерживанія добычи. Пища ихъ недолго остается у нихъ во рту и послѣ нѣкотораго измельченія—а то и безъ него (какъ у совъ и змѣй)—она немедленно проглатывается. Вкусовыхъ веществъ въ растворенномъ видѣ здѣсь можетъ быть очень мало, чѣмъ и объясняется малочисленность вкусовыхъ почекъ.

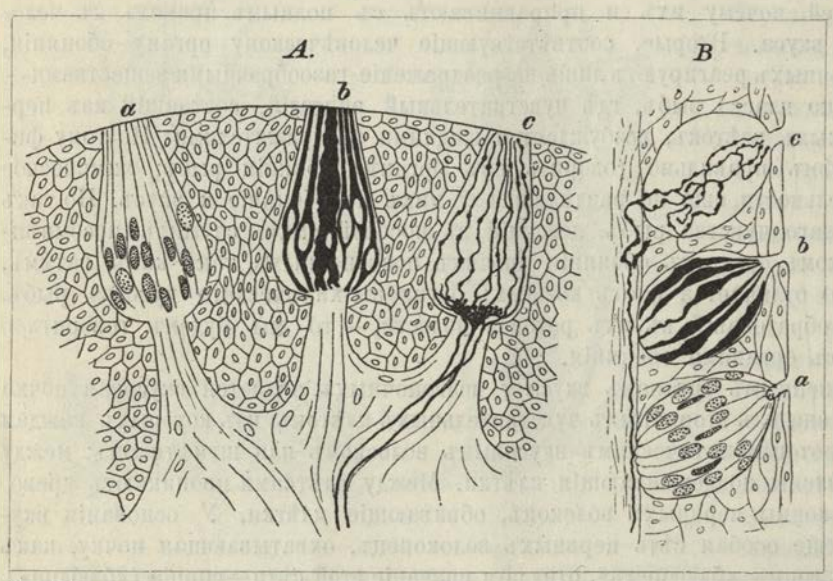


Рис. 399. **Вкусовыя почки съ усовъ усача (*A*) и съ листоватыхъ сосочковъ языка кролика (*B*).** *a*—общій видъ, *b*—узкія чувствительныя клѣтки и грубыя поддерживающія клѣтки, *c*—элективная окраска нервныхъ волоконъ.

Боченкообразныя вкусовыя почки млекопитающихъ (рис. 399, B) распредѣлены въ различныхъ мѣстахъ полости рта, а не сосредоточены лишь на языкѣ, который слыветъ за единственный «органъ вкуса». Мы находимъ ихъ и на мягкомъ небѣ, и на надгортаникѣ. На языкѣ онѣ расположены на такъ называемыхъ сосочкахъ языка, которыхъ имѣется три формы: грибовидные, желобковатые и листоватые (papilae fungiformes, vallatae, foliatae—фиг. 401, *2*, *1*, *3*).

Грибовидные сосочки выступаютъ въ видѣ маленькихъ возвышеньицъ надъ поверхностью языка. 20% изъ нихъ у взрослаго человѣка бываютъ лишены вкусовыхъ почекъ; прочіе обладаютъ лишь одной или нѣсколькими почками; у грудныхъ младенцевъ грибовидныхъ сосочковъ гораздо больше, и здѣсь они, всѣ безъ исключенія, снабжены вкусовыми почками, нерѣдко въ значительномъ количествѣ. У крысы и кролика на каждомъ грибовидномъ сосочкѣ находится по крайней мѣрѣ одна почка. Въ общемъ у человѣка насчитывается около 350—400 грибовидныхъ сосочковъ. У желобковатыхъ и листоватыхъ сосочковъ (фиг. 400) существуютъ желобки; у первыхъ (A) желобокъ окружаетъ сосочекъ кольцомъ, такъ что сосочекъ образуетъ какъ бы островокъ, у вторыхъ (B) желобки тя-

нутся параллельно другъ другу, а лежащіе между ними сосочки образуютъ какъ бы складки. Вкусовыя почки сидятъ здѣсь по стѣнкамъ желобковъ. Этимъ способомъ вкусовые штифтики защищены отъ механическихъ поврежденій, и — что еще важнѣе — въ желобкахъ задерживаются вкусовыя вещества, и, слѣдовательно, дѣйствіе ихъ на вкусовыя почки становится болѣе продолжительнымъ. На днѣ желобковъ открываются железы, выдѣляющія секретъ, содержащій въ себѣ бѣлокъ. Этотъ секретъ не допускаетъ высыханія вкусовыхъ почекъ, а, съ другой стороны, способствуетъ обратному удаленію изъ желобковъ накопившихся въ нихъ вкусовыхъ веществъ.

Большая часть вкусовыхъ почекъ заложена въ желобковатыхъ и листоватыхъ сосочкахъ; здѣсь главнымъ образомъ и сосредоточивается чувство вкуса; въ сравненіи съ этими сосочками, отдѣльно сидящія почки могутъ почти не приниматься въ разсчетъ. Число почекъ въ одномъ сосочкѣ измѣняется съ величиной послѣдняго. Средней величины желобковатый сосочекъ у овцы содержитъ 480 почекъ, у быка—1670, у свиньи—4760. Такъ какъ у овцы и у быка сосочковъ этого рода насчитывается 20, то, слѣдовательно,

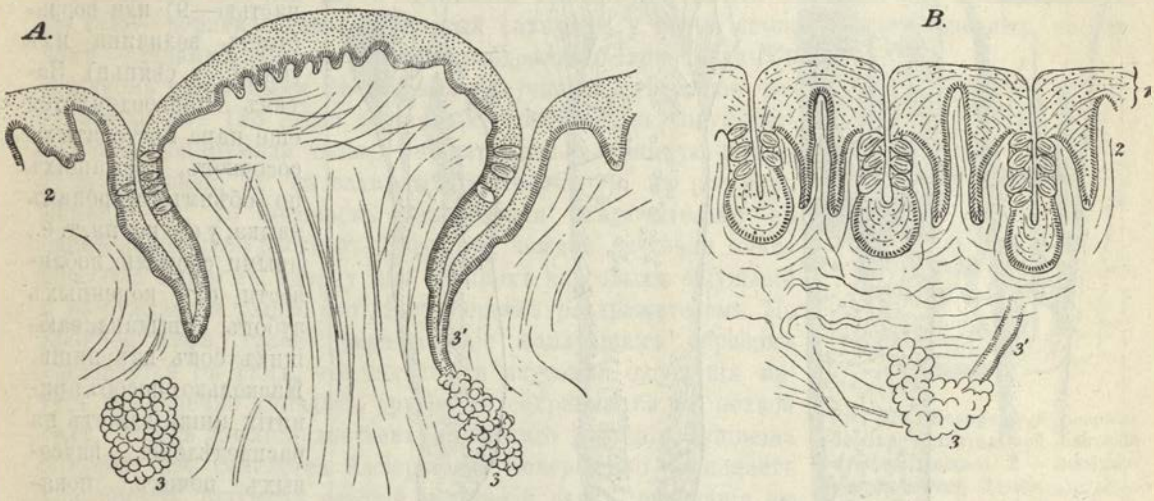


Рис. 400. **Разрѣзы черезъ вкусовые сосочки млекопитающихъ.** *A*—черезъ неокаймленный сосочекъ языка человѣка, *B*—черезъ листоватые сосочки языка кролика. *1*—эпидермисъ, *2*—cutis слизистой оболочки языка, *3*—серозныя железы съ ихъ выводными каналами (*3'*). По Штёру.

у овцы имѣется около 9.600 вкусовыхъ почекъ, а у быка—35.200. Съ другой стороны, у свиньи всего два желобковатыхъ сосочка, поэтому у нея только 9.520 почекъ. Листоватый сосочекъ кролика образуетъ 12 складокъ, и на одну такую складку приходится около 640 почекъ, такъ что въ одномъ сосочкѣ ихъ 7.440, а въ обоихъ вмѣстѣ—около 15000.

Желобковатые и листоватые сосочки помѣщаются всегда у корня языка, куда пища достигаетъ уже увлажненная слюной и пережеванная; грибовидные же сосочки бываютъ разбросаны различнымъ образомъ по поверхности и по краю языка. Число сосочковъ у животныхъ, стоящихъ филогенетически низко, бываетъ невелико, особенно у сумчатыхъ и насѣкомоядныхъ, которыя обладаютъ только 2—3 желобковатыми сосочками. Различіе въ питаніи не вызываетъ здѣсь никакой разницы. Напротивъ того, у отрядовъ млекопитающихъ, стоящихъ выше, можно найти замѣтное вліяніе способа питанія на количество вкусовыхъ сосочковъ и на ихъ положеніе.

Самое незначительное развитіе вкуса наблюдается у тѣхъ млекопитающихъ, которыя проглатываютъ свою пищу, не пережевывая. Такъ, у китовъ и ламантиновъ поверхность языка совершенно гладкая; быть можетъ, здѣсь присоединяется еще вліяніе того, что вещества, выдѣляющіяся изъ пищи этихъ водныхъ животныхъ, бываютъ слишкомъ разжижены, чтобы дѣйствовать сколько-нибудь значительно на органы вкуса. Сюда же можно причислить однопроходныхъ и неполнозубыхъ (рис. 401, A), у которыхъ имѣется

только пара желобковатыхъ сосочковъ и совсѣмъ отсутствуютъ листоватые. Хищныя животныя почти не жуютъ своей пищи. Она богата соками, легко переваривается и поэтому передъ проглатываніемъ только разрѣзается на небольшіе куски. У этихъ млекопитающихъ мы находимъ 2—3 пары желобковатыхъ сосочковъ, лежащихъ на срединѣ языка, листоватые же—отсутствуютъ. Переходную ступень къ другимъ млекопитающимъ составляютъ медвѣди, которые, питаясь въ значительной части растеніями, отличаются отъ хищныхъ въ устройствѣ своихъ вкусовыхъ органовъ: желобковатыхъ сосочковъ у нихъ бываетъ 4—6 паръ и, сверхъ того, имѣются зачатки листоватыхъ сосочковъ.

Обезьяны, свиньи и непарнокопытныя принадлежатъ къ жующимъ животнымъ. Все вооруженіе ихъ рта, ихъ коренные зубы съ широкими коронками,—приспособлено къ болѣе совершенному измельченію пищи. Въ связи съ этимъ увеличивается число желобковатыхъ сосочковъ (у человѣка, напримѣръ, ихъ бываетъ большею частью—9) или возрастаетъ величина ихъ (напр., у свиньи). Затѣмъ присоединяется еще пара листоватыхъ сосочковъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ языка, у его корня, т. е., иными словами, поблизости отъ коренныхъ зубовъ, выдавливающихъ сокъ изъ пищи. Насколько способъ принятія пищи вліяетъ на распредѣленіе вкусовыхъ почекъ, показываетъ, напр., тотъ фактъ, что у грудного ребенка вся поверхность языка одарена способностью къ вкусовымъ ощущеніямъ, такъ какъ вся она покрыта грибовидными сосочками съ многочисленными вкусовыми почками, у взрослаго-же человѣка вкусовые органы сосредоточиваются главнымъ образомъ по краямъ языка, т. е. вблизи зубовъ.

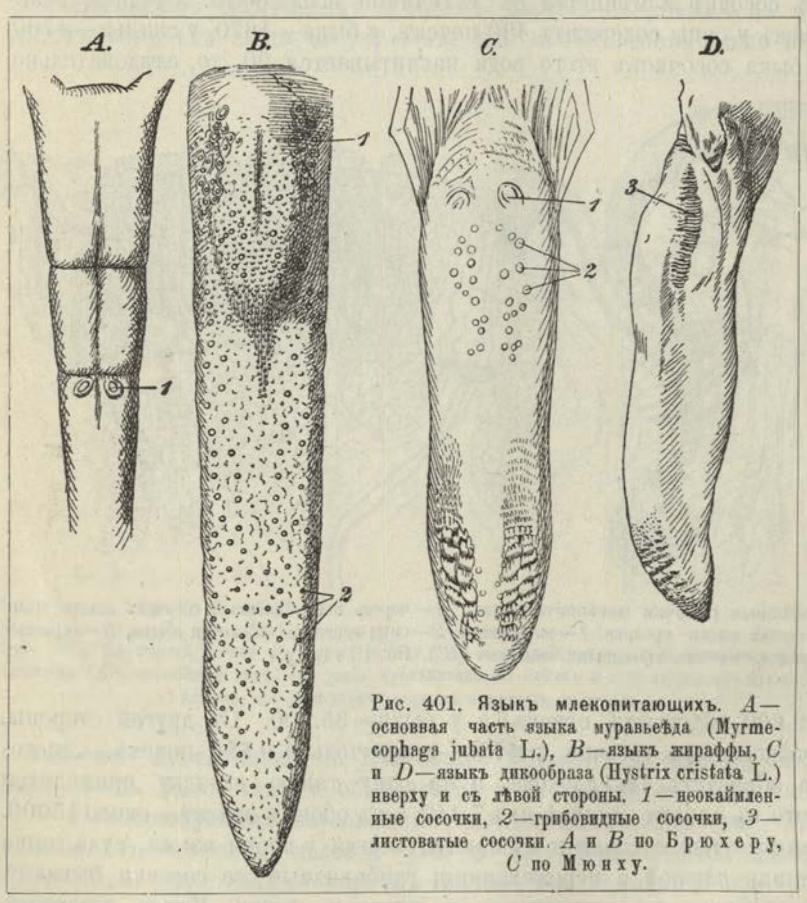


Рис. 401. Языкъ млекопитающихъ. *A*—основная часть языка муравьеѣда (Myrmecophaga jubata L.), *B*—языкъ жираффы, *C* и *D*—языкъ дикообраза (Hystrix cristata L.) вверху и съ лѣвой стороны. *1*—неокаймленные сосочки, *2*—грибовидные сосочки, *3*—листоватые сосочки. *A* и *B* по Брюхеру, *C* по Мюнху.

Жующими животными въ наивысшей степени можно назвать жвачныхъ и грызуновъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ вкусовые сосочки у нихъ очень развиты и еще болѣе отодвинуты къ краямъ языка, къ зубамъ. У жвачныхъ (рис. 401, B) развитіе листоватыхъ сосочковъ, правда, незначительно, зато у нихъ много желобковатыхъ сосочковъ, которые расположены въ два ряда по бокамъ языка. У наиболѣе древнихъ формъ, каковы мускусная кабарга и верблюдъ, это еще не такъ замѣтно, у оленей-же и у быковъ мы находимъ по меньшей мѣрѣ 10 паръ желобковатыхъ сосочковъ: у благороднаго оленя 26—28 паръ, у жираффы — 28—39 паръ. У грызуновъ (рис. 401, C и D) желобковатые сосочки развиты слабѣе,—ихъ бываетъ только 1—3 штуки,—зато нигдѣ листоватые сосочки не достигаютъ такого развитія, какъ именно въ этомъ отрядѣ.

Что касается физіологіи чувства вкуса, то всѣ данныя въ большей или меньшей степени установлены опытами надъ человѣкомъ. Можно различить 4 специфическихъ ощущенія вкуса: горькое, сладкое, соленое и кислое. Такъ называемый щелочной и металлическій вкусъ должно считать смѣшанными. То, что называютъ обыкновенно пряным вкусомъ, относится къ области обонятельныхъ ощущеній; при воспаленіи слизистой оболочки носа, когда обоняніе притупляется, но вкусъ сохраняется, человѣкъ перестаетъ ощущать многое изъ того, что обыкновенно называется «вкусомъ».

Двое больныхъ, ушибшихъ при паденіи голову, совершенно потеряли обоняніе, но сохранили вкусъ; они не въ состояніи были отличить по вкусу вареный лукъ отъ вареныхъ яблокъ, но, съ другой стороны, хорошо различали портвейнъ отъ бургундскаго вина, хотя первый казался имъ просто сладкой водой, а второй—разбавленнымъ уксусомъ.

Четыре основныхъ вкусовыхъ ощущенія неравномѣрно распредѣлены по языку. Сладкій вкусъ яснѣе ощущается кончикомъ языка, кислый—болѣе краями его, горькій—его корнемъ; соленый вкусъ одинаково хорошо ощущается кончикомъ и краями языка, но хуже—корнемъ. Такъ, бромистый сахаринъ у корня языка кажется горькимъ, на кончикѣ—сладкимъ. При точечномъ раздраженіи грибовидныхъ сосочковъ различными растворами получились слѣдующіе результаты: изъ 125 легко доступныхъ сосочковъ вкусовую способность обнаружили только 98; изъ нихъ на винную кислоту реагировали 91, на сахарный растворъ—79, на растворъ хинина—71; 15 сосочковъ реагировали исключительно на одинъ какой-либо растворъ. Вѣроятно, каждая вкусовая почка способна лишь къ одному изъ четырехъ вкусовыхъ ощущеній и возбуждается только соотвѣтствующимъ раздражителемъ. По крайней мѣрѣ, такое предположеніе наилучшимъ образомъ согласуется съ тѣмъ, что отдѣльныя вкусовыя ощущенія могутъ совершенно выпадать, другія же сохраняются въ полной силѣ. Послѣ жеванія листьевъ индійскаго растенія Gymnema silvestre, изъ семейства Asclepiadeae, совершенно пропадаетъ способность ощущать сладкій и горькій вкусъ, ощущенія же соленаго и кислаго остаются попрежнему. Смазываніе языка кокаиномъ притупляетъ сперва чувствительность къ горькому и только потомъ—остальныя ощущенія. Отсюда слѣдуетъ, что различныя вкусовыя ощущенія столь же самостоятельны, какъ и ощущенія тепла, холода и давленія.

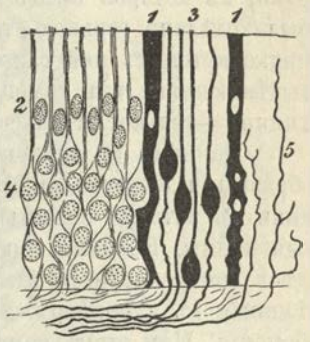


Рис. 402. Поперечный разрѣзъ черезъ обонятельный эпителій млекопитающаго. *1* — поддерживающія клѣтки, *2*—ихъ ядра, *3*—обонятельныя клѣтки, *4*—ихъ ядра, *5*—голыя нервныя окончанія. Слѣва—общій видъ, справа—элективная окраска отдѣльныхъ частей

Какъ у насѣкомыхъ, такъ и у позвоночныхъ вкусъ важнѣе для жизни, чѣмъ обоняніе. Но не у всѣхъ классовъ позвоночныхъ обоняніе развито одинаково. Занимая у рыбъ совершенно своеобразное положеніе, у низшихъ наземныхъ позвоночныхъ оно менѣе дифференцировано, чѣмъ зрѣніе, и только у млекопитающихъ оно нерѣдко такъ развито, что для оріентированія животнаго является важнѣе зрѣнія.

Строеніе органа обонянія у позвоночныхъ обнаруживаетъ цѣлый рядъ общихъ чертъ. Онъ состоитъ вообще изъ пары углубленій на переднемъ концѣ головы и только у круглоротыхъ представляетъ одну непарную ямку. Чувствительный эпителій (рис. 402), выстилающій часть стѣнокъ ямки, состоитъ изъ первичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ. Многочисленныя складки эпителія увеличиваютъ его поверхность, а слѣдовательно, и количество чувствительныхъ клѣтокъ. Отростки этихъ клѣтокъ вступаютъ въ видѣ волоконъ обонятельнаго нерва въ передній мозгъ (рис. 364, А) и оканчиваются тамъ въ обонятельныхъ луковицахъ (bulbus olfactorius). Можно ли говорить о гомологіи непарной обонятельной ямки ланцетника съ обонятельнымъ органомъ позвоночныхъ, является еще спорнымъ.

У селахій обонятельныя ямки расположены на нижней сторонѣ головы, впереди ротового отверстія (рис. 251). Отверстіе ихъ продолжается въ сторону рта въ видѣ же-

лобковъ, и кожная складка, прикрывающая желобки, оставляетъ открытыми на концахъ ихъ два отверстія: отверстія для входа и для выхода воды. Этимъ способомъ вода постоянно омываетъ носовую ямку, а такъ какъ она приноситъ съ собою раздражающія вещества, то вмѣстѣ съ тѣмъ достигается болѣе энергичная дѣятельность органа. При расположеніи обонятельной ямки вблизи рта, отверстіе для выхода воды нерѣдко открывается въ самую полость рта. Эта связь обонятельнаго органа съ ротовой полостью у селахій служитъ прототипомъ подобныхъ же отношеній у земноводныхъ и наземныхъ позвоночныхъ, весьма важныхъ для нихъ. У ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ тоже имѣются два отверстія, но отверстія эти далеко отстоятъ отъ ротовой щели.

Особенностью обонятельнаго органа рыбъ надо считать дѣйствіе на него жидкихъ раздражителей. Послѣдніе, однако, отличаются отъ раздражителей вкусовыхъ почекъ и слизистой оболочки рта. Это несомнѣнно доказывается слѣдующими опытами: если въ бассейнъ, гдѣ помѣщаются голодныя кошачьи акулы, бросить сардинку, то, спустя двѣ-три минуты, всѣ рыбы принимаются оживленно отыскивать кормъ. Если голоданіе продолжалось 4-6 недѣль, то рыбы возбуждаются даже при опусканіи въ ихъ бассейнъ руки, въ которой предъ тѣмъ находилась сардинка. Если сардинка при помощи хинина была сдѣлана горькою, то акулы, схвативъ ее, снова выбрасываютъ изо рта, какъ только прикоснутся къ ней слизистой оболочкой своего рта. Очевидно, растворимыя вещества, выдѣляющіяся изъ самой сардинки, дѣйствуютъ на слизистую оболочку носа рыбъ, а хининъ—только на вкусовыя почки, а не на органы обонянія.

Начиная съ земноводныхъ, органы обонянія раздражаются уже исключительно газообразными веществами. Въ то же время существующее у селахій сообщеніе обонятельной ямки съ ротовой полостью становится общимъ правиломъ: возникаютъ отовсюду замкнутыя хоаны. Носовыя ямки становятся путемъ для дыханія животнаго, слѣдовательно, здѣсь контролируется вдыхаемый воздухъ, а—что еще важнѣе—пахучія вещества, разсѣянныя въ атмосферѣ, теперь приходятъ въ постоянное соприкосновеніе съ органомъ обонянія. При этомъ сама обонятельная ямка распадается на два отдѣла—обонятельный и дыхательный (pars olfactoria et respiratoria). Слизистая оболочка, выстилающая первый изъ нихъ, представляетъ собою однослойный эпителій, который состоитъ изъ обонятельныхъ клѣтокъ съ чувствительными волосками и изъ клѣтокъ поддерживающихъ. Поверхность слизистой оболочки богата железами, секретъ которыхъ увлажняетъ ее, предохраняя свободные концы обонятельныхъ клѣтокъ отъ высыханія. Дыхательный отдѣлъ покрытъ мерцательнымъ эпителіемъ, однослойнымъ или многослойнымъ, который также поддерживается во влажномъ состояніи железами и бокальчатыми клѣтками.

Начиная съ пресмыкающихся, животныя все чаще пользуются для дыханія сухимъ воздухомъ, и вмѣстѣ съ тѣмъ раздѣленіе носовой полости на дыхательный и обонятельный отдѣлы становится болѣе рѣзкимъ, причемъ на боковой стѣнкѣ носовой полости появляется выступъ, пограничная раковина (maxilloturbinale), отдѣляющая въ видѣ неполной перегородки одинъ отдѣлъ отъ другого. У крокодиловъ и птицъ лежащая надъ этой раковиной поверхность обонятельной слизистой оболочки увеличивается еще однимъ, т. наз. обонятельнымъ вздутіемъ.

Обоняніе земноводныхъ и пресмыкающихся еще слабо. У птицъ также нѣтъ того «чутья», какое имъ иногда приписывается охотниками. При отыскиваніи пищи птицы руководятся исключительно зрѣніемъ,—даже живующіе падалью грифы и вороны. Одинъ ручной чеглокъ (Falco subbuteo L.) разъ принялъ кусокъ сургуча за мясо и бросился на него. Столь слабое обоняніе у птицъ объясняется самой природой пахучихъ веществъ: всѣ извѣстныя намъ вещества, раздражающія обоняніе, имѣютъ высокій удѣльный вѣсъ, а поэтому они всегда держатся въ воздухѣ возлѣ земли и для оріентировки летящей птицы не могутъ имѣть значенія. Сюда присоединяется еще отсутствіе у птицъ индивидуальнаго запаха, благодаря бѣдности ихъ тѣла кожными железами: кромѣ копчиковой железы, въ кожѣ ихъ вовсе нѣтъ железъ, а слѣдовательно, и пахучихъ секретовъ.

Полную противоположность сказанному составляютъ млекопитающія. Прежде всего,

они обладаютъ сильнымъ индивидуальнымъ запахомъ,—въ частности,—благодаря обилію кожныхъ железъ. На мѣстахъ кожи, покрытыхъ волосами, обыкновенно существуютъ не только сальныя, но и потовыя железы; въ томъ же случаѣ, если потовыя железы здѣсь отсутствуютъ, какъ у крысъ или хомяковъ, или слабо развиты, какъ у крота, сони и собаки, ими очень богаты мягкія части подошвъ, такъ что животныя оставляютъ послѣ себя на землѣ пахучіе слѣды. Копытныя железы овецъ и скопленія потовыхъ железъ между копытъ у свиней играютъ ту же роль. Этому соотвѣтствуетъ очень высокое развитіе чувства обонянія у млекопитающихъ. Органы обонянія служатъ для нихъ весьма важною связью съ внѣшней средой. Они играютъ выдающуюся роль при отыскиваніи пищи, въ предупрежденіи о приближеніи враговъ, при нахожденіи дороги и, наконецъ, въ половой жизни.

Копытныя животныя издалека чуютъ врага, хищныя—добычу. Охотникамъ извѣстно, съ какою осторожностью приходится имъ приближаться къ дичи съ подвѣтренной стороны. Собаки людей, собирающихъ трюфели, находятъ ихъ въ землѣ по запаху, точно такъ же, какъ своего хозяина по его слѣдамъ. Слѣпая собака почти не обращаетъ на себя вниманія; но если у нея уничтожены органы обонянія, она кажется совершенно безпомощной. Щенята, съ перерѣзанными обонятельными нервами, не въ состояніи находить сосковъ своей матери, и ихъ приходится кормить изъ рожка; они не могутъ уже найти и своей постели, и зрѣніе обманываетъ ихъ при отыскиваніи пищи; такъ, напр., они не обращаютъ вниманія на сушеное мясо и въ то-же время пробуютъ лизать свою собственную мочу и калъ.

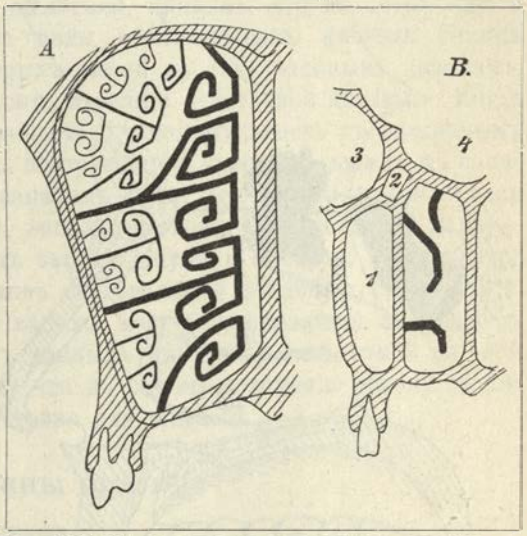


Рис. 403. Лѣвая половина поперечнаго разрѣза черезъ носовую полость съ костными носовыми раковинами осматическаго млекопитающаго (*A*) и человѣка (*B*). Схема. *1—4*—добавочныя полости носа. *A* по Паулли.

Тонко развитое обоняніе даетъ животному большое преимущество: при нахожденіи дороги темнота или туманъ, снѣжная метель или облака пыли для него уже не служатъ такимъ препятствіемъ, какъ для животнаго, пользующагося только зрѣніемъ; въ дремучемъ лѣсу оно оріентируется такъ же хорошо, какъ въ открытомъ полѣ.

Животныя съ хорошимъ чутьемъ чувствуютъ также направленіе движенія воздуха: ихъ кончикъ носа—особенно у собакъ и парнокопытныхъ,—постоянно влаженъ, благодаря непрерывному отдѣленію секрета железами. Чтобы узнать, куда тянетъ воздухъ, человѣкъ смачиваетъ и подымаетъ кверху свой палецъ; по охлажденію пальца съ той или другой стороны онъ судитъ о направленіи вѣтра. Въ этомъ-же, надо думать, заключается и значеніе влажнаго кончика носа у названныхъ животныхъ.

Высокому развитію чувства обонянія у млекопитающихъ соотвѣтствуетъ также развитіе самихъ органовъ обонянія. Обонятельный отдѣлъ занимаетъ здѣсь, по сравненію съ дыхательнымъ отдѣломъ, къ которому присоединяется еще болѣе или менѣе обширное преддверіе, гораздо больше мѣста, чѣмъ у прочихъ позвоночныхъ. Пограничная раковина (maxilloturbinale), отдѣляющая первый отдѣлъ отъ второго, защищаетъ обонятельную слизистую оболочку отъ пыли и отъ постороннихъ тѣлъ. На боковыхъ стѣнкахъ обонятельнаго отдѣла, вмѣсто одного обонятельнаго вздутія (какъ у Sauropsida), развивается четыре—пять вздутій или раковинъ; опорою имъ служатъ костяныя пластинки (рис. 403). Раковины эти могутъ сильнѣе разрастаться, благодаря пустотамъ въ сосѣднихъ костяхъ, особенно въ клиновидной и лобной (sinus sphenoidalis и sinus frontalis). Такимъ путемъ достигается въ узкомъ пространствѣ образованіе громадной поверхности. Однако, эта

поверхность покрыта обонятельной слизистой оболочкой не вся, а только на задней сторонѣ обонятельныхъ раковинъ. Можетъ быть, такая большая поверхность необходима для испаренія воды и для поддержанія постоянной влажности воздуха въ обонятельномъ пространствѣ. Извѣстно, что въ сухой атмосферѣ юго-западной Африки охотничьи собаки теряютъ чутье, что, конечно, зависитъ отъ поврежденія обонятельной слизистой оболочки ихъ, благодаря ея высыханію.

При обыкновенномъ дыханіи воздухъ не заходитъ далеко за пограничную раковину (у человѣка—за среднюю раковину), и пахучія вещества уже путемъ диффузіи доходятъ до чувствительнаго эпителія; такимъ образомъ, содержаніе влаги въ воздухѣ обонятельнаго пространства почти не уменьшается. Только при рѣзкомъ втягиваніи воздуха носомъ, при нюханіи, воздухъ проникаетъ глубже въ обонятельный отдѣлъ,—у человѣка—вплоть до границы обонятельной слизистой оболочки. Это, повидимому, объясняется тѣмъ, что, расширяя носовыя отверстія, т. е. ноздри, и сильно втягивая воздухъ, мы увеличиваемъ количество его въ носовой полости. Нюхая, мы усиливаемъ дѣйствіе на насъ пахучихъ веществъ.

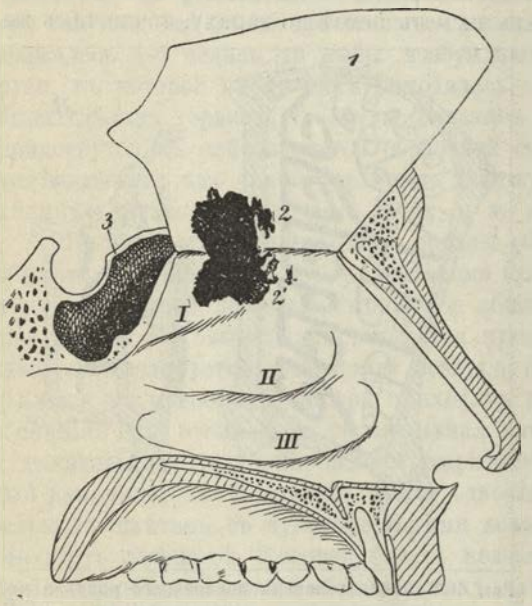


Рис. 404 Величина и положеніе обонятельной слизистой оболочки у человѣка. Разрѣзъ головы прошелъ справа возлѣ самой носовой перегородки, которая (*1*) отрѣзана снизу и откинута кверху; видны носовыя раковины (*I—III*); обонятельная слизистая оболочка (чернаго цвѣта—*2—2'*) видна на всемъ своемъ протяженіи; *3*—полость клиновидной кости. По ф. Бунну.

Не у всѣхъ млекопитающихъ обоняніе одинаково развито: различаютъ животныхъ съ хорошимъ чутьемъ или «осматическихъ», съ плохимъ чутьемъ—«микросматическихъ» и съ полнымъ отсутствіемъ чутья—«аносматическихъ». Большинство млекопитающихъ—осматы. Микросматичны высшія млекопитающія, аносматичны—китообразныя. Чѣмъ лучше чутье у какого-либо млекопитающаго, тѣмъ сложнѣе бываетъ строеніе его обонятельныхъ раковинъ: у осматовъ раковины, со включеніемъ нижнихъ и добавочныхъ раковинъ, содержатъ сложный лабиринтъ полостей, какъ это представлено схематично на рис. 403, А. У человѣка же, кромѣ пограничной раковины, существуютъ только двѣ носовыхъ раковины, проще устроенныхъ (рис. 403, В), а обонятельная слизистая оболочка занимаетъ въ каждой половинѣ носа не болѣе 250 кв. м.м.; половина этой площади, величиною въ денежку, помѣщается въ верхней раковинѣ, другая половина — на носовой перегородкѣ (рис. 404). Такое сравнительно слабое развитіе чутья у высшихъ млекопитающихъ объясняется отчасти незначительною длиною ихъ шеи, не позволяющей имъ опускать носъ къ землѣ, а также вертикальнымъ положеніемъ ихъ тѣла. Но большое значеніе имѣетъ здѣсь, безъ сомнѣнія, вліяніе на обонятельныя лопасти мозга увеличившихся полушарій большого мозга: повидимому, увеличеніе въ одномъ случаѣ требовало компенсаціи въ другомъ, и обонятельныя лопасти мозга, очень развитыя у осматовъ, здѣсь уменьшились, а ихъ регрессивное развитіе повліяло и на развитіе периферическихъ органовъ чувствъ. Наконецъ, у аносматовъ—китообразныхъ совсѣмъ не существуетъ раковинъ; ихъ носовая полость съ гладкою поверхностью служитъ только для проведенія воздуха во время дыханія. Эти водяныя животныя не имѣютъ дѣла въ своей жизни съ какими-либо пахучими веществами, и поэтому регрессивное развитіе ихъ органовъ обонянія надо считать слѣдствіемъ неупотребленія послѣднихъ.

При всей относительной слабости развитія обонянія у человѣка, тонкость его обоня-

тельныхъ воспріятій все же удивительна. Она далеко превосходитъ чувствительность химическихъ реактивовъ. Такъ, для раздраженія нашихъ обонятельныхъ органовъ достаточно такого количества паровъ меркаптана, которое въ 250 разъ менѣе минимальнаго количества его, обнаруживаемаго еще путемъ спектральнаго анализа. Для осматовъ это количество еще меньше.

Если бы человѣкъ обладалъ столь же острымъ обоняніемъ, какъ собака, то не только жизнь его чувствъ, но и весь міръ его представленій рѣшительно измѣнился. Въ нашемъ мышленіи значительно преобладаютъ зрительныя и слуховыя представленія, и лишь сравнительно рѣдко напоминаетъ намъ о чемъ-то прошломъ какое-либо обонятельное раздраженіе. Обыкновенно съ лицами, мѣстностями, переживаніями у насъ не связывается никакихъ обонятельныхъ представленій. Нѣтъ сомнѣнія, что благодаря этому отъ насъ остается скрытой весьма интересная сторона окружающаго міра.

Есть основанія думать, что не всѣ обонятельныя клѣтки способны испытывать раздраженіе отъ всевозможныхъ пахучихъ веществъ; вѣроятнѣе, что клѣтки эти обладаютъ специфическимъ характеромъ, и врядъ ли мы ошибемся, принявъ, что въ обонятельной слизистой оболочкѣ сосуществуютъ различные виды обонятельныхъ клѣтокъ. Отсюда становится понятною нечувствительность нѣкоторыхъ людей къ опредѣленнымъ запахамъ, напр., къ ванили или къ резедѣ. Это явленіе носитъ названіе «частичной аносміи». Когда вызванная искусственно потеря обонянія прекращается, чувствительность къ различнымъ запахамъ возвращается неодновременно: сперва возвращается чувствительность къ запахамъ жженымъ (креозотъ, деготь), затѣмъ—къ запахамъ козла (баранье сало, капроновая кислота), потомъ—къ запахамъ рвотнымъ и къ запаху чеснока (меркаптанъ), далѣе—къ эфирнымъ и бальзамичнымъ и, наконецъ, къ запаху опіума и мускуса. Безконечное разнообразіе существующихъ въ природѣ запаховъ слѣдовало бы объяснять смѣсью ихъ, причемъ отдѣльныя составныя части общаго запаха могутъ проявляться въ немъ съ разною силой. Но точныхъ экспериментальныхъ данныхъ въ пользу этой, самой по себѣ весьма вѣроятной, гипотезы дать нельзя, потому что по самому положенію своему обонятельная слизистая оболочка слишкомъ мало доступна для опытовъ.

5. Зрѣніе и органы зрѣнія.

а) Общія данныя.

Та модификація колебаній эфира, которую мы ощущаемъ въ формѣ свѣта, оказываетъ на организмы различное вліяніе и вызываетъ въ нихъ различныя реакціи. Свѣтъ, доходящій до насъ отъ солнца, не представляетъ общаго раздражителя для протоплазмы, и не каждая клѣтка реагируетъ на внезапное освѣщеніе или затемнѣніе. Онъ не является также и общимъ раздражителемъ для нервовъ. Можно заставить сокращаться мускулъ лягушки, дѣйствуя на его нервъ различными раздражителями: можно раздражать нервъ механически, надавливая на него, или химически, прикасаясь къ нему кислотой или растворомъ соли, или термически путемъ нагрѣванія, или, наконецъ, электрическимъ токомъ; но раздраженіе нерва свѣтомъ не вызываетъ никакого результата точно также, какъ и непосредственное раздраженіе мускула.

На свѣтовыя раздраженія всегда реагируютъ лишь спеціальныя клѣтки. Если, напр., на находящагося въ темнотѣ хамелеона направить тонкій пучекъ свѣта, то мѣсто, котораго коснется свѣтъ, вскорѣ начинаетъ рѣзко отличаться своимъ болѣе темнымъ цвѣтомъ отъ окружающей кожи; здѣсь отъ непосредственнаго дѣйствія свѣта расширились пигментныя клѣтки. Если освѣщать вырѣзанный кусокъ кожи кальмара (Loligo), нервы котораго были убиты атропиномъ, то пигментныя клѣтки кожи расширяются, причемъ въ лучахъ голубого цвѣта реагируютъ сначала желтыя клѣтки, а въ лучахъ желтаго — фіолетово-красныя; въ данномъ случаѣ могутъ реагировать на свѣтъ только сами клѣтки. Въ то время какъ мышцы вообще не отвѣчаютъ на свѣтовыя раздраженія,—мышцы радужницы лягушки при освѣщеніи ихъ сокращаются; сокращеніе происходитъ даже

у глаза лягушки, пролежавшаго 14 дней во влажной камерѣ, у котораго по всѣмъ вѣроятіямъ нервы уже погибли; такимъ образомъ, здѣсь свѣтъ вліяетъ непосредственно на мускулы.

Но это не имѣетъ ничего общаго съ дѣятельностью органовъ чувствъ. Работа органа, воспринимающаго свѣтовыя раздраженія, состоитъ скорѣе въ томъ, чтобы свѣтовое движеніе превратить въ движеніе иного рода, въ другой видъ энергіи,—въ нервное возбужденіе. Въ то время какъ сравнительно рѣдко наблюдается, чтобы свѣтъ непосредственно вызывалъ раздраженіе въ клѣткахъ, которыя не являются чувствительными, свѣтовыя раздраженія органовъ, заключающихъ въ себѣ окончанія нервныхъ волоконъ,—явленіе обыкновенное. Благодаря имъ человѣкъ пріобрѣтаетъ значительную часть своихъ свѣдѣній о внѣшнемъ мірѣ; способность воспринимать свѣтовыя раздраженія мы наблюдаемъ также у многихъ животныхъ. Такъ, виноградная улитка сокращается, когда на нее падаетъ тѣнь; моль, метла, долгоножка летятъ на огонь; форель, спокойно плавающая въ ручьѣ, убѣгаетъ при малѣйшемъ нашемъ движеніи. Если мы встрѣчаемъ у этихъ животныхъ органы, напоминающіе наши глаза, то мы въ правѣ заключить, что они служатъ для воспріятія свѣтовыхъ раздраженій.

Но нерѣдко у реагирующихъ на свѣтъ животныхъ мы не находимъ ничего, что можно было бы назвать глазомъ, понимая подъ этимъ словомъ органъ зрѣнія, напоминающій человѣческій. Дождевой червь, выползающій на поверхность земли съ наступленіемъ ночи, сразу сокращается, если на него направить свѣтъ фонаря. Устрица или рѣчная ракушка Unio замыкаетъ раковину, какъ только заслонить отъ нея свѣтъ. Эти движенія ихъ происходятъ такъ быстро вслѣдъ за перемѣной освѣщенія, что ихъ можно приписать только дѣйствію органовъ чувствъ подъ вліяніемъ раздраженія. Предположить непосредственное дѣйствіе свѣта на замыкательныя мышцы ракушки невозможно, такъ какъ онѣ совершенно прикрыты раковиной. Глазъ, въ обыкновенномъ значеніи этого слова, ни у устрицъ, ни у Unio нѣтъ. Остается допустить, и это вполнѣ возможно, что, за отсутствіемъ специфическихъ органовъ зрѣнія, существующіе у нихъ органы чувствъ способны, наряду съ другими раздраженіями, воспринимать и свѣтовыя.

Наблюденія надъ дождевымъ червемъ показали, что наиболѣе чувствительна къ свѣту передняя часть его тѣла, задняя гораздо менѣе, а остальное тѣло лишь въ самой незначительной степени. При микроскопическомъ изслѣдованіи на головномъ сегментѣ его были найдены разсѣянныя въ эпителіѣ кожи и подъ нимъ клѣтки, къ которымъ подходятъ нервныя волокна; благодаря заключающимся въ нихъ своеобразнымъ тѣльцамъ, клѣтки эти напоминаютъ зрительныя клѣтки піявокъ. По всѣмъ признакамъ это—воспринимающія клѣтки. По своему положенію онѣ недоступны химическимъ и механическимъ раздраженіямъ, такъ какъ не лежатъ на поверхности эпителія. Онѣ находятся также въ нѣкоторомъ количествѣ въ мозгу, гдѣ онѣ еще болѣе защищены отъ внѣшнихъ механическихъ вліяній, свѣтъ же легко можетъ проникнуть къ нимъ. На заднемъ концѣ тѣла червя клѣтокъ этихъ больше, чѣмъ въ средней части. Строеніе ихъ, положеніе и распредѣленіе въ тѣлѣ червя позволяетъ смотрѣть на нихъ, какъ на органы, воспринимающіе свѣтовое раздраженіе, какъ на зрительныя клѣтки. Итакъ, у дождевого червя способность воспринимать свѣтовыя раздраженія и воспринимающіе ихъ органы разбросаны въ безпорядкѣ по всему тѣлу, хотя и не равномѣрно.

У устрицъ, у Unio и у многихъ другихъ двустворчатыхъ моллюсковъ, такимъ же образомъ реагирующихъ на свѣтъ, мы не знаемъ никакихъ органовъ зрѣнія. Также и нѣкоторые виды сердцевидки (Cardium) реагируютъ на перемѣну освѣщенія, втягивая свои сифоны, когда на нихъ падаетъ тѣнь, хотя спеціальныхъ органовъ зрѣнія не имѣютъ. Такъ какъ и виноградная улитка, будучи лишена глазъ, также сокращается съ наступленіемъ темноты, то можно предположить, что у нихъ органы чувствъ не дифференцированы и оптическая чувствительность не отдѣлена отъ способности реагировать на другія раздраженія. Если мы не находимъ у какого-нибудь животнаго спеціальныхъ органовъ зрѣнія, то это еще не даетъ намъ права заключать, что оно вообще не можетъ воспринимать свѣтовыхъ раздраженій.

Но и тамъ, гдѣ уже существуютъ обособившіеся органы зрѣнія, они часто по своему строенію и дѣятельности настолько отличаются отъ глазъ человѣка и другихъ позвоночныхъ, что трудно безъ оговорокъ назвать ихъ «глазами» и сказать, что съ помощью нихъ «видятъ» въ обычномъ значеніи этого слова. Прежде чѣмъ употреблять по отношенію къ зрительнымъ органамъ низшихъ животныхъ слово «видѣть», слѣдуетъ расширить обозначаемое имъ понятіе и точнѣе его опредѣлить. Вмѣстѣ съ Максомъ Шульце подъ словомъ «видѣть» мы будемъ понимать «превращеніе движенія, воспринимаемаго, какъ свѣтъ, въ другое, называемое нервной дѣятельностью». Названіе «глаза» лучше примѣнять лишь къ органамъ зрѣнія, дающимъ образныя впечатлѣнія. Однако, точное разграниченіе здѣсь невозможно. Поэтому, слѣдуетъ лишь помнить, что если идетъ рѣчь объ органахъ зрѣнія вообще, то еще ничего не сказано о томъ, насколько совершенно они отражаютъ въ себѣ внѣшній міръ.

Во всѣхъ болѣе подробно изслѣдованныхъ органахъ зрѣнія воспринимающими элементами всегда являются первичныя чувствительныя клѣтки. Вездѣ, гдѣ удалось прослѣдить ихъ происхожденіе, онѣ образуются изъ эктодерма. Никогда мы не встрѣчаемъ здѣсь свободныхъ нервныхъ окончаній или вторичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ. Кромѣ первичныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, съ большимъ или меньшимъ постоянствомъ встрѣчаются въ органахъ зрѣнія и другія образованія, представляющія лишь придаточные органы, играющіе иногда очень важную роль, но не вліяющіе на самоё способность воспринимать свѣтовыя раздраженія. Сказанное относится къ хрусталику, стекловидному тѣлу, радужной оболочкѣ и другимъ вспомогательнымъ образованіямъ. Лѣтъ сто тому назадъ анатомы полагали, что во всякомъ органѣ зрѣнія должны быть всѣ тѣ части, которыя существуютъ у глазъ позвоночныхъ животныхъ. Необходимой принадлежностью всякаго органа зрѣнія считали также пигментъ—непрозрачное, темное вещество, которое дѣйствительно почти всегда бываетъ.

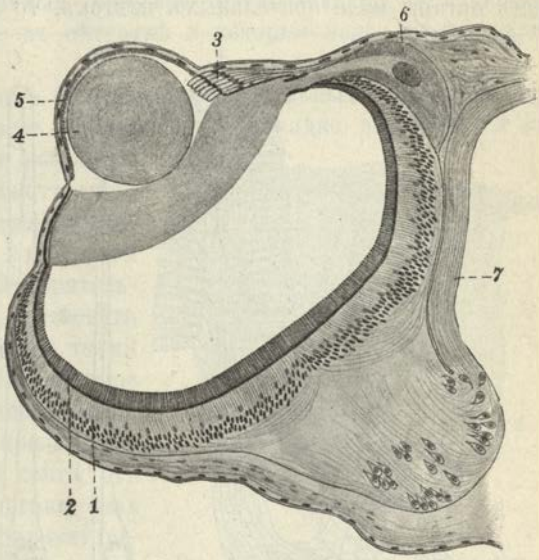


Рис. 405. Глазъ Alciopidae въ продольномъ разрѣзѣ. *1*—зрительныя клѣтки, которыя передъ палочками (*2*) проникаются пигментнымъ слоемъ; *3*—добавочная ретина, *4*—хрусталикъ, *5*—мышечный аппаратъ, уплощающій выпуклость эпидермиса надъ хрусталикомъ, *6*—клѣтка стекловиднаго тѣла, *7*—зрительный нервъ. Весь глазъ покрытъ снаружи лишь тонкимъ слоемъ эпидермиса, такъ что свѣтъ, неослабѣвая, доходитъ до зрительныхъ клѣтокъ и зрительнаго нерва, но на палочки попадаютъ лишь тѣ лучи свѣта, которые прошли черезъ хрусталикъ.

Такъ какъ свѣтовыя раздраженія воспринимаются не всей протоплазмой зрительныхъ клѣтокъ, то въ нихъ ради этой цѣли должны быть особыя образованія, такъ называемые трансформаторы. Убѣдиться, что не вся зрительная клѣтка свѣточувствительна, въ нѣкоторыхъ случаяхъ легко. У многихъ прозрачныхъ морскихъ животныхъ большая часть тѣла зрительныхъ клѣтокъ и весь зрительный нервъ безпрепятственно подвергаются дѣйствію свѣта, падающаго на нихъ со всѣхъ сторонъ; лишь небольшіе участки клѣтокъ, изолированные посредствомъ слоя пигмента, помѣщаются въ камерѣ, куда свѣтъ и вмѣстѣ съ нимъ изображенія окружающихъ предметовъ проникаютъ черезъ хрусталикъ. Это мы видимъ у свободно плавающихъ въ морѣ прозрачныхъ кольчатыхъ червей Alciopidae (рис. 405), у медузы Charybdea, у киленогихъ улитокъ. У нихъ лучи свѣта со всѣхъ сторонъ падаютъ на поверхность глаза и, если-бы они воспринимались любой частью его, не изолированной пигментомъ, то изоляція части клѣтокъ была бы совершенно безцѣльной.

Какъ трансформаторы, или, лучше, какъ мѣста, гдѣ слѣдуетъ ихъ искать, могутъ быть разсматриваемы части зрительныхъ клѣтокъ, называемыя палочками и колбочками. У однѣхъ зрительныхъ клѣтокъ онѣ имѣютъ видъ особыхъ придатковъ, у другихъ вполнѣ слиты съ остальной частью клѣтки. Какъ въ томъ, такъ и въ другомъ случаѣ онѣ содержатъ въ себѣ свободные кончики нервныхъ фибриллъ (рис. 406). У зрительныхъ клѣтокъ многихъ животныхъ нѣсколько утолщенные кончики нервныхъ фибриллъ выступаютъ изъ клѣтки и образуютъ на поверхности клѣтки пучки, какъ щетинки въ щеткѣ; пучки эти иногда покрываютъ значительную часть поверхности клѣтки; на продольномъ разрѣзѣ послѣдней они имѣютъ видъ бахромы (рис. 406, А и 408). У другихъ клѣтокъ свободныхъ окончаній нервныхъ волоконецъ меньше, и цѣлый рядъ переходныхъ формъ приводитъ насъ къ такимъ клѣткамъ, у которыхъ фибриллы образуютъ лишь одну кисточку (рис. 406, В) и, наконецъ, даже только одно окончаніе (С). Если въ зрительномъ органѣ мало зрительныхъ клѣтокъ, то каждая изъ нихъ содержитъ много нервныхъ волоконецъ; съ увеличеніемъ числа зрительныхъ клѣтокъ число нервныхъ волоконецъ уменьшается. Такъ, въ органахъ морской улитки Pleurobranchus membranaceus Mtros. находится не болѣе, чѣмъ 8—10 зрительныхъ клѣтокъ, и каждая изъ нихъ снабжена бахромой изъ многочисленныхъ нервныхъ фибриллъ. Въ глазу слизняка Limax maximus L. зрительныхъ клѣтокъ гораздо больше (болѣе 100); у него окончанія нервныхъ волоконецъ покрываютъ меньшую часть поверхности клѣтокъ. Въ глазу морскихъ брюхоногихъ моллюсковъ Murex и Turbo зрительныя клѣтки считаются тысячами, и на каждой изъ нихъ сидитъ одинъ пучекъ нервныхъ волоконецъ; наконецъ, у каракатицы, какъ и въ глазу человѣка, — милліоны зрительныхъ клѣтокъ и каждая изъ нихъ содержитъ лишь одно нервное окончаніе. Мы считаемъ эти окончанія фибриллъ за трансформаторы зрительныхъ органовъ; они были найдены въ глазахъ столь многихъ животныхъ, что отсутствіе ихъ въ нѣсколькихъ случаяхъ не можетъ опровергнуть нашего предположенія.

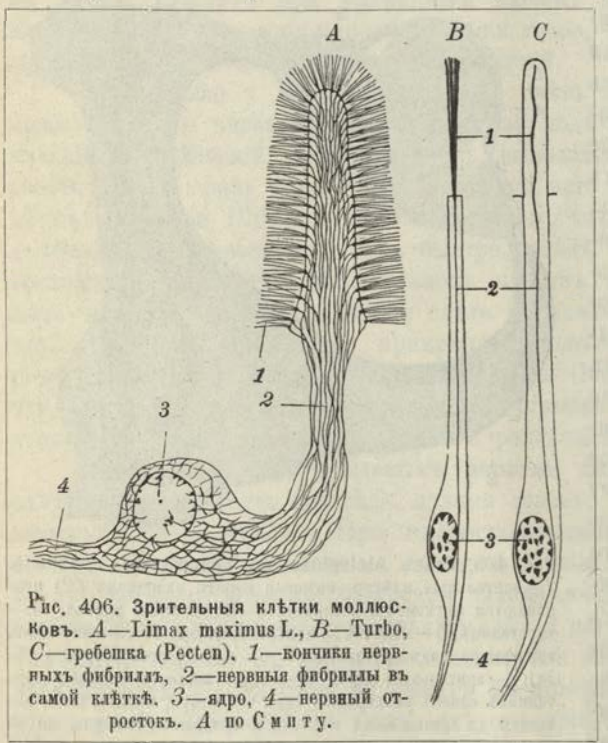


Рис. 406. Зрительныя клѣтки моллюсковъ. *A*—Limax maximus L., *B*—Turbo, *C*—гребешка (Pecten). *1*—кончики нервныхъ фибриллъ, *2*—нервныя фибриллы въ самой клѣткѣ. *3*—ядро, *4*—нервный отростокъ. *A* по Смиту.

Первоначально зрительныя клѣтки находились въ наружномъ покровѣ животнаго. Но необходимо было предохранить ихъ отъ механическихъ, химическихъ и термическихъ вліяній, оставляя доступными лишь для свѣтовыхъ раздраженій. Это совершалось у различныхъ организмовъ различными способами: то надъ зрительными клѣтками развивался толстый кутикулярный слой, то онѣ перемѣщались вглубь тѣла. Въ послѣднемъ случаѣ свѣтъ могъ проникать къ нимъ, такъ какъ, вѣдь, даже плотныя и сравнительно толстыя стѣнки нашей ушной раковины просвѣчиваютъ. Это перемѣщеніе органовъ зрѣнія также совершается различными способами: или зрительныя клѣтки поодиночкѣ погружаются въ болѣе глубокіе слои кожи, въ лежащую подъ ней соединительную ткань и даже въ мозгъ, какъ это наблюдается у Capitellidae и у дождевого червя; или углубляется весь участокъ эпителія съ зрительными клѣтками, тогда образуется глазная ямка. Если края ея срастаются, какъ у улитокъ, то возникаютъ эпителіальные пузырчатые органы зрѣнія.

б) Различные способы изоляціи зрительныхъ клѣтокъ.

Еще недавно существовало мнѣніе, что присутствіе пигмента въ органахъ зрѣнія необходимо для того, чтобы животное могло воспринимать свѣтовыя раздраженія. У многихъ безпозвоночныхъ органы зрѣнія были найдены только благодаря пигменту. И теперь извѣстно лишь немного животныхъ, въ органахъ зрѣнія которыхъ нѣтъ пигмента. Но все же есть и такіе органы. У піявокъ, напр., встрѣчаются подъ эпителіемъ кожи клѣтки, совершенно похожія на зрительныя, изъ которыхъ состоятъ ихъ бокалообразные органы зрѣнія; но разница въ томъ, что въ послѣднихъ содержится пигментъ, въ первыхъ же, какъ и вокругъ нихъ, пигмента нѣтъ. У піявки, паразитирующей на морскихъ рыбахъ,—Pontobdella muricata Lam. есть только такія разсѣянныя зрительныя клѣтки безъ пигмента. Предположеніе, что клѣтки эти имѣютъ не то значеніе, что содержащія въ себѣ пигментъ, мало правдоподобно. Аналогичный примѣръ представляютъ альбиносы, глаза которыхъ не содержатъ пигмента даже въ сѣтчаткѣ и которые ясно видятъ при нерѣзкомъ освѣщеніи.

Разъ пигментъ находится въ громадномъ большинствѣ зрительныхъ органовъ, то, несомнѣнно, онъ играетъ въ нихъ важную роль. Значеніе его, очевидно, заключается въ томъ, чтобы пропускать въ органъ зрѣнія не всѣ лучи свѣта, и тогда зрительныя клѣтки воспринимаютъ лишь тѣ раздраженія, которыя приходятъ къ нимъ въ опредѣленномъ направленіи. Пигментъ оптически изолируетъ воспринимающіе элементы органовъ зрѣнія. Въ зрительныя клѣтки, вблизи которыхъ нѣтъ пигмента, лучи свѣта проникаютъ со всѣхъ сторонъ, если окружающія ткани достаточно прозрачны. При такихъ условіяхъ животное можетъ различать силу свѣта, но не направленіе свѣта, не форму и состояніе (покой или движеніе) предметовъ. Здѣсь зрѣніе сводится лишь на различеніе свѣта отъ тьмы. Такого рода зрѣніе и зрительные органы безъ пигмента встрѣчаются у дождевого червя, у паразитической піявки Pontobdella, въ сифонахъ многихъ двустворчатыхъ моллюсковъ. Оно соотвѣтствуетъ несложнымъ условіямъ жизни этихъ животныхъ. Живущій въ землѣ дождевой червь показывается на ея поверхности въ дождливую погоду или ночью, когда враги его (напр., птицы) не ищутъ пищи; отъ свѣта онъ просто прячется въ свои норки. Двустворчатые моллюски, какъ Venus или сердцевидка (Cardium), лежатъ на пескѣ съ раскрытой раковиной и вытянутыми сифонами; они втягиваютъ ихъ, какъ только на нихъ падаетъ тѣнь, такъ какъ она можетъ указывать на приближеніе хищной рыбы или рака. Наоборотъ, тѣ двустворчатыя, которыя зарываются въ песокъ, выставляя изъ него лишь кончики сифоновъ, какъ песчанка (Psammobia) или Solen, находясь не въ пескѣ, вытягиваютъ сифоны въ темнотѣ и прячутъ ихъ при освѣщеніи, такъ какъ для нихъ освѣщеніе указываетъ на удаленіе защищающаго ихъ песка. Если зрительная клѣтка одною стороною прилегаетъ къ пигментному слою, на нее лучи свѣта уже не дѣйствуютъ со всѣхъ сторонъ. Простѣйшій случай такой пигментной ширмы мы находимъ у піявки Branchellion torpedinis Sav. (рис. 407). Въ ротовой присоскѣ ея симметрично расположены двѣ прослойки пигмента перпендикулярно къ наружной поверхности и къ средней плоскости тѣла; съ обѣихъ сторонъ къ нимъ прилегаютъ зрительныя клѣтки. Лучи свѣта, идущіе спереди, достигаютъ лишь тѣхъ клѣтокъ, которыя расположены впереди пигментнаго слоя; наоборотъ, лучи, идущіе сзади, раздражаютъ только клѣтки, лежащія сзади; лучи, падающіе справа и слѣва, дѣйствуютъ одинаково на тѣ и другія клѣтки. Такіе органы зрѣнія различаютъ направленіе свѣтовыхъ лучей, и поэтому ихъ можно называть направляющими.

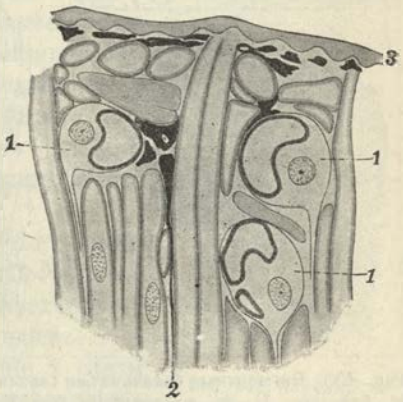


Рис. 407. Зрительные органы піявки Branchellion terpedinis Sav., *1*—зрительныя клѣтки, *2*—пигментныя прослойки, *3*—эпидермисъ.

Оптическая изоляція помощью одного пигментнаго слоя очень несовершенна: лучи свѣта различнаго направленія могутъ одинаково достигать зрительныхъ клѣтокъ. Болѣе совершенная оптическая изоляція достигается въ томъ случаѣ, если пигментный слой имѣетъ форму чашки или бокала и съ нѣсколькихъ сторонъ защищаетъ зрительныя клѣтки отъ свѣта. Чѣмъ уже и глубже пигментный бокальчикъ, тѣмъ меньше свѣтовыхъ лучей достигаетъ его дна; туда проникаютъ лишь тѣ лучи, направленіе которыхъ вполнѣ или почти вполнѣ совпадаетъ съ осью бокальчика. Если на днѣ его помѣщается одна зрительная клѣтка, то онъ узокъ и глубокъ; чѣмъ больше зрительныхъ клѣтокъ, тѣмъ онъ бываетъ шире и, сравнительно, менѣе глубокъ. Клѣтки, расположенныя ближе къ краямъ его, доступнѣе свѣтовымъ лучамъ, чѣмъ лежащія глубже. Наиболѣе сильное раздраженіе глаза вызываютъ лучи, направленіе которыхъ совпадаетъ съ осью бокала, такъ какъ они падаютъ на всѣ зрительныя клѣтки. Въ такіе бокалообразные органы зрѣнія свѣтъ проникаетъ лишь въ томъ случаѣ, если источникъ свѣта находится въ предѣлахъ, такъ называемаго, поля зрѣнія. Они представляютъ болѣе совершенную форму направляющихъ глазъ. Для функціонированія ихъ совершенно безразлично, состоятъ ли стѣнки бокальчика исключительно изъ пигментныхъ клѣтокъ, а зрительныя клѣтки входятъ въ него черезъ его конецъ,— какъ это наблюдается у нѣкоторыхъ рѣсничныхъ червей, напр., у Planaria gonocephala Dug. (рис. 408, B), или же зрительныя клѣтки заложены въ самихъ стѣнкахъ, причемъ пигментъ содержится то въ зрительныхъ клѣткахъ, то въ эпителіальныхъ клѣткахъ, не воспринимающихъ свѣтовыхъ раздраженій. Въ послѣднемъ случаѣ въ полость бокала вдаются только воспринимающія свѣтовыя раздраженія части зрительныхъ клѣтокъ, какъ у моллюски-черепашки, Patella (рис. 413, A).

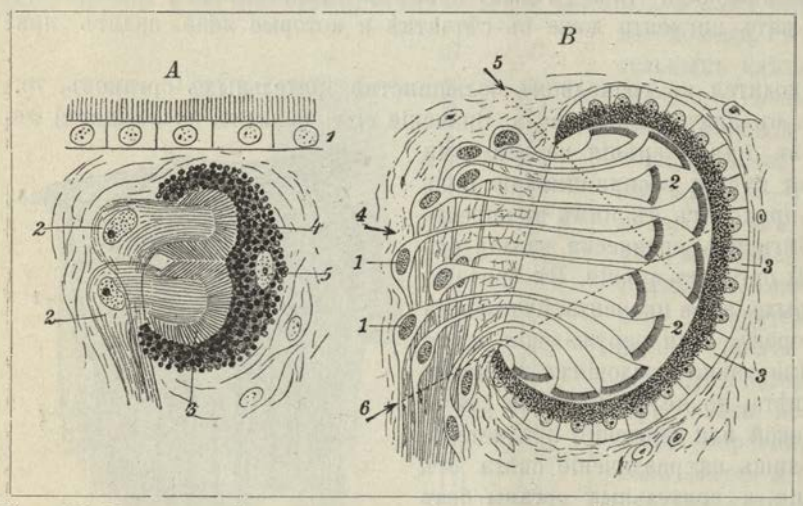


Рис. 408. **Пигментные бокальчатые глазки рѣсничныхъ червей:** *A*—**Planaria torva M. Schultze,** *B*—**Pl. gonocephala Dug.** Въ *A*: *1*—эпидермисъ, *2*—зрительныя клѣтки, *3*—оторочка изъ волосковъ, *4*—пигментная клѣтка, *5*—ея ядро. Въ *B*: *1*—ядро зрительной клѣтки, *2*—оторочка изъ волосковъ, *3*—пигментная клѣтка; лучи свѣта, попадающія въ глазъ въ направленіи стрѣлки *4*, раздражаютъ волоски всѣхъ зрительныхъ клѣтокъ; лучи, идущіе въ направленіи стрѣлки *5*, раздражаютъ только клѣтки, лежащія книзу отъ..... линіи, а лучи,—въ направленіи *6*,—только лежащія кверху отъ - - - - - линіи.

Зрительная способность единичнаго бокалообразнаго органа зрѣнія невелика, въ особенности если онъ содержитъ небольшое количество зрительныхъ клѣтокъ. Бокалообразные органы съ многими зрительными клѣтками обыкновенно встрѣчаются въ числѣ двухъ, причемъ отверстія бокаловъ обращены въ противоположныя стороны. По два бокалообразныхъ органа находятся у многихъ рѣсничныхъ и нѣкоторыхъ круглыхъ червей; лишь у піявокъ ихъ бываетъ обыкновенно три пары, а у медицинской и конской (Haemopis) піявокъ даже пять паръ. Наоборотъ, бокалообразные органы зрѣнія съ одной только зрительною клѣткою бываютъ многочисленны, и оси ихъ бываютъ направлены въ разныя стороны, такъ что поле зрѣнія одного дополняетъ поле зрѣнія другого. У прѣсноводнаго рѣсничнаго червя Polycelis nigra Ehrbg. по краямъ тѣла въ передней трети его расположено 50—70 такихъ бокалообразныхъ органовъ зрѣнія, а у многихъ морскихъ видовъ рѣсничныхъ, круглыхъ и кольчатыхъ червей они собраны въ передней части тѣла въ еще большемъ количествѣ (рис. 409). Представить себѣ результатъ дѣятельности

такого скопленія бокалообразныхъ органовъ зрѣнія нетрудно. Поля зрѣнія отдѣльныхъ бокаловъ лежатъ близко одно возлѣ другого, границы ихъ иногда соприкасаются, и, такимъ образомъ, они образуютъ одно обширное поле зрѣнія. Если въ предѣлахъ его передвигается какой-нибудь освѣщенный предметъ, то зрительныя клѣтки раздражаются постепенно, одна за другою, по мѣрѣ того, какъ двигающійся предметъ входитъ въ ихъ поле зрѣнія. Въ зависимости отъ направленія движенія внѣшняго предмета мѣняется порядокъ, въ какомъ зрительныя клѣтки воспринимаютъ свѣтовое раздраженіе. Такимъ образомъ съ помощью такихъ органовъ зрѣнія можно видѣть передвиженіе предметовъ.

Если бокальчатые глазки лежатъ тѣсно одинъ подлѣ другого и оси ихъ такъ расходятся, что ихъ поля зрѣнія соприкасаются, какъ у глазъ кольчатаго червя Branchiomma (таблица 9), расположенныхъ на концахъ жабръ, то становится возможнымъ образное видѣніе. Предметъ, лежащій въ полѣ зрѣнія всего органа, вызываетъ различное раздраженіе отдѣльныхъ глазковъ, въ зависимости отъ степени освѣщенія того участка своей поверхности, который занимаетъ поле зрѣнія глазка (омматидія, рис. 410). Чѣмъ больше число глазковъ, чѣмъ точнѣе ихъ поля зрѣнія соприкасаются, не покрывая одно другое, тѣмъ разнообразнѣе раздраженія отдѣльныхъ глазковъ, или—какъ мы говоримъ, примѣняясь къ человѣческимъ глазамъ—тѣмъ отчетливѣе изображеніе видимаго предмета. Дѣятельность глазъ, составленныхъ изъ многочисленныхъ омматидіевъ и дающихъ образныя впечатлѣнія, впервые разобралъ Іоганнъ Мюллеръ, изслѣдовавшій сложные глаза членистоногихъ. Эту дѣятельность онъ назвалъ мозаичнымъ зрѣніемъ, такъ какъ здѣсь общая картина складывается изъ раздраженій, воспринимаемыхъ отдѣльными глазками, какъ въ мозаикѣ.

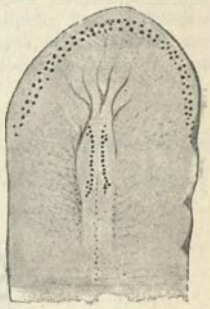


Рис. 409. Передній конецъ морскаго рѣсничнаго червя Prosthiostomum sipunculus съ многочисленными пигментными глазками, расположенными дугою вдоль передняго края и двумя группами возлѣ средней линіи. По Лангу.

Съ помощью органовъ мозаичнаго зрѣнія животное можетъ также различать движеніе предмета по направленію къ нему или обратно. Напримѣръ, если изображеніе какого либо квадратнаго предмета на разстояніи 1 сантм. отъ глаза занимаетъ 10×10 омматидіевъ, т. е. всего 100 глазковъ, то при отодвиганіи его на разстояніе 2 сантм. изображеніе его будетъ помѣщаться въ полѣ зрѣнія 5×5 омматидіевъ, т. е. всего въ 25 глазкахъ, а при разстояніи въ 5 сантм.—въ 2×2 (=4) глазкахъ. Такимъ образомъ, число воспринимающихъ раздраженія глазковъ, а слѣдовательно, и общая сила раздраженія увеличиваются, когда предметъ приближается, и убываютъ по мѣрѣ его удаленія.

Для лучшаго уясненія дѣятельности бокальчатыхъ глазковъ разсмотримъ нѣсколько ихъ видоизмѣненій въ извѣстномъ порядкѣ и прослѣдимъ, какъ у родственныхъ формъ, путемъ незначительныхъ измѣненій органовъ зрѣнія, совершенствуется само зрѣніе.

У морскихъ звѣздъ, органы зрѣнія которыхъ болѣе изучены, чѣмъ у другихъ иглокожихъ, глаза помѣщаются на концахъ рукъ въ видѣ маленькихъ подушечекъ, напоминающихъ своей формой туфлю. Туфельки эти замѣтны, благодаря содержащемуся въ нихъ красному пигменту. Въ болѣе простыхъ случаяхъ, какъ у Astropecten mülleri и pentacanthus М. Т., зрительныя клѣтки заложены между эпителіальными клѣтками подушечекъ и не достигаютъ наружной поверхности эпителія. На свободныхъ концахъ ихъ можно ясно различить палочки и колбочки, противоположные же концы переходятъ въ нервныя волокна (рис. 411, А). Красный пигментъ заключается только въ самыхъ зрительныхъ клѣткахъ и совершенно отсутствуетъ въ палочкахъ и колбочкахъ. На границѣ между палочками и зрительными клѣтками лежитъ параллельно къ поверхности эпителія тонкая перепонка, соединяющая зрительныя клѣтки. Благодаря подушечкообразной выпуклости зрительнаго эпителія, лучи свѣта, падающіе съ правой стороны подушечки, не попадаютъ на ея лѣвую сторону и обратно. У другихъ видовъ звѣздъ зрительныя клѣтки распредѣлены неравномѣрно, а собраны въ группы. Онѣ образуютъ стѣнки углубленія, напоминающаго своей

формой наперстокъ; въ полость его вдаются воспринимающія части зрительныхъ клѣтокъ—палочки и колбочки. Благодаря пигменту, заключенному въ зрительныхъ клѣткахъ, онѣ доступны лишь для тѣхъ свѣтовыхъ лучей, которые проникаютъ къ нимъ черезъ открытый конецъ наперстка. Предъ нами уже бокалообразные органы зрѣнія, и, слѣдовательно, зрѣніе могло усовершенствоваться безъ увеличенія числа зрительныхъ клѣтокъ. Таковы органы зрѣнія у Astropecten aurantiacus L. (рис. 411, B). Количество лучей свѣта, проникающихъ въ зрительный бокалъ, увеличивается, если въ покрывающемъ весь органъ слоѣ эпителія образуется собирающій лучи хрусталикъ; это мы видимъ у Asterias glacialis Müll. и у др. (C).

На жабрахъ или на сегментахъ тѣла у нѣкоторыхъ илоядныхъ морскихъ кольчатыхъ червей встрѣчаются одиночные глазки, окруженные пигментной оболочкой въ формѣ трубочки. Эта пигментная трубочка образована клѣтками, прилегающими къ зрительнымъ клѣткамъ, и на основномъ концѣ настолько узка, что вполнѣ замѣняетъ пигментный бокалъ. Воспринимающая свѣтовыя раздраженія бахрома изъ палочекъ помѣщается въ основной части зрительной клѣтки, слѣдовательно, оптически изолирована. Отъ внѣшнихъ механическихъ и химическихъ раздраженій вся клѣтка защищена слоемъ кутикулы, который лежитъ надъ трубчатымъ органомъ въ видѣ конуса или полушарія, собирая въ то же время лучи свѣта, падающіе параллельно оси трубки. Такъ устроенные органы зрѣнія сидятъ поодиночкѣ на метамерахъ тѣла у Myxicola; на жабрахъ у червей трубчатниковъ они собраны въ группы (рис. 412). Очень поучительно сравненіе различныхъ способовъ группировки этихъ глазковъ: у Hypsicomus (A) на каждой жабрѣ помѣщается по двѣ группы ихъ, не соприкасающихся другъ съ другомъ; оси ихъ расходятся въ различныхъ направленіяхъ, но всѣ лежатъ въ одной плоскости; тѣснѣе собраны органы зрѣнія у Protula (таблица 9); оси ихъ, выходя почти изъ одного пункта, расходятся во всѣ стороны (B); у Sabella (C) глазки плотно прилегаютъ другъ къ другу, такъ что между ними не остается мѣста для другихъ клѣтокъ; они имѣютъ форму пирамидокъ, оси ихъ равномѣрно расходятся и поля зрѣнія тѣсно соприкасаются. Вмѣсто двухъ группъ зрительныхъ органовъ Sabella, у Branchiomma на концѣ каждой жабры помѣщается только одна, но зато она состоитъ изъ значительно большаго числа глазковъ (рис. 410 и таблица 9). Въ сравненіи съ разбросанными въ одиночку глазками Myxicola и съ нетѣсно собранными группами ихъ у Hypsicomus, сложные глаза Branchiomma являются значительно болѣе совершенными и, вѣроятно, способными къ мозаичному зрѣнію.

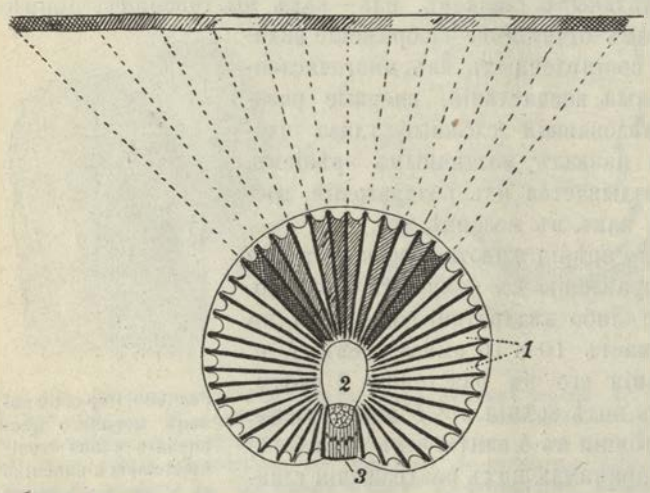


Рис. 410. **Схема мозаичнаго зрѣнія жабернаго глаза Branchiomma.** *1*—отдѣльные глазки, состоящіе изъ одной зрительной клѣтки, погруженной въ пигментную трубку, *2*—ось жабры, *3*—эпителіальныя клѣтки. Пунктирныя линіи ограничиваютъ поля зрѣнія отдѣльныхъ глазковъ.

Бокалообразные глазки нерѣдко возникаютъ путемъ втягиванія участка эпителія, содержащаго въ себѣ многочисленныя зрительныя клѣтки. Въ полость образовавшейся ямки вдаются части зрительныхъ клѣтокъ, воспринимающія свѣтовыя раздраженія; отъ механическихъ и химическихъ раздраженій ихъ защищаетъ вещество, выдѣляемое клѣтками эпителія, расположенными между зрительными клѣтками. Какъ въ тѣхъ, такъ и въ другихъ клѣткахъ можетъ содержаться пигментъ, служащій для оптической изоляціи. Такого рода ямкообразные эпителіальные глаза нерѣдко встрѣчаются у мягкотѣлыхъ и

у кольчатыхъ червей. У Lima они помѣщаются на краю мантіи, у черепашки (Patella, рис. 413, A)—на щупальцахъ, а у неподвижно сидящихъ или мало подвижныхъ кольчатыхъ червей — Spirographis (таблица 9), Ranzania, Siphonostoma —на головномъ концѣ тѣла. Если ямка становится глубже, а входъ въ нее—уже, какъ у морского ушка (Haliotis, рис. 413, B) или у червя Syllis (рис. 414), то вся полость ея выполняется веществомъ, выдѣляемымъ промежуточными клѣтками. Если же края ямки срастаются, то получается пузырчатый глазъ. Полость его наполнена выдѣленіемъ клѣтокъ, а зрительныя клѣтки находятся въ стѣнкахъ, обращенныхъ къ тѣлу животнаго. Таковы, напр., глаза у брюхоногаго моллюска Biccinum (рис. 413, C) и у кольчатаго червя Nereis. Вещество, наполняющее глазъ, сильно преломляетъ свѣтовые лучи, а такъ какъ въ большинствѣ случаевъ оно имѣетъ выпуклую форму, то оно дѣйствуетъ, какъ стеклянная линза, т. е. собираетъ параллельные и слабо расходящіеся лучи. Благодаря этому, лучи падаютъ лишь на небольшой участокъ зрительнаго эпителія. У многихъ брюхоногихъ (рис. 413, C, 8) и у кольчатаго червя Alciope (рис. 405) внутри секрета, наполняющаго глазъ, дифференцируется линза (хрусталикъ). Такъ изъ бокалообразныхъ глазъ возникаютъ глаза, снабженные хрусталикомъ. Иное происхожденіе имѣетъ хрусталикъ въ глазахъ головоногихъ, позвоночныхъ и членистоногихъ. Линзы послѣднихъ образуются изъ кутикулярнаго покрова тѣла, путемъ утолщенія его. Это показали наблюденія надъ развитіемъ линзъ глазъ у плавунца Dysticus (рис. 415).

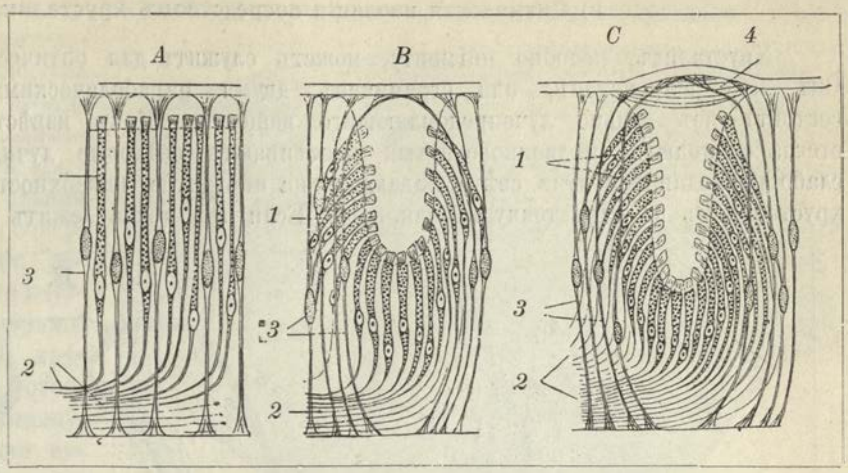


Рис. 411. Схема расположенія зрительныхъ клѣтокъ въ глазахъ различныхъ морскихъ звѣздъ: *A*—Astropecten mülleri, *B*—Astropecten aurantiacus L., *C*—Asterias glacialis Müll. *1*—зрительныя клѣтки, пигментированныя, съ палочкой на свободномъ концѣ, *2*—ихъ нервныя волокна, *3*—поддерживающія клѣтки, *4*—линза (хрусталикъ). Согласно Пфефферу.

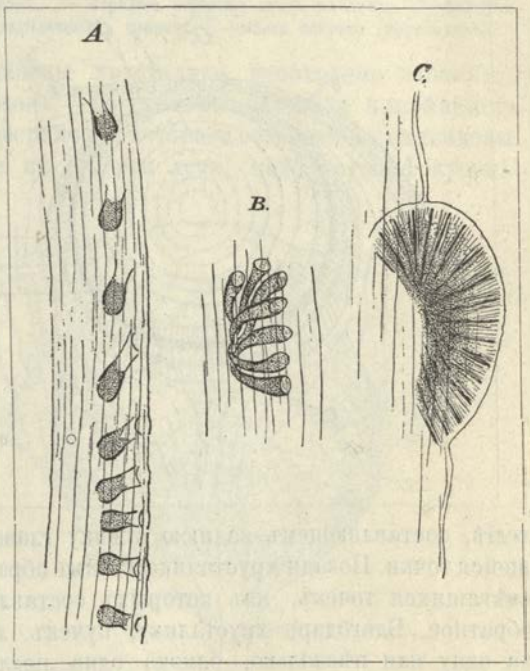


Рис. 412. Органы зрѣнія на жабрахъ кольчатыхъ червей: *A*—Hypsicomus, *B*—Protula, *C*—Sabella.

Дальнѣйшее развитіе глазъ, снабженныхъ хрусталикомъ, идетъ двумя путями. Съ одной стороны, увеличиваются размѣры всего глаза и количество зрительныхъ клѣтокъ, развивается способность хрусталика къ аккомодаціи, появляются вспомогательныя образованія, регулирующія доступъ свѣта и дѣлающіе глазъ подвижнымъ. По этому пути шло развитіе глазъ у головоногихъ и позвоночныхъ. Съ другой стороны, возрастаетъ число отдѣльныхъ глазковъ, и они собираются въ группы съ мозаичнымъ зрѣніемъ, какъ это

было выше описано. Такъ шло развитіе сложныхъ глазъ многоножекъ, ракообразныхъ и насѣкомыхъ.

в) Оптическая изоляція посредствомъ хрусталика.

Хрусталикъ, подобно пигменту, можетъ служить для оптической изоляціи глаза. Онъ—или шаровиденъ, или ограниченъ двумя параболическими поверхностями и состоитъ изъ сильно лучепреломляющаго вещества. Какъ извѣстно, двояковыпуклыя стекла собираютъ, а двояковогнутыя разсѣиваютъ свѣтовые лучи. Параллельные или слабо расходящіеся лучи свѣта, падающіе на наружную поверхность глаза, собираются хрусталикомъ въ одну точку позади него. Если эта точка лежитъ на зрительномъ эпи-

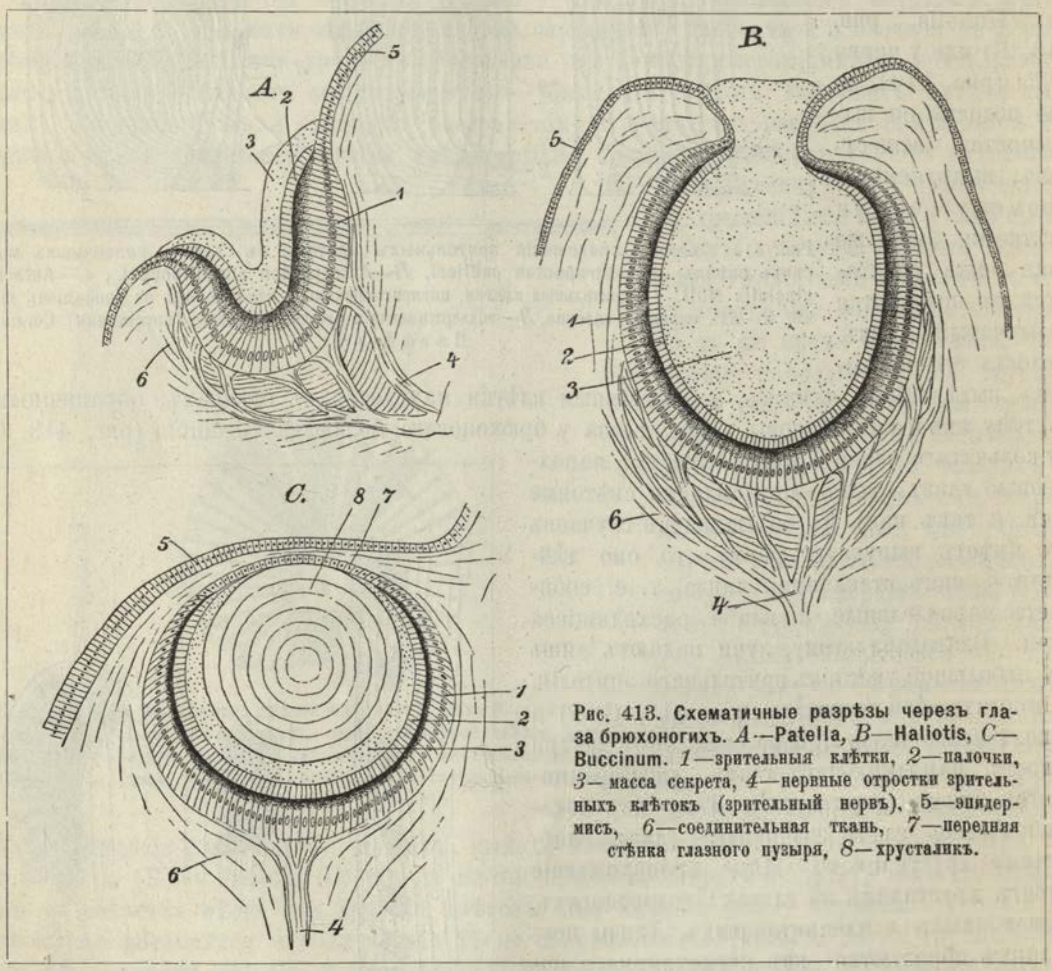


Рис. 413. Схематичные разрѣзы черезъ глаза брюхоногихъ. *A*—Patella, *B*—Haliotis, *C*—Buccinum. *1*—зрительныя клѣтки, *2*—палочки, *3*—масса секрета, *4*—нервные отростки зрительныхъ клѣтокъ (зрительный нервъ), *5*—эпидермисъ, *6*—соединительная ткань, *7*—передняя стѣнка глазного пузыря, *8*—хрусталикъ.

теліѣ, составляющемъ заднюю стѣнку глаза, то на немъ возникаетъ изображеніе свѣтящейся точки. Позади хрусталика такимъ образомъ возникаютъ изображенія многочисленныхъ свѣтящихся точекъ, изъ которыхъ составляется изображеніе предмета, но не прямое, а обратное. Благодаря хрусталику, пучекъ лучей, проходящій черезъ него, падаетъ лишь на одну или нѣсколько, близко одна подлѣ другой лежащихъ, зрительныхъ клѣтокъ, и каждая клѣтка раздражается только лучами, падающими на хрусталикъ въ точно опредѣленномъ направленіи. Итакъ, оптическая изоляція съ помощью хрусталика напоминаетъ изоляцію посредствомъ пигмента въ плотно соприкасающихся между собою глазкахъ съ расходящимися осями. Въ результатѣ въ томъ и другомъ случаѣ мы имѣемъ образное зрѣніе. Но въ то время, какъ въ бокальчатые глазки проникаютъ лишь немногіе лучи, пропускаемые черезъ узкое отверстіе бокаловиднаго органа, въ глазахъ, снабженныхъ

хрусталикомъ, послѣдній собираетъ всѣ лучи, падающіе на его наружную поверхность. Поэтому изображенія въ глазахъ съ хрусталикомъ отчетливѣе. Глаза съ хрусталикомъ всегда заключаютъ въ себѣ пигментъ, такъ какъ лучи, собираемые хрусталикомъ, будутъ сильнѣе раздражать зрительный эпителій, если вовнутрь глаза свѣтъ не будетъ проникать одновременно какимъ-нибудь другимъ путемъ. Пигментъ выстилаетъ стѣнки глаза и дѣлаетъ ихъ совершенно непрозрачными; поэтому глазъ освѣщается внутри исключительно лучами, прошедшими черезъ хрусталикъ. Нашъ глазъ устроенъ по тому же принципу, что и фотографическая камера. Въ послѣдней лучи, прошедшіе черезъ преломляющее свѣтъ стекло, собираются на матовой пластинкѣ или на свѣточувствительной пленкѣ, а въ глазу—на воспринимающей свѣтовыя раздраженія поверхности зрительнаго эпителія.

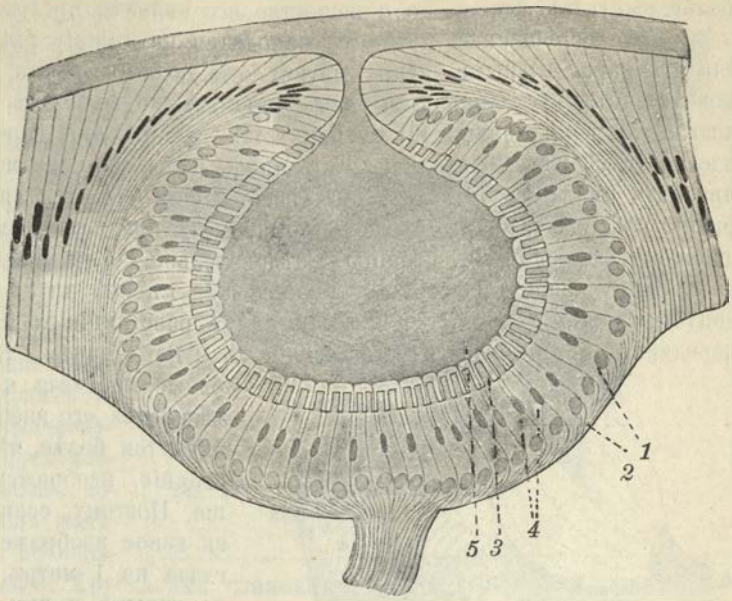


Рис. 414 **Схематичный продольный разрѣзъ черезъ глазъ хищнаго кольчатаго червя (Syllis);** пигментъ въ зрительныхъ клѣткахъ не изображенъ. *1*—ядра зрительныхъ клѣтокъ, *2*—нервные отростки этихъ клѣтокъ, *3*—палочки, *4*—ядра клѣтокъ, выдѣляющихъ секретъ, *5*—масса секрета (хрусталикъ).

Для того, чтобы вполнѣ уяснить себѣ значеніе хрусталика, необходимо вспомнить нѣкоторыя свойства свѣтопреломляющихъ стеколъ. Хрусталикъ человѣка напоминаетъ собой двояковыпуклое стекло, обѣ выпуклыя поверхности котораго совершенно одинаковы. Точка, гдѣ сходятся за стекломъ параллельные къ его оси лучи, называется фокусомъ, а разстояніе ея отъ поверхности стекла—фокуснымъ или фокальнымъ разстояніемъ. Длина фокуснаго разстоянія зависитъ отъ силы, съ какой стекло преломляетъ лучи свѣта, а послѣдняя, въ свою очередь, зависитъ отъ матеріала, изъ котораго сдѣлано стекло, и отъ его формы. Величина угла отклоненія свѣтового луча при прохожденіи изъ среды оптически менѣе плотной въ болѣе плотную служитъ основаніемъ для вычисленія коэффиціента преломляемости различныхъ веществъ. Если извѣстенъ коэффиціентъ преломляемости для воды и стекла по отношенію къ воздуху, то легко высчитать уголъ отклоненія при переходѣ луча свѣта изъ воды въ стекло, или обратно. Форма свѣтопреломляющаго вещества имѣетъ также большое значеніе: болѣе выпуклое стекло отклоняетъ лучи свѣта сильнѣе, чѣмъ болѣе плоское. Такъ какъ вода плотнѣе воздуха, то то же стекло обладаетъ въ водѣ болѣе слабымъ преломленіемъ, чѣмъ въ

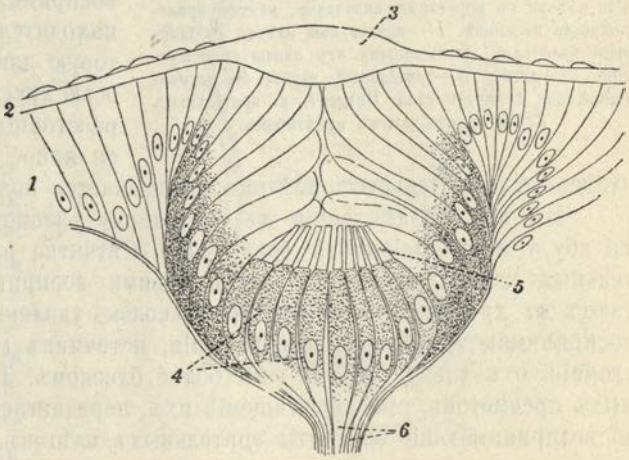


Рис. 415. **Разрѣзъ черезъ глазокъ молодой личинки плавунца (Dytiscus).** *1*—эпидермисъ, *2*—кутикула, *3*—хрусталикъ, *4*—зрительныя клѣтки съ палочками (*5*) и съ нервными отростками (*6*). По Гренахеру.

воздухѣ. Поэтому, для достиженія того же результата, хрусталикъ въ глазу рыбы (рис. 427) долженъ быть болѣе выпуклымъ, чѣмъ у наземныхъ животныхъ (рис. 430), если преломленіе лучей имъ то-же. Въ дѣйствительности, у хрусталика рыбъ не только гораздо болѣе выпуклая форма, но и вещество его сильнѣе преломляетъ свѣтъ.

Если освѣщенный предметъ находится на такомъ разстояніи отъ глаза, что можно считать параллельными лучи, идущіе отъ одного мѣста его и падающіе на внѣшнюю поверхность хрусталика (для глазъ, равныхъ по величинѣ человѣческимъ, разстояніе это должно быть не меньше 60 метровъ), то изображеніе предмета будетъ получаться въ плоскости фокуса хрусталика. Есть такое положеніе предмета, при которомъ разстояніе предмета отъ линзы и разстояніе изображенія его отъ линзы по другую сторону ея равны между собою. Это бываетъ тогда, когда предметъ находится на разстояніи равномъ двойному фокусному разстоянію. Слѣдовательно, если предметъ, находящійся отъ линзы на очень большомъ разстояніи, приблизится къ ней на двойное фокусное разстояніе, — допустимъ, на 3—4 сантм. при фокусномъ разстояніи въ 2 сантм.,—то изображеніе его передвинется въ томъ же направленіи съ 2 на 4 сантм., т. е. только на 2 сантм.; чѣмъ ближе предметъ къ линзѣ, тѣмъ быстрѣе перемѣщается его изображеніе. Когда предметъ приблизится болѣе, чѣмъ на двойное фокусное разстояніе, изображеніе его отодвинется еще дальше. Поэтому, если на сѣтчаткѣ глаза получается ясное изображеніе предмета, отстоящаго отъ глаза на 1 метръ, то изображеніе становится не яснымъ и при удаленіи, и при приближеніи предмета; въ первомъ случаѣ ясное изображеніе получается впереди сѣтчатки, во второмъ—позади ея. Итакъ, для полученія яснаго изображенія въ глазу, снабженномъ хрусталикомъ, необходимо, чтобы разсматриваемый предметъ не только лежалъ въ извѣстномъ направленіи, но и на опредѣленномъ разстояніи. А такъ такъ воспринимающіе элементы зрительныхъ клѣтокъ находятся не въ одной точкѣ, но имѣютъ нѣкоторую длину въ направленіи, совпадающемъ съ осью хрусталика, то мы можемъ говорить о поясѣ разстоянія, съ котораго на сѣтчаткѣ получается ясное изображеніе предмета. Изъ поясовъ отдѣльныхъ зрительныхъ клѣтокъ складывается поясъ разстоянія для всей сѣтчатки.

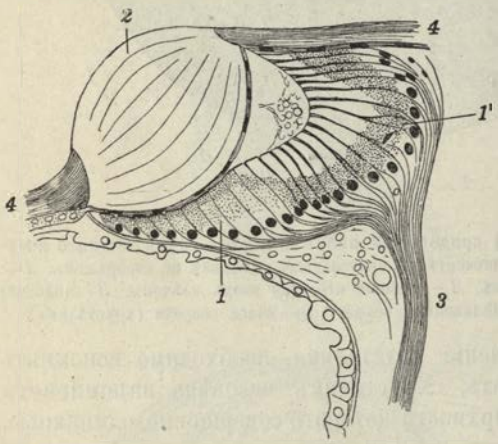


Рис. 416. Глазокъ мухи Helophilus. *1*—зрительныя клѣтки съ короткими палочками, плотно прилегающими къ линзѣ. *1'*—зрительныя клѣтки съ длинными палочками, отдѣленными отъ линзы промежуткомъ, *2*—линза, *3*—зрительный нервъ, *4*—пигментированная кутикула тѣла. Пигментъ въ зрительныхъ клѣткахъ изображенъ пунктиромъ.

Въ видѣ иллюстраціи къ сказанному разсмотримъ устройство глазковъ, сидящихъ на лбу у мухи Helophilus (рис. 416). Сѣтчатка распадается здѣсь на два участка: зрительныя клѣтки одного изъ нихъ своими воспринимающими элементами плотно прилегаютъ къ хрусталику,—а другого нѣсколько удалены отъ него. Ясно, что первыя клѣтки воспринимаютъ свѣтовыя раздраженія, источникъ которыхъ находится на большомъ разстояніи отъ глаза, вторыя - на болѣе близкомъ. Такъ какъ изображеніе болѣе отдаленныхъ предметовъ, при перемѣщеніи ихъ, передвигается въ глазу на небольшое разстояніе, то воспринимающіе элементы зрительныхъ клѣтокъ, прилегающихъ къ хрусталику, простираются на незначительное разстояніе вглубь клѣтокъ. У клѣтокъ же, удаленныхъ отъ хрусталика, они гораздо длиннѣе ввиду того, что перемѣщеніе близкихъ предметовъ вызываетъ болѣе значительное передвиженіе ихъ изображеній.

Глаза многихъ животныхъ обладаютъ подвижнымъ поясомъ разстоянія: онъ можетъ то приближаться, то отдаляться. Свойство глаза, благодаря которому онъ можетъ ясно видѣть то отдаленные, то болѣе близкіе предметы, называется аккомодаціей. Естественно, аккомодація имѣетъ извѣстные предѣлы. Если предметъ находится отъ человѣка, съ нор-

мальнымъ зрѣніемъ, на разстояніи меньше 13,5 сантим., то ясное видѣніе предмета невозможно, такъ какъ изображеніе его въ глазу отстоитъ тогда такъ далеко отъ хрусталика, что нѣтъ возможности съ помощью аккомодаціи глаза получить его на сѣтчаткѣ.

Аккомодація глаза можетъ совершаться двоякимъ образомъ: или измѣняется разстояніе воспринимающихъ элементовъ отъ хрусталика, или мѣняется свѣтопреломленіе послѣдняго. Первый способъ аккомодаціи встрѣчается у головоногихъ, рыбъ и, вѣроятно, у одного семейства кольчатыхъ червей — Alciopidae. Когда эти животныя смотрятъ на близкіе предметы, разстояніе между сѣтчаткой и хрусталикомъ увеличивается; по мѣрѣ удаленія предмета оно уменьшается; происходитъ то же, что при установкѣ фотографическаго аппарата. Измѣненіе угла преломленія свѣтовыхъ лучей хрусталикомъ, конечно, можетъ достигаться лишь измѣненіемъ формы хрусталика, а не вещества, изъ котораго онъ состоитъ. Хрусталикъ становится болѣе выпуклымъ, когда разсматриваемый предметъ приближается, и, наоборотъ,—болѣе плоскимъ по мѣрѣ его удаленія. Такимъ образомъ совершается аккомодація у птицъ и у млекопитающихъ.

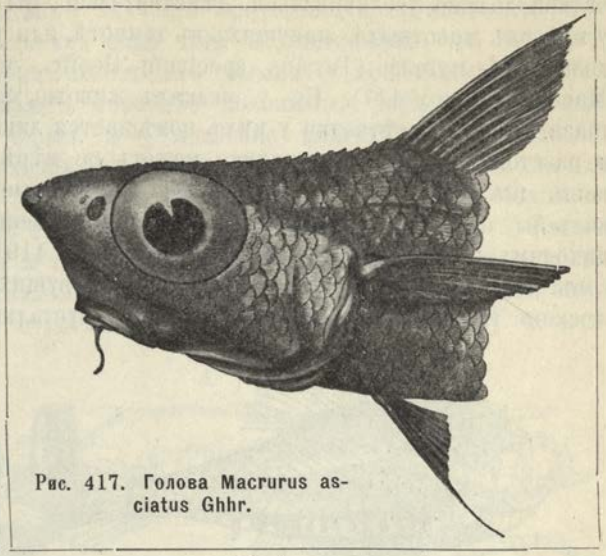


Рис. 417. Голова Macrurus asciatus Ghhr.

Хрусталикъ не вполнѣ удовлетворяетъ требованіямъ оптики, и не всѣ лучи, падающіе на него, пересѣкаются въ одной точкѣ. Обыкновенно такъ сходятся лишь лучи, падающіе на среднюю часть внѣшней поверхности хрусталика; остальные пересѣкаются далѣе кзади. Если краевые лучи будутъ попадать на ту-же поверхность, на которой лежитъ точка пересѣченія среднихъ лучей, то вмѣсто яснаго изображенія предмета будетъ получаться «размытое», искаженное. Во избѣжаніе этого, впереди хрусталика находится прободенная посерединѣ непрозрачная перегородка, такъ называемая радужная оболочка; черезъ отверстіе въ ней—зрачекъ—проникаютъ внутрь глаза лишь средніе лучи, краевые же задерживаются ею. При достаточномъ освѣщеніи ясность изображенія не страдаетъ, если въ глазъ не проникаютъ боковые лучи. Но если свѣтъ слабъ, то приходится поступаться отчетливостью ради ясности изображенія: и у головоногихъ, и у позвоночныхъ зрачекъ суживается при яркомъ освѣщеніи и расширяется въ темнотѣ. Вода поглощаетъ свѣтъ сильнѣе, чѣмъ воздухъ, поэтому у рыбъ обыкновенно вся передняя поверхность хрусталика открыта; хрусталикъ ихъ устроенъ настолько совершенно, что защита его отъ боковыхъ лучей становится излишней. Если освѣщеніе становится еще слабѣе, то необхо-

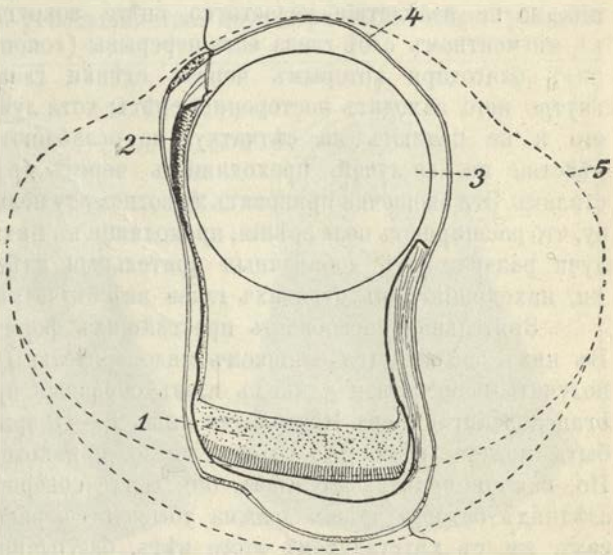


Рис. 418. Продольный разрѣзъ черезъ телескопическій глазъ одной глубоководной рыбы (Argyropelecus) внутри контура (5) обычнаго глаза рыбъ. 1—сѣтчатка, 2—добавочная сѣтчатка, 3—хрусталикъ, 4—роговая оболочка. По Францу.

димо, чтобы открытая для свѣтовыхъ лучей поверхность хрусталика, а вмѣстѣ съ тѣмъ и весь хрусталикъ увеличились; это ведетъ за собою уплощеніе его поверхности и слѣдовательно уменьшеніе преломленія лучей. Поэтому разстояніе между хрусталикомъ и сѣтчаткой должно увеличиваться. Дѣйствительно, мы наблюдаемъ увеличеніе размѣровъ глаза у многихъ животныхъ, живущихъ въ темнотѣ, или у ночныхъ, напр., у ночной полуобезьяны, долгопята - пугала (Tarsius spectrum Geoffr., таблица 15), или у глубоководной рыбы Macrurus (рис. 417). Но у мелкихъ животныхъ нѣтъ мѣста для увеличенія размѣровъ глаза. Поэтому сѣтчатка у нихъ помѣщается лишь въ средней части задней стѣнки глаза и разстояніе ея отъ хрусталика можетъ по мѣрѣ надобности возрастать путемъ вытягиванія глаза въ длину. Это — такъ называемые «глаза-телескопы». Они представляютъ какъ-бы цилиндры, вырѣзанные изъ обыкновеннаго шаровиднаго глаза (рис. 418). Мы находимъ ихъ у глубоководныхъ рыбъ (рис. 419) и головоногихъ (рис. 420), а также у совъ. Встрѣчаются они и у нѣкоторыхъ живущихъ на поверхности моря киленогихъ моллюсковъ (рис. 421). У нихъ увеличеніе хрусталика и разстоянія его отъ сѣтчатки также

Рис. 419. Глубоководная рыба (Argyropelecus affinis) съ телескопическими глазами (*A*) и продольный разрѣзъ черезъ такой глазъ (*B*). *1*—сѣтчатка, *2*—добавочная сѣтчатка. По Брауэру.

вызывается потребностью болѣе сильнаго освѣщенія, но не вслѣдствіе недостатка свѣта вокругъ; въ пигментномъ слоѣ глаза есть перерывы («окошки»), благодаря которымъ черезъ стѣнки глаза внутрь него заходитъ посторонній свѣтъ; хотя лучи его и не падаютъ на сѣтчатку, но ослабляютъ дѣйствіе на нее лучей, проходящихъ черезъ хрусталикъ. Эти окошечки приносятъ животному ту пользу, что расширяютъ поле зрѣнія: проходящіе въ нихъ лучи раздражаютъ добавочныя зрительныя клѣтки, находящіяся въ стѣнкахъ глаза внѣ сѣтчатки.

Зрительная способность простѣйшихъ формъ глазъ съ хрусталикомъ незначительна. Въ нихъ заключается слишкомъ мало зрительныхъ клѣтокъ для того, чтобы можно было получать посредствомъ такихъ глазъ образныя представленія. Въ глазу моллюска Pleurobranchus aurantiacus Risso всего лишь 8—10 зрительныхъ клѣтокъ; у нашихъ Helix ихъ, быть можетъ, нѣсколько сотенъ, число, при которомъ также трудно ожидать результата. Но, какъ направляющіе глаза, они болѣе совершенны, чѣмъ бокальчатые глазки. У послѣднихъ острота зрѣнія должна убывать съ расширеніемъ поля зрѣнія глазка; въ глазахъ же съ хрусталикомъ этого нѣтъ, благодаря тому, что хрусталикъ сортируетъ лучи свѣта. Аккомодація глазъ, дающихъ образныя представленія, почти не встрѣчается у безпозвоночныхъ. Съ увѣренностью можно говорить о ней только у головоногихъ; возможно, что могутъ аккомодироваться также глаза кольчатыхъ червей Alciopidae (рис. 405) и гребешковъ изъ моллюсковъ (Pecten). Опыты съ виноградной улиткой и однимъ слизнякомъ (Limax maximus L.) показали, что зрительная способность ихъ глазъ очень невелика. Такъ, виноградная улитка не видитъ на очень близкомъ разстояніи куска сыра, если онъ отдѣленъ отъ нея стеклянной пластинкой и до нея не доходитъ его запахъ. При

тѣхъ же условіяхъ слизнякъ не узнаетъ своей любимой пищи — гриба Peziza. Улитка останавливается передъ преградой лишь тогда, когда находится на разстояніи 2 мм отъ нея.

При оцѣнкѣ значенія зрительныхъ органовъ не слѣдуетъ упускать изъ вида того обстоятельства, что среди отдѣльныхъ группъ животныхъ самыми совершенными органами зрѣнія обладаютъ наиболѣе подвижныя формы. У сидячихъ кольчатыхъ червей и у медленно двигающихся илоядныхъ формъ мы находимъ одиночные бокалообразные глазки или ихъ скопленія. У бродячихъ же кольчатыхъ червей въ большинствѣ случаевъ существуютъ глаза съ хрусталикомъ. У Nereis, гдѣ у одного и того же вида есть ползающія и плавающія формы (атокальныя и эпитокальныя), у послѣднихъ глаза больше. Высшей ступени развитія достигаютъ глаза у кольчатыхъ червей Alciopidae, ведущихъ пелагическій образъ жизни (рис. 422), у которыхъ они сильно выдаются. Изъ мягкотѣлыхъ у большинства двустворчатыхъ глаза развиты слабо; исключеніе составляютъ гребешки, мелкіе виды которыхъ проворно плаваютъ въ водѣ, то открывая, то закрывая раковину, и своей подвижностью превосходятъ многихъ брюхоногихъ. Устройство глазъ у гребешковъ очень сложно; они снабжены хрусталикомъ и, вѣроятно, могутъ видѣть на различномъ разстояніи, благодаря аккомодаціи. У малоподвижныхъ Patella и Capulus, а также у питающихся растительной пищей морскихъ голыхъ слизней органы зрѣнія очень несовершенны, особенно въ сравненіи съ хищными крупными переднежаберниками. У пассивно передвигающихся водою крылоногихъ зрѣніе слабо, быстро плавающія же ки

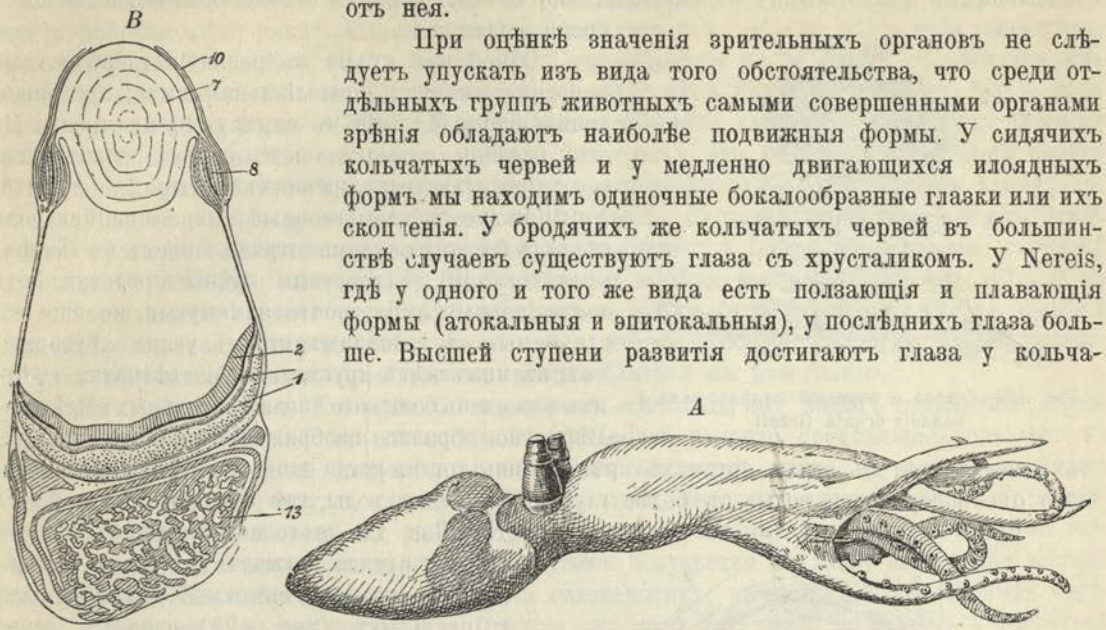


Рис. 420. Глубоководное головоногое (Amphitretus) съ телескопическими глазами (*A*) и продольный разрѣзъ черезъ его глазъ (*B*). *1*—зрительныя клѣтки, *2*—ихъ палочки, *7*—хрусталикъ, *8*—т. наз. corpus epitheliale, *10*—радужница, *13*—зрительный узелъ. По Хуну.

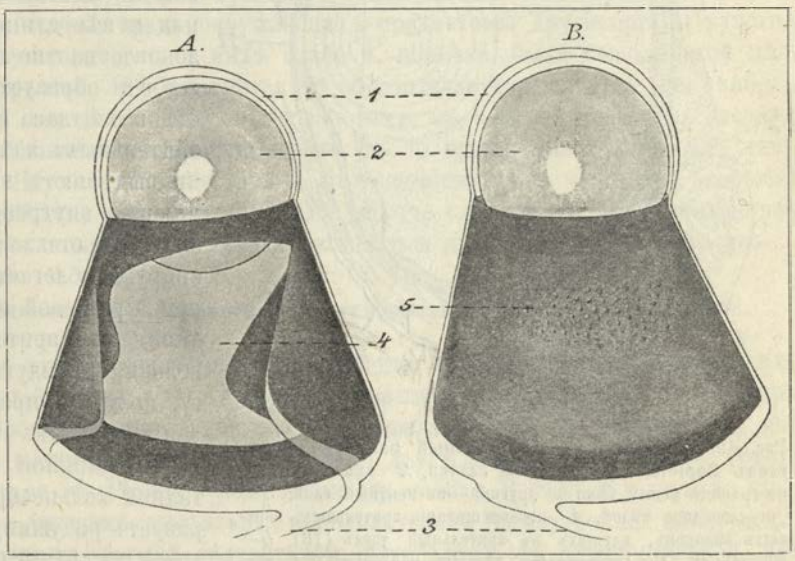


Рис. 421. Правый глазъ пелагической Carinaria mediterranea Pér. Ls. *A*—со спинной стороны, *B*—съ брюшной стороны. *1*—т. наз. cornea, *2*—линза, *3*—зрительный нервъ, *4*—„окошко“, *5*—мѣста, гдѣ располагаются добавочныя зрительныя клѣтки

леногія (рис 115, стр. 172) имѣютъ большіе глаза; о нихъ мы, впрочемъ, уже говорили выше. Наибольшаго развитія достигаютъ глаза у двигающихся различными способами головоногихъ (см. таблицу 3); послѣднія по своему развитію вообще являются высшими среди моллюсковъ.

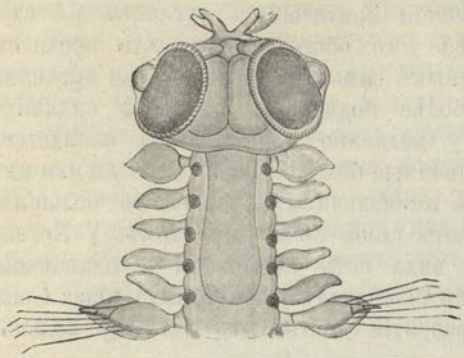


Рис. 422. Голова и передній отдѣлъ тѣла у Vanadis ornata Greeff.

Одной изъ стадій въ развитіи глазъ у головоногихъ является эпителіальная ямка, превращающаяся впослѣдствіи въ замкнутый пузырекъ. На этой ступени остановились въ своемъ развитіи глаза у представителя древнихъ четырехжаберныхъ, Nautilus (этотъ единственный сохранившійся родъ нѣкогда богатаго видами отряда живетъ въ Индѣйскомъ океанѣ). Его органы зрѣнія представляютъ эпителіальныя ямки, почти замкнутыя, но еще соединенныя съ внѣшнимъ міромъ узкимъ отверстіемъ; въ нихъ нѣтъ хрусталика, но сѣтчатка состоитъ изъ очень большого числа зрительныхъ клѣтокъ. Вѣроятно, образное изображеніе внѣшнихъ предметовъ получается въ этихъ органахъ зрѣнія лишь тогда, когда животное находится недалеко отъ поверхности воды; въ болѣе глубокихъ слояхъ воды, гдѣ обыкновенно держится Nautilus, для этого недостаточно свѣта, и тамъ его глаза служатъ лишь для опредѣленія направленія свѣта.—У двужаберныхъ головоногихъ (рис. 423) развитіе глазъ пошло дальше. Въ передней стѣнкѣ глазного пузыря образовался большой хрусталикъ, состоящій изъ двухъ частей, раздѣленныхъ тонкой перегородкой; начало ему даетъ такъ называемое corpus epitheliale (8), каждая клѣтка котораго выдѣляетъ болѣе или менѣе длинное волокно; изъ этихъ волоконъ, плотно налегающихъ одно на другое, и образуется ядро хрусталика. Въ стѣнкахъ глаза есть мѣста, не содержащія зрительныхъ клѣтокъ; лежащія здѣсь клѣтки выдѣляютъ изъ себя вещество, наполняющее внутреннюю полость глаза и называемое стекловиднымъ тѣломъ. Сѣтчатку снаружи облегаетъ плотная оболочка, имѣющая хрящевой остовъ,—склеротика. Отходящія отъ зрительныхъ клѣтокъ нервныя волокна не идутъ непосредственно къ мозгу, но послѣ предварительнаго перекрещиванія входятъ въ зрительный нервный узелъ (ganglion opticum). Впереди хрусталика кольцеобразная складка кожи образуетъ радужину, съ продолговатымъ зрачкомъ; послѣдній суживается подъ вліяніемъ сильнаго освѣщенія и расширяется въ темнотѣ. Вторая, прозрачная складка кожи, лежащая впереди радужины и, по аналогіи съ человѣческимъ глазомъ, называемая роговицей (cornea), служитъ наружной стѣнкой для передней камеры глаза и защищаетъ весь органъ. Роговица существу-

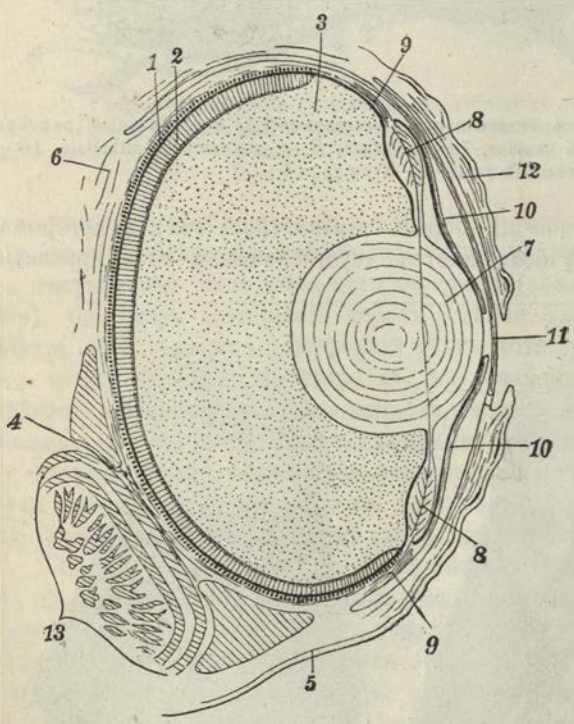


Рис. 423. Продольный вертикальный разрѣзъ черезъ глазъ Sepiola. *1*—зрительныя клѣтки, *2*—ихъ палочки,—на границѣ между тѣми и другими—пигментный слой, *3*—„стекловидное тѣло“, *4*—перекрещиваніе зрительныхъ нервныхъ волоконъ, идущихъ въ зрительный узелъ (13), *5*—эпидермисъ, *6*—соединительно-тканная оболочка, *7*—хрусталикъ (изъ двухъ частей), *8*—corpus epitheliale,—мѣсто образованія хрусталика, *9*—лангерова мышца, *10*—iris, *11*—cornea, *12*—складка глазного вѣка.

етъ не у всѣхъ видовъ двужаберныхъ головоногихъ; у нѣкоторыхъ (рис. 420) она отсутствуетъ.

Глаза головоногихъ, въ сравненіи съ размѣрами ихъ тѣла, громадны и достигаютъ часто исполинскихъ размѣровъ; вѣсъ ихъ составляетъ отъ $^1/_2$% до 25% вѣса всего тѣла. Только крупнѣйшіе глаза птицъ могутъ быть сравниваемы по величинѣ съ самыми малыми глазами головоногихъ; у деревенской ласточки вѣсъ глазъ составляетъ 3,3% вѣса тѣла (у человѣка лишь $^1/_{40}$%). И абсолютная величина глазъ у головоногихъ больше, чѣмъ у какихъ бы то ни было другихъ животныхъ. Въ 1875 г. на морскомъ берегу Ирландіи было найдено головоногое, руки котораго достигали 10 метровъ въ длину; поперечникъ глазъ его рявнялся 37 сантим. Строеніе сѣтчатки этихъ громадныхъ глазъ очень тонко и зрительныя палочки тѣсно расположены; у Loligo на 1 кв. мм. сѣтчатки приходится 100.000 палочекъ; у сепіи палочки вообще расположены рѣже (40.000 на 1 кв. мм.), но въ средней части сѣтчатки ея, въ занимающей нѣсколько кв. мм. «полосѣ наиболѣе яснаго зрѣнія», насчитываютъ на 1 кв. мм. 107.000 палочекъ. Глаза головоногихъ обладаютъ также способностью приспособляться къ разстоянію.

По наблюденіямъ Гесса въ спокойномъ состояніи они видятъ отдаленные предметы. При сокращеніи такъ называемой лангеровой мышцы, проходящей радіально къ хрусталику, уменьшается наружная поверхность оболочекъ глаза, и вмѣстѣ съ тѣмъ возрастаетъ давленіе внутри глаза. Вслѣдствіе этого, передняя часть глаза съ хрусталикомъ подвигается впередъ, и разстояніе между хрусталикомъ и воспринимающими элементами сѣтчатки увеличивается; такимъ путемъ получается въ глазу отчетливое изображеніе болѣе близкихъ предметовъ. Глаза головоногихъ, несомнѣнно, совершеннѣе органовъ зрѣнія многихъ позвоночныхъ. Правда, они мало подвижны, но и этотъ недостатокъ устраняется до нѣкоторой степени благодаря тому, что при одностороннемъ сокращеніи лангеровой мышцы мѣняется направленіе оси хрусталика. Слѣдующій примѣръ показываетъ, насколько совершенно зрѣніе головоногихъ. Одинъ осьминогъ, для того, чтобы съѣсть Pinna просунулъ между ея створками камушекъ, мѣшавшій раковинѣ закрыться. Для этого нуженъ былъ хорошій «глазомѣръ»

Глаза—наиболѣе развитые органы чувствъ у головоногихъ. Они служатъ имъ главнымъ орудіемъ для оріентировки среди окружающихъ предметовъ. Другіе органы чувствъ, особенно обоняніе и вкусъ, развиты у нихъ слабо и, конечно, были бы для этой цѣли недостаточны. Этимъ, вѣроятно, и объясняется то обстоятельство, что даже на наибольшей глубинѣ никогда не находилис лѣпыхъ головоногихъ, съ недоразвившимися глазами. Такимъ-же образомъ не бываетъ и слѣпыхъ птицъ, въ то время, какъ у многихъ живущихъ въ темнотѣ рыбъ (Myxine, Typhlichthys и др.), земноводныхъ (протей, безногія), пресмыкающихся (слѣпозмѣйка) и млекопитающихъ (кротъ, слѣпышъ и др.) глаза неразвиты, и зрѣніе замѣняется повышенной чувствительностью другихъ органовъ чувствъ.

г). Нѣкоторыя особенности въ строеніи и дѣятельности глазъ у позвоночныхъ.

По внѣшнему виду глаза позвоночныхъ совершенно похожи на глаза головоногихъ. На это сходство англійскій анатомъ Мейвэртъ указывалъ, какъ на одно изъ возраженій противъ теоріи происхожденія видовъ; онъ утверждалъ, что, въ согласіи съ ней, столь схожіе органы не могутъ развиться независимо другъ отъ друга у двухъ группъ животныхъ, не находящихся въ тѣсномъ родствѣ между собою. У тѣхъ и у другихъ глаза снабжены хрусталикомъ, сѣтчатка выстилаетъ приблизительно $^3/_4$ внутренней поверхности глаза, снаружи она окружена твердой склеротикой; хрусталикъ въ экваторіальной плоскости поддерживается на перепонкѣ; впереди хрусталика помѣщается радужина съ зрачкомъ, который то расширяется, то суживается, а впереди ея—прозрачная роговица. Однако. при такомъ внѣшнемъ сходствѣ тѣмъ болѣе является поразительнымъ коренное различіе въ гистологическомъ строеніи всего органа, особенно сѣтчатки и хрусталика. а также въ его развитіи.

У головоногихъ, какъ и у другихъ моллюсковъ, глаза образуются цѣликомъ изъ впячиванія наружнаго покрова тѣла, въ то время какъ у позвоночныхъ изъ эпидермиса возникаютъ только роговица и хрусталикъ; воспринимающая же свѣтовыя раздраженія сѣтчатка развивается изъ выпячивающейся наружу части стѣнокъ передняго мозгового пузыря. Еще на очень ранней стадіи развитія зародыша позвоночныхъ на стѣнкѣ открытаго передняго отдѣла мозговой трубки можно замѣтить легкія выпячиванія, изъ которыхъ впослѣдствіи развивается сѣтчатка. Когда передній конецъ спинномозгового желобка замкнется въ каналъ, упомянутыя выпячиванія разрастаются наружу въ видѣ плоскихъ пузырей, которые остаются въ соединеніи съ мозгомъ посредствомъ полыхъ стебельковъ (рис. 468); стебельки отходятъ не отъ средины глазныхъ пузырей, а отъ нижняго края ихъ. Пузыри разрастаются до тѣхъ поръ, пока не достигнутъ эпидермиса. Но растутъ они неравномѣрно: вентральная сторона пузырей растетъ медленнѣе; поэтому пузырь, постепенно теряя свой внутренній просвѣтъ, превращается въ бокальчикъ съ двойными стѣнками, вдоль нижней стѣнки котораго тянется щель (рис. 424). Наружная стѣнка глазного пузыря (*1*), которая была обращена къ эпидермису, теперь выстилаетъ бокальчикъ извнутри; она достигаетъ значительной толщины, и изъ нея впослѣдствіи развивается сѣтчатка. Стѣнка-же (*2*) пузыря, обращенная къ мозгу, охватывающая первую, состоитъ изъ тонкаго слоя эпителіальныхъ клѣтокъ и превращается въ пигментный слой. Щель въ брюшной стѣнкѣ глазного бокальчика закрывается путемъ сращенія ея краевъ. Въ то же время соприкосновеніе глазного пузыря съ эпидермисомъ вызываетъ процессъ, ведущій къ образованію хрусталика. Участокъ эпидермиса, прилегающій къ глазному пузырю, начинаетъ усиленно разрастаться, утолщается и впячивается въ видѣ ямки; края ямки все больше сходятся и, наконецъ, срастаются; такимъ путемъ образуется пузырекъ (*6*), который ошнуровывается отъ эпидермиса. Изъ него современемъ развивается хрусталикъ. Такъ возникаютъ важнѣйшія составныя части глаза. Дальнѣйшій ростъ ихъ и измѣненія приводятъ къ образованію сформировавшагося глаза.

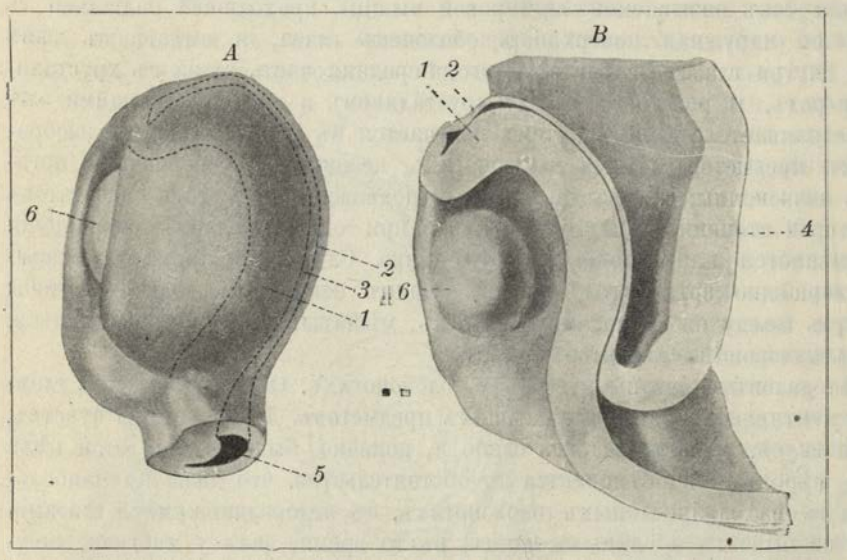


Рис. 424. Лѣвый глазъ зародыша ящерицы. *A* видъ со стороны хвоста; пунктирныя линіи показываютъ границы первичной полости глазного пузыря (*3*) и полости глазного бокальчика. *B* глазъ, разрѣзанный пополамъ съ прилегающею частью стѣнки мозга (*4*). *1*—листокъ сѣтчатки, *2*—пигментный эпителій, *5*—полость глазного стебелька, *6*—хрусталикъ. По Фрорипу.

Надъ отшнуровавшимся пузырькомъ хрусталика эпидермисъ снова образуетъ непрерывный слой; слой этотъ вмѣстѣ съ лежащей подъ нимъ собственно кожей (cutis) превращается въ роговицу. Ядро будущаго хрусталика возникаетъ изъ клѣтокъ, образующихъ внутреннюю стѣнку пузырька, обращенную къ сѣтчаткѣ; клѣтки ея вытягиваются въ длину и превращаются въ волокна хрусталика, иногда ороговѣвая. Стѣнку пузырька, обращенную къ роговицѣ, образуетъ слой эпителія, который и въ сформировавшемся глазу покрываетъ наружную поверхность хрусталика. Увеличеніе размѣровъ хрусталика совершается путемъ размноженія клѣтокъ по экватору его: клѣтки вытягиваются, превращаются въ волокна хрусталика, помѣщаясь рядомъ съ волокнами, обра-

зовавшимися раньше. Къ глазному бокальчику прилегаетъ окружающая его соединительная ткань; изъ нея образуется сосудистая оболочка и склеротика. Соединительная ткань между роговицей и хрусталикомъ исчезаетъ, и пространство это выполняется водянистою влагою; оно называется передней камерой глаза. Край глазного бокальчика загибается внутрь, въ промежутокъ между роговицей и хрусталикомъ, и вмѣстѣ съ прилегающей соединительной тканью образуетъ радужину; слѣдовательно, зрачекъ представляетъ суженный входъ въ полость глазного бокальчика. На нѣкоторомъ разстояніи отъ свободнаго края радужной оболочки, на стѣнкахъ бокальчика вокругъ хрусталика возникаетъ кольцеобразная складка; это—рѣсничное тѣло, поддерживающее хрусталикъ. Изъ покрывающихъ рѣсничное тѣло эпителіальныхъ клѣтокъ вырастаютъ тонкія нити, которыя прикрѣпляются къ хрусталику по его экватору, образуя такъ называемыя радіальныя связки. Стекловидное тѣло выдѣляется сначала всѣмъ листкомъ сѣтчатки, а потомъ лишь эпителіемъ, покрывающимъ рѣсничное тѣло и сосѣднія части. Кромѣ того, черезъ вентральную щель глазного бокальчика врастаютъ внутрь стекловиднаго тѣла кровеносные сосуды, предназначенные для питанія глаза, а вмѣстѣ съ ними—клѣтки соединительной ткани. Какъ сказано, изъ ткани, выстилающей внутреннюю поверхность бокальчика, развивается сѣтчатка, но собственно сѣтчатка заходитъ лишь немного за экваторъ глазного яблока; дальше до краевъ бокальчика (до зрачка) идетъ, такъ называемый, слѣпой участокъ сѣтчатки. Отъ гангліозныхъ клѣтокъ сѣтчатки отходятъ нервныя волокна, которыя черезъ ножку глаза врастаютъ въ мозгъ. Такимъ образомъ стебелекъ или ножка бокальчика становится зрительнымъ нервомъ.

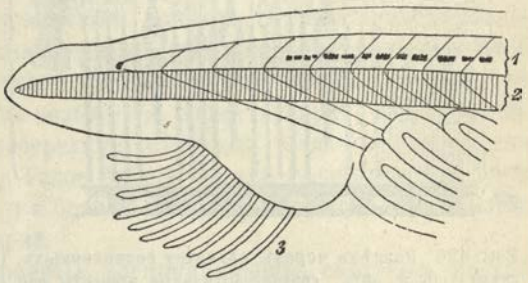


Рис. 425. Передній конецъ ланцетника (Amphioxus съ бокальчатыми пигментными глазками на поверхности спинного мозга. (1). 2—хорда, 3—усики.

У позвоночныхъ, въ отличіе отъ всѣхъ остальныхъ животныхъ, глаза которыхъ снабжены хрусталикомъ, воспринимающіе свѣтъ элементы развиваются не изъ наружнаго покрова, а, какъ уже было сказано, изъ стѣнки передняго мозгового пузыря. Но болѣе близкое знакомство съ возникновеніемъ и развитіемъ органовъ и тканей показываетъ намъ, что свѣтовоспринимающіе элементы у всѣхъ животныхъ развиваются изъ тѣхъ же тканей. Трубка, изъ которой возникаетъ спинной и головной мозгъ позвоночныхъ, образуется путемъ впячиванія наружнаго покрова зародыша (см. ниже). Мы имѣемъ основанія допустить, что центральная нервная система первоначально лежала въ эпителіальномъ слоѣ, какъ это сохранилось у кишечнополостныхъ, иглокожихъ и нѣкоторыхъ низшихъ кольчатыхъ червей (Ophryotrocha, Poligordius, Aeolosoma). Тогда въ ней могли образоваться органы зрѣнія. Затѣмъ, когда нервная система, путемъ впячиванія, превратилась въ желобокъ, а потомъ отшнуровалась въ видѣ трубки, вмѣстѣ съ ней перемѣстились и органы зрѣнія: они оказались въ стѣнкахъ нервной трубки. Такое положеніе они сохраняютъ у низшихъ, родственныхъ позвоночнымъ, формъ: у личинокъ асцидій и у ланцетника. У первыхъ часть стѣнки чувствительнаго пузыря превращается въ сѣтчатку, а прилегающій къ ней участокъ эпидермиса—въ хрусталикъ. На основаніи строенія этого органа зрѣнія можно сказать, что глаза позвоночныхъ развились не изъ него; вѣроятно, и тѣ, и другіе органы зрѣнія происходятъ отъ общей родоначальной формы. У ланцетника по всей длинѣ спинного мозга разбросаны пигментные бокальчатые глазки (рис. 425), и въ каждомъ изъ нихъ заключается одна зрительная клѣтка, которая по своему строенію напоминаетъ зрительныя клѣтки многихъ рѣсничныхъ червей. Въ передней части спинного мозга такія же клѣтки находятся въ большемъ количествѣ, но безъ пигмента. Пока предки позвоночныхъ были маленькими животными, съ просвѣчивающимъ тѣломъ, какъ личинки асцидій или ланцетникъ, органы зрѣнія ихъ могли безъ всякаго ущерба помѣщаться въ стѣнкахъ мозговой трубки. Но когда возникли виды

большихъ размѣровъ и центральная нервная система ихъ, ради защиты отъ поврежденій, замкнулась въ непрозрачную хрящевую оболочку, стѣнки мозговой трубки могли функціонировать, какъ органы зрѣнія, лишь при непосредственномъ соприкосновеніи съ внѣшнимъ покровомъ тѣла. Поэтому возникло выпячиваніе ихъ. Для болѣе подробнаго описанія филогенетическаго развитія глазъ позвоночныхъ мы не имѣемъ достаточно данныхъ. У всѣхъ нихъ органы зрѣнія построены по одной схемѣ, и отличія имѣютъ лишь второстепенное значеніе.

Изученіе строенія сѣтчатки въ сформировавшемся глазу (рис. 426) убѣждаетъ насъ въ томъ, что она развилась изъ стѣнки мозгового пузыря. Сѣтчатка позвоночныхъ состоитъ не изъ одного слоя зрительнаго эпителія, какъ у всѣхъ безпозвоночныхъ, глаза которыхъ снабжены хрусталикомъ. Единственнымъ указаніемъ на то, что и она когда-то представляла однослойный эпителій, могутъ служить, такъ называемыя, мюллеровскія поддерживающія клѣтки (*16*), идущія черезъ все пространство отъ наружной до внутренней пограничной перепонки. Между этими двумя перепонками нервныя клѣтки образуютъ три слоя (*I*, *II*, *III*); ихъ раздѣляютъ два, такъ наз., тонко-зернистые слоя (внутренній и внѣшній: *4*, *6*), состоящіе изъ плотнаго сплетенія нервныхъ волоконецъ. Такимъ образомъ, въ толщѣ сѣтчатки у позвоночныхъ помѣщается три нейрона. Зрительныя клѣтки образуютъ первый изъ нихъ (*I*). Онѣ лежатъ не со стороны стекловиднаго тѣла, но обращены къ пигментному эпителію, въ сторону котораго направлены ихъ концевые элементы, такъ называемыя зрительныя палочки и колбочки (*9*), проходящіе сквозь поры наружной пограничной перепонки. У другихъ животныхъ въ глазахъ съ хрусталикомъ палочки и колбочки въ большинствѣ случаевъ прилегаютъ къ стекловидному тѣлу, т. е. лежатъ въ сѣтчаткѣ ближе къ наружной поверхности тѣла. И та поверхность сѣтчатки, на которой находятся палочки и колбочки въ глазу позвоночныхъ, была когда-то обращена наружу, пока нервный желобокъ не замкнулся въ трубку; лишь послѣ того она заняла свое теперешнее положеніе. Второй нейронъ сѣтчатки (*II*) образуютъ такъ называемыя биполярныя клѣтки (*12*); ихъ нервные отростки, съ одной стороны, соприкасаются съ отростками зрительныхъ клѣтокъ, съ другой—вытягиваются въ сторону третьяго нейрона. Кажется, каждой биполярной клѣткѣ соотвѣтствуетъ одна клѣтка перваго нейрона, оканчивающаяся колбочкой, или нѣсколько рядомъ лежащихъ клѣтокъ, оканчивающихся палочками. Во второмъ нейронѣ, кромѣ биполярныхъ, есть еще такъ наз. тангенціальныя клѣтки (*11*); нервныя отростки ихъ вытянуты параллельно поверхности сѣтчатки и связываютъ между собою различные участки послѣдней. Третій нейронъ (*III*) образованъ слоемъ гангліозныхъ клѣтокъ; ихъ охватываютъ нервные отростки биполярныхъ клѣтокъ, или онѣ сами отсылаютъ отъ себя отростки къ этимъ клѣткамъ. Отъ гангліозныхъ клѣтокъ, въ той ихъ части, которая обращена къ стекло-

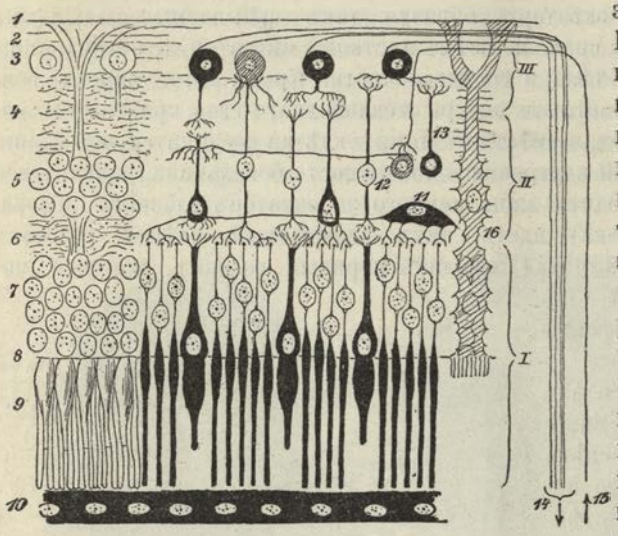


Рис. 426. **Разрѣзъ черезъ сѣтчатку позвоночныхъ.** (Схема): слѣва—общій видъ, справа—отдѣльные элементы при элективной окраскѣ съ ихъ взаимными связями. *1*—внутренняя пограничная перепонка, *2*—слой зрительнаго нерва, *3*—слой гангліозныхъ клѣтокъ, *4*—внутренній сѣтчатый слой, *5*—слой биполярныхъ клѣтокъ („внутренній зернистый слой"), *6*—наружный сѣтчатый слой, *7*—слой зрительныхъ клѣтокъ („внѣшній зернистый слой"), *8*—наружная пограничная перепонка, *9*—палочки (длиннѣе) и колбочки (короче), *10*—пигментный эпителій сѣтчатки, *11*—тангенціальная клѣтка, *12*—биполярныя клѣтки, *13*—„амакринная" клѣтка, *14* и *15*—центростремительныя и центробѣжныя волокна зрительнаго нерва, *16*—мюллерова поддерживающая клѣтка. *I*, *II*, *III*,—пояса трехъ послѣдовательныхъ нейроновъ сѣтчатой оболочки.

видному тѣлу, отходятъ нервныя волокна (*14*), идущія къ мозгу. Эти волокна образуютъ самый внутренній слой сѣтчатки; всѣ они собираются въ томъ мѣстѣ у внутренняго угла глаза, гдѣ у зародыша начиналась вентральная щель глазного бокальчика; здѣсь они проходятъ черезъ сѣтчатку и образуютъ зрительный нервъ. Описанное расположеніе и строеніе нейроновъ сѣтчатки позволяетъ думать, что съ помощью ихъ свѣтовыя раздраженія, воспринимаемыя зрительнымъ эпителіемъ, не просто передаются въ мозгъ, а, вѣроятно, уже въ сѣтчаткѣ извѣстнымъ образомъ перерабатываются.

Посерединѣ сѣтчатки, напротивъ хрусталика, у многихъ животныхъ находится область наиболѣе отчетливаго зрѣнія—area centralis. Въ этомъ мѣстѣ сѣтчатка толще, благодаря большому количеству въ ней клѣтокъ; зрительныя клѣтки сомкнуты тѣснѣе, палочки и колбочки тоньше, слои биполярныхъ и гангліозныхъ клѣтокъ болѣе плотны. Часто на area centralis находится углубленіе—центральная ямка или желтое пятно. Въ этомъ мѣстѣ оба сѣтчатыхъ слоя, а также внутренній ядерный и гангліозныя клѣтки какъ бы раздвинуты, и сѣтчатка состоитъ лишь изъ одного слоя зрительнаго эпителія. Свѣтовые лучи проходятъ здѣсь черезъ болѣе тонкій слой ткани и, слѣдовательно, сильнѣе дѣйствуютъ на зрительныя клѣтки. Фиксируя глазомъ какой-нибудь предметъ, человѣкъ такъ направляетъ глаза, чтобы изображеніе предмета падало на желтое пятно. Далеко не у всѣхъ позвоночныхъ есть въ глазахъ эта центральная ямка; изъ млекопитающихъ мы находимъ ее лишь у человѣка и обезьянъ; далѣе, она существуетъ у всѣхъ птицъ; затѣмъ, у многихъ пресмыкающихся: у хамелеона (рис. 430, А, *2*), нѣкоторыхъ ящерицъ, змѣй и черепахъ; изъ рыбъ, кажется, лишь у морского конька (Hippocampus) и иглы-рыбы (Siphonostoma). Многія птицы: соколъ, чайки, утки, гуси, вьюрки имѣютъ даже по два желтыхъ пятна въ каждомъ глазу: одно почти посерединѣ, другое вблизи края сѣтчатки на височной сторонѣ. Послѣднимъ птица пользуется, когда смотритъ одновременно обоими глазами; на пятно же, находящееся посерединѣ сѣтчатки, падаетъ изображеніе тогда, когда птица смотритъ однимъ глазомъ. Такое зрѣніе однимъ глазомъ можно часто наблюдать, напримѣръ, у курицы: повернувъ на бокъ и наклонивъ голову, птица однимъ глазомъ высматриваетъ лежащія на землѣ зерна.

Палочки и колбочки представляютъ элементы, воспринимающіе свѣтовыя раздраженія. Нервныя волокна не принимаютъ въ этомъ никакого участія. Тотъ участокъ сѣтчатки, гдѣ она состоитъ исключительно изъ этихъ волоконъ, а именно—мѣсто выхожденія изъ нея зрительнаго нерва, совершенно не раздражается свѣтомъ; это—такъ называемое слѣпое пятно. Наоборотъ, въ центральной ямкѣ, гдѣ мы имѣемъ наиболѣе отчетливое зрѣніе, отсутствуютъ всѣ слои сѣтчатки, кромѣ зрительныхъ клѣтокъ. Тамъ отсутствуютъ также палочки, и только колбочки образуютъ правильную мозаику, что необходимо для полученія отчетливаго изображенія предмета. Какъ уже не разъ упоминалось, свѣтъ долженъ пройти черезъ всю толщу сѣтчатки, чтобы достигнуть до воспринимающихъ свѣтовыя раздраженія элементовъ—до палочекъ и колбочекъ. Въ нихъ заключены трансформаторы, превращающіе колебанія свѣтового эфира въ нервное раздраженіе; довольно вѣроятно, что и здѣсь эту роль исполняютъ свободныя окончанія нервныхъ волоконецъ. Нельзя не обратить вниманія на то обстоятельство, что въ глазахъ у позвоночныхъ находятся два рода воспринимающихъ элементовъ: палочки и колбочки. Ихъ легко различить въ ткани сѣтчатки, но трудно указать на общіе признаки ихъ. Вообще говоря, колбочки бываютъ короче и толще палочекъ. Лучше всего, пожалуй, онѣ характеризуются своими нервными отростками, которые у нихъ снабжены конечными древовидными развѣтвленіями, а у клѣтокъ съ палочками не дѣлятся и оканчиваются утолщеніемъ (рис. 426).

Различіе въ строеніи концевыхъ органовъ позволяетъ предполагать и различіе ихъ функцій. На это указываетъ также неравномѣрное распредѣленіе палочекъ и колбочекъ въ сѣтчаткѣ различныхъ животныхъ. У селахій и круглоротыхъ колбочки совершенно отсутствуютъ; у пресмыкающихся мы находимъ большею частью однѣ колбочки; у птицъ число ихъ значительно превосходитъ число палочекъ (только у совиныхъ колбочекъ

меньше, чѣмъ палочекъ); у млекопитающихъ преобладаютъ палочки. У человѣка палочекъ въ 18 разъ больше, чѣмъ колбочекъ. Колбочки совершенно отсутствуютъ у летучихъ мышей, ежа, крота и морскихъ млекопитающихъ (ластоногихъ, китовъ и сиренъ); очень мало колбочекъ у крысы, мыши, сони, морской свинки и хорька. Изъ сказаннаго легко видѣть, что животныя, у которыхъ очень мало или совершенно нѣтъ колбочекъ, относятся къ водянымъ или ночнымъ.

Что касается до функціи палочекъ и колбочекъ, то наиболѣе правдоподобной кажется гипотеза, построенная на наблюденіяхъ надъ человѣкомъ. Наше зрѣніе является комбинаціей двухъ видовъ зрѣнія: зрѣнія при яркомъ освѣщеніи и въ полутьмѣ. Въ сумеркахъ мы не различаемъ цвѣтовъ, видимъ только свѣтлое и темное; слабо освѣщенный спектръ кажется намъ лишь однородной свѣтлой полоской. Днемъ впечатлѣніе наиболѣе свѣтлаго производитъ желтый цвѣтъ спектра (длина свѣтовой волны равняется 580 μμ.), въ полутьмѣ—зеленый (529 μμ.). Красный цвѣтъ, длина волны котораго самая большая, въ сумеркахъ представляется въ 16 разъ менѣе свѣтлымъ, чѣмъ голубой, днемъ же онъ въ 10 разъ свѣтлѣе голубого. Когда нашъ глазъ привыкаетъ къ темнотѣ, то внѣшнія части сѣтчатки становятся наиболѣе чувствительными къ свѣту; по направленію же къ серединѣ чувствительность эта убываетъ. Предметы, которые мы различаемъ въ полутьмѣ при—такъ называемомъ непрямомъ зрѣніи, когда изображеніе падаетъ на периферію сѣтчатки,—исчезаютъ, если мы начинаемъ въ нихъ всматриваться, т. е. стараемся перенести изображеніе ихъ на желтое пятно. Наоборотъ, при дневномъ освѣщеніи при непрямомъ зрѣніи мы плохо различаемъ цвѣта и тогда, чѣмъ ближе къ серединѣ сѣтчатки падаетъ изображеніе предмета, тѣмъ отчетливѣе мы воспринимаемъ всѣ оттѣнки цвѣтовъ. Въ серединѣ сѣтчатки, въ центральной ямкѣ, находятся только колбочки; вокругъ желтаго пятна колбочки многочисленнѣе палочекъ, а чѣмъ ближе къ краю сѣтчатки, тѣмъ больше преобладаютъ палочки. Расположеніе колбочекъ совпадаетъ съ распредѣленіемъ въ глазу способности различать цвѣта. Въ виду этого, приходится принять, что этой способностью обладаютъ колбочки. Но раздражать ихъ можетъ лишь свѣтъ не ниже извѣстной силы; поэтому, мы не различаемъ цвѣтовъ при недостаточномъ освѣщеніи. Палочки же, число которыхъ больше на периферіи сѣтчатки, чувствительны къ силѣ свѣта, но не различаютъ цвѣта. Съ помощью нихъ мы различаемъ свѣтъ и темноту. Для раздраженія ихъ достаточно очень слабаго освѣщенія, но лишь въ томъ случаѣ, когда глазъ привыкъ къ темнотѣ. Благодаря этому, съ помощью палочекъ мы видимъ въ полутьмѣ. Указанное свойство палочекъ объясняли слѣдующимъ образомъ: въ темнотѣ пигментный слой выдѣляетъ особое вещество—зрительный пурпуръ, который облегаетъ палочки; отъ дѣйствія свѣта вещество это разлагается, въ темнотѣ же выдѣляется снова. Вокругъ колбочекъ нѣтъ зрительнаго пурпура. Однако, новыя наблюденія показали, что дневныя птицы, у которыхъ въ сѣтчаткѣ находятся почти исключительно колбочки и совершенно нѣтъ зрительнаго пурпура, способны видѣть въ темнотѣ. Такимъ образомъ, эта гипотеза недостаточно обоснована. Быть можетъ, болѣе легкая свѣтовая возбудимость сѣтчатки на ея периферіи находится въ связи съ тѣмъ, что чѣмъ дальше отъ центра сѣтчатки, тѣмъ большее число клѣтокъ съ палочками соединены съ одной биполярной клѣткой и, слѣдовательно, объединены въ одно воспринимающее цѣлое. Если раздраженія отдѣльныхъ палочекъ суммируются, то неудивительно, что эффектъ слабаго раздраженія болѣе замѣтенъ на периферіи, чѣмъ въ серединѣ сѣтчатки.

Палочки и колбочки прикрыты однимъ слоемъ клѣтокъ пигментнаго эпителія; клѣтки эти отсылаютъ отъ себя отростки, облегающіе со всѣхъ сторонъ кончики палочекъ и колбочекъ. Зернышки пигмента могутъ перемѣщаться внутри клѣтокъ: при освѣщеніи они приближаются къ сѣтчаткѣ, въ темнотѣ собираются въ основной части клѣтокъ. Значеніе такого странствованія пигментныхъ зеренъ не вполнѣ ясно; болѣе вѣроятно, что, приближаясь къ сѣтчаткѣ, они защищаютъ отъ дѣйствія свѣта зрительный пурпуръ, который, какъ сказано выше, подъ вліяніемъ свѣта разлагается.

Свою пищу сѣтчатка получаетъ отъ прилегающей снаружи къ пигментному слою

сосудистой оболочки, въ которой богато развѣтвляются кровеносные сосуды. У рыбъ и земноводныхъ сѣтчатка, кромѣ того, питается изъ сосудистаго сплетенія, вдающагося въ стекловидное тѣло, хотя это сплетеніе и не соприкасается съ ней непосредственно. Въ самую сѣтчатку кровеносные сосуды заходятъ только у млекопитающихъ, да и то не у всѣхъ: такъ, не содержитъ кровеносныхъ сосудовъ сѣтчатка ехидны (Echidna), броненосца (Armadillo), летучихъ собакъ (Pteropus) и нѣкоторыхъ другихъ. Кровеносные сосуды проникаютъ въ сѣтчатку со стороны стекловиднаго тѣла, прободая ее въ томъ мѣстѣ, гдѣ изъ нея выходитъ зрительный нервъ.

Часто часть сосудистой оболочки, прилегающая къ пигментному слою, путемъ отложенія въ ней блестящихъ кристалликовъ, превращается въ отражающую свѣтъ поверхность, называемую tapetum. На всемъ ея протяженіи клѣтки пигментнаго эпителія не содержатъ въ себѣ пигмента. Tapetum особенно часто встрѣчается у ночныхъ животныхъ, но не у всѣхъ и не у нихъ однихъ. Его мы находимъ также у рыбъ: у всѣхъ селахій и у многихъ костистыхъ, у водяныхъ и жвачныхъ млекопитающихъ, у лошади, у хищныхъ и полуобезьянъ. Относительно значенія его высказывались различныя мнѣнія. Оно отражаетъ свѣтовые лучи, падающіе на него, какъ вогнутое зеркало. Увеличиваютъ ли эти отраженные лучи раздраженіе палочекъ и колбочекъ и содѣйствуютъ этимъ большей яркости изображеній, или значеніе tapetum заключается въ чемъ-нибудь иномъ,—неизвѣстно.

Побочнымъ результатомъ дѣятельности отражательной перепонки является всѣмъ извѣстное свѣченіе глазъ у многихъ домашнихъ животныхъ, въ особенности у кошекъ. Глаза этихъ животныхъ, конечно, не являются самостоятельнымъ источникомъ свѣта; лучи, достигающіе tapetum, отражаются, хрусталикъ собираетъ ихъ, и они возвращаются почти по тому же направленію, по которому проникли въ глазъ. Поэтому, лучше всего наблюдать свѣченіе глазъ животныхъ, когда источникъ свѣта находится у насъ за спиной, и мы смотримъ въ темное пространство, откуда на насъ устремлены глаза животнаго; напримѣръ,—смотрѣть на глаза овецъ, стоя въ открытыхъ дверяхъ овчарни.

Назначеніе хрусталика, со строеніемъ котораго мы уже познакомились, — преломлять свѣтовые лучи, падающіе на его поверхность. Только у человѣка, обезьянъ и птицъ преломляетъ лучи свѣта сильнѣе хрусталика выпуклая роговица. Свѣтопреломляемость хрусталика у различныхъ животныхъ различна: у водяныхъ она сильнѣе, чѣмъ у живущихъ на сушѣ, такъ какъ коэффиціентъ свѣтопреломляемости любого вещества больше по отношенію къ воздуху, чѣмъ къ водѣ. Увеличеніе этого коэффиціента для хрусталика достигается путемъ измѣненія его формы или вещества. У водяныхъ животныхъ — у китообразныхъ и рыбъ—хрусталикъ шарообразный, и слагающія его ороговѣлыя волокна плотнѣе, слѣдовательно, сильнѣе преломляютъ свѣтовые лучи. У наземныхъ животныхъ хрусталикъ болѣе плоскій, продольная ось его значительно короче, чѣмъ діаметръ по экватору. По отношенію между осью и діаметромъ хрусталика можно судить о его формѣ и сравнивать хрусталики различныхъ животныхъ. У живущихъ въ водѣ позвоночныхъ діаметръ и ось хрусталика почти равной длины; отношеніе ихъ равно 1—1,14 у селахій, 1,03—1,12 у ластоногихъ, 1,05 у морской свиньи (Phocaena communis Less.). У земноводныхъ хрусталикъ болѣе плоскій, и отношеніе діаметра его къ оси равно приблизительно 1,2. У пресмыкающихся, птицъ и млекопитающихъ колебаніе этого отношенія болѣе значительно: у гекко, какъ ночного животнаго, глаза приспособлены къ воспріятію изображеній близкихъ предметовъ, и указанное отношеніе у него равно 1,12, у любящей-же яркій солнечный свѣтъ и отчетливо видящей отдаленные предметы стѣнной ящерицы оно равняется 1,51. Изъ птицъ у утки—наиболѣе выпуклый хрусталикъ (отношеніе тѣхъ же измѣреній равно 1,3), у ласточки—наиболѣе плоскій (отношеніе—1,85). У млекопитающихъ отношеніе діаметра къ оси хрусталика колеблется между 1,26 у овцы и 1,7 у человѣка. Какъ сказано, у человѣка, обезьянъ и большинства птицъ значительную часть работы, выполняемой у другихъ животныхъ исключительно хрусталикомъ, выполняетъ сильно выпуклая роговица.

Аккомодація глаза позвоночныхъ происходитъ различно. У рыбъ, земноводныхъ и

змѣй форма хрусталика не измѣняется, но измѣняется занимаемое имъ мѣсто; у пресмыкающихся (за исключеніемъ змѣй), птицъ и млекопитающихъ аккомодація совершается путемъ измѣненія кривизны хрусталика. Приходится ли глазу приспособляться къ болѣе далекимъ или болѣе близкимъ предметамъ, — зависитъ, конечно, отъ свойствъ его при ненапряженномъ зрѣніи. При спокойномъ состояніи глазъ ясно видятъ на близкомъ разстояніи лишь рыбы. У всѣхъ наземныхъ позвоночныхъ глаза устроены такъ, что они видятъ отдаленные предметы, а для полученія изображеній близкихъ предметовъ должны аккомодироваться.

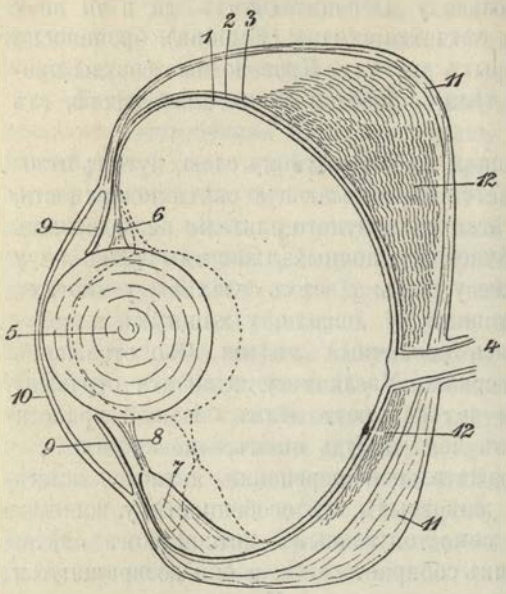


Рис. 427. **Вертикальный продольный разрѣзъ черезъ глазъ щуки.** *1*—сѣтчатка, *2*—пигментный эпителій, *3*—сосудистая оболочка, *4*—зрительный нервъ, *5*—хрусталикъ, *6*—связка, на которой онъ подвѣшенъ, *7*—мышца, оттягивающая хрусталикъ, *8*—ея сухожиліе, *9*—радужина, *10*—роговица, *11*—склеротика, *12*—т. наз. хоріоидальная железа. Положеніе линзы, ея связки и оттягивающей мышцы въ напряженномъ (аккомодированномъ) глазу намѣчено пунктиромъ.

Свойство глазъ рыбъ ясно видѣть близкіе предметы находится въ зависимости отъ среды, въ которой живутъ эти животныя: вода прозрачна лишь на небольшое разстояніе, и рыбы не могутъ видѣть отдаленныхъ предметовъ,—ни враговъ, ни добычи. У нихъ пучекъ параллельныхъ лучей, послѣ преломленія въ хрусталикѣ, пересѣкается въ точкѣ, лежащей впереди сѣтчатки. Поэтому, аккомодація состоитъ въ уменьшеніи разстоянія между хрусталикомъ и сѣтчаткой. Приспособленіе, съ помощью котораго совершается это, очень просто (рис. 427): хрусталикъ здѣсь не окруженъ рѣсничнымъ тѣломъ со всѣхъ сторонъ, какъ у другихъ позвоночныхъ, но подвѣшенъ сверху на простой крѣпкой связкѣ (*6*), а снизу соединенъ съ сухожиліемъ особой мышцы, *(7)* лежащей вдоль сросшейся щели на нижней сторонѣ глазного бокальчика (musculus retractor lentis, прежде называемый campanula Halleri). При сокращеніи этой мышцы хрусталикъ нѣсколько отодвигается внутрь глаза и притягивается въ сторону виска (рис. 428). У акулъ есть лишь рудиментъ этой мышцы, и глаза ихъ не могутъ аккомодироваться. Изъ костистыхъ рыбъ однѣ обладаютъ большою способностью къ аккомодаціи, другія—очень малой. Всего меньше разница между спокойнымъ состояніемъ глаза и крайнимъ напряженіемъ его при аккомодаціи у быстро плавающихъ рыбъ открытаго моря; зато аккомодація глазъ ихъ происходитъ очень быстро, какъ этого требуетъ постоянная и быстрая смѣна окружающихъ предметовъ во время движенія животнаго. У медленно двигающихся, подкарауливающихъ свою добычу рыбъ морского дна: морского чорта (Lophius), камбалы, звѣздочета (Uranoscopus), способность къ аккомодаціи гораздо больше, но сама аккомодація совершается медленнѣе.

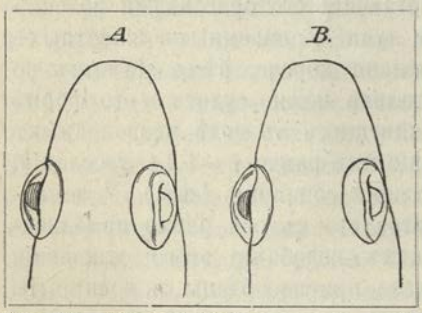


Рис. 428. **Аккомодація у морского окуня (Serranus):** лѣвый глазъ на фиг. *A*—въ покоѣ, на фиг. *B*—въ напряженіи (аккомодаціи), вызванномъ гольваническимъ раздраженіемъ. По Т. Беру.

У наземныхъ животныхъ глаза напрягаются (аккомодируютъ) при разсматриваніи близкихъ предметовъ. У земноводныхъ и змѣй при аккомодаціи увеличивается разстояніе между хрусталикомъ и сѣтчаткой. Въ глазахъ земноводныхъ на дорзальной и вентральной сторонахъ рѣсничнаго тѣла лежитъ мускулъ, который, сокращаясь, притягиваетъ хрусталикъ къ роговицѣ (musculus ptotractor lentis). У змѣй, вѣроятно, вслѣдствіе сокращенія

мышцы, кольцеобразно охватывающей глазъ, увеличивается давленіе внутри глаза, и хрусталикъ, какъ наиболѣе подвижная часть глаза, подается впередъ. У тритоновъ и жабъ аккомодація очень слаба, у лягушекъ она совершенно незамѣтна. Поэтому въ водѣ ихъ глаза не могутъ служить органами образнаго зрѣнія; но въ водѣ лягушки и не охотятся, а лишь спасаются отъ опасности. У всѣхъ пресмыкающихся, кромѣ змѣй, у птицъ и млекопитающихъ аккомодація совершается посредствомъ измѣненія кривизны хрусталика. Такъ какъ глаза ихъ приспособлены для видѣнія отдаленныхъ предметовъ, то аккомодація состоитъ въ увеличеніи выпуклости хрусталика. А это происходитъ слѣдующимъ образомъ: при спокойномъ состояніи глаза связки, соединяющія рѣсничное тѣло съ сумочкою хрусталика, натянуты, и сумочка давитъ на хрусталикъ; вслѣдствіе этого онъ становится болѣе плоскимъ; если же это давленіе прекращается, то хрусталикъ, благодаря собственной упругости, дѣлается болѣе выпуклымъ (рис. 429). При сокращеніи кольцеобразной рѣсничной мышцы уменьшается отверстіе въ рѣсничномъ тѣлѣ, и поэтому напряженіе связокъ, соединяющихъ его съ сумкою хрусталика, ослабѣваетъ. Въ то же время отъ сокращенія радіально расположенныхъ мышечныхъ волоконъ рѣсничное тѣло нѣсколько подвигается впередъ, къ роговицѣ.

Мышца, отъ сокращенія которой зависитъ аккомодація глаза, у пресмыкающихся и птицъ состоитъ изъ поперечно-полосатыхъ волоконъ, а у млекопитающихъ—изъ гладкихъ. Поэтому, у первыхъ она сокращается быстрѣе и сильнѣе. Но разъ мышца сильнѣе работаетъ, то необходима и болѣе прочная опора для нея; таковую даетъ ей костяное кольцо въ склеротикѣ, на границѣ съ роговицей. У многихъ пресмыкающихся оно состоитъ изъ вѣнчика несоединенныхъ между собою костяныхъ пластинокъ, у птицъ оно цѣльное. У змѣй и крокодиловъ нѣтъ ни рѣсничной мышцы, ни костяного кольца въ склеротикѣ.

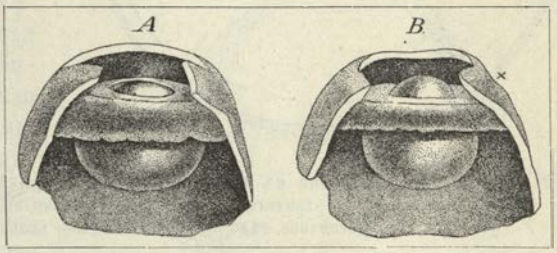


Рис. 429. Глазъ болотной черепахи (Emys orbicularia L.) во время покоя (*A*) и во время аккомодаціи (*B*). Чтобы обнаружить перемѣну въ положеніи хрусталика, часть стѣнки глаза вырѣзана; въ *B* въ мѣстѣ, обозначенномъ ×, замѣтно втягиваніе, благодаря сокращенію мышцы рѣсничнаго тѣла. По Т. Беру.

Глаза водяныхъ черепахъ отличаются исключительною способностью къ аккомодаціи: когда животное находится на сушѣ, глаза его приспособлены къ видѣнію отдаленныхъ предметовъ, въ водѣ же они видятъ на самомъ близкомъ разстояніи. Значительна аккомодація также у глазъ нѣкоторыхъ ящерицъ и, въ особенности, птицъ. Изъ млекопитающихъ лишь у человѣка и обезьянъ глаза способны къ болѣе значительной аккомодаціи. Это можно, пожалуй, объяснить особымъ развитіемъ у нихъ переднихъ конечностей; съ помощью нихъ они хватаютъ предметы, напримѣръ, куски пищи, и, чтобы лучше разсмотрѣть ихъ, подносятъ близко къ глазамъ, такъ какъ тогда на сѣтчаткѣ получается изображеніе большей величины. У другихъ млекопитающихъ при оріентировкѣ среди окружающихъ предметовъ играетъ большую роль обоняніе; у обезьянъ же и человѣка это чувство развито очень слабо. У собакъ и кошекъ аккомодація глазъ слаба, у кролика она совершенно отсутствуетъ. Для большинства млекопитающихъ имѣетъ большое значеніе движеніе предметовъ, форму же предметовъ они различаютъ гораздо хуже, чѣмъ человѣкъ или птица, такъ какъ на сѣтчаткѣ ихъ нѣтъ центральной ямки. Кошка, напр., бросается на добычу, лишь когда та движется; лань не замѣчаетъ спокойно стоящаго человѣка не съ подвѣтренной стороны, если цвѣтъ его платья не отличается рѣзко отъ цвѣта окружающихъ предметовъ; бѣлка нерѣдко очень близко подходитъ къ неподвижно стоящему человѣку; съ птицами это случается гораздо рѣже. Слѣдуетъ отмѣтить, что способность къ аккомодаціи совпадаетъ съ болѣе сложнымъ строеніемъ сѣтчатки. У млекопитающихъ хорошо аккомодируютъ лишь глаза приматовъ, и только у нихъ на сѣтчаткѣ есть желтое пятно. У птицъ и пресмыкающихся способность къ аккомодаціи и центральная ямка свойственны всѣмъ.

Способность хрусталика измѣнять форму у пресмыкающихся (за исключеніемъ змѣй) и у птицъ зависитъ также отъ особаго устройства его, съ чѣмъ мы не встрѣчаемся у другихъ животныхъ. По обѣимъ сторонамъ экватора хрусталика клѣтки эпителія очень высоки (рис. 430); особенно высоки онѣ у тѣхъ видовъ, у которыхъ аккомодація совершается быстрѣе: у хамелеона, слѣдящаго своими чрезвычайно подвижными глазами за быстро-

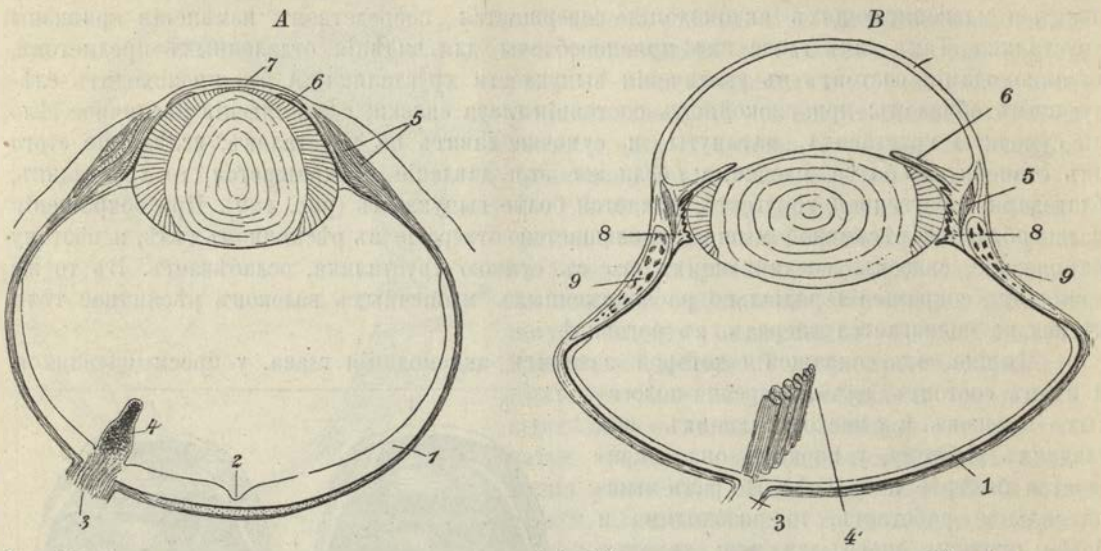


Рис. 430. Глазъ хамелеона въ горизонтальномъ разрѣзѣ (*A*) и совы—въ вертикальномъ (*B*). *1*—сѣтчатка, *2*—ямка въ сѣтчаткѣ, *3*—зрительный нервъ, *4*—колбовидный отростокъ. *4'*—вѣеръ, *5*—рѣсничная мышца, *6*—iris, *7*—роговица, *8*—рѣсничное тѣло, *9*—окостенѣвшее кольце склеротики. *A* по Г. Мюллеру, *B* по Францу.

летящей добычѣ, или у быстро летающихъ птицъ, положеніе которыхъ по отношенію къ окружающимъ предметамъ мѣняется съ большою скоростью. У голубя, городской ласточки и стрижа (рис. 431) высоты эпителіальныхъ клѣтокъ на экваторѣ хрусталика относятся, какъ 16 : 13 : 40, а отношеніе быстроты ихъ полета выражается числами—20 : 60 : 80. Очевидно, эпителій по экватору хрусталика мѣняетъ свою форму быстрѣе, чѣмъ остальная часть хрусталика, и тѣмъ способствуетъ болѣе быстрой аккомодаціи глаза.

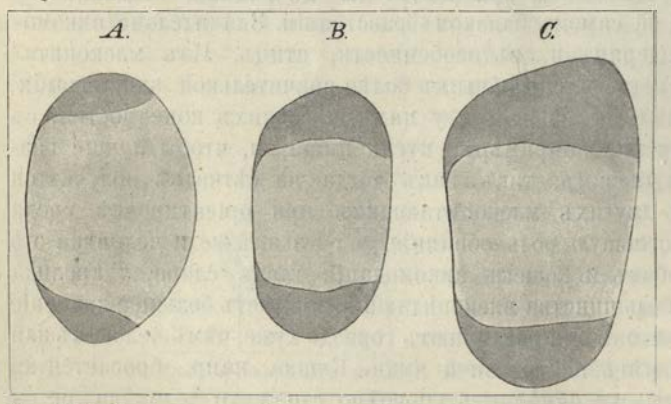


Рис. 431. Хрусталикъ птицъ съ его кольцевымъ валикомъ, разрѣзанный по оси; *A* домашняго голубя, *B* городской ласточки, *C* стрижа. По К. Раблю.

Теперь остановимся немного на нѣкоторыхъ аномаліяхъ человѣческаго зрѣнія (рис. 432). Если длина глазного яблока слишкомъ велика, то параллельные лучи свѣта пересѣкаются впереди палочекъ и колбочекъ. Такой глазъ является приспособленнымъ къ разсматриванію близкихъ предметовъ и при придвиганіи ихъ еще ближе можетъ видѣть ихъ, аккомодируя, очень отчетливо. Наоборотъ, ясное зрѣніе на большое разстояніе возможно для него лишь съ помощью искусственнаго приспособленія, а именно съ помощью разсѣивающихъ свѣтъ стеколъ. Такое стекло дѣлаетъ параллельные лучи расходящимися, и поэтому точка пересѣченія ихъ позади хрусталика отодвигается назадъ. Описанное свойство глазъ называется близорукостью (myopia). Если, напротивъ, глазное яблоко слишкомъ коротко, то параллельные лучи пересѣкаются позади воспринимающихъ элементовъ сѣтчатки, и для

яснаго видѣнія отдаленныхъ предметовъ глазъ долженъ аккомодировать, т. е. его хрусталикъ долженъ дѣлаться болѣе выпуклымъ. Это свойство глаза называется дальнозоркостью (hypermetropia). Въ дальнозоркихъ глазахъ отчетливое изображеніе близкихъ предметовъ получается лишь при помощи собирающихъ свѣтъ стеколъ. Иныя отношенія представляетъ старческая дальнозоркость (presbyopia), развивающаяся у людей въ возрастѣ отъ 45—50 лѣтъ. Хрусталикъ съ годами теряетъ упругость и при сокращеніи рѣсничной мышцы начинаетъ мѣнять свою форму лишь въ самой незначительной степени. Поэтому, способность глаза къ аккомодаціи постепенно ослабѣваетъ, и ее приходится усиливать тѣмъ же искусственнымъ средствомъ: собирательнымъ стекломъ.

При оттягиваніи хрусталика въ глазахъ рыбъ назадъ или при измѣненіи его кривизны при аккомодаціи у Sauropsida и млекопитающихъ—хрусталикъ давитъ на стекловидное тѣло. Послѣднее, однако,—не сжимаемо, и аккомодація глаза была бы невозможной, если бы въ глазахъ всѣхъ этихъ животныхъ не было особаго приспособленія для уничтоженія внутренняго давленія глаза. Оно состоитъ изъ органа, находящагося внутри глаза, съ многочисленными, поверхностно расположенными кровеносными сосудами, изъ которыхъ кровь легко выгоняется при давленіи на нихъ. У рыбъ на мѣстѣ срощенія краевъ вентральной зародышевой щели лежитъ богатая кровеносными сосудами складка соединительной ткани. У многихъ пресмыкающихся, въ особенности у ящерицъ, недалеко отъ входа въ глазъ зрительнаго нерва, вдается въ стекловидное тѣло богатый кровеносными сосудами сосочекъ (рис. 430, A, *4*). У птицъ, глаза которыхъ аккомодируютъ сильнѣе, въ томъ же мѣстѣ находится такъ называемый вѣеръ (рис. 430, B, *4'*). Онъ напоминаетъ собою кусокъ гофрированнаго желѣза; на увеличенной такимъ образомъ поверхности его помѣщается очень много кровеносныхъ сосудовъ. Серповидный отростокъ у рыбъ, сосочекъ или колбообразная складка у пресмыкающихся и вѣеръ у Sauropsida—окрашены пигментомъ въ темный цвѣтъ во избѣжаніе отраженія свѣта отъ ихъ поверхности. У млекопитающихъ на поверхности рѣсничнаго тѣла, обращенной къ стекловидному тѣлу, расположены по радіусамъ богатыя кровеносными сосудами складки; онѣ также служатъ для регулированія внутренняго давленія глаза.

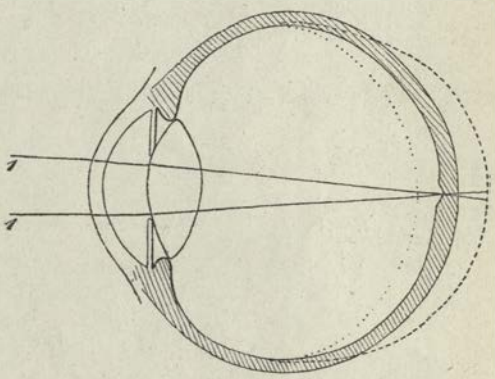


Рис. 432. **Продольный разрѣзъ черезъ нормальное глазное яблоко человѣка съ обозначеніемъ на немъ положенія задней стѣнки глаза при дальнозоркости (. . . .) и близорукости (- - - -). Схема.** *1*—параллельные лучи, падающіе на глазъ.

Для яснаго зрѣнія необходимо, чтобы въ глазъ проникало опредѣленное количество лучей свѣта. Доступъ въ глазъ свѣтовыхъ лучей регулируется мышцами, заложенными въ радужной оболочкѣ: одна изъ нихъ – кольцеобразная, и отъ сокращенія ея зрачекъ съуживается; волокна другой мышцы, расширяющей зрачекъ, идутъ по радіусамъ радужины. Радужная оболочка болѣе подвижна у тѣхъ животныхъ, глаза которыхъ подвергаются частымъ и рѣзкимъ перемѣнамъ освѣщенія. Глаза костистыхъ рыбъ, живущихъ на большой глубинѣ, совершенно лишены радужницы; у рыбъ, глаза которыхъ обращены вверхъ: у ската, камбалы, звѣздочета (Uranoscopus), зрачекъ можетъ сильно съуживаться; у селяхій (рис. 434), у рыбъ, живущихъ на глубинѣ, какъ у химеры,—большой круглый зрачекъ (C) и са слабой мускулатурой радужница; у дневныхъ селяхій (Mustelus) зрачекъ (B) круглый, не очень большой, у ночныхъ-же, какъ у Scyllium или электрическаго ската (Torpedo),—узкій, имѣющій видъ щели (A). Вообще, многія ночныя позвоночныя имѣютъ щелевидный зрачекъ, черезъ который ослѣпляющій ихъ дневной свѣтъ почти не проникаетъ внутрь глаза. Таковъ зрачекъ у гекконовъ (рис. 433), крокодиловъ, гадюки, затѣмъ у кошки, рыси, лисицы, гіены, ластоногихъ и нѣкоторыхъ полуобезьянъ (но, напр., не у совъ).

Въ глазахъ наземныхъ позвоночныхъ свѣтовые лучи преломляются не только хрусталикомъ, но и роговицей, притомъ тѣмъ сильнѣе, чѣмъ болѣе она выпукла. Кривизна ея у этихъ животныхъ очень правильна. Если же кривизна ея въ горизонтальномъ и вертикальномъ направленіи—не одинакова, то въ глазу получается искаженное изображеніе предметовъ. Такая неправильность роговицы называется астигматизмомъ. У водяныхъ животныхъ роль роговицы, какъ органа, преломляющаго свѣтовые лучи, ничтожна, такъ какъ ея коэффиціентъ свѣтопреломляемости лишь очень немногимъ больше коэффиціента воды. Поэтому у водяныхъ животныхъ форма роговицы часто бываетъ неправильною; у костистыхъ рыбъ «она такъ невыработана, какъ невидимыя для зрителя части статуй на греческихъ барельефахъ». У ластоногихъ астигматизмъ роговицы выраженъ очень сильно, у китообразныхъ,—часто довольно значительно. Но дѣятельность глаза не терпитъ отъ этого никакого ущерба.

Рис. 433. Гекконъ (Tarentola mauritanica L.).

Большое значеніе имѣетъ также расположеніе глазъ. Если они обращены въ разныя стороны, то ихъ поля зрѣнія не соприкасаются; если же оба глаза направлены впередъ, то поле зрѣнія у нихъ общее. Между этими двумя предѣлами возможенъ цѣлый рядъ переходовъ, когда большая или меньшая часть полей зрѣнія является общей для обоихъ глазъ. Когда глаза сильно разставлены, все поле зрѣнія очень обширно; съ уменьшеніемъ расхожденія глазныхъ осей поле зрѣнія уменьшается. Но при совпаденіи полей зрѣнія глазъ животное получаетъ другое важное преимущество, а именно – зрѣніе въ трехъ измѣреніяхъ. Изображеніе предмета въ правомъ глазу нѣсколько разнится отъ изображенія его въ лѣвомъ; напримѣръ, если на продолженіи срединной плоскости нашего тѣла помѣстить клинъ, обращенный къ намъ остріемъ, то правый глазъ видитъ лишь правую его поверхность, а лѣвый—лѣвую, оба же вмѣстѣ видятъ весь клинъ. Различіе изображеній въ каждомъ глазу увеличивается по мѣрѣ приближенія къ намъ предмета. Изъ сравненія получаемыхъ изображеній—сознаніе въ этомъ не принимаетъ никакого участія — возни-

Хамелеоны. Сверху Chamaeleon fischeri Rchw., — вверху самецъ, глубже самка; снизу Rampholeon brevicaudatus Mtsch.; оба вида — изъ Африки.

каетъ представленіе о глубинѣ, которое служитъ основаніемъ глазомѣра, т. е. умѣнія опредѣлять разстояніе и величину предметовъ. Изъ млекопитающихъ, кромѣ человѣка и обезьянъ, у которыхъ оси глазъ параллельны, бинокулярное зрѣніе мы встрѣчаемъ еще у кошачьихъ; они прыгаютъ на добычу, слѣдовательно, имъ приходится съ помощью глазъ оцѣнивать отдѣляющее ихъ отъ нея разстояніе. У льва оси глазъ образуютъ уголъ приблизительно въ 10°, у кошки отъ 14 — 18°. У собаки оси глазъ расходятся гораздо больше:—на 30—50°. Для такихъ животныхъ, у которыхъ единственной защитой является быстрый бѣгъ, выгодно имѣть возможно большее поле зрѣнія, поэтому у нихъ расхожденіе глазныхъ осей еще больше; о оленя онѣ образуютъ уголъ болѣе, чѣмъ въ 100°, у жираффы—въ 140°, у зайца—170°. У птицъ нерѣдко поля зрѣнія обоихъ глазъ отчасти совпадаютъ; онѣ такъ ловко избѣгаютъ препятствій при быстромъ полетѣ въ лѣсной чащѣ, такъ проворно проскальзываютъ на лету черезъ узкія отверстія (напримѣръ, ласточка), что, несомнѣнно, онѣ обладаютъ прекраснымъ глазомѣромъ.

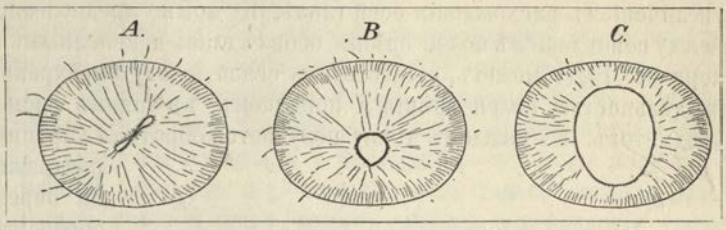


Рис 434. **Схема радужницы ночныхъ селяхій (*A*), дневныхъ (*B*) и глубоководныхъ (*C*).** По Францу.

Поле зрѣнія можетъ увеличиваться путемъ движенія глазного яблока въ глазной впадинѣ. Другимъ результатомъ этого движенія является способность фиксировать предметъ, т. е. переносить его изображеніе въ глазу на опредѣленное мѣсто сѣтчатки. Глазное яблоко приводится въ движеніе мышцами; одинъ конецъ каждой изъ нихъ прикрѣпленъ къ костямъ глазницы, другой—къ наружной поверхности глаза. Мышцъ этихъ бываетъ не менѣе шести: четыре, такъ называемыхъ, прямыхъ и двѣ—косыхъ. Расположеніе ихъ легко видѣть на рис. 435. У многихъ млекопитающихъ, пресмыкающихся и земноводныхъ къ нимъ присоединяется еще седьмая мышца — втягивающая глазъ; она воронкообразно охватываетъ зрительный нервъ. Глазныя мышцы у млекопитающихъ развиты гораздо сильнѣе, чѣмъ у остальныхъ позвоночныхъ. Возможность чувствовать движенія глазного яблока составляетъ, послѣ бинокулярнаго зрѣнія, другое преимущество при оріентировкѣ животнаго съ помощью глазъ. Поэтому, въ глазныхъ мышцахъ, кромѣ окончаній двигательныхъ нервовъ, находятся многочисленныя окончанія чувствительныхъ, которыя и даютъ возможность опредѣлять величину движеній глазного яблока.

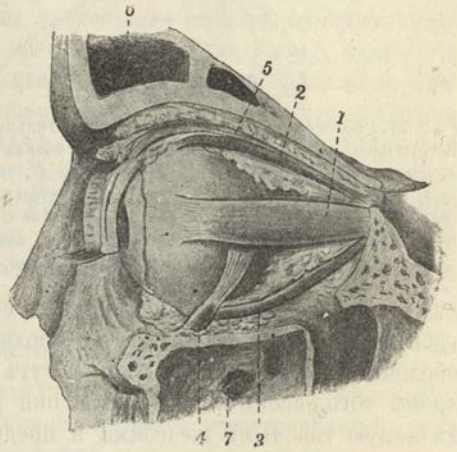


Рис. 435. **Глазныя мышцы человѣка.** Лѣвый глазъ, отпрепарированный съ лѣвой стороны; слезная железа и нижнее вѣко удалены. *1, 2* и *3*—боковая, верхняя и нижняя прямыя мышцы, *4*—нижняя косая мышца, *5*—подниматель верхняго вѣка, *6*—лобная пазуха, *7*—пазуха въ верхнечелюстной кости. По Шпальтегольцу.

Если глаза лежатъ по бокамъ головы, то движенія одного глаза совершаются независимо отъ другого. Это легко замѣтить, наблюдая хамелеона, выпуклые глаза котораго необыкновенно подвижны (таблица 14). Если же поля зрѣній обоихъ глазъ совершенно покрываютъ другъ друга, какъ у человѣка и обезьянъ, то движенія глазъ координированы и изображеніе какого-нибудь внѣшняго предмета получается въ обоихъ глазахъ на соотвѣтственномъ мѣстѣ сѣтчатки.

Зрительный нервъ лежитъ въ прочномъ соединительно-тканномъ влагалищѣ, соединенномъ со склеротикой глаза; оно предохраняетъ нервъ отъ разрывовъ, что могло бы случиться при быстромъ вращеніи глазного яблока. Зрительные нервы обоихъ глазъ, не

достигая мозга, перекрещиваются, причемъ у рыбъ, земноводныхъ и Sauropsida перекрещиваются всѣ волокна, у млекопитающихъ же перекрещиваніе неполное—только часть волоконъ, идущихъ, напримѣръ, отъ праваго глаза, переходитъ къ лѣвому мозговому полушарію, другая часть ихъ идетъ къ правому. У обезьянъ число тѣхъ и другихъ волоконъ одинаково; у кошки число перекрещивающихся относится къ числу не перекрещивающихся, какъ 4 : 3, у кролика очень немного волоконъ не перекрещивается. Конечно, сообщенныхъ фактовъ слишкомъ недостаточно для того, чтобы на основаніи ихъ съ увѣренностью дѣлать какіе-либо выводы. Но, такъ какъ число перекрещивающихся волоконъ уменьшается съ увеличеніемъ расхожденія осей глазъ, то можно предположить, что существуетъ зависимость между совпаденіемъ полей зрѣнія обоихъ глазъ и неполнымъ перекрещиваніемъ зрительныхъ нервовъ. Быть можетъ, существуетъ связь между перекрещиваніемъ зрительныхъ нервовъ, раздѣльностью полей зрѣнія и порядкомъ, въ какомъ располагаются въ глазу изображенія предметовъ. Въ каждомъ глазу получается обратная картина всего поля зрѣнія; частичныя раздраженія отдѣльныхъ частей сѣтчатки передаются въ мозгъ, извѣстнымъ образомъ расположенныя въ пространствѣ. Если бы зрительные нервы неперекрещивались, то, вѣроятно, раздраженія, исходящія изъ неприлегающихъ одна къ другой частей поля зрѣнія, въ мозгу граничили бы другъ съ другомъ. Вслѣдствіе же перекрещиванія зрительныхъ нервовъ, взаимное размѣщеніе раздраженій въ центральномъ центрѣ вполнѣ соотвѣтствуетъ расположенію вызвавшихъ ихъ внѣшнихъ предметовъ (рис. 436). Вполнѣ возможно, что такое же значеніе имѣетъ у головоногихъ перекрещиваніе нервныхъ нитей послѣ выхода ихъ изъ сѣтчатки и до вхожденія въ зрительный нервный узелъ.

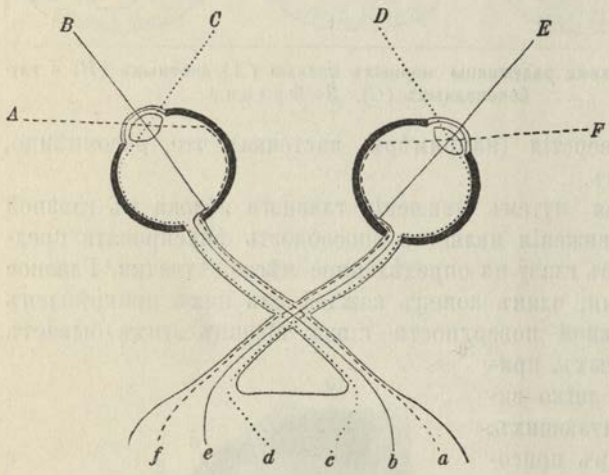


Рис. 436. **Схема дѣйствія перекрёста зрительныхъ нервовъ.** Возбужденія, вызываемыя въ сѣтчаткахъ обоихъ глазъ изображеніями свѣтящихся точекъ *A B C D E F*, доходятъ, благодаря перекресту нервныхъ волоконъ, до зрительнаго центра въ томъ расположеніи, какое имѣли свѣтящіяся точки *a b c d e f*;— *a* и *f* остаются наиболѣе удаленными другъ отъ друга, *c* и *d*—наиболѣе сближенными точками.

Наконецъ, остается сказать нѣсколько словъ объ органахъ защиты глазъ позвоночныхъ; таковыми являются вѣки и глазныя железы. Вѣки—это подвижныя складки кожи, прилегающія сверху и снизу къ наружной поверхности глазного яблока. Внутреннюю поверхность вѣкъ отъ свободнаго края ихъ до роговицы выстилаетъ соединительная оболочка (конъюнктива). Вѣки могутъ закрывать глазъ и не допускать къ нему лучей свѣта, кромѣ того, своимъ движеніемъ они распредѣляютъ по поверхности глаза жидкость, выдѣляемую глазными железами и предохраняющую роговицу отъ высыханія, помутнѣнія и образованія трещинъ. Наконецъ, они защищаютъ глазъ отъ механическихъ и химическихъ раздраженій. У рыбъ и у низшихъ земноводныхъ, живущихъ въ водѣ, отпадаетъ очень важная функція вѣкъ, а именно: смачиваніе роговицы; поэтому у нихъ вѣки часто совершенно отсутствуютъ. Среди рыбъ только глаза нѣкоторыхъ акуловыхъ снабжены вѣками. У высшихъ земноводныхъ, Sauropsida и млекопитающихъ, всегда есть вѣки. У лягушекъ верхнее вѣко неподвижно, а нижнее можетъ закрывать глазъ. У Sauropsida и млекопитающихъ есть еще третье вѣко, такъ называемая, мигательная перепонка; это—просвѣчивающая складка конъюнктивы, которая, благодаря дѣйствію особыхъ мышцъ, можетъ надвигаться на глазное яблоко отъ внутренняго, носового угла глазной щели (рис. 374). У змѣй нижнее и верхнее вѣки прозрачны и срощены свободными краями, образуя, такъ называемыя, очки. У птицъ—верхнее вѣко лишь немного опускается, нижнее же болѣе подвижно; у млекопитающихъ—наоборотъ. Sauropsida обладаютъ всегда хорошо

развитой мигательной перепонкой; она обыкновенно своимъ движеніемъ производитъ смачиваніе роговицы. У млекопитающихъ мигательная перепонка въ большинствѣ случаевъ рудиментарна; только у копытныхъ, да у трубкозуба (Orycteropus) она можетъ закрывать весь глазъ; у свиней она даже нѣсколько больше; у всѣхъ же остальныхъ млекопитающихъ отъ нея остался лишь рудиментъ. У этихъ животныхъ функція мигательной перепонки—смачиваніе роговицы—переходитъ къ верхнему вѣку. У нихъ на краяхъ обоихъ вѣкъ открываются, такъ называемыя, мейбоміевы железы, которыя выдѣляютъ жировое вещество, не пропускающее слезъ изъ-подъ вѣкъ.

Протоки глазныхъ железъ открываются подъ вѣками: въ переднемъ (носовомъ) углу глазной щели—протоки гардеровой железы и железы мигательной перепонки, а въ заднемъ (височномъ) углу глаза—слезной. Выдѣленія первыхъ железъ жировыя, болѣе слизистыя, слезная же железа выдѣляетъ водянистый соленой растворъ. У рыбъ совсѣмъ нѣтъ глазныхъ железъ, у лягушки есть только гардеровы железы, а у Sauropsida—всѣ роды железъ. Изъ млекопитающихъ у летучихъ мышей, обезьянъ и у человѣка есть только слезныя железы; у китообразныхъ въ обоихъ углахъ глазной щели лежатъ железы, выдѣляющія жировое вещество, очевидно, для защиты наружнаго покрова глазного яблока отъ разъѣдающаго дѣйствія морской воды.—Лишнее или уже использованное выдѣленіе глазныхъ железъ черезъ слезный каналъ поступаетъ въ носовую полость.

У нѣкоторыхъ позвоночныхъ есть еще третій, непарный, теменной глазъ. Органъ этотъ, какъ и парные глаза, возникъ изъ выпячивающейся наружу стѣнки мозгового пузыря, а именно — дорзальной стѣнки первичнаго передняго пузыря. Начало развитія теменного глаза можно видѣть у всѣхъ позвоночныхъ, но лишь у очень немногихъ этотъ органъ сохранился, какъ функціонирующій. Въ громадномъ большинствѣ случаевъ онъ редуцировался и образуетъ, такъ называемую, шишковидную железу. Органомъ зрѣнія онъ, повидимому, служитъ у миногъ (Petromyzon). Проксимальная (обращенная къ тѣлу) стѣнка его здѣсь пигментирована; въ ней заложены зрительныя клѣтки, оканчивающіяся палочками, которыя выдаются изъ пигмента; хрусталика нѣтъ. Повидимому, также у нѣкоторыхъ ящерицъ шишковидная железа не потеряла еще способности функціонировать, какъ органъ зрѣнія. Утолщенная дистальная (обращенная наружу) стѣнка пузыря играетъ роль хрусталика, проксимальная—образуетъ сѣтчатку. Теменной глазъ лежитъ здѣсь непосредственно подъ отверстіемъ или въ самомъ отверстіи черепной крышки (foramen parietale), а расположенныя надъ нимъ чешуйки просвѣчиваютъ. На черепахъ вымершихъ пресмыкающихся и лабиринтодонтовъ, ископаемыхъ земноводныхъ изъ тріасовыхъ отложеній, есть теменное отверстіе; отсюда мы можемъ заключить, что и у нихъ теменной глазъ служилъ органомъ зрѣнія.

д) Органы зрѣнія членистоногихъ.

Бокаловидные органы зрѣнія, снабженые хрусталикомъ, параллельно съ увеличеніемъ ихъ размѣровъ и возникновеніемъ различныхъ вспомогательныхъ приспособленій, совершенствуются и превращаются, наконецъ, въ чрезвычайно сложные глаза головоногихъ и позвоночныхъ. Изъ того же бокаловиднаго органа зрѣнія произошли глаза членистоногихъ, но развитіе ихъ шло по иному пути. Высокое совершенство зрѣнія членистоногихъ достигается увеличеніемъ числа глазныхъ бокальчиковъ. Единичные бокальчатые органы зрѣнія съ хрусталикомъ—простые глазки—нерѣдко встрѣчаются у членистоногихъ. На головогруди у паукообразныхъ помѣщается одна или нѣсколько паръ такихъ простыхъ глазковъ; у личинокъ насѣкомыхъ они сидятъ въ небольшомъ числѣ по бокамъ головы; у большинства многоножекъ глазки болѣе многочисленны и образуютъ скопленія, которыя у одного вида Scutigera, превращаются уже въ сложные глаза. Такимъ же образомъ, т. е. черезъ сближеніе отдѣльныхъ простыхъ глазковъ, возникли сложные глаза большинства ракообразныхъ и безчисленнаго множества насѣкомыхъ.

Простые глазки членистоногихъ бываютъ самой разнообразной формы. Общимъ для всѣхъ нихъ—исключенія очень немногочисленны—является образованіе двояковы-

пуклаго хрусталика изъ прикрывающей глазъ кутикулы. Происхожденіе ихъ сѣтчатки двоякое: или она является простымъ видоизмѣненіемъ прилегающаго къ хрусталику участка эпидермиса, или на мѣстѣ будущаго глаза происходитъ путемъ впячиванія съ боку двухъ или трехъ-слойная складка эпидермиса; тогда изъ верхняго слоя возникаетъ хрусталикъ, а второй превращается въ сѣтчатку. Первымъ изъ описанныхъ способовъ возникаютъ глазки у многоножекъ, насѣкомыхъ (рис. 437), водяныхъ клещей и, такъ называемые, добавочные глаза скорпіона; вторымъ—только нѣкоторые глазки паукообразныхъ (рис. 438). Типичнымъ простымъ глазкомъ является глазокъ личинки плавунца (рис. 415); въ немъ отчетливо видно происхожденіе зрительныхъ клѣтокъ изъ эпидермиса. Здѣсь зрительныя клѣтки лежатъ на днѣ узкаго углубленія, а краевыя клѣтки углубленія сталкиваются надъ ними такъ плотно, что образуютъ сплошной слой, изъ котораго возникаетъ хрусталикъ (чечевица). Такъ же построены простые глазки мно-

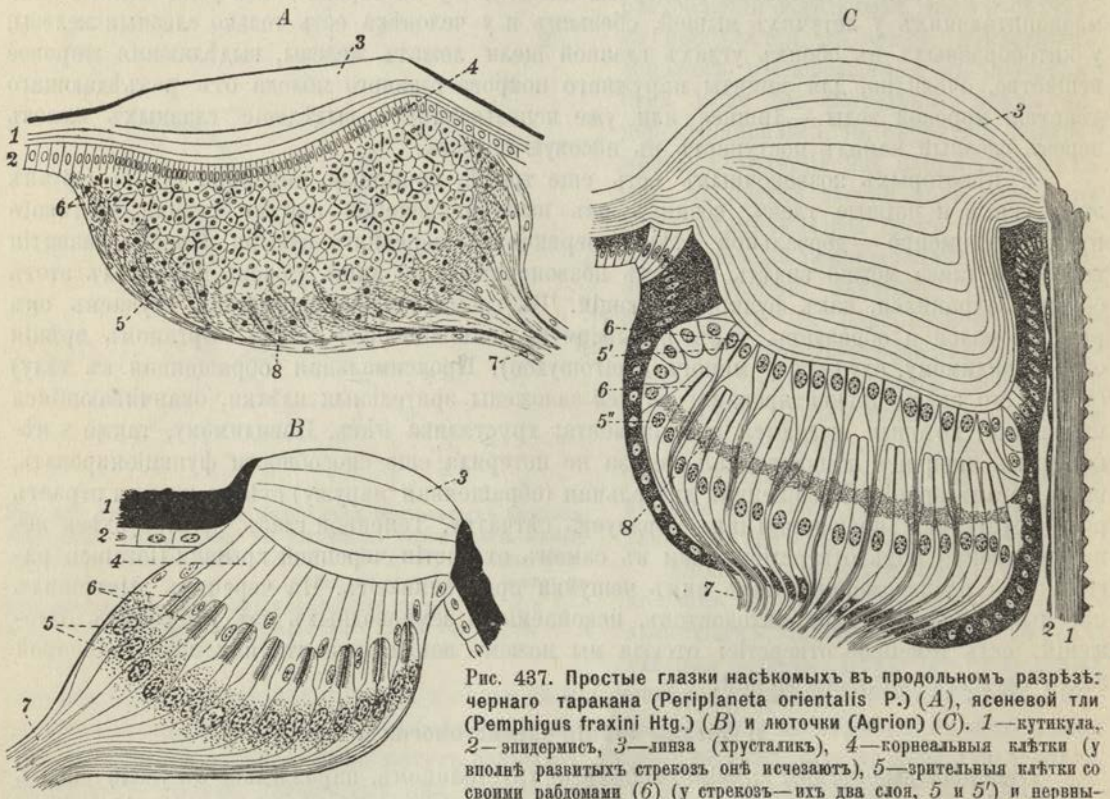


Рис. 437. Простые глазки насѣкомыхъ въ продольномъ разрѣзѣ: чернаго таракана (Periplaneta orientalis P.) (*A*), ясеневой тли (Pemphigus fraxini Htg.) (*B*) и люточки (Agrion) (*C*). *1*—кутикула, *2*—эпидермисъ, *3*—линза (хрусталикъ), *4*—корнеальныя клѣтки (у вполнѣ развитыхъ стрекозъ онѣ исчезаютъ), *5*—зрительныя клѣтки со своими рабдомами (*6*) (у стрекозъ—ихъ два слоя, *5* и *5'*) и нервными отростками (*7*), *8*—tapetum. *A* и *B* По Линку

гоножекъ. Въ глазкахъ взрослыхъ насѣкомыхъ и нѣкоторыхъ личинокъ ихъ зрительныя клѣтки ушли подъ эпидермисъ; онѣ или вдаются въ него своими свободными концами (рис. 437, B), или лежатъ совершенно подъ нимъ (рис. 416). Въ послѣднемъ случаѣ сѣтчатка лежитъ цѣликомъ подъ слоемъ клѣтокъ, выдѣляющихъ линзу (хрусталикъ), какъ въ глазахъ паукообразныхъ, хотя у нихъ составныя части глазка возникли инымъ путемъ.—Распредѣленіе пигмента въ глазкахъ также бываетъ различнымъ: онъ заключается или въ самихъ зрительныхъ клѣткахъ, или въ клѣткахъ соединительной ткани, облегающей глазокъ съ внутренней стороны.

Зрѣніе при помощи простыхъ глазковъ можетъ быть очень различно. Прежде всего, оно зависитъ отъ количества зрительныхъ клѣтокъ, заключающихся въ отдѣльномъ глазкѣ; тамъ, гдѣ ихъ очень мало, какъ у гусеницъ бабочекъ (семь зрительныхъ клѣтокъ въ глазкѣ) или у многоножекъ Julus и Lithobius, простые глазки служатъ только органами

опредѣляющими направленіе свѣта. Съ увеличеніемъ числа зрительныхъ клѣтокъ зрѣніе становится совершеннѣе. Но для образнаго зрѣнія необходимо, чтобы зрительныя клѣтки лежали другъ подлѣ друга въ плоскости, перпендикулярной къ оси хрусталика; если-же онѣ разсѣяны въ безпорядкѣ подъ кутикулярною линзою, какъ у чернаго таракана (рис. 437, А), то глазокъ способенъ лишь различать свѣтъ отъ темноты, да еще направленіе свѣтовыхъ лучей. Что простые глазки могутъ служить для образнаго зрѣнія, доказано супругами Пекгэмъ на прыгающихъ паукахъ. Ихъ опыты показали, что у этихъ пауковъ самецъ узнаетъ самку съ помощью зрѣнія: если глаза его покрыты слоемъ непрозрачнаго лака, то въ присутствіи самки онъ не начинаетъ своего характернаго танца любви (рис. 314). Если на нѣкоторомъ разстояніи передъ глазами паука двигать рукой влѣво и вправо, то онъ поворачиваетъ головогрудь вслѣдъ за рукой, какъ бы слѣдя за ея движеніями. Изъ четырехъ паръ глазковъ, которые у пауковъ расположены обыкно-

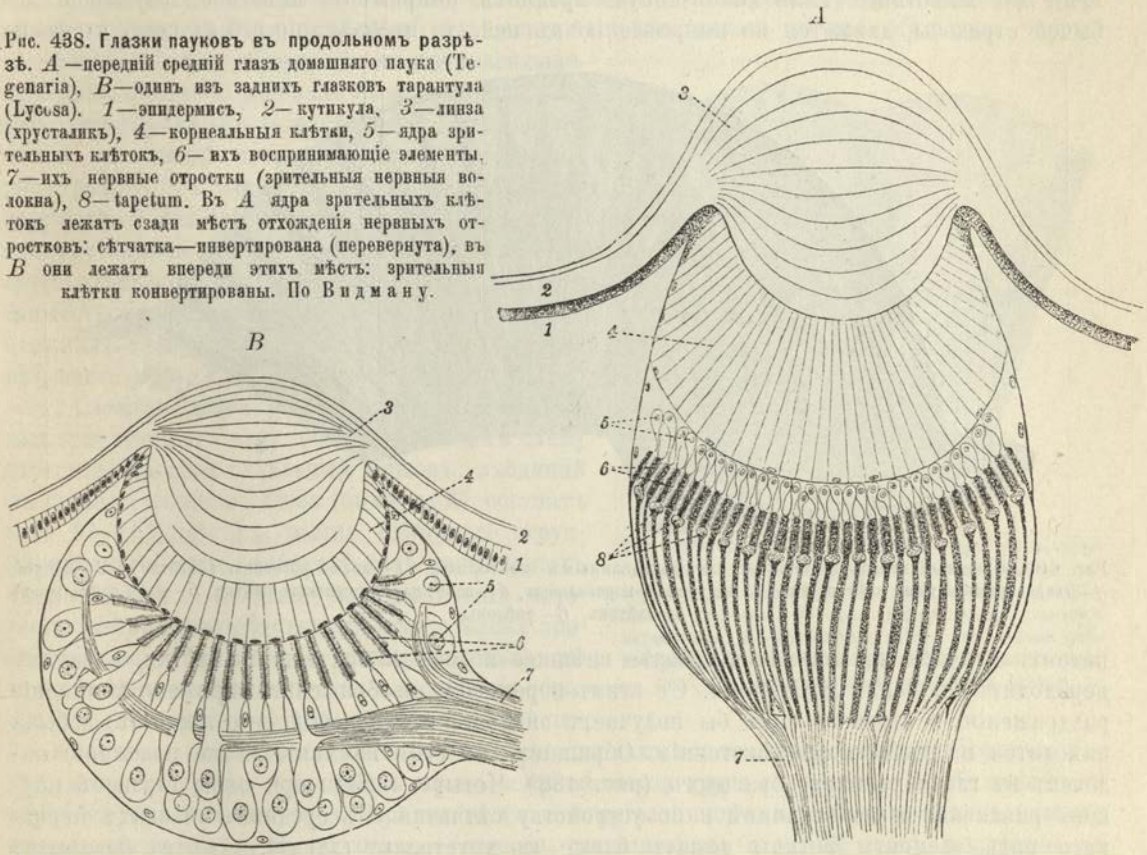


Рис. 438. Глазки пауковъ въ продольномъ разрѣзѣ. *A* —передній средній глазъ домашняго паука (Tegenaria), *B*—одинъ изъ заднихъ глазковъ тарантула (Lycosa). *1*—эпидермисъ, *2*—кутикула, *3*—линза (хрусталикъ), *4*—корнеальныя клѣтки, *5*—ядра зрительныхъ клѣтокъ, *6*—ихъ воспринимающіе элементы, *7*—ихъ нервные отростки (зрительныя нервныя волокна), *8*—tapetum. Въ *A* ядра зрительныхъ клѣтокъ лежатъ сзади мѣстъ отхожденія нервныхъ отростковъ: сѣтчатка—инвертирована (перевернута), въ *B* они лежатъ впереди этихъ мѣстъ: зрительныя клѣтки конвертированы. По Видману.

венно въ 2 или 3 ряда на передней и спинной сторонѣ головогруди, изображенія внѣшнихъ предметовъ, несомнѣнно, получаются въ среднихъ глазкахъ передняго ряда. Они больше остальныхъ, и для американскаго паука Phidippus вычислено, что изображеніе одного квадр. сантм., находящагося на 10 сантм. отъ глаза, покрываетъ въ нихъ 1444 зрительныхъ палочки, въ другихъ же глазкахъ лишь 64 и 49 палочекъ. Для бѣгающихъ пауковъ, преслѣдующихъ свою добычу и настигающихъ ее скачкомъ, совершенство зрѣнія имѣетъ существенное значеніе; поэтому глаза ихъ больше, чѣмъ у другихъ пауковъ. У тарантуловъ (Lycosa) средніе глаза передняго ряда снабжены парой мышцъ, которыя, сокращаясь, приближаютъ линзу глаза къ сѣтчаткѣ и, такимъ образомъ, дѣлаютъ глаза, способными видѣть отдаленные предметы. Въ гораздо меньшей степени реагируютъ на оптическія раздраженія пауки, плетущіе тенета, которые съ помощью осязанія узнаютъ о томъ, что добыча попала въ паутину.

Немалое значеніе для зрѣнія имѣетъ разстояніе элементовъ, воспринимающихъ свѣтовыя раздраженія, отъ линзы глазка. Такъ какъ глазки членистоногихъ вообще лишены способности аккомодировать, то въ зависимости отъ этого разстоянія находится положеніе пояса яснаго зрѣнія. Выше былъ уже описанъ глазокъ одной мухи (рис. 416), съ сѣтчаткою изъ двухъ участковъ: одинъ, болѣе удаленный отъ хрусталика, воспринимаетъ изображенія близкихъ предметовъ, другой, лежащій ближе къ линзѣ,—отдаленныхъ. Въ глазкахъ стрекозъ (рис. 437, С) зрительныя клѣтки расположены въ два ряда такъ, что одинъ рядъ вдвинутъ въ другой; тамъ, гдѣ начинаются нервныя окончанія одного ряда, кончаются воспринимающіе элементы другого. Вслѣдствіе такого строенія сѣтчатки, въ каждомъ ея рядѣ, т. е. слоѣ, лежитъ лишь половина ея зрительныхъ клѣтокъ, и это, несомнѣнно, отрицательно вліяетъ на отчетливость возникающихъ въ глазу изображеній. Однако, такое устройство глаза имѣетъ, съ другой стороны, крупное положительное значеніе для животнаго. Если какой-нибудь предметъ, напримѣръ, животное, служащее добычей стрекозы, движется по направленію къ ней, то изображеніе его въ глазу стрекозы

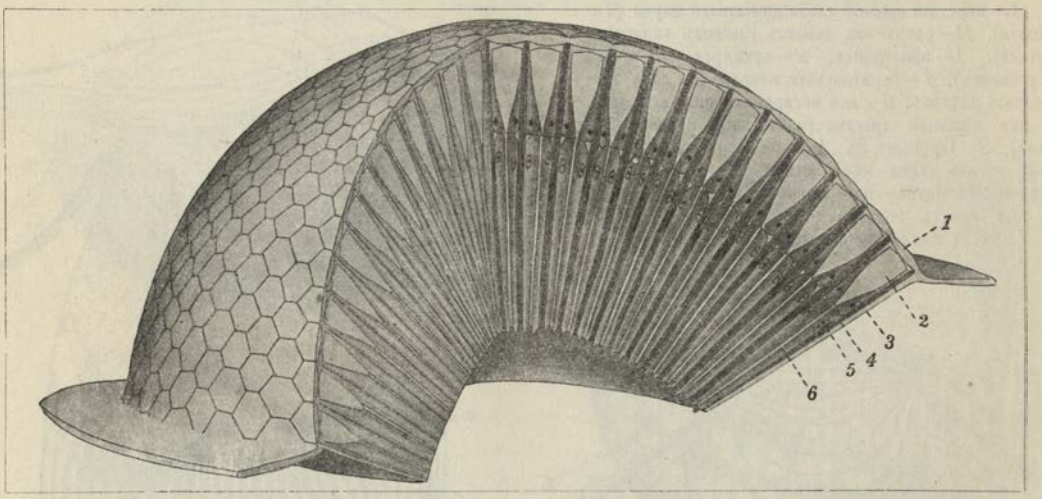


Рис. 439. **Сложный глазъ насѣкомаго съ вырѣзаннымъ секторомъ.** *1*—линзы роговицы (фасетки), *2*—конуса, *3*—главныя пигментныя клѣтки и въ то же время—корнеальныя, *4*—побочныя пигментныя клѣтки, *5*—ядра зрительныхъ клѣтокъ, *6*—рабдомы.

падаетъ сначала на занимающія болѣе внѣшнее положеніе зрительныя клѣтки, а затѣмъ переходитъ на болѣе внутреннія. Съ этимъ переходомъ изображенія сопряжено измѣненіе раздраженія, и стрекоза какъ бы получаетъ сигналъ, извѣщающій ее о томъ, что добыча находится на извѣстномъ разстояніи. Обращаетъ на себя вниманіе также положеніе палочекъ въ глазкахъ паукообразныхъ, (рис. 438). Четыре, иногда три пары глазковъ пауковъ различаются по величинѣ и по устройству сѣтчатки. Въ среднихъ глазкахъ передняго ряда элементы ретины лежатъ ближе къ хрусталику (линзѣ), чѣмъ въ боковыхъ; слѣдовательно, первыми животное пользуется, когда смотритъ на близкіе предметы, вторыми,—когда смотритъ на болѣе отдаленные. Въ среднихъ глазкахъ задняго ряда сѣтчатка дѣлится на двѣ части (таково, по крайней мѣрѣ, ея строеніе у крестовика); передній участокъ ея соотвѣтствуетъ сѣтчаткѣ среднихъ глазковъ передняго ряда, т. е. приспособленъ къ воспріятію изображеній отдаленныхъ предметовъ; задняя часть соотвѣтствуетъ ретинѣ боковыхъ глазковъ: съ помощью ея животное видитъ близкіе предметы. Поля зрѣнія всѣхъ четырехъ паръ составляютъ одно почти непрерывное поле зрѣнія, образующее уголъ въ 240—270°. Въ глазкахъ многихъ насѣкомыхъ,—напримѣръ, у Machilis, у стрекозъ, сверчковъ,—и въ глазкахъ пауковъ, приспособленныхъ къ зрѣнію на небольшія разстоянія, есть отражательная перепонка (tapetum); у живыхъ пауковъ легко видѣть ея отствѣчиваніе. Значеніе ея здѣсь такъ же неясно, какъ и въ глазахъ у позвоночныхъ.

У личинокъ насѣкомыхъ число простыхъ глазковъ бываетъ нерѣдко значительно: у гусеницъ бабочекъ, у личинокъ жуковъ и нѣкоторыхъ сѣтчатокрылыхъ ихъ бываетъ по 5—6 съ каждой стороны головы. Благодаря большому числу глазковъ, поле зрѣнія этихъ животныхъ очень обширно, притомъ они могутъ различать не только направленіе, свѣтовыхъ лучей, но и передвиженіе предметовъ. Особенно многочисленны глазки у нѣкоторыхъ многоножекъ; у живущей въ странахъ, прилегающихъ къ Средиземному морю, Scolopendra cingulata Latr. на головѣ съ каждой стороны сидитъ по 4 крупныхъ глазка, у нашихъ же губоногихъ изъ семейства Lithobiidae по сторонамъ головы собрано по 25—40 глазковъ. Благодаря такому скопленію ихъ, животное можетъ видѣть передвиженіе предметовъ и—тѣмъ яснѣе, чѣмъ больше число глазковъ. У многоножекъ изъ семейства Scutigeridae глазки сидятъ такъ тѣсно другъ подлѣ друга, что между ними остаются лишь слѣды другихъ тканей. Вслѣдствіе взаимнаго давленія они принимаютъ форму высокихъ, тонкихъ пирамидъ и въ функціональномъ отношеніи превращаются въ одно цѣлое—въ сложный глазъ. Вполнѣ правдоподобно, что такимъ именно образомъ, черезъ все болѣе тѣсное сближеніе многочисленныхъ простыхъ глазковъ, возникли сложные глаза (рис. 439) ракообразныхъ и насѣкомыхъ, сидящіе по одному съ каждой стороны головы. У равноногихъ раковъ, съ одной стороны, и у щетинохвостыхъ Poduridae и Lepismidae, съ другой,—простые глазки еще не вполнѣ слились въ одну пару сложныхъ глазъ. Какимъ образомъ при совмѣстномъ дѣйствіи отдѣльныхъ глазковъ въ сложномъ глазу возникаетъ мозаичная картина внѣшняго міра, уже было говорено.

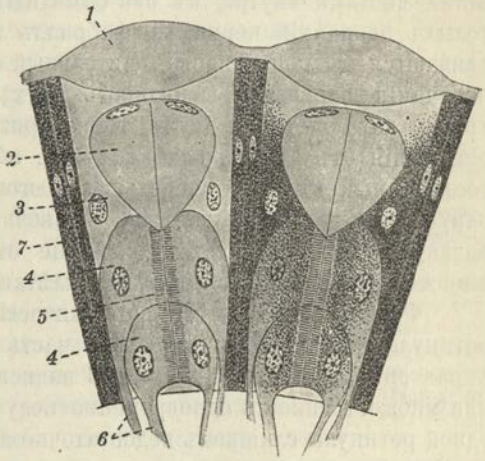


Рис. 440. Схема двухъ конусовъ изъ первичнаго сложнаго глаза насѣкомаго (вродѣ, напр., чешуйницы, — Lepisma). *1*—линзы (фасетки), *2*—клѣтки конусовъ, *3*—корнеальныя клѣтки=главныя пигментныя, *4*—зрительныя клѣтки со своими рабдомерами, *6*—нервныя отростки зрительныхъ клѣтокъ, *7*—второстепенныя пигментныя клѣтки.

Сложные глаза ракообразныхъ и насѣкомыхъ повторяютъ одну, общую всѣмъ имъ схему строенія. Каждый отдѣльный глазокъ, входящій въ составъ сложнаго глаза (омматидій), состоитъ изъ 13—14 клѣтокъ, всегда одинаково сгруппированныхъ (рис. 440): двѣ такъ называемыхъ «корнеальныхъ» клѣтки, изъ выдѣленія которыхъ возникла соотвѣтствующая хрусталику простого глаза кутикулярная линза (фасетка), четыре клѣтки кристаллическихъ конусовъ, образующія свѣтопреломляющій конусъ, и, наконецъ, 7—8 зрительныхъ клѣтокъ, которыя составляютъ, такъ называемую, ретинулу. Прозрачные хитиновые покровы омматидіевъ тѣсно соприкасаются другъ съ другомъ; въ большинствѣ случаевъ они имѣютъ форму правильныхъ шестиугольниковъ, а такъ какъ границы между ними ясно замѣтны, то «роговица» (cornea), покрывающая сложный глазъ, раздѣлена на многочисленныя многоугольныя поля, на, такъ называемыя, фасетки; отъ нихъ и весь органъ получилъ названіе фасеточнаго глаза. Клѣтки, изъ которыхъ возникли фасетки, или лежатъ непосредственно подъ ними, или еще въ стадіи куколки перемѣщаются вглубь глазка и превращаются въ, такъ называемыя, главныя пигментныя клѣтки. Первое мы видимъ у тѣхъ видовъ насѣкомыхъ, у которыхъ кутикулярный покровъ глаза при линяніи сбрасывается и замѣняется новымъ, т. е. у видовъ съ неполнымъ превращеніемъ; превращеніе же клѣтокъ, выдѣляющихъ изъ себя фасетку роговицы, въ главныя пигментныя клѣтки, наблюдается у насѣкомыхъ съ полнымъ превращеніемъ, у которыхъ фасеточные глаза возникаютъ лишь въ послѣдней стадіи развитія. Главныя пигментныя клѣтки, содержащія въ себѣ зернистый пигментъ, окружаютъ кристаллическій конусъ и внѣшнюю часть ретинулы. Клѣтки, изъ которыхъ возникли фасетки роговицы, и въ томъ случаѣ, когда онѣ непосредственно соприкасаются съ ними, т. е. у насѣко-

мыхъ съ неполнымъ превращеніемъ, также содержатъ въ себѣ пигментъ; онѣ простираются до вершины кристаллическаго конуса и оптически изолируютъ его (рис. 440).—Въ зависимости отъ свойствъ клѣтокъ, образующихъ кристалическій конусъ, мы различаемъ сложные глаза безъ кристаллическихъ конусовъ, глаза съ ложными кристаллическими конусами и, наконецъ, глаза съ настоящими кристаллическими конусами. Въ первомъ случаѣ четыре кристаллическія клѣтки сохраняются вполнѣ; сквозь нихъ проходятъ и преломляются свѣтовые лучи. Во второмъ—конусъ состоитъ изъ жидкаго выдѣленія клѣтокъ. Въ третьемъ же—выдѣленіе клѣтокъ конусовъ превращается въ плотную прозрачную массу, сильно преломляющую лучи свѣта; сохранившіяся ядра лежатъ у основанія конуса, т. е. прилегаютъ къ нему со стороны фасетки. Глаза безъ кристаллическихъ конусовъ встрѣчаются лишь у насѣкомыхъ, глаза съ ложными конусами—у нѣкоторыхъ ракообразныхъ и у двукрылыхъ, глаза съ настоящими кристаллическими конусами—у большинства ракообразныхъ, а изъ насѣкомыхъ—у перепончатокрылыхъ, бабочекъ и многихъ жуковъ.—Всѣ зрительныя клѣтки ретинулы обращены своими свѣтовоспринимающими частями внутрь, къ оси омматидія; ихъ болѣе или менѣе видоизмѣненныя бахромки голыхъ окончаній нервныхъ фабриллъ тѣсно прилегаютъ другъ къ другу, а иногда всѣ сливаются въ центральный зрительный столбикъ—рабдомъ. У нѣкоторыхъ ракообразныхъ окончанія нервныхъ волоконецъ двухъ сосѣднихъ клѣтокъ ретинулы заходятъ одни за другія, какъ щетинки двухъ, тѣсно прижатыхъ другъ къ другу, щетокъ. Нервныя волокна, отходящія отъ зрительныхъ клѣтокъ, обыкновенно входятъ въ зрительный нервный узелъ, соединенный въ свою очередь съ мозгомъ.—Каждый отдѣльный глазокъ сложнаго глаза окружаютъ, такъ называемыя, добавочныя пигментныя клѣтки, число которыхъ бываетъ различно; онѣ раздѣляютъ сосѣдніе омматидіи и оптически изолируютъ ихъ. Въ большинствѣ случаевъ и зрительныя клѣтки содержатъ въ себѣ зерна пигмента.

Фасетка роговицы и кристаллическій конусъ вмѣстѣ составляютъ свѣтопреломляющую, ретинула—свѣтовоспринимающую часть глазка. Свойствами тѣхъ и другихъ опредѣляется характеръ зрѣнія: отъ первыхъ зависитъ размѣръ поля зрѣнія, отъ вторыхъ—единство или множественность одновременно получаемыхъ раздраженій. Число зрительныхъ клѣтокъ одной ретинулы слишкомъ недостаточно для того, чтобы въ отдѣльномъ глазкѣ могло возникнуть изображеніе разсматриваемаго предмета. Расположеніе же палочекъ, тѣсно соприкасающихся или даже сливающихся въ одинъ рабдомъ, обусловливаетъ единство въ дѣятельности зрительныхъ клѣтокъ ретинулы: всѣ семь клѣтокъ получаютъ одно общее свѣтовое раздраженіе. Устройство свѣтопреломляющаго аппарата таково, что къ центральному зрительному столбику доходятъ лишь тѣ лучи свѣта, которые падаютъ на фасетку роговицы параллельно или почти параллельно оси омматидія. Только эти лучи могутъ проникнуть черезъ фасетку роговицы и кристаллическій конусъ къ наружному концу центральнаго зрительнаго столбика. Въ глазахъ безъ кристаллическихъ конусовъ или съ ложными кристаллическими конусами свѣтовые лучи, направленіе которыхъ не вполнѣ совпадаетъ съ направленіемъ оси омматидія, достигаютъ внутренняго конца кристаллическихъ клѣтокъ послѣ многократнаго отраженія отъ ихъ боковыхъ стѣнокъ. А такъ какъ толщина центральнаго зрительнаго столбика и узкаго конца кристаллическихъ клѣтокъ совершенно одинаковы, то всѣ эти лучи достигаютъ свѣтовоспринимающихъ элементовъ ретинулы. Косые лучи не отражаются стѣнками кристаллическихъ клѣтокъ, проходятъ черезъ нихъ и поглощаются пигментными клѣтками. Въ глазахъ съ твердыми кристаллическими конусами свѣтовые лучи идутъ иначе. Свѣтопреломляемость кристаллическаго конуса наиболѣе сильна у оси и ослабѣваетъ концентрическими слоями по направленію къ периферіи. Поэтому, если лучи, падающіе на фасетку роговицы (рис. 441), не слишкомъ отклоняются отъ оси омматидія (*1*), то они по кривой линіи достигаютъ тупой вершины кристаллическаго конуса и затѣмъ входятъ или непосредственно въ центральный зрительный столбикъ, или въ прилегающій къ конусу слой протоплазмы. Преломившись въ послѣднемъ, они въ концѣ концовъ достигаютъ рабдома. Лучи, сильно отклоняющіеся отъ оси глазка (*2*), выходятъ изъ кристаллическаго конуса, не достигнувъ его вершины.

и поглощаются окружающими пигментными клѣтками. Такимъ образомъ, границы поля зрѣнія омматидія совпадаютъ съ продолженіемъ его стѣнокъ, и если свѣтопреломляемость во всѣхъ отдѣльныхъ глазкахъ одинакова, то поля зрѣнія ихъ соприкасаются такъ же тѣсно, какъ и самые глазки. Лучи, исходящіе изъ свѣтящагося пункта впереди глаза, достигаютъ центральнаго зрительнаго столбика лишь того омматидія, въ полѣ зрѣнія котораго лежитъ свѣтящійся пунктъ; тѣ же, которые падаютъ на фасетки, соотвѣтствующія другимъ глазкамъ, отклоняются въ сторону и поглощаются пигментомъ. Итакъ, лежащій впереди глаза внѣшній предметъ вызываетъ раздраженіе въ столькихъ рабдомахъ, сколько полей зрѣнія онъ занимаетъ. Общее раздраженіе складывается изъ раздраженій отдѣльныхъ глазковъ; оно мѣняется въ зависимости отъ формы внѣшняго предмета и силы освѣщенія различныхъ участковъ его поверхности. Это и есть мозаичное зрѣніе (рис. 410).

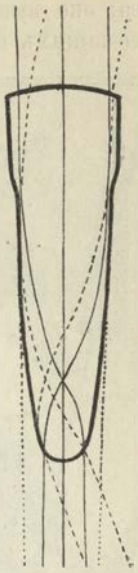


Рис. 441. Ходъ лучей свѣта въ кристаллическомъ конусѣ въ фасеточныхъ глазахъ съ настоящими конусами. *1*—лучи, параллельные оси конуса, *2*—косые лучи. По Экснеру.

Чѣмъ больше число отдѣльныхъ глазковъ въ сложномъ глазу, тѣмъ совершеннѣе зрѣніе. У насѣкомыхъ встрѣчаются сложные глаза громадныхъ размѣровъ: такъ, въ сложномъ глазу у бражника—мертвой головы (Acherontia atropos L.) насчитываютъ 12400 омматидіевъ, у крупной стрекозы Aeschna grandis L.—10000, у шмеля—4000, у чертополошницы (Vanessa cardui L.)—4500, у зеленаго кузнечика (Locusta viridissima L.)—2000. Изъ родственныхъ видовъ болѣе крупные имѣютъ большіе глаза и въ нихъ—большее число омматидіевъ. Въ глазу у іюльскаго хруща (Polyphylla fullo L.) ихъ 12150, у майскаго жука—5475, у корнеѣда—3700. Въ фасеточныхъ глазахъ летающихъ насѣкомыхъ больше омматидіевъ, чѣмъ у ихъ нелетающихъ родичей: у самца свѣтляка (Lampyris splendidula L.)—2500, а у нелетающей самки—300 омматидіевъ; у летающаго жука скакуна (Cicindela)—3150, а у одного бѣгуна (Harpalus), равнаго предыдущему по величинѣ, но нелетающаго, лишь 700 отдѣльныхъ глазковъ. У муравьевъ не летаютъ рабочіе; ихъ глаза меньше; изъ крылатыхъ же особей у болѣе мелкихъ, но проворнѣе летающихъ самцовъ глаза—больше, чѣмъ у самокъ. У самца Formica pratensis Geer. 1200 омматидіевъ, у самки—830, а у рабочаго—600; у Solenopsis fugax Latr. у самца—400, у самки—200, у рабочаго—лишь—6—9.

Фасеточные глаза могутъ совершенствоваться въ двухъ направленіяхъ: можетъ увеличиваться или острота зрѣнія, или величина поля зрѣнія всего органа. Острота зрѣнія увеличивается съ увеличеніемъ числа отдѣльныхъ глазковъ, помѣщающихся между сторонами даннаго угла, такъ какъ тогда находящійся передъ глазами предметъ занимаетъ больше полей зрѣнія, слѣдовательно, вызываетъ болѣе дифференцированное раздраженіе. Между сторонами угла въ 40° въ сложномъ глазу вьюнковаго бражника (Sphinx convolvuli L.) помѣщается 50—60 глазковъ, у крупной стрекозы Aeschna cyanea Müll.—отъ 30—60, въ зависимости отъ того, изъ какой части глаза взятъ участокъ; у окаймленнаго плавунца (Dysticus marginalis L.) не болѣе 30, у пестрянки (Zygaena)—20, у пѣнницы (Aphrophora)—10, а у уховертки (Forficula) лишь 5—6 омматидіевъ. Изображеніе палки длиною въ 1 м., находящейся въ разстояніи 1,4 м. отъ глаза, помѣщается между сторонами угла въ 40°, вершина котораго лежитъ на свѣтовоспринимающихъ элементахъ гла-

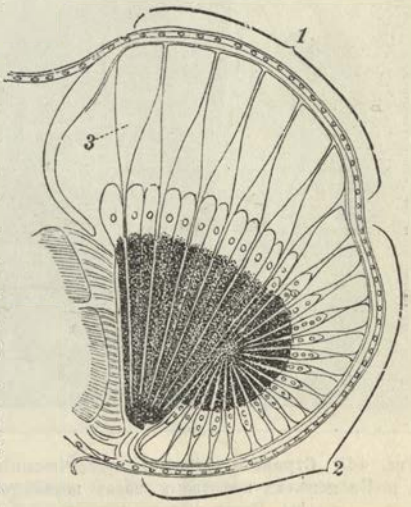


Рис. 442. Средній продольный разрѣзъ черезъ глазъ водяной блохи Bythotrephes longimanus Leyd. *1*—„фронтальный“ глазъ съ менѣе расходящимися глазками, *2*—„боковой глазъ“, *3*—кристаллическіе конуса. По Мильтцу.

за; оно вызоветъ, слѣдовательно, у вьнюковаго бражника раздраженіе въ 50—60 рядомъ лежащихъ омматидіяхъ. Такимъ образомъ, острота зрѣнія у названныхъ насѣкомыхъ варіируетъ въ отношеніи выше-приведенныхъ чиселъ; у вьюнковаго бражника она въ 10 разъ больше, чѣмъ у уховертки. Для того, чтобы изображеніе палки въ 1 м. длиною вызвало въ человѣческомъ глазу раздраженіе 50—60 рядомъ лежащихъ зрительныхъ элементовъ, палка должна отстоять отъ глаза не менѣе, чѣмъ на 75 м. Если расхожденіе осей омматидіевъ уменьшается, число же ихъ остается безъ измѣненія, то оси крайнихъ глазковъ образуютъ меньшій уголъ; увеличивается острота зрѣнія, но становится меньше поле зрѣнія всего органа, а это, конечно, невыгодно для насѣкомаго. При большемъ расхожденіи осей отдѣльныхъ глазковъ поле зрѣнія обширнѣе, но зато ослабѣваетъ острота зрѣнія. Для избѣжанія обоихъ этихъ недостатковъ, фасеточный глазъ бываетъ такъ устроенъ, что расхожденіе осей омматидіевъ не вездѣ одинаково: въ одной части глаза оси расходятся больше, въ другой меньше; у первой-обширное поле зрѣнія, у второй—болѣе острое зрѣніе (рис. 442). У очень многихъ насѣкомыхъ—наиболѣе рѣзко выражено это у стрекозъ, у самцовъ поденокъ и у нѣкоторыхъ мухъ—въ дорзальной части фасеточныхъ глазъ расхожденіе осей омматидіевъ незначительно, въ боковыхъ же и въ нижней частяхъ—гораздо больше. Увеличеніе поля зрѣнія посредствомъ самостоятельныхъ движеній глазъ у насѣкомыхъ встрѣчается рѣдко. Зато у хищныхъ насѣкомыхъ, отыскивающихъ добычу исключительно съ помощью зрѣнія, какъ стрекозы (рис. 443), богомолы (Mantis) и изъ мухъ—ктыри, чрезвычайно подвижна голова; быстро вращая ею, животныя увеличиваютъ свое поле зрѣнія. Впрочемъ, оно у нихъ и безъ того обширно, подвижность же головы важна для нихъ въ другомъ отношеніи: благодаря ей, они могутъ фиксировать предметъ, т. е. перенести его изображеніе на то мѣсто фасеточнаго глаза, гдѣ оси омматидіевъ меньше всего расходятся, слѣдовательно, на мѣсто наиболѣе остраго зрѣнія. Способность къ самостоятельнымъ движеніямъ глазъ мы встрѣчаемъ у высшихъ ракообразныхъ, начиная расщепленогими; глаза у нихъ помѣщаются на подвижныхъ стебелькахъ (рис. 380).

Рис. 443 **Стрекоза (Libellula quadrimaculata L.).** На нижнемъ животномъ видна подвижность головы. Внизу шкурка личинки.

Большимъ недостаткомъ фасеточныхъ глазъ является слабое освѣщеніе внутренности глаза. Количество свѣта, проникающаго въ глазъ, зависитъ отъ размѣровъ поверхности, пропускающей свѣтовые лучи. Линзы глазковъ насѣкомыхъ, а также простыхъ глазковъ ихъ личинокъ значительно больше отдѣльныхъ фасетокъ въ сложныхъ глазахъ. Послѣднія очень мелки, такъ какъ омматидіи, вслѣдствіе давленія другъ на

друга, очень сжаты и наружная поверхность каждаго изъ нихъ очень мала. При одинаковыхъ радіусахъ кривизны размѣры фасетокъ тѣмъ меньше, чѣмъ слабѣе расходятся оси отдѣльныхъ глазковъ, т. е. чѣмъ больше острота зрѣнія. Этотъ недостатокъ до нѣкоторой степени устраняется удлиненіемъ омматидія. У мелкаго рака Bythotrephes (рис. 442) въ дорзальной части глаза слабо расходящіеся омматидіи въ два раза длиннѣе боковыхъ, оси которыхъ расходятся сильнѣе; то же наблюдается у самцовъ многихъ поденокъ и нѣкоторыхъ мухъ, напримѣръ, Bibio marci L. Вслѣдствіе этой особенности, фасеточные глаза самцовъ бываютъ иногда очень выпуклы (рис. 444), и спинная часть ихъ рѣзко отдѣляется отъ боковой (B).

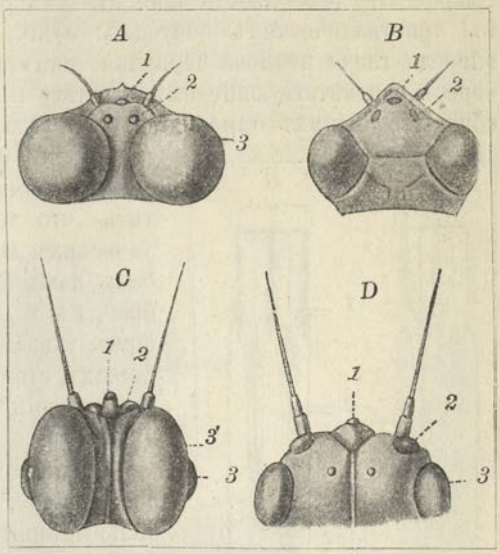


Рис. 444. Головы самцовъ и самокъ подёнокъ: Baëtis fluminum Pict. (*A* и *B*) и Cloë rhodani Pict. (*C* и *D*). *1* и *2*—непарный и парные простые глазки, *3*—фасеточные глаза, раздѣленные въ *C* „натюрбанные" (*3'*) и боковые (*3''*). По Пикте.

Въ глазахъ съ твердыми кристаллическими конусами количество лучей, достигающихъ центральнаго зрительнаго столбика каждаго омматидія, увеличивается, благодаря нѣкоторымъ свойствамъ свѣтопреломляющаго аппарата глаза и распредѣленію въ немъ пигмента. Въ глазахъ безъ кристаллическихъ конусовъ мозаичное зрѣніе становится возможнымъ, лишь благодаря пигментнымъ прослойкамъ, оптически изолирующимъ ретинулы отдѣльныхъ глазковъ (рис. 445, A). Не будь этихъ пигментныхъ стѣнокъ, къ каждому рабдому проникали бы, кромѣ лучей, прошедшихъ черезъ соотвѣтствующій ему свѣтопреломляющій аппаратъ, лучи, падающіе на фасетки сосѣднихъ глазковъ; тогда общее оптическое раздраженіе не было бы дифференцировано, не могло бы возникнуть мозаичнаго изображенія внѣшняго міра.

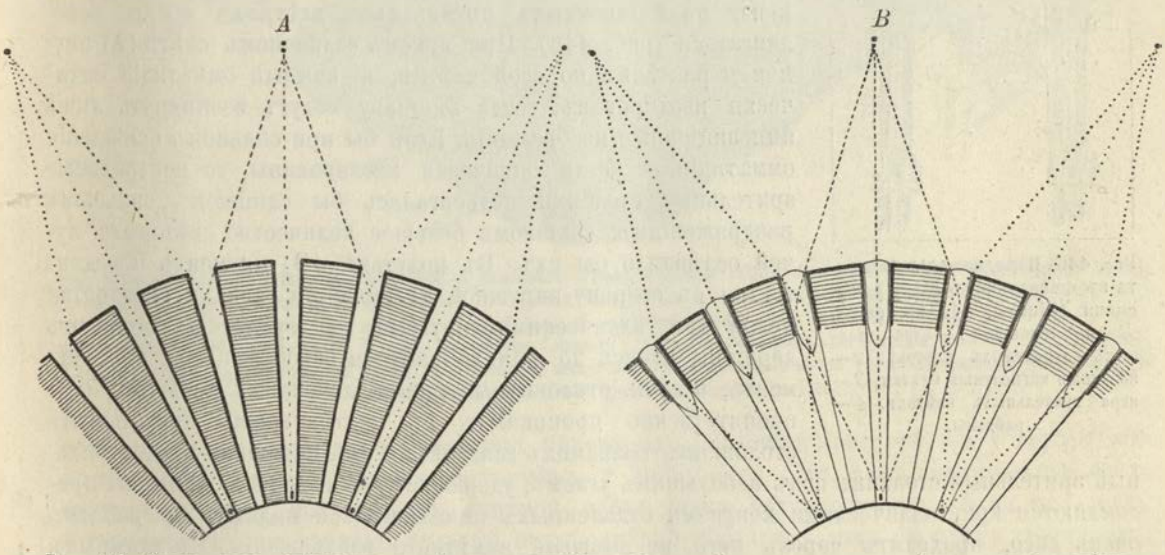


Рис. 445. Схема хода свѣтовыхъ лучей въ сложныхъ глазахъ. *A*—глазъ съ аппозиціоннымъ изображеніемъ, *B*—съ суперпозиціоннымъ. Съ измѣненіями по Маттиссену.

Но есть глаза съ кристаллическими конусами, иначе устроенные. У иванова червячка (Lampyris) кристаллическій конусъ сростается съ фасеткой; благодаря этому, весь свѣтопреломляющій аппаратъ можетъ быть отдѣленъ отъ мягкихъ частей глаза, безъ на-

рушенія взаимнаго расположенія его частей. Наблюденія Экснера показали, что такой свѣтопреломляющій аппаратъ и безъ прослоекъ пигмента даетъ ясное изображеніе внѣшнихъ предметовъ; наблюдателю удалось воспроизвести его съ помощью микрофотографіи. Эта особенность зависитъ отъ описаннаго уже способа преломленія лучей свѣта въ кристаллическихъ конусахъ: лучи, исходящіе изъ какой-нибудь свѣтящейся точки впереди глаза иванова червячка, достигаютъ центральнаго зрительнаго столбика не только черезъ соотвѣтствующіе ему фасетку и кристаллическій конусъ, но и черезъ фасетки и конусы сосѣднихъ омматидіевъ. Благодаря этому, на рабдомъ каждой ретинулы падаетъ въ 6 или 18 разъ больше лучей, чѣмъ ихъ проходитъ черезъ свѣтопреломляющія части даннаго глазка,—и то если допустить, что только одинъ или два ближайшіе ряда кристаллическихъ конусовъ отбрасываютъ лучи на центральный столбикъ каждой ретинулы. На рисункѣ 445, В схематически изображенъ ходъ свѣтовыхъ лучей въ сложномъ глазу, обладающемъ указаннымъ свойствомъ. Изображенія, возникающія въ глазахъ этого типа Экснеръ назвалъ суперпозиціонными, а изображенія въ обыкновенномъ фасеточномъ глазу—аппозиціонными.

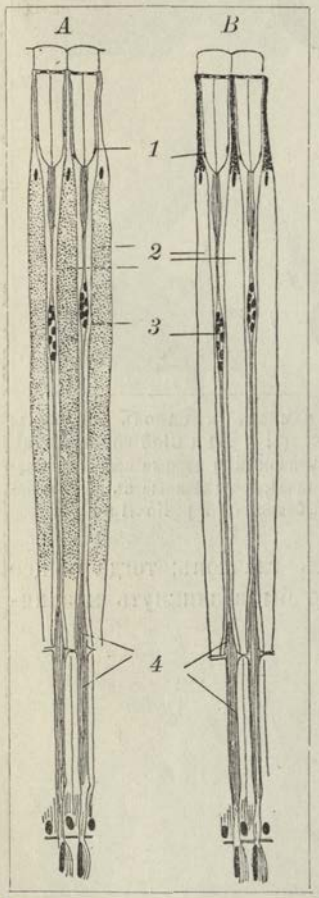


Рис. 446. Передвиженіе пигмента въ фасеточномъ глазу одной совки (Plusia). *A*—на свѣту, *B*—въ темнотѣ. *1*—ядра главныхъ пигментныхъ клѣтокъ, *2*—побочныя пигментныя клѣтки, *3*—ядра зрительныхъ клѣтокъ, *4*—рабдомы.

Для того, чтобы могло возникнуть суперпозиціонное изображеніе, должны быть на лицо еще и другія условія. Центральные зрительные столбики должны помѣщаться на такомъ разстояніи отъ кристаллическихъ конусовъ, чтобы приходящіе къ нимъ лучи пересѣкались именно на рабдомахъ. Стѣнки отдѣльныхъ глазковъ на протяженіи отъ вершины кристаллическаго конуса и до наружнаго конца рабдома должны быть свободны отъ пигмента. Такіе глаза мы встрѣчаемъ у ночныхъ бабочекъ, у многихъ жуковъ и ракообразныхъ. У нихъ участки стѣнокъ омматидіевъ между вершиной конуса и рабдомомъ освобождаются отъ пигмента, благодаря тому, что зерна пигмента въ добавочныхъ пигментныхъ клѣткахъ могутъ передвигаться (рис. 446). При яркомъ солнечномъ свѣтѣ (А) пигментъ разсѣянъ по всей клѣткѣ, и каждый омматидій оптически изолированъ; тогда въ глазу могутъ возникнуть лишь аппозиціонныя изображенія. Если бы при сильномъ освѣщеніи омматидіи не были оптически изолированы, то центральные зрительные столбики подвергались бы слишкомъ сильнымъ раздраженіямъ, слишкомъ большое количество свѣтовыхъ лучей ослѣпляло бы ихъ. Въ полутьмѣ (В) пигментъ передвигается въ сторону наружной поверхности глаза и скопляется между кристаллическими конусами; тогда участки клѣтокъ отъ вершины конуса до начала рабдома освобождаются отъ пигмента, и лучи, отклоненные кристаллическими конусами, безпрепятственно проникаютъ къ центральнымъ зрительнымъ столбикамъ сосѣднихъ глазковъ. Лучи, падающіе на центральный зрительный столбикъ подъ небольшимъ угломъ, удерживаются имъ; тѣ же, которые преломляются кристаллическими конусами отдаленныхъ омматидіевъ и падаютъ на рабдомъ очень косо, проходятъ черезъ него, не вызывая замѣтнаго раздраженія. Въ сложныхъ глазахъ ракообразныхъ, живущихъ на большой глубинѣ, гдѣ вѣчную тьму лишь немного разсѣиваютъ свѣтящіеся органы нѣкоторыхъ морскихъ животныхъ, — совершенно отсутствуютъ добавочныя пигментныя клѣтки.

Опыты Экснера показали, что въ глазахъ, въ которыхъ получаются суперпозиціонныя изображенія, вся роговица и кристаллическіе конусы всѣхъ омматидіевъ дѣй-

ствуютъ, какъ цѣльный хрусталикъ, и отдѣльные глазки лишены функціональной самостоятельности. Единство сложнаго глаза, въ которомъ получаются аппозиціонныя изображенія, находитъ свое выраженіе въ соединеніи раздраженій отдѣльныхъ ретинулъ въ зрительномъ нервномъ узлѣ; въ глазахъ же, въ которыхъ возникаютъ суперпозиціонныя изображенія, это единство проявляется уже въ воспріятіи раздраженія. Морфологически здѣсь еще предъ нами множественность объединенныхъ органовъ: каждому зрительному столбику соотвѣтствуетъ отдѣльная фасетка, особый кристаллическій конусъ, извѣстное число главныхъ пигментныхъ клѣтокъ и, наконецъ, оболочка изъ добавочныхъ пигментныхъ клѣтокъ. Но въ отдѣльныхъ случаяхъ теряется и эта морфологическая множествен-

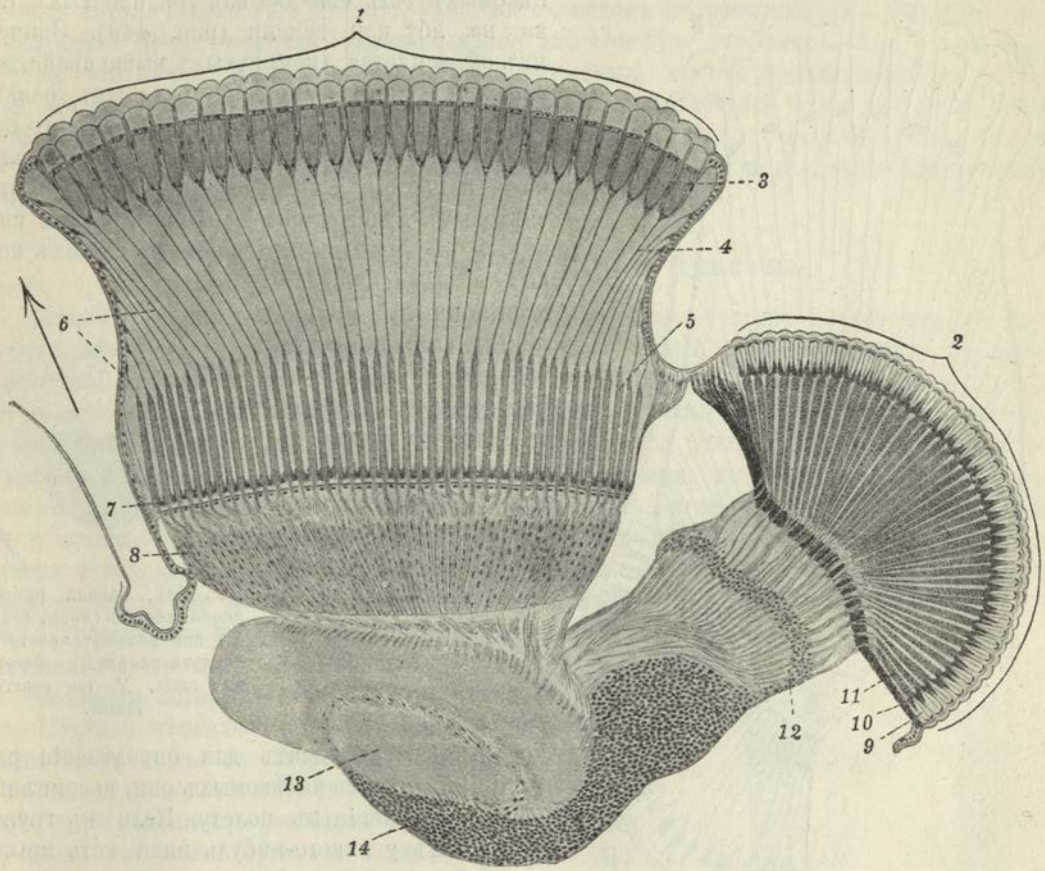


Рис. 447. **Разрѣзъ черезъ двураздѣльный сложный глазъ поденки (Cloë dipterum L.).** *1*—фронтальный глазъ, *2*—боковой глазъ, *3*—кристаллическіе конуса, *4*—нитевидный отдѣлъ зрительныхъ клѣтокъ, заключающій въ себѣ подъ кристаллическимъ конусомъ ядра клѣтокъ, *5*—рабдомы, *6*—краевые глазки безъ кристаллическихъ конусовъ, *7*—пигментныя клѣтки, *8*—зрительный ганглій, *9*—конуса бокового глаза, *10*—главныя пигментныя клѣтки, *11*—ретинула, *12*—зрительный ганглій бокового глаза, *13*—точечное вещество. *14*—клѣточная масса головного нервнаго узла. Стрѣлка показываетъ направленіе средней плоскости головы.

ность. Въ сложныхъ глазахъ самцовъ нѣкоторыхъ поденокъ (рис. 447) и у глубоководныхъ морскихъ ракообразныхъ, напримѣръ, у Stylocheiron (рис. 448), значительное число кристаллическихъ конусовъ въ спинной части глазъ редуцировалось (*6* на рис. 447); оставшіеся конусы развиты сильнѣе и всѣ вмѣстѣ образуютъ какъ бы одинъ хрусталикъ, общій соотвѣтствующимъ имъ и избыточнымъ центральнымъ зрительнымъ столбикамъ. Первоначально каждый рабдомъ составлялъ часть отдѣльнаго глазка, теперь же всѣ они образуютъ сплошную сѣтчатку, которая, какъ одно цѣлое, реагируетъ на оптическое раздраженіе, вызываемое лучами, проходящими черезъ общій свѣтопреломляющій аппаратъ. Такимъ образомъ, сложный глазъ опять превращается въ простой.

Сложный глазъ членистоногихъ, несмотря на неизмѣнно повторяющееся въ отдѣльныхъ глазкахъ одинаковое расположеніе одного и того же количества клѣтокъ, подобенъ мифическому Протею по неисчерпаемому многообразію формъ. Этимъ онъ обязанъ безконечному числу второстепенныхъ особенностей и различій, изъ которыхъ здѣсь могли быть упомянуты лишь важнѣйшія. Благодаря имъ, знатокъ не только безошибочно опредѣлитъ, къ какому отряду, даже къ какому роду принадлежитъ животное, у котораго взятъ изслѣдуемый глазъ, но на основаніи особенностей этого органа можетъ заключить объ образѣ жизни животнаго.

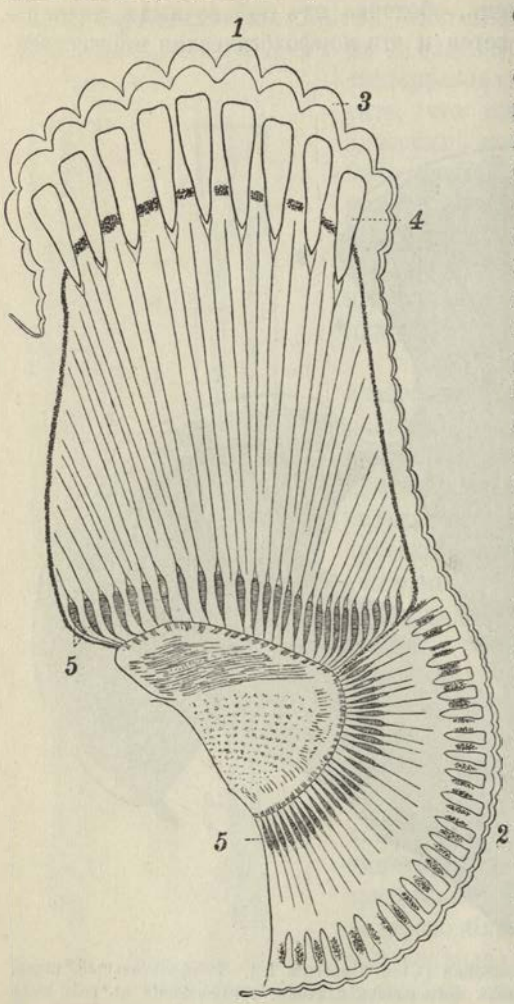


Рис. 448. Раздѣленный фасеточный глазъ глубоководнаго морского рака Stylocheiron. *1*—фронтальная часть глаза, отличающаяся остротою зрѣнія и мѣлымъ полемъ зрѣнія, *2*—боковая часть съ слабымъ зрѣніемъ и большимъ полемъ зрѣнія, *3*—фасетки, *4*—кристаллическіе конуса, *5*—рабдомы. По Хуну.

Кромѣ фасеточныхъ глазъ, у многихъ насѣкомыхъ есть еще два или три простыхъ глазка на лбу или темени (рис. 449). Значеніе ихъ объясняется упомянутымъ выше свойствомъ сложныхъ глазъ: слишкомъ скуднымъ освѣщеніемъ внутренности глаза. Линза простого глазка гораздо больше отдѣльныхъ фасетокъ сложнаго, и поэтому въ глазокъ проникаетъ больше свѣтовыхъ лучей и онъ освѣщенъ внутри сильнѣе. У насѣкомыхъ, въ сложныхъ глазахъ которыхъ возникаютъ суперпозиціонныя изображенія, глазковъ нѣтъ, или есть лишь рудиментарные. Кажется, что простые глазки выполняютъ какія-то особыя функціи, и возможно,—различныя у разныхъ, обладающихъ ими, насѣкомыхъ.

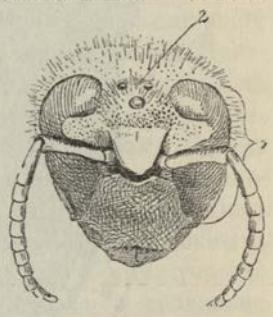


Рис. 449. Голова рабочей особи шершня (Vespa crabro L.) при разсматриваніи нѣсколько сверху. *1*—фасеточный глазъ, *2*—три простыхъ глазка.

Описанное выше строеніе глазковъ у стрекозъ и мухъ убѣждаетъ насъ въ томъ, что органы эти служатъ для опредѣленія разстоянія. У другихъ насѣкомыхъ они, несомнѣнно, имѣютъ отношеніе къ полету. Если въ группѣ насѣкомыхъ у какого-нибудь вида есть крылатыя и безкрылыя особи, то первыя снабжены глазками, у вторыхъ же—они отсутствуютъ. У безкрылыхъ самцовъ Blastophaga grossorum Grav. и у самокъ нѣмки (Mutilla) нѣтъ простыхъ глазковъ, а у крылатыхъ—самокъ первой и самцовъ второй—есть; у муравьевъ глазки есть у летающихъ самцовъ и самокъ, но ихъ нѣтъ у безкрылыхъ рабочихъ. Кажется вполнѣ правдоподобнымъ предположеніе, что эти органы помогаютъ насѣкомымъ удерживать тѣло при полетѣ въ правильномъ положеніи. Что глаза могутъ служить органами равновѣсія, въ этомъ насъ убѣждаютъ наблюденія надъ головоногими: когда ихъ статоцисты не могутъ выполнять своей обычной функціи, то животныя удерживаютъ тѣло въ надлежащемъ положеніи и двигаются свободно до тѣхъ поръ, пока ихъ не ослѣпить; послѣ этого они легко теряютъ равновѣсіе и опрокидываются на бокъ или на спину. Боковые глазки насѣкомыхъ, направленные одновременно въ стороны и вверхъ, равномѣрно освѣщаются падаю-

щимъ сверху свѣтомъ, пока животное не наклонится на одинъ бокъ. Когда же тѣло насѣкомаго наклонено, то возникаетъ разница въ освѣщеніи, такъ какъ въ глазокъ, обращенный книзу, проникаетъ меньше свѣта. При дневномъ свѣтѣ и фасеточные глаза могутъ контролировать положеніе тѣла, въ полутьмѣ же въ глаза, въ которыхъ возникаютъ аппозиціонныя изображенія, проникаетъ слишкомъ мало свѣта. Стремленіемъ къ равномѣрному освѣщенію обоихъ глазковъ (или обоихъ фасеточныхъ глазъ) можно объяснить, почему ночныя насѣкомыя летятъ на огонь: обѣ стороны ихъ головы лишь тогда одинаково освѣщены, когда ось тѣла направлена прямо на источникъ свѣта.

Опыты Лёббока и Германа Мюллера показываютъ, что пчелы способны различать цвѣта. Лёббокъ ставилъ чашечки съ медомъ на разноцвѣтныя бумажки; спустя нѣкоторое время чашечки переставлялись или совсѣмъ снимались. При этомъ было замѣчено, что пчелы, возвращаясь послѣ перестановки, летѣли прежде всего на тѣ бумажки, на которыхъ прежде стояла приманка, хотя ея на прежней бумажкѣ уже не было. Новые опыты съ насѣкомыми и ракообразными, которые будутъ подробно изложены во второмъ томѣ этой книги, наглядно показываютъ, что способность различать краски свойственна очень многимъ животнымъ съ фасеточными глазами.

6. Общая работа органовъ чувствъ.

Когда мы разсматриваемъ дѣятельность каждаго органа чувствъ независимо отъ другихъ, то мы не должны забывать, что дѣятельность всѣхъ ихъ направлена къ одной общей цѣли:—содѣйствовать оріентировкѣ и защитѣ животнаго, что различные органы чувствъ помогаютъ другъ другу и дополняютъ другъ друга, что одна и та же дѣятельность организма можетъ выполняться или контролироваться различными органами чувствъ. Многія чувственныя воспріятія, кажущіяся намъ простыми, на самомъ дѣлѣ являются результатомъ одновременной дѣятельности различныхъ органовъ чувствъ; такъ, опредѣленіе и оцѣнка пищи выполняется органами вкуса при содѣйствіи органовъ обонянія и осязанія. Нѣкоторыя воспріятія, которыя мы склонны приписывать исключительно чувству зрѣнія, не могли бы возникнуть безъ участія механическаго чувства: измѣреніе разстояній съ помощью глаза возможно лишь при содѣйствіи чувствительныхъ нервовъ, окончанія которыхъ находятся въ глазныхъ мышцахъ. Нерѣдко нѣсколько органовъ чувствъ дѣйствуютъ въ одномъ и томъ же направленіи: напримѣръ, тѣло плавающаго головоногаго находится въ равновѣсіи, благодаря одновременному контролю статоцистъ и глазъ; если одинъ изъ этихъ органовъ бездѣйствуетъ, то другой выполняетъ за него всю работу, и лишь разрушеніе обоихъ органовъ лишаетъ животное возможности контролировать свои движенія. Также и движенія человѣка при хожденіи находятся подъ контролемъ чувствъ зрѣнія и осязанія. Люди, потерявшіе вслѣдствіе болѣзни чувство осязанія, могутъ съ помощью глазъ управлять своими движеніями, но въ темнотѣ или съ завязанными глазами они совершенно теряютъ власть надъ ними.

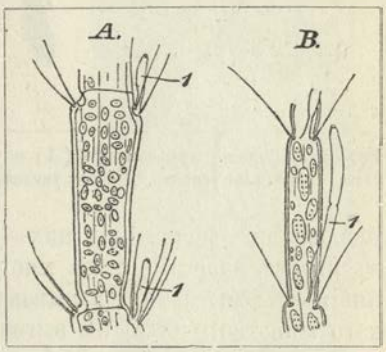


Рис. 450. Членикъ усика рѣчного (*A*) и пещернаго (*B*) бокоплавовъ съ свѣтлыми колбочками,—органами химическаго чувства (*1*). По Нагелю.

При нормальныхъ условіяхъ органы чувствъ оказываютъ взаимную поддержку и въ случаѣ нужды замѣняютъ другъ друга; поэтому неудивительно, что при извѣстныхъ обстоятельствахъ одинъ органъ чувствъ можетъ брать на себя исполненіе одной изъ функцій другого; это часто даетъ толчекъ къ исключительному его развитію. Такъ, многія живущія въ землѣ животныя совершенно слѣпы или видятъ очень слабо; въ замѣнъ этого ихъ химическое и механическое чувства отличаются особенной тонкостью. У живущаго на днѣ глубокихъ озеръ бокоплава Gammarus puteanus C. L. Koch нервныя окончанія на

нѣкоторыхъ придаткахъ тѣла гораздо болѣе развиты, чѣмъ у снабженныхъ глазами представителей того же семейства: колбочки на его усикахъ больше (рис. 450), чувствительныя щетинки длиннѣе, а на головѣ и спинѣ животнаго находятся особые органы чувствъ, колбочки, покрытыя волосками, которыхъ мы совершенно не встрѣчаемъ у зрячихъ видовъ семейства Gammaridae.

У слѣпыхъ, пещерныхъ пауковъ (напримѣръ, у Stalita) — очень длинныя, нѣжныя ноги съ нѣжными щетинками. У живущаго въ темныхъ ходахъ муравейника муравьинаго сверчка (Myrmecophila acervorum Panz.) глаза—маленькіе, усики же, на которыхъ расположены органы обонянія, сильно развиты, въ то время какъ у другихъ сверчковъ глаза нормальной величины и тонкіе усики (рис. 451). У слѣпой пещерной рыбы Сѣверной Америки Amblyopsis spelaeus Kay Лейдигъ нашелъ необыкновенно большое количество вкусовыхъ концевыхъ почекъ на гребенчатыхъ полоскахъ головы. Чрезвычайно богатая инервація рыла крота, несомнѣнно, восполняетъ недостающую у него оріентировку при помощи глазъ. То же мы находимъ у многихъ глубоководныхъ животныхъ: у нѣкоторыхъ слѣпыхъ ракообразныхъ, напримѣръ, у Eryonidae, тѣло усѣяно массой чувствительныхъ волосковъ, которыхъ нѣтъ у другихъ ракообразныхъ; также у живущихъ на большой глубинѣ крабовъ, съ редуцированными глазами, большіе передніе усики усажены многочисленными и длинными чувствительными волосками.

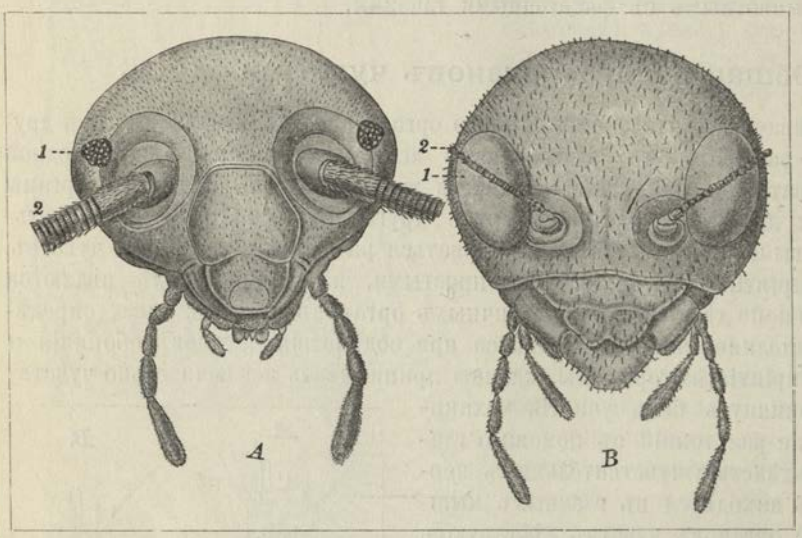


Рис. 451. Голова муравьинаго (*A*) и типичнаго (Nemobius, *B*) сверчковъ. *1*—глаза, *2*—начало усиковъ. *A*—при увеличеніи въ 40 разъ. *B*—въ 18. По Шиммеру.

Впрочемъ, не стоитъ далеко ходить за примѣрами замѣны недостающихъ или недоразвившихся органовъ чувствъ другими. Громадные, необыкновенно зоркіе глаза птицъ при слабомъ развитіи у нихъ органовъ химическаго чувства, или относительно отставшіе въ своемъ развитіи глаза многихъ млекопитающихъ при чрезвычайной тонкости ихъ обонянія—убѣдительно доказываютъ существованіе такого взаимодѣйствія. Конечно, для всякаго животнаго было бы выгодно обладать прекраснымъ зрѣніемъ и тонкимъ обоняніемъ, но это, очевидно, для отдѣльныхъ организмовъ недостижимо. За то мы встрѣчаемъ въ мірѣ животныхъ сообщества различно одаренныхъ организмовъ, напоминающія сказку о слѣпомъ и хромомъ: зебры и страусы ходятъ общими стадами, чувствуя себя въ безопасности подъ защитой тонкаго обонянія четвероногихъ и зоркихъ глазъ птицъ.

В. Двигательные нервы.

До сихъ поръ насъ занимали чувствительные нервы и поразительно разнообразные органы, въ которыхъ находятся ихъ окончанія. Въ сравненіи съ ними окончанія двигательныхъ нервовъ кажутся очень однообразными. Мы различаемъ: двигательные нервы, раздраженіемъ которыхъ вызывается сокращеніе мышцъ, и секреторные, вызывающіе дѣятельность железъ. Кромѣ того, въ физіологіи извѣстны, такъ называемые, задерживающіе нервы, которые, будучи раздражаемы, не допускаютъ сокращенія мышцъ (каковы—идущія

Долгопятъ-пугало (Tarsius spectrum Geoffr.).

Гессе и Дофлейнъ. Строеніе и жизнь животныхъ I.

къ сердцу волокна блуждающаго нерва и сосудодвигательные нервы). Морфологическаго различія между всѣми этими нервами почти не существуетъ: у всѣхъ ихъ клѣтки нейроновъ лежатъ обыкновенно въ центральныхъ органахъ чувствъ, а голыя окончанія нервныхъ волоконъ образуютъ или концевыя древовидныя развѣтвленія, или сѣть нервныхъ волоконецъ. Двигательные нервы позвоночныхъ теряютъ мякотную оболочку раньше, чѣмъ перейти въ концевыя развѣтвленія. Послѣднія прилегаютъ къ мышечнымъ волокнамъ и дѣйствуютъ на нихъ путемъ контакта. Не подлежитъ сомнѣнію, что нервныя волокна у другихъ животныхъ часто оканчиваются въ протоплазмѣ мышечныхъ волоконъ (саркоплазмѣ), но у позвоночныхъ по изслѣдованіямъ,—хотя и не вполнѣ безспорнымъ,—извѣстныхъ ученыхъ, ихъ окончанія прикасаются лишь къ оболочкѣ мышечныхъ волоконъ (сарколеммѣ) и, слѣдовательно, отдѣлены отъ протоплазмы и сократимаго вещества. Такъ называемыя, концевыя пластинки, которыя представляютъ продуктъ шванновской оболочки нервнаго волокна и у высшихъ позвоночныхъ располагаются въ мѣстахъ соединенія нервнаго волокна съ мышцей, повидимому, не имѣютъ никакого существеннаго значенія. Въ железахъ позвоночныхъ отдѣльныя клѣтки окружены сѣтью тончайшихъ нервныхъ волоконецъ, проникающихъ въ промежутки между клѣтками. Относительно окончаній задерживающихъ нервовъ ничего не извѣстно.

До сихъ поръ не найдено гистологическаго различія двигательныхъ и чувствительныхъ нервныхъ волоконъ; вполнѣ установлено лишь то, что они съ различной силой сопротивляются разрыву, а также различно реагируютъ на раздраженія. Но такъ какъ пока невозможно опредѣлить, въ какой связи съ ихъ отправленіями находятся эти различія, то мы на нихъ останавливаться не будемъ.

Г. Нервные центры.

1. Общія замѣчанія.

Связью между чувствительными и двигательными нервными путями, а вмѣстѣ съ тѣмъ между воспринимающею раздраженіе поверхностью и органами—служатъ нервные центры. Въ отличіе отъ нихъ, проводящіе пути называются периферическими нервами,—центростремительными (чувствительными) или центробѣжными (двигательными). Нервные центры представляютъ усложненія, расположенныя на пути прямыхъ путей. Они состоятъ, во первыхъ, изъ сплетеній нервныхъ волоконъ, посредствомъ которыхъ вступаютъ другъ съ другомъ въ соединеніе нейроны, и, во вторыхъ, изъ клѣточныхъ тѣлъ нейроновъ, называемыхъ гангліозными клѣтками Они отличаются отъ периферическихъ путей тѣмъ, что здѣсь нервныя фибриллы не тянутся параллельно, какъ тамъ, а, многократно дѣлясь и отчасти анастомозируя, образуютъ древовидныя конечныя развѣтвленія, сѣти и сплетенія. Соотвѣтственно своимъ морфологическимъ отличіямъ, нервные центры отличаются отъ периферической части нервной системы обыкновенно и физіологически. Не для всѣхъ центровъ эти отличія одинаковы, но, кромѣ особенностей, свойственныхъ нервнымъ центрамъ лишь болѣе развитыхъ животныхъ, существуютъ также особенности, свойственныя всѣмъ нервнымъ центрамъ вообще.

Периферическіе нервы проводятъ раздраженія съ опредѣленной скоростью и одинаковыя раздраженія—одинаковымъ образомъ, если только вслѣдствіе утомленія не будетъ понижена ихъ возбудимость и способность проводить возбужденія. Въ центрахъ, наоборотъ, проведеніе раздрахененія всегда замедляется. Кромѣ того—одинаковыя раздраженія здѣсь не всегда имѣютъ одинаковое слѣдствіе. На слѣдствіе раздраженія въ центрахъ оказываетъ большое вліяніе то, что происходило раньше, и то, что сопровождаетъ раздраженіе. Раздраженія, которыя въ отдѣльности были бы безрезультатны,—быстро повторяясь, могутъ стать дѣйствующими: они какъ бы суммируются. Слишкомъ слабое раздраженіе, сопровождающееся другимъ столь же слабымъ раздраженіемъ, вызываетъ эффектъ, котораго иначе не получилось бы: одно раздраженіе какъ бы расчищаетъ дорогу другому. Въ дру-

гихъ случаяхъ, наоборотъ, раздраженіе, само по себѣ достаточно сильное, остается, благодаря другому одновременному раздраженію,—безъ результата, задерживается. Эти явленія суммированія, усиленія и задержки раздраженій показываютъ, что на реакцію разнообразно между собою соединяющихся элементовъ нервнаго центра вліяютъ процессы, происходящіе въ другихъ частяхъ его. Кромѣ того, здѣсь слѣдствіе раздраженія по своей силѣ и продолжительности не всегда соотвѣтствуетъ самому раздраженію: незначительное раздраженіе можетъ вызывать значительный эффектъ, а краткое раздраженіе—длительный. Въ то время какъ по нервному волокну возбужденія могутъ слѣдовать быстро одно за другимъ,—въ нервныхъ центрахъ послѣ одного раздраженія, вызвавшаго извѣстный эффектъ, долженъ пройти нѣкоторый промежутокъ времени для того, чтобы новое раздраженіе тоже имѣло результатъ; поэтому слѣдующія часто другъ за другомъ раздраженія центра вызываютъ болѣе рѣдкія ритмическія движенія. Если, напр., раздражать нервъ какого либо мускула кролика индукціоннымъ токомъ въ 43 удара въ секунду, то мускулъ вздрагиваетъ съ тѣмъ же ритмомъ, при раздраженіи же спинного мозга токомъ той-же частоты этотъ мускулъ вздрагиваетъ лишь 20 разъ въ секунду.

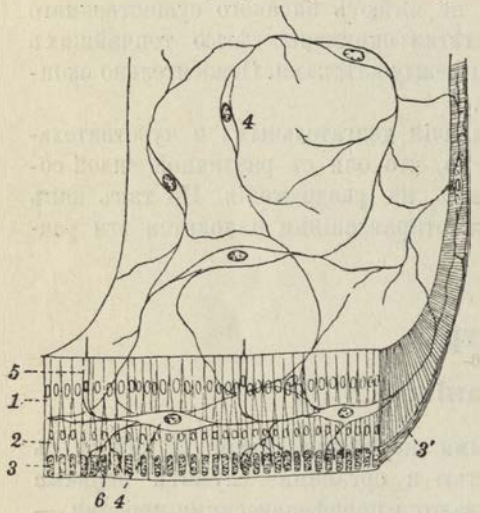


Рис. 452. **Межэпителіальная нервная сѣть въ эпидермисѣ одного изъ кишечнополостныхъ.** Кусокъ эпидермиса такъ изогнутъ, что вверху онъ видѣнъ съ поверхности, внизу—въ разрѣзѣ. *1*—клѣтки эпидермиса, *2*—эпителіальномышечныя клѣтки съ ихъ сократимымъ участкомъ, видимымъ въ поперечномъ (*3*) и продольномъ (*3'*) разрѣзахъ, *4*—межэпителіальные нейроны съ аностомозирующими отростками. *5*—чувствительная клѣтка, *6*—голыя нервныя окончанія на мышечныхъ волокнахъ.

Отъ указанныхъ, а также другихъ особенностей въ проведеніи раздраженій и въ отвѣтахъ на нихъ зависятъ многочисленныя явленія въ нервной жизни животныхъ. Свойство центральныхъ путей реагировать различно въ зависимости отъ прежнихъ раздраженій отличается въ сущности лишь въ количественномъ отношеніи отъ того, что мы называемъ ассоціаціей, навыкомъ и памятью. Различія въ результатахъ раздраженій, приспособляемость дѣйствій—коренятся въ особенностяхъ центровъ. Конечно, въ настоящее время мы совсѣмъ не можемъ отвѣтить на вопросъ, что является здѣсь носителемъ этихъ особенностей: гангліозныя ли клѣтки, которыя раньше принимались за мѣсто психическихъ способностей, памяти и мысли,—многократныя ли развѣтвленія и сплетенія нервныхъ фибриллъ въ клѣткахъ и между клѣтками,—или, быть можетъ, также перерывы въ проводящихъ путяхъ, которымъ въ данномъ отношеніи многіе приписывали важную роль,—или, наконецъ, все это вмѣстѣ.

Хотя у всѣхъ животныхъ нервные центры строятся изъ одинаковыхъ элементовъ,—изъ нейроновъ, но послѣдніе сочетаются различнымъ образомъ. Въ простѣйшихъ случаяхъ эти элементы распредѣлены вполнѣ или почти вполнѣ равномѣрно по всему или по большей части тѣла животнаго. Это—диффузное распредѣленіе центральныхъ элементовъ. Являясь болѣе простымъ, оно въ то же время оказывается филогенетически наиболѣе старымъ. Клѣтки здѣсь лежатъ въ одной плоскости и снабжены по большей части многочисленными отростками, которые между собою равнозначны и связываются въ одну сѣть (рис. 452). Существующихъ у большинства животныхъ длинныхъ путей въ такой сѣти—нѣтъ; отростки клѣтокъ идутъ всегда лишь къ сосѣднимъ нейронамъ. Въ сѣть входятъ волокна, идущія отъ воспринимающихъ клѣтокъ эпителія, а изъ сѣти отходятъ двигательныя волокна, къ сосѣднимъ мускуламъ. Иныя отношенія сравнительно съ диффузною нервною сѣтью, представляетъ компактная форма нервной системы (рис. 453): въ ней клѣточныя тѣла передаточныхъ и двигательныхъ нейроновъ собраны лишь въ незначительныхъ пунктахъ тѣла, въ такъ называемыхъ нервныхъ узлахъ или гангліяхъ; тѣла восприни-

мающихъ (чувствительныхъ) нейроновъ находятся отчасти также въ связи съ этими узлами. а отчасти располагаются на периферіи и отсылаютъ къ узламъ свои осевые отростки (*5*). Гангліозныя клѣтки въ узлахъ окружены нервнымъ войлочкомъ, такъ называемымъ, нейропилемъ, представляющимъ сплетеніе дендритовъ этихъ клѣтокъ. Отношеніе между дендритами здѣсь гораздо разнообразнѣе, чѣмъ въ нервной сѣти; поэтому разнообразнѣе и реакціи нервныхъ центровъ. Осевые отростки двигательныхъ нейроновъ выходятъ изъ нервныхъ узловъ, образуютъ болѣе или менѣе длинные проводящіе пути, связывающіе съ нервными центрами мускулы и железы. Здѣсь, слѣдовательно, уже ясно выступаетъ раздѣленіе между центральною и периферическою нервною системою.

Въ нервной сѣти распространяются возбужденія отъ мѣста раздраженія во всѣ стороны довольно медленно, при чемъ они постепенно уменьшаются въ своей силѣ; поэтому дѣйствіе болѣе слабаго раздраженія сказывается лишь на ближайшихъ мѣстахъ къ мѣсту раздраженія; напр., при легкомъ раздраженіи щупальца гидры сокращаются мускулы лишь этого щупальца. Наоборотъ, при существованіи нервныхъ узловъ возбужденіе черезъ посредство центральныхъ нейроновъ переходитъ на длинные двигательные пути, по которымъ оно быстро передается въ другія мѣста тѣла, различныя, смотря по природѣ раздражителя, и часто далеко отстоящія отъ мѣста раздраженія. Напр., раздраженіе кожи на спинѣ лягушки кислотой можетъ вызвать движенія заднихъ ногъ, которыми лягушка старается удалить кислоту со спины.

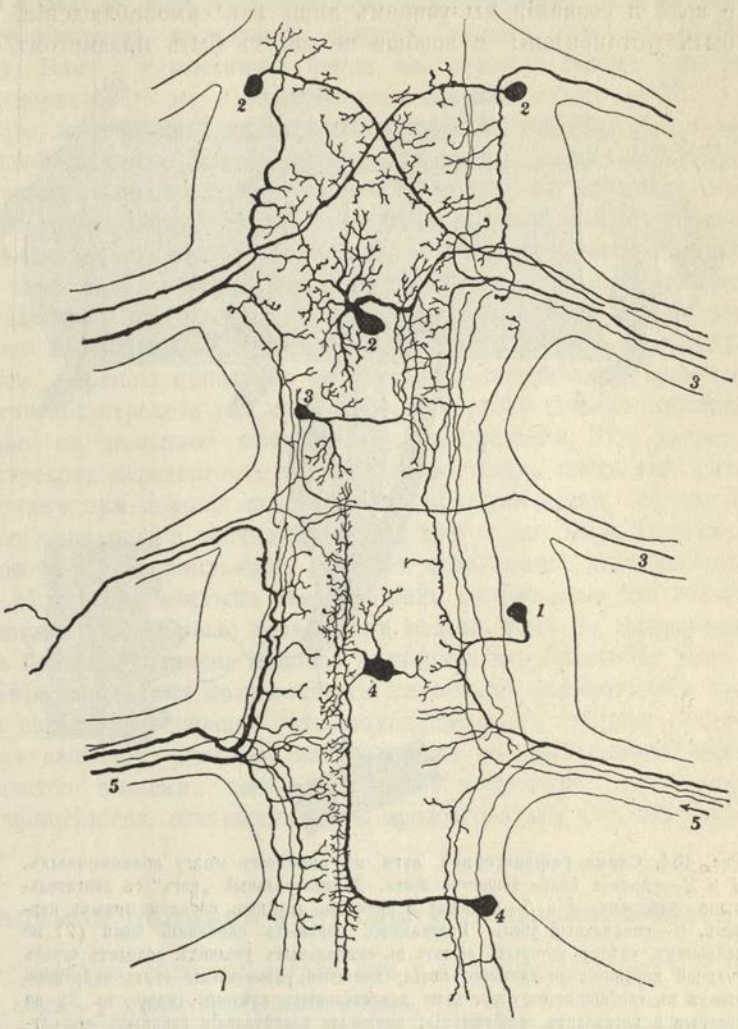


Рис. 453. Два узла брюшной нервной цѣпочки земляного червя съ элективно окрашенными отдѣльными нейронами. *1—4*—гангліозныя клѣтки, отростки которыхъ имѣютъ различный ходъ (ср. текстъ стр. 637). *5*—чувствительныя нервныя волокна. По Ретціусу.

Въ простѣйшихъ случаяхъ работа центральной нервной системы состоитъ въ томъ, чтобы передать возбужденіе съ дендрита какого либо воспринимающаго нейрона на двигательный нейронъ; далѣе это возбужденіе идетъ по двигательнымъ нервамъ и заставляетъ работать тотъ органъ, который они иннервируютъ (рис. 454). Но могутъ сочетаться и болѣе, чѣмъ два нейрона, при чемъ между чувствительными и двигательными элементами вдвигаются еще одинъ или нѣсколько связующихъ, ассоціирующихъ (ассоціонныхъ), нейроновъ. Могутъ также оба этихъ пути существовать рядомъ, и возбужденіе, смотря по обстоятельствамъ, можетъ идти то по ближнему, то по дальнему пути, что, конечно, должно имѣть различный результатъ.

Непосредственный отвѣтъ, въ формѣ мускульнаго сокращенія или дѣятельности железы, на раздраженіе чувствительнаго нерва называется рефлексомъ. Терминъ этотъ былъ установленъ прежде всего по отношенію къ человѣку, и подъ рефлексомъ понимались такіе отвѣты на раздраженіе, въ которыхъ не участвуютъ воля и сознаніе человѣка; примѣръ рефлекса представляетъ съуженіе зрачка глаза при усиленіи освѣщенія или отдѣленіе слюны и желудочнаго сока при раздраженіи вкусовыхъ нервовъ. Ясно, что такое опредѣленіе ни къ одному изъ животныхъ, кромѣ человѣка, не приложимо, такъ какъ о волѣ и сознаніи мы узнаемъ лишь изъ самонаблюденія, объективно же онѣ не могутъ быть установлены и вообще не могутъ быть предметомъ естественно-историческаго изслѣдованія. Мы должны ихъ разсматривать, какъ параллельныя явленія, которыми сопровождается извѣстная часть нашей нервной работы, но мы не можемъ представить себѣ, чтобы нѣчто нематеріальное производило въ насъ матеріальныя измѣненія. Смыслъ имѣло бы только одно предположеніе, а именно,—что причиною того дѣйствія, на которое мы привыкли смотрѣть, какъ на слѣдствіе нашего сознательнаго разсужденія или нашей воли, являются процессы, происходящіе въ нашемъ тѣлѣ параллельно съ сознаніемъ. Думать же, что подобныя дѣйствія возникаютъ не въ силу какихъ либо внутреннихъ или внѣшнихъ раздраженій,—мы не можемъ. Во всякомъ случаѣ, кромѣ простого рефлекса, существуетъ еще болѣе сложная нервная дѣятельность, но разграничить то и другое невозможно.

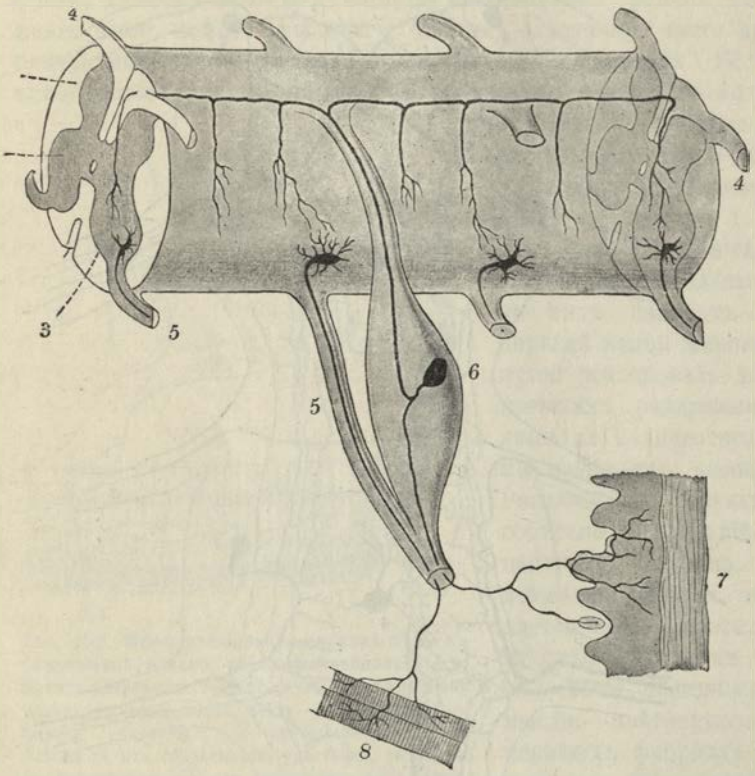


Рис. 454. Схема рефлекторной дуги въ спинномъ мозгу позвоночныхъ. *1* и *2*—сѣрое и бѣлое вещество мозга, *3*—вентральный „рогъ" съ двигательными клѣтками, *4* и *5*—спинные и брюшные корешки спинномозговыхъ нервовъ, *6*—спинальный узелъ. Раздраженіе нервныхъ окончаній кожи (*7*) по нейронамъ, клѣтки которыхъ лежатъ въ спинальныхъ узелкахъ, доходитъ черезъ спинной корешокъ до спинного мозга; концевое развѣтвленіе этихъ нейроновъ стоитъ въ сообщеніи съ отростками двигательныхъ клѣтокъ (напр., въ *3*), на которыя и переходитъ возбужденіе; концевыя развѣтвленія нервныхъ отростковъ двигательныхъ нейроновъ прилегаютъ къ мышечнымъ волокнамъ (*8*), которыя подъ вліяніемъ возбужденія нейрона—сокращаются.

У многихъ безпозвоночныхъ съ простою организаціей всю нервную дѣятельность можно расчленить на рядъ постоянно повторяющихся рефлексовъ. Послѣдніе бываютъ различны, и мы можемъ раздѣлить ихъ на частные и общіе. Частные рефлексы имѣютъ особые приводящіе и отводящіе аппараты и идутъ по опредѣленнымъ путямъ: каждому роду раздраженія здѣсь соотвѣтствуетъ свой эффектъ. Вышеприводившіеся примѣры рефлексовъ (съуженіе зрачка и отдѣленіе слюны) представляютъ частные рефлексы. При общихъ же рефлексахъ оказывается безразличнымъ, гдѣ возникаетъ раздраженіе и гдѣ слѣдуетъ на него отвѣтная работа: рефлексъ протекаетъ всегда одинаковымъ образомъ,—въ любомъ мѣстѣ тѣла. Такое распространеніе общихъ рефлексовъ на все тѣло указываетъ на существованіе диффузной, недифференцированной нервной системы: эти рефлексы связаны съ нервными сѣтями. У тѣхъ животныхъ, у которыхъ они существуютъ рядомъ съ част-

ными рефлексами, должны существовать и нервные узлы рядомъ съ нервною сѣтью. Такъ, каждый кусокъ, вырѣзанный изъ подошвы слизняка (Limax), обнаруживаетъ при всякомъ раздраженіи такія же волнообразныя, пробѣгающія по нему сокращенія, какъ при ползаніи слизня; эти сокращенія происходятъ какъ разъ подъ вліяніемъ нервной сѣти, расположенной по всей подошвѣ.—Низшія животныя, обладающія только нервною сѣтью, обнаруживаютъ одни лишь общіе рефлексы; наоборотъ,—высшія животныя съ хорошо развитыми нервными гангліями обладаютъ сложною спеціализаціей рефлексовъ.

Существованіе у одного и того же животнаго отдѣльныхъ и имѣющихъ даже отчасти различное строеніе нервныхъ центровъ выдвигаетъ вопросъ, какимъ образомъ между ними распредѣляется работа. Напр., у земляного червя въ каждомъ кольцѣ тѣла на брюшной сторонѣ находится нервный узелъ, и сосѣдніе узлы связаны между собою продольными нервами; кромѣ того, въ первомъ сегментѣ надъ глоткою лежитъ, такъ называемый, церебральный (головной) ганглій. Движеніе мускулатуры тѣла во время ползанья управляются у земляного червя исключительно брюшными нервными узлами; но при этомъ каждому узлу подчиненъ лишь небольшой участокъ тѣла, который является парализованнымъ при уничтоженіи даннаго узла; слѣдовательно, дѣятельность узловъ должна быть координирована, при чемъ при координаціи ея церебральный ганглій не играетъ никакой спеціальной роли.—Центральная нервная система стрекозы имѣетъ то же расположеніе. Здѣсь ритмически повторяющіяся движенія во время полета или ходьбы управляются также брюшною нервною цѣпочкою, но послѣ обезглавливанія, при чемъ отрѣзается и церебральный ганглій, стрекоза уже не летаетъ, и соотвѣтственныя движенія крыльевъ вызываются только съ помощью спеціальныхъ раздраженій. Что касается ходьбы, то обезглавленная стрекоза передвигаетъ ногами только тогда, когда онѣ вытягиваются искусственнымъ путемъ при помощи спеціальныхъ приспособленій; но она не лишается способности сгибать свои ноги и прочно цѣпляться ими за что либо. Послѣднее чисто рефлекторное движеніе ногъ у нормальныхъ стрекозъ подавляется дѣятельностью церебральнаго ганглія, и это дѣлаетъ возможнымъ движеніе ногъ, необходимое для ходьбы. Отъ церебральнаго узла зависятъ какъ начало ходьбы или полета, такъ и направленіе ихъ. Такимъ образомъ, здѣсь брюшная нервная цѣпочка подчинена церебральному узлу.—Сложныя ритмическія движенія кишечника позвоночныхъ животныхъ зависятъ отъ такъ называемаго ауэрбаховскаго сплетенія,—нервной сѣти, находящейся въ стѣнкахъ кишечника; но регулированіе этихъ движеній, угнетеніе или задержка въ дѣятельности этихъ низшихъ центровъ производится высшими центрами: черезъ посредство nervus vagus (блуждающаго нерва) и n. splanchnicus, отходящихъ отъ продолговатаго или отъ спинного мозга.

2. Устройство центральной нервной системы у безпозвоночныхъ.

Почти исключительно нервную сѣть мы встрѣчаемъ у кишечнополостныхъ и при томъ въ наиболѣе чистомъ видѣ—у прикрѣпленныхъ формъ,—у гидрополиповъ и сцифополиповъ; примѣрами ихъ намъ послужатъ гидра и актиніи. У всѣхъ кишечнополостныхъ нервная сѣть залегаетъ внутри эпителія, между базальными концами эпителіальныхъ клѣтокъ и граничитъ съ слѣдующимъ непосредственно за эпителіемъ мускульнымъ слоемъ. Клѣтки нервной сѣти развиваются изъ эпителіальныхъ и часто своею формою указываютъ на такое свое происхожденіе: тѣло ихъ вдается иногда на нѣкоторое разстояніе въ эпителій между его клѣтками (рис. 363). У актиній нервная сѣть не вездѣ одинаково густа: чаще, чѣмъ въ другихъ мѣстахъ тѣла, клѣтки расположены на щупальцахъ и возлѣ ихъ основаній, т. е. у края ротовой площадки. Нервныя клѣтки встрѣчаются также въ кишечномъ эпителіѣ, но происхожденіе ихъ тамъ намъ неизвѣстно;—возможно, что онѣ происходятъ изъ эктодерма и только потомъ переходятъ въ энтодермъ.—Выше стоитъ нервная система у свободно-плавающихъ медузъ. Здѣсь нервная сѣть ограничивается главнымъ образомъ нижнею поверхностью зонтика (subumbrella) и поверх-

ностью желудочнаго стебелька, на наружной же поверхности зонтика вмѣстѣ съ мускульными волокнами и органами чувствъ отсутствуетъ и нервная сѣть. Къ нервной сѣти медузъ присоединяются длинные нервы, стоящіе въ связи съ органами чувствъ: у гидромедузъ по краю зонтика проходитъ двойное нервное кольцо, у сцифомедузъ (напр. Rhizostoma) отдѣльные главные чувствительные участки, окружающіе краевыя тѣльца, связываются между собою нервными тяжами, проходящими въ видѣ арокъ въ эпителіѣ нижней поверхности зонтика. Слѣдовательно, у медузъ уже наступаетъ централизація въ нервной системѣ: нервное кольцо гидромедузъ заключаетъ въ себѣ многочисленныя нервныя клѣтки, которыя у сцифомедузъ концентрируются вокругъ восьми краевыхъ тѣлецъ.

Различію въ устройствѣ нервной системы, какъ показываютъ опыты, соотвѣтствуютъ и различія въ ея отправленіи. Такъ какъ въ нервной сѣти возбужденіе распространяется, быстро убывая въ силѣ, во всѣ стороны, то болѣе слабое раздраженіе ограничивается, какъ бы разсѣиваясь, маленькою областью, а болѣе сильное вызываетъ сокращеніе мышцъ всего тѣла. Такъ, при раздраженіи гидры слабыми электрическими токами, совершенно не ощутимыми человѣкомъ, съеживается ея тѣло, щупальцы же остаются въ вытянутомъ состояніи, или при раздраженіи отдѣльнаго щупальца сокращается только это одно щупальце. Существованіе диффузной, всюду одинаковой нервной сѣти у актиній видно изъ того, что каждый вырѣзанный изъ стѣнки тѣла ихъ кусокъ, каждое отрѣзанное щупальце въ продолженіи цѣлаго дня продолжаютъ реагировать на раздраженія такимъ же образомъ, какъ раньше въ тѣлѣ животнаго. Если коснуться одного изъ щупалецъ раскрывшагося Cerianthus, то стягивается только оно одно. Если быстро срѣзать ножницами одно изъ щупалецъ, то оставшійся отрѣзокъ его сокращается, но все остальное животное остается неподвижнымъ. Наоборотъ, при сильномъ раздраженіи какъ гидры, такъ и Cerianthus происходитъ сокращеніе всего тѣла сразу и стягиваніе всѣхъ щупалецъ.

Прекрасный примѣръ того, какъ столь простая форма нервной системы можетъ представлять «цѣлесообразные» рефлексы, показываетъ опытъ Нагеля надъ одной гидромедузой,—Carmarina hastata Haeck. Если прикоснуться изогнутой соотвѣтственнымъ образомъ стеклянной палочкой къ какому нибудь мѣсту нижней поверхности зонтика этой медузы, то желудочный стебелекъ, быстро изгибаясь, съ силою ударяетъ по данному мѣсту, «подобно коровѣ, отмахивающейся хвостомъ отъ надоѣдливой мухи». Желудочный стебелекъ ударяетъ такимъ же образомъ, если нижней стороны зонтика коснется проплывающее мимо мелкое животное, напр., одинъ изъ рачковъ,—служащихъ медузѣ пищею; такимъ образомъ эта добыча можетъ быть схвачена. При разлитомъ распространеніи возбужденія по нервной сѣти оно достигаетъ желудочнаго стебелька какъ разъ съ той стороны, которая обращена къ мѣсту раздраженія, и вызываетъ именно здѣсь сокращеніе продольныхъ мускуловъ стебелька; — такъ просто объясняется направленіе удара стебелькомъ. Начало централизаціи въ нервной системѣ у сцифомедузъ можно замѣтить уже по ея дѣятельности. У корнеротовъ (Rhizostoma) при вырѣзаніи всѣхъ краевыхъ тѣлецъ съ прилегающими мѣстами колокола ритмическія движенія колокола сейчасъ же прекращаются. Такое животное отвѣчаетъ на механическое раздраженіе постоянно только однимъ единственнымъ сокращеніемъ колокола. Но если хоть одно краевое тѣльце остается на зонтикѣ, то движенія, служащія для плаванія, вполнѣ сохраняются: возбужденіе, идущее отъ краевого тѣльца, при помощи длинныхъ нервовъ и нервной сѣти распространяется на всѣ части зонтика.

У ребровиковъ, стоящихъ близко къ кишечнополостнымъ, нервная сѣть также образуетъ главную часть нервной системы. У всѣхъ же другихъ животныхъ всегда существуетъ нервная система, состоящая изъ гангліевъ съ длинными проводящими путями; что касается нервной сѣти, то она встрѣчается здѣсь въ такихъ мѣстахъ, гдѣ необходимо разлитое, равномѣрно распредѣляющееся на весь органъ возбужденіе, — какъ въ стѣнкахъ кишекъ у позвоночныхъ или въ кровеносныхъ сосудахъ ихъ; мы находимъ ее, далѣе, подъ кожей иглокожихъ, плоскихъ (рис. 455, *B*) и другихъ червей, подъ кожей ракообразныхъ, гусеницъ насѣкомыхъ и мягкотѣлыхъ.

Нервная система въ видѣ узловъ несравненно удобнѣе для возникновенія болѣе сложныхъ рефлексовъ. У различныхъ формъ централизація ея заходитъ болѣе или менѣе далеко. Въ наиболѣе простыхъ случаяхъ она тянется черезъ все тѣло, и тогда для соединенія узловъ съ периферіей бываетъ достаточно лишь короткихъ путей, какъ у многихъ червей (рис. 455, *A*). Наоборотъ, въ случаѣ крайней концентраціи нервной системы, она сосредоточивается на очень небольшомъ пространствѣ тѣла и къ наружнымъ частямъ отсылаетъ отъ себя длинные нервы; такая форма централизаціи достигаетъ своего высшаго пункта у головоногихъ. Различіе въ развитіи отдѣльныхъ участковъ тѣла отражается на относящихся къ нимъ участкахъ центральной нервной системы: у кольчатыхъ червей, у которыхъ тѣло состоитъ изъ одинаковыхъ сегментовъ, и нервные узлы этихъ сегментовъ—одинаковы, у моллюсковъ же гангліи разныхъ мѣстъ тѣла—различны (рис. 456). Величина ганглія соотвѣтствуетъ развитію органа, который даннымъ гангліемъ иннервируется. Отдѣльный случай этого общаго правила представляетъ разрастаніе нервной массы у передняго конца тѣла,—въ головѣ. Эта часть тѣла бываетъ направлена во время движенія обыкновенно впередъ; поэтому на ней располагаются главные органы чувствъ, которыми животное, съ одной стороны, знакомится съ различными встрѣчными предметами, съ другой, узнаетъ объ особенностяхъ принимаемой имъ пищи,—это—глаза и органы химическаго чувства. Они должны находиться въ связи какъ между собою, такъ и съ другими нервными центрами, чѣмъ и объясняется возникновеніе на этомъ мѣстѣ—«мозга».

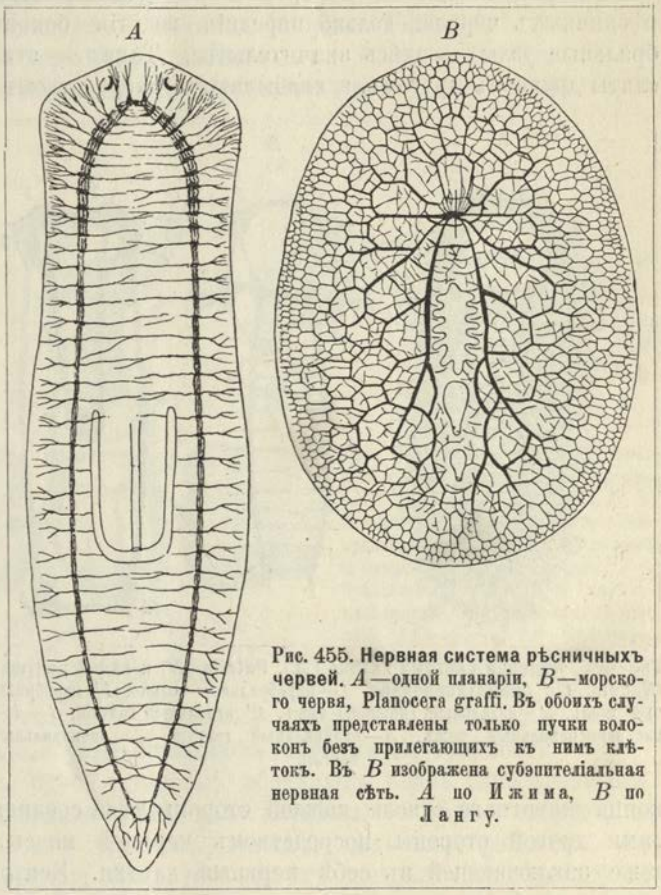


Рис. 455. Нервная система рѣсничныхъ червей. *A*—одной планаріи, *B*—морского червя, Planocera graffi. Въ обоихъ случаяхъ представлены только пучки волоконъ безъ прилегающихъ къ нимъ клѣтокъ. Въ *B* изображена субэпителіальная нервная сѣть. *A* по Ижима, *B* по Лангу.

Всего менѣе централизована нервная система у плоскихъ червей, примѣромъ которыхъ намъ здѣсь послужатъ рѣсничные черви (рис. 455). Два боковыхъ нервныхъ ствола тянутся у нихъ вдоль всего плоскаго тѣла отъ передняго конца къ заднему, при чемъ они на всемъ своемъ протяженіи снабжены гангліозными клѣтками, прилегающими снаружи къ волокнистой массѣ или «точечному» веществу стволовъ. Боковые стволы соединены поперечными нервными пучками, такъ что получается въ общемъ форма, которая удачно названа лѣстничнымъ типомъ нервной системы. Вся система располагается ближе къ брюшной сторонѣ, такъ какъ здѣсь сильнѣе развита мускулатура и такъ какъ эта сторона сильнѣе раздражается, постоянно соприкасаясь съ твердымъ субстратомъ. Къ переднему концу тѣла нервная масса стволовъ увеличивается, — они вздуваются и соединяются другъ съ другомъ въ формѣ такъ называемаго мозга. Мозгъ и продольные стволы стоятъ въ связи съ сплетеніемъ нервовъ въ видѣ сѣти, залегающимъ и на спинной, и на брюшной сторонахъ животнаго (рис. 455, *B*). По своей массѣ «мозгъ» мало отличается отъ боковыхъ стволовъ, соотвѣтственно чему, повидимому, и значеніе его для

дѣятельности тѣла животнаго несущественно. Послѣднее вытекаетъ изъ опытовъ съ разрѣзаніемъ рѣсничныхъ червей на части. Если разрѣзать планарію (одного изъ рѣсничныхъ червей) поперекъ на двѣ части, то обѣ онѣ продолжаютъ ползти, какъ и раньше, и въ движеніяхъ задняго отрѣзка, лишеннаго теперь «мозга», нельзя замѣтить отличій отъ передняго. У выше-развитыхъ морскихъ многовѣтвистыхъ рѣсничныхъ червей «мозгъ» играетъ, повидимому, болѣе важную роль: по крайней мѣрѣ, при такомъ же разрѣзаніи ихъ движенія задняго отрѣзка оказываются менѣе правильными. У планарій каждый участокъ тѣла содержитъ въ себѣ нейроны, необходимые для всѣхъ его отправленій, какъ это видно изъ того, что планарій можно разрѣзать на рядъ кусковъ, изъ которыхъ каждый продолжаетъ двигаться, какъ цѣлое животное, продолжаетъ жить и можетъ снова разрастись въ полное животное.

Нервная система немертинъ въ общихъ чертахъ походитъ на нервную систему рѣсничныхъ червей. Только переднія вздутія боковыхъ продольныхъ стволовъ, — церебральные узлы, — здѣсь значительнѣе. Также — эти гангліи обѣихъ сторонъ не вполнѣ слиты другъ съ другомъ, а связываются посредствомъ дорзальной и вентральной нервныхъ перемычекъ, такъ называемыхъ коннективъ, окружающихъ сверху и снизу пищеводъ.

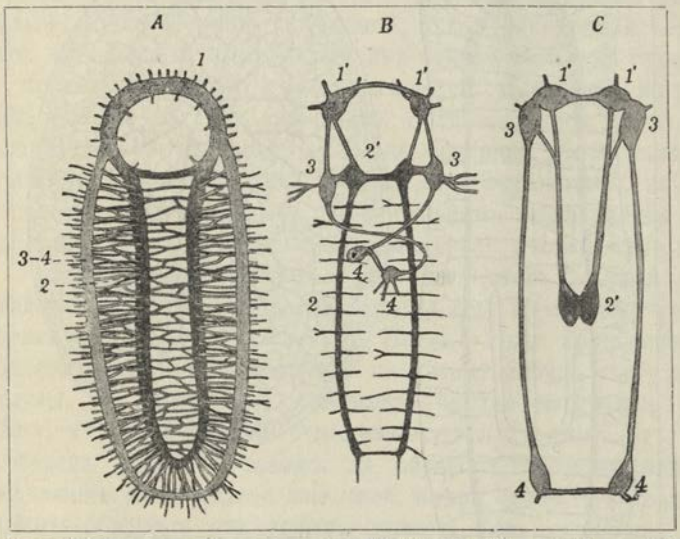


Рис. 456. **Нервная система хитона (*A*), Pateila (*B*) и одной ракушки (Nucula, *C*); схематизировано.** *1*—церебральное кольцо, *1'* церебральный узелъ, *2*—педальный (ножной) тяжъ, *2'* педальный ганглій, *3—4*—плевровисцеральный тяжъ, *3*—плейральный ганглій, *4*—висцеральный ганглій.

Необыкновенное разнообразіе, встрѣчаемое нами у моллюсковъ, отражается и на устройствѣ ихъ нервной системы: низшіе моллюски,—желобобрюхія и хитоны (Solenogastres и Chiton), обладаютъ нервной системой, весьма напоминающей лѣстничный типъ рѣсничныхъ червей, у головоногихъ же мы встрѣчаемъ высшую степень централизаціи нервной системы, какая только вообще наблюдается у животныхъ.

У хитоновъ (рис. 456, *A*) существуютъ четыре продольныхъ ствола,—пара боковыхъ и пара, лежащихъ болѣе вентрально; гангліозныя клѣтки распредѣлены по всей длинѣ стволовъ. У передняго конца животнаго стволы каждой стороны тѣла соединяются другъ съ другомъ и со стволами другой стороны посредствомъ нервной массы, проходящей надъ пищеводомъ и тоже заключающей въ себѣ нервныя клѣтки. Вентральные стволы какъ между собою, такъ и съ боковыми связываются поперечными соединительными нервными тяжами, такъ называемыми коммиссурами.

Изъ такой слабо централизированной нервной системы развилась нервная система брюхоногихъ моллюсковъ: нервныя клѣтки, ихъ дендриты и концы отдаленныхъ нейроновъ собрались въ отдѣльныхъ мѣстахъ нервныхъ стволовъ, въ видѣ рѣзко ограниченныхъ нервныхъ узловъ, которые остались другъ съ другомъ въ связи посредствомъ только однихъ пучковъ нервныхъ волоконъ безъ гангліозныхъ клѣтокъ. Соотвѣтственно первоначальнымъ нервнымъ стволамъ, большинство этихъ гангліевъ являются также парными и лежатъ у передняго конца тѣла; они группируются въ формѣ церебральныхъ, педальныхъ (ножныхъ) и плевральныхъ (боковыхъ) нервныхъ узловъ вокругъ глотки (пищевода) и образуютъ при помощи связывающихъ ихъ поперечныхъ коммиссуръ и продольныхъ коннективъ — окологлоточное кольцо; кромѣ нихъ въ основаніи жабръ лежатъ па-

ріетальные узлы, а подъ задней кишкой — парный или простой висцеральный ганглій (рис. 456, *B*). Отъ превральныхъ узловъ къ паріетальнымъ, а оттуда далѣе къ висцеральнымъ идетъ съ каждой стороны тѣла соединительный нервный тяжъ, соотвѣтствующій по своему положенію боковому нервному стволу хитоновъ. Ассиметричный завитокъ части тѣла, покрытой мантіей, измѣнилъ у нѣкоторыхъ брюхоногихъ первоначально симметричное расположеніе нервной системы: соединительный тяжъ между паріетальными и висцеральными узлами у такихъ брюхоногихъ перекрещивается.

Съ концентраціею нейроновъ въ опредѣленныхъ ограниченныхъ узлахъ связано рѣзкое раздѣленіе работы между нервными центрами. Церебральные узлы получаютъ сравнительно съ другими то преимущество, что они соединяются съ главными органами чувствъ,—съ щупальцами, глазами и статоцистами; они занимаютъ доминирующее положеніе надъ другими узлами и, смотря по надобности, или усиливаютъ, или угнетаютъ ихъ работу. Кромѣ того, они иннервируютъ хоботокъ и губы. Педальные узлы управляютъ поступательнымъ движеніемъ животнаго; извѣстно, что у легочныхъ брюхоногихъ они соединяются съ нервною сѣтью въ подошвѣ и регулируютъ ея работу; перистальтическія, волнообразныя сокращенія подошвы управляются этою сѣтью самостоятельно и происходятъ при раздраженіи также вырѣзанныхъ кусковъ изъ подошвы (Limax). Обезглавленный слизнякъ, съ отрѣзаннымъ вмѣстѣ съ головою окологлоточнымъ кольцомъ, еще можетъ ползать, но не можетъ остановить своего движенія или измѣнить его направленіе. Плевральные узлы иннервируютъ мантію и втягивающій мускулъ; паріетальные узлы отсылаютъ нервы къ жабрамъ; висцеральные узлы снабжаютъ нервами внутренности.

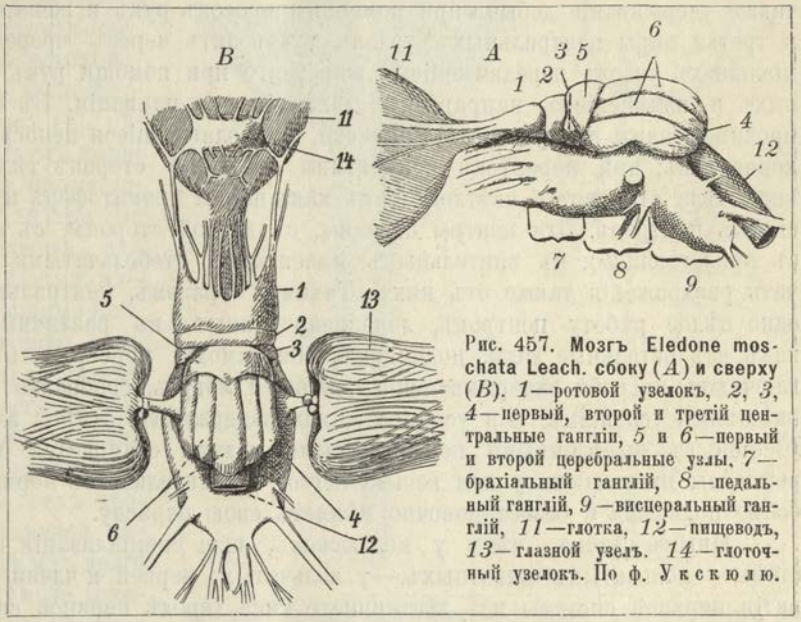


Рис. 457. Мозгъ Eledone moschata Leach. сбоку (*A*) и сверху (*B*). *1*—ротовой узелокъ, *2*, *3*, *4*—первый, второй и третій центральные ганглія, *5* и *6*—первый и второй церебральные узлы, *7*—брахіальный ганглій, *8*—педальный ганглій, *9*—висцеральный ганглій, *11*—глотка, *12*—пищеводъ, *13*—глазной узелъ. *14*—глоточный узелокъ. По ф. Ускюлю.

Двухстворчатые моллюски, съ одной стороны, обладаютъ очень однообразными и медленными движеніями и при добываніи пищи мало активны; съ другой стороны, они отличаются слабымъ развитіемъ своихъ органовъ чувствъ, такъ какъ раковина, окружающая все ихъ тѣло, почти совершенно изолируетъ его отъ раздраженій внѣшняго міра. Этому соотвѣтствуетъ слабое развитіе и нервныхъ центровъ, которые, впрочемъ, во всѣхъ существенныхъ чертахъ походятъ на нервную систему брюхоногихъ (рис. 456, *C*): прилегающіе другъ къ другу церебральные и плевральные узлы меньше, чѣмъ у другихъ моллюсковъ; педальные и висцеральные узлы также умѣренно развиты. У формъ съ недоразвитою ногою, какъ устрицы и гребешки, педальные узлы также почти исчезли.

Наоборотъ,—у ловкихъ, сильныхъ и подвижныхъ головоногихъ, которыя вообще занимаютъ высшее мѣсто среди безпозвоночныхъ, нервные центры достигаютъ бо̀льшего развитія, чѣмъ у другихъ моллюсковъ. У двужаберныхъ, на которыхъ мы здѣсь остановимся, нервные центры собраны въ гангліозную массу, окружающую пищеводъ (рис. 457) и защищенную отъ поврежденій (при отсутствіи раковины) толстою хрящевою капсулою. Передвиженіе одной части ноги, а именно рукъ,—на голову въ значительной степени, повидимому, содѣйствовало концентраціи нервной системы. Нервная масса, обра-

зующая на видъ одно цѣлое, дѣлится пищеводомъ на надглоточную и подглоточную части, связанныя между собою съ обѣихъ сторонъ пищевода сильною коннективой, а эти части въ свою очередь распадаются на рядъ парныхъ узловъ. Подглоточная часть состоитъ изъ брахіальныхъ, педальныхъ и висцеральныхъ узловъ; въ надглоточной части можно отличить одну пару букальныхъ (ротовыхъ), три пары центральныхъ и двѣ пары церебральныхъ узловъ. Значеніе отдѣльныхъ узловъ разъяснили спеціальные опыты Укскюля надъ мускуснымъ осьминогомъ (Eledone moschata Leach.). Брахіальные и педальные узлы снабжаютъ нервами руки и воронку; висцеральные гангліи иннервируютъ внутренности и содержатъ въ себѣ дѣйствующій автоматически дыхательный центръ, съ обособленной локализаціей для вдыханія и выдыханія; букальные узлы иннервируютъ ротовой аппаратъ. Дѣятельность всѣхъ этихъ узловъ, однако, ограничена и подчинена работѣ центральныхъ узловъ. Послѣдніе черезъ висцеральные узлы управляютъ сильными движеніями во время плаванія,—движеніями, съ которыми связано обновленіе воды, необходимое для дыханія; первая пара центральныхъ узловъ завѣдуетъ актомъ ѣды, устанавливаетъ правильную послѣдовательность въ движеніяхъ во время него, регулируетъ также удерживаніе добычи при помощи присосокъ рукъ и жевательныя движенія; вторая и третья пары центральныхъ узловъ руководятъ черезъ посредство педальныхъ и брахіальныхъ узловъ передвиженіемъ животнаго при помощи рукъ, осязаніемъ посредствомъ нихъ и измѣненіемъ направленія движенія при плаваніи. Въ нихъ заключаются между прочимъ также центры смѣны окраски, располагающіеся непосредственно возлѣ заднихъ коннективъ; при перерѣзкѣ коннективы на одной сторонѣ тѣла, соотвѣтственная половина тѣла становится свѣтлою, такъ какъ нервы хроматофоръ при этомъ отдѣляются отъ своихъ центровъ. Эти центры связаны, съ другой стороны, съ зрительными гангліями и съ прилегающими къ зрительнымъ маленькими стебельчатыми узелками и могутъ получать раздраженія также отъ нихъ. Такимъ образомъ, центральные узлы связываютъ въ одно цѣлое работу центровъ, локализированныхъ въ различныхъ мѣстахъ.—Но и они, какъ всѣ остальные узлы, подчинены, повидимому, церебральнымъ узламъ, которые заключаютъ въ себѣ задерживающіе центры и могутъ, сообразно характеру раздраженій и внѣшнимъ условіямъ, или усиливать, или задерживать отвѣты животнаго на раздраженія. Eledone съ вырѣзанными церебральными узлами становится очень возбужденною, всѣ рефлексы протекаютъ у нея весьма легко, сравнительно съ нормальнымъ животнымъ, она болѣе подвижна и безостановочно мѣняетъ свою окраску.

Инымъ путемъ, чѣмъ у моллюсковъ, шла спеціализація центральной нервной системы у кольчатыхъ животныхъ,—у кольчатыхъ червей и членистоногихъ. Здѣсь при развитіи нервной системы изъ лѣстничнаго типа (вродѣ нервной системы рѣсничныхъ червей) часть, соединяющая оба продольныхъ нервныхъ ствола и называемая «мозгомъ», расположилась надъ пищеводомъ, а продольные стволы сблизились между собою по средней брюшной линіи. Клѣточныя тѣла нейроновъ концентрировались по отдѣльнымъ сегментамъ, такъ что возникли два ряда нервныхъ узловъ; узлы каждаго ряда остались въ соединеніи другъ съ другомъ посредствомъ продольныхъ коннективъ, а пара узловъ каждаго сегмента связалась между собою одною или нѣсколькими поперечными коммиссурами. Такимъ путемъ возникли надглоточный или головной узелъ («мозгъ») и брюшная нервная цѣпочка, соединенные посредствомъ пары коннективъ, окружающихъ пищеводъ (рис. 458, 459 и 460).

Въ весьма примитивной формѣ брюшная нервная цѣпочка сохранилась у низко стоящаго морского кольчатаго червя—Polygordius: она лежитъ у него еще въ слоѣ эпидермиса и содержитъ въ себѣ по всей своей длинѣ клѣточныя тѣла нейроновъ, какъ продольные нервные стволы рѣсничныхъ червей. Но оба боковыхъ ствола здѣсь уже близко сдвинуты, какъ у большинства кольчатыхъ животныхъ. Благодаря такому сдвиженію, въ нѣкоторыхъ случаяхъ парность брюшной нервной цѣпочки становится незамѣтною при разсматриваніи снаружи (рис. 459), но сразу видна при микроскопическомъ изслѣдованіи по симметричному расположенію клѣтокъ въ парныхъ узлахъ и по двойнымъ про-

дольнымъ коннективамъ. Особенно ясно парность брюшной нервной цѣпочки видна у нѣкоторыхъ трубкожиловъ, каковы:—Sabella, Serpula (рис. 458, *A*), Hermella и др.

Каждая пара узловъ заключаетъ въ себѣ всѣ нервные элементы, необходимые для даннаго сегмента; отходящіе отъ узловъ нервы остаются въ своемъ сегментѣ и не переходятъ въ сосѣдніе сегменты. Сегментъ представляетъ въ своей дѣятельности самостоятельное цѣлое. Но внутри брюшной нервной цѣпи находятся нервы, связывающіе отдѣльные сегменты другъ съ другомъ и объединяющіе дѣятельность всего тѣла, а отдѣльные нейроны отсылаютъ отъ себя внутрь продольныхъ коннективъ нервные отростки, идущіе въ сосѣднія кольца тѣла. Эти отношенія въ узлахъ нервной цѣпочки у земляного червя иллюстрируетъ нашъ рис. 453. Здѣсь мы находимъ въ узлѣ различнаго рода нейроны, главнымъ образомъ униполярнаго типа; одни изъ нихъ (*1*) отсылаютъ свои отростки въ одинъ изъ трехъ нервовъ той же стороны тѣла, отъ другихъ нервные отростки (*2*) идутъ въ нервы противуположной стороны; такой перекрестъ нервныхъ волоконъ гарантируетъ совмѣстную работу обѣихъ половинъ тѣла; нервные отростки третьихъ нейроновъ (*3*) переходятъ въ нервы сосѣдняго узла;—наконецъ, существуетъ четвертый родъ клѣтокъ (*4*), отростки которыхъ не оставляютъ нервной цѣпочки, но, образуя многочисленные дендриты, идутъ внутри не и служатъ, такимъ образомъ, для внутренней связи между узлами: ихъ можно назвать ассоціирующими нейронами; они проходятъ, однако, лишь черезъ незначительное число сегментовъ. За болѣе длинныя ассоціонныя волокна можно разсматривать такъ называемыя «гигантскія нервныя волокна», которыя въ числѣ трехъ проходятъ вдоль брюшной нервной цѣпочки. Въ нервной природѣ ихъ долго сомнѣвались, пока Апати не доказалъ, что внутри ихъ проходятъ многочисленныя нервныя фибриллы, которыя мѣстами выходятъ изъ нихъ и вступаютъ въ общій нервный войлочекъ узловъ.

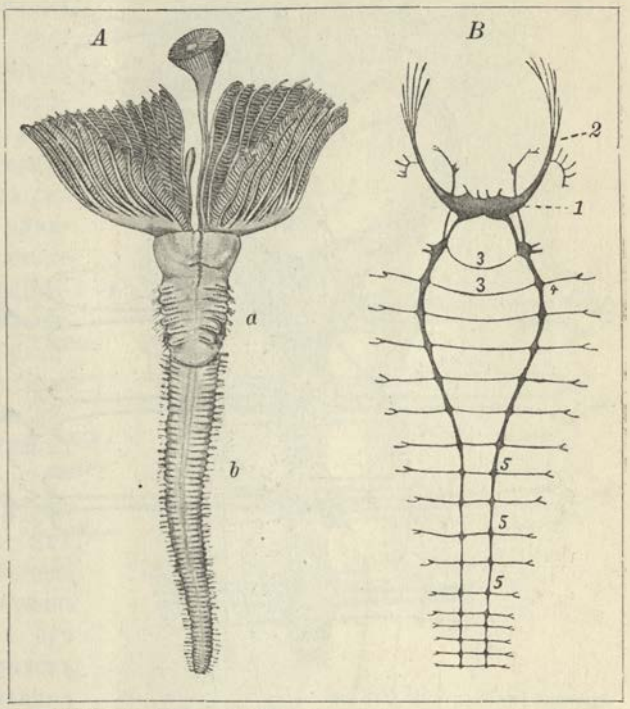


Рис. 458. Serpula contortuplicata,—одинъ изъ живущихъ въ трубкахъ кольчатыхъ червей (*A*), и передняя часть ея нервной системы (*B*). *1*—головной узелъ, *2*—нервы къ вѣнцу щупалецъ, *3*—коммиссуры между двумя узлами одного сегмента, *4*—нервъ отходящій отъ узла, *5*—узлы задняго отдѣла тѣла (*b*). *A* изъ Règne animal, *B* по де Катрфажу.

Нервныя волокна, отходящія отъ клѣточныхъ тѣлъ внутри узла въ боковые нервы, являются отчасти двигательными и развѣтвляются своими концами въ мускульныхъ волокнахъ, отчасти—чувствительными и оканчиваются въ эпидермисѣ. Черезъ тѣ же нервы вступаютъ въ узлы снаружи нервныя волокна (*5*), отходящія отъ эпителіальныхъ чувствительныхъ клѣтокъ; эти волокна отличаются своею незначительною толщиною и раздѣляются внутри ганглія Т-образно на двѣ вѣтви, изъ которыхъ одна тянется къ головному концу, другая—къ хвостовому и обѣ оканчиваются незначительными развѣтвленіями. Изъ такихъ окончаній, изъ многочисленныхъ дендритовъ, отходящихъ отъ униполярныхъ нейроновъ, и изъ поддерживающихъ клѣтокъ,—такъ называемыхъ, глiацитовъ,—составляется нервный войлочекъ, занимающій внутреннюю часть узла и называвшійся раньше точенымъ веществомъ. Въ немъ отростки отдѣльныхъ нейроновъ соединяются или при помощи сѣтеобразныхъ связей, или простымъ прикосновеніемъ другъ

съ другомъ. Такимъ путемъ возбужденія, возникающія при раздраженіи чувствительныхъ клѣтокъ или голыхъ нервныхъ окончаній могутъ переходить на двигательные нейроны и раздражать мускулы той же самой или противуположной стороны сегмента; съ другой стороны, смотря по силѣ раздраженія, возбужденія могутъ при помощи ассоціирующихъ нейроновъ передаваться въ отдаленные сегменты.—Таково въ общихъ чертахъ строеніе брюшной нервной системы у всѣхъ кольчатыхъ животныхъ.

У всѣхъ кольчатыхъ центральная нервная система защищается и поддерживается особою соединительно-тканною оболочкою, состоящею изъ внутренняго, плотнаго и изъ наружнаго рыхлаго слоя. У щетинконогихъ червей наружная оболочка содержитъ въ себѣ кровеносные сосуды, вѣтви которыхъ, (по крайней мѣрѣ, у дождевого червя) внѣдряются внутрь брюшныхъ гангліевъ и приносятъ къ нимъ питательныя вещества; у піявокъ вся цѣпочка окружена однимъ кровеноснымъ синусомъ. Центральная нервная система членистоногихъ, у которыхъ кровеносные пути, снабженные собственными стѣнками, встрѣчаются только мѣстами,—прямо омывается кровью; у насѣкомыхъ кислородъ доставляется нервной системѣ внѣдряющимися въ нее трахеями. Оболочка брюшной цѣпочки у кольчатыхъ червей содержитъ въ себѣ продольныя мускульныя волокна и съ помощью нихъ можетъ активно приспособляться къ подчасъ рѣзкимъ движеніямъ червя, не сгибаясь и не сдавливаясь. Для членистоногихъ, у которыхъ движенія тѣла стѣсняются кожнымъ панцыремъ, въ такой защитѣ необходимости нѣтъ, и мускульныя волокна въ оболочкѣ нервной системы отсутствуютъ.

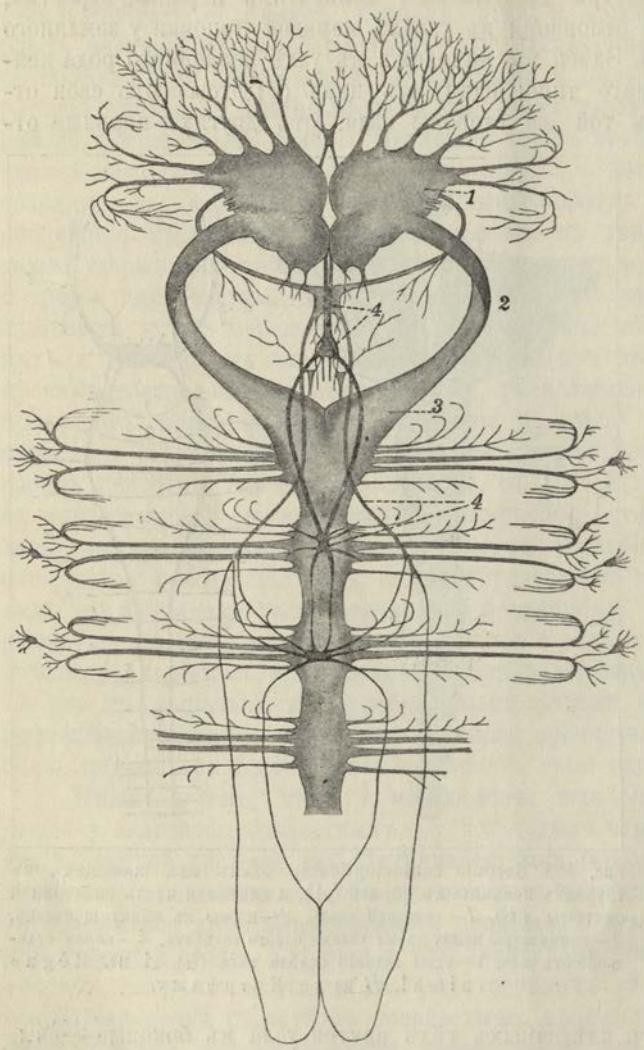


Рис. 459. Глоточное кольцо съ тремя парами узловъ Eunice sanguinea Sav. *1*—головной узелъ, *2*—окологлоточныя коннективы, *3*—подглоточный узелъ, *4*—симпатическая нервная система. Изъ Règne animal.

Вездѣ, гдѣ отдѣльные сегменты тѣла одинаково развиты, какъ у большинства кольчатыхъ червей и у многоножекъ, одинаковы также и узлы брюшной нервной цѣпочки. Исключеніемъ, конечно, являются случаи, когда нѣсколько сегментовъ сливаются другъ съ другомъ; тогда соединяются между собою и ихъ узлы. Такъ, въ первомъ узлѣ брюшной цѣпочки піявки заключаются пять, а въ послѣднемъ—семь отдѣльныхъ узловъ, и поэтому эти узлы превосходятъ своей величиной остальные. То же мы встрѣчаемъ въ подглоточномъ узлѣ членистоногихъ: голову ихъ образуетъ нѣсколько сегментовъ, число которыхъ по меньшей мѣрѣ равно числу паръ ротовыхъ частей, и этимъ объясняется значительная величина передняго узла ихъ брюшной нервной цѣпочки.

Наоборотъ, неодинаковое развитіе сегментовъ тѣла отражается также на величинѣ

узловъ брюшной цѣпочки. У многихъ изъ живущихъ въ трубкахъ кольчатыхъ червей, напр., у Serpula—тѣло раздѣлено на два отдѣла (рис. 458, *A*, *a* и *b*). Кольца передняго отдѣла, такъ наз. груди (thorax), больше колецъ задняго—брюшка; они обладаютъ болѣе сильною мускулатурою и по большей части бываютъ богаче снабжены железами; соотвѣтственно этому, и гангліи ихъ больше, чѣмъ въ сегментахъ брюшка. Особенно бросается въ глаза неодинаковое развитіе узловъ у многихъ ракообразныхъ и насѣкомыхъ: здѣсь грудные сегменты снабжены ногами, служащими для хожденія, а у насѣкомыхъ второй и третій сегментъ груди, кромѣ того,—крыльями. Поэтому мускулатура ихъ гораздо сильнѣе, и нервные узлы ихъ значительно превосходятъ своею величиною нервные узлы брюшка. Всего значительнѣе различіе въ величинѣ между грудными и брюшными узлами, конечно, у крабовъ, брюшко которыхъ редуцировано, причемъ у самцовъ, брюшко которыхъ меньше брюшка самокъ, менѣе развиты также и брюшные узлы. Въ то время, какъ грудные узлы обыкновеннаго краба (Carcinus maenas Leach) заключаютъ въ себѣ различнаго рода двигательные нейроны, въ его брюшныхъ узлахъ встрѣчается только одинъ родъ ихъ. Очень поучительно въ данномъ отношеніи сравненіе узловъ нѣкоторыхъ взрослыхъ насѣкомыхъ съ нервными узлами ихъ личинокъ; такъ, напр., у почти безногихъ личинокъ дровосѣка Clytus arcuatus L., съ червеобразнымъ тѣломъ, состоящимъ изъ одинаковыхъ сегментовъ, грудные узлы едва больше брюшныхъ, у развитого же жука, съ развитыми ножными и крыловыми мышцами, разница между этими узлами очень значительна (рис. 460).

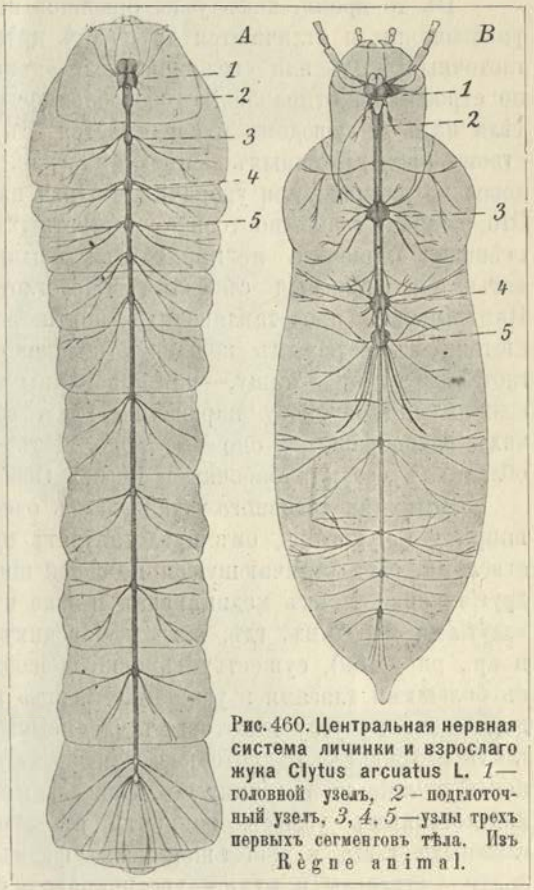


Рис. 460. Центральная нервная система личинки и взрослаго жука Clytus arcuatus L. *1*—головной узелъ, *2*—подглоточный узелъ, *3*, *4*, *5*—узлы трехъ первыхъ сегментовъ тѣла. Изъ Règne animal.

Если указанная разница въ величинѣ узловъ стоитъ въ тѣсной связи съ ихъ функціей, то, съ другой стороны, концентрація или сліяніе всѣхъ или части брюшныхъ гангліевъ—нисколько не зависитъ отъ ихъ дѣятельности. При сближеніи узловъ коннективы укорачиваются, и внутренняя связь между центрами облегчается, но за то периферическіе нервы удлинняются, такъ какъ каждый узелъ продолжаетъ, пока сохраняется сегментація тѣла, иннервировать свой опредѣленный сегментъ тѣла. Съ концентраціей брюшной нервной цѣпочки мы встрѣчаемся у большинства членистоногихъ; у кольчатыхъ червей ея нѣтъ. Но въ одномъ и томъ же классѣ могутъ одни виды обладать неукороченною, другіе—концентрированною брюшною цѣпочкою. Сравненіе показываетъ, что послѣдніе виды являются вообще филогенетически болѣе молодыми. Изъ ракообразныхъ сегментально расположенными нервными узлами обладаютъ листоногіе и равноногіе раки; у длиннохвостыхъ десятиногихъ раковъ замѣтно начало концентраціи, у короткохвостыхъ она заканчивается. Изъ паукообразныхъ брюшная цѣпочка неукорочена у сольпугъ и у очень древнихъ въ филогенетическомъ отношеніи скорпіоновъ; наоборотъ, у пауковъ и клещей нервная система болѣе сконцентрирована, чѣмъ у всѣхъ прочихъ членистоногихъ. У двукрылыхъ укорачиваніе нервной системы идетъ параллельно съ спеціализаціей формы; у комаровъ, съ наименѣе редуцированными усиками и съ болѣе примитивной формою личинокъ, нервные узлы расположены почти вполнѣ сегментально;

у другихъ длинноусыхъ двукрылыхъ, каковы толкунчики (Empis), укорачиваніе нервной системы—значительнѣе; у слѣпней, съ болѣе редуцированными усиками, брюшная нервная цѣпочка доходитъ только до половины брюшка, и, наконецъ, у настоящихъ мухъ вся цѣпочка сконцентрирована въ груди. Нервная система личинокъ обыкновенно менѣе сконцентрирована, чѣмъ нервная система развитого насѣкомаго, и, такимъ образомъ, личинки сохранили болѣе примитивную форму ея.

Число нервовъ, отходящихъ отъ одного брюшного узла, бываетъ различно. У обыкновенной піявки отходитъ съ каждой стороны узла по два нерва, у земляного червя—по три, у многоножекъ вообще—по четыре. Эти нервы заключаютъ въ себѣ всегда какъ чувствительныя, такъ и двигательныя волокна: они представляютъ, какъ говорится, смѣшанные нервы.

Въ то время, какъ узлы брюшной нервной цѣпочки морфологически между собою—равнозначны и отличаются другъ отъ друга лишь въ количественномъ отношеніи, надглоточный узелъ или «головной мозгъ» занимаетъ не только по своему положенію, но и по строенію и отправленію обособленное мѣсто. Онъ располагается у передняго конца тѣла надъ пищеводомъ и соединяется съ переднимъ узломъ брюшной цѣпочки посредствомъ окологлоточныхъ коннективъ (рис. 458—460). Послѣднія бываютъ обыкновенно довольно длинны; при укорачиваніи ихъ надглоточный узелъ надвигается на подглоточный. Это, однако, возможно только у животныхъ, не принимающихъ грубой пищи, у которыхъ стѣнкамъ пищевода не приходится раздаваться при проглатываніи пищи; поэтому всѣ кольчатыя животныя съ узкимъ окологлоточнымъ кольцомъ принимаютъ жидкую пищу. Изъ піявокъ, представляющихъ почти исключительно сосущихъ животныхъ, широкимъ глоточнымъ нервнымъ кольцомъ обладаютъ только конскія піявки (Haemopis), которыя глотаютъ твердую пищу,—напр., земляныхъ червей. Изъ ракообразныхъ—узкое глоточное кольцо существуетъ у паразитическихъ саффиринъ и у рыбьей вши (Argulus); у прочихъ ракообразныхъ оно — широко. Изъ насѣкомыхъ короткимъ глоточнымъ кольцомъ обладаютъ сосущія бабочки и пчелы. Особенно коротко оно и толсто у паукообразныхъ.

Величина головного узла бываетъ очень различна. У низшихъ кольчатыхъ червей,—напр., у Polygordius, онъ представляетъ простую перемычку между обоими продольными стволами, едва отличающуюся по своей ширинѣ отъ окологлоточныхъ коннективъ. Многіе другіе черви,—какъ медицинская піявка и земляной червь, обладаютъ двумя умѣренными вздутіями. Но тамъ, гдѣ, какъ у морскихъ хищныхъ кольчатыхъ червей (Nereis, Eunice и др., рис. 459), существуетъ ясно обособленная отъ остального тѣла головная лопасть съ большими глазами и усиками, «мозгъ» имѣетъ значительный объемъ и мало уступаетъ надглоточному узлу нѣкоторыхъ членистоногихъ. Развитіе органовъ чувствъ на головѣ, глазъ и усиковъ, къ которымъ «мозгъ» посылаетъ нервы, оказываетъ у членистоногихъ ясное вліяніе на величину его. Зрительные ганглiи, остающіеся не слитыми съ собственно надглоточнымъ узломъ, зависятъ въ своемъ развитіи непосредственно отъ величины сложныхъ глазъ и у большеглазыхъ формъ,—каковъ, напр., морской бокоплавъ Hyperia, далѣе,—стрекозы и мухи,—увеличиваютъ собою въ значительной степени нервную массу головы. У стрекозъ зрительные ганглiи даже превосходятъ своею массою величину самого надглоточнаго узла, въ то время какъ отдѣлы его, связанные съ слабо развитыми усиками, такъ наз. обонятельныя лопасти,—развиты совсѣмъ слабо; у муравьевъ мы встрѣчаемъ какъ разъ обратное отношеніе. Функціональное подчиненіе брюшной нервной цѣпочки головному мозгу стоитъ, несомнѣнно, въ тѣсномъ отношеніи къ развитію главныхъ органовъ чувствъ на головѣ и къ связи ихъ съ мозгомъ: оптическія и химическія раздраженія, воспринимаемыя членистоногими почти исключительно этою частью тѣла, служатъ для оріентировки животнаго среди окружающей его обстановки и имѣютъ для сохраненія его больше значенія, чѣмъ раздраженіе органовъ осязанія, происходящее лишь при непосредственномъ соприкосновеніи и вызывающее обыкновенно лишь мѣстную реакцію. Поэтому отъ надглоточнаго ганглія отходятъ почти исключительно чувствительные нервы, за исключеніемъ двигательныхъ нервовъ усиковъ и (у раковъ)—нервовъ

глазныхъ стебельковъ; двигательные импульсы въ другія части тѣла посылаются головнымъ гангліемъ черезъ посредство брюшной нервной цѣпочки.

Въ то время, какъ у кольчатыхъ червей отношенія остаются еще простыми, у ряда членистоногихъ, начиная съ раковъ и многоножекъ и кончая насѣкомыми, происходятъ въ строеніи надглоточнаго узла усложненія. У болѣе развитыхъ формъ въ немъ можно отличить ясно обособленные отдѣлы, каждый съ своими нервами; они образуютъ различные центры, связанные другъ съ другомъ и съ брюшной нервной цѣпочкой. Отъ степени ихъ развитія зависитъ сложность въ отправленіяхъ животнаго. У насѣкомыхъ, наприм., отличаютъ три отдѣла (рис. 460): protocerebrum, или основной мозгъ съ стебельчатыми тѣлами, deutocerebrum, или обонятельныя лопасти и tritocerebrum, или узелъ пищевода; гомологичные отдѣлы находятся также въ мозгу ракообразныхъ, у паукообразныхъ же, повидимому, существуетъ только два первыхъ отдѣла. Protocerebrum связанъ съ глазами и заключаетъ въ себѣ центръ болѣе сложныхъ отправленій, находящійся въ стебельчатыхъ тѣлахъ. У низшихъ формъ эти тѣла едва намѣчены; своего высшаго развитія они достигаютъ у общественныхъ перепончатокрылыхъ, у пчелъ и муравьевъ. Здѣсь они по Дюжардену составляютъ одну пятую и даже половину всей массы головного мозга.—Deutocerebrum отдаетъ отъ себя нервы къ усикамъ и является, слѣдовательно, главнымъ образомъ центромъ обонянія.—Tritocerebrum иннервируетъ верхнюю губу и стѣнки пищевода и представляетъ, слѣдовательно, центръ вкуса.

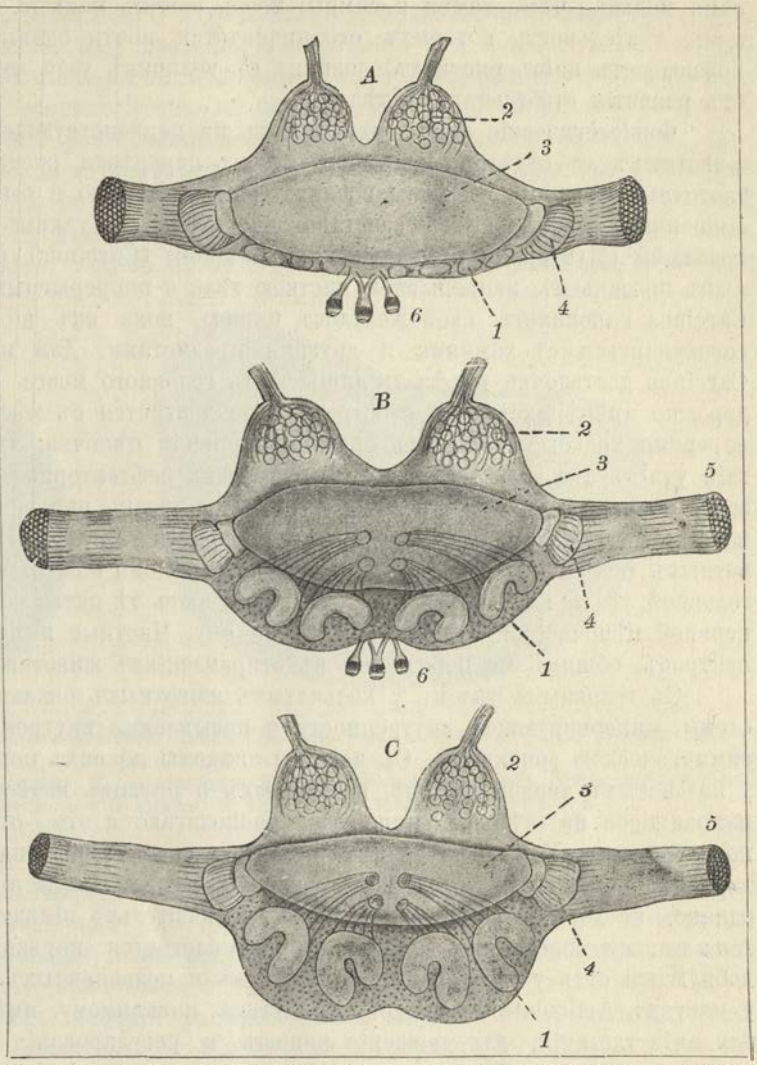


Рис. 461. **Надглоточный (головной) узелъ самца, самки и рабочаго муравья (Lasius).** *1*—мозговой стволъ, заключающій въ себѣ стебельчатыя тѣла, болѣе крупныя въ *B* и *C* и болѣе мелкія въ *A*, *2*—обонятельныя лопасти съ нервами къ усикамъ, *3*—пищеводный узелокъ, *4*—глазной узелъ, *5*—фасеточные глаза, *6*—простые глазки. По Форелю.

Различіе въ строеніи надглоточнаго узла у насѣкомыхъ такъ велико, что одинъ изслѣдователь (Віалляндэ) говоритъ: «я, думаю, не ошибусь и дамъ вѣрное представленіе о значеніи мозга, если скажу, что мозгъ осы настолько же отличается отъ мозга саранчи, на сколько мозгъ человѣка отъ мозга лягушки». Различное значеніе головного ганглія ясно видно изъ сравненія его массы съ массою тѣла. Такъ, у майскаго жука вѣсъ его составляетъ $\frac{1}{3500}$ тѣла, у плавунца (Dytiscus)—около $\frac{1}{4200}$, у рабочаго муравья

съ его высокоразвитыми инстинктами — $\frac{1}{286}$, а у рабочей пчелы—даже $\frac{1}{174}$. Абсолютная величина головного узла майскаго жука меньше величины этого узла у пчелы, которая сама въ сорокъ разъ меньше майскаго жука. У разныхъ особей муравьевъ различна и величина головного «мозга» (рис. 461); наибольшимъ головнымъ узломъ обладаютъ рабочіе муравьи, занятые весьма различными работами,—постройкою муравейника, разнообразными заботами о дѣтвѣ, добычею пищи, отыскиваніемъ дорогъ и т. д., хотя они сами меньше, чѣмъ самки и самцы; мозгъ самокъ меньше, а всего меньше мозгъ самцовъ, дѣятельность которыхъ ограничивается почти однимъ брачнымъ полетомъ. Какъ показываетъ нашъ рисунокъ, разница въ величинѣ узла зависитъ почти исключительно отъ развитія стебельчатыхъ тѣлъ.

Физіологическіе опыты указываютъ на первенствующее значеніе головного узла. У животныхъ съ отдѣленнымъ посредствомъ перерѣзки окологлоточныхъ коннективъ надглоточнымъ узломъ рефлексы возникаютъ очень легко и бываютъ очень продолжительны. Лишенный мозга Nereis, безостановочно ползаетъ; такимъ же образомъ оперированные водолюбы (Hydrophilus), рѣчные раки и крабы (Carcinus) поражаютъ своимъ непрерывнымъ ползаньемъ, непрерывною чисткою тѣла и непрерывными жевательными движеніями. Carcinus наполняетъ свой желудокъ пищею, пока онъ не лопнетъ, и дѣлаетъ попытки совокупляться съ камнями и другими предметами. Для наступленія этихъ явленій у Carcinus достаточно вырѣзать лишь часть головного мозга. Обезглавленная стрекоза судорожно прицѣпляется къ субстрату и не двигается съ мѣста, хотя движеніемъ ея ногъ во время ходьбы управляетъ брюшная нервная цѣпочка; въ актѣ ходьбы головной ганглій участвуетъ только тѣмъ, что подавляетъ рефлекторное сгибаніе ногъ. Такимъ образомъ, операціей отсѣкаются, какъ это было описано раньше для головоногихъ, задерживающіе центры, располагающіеся въ головномъ ганглiѣ. Вмѣстѣ съ тѣмъ поступки животныхъ теряютъ ту цѣлесообразность, которою они обладали до операціи. Слѣдовательно, головной узелъ или допускаетъ, или подавляютъ тѣ акты, которые управляются брюшной нервной цѣпочкой; послѣдняя подчинена ему. Частные импульсы исходятъ отъ низшихъ центровъ, общимъ же порядкомъ въ отправленіяхъ животнаго завѣдуетъ головной узелъ.

Съ головнымъ узломъ у кольчатыхъ животныхъ связана также часть нервной системы, иннервирующая внутренности и называемая внутренностною (висцеральною) или симпатическою (рис. 459). Съ нею мы знакомы до сихъ поръ лишь въ общихъ чертахъ; у кольчатыхъ червей, раковъ, насѣкомыхъ и пауковъ извѣстны нервы и нервные узелки, находящіеся на стѣнкахъ пищевода; располагаются эти—отчасти непарные—узелки не по сегментамъ. У рѣчного рака существуетъ также нервъ, идущій къ сердцу, а у чернаго таракана—спеціальная иннервація ротовыхъ железъ. Болѣе тонкое распредѣленіе нервовъ, однако, не достаточно извѣстно; только относительно піявки, благодаря изслѣдованіямъ Апати, мы знаемъ, что кишечникъ ея оплетается нервной сѣтью, напоминающей подобную же сѣть у брюхоногихъ моллюсковъ и позвоночныхъ и существующую, вѣроятно, у многихъ Articulata. Эта нервная система, повидимому, имѣетъ весьма важное значеніе для акта глотанія, для движенія кишекъ и регулированія питанія («чувство голода»); но спеціальныхъ работъ надъ ея дѣятельностью у Articulata мы не имѣемъ.

3. Центральная нервная система у хордовыхъ.

а) Общія замѣчанія о нервной системѣ хордовыхъ.

У громаднаго большинства безпозвоночныхъ центральная нервная система расположена главнымъ образомъ возлѣ брюшной стороны, т. е. той, которая соприкасается съ субстратомъ и поэтому, съ одной стороны, болѣе раздражается, а съ другой, болѣе работаетъ при передвиженіи животнаго. Наоборотъ, для хордовыхъ, т. е. для оболочниковъ и позвоночныхъ, характерно положеніе центральной нервной системы на спинной сторонѣ, надъ кишечнымъ каналомъ. Хордовыя сходны между собою, далѣе, и по развитію

этой системы: она закладывается у нихъ, какъ эпителіальный желобокъ, который затѣмъ замыкается въ трубку (рис. 462, A). Эта нервная трубка остается нѣкоторое время открытою на своемъ переднемъ концѣ, гдѣ располагается отвестіе, называемое невропорусомъ, а на заднемъ концѣ связывается съ кишечной полостью посредствомъ, такъ наз., нервно-кишечнаго канала (canalis neurentericus, рис. 462, B). Передній конецъ трубки затѣмъ расширяется. Сходство въ развитіи нервной системы у обѣихъ группъ хордовыхъ объясняется ихъ близкимъ родствомъ, о которомъ подробно говорилось раньше. При дальнѣйшемъ развитіи изъ нервной трубки возникаютъ образованія очень различнаго вида.

Что касается оболочниковъ, то у свободно плавающихъ при помощи своего хвоста личинокъ асцидій и у весьма похожихъ на нихъ аппендикулярій центральная нервная система проходитъ вдоль всего тѣла, соотвѣтственно ея зачатку, въ формѣ нервной трубки. У личинокъ асцидій изъ передняго расширенія нервной трубки возникаетъ, такъ наз., чувствительный пузырь, заключащій въ себѣ непарный зрительный органъ и непарный статолитный аппаратъ; слѣдующая часть нервной трубки образуетъ сравнительно крупный мозговой ганглій, а за нимъ до задняго конца личинки тянется простой нервный тяжъ (рис. 73, A, стр. 101). Нервная система аппендикулярій нѣсколько упрощена, благодаря

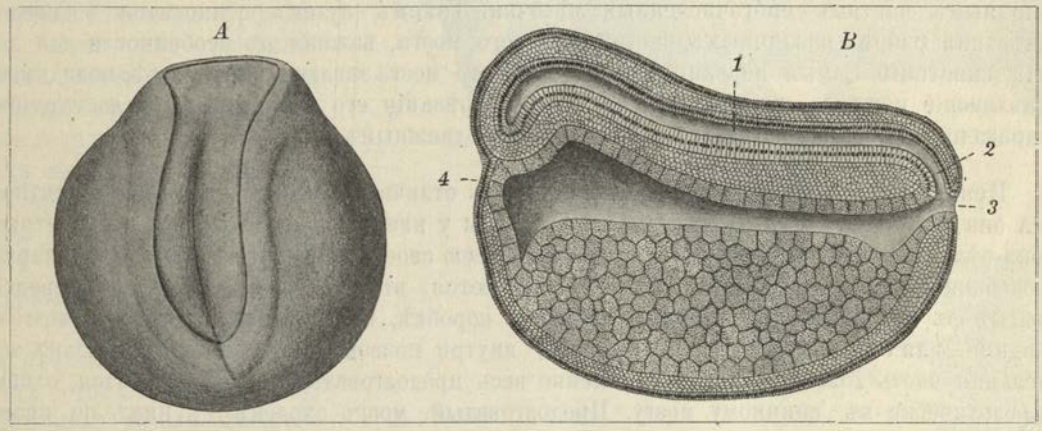


Рис. 462. Спинная бороздка (*A*) и спинномозговой каналъ (*B*) зародыша лягушки. *B*—болѣе поздняя стадія въ продольномъ разрѣзѣ; въ клѣткахъ энтодерма изображены ядра, клѣтки энтодерма—пунктированы, у клѣтокъ мезодерма обведены только границы. *1*—нервная трубка, *2*—нервнокишечный каналъ, *3*—первичный ротъ (позже замыкающійся), *4*—мѣсто, гдѣ прорвется ротъ животнаго. *A* по стѣннымъ таблицамъ Лейкарта.

недоразвитію чувствительнаго пузыря, отъ котораго остается только статолитный аппаратъ, прилегающій спереди къ мозговому ганглію. У взрослыхъ асцидій, потерявшихъ свой хвостъ и неподвижно прикрѣпленныхъ, центральная нервная система, къ которой предъявляется теперь меньше требованій, очень редуцирована; отъ нея остается только ганглій, имѣющій ничтожную величину, сравнительно съ величиною взрослаго животнаго. Кромѣ того, по всему тѣлу взрослыхъ асцидій распространена нервная сѣть, существующая, можетъ быть, и у другихъ оболочниковъ. Жизненныя проявленія у взрослыхъ асцидій очень однообразны. У нихъ замѣчаются лишь немногіе индивидуальные рефлексы, связанные съ гангліемъ, въ большинствѣ же случаевъ мы имѣемъ дѣло съ общими рефлексами, протекающими одинаковымъ образомъ и у животнаго съ удаленнымъ гангліемъ.— У свободно-плавающихъ сальпъ ганглій довольно большой и несетъ органъ зрѣнія изъ многихъ клѣтокъ, но за то хвостового нервнаго шнура здѣсь не существуетъ ни на одной изъ стадій развитія. Отъ нервнаго узла сальпъ отходятъ парные нервы къ губамъ и вѣроятно, также къ мускульнымъ лентамъ. Существуетъ ли у сальпъ нервная сѣть или насколько она принимаетъ участіе въ движеніяхъ животнаго,—неизвѣстно.

Центральная нервная система ланцетника уже весьма напоминаетъ нервную систему позвоночныхъ въ узкомъ смыслѣ слова: онъ обладаетъ проходящимъ по всей длинѣ тѣла спиннымъ мозгомъ. Такъ какъ, однако, у ланцетника передній конецъ тѣла сравни-

тельно слабо дифференцированъ, то передній конецъ центральной нервной системы не рѣзко отличается отъ остальной части:—здѣсь, у передняго конца тѣла—не сосредоточены органы чувствъ, какъ у оболочниковъ въ спеціальномъ переднемъ расширеніи нервной трубки; органы зрѣнія, напр., расположены у ланцетника по всей длинѣ спинного мозга, органъ равновѣсія—совсѣмъ неизвѣстенъ, остается только «обонятельная ямка», отсылающая нервы къ переднему концу центральной нервной системы. Нервы отъ спинного мозга ланцетника отходятъ въ сегментальномъ порядкѣ. Въ этомъ у него уже обнаруживается законность, которая правильно повторяется затѣмъ у всѣхъ настоящихъ позвоночныхъ: каждому сегменту тѣла ланцетника принадлежатъ двѣ пары нервовъ,—вентральная и дорзальная. Какъ у настоящихъ позвоночныхъ, вентральная заключаетъ въ себѣ только двигательныя нервныя волокна, дорзальная же,—если не исключительно, то преимущественно—чувствительныя; особаго узелка у дорзальныхъ нервовъ нѣтъ. Обѣ пары нервовъ на своемъ протяженіи остаются несвязанными другъ съ другомъ. Связь между отдѣльными мѣстами спинного мозга устанавливается при помощи, такъ наз., гигантскихъ нервныхъ волоконъ, отходящихъ отъ крупныхъ клѣтокъ отчасти у передняго, отчасти у задняго концовъ мозга и отдающихъ на своемъ пути къ различнымъ частямъ многочисленныя вѣточки. Такимъ путемъ становится возможною совмѣстная работа различныхъ частей спинного мозга, важная въ особенности для движеній животнаго. Самый передній отдѣлъ спинного мозга заключаетъ въ себѣ, повидимому, управляющіе центры,—по крайней мѣрѣ при отрѣзаніи его животное безъ достаточнаго раздраженія туловища остается совершенно неподвижнымъ.

Центральная нервная система позвоночныхъ отличается своимъ высокимъ развитіемъ. Хотя она возникаетъ изъ того же зачатка, какъ и у низшихъ хордовыхъ и у ланцетника, но она рѣзко отличается сложною дифференцировкою своего передняго отдѣла. Уже снаружи по особенностямъ окружающаго скелета бросаются въ глаза оба отдѣла ея: передній, скрытый въ хрящевой или костной черепной коробкѣ, называемый головнымъ мозгомъ, и задній—или спинной мозгъ, заключенный внутри позвоночнаго канала. Довольно значительная часть головного мозга, а именно весь продолговатый мозгъ, относится, однако, морфологически къ спинному мозгу. Продолговатый мозгъ сходенъ съ нимъ по своему развитію, строенію и расположенію нервовъ и, во всякомъ случаѣ, отличается отъ него меньше, чѣмъ отъ переднихъ частей головного мозга. Но такъ какъ весь остальной спинной мозгъ образуетъ одно цѣлое, то изъ-за практическихъ соображеній продолговатый мозгъ разсматриваютъ отдѣльно отъ спинного вмѣстѣ съ головнымъ. Часть головного мозга, лежащую впереди продолговатаго, можно приравнивать самому переднему отдѣлу мозга оболочниковъ,—такъ наз., чувствительному пузырю ихъ. За такое сравненіе, по крайней мѣрѣ, говоритъ то, что отъ этой части отходятъ лишь двѣ пары нервовъ къ головнымъ органамъ чувствъ,—къ органамъ обонянія и зрѣнія,—всѣ остальные нервы, въ числѣ десяти паръ, отходятъ отъ продолговатаго мозга.

б) Спинной мозгъ позвоночныхъ.

Спинной мозгъ позвоночныхъ на всемъ своемъ протяженіи имѣетъ въ общемъ сходное строеніе. На всѣхъ поперечныхъ разрѣзахъ черезъ него можно видѣть два вещества, отличающіяся другъ отъ друга по своему цвѣту: сѣрое—центральное и бѣлое—периферическое. Сѣрое вещество,—по крайней мѣрѣ, у высшихъ позвоночныхъ,—образуетъ въ поперечномъ разрѣзѣ фигуру буквы «Н», которую со всѣхъ сторонъ окружаетъ, выполняя промежутки между отдѣльными частями ея, бѣлое вещество (рис. 464, 466, 467). На вентральной (нижней) сторонѣ мозга въ бѣлое вещество довольно глубоко вдается узкій желобокъ, такъ наз., продольная бороздка. Соединительная палочка буквы «Н» заключаетъ въ себѣ отверстіе,—поперечный разрѣзъ, такъ наз., центральнаго канала. Если представить, теперь, спинной мозгъ не въ поперечномъ разрѣзѣ, а въ пространствѣ, то можно сказать, что онъ образуетъ цилиндръ овальнаго или круглаго очертанія; сѣрое

вещество проходитъ по всей длинѣ его въ формѣ двухъ симметричныхъ полосъ, связанныхъ между собою посредствомъ перемычки, окружающей центральный каналъ; части сѣраго вещества, лежащія къ спинѣ отъ этой перемычки, называются спинными (дорзальными) рогами сѣраго вещества, а по направленію къ брюшной сторонѣ—брюшными (вентральными). Часто употребляемыя названія «задніе» и «передніе» рога взяты изъ анатоміи человѣка, держащаго свое тѣло вертикально, и не приложимы къ остальнымъ позвоночнымъ, держащимъ свое тѣло горизонтально; поэтому употреблять ихъ здѣсь мы не будемъ.

Если не принимать во вниманіе поддерживающихъ элементовъ, то сѣрое вещество мозга состоитъ изъ нервныхъ клѣтокъ и изъ необыкновенно плотнаго войлока дендритовъ и нервныхъ волоконъ, которыя лишь отчасти снабжены мякотнымъ веществомъ. Наоборотъ, бѣлое вещество состоитъ главнымъ образомъ изъ мякотныхъ (міелиновыхъ), нервныхъ волоконъ, которыя всѣ проходятъ вдоль него и только на своихъ концахъ выходятъ изъ него. Характерный блестяще-бѣлый видъ этого вещества зависитъ именно отъ мякоти нервныхъ волоконъ.

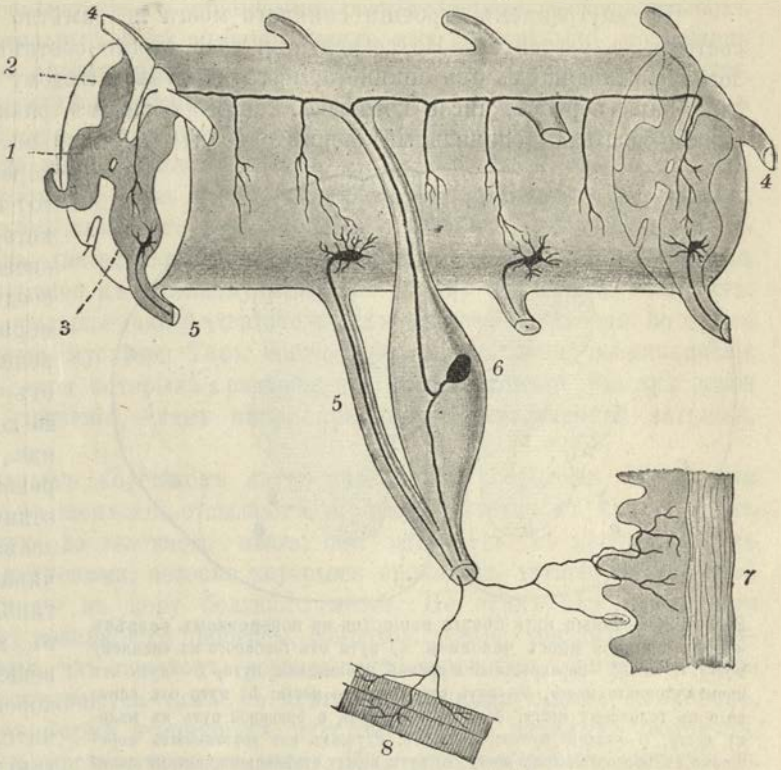


Рис. 454. (повтореніе). **Схема рефлекторной дуги въ спинномъ мозгу позвоночныхъ.** *1* и *2*—сѣрое и бѣлое вещество мозга, *3*—вентральный „рогъ" съ двигательными клѣтками, *4* и *5*—спинные и брюшные корешки спинномозговыхъ нервовъ, *6*—спинальный узелъ. Раздраженіе нервныхъ окончаній кожи (*7*) по нейронамъ, клѣтки которыхъ лежатъ въ спинальныхъ узелкахъ, доходитъ черезъ спинной корешокъ до спинного мозга; концевое развѣтвленіе этихъ нейроновъ стоитъ въ сообщеніи съ отростками двигательныхъ клѣтокъ (напр., въ *3*), на которыя и переходитъ возбужденіе; концевыя развѣтвленія нервныхъ отростковъ двигательныхъ нейроновъ прилегаютъ къ мышечнымъ волокнамъ (*8*), которыя подъ вліяніемъ возбужденія нейрона—сокращаются.

Спинной мозгъ по своему происхожденію представляетъ эпителіальную трубку. Нѣкоторыя детали его строенія указываютъ на такое его происхожденіе. Такъ. центральный каналъ представляетъ остатокъ полости трубки. Окружающія его клѣтки расположены еще эпителіально и у низшихъ позвоночныхъ, даже у взрослыхъ, простираются до наружной поверхности мозга, — состояніе, которое у высшихъ позвоночныхъ сохраняется еще на сравнительно позднихъ стадіяхъ развитія,—у циплятъ, напр.,—до ихъ вылупленія изъ яицъ. Этотъ остатокъ эпителіальныхъ клѣтокъ образуетъ поддерживающіе элементы, такъ наз. эпендимъ, между которыми располагаются нервныя клѣтки и волокна, т. е. нейроны спинного мозга. Кромѣ эпителіальныхъ клѣтокъ эпендима, въ спинномъ мозгѣ находятся еще звѣздчатыя поддерживающія клѣтки. Внутренняя поверхность нервной трубки (поверхность центральнаго канала) была раньше наружною поверхностью тѣла зародыша, а внѣшняя поверхность спинного мозга была внутреннею поверхностью наружнаго эпителія; какъ въ межэпителіальной нервной системѣ кишечнополостныхъ нервныя волокна располагаются во внутренней части эпителія, а нервныя клѣтки лежатъ отъ нихъ кнаружи (дистально), такъ и у позвоночныхъ нервныя волокна, въ формѣ

бѣлаго вещества мозга, располагаются въ частяхъ, бывшихъ первоначально внутренними частями эпителія, т. е. снаружи спинного мозга, а клѣтки нейроновъ, въ формѣ сѣраго вещества мозга, наоборотъ,—въ прежней наружной части эпителія, т. е. во внутренней части спинного мозга, возлѣ центральнаго канала

Граница между сѣрымъ и бѣлымъ веществомъ мозга у круглоротыхъ и костистыхъ рыбъ гораздо менѣе ясна, чѣмъ у высшихъ позвоночныхъ; но и здѣсь она не является рѣзкою, такъ какъ отдѣльныя волокна изъ мозговой коры вступаютъ въ сѣрое вещество, а отдѣльныя клѣтки располагаются въ бѣломъ веществѣ. Такимъ образомъ, оба вещества переходятъ другъ въ друга, о чемъ мы сейчасъ будемъ говорить.

Во внутреннемъ строеніи спинного мозга не замѣтно сегментальнаго расположенія составныхъ частей его. Но сегментаціи тѣла строго соотвѣтствуетъ сегментальное расположеніе отходящихъ отъ спинного мозга нервовъ. Каждому сегменту тѣла соотвѣтствуетъ одна пара нервовъ, число которыхъ, такимъ образомъ, равно числу позвонковъ. Каждый спинно-мозговой (спинальный) нервъ связанъ со спиннымъ мозгомъ посредствомъ двухъ корешковъ,—дорзальнаго (спинного) и вентральнаго (брюшного),—которые сейчасъ же по выходѣ своемъ изъ позвоночнаго канала соединяются вмѣстѣ въ одинъ нервъ (рис. 454). Вентральные корешки отходятъ непосредственно отъ спинного мозга, дорзальные же корешки проходятъ черезъ, такъ наз., спинальные узелки. Оба корешка по своему составу рѣзко отличаются другъ отъ друга. Волокна вентральнаго корешка начинаются отъ крупныхъ мультиполярныхъ клѣтокъ, лежащихъ въ вентральныхъ рогахъ сѣраго вещества. Волокна дорзальнаго корешка отходятъ почти исключительно отъ клѣтокъ спинальнаго ганглія, спинальные же ганглии развиваются независимо отъ спинного мозга изъ особыхъ частей эпидермиса,—такъ наз., нервныхъ или гангліозныхъ полосокъ, лежащихъ по обѣ стороны спинной нервной бороздки. Независимость возникновенія ихъ лучше всего доказывается уродствами, у которыхъ спинной мозгъ отсутствуетъ, но спинальные ганглии существуютъ. Клѣтки спинальныхъ гангліевъ первоначально биполярны и эту форму удерживаютъ у рыбъ въ продолженіи всей жизни; у выше стоящихъ позвоночныхъ эта биполярность, существующая въ эмбріональный періодъ, позже исчезаетъ, при чемъ начальныя части обоихъ отходящихъ отъ клѣтки нервныхъ волоконъ сближаются между собою и образуютъ какъ бы общій корень; клѣтка принимаетъ теперь Т-образную или Y-образную форму (рис. 454, *6*). Это различіе, однако, чисто внѣшнее, не существенное. Одно изъ волоконъ клѣтки спинальнаго ганглія вростаетъ въ спинной мозгъ, а другое растетъ по направленію къ тѣлу и соединяется съ волокнами вентральнаго корешка въ одинъ спинальный нервъ.

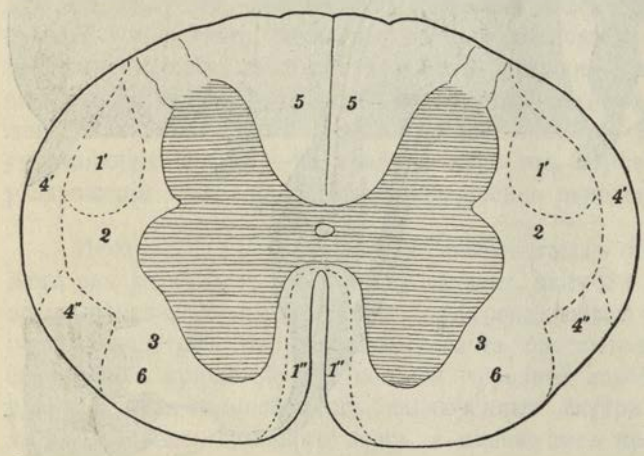


Рис. 463. Главные пути бѣлаго вещества на поперечномъ разрѣзѣ черезъ спинной мозгъ человѣка. а) пути отъ головного къ спинному мозгу: *1'* и *1"*—перекрестный и прямой пирамидные пути, *2*—путь отъ промежуточнаго мозга, *3*—путь отъ средняго мозга; б) пути отъ спинного къ головному мозгу: *4'* и *4"*—спинной и брюшной путь къ малому мозгу, *5*—задній пучекъ волоконъ, идущихъ изъ дорзальныхъ корешковъ къ продолговатому мозгу; в) пути между отдѣльными частями спинного мозга: *6*—ассоціирующіе пути. Сѣрое вещество заштриховано.

Указанному основному различію въ происхожденіи обоихъ корешковъ соотвѣтствуетъ также основное различіе въ ихъ функціи. Нервныя волокна вентральнаго корешка идутъ къ мускуламъ, они проводятъ возбужденіе въ центробѣжномъ направленіи, отъ мозга къ периферіи, и являются двигательными. Волокна дорзальныхъ корешковъ, наоборотъ, чувствительныя: они развѣтвляются особенно въ кожѣ, воспринимаютъ внѣшнія

раздраженія и проводятъ эти возбужденія въ центростремительномъ направленіи, къ спинному мозгу. Заболѣванія или перерѣзка вентральнаго корешка ведетъ къ параличу иннервируемыхъ имъ мускуловъ, уничтоженіе же дорзальнаго корешка вызываетъ потерю чувствительности соотвѣтственной части кожи. Такимъ образомъ, происходящій изъ обоихъ корешковъ спинальный нервъ—смѣшанной природы;—онъ заключаетъ въ себѣ какъ двигательныя, такъ и чувствительныя волокна.

Двигательныя клѣтки вентральныхъ роговъ спинного мозга расположены, вѣроятно, всегда группами, волокна которыхъ идутъ къ опредѣленнымъ мускуламъ; по крайней мѣрѣ, такую группировку можно было найти у млекопитающихъ. Эти клѣтки своими дендритами вступаютъ въ соединеніе съ концевыми развѣтвленіями чувствительныхъ волоконъ, входящихъ въ дорзальные рога спинного мозга изъ дорзальныхъ корешковъ (рис. 454). Это представляетъ кратчайшую рефлекторную дугу, т. е. кратчайшій путь, по которому возбужденіе, вызванное внѣшнимъ раздраженіемъ, достигаетъ мускула и вызываетъ его сокращеніе. Многія чувствительныя нервныя волокна, однако, не сразу вступаютъ въ дорзальные рога, но расщепляются сначала въ бѣломъ веществѣ мозга Т-образно на двѣ вѣтви, изъ которыхъ одна идетъ на нѣкоторое протяженіе къ головѣ, другая—къ хвосту. Эти вѣтви, съ своей стороны, отдаютъ отъ себя вѣточки въ вентральные рога сѣраго вещества, къ двигательнымъ клѣткамъ вентральныхъ роговъ. Такимъ образомъ, возбужденіе, приходящее къ спинному мозгу по одному изъ такихъ волоконъ, можетъ распространяться на большое число двигательныхъ клѣтокъ и, смотря по этимъ клѣткамъ, раздажать различные мускулы. Такъ можно представить себѣ возникновеніе болѣе сложныхъ рефлексовъ, при которыхъ раздраженіе ограниченнаго участка кожи вызываетъ общія сложныя движенія,—какъ напр., прыжокъ обезглавленной лягушки, если ущипнуть ее.

Не всѣ волокна дорзальныхъ корешковъ идутъ указаннымъ образомъ. Нѣкоторыя изъ нихъ послѣ Т-образнаго расщепленія отсылаютъ короткую вѣточку къ хвосту, а къ головѣ—вѣточку, достигающую до головного мозга; она вступаетъ въ продолговатомъ мозгу въ связь съ другими нейронами, волокна которыхъ проходятъ дальше въ головной мозгъ, входя у млекопитающихъ въ кору большого мозга. По всѣмъ вѣроятіямъ, при помощи этихъ путей въ мозгу возникаютъ процессы, сопровождаемые сознательными ощущеніями. Наконецъ, нѣкоторыя изъ волоконъ дорзальныхъ корешковъ, войдя въ сѣрое вещество спинного мозга, связываются тамъ съ клѣтками ассоціирующихъ нейроновъ, осевые отростки которыхъ, въ формѣ вторичныхъ чувствительныхъ нервныхъ волоконъ, идутъ къ малому, среднему и промежуточному мозгу. Изъ этихъ волоконъ, идущія къ малому мозгу, вѣроятно, имѣютъ важное значеніе для регулированія движеній, которое происходитъ въ данной части мозга.

Съ другой стороны, и въ спинной мозгъ направляются нервныя волокна изъ головного мозга. Найлучше изслѣдованы изъ нихъ волокна, такъ наз., пирамидныхъ клѣтокъ. Эти клѣтки лежатъ въ корѣ большого мозга, а ихъ волокна, отчасти перекрещиваясь въ продолговатомъ мозгу, вступаютъ въ бѣлое вещество спинного мозга, проходятъ въ немъ и затѣмъ своими конечными развѣтвленіями связываются съ двигательными клѣтками вентральныхъ роговъ сѣраго вещества. Такимъ образомъ, посредствомъ этихъ волоконъ возникаетъ движеніе отъ раздраженій, исходящихъ изъ головного мозга; въ нихъ можно видѣть пути для «произвольныхъ» движеній. Довольно вѣроятно, что однѣ и тѣ же двигательныя клѣтки имѣютъ отношеніе какъ къ конечнымъ развѣтвленіямъ нервныхъ волоконъ дорзальныхъ корешковъ, такъ и къ развѣтвленіямъ нервныхъ волоконъ пирамидныхъ клѣтокъ;—такимъ образомъ, смотря по тому, откуда приходитъ возбужденіе, движенія могутъ быть рефлекторными или произвольными.—Пирамидные пути спинного мозга извѣстны только у млекопитающихъ; но и у низшихъ позвоночныхъ, у которыхъ не существуетъ непосредственной связи между корою большого мозга и спиннымъ мозгомъ, должны существовать въ другихъ частяхъ головного мозга клѣтки, отсылающія волокна въ спинной мозгъ; точныхъ свѣдѣній о нихъ мы, однако, еще не имѣемъ.—Итакъ, от-

дѣльныя части спинного мозга являются связанными какъ между собою, такъ и съ головнымъ мозгомъ.

Соединенія между нейронами всегда находятся въ сѣромъ веществѣ спинного мозга, а проводящіе пути идутъ въ бѣломъ веществѣ, при чемъ каждый путь имѣетъ тамъ опредѣленное положеніе. Въ бѣломъ веществѣ мы отличаемъ четыре участка, называемые столбами (рис. 463): спинной столбъ—между спинными рогами сѣраго вещества, брюшной (вентральный)—между брюшными и два боковыхъ по обѣ стороны сѣраго вещества. У млекопитающихъ расположеніе путей представляется въ слѣдующемъ видѣ: спинной столбъ состоитъ почти исключительно изъ волоконъ спинныхъ корешковъ, которыя или въ формѣ короткихъ путей связываютъ недалеко другъ отъ друга лежащіе отдѣлы мозга, или въ формѣ длинныхъ путей направляются къ головному мозгу (*5*); пути, связывающіе спинной мозгъ съ малымъ, проходятъ по периферіи боковыхъ столбовъ (*4*); связывающіе спинной мозгъ съ среднимъ, а также связывающіе его съ промежуточнымъ мозгомъ—идутъ въ брюшномъ столбѣ; пути, идущіе отъ пирамидныхъ клѣтокъ (*1'* и *1''*), занимаютъ у млекопитающихъ значительную часть боковыхъ столбовъ, а у человѣка, кромѣ того,—часть брюшного столба. Эти пути были установлены отчасти путемъ перерѣзки волоконъ, при чемъ, какъ уже говорилось, нервныя волокна, отдѣленныя отъ своихъ клѣтокъ, дегенерируютъ, отчасти на основаніи поврежденій и заболѣваній, наблюдавшихся у человѣка, отчасти кропотливыми опытами надъ животными. При установленіи ихъ много помогло примѣненіе элективной окраски по способу Гольджи (стр. 528).

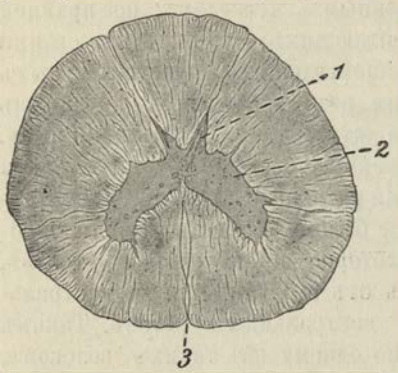


Рис. 464. Поперечный разрѣзъ черезъ спинной мозгъ кита (Balaenoptera musculus Comp.) въ области перваго шейнаго позвонка. *1* и *2*—дорзальные и вентральные рога сѣраго вещества, *3*—вентральная продольная борозда. Увеличено въ 3 раза. По Гульдбергу.

Количество соединеній между нейронами и количество самихъ нейроновъ, располагающихся въ извѣстномъ мѣстѣ, измѣняется въ зависимости отъ требованій, предъявляемыхъ къ данному мѣсту нервной системы. Если эти требованія повышаются, если увеличивается поверхность, иннервируемая нейронами спинальныхъ гангліевъ, если увеличивается число и масса управляемыхъ нейронами мускуловъ,—то увеличивается и число отдѣльныхъ элементовъ спинного мозга и ихъ соединеній. Такимъ образомъ, объемъ работы, выполняемой спиннымъ мозгомъ, отражается на его строеніи.

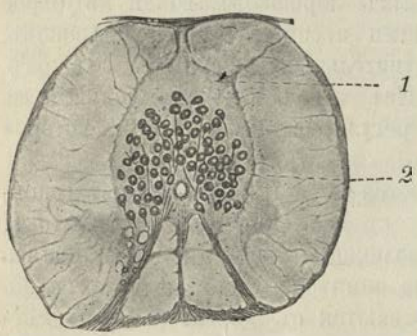


Рис. 465. Поперечный разрѣзъ черезъ спинной мозгъ электрическаго угря. *1* и *2*—дорзальные и вентральные рога сѣраго вещества съ крупными ганглiозными клѣтками. По Фричу.

Сказанное можно прослѣдить съ поразительною ясностью на большомъ числѣ примѣровъ. Большая часть органовъ чувствъ на поверхности тѣла рыбъ, а именно—высоко развитые органы боковой линіи, получаютъ нервы не отъ спинного мозга, а отъ продолговатаго,—отъ седьмой пары головныхъ нервовъ (n. facialis), принимавшейся раньше ошибочно за десятую пару (n. vagus),—остальная же часть кожи, по крайней мѣрѣ у костистыхъ рыбъ, бѣдна органами чувствъ. Соотвѣтственно этому, у рыбъ спинные корешки и спинные рога сѣраго вещества развиты сравнительно слабо. Такимъ же образомъ слабо развитые дорзальные рога спинного мозга мы находимъ у китообразныхъ, съ ихъ толстою кожею, мало доступною для механическихъ раздраженій (рис. 464),—вентральные же рога особенно сильно развиты тамъ, гдѣ на нихъ возлагаются спеціальныя задачи, какъ, напр., у электрическаго угря (Gymnotus), у котораго двигательные нервы идутъ къ сильно раз-

витымъ электрическимъ органамъ (рис. 465). Въ спинномъ мозгу наземныхъ позвоночныхъ особенно бросаются въ глаза мѣста, иннервирующія конечности, съ ихъ сильно развитою мускулатурою и съ ихъ большою поверхностью; эти мѣста замѣтны уже при разсматриваніи снаружи и отличаются значительнымъ увеличеніемъ массы сѣраго вещества. Мѣсто для переднихъ конечностей называется затылочнымъ вздутіемъ, а мѣсто для заднихъ—поясничнымъ вздутіемъ. Едва ли у кого нибудь они выступаютъ такъ ясно, какъ у черепахъ (рис. 466). Благодаря сростанію реберъ съ кожнымъ панцыремъ, межреберная мускулатура черепахъ, какъ излишняя, неразвита; толстый роговой панцырь дѣлаетъ также излишнимъ развитіе иннерваціи спины; поэтому спинной мозгъ черепахъ довольно тонокъ; тѣмъ болѣе бросаются въ глаза утолщенія его для конечностей (B, D). У обыкновенныхъ ящерицъ затылочное и поясничное утолщенія спинного мозга ясно выражены, у веретеницы же, вмѣстѣ съ отсутствіемъ конечностей, отсутствуютъ и эти утолщенія. Тамъ, гдѣ одна пара конечностей гораздо сильнѣе развита, чѣмъ другая, неодинаково развиты и вздутія спинного мозга. Такъ, у летучей мыши (Vesp. murinus Schreb.) существуетъ сравнительно длинное и широкое затылочное мозговое вздутіе и неясное—поясничное; также неясно выражено поясничное вздутіе и у тюленя (Phoca vitulina L.). Наоборотъ, у кенгуру, у котораго для движенія служатъ преимущественно заднія конечности, перевѣсъ въ развитіи поясничнаго вздутія сразу бросается въ глаза; у древнихъ динозавровъ, которые передвигались на своихъ гигантскихъ заднихъ конечностяхъ, полувыпрямивъ тѣло, поясничный отдѣлъ спинного мозга имѣлъ колоссальный объемъ, какъ это мы можемъ заключать по ширинѣ мозгового канала у соотвѣтственныхъ позвонковъ, превосходившей, напр., у Stegosaurus въ десять разъ высоту черепа.

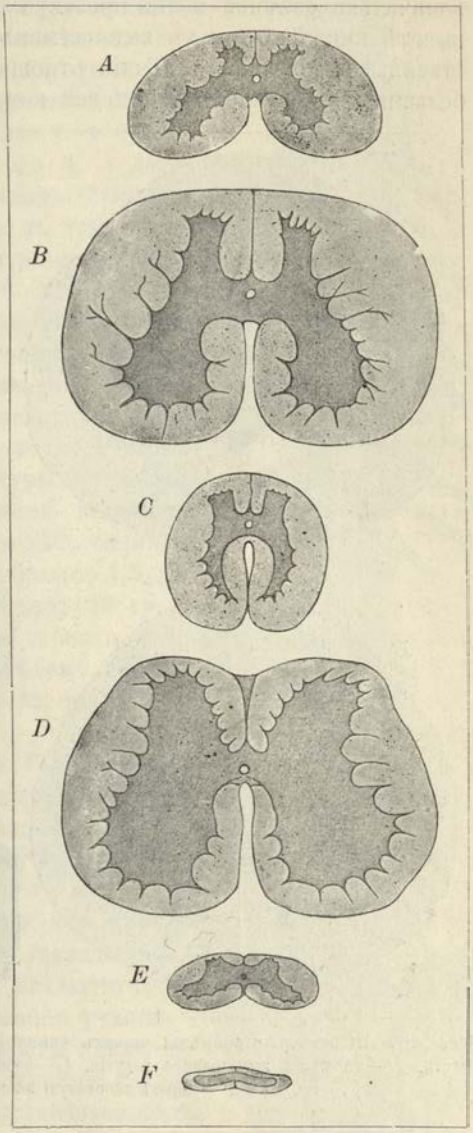


Рис. 466. Поперечные разрѣзы черезъ спинной мозгъ греческой черепахи (Testudo graeca L.). *A*—въ мѣстѣ перехода продолговатаго мозга въ спинной, *B*—въ мѣстѣ затылочнаго вздутія, *C*—черезъ спину, *D*—въ мѣстѣ поясничнаго вздутія, *E* и *F*—въ области хвоста. По Штида.

Бѣлое вещество спинного мозга также немало вліяетъ на форму мозга. Увеличеніе числа короткихъ проводящихъ путей можетъ вести за собою мѣстное увеличеніе количества бѣлаго вещества. Количество же длинныхъ путей, идущихъ отъ головного мозга или къ головному мозгу, должно увеличиваться по мѣрѣ приближенія къ головѣ: сравненіе между собою поперечныхъ разрѣзовъ черезъ спинной мозгъ черепахи (рис. 466) или разрѣзовъ черезъ спинной мозгъ гориллы (рис. 467) показываетъ это очень ясно. Благодаря сильному развитію связей между головнымъ и спиннымъ мозгомъ у высшихъ позвоночныхъ, особенно у млекопитающихъ, бѣлое вещество ихъ спинного мозга развито болѣе, чѣмъ у низшихъ позвоночныхъ; у рыбъ, у которыхъ эти связи наименѣе выражены, бѣлое вещество развито весьма слабо.

Въ общемъ спинной мозгъ сильнѣе развитъ тамъ, гдѣ сложнѣе дифференцировка тѣла, гдѣ значительнѣе число мускуловъ и больше чувствующая поверхность тѣла. Этимъ

объясняется, почему спинной мозгъ курицы въ три раза тяжелѣе спинного мозга карпа (2,1 гр.: 0,65 гр.), одинаковаго съ нею вѣса, или почему спинной мозгъ кролика въ 9 разъ тяжелѣе мозга одинаковой съ нимъ по вѣсу черепахи (3,64 гр.: 0,39 гр.).

Какъ у членистоногихъ, такъ и у позвоночныхъ мы встрѣчаемся съ укорачиваніемъ мозга, хотя, благодаря ограниченности пространства, въ которомъ залегаетъ спинной мозгъ, такая значительная концентрація его, какъ у членистоногихъ, невозможна. Первоначально спинной мозгъ простирался до конца позвоночника, и нервы его отходили на высотѣ иннервируемыхъ ими сегментовъ тѣла, или, иными словами, на высотѣ соотвѣтственныхъ позвонковъ. Такія отношенія сохраняются у низшихъ позвоночныхъ; но въ большинствѣ случаевъ «концевой конусъ» (конецъ) спинного мозга отодвигается кпереди, такъ что нервы отъ начала ихъ до мѣста выхода изъ позвоночнаго канала должны проходить болѣе или менѣе длинный путь внутри позвоночника. Такъ, напр., у человѣка второй крестцовый нервъ проходитъ внутри позвоночнаго канала 14 сан. Это укорачиваніе спинного мозга, повидимому, не имѣетъ функціональнаго значенія; вѣрнѣе всего предположеніе, что, благодаря ему, внутренняя связь между частями мозга облегчается и при этомъ получается экономія въ матеріалѣ, но, съ другой стороны, удлинненіе периферическихъ нервовъ связано, конечно, съ увеличеніемъ матеріала. Укорачиваніе спинного мозга наиболѣе значительно у высоко дифференцированныхъ формъ; изъ млекопитающихъ оно заходитъ особенно далеко у летучей мыши (Vesp. murinus), гдѣ конецъ спинного мозга лежитъ на высотѣ одинадцатаго туловищнаго позвонка. У обезьянъ укорачиваніе спинного мозга идетъ параллельно развитію животнаго: у одной полуобезьяны (Lemur macao L.) конецъ мозга лежитъ въ седьмомъ поясничномъ позвонкѣ, у одной обезьяны Новаго Свѣта (Hapale)—въ шестомъ, у макака (рис. 468)—въ четвертомъ, у человѣка—въ первомъ. Всего меньше укороченъ спинной мозгъ у примитивныхъ формъ: у кролика онъ достигаетъ третьего крестцоваго позвонка, у свиньи—пятаго, у ежа—доходитъ до послѣдняго. Повидимому, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ извѣстнымъ филогенетическимъ направленіемъ развитія, отношеніе котораго намъ неизвѣстно.

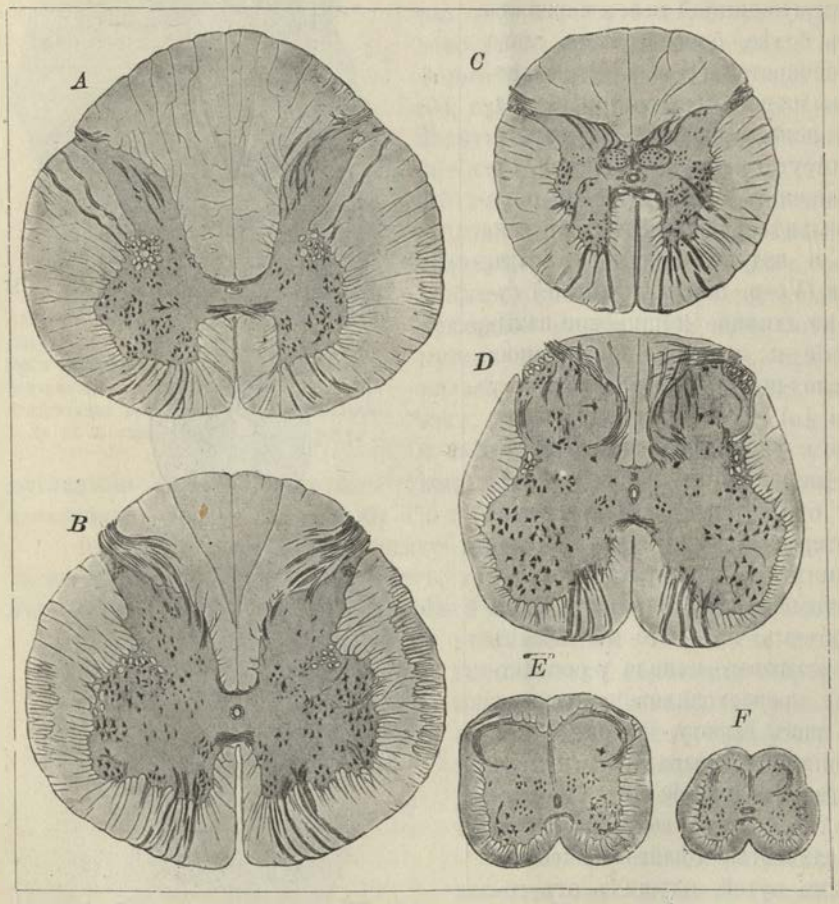


Рис. 467. **Поперечные разрѣзы черезъ спинной мозгъ гориллы.** *A*—черезъ шейную часть, *B*—въ мѣстѣ затылочнаго вздутія, *C*—черезъ спину, *D*—черезъ поясничное вздутіе, *E* и *F*—черезъ хвостовую часть. По Вальдейеру.

в) Головной мозгъ позвоночныхъ.

Въ то время, какъ масса спинного мозга зависитъ непосредственно отъ величины области, воспринимающей раздраженіе, и отъ количества иннервируемыхъ мускуловъ, въ головномъ мозгу подобныхъ отношеній мы не наблюдаемъ. Не смотря на то, что поверхность тѣла, иннервируемая головнымъ мозгомъ, значительно меньше иннервируемой спиннымъ, масса перваго по большей части превосходитъ массу второго. Если принять вѣсъ спинного мозга за единицу, то относительная величина головного мозга будетъ: у веретеницы (съ очень длиннымъ спиннымъ мозгомъ)—0,35, у пятнистой саламандры—0,9, у травяной лягушки—1, у быка—1,5, у карпа, пѣтуха и кролика - около 2, у броненосца (Dasypus)—близка къ 3, у кошки и ежа—около 4, у летучихъ мышей—приблизительно 6, у одного изъ макаковъ (Inuus)—свыше 8, у человѣка—26. Если этотъ рядъ чиселъ въ томъ соотношеніи, какъ онъ здѣсь приведенъ, и не допускаетъ вывести опредѣленнаго заключенія, то все же онъ указываетъ на то, что у выше стоящихъ животныхъ, въ особенности у млекопитающихъ, отношеніе между величиною головного и спинного мозга значительно возрастаетъ. Это можно объяснять не только тѣмъ, что область, иннервируемая головнымъ мозгомъ,—голова, превосходитъ всякій другой отдѣлъ тѣла по своей дифференцировкѣ,—по величинѣ и числу органовъ чувствъ и по разнообразію мускулатуры. Мы встрѣчаемъ животныхъ одинаковаго строенія и одинаковой величины, какъ, напр., домашнюю кошку и макака, у которыхъ вѣсъ спинного мозга приблизительно одинаковъ,—именно немного больше 7,5 гр., а вѣсъ головного очень различенъ: у кошки онъ равенъ 29 гр., у макака—62. Такимъ же образомъ крупная собака, горилла и человѣкъ, съ приблизительно одинаковымъ по вѣсу тѣломъ, обладаютъ чрезвычайно различнымъ вѣсомъ головного мозга, представляющимъ отношеніе 1 : 3 : 9 (135 : 430 : 1350 гр.).

Не трудно указать причину такого различія. Главная часть нервной массы спинного мозга стоитъ въ непосредственной связи съ иннервируемой областью, и отъ развитія послѣдней непосредственно зависитъ величина первой; ассоціонные пути, связывающіе отдѣльныя части спинного мозга одну съ другою или съ головнымъ мозгомъ, не особенно развиты, и развитіе ихъ у видовъ одного и того же класса колеблется лишь въ узкихъ предѣлахъ. Наоборотъ, головной мозгъ отличается исключительнымъ богатствомъ ассоціирующихъ нейроновъ; большіе участки его состоятъ исключительно изъ нихъ и не имѣютъ никакой непосредственной связи съ органами, воспринимающими раздраженія или съ двигательными аппаратами. Какъ у суставчатоногихъ, такъ и здѣсь ассоціонные центры примыкаютъ къ тѣмъ частямъ центральной нервной системы, которыя непосредственно связаны съ главными органами чувствъ,—къ обонятельному и зрительному центру. Къ этому присоединяется еще дальнѣйшій подобный же ассоціонный центръ у передняго конца спинного мозга, именно—малый мозгъ.

Въ этихъ ассоціонныхъ центрахъ связываются вмѣстѣ всѣ части нервной системы: спинной мозгъ, продолговатый мозгъ и центры органовъ чувствъ. Чѣмъ тѣснѣе, многочисленнѣе и разнообразнѣе эти связи, тѣмъ легче сочетаются возбужденія, приходящія отъ

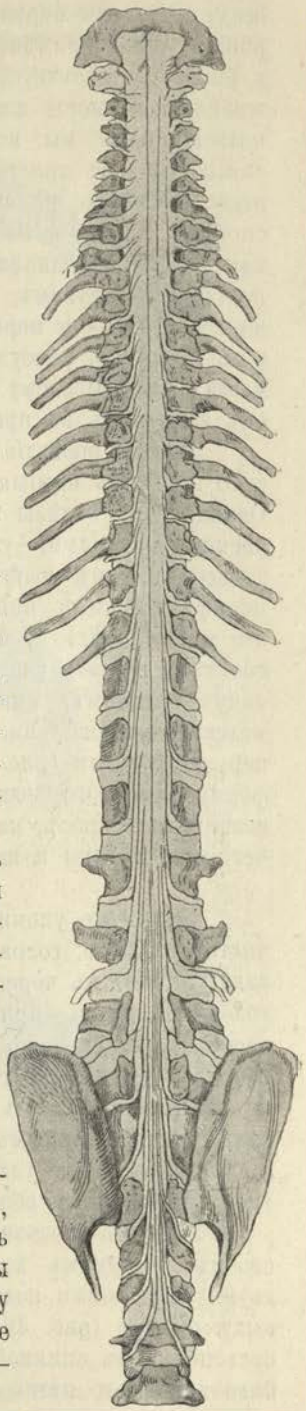


Рис. 468. Спинной мозгъ макака (Macacus rhesus Desm.) въ позвоночномъ каналѣ. По Флатау и Якобсону.

различныхъ органовъ чувствъ, — какъ другъ съ другомъ, такъ, можетъ быть, и съ остатками прежнихъ подобныхъ же возбужденій. — тѣмъ быстрѣе и разнообразнѣе видоизмѣняются реакціи на внѣшнія раздраженія. Болѣе совершенное развитіе ассоціирующихъ органовъ нервной системы гарантируетъ, такимъ образомъ, лучшее использованіе работы тѣла: примѣненіе периферическихъ аппаратовъ становится болѣе разнообразнымъ и болѣе соотвѣтствуетъ внѣшнимъ отношеніямъ, о которыхъ увѣдомляютъ органы чувствъ; жизнедѣятельность животнаго поднимается на болѣе высокую ступень. Если у высшихъ позвоночныхъ мы встрѣчаемъ во всѣхъ отношеніяхъ бо̀льшую сложность и бо̀льшую способность къ приспособленіямъ, то это превосходство въ большей его части мы должны отнести именно на счетъ сильнаго развитія ассоціирующихъ аппаратовъ ихъ нервной системы. Спинной мозгъ самъ по себѣ вызываетъ лишь рефлекторныя реакціи, протекающія всегда одинаковымъ образомъ; модификація этихъ реакцій, ихъ оттѣнки, смотря по обстоятельствамъ, полное подавленіе нѣкоторыхъ рефлексовъ въ опредѣленныхъ случаяхъ, далѣе—та нервная дѣятельность, которая сопровождается явленіями, называемыми нами памятью, разсудкомъ и волею,—происходятъ въ ассоціонныхъ центрахъ головного мозга. Ихъ высокому развитію человѣкъ обязанъ господствующимъ положеніемъ, которое онъ занимаетъ въ природѣ.

Итакъ, развитіе ассоціонныхъ центровъ является главнымъ условіемъ, отъ котораго зависитъ необыкновенная измѣнчивость величины головного мозга у позвоночныхъ. Однако и тѣ отдѣлы головного мозга, которые непосредственно связаны съ периферическими органами,—съ органами чувствъ, мышцами и пр., далеко не одинаковы и, подобно спинному мозгу, зависятъ въ своей величинѣ отъ степени развитія иннервируемыхъ периферическихъ аппаратовъ. Такъ, напр., сильное развитіе органовъ обонянія, какъ это имѣетъ мѣсто у акулъ или млекопитающихъ, влечетъ за собою и сильное развитіе соотвѣтственнаго участка передняго мозга; у электрическаго ската (Torpedo) электрическимъ органамъ, иннервируемымъ заднимъ мозгомъ, соотвѣтствуетъ въ мозгу особая «электрическая лопасть» (lobus electricus), объемъ которой почти достигаетъ объема передняго мозга (рис. 471, *B*, *7*). Съ этой двоякой точки зрѣнія и надо разсматривать форму головного мозга позвоночныхъ: относительно каждаго изъ отдѣловъ его долженъ возникать вопросъ, какія особенности даннаго отдѣла зависятъ отъ связи съ периферическими частями и какіе участки представляютъ ассоціонные центры.

Какъ уже упоминалось, граница между головнымъ и спиннымъ мозгомъ является чисто внѣшнею: головнымъ мозгомъ мы называемъ часть центральной нервной системы, заключенную въ черепѣ, а спинной мозгъ лежитъ въ позвоночномъ каналѣ; — но отдѣлъ головного мозга, примыкающій къ спинному,—продолговатый мозгъ, представляетъ по своему строенію непосредственное продолженіе спинного мозга; онъ переходитъ въ него безъ рѣзкой границы, въ то время какъ отъ болѣе переднихъ частей головного мозга онъ ясно отграниченъ. Продолговатый мозгъ можно было бы съ полнымъ правомъ назвать «продолженнымъ» спиннымъ мозгомъ. Далѣе кпереди идетъ рядъ болѣе сложныхъ отдѣльныхъ частей головного мозга, отношенія между которыми гораздо проще—и поэтому всего удобнѣе для обзора—у зародышей.

У всѣхъ позвоночныхъ эмбріональная спинномозговая трубка продолжается на своемъ переднемъ концѣ въ образованіе съ широкою внутреннею полостью, которое двумя съуженіями подраздѣляется на три участка, на три, такъ наз., первичныхъ мозговыхъ пузыря (рис. 469, *A*, *1+2*, *3*, *4+5*). Третій изъ нихъ, metencephalon, переходитъ постепенно въ спинной мозгъ. Онъ развивается въ продолговатый мозгъ (*5*), а у передняго конца его путемъ болѣе или менѣе сильнаго утолщенія его спинного отдѣла образуется ассоціонный центръ, — задній или, какъ онъ называется у млекопитающихъ,— малый мозгъ (*G*, *4*). Средній первичный мозговой пузырь, mesencephalon, становится среднимъ мозгомъ и образуетъ прежде всего центръ для органовъ зрѣнія, въ которомъ приходящія изъ глазъ нервныя волокна связываются другъ съ другомъ и съ другими

нервными путями. Первый первичный мозговой пузырь, protencephalon (*1* + *2*), даетъ начало нервнымъ частямъ парныхъ глазъ (*6*), обособляющимся отъ него и остающимся съ нимъ въ соединеніи только при помощи зрительныхъ нервовъ; въ остальной своей части онъ образуетъ два обособленныхъ участка мозга, — промежуточный мозгъ (*2*) и передній мозгъ (*1*). На сводѣ промежуточнаго мозга развивается непарный глазъ, остаю-

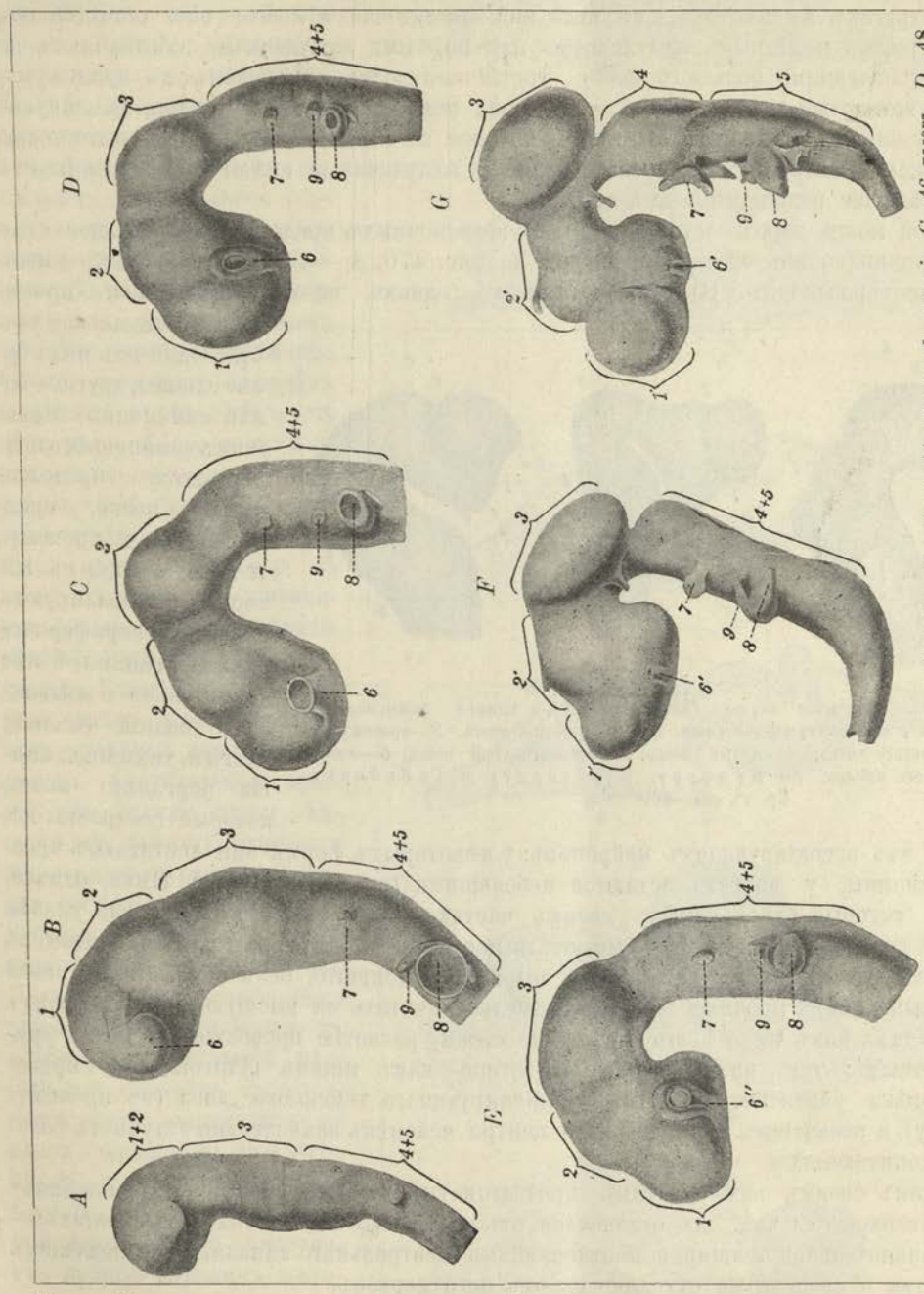


Рис. 469. Развитіе головного мозга цыпленка. *A* — зародыша 40 часовъ, *B* — спустя 44 часа послѣ развитія, *C* — 46 часовъ, *D* — 48 часовъ, *E* — 68 часовъ, *F* — 74 часа, *G* — 94 часа. *1* — передній мозгъ, *1'* — полушарія, *2* — промежуточный мозгъ (*2'* — съ шишковидною железою), *3* — средній мозгъ, *4* — малый мозгъ, *6* — глазной пузырь, *6'* — его ножка (пузырь отрѣзанъ), *6''* — зачатокъ глаза съ хрусталикомъ, *7* — узелокъ пятой пары нервовъ (trigeminus), *8* — пузырекъ лабиринта, *9* — узелокъ *7* и *8* — паръ нервовъ (facialis и acusticus). Въ *C* — теменной изгибъ, въ *F* — затылочный изгибъ. *A*, *B* и *C* увелич. въ 40 разъ, *D* — въ 27, *E* — въ 20, *F* — въ 14, *G* — въ 10. По Камону.

щійся у большинства позвоночныхъ въ формѣ рудиментарной, такъ наз., «шишковидной железы» (*1'* въ *F* и *G*), дно же промежуточнаго мозга, въ видѣ, такъ наз., воронки (infundibulum), соединяется съ железистымъ впячиваніемъ эпидермиса ротовой полости, съ гипофизисомъ. Передній мозгъ возникаетъ въ формѣ двухъ пузыревидныхъ выступовъ (*1'* въ *F* и *G*) передней стѣнки перваго первичнаго мозгового пузыря и образуетъ въ

своей основной части центръ органа обонянія. Спинная часть стѣнокъ выступовъ превращается въ, такъ наз., полушарія большого мозга. Въ среднемъ, промежуточномъ и переднемъ мозгѣ развиваются въ различной степени ассоціонные центры, вслѣдствіе чего строеніе этихъ частей мозга еще болѣе усложняется.

Мѣстами внутри головного мозга полость нервной трубки съуживается въ узкій каналъ, въ другихъ же мѣстахъ, въ такъ наз. желудочкахъ мозга, она остается объемистою. Первымъ и вторымъ желудочкомъ или парными желудочками обозначаютъ полости обоихъ полушарій большого мозга, третій желудочекъ заключенъ въ промежуточномъ мозгу, четвертый представляетъ, такъ наз., ромбоидальную ямку, т. е. расширеніе центральнаго канала продолговатаго мозга, которое со спинной стороны прикрыто только тонкою пленкою. Особаго біологическаго значенія желудочки не имѣютъ; они возникаютъ, конечно, вслѣдствіе разростанія ихъ стѣнокъ.

Головной мозгъ зародышей различныхъ позвоночныхъ представляетъ большое сходство, какъ это видно изъ сравненія фигуръ на рис. 470, A — C. Но у развитыхъ животныхъ онъ очень различенъ. Въ этихъ отличіяхъ, однако, не всѣ отдѣлы мозга принимаютъ одинаковое участіе. Одни изъ нихъ болѣе сходны, другіе—болѣе измѣнчивы. Меньшимъ измѣненіямъ подвергаются продолговатый мозгъ, средній мозгъ и промежуточный мозгъ, въ которыхъ превалируютъ связи съ периферическими органами; болѣе значительно измѣняются задній (малый) мозгъ и, такъ наз., мантія передняго мозга, которые построены исключительно изъ ассоціирующихъ нейроновъ: у нѣкоторыхъ формъ они достигаютъ чрезвычайной величины, у другихъ остаются небольшими (рис. 471 и 472). Нѣтъ, однако, такого мозга, который бы во всѣхъ своихъ частяхъ былъ развитъ выше или слабѣе мозга другихъ позвоночныхъ; всегда бываютъ выше развиты въ однихъ случаяхъ одни, въ другихъ—другіе отдѣлы мозга; даже мозгъ человѣка, стоящаго, безъ сомнѣнія, по своей организаціи выше всѣхъ прочихъ животныхъ, нельзя считать за высшую форму во всѣхъ отношеніяхъ, такъ какъ не всѣ его отдѣлы по своему развитію превосходятъ мозгъ другихъ позвоночныхъ: такъ низко стоящее животное, какъ минога (Petromyzon), превосходитъ человѣка развитіемъ своего функціонирующаго теменного глаза (въ промежуточномъ мозгу), а развитіемъ обонятельнаго центра человѣкъ значительно уступаетъ большинству млекопитающихъ.

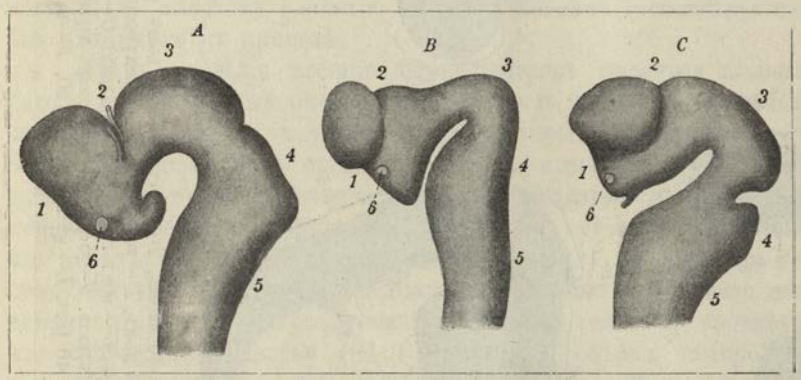


Рис. 470. Мозгъ зародыша акулы (Acanthias, *A*), одного земноводнаго (Ichthyophis, *B*) и млекопитающаго (ежа, *C*). *1*—передній мозгъ, *2*—промежуточный мозгъ, *3*—средній мозгъ, *4*—малый мозгъ, *5*—продолговатый мозгъ, *6*—ножка отрѣзаннаго глазного пузыря. По Купферу, Буркгардту и Грёнбергу. Ср. съ рис. 469, *F*.

По общимъ своимъ особенностямъ продолговатый мозгъ относится къ спинному мозгу, но, во всякомъ случаѣ, онъ отличается отъ послѣдняго во многихъ отношеніяхъ:— своей болѣе значительной толщиной и отношеніями центральнаго канала, расположеніемъ сѣраго вещества и свойствами отходящихъ отъ него нервовъ.

Увеличеніе массы продолговатаго мозга вызвано было тѣми же причинами, что и развитіе затылочнаго и поясничнаго вздутій спинного мозга: на развитіе его вліяютъ связанные съ нимъ периферическіе аппараты. Продолговатый мозгъ представляетъ тотъ отдѣлъ мозга, который иннервируетъ жаберную область или—у наземныхъ позвоночныхъ — развивающуюся изъ нея часть висцеральнаго скелета. Въ этой области сосредоточены многіе

весьма важные органы: сюда относится лабиринтъ съ его органами равновѣсія и слуха, затѣмъ,—челюсти, какъ продуктъ измѣненія 1-ой глоточной дуги, жаберный аппаратъ водяныхъ позвоночныхъ, языкъ съ его очень богатой иннерваціей, какъ придаточное образованіе 2-й и 3-ей глоточныхъ дугъ, и, наконецъ, дыхательное горло, въ скелетъ котораго входятъ остальныя глоточныя дуги. У рыбъ и земноводныхъ къ перечисленнымъ органамъ прибавляются еще органы головныхъ каналовъ и боковой линіи. Этотъ отдѣлъ тѣла, съ его сложнымъ расположеніемъ мускулатуры, съ его богатствомъ органовъ чувствъ, требуетъ крупныхъ нервовъ, которые съ своей стороны обусловливаютъ значительное развитіе центральнаго нервнаго аппарата. Кромѣ того, отъ продолговатаго мозга отходятъ также главные нервы къ органамъ растительной жизни,—къ легкимъ, сердцу, кишечному каналу; основныя жизненныя функціи,—дыханіе, кровообращеніе и пищевареніе управляются этимъ отдѣломъ нервной системы. Наконецъ, мы встрѣчаемся здѣсь съ частями мозга, въ которыхъ возбужденіе идущее отъ спинного къ головному мозгу, переходитъ съ однихъ нейроновъ на другіе. Можно у позвоночнаго животнаго удалить весь спинной мозгъ,—тогда наступаетъ полный параличъ двигательныхъ и чувствительныхъ нервовъ, но не смерть; можно вырѣзать у него всѣ части головного мозга, лежащія кпереди отъ продолговатаго

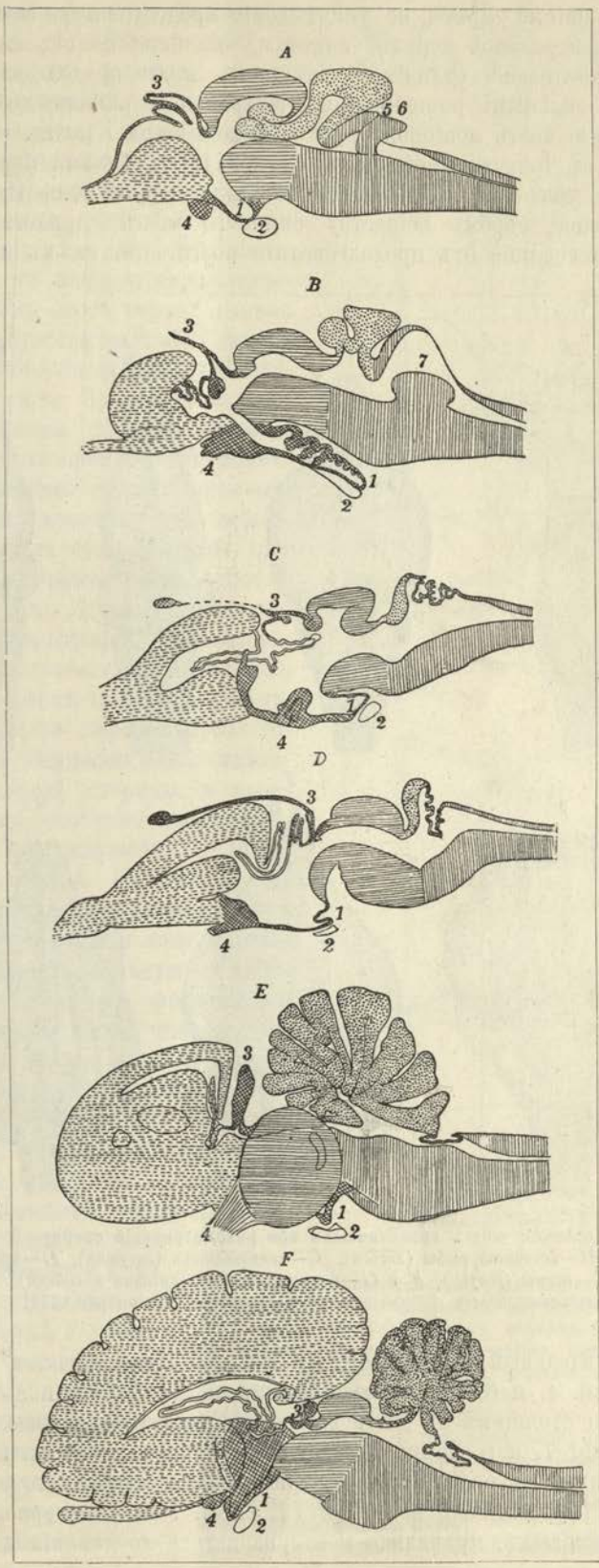


Рис. 471. Схематичные продольные разрѣзъ черезъ головной мозгъ: костистой рыбы (*A*), электрическаго ската (Torpedo *B*), лягушки (*C*), пресмыкающагося (*D*), птицы (*E*) и млекопитающаго (*F*). Передній мозгъ съ продольными черточками, промежуточный—покрытъ перекрещивающимися чертами, средній—исчерченъ вдоль, малый—покрытъ пунктиромъ, продолговатый—зачерченъ поперекъ. *1*—воронка, *2*—гипофизъ, *3*—шишковидная железа, *4*—перекрестъ зрительныхъ нервовъ, *5*—лопасть тройничнаго нерва, *6*—лопасть блуждающаго нерва, *7*—электрическая лопасть. По Эдингеру съ нѣкоторыми измѣненіями.

мозга, и оно не умретъ; но уничтоженіе продолговатаго мозга, этого важнаго для жизни отдѣла центральной нервной системы,—не переживаетъ ни одно позвоночное.

Значительное отличіе во внѣшнемъ видѣ продолговатаго мозга отъ спинного обусловлено сильнымъ расширеніемъ центральнаго канала, который какъ бы разворачиваетъ дорзальную часть мозговой трубки продолговатаго мозга: его дорзальная стѣнка превращается въ тонкую, много разъ сложенную складками перепонку, покрывающую сверху широкую, такъ наз., ромбоидальную ямку. Сѣрое вещество продолговатаго мозга, соотвѣтствующее сѣрому веществу спинного мозга, прилегаетъ къ стѣнкамъ этой ямки. Нервы, отходящіе отъ продолговатаго мозга, стоятъ къ нему въ тѣхъ же отношеніяхъ, какъ и нервы спинного мозга: двигательные отходятъ отъ клѣтокъ сѣраго вещества, а чувствительные берутъ начало изъ узелковъ, лежащихъ внѣ центральнаго органа, подобно спинальнымъ узелкамъ спинного мозга,—ихъ клѣтки отсылаютъ отъ себя центральные отростки къ продолговатому мозгу, а периферическіе—къ концевымъ органамъ.

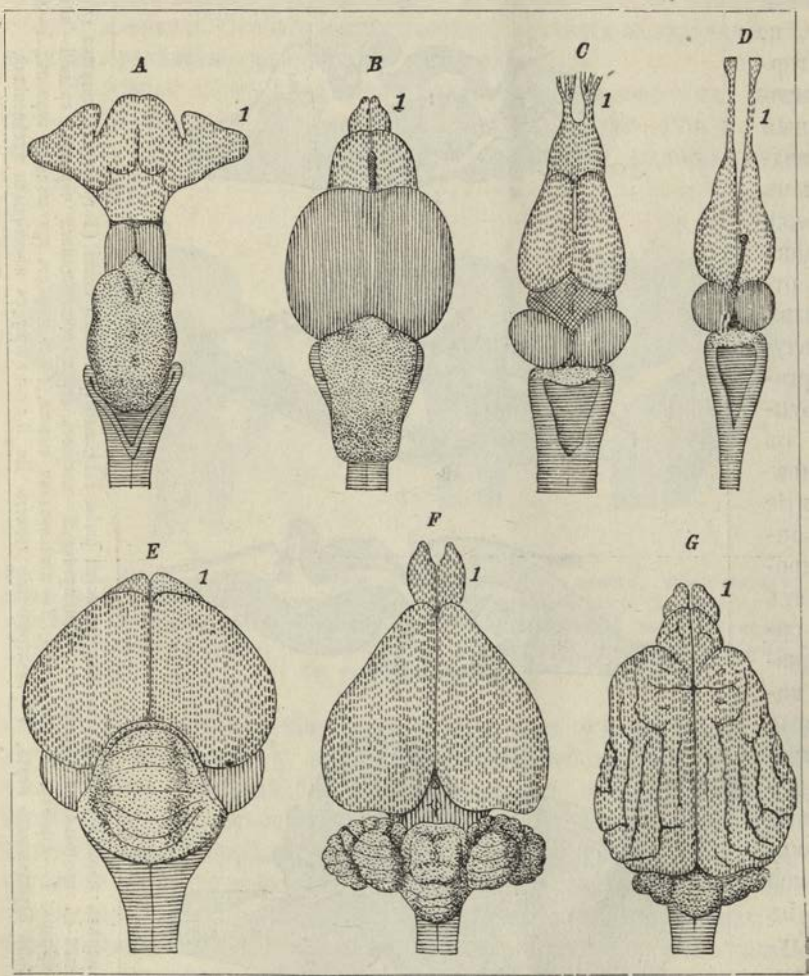


Рис. 472. Головной мозгъ позвоночныхъ при разсматриваніи сверху. *A*—акулы (Scyllium), *B*—костистой рыбы (лосося), *C*—земноводныхъ (лягушки), *D*—пресмыкающагося, *E*—птицы (голубя), *F* и *G*—млекопитающихъ (кролика и собаки). *1*—обонятельныя лопасти. Обозначенія отдѣловъ тѣ-же, что на рис. 471.

Изъ нервовъ головного мозга только обонятельный и зрительный не относятся къ продолговатому мозгу. Они занимаютъ обособленное мѣсто также потому, что они, — не смотря на то, что относятся къ чувствительнымъ нервамъ, — не имѣютъ периферическихъ узелковъ и связываютъ органы чувствъ прямо съ мозгомъ. Всѣ остальные нервы, т. е. 10 паръ изъ 12, относятся къ продолговатому мозгу, а именно: нервы глазного яблока,—глазодвигательный (oculomotorius), блоковой (trochlearis) и отводящій (abducens), составляющіе 3. 4. и 6. пары,—тройничный нервъ (trigeminus) или 5. пара, личной (facialis) съ близко стоящимъ къ нему по своему развитію слуховымъ нервомъ (acusticus), представляющіе 7. и 8. пары, блуждающій (vagus) и примыкающій къ нему добавочный нервъ (accessorius), 10. и 11. пары, и нервы языка,—языкоглоточный (glossopharyngeus) и подъязычный (hypoglossus), или 9. и 12. пары. У этихъ нервовъ нельзя подмѣтить, какъ у спинномозговыхъ, правильно повторяющагося соединенія двигательныхъ и чувствитель-

ныхъ корешковъ и строго сегментальнаго расположенія. Только три изъ нихъ, а именно, 10 (блуждающій), 9 (языкоглоточный) и 5 (тройничный) бываютъ всегда смѣшанной природы, то-есть заключаютъ въ себѣ двигательныя и чувствительныя волокна. У низшихъ водяныхъ позвоночныхъ изъ чувствительныхъ и двигательныхъ корешковъ состоитъ еще 7 мозговой нервъ (личной); но у наземныхъ позвоночныхъ, вмѣстѣ съ исчезновеніемъ кожныхъ органовъ чувствъ боковой линіи, получающихъ нервныя волокна отъ личного нерва, исчезаетъ и чувствительный корешокъ этого нерва. Весьма вѣроятно, однако, что чисто чувствительный 8 нервъ (слуховой) представляетъ лишь обособившуюся часть чувствительнаго корешка личного нерва. Подобный же процессъ, какъ при филогенетическомъ развитіи личного нерва, можно у нѣкоторыхъ позвоночныхъ подмѣтить въ развитіи корешковъ 12 головного нерва (подъязычнаго): у селахій, земноводныхъ и у человѣка при эмбріональномъ развитіи можно доказать существованіе чувствительнаго корешка у подъязычнаго нерва, атрофирующагося до окончанія развитія. Поэтому правильно предполагать исчезновеніе путемъ атрофіи чувствительныхъ корешковъ также у чисто двигательныхъ головныхъ нервовъ,—у добавочнаго и у нервовъ глазныхъ мышцъ.

Правильность въ расположеніи нервовъ продолговатаго мозга нарушается какъ недоразвитіемъ отдѣльныхъ частей ихъ, такъ, съ другой стороны, и переразвитіемъ другихъ частей. Такъ, особенно сильно развиваются тройничный (5 пара) и блуждающій (10 пара) нервы, соотвѣтственно предъявляемымъ къ нимъ требованіямъ. Тройничный представляетъ прежде всего нервъ челюстной дуги: онъ иннервируетъ зубы и жевательныя мышцы и вмѣстѣ съ тѣмъ отсылаетъ сильную вѣтвь къ языку; у птицъ и пресмыкающихся его фронтальное чувствительное ядро значительно меньше, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ, у которыхъ мягкія части и органы чувствъ въ области челюстей развиты гораздо сильнѣе. Задача блуждающаго нерва—иннервировать внутренности: онъ вліяетъ на дыханіе, дѣятельность сердца и работу кишекъ. Соотвѣтственно большему развитію лицевой мускулатуры, у млекопитающихъ сильнѣе развивается и двигательный личной нервъ (7 пара), точно также какъ съ увеличеніемъ у нихъ улитки лабиринта, утолщается отходящая къ ней вѣтвь слухового нерва (8 пары). У млекопитающихъ достигаетъ своего высшаго развитія также подъязычный нервъ (12 пара) въ связи съ высокою подвижностью ихъ языка.

Въ сѣромъ веществѣ продолговатаго мозга рядомъ съ скопленіями клѣтокъ, отъ которыхъ отходятъ двигательныя нервныя волокна, встрѣчаются также клѣточныя скопле-

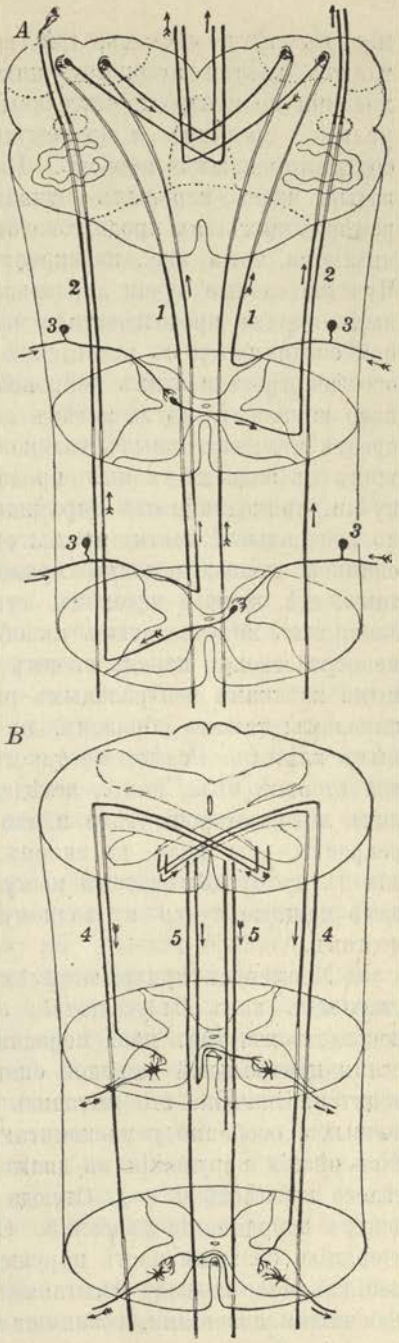


Рис. 473. **Схема перекрестовъ главнѣйшихъ чувствительныхъ (*A*) и двигательныхъ (*B*) путей въ спинномъ мозгу человѣка; видъ съ вентральной стороны** (верхній поперечный разрѣзъ—черезъ продолговатый мозгъ). Въ *A*—пути возбужденій, приходящихъ справа, обозначены стрѣлками безъ хвостиковъ, а пути возбужденій, приходящихъ слѣва,—стрѣлками съ хвостиками; такимъ-же образомъ въ *B* путь возбужденій, идущихъ направо (изъ лѣвой мозговой коры), обозначены стрѣлками съ хвостиками, а налѣво—стрѣлками безъ хвостиковъ. *1*—пучки въ дорзальныхъ столбахъ, *2*—пути между спиннымъ и промежуточнымъ мозгомъ, *3*—клѣтки спинальныхъ узелковъ, *4* и *5*—боковые и вентральные пирамидные пути.

нія въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ вступаютъ чуствительныя нервныя волокна: онѣ представляютъ клѣтки ассоціирующихъ нейроновъ, передающихъ дальше возбужденія, приходящія по центростремительнымъ волокнамъ, и связывающихъ продолговатый мозгъ съ малымъ, среднимъ и промежуточнымъ. Эти клѣточныя скопленія называются «ядрами» соотвѣтственныхъ нервовъ. Надо еще упомянуть о проходящихъ черезъ продолговатый мозгъ нервныхъ пучкахъ, идущихъ отъ спинного или къ спинному мозгу и измѣняющихъ въ продолговатомъ мозгу свой ходъ. Важнѣйшимъ такимъ измѣненіемъ являются, такъ наз., перекрестъ петель и пирамидный перекрестъ (рис. 473, *A* и *B*). Чувствительные пучки дорзальнаго столба спинного мозга оканчиваются въ двухъ парныхъ ядрахъ продолговатаго мозга (въ ядрахъ нѣжнаго и клиновиднаго пучка); здѣсь они соединяются съ ассоціирующими нейронами, которымъ передаютъ свое возбужденіе; осевые отростки этихъ нейроновъ перекрещиваются съ вентральной стороны центральнаго канала и идутъ затѣмъ далѣе къ среднему и промежуточному мозгу; этотъ перекрестъ чувствительныхъ волоконъ называется перекрестомъ петель (*A*). У млекопитающихъ въ заднемъ концѣ продолговатаго мозга находится пирамидный перекрестъ (*B*): пучки, приходящіе отъ пирамидныхъ клѣтокъ, изъ коры большого мозга, и идущіе назадъ по вентральной части продолговатаго мозга, перекрещиваются передъ вступленіемъ въ спинной мозгъ; волокна правой стороны переходятъ на лѣвую сторону и наоборотъ; тамъ, гдѣ, какъ у человѣка, существуютъ вентральные пути пирамидныхъ клѣтокъ, волокна ихъ не участвуютъ въ образованіи пирамиднаго перекреста, но перекрещиваются непосредственно передъ своимъ окончаніемъ, передъ вступленіемъ въ связь съ двигательными клѣтками вентральныхъ роговъ спинного мозга, сейчасъ же подъ его центральнымъ каналомъ; такимъ образомъ, въ концѣ концовъ, перекрещиваются всѣ волокна пирамидныхъ клѣтокъ. Вслѣдствіе такого перекреста, поврежденія коры большого мозга на правой сторонѣ тѣла, напр., вслѣдствіе кровоизліяній или нарывовъ, ведутъ за собою параличъ лѣвой стороны тѣла и наоборотъ. Какое біологическое значеніе имѣетъ этотъ перекрестъ,—мы пока не знаемъ. — Другое объемистое мѣсто переходовъ нервныхъ волоконъ въ продолговатомъ мозгу представляетъ, такъ наз., ядро оливъ; отъ нихъ отходятъ мощные пучки къ заднему мозгу вмѣстѣ съ пучками между спиннымъ и малымъ мозгомъ.

Мозжечекъ прикрываетъ самый передній отдѣлъ продолговатаго мозга. Онъ представляетъ какъ бы утолщеніе свода нервной трубки въ данномъ мѣстѣ и связывается посредствомъ, такъ наз., переднихъ и заднихъ мозжечковыхъ ножекъ съ остальными частями центральной нервной системы. Относительно функціи его взгляды ученыхъ расходятся. Значеніе его пытались установить путемъ вырѣзанія его у различныхъ позвоночныхъ, особенно у млекопитающихъ и у птицъ. Какъ слѣдствіе вырѣзанія, наблюдались рѣзкія нарушенія въ движеніяхъ животнаго, которое падало, пятилось задомъ, вертѣлось на мѣстѣ и т. д. Отсюда было сдѣлано заключеніе, что мозжечекъ представляетъ центръ координаціи движеній. Однако, въ тѣхъ случаяхъ, когда животное переживало операцію, большая часть нарушеній въ движеніяхъ исчезала, и способность къ передвиженіямъ мало-по-малу возстанавливалась. Такимъ образомъ, эти нарушенія были только побочными явленіями, возникшими вслѣдствіе раздраженія другихъ частей мозга во время операціи, или,—что также возможно,—мозжечекъ хотя и представляетъ центръ, координирующій движенія, однако раздѣляетъ эту функцію съ другими центрами, которые не могутъ сразу вполнѣ замѣнить его, но постепенно, развивая свою дѣятельность, сглаживаютъ дефектъ, причиненный вырѣзаніемъ мозжечка. Послѣ операціи, однако, всегда остается пониженіе мышечной силы и болѣе легкая утомляемость, а также нѣкоторая неувѣренность въ движеніяхъ. Поэтому, на основаніи цѣлаго ряда опытовъ надъ животными, главное назначеніе данной части головного мозга надо видѣть въ томъ, что, получая возбужденія по чувствительнымъ нервамъ изъ мышцъ, связокъ и суставовъ, онъ регулируетъ напряженіе мышцъ во время дѣятельности и во время покоя и такимъ образомъ управляетъ расходомъ мышечной силы и увеличиваетъ работоспособность мышцъ.

Благодаря этому, другіе отдѣлы центральной нервной системы, вліяющіе на двигательные аппараты, находятъ ихъ въ извѣстномъ смыслѣ уже подготовленными. Наоборотъ, при отсутствіи мозжечка сила и результаты движеній страдаютъ, такъ какъ на обязанности другихъ нервныхъ центровъ лежитъ только регулированіе движеній.

Это значеніе мозжечка для развитія полной силы во время движеній и для правильной взаимной работы движеній дѣлаетъ понятнымъ для насъ различіе въ его развитіи у различныхъ позвоночныхъ животныхъ (рис. 471 и 472). Всего менѣе малый мозгъ развитъ у круглоротыхъ, двоякодышащихъ рыбъ и у земноводныхъ, гдѣ онъ образуетъ сравнительно тонкую поперечную складку передняго края ромбоидальной ямки. Наоборотъ, у акулъ и костистыхъ рыбъ, у птицъ и млекопитающихъ онъ сильно развитъ, при чемъ часто,—особенно у птицъ и млекопитающихъ,—его поверхность, а вмѣстѣ съ тѣмъ и масса составляющихъ ее гангліозныхъ клѣтокъ, необыкновенно увеличены путемъ образованія поперечныхъ бороздъ. Небольшимъ мозжечкомъ обладаютъ главнымъ образомъ такія животныя, которыя ведутъ ползающій образъ жизни, живутъ въ илу и имѣютъ короткія ноги и касающееся земли брюхо; наоборотъ, у хорошо плавающихъ и летающихъ животныхъ данный органъ достигаетъ особенно сильнаго развитія. Мозжечекъ малъ также у пресмыкающихся, за исключеніемъ плавающихъ, каковы крокодилы и черепахи. Поучительно также сравненіе массивнаго мозжечка у плавающихъ въ открытомъ морѣ акулъ и маленькаго мозжечка у живущихъ на днѣ моря скатовъ. Наконецъ, хорошо развитой малый мозгъ мы встрѣчаемъ у млекопитающихъ, которыя опираются на свои болѣе или менѣе длинныя ноги, какъ на ходули; названіе малаго мозга ему дано только въ отличіе отъ болѣе крупнаго передняго или большого мозга. Слѣдуетъ отмѣтить, что у новорожденнаго ребенка, неспособнаго еще ходить, мозжечекъ сравнительно съ большимъ мозгомъ, значительно меньше, чѣмъ у взрослаго человѣка, а именно составляетъ отъ $^1/_{16}$ до $^1/_{18}$ его величины, у взрослаго же—$^1/_8$—$^1/_9$. Такъ, величина мозжечка находится въ тѣсномъ соотношеніи съ требованіями, предъявляемыми ему во время движеній животнаго.

Спереди къ продолговатому мозгу и къ мозжечку прилегаетъ массивный отдѣлъ головного мозга, средній мозгъ. Въ противоположность малому мозгу—средній представляетъ большое однообразіе у всѣхъ позвоночныхъ, и мы должны принять, что онъ относится къ наиболѣе важнымъ для жизни отдѣламъ нервной системы. У большинства позвоночныхъ средній мозгъ превосходитъ по своей массѣ всѣ остальные отдѣлы головного мозга; только у млекопитающихъ по развитію и числу пучковъ волоконъ, приходящихъ сюда почти изъ всѣхъ частей центральной нервной системы, по разнообразію находящихся здѣсь соединеній между нейронами и по количеству связей между правой и лѣвой стороной средній мозгъ уступаетъ большому. Но у млекопитающихъ большой мозгъ является какъ разъ его конкурентомъ; поэтому-то средній мозгъ и развитъ у нихъ слабѣе, чѣмъ въ остальныхъ группахъ позвоночныхъ, и объемъ его здѣсь въ значительной степени зависитъ отъ мощныхъ пучковъ нервныхъ волоконъ, проходящихъ черезъ него изъ большого мозга къ заднимъ частямъ центральной нервной системы.

У средняго мозга отличаютъ сводъ и основаніе. Въ сводѣ средняго мозга у большинства позвоночныхъ оканчиваются волокна зрительнаго нерва. Они образуютъ здѣсь конечныя древовидныя окончанія и вступаютъ въ соединенія съ другими нейронами, послѣдніе же связаны волокнами съ самыми различными частями мозга. Такъ въ сводѣ средняго мозга оптическія раздраженія, приходящія по зрительнымъ нервамъ, имѣютъ возможность переходить на различные другіе нервные пути и связываться съ различными другими возбужденіями. Связь съ наиболѣе крупными изъ органовъ чувствъ придаетъ, конечно, своду средняго мозга выдающееся значеніе, и у костистыхъ рыбъ и птицъ, у которыхъ зрѣніе беретъ верхъ надъ другими органами чувствъ и зрительные нервы сильно развиты, сводъ средняго мозга особенно массивенъ. Въ отличіе отъ другихъ позвоночныхъ, у млекопитающихъ значительная часть волоконъ зрительнаго нерва вступаетъ въ лежащій далѣе кпереди «колѣнный бугоръ» (corpus geniculatum externum) промежуточ-

наго мозга (рис. 474), отъ котораго многочисленныя связи идутъ къ тому участку коры полушарій, который называется зрительною корою. Вмѣстѣ съ тѣмъ средній мозгъ млекопитающихъ значительную часть своей работы передаетъ промежуточному и большому мозгу и, какъ зрительный центръ, становится въ рядѣ формъ все болѣе рудиментарнымъ, пока, наконецъ, у человѣка его работа не ограничивается однимъ рефлексомъ зрачка. Главная работа по переработкѣ зрительныхъ раздраженій и проведенію ихъ дальше къ корѣ большого мозга выпадаетъ теперь на долю промежуточнаго мозга.

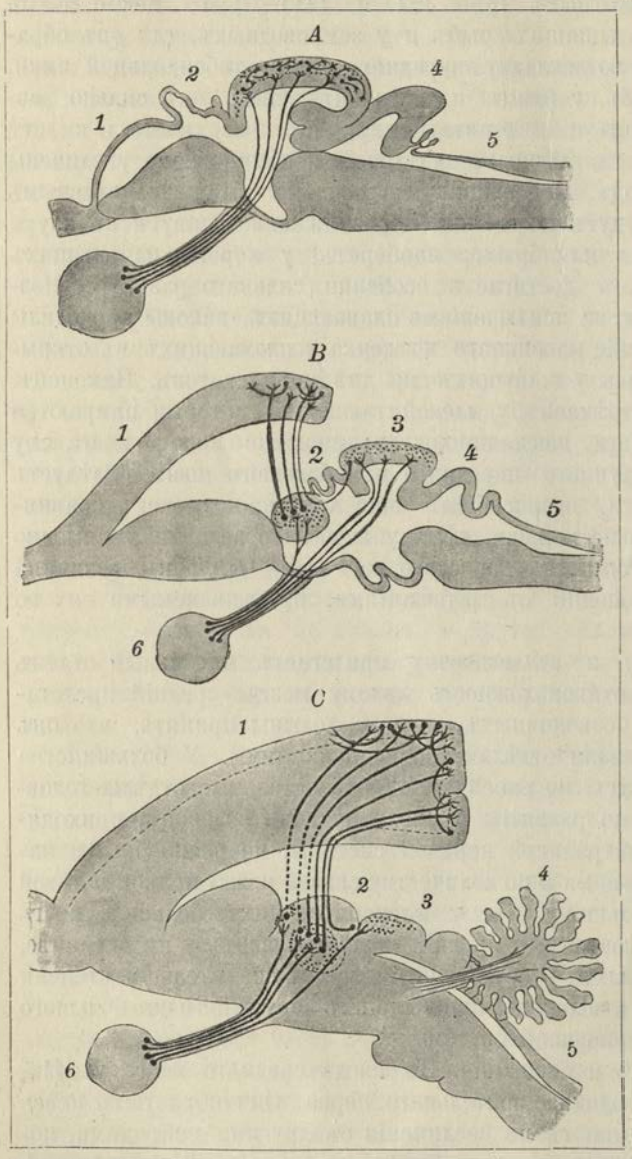


Рис. 474. **Перемѣщеніе зрительнаго центра изъ средняго въ большой мозгъ.** Пути зрительнаго нерва и прилегающихъ нейроновъ—очень вытянуты. *A*—у лягушки, *B*—у пресмыкающагося, *C*—у млекопитающаго; *1*—передній мозгъ, *2*—промежуточный мозгъ, *3*—средній мозгъ, *4*—малый мозгъ, *5*—продолговатый мозгъ, *6*—глазное яблоко. По Монакову.

Промежуточный мозгъ, лежащій кпереди отъ средняго, физіологически мало изученъ. Узлы, образующіе стволъ промежуточнаго мозга, особенно, такъ называемые, зрительные бугры (thalamus opticus)—у низшихъ позвоночныхъ слабѣе развиты соотвѣтственныхъ частей млекопитающихъ. Они образуютъ центръ съ собственными нейронами, вдвинутый между корою большихъ полушарій и задними мозговыми частями. Соотвѣтственно этому, у рыбъ и земноводныхъ они слабы, и значеніе ихъ увеличивается по мѣрѣ развитія коры полушарій и достигаетъ своего полнаго развитія у млекопитающихъ. Отдѣльнымъ «ядрамъ» зрительныхъ бугровъ у млекопитающихъ соотвѣтствуютъ совершенно опредѣленные участки коры большого мозга, при разрушеніи которыхъ эти ядра дегенерируютъ; зрительные бугры здѣсь можно разсматривать, «какъ настоящіе форпосты», изъ которыхъ кора большихъ полушарій получаетъ уже переработанныя чувственныя возбужденія. О томъ, что значительная часть зрительныхъ волоконъ у млекопитающихъ входитъ въ промежуточный мозгъ и вступаетъ тамъ въ связь съ большимъ мозгомъ, — уже было говорено.

Особеннаго интереса заслуживаетъ промежуточный мозгъ за свои придаточныя части. По средней линіи его сводъ приподнимается въ видѣ мѣшкообразнаго выпячиванія, образуя эпифизисъ, или шишковидную железу. Форма ея необыкновенно измѣнчива: у миноги и нѣкоторыхъ пресмыкающихся она несетъ на своемъ концѣ вполнѣ развитой непарный органъ зрѣнія, теменной глазъ, который лежитъ въ отверстіи черепной коробки подъ кожею; у акулъ и ганоидныхъ рыбъ пузыреобразный конецъ железы еще помѣщается въ отверстіи хрящевого черепа, но самъ глазъ уже атрофированъ; у птицъ

и млекопитающихъ эпифизисъ еще болѣе рудиментаренъ. Дно промежуточнаго мозга вытянуто книзу въ видѣ, такъ называемой, воронки (infundibulum); послѣдняя тѣсно соединяется съ эпителіальнымъ железистымъ органомъ, развивающимся изъ свода ротовой полости, и образуетъ вмѣстѣ съ нимъ мозговой придатокъ, или гипофизисъ (рис. 471, *1* и *2*),—органъ, который имѣетъ значеніе, можетъ быть, для обмѣна веществъ въ мозгу. Передъ гипофизисомъ къ дну промежуточнаго мозга прилегаетъ перекрестъ зрительныхъ нервовъ, соотвѣтственно ножкамъ глазныхъ пузырей зародыша, прикрѣплявшимся въ области промежуточнаго мозга.

У парныхъ полушарій передняго мозга можно отличить слѣдующіе отдѣлы: снизу лежитъ обонятельная часть мозга, образующая основаніе передняго мозга,—на нее налегаютъ, такъ называемыя, полосатыя тѣла (corpora striata), а боковая и верхняя стѣнки бывшихъ пузырей полушарій образуютъ мантію (pallium). Обонятельная часть и полосатыя тѣла въ общемъ бываютъ развиты у разныхъ позвоночныхъ одинаково и варіируютъ сравнительно не сильно. Необычайная разница въ величинѣ передняго мозга позвоночныхъ зависитъ главнымъ образомъ отъ разницы въ развитіи его мантіи: въ то время какъ у костистыхъ рыбъ она представляетъ тонкій эпителіальный слой, покрывающій полосатыя тѣла (рис. 471, *A*), у млекопитающихъ объемъ ея настолько значителенъ, что она можетъ продолжаться назадъ почти надъ всѣми остальными частями головного мозга; у млекопитающихъ она заслуживаетъ дѣйствительно названіе мантіи и, благодаря именно ея развитію, весь передній мозгъ правильно называть большимъ мозгомъ.

Въ полосатыхъ тѣлахъ и обонятельной части большого мозга бѣлое и сѣрое вещество располагаются, какъ обыкновенно: сѣрое сосредоточивается возлѣ внутренной полости мозга, а бѣлое лежитъ кнаружи отъ него, хотя нерѣдко сѣрое вещество образуетъ островки, особыя «ядра», среди бѣлаго. Наоборотъ, въ мантіи большого мозга, начиная съ пресмыкающихся, развивается, какъ въ мозжечкѣ, кора сѣраго вещества, между тѣмъ какъ бѣлое вещество мѣстами граничитъ съ парными желудочками мозга.

Оба полушарія большого мозга первоначально соединены одна съ другой лишь возлѣ своего начала, т. е. въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ промежуточнымъ мозгомъ, двумя поперечными тяжами волоконъ, такъ называемыми коммиссурами. Только у млекопитающихъ, вмѣстѣ съ разрастаніемъ мантіи, одна изъ этихъ коммиссуръ, разрастаясь по длинѣ мозга, превращается въ болѣе или менѣе толстую перекладину—мозолистое тѣло, состоящее изъ волоконъ; у однопроходныхъ, сумчатыхъ и насѣкомоядныхъ оно имѣетъ еще незначительные размѣры, у высшихъ же млекопитающихъ—сильно разрастается и связываетъ обѣ половины мантіи; кромѣ мозолистаго тѣла, у млекопитающихъ существуютъ еще три другихъ коммиссуры, — передняя, средняя и задняя,—соединяющія оба полушарія.

Полосатыя тѣла мало измѣняются; они впячиваются въ полость желудочковъ въ видѣ яйцеобразной массы, а начинающіеся отъ нихъ пути доходятъ только до промежуточнаго мозга. Никакихъ точныхъ данныхъ объ ихъ физіологическомъ значеніи—нѣтъ.

Обонятельный центръ занимаетъ основаніе передняго мозга. Вездѣ мы находимъ, какъ выростъ полушарій, обонятельныя лопасти (lobus olfactorius), которыя своимъ колбообразнымъ конечнымъ вздутіемъ, — обонятельной луковицей (bulbus olfactorius), достигаютъ дна носовой ямки и соединяются тамъ съ нервами, идущими отъ обонятельной слизистой оболочки. Обонятельныя луковицы иногда сидятъ на длинныхъ ножкахъ, представляющихъ не нервы, а часть мозга. Къ обонятельнымъ лопастямъ примыкаетъ центральный отдѣлъ обонятельной части мозга, лежащій подъ полосатыми тѣлами. Величина его колеблется въ зависимости отъ развитія обонянія у животнаго. Поразительно различіе въ величинѣ этой части мозга у селахій и костистыхъ рыбъ (рис. 472), изъ которыхъ первыя отыскиваютъ свою пищу преимущественно помощью органовъ химическаго чувства, а костистыя рыбы для оріентировки пользуются главнымъ образомъ глазами. У земноводныхъ и пресмыкающихся развитіе обонятельной части мозга незначительно, у

птицъ—совершенно ничтожно. Выдающагося развитія достигаетъ обоняніе, а вмѣстѣ съ нимъ и обонятельная часть мозга у млекопитающихъ (рис. 477, *6—9*), у которыхъ обоняніе обыкновенно далеко превосходитъ по своей остротѣ зрѣніе.

Мантія большого мозга у костистыхъ рыбъ, въ формѣ тонкой эпителіальной кожицы, служитъ только верхнимъ покровомъ для мозговыхъ желудочковъ, но уже у миногъ и се-

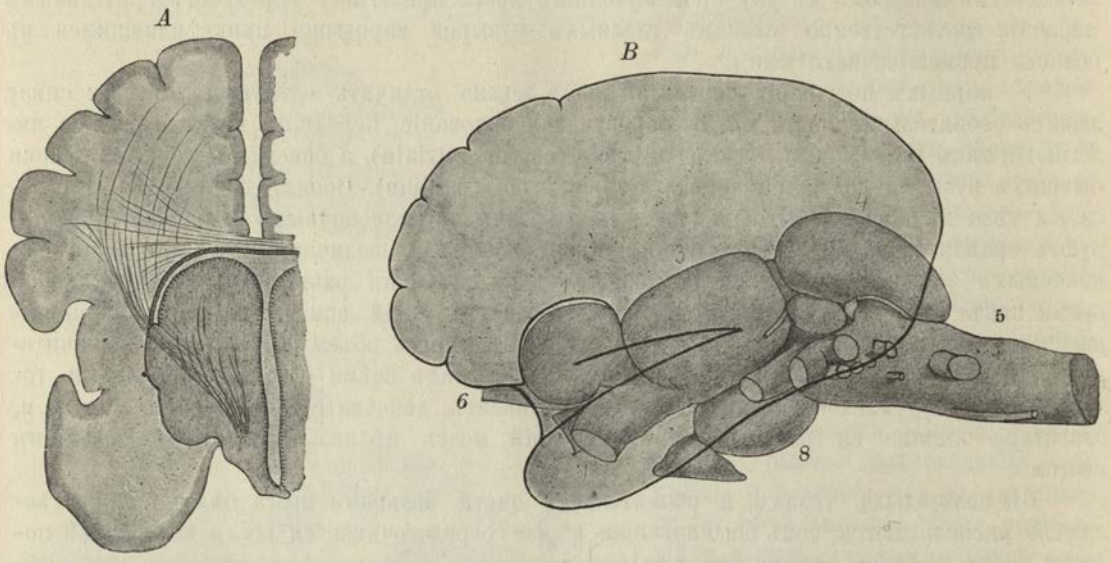


Рис. 475. **Сравненіе передняго мозга костистой рыбы и млекопитающаго.** *A*—фронтальный разрѣзъ; мозгъ рыбы (*1*) затемненъ, вокругъ него—мозгъ млекопитающаго; видно отношеніе между полосатыми тѣлами и мантіей—у рыбы и млекопитающаго. *B*—на мозгъ пикши (Gadus aeglefinus) нанесенъ контуръ мозга млекопитающаго. *1*—передній мозгъ, *3*—средній мозгъ, *4*—малый мозгъ, *5*—продолговатый мозгъ, *6*—обонятельный нервъ, *7*—зрительный нервъ, *8*—воронка. По Эдингеру.

лахій по краямъ ея замѣтны утолщенія. У земноводныхъ она утолщается значительнѣе, а у Sauropsida толщина ея возрастаетъ еще болѣе. Наконецъ, у млекопитающихъ она образуетъ самый массивный отдѣлъ головного мозга, дающій переднему мозгу перевѣсъ надъ всѣми остальными отдѣлами (рис. 475 и 476); такъ, уже у низшихъ млекопитающихъ, напримѣръ, у кролика и крота, полушарія вѣсятъ болѣе половины всего головного мозга, а у человѣка, гдѣ они достигаютъ своего высшаго развитія, ихъ масса составляетъ почти $^4/_5$ вѣса его.

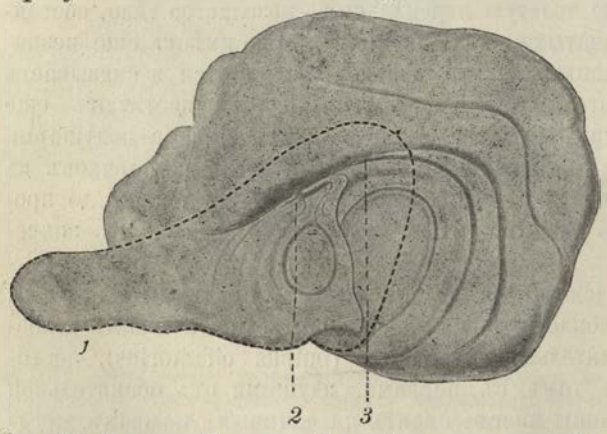


Рис. 476. **Продольный срединный разрѣзъ черезъ передній мозгъ сумчатаго волка (Thylacinus) съ контуромъ большого мозга пресмыкающагося—внутри.** *1*—обонятельная лопасть, *2*—gyrus limbicus, *3*—аммоніевъ рогъ. По Эдингеру.

При первомъ своемъ образованіи мозговая кора обслуживаетъ органы обонянія; только постепенно, въ рядѣ позвоночныхъ, къ этой обонятельной корѣ (archipallium) присоединяются еще другія части ея (neopallium). Поверхность обонятельной коры особенно значительна у млекопитающихъ, но и у нихъ она измѣняется въ зависимости отъ развитія обонянія; она простирается по наружной сторонѣ полушарій до опредѣленной борозды,—fissura rhinalis; на внутренней сторонѣ полушарій она обнимаетъ собою часть мозга, называемую lobus limbicus; черезъ нее проходитъ мозолистое тѣло, и внутри нея заключаются часто сильно развитыя складки аммоніева рога, gyrus hipocampi (рис. 478,

2 и рис. 480, 4). Безчисленные ассоціонные пути связываютъ отдѣльныя части этой области одну съ другою и съ сосѣдними областями. Очень массивна обонятельная кора у мелкихъ, коротконогихъ, ведущихъ часто ночной образъ жизни млекопитающихъ, которыя держатъ свой носъ близко отъ земли, какъ ежъ (рис. 477) или броненосецъ. У млекопитающихъ съ плохимъ обоняніемъ, какъ у обезьянъ или у живущихъ въ водѣ, обонятельная область центральной нервной системы развита вообще слабо: стоитъ только сравнить прилагаемый рисунокъ мозга собаки и обезьяны. У дельфиновъ она совершенно рудиментарна.

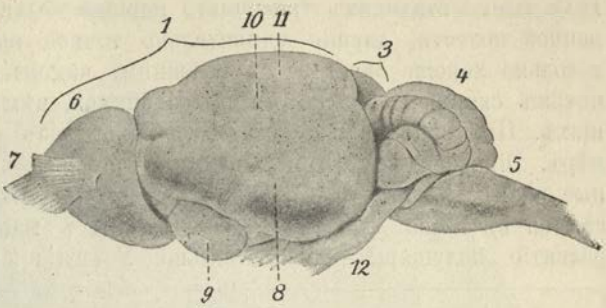


Рис. 477. **Мозгъ ежа съ лѣвой стороны.** *1*—передній мозгъ, *3*—средній, *4*—малый, *5*—продолговатый, *6*—обонятельныя луковицы съ обонятельными нервными волокнами (*7*), *8*—обонятельныя лопасти, *9*—т. наз., tuberculum olfactorium, *10*—fissura rhinalis, *11*—neopallium, *12*—trigeminus.

Отдѣлъ передняго мозга, превращающійся въ neopallium, замѣтенъ уже у земноводныхъ и пресмыкающихся, въ видѣ узкой полоски по наружному краю полушарія. У птицъ съ этимъ отдѣломъ передняго мозга связывается первичный зрительный центръ, при чемъ всего сильнѣе онъ развивается у попугаевъ, у которыхъ мы встрѣчаемъ уже намеки на борозды мантіи. Вырѣзаніе передняго мозга у попугаевъ ведетъ къ разстройству въ движеніяхъ, чего не наблюдается ни у одной изъ другихъ птицъ. Выдающееся же значеніе neopalium пріобрѣтаетъ у млекопитающихъ; его сильному развитію млекопитающія обязаны своимъ умственнымъ превосходствомъ надъ другими позвоночными. Соотвѣтственно этому, у млекопитающихъ сильнѣе, чѣмъ у низшихъ позвоночныхъ, развиты также связи между переднимъ мозгомъ и остальными частями нервной системы. У земноводныхъ передній мозгъ стоитъ въ непосредственномъ соединеніи лишь съ промежуточнымъ мозгомъ, у Sauropsida, кромѣ того, еще съ среднимъ мозгомъ, у млекопитающихъ же пучки волоконъ отъ передняго мозга

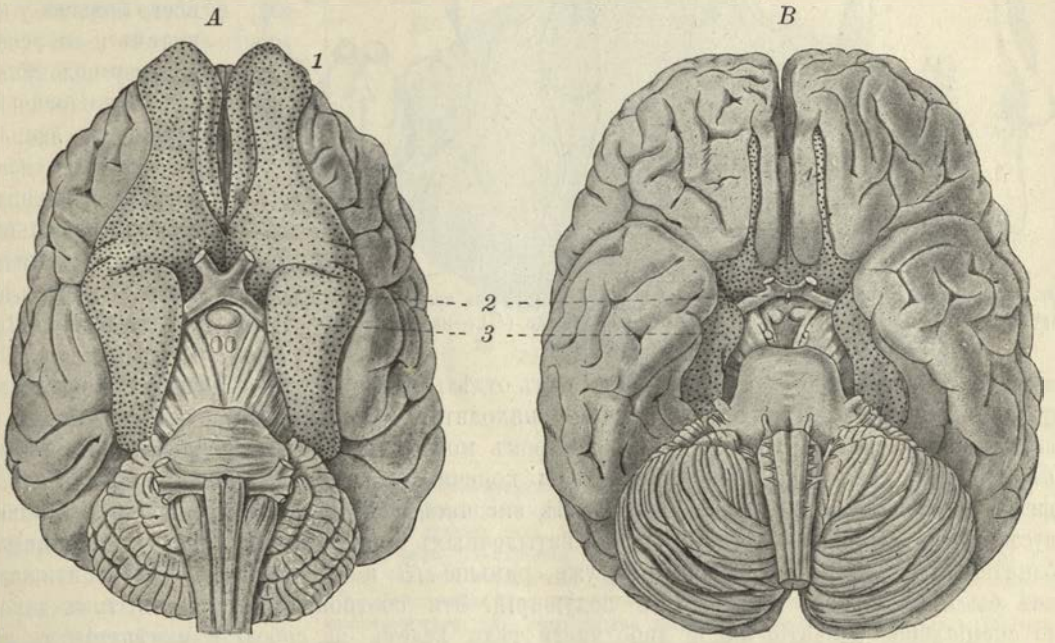


Рис. 478. **Мозгъ собаки (*A*) и человѣка (*B*) съ нижней стороны для сравненія обонятельныхъ центровъ, которые отмѣчены пунктиромъ.** *1*—обонятельныя луковицы, *2*—область аммоніева рога, *3*—перекрестъ зрительныхъ нервовъ. По Гегенбауру.

доходятъ до спинного и простираются до самаго конца послѣдняго,—у нихъ неизвѣстны непосредственныя соединенія только между переднимъ и малымъ мозгомъ.

Развитіе передняго мозга млекопитающихъ происходило внутри ихъ класса по мѣрѣ ихъ филогенетическаго развитія. Въ черепахъ ряда третичныхъ млекопитающихъ находятъ окаменѣвшія ядра, представляющія какъ бы слѣпки ихъ мозга; кромѣ того, у многихъ млекопитающихъ третичнаго періода были получены гипсовые слѣпки съ ихъ черепной полости, давшіе удивительно точное изображеніе головного мозга; поэтому мы довольно хорошо знакомы съ внѣшнимъ видомъ мозга этихъ животныхъ. Мозгъ ихъ былъ похожъ скорѣе на мозгъ пресмыкающихся, чѣмъ на мозгъ современныхъ млекопитающихъ. При сравненіи такого мозга одного изъ копытныхъ третичнаго періода,—напримѣръ, Dinoceras или Brontotherium,—съ мозгомъ нашей лошади (рис. 479), незначительные размѣры мозга, и особенно—передняго, этихъ древнихъ млекопитающихъ сразу бросаются въ глаза. Также и у современныхъ млекопитающихъ, стоящихъ ниже другихъ, развитіе полушарій—незначительно. У ежа и броненосца они еще не вполнѣ покрываютъ средній мозгъ, такъ что значительная часть его видна впереди мозжечка. У грызуновъ (рис. 472, *F*) и у копытныхъ передній мозгъ нѣсколько больше. Еще больше онъ—у хищныхъ (рис. 472, *G*), а всего больше у приматовъ и въ особенности у человѣка.

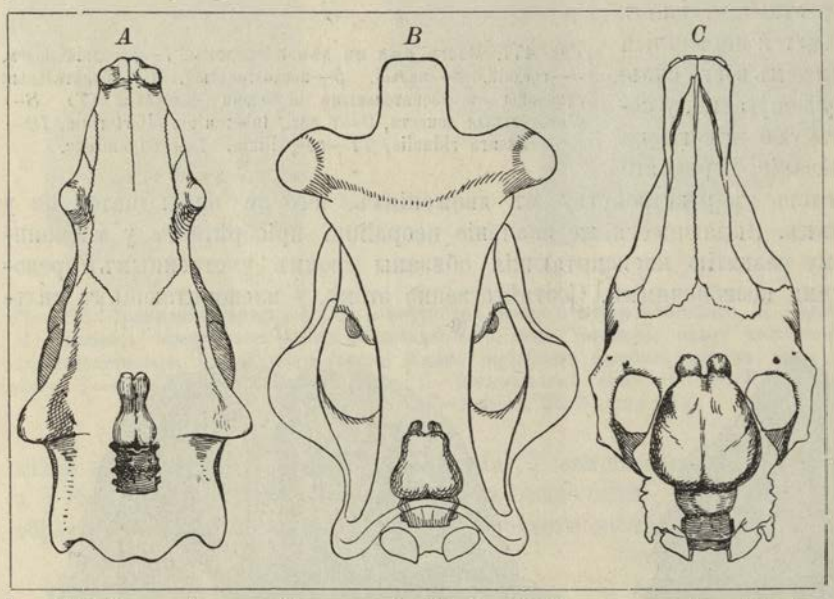


Рис. 479. Головной мозгъ Dinoceras mirabile Marsh (*A*) изъ эоцена, Brontotherium ingens Marsh (*B*) изъ міоцена и современной лошади (*C*),—нарисованный внутри черепа. По Маршу.

Патологическіе случаи и экспериментальныя изслѣдованія показали, что кора большого мозга млекопитающихъ не имѣетъ одинаковаго значенія на всемъ своемъ протяженіи. Наоборотъ, она раздѣляется на рядъ отдѣльныхъ участковъ, имѣющихъ различныя функціи (рис. 480). Прежде всего, въ ней находится большой центръ, который можно назвать сферою чувства тѣла *(1)* и въ которомъ можно въ свою очередь отличить отдѣльные участки для лица, для туловища и конечностей; опредѣленныя мѣста въ этомъ центрѣ управляютъ движеніемъ глазъ. Въ височной области у человѣка локализированъ вкусъ, далѣе къ заду—слухъ *(5)*, а въ затылочныхъ лопастяхъ—зрѣніе *(2)*. О границахъ обонятельныхъ центровъ говорилось уже раньше *(3* и *4)*. Все тѣло млекопитающаго какъ бы представлено въ корѣ его полушарій. Эти соотношенія заходятъ такъ далеко, что спеціальное развитіе какой либо части тѣла ведетъ за собою и измѣненія въ развитіи соотвѣтственной части коры. Напримѣръ, участокъ коры, обслуживающій мышцы лица, значительно больше у слона, чѣмъ у носорога, благодаря развитію хобота.—Между этими ограниченными участками коры лежатъ другіе, болѣе обширные, не связанные прямо ни съ какими органами. *(6, 7, 8, 9)*. Флексигъ видитъ въ нихъ ассоціонные центры, которые представляютъ физическую основу для высшей духовной дѣятельности, для психическихъ процессовъ, и которые, такимъ образомъ, связаны съ мышленіемъ. Локализируются ли, однако, психическія явленія въ столь рѣзко очерченныхъ центрахъ,—

въ этомъ можно сильно сомнѣваться, такъ какъ эти явленія слагаются изъ весьма различныхъ элементовъ, матеріальную основу которыхъ мы должны искать во всей корѣ большого мозга. Особую роль въ этомъ направленіи, повидимому, играетъ только лобная часть мозга *(6)*; Гитцигъ называетъ ее органомъ отвлеченнаго мышленія. Въ пользу такой спеціализаціи ея говоритъ то обстоятельство, что у человѣка она составляетъ 30—40% мантіи большого мозга, а уже у низшихъ обезьянъ и особенно у хищныхъ животныхъ она представляетъ узкую, заостряющуюся кпереди лопасть. У копытныхъ лобная часть мозга очень богата извилинами. Во всякомъ случаѣ клиническія наблюденія говорятъ за то, что раздѣленіе труда между различными участками коры большого мозга, распространяется и на высшія психическія отправленія.

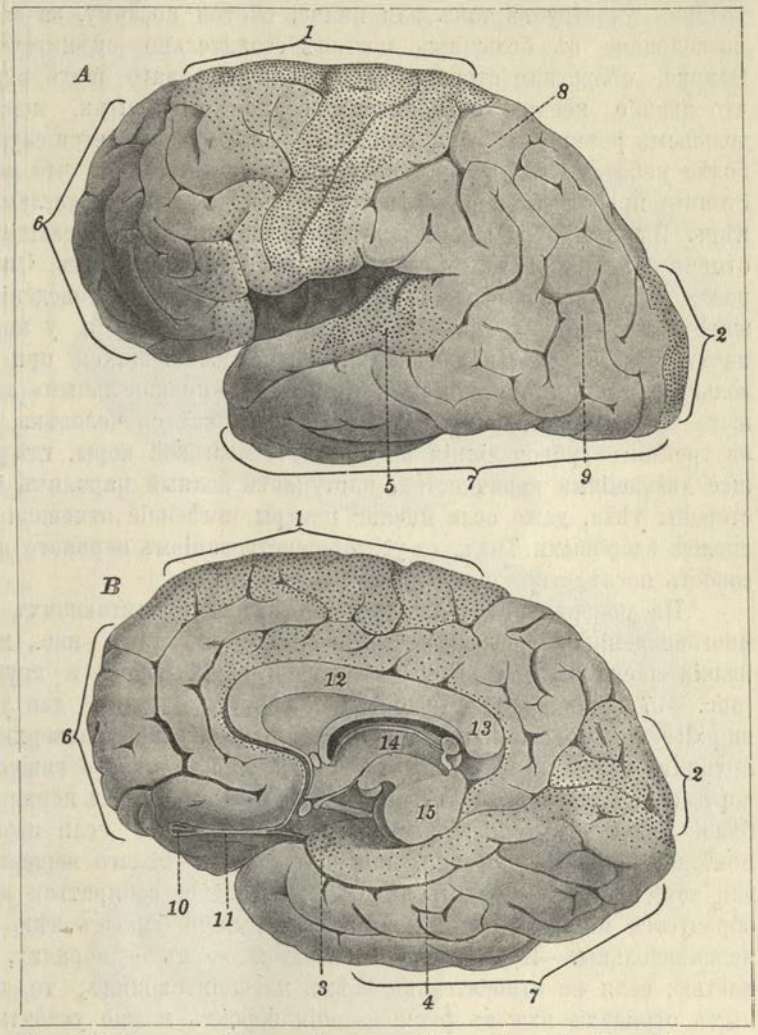


Рис. 480. Локализаціи въ корѣ полушарій человѣка. *A*—большой мозгъ съ лѣвой стороны, *B*—правое полушаріе большого мозга съ внутренней стороны. *1*—сфера чувства тѣла, *2*—зрительная сфера, *3*—обонятельная сфера, *4*—аммоніевъ рогъ, *5*—слуховая сфера, *6*—ассоціонный центръ лобной лопасти, *7*—задній большой ассоціонный центръ, *8*—теменная лопасть, *9*—височная лопасть, *10*—обонятельная луковица, *11*—обонятельный нервъ, (tractus olfactorius), *12*—мозолистое тѣло, *13*—шишковидная железа, *14*—промежуточный мозгъ (thalamus opticus), *15*—мозговая ножка. По Флексигу.

Процессы, возникающіе въ мозговой корѣ подъ вліяніемъ возбужденій, идущихъ отъ органовъ чувствъ, сопровождаются у человѣка явленіями, которыя мы называемъ психическими: за раздраженіемъ слѣдуетъ сознательное ощущеніе. Всѣ произвольныя движенія берутъ свое начало въ мозговой корѣ. Многіе процессы нервной работы протекаютъ въ низшихъ центрахъ, и возбужденіе не доходитъ до мозговой коры, но въ такомъ случаѣ ощущенія не сознаются, а движенія совершаются непроизвольно. Сознаніе и воля представляютъ процессы, связанные съ полушаріями большого мозга. Далѣе, всякого рода дѣятельность, которая можетъ быть изучена, и почти всякая работа, производимая по памяти, обусловливаются дѣятельностью мозговой коры.

Развитіе передняго мозга идетъ за счетъ заднихъ отдѣловъ его и особенно—средняго мозга. Поэтому у ниже-стоящихъ позвоночныхъ задніе отдѣлы головного мозга выполняютъ болѣе сложныя задачи, которыя у высшихъ,—въ особенности у высшихъ млекопитающихъ,—отходятъ къ большому мозгу. Слѣдовательно, у разныхъ позвоночныхъ гомологичные отдѣлы головного мозга совсѣмъ не выполняютъ одинаковой работы. При высокомъ развитіи мозговой коры, между нею и чувствительными нейронами вдвигаются

дальнѣйшія станціи, комбинирующія возбужденія, и поэтому число комбинацій становится гораздо значительнѣе и связи между движеніями, возбуждаемыми центромъ, дѣлаются гораздо разностороннѣе: воспринимающіе и исполняющіе органы могутъ быть использованы теперь гораздо полнѣе, движенія могутъ быть болѣе согласованы съ возбужденіемъ, приходящимъ отъ органовъ чувствъ, и значительно тѣснѣе приноровлены къ особенностямъ внѣшняго раздраженія. Позвоночное безъ большого мозга напоминаетъ машину, которая дѣйствуетъ такъ или иначе, смотря по тому, за какой рычагъ двигаютъ; только позвоночное съ большимъ мозгомъ сознательно оцѣниваетъ внѣшнія обстоятельства.— Однако, оборотная сторона такого значительнаго шага впередъ заключается въ томъ, что низшіе центры становятся несамостоятельными, менѣе способными къ самостоятельнымъ реакціямъ; если головной мозгъ отказывается служить, то тѣло не въ состояніи болѣе работать. Въ данномъ отношеніи поучительно, что обезглавленный пѣтухъ въ состояніи пробѣжать еще нѣкоторое пространство, обезглавленное же млекопитающее— нѣтъ. Вырѣзаніе большого мозга производитъ тѣмъ большія нарушенія въ нормальныхъ отправленіяхъ животнаго, чѣмъ выше послѣднее стоитъ. Оперированныя указаннымъ образомъ лягушки и рыбы едва отличаются своимъ поведеніемъ отъ неоперированныхъ животныхъ;—только при удаленіи промежуточнаго, а у первыхъ—еще средняго—мозга наступаютъ замѣтныя измѣненія. У пресмыкающихся при этомъ прекращается «произвольное» приниманіе пищи, а отчасти и «произвольныя» движенія. Пѣтухъ безъ большого мозга можетъ еще идти. Что же касается человѣка, то при давленіи вслѣдствіе внутренняго кровоизліянія на то мѣсто мозговой коры, гдѣ располагается поле, завѣдующее движеніями конечностей, наступаетъ полный параличъ конечностей противоположной стороны тѣла, даже если низшіе центры, имѣющіе отношеніе къ конечностямъ, остаются вполнѣ здоровыми. Такъ, съ усовершенствованіемъ нервнаго аппарата увеличивается серьезность послѣдствій при отказѣ его работать.

На поверхности полушарій многихъ млекопитающихъ находятся болѣе или менѣе многочисленныя борозды, раздѣляющія собою, такъ наз., мозговыя извилины. Вообще, мелкія млекопитающія имѣютъ болѣе гладкій мозгъ, а крупныя—болѣе изборожденный (рис. 477 и рис. 481). Несомнѣнно, борозды служатъ для увеличенія поверхности полушарій;—но у тѣла меньшаго объема относительная поверхность больше, чѣмъ у болѣе крупнаго такой же формы. Извѣстной массѣ сѣраго вещества, образующаго мозговую кору, соотвѣтствуетъ извѣстное количество мякотныхъ нервныхъ волоконъ, составляющихъ бѣлое вещество; на поверхности бѣлаго вещества, если мозгъ невеликъ, мозговая кора помѣщается свободно; если, наоборотъ, масса бѣлаго вещества мозга значительна, кора для того, чтобы помѣститься на немъ, должна собираться въ складки. Эта складчатость образуется по мѣрѣ роста мозга: у зародышей бороздъ нѣтъ или, по крайней мѣрѣ, онѣ незначительны.—Борозды располагаются не въ безпорядкѣ, но съ извѣстною правильностью; если не относительно всѣхъ млекопитающихъ, то, по крайней мѣрѣ, въ отдѣльныхъ отрядахъ ихъ въ расположеніи бороздъ можно указать извѣстную законность; нѣкоторыя немногія борозды и извилины, какъ сильвіева борозда (fossa sylvii) и извилина морского конька (gyrus hipocampi), соотвѣтствующая аммоніеву рогу, встрѣчаются всегда. Иногда думаютъ, что развитіе извилинъ указываетъ на степень умственнаго развитія млекопитающаго, но это—невѣрно. Хотя, дѣйствительно, у болѣе умныхъ млекопитающихъ, съ болѣе объемистымъ мозгомъ борозды развиты сильнѣе,—особенно у человѣка, но, съ другой стороны, и у животныхъ съ слабо развитой психикой, какъ у овцы или коровы, мозгъ можетъ быть покрытъ многочисленными извилинами, а у столь высоко стоящихъ по своему духовному развитію млекопитающихъ, какъ обезьяны, онъ можетъ быть лишенъ бороздъ. Благодаря правильности въ расположеніи бороздъ у родственныхъ видовъ, ими удобно пользоваться при установленіи границъ соотвѣтственныхъ участковъ мозговой коры.

Общій вѣсъ мозга, разница въ которомъ у животныхъ одинаковой величины зависитъ главнымъ образомъ отъ величины полушарій, можетъ также мало служить мѣ-

риломъ ума млекопитающаго, какъ и развитіе бороздъ. Мозгъ самаго развитого психически животнаго,—человѣка, ни по абсолютному, ни по относительному вѣсу не превосходитъ мозга всѣхъ остальныхъ животныхъ:—абсолютный вѣсъ его, равный въ среднемъ 1350 гр., значительно меньше вѣса мозга толстокожихъ и китообразныхъ (напр., мозгъ слона вѣситъ болѣе 5 к. г., а мозгъ полосатика Balaenoptera musculus L.—4, 7 к. г.), а относительный вѣсъ составляетъ лишь 25⁰/₀₀ вѣса тѣла, тогда какъ у львиной игрунки (Midas rosalia Wied) онъ равенъ 37⁰/₀₀, а у темной цѣпкой обезьяны (Ateles ater Cuv.)—даже 66⁰/₀₀. У видовъ одного и того же отряда вѣсъ мозга уменьшается обыкновенно съ увеличеніемъ тѣла, и болѣе мелкія животныя обладаютъ большею частью (не всегда) относительно болѣе тяжелымъ мозгомъ, чѣмъ ихъ болѣе крупные родичи. Это явленіе стоитъ отчасти въ связи съ тѣмъ, что у мелкихъ животныхъ, при прочихъ равныхъ условіяхъ, поверхность тѣла, снабжаемая чувствительными нервами, относительно—значительнѣе, чѣмъ у крупныхъ, и что, съ другой стороны, общая масса мышцъ у крупныхъ животныхъ хотя и больше, но число отдѣльныхъ мускуловъ, а поэтому и число обслуживающихъ ихъ нервныхъ центровъ и проходящихъ между послѣдними ассоціаціонныхъ путей—такое же. Для животныхъ одинаковой величины можно, однако, принять, что умственное развитіе обладающихъ болѣе легкимъ мозгомъ стоитъ болѣе низко. Изъ млекопитающихъ, вѣсящихъ каждое около 750 гр.,—у ежа мозгъ вѣситъ 3, 4 гр., у сумчатой куницы (Dasyurus viverrinus Geoffr.)—6 гр., у одной полуобезьяны (Perodicticus poto Wagn.)—10, 7 гр. и у одной мартышки (Cercopithecus talapoin Erxl.)—39 гр.;—или при вѣсѣ млекопитающаго около 3300 гр. мозгъ сумчатой крысы (Didelphys marsupialis) вѣсилъ 6, 5 гр., домашней кошки—31, 4 гр. и одного гиббона (Hylobates lar Ill.)—89 гр.. У одной леонбергской собаки, одной гориллы и человѣка одинаковаго съ ними вѣса вѣсъ мозга былъ равенъ—135 гр., 430 гр. и 1350 гр., т. е. у гориллы онъ былъ въ три раза тяжелѣе, чѣмъ у собаки, а у человѣка—въ три раза тяжелѣе, чѣмъ у гориллы. У различныхъ человѣческихъ расъ средній вѣсъ мозга также неодинаковъ; такъ, у кавказской расы онъ равенъ 1350 гр., а у австралійскаго негра—только 1185 гр.. Болѣе выдающіеся люди не всегда обладаютъ болѣе тяжелымъ мозгомъ, но, съ другой стороны, иногда можно убѣдиться въ исключительномъ развитіи у нихъ опредѣленныхъ

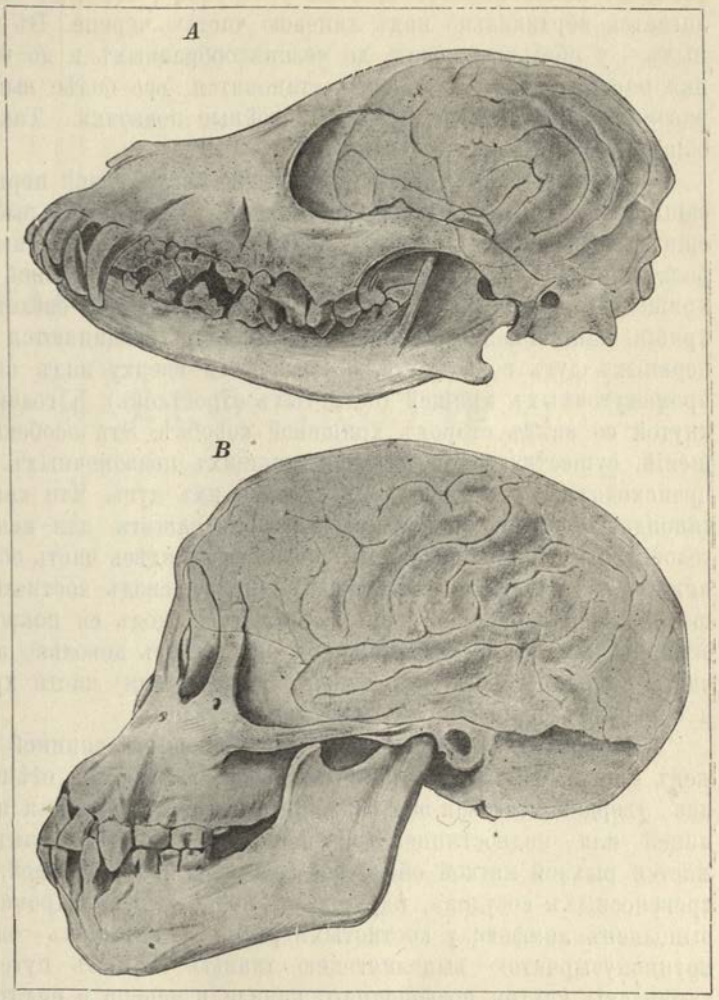


Рис. 481. Мозгъ и черепъ домашней собаки (*A*) и шимпанзе (*B*). По Флатау и Якобсону.

участковъ мозговой коры:—напр., у знаменитаго оратора Гамбеты—центра рѣчи, у извѣстныхъ музыкантовъ—области височныхъ извилинъ.

Общее увеличеніе головного мозга отражается на размѣрахъ занимаемой имъ черепной полости: мозговая часть черепа расширяется, и рука объ руку съ этимъ идетъ передвиженіе ея въ сторону лицевой части черепа. У низшихъ позвоночныхъ лицевая часть черепа располагается почти прямо впереди черепной, что замѣчается также у нѣкоторыхъ млекопитающихъ,—какъ у дельфиновъ и многихъ беззубыхъ китовъ. Но съ постепеннымъ ростомъ мозга черепная часть все болѣе передвигается напередъ, и это передвиженіе у хищныхъ и обезьянъ можно прослѣдить шагъ за шагомъ (рис. 480): лобъ все болѣе нависаетъ, пока у человѣка, особенно кавказской расы, онъ не располагается вертикально надъ лицевою частью черепа. Въ то же время у высшихъ животныхъ,—у обезьянъ вплоть до человѣкообразныхъ и до человѣка,—расширяется затылочная часть черепа, и черепъ становится все болѣе выпуклымъ, прикрывая собою при разсматриваніи сверху передніе шейные позвонки. Такъ, увеличеніе мозга вліяетъ на общій внѣшній видъ животнаго.

Соотвѣтственно важному значенію центральной нервной системы позвоночныхъ, она защищена у нихъ твердыми частями. У низшихъ рыбъ, у круглоротыхъ—эта защита еще неполная: къ спинному мозгу съ каждой стороны прилегаетъ рядъ хрящиковъ, раздѣленныхъ другъ отъ друга промежутками, а головной мозгъ не вполнѣ еще окруженъ хрящевою капсулою. Но уже у акулъ хрящевой скелетъ становится болѣе сплошнымъ: хрящи, защищающіе спинной мозгъ, теперь соединяются съ осевымъ скелетомъ, въ видѣ нервныхъ дугъ позвонковъ, и смыкаются вверху надъ спиннымъ мозгомъ при помощи промежуточныхъ хрящей (остистыхъ отростковъ), а головной мозгъ скрывается въ замкнутой со всѣхъ сторонъ хрящевой коробкѣ. Эти особенности ложатся въ основу отношеній, существующихъ у выше стоящихъ позвоночныхъ. Начиная съ костистыхъ рыбъ, происходитъ окостенѣніе позвонковъ и ихъ дугъ. Что касается черепной коробки, то у ганоидныхъ рыбъ развивается особая защита для нея въ формѣ покровныхъ костей головы: эти покровныя кости, представляя здѣсь часть общаго кожнаго панцыря, сохраняются и у высшихъ животныхъ. образуя сводъ костнаго черепа. Верхняя часть хрящевой коробки сначала еще сохраняется подъ ея покровными костями; у зародышей земноводныхъ и пресмыкающихся она имѣетъ довольно значительное протяженіе и отчасти сохраняется на всю жизнь. Вентральныя части хрящевого черепа окостенѣваютъ и образуютъ основаніе его мозгового отдѣла.

Внутри этихъ образованій, защищающихъ спинной и головной мозгъ, мозгъ окруженъ еще соединительнотканными оболочками. Къ стѣнкамъ черепа прилегаетъ, такъ наз., твердая мозговая оболочка (dura mater), служащая въ то же самое время надхрящницей или надкостницей (perichondrium, periost); самъ мозгъ непосредственно окружается рыхлой мягкой оболочкой (pia mater), податливой, благодаря большому количеству кровеносныхъ сосудовъ, идущихъ по ней къ мозгу. Промежутокъ между обѣими оболочками выполненъ лимфою; у костистыхъ рыбъ, у которыхъ онъ очень широкъ, онъ занятъ крупнопузырчатою выполняющею тканью. Такимъ путемъ спинной и головной мозгъ укрѣплены внутри позвоночнаго канала и черепа и не страдаютъ при поворотахъ и движеніяхъ позвонковъ и черепа, благодаря эластичности оболочекъ, предохраняющихъ ихъ отъ сотрясеній.

ЗАКЛЮЧЕНІЕ.

ЦѢЛОЕ И ЕГО ЧАСТИ.

1. Раздѣленіе труда въ тѣлѣ животнаго.

До сихъ поръ при ознакомленіи съ особенностями органовъ и съ ихъ работою, мы, естественно, разсматривали каждый органъ въ отдѣльности. При этомъ, однако, мы не должны были забывать, что органы способны жить только въ соединеніи другъ съ другомъ, что они не могутъ работать каждый самъ по себѣ. Организмъ представляетъ нѣчто бо̀льшее, чѣмъ простую сумму органовъ: только благодаря тому, что дѣятельность одного органа захватываетъ дѣятельность другого, что эти органы въ своей дѣятельности взаимно дополняютъ другъ друга и помогаютъ другъ другу,—происходитъ тотъ особый видъ общей дѣятельности, который характеренъ для даннаго животнаго. Всего яснѣе выступаетъ это при сравненіи многоклѣточнаго животнаго съ колоніей простѣйшихъ. У послѣдней, дѣйствительно, цѣлое едва—больше, чѣмъ сумма составляющихъ его клѣтокъ: каждая клѣтка ведетъ ту же жизнь, что всѣ остальныя, и въ своей жизни не нуждается въ другихъ; только относительно движенія можно сказать, что колонія простѣйшихъ въ состояніи двигаться энергичнѣе, чѣмъ каждая клѣтка въ отдѣльности. Наоборотъ, у какого-нибудь многоклѣточнаго животнаго, съ ясно выраженнымъ раздѣленіемъ труда, какая-либо мышца можетъ сокращаться только тогда, когда толчекъ къ этому будетъ данъ нервомъ, когда кишечникъ будетъ доставлять для нея пищу, когда легкія будутъ поглощать для нея кислородъ, когда почки будутъ выводить изъ тѣла ея продукты обмѣна веществъ и когда кровь будетъ доставлять ей пищевыя вещества и уносить изъ нея отбросы. Даже у столь простого животнаго, какъ наша прѣсноводная гидра, у которой очень маленькая часть тѣла способна продолжать жить и расти, необходима для жизни совмѣстная работа обоихъ органовъ тѣла:—эктодерма и энтодерма; если вырѣзанная часть изъ тѣла гидры будетъ состоять только изъ энтодерма или только изъ эктодерма, то она обязательно погибаетъ. Правда, иногда обособленные органы могутъ оставаться живыми,—напримѣръ, гектокотиль головоногаго (стр. 416) выполняетъ такую работу, что его можно счесть за самостоятельный организмъ, вырѣзанное сердце лягушки въ продолженіе цѣлаго дня сохраняетъ раздражимость и способность сокращаться, — но всѣ такія части животныхъ все таки болѣе или менѣе скоро погибаютъ. Именно благодаря тому, что совмѣстно работаютъ различнаго устройства органы, достигается результатъ, который нельзя было бы получить, если бы для общей работы соединялись одинаковыя, способныя существовать независимо другъ отъ друга—клѣтки.

О раздѣленіи труда между клѣтками въ тѣлѣ многоклѣточнаго животнаго. — раздѣленіи труда, которое ведетъ къ образованію тканей и путемъ ихъ соединенія къ постройкѣ органовъ,—мы уже говорили (стр. 35 и сл.); здѣсь, однако, мы должны сказать о немъ еще нѣсколько словъ. Раздѣленіе функцій тѣла между отдѣльными органами можетъ заходить не одинаково далеко, смотря по тому, сохраняютъ-ли клѣтки тѣла въ своей дѣятельности нѣкоторую многосторонность, или онѣ служатъ только отдѣльнымъ спеціальнымъ цѣлямъ. Простѣйшіе представители кишечнополостныхъ обладаютъ только двумя органами,—наружнымъ покровомъ и кишечными стѣнками; у нѣкоторыхъ, какъ у Protohydra, тѣло еще такъ слабо дифференцировано, что вокругъ рта нѣтъ даже особыхъ подвижныхъ щупалецъ и животное представляетъ только кишечный мѣшокъ, покрытый наружнымъ эпителіемъ. Отдѣльныя клѣтки здѣсь сохраняютъ такое разнообразіе въ своей дѣятельности, съ какимъ мы встрѣчаемся только въ клѣткахъ простѣйшихъ: кишечная клѣтка заглатываетъ пищу, отдѣляетъ пищеварительные соки, всасываетъ растворенныя

вещества, накопляетъ запасы питательныхъ веществъ, выбрасываетъ изъ себя непереваримые остатки и выдѣляетъ наружу экскреты; клѣтка наружнаго покрова не только служитъ для защиты тѣла и для дыханія, но по большей части и производитъ движеніе съ помощью своего мускульнаго придатка. Стрекательныя клѣтки также представляютъ примѣръ разносторонней дѣятельности: онѣ заключаютъ внутри себя наполненный секретомъ пузырекъ, стрекательную капсулу, онѣ обладаютъ воспринимающимъ аппаратомъ, такъ называемымъ, книдоцилемъ, раздраженіе котораго ведетъ къ выбрасыванію содержимаго капсулы, и въ то же время онѣ снабжены сократимыми волоконцами, прилегающими къ капсулѣ и производящими своимъ сокращеніемъ ея опоражниваніе. Оба примитивныхъ органа такого представителя кишечнополостныхъ распространяются на все тѣло его; въ каждомъ участкѣ тѣла заключаются—какъ тотъ, такъ и другой.—Насколько отличны отношенія у позвоночнаго животнаго! Тамъ для каждой такой функціи существуютъ строго опредѣленныя клѣтки. Оба зародышевыхъ листка. эктодермъ и энтодермъ, отдѣлены другъ отъ друга третьимъ промежуточнымъ листкомъ. Каждый изъ нихъ не составляетъ уже одного цѣлаго, а даетъ начало множеству органовъ, клѣтки которыхъ измѣняются въ самыхъ различныхъ направленіяхъ. Отдѣльные органы строго локализированы и занимаютъ часто очень незначительное мѣсто въ тѣлѣ; нѣтъ ни одного участка въ тѣлѣ, гдѣ бы находились какія нибудь части всѣхъ органовъ одновременно.

Такимъ образомъ, вся работа тѣла въ первомъ случаѣ выполняется немногими, въ послѣднемъ—многочисленными органами, и между этими крайностями, которыя мы выбрали для примѣра, существуютъ многочисленные переходы. Вообще, дѣятельность животнаго организма, оживленность обмѣна веществъ, быстрота и точность координаціи движеній, приспособляемость къ измѣняющимся окружающимъ условіямъ,—бываетъ развита тѣмъ выше, чѣмъ дальше заходитъ раздѣленіе работы между его органами, чѣмъ большее число особыхъ функцій выполняется спеціально для нихъ приспособленными клѣтками. Однако, одно число различныхъ органовъ и системъ органовъ не можетъ еще служить мѣриломъ работоспособности и жизненности животнаго; большая сложность машины не служитъ еще ручательствомъ лучшей работы ея. Напримѣръ, иглокожія обладаютъ весьма дифферинцированнымъ тѣломъ, раздѣленіе работы у нихъ идетъ дальше, чѣмъ у многихъ моллюсковъ и даже нѣкоторыхъ позвоночныхъ, а по разнообразію отдѣльныхъ органовъ они не имѣютъ себѣ равныхъ въ животномъ царствѣ. И, тѣмъ не менѣе, проявленія жизни ихъ болѣе однообразны, приспособляемость къ различнымъ условіямъ жизни гораздо болѣе ограничена, чѣмъ у моллюсковъ или членистоногихъ. Въ послѣднемъ случаѣ работаетъ какъ бы болѣе простая машина, но работа ея продуктивнѣе, благодаря бо̀льшему согласію между частями.

Распредѣленіе работы между различными клѣтками можно назвать экстенсивнымъ раздѣленіемъ труда. Ему можно противопоставить, въ качествѣ интенсивнаго раздѣленія труда, распредѣленіе одной и той же работы между одинаковыми клѣтками. Степень такого раздѣленія бываетъ различна въ зависимости отъ числа клѣтокъ, между которыми распредѣляется работа. Увеличеніе числа и въ то же время уменьшеніе размѣровъ клѣтокъ даетъ извѣстное преимущество: относительная поверхность клѣточнаго тѣла и ядра, черезъ которую происходитъ поглощеніе и выдѣленіе веществъ, у меньшихъ клѣтокъ—больше, и поэтому группа мелкихъ клѣтокъ можетъ работать сравнительно интенсивнѣе, чѣмъ группа болѣе крупныхъ, состоящая изъ того же количества вещества. При поврежденіяхъ отдѣльныхъ клѣтокъ остающіяся меньше страдаютъ, если число клѣтокъ значительнѣе. Поэтому внутри отдѣльныхъ типовъ мы часто встрѣчаемся съ возрастаніемъ интенсивнаго раздѣленія труда: изъ рыбъ, напримѣръ, у селахій и ганоидныхъ клѣтки тѣла значительно крупнѣе, чѣмъ у костистыхъ; начиная съ низшихъ земноводныхъ,—постоянножаберныхъ, и идя къ безхвостымъ земноводнымъ и пресмыкающимся, мы встрѣчаемся съ постояннымъ уменьшеніемъ величины клѣтокъ вплоть до птицъ и млекопитающихъ. Такія спеціализированныя формы, какъ иглокожія и плеченогія (Brachiopoda), обладаютъ очень мелкими клѣтками, въ то время какъ простѣйшія изъ кишечно-

полостныхъ и изъ кольчатыхъ червей обладаютъ сравнительно крупными клѣтками, число которыхъ не такъ значительно.

Рука объ руку съ распредѣленіемъ отдѣльныхъ отправленій между различными клѣтками можетъ идти еще другое раздѣленіе труда. Клѣтки тѣла могутъ раздѣлять между собою работу послѣдовательно. Такое послѣдовательное раздѣленіе труда состоитъ въ томъ, что не всѣ клѣтки послѣ сегментаціи яйца приступаютъ къ работѣ одновременно. Нѣкоторая часть ихъ остается въ покоющемся состояніи, какъ бы въ резервѣ, чтобы затѣмъ занять мѣсто тѣхъ клѣтокъ, которыя въ теченіе своей работы износятся и погибнутъ, и чтобы такимъ образомъ обезпечить дальнѣйшее существованіе всего организма. Тѣло взрослаго человѣка можетъ состоять приблизительно изъ 200 билліоновъ клѣтокъ;— однако, это число совершенно не соотвѣтствуетъ общему числу клѣтокъ, произшедшихъ изъ яйца. Возрастъ этихъ клѣтокъ, если опредѣлять его по числу клѣточныхъ дѣленій, считая отъ яйцевой клѣтки, — очень различенъ: въ то время какъ однѣ клѣтки стоятъ уже на границѣ своей способности къ дальнѣйшему дѣленію и скоро должны погибнуть, другія—еще полны силъ и могутъ еще долго размножаться. Продолжительность жизни краснаго кровяного тѣльца человѣка опредѣляется 4—5 недѣлями; слѣдовательно, общее число ихъ—$22^1/_2$ билліоновъ — должно обновляться въ теченіе года примѣрно десять разъ, а въ теченіе человѣческой жизни—600—800 разъ. Также идетъ постоянное возобновленіе клѣтокъ эпидермиса, клѣтокъ, образующихъ волосы и ногти, клѣтокъ сальныхъ железъ и слизистыхъ клѣтокъ кишечнаго эпителія, погибающихъ при выполненіи своихъ функцій. Едва ли будетъ слишкомъ, если мы примемъ, что общая масса клѣтокъ человѣка въ теченіе 70—80 лѣтъ его жизни равна 16000 билліоновъ. Слѣдовательно, при постоянной гибели клѣтокъ всегда должны оставаться въ запасѣ еще нетронутыя клѣтки, потомство которыхъ могло бы заполнить образующіеся вслѣдствіе смерти клѣтокъ пробѣлы. Такія запасныя клѣтки находятся, напримѣръ, въ эпидермисѣ земляного червя въ глубинѣ между функціонирующими клѣтками. Таковы же клѣтки, на счетъ которыхъ во время метаморфоза насѣкомыхъ на стадіи куколки происходитъ замѣщеніе многихъ тканей личинки, — эпидермиса, кишечнаго эпитилія, мышцъ; онѣ образуютъ гнѣзда, такъ называемыя, имагинальныя пластинки, разростающіяся на мѣстѣ погибающихъ личиночныхъ тканей. Такимъ путемъ время жизнедѣятельности тѣла удлинняется и она поддерживается на одинаковой высотѣ. Благодаря такому раздѣленію труда, организмъ способенъ выдерживать конкуренцію въ продолженіе всей жизни, сохраняя въ себѣ жизненныя силы. Можно думать, что темный вопросъ о причинахъ продолжительности жизни животныхъ, надъ разрѣшеніемъ котораго напрасно бьются до сихъ поръ (см. стр. 522), будетъ просто рѣшенъ различіями въ клѣточной экономикѣ. Тамъ, гдѣ своевременно оставляются запасныя клѣтки, возможна замѣна использованной ткани; тамъ же, гдѣ всѣ бластомеры сейчасъ идутъ въ работу, тѣло послѣ использованія ихъ погибаетъ. Во всякомъ случаѣ, весьма вѣроятно, что не во всѣхъ группахъ животныхъ послѣдовательное раздѣленіе труда происходитъ одинаковымъ образомъ; повидимому, оно отсутствуетъ у круглыхъ червей, коловратокъ и у другихъ формъ, у которыхъ каждый органъ построенъ изъ ограниченнаго, небольшого числа клѣтокъ, при чемъ это число у молодыхъ животныхъ то же, что и у взрослыхъ (стр. 519).

Раздѣленіе труда имѣетъ какъ выгодныя, такъ и невыгодныя стороны. Распредѣленіе работы между различными формами клѣтокъ и между различными органами повышаетъ, прежде всего, энергію жизненныхъ проявленій, затѣмъ, увеличиваетъ также разнообразіе измѣненій въ работѣ при приспособленіи ея къ потребностямъ организма. Такъ какъ при значительномъ раздѣленіи труда извѣстныя клѣтки всегда выполняютъ одну и ту же работу, то все строеніе ихъ приспособляется въ данномъ направленіи. Тогда работа цѣлаго можетъ безконечно варіировать, смотря по тому, на сколько въ ней участвуютъ отдѣльные органы или ихъ части; такъ, напримѣръ, слюна можетъ быть то слизистой и клейкой, то водянистой и богатой ферментами, смотря по тому, работаютъ ли сильнѣе тѣ или другія клѣтки смѣшанныхъ слюнныхъ железъ, отдѣляютъ ли больше

секрета слизистыя или серозныя железы (стр. 311). Приспособленія къ различнымъ условіямъ жизни при далеко заходящемъ раздѣленіи труда становятся легче; тогда—для того, чтобы выровнять измѣнившіяся отношенія между организмомъ и окружающими условіями,—часто бываетъ достаточно лишь небольшого измѣненія въ одной изъ функцій животнаго,—измѣненія лишь небольшого числа клѣтокъ. Если бы, напримѣръ, эпидермисъ какого либо животнаго служилъ не только для защиты тѣла, но также для дыханія и выдѣленія, то такое животное не было бы въ состояніи оставить влажную среду и жить въ сухомъ воздухѣ, такъ какъ клѣтки эпидермиса, продолжая служить для дыханія и выдѣленія, не могли бы защитить тѣла отъ испаренія изъ него воды и отъ высыханія. Наоборотъ, тамъ, гдѣ существуютъ особые органы дыханія и выдѣленія, клѣтки поверхности тѣла могутъ, измѣняясь, создать такую защиту отъ высыханія, — въ видѣ, напримѣръ, толстой кутикулы, какъ у членистоногихъ, или въ видѣ внѣшняго рогового слоя многослойнаго эпителія, какъ у позвоночныхъ; такія сравнительно незначительныя измѣненія открываютъ этимъ животнымъ новыя широкія области для ихъ распространенія. Приведемъ еще одинъ примѣръ:—если пища переваривается внутри клѣтокъ кишечника по типу внутриклѣточнаго пищеваренія простѣйшихъ, то кормомъ можетъ служить только такая пища, которую животное въ состояніи проглотить. Если же существуютъ отдѣльныя всасывающія и отдѣляющія (секреторныя) клѣтки и пищеварительные соки изливаются внутрь кишечной полости, то, обливая ими пищу до проглатыванія, животное можетъ переваривать ее внѣ своего тѣла и, такимъ образомъ, кормомъ ему можетъ служить даже такая пища, которую оно изъ-за ея величины не въ состояніи проглотить. Такимъ способомъ, напримѣръ, морская звѣзда Asterias выѣдаетъ двухстворчатыхъ моллюсковъ, личинка плавунца справляется въ головастикомъ, а паукъ-птицеѣдъ съ ящерицей.

Раздѣленіе труда между клѣтками тѣла дѣлаетъ возможнымъ также болѣе значительный ростъ животнаго. Даже наиболѣе крупныя колоніи простѣйшихъ, каковы колоніи шаровика (Volvox, рис. 13) или инфузоріи Carchesium (рис. 12), ничтожно малы по сравненію съ большинствомъ многоклѣточныхъ животныхъ. Одинаковыя, однообразно работающія клѣтки въ такихъ колоніяхъ—всѣ должны выступать на поверхность колоніи и омываться водою, что составляетъ необходимое условіе для ихъ жизни. Чѣмъ больше поверхность, образуемая ими, тѣмъ вся колонія менѣе прочна и менѣе подвижна. Раздѣленіе же труда между клѣтками у многоклѣточныхъ животныхъ начинается именно съ впячиванія внутрь тѣла питательныхъ клѣтокъ, вслѣдствіе чего тѣло становится компактнѣе. Дальнѣйшимъ шагомъ въ раздѣленіи труда является образованіе поддерживающаго вещества, разнообразіе котораго зависитъ отъ спеціализаціи составляющихъ его клѣтокъ. Такимъ дальнѣйшимъ шагомъ является именно образованіе средняго зародышеваго листка.

Насколько велики и многочисленны преимущества, создающіяся при раздѣленіи труда, на столько же серьезны и вызываемыя имъ неудобства. Если работа, необходимая для жизни всего тѣла, связывается съ однимъ единственнымъ органомъ незначительнаго объема, то благополучіе цѣлаго организма ставится въ зависимость отъ правильности работы даннаго органа. Каждое поврежденіе его отзывается на всемъ тѣлѣ: если отказываются служить желудокъ, кишки, печень, почки, легкія, сердце или головной мозгъ, то подвергается опасности существованіе всѣхъ остальныхъ органовъ, даже если они остаются совершенно здоровыми и могли бы работать вполнѣ нормально. Исключеніе одного члена изъ общей цѣпи здѣсь угрожаетъ существованію цѣлаго. Опасность такого исключенія возрастаетъ съ раздѣленіемъ труда, по мѣрѣ сосредоточенія отдѣльныхъ отправленій въ ограниченныхъ мѣстахъ тѣла. Гидру, съ ея двумя примитивными органами,—наружнымъ покровомъ и кишечнымъ эпителіемъ, распространяющимися на всѣ части тѣла, можно разрѣзать на много кусковъ, и каждый изъ нихъ сохранитъ вмѣстѣ съ этими органами всѣ условія для продолженія жизни. Рѣсничнаго червя, у котораго кишечникъ, органы выдѣленія и центральная нервная система тянутся черезъ все тѣло, можно раз-

рѣзать пополамъ или на четыре части, и каждая часть будетъ продолжать жить; то же касается и земляного червя и его родичей, у которыхъ важнѣйшіе органы повторяются въ каждомъ сегментѣ тѣла. Иное дѣло—насѣкомое, улитка или позвоночное. Здѣсь отрѣзаніе головы съ головнымъ узломъ или мозгомъ, отдѣленіе брюшка или внутренностнаго мѣшка, словомъ,—каждаго крупнаго участка тѣла—ведетъ къ потерѣ важныхъ для жизни органовъ и разстраиваетъ общую работу тѣла, т. е. убиваетъ животное. Съ возрастающимъ раздѣленіемъ труда цѣлое все больше становится рабомъ своихъ частей. Поэтому значительное раздѣленіе труда всегда сопровождается всякаго рода защищающими приспособленіями: панцырь, иглы, раковина защищаютъ органы, а совершенствующіеся органы чувствъ являются стражами тѣла.

Вмѣстѣ съ болѣе полнымъ использованіемъ работы клѣтокъ путемъ раздѣленія между ними труда и вмѣстѣ съ возрастаніемъ, благодаря этому, интенсивности жизненныхъ проявленій, увеличивается также потребность частей организма въ пищѣ и кислородѣ и въ однообразныхъ условіяхъ жизни. Животныя съ такою повышенною жизненною энергіей не могутъ жить тамъ, гдѣ они находятъ лишь малопитательный кормъ или кормъ въ ограниченномъ количествѣ. Тѣ мѣстности, гдѣ проявленія жизни должны иногда пріостанавливаться, для нихъ—закрыты, такъ какъ дѣятельность ихъ организма не выдерживаетъ временнаго ограниченія. Высоко стоящія по своей организаціи водяныя животныя не выдерживаютъ высыханія ни при какихъ условіяхъ: головастикъ погибаетъ, но коловратка и циклопъ (Cyclops), пріостанавливая свою жизнедѣятельность, выжидаютъ возвращенія лучшихъ условій. Они переносятъ также замерзаніе, если только температура не опускается слишкомъ низко; поэтому въ спускающихся рыбныхъ прудахъ, давая промерзать дну, можно уничтожить вредныхъ для рыбъ насѣкомыхъ,—какъ водяныхъ клоповъ и плавунцевъ, но маленькіе рачки (циклопы, водяныя блохи), служащіе рыбамъ пищею, останутся невредимыми. Область обитанія вида становится ограниченнѣе по мѣрѣ развитія его отправленій.

2. Соединеніе частей въ цѣлое.

Хотя у многоклѣточныхъ животныхъ необходимыя для жизни отправленія распредѣлены между различными органами, но для правильнаго хода жизненныхъ явленій въ цѣломъ необходимо, чтобы всѣ органы работали вмѣстѣ, за-одно, ради общей цѣли, чтобы они поддерживали и дополняли другъ друга. Только тогда цѣлое будетъ представлять особь, т. е., не смотря на свой составъ изъ частей,—«недѣлимое» («индивидуумъ»). Эта гармонія между частями поддерживается существующею между ними двоякою связью,—во первыхъ, вещественною, во вторыхъ, динамическою. Первая обусловливается химическими отношеніями, химическими вліяніями частей другъ на друга,—при чемъ посредницею является жидкость тѣла, т. е. у позвоночныхъ—кровь. Носительницею динамической связи служитъ нервная система, на обязанности которой лежитъ возбужденіе или задержка работы отдѣльныхъ частей тѣла ради общей работы его.

Вещественная связь вытекаетъ уже изъ общности происхожденія всѣхъ клѣтокъ тѣла отъ одной первоначальной—яйцевой. Всѣ клѣтки находятся между собою въ родствѣ и отъ своей материнской клѣтки наслѣдуютъ одинаковый химическій характеръ,—одинаковый химизмъ, который въ отдѣльныхъ органахъ, хотя и модифицируется, смотря по ихъ функціи, но всегда—путемъ измѣненія одной и той же матеріальной основы. Такимъ образомъ, каждый индивидуумъ обладаетъ своими собственными вещественными особенностями, и въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, по отношенію къ человѣку, мы можемъ непосредственно различать ихъ. Напримѣръ, люди съ хорошо развитымъ обоняніемъ, а тѣмъ болѣе собаки, обоняніе которыхъ гораздо тоньше, различаютъ разныхъ людей по запаху. Химическія свойства тѣла вліяютъ на особенности жидкости тѣла,—этой внутренной среды, въ которой живутъ и къ химическимъ вліяніямъ которой приспособляются всѣ клѣтки. Хотя химическій составъ особей, относящихся къ одному и

тому же виду, въ общемъ—одинаковъ (см. стр. 51 и слѣд.), но есть и индивидуальныя отличія, въ чемъ мы опредѣленно убѣждаемся уже у низшихъ животныхъ. Такъ, пересадка (трансплантація) или прививка частей тѣла съ одного мѣста на другое у одного и того же индивидуума не представляетъ никакихъ особыхъ затрудненій, съ одной особи на другую одного и того же вида удается труднѣе, а еще труднѣе и, быть можетъ, лишь на короткое время—на особь другого вида. Этотъ законъ приложимъ какъ къ гидрѣ и земляному червю, такъ и къ человѣку.

Въ общей для всѣхъ органовъ внутренней средѣ,—въ жидкости тѣла, каждый органъ живетъ своею собственною химическою жизнью, имѣетъ свои собственныя потребности, свое особое усвоеніе, свои собственные продукты обмѣна веществъ. Послѣднія, однако, вступаютъ въ организмъ и оказываютъ на всѣ остальные органы тѣмъ большее и тѣмъ болѣе скорое вліяніе, чѣмъ быстрѣе при помощи крови они распространяются по всему тѣлу. Это вліяніе, какъ теперь извѣстно, имѣетъ даже особую важность для правильнаго взаимодѣйствія между нѣкоторыми органами. Наши свѣдѣнія о «внутреннихъ отдѣленіяхъ» (секреціи) ограничиваются, къ сожалѣнію, до сихъ поръ болѣе сложными отношеніями у позвоночныхъ животныхъ, да и тамъ еще очень элементарны. Но то, что мы уже знаемъ о нихъ, рисуетъ намъ удивительную картину зависимости и очень тѣсной связи между отправленіями, которая, благодаря своей сложности, во многихъ своихъ частяхъ остается еще неясною. Простѣйшій примѣръ химическаго обмѣна между различными частями тѣла представляетъ образованіе гликогена въ печени, переносъ его кровью въ мускулы и потребленіе тамъ. Но въ большинствѣ случаевъ такая зависимость бываетъ гораздо сложнѣе, какъ показываетъ слѣдующій примѣръ. Во время работы мышцъ возрастаетъ потребность въ кислородѣ и количество углекислоты въ крови; при прежней интенсивности дыханія вся углекислота не успѣваетъ выдѣляться изъ плазмы крови; но, оставаясь въ крови, она раздражаетъ дыхательный центръ продолговатаго мозга, вслѣдствіе чего дыханіе дѣлается болѣе глубокимъ и болѣе частымъ; такимъ образомъ, соотвѣтственно потребности животнаго, кислорода начинаетъ поглощаться, а углекислоты выдѣляться—больше. Углекислота служитъ, какъ бы вѣстникомъ, который даетъ знать дыхательному центру о потребности мускула и который служитъ связью между обоими органами. Химическія вещества, содержащіяся въ жидкости тѣла не какъ питательныя, а какъ раздражающія вещества, устанавливающія зависимость между различными органами, называются гормонами.

У позвоночныхъ связь между частями тѣла посредствомъ гормоновъ, или химическая корреляція органовъ очень развита. Такъ, половые органы,—сѣменники или яичники съ ихъ придаточными органами,—постоянно вырабатываютъ вещества, имѣющія важное значеніе для наступленія явленій половой жизни. При нормальныхъ условіяхъ у самцовъ лягушекъ уже съ осени появляются вздутія на большомъ пальцѣ переднихъ лапъ и увеличивается мускулатура переднихъ ногъ; на эти измѣненія вліяютъ сѣменники, и при вырѣзаніи ихъ измѣненія не наступаютъ. Но если въ спинной лимфатическій мѣшокъ кастрированнаго самца, у котораго нѣтъ еще измѣненій, ввести кусокъ сѣменника только что пойманнаго другого самца, то указанныя измѣненія появляются, не смотря на то, что введенный кусокъ сѣменниковъ не имѣетъ никакой связи ни съ нервной системой, ни съ кровеносными сосудами животнаго: «вздутія на большомъ пальцѣ переднихъ ногъ, сѣменные пузыри и мышцы переднихъ ногъ сначала увеличиваются, а послѣ того, какъ кусокъ сѣменника въ лимфатическомъ мѣшкѣ вполнѣ разсосется, снова уменьшаются». Такая связь можетъ происходить только при помощи химическихъ веществъ. У взрослыхъ самокъ млекопитающихъ не наступаетъ течка, если вырѣзаны яичники; но если вырѣзанный яичникъ, уже не связанный съ нервною системою животнаго, перенести на другое мѣсто, сохраняя въ немъ кровообращеніе, то появляются всѣ признаки течки, какъ у нормальныхъ самокъ. Нормально у самокъ млекопитающихъ млечныя железы разрастаются во время беременности и отдѣляютъ молоко послѣ родовъ. У одной морской свинки была вырѣзана млечная железа и пересажена подъ кожу уха; не смотря

на это она также разросталась, а послѣ родовъ отдѣляла молоко; такъ какъ при трансплантаціи связь при помощи нервовъ была уничтожена, то для возбужденія железы могли служить только вещества, приходящія къ ней съ кровью, — гормоны. Въ этомъ случаѣ гормоны, вѣроятно, происходятъ не изъ материнскаго организма, а изъ зародышей, ибо у молодыхъ кроликовъ посредствомъ постояннаго впрыскиванія экстракта изъ ихъ зародышей, удается достичь довольно значительнаго роста млечныхъ железъ, которыя иначе остаются небольшими,—экстракты же изъ матки или изъ дѣтскаго мѣста не оказываютъ такого дѣйствія.—Другой примѣръ подобной химической корреляціи представляетъ намъ раздраженіе поджелудочной железы, вызывающее выдѣленіе ея пищеварительнаго сока, какъ только попадаетъ пищевая кашица изъ желудка въ кишку. Приходящая изъ желудка пищевая кашица содержитъ въ себѣ много кислоты, послѣдняя вызываетъ въ эпителіальныхъ клѣткахъ тонкой кишки образованіе новаго вещества—секретина, который достигаетъ вмѣстѣ съ кровью до поджелудочной железы и вызываетъ ее къ дѣятельности. Впрыскиваніе кислотъ въ кровеносные сосуды, идущіе къ поджелудочной железѣ, остается безъ результата, но введеніе въ эти сосуды кислаго экстракта изъ тонкихъ кишекъ сейчасъ же возбуждаетъ железу, хотя бы кишки и не заключали въ себѣ пищевой кашицы.

Приведенные случаи представляютъ примѣры химической корреляціи лишь между отдѣльными органами. Но существуютъ гормоны, которые вліяютъ на обмѣнъ веществъ и ростъ всего тѣла. Такъ, полное удаленіе у молодыхъ позвоночныхъ щитовидной железы, лежащей въ видѣ парнаго органа по обѣ стороны горла, вызываетъ тяжелыя нарушенія въ ростѣ, притупленіе умственныхъ способностей, неуклюжесть движеній и часто также разстройства въ регулированіи температуры тѣла. Здоровье взрослыхъ животныхъ послѣ такой операціи также сильно страдаетъ. Если кусочекъ железы останется, или если привить кусокъ железы на другое мѣсто, то указанныя болѣзненныя явленія не наступаютъ; кормленіе животнаго веществомъ щитовидной железы тоже уменьшаетъ разстройства при вырѣзаніи ея. Изъ этого слѣдуетъ, что разносимыя кровью химическія вещества, приготовляемыя нормальной железой, необходимы для тѣла, и что отсутствіе ихъ ведетъ къ описаннымъ разстройствамъ. Изъ подобныхъ же веществъ точнѣе извѣстно вещество, приготовляемое надпочечными железами, сравнительно простого строенія и называемое адреналиномъ, присутствіе котораго можно доказать въ крови, вытекающей изъ этихъ железъ. Впрыскиваніе его въ кровеносные сосулы дѣйствуетъ на всѣ органы, находящіеся подъ вліяніемъ симпатической нервной системы, такимъ же образомъ, какъ раздраженіе электрическимъ токомъ симпатическихъ нервовъ: происходитъ расширеніе зрачка, ускореніе сердцебіенія, увеличеніе давленія крови въ сосудахъ, разслабленіе мышцъ тонкихъ и толстыхъ кишекъ и т. п. явленія. Наоборотъ, вырѣзаніе надпочечныхъ железъ вызываетъ ослабленіе дѣятельности сердца и паденіе кровяного давленія. Если такому животному безъ надпочечныхъ железъ впрыснуть кровь изъ вены этихъ железъ отъ другого индивидуума, то болѣзненныя разстройства на время уменьшаются. Такимъ образомъ, постоянное отдѣленіе небольшихъ количествъ секрета надпочечными железами оказываетъ на тѣло, повидимому, регулирующее дѣйствіе, — напримѣръ, поддерживаетъ въ сосудахъ средній тонусъ. Вліянія на тѣло,—очевидно, при помощи гормоновъ,—замѣчены со стороны гипофизиса, зобной и поджелудочной железъ. Но, вѣроятно, и другіе органы способны дѣйствовать на остальныя части организма своими химическими продуктами. По скольку всѣ органы участвуютъ въ обмѣнѣ веществъ,—каждый по своему,—по стольку всѣ они выдѣляютъ опредѣленныя вещества въ жидкость тѣла,—вещества, которыя составляютъ необходимыя условія для нормальной работы остальныхъ органовъ тѣла,—одно вещество въ одномъ отношеніи, другое—въ другомъ. И подобно тому какъ опрѣсненіе весьма соленой воды, въ которой живутъ рачки Artemia salina L., вызываетъ опредѣленныя измѣненія формы тѣла при ихъ развитіи (см. 2 томъ), такъ каждое измѣненіе внутренней среды, въ которой живутъ органы, вызываетъ новое раздраженіе или прекращаетъ прежде бывшее и этимъ вліяетъ на проявленія жизни органовъ.

Неосновательно, однако, предполагать, что факты химической корреляціи или внутренней секреціи указываютъ путь передачи по наслѣдству благопріобрѣтенныхъ признаковъ тѣла (см. стр. 488 и сл.), какъ того хочетъ ламаркизмъ и что дало бы, дѣйствительно, отличное и простое объясненіе происхожденія многочисленныхъ приспособленій животнаго тѣла. Надо сначала доказать существованіе самой передачи по наслѣдству этихъ признаковъ, а затѣмъ уже искать объясненій, какъ она происходитъ. Хотя внутренняя среда, конечно, вліяетъ на зародышевыя клѣтки, которыя въ ней живутъ и растутъ,—но непонятно, почему болѣе обильное отдѣленіе химическаго вещества изъ какого-нибудь сильнѣе работающаго мускула должно такъ вліять на нихъ, что при развитіи яйца развивается сильнѣе именно этотъ мускулъ. Если вообще сомнительно, чтобы эти вещества дѣйствовали непосредственно на зачатки мускуловъ въ зародышевой плазмѣ, то тѣмъ болѣе сомнительно, чтобы они могли усиливать развитіе какого-нибудь мускула. Говоря вообще, мы не имѣемъ никакихъ данныхъ въ пользу того, что измѣненіе количества и качества отдѣленія какого-нибудь органа должно вызывать сходное, гомотипное измѣненіе соотвѣтственныхъ комплексовъ зачатковъ въ зародышевой плазмѣ. По отношенію къ наслѣдованію благопріобрѣтенныхъ признаковъ, какъ раньше, такъ и теперь мы имѣемъ только предположенія.

Гораздо раньше вещественной связи стала извѣстна и была оцѣнена динамическая связь между частями организма. Она представляетъ одну изъ функцій центральной нервной системы. Хотя роль послѣдней въ воспріятіяхъ внѣшнихъ раздраженій и реагированіи на нихъ больше бросается въ глаза и гораздо лучше изслѣдована, но она имѣетъ не больше значенія, чѣмъ интересующая насъ функція. Динамическая связь представляетъ сравнительно съ вещественной преимущество во всѣхъ такихъ случаяхъ, гдѣ требуется быстрота передачи раздраженія; особенно мы встрѣчаемся съ ней при работѣ мышцъ. Вездѣ, при сложныхъ движеніяхъ тѣла, при которыхъ имѣетъ мѣсто координація сокращеній многочисленныхъ мышцъ, работу ихъ связываетъ въ одно цѣлое при помощи своихъ длинныхъ путей именно центральная нервная система. Въ другихъ случаяхъ дѣйствіе ея очень напоминаетъ дѣйствіе гормоновъ. Такъ, у голоднаго начинаютъ работать слюнныя железы. «бѣгутъ изо рта слюнки», если онъ видитъ человѣка, уничтожающаго вкусный обѣдъ, а часто даже при одной мысли о такой ѣдѣ. Что въ подобныхъ-же случаяхъ железы желудка дѣйствуютъ подъ вліяніемъ нервной системы, доказали геніальные опыты Павлова. Онъ устраивалъ собакѣ фистулу пищевода и пришивалъ конецъ перерѣзаннаго пищевода къ отверстію въ кожѣ, такъ что принимаемая собакою пища попадала не въ желудокъ, а вываливалась черезъ фистулу наружу; тѣмъ не менѣе, все таки наблюдалось усиленное отдѣленіе желудочнаго сока, которое могло здѣсь происходить только подъ вліяніемъ нервной системы. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ гормоны и нервная система дѣйствуютъ вмѣстѣ: напримѣръ, избытокъ углекислоты въ крови, приходящей изъ легкихъ, возбуждаетъ нервный центръ, регулирующій дыханіе, а изъ него по нервамъ идетъ возбужденіе къ дыхательнымъ мускуламъ, и работа ихъ усиливается.

Дѣятельность нервной системы не ограничивается только указанными актами временнаго характера, но, какъ и дѣятельность гормоновъ, часто бываетъ постоянною. Выше, напримѣръ, говорилось (стр. 559 и сл.) о постоянномъ нервномъ возбужденіи, исходящемъ изъ лабиринта,—возбужденіи, отъ котораго зависитъ извѣстное среднее напряженіе мускулатуры скелета, какъ отъ гормоновъ—тонусъ мышцъ сосудовъ. Разрушеніе или вырѣзаніе лабиринта ведетъ къ пониженію мышечной силы; то же касается статоцистъ нѣкоторыхъ безпозвоночныхъ,—особенно головоногихъ. Съ другой стороны неразрывная связь центральной нервной системы съ органами имѣетъ важное значеніе для правильнаго хода въ нихъ обмѣна веществъ и вообще для ихъ сохраненія и роста. Перерѣзка двигательнаго нерва ведетъ къ атрофіи иннервируемой имъ мышцы, перерѣзка секреторнаго нерва подчелюстной железы вызываетъ перерожденіе этой железы; при перерѣзкѣ второй пары шейныхъ нервовъ у кроликовъ и кошекъ наблюдалось выпаденіе волосъ на ушахъ. Слѣ-

довательно, отъ центральной нервной системы исходятъ трофическія раздраженія, имѣющія значеніе для правильнаго питанія иннервируемыхъ органовъ. Это, однако, не значитъ, что существуютъ особые трофическіе нервы, на обязанности которыхъ лежитъ охрана и регулированіе питанія и обмѣна веществъ въ органахъ. Раньше именно такъ и думали,— но научныя изслѣдованія не подтвердили такого мнѣнія. Напримѣръ, причина того, что послѣ перерѣзки у кролика пятой пары нервовъ (тройничнаго нерва), спустя 6—8 дней, воспаляются глаза, роговица отмираетъ и, въ концѣ концовъ, все глазное яблоко помираетъ,—лежитъ въ томъ, что глаза лишаются своей защиты: прекращается отдѣленіе слезъ и миганіе, служащее для правильнаго распредѣленія слезъ по поверхности глаза; глазъ теряетъ свою чувствительность и поэтому легко подвергается всякаго рода пораненіямъ; связанное съ операціей угнетеніе сосудо-расширяющихъ нервовъ ведетъ къ недостаточному снабженію кровью глазного яблока. Все это вмѣстѣ и ведетъ къ вышеуказаннымъ послѣдствіямъ. Если глазъ обмывать, то онъ сохраняется гораздо дольше. Трофическое дѣйствіе мы должны разсматривать лишь какъ побочное дѣйствіе, сопровождающе другого рода раздраженія; въ такомъ случаѣ каждый нервъ, идущій къ какому нибудь органу, является въ то же время и трофическимъ нервомъ, такъ какъ раздраженіе его составляетъ условіе для жизни ткани, которая безъ раздраженія нерва погибаетъ. Это раздраженіе побуждаетъ органы къ дѣятельности, а работа ихъ дѣйствуетъ на обмѣнъ веществъ,—можетъ быть, опять таки черезъ посредство гормоновъ. Такъ, привитая одному зародышу жерлянки лишняя конечность сначала разрасталась, но затѣмъ вполнѣ атрофировалась, такъ какъ у нея не было иннерваціи, а вмѣстѣ съ тѣмъ и правильной дѣятельности.

Повидимому, нервная система оказываетъ извѣстное, хотя и небольшое, вліяніе также на образованіе формы. У зародышей регенерація отрѣзанныхъ частей происходитъ независимо отъ центральной нервной системы и при поврежденіи ея не нарушается. Но у взрослыхъ животныхъ получаются другія данныя. Гербстъ показалъ, что отрѣзанный стебельчатый глазъ рака регенерируетъ только тогда, когда не повреждена центральная нервная система, а нормальный ходъ регенераціи хвоста у тритона (Molge) наблюдается только при неповрежденномъ или уже регенерировавшемъ спинномъ мозгѣ.

Такъ, при помощи обоихъ родовъ раздраженія, — химическаго и нервнаго устанавливается въ тѣлѣ связь между его частями; во многихъ случаяхъ они дѣйствуютъ отдѣльно другъ отъ друга, часто же соединяются для совмѣстнаго дѣйствія.

3. Приспособленіе частей тѣла другъ къ другу.

Гармонія между частями организма необходима для правильнаго хода жизненныхъ процессовъ. Это не является само собою понятнымъ, но нуждается въ объясненіи. У зародышей часто существуютъ между органами совершенно другія отношенія въ величинѣ, чѣмъ у развитого животнаго. Напримѣръ, у позвоночныхъ есть стадіи, когда головной мозгъ составляетъ половину всей нервной системы; голова очень значительно перевѣшиваетъ туловище; печень зародыша гораздо больше печени развитого животнаго; до наступленія половой зрѣлости зобная железа сильно развита, а послѣ того быстро уменьшается въ объемѣ. Такъ измѣняются отношенія между частями во время индивидуальной жизни, а вмѣстѣ съ тѣмъ измѣняются и ихъ отправленія. Одни функціи, соотвѣтственно условіямъ жизни, выступаютъ на первый планъ, другія—оттѣсняются назадъ. Подвижность личинки какого нибудь паразита,—напримѣръ, личинки Sacculina (стр. 63), утрачивается, и вмѣсто того пріобрѣтаютъ главное значеніе процессы питанія и созрѣванія половыхъ клѣтокъ. Но каждый органъ самъ по себѣ обладаетъ способностью расти, и ростъ его не остается безъ вліянія на другіе органы. У лосося, напримѣръ, подъ такимъ вліяніемъ развивающихся половыхъ органовъ исчезаетъ большая часть массивныхъ боковыхъ мышцъ туловища (см. стр. 314). Короче говоря,—отношеніе между массою и формою частей не представляетъ чего либо постояннаго, но вѣчно колеблется и требуетъ внутренней регулировки.

Между частями тѣла происходитъ конкуренція. Онѣ должны помѣщаться рядомъ въ опредѣленномъ пространствѣ и должны дѣлить между собою пищу. Если одинъ изъ органовъ разрастается сильнѣе, то онъ сдвигаетъ въ сторону остальные; если одинъ изъ нихъ беретъ изъ крови больше пищи, то онъ отнимаетъ ее отъ другихъ органовъ, черпающихъ изъ того же источника. Эта борьба между органами можетъ приводить къ гибели весь организмъ: если важный для жизни животнаго органъ оказывается слишкомъ слабымъ и не выдерживаетъ борьбы, тогда погибаетъ все тѣло. Если болѣзненная опухоль,—напримѣръ, абсцессъ, — давитъ на одинъ изъ отдѣловъ мозговой коры, то этотъ отдѣлъ становится неспособнымъ функціонировать, что приводитъ къ тяжелымъ разстройствамъ во всемъ тѣлѣ. Обыкновенно, однако, конкуренція между органами — мирная и ведетъ къ пластическимъ измѣненіямъ ихъ.

Борьба между органами изъ-за мѣста вызываетъ приспособленіе ихъ къ общей формѣ тѣла. Въ обширной, широкой полости тѣла черепахи легкія, желудокъ, почки, половыя железы принимаютъ широкую, массивную форму, въ тѣлѣ же змѣи эти органы сжаты и сдавлены: одно изъ легкихъ въ борьбѣ изъ-за мѣста совершенно исчезло (то же мы видимъ и у змѣеобразно-вытянутыхъ Gymnophionia), печень и желудокъ стали узкими, а почки и гонады располагаются не симметрично другъ подлѣ друга, какъ раньше, а сдвинуты и лежатъ однѣ сзади другихъ. Постояннымъ одностороннимъ давленіемъ мышцъ надо объяснять треугольную въ поперечномъ сѣченіи форму кости голени человѣка, вмѣсто круглой или эллептической, что лучше согласовалось бы съ требованіями механики. На сердцѣ птицъ и млекопитающихъ мы наблюдаемъ конкуренцію между обоими желудочками сердца. Сильнѣе работающій лѣвый желудочекъ одерживаетъ верхъ и опредѣляетъ собою форму всего сердца. Этотъ желудочекъ имѣетъ круглое поперечное сѣченіе; вокругъ него располагаются мышечныя волокна такимъ образомъ, чтобы оказывать на его содержимое наибольшее давленіе, т. е. равномѣрно—вокругъ его полости. Правый желудочекъ болѣе слабъ и прилегаетъ къ нему, какъ какой либо придатокъ, имѣющій въ поперечномъ разрѣзѣ полулунную форму (ср. рис. 286 на стр. 389). Лѣвое легкое человѣка остается меньше праваго, такъ какъ ему приходится конкурировать съ лежащимъ съ лѣвой стороны грудной полости сердцемъ. Форма печени, нисколько не зависящая отъ ея функціи, зависитъ вполнѣ отъ сосѣднихъ органовъ, и, напримѣръ, у рыбъ она представляетъ настоящій слѣпокъ промежутка между кишечными петлями, который она занимаетъ. Наконецъ, такія части, которыя, какъ скопленіе жира, появляются лишь у сформировавшагося организма вполнѣ приноравливаются къ оставленному для нихъ мѣсту.

Борьбу изъ-за пищи между частями организма также можно прослѣдить во многихъ случаяхъ съ большою отчетливостью. Корова, напримѣръ, дающая много молока, не бываетъ жирною. Разводящіе рыбъ указываютъ, что кожистые карпы, не имѣющіе чешуи, растутъ быстрѣе чешуйчатыхъ, у которыхъ часть пищи идетъ на образованіе чешуи. При недостаткѣ обмѣна веществъ всего менѣе теряютъ въ вѣсѣ болѣе дѣятельные органы, какъ сердце или мозгъ, потребляющіе, такимъ образомъ, больше вещества; они отнимаютъ эти питательныя вещества отъ другихъ органовъ, масса которыхъ при этомъ отчасти уменьшается. Во время беременности очень часто наблюдается у женщинъ обѣдненіе костей известью вслѣдствіе потребленія известковыхъ солей развивающимся плодомъ; это явленіе послѣ родовъ по большей части исчезаетъ; подобное размягченіе костей при продолжительномъ кормленіи грудью, когда млечныя железы берутъ изъ крови всю известь, можетъ принять у женщинъ характеръ болѣе тяжелаго заболѣванія.

Какъ, однако, происходитъ регулированіе этой конкуренціи? Что рѣшаетъ побѣду во время нея и, въ частности, почему органы достигаютъ именно того объема, какой нуженъ для тѣла? Не можетъ быть самоопредѣляющаго отношенія въ величинѣ, передающагося по наслѣдству изъ поколѣнія въ поколѣніе, не можетъ существовать предопредѣленной гармоніи, ибо съ повышеніемъ потребности увеличиваются въ извѣстныхъ предѣлахъ и соотвѣтственные органы. Когда вырѣзается заболѣвшая почка, то оставшаяся почка беретъ на себя ея работу и вслѣдствіе этого значительно увеличивается въ объемѣ.

Упражненіемъ развиваются мышцы. Увеличеніе количества жидкости въ крови, напримѣръ, у пьяницъ—вызываетъ расширеніе и увеличеніе сердца. И не только активная работа органа ведетъ къ такому приспособленію къ функціи, но также пассивныя отправленія, какъ сопротивленіе натяженію или силѣ давленія, опредѣляютъ собою извѣстное расположеніе частей. Вслѣдствіе, напримѣръ, механическаго давленія на ладоняхъ рукъ образуются мозоли, защищающія лежащій подъ ними эпидермисъ. Въ соединительно-тканныхъ пленкахъ, на которыя дѣйствуетъ значительная тяга, какъ въ фасціяхъ мышцъ, волокна располагаются по направленію тяги. Кости высшихъ позвоночныхъ такъ построены, что при наименьшей массѣ выполняютъ наибольшую работу: длинныя кости, напримѣръ, заключаютъ внутри себя полость и имѣютъ компактныя стѣнки, и на ихъ концахъ давленіе и натяженіе, испытываемое поверхностями суставовъ и мѣстами прикрѣпленія мышцъ, переносятся черезъ посредство сѣти тонкихъ костяныхъ перекладинъ, расположенныхъ согласно законамъ механики, на компактныя стѣнки. При измѣненіи отношеній,—напримѣръ, при косомъ сростаніи кости послѣ перелома,—образуется, спустя нѣкоторое время, другое расположеніе костныхъ перекладинъ, соотвѣтствующее новымъ требованіямъ. Если, наоборотъ, органъ не употребляется, то онъ не выдерживаетъ конкуренціи съ другими и теряетъ въ массѣ: такъ, ослабѣваютъ мышцы руки, если она долгое время, благодаря перелому кости, остается безъ употребленія, утолщенія рогового слоя кожи на ней исчезаютъ, благодаря отсутствію грубой работы, и вся кожа ея становится тоньше.

Саморегулированіе величины и формы органовъ, поддерживающее гармонію между ними и тѣломъ, называется функціональнымъ приспособленіемъ. Увеличеніе органовъ отъ работы объясняли прежде тѣмъ, что работа органовъ, или, иначе говоря, раздраженіе со стороны выдѣляющихся во время нея продуктовъ обмѣна веществъ, вызываетъ усиленный притокъ крови къ работающему органу и, такимъ образомъ, усиленное питаніе его. Однако, если органъ и получаетъ возможность тогда питаться интенсивнѣе, то все же, надо думать, само усиленное поглощеніе пищи зависитъ отъ дѣятельности клѣтокъ, а не отъ присутствія питательныхъ веществъ въ томъ или въ другомъ количествѣ:—иначе ткани, находящіяся ближе къ кишечнику, должны были бы всегда лучше питаться и быстрѣе разрастаться. Правильнѣе думать, что функціональное раздраженіе, побуждающее органъ къ дѣятельности, служитъ въ то же время для него и трофическимъ раздраженіемъ, и поэтому органъ тѣмъ болѣе поглощаетъ пищи, чѣмъ интенсивнѣе работаетъ; при этомъ возможны такіе случаи, когда вновь ассимилируемое вещество не только вполнѣ замѣщаетъ вещество, издержанное при работѣ, но и превосходитъ его по своему количеству, и слѣдовательно, происходитъ ростъ функціонирующаго органа.

Это совпаденіе функціональнаго и трофическаго раздраженія необыкновенно выгодно для приспособленія организмовъ къ условіямъ ихъ жизни. Мы должны найти ему объясненіе, если мы не желаемъ просто телеологически считать его свойствомъ, присущимъ протоплазмѣ, какъ таковой. Такое объясненіе дается В. Ру, мнѣніе котораго мы здѣсь изложимъ. Особенности, охраняющія протоплазму, онъ старается свести на борьбу или конкуренцію между частями организма.

Конкуренція изъ за мѣста и пищи происходитъ не только между органами, тканями и клѣтками тѣла, но и между мельчайшими живыми частицами, жизненными единицами клѣтки, и эта конкуренція между одинаковыми частицами протекаетъ интенсивнѣе, чѣмъ между неодинаковыми элементами, такъ какъ первыя обладаютъ сходными потребностями. Мельчайшія частицы клѣтки, при всемъ своемъ сходствѣ, не вполнѣ единтичны: между ними, надо думать, существуютъ небольшія отличія, рѣшающія исходъ конкуренціи. Если какое-нибудь вещество ассимилируетъ всегда съ одинаковой интенсивностью, не усиливая своей ассимиляціи при возрастаніи разрушенія вещества и не покрывая тогда своихъ тратъ, то во время усиленной дѣятельности клѣтки оно будетъ находиться въ худшихъ условіяхъ, чѣмъ вещество, интенсивность ассимиляціи котораго соразмѣряется съ тратою: послѣднее вещество при усиленной работѣ клѣтки не будетъ уменьшаться,

первое—будетъ уничтожаться. Если же какое-нибудь третье вещество при самой интенсивной дѣятельности будетъ не только покрывать свой расходъ путемъ ассимиляціи, но будетъ ассимилировать больше, чѣмъ терять, то оно будетъ во время работы разрастаться и этимъ брать верхъ надъ первыми двумя. Если, теперь, въ одной и той же клѣткѣ находятся рядомъ вещества съ такими свойствами, то во время усиленной работы вещество, увеличивающееся, благодаря работѣ, будетъ побѣждать остальныя, вытѣснять ихъ и занимать ихъ мѣсто. Различіе вначалѣ можетъ быть незначительнымъ; но этотъ подборъ внутри протоплазмы въ концѣ концовъ долженъ привести къ тому, что функціональное раздраженіе протоплазмы станетъ въ то же время трофическимъ. Основаніемъ для такого подбора служатъ качественныя несходства между частицами, имѣющими сходныя функціи; изъ качественнаго отличія возникаетъ сама собою эта борьба вслѣдствіе обмѣна веществъ. Такова—теорія Ру борьбы частей въ организмѣ. Она показываетъ намъ возможный путь, какимъ механически возникли «цѣлесообразныя» свойства протоплазмы.

Функціональное приспособленіе объясняетъ намъ гармонію между органами. Въ этомъ смыслѣ можно сказать, что потребность создаетъ органы. Вопросъ о томъ, что измѣняется раньше, форма или функція,—является празднымъ. Форма и функція представляютъ лишь двѣ оборотныхъ стороны одного органа или одного организма, — двѣ стороны, изъ которыхъ, смотря по способу разсмотрѣнія, выступаетъ впередъ то одна, то другая. Онѣ нераздѣльны; эту связь мы проводили въ своемъ изложеніи, и на нее указываетъ Лейкартъ въ своихъ, уже ранѣе приводившихся нами, словахъ: «Жизненныя отправленія и строеніе относятся другъ къ другу, какъ двѣ части одного равенства. Нельзя измѣнить ни одного даже самаго малѣйшаго фактора въ одной изъ частей безъ нарушенія равенства».

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

(ВЪ АЛФАВ. ПОРЯДКѢ).

*—впереди цифры означаетъ рисунокъ.

*

*

Происхожденіе и развитіе человѣка.

Путь развитія отъ простѣйшаго животнаго до человѣка.

Сочиненіе д-ра **Конрада Гюнтера** въ Фрейбургѣ.

Переводъ съ нѣмецкаго подъ ред. д-ра зоологіи,
проф. **Н. А. Холодковскаго**.

2 тома текста (большой 8°) съ атласомъ, состоящимъ изъ 90 таблицъ, рисунковъ in folio, однокрасочныхъ и цвѣтныхъ.

Цѣна за 2 тома и атласъ 20 руб., въ переплетѣ 24 руб. 50 коп.

За послѣдніе годы болѣе, чѣмъ когда-либо замѣчается въ широкихъ кругахъ образованныхъ людей возрастаніе интереса къ исторіи происхожденія и развитія человѣка. Но чѣмъ болѣе пріобрѣтаетъ признаніе теорія эволюціи, тѣмъ чаще и чаще раздаются противоположныя мнѣнія о томъ, какъ и зачѣмъ началось развитіе, откуда и куда оно идетъ. При такихъ обстоятельствахъ человѣкъ, не вооруженный всѣмъ аппаратомъ спеціальнаго образованія, почти не въ состояніи составить собственное мнѣніе объ этихъ вопросахъ, столь тѣсно связанныхъ со всѣмъ міросозерцаніемъ.

Трудъ Конрада Гюнтера имѣетъ своею задачею дать въ общемъ изложеніи, стоящемъ на высотѣ современнаго знанія, полную и объективную картину нашихъ теперешнихъ свѣдѣній о происхожденіи и развитіи человѣка, чуждаясь всякой односторонности, при помощи прекраснаго и надежнаго подбора рисунковъ.

Въ этой книгѣ не предлагаются читателю и не навязываются ему мнѣнія тѣхъ или другихъ ученыхъ, какъ это часто бываетъ; напротивъ, въ ней въ дѣловито спокойной, общедоступной и связной формѣ дается дѣйствительный обзоръ того матеріала, который составляетъ основу ученія о происхожденіи человѣка, а также и различныхъ теорій, созданныхъ на основаніи этого матеріала.

При всемъ стремленіи къ популярному изложенію въ этой книгѣ научное содержаніе нигдѣ не пострадало; повсюду строго разграничены гипотезы и факты, законы и принципы, такъ что всякій образованный человѣкъ, даже не обладающій спеціальными познаніями, можетъ самъ составить себѣ извѣстное мнѣніе о томъ, представляются ли удовлетворительными или нѣтъ выводы и теоріи, построенные на сообщаемомъ матеріалѣ. Читатель какъ бы вводится въ кабинетъ ученаго; онъ узнаетъ при этомъ, что интересующіе его вопросы часто не могутъ быть разрѣшены категорично и что во многихъ случаяхъ, то или другое рѣшеніе доказывается лишь съ большею или меньшею степенью вѣроятности.

Настоящій трудъ предлагается именно тѣмъ, кто жадно стремится къ знаніямъ и кто желалъ бы самолично видѣть весь матеріалъ, оправдывающій теорію эволюціи, и удостовѣриться въ его надежности.

Изданіе это продается во всѣхъ лучшихъ книжныхъ магазинахъ столичныхъ и провинцгородовъ; лица же, не имѣющія сношеній съ ближайшими книжными магазинами, благоволятъ направлять свои требованія непосредственно въ книгоиздательство **А. Ф. Девріенъ:** *С.-Петербургъ, Вас. Остр., Румянцевская пл., собств. д. 1—3; Москва, Калашный переулокъ, домъ Чистяковой.*

РОССІЯ.

ПОЛНОЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНІЕ НАШЕГО ОТЕЧЕСТВА.

НАСТОЛЬНАЯ И ДОРОЖНАЯ КНИГА.

Подъ общимъ руковод. **П. П. Семенова Тянъ-Шанскаго,** вице-президент. Имп. Русскаго Геогр. Общ. и акад. **В. И. Ламанскаго,** б. предс. отдѣл. этногр. Имп. Русскаго Геогр. Общества. Подъ редакціею **В. П. Семенова Тянъ-Шанскаго.**

Вышли изъ печати слѣдующіе томы:

Томъ II-й.

Средне-русская черноземная область. (Описаніе губерній: Тульской, Рязанской, Тамбовской, Пензенской, Орловской, Курской и Воронежской). Цѣна 3 руб. 25 коп., въ папкѣ 3 руб. 50 коп., въ перепл. 3 руб. 75 коп.

Томъ III-й

Озерная область. (Описаніе губерній: С.-Петербургской, Псковской, Новгородской и Олонецкой). Цѣна 1 руб. 90 коп., въ папкѣ 2 руб. 15 коп., въ перепл. 2 руб. 40 коп.

Томъ VI-й.

Среднее и нижнее Поволжье и Заволжье. (Описаніе губерній: Казанской, Симбирской, Самарской, Саратовской и Астраханской). Цѣна 2 руб. 50 коп., въ папкѣ 2 руб. 75 коп., въ перепл. 3 руб.

Томъ VII-й.

Малороссія. (Описаніе губерній: Харьковской, Черниговской и Полтавской). Цѣна 2 руб. 50 коп., въ папкѣ 2 руб. 75 коп., въ перепл. 3 руб.

Томъ IX-й.

Верхнее Поднѣпровье и Бѣлоруссія. (Описаніе губерній: Витебской, Минской, Могилевской и Смоленской). Цѣна 3 руб. 75 коп., въ папкѣ 4 руб., въ перепл. 4 руб. 25 коп.

Томъ XIV-й.

Новороссія и Крымъ. (Описаніе губерній: Бессарабской, Херсонской, Екатеринославской, Таврической, Ставропольской и Области Войска Донского). Цѣна 6 руб., въ папкѣ 6 руб. 25 коп., въ перепл. 6 руб. 50 коп.

Томъ XVI-й.

Западная Сибирь. (Описаніе губерній: Тобольской и Томской). Цѣна 3 руб. 75 коп., въ папкѣ 4 руб., въ перепл. 4 руб. 25 коп.

Томъ XVIII-й.

Киргизскій край. (Описаніе губерній: Уральской, Тургайской, Акмолинской и Семипалатинской) Цѣна 2 руб. 50 коп., въ папкѣ 2 руб. 75 коп., въ перепл 3 р.

Томъ XIX-й.

Туркестанскій край. (Описаніе областей: Семирѣченской, Сыръ-Дарьинской, Аму-Дарьинскаго отдѣла, Самаркандской и Ферганской обл. съ Памиромъ, Закаспійской обл., Хивы и Бухары, находящихся въ сферѣ русскаго вліянія). Цѣна 5 руб., 50 коп., въ папкѣ 5 руб., 75 коп., въ переплетѣ 6 руб.

Томъ V-й.

Пріуралье. Заканчивается печатаніемъ и выйдетъ лѣтомъ 1913 г. Остальные томы подготавливаются къ печати.

Томы „Россіи" продаются во всѣхъ лучшихъ книжныхъ магазинахъ столичныхъ и провинціальныхъ городовъ; лица же, не имѣющія сношеній съ ближайшими книжными магазинами, благоволятъ направлять свои требованія непосредственно въ книгоиздательство **А. Ф. Девріенъ:** *С.-Петербургъ, Вас. Остр., Румянцевская пл., собств. д. 1—3; Москва, Калашный переулокъ, домъ Чистяковой.*