

Ученныя Записки ИМПЕРАТОРСКАГО Московскаго Университета.

Отдѣлъ Естественнаго-Историческаго.

Выпускъ XXVIII.

СЕРМЕНТАЛЬНОЕ ПОЛОЖЕНІЕ ГРАНИЦЫ ЧЕРЕПА

у

SAUROPSIDA.

ОПЫТЪ АНАЛИЗА СРАВНИТЕЛЬНОГО МЕТОДА

въ

МОРФОЛОГИИ.

Ю. Д. Бѣлоголоваго.

Съ 2 табл. рисунок.



МОСКВА.

Типографія Императорскаго Московскаго Университета.

1911.

СКИ

О УНИВЕРСИТЕТА.

верситета, книгопродавецъ
анга, на Кузнецкомъ мосту.
правление Московскаго Универ-

ПРОДАЮТСЯ

Историческаго отдѣла:

улахъ и половомъ процессѣ у
—*Tetrastes griseiventris* n. sp.

тологическая географія Евро-
проектіе скелета, туловища и
(ilis). К. П. Перепелкина.

А. Борзенкова по срав-
ндировкѣ М. Мензбира.—
доса, щетины, иглы у млеко-
а.—О внутреннемъ строеніи и
у крахмального зерна. В.

и антерозиды развѣтвляющихся
плауновъ. Кандидата В. И. Бѣльева.—Очеркъ зеленыхъ водорослей
Московской губерніи. А. Артари.—О прорастаніи зиготы у *Eudorina*
elegans, Ehrb. Кандидата П. Отрокова.—Сравнительная остеология
пингвиновъ въ приложеніи къ основнымъ подраздѣленіямъ класса птицъ.
М. Мензбира. Ц. 1 р.

Выпускъ 6-й. Сборникъ свѣдѣній о флорѣ средней Россіи. Составилъ
В. Я. Цингеръ. Ц. 2 р.

Выпускъ 7-й. (Съ 3 табл.). Отчетъ приватъ-доцента Павлова.—Къ
вопросу о геотризмѣ. В. Сапожникова.—О круговомъ вращеніи
корня. С. Данилевскаго.—Орнитологическая географія Европ. Рос-
сіи. Часть вторая, первая половина. М. Мензбира. Ц. 1 р. 50 к.

Выпускъ 9-й. (Съ 4 табл.). О подморфизмѣ, какъ общемъ свойствѣ
матеріи. В. И. Вернадскаго.—Матеріалы къ изученію группы ужов-
никовыхъ папоротниковъ. С. Ростовцева. Ц. 1 р. 80 к.

Выпускъ 10-й. (Съ 6 табл.). Нитрующее дѣйствіе азотной кислоты на
углеводороды предѣльнаго характера. М. И. Коновалова.—Образо-
ваніе зародышевыхъ листковъ и происхожденіе хорды и мезодермы
у позвоночныхъ. В. Н. Львова. Ц. 1 р. 10 к.

Выпускъ 11-й. (Съ 5 табл.). Микроскопическое строеніе электрическаго
органа у *Torpedo*. Н. А. Иванцова.—О мезозойныхъ отложенияхъ
Рязанской губ. Пр. А. П. Павлова.—Развитіе затылочной области
низшихъ позвоночныхъ въ связи съ вопросомъ о метамеріи головы.
А. Сѣверцова. Ц. 1 р. 10 к.

(См. на обор.)

СЕТМЕНТАЛЬНОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ГРАНИЦЫ ЧЕРЕПА

у

SAUROPSIDA.

ОПЫТЪ АНАЛИЗА СРАВНИТЕЛЬНОГО МЕТОДА

ВЪ

МОРФОЛОГИИ.

Ю. А. Бѣлоголоваго.

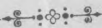
Съ 2 табл. рисунк.

«Erst, wenn die Kenntniss der Formen sich zur Erkenntniss, wenn die Betrachtung der Gestalten sich zur Erklärung erheben wird, erst wenn aus dem wintebunten Chaos der Gestalten sich die Gesetze ihrer Bildung entwickeln werden, erst dann wird die niedere Kunst der Morphographie sich in die erhobene Wissenschaft der Morphologie verwandeln können.»

Ernst Häkkel, «Prinzipien der Generelle Morphologie».

«La science ne consiste pas en faits, mais dans les consequences, que l'on en tire.»

Claude Bernard.



МОСКВА.

Типографія Императорскаго Московскаго Унивверситета.

1911.

ОГЛАВЛЕНІЕ.

	Стр.
Вступленіе.....	
Часть I. Отдѣлъ фактической. Изслѣдованіе сегментальнаго положенія границы черепа у Amniota.....	8—116
Глава I. Краткая исторія вопроса, матеріаль и методика....	8
Глава II. Тройничная область, какъ база для отсчета сегментовъ затылочной области.....	26
Глава III. Сегменты слуховой области, какъ промежуточная цѣпь между тройничной и затылочной областью....	58
Глава IV. Затылочные сегменты у Sauropsida и ихъ гомологія.	86
Глава V. Заключение первой части: гетерометамерность развитія затылочнаго сочлененія, какъ общее явленіе съ гетерометамерностью другихъ специализированныхъ признаковъ позвоночника.....	108
Часть II. Отдѣлъ теоретической.....	117
Глава VI. Мутація, какъ факторъ передвиженія признаковъ вдоль метамерныхъ рядовъ.....	117—230
Глава VII. Эквипотентность гомодинамныхъ рядовъ въ онтогенезѣ.....	128
Глава VIII. Эквипотентность гомодинамныхъ рядовъ въ филогенезѣ.....	145
Глава IX. Дѣятельность, какъ проявленіе окружающей среды въ филогенезѣ.....	167
Глава X. Дѣятельность, какъ проявленіе окружающей среды въ онтогенезѣ.....	197
Глава XI. Поли- и монофилизмъ животнаго царства и заключеніе.....	216
Положенія.....	231

Вступленіе.

Со времени признанія эволюціонной доктрины сравнительная морфологія находится всецѣло подъ вліяніемъ филогенетическаго направленія. Узко систематическія задачи, стоявшія передъ анатомомъ до-дарвиновскаго періода, уступаютъ мѣсто стремленію возстановить послѣдовательность развитія животнаго міра во всѣхъ его мельчайшихъ развѣтвленіяхъ. Изслѣдованія родословной организмовъ, ихъ филогеніи по выраженію Геккеля, отстраняетъ въ это время отъ вниманія морфологовъ другіе вопросы, опирающіеся на эту дисциплину. Задачи освѣщенія законовъ генезиса организмовъ, намѣченныя Дарвиномъ, затрагиваются лишь вскользь отдѣльными изслѣдователями и лишь рѣдкія работы, какъ Эрнста Мейнерта (Ernst Mehnert), посвящаются ихъ разрѣшенію.

Соблазнительная простота и кажущаяся плодотворность филогенетической задачи заставляютъ морфологовъ разсматривать результаты своихъ изслѣдованій съвозъ грани этой красивой и удобной призмы, отшлифованной уже въ окончательномъ видѣ такими мастерами, какъ Геккель, Гегенбауръ, Фрицъ Мюллеръ, Фюрбрингеръ и т. д. и т. д.

Но, такъ какъ при изслѣдованіяхъ родословной организмовъ, при всемъ громадномъ на первый взглядъ количествѣ разнообразныхъ формъ, мы встрѣчаемся лишь съ сравнительно немногочисленными группами морфологическихъ особенностей, то естественно, что изслѣдователи, установивъ основные факты строенія этихъ группъ и связавъ ихъ другъ съ другомъ наиболѣе наглядными цѣпями переходовъ, достигли наконецъ пункта, когда дальнѣйшее изслѣдованіе приводило уже, либо къ повторенію извѣстныхъ схемъ, либо къ построенію на основаніи тѣхъ же фактовъ новыхъ спекулятивныхъ филогенетическихъ комбинацій.

Благодаря этому въ настоящее время мы видимъ, что въ результатѣ громаднаго перепроизводства, подчасъ, мертворожденных фи-

логенетическихъ теорій, значеніе этихъ послѣднихъ оказалось противоположнымъ стремленію ихъ авторовъ и привело сравнительную морфологию не къ дальнѣйшему укрѣпленію филогенетическаго метода, а, наоборотъ, къ наглядному, осязательному доказательству его неполноты и произвольности. Сознаніе недостатковъ филогенетическаго направленія и выливается съ конца прошлаго столѣтія въ разрастающемся постепенно экспериментальномъ направленіи.

Я уже имѣлъ ранѣе случай высказать взглядъ, что экспериментальная морфологія является такимъ же одностороннимъ идейнымъ увлеченіемъ, какимъ явилось въ свое время филогенетическое направленіе. Какъ въ разгаръ филогенетическаго направленія морфологи бросились въ изслѣдованіе родословной организмовъ, не разобравшись какъ слѣдуетъ въ тѣхъ основаніяхъ, которыми они пользовались для своихъ выводовъ, и принимая явленія, указывающія на неправильность метода, за исключенія, такъ и въ настоящее время въ увлеченіи экспериментальными методами морфологи склонны забыть, что результаты послѣднихъ, лишь указываютъ на вліяніе присутствія или отсутствія того или иного внѣшняго фактора на данный опредѣленный организмъ. Ихъ опыты иллюстрируютъ не причины существованія у организмовъ тѣхъ или иныхъ признаковъ, вслѣдствіе воздѣйствія опредѣленныхъ факторовъ, такъ какъ въ естественныхъ условіяхъ организмы безъ рѣзко выраженныхъ перемѣнъ приспособляются къ самымъ разнообразнымъ измѣненіямъ во внѣшнихъ факторахъ, а лишь вліяніе присутствія или отсутствія этихъ послѣднихъ на данный организмъ, приспособившійся къ опредѣленнымъ условіямъ равновѣсія внѣшнихъ силъ. Физиологическія задачи, скрывающіяся въ функціональномъ приспособленіи органовъ, разбивали вытекающими изъ послѣдняго оговорками филогенетическій методъ и тѣ же физиологическія задачи, скрывающіяся въ приспособленіи организма къ опредѣленнымъ условіямъ равновѣсія внѣшней среды, заставляя реагировать организмъ на рѣзкія измѣненія въ ихъ равновѣсіи при опытахъ, вносятъ ту же неопредѣленность въ задачи экспериментальной морфологіи. Въ этихъ двухъ случаяхъ морфологъ забываетъ, что эволюціонная доктрина сгладила границу между физиологіей и морфологіей основаніемъ положенія объ функціональномъ приспособленіи признаковъ. Каждый признакъ является уже съ этой точки зрѣнія выраженіемъ функціональнаго согласованія организма съ внѣшней средой.

Въ самомъ дѣлѣ сравнительный морфологъ послѣ-дарвиновскаго періода изслѣдуетъ генезисъ органовъ, иначе говоря стремится установить всѣ переходы строенія какого-либо органа въ предѣлахъ общаго структурнаго основанія. Установивъ данный органъ, какъ нѣкоторую морфологическую единицу, изслѣдователь располагаетъ всѣ измѣненія въ его строеніи въ послѣдовательныя линіи, возстановляющія по его мнѣнію его генезисъ. Но вѣдь всѣ измѣненія въ строеніи этой единицы являются выраженіемъ измѣненій въ ея дѣятельности, выраженнымъ въ формѣ морфологическихъ строеній, и слѣдовательно переходы ея якобы генезиса выразить намъ переходы въ ея дѣятельности. Иначе говоря вмѣсто генетической послѣдовательности измѣненій органа эти переходы дадутъ намъ послѣдовательность измѣненій механической дѣятельности.

Оставаясь только въ предѣлахъ простаго описанія формы морфологическихъ элементовъ, морфологъ остается въ предѣлахъ чистой морфологіи, какъ науки изслѣдующей «die Gestalt» по выраженію Александра Гёте; но, какъ только простое описаніе замѣняется сравненіемъ морфологическихъ элементовъ, тѣмъ болѣе въ цѣляхъ установленія происхожденія этихъ органовъ, морфологъ вступаетъ въ область физиологіи съ руководящимъ послѣдней принципомъ изслѣдованія «die Gesetz» по выраженію того же автора. Первый законъ, который намъ приходится опредѣлить при помощи сравненія, законъ зависимости измѣненій формы органовъ отъ ихъ дѣятельности, иначе говоря, законъ, позволяющій намъ разбирать іероглифы морфологическаго строенія и переводить ихъ на понятія дѣятельности органа, является уже собственно чисто физиологическимъ. Филогенетическая школа совершенно откинула въ сторону изслѣдованіе законовъ соотношеній между органами и ихъ дѣятельностью, принявъ лишь принципъ зависимости признаковъ отъ ихъ дѣятельности, какъ нѣкоторое условіе, облегчающее въ нужныхъ случаяхъ разъясненіе фактовъ, не укладывающихся въ общія рамки. Между тѣмъ изъ этого закона вытекаетъ для сравнительной морфологіи возможность анализа строенія организмовъ и изученія законовъ эволюціонной измѣнчивости послѣднихъ. Какъ всякая описательная наука, накопляя фактической матеріалъ, приводитъ къ закономерному развитію связанныхъ съ нею экспериментальныхъ наукъ, питающихся этимъ матеріаломъ, какъ исходной базой для точной постановки своихъ вопросовъ, такъ и сравнительная морфологія, разсматривая

через эту призму сравниваемые объекты, должна явиться базой для закономерного развития экспериментальной морфологии, иначе говоря, для точного установления законов образования морфологических признаковъ.

Новыя задачи сравнительной морфологии суждено было вскрыть нейрологамъ. Съ одной стороны въ Америкѣ съ конца прошлаго столѣтія постепенно развивается школа функціональной морфологии нервной системы. Идея функціональной классификаціи органовъ нервной системы, появившись сперва въ работахъ J. Herrick'a, главнымъ образомъ въ *The cranial and first spinal Nerves of Menidia* (*Arch. of Neurol. and Psychopat.* v. II), постепенно развивается въ работахъ Kingsbury, Strong'a, Johnston'a, и т. д. въ стремленіе расшифровать строеніе нервной системы по физиологическому коэффициенту ея морфологическихъ единицъ — послѣдовательности инерваціи нейроновъ. Съ другой стороны, та же мысль въ 1907 году высказывается австрійскимъ ученымъ Буркгардтомъ въ вступленіи къ его предсмертной работѣ по нервной системѣ селяхій. Ставя, какъ цѣль сравнительной анатоміи нервной системы, объединеніе строенія послѣдней съ ея функціональнымъ выраженіемъ, исследователь путемъ сравненія стремится установить коэффициентъ зависимости между функціями и строеніемъ нервной системы.

Условія изслѣдованія нервной системы, ясная разграниченность функціональной переменнѣй морфологической единицы — инерваціи отъ нейтральныхъ признаковъ послѣдней — топографическаго положенія, характеризующаго нейронъ, какъ структурную единицу, вызвали рѣзкое противорѣчіе между результатами изслѣдованія и тѣми филогенетическими задачами, которыя ставила передъ ними сравнительная морфология. Функціональная переменнѣй, инервація выразилась вслѣдствіе этого не какъ показатель филогенетическаго прошлаго, а какъ выраженіе реального соотношенія дѣятельности морфологической единицы съ ея строеніемъ въ настоящемъ. Выяснить это послѣднее, научиться читать при его помощи шифръ морфологическихъ признаковъ и разобраться въ дѣятельности отдѣловъ, недоступныхъ для экспериментальнаго изученія, сдѣлалось задачей сравнительнаго морфолога нервной системы.

Но, если функціональная морфология нервной системы и приобрѣла права гражданства, вслѣдствіе того, что нервная система, благодаря трудности изслѣдованія, оставалась въ сторонѣ отъ филогене-

тическаго изученія, то дѣло обстоитъ совершенно иначе въ отношеніи другихъ системъ органовъ, въ особенности же конечно скелета. Благодаря длинному періоду филогенетическаго изученія, и главнымъ образомъ, благодаря сохраненію скелетовъ ископаемыхъ организмовъ, здѣсь созданъ свой особый міръ, твердо и упорно отстаивающій филогенетическое міросозерцаніе. Всѣ указанія, противорѣчащія филогенетическому методу, почерпнутыя въ другихъ органахъ, превращались въ глазахъ остеолога въ ценогенезы, корреляціи и т. д. Эти термины, скрывающіе за собой полное безсиліе фактическаго опроверженія, спасали теорію, сохраняя внѣшній порядокъ схемы. Существенную важность представляетъ поэтому опредѣленіе функциональнаго коэффиціента скелетныхъ элементовъ.

Къ рѣшенію этого вопроса путемъ экспериментальнаго изученія пытался подойти Браусъ (Hans Braus. Ist die Bildung des Skeletes von des Muskelanlagen abhängig: Morph. Jahrb. XXXV). Путемъ изслѣдованія вліянія вырѣзыванія мускулатуры плавниковъ на развитіе лучей послѣднихъ, изслѣдователь пытался доказать авто-развитіе скелетныхъ элементовъ, безъ непосредственнаго вліянія на этотъ процессъ сосѣднихъ органовъ, функционально связанныхъ съ ними. Къ сожалѣнію авторъ въ своемъ изслѣдованіи даетъ намъ превосходный фактическій матеріалъ и весьма мало вразумительную аргументацію, въ общемъ прямо противорѣчащую достигнутымъ результатамъ. Указывая на рядъ случаевъ, когда послѣ экстирпаціи мускулатуры слѣдовали явленія недоразвитія лучей плавниковъ селяхій, авторъ совершенно неожиданно приходитъ къ выводу объ отсутствіи вліянія развитія мышцъ на развитіе скелета.

Въ настоящей работѣ я не пытаюсь провѣрить выводы Брауса въ тѣсномъ значеніи ихъ относительно зависимости развитія скелетныхъ элементовъ отъ какихъ-либо опредѣленныхъ органовъ, моей задачей является лишь принципиальное рѣшеніе вопроса объ функциональной дифференцировкѣ скелетныхъ элементовъ и зависимости ихъ формы у даннаго организма не отъ послѣдовательныхъ процессовъ измѣнчивости опредѣленныхъ морфологическихъ единицъ, въ теченіе ихъ филогенеза, а отъ функциональной дифференцировки послѣднихъ въ онтогенезѣ. Мнѣ кажется, что прежде, нежели установить рядъ прямыхъ зависимостей между скелетомъ и какими-либо органами, намъ важно установить точно самый принципъ этой зависимости, какъ ключъ для анализа сравнительно - анатомическаго матеріала.

Въ этихъ цѣляхъ я остановился на изслѣдованіи развитія затылочнаго сочлененія у наземныхъ позвоночныхъ и именно на выясненіи связи его сложныхъ особенностей съ опредѣленными скелетными сегментами. Вопросъ здѣсь ставился весьма опредѣленно. Въ случаѣ правильности филогенетической доктрины о развитіи скелетныхъ особенностей путемъ послѣдовательныхъ измѣненій опредѣленныхъ скелетныхъ элементовъ, мы должны ожидать встрѣтить особенности скелета затылочнаго сочлененія наземныхъ фиксированными на опредѣленныхъ сегментахъ, въ противномъ случаѣ мы въ правѣ сказать, что форма скелетнаго элемента является у каждого даннаго организма выраженіемъ функціональной дифференцировки любого гомодинамнаго элемента.

Въ самомъ дѣлѣ, если мы встанемъ на точку зрѣнія авторазвитія скелетнаго элемента въ теченіе онтогенеза подѣ влияніемъ одной лишь силы палингенетической рекапитуляціи, то намъ совершенно очевидно приходится признать существованіе неразрывной связи особенностей скелетныхъ элементовъ съ опредѣленными единицами, объектами эволюціоннаго отбора этихъ признаковъ. Фактъ гетерометамернаго развитія атласа, эпистрофея и затылочной дуги у наземныхъ въ глазахъ филогениста можетъ быть объясненъ лишь гетерогеннымъ развитіемъ этихъ элементовъ, т.-е. указаніемъ на чрезвычайную полноту конвергенціи этихъ скелетныхъ элементовъ въ теченіе филогенеза. вмѣстѣ съ тѣмъ подобное признаніе ставитъ вопросъ и надъ моногеннымъ происхожденіемъ наземныхъ и слѣдовательно надъ всѣмъ зданіемъ изслѣдованія филогенетическаго развитія позвоночныхъ. Стоя на филогенетической точкѣ зрѣнія, мы должны ожидать поэтому встрѣтить полное сегментальное постоянство этихъ признаковъ.

Съ другой стороны гетерометамерность развитія атласа является несомнѣннымъ указаніемъ на значеніе формы скелетнаго элемента, какъ простаго отпечатка его дѣятельности. Гетерометамерность элементовъ затылочнаго сочлененія наземныхъ можетъ стать для насъ вполне понятной только въ томъ случаѣ, если мы взглянемъ на форму скелетнаго элемента, какъ на нѣкоторую функціональную переменную, проявляющуюся при извѣстныхъ условіяхъ въ данномъ гомодинамномъ ряду.

Такимъ образомъ въ настоящемъ изслѣдованіи намъ приходится встрѣтиться съ двумя задачами: во-первыхъ съ фактическимъ

установленієм сегментальнаго положенія границы черепа у наземныхъ позвоночныхъ и, во-вторыхъ, съ теоретическимъ освѣщеніемъ явленія гетерометамерности послѣдней. Этими двумя задачами и опредѣляется расположеніе настоящей работы, гдѣ вся первая часть посвящена исключительно фактическому изслѣдованію положенія границы затылочной области у наземныхъ, вторая же исключительно теоретическому анализу явленія гетерометамеріи затылочнаго сочлененія. Въ заключеніе считаю пріятнымъ долгомъ принести свою сердечную благодарность Директору Института сравнительной анатоміи Московскаго Университета проф. Михаилу Александровичу Мензбину за постоянное содѣйствіе моей работѣ и проф. А. Н. Сѣверцову, проф. П. П. Сушкину, пр. доц. Н. К. Кольцову, пр. доц. С. А. Усову, В. Н. Бостанжогло, Ф. Е. Классену, Б. А. Липинскому, И. Г. Соболеву, Г. А. Папину, Ф. А. Спичакову, А. Ф. Котсу и Е. В. Тарасову за предоставленіе въ мое распоряженіе богатаго матеріала по наземнымъ позвоночнымъ.

ЧАСТЬ I.

Отдѣлъ фактической.

ГЛАВА I.

Краткая исторія вопроса, матеріаль и методика.

Вопросъ объ сегментальномъ положеніи затылочной дуги возникъ, какъ частный выводъ при развитіи теоріи метамеріи головы позвоночныхъ. Пока послѣдняя находилась лишь въ стадіи выясненія принципиальной вѣроятности происхожденія головы позвоночныхъ изъ ряда сегментовъ, гомодинамныхъ съ сегментами туловища, до тѣхъ поръ въ глазахъ анатомовъ не возникало сомнѣній относительно полной гомологіи затылочной дуги у всѣхъ позвоночныхъ. Лишь позднѣе, когда изслѣдованіе отъ доказательства существованія въ головѣ позвоночныхъ сегментальныхъ признаковъ переходитъ къ изученію количества головныхъ сегментовъ у различныхъ представителей, на почвѣ противорѣчія числа метамеровъ съ относительной высотой положенія сравниваемыхъ представителей въ филогенетической шкалѣ, вырастаетъ вопросъ о гетерометамерности затылочной дуги.

Уже Гегенбауръ (Gegenbaur, 1872) въ своей классической работѣ надъ хрящевымъ черепомъ селѣхій принимаетъ возможность гетерометамерности затылочной дуги, какъ выводъ изъ различнаго количества висцеральныхъ дугъ нотиданидъ и остальныхъ акулъ.

Рядъ эмбриологическихъ изслѣдованій развитія головы позвоночныхъ, послѣдовавшихъ вскорѣ за работой Гегенбаура, выдвигаетъ этотъ вопросъ въ болѣе конкретномъ видѣ и даетъ ему постепенно вполне законмѣрное освѣщеніе. Работы Штѣра (Stöhr, 1879, 1881) надъ развитіемъ черепа амфибій, Загемеля (Sagemel, 1884, 1885) надъ черепомъ Teleostomi, Фроріа (Frorier, 1882, 1883, 1885, 1886, 1887) надъ развитіемъ затылочной области у птицъ и млекопитающихъ и Кіаруджи (Chiaruggi, 1889) надъ строеніемъ затылочной области у Saurapsida и млекопитающихъ развиваютъ постепенно мысль объ существованіи въ головѣ позвоночныхъ явленія

прогрессирующаго наростанія ея за счетъ туловищныхъ сегментовъ. Эту же мысль въ наиболѣе наглядной, пожалуй, формѣ проводить и Розенбергъ (Rosenberg, 1884, 1886) при своихъ сопоставленіяхъ череповъ *Sarcharias* (*Prionodon*) различнаго возраста.

Во всѣхъ этихъ изслѣдованіяхъ громадную роль играютъ нервы затылочной области, въ особенности корешки спинномозгового типа, группирующіеся у высшихъ позвоночныхъ въ корни *N. hypoglossus* и названные позднѣе Фюбрингеромъ (Fürbringer, 1895) спиноокципитальными нервами. Станниусъ (Stannius, 1845) впервые указалъ для селяхій существованіе одного или двухъ черепныхъ нервовъ, тождественныхъ совершенно по своему характеру съ спинномозговыми нервами и отходящихъ позади *N. vagus*, Гегенбауръ и въ особенности изслѣдователи эмбриологическихъ данныхъ сегментации головы позвоночныхъ постепенно опираются все болѣе и болѣе на эти нервы, стремясь въ ихъ развитіи найти указанія для опредѣленія количества сегментовъ въ затылочной области.

Вмѣстѣ съ значеніемъ спиноокципитальныхъ нервовъ для изслѣдованія вопросовъ сегментации затылочной области выясняются и два основныхъ момента, направившихъ дальнѣйшее развитіе вопроса объ сегментальномъ положеніи границы черепа. Въ 1882 г. появилась весьма интересная работа голландскаго ученаго Фанъ-Вайя (Van Wijhe, 1882) объ сегментахъ мезодермы въ головѣ селяхій. Изслѣдователь провѣряетъ указанія Бальфура (Balfour, 1878) и Маршала (Marshall, 1881) объ существованіи въ головѣ селяхій своеобразныхъ полостей мезодермы и доказываетъ полную гомологичность послѣднихъ съ пластями сомитовъ. Въ послѣдовательномъ рядѣ этихъ зачатковъ у зародышей селяхій Фанъ-Вай устанавливаетъ непрерывный рядъ сегментовъ, проходящій на всемъ протяженіи головы. Количество этихъ зачатковъ является, въ его глазахъ, исчерпывающимъ основное количество сегментовъ головы позвоночныхъ.

Послѣдовательнымъ рядомъ сегментовъ Фанъ-Вайя вопросъ объ сегментальномъ положеніи границы черепа, казалось, былъ исчерпанъ. Изслѣдователямъ оставалось лишь провести критерій Фанъ-Вайя черезъ ряды другихъ представителей и сравнить числа сегментовъ, найденныхъ впереди затылочной дуги. Но къ сожалѣнію вопросъ тотчасъ же запутался благодаря редукции головныхъ сомитовъ Фанъ-Вайя у большинства другихъ представителей позвоночныхъ. Кромѣ селяхій полные ряды головныхъ сомитовъ были указаны лишь

для миноги (Кольцовъ, 1901), и въ весьма приблизительной степени для *Necturus* (миссъ Платъ) (*miss Platt*, 1884), аксолотля (*Hous-say*, 1889) и рептилій (*Hoffman*, 1890; *Oppell*, 1890; Остроумовъ, 1888; *Filatoff*, 1908). Въ большинствѣ случаевъ изслѣдователи находили, что весь промежуточный рядъ сомитовъ между первымъ затылочнымъ и третьимъ сомитомъ Фанъ-Вайя, дающимъ начало *Musc. rectus externus*, исчезъ безслѣдно. Къ этому присоединилось еще и то обстоятельство, что гомологія первыхъ головныхъ полостей селяхій съ туловищными сомитами подверглась весьма серьезной и основательной критикѣ, въ результатѣ которой цѣлый рядъ выдающихся изслѣдователей, какъ Рабль (*Rabl*, 1889, 1892), Фро-рипъ (*Frozier*, 1882, 1887), Кащенко (*Kastchenko*, 1888), Альборнъ (*Ahlborn*, 1887), Дорнъ (*Dohrn*, 1890, 1891), Киллианъ (*Killian*, 1891), Сѣверцовъ (*Sewerzoff*, 1900), Рексъ (*Rex*, 1905), Давыдовъ (*Davido-foff*), Купферъ (*Kupfer*, 1891, 1896, 1895) и такъ далѣе, высказа-лись либо за полное отсутствіе сегментальнаго характера образованія головныхъ полостей селяхій, либо за ихъ гомологію съ элементами висцеральнаго аппарата, либо наконецъ за ихъ полимерное значеніе.

Въ результатѣ вопросъ объ сегментальномъ положеніи границы черепа вмѣсто простого рѣшенія путемъ отсчета числа сегментовъ въ непрерывномъ ряду между первымъ сомитомъ Фанъ-Вайя и затылочной дугой долженъ былъ рѣшаться условнымъ путемъ сравненія обрывковъ сегментации, сохраняющихся у различныхъ позвоночныхъ въ затылочной области. Помимо опредѣленія гомологіи сегмента затылочной дуги передъ изслѣдователями стоялъ вслѣдствіе этого еще вопросъ объ гомологіи у данныхъ позвоночныхъ перваго сегмента затылочной области, какъ базы отсчета. Вполнѣ понятно, что при фактически установленномъ сравненіемъ выпаденіи промежуточныхъ сегментовъ слуховой области въ глазахъ изслѣдователей съ первымъ затылочнымъ сегментомъ связалось представленіе, какъ объ очень непостоянной морфологической величинѣ, стоящей у всѣхъ позвоночныхъ на пути къ выпаденію. Изъ этого взгляда развилось воззрѣніе на существованіе постепеннаго поглощенія затылочныхъ сегментовъ передними отдѣлами головы, какъ единственнаго возможнаго объясненія странныхъ съ точки зрѣнія филогенетическихъ взаимоотношеній противорѣчій между количествомъ затылочныхъ сегментовъ у различныхъ позвоночныхъ и ихъ высотой положенія въ генетическомъ деревѣ.

Въ подавляющемъ вліяніи філогенетической точки зрѣнія мы имѣемъ второй моментъ развитія воззрѣній на сегментальное положеніе границы черепа. Развитіе теоріи метамеріи головы совпадаетъ съ періодомъ максимальнаго вліянія послѣдней на сравнительную анатомію. Періодъ сомнѣній въ філогенетическомъ методѣ, какъ замѣститель старыхъ воззрѣній, уже окончился къ восьмидесятымъ годамъ, періодъ остраго скептицизма на почвѣ неудовлетворительности достигнутыхъ этимъ методомъ результатовъ, вылившійся позднѣе въ экспериментальномъ направленіи, еще не наступилъ и лишь отдѣльные морфологи въ родѣ Дриша (Driesch) и Ру (Roux) начинали намѣчать въ это время будущее движеніе, но голоса ихъ тонули совершенно въ общемъ хорѣ многочисленныхъ работъ чисто філогенетическаго характера. Поэтому совершенно понятно, что и теорія метамеріи головы позвоночныхъ отразила на себѣ воззрѣнія эпохи и въ своихъ приѣмахъ выразила въ наглядной формѣ идеологію изслѣдователей.

Уже въ работахъ Загемеля (Sagehmel, 1884) и Кіаруджи (Chiarelli, 1889) проглядываетъ взглядъ на возможность спекулятивнымъ путемъ выяснить количество затылочныхъ сегментовъ, поглощенныхъ переднимъ отдѣломъ головы у тѣхъ или иныхъ позвоночныхъ. Сравнивая число и характеръ развитія міотомовъ и спиноокципитальныхъ нервовъ у *Sauropsida* и млекопитающихъ, Кіаруджи приходитъ къ выводу, что у послѣднихъ первый затылочный сегментъ птицъ безслѣдно ассимилированъ переднимъ отдѣломъ головы. Количество же сегментовъ является у нихъ одинаковымъ, вслѣдствіе пополненія его у млекопитающихъ присоединеніемъ къ черепу перваго шейнаго сегмента птицъ. Основаніемъ для этого взгляда является то, что, во-первыхъ, у млекопитающихъ сегменты затылочной области выражены болѣе примитивно, нежели у птицъ и, во-вторыхъ, что млекопитающія стоятъ выше въ філогенетической лѣстницѣ нежели птицы, вслѣдствіе чего совершенно невѣроятнымъ является въ глазахъ автора возможность сохраненія у нихъ въ болѣе примитивномъ видѣ тѣхъ же сегментовъ затылочной области, что и у птицъ. Послѣднее можно лишь объяснить по мнѣнію Кіаруджи присоединеніемъ дополнительнаго сегмента, свободнаго у птицъ. Тогда четыре сегмента затылочной области млекопитающихъ окажутся болѣе измененными, нежели соответствующіе четыре сегмента птицъ (слѣдующіе за первымъ затылочнымъ, включая и первый шейный).

Въ ходѣ заключеній Кіаруджи вылился совершенно отчетливо ходъ мыслей морфолога этого періода и если взгляды автора отно-

нительно возможности гетерогеніи затылочнаго сочлененія амніота и были позднѣе совершенно оставлены изслѣдователями, то основной ходъ мысли автора сохранился какъ руководящій принципъ заключенія при рѣшеніи вопроса о положеніи границы черепа у *Ichtyopsida* и легъ въ основаніе наиболѣе полной работы по этому вопросу, именно изслѣдованія объ спиноокципитальныхъ нервахъ селяхій и *Holoscephala* Фюрбрингера (Fürbringer, 1897).

Постепенное усиленіе взгляда на присоединеніе къ головѣ туловищныхъ сегментовъ, какъ на послѣдовательный прогрессивный процессъ у позвоночныхъ, заставило Гегенбаура выступить въ 1887 году съ новымъ изслѣдованіемъ сегментации затылочной области напечатаннымъ въ *Festschrift zu Kölliker*. Гегенбауръ главнымъ образомъ старается въ этомъ изслѣдованіи опровергнуть выводы Розенберга и доказать полное отсутствіе процессовъ систематической ассимиляции черепомъ позвонковъ у современныхъ позвоночныхъ. Сравненіемъ строенія затылочной области у ряда водныхъ позвоночныхъ (*Selachii*, *Acipenser* и т. д.) авторъ приходитъ къ весьма замѣчательному заключенію объ возможности у позвоночныхъ передвиженій границы черепа безразлично впередъ и назадъ въ зависимости отъ функциональныхъ условій развитія мускулатуры и процессовъ прогрессивной ассимиляции туловищныхъ сегментовъ у *Teleostomi* за счетъ развитія парасфеноида). Черепъ можетъ не только ассимилировать, по мнѣнію Гегенбаура, дополнительные позвонки подъ влияніемъ перемѣны въ функциональныхъ условіяхъ, но можетъ и выдѣлять таковые и степень сохраненія сегментальныхъ нервовъ затылочной области можетъ быть результатомъ вторичнаго процесса выдѣленія черепомъ свободныхъ сегментовъ.

Работа Гегенбаура оказала сравнительно незначительное влияние на дальнѣйшій путь развитія теоріи гетерометамеріи затылочной дуги и рядъ послѣдующихъ изслѣдователей, какъ то Кіаруджи, Сѣверцовъ (1895, 1900), Фюрбрингеръ (1895, 1897), Гаупп (1898), развиваютъ въ окончательномъ видѣ теорію послѣдовательнаго прогрессивнаго разрастанія головы за счетъ туловищныхъ сегментовъ.

Сѣверцовъ, изслѣдуя въ 1895 году затылочную область у ряда позвоночныхъ (*Acipenser*, *Siredon*, *Pelobates*), находитъ у нихъ различное количество затылочныхъ сегментовъ и приходитъ къ выводу объ гетерометамерномъ положеніи затылочной дуги и прогрессив-

номъ разрастаніи головы за счетъ туловищныхъ сегментовъ. Но авторъ строго держится фактической почвы и не пользуется спекулятивными соображеніями для объясненія колебаній въ сегментальномъ положеніи границы черепа на различныхъ ступеняхъ филогенетическаго дерева позвоночныхъ. Указывая на чрезвычайно значительное передвиженіе назадъ границы черепа у ганоидовъ и костистыхъ сравнительно съ селяхіями, Сьверцовъ вмѣстѣ съ тѣмъ гомологизируетъ четыре затылочные сегмента аксолотля не съ четырьмя задними сегментами ганоидовъ, а съ четырьмя первыми.

Несравненно большее вліяніе оказываетъ представленіе объ генетической послѣдовательности позвоночныхъ на Фюрбрингера. Объемистая работа послѣдняго объ спиноокципитальныхъ нервахъ селяхій (1893) всецѣло руководится при выводахъ генетическими отношеніями позвоночныхъ.

Изслѣдуя количество спиноокципитальныхъ нервовъ во всѣхъ классахъ позвоночныхъ, Фюрбрингеръ все время руководится послѣдовательностью образованія этихъ классовъ. Такъ, находя у хрящевыхъ ганоидовъ количество спиноокципитальныхъ нервовъ большее нежели у костныхъ, онъ принимаетъ сохраненіе у послѣднихъ лишь заднихъ сегментовъ хрящевыхъ ганоидовъ и редукцію переднихъ, такъ какъ костные ганоиды стоятъ въ генетическомъ деревѣ выше хрящевыхъ.

Авторъ послѣдовательно отодвигаетъ назадъ первый корешокъ спиноокципитальныхъ нервовъ. Если у стерляди первый корешокъ спиноокципитальныхъ нервовъ въ молодомъ возрастѣ соотвѣтствуетъ по его мнѣнію третьему корешку *Notidanidae*, то во взросломъ состояніи онъ уже соотвѣтствуетъ четвертому, у *Polypterus* иногда четвертому, иногда пятому, у *Lepidosteus* и *Amia* всегда четвертому. Всматриваясь въ основанія для подобной гомологизаціи, мы видимъ, что вплоть до *Lepidosteus* Фюрбрингеръ руководится гомологіей у всѣхъ ганоидъ перваго нерва, сохраняющаго дорзальный корешокъ. Гомологія корешковъ расположенныхъ впереди отъ него производится на основаніи отсчета впередъ отъ этой базы, но по отношенію къ *Amia* дѣло внезапно мѣняется и Фюрбрингеръ на основаніи того, что у *Lepidosteus* первый дорзальный корешокъ спиноокципитальныхъ нервовъ весьма слабо выраженъ, принимаетъ ввиду болѣе высокаго положенія *Amia* въ генетическомъ деревѣ, что у послѣдней въ качествѣ перваго дорзальнаго сохраняется лишь второй дорзаль-

ный корешокъ *Lepidosteus*. Переходя затѣмъ къ костистымъ рыбамъ, авторъ проводитъ еще далѣе назадъ редукицію переднихъ корешковъ спиноокципитальныхъ нервовъ и принимаетъ, что у костистыхъ рыбъ всѣ спиноокципитальные корешки *Notidanidae* редуцировались и сохранились лишь корешки начиная съ второго спинномозгового нерва. Основаніемъ для подобнаго заключенія опять таки является мысль, что у костистыхъ рыбъ, какъ формъ стоящихъ выше ганойдовъ, редукиція переднихъ корешковъ должна была пойти дальше нежели у послѣднихъ и сохраниться могли лишь корешки, выраженные вполне хорошо у ганойдовъ.

Отношеніе автора къ значенію генетической послѣдовательности позвоночныхъ особенно остро сказывается, когда Фюрбрингеръ переходитъ къ анализу спиноокципитальныхъ нервовъ у формъ, стоящихъ на боковыхъ отвлѣтленіяхъ генетическаго дерева и не поддающихся никакимъ послѣдовательнымъ генетическимъ обобщеніямъ.

Такъ, костистыя рыбы заканчиваютъ въ глазахъ Фюрбрингера цѣпь ганойдовъ и *Dipnoi* являются боковой вѣтвью, независимой отъ нихъ. Фюрбрингеръ здѣсь возвращается поэтому къ непосредственному сравненію *Dipnoi* съ *Notidanidae* и гомологіи корешковъ строятся на основаніи лишь относительнаго сходства корешковъ у тѣхъ и у другихъ. Такъ первый дорзальный корешокъ встрѣчается у *Notidanidae* на пятомъ нервѣ и поэтому первый дорзальный корешокъ указываетъ у Фюрбрингера въ большинствѣ случаевъ на гомологію соответствующаго спиноокципитальнаго нерва *Dipnoi* съ пятымъ нервомъ *Notidanidae*. Но вмѣстѣ съ тѣмъ болѣе высокое положеніе *Dipnoi* по сравненію съ селяхіями заставляетъ Фюрбрингера тяготѣть уже къ отодвиганію назадъ сегментальныхъ признаковъ и въ нѣкоторыхъ случаяхъ гомологія проводится Фюрбрингеромъ между первымъ дорзальнымъ корешкомъ *Dipnoi* и вторымъ *Notidanidae*.

Точно также Фюрбрингеръ непосредственно сравниваетъ и амфибій съ селяхіями, разсматривая линію ганойдовъ, какъ параллельную. Граница черепа амфибій соответствуетъ въ его глазахъ границѣ черепа *Notidanidae* и всѣ спиноокципитальные нервы послѣднихъ редуцировались за исключеніемъ одного нерва, встрѣчающагося, какъ исключеніе, у японской саламандры. Почему граница черепа амфибій соответствуетъ въ глазахъ Фюрбрингера границѣ черепа *Notidanidae*—остается совершенно непонятнымъ и съ тѣми же основаніями авторъ могъ провести ее на любое количество сегментовъ впереди или позади послѣдней.

На тѣхъ же основаніяхъ Фюрбрингеръ принимаетъ нѣкоторое разрастаніе назадъ головы у амніота по сравненію съ амфибіями, но въ предѣлахъ послѣднихъ положеніе границы затылочной области ему рисуется вполне постояннымъ, такъ какъ признаки затылочнаго сегмента являются его базой отсчета.

Послѣ работы Фюрбрингера вопросъ объ сегментальномъ положеніи границы черепа остался въ томъ же самомъ видѣ. Взглядъ Фюрбрингера на прогрессивное нарастаніе головы у позвоночныхъ до появленія особенностей скелета затылочнаго сочлененія наземныхъ былъ принятъ почти всѣми изслѣдователями. Всѣ изслѣдователи позднѣйшаго періода въ этихъ предѣлахъ слѣдуютъ за Фюрбрингеромъ, внося лишь частичныя поправки въ его выводы относительно отдѣльныхъ позвоночныхъ и въ настоящее время общераспространеннымъ взглядомъ является мнѣніе объ прогрессивномъ нарастаніи головы за счетъ туловища до момента развитія особенностей затылочной области амніота, фиксирующей положеніе границы черепа.

Въ предыдущихъ строкахъ мы прослѣдили общій ходъ развитія теоріи сегментальнаго положенія границы черепа у позвоночныхъ. Мы видѣли, что развитіе возрѣній изслѣдователей определялось отсутствіемъ конкретнаго критерія сравненія, вслѣдствіе выпаденія промежуточныхъ сегментовъ слуховой области у позвоночныхъ. Только у селяхій (Van Wijhe, 1872; Hoffman, 1889; Platt, 1894; Neal, 1898) и миногъ (Кольцовъ, 1901) съ полной точностью былъ найденъ весь непрерывный рядъ сегментовъ отъ передняго конца головы (правильнѣе предполагаемаго передняго конца головы) до затылочной дуги. У всѣхъ остальныхъ позвоночныхъ, при сравненіи изслѣдователи пользовались лишь обрывками сегментации, сохраняющимися у тѣхъ или иныхъ формъ въ затылочной области. Какимъ образомъ опредѣлять въ этихъ условіяхъ гомологию сегментовъ затылочной области являлось всегда камнемъ преткновенія и въ каждомъ данномъ случаѣ рѣшалось на чисто спекулятивныхъ основаніяхъ. Имѣя въ затылочной области, какъ основаніе для сопоставленія сегментовъ отсчетъ послѣднихъ отъ передняго сегмента или же отъ затылочной дуги, изслѣдователь въ отдѣльныхъ случаяхъ принималъ за постоянныя точки тотъ или другой конецъ, считая за подвижную противоположный. Сообразно съ этимъ, то затылочная дуга (Ichtyopsida), вслѣдствіе признанія гомологичности перваго сег-

мента затылочной области у позвоночныхъ съ различнымъ числомъ сегментовъ послѣдней, отступаетъ назадъ, то наоборотъ (Amniota), первый сегментъ оказывается негомологичнымъ и часть затылочныхъ метамеровъ считается поглощенной передними отдѣлами головы въ то время, какъ затылочная дуга играетъ роль базы отсчета. Связывая свои колебанія въ отношеніяхъ къ топографическому постоянству этихъ двухъ точекъ съ теоретическими возрѣніями на филогенетическія взаимоотношенія между позвоночными, морфологи въ концѣ концовъ создали цѣльную и стройную теорію объ прогрессирующемъ нарастаніи головы позвоночныхъ въ ихъ филогенезѣ.

Въ настоящее время изслѣдователь сегментальнаго положенія границы черепа становится, поднимая его передъ двумя препятствіями, во-первыхъ, передъ необходимостью замѣнить спекулятивную гомологизацію перваго затылочнаго сегмента различныхъ позвоночныхъ опредѣленіемъ послѣдней на основаніи точнаго и конкретнаго ряда сегментовъ, связывающихъ затылочную область черезъ слуховую съ передними головными сегментами и во-вторыхъ съ необходимостью болѣе скептическаго отношенія къ исчерпывающей цѣнности генетическихъ построеній. Наши свѣдѣнія въ этой области настолько неполны, что пользоваться въ настоящее время, какъ методомъ заключенія, какими-либо возрѣніями на генетическую послѣдовательность организмовъ является чрезвычайно рискованнымъ. Мы не можемъ еще предсказывать на основаніи нашихъ свѣдѣній о генетической послѣдовательности организмовъ существованіе тѣхъ или иныхъ процессовъ генезиса органовъ.

Если мы теперь отъ общаго историческаго очерка развитія теоріи сегментальнаго положенія границы черепа перейдемъ къ амніотамъ, то мы должны убѣдиться, что въ этомъ отношеніи количество добытыхъ фактовъ далеко недостаточно.

Изслѣдованіе сегментации затылочной области амніота началось въ 1882 году работами Фрорипа. Въ рядѣ статей (1882, 1883, 1885, 1886, 1887) Фрорипъ устанавливаетъ существованіе въ затылочной области птицъ и млекопитающихъ сегментовъ мускулатуры и периферическихъ нервовъ (корешки *N. hypoglossus*) тождественныхъ съ туловищными. У млекопитающихъ и птицъ авторъ находитъ одинаковое количество корешковъ въ теченіе онтогенеза, четыре, и лишь на одинъ міотомъ у млекопитающихъ меньше нежели у птицъ (три вмѣсто четырехъ). Сравнивая степень развитія отдѣльныхъ міото-

мовъ и нервовъ въ послѣдовательности спереди назадъ и устанавливая большее развитіе заднихъ, Фрорицъ, какъ я уже выше указывалъ, заключаетъ объ вторичномъ присоединеніи этихъ сегментовъ къ черепу. Такъ какъ авторъ отрицаетъ сегментацию передняго отдѣла головы, то затылочные сегменты въ его глазахъ исключительно и представляютъ сегментированный отдѣлъ головы.

Послѣ Фрорипа развитіе затылочной области у амніота изслѣдовали Гисъ (His, 1883), установившій у млекопитающихъ три корешка *N. hypoglossus*, Фанъ Вай (1883), нашедшій у зародышей *Lagus* лишь три корешка, Беранекъ (Beranek, 1884), нашедшій у птицъ и ящерицъ два корешка, Кіаруджи (Chiaruggi, 1889) пять корешковъ у зародышей рептилій и четыре у зародышей птицъ и млекопитающихъ (у послѣднихъ авторъ, какъ я уже указывалъ, принимаетъ присоединеніе перваго шейнаго сегмента рептилій, замѣщающаго редуцирующійся первый сегментъ *Sauropsida*), Фанъ Веммеленъ (Van Bemmelen, 1896), устанавливающій наиболѣе точную картину строенія затылочныхъ корешковъ спинномозгового типа у рептилій и первый указывающій на существованіе у нихъ шестого корешка подъ *N. vagus*, лишеннаго соответствующаго міотома и переходнаго къ *N. abducens*, и наконецъ Гофманъ (Hoffman, 1890), нашедшій у рептилій въ затылочной области тѣ же четыре корешка, что и Фрорицъ у птицъ. Всѣ эти изслѣдованія были сдѣланы въ разгаръ интереса вопросами сегментации и позднѣе мы встрѣчаемъ уже сравнительно меньше работъ. Изъ нихъ укажу на работу Chiaruggi (1897), устанавливающаго семь затылочныхъ корешковъ у *Cavia*, Циммермана (Zimmerman, 1891), устанавливающаго у млекопитающихъ пять затылочныхъ корешковъ, и Сѣверцова (Sewertzow, 1905), находящаго въ головѣ *Ascalabotes* три корешка.

Изслѣдуя развитіе периферическихъ нервовъ курицы, мнѣ уже приходилось въ 1908 году остановиться на недостаточности изслѣдованія лишь отдѣльныхъ вырванныхъ стадій. Послѣдовательность процесса распространенія назадъ въ онтогенезѣ границы головы приводитъ, благодаря сопровождающей ее редукции переднихъ сегментовъ, къ повторенію ряда тождественныхъ картинъ на различныхъ сегментахъ. Мы можемъ сказать, что морфологическое строеніе затылочной области курицы опирается въ онтогенезѣ на группировку пяти сегментовъ, но эти пять сегментовъ оказываются послѣдовательно различными, благодаря редукции съ одной стороны переднихъ и замѣ-

щенію ихъ, съ другой, соответствующими количествами туловищныхъ. Такимъ образомъ мы имѣемъ здѣсь какъ бы поясъ признаковъ, переползающей постепенно назадъ. Вполнѣ понятно, что если мы захватимъ лишь отдѣльныя фазы этого процесса, то мы легко попадемъ на стадіи, когда общая картина строенія затылочной области, несмотря на негомологичность образующихъ ее сегментовъ, покажется намъ вполнѣ тождественной. Только переходные моменты, когда мы заставляемъ редукцію переднихъ корешковъ и присоединеніе заднихъ, могутъ насъ вывести изъ этого затрудненія. Текучесть процесса заставила меня высказаться даже въ этой работѣ въ пользу возможности представить исчерпывающій отвѣтъ лишь на основаніи прижизненнаго наблюденія процесса.

Однимъ изъ серьезныхъ затрудненій изслѣдованія затылочной области является трудность сопоставленія отдѣльныхъ сегментовъ у различныхъ позвоночныхъ. Это обстоятельство заставило меня въ настоящей работѣ опереться лишь на близкія по общему строенію формы, у которыхъ сходство организаціи позволяетъ скорѣе установить какія-либо незамѣтныя неточности въ гомологизаціи сегментовъ. Я остановился поэтому на весьма богатой представителями группѣ *Sauropsida*, у которой при чрезвычайно богатомъ разнообразіи различныхъ приспособленій организма къ разнообразнымъ условіямъ жизни, мы встрѣчаемъ вмѣстѣ съ тѣмъ значительное сходство плана основнаго строенія. Это сходство, выражаясь еще сильнѣе въ онтогенезѣ, позволяетъ намъ признать за сопоставленіями отдѣльныхъ сегментовъ фактическую точность.

Благодаря любезности профессора М. А. Мензбира, проф. А. Н. Сѣверцова, проф. П. П. Сушкина, пр.-доц. С. А. Усова, пр.-доц. Н. К. Кольцова, Г. А. Пашина, Б. А. Липинскаго, Ф. Е. Клас-сена, Ф. А. Спичакова, В. Н. Бостанжогло, А. Ф. Котса и И. Г. Соболева мнѣ удалось изслѣдовать весьма богатый матеріалъ по *Sauropsida*. Всего изслѣдовано мною:

Emys lutaria

12 зародышей въ промежуткѣ между первымъ появленіемъ моторныхъ нервовъ и появленіемъ вполнѣ характерныхъ признаковъ затылочной дуги. Матеріалъ полученъ былъ мною отъ Н. К. Кольцова законсервированный въ сулемѣ съ уксу-

- Chelydra serpentina* ной. Консервировка не оставляла желать лучшего. 7 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени развитія, что и предыдущіе. Матеріаль полученъ мною былъ, благодаря любезности директора Института сравнительной анатоміи проф. М. А. Мензбира и старшаго ассистента того же института проф. П. П. Сушкина отъ биологической лабораторіи проф. Аллена въ Минезоттѣ (штатъ Висконсинъ). Законсервированъ матеріаль былъ прекрасно въ жидкости Ценкера.
- Tropidonotus natrix* 17 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени развитія, что и *Emys*. Главная часть матеріала получена мною отъ пр.-доц. С. А. Усова, затѣмъ часть зародышей отъ Ф. А. Спичакова и Г. А. Пашина. Зародыши, полученные мною отъ С. А. Усова, были законсервированы въ жидкости Ценкера, отъ Г. А. Пашина и Ф. А. Спичакова въ жидкости Джильсона и сулемѣ съ уксусной. Консервировка была вполнѣ хороша.
- Eutaenia radix* 10 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени. Матеріаль былъ полученъ благодаря любезности проф. М. А. Мензбира и проф. П. П. Сушкина отъ лабораторіи проф. Аллена. Всѣ зародыши были довольно недурно законсервированы жидкостью Ценкера.
- Ascalabotes fascicularis* 8 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени. Матеріаль былъ полученъ отъ проф. А. Н. Сѣверцова, прекрасно законсервированный въ сулемѣ съ уксусной.
- Lacerta vivipara* 53 зародыша въ томъ же промежуткѣ времени. Матеріаль былъ собранъ мною лично и законсервированъ въ жидкостяхъ Джиль-

	сона, Ценкера и Фонъ Рата. Консервировка была вполне удовлетворительна.
<i>Lacerta muralis</i>	6 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени. Матеріалъ былъ полученъ мною отъ Н. К. Кольцова, законсервированный въ сулемѣ съ уксуной.
<i>Lacerta viridis</i>	10 зародышей на раннихъ стадіяхъ. Мною изслѣдованы были препараты В. Львова, переданные имъ Институту сравнительной анатоміи.
<i>Alligator??</i>	2 зародыша довольно поздніе, полученные институтомъ сравнительной анатоміи отъ Фритча, законсервированные весьма неудовлетворительно въ формалинѣ.
<i>Seps lineatus</i>	5 зародышей довольно поздніе, найденные мною въ матеріалѣ Института сравнительной анатоміи при вскрытіи беременных самокъ, сохранявшихся въ формалинѣ. Несмотря на полное отсутствіе специальныхъ средствъ для консервировки, зародыши оказались годными для изслѣдованія.
<i>Pelias berus</i>	2 зародыша отъ Г. А. Пашина. Консервированы въ сулемѣ съ уксуной.
<i>Gallus domestica</i>	свыше 500 зародышей, всѣ препараты изготовлены мною при изслѣдованіи развитія периферическихъ нервовъ птицъ.
<i>Corvus frugilegus</i>	14 зародышей въ промежуткѣ между закладкой нервовъ и развитіемъ затылочной дуги. Зародыши были получены отъ А. Ф. Котса, консервированные въ сулемѣ съ уксуной.
<i>Corvus monedula</i>	8 зародышей, въ томъ же промежуткѣ времени, хотя и безъ самыхъ раннихъ стадій закладки нервовъ. Матеріалъ полученъ мною отъ В. Н. Бостанжогло, законсервированный вполне удовлетворительно въ сулемѣ съ уксуной.
<i>Hymantopus avocetta</i>	6 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени, что и грачъ. Матеріалъ былъ полу-

- Sterna macrura* чень отъ В. Н. Бостанжогло, хорошо законсервированный въ сулемѣ съ уксуной. 5 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени, матеріаль полученъ былъ мною отъ Ф. Е. Классена, законсервированный въ сулемѣ съ уксуной.
- Larus ridibundus* 6 зародышей въ томъ же промежуткѣ отъ И. Г. Соболева, законсервированные въ сулемѣ съ уксуной.
- Podiceps cristata* 4 зародыша отъ И. Г. Соболева, законсервированные въ сулемѣ съ уксуной.
- Columba livia* 6 зародышей, матеріаль былъ собранъ мною и законсервированъ въ сулемѣ съ уксуной.
- Anas crecca* 8 зародышей въ томъ же промежуткѣ времени, что и грачь, матеріаль былъ законсервированъ въ жидкости Джильсона, собранъ мною лично.
- Cotyle riparia* 18 зародышей, матеріаль былъ собранъ мною лично и законсервированъ въ жидкости Джильсона и Ценкера.
- Somateria mollissima* ¹⁾ 1 зародышъ въ моментъ закладки затылочнаго сочлененія отъ Ф. Е. Классена, законсервированъ въ жидкости Клейненберга. (Въ настоящей работѣ я его не принялъ во вниманіе, такъ какъ установить на немъ гомологію сегментовъ не удалось.)
- Uria grylle* 1 зародышъ отъ Ф. Е. Классена, законсервированъ въ жидкости Клейненберга тоже въ моментъ закладки затылочнаго сочлененія.
- Tinnunculus alaudaria* 4 стадіи изъ изслѣдованныхъ проф. П. П. Сушкинымъ. Благодаря любезности послѣд-

¹⁾ Кромѣ указываемыхъ зародышей я просмотрѣлъ еще затылочную область у отдѣльныхъ зародышей *Aquila orientalis*, *Pandion haliaëtus*, *Phalacrocorax*, но интереснаго эти объекты мнѣ ничего не дали.

няго, я имѣлъ возможность ознакомиться съ его прекрасными препаратами.

Въ интересахъ полноты изслѣдованія, а также для провѣрки распространенія среди позвоночныхъ, встрѣченныхъ мною у Saugorsida рудиментовъ нервныхъ сегментовъ слуховой области мною были изслѣдованы и представители нѣкоторыхъ другихъ классовъ позвоночныхъ, такъ изъ рыбъ были изслѣдованы:

- | | |
|-------------------------------|---|
| <i>Petromyzon fluviatilis</i> | 8 зародышей длиною отъ 4 м. до 12 м., консервированные въ сулемѣ съ уксусной, получены съ неаполитанской ст. |
| <i>Raja clavata</i> | 5 зародышей длиною отъ 3 ст. до 6 ст., полученные мною отъ Н. К. Кольцова, консервированные въ сулемѣ съ уксусной. |
| <i>Torpedo ocellata</i> | 4 зародыша, полученные мною отъ Н. К. Кольцова, законсервированные въ сулемѣ съ уксусной и въ жидкости Флемминга. Длиною отъ 10 мм. до 20 мм. |
| <i>Acanthias vulgaris</i> | 3 зародыша, законсервированные въ сулемѣ съ уксусной, длиною въ 15 мм. до 45 мм., полученные мною отъ Н. К. Кольцова. |
| <i>Acipenser ruthenus</i> | 3 зародыша, полученные мною отъ С. А. Усова, законсервированные въ жидкости Ценкера. Очень раннія стадіи. |
| <i>Amia calva</i> | 4 зародыша длиною отъ 10 м. до 20 м. Получены отъ лабораторіи проф. Аллена, консервированные въ жидкости Телесницкаго. |
| <i>Lepidosteus osseus</i> | 3 зародыша. Получены отъ лабораторіи проф. Аллена, консервированные въ жидкости Телесницкаго, длиною отъ 9 мм. до 15 мм. |
| <i>Callichtys fasciatus</i> | 3 зародыша длиною отъ 8 до 14 м.; собраны мною лично и законсервированы въ жидкости Джильсона. |
| <i>Salmo salar</i> | 6 зародышей, собранныхъ мною лично и законсервированныхъ въ жидкости Джильсона. Изслѣдодованы зародыши длиною отъ 12 м. до 24 мм. |

- Gobius? 4 зародыша длиною отъ 10 до 14 м., полученные мною отъ С. А. Усова и законсервированные въ жидкости Флеминга.
- Trigla? 1 зародышъ, пойманный мною въ планктонѣ на Виллафранкской станціи, законсервированный въ сулемѣ съ уксусной, длиною въ 9 mm.
- Syngnatus 12 зародышей, полученныхъ мною отъ Н. К. Кольцова и Ф. А. Спичакова.
- Ceratodus Forsteri Просмотрѣны препараты Л. П. Кравца, принадлежащіе Институту сравнительной анатоміи.
- Изъ амфибій мнѣ удалось просмотрѣть:
- Necturus maculatus 3 зародыша, полученные мною отъ проф. Аллена, консервированные въ жидкости Телесничаго, длиною отъ 8 до 16 mm.
- Siredon pisciformis 8 зародышей, длиною отъ 7 до 20 mm. полученные мною отъ Б. А. Липинскаго и консервированные въ жидкости Телесничаго.
- Triton cristatus 6 зародышей, собранныхъ мною лично и консервированныхъ въ жидкости фонъ Рата.
- Rana temporaria Разнообразныя стадіи, собранныя мною лично.

Изъ млекопитающихъ мнѣ удалось послѣдовательно изучить развитіе затылочной области лишь у свиньи, пополнивъ серіи имѣвшіяся у меня ранѣе.

Всѣ представители другихъ классовъ кромѣ Sauropsida играли въ настоящей работѣ лишь роль провѣрочнаго матеріала, позволявшаго распространить критерій изслѣдованія сегментации головы Sauropsida на другіе классы позвоночныхъ и тѣмъ самымъ подтвердить большую морфологическую цѣнность описываемыхъ у послѣднихъ явленій.

Всѣ зародыши были разрѣзаны на сагитальныя серіи въ большинствѣ случаевъ толщиной въ 10 μ . и большая часть окрашена гематоксилиномъ по способу Гейденхайна съ весьма длинными выдержками въ протравливающемъ и окрашивающемъ растворахъ. Продолжительность протравливанія и окрашиванія по моимъ наблю-

деніямъ содѣйствуетъ весьма сильно лучшей дифференцировкѣ нервныхъ волоконъ, окраска которыхъ приобретаетъ известную степень элективности.

Кромѣ этого метода окраски мнѣ пришлось употреблять еще окраску тройной краской Бюнди-Эрликъ-Гейденхайна, Маллори, Блохмана, борнымъ карминомъ съ послѣдующей дифференцировкой анилиновой синькой и бисмаркъ-брауномъ и т. д. Но всѣ эти окраски давали мнѣ въ общемъ худшіе результаты нежели предыдущія, такъ какъ элективность окраски становилась въ зависимость отъ ряда случайныхъ причинъ, внося подчасъ неясность въ изслѣдованіе. Окраска гематоксилиномъ по способу Гейденхайна имѣла передъ ними преимущество въ томъ отношеніи, что при ней опредѣленіе нервныхъ волоконъ и тончайшихъ корешковъ производилось не на основаніи однихъ условныхъ показаній окраски, а на основаніи весьма отчетливо выдѣляющихся характерныхъ признаковъ ихъ строенія.

Уже въ предыдущемъ очеркѣ было видно то значеніе, которое играютъ въ вопросахъ сегментаціи головы периферическіе нервы. Въ настоящей работѣ я исключительно останавливаюсь на нихъ, оставляя совершенно въ сторонѣ другіе критеріи сегментаціи. Основаніемъ для этого послужило мнѣ то обстоятельство, что во-первыхъ въ головныхъ нервахъ мы встрѣчаемъ дѣятельные органы, претерпѣвающіе лишь метаморфозу своихъ функцій, тогда какъ и сомиты и сегментальные сосуды и энцефаломеры являются либо органами редуцирующимися, либо не функционирующими и даже, какъ мы это видимъ по отношенію къ энцефаломерамъ, вполне загадочными. Кромѣ того въ слуховой области рудиментарные сомиты исчезаютъ задолго до появленія нервовъ и сегменты послѣднихъ приходится все равно искусственно согласовать съ первыми. Сомиты здѣсь могутъ служить лишь нѣкоторымъ подспоріемъ при опредѣленіи сегментальной группировки нервовъ. Наконецъ возможность найти въ нервахъ полный непрерывный рядъ сегментальныхъ признаковъ, связывающій затылочную область съ тройничной, позволяетъ, мнѣ кажется, оставить въ сторонѣ спекулятивное согласованіе сомитовъ и нервовъ въ слуховой области. Поэтому въ настоящей работѣ я исключительно опираюсь на сегментацію нервовъ, пользуясь другими признаками лишь какъ вспомогательнымъ критеріемъ при топографическихъ опредѣленіяхъ.

Въ заключеніе позволю себѣ нѣсколько остановиться на распредѣленіи въ настоящей работѣ изложенія по областямъ головы. Въ трехъ главахъ первой части настоящей работы я останавливаюсь послѣдовательно на трехъ отдѣлахъ головы *Sauropsida*, на тройничной области, какъ на базѣ отсчета, на слуховой области (сегменты *N. facialis* (2 ab), *N. glossopharyngeus* (3 ab) и *N. vagus I* (4 ab), какъ на центральномъ вопросѣ изслѣдованія именно сегментации промежуточного отдѣла, въ которомъ до сихъ поръ у *Amniota* не удалось установить конкретныхъ признаковъ послѣдней, и наконецъ на затылочной области (сегменты начиная съ перваго позади *N. vagus I* и до затылочной дуги), какъ на заключительномъ отсчетѣ сегментовъ, дающемъ намъ разницу въ сегментальномъ положеніи границы черепа у различныхъ представителей. Область головы впереди тройничнаго нерва я не затронулъ въ настоящемъ изслѣдованіи, такъ какъ относительно ея сегментации существуетъ еще и до сихъ поръ коренное принципиальное разногласіе, для разрѣшенія котораго необходимо самостоятельное весьма серьезное изслѣдованіе. Такъ какъ наша прямая задача могла быть достигнута при точномъ установленіи постоянства положенія пояса тройничнаго нерва, какъ базы отсчета сегментовъ заднихъ отдѣловъ головы, то я и оставилъ въ сторонѣ этотъ вопросъ, боясь загроможденія работы.

ГЛАВА II.

Тройничная область, какъ база для отсчета сегментовъ затылочной области.

При опредѣленіи гомологіи сегментовъ приходится всегда пред-варительно точно установить у сравниваемыхъ организмовъ какую-либо вполне постоянную базу, для опредѣленія сегментовъ путемъ отсчета отъ нея. Благодаря условіямъ развитія сегментовъ у позвоночныхъ въ направленіи спереди назадъ эта база должна быть непременно расположена впереди тѣхъ сегментовъ, гомологію которыхъ желательно установить. Идеальной базой отсчета является въ этомъ отношеніи конечно истинный передній конецъ ряда метамеровъ, но къ сожалѣнію до настоящаго времени не выяснено совершенно точно, что подразумѣвать подъ истиннымъ переднимъ концомъ метамернаго отдѣла головы позвоночнаго. Остается до сихъ поръ вопросомъ, слѣдуетъ ли считать вмѣстѣ съ Гегенбауромъ за палингенетическій передній конецъ метамернаго отдѣла головы область инфундибулума, совпадающую съ концомъ хорды, или же вмѣстѣ съ Купферомъ (Kupfer 1894) передній нейропоръ зародыша, совпадающій, по мнѣнію послѣдняго, съ обонятельной областью. Хотя подавляющее большинство изслѣдователей и склоняется за послѣднее время къ воззрѣніямъ Купфера, чему въ значительной степени содѣйствуетъ постепенное возрастаніе вліянія изученія нервной системы на вопросы метамеріи головы ¹⁾, тѣмъ не менѣе всеобщаго признанія этотъ взглядъ (Кольцовъ, 1901) еще не получилъ.

Но если существуетъ разногласіе относительно положенія палингенетическаго передняго конца метамернаго отдѣла головы у

¹⁾ Укажу хотя бы лишь на наиболѣе крупныя имена изслѣдователей, принимавшихъ совпаденіе передняго конца метамернаго отдѣла головы позвоночныхъ съ обонятельной областью; въ пользу этого мнѣнія высказались кромѣ Купфера Ванъ Вай (Van Wijhe, 1894), Ниль (Neal, 1898), Лоци (Locy, 1895), Гилль (Hill, 1899), Джонстонъ (Johnston, 1905).

позвоночныхъ, то полная солидарность замѣчается относительно признанія постоянства сегментальнаго положенія пояса тройничной группы. Руководствуются ли изслѣдователи головными сомитами и периферическими нервами, или же обращаютъ преимущественное вниманіе на сегментальныя вздутія центральной нервной системы (энцефаломеры), всегда въ результатъ изслѣдованія мы встрѣчаемся съ признаніемъ полного постоянства сегментальнаго положенія тройничной группы. Разногласіе здѣсь направляется лишь въ сторону большаго или меньшаго расчлененія области головы, занятой этимъ нервомъ, на сегменты, зависящаго отъ наглядности принятыхъ авторами критеріевъ. Но, такъ какъ расчлененіе тройничной группы всегда шло за счетъ выдѣленія кпереди отъ задней границы этого нерва дополнительныхъ сегментовъ, то все разногласіе переносится лишь на различія между изслѣдователями въ опредѣленіи количества сегментовъ, расположеннаго впереди тройничнаго нерва. Мы можемъ считать, что задній сегментъ тройничнаго нерва, совпадающій въ глазахъ большинства изслѣдователей, Ванъ-Вай (Van Wijbe, 1882), Платъ (Platt, 1891), Гофманъ (Hoffman, 1896), Кольцовъ (Koltzoff, 1901), Джонстонъ (Johnston, 1905), съ вторымъ сомитомъ Ванъ-Вайя или иначе говоря съ корешками *N. trochlearis* селяхій, представляется всѣмъ изслѣдователямъ, включая даже Фюрбрингера (Fürbringer, 1897) вполне постояннымъ по своему сегментальному положенію поясомъ признаковъ.

Нѣкоторое сомнѣніе въ постоянствѣ положенія этого пояса у всѣхъ позвоночныхъ можетъ внести лишь изслѣдованіе Нила (Neal, 1898). Ниль въ отличіе отъ всѣхъ другихъ изслѣдователей метамеріи головы устанавливаетъ третій гипотетическій сегментъ тройничнаго нерва позади челюстнаго ганглія; этотъ сегментъ соотвѣтствуетъ въ его глазахъ третьему сомиту Ванъ-Вайя и корешкамъ *N. abducens* миноги, расположеннымъ по его мнѣнію на одинъ сегментъ впереди отъ *N. facialis*. Въ этомъ указаніи мы имѣемъ единственный намекъ на возможность неточности при пользованіи въ качествѣ базы отсчета сегментовъ заднихъ отдѣловъ головы позвоночныхъ поясомъ задняго сегмента тройничнаго нерва, т.-е. челюстнаго ганглія.

Эти соображенія, а также и то обстоятельство, что поясъ тройничнаго нерва является въ глазахъ всѣхъ изслѣдователей метамеріи головы передней границей участка головы, безслѣдно поглащающаго

по современнымъ воззрѣніямъ затылочные сегменты, заставили меня остановиться на немъ, какъ на базѣ для сравненія сегментальнаго положенія затылочнаго сочлененія у амніота. Въ виду того однако, что отсутствіе въ настоящее время сомнѣній въ постоянствѣ сегментальнаго положенія пояса тройничнаго нерва не исключаетъ возможности возникновенія подобныхъ сомнѣній въ будущемъ, я счелъ необходимымъ, путемъ изслѣдованія развитія тройничной группы, собрать доказательства постоянства сегментальнаго положенія тройничнаго нерва, или, точнѣе, доказательства постоянства его сегментальной группировки.

Окинемъ бѣглымъ взглядомъ прежде нежели перейти къ изслѣдованію развитія тройничнаго нерва свѣдѣнія относительно сегментации тройничной группы, извѣстныя намъ по литературнымъ даннымъ. На полимерность образованія тройничнаго нерва мы встрѣчаемъ указанія весьма рано. Еще Гегенбауръ (*Gegenbaur* 1881) въ *Korfskelett der Selachier* высказывается за полимерію тройничнаго нерва. Сравнивая *R. maxillaris* и *mandibularis*, на основаніи ихъ топографическихъ отношеній къ челюстной дужкѣ и къ губнымъ хрящамъ, съ двумя *Rami ventrales* спинномозговыхъ нервовъ, Гегенбауръ, принимаетъ димерное происхожденіе тройничнаго нерва. *R. ophthalmicus* Гегенбауръ считаетъ видоизмѣненной *R. dorsalis* и не считаетъ ее серіально гомологичной съ предыдущими вѣтвями.

Позднѣйшіе авторы, перейдя къ эмбриологическимъ изслѣдованіямъ, перенесли доказательство полимеріи тройничнаго нерва на нѣсколько другую почву. Такъ Фанъ-Вай (*Van-Wijhe*, 1882) для сегментальнаго расчлененія тройничнаго нерва пользуется какъ критеріемъ отношеніями этого нерва къ сомитамъ и моторнымъ нервамъ глазницы. Указывая топографическое соотвѣтствіе *G. ophthalmicus* и *G. mandibularis* съ двумя передними сомитами, авторъ соединяетъ эти ганглии съ моторными нервами (*N. oculom.* и *N. trochlearis*), иннервирующими эти сомиты въ два сегмента. Критерій Фанъ-Вайя принимается и большинствомъ послѣдующихъ изслѣдователей метамеріи головы и мы видимъ, что всѣ авторы, принимающіе точку зрѣнія Фанъ-Вайя на переднія головныя полости селіхій, Гофманъ, Кольцовъ, Джонстонъ и такъ далѣе, высказываются за димерное образованіе тройничнаго нерва. Нѣкоторое исключеніе представляетъ въ этомъ отношеніи *Platt* (1891 г.), относящая къ тройничному нерву, въ качествѣ третьяго сегмента, дополнительный

ганглиозный нервъ, *N. thalamicus* по ея терминологіи, найденный ею у *Acanthias* въ пинеальной области. Только немногіе изслѣдователи, какъ напримѣръ Митрофановъ (*Mitrofanoff*, 1892), сохраняютъ послѣ появленія работы Фанъ-Вайя старую точку зрѣнія Бальфура и Маршалла на мономерность тройничнаго нерва.

Особнякомъ отъ остальныхъ эмбриологическихъ работъ стоитъ изслѣдованіе Купфера (*Kupfer*, 1894) надъ развитіемъ нервовъ у миноги. Авторъ впервые выдѣляетъ совершенно точно два источника образованія ганглиозныхъ головныхъ нервовъ, нервныя полоски и эпибранхіальныя плакоды, описанныя Beard'омъ въ 1885 г. Въ сегментации эпибранхіальныхъ плакодъ Купферъ стремится найти исчерпывающій критерій для анализа метамеріи головныхъ нервовъ. Къ сожалѣнію Купферъ при опредѣленіи эпибранхіальныхъ плакодъ допустилъ значительныя неточности и въ результатѣ, благодаря чрезвычайно большому количеству устанавливаемыхъ имъ плакодъ, доводитъ полимерію головныхъ нервовъ до крайнихъ предѣловъ. Малѣйшее вздутіе эктодермы въ полосѣ эпибранхіальныхъ плакодъ, малѣйшія ганглиозныя узелки служатъ уже Купферу основаніемъ для выдѣленія самостоятельной морфологической единицы. На долю тройничнаго нерва такихъ единицъ по Купферу приходится отъ пяти до шести. Позднѣйшія изслѣдованія Кольцова надъ развитіемъ нервовъ у миноги не подтвердили указаній Купфера на чрезвычайную полимерію тройничнаго нерва и въ настоящее время отъ работы послѣдняго мы должны сохранить лишь дѣленіе тройничнаго нерва на три основныя отдѣла. Какъ мы это увидимъ ниже, указаніе Кольцова на лишь двойственное образованіе тройничнаго нерва миноги за счетъ *Ganglion ophthalmicus* и *G. mandibularis* не соответствуетъ дѣйствительности и зависитъ отъ отсутствія изслѣдованія инервации велума. Ганглий, завѣдующій послѣдней, *G. n. abducens* по Купферу, *G. g. ophth. prof.* по моимъ изслѣдованіямъ, остался поэтому неизвѣстнымъ Кольцову.

Въ пользу значительной полимеріи тройничнаго нерва высказались кромѣ Купфера еще лишь Дорнъ (*Dohn*, 1890), принявшій соответствіе этого нерва съ семью сегментами, и Киллианъ (*Killian*, 1891), предполагающій въ области занятой *N. trigeminus* шесть сегментовъ, но основанія этихъ авторовъ настолько проблематичны, что на нихъ я сейчасъ не считаю нужнымъ останавливаться подробно.

Среди многочисленныхъ работъ по сегментациі головы селяхій особенно значительной является несомнѣнно работа Нила (Neal, 1898) надъ сегментацией нервной системы *Acanthias*. Авторъ въ своемъ изслѣдованіи задается главнымъ образомъ цѣлью провѣрить результаты изслѣдованія Лоци (Locy, 1895) надъ сегментацией центральной нервной системы селяхій, но попутно провѣряетъ и результаты, достигнутые другими изслѣдователями относительно сегментациі мезодермы и периферической нервной системы. Остановливаясь на отношеніяхъ тройничнаго нерва къ моторнымъ нервамъ и сомитамъ, Ниль указываетъ соотвѣтствіе послѣдняго не двумъ моторнымъ корешкамъ и сомитамъ, какъ это принималъ Фанъ-Вай, а тремъ.

Сравнивая топографическія отношенія тройничнаго нерва съ нейромерами (правильнѣе энцефаломерами), авторъ указываетъ соотвѣтствіе этого нерва тремъ сегментамъ послѣднихъ и соотвѣтственно съ этимъ относитъ къ тройничному нерву три сомита мезодермы и три моторныхъ нерва. Еще Фанъ-Вай, сопоставляя отношенія головныхъ гангліевъ съ сомитами, указывалъ, что по отношенію къ гангліямъ тройничнаго и лицевого нервовъ, приходится не три сомита (два на *N. trigeminus* и одинъ на *N. facialis*), какъ слѣдовало бы ожидать, а четыре, и на этомъ основаніи, ввиду кажущагося на его взглядъ топографическаго соотвѣтствія *N. facialis* двумъ сомитамъ, принималъ димерію послѣдняго. Гофманъ (Hoffman, 1899) и часть позднѣйшихъ изслѣдователей метамеріи головы селяхій—Платтъ (Platt, 1891), Циммерманъ (Zimmerman, 1894), Дорнъ (Dohrn, 1890), Лоци (Locy, 1895) приняли воззрѣніе Фанъ-Вайя. Другая часть съ Гатчекомъ (Hatscheck, 1892) и Купферомъ (Kupfer, 1894) во главѣ отказалась отъ димеріи *N. facialis*. Къ послѣднему мнѣнію применили Ниль и позднѣе Кольцовъ, Джонстонъ и такъ далѣе. Такъ какъ у селяхій при признаніи мономеріи *N. facialis* оставался лишній мезодермическій сегментъ въ предслуховой области, то Ниль и проводитъ мысль объ соотвѣтствіи этого сомита съ исчезнувшимъ третьимъ отдѣломъ *N. trigeminus*. Доказательства въ пользу этого авторъ видитъ въ соотвѣтствіи *N. trigeminus* тремъ нейромерамъ (задній изъ нихъ собственно приходится на промежутокъ между *N. trigeminus* и *N. facialis*, а передній, несмотря на совершенно отчетливое образованіе изъ двухъ энцефаломеровъ, принимается Ниломъ за единый) и кромѣ того въ существованіи по его мнѣнію полимеріи *N. abducens*, передній корешокъ котораго, описанный Альборномъ (Ahl-

bohrn, 1889) у миноги впереди ядеръ *N. trigeminus*, соотвѣтствуетъ по его мнѣнію третьему сегменту тройничнаго нерва. У селяхій этотъ корешокъ вмѣстѣ съ двумя слѣдующими, устанавливаемыми Ниломъ на основаніи соотношенія отдѣльныхъ корешковъ *N. abducens* съ нейромерами Нила, не развитъ и сохраняется лишь четвертый компонентъ *N. abducens*, соотвѣтствующій *N. vagus*. Вмѣстѣ съ подобной перегруппировкой сегментальныхъ отношеній между *N. trigeminus* и *N. abducens*, Нилъ перегруппировываетъ и сомиты Фанъ-Вайя. Третій сомитъ послѣдняго, иннервируемый по *van Wijhe* *N. abducens*, Нилъ относитъ къ первому корешку этого нерва, развитому у миноги. Послѣдующіе четвертый, пятый и шестой соотвѣтственно къ слѣдующимъ четыремъ корешкамъ *N. abducens*. Вмѣстѣ съ переднимъ корешкомъ *N. abducens* третій сомитъ называется такимъ образомъ перенесеннымъ отъ *N. facialis* въ *N. trigeminus*. Лицевому нерву въ глазахъ Нила соотвѣтствуетъ одинъ лишь четвертый сомитъ.

Въ томъ перемѣщеніи различныхъ сегментальныхъ признаковъ относительно другъ друга, которое мы наблюдаемъ въ работѣ Нила, Платтъ и другихъ метамеристовъ Фанъ-Вайевской школы, мы имѣемъ весьма интересное указаніе относительно чистой спекулятивности ихъ сегментальныхъ группировокъ. Всѣ признаки оказываются всегда на мѣстѣ въ любой комбинаціи, такъ какъ суть рѣшенія лежатъ въ ихъ простомъ числовомъ согласованіи. Съ равнымъ успѣхомъ послѣднее достигается включеніемъ лишняго сегмента въ группу *N. facialis* или *N. trigeminus*, такъ какъ при этомъ въ данномъ участкѣ строится за счетъ того или иного ганглія и моторнаго нерва новый первый сегментъ, соотвѣтствующій лишнему метамерному признаку, находимому въ другомъ какомъ-либо рядѣ метамерныхъ признаковъ, въ данномъ случаѣ сомиту. Полная произвольность при этомъ указаній на двойственность *N. facialis* или тройственность *N. trigeminus* не останавливаетъ авторовъ въ погонѣ за цѣльностью результатовъ.

Заключительной работой въ рядѣ изслѣдованій по метамеріи тройничной области, не опирающейся еще на тщательный анализъ внутренняго строенія гангліевъ этой группы, является работа Кольцова по развитію головы миноги. Кольцовъ здѣсь возвращается вполнѣ къ воззрѣніямъ Фанъ-Вайя и оспариваетъ выводы Нила относительно соотвѣтствія третьяго сомита и корешковъ *N. abducens* миноги тройнич-

ному нерву. Къ сожалѣнію авторъ не наблюдалъ развитія *N. abducens* и *N. trochlearis*, и морфологию *N. trigeminus* въ значительной степени схематизировалъ. Наиболѣе интересный компонентъ тройничнаго нерва, какъ я имѣлъ уже случай указывать выше, авторомъ совершенно не упоминается и вмѣсто трехъ ганглиевъ Кольцова описывается у миноги лишь два. Ниже мы увидимъ, что ганглий *R. ophthalmicus profundus* Кольцова не соответствуетъ послѣднему и гомологиченъ ганглию *R. ophth. superficialis*, развитие котораго, по указаніямъ Кольцова, имъ не было прослѣжено.

Въ 1889 году появилась одна весьма мало извѣстная въ Россіи и даже въ западной Европѣ работа сѣверо-американскаго ученаго Юдсона Геррика (*Judson Herrick*) надъ морфологіей периферическихъ нервовъ мениди (одной изъ американскихъ *Teleostei*). Въ этой работѣ впервые выступило въ свѣтъ новое теченіе изслѣдованія морфологии периферическихъ нервовъ. Авторъ изслѣдуетъ нервы не только съ точки зрѣнія ихъ топографическаго расположенія или вѣшней формы, какъ это дѣлалось до сихъ поръ, а съ точки зрѣнія опредѣленія морфологической индивидуальности ихъ нервныхъ ядеръ, какъ органовъ съ нѣкоторыми опредѣленными функциями. Въ вопросы метамеріи периферическихъ нервовъ Геррикъ въ этой работѣ собственно еще не заходитъ и лишь намѣчаетъ въ основныхъ чертахъ задачи послѣдней. Но приемы Геррика и методы, а главное точная характеристика морфологическихъ единицъ головныхъ нервовъ, представляютъ выдающійся интересъ. То, что авторъ при этомъ настойчиво избѣгаетъ всякихъ спекулятивныхъ комбинацій изслѣдуемыхъ фактовъ, пріобрѣвшихъ такое широкое распространеніе въ изслѣдованіяхъ по метамеріи головы, увеличиваетъ чрезвычайно цѣнность его работы.

По отношенію къ тройничному нерву главнымъ результатомъ работы Геррика является точное выдѣленіе эпибранхіальныхъ (висцеральныхъ по его номенлатурѣ) и дорзальныхъ (соматическихъ) отдѣловъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ большой интересъ представляетъ впервые высказанная мысль объ серіальности *r. ophthal. prof. minor* и *major*, какъ вѣроятныхъ элементовъ ряда дорзальныхъ ганглиевъ предслуховой области.

Идеи Геррика пріобрѣли широкое распространеніе въ Сѣверной Америкѣ и рядъ изслѣдователей посвящаетъ свои силы анализу нервной системы съ этой точки зрѣнія, стремясь выдѣлить въ ней

морфологическія индивидуальности съ опредѣленными функціями. Невольная связь, которая строилась здѣсь между морфологическимъ изслѣдованіемъ и функціональнымъ, привела въ концѣ концовъ къ названію этого направленія функціональной морфологіей нервной системы, впервые насколько мнѣ извѣстно употребленнаго Джонстономъ въ 1902.

Первую попытку приложить функціональный методъ къ изслѣдованію метамеріи головы сдѣлалъ Джонстонъ (1905) и эту попытку приходится признать вполне неудачной. Попытка Джонстона свелась къ повторенію сдѣланнаго уже ранѣе. Новымъ въ его схемахъ явилось лишь освѣщеніе сегментаціи нервной системы законами внутреннихъ функціональныхъ взаимоотношеній ядеръ. Въ смыслѣ практическомъ мы имѣемъ въ работѣ Джонстона лишь пере-сказъ на новый ладъ взглядовъ Лоци и частью Фанъ-Вайя, Нила и Кольцова.

Тройничную группу Джонстонъ раздѣляетъ на три сегмента, включая въ нее въ качествѣ передняго сегмента *N. thalamicus* miss Platt. Такимъ образомъ, если мы отбросимъ этотъ послѣдній, то мы опять таки встрѣтимъ у него серіальность дорзальнаго и эпибранхіальнаго ганглія тройничнаго нерва, *G. ophthalmicus* и *G. mandibularis*, отъ которой уже отказался Геррикъ. Указанія Джонстона на двойственность происхожденія челюстного ганглія не умаляютъ значенія возвращенія автора къ опредѣленію морфологической индивидуальности нервовъ на основаніи ихъ формы и отношеній къ сомитамъ.

Въ заключеніе, переходя къ собственнымъ изслѣдованіямъ, остановлюсь на въ высшей степени замѣчательной работѣ Дорна (1908) надъ развитіемъ *N. trochlearis* у селяхій. Какъ я уже выше указывалъ, этотъ нервъ относится къ числу сегментальныхъ моторныхъ нервовъ тройничной группы. Фанъ-Вай и его школа относятъ его къ второму сегменту этого нерва, иначе говоря къ челюстному ганглію и второму сомиту, изъ котораго развивается, по ихъ наблюденіямъ, *M. obliquus sup.*, иннервируемый *N. trochlearis*. Дорнъ въ своей работѣ задается собственно цѣлью провѣрить указанія Фрориана (Frogier, 1887) и Гофмана (Hoffmann, 18) на существованіе незначительнаго ганглія на *N. trochlearis*, но рядъ высоко интересныхъ особенностей, встрѣченныхъ имъ у различныхъ селяхій заставилъ его остановиться внимательнѣе на вопросѣ.

Наиболѣе существенные результаты изслѣдованія сводятся къ слѣдующему. Во-первыхъ, ганглий *N. trochlearis*, какъ это впрочемъ уже указывали предыдущіе авторы, входитъ по изслѣдованіямъ Дорна въ составъ глазничнаго ганглія. Затѣмъ съ *N. trochlearis* и его ганглиемъ у селяхій анастомозируетъ исключительно лишь *R. ophtal. minor* (*R. opht. super. n. trig.* другихъ авторовъ), ни *R. opht. major* (*R. opht. sup. n. fac.* другихъ авторовъ), ни *R. opht. prof.* никогда не анастомозируетъ съ *N. trochlearis*; затѣмъ *R. opht. minor* иногда, у *Mustelus* на примѣръ, образуетъ дополнительные корешки подъ корнями *N. trochlearis* черезъ посредство ганглія послѣдняго. Въ этихъ дополнительныхъ корешкахъ Дорнъ видитъ палингенетическіе корешки *N. trochlearis*, какъ дорзальнаго нерва. Этими признаками устанавливается характеристика отдѣльныхъ вѣтвей тройничнаго нерва и *N. trochlearis*, дополняемая позднѣе *R. Gass'омъ*, преемникомъ Дорна по обработкѣ его исключительнаго по богатству матеріала, изслѣдованіемъ *N. oculomotorius* селяхій, освѣщающемъ характеристику *R. opht. prof.*, какъ сегментальной единицы.

Работа Дорна представляетъ для насъ тотъ интересъ, что явленія, описанные имъ у селяхій до паразительности повторяются у рептилій. Подробное изслѣдованіе развитія этой группы у послѣднихъ мною уже было опубликовано въ *Bulletin de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou* 1909 г. и въ настоящее время я ограничусь лишь указаніями на характерныя явленія въ морфологіи тройничнаго нерва рептилій, позволяющія намъ установить постоянство структурнаго плана тройничной группы у всѣхъ позвоночныхъ.

Морфологія тройничной группы у рептилій представляетъ во всѣхъ отношеніяхъ выдающійся интересъ. Мы здѣсь встрѣчаемъ весьма полное сохраненіе нѣкоторыхъ элементовъ глазничнаго сплетенія *R. opht. major* и *minor*, относимыхъ до сихъ поръ исключительно къ специфической дѣятельности слизевыхъ каналовъ у водныхъ позвоночныхъ. Дѣятельности послѣднихъ мы у рептилій совершенно не встрѣчаемъ и тѣмъ не менѣе объ эти вѣтви, сливаясь въ общую *R. opht. superf.*, по *Hoffman'у* *R. frontalis*, у нихъ прекрасно выражены, сохраняясь даже и во взросломъ состояніи. вмѣстѣ съ гѣмъ интересно замѣтить, что *R. buccalis*, специфическое подраздѣленіе *R. opht. major*, иннервирующее слизевые каналы челюстной области, совершенно не выражена у рептилій, что, какъ мы увидимъ

ниже, связано съ полнымъ отсутствіемъ морфологической самостоятельности этой вѣтви.

Переходя къ изученію исторіи развитія тройничной области у рептилій, прежде всего приходится остановиться на общихъ условіяхъ группировки ганглиевъ этого нерва изъ клѣтокъ нервныхъ полосокъ. Въ противоположность большинству позвоночныхъ, у которыхъ процессы образованія клѣтокъ нервныхъ полосокъ и ихъ опусканія въ боковые отдѣлы зародыша идутъ весьма ускореннымъ темпомъ, у рептилій мы встрѣчаемся, наоборотъ, съ весьма значительнымъ замедленіемъ этихъ процессовъ. Въ результатъ моментъ дифференцировки ганглиозныхъ клѣтокъ не совпадаетъ, какъ у большинства позвоночныхъ, съ окончаніемъ группировки клѣтокъ нервныхъ полосокъ въ ганглии, а наступаетъ ранѣе, когда клѣтки нервныхъ полосокъ еще разсѣяны въ мезенхимѣ. Благодаря этому мы наблюдаемъ образованіе значительнаго количества весьма неопредѣленныхъ ганглиевъ, разсѣянныхъ въ мезенхимѣ и группирующихся лишь позднѣе въ общій глазничный ганглий. Придавать самостоятельную морфологическую цѣнность всѣмъ этимъ ганглиямъ я не считаю возможнымъ и рассматриваю ихъ лишь какъ обрывки дорзальныхъ плакодъ, застрявшіе въ мезенхимѣ. Своими отношеніями къ окружающимъ нервамъ и отдѣламъ центральной нервной системы эти застрявшіе ганглии вмѣстѣ съ тѣмъ указываютъ намъ на морфологическую цѣнность дорзальныхъ плакодъ, поглощаемыхъ глазничнымъ ганглиемъ тройничнаго нерва. То обстоятельство, что въ этихъ застрявшихъ клубочкахъ клѣтокъ нервныхъ полосокъ закладываются несомнѣнные ганглиозныя клѣтки и отъ нѣкоторыхъ изъ нихъ образуются нервные стволыки съ весьма постоянными для эквипотентныхъ клубочковъ отношеніями къ окружающимъ органамъ, обязываетъ насъ отнести болѣе серьезно къ ихъ морфологической цѣнности и признать за ними большее значеніе, нежели простыхъ указаній на происхожденіе тройничнаго ганглия изъ нервныхъ полосокъ, какъ это дѣлаетъ Ниль. Уже одно то, что лишь въ части этихъ клубочковъ мы встрѣчаемъ развитіе ганглиозныхъ клѣтокъ, другая же часть ихъ остается простыми скопленіями клѣтокъ нервныхъ полосокъ, частью преобразующимися въ клѣтки Шванновской оболочки сосѣднихъ нервовъ, частью совершенно исчезающими позднѣе, указываетъ намъ на разную цѣнность различныхъ скопленій и заставляетъ отнести внимательнѣе къ тѣмъ изъ нихъ, которыя даютъ

начало ганглиознымъ клѣткамъ. Вслѣдствіе этого въ дальнѣйшемъ изложеніи я останавливаюсь на всѣхъ встрѣченныхъ мною скопленіяхъ ганглиозныхъ клѣтокъ, подчиненныхъ тройничному ганглию, какъ на ключахъ къ разгадкѣ происхожденія этого ганглія. Въ морфологическихъ особенностяхъ всѣхъ этихъ случайныхъ элементовъ мы можемъ рассчитывать встрѣтить указанія на морфологическую цѣнность компонентов послѣдняго, такъ какъ всѣ эти гангліи представляютъ лишь обрывки дорзальныхъ плакодъ, поглощенныхъ полимернымъ тройничнымъ ганглиемъ.

Ganglion n. thalamici.

У всѣхъ рептилій глубокая глазничная вѣтвь прекрасно выражена. Отходя отъ вершины глазничнаго ганглія она направляется въ глубь глазницы и около наружнаго края ея отвѣтвляетъ отъ себя довольно незначительную поверхностную вѣточку, иннервирующую у зародышей рядъ плакодъ, расположенныхъ вдоль нижняго края глазницы.

Это боковое отвѣтвление *R. opt. profundus* встрѣчается у всѣхъ рептилій безъ исключенія и у болѣе взрослыхъ зародышей переходитъ въ анастомозъ *R. opt. prof.* съ *G. ciliare*, въ образованіи котораго участвуютъ клѣтки плакодъ, иннервируемыхъ этой вѣточкой.

Ввидѣ простой боковой вѣточки мы встрѣчаемъ это отвѣтвление у *Emys lutaria* (смотри рис. 5, 6, 7), у *Chelydra* (8), у *Lacerta* (рис. 9), у *Ascalabotes* (рис. 10), у *Alligator* (11), но у *Tropidonotus* (рис. 1,2) и у *Eutaenia* (3,4) наблюдаются чрезвычай-но своеобразныя особенности при ея развитіи.

При развитіи *R. opt. prof.* у этихъ двухъ формъ останавливаетъ прежде всего вниманіе образованіе дополнительнаго ганглія, расположеннаго въ заднемъ отдѣлѣ глазницы, анастомозирующаго при посредствѣ длиннаго стволика съ *R. opt. prof.*. При внимательномъ изслѣдованіи можно убѣдиться, что отъ этого ганглія отходяхъ два стволика, одинъ по направленію къ *R. opt. prof.*, переходящій непосредственно въ только что описанное боковое отвѣтвление этой вѣтви, иннервирующее плакоды, расположенныя вдоль нижняго края глазницы, и другой по направленію къ верхнему отдѣлу глазницы, весьма скоро затеривающійся въ мезенхимѣ. Въ теченіе онтогенеза, смотри рисунки 1, 2, дополнительный гангліи

постепенно опускается книзу и въ концѣ концовъ сливается съ гангліознымъ клубочкомъ, образованнымъ плакодами нижняго края глазницы, образуя вмѣстѣ съ ними и частью глазничнаго ганглія *Ganglion ciliare* ужа, расположенный, какъ это видно на рис. 2, на стволѣ *R. opt. prof.*

Насколько мнѣ удалось наблюдать, дополнительный гангліи ужа развивается всецѣло за счетъ клѣтокъ нервныхъ полосокъ и безъ участія какой-либо специфической плакоды. Это обстоятельство, а также и положеніе этого ганглія какъ разъ въ области перетяжки центральной нервной системы между среднимъ и промежуточнымъ мозгомъ позволяютъ, мнѣ кажется, провести гомологію между нимъ и *N. thalamicus*, описаннымъ *miss Platt* въ 1891 году у селяхій. Кромѣ *Tropidonotus*, *N. thalamicus* былъ встрѣченъ мною, хотя и въ менѣе значительномъ видѣ, у *Eutaenia*, у зародыша которой съ размѣромъ лобно-темянной области въ 3 мм. этотъ гангліи былъ развитъ на обѣихъ сторонахъ головы ввидѣ незначительныхъ гангліозныхъ узелковъ, расположенныхъ около мозга. Какъ и у ужа, отъ этихъ гангліевъ отходили два стволика, одинъ по направленію къ *R. opt. prof.* и другой къ дорзальной сторонѣ нервной трубки. Но въ противоположность тому, что мы наблюдаемъ у ужа, первый изъ этихъ стволиковъ не достигалъ до *R. opt. profun.*, затериваясь въ мезенхимѣ.

На основаніи участія *N. thalamicus* у ужа, въ образованіи бокового отвѣтленія *R. opt. prof.*, инервирующаго плакоды нижняго края глазницы и преобразующагося въ анастомозъ *R. opt. prof.* съ *G. ciliare*, мы можемъ принять образованіе послѣдней за счетъ части глазничнаго ганглія, образованной элементами *N. thalamicus*. Тамъ, гдѣ эти послѣдніе, какъ у ужа, сохраняютъ свою самостоятельность, влѣдствіе запаздыванія процесса сліянія, вѣточка анастомозъ съ *G. ciliare* непосредственно образована *N. thalamicus*. Тамъ, гдѣ сліяніе съ глазничнымъ гангліемъ происходитъ до дифференцировки гангліозныхъ клѣтокъ (*Emys*, *Lacerta*), вѣточка анастомозъ образована глазничнымъ гангліемъ, т. е. частью глазничнаго ганглія, образованной *G. n. thalamici*. Такимъ образомъ вѣточку анастомозъ съ *G. ciliare* мы можемъ назвать вѣтвью перваго дорзальнаго компонента *N. trigemini* или просто вѣтвью *N. thalamicus*.

Если мы попытаемся опредѣлить сегментальное положеніе *N. thalamicus* относительно другихъ органовъ, то прежде всего намъ

въ этомъ отношеніи можетъ оказать содѣйствіе его отношеніе къ *N. oculomotorius*. Какъ я уже выше указывалъ *N. thalamicus* образуетъ анастомозъ *R. ophth. prof.* съ *G. ciliare*, иначе говоря черезъ посредство послѣдняго съ *N. oculom.* Этотъ анастомозъ въ высшей степени постояненъ и встрѣчается не только у всѣхъ рептилій, но даже и у птицъ, *Hyphantopus* рис. 12 и *Sterna* рис. 13, гдѣ онъ оказывается всегда одинаково расположеннымъ. Кромѣ *Sauropsida* мнѣ его удалось наблюдать въ томъ же самомъ видѣ у селяхий, и ганоидовъ. Такимъ образомъ, мы можемъ сказать, что у цѣлага ряда формъ мы встрѣчаемъ *N. thalamicus* въ совершенно одинаковомъ видѣ въ качествѣ анастомоза *R. ophth. prof.* съ *N. oculomotorius*.

Это позволяетъ, мнѣ кажется, принять намъ этотъ нервъ, какъ сегментально связанный съ *N. oculomotorius*, тѣмъ болѣе, что какъ мы это увидимъ ниже у *Emys*, второй анастомозъ *R. ophth. prof.* съ *N. oculom.* является опять таки выразителемъ строго опредѣленныхъ сегментальныхъ отношеній. Поэтому мы въ правѣ заключить, что *N. thalamicus* является чувствующимъ дорзальнымъ корешкомъ сегмента передняго отдѣла моторныхъ ядеръ *N. oculomotorius*.

Ganglion rami ophthalmici profundī.

Происхожденіе ядра *R. ophth. prof.* позволяютъ намъ вскрыть дополнительные ганглии, связанные съ этой вѣтвью у *Emys lutaria*. У этой черепахи мы встрѣчаемъ весьма постоянную и высокопоучительную картину отношеній глубокой глазничной вѣтви къ сопровождающимъ ее дополнительнымъ гангліямъ.

Какъ правило мы встрѣчаемъ у *Emys lutaria* образование дополнительнаго анастомоза глазничнаго ганглія съ *N. oculom.*, сопровождающагося всегда образованіемъ дополнительнаго *G. ciliare*, расположеннаго ближе къ корнямъ *N. oculomotorius*, нежели обычный *G. ciliare*, образованный *G. n. thalamici*. На рисункахъ 6, 7, мы встрѣчаемъ этотъ анастомозъ въ обычномъ видѣ ввидѣ стволика, соединяющаго дополнительный *G. ciliare* съ глазничнымъ гангліемъ. Но въ нѣкоторыхъ случаяхъ, смотри рисун. 5, этотъ анастомозъ оказывается перенесеннымъ съ основнаго глазничнаго ганглія на дополнительный. Въ этомъ случаѣ дополнительный гангліи выраженъ ввидѣ довольно значительнаго гангліознаго узла, расположеннаго между глазничнымъ гангліемъ и центральной нервной системой. Отъ

него отходятъ, вверхъ стволикъ, направляющійся къ крышѣ истма и загеривающійся въ мезенхимѣ, внизъ два стволика, одинъ направляющійся параллельно *N. oculomotorius* и точно также заканчивающійся въ мезенхимѣ, и другой анастомозирующій съ *N. oculomotorius*, тождественный съ описаннымъ выше дополнительнымъ анастомозомъ *R. opt. prof.*, и наконецъ, наружу четвертый наиболее значительный стволикъ, направляющійся къ корнямъ *R. opt. prof.* и переходящій въ стволъ послѣдней. Стволъ *R. opt. prof.* подобно *N. thalamicus* у зародышей ужа сказывается въ данномъ случаѣ двойственного происхожденія и образованъ за счетъ основного глазничнаго ганглія и дополнительнаго.

Я уже указывалъ, что такой же полной картины мнѣ не удалось встрѣтить у другихъ изслѣдованныхъ мною зародышей *Emys*, но намеки на этотъ же дополнительный ганглія встрѣчены были мною почти у всѣхъ. Помимо уже указанного выше анастомоза *R. opt. prof.* съ *N. oculomotorius*, встрѣчающагося у всѣхъ зародышей *Emys lutaria* безъ исключенія, мы встрѣчаемъ весьма часто другой признакъ этого же дополнительнаго ганглія, именно его верхній стволикъ, направляющійся къ истму. На раннихъ стадіяхъ, именно на стадіяхъ съ размѣромъ лобно-темянной области около 2 мм., этотъ стволикъ встрѣчается почти у всѣхъ зародышей. Затѣмъ довольно часто корни дополнительнаго анастомоза глазничнаго ганглія съ *N. oculomotorius* оказываются расположенными на значительномъ вздутіи глазничнаго ганглія и такъ далѣе.

Основываясь на участіи описываемаго нами дополнительнаго ганглія въ образованіи *R. opt. prof.* у *Emys*, мы можемъ отнести образованіе этой вѣтви у всѣхъ рептилій за счетъ части глазничнаго ганглія, соответствующей плакодѣ этого дополнительнаго ганглія. Поэтому этотъ дополнительный ганглія мы можемъ разсматривать, какъ ганглія второй дорзальной плагоды глазничнаго ганглія, участвующей въ образованіи *R. opt. prof.* Ввиду образованія его плакодой этой вѣтви, я называю этотъ ганглія гангліемъ *R. opt. prof.* Ганглія *R. opt. prof.* встрѣчается ввидѣ самостоятельной, морфологической величины кромѣ *Emys* еще и у *Tropidonotus* и *Eutaenia*. У первой изъ этихъ формъ этотъ ганглія въ высокой степени интересенъ по своимъ отношеніямъ къ *R. opt. prof.* Выраженъ онъ у ужа, какъ и у *Eutaenia*, ввидѣ гангліознаго вздутія на *R. opt., prof.*, расположеннаго при входѣ этой вѣтви въ глаз-

пицу. По своему положенію онъ соотвѣтствуетъ вполнѣ *G. ciliare* Фанъ-Вайя, *G. mesocephalicum* Нила и Дерна, т. е. ганглию, описываемому у селяхій въ качествѣ гомолга глазничнаго ганглія наземныхъ. У ужа гангліи *R. ophth. prof.* всегда связаны съ *N. oculomotorius* анастомозомъ, образующимся весьма рано. Этотъ анастомозъ, вслѣдствіе фиксаціи у ужа *G. ciliare* на *R. ophth. prof.*, является вмѣстѣ съ тѣмъ и единственнымъ.

Обособленіе ганглія *R. ophth. prof.* отъ общей массы глазничнаго ганглія выражена у ужа различно. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ у ужа, какъ и у *Eutaenia* (рис. 3) этотъ гангліи является отдѣленнымъ совершенно отъ основной массы глазничнаго ганглія, въ другихъ случаяхъ мы встрѣчаемъ только общее гангліозное начало корней *R. ophth. prof.*, утолщающееся лишь на дистальномъ концѣ. У *Lacertilia* мы встрѣчаемъ только послѣднюю картину и корни *R. ophth. prof.* до входа въ глазницу у нихъ всегда гангліонизированы. Но вздутія ствола *R. ophth. prof.*, сопровождающагося образованіемъ анастомоза съ *N. oculomotorius*, у нихъ никогда не наблюдается. Анастомозъ *N. oculomotorius* съ *R. ophth. prof.* образуется у *Lacertilia* исключительно черезъ посредство *N. thalamicus*.

Что касается другихъ классовъ позвоночныхъ, то у птицъ гангліи *R. ophth. prof.* никогда не выдѣлены въ самостоятельную величину и всегда слиты вмѣстѣ съ остальными компонентами въ нераздѣльный глазничный гангліи. У млекопитающихъ, амфибій и дышной то же самое. У костистыхъ рыбъ гангліи *R. ophth. prof.* совершенно отсутствуютъ и сохраняется лишь у нѣкоторыхъ *Siluroidea* (рис. 16 въ текстѣ), что уже было указано Уриг'омъ (1884) и Поллард'омъ (1895), ввидѣ ганглія, расположеннаго частью на *R. ophth. prof.*, частью на *N. oculomotorius*. Этотъ послѣдній вмѣстѣ съ тѣмъ анастомозируетъ у *Callichtys* съ *R. maxillaris*. Послѣ короткаго анастомоза съ этой вѣтвью *N. oculomotorius* заканчивается, частью ввидѣ чисто движущей вѣтви (III на рис. 15 въ текстѣ), частью ввидѣ чувствующей (у на рис. 15). Послѣдняя является несомнѣннымъ продолженіемъ порціи *R. ophth. prof.*, которая направляется вдоль *N. oculom.* и даетъ начало новой чувствующей вѣтви, замѣняющей *R. ophth. prof.* наземныхъ. Существованіе этой вѣточки позволяетъ думать, мнѣ кажется, что и у костистыхъ рыбъ гангліи *R. ophth. prof.* отчасти вошли въ составъ *R. maxillaris*, образовавъ волокна послѣдняго, проникающія въ обонятельную область.

У костистыхъ ганноидовъ мнѣ пришлось наблюдать *R. ophth. prof.* у *Amia* и *Lepidosteus*. У этихъ двухъ формъ *Ganglion g. ophth. prof.* совершенно обособленъ отъ остальной массы тройничнаго нерва (смотри рис. 14 и 15 въ текстѣ) и даже корни его расположены отдѣльно, нѣсколько впереди отъ послѣднихъ. Стволь *R. ophth. prof.* у нихъ, какъ это уже было указано *Allis*'омъ, входитъ въ составъ *R. ophth. superf.*, образуя вмѣстѣ съ *R. ophth. major* и *minor* весьма характерное сплетеніе послѣдней. Какъ и надлежитъ типичному ганглию *R. ophth. prof.*, этотъ послѣдній анастомозируетъ у *Amia* и *Lepidosteus* съ *N. oculomotorius* и даже у *Lepidosteus* на послѣднемъ мы наблюдаемъ около мѣста анастомоза образованіе дополнительнаго *Ganglion ciliare*.

У стерляди мы наблюдаемъ картину весьма сходную съ рептиліями и селаяхіяи, хотя по сравненію съ послѣдними *Ganglion g. ophth. prof.* не выдѣленъ здѣсь въ ту характерную самостоятельную единицу, какъ это мы наблюдаемъ, судя по изслѣдованіямъ *Дорна*, *Фанъ-Вайя*, *Гофмана* и *Нила* у селаяхій или, какъ мы ее видѣли выше у *Tropidonotus*, *Eutaenia*, *Emys* или же у *Holostei*.

Весьма интересна морфологія *G. g. ophth. prof.* у миноги; у этой послѣдней мы встрѣчаемъ этотъ ганглий въ совершенно своеобразной дѣятельности. Онъ связанъ у миноги съ челюстной порціей тройничнаго нерва, хотя корни его и сохраняютъ какъ и у ганноидовъ свою самостоятельность (см. рис. 17). *G. g. ophth. prof.* соотвѣтствуетъ описанному еще въ 1894 году *Купферомъ* подъ названіемъ *G. n. abducens* небольшому среднему ганглию тройничнаго нерва миноги, какъ бы вклиненному между верхнимъ *Ganglion ophthalm.* и нижними *G. maxillo-mandibulare*. Провести гомологію *G. n. abducens* *Купфера* съ *G. g. ophth. prof.* остальныхъ позвоночныхъ помогаютъ отношенія, описанныя нами выше у *Callichthys*. У послѣдняго уже нормальный стволь *Gangl. g. ophth. prof.*, проходящій надъ зрительнымъ нервомъ, значительно редуцировался и равновеликимъ съ нимъ явился другой стволь этого ганглия, проходящій вмѣстѣ съ *N. oculomotorius* подъ зрительнымъ нервомъ и анастомозирующій съ *R. maxillaris*. У миноги мы наблюдаемъ тоже, что и у *Callichthys*: съ одной стороны *G. g. ophth. prof.* передней вѣточкой анастомозируетъ съ *R. maxillaris*, съ другой стороны, задней, анастомозируетъ съ задней вѣточкой верхняго ганглия тройничной группы (по мнѣнію *Купфера* и *Кольцова* соотвѣтствующаго *G. ophthalm.*

micus profundus наземныхъ). Задняя вѣточка послѣдняго проходить сзади подъ зрительный нервъ и послѣ слиянія съ соответствующимъ стволикомъ *Gangl. n. abducens* Купфера (*G. r. opt. prof.*) проникаетъ въ велумъ, который и инервируетъ. По мнѣнію Купфера эта вѣточка соответствуетъ *R. buccalis* остальныхъ позвоночныхъ. Что въ данномъ случаѣ у миноги мы имѣемъ дѣло въ лицѣ *G. n. abducens* съ *G. r. opt. prof.* съ несомнѣнностью указываетъ намъ прежде всего положеніе корней этого ганглія впереди корней остальныхъ двухъ подраздѣленій тройничнаго нерва. Корни передняго (собственно верхняго) ганглія тройничнаго нерва, *G. opt. profundus* по Купферу и Кольцову, расположены далеко назадъ сравнительно съ корнями *G. n. abducens* Купфера и челюстного ганглія и занимаютъ промежуточное положеніе между корнями послѣдняго и корнями лицевого нерва. На основаніи этого я считаю передній ганглій тройничной группы гомологомъ не *G. opt. profundus*, а гомологомъ гангліевъ *R. opt. major* и *minor* остальныхъ позвоночныхъ, спаянныхъ въ общій *G. opt. superficialis*. Въ пользу послѣдняго мнѣнія говоритъ также и то обстоятельство, что передній стволікъ этого ганглія, соответствующій по Купферу и Кольцову *R. opt. profundus*, проходитъ непосредственно подъ эктодермой и надъ верхнимъ краемъ глазницы, инервируя слизевые каналы, т.-е. занимая положеніе *R. opt. superficialis*.

Если мы попробуемъ теперь опредѣлить сегментальное положеніе *G. r. opt. prof.* то руководящей нитью въ этомъ отношеніи можетъ служить намъ его анастомозъ у большинства позвоночныхъ съ *N. oculomotorius*. Мы можемъ на основаніи этого весьма постояннаго указанія принять ганглій *R. opt. prof.* за дорзальный ганглій, соответствующій задней части моторныхъ ядеръ *N. oculomotorius*.

Ganglion rami optalmici minoris.

Ганглій *R. opt. minor* былъ уже давно указанъ Фрорипомъ, Гофманомъ и Дорномъ подъ названіемъ *G. n. trochlearis*. Всѣ эти авторы указываютъ, что этотъ ганглій входитъ въ составъ тройничнаго нерва. Но, такъ какъ детальный анализъ поверхностныхъ

1) Къ остаткамъ *G. n. opt. prof.* у миноги быть можетъ слѣдуетъ отнести и *N. mesocephalicus* Третьякова.

вѣтвей тройничнаго нерва представляетъ достояніе недавняго времени, то немудрено, что точныя указанія на связь *G. trochleare* съ *R. opht. minor* тройничнаго нерва мы встрѣчаемъ лишь въ предсмертной работѣ Дорна 1908 года о развитіи *N. trochlearis*.

У изслѣдованныхъ мною рептилій мнѣ удалось встрѣтить *G. p. trochlearis* или иначе говоря *G. r. opht. minor* лишь очень рѣдко въ качествѣ самостоятельной единицы. Такъ мнѣ удалось его найти ввидѣ гангліознаго узелка разъ на стволѣ *R. opht. minor* у ужа и разъ у этой же формы въ сплетеніи волоконъ *N. trochlearis*. У *Eutaenia* этотъ гангліій нѣсколько сильнѣе развитъ и мнѣ удалось его наблюдать, какъ на *N. trochlearis*, такъ и ввидѣ самостоятельнаго дополнительнаго ганглія, связаннаго дистальнымъ стволикомъ съ сплетеніемъ *N. trochlearis*, а проксимальнымъ концемъ образующаго самостоятельные корни, параллельные корнямъ *N. trigeminus*, (см. рис. 3). Что этотъ гангліій входитъ въ составъ глазничнаго ганглія мы видимъ изъ того, что у того же зародыша *Eutaenia* (рис. 3) замѣчается параллельный побочный корешокъ глазничнаго ганглія, тождественный съ корешками *G. trochleare*. У болѣе взрослыхъ *Eutaenia* мнѣ удалось наблюдать этотъ гангліій ввидѣ гангліознаго узелка *N. trochlearis*, сопровождающаго всегда анастомозъ послѣдняго съ *R. opht. minor*.

У черепахахъ и у *Lacertilia* гангліій *R. opht. minor* не выраженъ въ качествѣ индивидуальной единицы и лишь изрѣдка у *Chelydra* мы его видимъ въ видѣ гангліонизаціи проксимальнаго отдѣла *R. opht. minor*.

Вмѣстѣ съ тѣмъ у всѣхъ изслѣдованныхъ мною рептилій *R. opht. minor* въ томъ или иномъ видѣ всегда выражена. Сохраняясь у нѣкоторыхъ рептилій въ онтогенезѣ ввидѣ вполне самостоятельнаго ствола (*Tropidonotus* рис. 1, *Eutaenia* рис. 4, *Lacerta* рис. 9, *Ascalabotes* рис. 10), у другихъ она бываетъ спаяна съ *R. opht. major* въ общую поверхностную вѣтвь, напр., у *Tropidonotus* рис. 2, *Eutaenia* рис. 3, *Alligator* рис. 11, *Chelydra* рис. 8, разбиваясь иногда на множество вѣтвей, у *Emys lutaria* и *Chelydra R. opht. min.* почти совершенно вытѣсняетъ *R. opht. major*.

Какъ характерный признакъ *R. opht. minor* у рептиліи является ея весьма постоянный анастомозъ съ *N. trochlearis*, описанный уже ранѣе Дорномъ у селяхій.

У другихъ позвоночныхъ мы встрѣчаемъ гангліон *R. opht. minor* тоже всегда лишь ввидѣ отдѣла Гассерова ганглія. Мнѣ лично

пришлось наблюдать эту вѣтвь у костистыхъ рыбъ, гдѣ она весьма сильно развита, образуя вмѣстѣ съ *R. opht. major* сплетеніе *R. opht. superficialis*, у костныхъ ганноидовъ, гдѣ и у *Amia* и у *Lepidosteus G. r. opht. minor* тоже весьма сильно развитъ и при этомъ у *Lepidosteus* носитъ даже значительную степень морфологической самостоятельности. Наконецъ у селяхій, у *Raja* и *Togredo*, у которыхъ *R. opht. minor* весьма слабо развитъ и сохраняются собственно лишь остатки ея ввидѣ стволиковъ *G. n. trochleare*, весьма отчетливо выраженныхъ у *Raja*.

У миноги *G. r. opht. minor* спаянъ съ *G. r. opht. major* въ *G. r. opht. sup.* и *R. opht. minor* не выражена въ качествѣ самостоятельнаго ствола. Участіе въ образованіи ганглія *R. opht. superficialis* и ганглія *R. opht. minor* мы видимъ прежде всего по анастомозу этого ганглія у миноги съ *N. trochlearis*, описанному уже Купферомъ. Затѣмъ въ пользу этого же мнѣнія указываетъ и громадное значеніе, которое играютъ въ *R. opht. superf.* у миноги волокна общей соматической чувствительности. Громадное преобладаніе послѣднихъ заставляетъ Джонстона (*Johnston*, 1901) принять вмѣстѣ Купферомъ и Кольцовымъ этотъ ганглія за гомологъ *R. opht. profundus*, чему, впрочемъ въ значительной степени основаніемъ послужили эмбриологическія указанія и взглядъ на первенство существованія въ тройничной группѣ *G. ophtal. prof.* надъ *G. opht. superf.* Такъ какъ *R. opht. minor*, судя по изслѣдованіямъ Геррика (*J. Herrick*, 1889) у *Menidia*, а также по характеру ея инервации у селяхій и у рептилій, обладаетъ преимущественно свойствами общей соматической чувствительности, то мы можемъ принять преобладаніе у миноги *G. r. opht. minor* надъ *G. r. opht. major* и отнести на долю перваго значительное преобладаніе общей соматической чувствительности *R. opht. sup.* надъ специальной. Въ данномъ случаѣ мы имѣемъ прекрасное указаніе на несовершенство функціональнаго анализа какъ критерія гомологіи нервныхъ ядеръ. Какъ нѣкоторая переменная величина, зависящая отъ физиологическихъ условій, функціональное значеніе ядра можетъ легко измѣниться и изслѣдователь, руководясь функціональными характеристиками, можетъ легко смѣшавать гомодинамію органовъ съ гомологіей.

У амфибій и дупной *G. r. opht. minor* спаянъ съ *G. r. opht. prof.* въ общій глазничнй ганглія послѣдней. Участіе перваго въ образованіи послѣдняго видно изъ анастомоза глазничнаго ганглія съ *N. trochlearis*.

Наконецъ у птицъ и млекопитающихъ мнѣ совершенно не удалось установить ганглий *R. opht. minor*, какъ самостоятельную величину, если не считать обрывковъ *R. opht. superf.* у *Human-torus* и *Sterna* (рис. 12 и 13), которые легко можно отнести, какъ къ *G. г. opht. minor*, такъ и къ *G. г. opht. major*.

Сегментальное положеніе ядра *G. г. opht. minor* выступаетъ весьма отчетливо изъ анастомоза этой вѣтви съ *N. trochlearis*. Этотъ анастомозъ былъ ранѣе уже указанъ Купферомъ, Фрорипомъ и Дорномъ. Мнѣ лично удалось его наблюдать у всѣхъ безъ исключенія рептилій изслѣдованныхъ мною, у амфибій, селяхій, костистыхъ рыбъ, ганноидовъ и миногъ. Только у млекопитающихъ и у птицъ мы не встрѣчаемъ его въ связи съ полной ассимиляціей *G. г. opht. minor* съ общимъ глазничнымъ ганглиемъ. На основаніи этого я считаю возможнымъ признать въ ядрахъ *N. trochlearis* моторныя ядра соответствующія *G. г. opht. minor*.

Ganglion rami ophtalmici majoris.

Послѣднее дорзальное дѣленіе тройничнаго нерва выражено весьма наглядно у рептилій. вмѣстѣ съ предыдущимъ вѣтвь этого ганглія была описана *Hoffman*'омъ и *Van Bemmelen*'омъ подъ названіемъ *R. frontalis*. Стволъ этого ядра всегда анастомозируетъ съ рядомъ плакодъ слизевыхъ каналовъ, расположенныхъ надъ глазницей. Клѣтки послѣднихъ образуютъ у всѣхъ безъ исключенія изслѣдованныхъ мною рептилій незначительный ганглий, расположенный на стволѣ *R. opht. major*. Максимальнаго развитія *R. opht. major* достигаетъ у *Lacerta* и *Ascalabotes*, гдѣ она, рис. 9 и 10 въ текстѣ, сохраняется и у взрослыхъ въ качествѣ самостоятельнаго стволика. У большинства другихъ рептилій, *Tropidonotus*, *Eutaenia*, *R. opht. major* выражена самостоятельно лишь въ онтогенезѣ (рис. 1—4) и сливается у взрослыхъ съ *R. opht. minor* въ общую *R. opht. superf.* У *Emys* *R. opht. major* сильно реуцирована и представлена лишь весьма ничтожнымъ стволикомъ, отходящимъ либо непосредственно отъ глазничнаго ганглія, либо отъ *R. opht. minor*. При этомъ на ней всегда находится незначительный ганглий, образованный плакодами слизевыхъ каналовъ.

На то, что *R. opht. major* рептилій, несмотря на свое положеніе въ группѣ *N. trigeminus* несомнѣнно гомологична *R. opht. major* водныхъ позвоночныхъ, расположенныхъ въ группѣ лицевого нерва,

указываетъ съ несомнѣнностью ея связь у рептилій съ плакодами слизевыхъ каналовъ. Никогда ни у рептилій, ни у селяхій стволикъ, анастомозирующій съ *N. trochlearis*, т.-е. *R. opht. minor*, не связанъ съ слизевыми каналами и всегда у тѣхъ и у другихъ стволикъ, инервирующій послѣдніе, лишентъ анастомозовъ съ *N. trochlearis*. Въ этомъ постоянствѣ отношеній къ окружающимъ органамъ, сохраняющемся и при исчезновеніи функцій этихъ нервовъ, мы имѣемъ лучшее доказательство ихъ гомологіи.

Дорзальный гангліи *R. opht. major*, какъ самостоятельную морфологическую единицу, не спаянную съ глазничнымъ гангліемъ, у наземныхъ не удается наблюдать и только у водныхъ, когда корни *G. r. opht. major* переносятся на сегментъ *N. facialis* въ лицѣ общаго ганглія *R. opht. major* и *R. buccalis*, мы имѣемъ его ввидѣ самостоятельной морфологической единицы. У рептилій же *G. r. opht. major* всегда спаянъ съ средними гангліями тройничной группы въ общій глазничный гангліи.

На основаніи того, что у рептилій *R. opht. major* мы встрѣчаемъ въ качествѣ самостоятельной вѣтки, отходящей отъ глазничнаго ганглія, несмотря на полное отсутствіе у послѣднихъ какой-либо специфической чувствительности слизевыхъ каналовъ, мы можемъ признать за ея гангліемъ значеніе единицы серіально гомологичной съ тремя предшествующими и признать неправильнымъ взглядъ на эту вѣтвь, какъ на простое подраздѣленіе *R. opht. superf.*, высказанный раньше Miss Platt и Кольцовымъ. Переносъ корней *G. r. opht. major* дѣйствительно существуетъ у позвоночныхъ, но переносъ корней какого-либо ядра не указываетъ намъ еще на происхожденіе его за счетъ простого функціональнаго подраздѣленія другого. Указываемый Platt, 1894, фактъ направленія первоначально роста волоконъ *R. opht. superf.* у *Necturus* къ корнямъ *N. trigeminus*, замѣняющійся позднѣе ростомъ послѣднихъ къ корнямъ *n. facialis*, указываетъ намъ лишь на то, что *R. opht. major* первично являлась нервомъ тройничной группы и лишь вторично перемѣстилась на сегментъ лицевого нерва при концентраціи на послѣднемъ воспріятія раздраженій слизевыхъ каналовъ. Видѣтъ же въ волокнахъ *R. opht. major*, направляющихся къ корнямъ *N. trigeminus*, гомологи *R. opht. minor* совершенно неправильно, такъ какъ *R. opht. minor ab origine* не выражаетъ функціи специальной чувствительности слизевыхъ каналовъ и лишь вторич-

нымъ образомъ вмѣстѣ съ *R. opht. prof.* приобретаетъ ихъ у *Holostei*.

На сегментальное положеніе *G. r. opht. major*, помимо его переходнаго положенія между тройничнымъ и лицевымъ нервами, указываетъ еще и интересный анастомозъ глазничнаго ганглія съ *N. abducens* у тѣхъ формъ, у которыхъ развиваются корни послѣдняго подъ тройничнымъ нервомъ. Эти корни мнѣ удалось наблюдать изъ рептилій у *Tropidonotus* и *Eutaenia*, изъ птицъ у *Corvus frugilegus* и *Gallus* и изъ водныхъ позвоночныхъ у *Amia* и *Petro-myzon*.

Въ наиболѣе полной степени анастомозъ *N. abducens* съ глазничнымъ гангліемъ мнѣ удалось найти у *Tropidonotus* и *Eutaenia*. У этихъ двухъ формъ анастомозъ закладывается чрезвычайно рано въ онтогенезѣ и у первой приводитъ въ концѣ концовъ къ сліянію *N. abducens* съ глазничнымъ гангліемъ. У *Eutaenia* анастомозъ выраженъ въ онтогенезѣ еще яснѣе, нежели у ужа, но къ сліянію *N. abducens* съ глазничнымъ гангліемъ не приводитъ. У другихъ формъ съ корешкомъ *N. abducens*, сохранившимся подъ группой тройничнаго нерва, анастомозъ *N. abducens* съ глазничнымъ гангліемъ выраженъ менѣе ясно, частью благодаря общему смѣщенію отдѣльныхъ элементовъ и налеганію гангліевъ тройничной группы и лицевого ганглія другъ на друга, благодаря чему у *Amia* и *Ammocoetes* совершенно невозможно сколько-нибудь безпристрастно говорить объ анастомахъ *N. abducens* съ глазничнымъ гангліемъ, частью же благодаря ранней редукціи корешковъ *N. abducens*, какъ у грача или курицы.

Благодаря наглядности картины у рептилій я считаю возможнымъ связать гангліи *R. opht. major* съ первой группой ядеръ *N. abducens* въ сегментальное кольцо. Въ *G. r. opht. major* мы имѣемъ, мнѣ кажется, какъ разъ гипотетическаго представителя тройничнаго нерва Нила (Neal, 1898), соответствующаго первой группѣ ядеръ *N. abducens*, описанной ранѣе у миноги Альборномъ (Ahlbom, 1889).

Говоря о гангліѣ *R. opht. major*, намъ приходится остановиться и на *G. r. buccalis*. Исторія развитія этой вѣтви, изученная мною у *Holostei*, показываетъ съ полной несомнѣнностью, что въ ней мы имѣемъ подотдѣль *G. r. opht. major*, спаянный у наземныхъ съ челюстнымъ гангліемъ. Является ли *G. r. buccalis* лишь мономернымъ

представителемъ *G. r. opt. major* или же въ его образованіи участвуютъ и передніе отдѣлы глазничнаго сплетенія—сказать нельзя, да это для насъ не имѣетъ большого значенія, такъ какъ суть вопроса лежитъ лишь въ отсутствіи самостоятельнаго сегментальнаго значенія этой вѣтви. Процессъ ея постепеннаго выдѣленія изъ *R. maxillaris* и *mandibularis* весьма наглядно уже описанный Платтъ (1894), Herrick (1889) и т. д. наблюдается совершенно отчетливо и на приложенныхъ рисункахъ.

G. maxillo-mandibularis.

Въ *G. maxillo-mandibularis* мы имѣемъ эпибранхіальный отдѣлъ тройничной группы. Представляетъ ли этотъ гангліи одинъ метамеръ эпибранхіальнаго ряда или же нѣсколько—рѣшить опредѣленно нельзя. Въ подраздѣленіи ганглія на два отдѣла, соответствующихъ *R. mandibularis* и *R. maxillaris*, мы имѣемъ какъ бы намекъ на двойственное происхожденіе ганглія. Но вмѣстѣ съ тѣмъ весьма возможно, что подраздѣленіе ганглія выражаетъ лишь функциональное значеніе двухъ вѣтвей его.

Въ литературѣ мнѣнія относительно морфологическаго значенія ганглія *G. maxillo-mandibularis* расходятся весьма значительно и въ то время, какъ Купферъ, Джонстонъ и Лоци принимаютъ его эпибранхіальное значеніе, Фанъ Вай, Гофманъ, Платтъ, Ниль, Фририпъ, Кольцовъ и такъ далѣе относятъ его къ дорзальнымъ ядрамъ. Значительное вліяніе на мнѣніе изслѣдователей относительно морфологии челюстнаго ганглія оказывали отношенія его вѣтвей къ головнымъ полостямъ и ротовому отверстию. Тождество отношенія этихъ вѣтвей къ головнымъ полостямъ селяхій съ отношеніями остальныхъ эпибранхіальныхъ нервовъ къ соответствующимъ висцеральнымъ мѣшкамъ и вытекающее отсюда противорѣчіе съ признаніемъ гомологіи головныхъ полостей съ сомитами заставляли сторонниковъ этого воззрѣнія выдѣлать челюстной гангліи въ качествѣ дорзальнаго ганглія серіально не гомологичнаго съ эпибранхіальными гангліями. Вмѣстѣ съ тѣмъ такое же, если не большее вліяніе оказывали и отношенія *R. maxillaris* и *R. mandibularis* къ верхней и нижней челюсти и ротовому отверстию, тождественные съ отношеніями *R. posttrematici* къ висцеральнымъ дужкамъ. Тождество въ данномъ случаѣ еще усиливалось и тѣмъ, что *R. maxillaris* является снабженной волокнами общей и специальной соматической чувствитель-

ности, чего никогда не наблюдается въ *R. pretrematici*. Толкованіе же *R. maxillaris* какъ *R. pretrematicus* невольно распространяло и на верхнюю челюсть взглядъ, какъ на отдѣльную висцеральную дужку, что противорѣчило установившимся со времени Гегенбаура воззрѣніямъ на отношенія верхней и нижней челюсти другъ къ другу. Такимъ образомъ взгляды изслѣдователей на головные полости и на челюстной аппаратъ отражались на анализѣ челюстного ганглія.

По характеру развитія челюстной гангліи, какъ я уже имѣлъ случай указывать въ своей предыдущей работѣ по морфологіи головныхъ нервовъ птицъ, является несомнѣнно типичнымъ эпибранхіальнымъ гангліемъ, такъ какъ въ его образованіи принимаетъ участіе эпибранхіальная плакода. Является ли послѣдняя моно- или полимерной рѣшить очень трудно. Въ пользу ея полимерности и слѣдовательно значенія *G. maxillare* не въ качествѣ подотдѣла единого съ *G. mandibulare* эпибранхіального ганглія, а какъ отдѣльнаго подлежащаго эпибранхіального ганглія, помимо указаній Купфера на множественность эпибранхіальной плакоды челюстного ганглія у млекопитающихъ говоритъ и существованіе въ *R. maxillaris* волоконъ соматической чувствительности, отсутствующихъ совершенно въ *R. pretrematici*. Кромѣ этого въ пользу того же мнѣнія можно привести и отношенія *R. maxillaris* къ преспиракулярной жабрѣ у амфибій, описанныя мною ранѣе.

Для насъ большого значенія этотъ вопросъ въ настоящее время не представляетъ, такъ какъ въ эпибранхіальныхъ гангліяхъ мы имѣемъ рядъ параллельный съ описаннымъ выше дорзальнымъ и разница воззрѣній относится въ данномъ случаѣ лишь къ указанію соответствующихъ эпибранхіальныхъ гангліевъ не только къ сегменту *R. opht. major*, но и къ сегменту *R. opht. minor* и такъ далѣе.

Сегментальная связь *G. maxillo - mandibulare* съ *G. r. opht. major* и быть можетъ еще и съ гангліемъ *R. opht. minor* выражена совершенно отчетливо у водныхъ позвоночныхъ, у которыхъ обособленіе порціи челюстного ганглія, піробрѣтающей функціи спеціальной соматической чувствительности, всегда идетъ одновременно съ выдѣленіемъ изъ тройничной группы *G. r. opht. major*. Эта порція переносится вмѣстѣ съ *G. r. opht. major* на сегментъ *N. facialis* ввидѣ вентрального отдѣла послѣднаго подъ названіемъ ганглія *R. buccalis*.

Мы можем поэтому видѣть въ челюстномъ ганглии эпибранхиальный компонентъ, соответствующій заднему дорзальному ганглию тройничной группы и неопредѣленному количеству переднихъ.

Моторныя ядра.

Моторныя ядра сегментовъ пояса тройничной группы уже были въ общихъ чертахъ указаны выше при описаніи дорзальныхъ компонентовъ. Въ настоящее время я лишь бѣгло укажу на нѣкоторыя явленія, которыя выше не могли быть указаны.

Nervus oculomotorius.

Ядра *N. oculomotorius*, насколько можно судить по отношеніямъ этого нерва къ дорзальнымъ компонентамъ, являются полимернаго происхожденія. Такъ мы встрѣчаемъ у весьма широкаго цикла формъ анастомозъ этого нерва съ *N. thalamicus*, сопровождающийся образованіемъ наиболѣе широко распространеннаго у позвоночныхъ *G. ciliare*, названнаго мною вторымъ. Далѣе мы имѣемъ у всѣхъ почти рептилій, у *Holostei*, селяхій, непосредственный анастомозъ *N. oculomotorius* съ *G. r. oph. profundi*, сопровождающийся образованіемъ перваго *Ganglion ciliare*. Наконецъ въ нѣкоторыхъ рѣдкихъ случаяхъ мы имѣемъ особый ганглиозный узелъ на *N. oculomotorius*, описанный *R. Gast'омъ* (1909) подъ названіемъ *G. n. ocul. proximale* и встрѣченный мною у *Eutaenia* (рис. 3 въ текстѣ).

Первые два анастомоза, какъ я уже выше указывалъ, позволяютъ намъ принять происхожденіе ядеръ *N. oculomotorius* за счетъ моторныхъ ядеръ сегмента *N. thalamicus* (пинеального сегмента) и *R. oph. prof.* Третій же ганглиозный узелокъ мы можемъ лишь уяснить себѣ на основаніи одного явленія въ корняхъ *N. oculom.* весьма рѣдко встрѣчающагося у позвоночныхъ. Именно съ одной стороны у зародышей *Amia* и у *Ammonoetes* мнѣ удалось встрѣтить существованіе дополнительнаго корешка *N. oculom.* топографически соответствующаго по положенію ядрамъ *N. trochleares*. У *Ammonoetes* Кольцовымъ этотъ корешокъ и описанъ подъ названіемъ *N. oculomotorius*. Съ другой стороны у *Sterna*, а также и у *Eutaenia* и *Tropidonotus* ядра *N. oculomotorius* весьма тѣсно связаны съ ядрами *N. trochlearis* и задній отдѣлъ первыхъ какъ бы отходить отъ ядеръ послѣдняго. Мнѣ кажется, что въ этихъ случаяхъ мы встрѣчаемъ сохраненіе въ ядрахъ *N. trochlearis* вентрального отхо-

жденія волоконъ, нормального для всѣхъ моторныхъ нервовъ. Съ этими волокнами ядеръ *N. trochlearis* мы и должны соединить непостоянный *G. proximale* селяхий, описанный *R. Gast*омъ и дополнительный ганглиозный клубочекъ на *N. oculomot.* у *Eutaenia*, тѣмъ болѣе, что у послѣдней мы встрѣчаемъ намеки на анастомозъ этого клубочка съ *N. trochlearis*. Такимъ образомъ мы можемъ сказать, что ядра *n. oculomotorius* захватываютъ отъ двухъ до трехъ сегментовъ и соотвѣтствуютъ переднимъ двумъ тремъ дорзальнымъ ядрамъ тройничнаго нерва.

N. trochlearis.

Первымъ указалъ на значеніе *N. trochlearis* въ качествѣ видоизмѣненнаго вентрального нерва Фанъ-Вай, который и отвесъ его къ сегменту второго сомита селяхий, иначе говоря, ко второму сегменту тройничнаго нерва. Позднѣйшіе изслѣдователи, за исключеніемъ Рабля и Фрорипа, отрицавшихъ вообще сегментацию предслуховой области, Гофмана, Дорна, Купфера и Сьверцова, видѣвшихъ въ *N. trochlearis* измѣненный дорзальный или даже эпибранхиальный нервъ, приняли точку зрѣнія Фанъ-Вайя и въ послѣднее время мы ее встрѣчаемъ въ качествѣ преобладающаго воззрѣнія.

Въ своей послѣдней работѣ Дорнъ (*Dohn*, 1908) дѣлаетъ весьма интересное дополненіе къ точкѣ зрѣнія Фанъ-Вайя на *N. trochlearis*. Авторъ видитъ въ *R. opt. minor* первичный дорзальный нервъ соотвѣтствовавшій *N. trochlearis* и замѣщенный позднѣе въ филогенезѣ вторичнымъ образомъ моторными волокнами *N. trochlearis*. *R. opt. minor* является по его мнѣнію первичнымъ сегментальнымъ дорзальнымъ нервомъ, соотвѣтствующимъ вентральнымъ ядрамъ *N. trochlearis*. Приблизительно эту же мысль мнѣ пришлось отстаивать въ своей работѣ по морфологіи периферической нервной системы у птицъ.

У рептилій въ отношеніяхъ *R. opt. minor* къ *N. trochlearis* мы имѣемъ весьма наглядное подтвержденіе взглядовъ Дорна. *R. opt. minor* анастомозируетъ у нихъ съ *N. trochlearis*, хотя въ своихъ топографическихъ отношеніяхъ съ *N. trochlearis* она приблизительно тождественна съ остальными вѣтвями глазничнаго сплетенія, въ особенноти же съ *R. opt. major*. У *Ganoidei*, *Holostei* и *Teleostei* мы встрѣчаемся опять таки съ тѣми же характерными явленіями анастомоза *N. trochlearis* исключительно лишь съ *R. opt. minor*. Все

это позволяет нам видѣть въ этой послѣдней морфологическую единицу, связанную съ *N. trochlearis* какими либо опредѣленными отношеніями. Этими отношеніями при полномъ отсутствіи функциональныхъ зависимостей можетъ быть лишь сегментальная связь этихъ нервовъ. Поэтому я считаю правильнымъ отнести вмѣстѣ съ Дорномъ *N. trochlearis* къ сегменту *R. opht. minor*.

Первая группа корешковъ *N. abducens*.

Значеніе *N. abducens* въ качествѣ сплетенія моторныхъ нервовъ впервые было выдвинуто Ниломъ (Neal, 1898). На эту мысль натолкнуло автора отношеніе корешковъ *N. abducens* къ энцефаломерамъ. Придавая сегментальное значеніе энцефаломерамъ четвертаго желудочка, Ниль поневолѣ распространяетъ этотъ критерій на толкованіе моторныхъ корешковъ. Находя, что корешки *N. abducens* у миноги расположены впереди энцефаломера *N. facialis*, онъ принимаетъ ихъ несоотвѣтствіе послѣднему, а такъ какъ корешки *N. abducens* у селяхій закладываются по его наблюденіямъ только на энцефаломерахъ, соотвѣствующихъ сегментамъ *N. glossopharyngeus* и *N. vagus*, то Ниль и высказывается во-первыхъ за то, что у селяхій существуетъ два метамерныхъ корешка *N. abducens*, и во-вторыхъ, что впереди этихъ корешковъ должны были существовать нѣкогда еще два корешка: одинъ сохранившійся и нынѣ у миноги на сегментѣ, расположенномъ непосредственно впереди *N. facialis*, и другой, встрѣчающійся быть можетъ иногда и у селяхій на сегментѣ *N. facialis*. Такимъ образомъ всего по его мнѣнію должны были существовать четыре корешка *N. abducens*. Первый изъ этихъ корешковъ Ниль въ концѣ концовъ относитъ къ промежуточному сегменту между *N. facialis* и *N. trigeminus*, съ послѣднимъ по его мнѣнію сливаются ганглиозные элементы этого сегмента.

Съ тѣмъ значеніемъ, которое придаетъ Ниль энцефаломерамъ, какъ сегментальнымъ признакамъ, я не могу вполнѣ согласиться, но то, что корешки *N. abducens* не гомологичны у различныхъ позвоночныхъ и расположены на различныхъ сегментахъ, не представляетъ, мнѣ кажется, никакихъ сомнѣній.

Въ данномъ случаѣ у рептилій мы встрѣчаемъ корешки *N. abducens* иногда, напримѣръ у *Tropidonotus*, *Eutaenia*, подъ корнями тройничнаго нерва, тогда какъ въ другихъ случаяхъ, напримѣръ у

Emys, *Lacerta*, мы ихъ встрѣчаемъ лишь подъ корнями *N. facialis*. Такимъ образомъ въ полимеріи корней *N. abducens* не можетъ быть сомнѣній. Совершенно другое дѣло толкованіе полимеріи корней *N. abducens* по ихъ отношеніямъ къ энцефаломерамъ. Эти послѣдніе выражены отчетливо только въ четвертомъ желудочкѣ, и самъ Ниль предохраняетъ отъ ихъ гомологизаціи съ сегментальными вздутіями спинного мозга, представляющими по его мнѣнію лишь продуктъ механическаго давленія сомитовъ. Но если въ наиболѣе полно сегментированномъ отдѣлѣ тѣла позвоночнаго энцефаломера представляютъ лишь результатъ механическаго давленія или даже вовсе отсутствуютъ, то спрашивается, какая у насъ гарантія, что въ четвертомъ желудочкѣ онѣ являются первичными сегментальными признаками, и Ниль самъ колеблетъ ихъ значеніе, когда, изслѣдуя энцефаломеры переднихъ отдѣловъ мозга, а также и два первыхъ энцефаломера четвертаго желудочка, онъ соединяетъ ихъ по нѣскольку, указывая на существованіе здѣсь процессовъ подраздѣленія первичныхъ энцефаломеровъ. Такъ какъ подотдѣлы этихъ комплексныхъ энцефаломеровъ носятъ всѣ признаки типичныхъ энцефаломеровъ данной области, то указаніе Нила имѣетъ почву только въ отсутствіи согласованія числа энцефаломеровъ съ сомитами. Большее количество первыхъ заставило Лоци и Гилла совершенно пренебречь сомитами, какъ сегментальными признаками, Нила же заставляетъ уменьшить его произвольными соображеніями относительно процессовъ вторичнаго подраздѣленія первичныхъ энцефаломеровъ. Не погружаясь въ голкованіе правильности или неправильности мнѣній Нила, мы должны признать, что нельзя опираться на признакъ свободный отъ механическихъ вліяній въ предѣлахъ лишь четырехъ-пяти сегментовъ, совпадающихъ какъ разъ съ отдѣломъ головы, гдѣ сегментація другихъ признаковъ исчезаетъ.

Корешки *N. abducens* подъ корнями *N. trigeminus* мнѣ пришлось встрѣтить у рептилій, именно у *Tropidonotus* и *Eutaenia*, у птицъ, у *Cornus frugilegus* и *Gallus* (у послѣдней въ качествѣ рѣдкаго исключенія), у млекопитающихъ, у свиньи въ весьма рудиментарномъ видѣ, у *Amphibia urodela*, у *Triton cristatus*, довольно хорошо сохранившимися, у *Ganoidei*, у *Amia*, и у *Cyclostomata*, у *Petromyzon*, у которой они уже и ранѣе были указаны Альборномъ, Гатчекомъ и Ниломъ.

У рептилій образованіе первыхъ корешковъ *N. abducens* подъ корнями *N. trigeminus* сопровождается обычно образованіемъ ана-

стомоза между *N. abducens* и глазничнымъ ганглиемъ. Этотъ анастомозъ у *Tropidonotus* приводитъ къ слиянію во взросломъ состояніи *N. abducens* съ глазничнымъ ганглиемъ; у *Eutaenia* же сохраняется лишь видѣ связи этихъ нервовъ при посредствѣ промежуточного стволика. Что касается самихъ переднихъ корешковъ *N. abducens*, то у рептилій они всегда весьма незначительны, у *Eutaenia* нѣсколько сильнѣе выражены, нежели у *Tropidonotus*. Сохраняются они лишь въ теченіи онтогенеза и исчезаютъ на довольно позднихъ стадіяхъ. Ихъ характерной особенностью у этихъ двухъ формъ является ихъ удаленіе отъ постоянныхъ корней *N. abducens*. Они вынесены у рептилій далеко впередъ и расположены подъ тройничнымъ нервомъ на вершинѣ дуги, описываемой стволомъ *N. abducens* вдоль дна четвертаго желудочка. У птицъ передніе корешки *N. abducens* являются всегда непосредственнымъ продолженіемъ впередъ ряда основныхъ корешковъ *N. abducens*, что даже заставило меня одно время сомнѣваться въ ихъ гомологіи съ передними корешками *N. abducens*. У птицъ, какъ и у рептилій эти корешки всегда исчезаютъ въ теченіи онтогенеза.

У *Triton* (см. рис. XXXIV) корешки *N. abducens* подъ корнями тройничнаго нерва закладываются первыми и за ними непосредственно сзади появляются корешки этого нерва подъ корнями *N. facialis*. Позднѣе, какъ мы это увидимъ ниже, эти корешки исчезаютъ и *N. abducens* передвигается на сегментъ *N. glossopharyngeus* и даже *N. vagus*. У *Amia* характеръ развитія переднихъ корешковъ *N. abducens* приближается къ тому, что мы видимъ у рептилій.

Анастомозъ *N. abducens* съ глазничнымъ ганглиемъ, наблюдаемый у рептилій, у остальныхъ позвоночныхъ не удастся прослѣдить, частью, благодаря гистологическимъ условіямъ окружающихъ тканей, частью благодаря незначительности самихъ корешковъ, и съ полной опредѣленностью повидимому можно говорить лишь про его существованіе у однихъ рептилій. Но, такъ какъ у послѣднихъ онъ строго сопровождаетъ образованіе первой группы корешковъ *N. abducens* и встрѣчается лишь у *Tropidonotus* и у *Eutaenia*, то я считаю себя въ правѣ выдѣлить первую группу корешковъ *N. abducens* какъ моторные корешки, соотвѣтствующіе заднему сегменту *N. trigeminus*, т.-е. сегменту *R. opt. major*.

Въ предыдущихъ строкахъ мы разсмотрѣли морфологию составныхъ элементовъ тройничнаго нерва. Мы видимъ, что въ качествѣ наиболѣе наглядно выраженныхъ морфологическихъ единицъ мы встрѣчаемъ здѣсь членовъ ряда дорзальныхъ ганглиевъ. Моторныя ядра и эпибранхіальные ганглии гораздо менѣе ясно выражены и, частью, благодаря различнымъ измѣненіямъ общей формы центральной нервной системы, частью, благодаря редукціи переднихъ элементовъ, могутъ служить намъ здѣсь лишь пособниками при анализѣ сегментации дорзальныхъ ганглиевъ. На этихъ послѣднихъ я сейчасъ и остановлюсь подробнѣе.

Изъ предыдущаго мы видимъ, что глазничныя вѣтви у позвоночныхъ группируются въ два основныхъ сплетенія, выражающія преобладаніе въ функціяхъ этихъ ядеръ общей или специальной соматической чувствительности. Развиты слизевые каналы, существуетъ значительное сплетеніе *R. opt. superf.*, отсутствуютъ слизевые каналы, развита *R. opt. profundus*. Между крайними формами въ этихъ двухъ направленіяхъ, какъ многа или *Teleostei*, сохраняющіе лишь первую вѣтвь глазничнаго сплетенія, или птицы и млекопитающіе, сохраняющіе лишь одну *R. opt. prof.*, мы встрѣчаемъ цѣлый рядъ представителей, занимающихъ переходныя положенія. Такъ у амфибій и дипноей мы встрѣчаемъ равномерное распределеніе трехъ ганглиевъ глазничнаго сплетенія между *R. opt. superf.* и *R. opt. prof.* съ преобладаніемъ у первыхъ *R. opt. prof.*, ганглий которой образованы за счетъ двухъ элементовъ общаго глазничнаго сплетенія. У селяхій мы встрѣчаемъ тоже обѣ вѣтви, какъ равноправныя величины, хотя *G. r. opt. superf.* и преобладаетъ надъ *G. r. opt. profundi*; у *Ganoidei* мы видимъ усиленіе *R. opt. superf.* и всѣ три элемента, включая ганглии *R. opt. prof.*, отходятъ къ ней. У рептилій мы наоборотъ встрѣчаемъ переходъ къ усиленію *R. opt. prof.* и лишь незначительная часть ганглиевъ *R. opt. major* и *minor* отвлечена въ сторону образования *R. opt. superf.* Наконецъ у тѣхъ же водныхъ, въ связи съ усиленіемъ чувствительности ротового аппарата, мы встрѣчаемъ постепенное передвиженіе функцій глазничнаго сплетенія въ эту сторону и переходъ его ствола изъ глазничнаго, проходящаго надъ зрительнымъ нервомъ, въ челюстную, связанный съ *R. maxillaris*, и иннервирующаго околоротовыя части и *Velum*. Въ этихъ преобразованіяхъ функцій *R. opt. prof.* у *Siluroidea* и *Cyclostomata*, сопровождающихся еще

и связью у миноги задней вѣточки *G. r. oph. profundі* съ вѣточкой *G. r. oph. superficialis*, соответствующей по указаніямъ Купфера *R. buccalis* другихъ позвоночныхъ, мы имѣемъ несомнѣнное указаніе на ходъ постепенныхъ измѣненій функцій въ глазничномъ сплетеніи, приведшихъ къ образованію волоконъ, иннервирующихъ челюстной аппаратъ и выразившійся у водныхъ позвоночныхъ въ выдѣленіи *G. r. buccalis*.

Во всѣхъ этихъ случаяхъ, опираясь на топографическія отношенія отдѣльныхъ ганглиевъ, мы можемъ съ полной точностью провести гомологіи и указать на сущность функціональных преобразований, претерпѣваемыхъ ядрами. Насколько можно судить, у всѣхъ позвоночныхъ въ тройничномъ нервѣ участвуетъ одно и то же число дорзальныхъ ганглиевъ, сливающихся въ различные функціональные элементы. Но общій глазничный гангліи тройничнаго нерва въ отдѣльныхъ случаяхъ оказывается составленнымъ изъ различныхъ элементовъ и пользоваться его положеніемъ или формой, какъ критеріемъ сегментации, совершенно нельзя. Выводы Фанъ-Вайя и его школы, опирающіеся на внѣшнее морфологическое сходство формы этого ганглія съ челюстнымъ, совершенно невѣрны, и серіальную гомологію его не только съ этимъ послѣднимъ, но даже и съ какими-либо другими дѣйствительно дорзальными гангліями можно провести лишь разбирая его на составные элементы.

Вмѣстѣ съ тѣмъ, анализируя послѣдніе, мы видимъ поразительное постоянство состава глазничнаго сплетенія, вызывающее на свѣтъ такія явленія, какъ тѣ, которыя мы наблюдаемъ съ одной стороны у рептилій, съ другой стороны у селяхій и водныхъ позвоночныхъ. Только существованіемъ единства структурнаго плана тройничнаго нерва за счетъ описанныхъ нами выше элементовъ мы можемъ объяснить тѣ высоко своеобразныя и сложныя картины, которыя мы наблюдаемъ въ глазничномъ сплетеніи. Мы можемъ сказать благодаря этому, что тройничная группа у позвоночныхъ является весьма постоянной по сегментальному составу и всѣ ея преобразования вплоть до переноса корней *R. oph. major* на сегментъ *N. facialis* являются лишь рядомъ измѣненій функціональнаго значенія однихъ и тѣхъ же четырехъ сегментовъ. Если какія либо гетерометамерныя явленія здѣсь и наблюдаются, то они могутъ выразиться лишь въ явленіяхъ общихъ измѣненій сегментальнаго положенія всего пояса тройничнаго нерва въ его цѣломъ. Но ближе

положеніе пояса тройничнаго нерва къ переднему концу головы, съ которымъ онъ, по мнѣнію Платъ, Кольцова и т. д., передней гранью даже совпадаетъ, или же отъ котораго отстоитъ лишь на одинъ (Ниль, Фанъ-Вай, Гофманъ) и въ крайнемъ случаѣ на два-три (Лоци, Джонстонъ, Бѣлоголовый) сегмента, позволяютъ намъ весьма скептически отнестись къ существованію здѣсь незамѣтныхъ сдвиговъ пояса высоко специализированныхъ признаковъ этихъ четырехъ сегментовъ. Что можетъ пройти незамѣтно въ предѣлахъ большого количества сегментовъ, не можетъ ускользнуть отъ изслѣдованія въ предѣлахъ немногихъ сегментовъ. Мы можемъ поэтому съ полнымъ основаніемъ принять сегментальное положеніе задней границы тройничнаго пояса, т.-е. принять сегментъ *G. r. opt. major*, *G. maxillo-mandibularis*. и ядереъ перваго корешка *N. abducens* за полную постоянную базу и опредѣлять гомологію задняго сегмента головы у различныхъ позвоночныхъ на основаніи ихъ отношеній къ этому сѣченію.

Г Л А В А III.

Сегменты слуховой области, какъ промежуточная цѣпь между тройничной и затылочной областью.

Участокъ головы между тройничнымъ и блуждающимъ нервомъ является наиболѣе труднымъ по изслѣдованію сегментации. Только у селяхій (Фанъ Вай 1882, Гофманъ 1889, Платъ 1892, Ниль 1898) и миногъ (Кольцовъ 1901) были точно установлены въ этой области сомиты. У высшихъ позвоночныхъ мы встрѣчаемъ лишь неопредѣленные признаки сегментации, поддающіеся опредѣленію лишь въ весьма условной степени. Такъ мы имѣемъ указанія Кіаруджи (1889) на существованіе у птицъ впереди отъ перваго затылочнаго сомита ряда неопредѣленныхъ сегментовъ мезодермы. Эти указанія были подтверждены позднѣе Гороновичемъ и Platt и пополнены указаніями Платъ на существованіе у *Necturus* весьма слабо выраженныхъ сегментовъ въ слуховой области. Всѣ эти изслѣдованія, не считая еще замѣтокъ Фанъ Вайя и Гофмана объ сомитахъ птицъ и рептилій, имѣли въ результатѣ лишь прочное установленіе возрѣнія на существованіе прогрессивной редукціи сегментовъ слуховой области у высшихъ позвоночныхъ, распространяющейся постепенно и на передніе сегменты затылочной области.

На основаніи изученія сомитовъ слуховой области у селяхій Фанъ Вай построилъ у нихъ слѣдующую схему соотношенія сегментальныхъ признаковъ.

	Дорзальные нервы.	Вентральн. мотор. нервы.	Сомиты.
Первый сегментъ	<i>N. facialis</i>	<i>N. abducens</i>	третій
Второй сегментъ	<i>N. facialis</i>	нѣтъ	четвертый
Третій сегментъ	<i>N. glossopharyngeus</i>	нѣтъ	пятый
Четвертый сегментъ	<i>N. vagus</i>	нѣтъ	шестой

Схема Фанъ Вайя была принята значительнымъ количествомъ изслѣдователей метамеріи головы селяхій. Оставляя въ сторонѣ авторовъ, отрицавшихъ метамерию преокципитальной части головы (Рабль, Фрорипъ) или высказывавшихся за полимерность сегментовъ (Фанъ Вай, Дорнъ и Килианъ), мы можемъ указать лишь Нила и Сѣверцова, возвращающихся къ мономериі *N. facialis*, въ сказанной ранѣ Бальфуromъ. Какъ я уже указывалъ, въ изслѣдованіи Нила поворотъ возрѣній автора въ сторону мономериі *N. facialis* опирается на его взглядъ на отношенія между головными гангліями и энцефаломерами.

Въ пользу мономериі *N. facialis* высказались почти всѣ изслѣдователи другихъ группъ позвоночныхъ. Такъ Купферъ и Кольцовъ, изслѣдовавшіе сегментацію головы многи, принимаютъ ее на основаніи существованія у этого перва лишь одной эпибранхіальной плакody, къ чему послѣдній присоединяетъ еще и критеріей интерсомитального положенія *N. facialis* между третьимъ и четвертымъ сомитами. Въ пользу мономерности *N. facialis* высказываются также Гёте, Джонстонъ, Фрорипъ, Гатчекъ и такъ далѣе. За отсутствіемъ у большинства позвоночныхъ наглядныхъ признаковъ сегментаціи слуховой области ввидѣ ряда сомитовъ, передъ изслѣдователями всталъ вопросъ относительно критерія изслѣдованія сегментаціи этого отдѣла у высшихъ позвоночныхъ. Энцефаломеры Циммермана, Лоци и Гилла казались въ этомъ отношеніи недостаточно убѣдительными, такъ же, какъ и бранхіомеры, такъ какъ теорія вѣдренія затылочныхъ сегментовъ въ слуховую область опиралась лишь на редукцію переднихъ сомитовъ и моторныхъ корешковъ затылочной области. Какъ признаки параллельныхъ рядовъ, эти критеріи казались поэтому недостаточными и частью (энцефаломеры) сомнительными.

Изслѣдуя развитіе периферическихъ нервовъ у курицы, мнѣ удалось натолкнуться на раннихъ стадіяхъ развитія *N. abducens* на весьма интересное явленіе закладки сплошного ряда моторныхъ корешковъ между *N. abducens* и *N. hypoglossus*¹⁾. Хотя эти моторные корешки и оказались весьма сильно редуцированными и въ значительной степени утратившими свои сегментальныя индивидуальности, тѣмъ не менѣе сравненіемъ ихъ у различныхъ экзем-

1) Эти корешки были немного спустя въ томъ же 1908 году описаны Времеромъ, какъ явленіе аномаліи у зародышей человѣка.

плярювъ оказалось возможнымъ установить известную правильность ихъ образованія и выдѣлить при ихъ помощи три сегмента. Проматривая исторію развитія *N. abducens* у другихъ птицъ, а позднѣе и у другихъ классовъ позвоночныхъ, мнѣ пришлось убѣдиться, что эти корешки вполнѣ постоянны у позвоночныхъ, какъ по своему количеству, такъ и по характеру своей группировки, различаясь лишь преобладаніемъ въ однихъ случаяхъ функцій *N. abducens*, въ другихъ *N. hypoglossus*. Только у единичныхъ группъ позвоночныхъ, гдѣ приходится встрѣчаться съ большими трудностями изслѣдованія на почвѣ гистологическихъ особенностей тканей зародышей и частью незначительныхъ размѣровъ послѣднихъ, мнѣ не удалось встрѣтить эти корешки. Къ этимъ формамъ относятся миноги, частью костистыя рыбы и ганоиды. У остальныхъ позвоночныхъ остатки этихъ корешковъ встрѣчаются всегда на раннихъ стадіяхъ развитія *N. abducens*.

Моторные нервы слуховой области.

Въ цѣляхъ удобства послѣдующаго изложенія я начну описаніе этихъ корешковъ съ рептилій и именно съ *Emys lutaria*, у которой они развиты въ удивительно наглядной формѣ.

Emys lutaria.

Первоначально корешки *N. abducens* закладываются у *Emys* подѣ *N. facialis* и между корешками *N. abducens* и *N. hypoglossus* замѣчается большой перерывъ, въ которомъ не удается пока установить признаковъ моторныхъ корешковъ. На рисункахъ XI, XII и 21 мы имѣемъ реконструкціи периферическихъ нервовъ этой области у зародышей съ *F. P.* 2 мм., при чемъ рисунокъ 21¹⁾ даетъ намъ реконструкцію при большемъ увеличеніи противоположной стороны того же зародыша, что и изображенный на рис. XI. Интересной особенностью въ строеніи корешковъ *N. abducens* у этихъ зародышей является существованіе двухъ стволонъ коллекторовъ. Одинъ изъ этихъ стволонъ направленъ нормально для *N. abducens* впередъ, другой наоборотъ назадъ. Въ послѣднемъ мы имѣемъ какъ бы остатокъ функціи сплетенія *N. hypoglossus*. Оба стволика у зародышей съ *F. P.* 2 мм. оканчиваются слѣпо въ мезенхимѣ.

Строеніе отдѣльныхъ корешковъ *N. abducens* на этой стадіи большого интереса не представляетъ, мы встрѣчаемъ лишь рядъ

отдѣльныхъ коротенькихъ корешковъ, сливающихся въ стволы коллекторы. Поздѣе постепенно появляются все новые и новые корешки позади существующихъ у зародышей съ *F. P.* 2 мм. и у экземпляровъ съ размѣромъ *F. P.* 2, 2 мм.—2, 4 мм. мы встрѣчаемъ моторные корешки уже на всемъ протяженіи между *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*. Но и у зародыша съ *F. P.* 2,2 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на рисункѣ XIII, сохраняются оба ствола коллектора. Передній стволъ коллекторъ превращается въ это время въ типичный *N. abducens*, вступая въ связь съ зачаткомъ *M. rectus externus*. Остановлюсь здѣсь бѣгло на указаніяхъ Филатова объ образованіи *N. abducens* по направленію отъ *M. g. externus* къ центральной нервной системѣ. Авторъ совершенно очевидно принялъ за стадіи развитія *N. abducens* стадіи передвиженія впередъ зачатка этой мышцы. Характерная булавообразная форма зачатка съ утолщеннымъ концомъ, направленнымъ впередъ и съ тянущимся назадъ утончающимся хвостомъ ввела Филатова въ заблужденіе и рядъ мускульныхъ клѣтокъ, отстающихъ отъ ядра зачатка мышцы, онъ принимаетъ за первыя стадіи развитія *N. abducens*. Это толкованіе послѣднихъ является безусловно неточнымъ, такъ какъ *N. abducens* развивается у *Emys* вполне идентично съ тѣмъ, что приходится наблюдать и у другихъ позвоночныхъ, т.-е. центрифугально.

Признаки отчетливой сегментаціи промежуточныхъ корешковъ *N. abducens* появляются уже у зародышей съ *F. P.* 2,5 мм. Такъ у зародыша съ *F. P.* 2,5 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на рисункахъ XIV и 22, мы встрѣчаемъ отчетливое раздѣленіе корешковъ на двѣ сегментальныя группы, изъ которыхъ первая лежитъ подъ корнями *N. facialis* и вторая подъ корнями *N. glossopharyngeus*. Къ этимъ двумъ группамъ корешковъ, соответствующимъ корешкамъ предъидущаго зародыша, присоединяется еще и третья, расположенная нѣсколько впереди *N. vagus* и соответствующая моторному корешку второго заушного сомита, носившему у предыдущихъ зародышей признаки корешка *N. hypoglossus*. При посредствѣ корешка второго сомита затылочной области задній стволъ коллекторъ *N. abducens* вступаетъ въ связь съ общимъ стволомъ сплетенія *N. hypoglossus* и вмѣсто двухъ сплетеній этихъ нервовъ мы видимъ лишь одно непрерывное сплетеніе, тянущееся отъ *N. facialis* до корешка седьмого заушного сомита съ двумя стволами коллекто-

рами *N. abducens* и *N. hypoglossus*. Промежутки между моторными корешками этого сплетения выражены очень отчетливо в слуховой области и позволяют нам принять сегментальное значение замѣчающихся здѣсь группъ корешковъ. Мы можемъ выдѣлить на этомъ основаніи первую группу корешковъ, расположенныхъ подъ *N. facialis* въ составѣ трехъ корешковъ на одной сторонѣ рис. XIV и четырехъ на противоположной рис. 22, вторую группу корешковъ, расположенную немного впереди отъ *N. glossopharyngeus*, образованную двумя корешками на одной сторонѣ рис. XIV и тремя на противоположной рис. 22, и наконецъ третью группу, соответствующую второму заушному сомиту и спаивную въ одинъ корешокъ на обѣихъ сторонахъ. Сохраняя номенклатуру своей предыдущей работы, я называю первую группу второй группой корешковъ *N. abducens* ¹⁾, сокращенно группой 2 ab, вторую группу третьей группой (группа 3 ab) и группу, соответствующую второму заушному сомиту, четвертой (группа 4 ab). Первая группа корешковъ *N. abducens*, соответствующая сегменту *N. trigeminus*, у черепахи не развита.

Интересную особенность въ строеніи промежуточныхъ корешковъ мнѣ удалось наблюдать у зародыша съ *F. P.* 2,6 мм. рис. XV. У этого зародыша замѣчается перерывъ ствола коллектора между корешкомъ второго заушного сомита и *N. hypoglossus* и въ результатѣ получается три группы корешковъ *N. abducens*. Сегментальныя отношенія между группами сохранились при этомъ вполне отчетливыя.

Максимальное распространеніе назадъ признаковъ сплетенія *N. abducens* на корешки *N. hypoglossus* наблюдается у зародышей *Emys* съ *F. P.* 3 мм. У изслѣдованныхъ мною зародышей въ одномъ случаѣ наблюдалось распространеніе этихъ признаковъ вплоть до третьяго корешка *N. hypoglossus*. При этомъ сплетеніе *N. abducens* какъ бы налегало на сплетеніе *N. hypoglossus*, поглощая лишь часть волоконъ его второго и третьяго корешковъ. Моторные корешки второго заушного сомита, имѣвшіе на раннихъ стадіяхъ признаки корешковъ *N. hypoglossus*, превращаются на этой стадіи въ типичныя корешки *N. abducens*. На обѣихъ сторонахъ описываемаго сейчасъ зародыша, изображенныхъ на рисункахъ XVI и 23, мы

1) Первая группа образована корешками, расположенными подъ *N. trigeminus*.

2) Римскими цифрами обозначены рисунки на таблицахъ, арабскими въ текстѣ.

встрѣчаемъ ихъ ввидѣ группъ корешковъ, сливающихся порознь въ стволъ коллекторъ *N. abducens*. Образованія передъ сліяніемъ со стволомъ коллекторомъ промежуточного ствола, общаго для всѣхъ корешковъ даннаго сегмента и характернаго для *N. hypoglossus*, въ группѣ второго заушнаго сомита здѣсь уже совершенно не наблюдается, хотя сплетеніе *N. abducens* и распространяется неравномѣрно, не переходя иногда (рис. XVI) за первый корешокъ *N. hypoglossus* (корешокъ третьаго заушнаго сомита). Сегментальныя группировки корешковъ сохраняются на этихъ стадіяхъ въ такомъ же наглядномъ видѣ, какъ и раньше, и мы встрѣчаемъ тотъ же послѣдовательный рядъ сегментальныхъ группъ корешковъ, что и у предыдущихъ зародышей.

На позднѣйшихъ стадіяхъ протекаетъ постепенная редуція промежуточныхъ корешковъ. Такъ у зародыша съ *F. P.* 4 мм. рис. XVII и 24 (противоположныя стороны) мы находимъ еще всѣ три группы корешковъ, хотя задній стволъ коллекторъ, связывавшій *N. abducens* съ *N. hypoglossus*, уже распался. Промежуточные корешки располагаются поэтому между этими нервами ввидѣ свободныхъ стволиковъ, тяготеющихъ либо къ *N. abducens*, либо къ *N. hypoglossus*. Такъ на одной сторонѣ рис. XVII мы видимъ, что второй корешокъ *N. abducens* связанъ съ функционирующими корешками послѣдняго, образованными первой группой корешковъ предыдущихъ зародышей, т.-е. группой, расположенной подъ корнями *N. facialis*. Въ то же время на противоположной сторонѣ корешокъ второй группы, хотя и направляется впередъ къ *N. abducens*, но заканчивается въ мезенхимѣ. Корешокъ второго заушнаго сомита на обѣихъ сторонахъ направленъ въ сторону *N. hypoglossus*, до ствола коллектора котораго онъ впрочемъ не доходитъ. У болѣе крупныхъ зародышей обѣ среднія группы корешковъ, т.-е. третья и четвертая, по общему счету исчезаютъ и въ качествѣ перваго корешка *N. hypoglossus* сохраняется второй корешокъ этого нерва зародышей съ *F. P.* 2,1 мм. Функционирующими корешками *N. abducens* у взрослой *Emys* является исключительно группа корешковъ, расположенная подъ корнями *N. facialis*.

Chelydra serpentina.

Вполнѣ аналогичныя явленія мы встрѣчаемъ и у *Chelydra*, лишь выраженныя въ нѣсколько менѣе рѣзкой формѣ. Вслѣдствіе

этого я на нихъ не останавливаюсь, такъ какъ они ничего новаго намъ не могутъ прибавить.

Lacerta vivipara.

Развитіе промежуточныхъ корешковъ протекаетъ приблизительно одинаково у различныхъ видовъ ящерицъ. Я останавливаюсь поэтому на исторіи развитія ихъ у *Lacerta vivipara*, какъ формы, наилучше изученной мною, благодаря болѣе обильному матеріалу.

У ящерицы, какъ и у черепахи, корешки *N. abducens* и *N. hypoglossus* при закладкѣ далеко отстоятъ другъ отъ друга. Но у зародышей съ *F. P.* 2,2—2,5 мм. мы всегда находимъ уже непрерывный рядъ корешковъ между этими двумя нервами. Въ противоположность *Emys* при этомъ съ самаго нечала замѣчаются значительныя индивидуальныя варіаціи въ отношеніяхъ отдѣльныхъ корешковъ другъ къ другу. Такъ, иногда мы видимъ, что типъ корешковъ *N. abducens* выраженъ въ группахъ 2 ab и 3 ab (смотри рис. VI) у зародыша съ *F. P.* 2,4 мм. и моторные корешки, соотвѣтствующіе *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*, образуютъ корни отводящаго нерва. Первымъ корешкомъ *N. hypoglossus* является тогда третья группа промежуточныхъ корешковъ *Emys* (гр. 4 ab), соотвѣтствующая области второго заушного сомита. Въ другихъ случаяхъ мы замѣчаемъ раздѣленіе моторныхъ корешковъ группы 3 ab между *N. abducens* и *N. hypoglossus*, какъ мы это видимъ, на примѣръ, у зародыша съ *F. P.* 2,3 мм., изображеннаго на рис. 26. Въ третьихъ случаяхъ наконецъ вторая группа промежуточныхъ корешковъ *N. abducens* образуетъ цѣликомъ первый корешокъ *N. hypoglossus*, какъ мы это видимъ у другого зародыша съ *F. P.* 2,3 мм., реконструкцію промежуточныхъ корешковъ котораго мы имѣемъ на рисункѣ 27. Въ послѣднемъ случаѣ *N. abducens* образуется исключительно за счетъ моторныхъ корешковъ, расположенныхъ подъ *N. facialis*.

У *Lacerta* сегментальное раздѣленіе корешковъ не всегда выражено отчетливымъ образомъ на раннихъ стадіяхъ и въ особенности въ тѣхъ случаяхъ, когда вторая группа промежуточныхъ корешковъ (3 ab) участвуетъ въ образованіи корней *N. abducens*, мы можемъ лишь условно отдѣлить ее отъ первой. Вполнѣ отчетливо сегментальное значеніе группы 3 ab выступаетъ лишь тогда, когда корешки ея сохраняютъ типъ корней *N. hypoglossus*, какъ, напр.

у зародыша, изображенного на рис. 27. Въ этихъ случаяхъ мы можемъ совершенно опредѣленно установить сегментальную индивидуальность этой группы.

Приблизительно около того времени, когда размѣръ *F. P.* у зародышей достигаетъ 3 мм., мы встрѣчаемъ слияніе сплетенія *N. abducens* съ сплетеніемъ *N. hypoglossus*. Въ противоположность черепахамъ это достигается въ большинствѣ случаевъ присоединеніемъ части волоконъ группы 4 ab, соотвѣтствующей второму заушному сомиту, къ сплетенію *N. abducens*. Въ большинствѣ случаевъ процессъ присоединенія этой группы промежуточныхъ корешковъ къ *N. abducens* сопровождается редукціей группы 3 ab. Такъ на одной сторонѣ зародыша, послужившаго матеріаломъ для реконструкцій, изображенныхъ на рис. VII и 28, мы видимъ, что на одной сторонѣ группа 3 ab вполне исчезла въ то время, какъ на противоположной она сохранилась еще ввидѣ незначительнаго корешка, расположеннаго позади группы 2 ab и спаяннаго со стволомъ группы 4 ab (смотри рис. 28, 3 ab).

Вслѣдъ за ассимиляціей *N. abducens*'омъ корешковъ группы 4 ab замѣчается редукція промежуточныхъ корешковъ. У зародышей съ *F. P.* 4 мм. мы обыкновенно не встрѣчаемъ промежуточныхъ корешковъ между *N. abducens* и *N. hypoglossus*. У нихъ сохраняются уже одни функционирующіе корни *N. abducens* въ лицѣ группы 2 ab и *N. hypoglossus*, начиная съ корешка, соотвѣтствующаго четвертому заушному сомиту. По сравненію съ *Emys* редукція промежуточныхъ корешковъ распространяется такимъ образомъ у *Lacerta* на одинъ сегментъ далѣе назадъ.

Ascalabotes fascicularis.

У гекконовъ мы встрѣчаемъ менѣе ясное развитіе промежуточныхъ корешковъ, нежели у ящерицъ, благодаря этому опредѣленіе сегментальныхъ положеній отдѣльныхъ корешковъ возможно лишь въ приблизительной степени. Корешки *N. abducens* у зародышей гекконовъ обыкновенно отодвинуты далеко назадъ и занимаютъ промежуточное положеніе между корнями *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*.

При этомъ мы не встрѣчаемъ никогда распространенія корешковъ этого нерва на значительномъ протяженіи. Всегда кореш-

ковъ *N. abducens* бываетъ немного, максимумъ три, весьма сближенныхъ другъ съ другомъ.

На болѣе позднихъ стадіяхъ мы замѣчаемъ распаденіе промежуточныхъ корешковъ *N. abducens* на два отдѣла, передній, занятый функціями *N. abducens*, и задній, занятый функціями *N. hypoglossus*, (смотри рис. IX у зародыша съ *F. P.* 3 мм.). Какъ и у другихъ рептилій иногда вмѣсто распаденія группы корешковъ на два отдѣла мы встрѣчаемъ развитіе ствола анастомоза, объединяющаго сплетеніе *N. hypoglossus* съ *N. abducens*. Но и въ этихъ случаяхъ удается выдѣлить двѣ группы корешковъ, какъ на примѣръ на рисункѣ 25 у зародыша съ *F. P.* 3,2 мм.

Ни разу мнѣ не пришлось наблюдать у зародышей гекконовъ корешковъ въ области второго заушного сомита и здѣсь даже при образованіи сліянія *N. abducens* съ сплетеніемъ *N. hypoglossus* всегда существуетъ значительный промежутокъ. На основаніи взаимоотношенія корешковъ *N. abducens* къ *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*, мнѣ кажется, что группа, поглощаемая образованіемъ *N. abducens*, соотвѣтствуетъ группамъ 2 ab. и 3 ab. и что у геккона отсутствуетъ вполнѣ лишь группа 4 ab.

Какъ и у всѣхъ позвоночныхъ промежуточные корешки у геккона позднѣе редуцируются, при чемъ выпадаютъ моторные нервы, соотвѣтствующіе третьему и четвертому заушнымъ сомитамъ. Корешокъ пятого сомита сохраняется ввидѣ перваго корешка *N. hypoglossus* взрослого геккона.

Tropidonotus natrix.

Совершенно своеобразна картина развитія промежуточныхъ корешковъ у ужа. Я уже въ предыдущей главѣ указывалъ, что у ужа корешки *N. abducens* закладываются подъ корнями *N. trigeminus* и *N. facialis*. Первую группу корешковъ я гомологизировалъ съ корешками *N. abducens* миноги и относилъ къ группѣ 1 ab., выдѣленной мною уже ранѣе въ работѣ по морфологіи нервовъ у птицъ.

Группа корешковъ, развивающаяся подъ корнями *N. facialis*, является съ своей стороны несомнѣннымъ гомологомъ второй группы корешковъ *N. abducens* (группа 2 ab.), функционирующей у большинства позвоночныхъ въ качествѣ постоянныхъ корней этого нерва.

Въ области перваго заушнаго сомита, т.-е. на сегментѣ *N. glossopharyngeus* мнѣ не удалось наблюдать ни на одномъ зародышѣ развитія моторныхъ корешковъ, и *N. abducens* и *N. hypoglossus* оказываются вслѣдствіе этого въ теченіе всего онтогенеза совершенно разомкнутыми. Непосредственно позади функционирующихъ корешковъ *N. abducens*, соответствующихъ, какъ я уже указывалъ выше, второй группѣ корешковъ этого нерва по общему счету, закладываются моторные корешки въ области втораго заушнаго сомита, соответствующіе четвертой группѣ корешковъ *N. abducens* (группа 4 ab.) по общему счету, или иначе говоря третьей группѣ промежуточныхъ корешковъ *Emys*. Эта послѣдняя группа появляется въ онтогенезѣ (смотри рис. I рек. зар. Т. Р. 2, 5 мм.) ввидѣ типичнаго корешка *N. hypoglossus* и остается, какъ это видно изъ сравненія послѣдующихъ стадій (см. рек. рис. II, III, IV), ввидѣ перваго корешка послѣдняго у взрослого ужа.

Вмѣсто редукиці переднихъ корешковъ *N. hypoglossus* у ужа мы встрѣчаемъ постепенное слянiя переднихъ корешковъ въ общій полимерный передній корень этого нерва. Какъ мы увидимъ ниже, въ образованіи этого корешка принимаютъ участіе четыре передніе моторные нерва затылочной области.

Кіаруджи (1889), вслѣдствіе отсутствія переходныхъ стадій, принимаетъ ошибочно лишь димерію передняго корня *N. hypoglossus*.

Eutaenia radix.

У американскаго близкаго родственника ужа *Eutaenia* мы встрѣчаемъ весьма наглядное подтвержденіе отсутствія у *Tropidonotus* лишь одного сегментальнаго корешка, соответствующаго группѣ 3 ab. Какъ мы видимъ на реконструкціи рис. XX зародыша *Eutaenia* съ Ф. Р. 4 мм, у этой послѣдней впереди моторнаго корешка втораго сомита заушной области, соответствующаго первому корешку *N. hypoglossus* ужа, закладывается еще одинъ корешокъ типа *N. hypoglossus*., занимающій какъ разъ промежуточное положеніе между корешками *N. abducens*, расположенными подъ *N. facialis* и корешкомъ втораго заушнаго сомита.

Этотъ корешокъ, какъ по своему положенію относительно сосѣднихъ моторныхъ нервовъ, такъ и по своимъ отношеніямъ къ *N. glossopharyngeus* является несомнѣннымъ корешкомъ третьей группы промежуточныхъ корешковъ *N. abducens* (группы 3 ab.).

Весьма интересно, что у *Eutaenia* слияние передних моторных корешков протекает в меньшем разрыве нежели у ужа и мы наблюдаем редукцию передних корешков. Первый корень *N. hypoglossus*, тоже полимерный, образован лишь за счет корешков второго, третьего и четвертого сомитов заушной области.

Pelias berus. Alligator sp.? Seps lineatus.

У аллигатора, гадюки и сепса мне не удалось наблюдать развития промежуточных корешков, так как в качестве материала по истории развития первых у меня имѣлись лишь позднія стадіи онтогенеза, по истории же развития третьего материалъ не былъ достаточно хорошо сохраненъ, чтобы позволить изслѣдованіе рудиментарныхъ корешковъ.

Общій обзоръ промежуточныхъ корешковъ у *Reptilia*.

Подводя итоги развитію моторныхъ корешковъ въ слуховой области у рептилій мы видимъ, что здѣсь въ общемъ у нихъ повторяется одинаковая картина перегруппировокъ моторныхъ корешковъ трехъ сегментальныхъ группъ. Всѣ измѣненія въ нихъ протекаютъ въ связи съ постепенной утратой въ этой области моторными корешками типа спинномозговыхъ нервовъ, характерной особенностью которыхъ является образованіе сплетеній лишь ввидѣ слиянія ясно метамерныхъ единицъ, и приобрѣтенія ими строенія головныхъ моторныхъ нервовъ съ ихъ аметамернымъ образованіемъ сплетеній путемъ непосредственнаго слиянія отдѣльныхъ корешковъ въ стволъ коллекторъ полимерныхъ моторныхъ ядеръ.

Въ данномъ случаѣ, сравнивая послѣдовательность развитія промежуточныхъ корешковъ у различныхъ рептилій мы видимъ очень интересную картину процесса замѣщенія мономерныхъ моторныхъ ядеръ спинного мозга полимерными головными.

Въ самомъ дѣлѣ мы никогда не встрѣчаемъ непосредственнаго преобразованія корешковъ типа *N. hypoglossus* въ корешки *N. abducens*. При измѣненіи функціональнаго значенія моторныхъ ядеръ всегда появляются побочные корешки, обладающіе свойствами *N. abducens*. При постепенномъ разрастаніи послѣднихъ корешки типа *N. hypoglossus* послѣдовательно исчезаютъ. Вмѣсто корешка *N. hypogl.* мы наблюдаемъ сперва стадію двойственнаго значенія корешковъ данной группы, выражающагося въ слияніи сплетеній *N. hypogl.* и *N. abduc.*, и затѣмъ стадію исключительнаго преобладанія послѣдняго, за которой

уже слѣдуетъ въ большинствѣ случаевъ и редуція данной группы. Этимъ тремя стадіямъ соотвѣтствуютъ и послѣдовательность исчезновенія ясности сегментальныхъ отношеній корешковъ. Только у *Emys*, какъ мы видѣли выше, въ связи съ существованіемъ въ онтогенезѣ обратнаго процесса сокращенія размѣровъ затылочной области мы встрѣчаемъ иную послѣдовательность дифференцировки моторныхъ корешковъ. Здѣсь корешки группы 3 ab. закладываются сперва ввидѣ корешковъ *N. abducens*, запаздывая вмѣстѣ съ тѣмъ въ развитіи по сравненію съ сосѣдними группами. Затѣмъ постепенно группа выдѣляется изъ аметамернаго ряда корешковъ *N. abducens*, захватывающаго все протяженіе между корешками *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*, переходитъ въ ясно выраженную сегментальную единицу и наконецъ наблюдается въ качествѣ корешковъ неопредѣленнаго характера, обладающихъ въ лицѣ своей ясной метамерной группировки несомнѣнными признаками корешковъ спинномозговыхъ нервовъ. Такую же послѣдовательность можно отмѣтить у *Emys* и для группы 4 ab. съ тою лишь разницей, что эта послѣдняя появляется въ началѣ ввидѣ типичныхъ корешковъ *N. hypoglossus*, признаки которыхъ вытѣсняются позднѣе временно признаками корешковъ *N. abducens* и въ заключеніе, опять таки передъ полнымъ выпаденіемъ, проявляются снова. Въ меньшей степени это же явленіе выражено и на слѣдующихъ сегментахъ съ тою лишь разницей, что здѣсь моторные корешки сохраняютъ обычно типъ корешковъ *N. hypoglossus*.

Такъ какъ строеніе корешковъ группы 3 ab. и 4 ab. по типу *N. abducens* является, въ большинствѣ случаевъ вторичнымъ у рептилій, то въ тѣхъ случаяхъ, когда мы встрѣчаемъ запаздываніе появленія этихъ группъ корешковъ у *Emys* мы можемъ, мнѣ кажется, принять существованіе задержки въ появленіи корешковъ, вслѣдствіе переноса стадій замѣщенія однихъ функций другими въ періодъ первообразованія корешковъ. Въ этихъ случаяхъ стимуломъ задержки должно явиться раннее замѣщеніе въ ядрахъ элементовъ, выражающихъ функции *N. hypoglossus* другими, выражающими функции *N. abducens*. Весьма вѣроятно, что къ простому замѣщенію первыхъ вторыми, какъ это мы повидимому видимъ у *Lacertilia*, въ нѣкоторыхъ случаяхъ присоединяется и обратная фаза, какъ у *Emys*.

Aves.

У птицъ развитіе промежуточныхъ корешковъ было мною уже ранѣе описано у курицы. У этой послѣдней, какъ я указывалъ тогда,

мы встрѣчаемъ всѣ четыре группы промежуточныхъ корешковъ, т. е. группу 1 ab.—4 ab. Въ настоящее время я останавливаюсь лишь исключительно на изслѣдованіи этихъ корешковъ у нѣкоторыхъ другихъ семействъ птицъ.

Anas crecca.

У чирка мы встрѣчаемъ весьма полное развитіе промежуточныхъ моторныхъ корешковъ. Какъ и у *Emys* промежуточные корешки, расположенные между *N. abducens* и *N. hypoglossus*, нѣсколько запаздываютъ въ своемъ появленіи, но здѣсь запаздываетъ не только группа 3 ab., но и группа 4 ab.

У зародышей съ *F. P.* 4 м.м. мы встрѣчаемъ группы 3 ab. и 4 ab. ввидѣ корешковъ *N. abducens* (смотри реконструкцію рис. XXI). *N. abducens* у этого зародыша начинается непосредственно впереди перваго корешка *N. hypoglossus*, соответствующаго третьему заушному сомиту. Сегментальное раздѣленіе корешковъ *N. abducens* на группы очень трудно провести и выдѣлить отдѣльные сегменты удается лишь въ приблизительной формѣ на основаніи разницы въ размѣрахъ корешковъ, а также и ихъ сравнительныхъ отношеній другъ къ другу. Я выдѣляю первые четыре корешка въ группу 2 ab., слѣдующіе четыре въ группу 3 ab. и наконецъ послѣдніе два въ группу 4 ab.

Въ теченіе послѣдующаго развитія замѣчается у чирка постепенное распространеніе назадъ сплетенія *N. abducens*, захватывающаго первые четыре корешка *N. hypoglossus* зародыша съ 4 м.м. вмѣстѣ съ тѣмъ, благодаря разницѣ въ степени редукціи отдѣльныхъ промежуточныхъ корешковъ удается въ это время болѣе точнымъ образомъ выдѣлить основныя сегментальныя группы корешковъ между *N. abducens* и *N. hypoglossus*.

На рисункѣ XXII мы имѣемъ реконструкцію корешковъ сплетенія *N. abducens* и *N. hypoglossus* у зародыша съ 6 м.м. Мы видимъ здѣсь прежде всего весьма значительные корешки *N. abducens* подѣ *N. facialis*. Всѣхъ корешковъ *N. abducens* восемь, но первые четыре значительно преобладаютъ надъ задними, что позволяетъ раздѣлить эти корешки на два отдѣла.

Подъ корнями *N. glossopharyngeus* мы встрѣчаемъ весьма тонкіе корешки, на одной сторонѣ зародыша два, на другой одинъ, спаянные съ стволомъ коллекторомъ *N. abducens*. Нѣсколько далѣе назадъ замѣ-

чаются болѣе значительные корешки между *N. glossopharyngeus* и *N. vagus*. Сравнительно съ предыдущей группой эти корешки гораздо сильнѣе выражены. Наконецъ подъ корнями *N. vagus* мы встрѣчаемъ еще двѣ группы корешковъ, у которыхъ помимо ихъ связи со стволомъ коллекторомъ замѣчаются еще остатки сегментальныхъ стволковъ типа корешковъ *N. hypoglossus*. Обѣ эти группы еще лучше сохранились, въ особенности задняя, у которой стволкъ типа *N. hypoglossus* связанъ съ коллекторомъ послѣдняго. Коллекторъ *N. abducens* оканчивается на корешкѣ, расположенномъ въ области шестого сомита заушной области.

Всѣ корешки расположены на этой стадіи въ строго сегментальной послѣдовательности и мы не имѣемъ никакихъ указаній на выпаденіе промежуточныхъ группъ. Позднѣе всѣ промежуточные группы корешковъ, начиная съ группы 4 ab. до группы восьмого заушного сомита, выпадаютъ, но ихъ редукція протѣкаетъ весьма постепенно и мы встрѣчаемъ группы пятого и шестаго заушныхъ сегментовъ въ моментъ развитія хрящевого черепа.

Группы 2 ab. и 3 ab. образуютъ корни *N. abducens* взрослого чирка.

Tinnunculus alaudarius и *cenchris*.

Очень наглядна картина развитія промежуточныхъ корешковъ у пустельги. На разсмотрѣнныхъ мною препаратахъ П. П. Сушкина мнѣ удалось встрѣтить полную цѣпь корешковъ между *N. abducens* и *N. hypoglossus*.

При появленіи моторныхъ корешковъ мы встрѣчаемъ обыкновенно группы 2 ab. и 3 ab. ввидѣ корешковъ *N. abducens*. Въ этомъ видѣ мы ихъ имѣемъ у зародыша съ Ф. Р. 3, 4 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на рис. 36. Но иногда мы встрѣчаемъ группу 3 ab. въ переходномъ положеніи, какъ это мы имѣемъ у зародыша *Tinnunc. cenchris* съ Ф. Р. 3, 2 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на рис. 54. У этого послѣдняго группа 3 ab. оторвана отъ *N. abducens* и хотя и носитъ аметамерный характеръ корешковъ *N. abducens*, но связана съ *N. hypoglossus*. По направленію къ *N. abducens* отъ нея тянется впередъ лишь нервный стволкъ, теряющійся въ мезенхимѣ. Группа 4 ab., соответствующая второму заушному сомиту, носитъ обычно характеръ корешковъ *N. hypoglossus* и лишь у зародыша *Tinn. cenchris* (рис. 54) мы наблю-

даемъ нѣкоторыя явленія аметамерной группировки ея корешковъ, распространяющіяся у него и на слѣдующую группу корешковъ *N. hypoglossus*. У болѣе взрослога зародыша съ размѣрами *F. P.* 5, 8 мм, мы уже встрѣчаемъ группу 4 ab. въ переходномъ положеніи между *N. abducens* и *N. hypoglossus*. У этого зародыша мы встрѣчаемъ на обѣихъ сторонахъ приблизительно тождественную картину. Группа корешковъ, расположенная подъ *N. facialis* и соотвѣтствующая группѣ 2 ab., а также и непосредственно слѣдующая за нею группа 3 ab., образуютъ корни *N. abducens*. Отъ послѣдней *рис. 36, XXIV* тянется назадъ параллельно дну мозга тонкій стволикъ, заканчивающійся значительнымъ утолщеніемъ между *N. glossoph.* и *N. vagus*. Къ этому утолщенію подходитъ моторный корешокъ группы 4 ab. Другой моторный корешокъ этой же группы направляется къ *N. hypoglossus*.

Сегментальныя отношенія корешковъ на этой стадіи еще превосходно выражены и группы расположены весьма правильно относительно другъ друга. Въ этомъ отношеніи зародыши *Tinnunculus* являются повидимому одной изъ наиболѣе наглядныхъ формъ. Позднѣе корешки группъ 3 ab. и 4 ab. редуцируются и сохраняются лишь корешки группы 2 ab. въ качествѣ корней *N. abducens* и затѣмъ корешки начиная съ соотвѣтствующихъ третьему заушному сомиту, въ качествѣ корней *N. hypoglossus*.

Podiceps cristata.

У большой поганки мы встрѣчаемъ весьма интересныя явленія. Промежуточные корешки развиты у нея уже у зародыша съ *F. P.* 3 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на *рис. XXV*. У этого зародыша мы наблюдаемъ весь послѣдовательный рядъ моторныхъ корешковъ, начиная съ корешковъ группы 2 ab. Эта послѣдняя развивается ввидѣ типичныхъ корешковъ *N. abducens* и образуетъ функционирующіе корни этого нерва. Slѣдующая за нею группа 3 ab. сохраняетъ до извѣстной степени признаки корешковъ *N. hypoglossus*. Отъ группы 3 ab. отходитъ назадъ стволикъ по направленію къ этому *N. hypoglossus*, затеривающійся въ мезенхимѣ. Кромѣ того эта группа связана еще съ сосѣдними продолженіемъ назадъ ствола коллектора *N. abducens*.

Группа 4 ab. продвинута на этой стадіи подъ корни *N. vagus* и какъ и предыдущая помимо участія въ образованіи ствола

коллектора *N. abducens* посылаетъ еще стволикъ типа корешковъ *N. hypoglossus* къ сплетенію послѣдняго. Этотъ стволикъ болѣе значительный нежели у предыдущей группы соединяется съ коллекторомъ сплетенія *N. hypoglossus*. Такимъ образомъ группа 4 ab. является первымъ корешкомъ сплетенія *N. hypoglossus*. Слѣдующая группа корешковъ занимаетъ, какъ и двѣ предыдущія, переходное положеніе и наравнѣ съ образованіемъ типичнаго корешка *N. hypoglossus* участвуетъ и въ образованіи *N. abducens*. Стволь коллектора послѣдняго заканчивается на слѣдующей группѣ корешковъ, соотвѣтствующей четвертому сомиту заушной области.

Позднѣе наступаетъ раздѣленіе между признаками *N. hypoglossus* и *N. abducens* въ промежуткѣ между группой 3 ab. и 4 ab. Группы 2 ab. и 3 ab. отходятъ къ *N. abducens*, въ качествѣ корешковъ котораго они встрѣчены мною у самаго крупнаго изъ изслѣдованныхъ зародышей съ Ф. Р. 5, 5 мм. Всѣ же остальные группы, начиная съ группы 4 ab., отходятъ къ *N. hypoglossus*, въ качествѣ корешковъ котораго они наблюдались мною у того же зародыша.

Вполнѣ отчетливо это раздѣленіе *N. abducens* и *N. hypoglossus* можно наблюдать уже у зародыша съ Ф. Р. 3, 8 мм., у котораго сегментальныя отношенія корешковъ сохранились прекрасно. У другого зародыша немножко постарше мнѣ удалось наблюдать чрезвычайно интересныя явленія перегруппировки корешковъ. У этого зародыша съ Ф. Р. 4, 5 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на рис. XXVII, мы замѣчаемъ весьма сильное развитіе типа корешковъ *N. hypoglossus* въ корешкахъ слуховой области. Такъ группа 3 ab., обычно представляющаяся ввидѣ корешковъ *N. abducens*, здѣсь образуетъ корешки двухъ типовъ, рѣзко различныхъ другъ отъ друга. Одни направляются нормально впередъ къ *N. abducens*, другіе наоборотъ назадъ къ *N. hypoglossus*. Къ этимъ послѣднимъ присоединяются и корешки группы 4 ab. Благодаря этому мы имѣемъ интересное явленіе образованія коллектора, участвующаго въ образованіи *N. hypoglossus* по типу строенія *N. abducens*. Къ этому коллектору помимо предыдущихъ корешковъ присоединяются еще отчасти и корешки третьяго заушнаго семита, а также и четвертого. Послѣдніе и служатъ передатчиками коллектора въ сплетеніе *N. hypoglossus*.

Larus ridibundus.

У чайки корешки слуховой области сохраняются тоже чрезвычайно полно. У зародыша съ Ф. Р. 2, 8 мм. рис. XXIX мы встрѣ-

чаемъ группы 2 ab. и 3 ab. въ качествѣ корешковъ *N. abducens*.

Группа 4 ab, сомить которой еще сохраняется, носить весьма странный характеръ. Она образована рядомъ отдѣльныхъ стволиковъ, сливающихся въ первый корень *N. hypoglossus*. Отъ передняго изъ этихъ стволиковъ отходитъ боковая вѣточка, затеривающаяся въ мезенхимѣ, не доходя до сплетенія *N. abducens*.

Этотъ же типъ строенія выраженъ и въ послѣдующихъ группахъ, въ которыхъ онъ постепенно утрачивается въ направленіи спереди назадъ.

На болѣе позднихъ стадіяхъ у зародышей чайки замѣчается образованіе связи между сплетеніемъ *N. abducens* и *N. hypoglossus*. У зародышей съ *F. P.* 3, 5 мм. и 4, 2 мм. (рис. XXX, XXXI) мы замѣчаемъ непрерывную связь этихъ сплетеній другъ съ другомъ, при этомъ стволъ коллекторъ сплетенія *N. hypoglossus* является непосредственнымъ продолженіемъ назадъ ствола коллектора *N. abducens*, чего у другихъ формъ мнѣ не приходилось наблюдать. Весь рядъ корешковъ встрѣченъ былъ мною и у зародыша съ *F. P.* 6, 5 мм., рис. XXXII. У послѣдняго корешки группы 4 ab., третьяго и четвертаго заушныхъ сомитовъ, были значительно редуцированы.

Sterna macrura.

У крачки промежуточные корешки нѣсколько недоразвиваются. Такъ у зародыша съ *F. P.* 3, 5 мм., рис. 43, мы встрѣчаемъ рѣзко выраженными лишь группу 2 ab., образующую функционирующіе корни *N. abducens*.

Группа 3 ab., связанная съ *N. abducens* и группа 4 ab., связанная съ корешками третьяго заушнаго сомита, значительно редуцированы. Точно также слабо развита и группа корешковъ третьяго заушнаго сомита, стволикъ который, типа *N. hypoglossus* не достаетъ до сплетенія послѣдняго, затериваясь въ мезенхимѣ. Интересно, что остатки второго и третьяго заушныхъ сомитовъ сохраняются у *Sterna* очень долго подъ корнями *N. vagus*.

Позднѣе корешки группъ 4 ab. и третьяго заушнаго сомита постепенно редуцируются. Мы ихъ встрѣчаемъ еще у зародыша съ *F. P.* 4 5 мм., рис. 44, у котораго они образуютъ впереди перваго истиннаго корешка *N. hypoglossus* сплетеніе по типу *N. abducens* съ отходящими отъ послѣдняго двумя стволиками типа корешковъ *N. hypoglossus*, затеривающимися въ мезенхимѣ. Въ этомъ отноше-

ни крачка весьма близко стоит къ чайкѣ, у которой точно также передніе корешки *N. hypoglossus* образуютъ сплетеніе, напоминающее по своему типу перевернутое сплетеніе *N. abducens*. Позднѣе корешки группы 4 ab. и третьяго заушного сомита выпадаютъ и группа четвертаго сомита остается въ качествѣ первыхъ моторныхъ корешковъ заушной области (смотри рис. 45 и 46 у зародышей съ F. P. 5, 4 мм. и 7 мм).

Группа 3 ab. у зародыша съ F. P. 4, 5 мм. рис. 44 участвуетъ въ образованіи *N. abducens*; повидимому она остается съ этимъ значеніемъ и у взрослой крачки.

Hyphantopus avocetta.

Очень трудно прослѣдить промежуточные корешки у шилоклювки. У этого кулика замѣчается весьма значительное продвиженіе впередъ корешковъ *N. abducens*, сопровождающееся запаздываніемъ развитія корешковъ группъ 3 ab. и 4 ab. и главное редуціей группы 2 ab. У зародыша съ F. P. 3 мм. рис. 38 мы встрѣчаемъ группы 2 ab. и 3 ab. въ качествѣ корешковъ *N. abducens*. Сегментальное распредѣленіе корешковъ по этимъ двумъ группамъ провести не удастся и мы можемъ лишь на основаніи далекаго распространенія назадъ корешковъ *N. abducens* заключить объ двойственности ихъ образованія. Группа 4 ab. развита очень слабо и связана съ первымъ корешкомъ *N. hypoglossus*, образованнымъ корешками третьяго заушного сомита. У болѣе взрослыхъ зародышей мы встрѣчаемъ корешки третьяго заушного сомита при переходѣ ихъ къ типу строенія корешковъ *N. abducens*. Такъ у зародыша съ F. P. 3, 5 мм. мы видимъ, что впередъ отъ корешка четвертаго заушного сомита (см. рис. 39) тянется продолженіе коллектора сплетенія *N. hypoglossus*, съ которымъ связаны корешки третьяго заушного сомита и группы 4 ab. На этой стадіи этотъ стволѣкъ еще не связанъ съ сплетеніемъ *N. abducens*.

Позднѣе корешки третьяго сомита и группы 4 ab. отрываются отъ сплетенія *N. hypoglossus* и присоединяются къ сплетенію *N. abducens*. Съ этимъ процессомъ связана и редуція корешковъ группы 2 ab., вслѣдствіе чего положеніе корней *N. abducens* передвигается значительно назадъ, располагаясь далеко позади корней *N. facialis*. У зародыша съ F. P. 4, 3 мм. рис. 40 мы видимъ эти корешки еще въ совершенно отчетливой, сегментальной группировкѣ.

Позднѣ у зародыша *F. P.* 5, 1 съ рис. 41 сегментальное дѣленіе постепенно исчезаетъ и корешки сливаются въ общую массу корней *N. abducens*, передвигаясь вмѣстѣ съ тѣмъ нѣсколько впередъ (смотри рис. 42 у зародыша съ *F. P.* 6, 2 мм.).

Corvus frugilegus.

У грача промежуточные корешки достигаютъ весьма значительнаго развитія. У зародыша съ *F. P.* 2, 3 мм. рис. 57 мы встрѣчаемъ корешки *N. abducens*, начиная съ области тройничнаго нерва. Первые корешки выдѣлены довольно отчетливо въ отдѣльную группу, соотвѣтствующую корнямъ *N. abducens*, расположеннымъ у *Tropidonotus* и *Eutaenia* подъ тройничнымъ нервомъ. Слѣдующіе пять корешковъ выдѣлены въ группу, расположенную подъ *N. facialis* и образуютъ функционирующіе корешки *N. abducens*. Наконецъ послѣдняя группа расположена подъ корнями *N. glossopharyngeus*. Эта послѣдняя развита слабѣ предыдущихъ. Группа 4 ab., соотвѣтствующая второму заушному сомиту, образуетъ типичный корешокъ *N. hypoglossus* и связана съ сплетеніемъ *N. abducens* лишь боковымъ анастомозомъ.

Позднѣ группы 3 ab. и 4 ab. рис. 58—61 выпадаютъ, какъ и у другихъ птицъ, при чемъ группа 3 ab. принимаетъ передъ редуціей характеръ типичныхъ корешковъ *N. abducens*; группа же 4 ab. сохраняетъ все время характеръ корешковъ *N. hypoglossus*. Чрезвычайно незначительное развитіе у грача *Commissura n. vagi* заставило меня одно время подозрѣвать существованіе у грача на раннихъ стадіяхъ процесса передвиженія впередъ ядеръ *N. abducens* до появленія ихъ наружнаго выраженія въ видѣ моторныхъ корешковъ. Отношенія между отдѣльными группами корешковъ и гангліями слуховой области могли бы быть въ этомъ случаѣ вторичными. Но изслѣдованіе сомитовъ заушной области показало мнѣ, что здѣсь присутствуютъ тѣ же самыя группы корешковъ, что и у всѣхъ остальныхъ птицъ и, что передніе корешки, расположенные подъ корнями *N. trigeminus*, являются въ дѣйствительности гомологами группы 1 ab., а не передвинувшимися впередъ корешками какой-либо задней группы. Очень интересно отмѣтить, что у грача первый заушной сомитъ развивается міотомъ, хотя и сильно редуцированный. Этотъ міотомъ располагается подъ *N. vagus*.

Columba livia.

У голубя промежуточные корешки нѣсколько запаздываютъ въ развитіи. Мы ихъ встрѣчаемъ у зародыша съ ФР. 3 мм. ввидѣ ряда корешковъ *N. abducens*, расположенныхъ между корнями *N. facialis* и *N. glossopharyng.* и сегментально не разграниченныхъ на двѣ группы, и ввидѣ группы 4 ab. на второмъ заушномъ сомитѣ въ качествѣ перваго корешка *N. hypoglossus*. Позднѣе у зародышей съ ФР. 5 мм. миѣ пришлось наблюдать присоединеніе группы 3 ab. къ сплетенію *N. hypoglossus*. Корни *N. abducens* у этого зародыша были образованы исключительно лишь корешками группы 2 ab. Какъ и у другихъ птицъ корешки группъ 3 ab. и 4 ab. позднѣе выпадаютъ, а за ними и слѣдующіе до корешковъ пятого сомита.

Cotyle riparia.

У береговой ласточки, какъ и у голубя, промежуточные корешки нѣсколько запаздываютъ при развитіи; мы ихъ встрѣчаемъ у зародыша съ ФР. 2 мм. ввидѣ корешковъ *N. abducens*, образованныхъ группами 2 ab. и 3 ab.. Какъ и у голубя группа 4 ab. образуетъ въ это время первый корешокъ *N. hypoglossus*. У болѣе крупныхъ зародышей первыя двѣ группы остаются въ качествѣ функционирующихъ корешковъ, группа же 4 ab. и послѣдующія до группы шестого сомита выпадаютъ.

Corvus monedula.

У галки въ общихъ чертахъ мы встрѣчаемъ тѣ же явленія, что и у грача, за исключеніемъ отсутствія группы 1 ab. Корешки группъ 2 ab. и 3 ab. развиваются ввидѣ корней *N. abducens* и послѣдніе располагаются между *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*. Сегментально эти корешки не разграничены другъ отъ друга, какъ это мы видимъ на рис. 52 у зародыша съ ФР. 4 мм. По своему строенію они нѣсколько отличаются отъ того, что мы наблюдаемъ у другихъ птицъ и представляютъ рядъ толстыхъ и короткихъ корешковъ. Группа 4 ab. носитъ характеръ корешковъ *N. hypoglossus*, но редуцируется значительно ранѣе, нежели у грача и у зародыша съ ФР. 4 мм. она обособилась отъ сплетенія *N. hypoglossus*. вмѣстѣ съ тѣмъ въ ней замѣчаются въ болѣе значительной степени явленія образованія признаковъ корней *N. abducens*.

Позднѣе группа 4 ab. редуцируется совершенно такъ же, какъ и группы третьяго и четвертаго заушныхъ сомитовъ.

Общій обзоръ развитія промежуточныхъ корней у птицъ.

Резюмируя всѣ факты развитія промежуточныхъ корешковъ у птицъ, мы можемъ видѣть, что у нихъ основная картина строенія этихъ корешковъ остается въ высшей степени одинаковой, отличааясь лишь у различныхъ видовъ степенью сохраненія въ отдѣльныхъ группахъ признаковъ метамерныхъ спинномозговыхъ нервовъ или же приобрѣтеніемъ аметамерныхъ признаковъ головныхъ. Въ остальномъ общая картина ничѣмъ не измѣняется и мы можемъ провести черезъ весь слуховой отдѣлъ у птицъ рядъ сегментовъ моторныхъ ядеръ, исключаящей всякую возможность какихъ-либо скрытыхъ поглощеній отдѣльныхъ промежуточныхъ сегментовъ. Какъ и у рептилій послѣдніе корешки этого ряда совпадаютъ съ сомитами затылочной области и переходятъ непосредственно въ корни *N. hypoglossus*. Этимъ самымъ устанавливается и возможность гомологизаціи сегментовъ затылочной области у различныхъ видовъ.

Amphibia.

У амфибій развитіе промежуточныхъ корешковъ было подробно изучено мною у тритона, аксолотля и лягушки. Такъ какъ у двухъ первыхъ общая картина ихъ развитія вполне одинакова, то я останавлиюсь на описаніи ея лишь у тритона.

Triton cristatus.

Впервые мы встрѣчаемъ корешки нервовъ у зародышей *Triton* длиною въ 10 мм. У этихъ послѣднихъ впереди перваго заушнаго сомита, образующаго нормальный міотомъ, мы встрѣчаемъ подъ корнями *N. facialis* и *N. trigeminus* рядъ весьма тонкихъ корешковъ *N. abducens*.

Образованы ли корешки *N. abducens* одною или двумя группами корешковъ рѣшить не удается, но на основаніи того, что передніе изъ нихъ расположены подъ корнями *N. trigeminus*, задніе же подъ *N. facialis*, мнѣ кажется вѣроятнымъ, что въ ихъ образованіи принимаютъ участіе корешки группы 1 ab. вмѣстѣ съ корешками группы 2 ab. Кромѣ корешковъ *N. abducens* впереди перваго сомита заушной области мы встрѣчаемъ моторные корешки въ области втораго заушнаго сомита, т.-е. группу 4 ab. Эта послѣдняя образуетъ весьма незначительный моторный корешокъ типа спин-

номозговыхъ нервовъ. Группа 3 ab. на этой стадіи совершенно отсутствуетъ и въ области перваго заушнаго сомита мы не встрѣчаемъ никакихъ признаковъ моторныхъ нервовъ.

Позднѣ корни *N. abducens* замѣтно передвигаются назадъ и у зародыша длиною въ 18 мм. рис. XXXV мы встрѣчаемъ ихъ уже въ области перваго заушнаго сомита resp. міотома. Передніе корешки *N. abducens*, встрѣченные нами у болѣе молодыхъ зародышей, совершенно исчезаютъ и *N. abducens* образуется исключительно за счетъ ряда корешковъ, расположенныхъ позади *N. facialis* около середины перваго заушнаго міотома. На основаніи согласованія положенія корешковъ *N. abducens* съ этимъ послѣднимъ мы можемъ гомологизировать корешки этого нерва съ группой 3 ab., соответствующей *N. glossopharyngeus* и первому заушному сомиту resp. міотому. Что въ данномъ случаѣ существуетъ дѣйствительно процессъ замѣщенія корешковъ одной группы корешками другой, а не простое передвиженіе назадъ корешковъ *N. abducens*, наблюдаемымъ у болѣе молодыхъ зародышей, указываютъ встрѣченные мною на нѣкоторыхъ экземплярахъ остатки корешковъ впереди отъ наиболѣе сильно развитыхъ корешковъ *N. abducens*. Эти послѣдніе указываютъ намъ на несомнѣнную редукцію переднихъ группъ при передвиженіи назадъ корешковъ *N. abducens*.

Корешки группы 4 ab. у зародышей 15—19 мм. длины сохраняются ввидѣ перваго заушнаго моторнаго нерва спинномозгового типа, расположеннаго въ области втораго заушнаго міотома.

Позднѣ мы наблюдаемъ какъ бы продвиганіе впередъ заушныхъ сегментовъ и у зародышей длиною 23, 28 мм., изслѣдованныхъ мною, я находилъ въ слуховой области уже два міотома впереди *N. vagus*. Первый изъ этихъ міотомовъ, значительно редуцированный, является остатками перваго заушнаго міотома предыдущихъ зародышей, второй міотомъ лучше сохраненъ нежели предыдущій и соответствуетъ второму заушному міотому. Это продвиганіе впередъ міотомовъ наблюдается вслѣдствіе продвиганія назадъ корней *N. glossopharyngeus* и *N. vagus*, вытѣсняющихся слуховой капсулой.

Моторные корешки на этихъ стадіяхъ встрѣчаются на второмъ заушномъ міотомѣ ввидѣ корней *N. abducens*, и на третьемъ міотомѣ. Весьма интересно замѣтить, что корешки *N. abducens*, параллельно съ соответствіемъ второму заушному міотому, расположены уже въ

это время подъ корнями *N. vagus* (рис. XXXVI). На третьемъ заушномъ міотомѣ моторный корешокъ сохраняетъ типъ спинномозговыхъ нервовъ и проникаетъ сквозь хрящевую стѣнку черепа особымъ отверстіемъ. Корешки группы 4 ab. остаются повидимому функционирующими корнями *N. abducens* у взрослога тритона.

Rana temporaria.

У лягушки первое появленіе *N. abducens* мы встрѣчаемъ у зародышей длиной въ 8 мм. Около этого времени *N. abducens* замѣчается ввидѣ тонкаго нерва, отходящаго однимъ корешкомъ между корнями *N. glossophar.* и *N. facialis*. Хотя первый заушной міотомъ лягушки къ этому времени уже редуцировался, но можно легко установить топографическое соотвѣтствіе между нимъ и корешкомъ *N. abducens* (сравни рис. XXXVII и XXXVIII зародышей длиной 6 мм. и 8 мм.). На этомъ основаніи, я принимаю корни *N. abducens* у *Rana* гомологичными группѣ 3 ab.

Позднѣе мы встрѣчаемъ *N. abducens* все въ томъ же положеніи и только у очень крупныхъ головастиковъ, около времени метаморфоза, удается наблюдать очень интересное явленіе ввидѣ образования второго дополнительнаго ствола *N. abducens*. Этотъ стволъ начинается подъ корнями *N. vagus* и тянется впередъ вдоль дна черепа параллельно съ основнымъ, безъ какихъ либо признаковъ анастомозовъ съ послѣднимъ. Какъ и основной стволъ, дополнительный сливается съ *R. opt. prof.* и далѣе прослѣдить его мнѣ не удалось. На основаніи своего топографическаго отношенія къ основному корню *N. abducens*, а также и корнямъ *N. vagus*, мы можемъ гомологизировать этотъ стволъ съ корешками группы 4 ab. Образованіе корешковъ послѣдней по типу спинномозговыхъ нервовъ, какъ это мы видѣли у тритона, я не замѣчалъ ни разу у лягушки.

Pisces.

Изъ водныхъ позвоночныхъ мнѣ удалось основательно просмотрѣть развитіе промежуточныхъ корешковъ у очень немногихъ формъ, такъ какъ я былъ лишенъ достаточно обширнаго матеріала по нимъ. Несмотря на это у цѣлага ряда формъ мнѣ удалось встрѣтиться съ тѣми же явленіями, что и у наземныхъ, выраженными иногда даже въ болѣе наглядной формѣ.

Такъ у зародыша *Lepidosteus*, длиною въ 29 мм., мнѣ удалось наблюдать (рис. 55) весьма наглядный сегментальный рядъ корешковъ. Группы 2 ab. и 3 ab. образовали у этого зародыша *N. abducens* и располагаются типично для всѣхъ позвоночныхъ между *N. facialis* и *N. glossophar.* Подъ *N. vagus* замѣчается весьма тоненькій корешокъ группы 4 ab., отъ котораго отходятъ стволики впередъ и назадъ, теряющіеся въ мезенхимѣ. Подобные же корешки немного болѣе значительные мы встрѣчаемъ на третьемъ и четвертомъ міотоммахъ и лишь на пятомъ развивается первый дорзальный корешокъ.

У зародыша *Amia salva* 12 мм. длины, какъ я уже указывалъ выше, корешки *N. abducens* встрѣчены были мною подъ корнями *N. trigeminus*, *N. facialis* и *N. glossopharyngeus*. Послѣдніе являются (см. рис. 56) наиболѣе сильно редуцированными. Первый корешокъ спинномозгового типа замѣчается у этого зародыша подъ *N. vagus* и весьма вѣроятно, что онъ гомологиченъ группѣ 4 ab. Вмѣстѣ съ этимъ корешкомъ мы видимъ и остатки соответствующаго міотома. Первый дорзальный гангліи оказался соответствующимъ третьему сомиту позади *N. vagus*.

У костистыхъ рыбъ мы встрѣчаемъ въ общемъ тѣ же явленія. Такъ у *Callichtys*, мы наблюдаемъ у зародыша длиною въ 7 мм. (рис. 57) корни *N. abducens* между *N. facialis* и *N. glossophar.* приблизительно въ томъ же видѣ, какъ и у лягушки, съ которыми они повидимому и гомологичны. Первый спинномозговой корешокъ образованъ у нихъ группой 4 ab., какъ и у предыдущихъ, но первый спинномозговой гангліи встрѣчается уже на третьемъ заушномъ сомитѣ. Первые два дорзальныхъ ганглія затылочной области образуютъ подобно наземнымъ *Commissura n. vagi*. У сельхій общій характеръ развитія корешковъ *N. abducens* еще ближе напоминаетъ то, что мы наблюдаемъ у наземныхъ. Полимерія корней *N. abducens* у нихъ была уже описана Ниломъ (Neal, 1898), который указалъ на существованіе у *Acanthias* въ онтогенезѣ двухъ группъ корешковъ этого нерва. У изслѣдованныхъ мною зародышей *Raja* мнѣ пришлось встрѣтить корни *N. abducens* всегда ввидѣ цѣлага ряда корешковъ, расположенныхъ между *N. facialis* и *N. glossoph.*, но перехода между этими корешками и спинномозговыми нервами не наблюдается. Позади отъ корешковъ *N. abducens* я встрѣтилъ лишь стволики, затеривающіеся въ мезенхимѣ. Подъ корнями *N.*

vagus замѣчаются отчетливо (рис. 58) моторные корни, но между переднимъ изъ нихъ и сплетеніемъ *N. abducens* существуетъ перерывъ и ни разу мнѣ не удалось установить существованіе непрерывнаго ряда корешковъ. Судя по топографическимъ указаніямъ здѣсь выпадаетъ группа 4 аб. Позднѣе корешки подъ *N. vagus* у *Raja* редуцируются совершенно. Множественность корешковъ подъ *N. vagus* (мы ихъ встрѣчаемъ три пары) зависитъ у *Raja* безусловно отъ сохраненія эпибранхіальными гангліями этого нерва своихъ сегментальныхъ корней. Вслѣдствіе этого вмѣсто единаго слитнаго корня мы встрѣчаемъ четыре, иначе говоря корни *N. vagus* покрываютъ вмѣсто одного четыре сегмента.

У миноги, при самомъ тщательномъ изслѣдованіи, промежуточныхъ корешковъ установить мнѣ не удалось. На изслѣдованныхъ мною зародышахъ найдены были лишь намеки на нервные стволы, опереться на которые нельзя вслѣдствіе невозможности установить неоспоримо ихъ значеніе.

Итакъ, заканчивая разсмотрѣніе моторныхъ корешковъ слуховой области, мы можемъ признать идеальное постоянство сегментации слуховой области, позволяющее намъ совершенно откинуть какую либо возможность вклиниванія въ эту область различныхъ лишнихъ сегментовъ у разныхъ позвоночныхъ.

Дорзальные гангліи.

Дорзальные гангліи въ слуховой области мы встрѣчаемъ, какъ я уже указывалъ въ предыдущей работѣ, ввидѣ слухового ганглія и ряда прикорневныхъ гангліевъ *N. glossopharyngeus* и *N. vagus*, переходящихъ назадъ въ гангліи *Commissura N. vagi*. Всѣ эти гангліи за исключеніемъ послѣднихъ группируются въ связи съ эпибранхіальными гангліями своихъ сегментовъ.

Эпибранхіальные гангліи.

Въ качествѣ эпибранхіальныхъ гангліевъ мы имѣемъ въ слуховой области *N. facialis*, *N. glossopharyng.* и рядъ гангліевъ *N. vagi*, относящійся уже собственно къ затылочной области. Чтобы не останавливаться въ слѣдующей главѣ на висцеральной области, я вкратцѣ опишу наиболѣе интересныя явленія, встрѣчающіяся здѣсь у различныхъ позвоночныхъ.

У *Sauropsida* эпибранхіальные гангліи выражены наилучше у рептилій. У этихъ послѣднихъ мы встрѣчаемъ образованіе въ груп-

пѣ эпибранхіальныхъ ганглиевъ *N. vagi* рядъ самостоятельныхъ единицъ, слитыхъ у птицъ и млекопитающихъ въ общій ганглий блуждающаго нерва. Въмѣстѣ съ тѣмъ, что опять таки сближаетъ рептилій съ *Ichtyopsida*, мы встрѣчаемъ у нихъ образование зачаточнаго *N. lateralis*, отходящаго по типу селяхій отъ массы эпибранхіальнаго ганглія. У птицъ остатки *N. lateralis* встрѣчены были мною лишь у *Numantopus*, *Sterna* и *Podiceps*. *Rami posttrematici* эпибранхіальныхъ ганглиевъ у рептилій образуютъ соотвѣтственно *R. hyomandibularis*, *N. glossopharyngeus*, причемъ послѣдній благодаря слитію корней своего ганглія съ корнями *N. vagus* образуетъ въ взросломъ состояніи у змѣй и гекконовъ какъ бы вѣточку *N. vagus*, что было уже описано Фанъ Беммеленомъ. *N. laryngeus* сливающийся у большинства рептилій съ *N. glossopharyngeus*, *N. recurrens* сливающийся у рептилій съ *R. pneumogastricus*, отъ которой онъ и отходитъ позднѣе ввидѣ боковой вѣтви. У птицъ, млекопитающихъ такъ же какъ и у гекконовъ и ящерицъ *R. posttrematici* и *vagi* выражены очень слабо и лишь въ онтогенезѣ и ихъ замѣщаютъ собственно эквипотентныя вѣтви ствола *R. pneumogastricus*. Какъ и у птицъ, у рептилій *N. vagus* соотвѣтствуютъ три эпибранхіальныхъ ганглія.

У амфибій мы встрѣчаемъ весьма значительное развитіе эпибранхіальныхъ ганглиевъ, у тритона *N. glossopharyngeus* соотвѣтствуютъ два ганглія и *N. vagus* четыре, такъ что общій счетъ висцеральныхъ сегментовъ равняется, не считая преспиракулярной жабры, семи, то есть количеству, наблюдаемому у *Neptanchus*. Подобное же число жаберныхъ щелей было указано Маркусомъ (Markus, 1908) для *Gymnophiona* и описано у *Protopterus*. Задняя жаберная щель у тритона не открывается (такъ же, какъ и предшествующая), но эндодермальный выростъ ея нормально связанъ съ эктодермой.

Очень интересно у тритона существованіе связи съ корнями *N. glossopharyngeus* двухъ эпибранхіальныхъ ганглиевъ и соотвѣтствіе послѣднему двухъ висцеральныхъ щелей. Это явленіе встрѣчено мною только у этой формы. Мнѣ кажется, что оно не выражаетъ явленія интеркаляціи висцеральнаго сегмента, а лишь частичный переносъ корней эпибранхіальныхъ ганглиевъ. Подобные переносы мы видимъ довольно часто, хотя бы при сліяніи корней *N. glossopharyngeus* и *N. vagus* у рептилій или же сліянія эпибранхіальныхъ ганглиевъ *N. vagus* въ общій корень и такъ далѣе.

Передняя изъ *R. postrematici* ганглія *N. glossopharyngeus* сливается у тритона съ задней вѣточкой *R. hyomandibularis* и направляется (см. рис. XXXVI) параллельно съ послѣднею; задняя же сохраняетъ свою морфологическую индивидуальность. Весьма вѣроятно, что передняя *R. postrematicus* была описана за *R. recurrens* п. *facialis*.

У лягушки эпибранхіальные гангліи расположены нормально и на долю *N. glossopharyngeus* приходится одинъ висцеральный сегментъ. Въ образованіи *N. vagus*, какъ и у тритона, участвуютъ четыре сегмента. Такимъ образомъ количество висцеральныхъ сегментовъ равняется шести. *R. postrematicus* ганглія *N. glossopharyngeus* направляется параллельно *R. hyomandibularis* (рис. XLI), но не сливается съ ней какъ у тритона, наоборотъ, отъ ганглія *N. glossopharyngeus* отходитъ викарный стволікъ, анастомозирующій съ *N. facialis*.

У водныхъ позвоночныхъ интересно отмѣтить лишь существованіе у селяхій самостоятельныхъ корней эпибранхіальныхъ гангліевъ *N. vagi*, что было уже описано Бальфуромъ (Balfour). Мы встрѣчаемъ соотвѣтственно четыремъ эпибранхіальнымъ гангліямъ у *Raja* четыре корня *N. vagus*.

Общее заключеніе.

Если мы теперь попытаемся подвести итоги строенію слуховой области у позвоночныхъ, то мы должны прежде всего признать полное отсутствіе какихъ либо признаковъ существованія въ слуховой области накопленія сегментовъ. Отъ селяхій до млекопитающихъ мы встрѣчаемъ всегда одинъ и тѣ же картины строенія моторныхъ корешковъ, группирующихся въ вполне постоянныя сегментальные единицы. Ни разу намъ не пришлось встрѣтить перерыва, позволившаго бы признать здѣсь положеніе неопредѣленнаго количества сегментовъ. Такъ какъ моторные корешки слуховой области весьма строго согласованы съ висцеральными сегментами, то мы можемъ признать, что и послѣдніе въ дѣйствительности выражаютъ своимъ постоянствомъ не одну лишь функціональную вѣтметамерную постоянность строенія висцеральнаго аппарата, но зависятъ отъ постоянства существованія въ слуховой области у всѣхъ позвоночныхъ тождественнаго структурнаго ряда сегментовъ, на что я уже указывалъ въ своей предыдущей работѣ.

Общая схема строения слуховой области представится намъ такимъ образомъ въ слѣдующемъ видѣ:

	Эпифр. ганглии.	Моторн. ядра.	Сомиты.
первый сег.	N. facialis.	Группа 1 аб.	неопр.
второй сег.	N. glossopharyngeus.	Группа 2 аб.	первый заушный.
третій сег.	I. n. vagus.	Группа 3 аб.	второй заушный.

ГЛАВА IV.

Затылочные сегменты у *Sauropsida* и их гомологii.

Послѣ изслѣдованія слуховыхъ сегментовъ мы переходимъ къ изученію отдѣла головы, сохранившаго полнѣе всего сегментацию своихъ признаковъ. При разногласіяхъ относительно сегментациі признаковъ переднихъ отдѣловъ головы позвоночныхъ, отрицавшейся даже совершенно нѣкоторыми изслѣдователями (Рабль, Фрорипъ) въ предслуховой области, мы видимъ, что въ затылочномъ отдѣлѣ головы метамерность была установлена уже весьма давно. Но если мы не встрѣчаемъ разногласій принципиальнаго характера, то въ смыслѣ отдѣльныхъ указаній на количество сегментовъ затылочнаго отдѣла у различныхъ позвоночныхъ изслѣдователи расходятся весьма сильно. Въ частности относительно *Sauropsida* мы имѣемъ указанія Кіаруджи, Фрорипа, Фанъ-Вайя, Гофмана, Фанъ-Беммелена и Филатова, дающія намъ различныя свѣдѣнія относительно количества сегментовъ затылочной области. Такъ у рептилій, у ящерицы Гофманъ (1890 г.) находитъ въ затылочной области четыре корешка спинномозгового типа и пять міотомовъ, у той же ящерицы Кіаруджи (1889) находитъ пять корешковъ и Фанъ-Беммеленъ (1889) шесть корешковъ, изъ которыхъ передній гомологиченъ заднему промежуточному корешку слуховой области ящерицы.

У другихъ рептилій Кіаруджи находитъ у ужа четыре корешка и Филатовъ (1908) у черепахи три при четырехъ міотомахъ.

Относительно птицъ мы встрѣчаемъ такое же разногласіе. Такъ Фрорипъ, Кіаруджи, Беранекъ и Фанъ-Вай принимаютъ солидарно четыре міотома въ затылочной области у птицъ, но сильно расходятся относительно количества затылочныхъ нервовъ, которыхъ Кіаруджи принимаетъ три, Фрорипъ же и Беранекъ лишь два.

Причина подобнаго разногласія лежитъ помимо техническихъ недочетовъ изслѣдованія, зависящихъ отъ продвиганія впередъ въ слуховую область затылочныхъ сегментовъ еще и въ изслѣдова-

ни различными авторами различных представителей. Благодаря последнему обстоятельству исследователям приходилось сталкиваться с различным сегментальным положением границы черепа и наблюдать различные количества затылочных сегментов.

Техническія затрудненія изслѣдованія сегментации затылочнаго отдѣла сводятся главнымъ образомъ къ трудности подбора послѣдовательныхъ стадій ассимиляции туловищныхъ сегментовъ головою.

Первые изслѣдователи сегментации затылочной области наземныхъ опредѣляли отношенія нервовъ къ затылочной дугѣ у зародышей съ ясно обозначенными признаками послѣдней и старались выдѣлить эти особенности на раннихъ стадіяхъ. Коммиссура блуждающаго нерва, развитая весьма значительно у зародышей *Sauror-sida* ставилась въ связь при этомъ съ явленіемъ выпаденія двухъ первыхъ спинномозговыхъ ганглиевъ и эти послѣдніе рассматривались во всѣхъ случаяхъ какъ два послѣдніе полуредуцированные ганглія коммиссуры блуждающаго нерва. Пользуясь такимъ признакомъ, какъ отсутствіе дорзальныхъ ганглиевъ у первыхъ двухъ спинномозговыхъ нервовъ, изслѣдователи считали возможнымъ гомологизировать у всѣхъ зародышей плоскость, проходящую впереди двухъ спинномозговыхъ нервовъ, лишенныхъ дорзальныхъ ганглиевъ, т. е. двухъ послѣднихъ элементовъ *Commissura vagi*, принимая ее у всѣхъ зародышей за границу головы. Такъ какъ въ ихъ глазахъ этимъ сопоставленіемъ устранялась возможность неточнаго опредѣленія положенія границы черепа на раннихъ стадіяхъ, то они уже не задавались цѣлью провѣрить свои воззрѣнія путемъ изученія редукции переднихъ затылочныхъ сегментовъ.

Съ другой стороны, благодаря тому, что опредѣленіе положенія линіи, соответствующей границѣ черепа на раннихъ стадіяхъ, связывалось съ опредѣленными морфологическими признаками периферическихъ нервовъ, то изслѣдователи уже и не задавались вопросомъ относительно возможности передвиженія признаковъ послѣдней въ онтогенезѣ. Линія, соответствующая границѣ черепа, опредѣлялась на самыхъ раннихъ стадіяхъ и признаки, отличающіе ее, признавались вполнѣ постоянными по сегментальному положенію. Вся задача изслѣдованія сводилась лишь къ опредѣленію количества сегментовъ впереди этой линіи на стадіяхъ, когда сегментальные признаки наиболѣе полно еще сохранились.

Я уже указывалъ ранѣе, что признаки затылочнаго сочлененія не постоянны и что вмѣстѣ съ редукціей переднихъ сегментовъ

затылочной области въ онтегенезѣ протекаетъ и преобразование туловищныхъ сегментовъ въ затылочные. Наблюдается напимѣрь редуція дорзальныхъ ганглиевъ, присоединеніе вентральныхъ корешковъ къ *N. hypoglossus*, слияніе дужекъ позвонковъ съ базальнымъ хрящемъ. Благодаря этому спереди назадъ движется поясъ признаковъ, располагающійся послѣдовательно на различныхъ сегментахъ. При этомъ благодаря редуціи переднихъ сегментовъ, мы можемъ опредѣлить точное сегментальное соотвѣтствіе этого пояса лишь при помощи строго послѣдовательнаго изученія процесса. Сравненіе отношенія признаковъ затылочнаго сочлененія къ сегментамъ затылочной области на различныхъ стадіяхъ безъ анализа процессовъ редуціи переднихъ затылочныхъ сегментовъ является простымъ сравненіемъ ряда конвергирующихъ картинъ, расположенныхъ на различныхъ сегментахъ.

Въ значительной степени это обстоятельство отразилось и на противорѣчіяхъ въ изслѣдованіяхъ сегментаціи затылочной области у *Sauropsida*. Мы встрѣчаемъ здѣсь указанія Гофмана на существованіе передняго затылочнаго міотома у ящерицы, лишенаго нервнаго корешка. И наравнѣ съ этимъ мы имѣемъ указанія Кіаруджи и Фанъ-Беммелена на существованіе у ящерицы нервныхъ корешковъ, лишенихъ міотомовъ впереди перваго міотома затылочной области. Здѣсь въ этихъ случайныхъ различіяхъ отразились процессы редуціи переднихъ сегментовъ, обусловивъ противорѣчивыя данныя относительно строенія затылочной области.

Благодаря этому изслѣдовать сегментацію затылочной области приходится не въ томъ направленіи, какъ это дѣлали Фрорипъ, Кіаруджи и такъ далѣе, т. е. выдѣляя на раннихъ стадіяхъ линію, соотвѣтствующую границѣ черепа на основаніи какихъ либо вышнихъ морфологическихъ признаковъ, а исключительно лишь на основаніи изученія редуціи переднихъ затылочныхъ сегментовъ на послѣдовательныхъ стадіяхъ развитія. Только этимъ путемъ представляется возможность установить совершенно точно положеніе линіи, соотвѣтствующей границѣ черепа на раннихъ стадіяхъ.

МОТОРНЫЕ НЕРВЫ.

Reptilia.

Моторные нервы затылочной области у всѣхъ *Sauropsida* образуютъ сплетеніе *N. hypoglossus* и главное вниманіе приходится

обратить здѣсь на послѣдовательное передвиженіе этого сплетенія назадъ.

Emys lutaria.

Какъ и въ предыдущей главѣ, я начну описаніе процессовъ развитія *N. hypoglossus* съ черепахи. На раннихъ стадіяхъ мнѣ пришлось наблюдать у черепахи сплетеніе *N. hypoglossus* у зародышей съ размѣромъ *F. P.* 2 мм. На нѣкоторыхъ экземплярахъ этого размѣра сплетеніе *N. hypoglossus* оказалось весьма слабо развитымъ и въ его составъ входили лишь корешки четвертаго и пятаго сомитовъ затылочной области, причемъ моторные корешки первыхъ двухъ сомитовъ оказались свободными (смотри рис. XI). На другихъ экземплярахъ наоборотъ сплетеніе *N. hypoglossus* было уже очень отчетливо сформировано и въ его составъ входили всѣ корешки позади *N. vagus*, начиная съ корешка второго заушнаго сомита до корешковъ шестого, см. рис. XII.

На болѣе крупныхъ зародышахъ мы всегда наблюдаемъ послѣдовательное распространеніе назадъ сплетенія *N. hypoglossus*. Такъ у зародыша съ *F. P.* 2,2 мм. рис. XIII, въ составъ сплетенія *N. hypoglossus* входили всѣ корешки; начиная съ корешка второго заушнаго сомита до корешка восьмого. Три послѣднихъ имѣли и дорзальные ганглии.

Около этого же времени замѣчается и распаденіе сплетенія *N. hypoglossus* на два отдѣла, передній, сохраняющійся и у взрослой формы, и задній, распадающійся позднѣе. Задній отдѣлъ сплетенія *N. hypoglossus* Сѣверцовъ (1908) принимаетъ повидимому за плечевое сплетеніе. Я не могу вполне согласиться съ этимъ мнѣніемъ, такъ какъ, какъ мы увидимъ ниже, сплетеніе *N. hypoglossus* у всѣхъ рептилій дѣлится весьма постоянно на два отдѣла и кромѣ того, у тѣхъ формъ, какъ, на примѣръ, *Tropidonotus*, *Eutaenia*, у которыхъ передвиженія назадъ плечевого сплетенія не наблюдается, послѣднее выражено ввидѣ третьяго отдѣла сплетеній затылочной области, совершенно независимаго отъ двухъ первыхъ, соответствующихъ *N. hypoglossus*.

У зародышей *Emys* съ *F. P.* 2,5 мм.—3 мм рис. XIV и XVI мы видимъ, что въ составъ перваго отдѣла сплетенія *N. hypoglossus* входятъ корешки, начиная съ третьяго до шестого заушныхъ сомитовъ, и въ составъ втораго отдѣла корешки седьмого, восьмого и

девятого сомитовъ. Корешокъ второго сомита уже у зародышей съ F. P. 2,5 мм. становится переходнымъ къ типу сплетенія *N. abducens* и связываетъ въ большинствѣ случаевъ послѣднее съ *N. hypoglossus* (см. рис. XIV, XVI).

Иногда на этихъ стадіяхъ, а также и на болѣе позднихъ, мы встрѣчаемъ сліяніе обоихъ отдѣловъ *N. hypoglossus*. Оба они оказываются связанными другъ съ другомъ либо черезъ посредство промежуточныхъ анастомозовъ, либо даже въ нѣкоторыхъ случаяхъ сливаются въ одинъ общій стволъ. Максимумъ развитія *N. hypoglossus* мы встрѣчаемъ у зародышей съ F. P. 3,5,—4 мм., у которыхъ сплетеніе *N. hypoglossus* захватываетъ корешки десятого сомита.

Только у зародышей съ F. P. 4 мм. мы встрѣчаемъ рѣзкіе признаки редукиці промежуточныхъ корешковъ слуховой области и сплетеніе *N. hypoglossus* постепенно начинаетъ отдѣляться отъ *N. abducens*. У зародыша съ F. P. 4 мм., реконструкцію котораго мы имѣемъ на рисункѣ XVII, промежуточные корешки еще цѣлы и корешокъ второго заушного сомита сохраняетъ свое направленіе къ *N. hypoglossus*.

Редукиці промежуточныхъ корешковъ у *Emys* распространяется лишь на корешки перваго и второго заушныхъ сомитовъ и корешокъ третьяго сомита сохраняется въ качествѣ перваго корешка *N. hypoglossus*, какъ это уже было указано Филатовымъ.

Одновременно распадается и задній отдѣлъ сплетенія *N. hypoglossus* и на стадіяхъ развитія съ F. P. 4, 5 м. мы встрѣчаемъ уже лишь корешокъ седьмого сомита въ качествѣ послѣдняго корешка этого сплетенія. У зародышей съ F. P. 5, 3 мм. мы встрѣчаемъ и корешокъ седьмого сомита въ качествѣ нормального спинномозгового нерва. Какъ остатокъ существовавшаго здѣсь нѣкогда сплетенія наблюдаются иногда боковыя спайки корешка седьмого сомита съ задними или передними корешками (см. рис. XIX). У зародышей съ F. P. 5, 3 мм. признаки затылочнаго сочлененія уже выражены въ сплетеніи вполне отчетливо и мы видимъ, что граница черепа проходитъ между корешками пятого и шестого сомитовъ заушной области, какъ это уже указывалъ Филатовъ (1906).

Chelydra serpentina.

У *Chelydra* мы встрѣчаемъ въ строеніи затылочной области полную тождественность съ *Emys* съ тою лишь разницею, что

сплетение *N. hypoglossus* у нее не достигает столь значительных размѣровъ, не превышая корешковъ восьмого заушного сомита. Какъ и у *Emys* граница черепа проходитъ между пятымъ и шестымъ заушными сомитами.

Lacerta vivipara. (*L. muralis* и *L. agilis*).

У ящерицы раздѣленіе сплетенія *N. hypoglossus* на два отдѣла выражены очень рано. У зародышей *Lacerta vivipara* съ Ф. Р. 2 мм. рис. V, первый отдѣлъ сплетенія *N. hypoglossus* былъ образованъ корешками второго, третьяго и четвертаго заушныхъ сомитовъ. Второй же отдѣлъ корешками пятаго, шестого и отчасти седьмого. Относительно преформирующаго значенія второго отдѣла сплетенія *N. hypoglossus* по отношенію плечевого сплетенія я затрудняюсь согласиться съ Сѣверцовымъ, такъ какъ мнѣ его пришлось наблюдать и на взрослыхъ стадіяхъ въ томъ же положеніи.

У зародышей съ Ф. Р. 2, 2—2, 6 мм. (рис. VI) оба отдѣла сплетенія *N. hypoglossus* всегда спаяны другъ съ другомъ, но по сравненію съ предыдущими мы замѣчаемъ, что корешокъ пятаго сомита перешелъ въ первый отдѣлъ сплетенія *N. hypoglossus*. На его мѣсто во второмъ отдѣлѣ всталъ зато корешокъ восьмого сомита. Такимъ образомъ коллекторъ перваго отдѣла *N. hypoglossus* образованъ четырьмя корешками и коллекторъ второго тремя, какъ и у предыдущаго зародыша.

Позднѣе отношеніе между отдѣлами остается прежнее и лишь вносится нѣкоторая перемѣна ввидѣ соединенія корешка второго заушного сомита съ *N. abducens* и затѣмъ ввидѣ его позднѣйшей редукиці (см. рис. VII).

Кромѣ корешка второго сомита у *Lacerta* редуцируются корешки третьяго и четвертаго сомитовъ и первый отдѣлъ *N. hypoglossus* у зародыша съ Ф. Р. 4 мм. (рис. VIII) представленъ лишь двумя корешками. Второй отдѣлъ сохраняетъ свое тройственное образованіе.

У *Lacerta muralis* и *agilis* мы встрѣчаемъ вполне тождественныя картины.

Граница черепа у *Lacerta* проходитъ между корешками седьмого и восьмого заушныхъ сомитовъ, какъ это уже указывалъ совершенно вѣрно Van Bemmelen, 1889.

Ascalabotes fascicularis.

У Геккона *N. hypoglossus* захватывает корешки затылочной области, начиная с корешка третьего сомита до восьмого, причем первый отдѣлъ нерва образованъ первыми тремя корешками, второй же выраженъ менѣе рѣзко и представленъ послѣдовательнымъ соединеніемъ съ стволомъ коллекторомъ ряда отдѣльных корешковъ. Указанія Сѣверцова, опредѣляющаго въ качествѣ задняго корешка *N. hypoglossus* корешокъ шестого сомита, насколько мнѣ удалось наблюдать, неточно и у зародышей съ Ф. Р. 3 мм. изслѣдованныхъ мною, корешки седьмого сомита входили въ связь съ коллекторомъ *N. hypoglossus*.

Признаки скелета затылочнаго сочлененія вполне отчетливо выражены уже у зародышей съ Ф. Р. 4, 5 мм., рис. X. Къ этому времени изъ корешковъ *N. hypoglossus* сохраняются корешки пятого, шестого и седьмого сомитовъ въ качествѣ корешковъ перваго отдѣла *N. hypoglossus* и корешки восьмого и девятого сомитовъ въ качествѣ корешковъ втораго отдѣла.

Граница черепа проходитъ между корешками седьмого и восьмого сомитовъ, а не между корешками пятого и шестого сомитовъ, какъ это принималъ Сѣверцовъ.

Tropidonotus natrix.

У ужа мы встрѣчаемъ въ высшей степени интересныя явленія въ развитіи *N. hypoglossus*. Въмѣсто редуціи переднихъ корешковъ у него замѣчается слияніе переднихъ корешковъ *N. hypoglossus* въ первый полимерный корень послѣдняго.

У зародыша съ ФР. 2,5 мм., рис. I, мы встрѣчаемъ уже *N. hypoglossus* ввидѣ двухъ рѣзко разграниченныхъ отдѣловъ. Первый отдѣлъ захватываетъ первые четыре корешка заушнаго отдѣла, начиная отъ корешка втораго заушнаго сомита. Второй отдѣлъ образованъ корешками шестого и седьмого сомитовъ. Оба отдѣла на этихъ стадіяхъ лежатъ независимо другъ около друга не соединяясь анастомозами.

Позднѣе мы наблюдаемъ у зародышей съ ФР. 4, 5 мм., рис. II, разрастаніе назадъ втораго отдѣла *N. hypoglossus*, съ которымъ вступаютъ въ связь корешки восьмого сегмента и у зародыша съ ФР. 5, 1 мм., рис. III, даже девятого. Только у послѣдняго мы

встрѣчаемъ впервые объединеніе двухъ отдѣловъ *N. hypoglossus* въ общее сплетеніе, при чемъ граница между обѣими частями выражена вполне отчетливо.

Параллельно съ разрастаніемъ назадъ сплетенія *N. hypoglossus* мы замѣчаемъ и слияніе переднихъ корешковъ въ полимерный корень. У зародышей съ *FR.* 2, 5 мм., рис. I, мы наблюдаемъ совершенно отчетливо сегментальную индивидуальность переднихъ корешковъ *N. hypoglossus*. Позднѣе, уже у зародышей съ *FR.* 3, 5 мм. и 4, 5 рис. II, мы наблюдаемъ сближеніе переднихъ двухъ корешковъ. У зародыша съ *FR.* 5, 1 мм., рис. III, первые два корешка весьма тѣсно связаны другъ съ другомъ и къ нимъ присоединяется уже и третій корешокъ. Наконецъ, у зародышей съ *FR.* 5,8, рис. IV, и позднѣе мы наблюдаемъ послѣдовательное присоединеніе и четвертаго корешка. Въ результатѣ образуется подъ корнями *N. vagus* громадный передній корешокъ *N. hypoglossus*, описанный уже ранѣе Кіаруджи и Фанъ-Беммеленомъ.

Такимъ образомъ всѣ корешки перваго отдѣла сплетенія *N. hypoglossus* сливаются у взрослога ужа въ полимерный первый корень и метамерность сохраняютъ лишь корешки втораго отдѣла (см. рис. IV).

Граница черепа проходитъ у ужа между корешками седьмого и восьмого сомитовъ.

Остановлюсь въ заключеніи на дополнительномъ сплетеніи, сопровождающемъ *N. hypoglossus* у ужа. У зародышей съ *FR.* 5, 8 мм. мнѣ пришлось наблюдать образованіе позади втораго отдѣла сплетенія *n. hypoglossus* дополнительнаго сплетенія изъ трехъ корешковъ. Передній изъ этихъ корешковъ, соответствующій девятому сомиту занимаетъ обыкновенно, какъ это видно на рис. 21, промежуточное положеніе и связалъ одновременно съ дополнительнымъ сплетеніемъ и со вторымъ отдѣломъ *N. hypoglossus*.

Стволъ коллекторъ дополнительнаго сплетенія обходитъ сзади большой венозный синусъ и затѣмъ проникаетъ снизу въ подязычную область, гдѣ онъ тянется параллельно *N. hypoglossus* въ поверхностныхъ слояхъ мускулатуры.

Судя по общему характеру этого сплетенія его приходится признавать за остатки *Plexus brachialis*. Такимъ образомъ мы здѣсь вполне наглядно имѣемъ весь послѣдовательный рядъ сплетеній ввидѣ перваго отдѣла *N. hypoglossus*, образованнаго корешками вто-

рого-пятого сомитовъ, второго отдѣла *N. hypoglossus*, образованнаго корешками шестого, девятого, и наконецъ третьяго отдѣла, образующаго *Plexus brachialis*, изъ корешковъ девятого десятого, и одиннадцатаго сегментовъ.

Въ данномъ случаѣ мы видимъ очень наглядно самостоятельную морфологическую цѣнность второго отдѣла сплетенія *N. hypoglossus* отъ *Plexus brachialis*.

Eutaenia radix.

У *Eutaenia* въ общихъ чертахъ мы встрѣчаемъ тѣ же явленія, что и у ужа, разница заключается лишь въ сохраненіи у *Eutaenia* корешка перваго заушнаго сомита въ качествѣ перваго корешка (рис. XX) *N. hypoglossus* у молодыхъ зародышей и въ редуціи перваго корешка послѣдняго. Первый полимерный корень *N. hypoglossus* является такимъ образомъ димернымъ.

Кромѣ этого стоитъ отмѣтить еще нѣсколько большее сліяніе обоихъ отдѣловъ *N. hypoglossus*, вслѣдствіе чего уже у зародышей *FR.* 4 мм. мы ихъ встрѣчаемъ соединенными въ общее сплетеніе. Однако, граница между ними выражена отчетливо и проходитъ тамъ же, гдѣ и у ужа.

Въ остальномъ нельзя отмѣтить ничего существеннаго и дополнительнаго сплетеніе *N. hypoglossus* оказывается столь же хорошо выраженнымъ, какъ и у ужа. Граница черепа у *Eutaenia* проходитъ на одинъ сегментъ впереди ужа, между корешками шестого и седьмого сомитовъ.

Alligator.

У аллигатора гомологіи моторныхъ корешковъ мнѣ пришлось опредѣлить по дорзальнымъ гангліямъ *Commissura vagi*, такъ какъ промежуточныхъ стадій у меня не имѣлось. На основаніи того, что послѣдняя у предыдущихъ рептилій оказалась величиной вполне постоянной, мы можемъ съ нѣкоторой долей вѣроятности принять, что и у аллигатора ея задній конецъ расположенъ на тѣхъ же сегментахъ, что и у другихъ рептилій, т.-е. соответствуетъ моторному корешку седьмого сомита. Послѣдній ганглій *Commissura n. vagi* у аллигатора расположенъ между затылочной дугой и атласомъ и я принимаю поэтому постокципитальный моторный нервъ за корешокъ седьмого сомита. Корешки *N. hypoglossus* у аллигатора размѣра *FR.* 8 мм., рис. 19, такимъ образомъ, соответствуютъ чет-

вертому и пятому сомитамъ въ первомъ отдѣлѣ и шестому и седьмому во второмъ отдѣлѣ.

Граница черепа проходитъ у аллигатора между корешками шестого и седьмого сомитовъ.

Seps lineatus.

Относительно сепса мнѣ пришлось поступить на тѣхъ же основаніяхъ, что и съ аллигаторомъ, такъ какъ плохое сохраненіе матеріала не позволяло прослѣдить редуцію переднихъ корешковъ *N. hypoglossus*. На основаніи того, что послѣдній ганглий *Commissurae n. vagi* у сепса совершенно отчетливо расположенъ надъ первымъ постокципитальнымъ корешкомъ *N. hypoglossus* я считаю, что этотъ послѣдній гомологиченъ корешку седьмого сомита. *N. hypoglossus* образованъ у сепса, такимъ образомъ, корешками третьяго, четвертаго сомитовъ (слиты въ одинъ димерный корешокъ) и пятаго сомита, образующими первый отдѣлъ сплетенія, и корешками шестого, седьмого и восьмого сомитовъ, образующими второй отдѣлъ.

Граница черепа у сепса проходитъ соотвѣтственно между корешками шестого и седьмого сомитовъ.

Pelias berus.

На основаніи того же критерія, что и у *Alligator'a* и *Seps'a*, я опредѣляю границу черепа гадюки между седьмымъ и восьмымъ сомитами, такъ какъ первый постокципитальный нервъ у нее является непосредственно слѣдующимъ за *Commissura n. vagi* и снабженнымъ ганглиемъ.

Aves.

У птицъ сплетеніе *N. hypoglossus* передвигается обычно значительно далѣе нежели у рептилій и граница черепа оказывается сравнительно сильнѣе сдвинутой назадъ. У курицы, какъ я уже указывалъ въ своей предыдущей работѣ по морфологіи периферическихъ нервовъ птицъ, въ сплетеніе *N. hypoglossus* входятъ всѣ моторные корешки, начиная съ корешка второго заушнаго сомита и кончая корешкомъ десятаго сомита, при чемъ граница черепа проходитъ между корешкомъ восьмого и девятаго сомита, т.-е. на одинъ сегментъ далѣе нежели у ужа.

Anas crecca.

У чирка граница черепа отодвинута на одинъ сегментъ далѣе назадъ, нежели у курицы и *N. hypoglossus* поглощаетъ максимумъ заты-

лочныхъ корешковъ, встрѣченныхъ мною у *Amniota*. У зародыша съ *FR*. 4 м. м. мы наблюдаемъ въ сплетеніи *N. hypoglossus* затылочные корешки, начиная съ корешковъ третьяго заушнаго сомита и кончая корешками девятаго сомита. Позднѣе къ сплетенію *N. hypoglossus* присоединяются корешки десятаго сомита (рис. XXXII) у зародыша съ *FR* 6 мм. и одинадцатаго сомитовъ (рис. XXXIII) у зародыша съ *фп.* 8 м. м.

Передніе корешки *N. hypoglossus* соотвѣтственно съ этимъ постепенно редуцируются. Но, такъ какъ редукція переднихъ корешковъ идетъ медленнѣе, нежели присоединеніе заднихъ, то на нѣкоторыхъ стадіяхъ удается наблюдать всѣ корешки одновременно и общее сплетеніе *N. hypoglossus—abducens* распространяется на цѣлыхъ одиннадцать-двѣнадцать сегментовъ (смотри рис. XXXII, у зародыша съ *FR* 6 мм.). У зародыша съ *FR* 8 мм., рис. XXXIII, мнѣ еще удалось наблюдать передніе корешки *N. hypoglossus*, начиная съ корешковъ пятаго заушнаго сомита. Позднѣе, какъ и у всѣхъ птицъ, сохраняются лишь два черепныхъ корешка и всѣ корешки впереди восьмого сомита выпадаютъ.

Граница черепа проходитъ между корешками девятаго и десятаго сомитовъ, т.-е. на одинъ сегментъ далѣе назадъ по сравненію съ курицей.

Columba livia.

У голубя сегментация затылочной области выражена менѣе ясно, нежели у чирка. У зародыша съ *FR*. 3 мм., рис. 29, мы встрѣчаемъ корешки *N. hypoglossus*, начиная съ втораго заушнаго сомита и до девятаго. Позднѣе къ этимъ корешкамъ присоединяется еще корешокъ перваго заушнаго сомита, т.-е. корешокъ группы 3 ab. и *N. hypoglossus* растягивается на девять сегментовъ. За этимъ максимумомъ слѣдуетъ послѣдовательная редукція переднихъ корешковъ и у зародышей съ *FR*. 10 мм. мы наблюдаемъ лишь три черепныхъ корешка *N. hypoglossus*, именно корешки пятаго, седьмого сомитовъ, изъ которыхъ первые два сливаются въ общій корень и три шейныхъ корешка восьмого—десятаго сомитовъ, изъ которыхъ послѣдній присоединяется лишь отчасти къ *N. hypoglossus*.

Граница черепа проходитъ у голубя между корешками седьмого и восьмого сомитовъ, т.-е. на одинъ сегментъ впереди, нежели у курицы.

Cotyle riparia.

У береговой ласточки сплетение *N. hypoglossus* короче, нежели у предыдущихъ. У зародышей съ ГР. 2 мм. рис. 32 мы встрѣчаемъ *N. hypoglossus* на четырехъ сегментахъ, именно въ составъ его входятъ корешки второго—шестого заушныхъ сомитовъ. Позднѣ къ этимъ корешкамъ присоединяются сзади корешки шестого, седьмого и восьмого сомитовъ и *N. hypoglossus* у зародышей съ ГР. 3 мм. расположенъ на семи сегментахъ. У болѣе крупныхъ зародышей мы уже встрѣчаемъ сокращеніе сплетенія, при чемъ послѣдовательно выпадаютъ корешки второго, третьяго и четвертаго сомитовъ и въ качествѣ корней *N. hypoglossus* остаются четыре заднихъ корешка предыдущаго зародыша (смотри рис. 34 и 35). У взрослой ласточки остаются, какъ и полагается, два черепныхъ корешка *N. hypoglossus*.

Граница черепа проходитъ у береговой ласточки между корешками шестого и седьмого заушныхъ сомитовъ, т.-е. на одинъ сегментъ впереди голубя.

Tinnunculus alaudarius.

У пустельги сплетеніе *N. hypoglossus* проходитъ сперва періодъ разрастанія назадъ и затѣмъ періодъ сокращенія, на подобіе того, что мы наблюдаемъ у черепахи.

У зародыша съ ГР. 3, 4 мм. *N. hypoglossus* располагается на затылочныхъ сегментахъ, начиная съ второго заушнаго сомита до сегмента седьмого сомита (см. рис. 36). У зародышей съ ГР. 5, 8 мм. и 8 мм. послѣдовательно присоединяются корешки восьмого и девятаго заушныхъ сомитовъ и *N. hypoglossus* (смотри рис. 37) распространяется на семи сегментахъ (первый корешокъ успѣваетъ къ этому времени редуцироваться). Позднѣ задніе корешки *N. hypoglossus* освобождаются и въ составѣ сплетенія остаются корешки, кончая лишь корешкомъ седьмого сомита. Въ качествѣ передняго корешка остается корешокъ четвертаго сомита, такъ какъ передніе два выпадаютъ.

Граница черепа проходитъ между корешками пятаго и шестого сомитовъ, какъ это было уже въ свое время описано П. П. Сушкинымъ.

Hyphantopus avocetta.

У шилоклювки мы встрѣчаемъ весьма интересныя явленія въ развитіи *N. hypoglossus*. У зародыша съ ГР. 3 мм. сплетеніе *N. hypo-*

glossus растягивается на восемь сегментовъ и въ его составъ входятъ корешки второго-девятого сомитовъ. Къ этимъ корешкамъ присоединяются позднѣе у зародышей съ *FR.* 4 мм. корешокъ десятого заушного сомита и, наконецъ, у зародышей съ *FR.* 5,1 мм. одиннадцатаго сомита.

Вмѣстѣ съ тѣмъ передніе корешки *N. hypoglossus* частью редуцируются, частью превращаются въ корешки *N. abducens* (группа второго и третьяго заушныхъ сомитовъ). Но еще во время развитія хрящевого черепа мы встрѣчаемъ весь рядъ корешковъ сплетенія *N. hypoglossus-abducens* (смотри рис. 41 у зародыша съ *FR.* 5,1 мм.), и даже въ то время, когда уже особенности атласа рѣзко выражены, ввидѣ черепныхъ корешковъ *N. hypogl.* сохраняются еще пять нервовъ (отъ корешковъ четвертаго сомита до восьмого). Ко времени окончанія онтогенеза у *Numantopus* сохраняется лишь нормальное для птицъ количество черепныхъ корешковъ *N. hypoglossus*, именно два.

Граница черепа у *Numantopus* проходитъ между корешками восьмого и девятого сомитовъ, т.-е. тамъ же, гдѣ и у курицы.

Sterna macrura.

У крачки редукція переднихъ корешковъ идетъ довольно быстро. Моторные корешки второго и третьяго сомитовъ ни разу не были встрѣчены мною въ качествѣ типичныхъ корешковъ *N. hypoglossus*. Въ этихъ корешкахъ наблюдаются лишь намеки на типъ послѣднихъ ввидѣ образованія стволиковъ, параллельныхъ съ *N. hypoglossus*. Эти стволики никогда не связаны съ послѣднимъ. Единственный анастомозъ между этими корешками и *N. hypoglossus* выражается черезъ стволикъ типа коллектора *N. abducens* у зародышей съ *FR.* 3—3, 5 мм. (см. рис. 46).

Сплетеніе *N. hypoglossus* распространяется у *Sterna* до корешковъ сегментовъ девятого сомита и далѣе назадъ не идетъ. Послѣдній остается въ качествѣ задняго корешка и на самыхъ позднихъ изученныхъ мною стадіяхъ.

Изъ истинныхъ корешковъ *N. hypoglossus* у крачки редуцируется лишь корешокъ четвертаго сомита и то на очень позднихъ стадіяхъ. Во время развитія признаковъ скелета затылочнаго сочлененія мы еще встрѣчаемъ этотъ корешокъ въ качествѣ передняго корешка *N. hypoglossus*.

Граница черепа расположена у крачки, какъ и у *Cotyle*, между корешками шестого и седьмого сомитовъ.

Larus ridibundus.

У чайки общій характеръ развитія *N. hypoglossus* напоминаетъ крачку. У зародыша съ *FR.* 2,8 мм. рис. XXIX мы встрѣчаемъ *N. hypoglossus* на пространствѣ пяти сегментовъ отъ второго до шестого заушныхъ сомитовъ. Позднѣе къ этимъ корешкамъ присоединяются у зародыша съ *FR.* 3, 5 мм., рис. XXX, корешки седьмого сомита и у зародыша съ *FR.* 4 мм. рис. XXXI восьмого и девятого сомитовъ, которые мы встрѣчаемъ въ этомъ же видѣ и у зародыша съ *FR.* 6,5 мм., рис. XXXII, въ моментъ выдѣленія признаковъ скелета затылочнаго сочлененія. Передніе корешки редуцируются значительно послѣдовательнѣе, нежели у крачки и мы встрѣчаемъ остатки корешка второго сомита ввидѣ передняго корня *N. hypoglossus* еще у зародыша съ *FR.* 6,5 мм., рис. XXXII. У взрослой чайки въ качествѣ черепныхъ корешковъ *N. hypoglossus* остаются корешки сегментовъ пятого и шестого сомитовъ. Корешки девятого и десятого сомитовъ остаются въ качествѣ третьяго и четвертаго шейныхъ корешковъ *N. hypoglossus*.

Граница черепа, какъ и у крачки проходитъ у чайки между корешками шестого и седьмого сомитовъ.

Podiceps cristata.

У поганки признаки *N. hypoglossus* встрѣчаются у зародыша съ *FR.* 3 мм., рис. XXV, на моторныхъ корешкахъ, отъ перваго до седьмого заушнаго сомита. Позднѣе къ нимъ временно присоединяются корешки восьмого и девятого сомитовъ (смотри рис. XXVI и XXVII) у зародышей съ *FR.* 3,8 мм. 4,5 мм. Но эти послѣдніе у зародыша съ *FR.* 5,5 мм. снова освобождаются и сплетеніе оканчивается у взрослыхъ опять на сегментѣ седьмого заушнаго сомита.

Передніе корешки сохраняются весьма стойко и мы ихъ встрѣчаемъ всѣ у самаго поздняго зародыша, изученнаго мною (см. рис. XXVIII), съ *FR.* 5,5 мм., когда уже появляются признаки скелетныхъ особенностей затылочнаго сочлененія. У взрослыхъ экземпляровъ сохраняются два черепныхъ корешка, именно корешки четвертаго и пятаго заушныхъ сомитовъ.

Граница черепа проходит тамъ же, гдѣ и у *Tinnunculus*, именно между корешками пятого и шестого заушныхъ сомитовъ.

Corvus frugilegus.

У грача сплетеніе *N. hypoglossus* встрѣчается у зародышей съ *FR.* 2,5 мм. (рис. 47) въ весьма укороченномъ видѣ. Въ его составъ входятъ лишь моторные корешки, отъ второго до пятого сомита. Позднѣе къ этимъ корешкамъ присоединяются корешки сегментовъ шестого и седьмого сомитовъ (смотри рек. зародыша съ *FR.* 3,3 мм. рис. 48) и девятого сомита у зародыша съ *FR.* 4 мм., рис. 49. Этотъ послѣдній освобождается во время развитія скелета затылочнаго сочлененія и у зародыша съ *FR.* 8 мм. послѣднимъ корешкомъ *N. hypoglossus* является корешокъ сегмента восьмого заушнаго сомита.

Передніе корешки редуцируются весьма постепенно и мы еще встрѣчаемъ весь рядъ моторныхъ корешковъ у зародыша съ *FR.* 5 мм. рис. 50. У взрослога грача въ качествѣ черепныхъ корешковъ *N. hypoglossus* остаются корешки сегментовъ пятого и шестого заушныхъ сомитовъ.

Граница черепа проходитъ у грача, какъ и у крачки, между корешками шестого и седьмого сомитовъ.

Corvus monedula.

У галки въ общихъ чертахъ повторяется то же, что и у грача. Какъ и у послѣдняго *N. hypoglossus* начинается съ корешковъ второго заушнаго сомита и къ короткому первичному сплетенію, также въ высшей степени постепенно, присоединяются задніе корешки. Но въ отличіе отъ грача задніе корешки *N. hypoglossus*, именно корешки сегментовъ девятого и десятого сомитовъ, не освобождаются отъ сплетенія *N. hypoglossus*. Въ качествѣ черепныхъ корешковъ *N. hypoglossus* остаются моторные нервы сегментовъ шестого и седьмого сомитовъ.

Граница черепа (рис. 53) проходитъ у галки между корешками седьмого и восьмого сомитовъ, т.-е. на одинъ сегментъ позади, сравнительно съ грачемъ, и въ томъ же мѣстѣ, гдѣ и у голубя.

Дорзальные ганглии.

Дорзальные ганглии затылочнаго отдѣла группируются у *Sauropsida* въ комиссуру блуждающаго нерва. Эта комиссура весьма

постоянна по своему составу у рептилій. У всѣхъ представителей послѣднихъ, разсмотрѣнныхъ мною, она занимала всегда одни и тѣ же пять сегментовъ (третій—седьмой). Поэтому при изслѣдованіи положенія границы черепа у аллигатора и сепса я счелъ возможнымъ опереться на этотъ признакъ.

Весьма интересно, что далеко не всѣ редуцирующіеся ганглии входятъ у рептилій въ составъ комиссуры блуждающаго нерва и исключительно лишь первые пять затылочныхъ ганглиевъ спаиваются у нихъ въ послѣднюю. Въ тѣхъ случаяхъ, когда комиссура не занимаетъ два первые постокципитальные сегмента, какъ напримѣръ у ящерицы, ужа или геккона, замѣчается иногда редукція первыхъ спинномозговыхъ ганглиевъ, зависящая повидимому отъ механическихъ причинъ, главнымъ образомъ отъ подвижности сочлененія между первыми двумя позвонками. Но никогда у рептилій эти ганглии не присоединяются къ комиссурѣ блуждающаго нерва. Такъ у *Ascalabotes*, у котораго редуцируются ганглии первыхъ двухъ постокципитальныхъ нервовъ, или у ящерицы, ужа и *Alligator*, у которыхъ редуцируется лишь одинъ ганглий, мы наблюдаемъ всегда простое выпаденіе послѣднихъ безъ какихъ-либо признаковъ присоединенія ихъ къ комиссурѣ блуждающаго нерва. Въ этихъ колебаніяхъ въ редукціи переднихъ спинномозговыхъ ганглиевъ мы имѣемъ наглядную картину гетерометамеріи затылочнаго сочлененія; такъ у черепахи первые два постокципитальные нерва соответствуютъ послѣднимъ двумъ сегментамъ комиссуры блуждающаго нерва и послѣдняя тянется до эпистрофея. У ящерицы только первый постокципитальный нервъ соответствуетъ комиссурѣ блуждающаго нерва и послѣдняя доходитъ только до атласа. Первый спинномозговой ганглий сохраняется между атласомъ и эпистрофеемъ, иллюстрируя вполне наглядно разницу сегментальнаго положенія границы черепа у ящерицы и черепахи. У ужа комиссура поглощается цѣликомъ черепомъ, такъ же какъ и у геккона, но у перваго спинномозговые ганглии первыхъ двухъ спиноокципитальныхъ нервовъ редуцируются лишь постепенно и выпадаетъ цѣликомъ лишь первый, у втораго же выпадаютъ цѣликомъ ганглии у обоихъ первыхъ постокципитальныхъ нервовъ.

Интересна разница между ящерицей и аллигаторомъ. У этихъ двухъ формъ граница черепа проходитъ черезъ одну плоскость, но у ящерицы тѣмъ не менѣе второй постокципитальный ганглий со-

храняется, у аллигатора же выпадаетъ; у сепса мы встрѣчаемъ тѣ же отношенія, что и у аллигатора.

Такимъ образомъ и въ дорзальныхъ гангліяхъ мы имѣемъ у рептилій совершенно отчетливыя указанія на гетерометамерію затылочнаго сочлененія.

Aves.

У птицъ дорзальные ганглии въ затылочной области образуютъ тоже комиссуру блуждающаго нерва. Но въ противоположность рептиліямъ послѣдняя весьма непостояннаго состава. Такъ у рептилій мы видимъ, что въ теченіе онтогенеза комиссура блуждающаго нерва останавливается, достигнувъ своего максимума распространенія на пяти сегментахъ, у нѣкоторыхъ же птицъ мы встрѣчаемъ ее сразу на пяти сегментахъ у очень молодыхъ зародышей, позднѣе же она постепенно распространяется назадъ на слѣдующіе сегменты. Только у грача, галки и чайки мнѣ пришлось наблюдать закладку комиссуры блуждающаго нерва на количествѣ сегментовъ менѣе пяти. У грача комиссура блуждающаго нерва захватываетъ при закладкѣ лишь три сегмента, не считая группы 4 ab., которая собственно соотвѣтствуетъ корнямъ *N. vagus*. У галки такъ же, какъ и у чайки комиссура закладывается на четырехъ сегментахъ. Несмотря на укороченную закладку комиссуры послѣдняя все-таки перерастаетъ у этихъ формъ свою норму и доходитъ до сегмента восьмого сомита, т.-е. на одинъ сегментъ дальше назадъ, нежели у рептилій. Только у *Tinnunculus* и *Cotyle* комиссура блуждающаго нерва сохранилась въ первичномъ видѣ на пяти сегментахъ. Максимумъ встрѣченъ мною у чирка, у котораго комиссура блуждающаго нерва доходитъ до одиннадцатаго заушнаго сегмента.

Интересно замѣтить, что такъ же, какъ и у рептилій для каждой данной группы птицъ существуетъ предѣлъ распространенія назадъ комиссуры блуждающаго нерва и за нимъ ужъ дорзальные ганглии при редукціи не присоединяются къ комиссурѣ. Такъ у чирка при максимальномъ развитіи комиссуры блуждающаго нерва, доходящей до одиннадцатаго сегмента, мы видимъ, что первые два постокципитальные нерва входятъ въ ея составъ, у голубя же второй постокципитальный гангліи просто выпадаетъ, хотя комиссура захватываетъ у него лишь гангліи восьмого заушнаго сегмента. То же самое мы видимъ и у береговой ласточки, у которой второй

постокципитальный ганглий просто редуцируется, хотя комиссура захватывает лишь пять сегментовъ. Сходныя явленія можно указать у курицы и галки. Но у большинства птицъ все-таки два первые постокципитальные нерва соотвѣтствуютъ заднимъ двумъ сегментамъ комиссуры.

Въ связи съ этой разницей въ отненіи ганглиевъ къ комиссурѣ редукція послѣднихъ протекаетъ двоякимъ путемъ. При присоединеніи ганглиевъ къ комиссурѣ мы видимъ всегда, какъ бы раздѣленіе ганглія на два отдѣла, причемъ нижній отдѣлъ выпадаетъ, верхній же образуетъ новое ганглиозное утолщеніе на комиссурѣ блуждающаго нерва. При прямомъ же выпаденіи ганглія мы замѣчаемъ его концентрацію на вентральной сторонѣ и послѣдующее распаденіе его массы. Картины распадения иногда въ высшей степени наглядны и мы видимъ всю массу ганглія въ различныхъ стадіяхъ гистололиза, при чемъ общая форма ганглія сохраняется. Очень отчетливые случаи подобной редукціи мнѣ пришлось наблюдать у береговой ласточки.

Сомиты.

Сомиты затылочной области строго послѣдовательно выпадаютъ и поэтому не могутъ представить большого интереса, такъ какъ при полномъ отсутствіи какихъ-либо конкретныхъ признаковъ, отличающихъ каждый изъ нихъ въ отдѣльности, они могутъ играть лишь вспомогательную роль при разъясненіи неясныхъ сегментальныхъ отношеній между корешками. У рептилій въ онтогенезѣ заушные сомиты всегда прекрасно выражены и второй сомитъ, исключая *Ascalabotes*, выпадаетъ довольно поздно, образуя типичный міотомъ. Зачаточный міотомъ былъ встрѣченъ мною у *Eutaenia* даже на первомъ сомитѣ.

У птицъ въ степени развитія первыхъ заушныхъ сомитовъ встрѣчаются громадныя колебанія; такъ у грача замѣчается образованіе міотома первымъ заушнымъ сомитомъ, то же самое наблюдается и у поганки. Съ другой стороны у нѣкоторыхъ другихъ формъ, какъ напримѣръ у чирка, крачки, курицы, даже второй сомитъ не образуетъ міотома или развиваетъ лишь зачаточный. Въ зависимости отъ этого у первыхъ мы встрѣчаемъ интересное явленіе образованія внутреннихъ отдѣловъ міотомовъ подъ блуждающимъ нервомъ, напоминающихъ отношенія первыхъ двухъ міотомовъ заушной области у амфибій.

Скелетныя дуги.

Скелетныя дужки закладываются и у рептилій и у птицъ весьма неравномерно въ затылочной области. У рептилій онѣ въ общемъ хуже выражены, нежели у птицъ, что по всей вѣроятности стоитъ въ связи съ болѣе скорымъ темпомъ развитія. У рептилій мнѣ приходилось наблюдать ихъ вполне отчетливо лишь на мезенхиматозныхъ стадіяхъ. Позднѣе же обыкновенно мы встречаемся съ общей массой базального хряща, продырявленной отверстиями для выхода нервовъ. У птицъ приходится наблюдать иногда четыре—*Tinnunculus*, курица, *Cotyle*, иногда три—*Humanotopus*, голубь, чирокъ, *Sterna*, двѣ—грачъ и галка и, наконецъ лишь одну затылочную (*Podiceps*, *Larus*).

Весьма интересны случаи, когда граница базального хряща передвигается назадъ. Подобное явленіе мнѣ пришлось наблюдать у курицы (на раннихъ стадіяхъ развитія послѣдней, у *Cotyle* и у *Humanotopus* на болѣе позднихъ). У двухъ послѣднихъ удается установить передвиженіе признаковъ атласа и эпистрофея. Именно центръ перваго постокципитального позвонка успѣваетъ обособиться ранѣе его приращенія къ базальному хрящу, вслѣдствіе чего послѣ его приращенія можно замѣтить процессъ обособленія центра на слѣдующемъ сегментѣ и атласъ развивается уже изъ второго позвонка, преформирующаго его признаки.

Весьма странныя явленія развитія базального хряща у поганки; у этой послѣдней базальный хрящъ какъ бы вытягивается изъ подъ *N. vagus* и вмѣсто видѣренія сегментовъ мы замѣчаемъ, наоборотъ, ихъ выдвиганіе назадъ.

За этими исключеніями слѣдуетъ признать, что въ большинствѣ случаевъ появленіе особенностей скелета затылочнаго сочлененія фиксируетъ послѣднее и останавливаетъ процессъ передвиженія назадъ признаковъ затылочнаго отдѣла. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, какъ у *Tinnunculus*, *Podiceps* и такъ далѣе, мѣсто фиксаціи затылочнаго сочлененія не согласовано съ распространеніемъ назадъ затылочныхъ признаковъ въ нервной системѣ и въ послѣдней происходитъ затѣмъ процессъ обратной дедифференцировки заднихъ сегментовъ, оказавшихся лишними сравнительно съ установленнымъ для данной группы структурнымъ типомъ.

Заключение.

Подводя итоги вышесказанному, мы можем сказать, опираясь на указания гомологии первых затылочных сегментовъ, принятых нами на основаніи изслѣдованія сегментовъ слуховой области, что затылочное сочлененіе закладывается у *Sauropsida* на различныхъ сегментахъ.

При этомъ, такъ какъ измѣненіе сегментальнаго положенія границы черепа не носитъ у наземныхъ характера какого-либо процесса послѣдовательно прогрессирующаго въ какомъ либо опредѣленномъ направленіи и наоборотъ отмѣчено полной случайностью въ своемъ проявленіи, то мы должны присоединиться къ мнѣнію, высказанному въ 1887 году Гегенбауромъ, и признать, что граница черепа въ зависимости отъ какихъ то неизвѣстныхъ функціональных причинъ можетъ передвигаться безразлично впередъ или назадъ, вызывая, какъ обособленіе сегментовъ изъ черепа, такъ и присоединеніе ихъ къ послѣднему. Тотъ фактъ, что у птицъ мы встрѣчаемъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ, напримѣръ у *Tinnunculus*, границу черепа между тѣми же сегментами, что у черепахи, и слѣдовательно на одинъ-два сегмента впереди ея положенія у ящерицы или ужа, позволяетъ намъ признать съ полной неоспоримостью мнѣніе Гегенбаура. Мы не имѣемъ никакихъ основаній принимать вмѣстѣ съ школой Фюрбрингера существованіе прогрессивнаго процесса удлиненія затылочной области за счетъ туловища. Тѣ безконечныя числа поглощенныхъ сегментовъ, которыя принимаетъ Фюрбрингеръ для высшихъ позвоночныхъ, являются совершенно произвольными и при развитіи границы черепа такъ же, какъ и при развитіи крестца или фиксаціи области передняго пояса и выдѣленія границы между шеей и туловищемъ, мы встрѣчаемъ простое функціональное явленіе, подчиненное нѣкоторому равновѣсію силъ въ онтогенезѣ даннаго организма. Смотря по тому, въ какую сторону нарушится это равновѣсіе, граница черепа передвинется впередъ или назадъ.

Нервные сегменты между N. trig. и зат. дугой.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
Дорзальные ганглии.	Sus domest.	общий глазничный г.				п. VIII	прикорневые ганг. IX и X.	г. n XI	2 с.	1 с.	1 sp.	2 sp.	3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.					
	Gallus dom.	общий глазничный г.				п. VIII	прик. ганг. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.			
	Anas crecca.	общий глазничный г.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.													
	Columba livia.	общий глазничный г.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.		
	Cotyle riparia.	общий глазничный г.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	
	Tinnunculus al.	общий глазничный г.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.
	Huianopus av.	общий глазничный г. (г. м.).				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.			
	Sterna macrura.	общий глазничный г. (г. м.).				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	
	Larus ridib.	общий глазничный ганг.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	
	Podiceps cristatus.	общий глазничный ганг.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.
	Corvus frugil.	общий глазничный ганг.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	
	Corvus monedula.	общий глазничный ганг.				п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.		
	Emys lutaria.	ganglion r. oph.	gangl. r. os.			п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.
	Chelidra serpentina.	gangl. r. oph.	gangl. r. os.			п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.
	Tropidon. natr.	g. n. th.	g. r. oph.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.	п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										2 sp.	3 sp.	4 sp.	5 sp.
	Eutaenia rad.	g. n. th.	g. r. oph.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.	п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										2 sp.	3 sp.	4 sp.	5 sp.
	Lacerta vir.	g. r. oph. p.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										2 sp.	3 sp.	4 sp.	5 sp.
	Ascalabotes.	g. r. oph. p.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.		
	Alligator.	g. r. oph. p.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	
	Seps.	g. r. oph. p.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	пр. г. IX и X.	commissura vagi.										3 sp.	4 sp.	5 sp.	
	Triton.	g. r. oph. prof.	g. r. os			п. VIII	ganglion later.	1 sp.	2 sp.	3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.	7 sp.	8 sp.						
	Rana.	g. r. oph. prof.	g. r. os			п. VIII	ganglion later.	2 sp.	3 sp.	4 sp.	5 sp.	6 sp.	7 sp.	8 sp.							
	Callichtys.	g. n. ocul.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	ganglion lateralis	спинномозговые ганглии.													
	Salmo.		g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	ganglion lateralis	спинномозговые ганглии.													
	Lepidosteus.	g. r. o. s. l.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	ganglion lateralis	спинномозговые ганглии.													
	Amia.	g. r. o. s. l.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	ganglion lateralis	спинномозговые ганглии.													
	Raja.	g. r. o. prof.	g. r. o. m.	g. r. o. ma.		п. VIII	ganglion lateralis	спинномозговые ганглии.													
	Petromyzon.	g. g. vel.	g. r. oph sup.			п. VIII	ganglion lateralis	спинномозговые ганглии.													

ГЛАВА V.

Заключение первой части: гетерометамерность затылочного сочленения, какъ общее явленіе съ гетерометамерностью другихъ специализированныхъ признаковъ позвоночника.

Въ предыдущихъ главахъ мы рассмотрѣли сегментацію участка головы между затылочной дугой и тройничной областью. Строеніе этого отдѣла головы мы можемъ выразить у рассмотрѣнныхъ нами позвоночныхъ ввидѣ конкретного ряда метамеровъ, позволяющаго намъ совершенно отчетливо сравнить гомологію отдѣльныхъ сегментовъ затылочной области у различныхъ представителей и тѣмъ самымъ сравнить измѣненія въ сегментальномъ положеніи затылочного сочлененія у различныхъ позвоночныхъ.

На приложенной таблицѣ я сгруппировалъ результаты изслѣдованія относительно строенія этихъ сегментовъ у различныхъ позвоночныхъ и отмѣтилъ тѣ колебанія, которыя въ этомъ отношеніи наблюдаются.

Мы видимъ, что основной вопросъ настоящаго изслѣдованія, именно существованіе разницы сегментальнаго положенія границы черепа у различныхъ *Sauropsida*, мы можемъ установить совершенно конкретно. Затылочное сочлененіе у *Sauropsida* колеблется по положенію между минимальнымъ количествомъ въ пять затылочныхъ сегментовъ, наблюдаемомъ у черепахи, пустельги и поганки, и максимальнымъ въ девять, у чирка. Въ этихъ предѣлахъ намъ удастся установить колебанія въ положеніи границы черепа, послѣднюю мы находимъ у различныхъ представителей на всѣхъ безъ исключенія промежуточныхъ сегментахъ. Такъ у рептилій мы встрѣчаемъ границу затылочной области у:

<i>Emys lutaria</i>	между.....	5 и 6
<i>Chelydra serpentina</i>	»	5 » 6
<i>Lacerta vivipara</i>		
(<i>muralis</i> и <i>agilis</i>)	»	6 » 7
<i>Ascalabotes fascicularis</i>	»	7 » 8

<i>Tropidonotus natrix</i>	>	7 > 8
<i>Pelias berus</i>	>	7 > 8
<i>Eutaenia radix</i>	>	6 > 7
<i>Seps lineatus</i>	>	6 > 7
<i>Alligator sp</i>	>	6 > 7
соотвѣтственно и у птицъ:		
<i>Gallus dom</i>	между.....	8 и 9
<i>Anas crecca</i>	>	9 > 10
<i>Columba livia</i>	>	7 > 8
<i>Cotyle riparia</i>	>	6 > 7
<i>Tinunculus alaudar.</i>	>	5 > 6
<i>Hymantopus avocetta</i>	>	8 > 9
<i>Sterna macrura</i>	>	6 > 7
<i>Larus rudibundus</i>	>	6 > 7
<i>Podiceps cristata</i>	>	5 > 6
<i>Corvus frugilegus</i>	>	6 > 7
> <i>monedula</i>	>	7 > 8

Вмѣстѣ съ тѣмъ при всѣхъ этихъ разнообразныхъ колебаніяхъ, какъ я уже указывалъ выше, сохраняется всегда въ строгой формѣ структурный типъ, присвоенный затылочному сочлененію у данной группы. Затылочное сочлененіе будетъ всегда монокондильнымъ у *Sauropsida*; у птицъ всегда сохраняются лишь два черепныхъ корешка (третій въ видѣ рѣдкаго индивидуальнаго исключенія) и лишь два первыхъ спинномозговыхъ нерва утратятъ ганглии и вступаютъ въ связь съ *N. hypoglossus*; у рептилій соотвѣтственно сохраняются, какъ правило, три корешка черепныхъ и только въ отношеніи признаковъ постокципитальныхъ нервовъ встрѣтятся колебанія.

Такимъ образомъ въ этихъ случаяхъ около затылочнаго сочлененія группируется рядъ совершенно постоянныхъ признаковъ, независимыхъ отъ гомологіи морфологическихъ единицъ, сопровождающихъ это послѣднее. Мы можемъ сказать что, около затылочнаго сочлененія выразится нѣкоторый структурный принципъ, характерный для даннаго организма, совершенно не зависящій отъ гомологіи тѣхъ морфологическихъ единицъ, которыя явятся объектомъ для его проявленія. Лишь въ зависимости отъ того явится ли, на примѣръ, данный корешокъ, или скелетный сегментъ, вторымъ или третьимъ по отношенію къ затылочному сочлененію, опредѣлится и его пластическое преобразование.

Механическая зависимость этихъ явленій выступаетъ очень рѣзко въ тѣхъ отношеніяхъ, которыя занимаютъ относительно другъ друга различныя системы органовъ. Мы видимъ очень часто, какъ я уже выше указывалъ, что различные органы являются несогласованными другъ съ другомъ въ темпахъ развитія.

Въ моторныхъ нервахъ признаки затылочной области опережаютъ соотвѣтственныя измѣненія въ дорзальныхъ. Въ скелетѣ наконецъ проявляются совершенно новыя ограниченія распространенія назадъ затылочнаго отдѣла.

Но все эти противорѣчія являются достояніемъ онтогенеза и проявляются лишь до тѣхъ поръ, пока граница черепа не опредѣлится въ окончательномъ видѣ. Немедленно послѣ этого происходитъ перегруппировка признаковъ, заканчивающаяся картиной строенія, характерной для даннаго вида.

Все эти противорѣчія въ значительной степени удается согласовать анализомъ послѣдовательности образованія органовъ. Такъ сомиты, какъ наиболѣе ранніе по закладкѣ сегментированные органы, претерпѣваютъ ранѣ другихъ явленія преобразованія. Въ редукціи переднихъ сомитовъ, отмѣченной у *Saugorsida* Киаруджи, Фанъ-Бемеленомъ, Гофмапомъ, Гороновичемъ и т. д., описанной мною лично у курицы, мы имѣемъ несомнѣнно начало распространенія назадъ аметамерной картины строенія головного отдѣла.

На извѣстной стадіи къ процессу дедифференцировки сомитовъ присоединяется процессъ дедифференцировки сегментации нервной системы. Благодаря тому, что дедифференцировка сегментации передняго отдѣла головы уже въ основныхъ чертахъ закончена, къ этому времени мы встрѣчаемъ здѣсь сразу образованіе полимерныхъ ганглиевъ, ближайшее сегментальное раздѣленіе которыхъ удается установить лишь при тщательномъ анализѣ отдѣльныхъ признаковъ, сохранившихся у нѣкоторыхъ формъ. Насколько полно утрачена въ передней части головы метамерность нервной системы видно уже изъ тѣхъ разнообразныхъ возрѣній относительно сегментации головныхъ ганглиевъ, которыя все встрѣчали одинаковыя основанія для своего доказательства въ отсутствіи конкретныхъ сегментальныхъ признаковъ.

Въ области позади тройничнаго нерва нервная система появляется тогда, когда процессъ дедифференцировки еще не достигъ своего окончанія. Вслѣдствіе этого здѣсь сохраняются сегментальные при-

знаки и тѣмъ полнѣе, чѣмъ далѣе назадъ расположенъ нервный сегментъ. Если корешки *N. abducens* представляютъ трудность для сегментальнаго раздѣленія, то каждая группа корешковъ позади нихъ является обычно все точнѣе и точнѣе выраженной сегментальной единицей.

Наконецъ въ затылочной области процессы дедифференцировки сегментаціи нервныхъ элементовъ протекаютъ вполне наглядно, такъ какъ здѣсь первые элементы появляются задолго до распространенія процесса дедифференцировки въ затылочной области.

Наиболѣе поздно появляется въ онтогенезѣ скелеть и даже въ затылочной области его появленіе совпадаетъ уже съ разгаромъ процесса развитія аметамерности. Скелетные элементы лишь въ исключительныхъ случаяхъ пріобрѣтаютъ въ затылочной области вполне ясную сегментированность и чаще мы ихъ наблюдаемъ спаянными уже при появленіи въ общій базальный хрящъ. Поэтому только въ исключительно благопріятныхъ случаяхъ какъ у *Cotyle*, *Humantopus* или *Gallus*, мы наблюдаемъ передвиженіе процесса дедифференцировки на скелетныхъ элементахъ. Въ большинствѣ случаевъ скелеть является факторомъ окончанія распространенія назадъ процесса дедифференцировки сегментаціи и граница базальнаго хряща опредѣляетъ границу дальнѣйшаго распространенія назадъ головы. На основаніи расхожденія мѣста остановки процесса дедифференциации скелета съ другими органами и въ особенности съ нервной системой мы можемъ сказать, что остановка распространенія назадъ сліянія скелетныхъ сегментовъ въ базальный хрящъ не зависитъ отъ степени распространенія назадъ признаковъ головного отдѣла нервной системы, а исключительно лишь отъ какихъ то, намъ совершенно неизвѣстныхъ пока механическихъ факторовъ, опредѣляющихъ подвижность головы.

Такимъ образомъ въ теченіе онтогенеза мы можемъ установить существованіе послѣдовательнаго распространенія назадъ признаковъ, характерныхъ для головного отдѣла тѣла позвоночнаго, и переходъ въ аметамерное состояніе туловищныхъ сегментовъ по направленію спереди назадъ. Въ переднемъ отдѣлѣ головы этотъ процессъ протекаетъ на стадіяхъ очень раннихъ до появленія отчетливыхъ признаковъ сегментированныхъ органовъ; въ слуховой области онъ протекаетъ одновременно съ ихъ закладкой, вслѣдствіе чего мы захватываемъ лишь его обрывочное окончаніе и въ затылочной области наконецъ мы

его застаемъ въ полной наглядности, такъ какъ большинство системъ органовъ здѣсь успѣваетъ заложиться вполне отчетливо до развитія процесса полимеризаціи.

Мы видимъ здѣсь типичную картину распространенія нѣкоторыхъ функцій вдоль ряда сегментальныхъ признаковъ, не отличающуюся по своему существу отъ явленій, описанныхъ Сѣверцовымъ для передвиженія конечностей. Самой существенной разницей остается лишь то, что мы можемъ наблюдать во второмъ случаѣ наглядную виѣшнюю причину ввидѣ ползущаго назадъ зачатка конечности, въ нашемъ же случаѣ эта причина скрыта въ общей массѣ преобразованій центральной нервной системы и специальныхъ аппаратовъ головы, отражаясь лишь косвенно на явленіяхъ фиксаціи границы черепа. Мы можемъ говорить поэтому лишь объ функціяхъ въ общемъ смыслѣ этого слова, но не можемъ связать этотъ процессъ, какъ въ случаяхъ передвиженія конечностей, съ вліаніемъ определеннаго фактора.

Весьма вѣроятно, что именно въ болѣе широкомъ и разнообразномъ характерѣ факторовъ, определяющихъ положеніе границы черепа у наземныхъ сравнительно съ факторами, фиксирующими ихъ положеніе поясовъ конечностей, мы имѣемъ и причину отсутствія у нихъ согласованія въ развитіи аметамеризаціи въ различныхъ органахъ.

Въ тѣхъ случаяхъ, когда въ нервной системѣ, насколько то позволяетъ судить развитіе затылочныхъ сплетеній, мы встрѣчаемъ картину большаго или меньшаго развитія полимеріи, нежели въ скелетѣ, или въ тѣхъ случаяхъ, когда сегментація нервовъ сохраняется долѣе, нежели сегментація мускулатуры, какъ мы это видимъ въ слуховой области, мы имѣемъ указанія на то, что различныя системы органовъ находятся въ различныхъ отношеніяхъ къ однимъ и тѣмъ же явленіямъ. Это неравенство зависитъ мнѣ кажется отъ разнообразія причинъ, вызывающихъ, съ одной стороны, развитіе полимерныхъ высшихъ ядеръ головного мозга, какъ главныхъ центровъ координаціи и, съ другой стороны, развитіе сложной полимерной мускулатуры переднихъ отдѣловъ головы въ связи съ дѣятельностью челюстнаго аппарата и затылочнаго сочлененія. Въ-мѣсто одной причины, какъ мы это видимъ въ генезисѣ поясовъ конечностей, здѣсь лежатъ нѣсколько различныхъ, причинъ совершенно независимыхъ другъ отъ друга. Въ результатѣ признаки

дифференцировки сегментации выражены въ различныхъ органахъ въ различной степени и постоянными остаются лишь нѣкоторыя опредѣленные функціональные признаки, какъ редукція первыхъ двухъ спинномозговыхъ ганглиевъ у птицъ, напимѣръ. Но признаки эти являются по своему происхожденію гетерогенными и въ образованіи ихъ могутъ играть роль, какъ внутреннее преобразование центровъ нервной системы (*Commissura vagi*), такъ и простое механическое преобразование отдѣльныхъ органовъ подѣ влияніемъ развитія нѣкоторыхъ особенностей въ сосѣднихъ органахъ, какъ напимѣръ въ данномъ случаѣ у птицъ ввидѣ простого выпаденія двухъ постокципитальныхъ спинномозговыхъ ганглиевъ при развитіи атласа и эпистрофея въ тѣхъ случаяхъ, когда они оказываются не включенными въ составъ *Commissura vagi*.

Во всѣхъ этихъ случаяхъ мы видимъ, что развитіе нѣкоторыхъ признаковъ въ какой либо системѣ органовъ оказываетъ механическое влияніе на сосѣдніе, вызывая ихъ преобразование несмотря на то, что функціонально они не связаны съ этими послѣдними. Преобразование, что особенно важно, при равенствѣ механическихъ факторовъ будетъ всегда конвергирующимъ несмотря на гетерогенность происхожденія преобразующихся элементовъ.

Поэтому только изслѣдованіемъ послѣдовательности теченія процесса въ онтогенезѣ мы и можемъ выяснитъ вопросы сегментальныхъ гомологій въ затылочной области. Конвергенція картины строенія при изслѣдованіи отдѣльныхъ зародышей не дастъ намъ въ этомъ случаѣ возможности разобраться въ этомъ сложномъ вопросѣ по выхваченнымъ отдѣльнымъ стадіямъ.

Какъ я указывалъ выше, подобныя же явленія передвиженія признаковъ вдоль ряда сегментовъ мы встрѣчаемъ и при передвиженіяхъ поясовъ конечностей.

Еще Гегенбауръ, создавая свою знаменитую теорію происхожденія поясовъ конечностей изъ висцеральныхъ дужекъ, принималъ существованіе процесса передвиженія конечностей. Позднѣе въ связи съ вопросами объ измѣненіяхъ количества сегментовъ въ различныхъ отдѣлахъ позвоночника постепенно возникла теорія эксъ- и интеркаляціи сегментовъ, какъ объясненіе существованія различнаго сегментальнаго положенія отдѣльныхъ специализированныхъ признаковъ. Наболѣе полно развилъ эту теорію Герингъ въ своемъ исчерпывающемъ изслѣдованіи по строенію туловищныхъ сплетеній

у позвоночныхъ. Герингъ принимаетъ, что признаки поясовъ конечностей связаны у всѣхъ позвоночныхъ съ одними и тѣми же морфологическими единицами—сегментами, и, что разница въ ихъ сегментальномъ положеніи у различныхъ позвоночныхъ зависитъ исключительно отъ увеличенія или сокращенія количества промежуточныхъ сегментовъ. Специализація признаковъ заставляеть Геринга признавать ихъ связь съ опредѣленными морфологическими единицами. По отношенію къ промежуточнымъ сегментамъ Герингъ допускаеть своеобразную числовую мутацію въ родѣ меристическихъ варіацій Бэтсона. Сравнивая положеніе поясовъ сплетеній у значительнаго количества индивидуумовъ *Salamandra* авторъ находитъ, что только приблизительно у 30% встрѣчаются вполне нормальныя отношенія, у остальныхъ замѣчаются частичныя неправильности, иногда неравномѣрныя на обѣихъ сторонахъ. Такимъ образомъ нормальный типъ выражаеть лишь наиболее частую комбинацію. Въ случаѣ увеличенія числа какой либо другой комбинаціи создается постепенно и новое представленіе о перемѣнѣ сегментальнаго положенія признаковъ. Нельзя не согласиться съ мнѣніемъ Геринга, что представленіе о томъ или иномъ нормальномъ сегментальномъ положеніи признаковъ выражаеть лишь наиболее часто встрѣчающуюся комбинацію, но вмѣстѣ съ тѣмъ изъ его взгляда совершенно не вытекаетъ представленія о существованіи эвсъ- и интеркаляціи промежуточныхъ сегментовъ. Варіація въ сегментальномъ положеніи особенностей поясовъ конечностей можетъ выражать, какъ и въ изслѣдованномъ нами случаѣ, лишь неравномѣрное окончаніе процесса передвиженія поясовъ конечностей, но отнюдь не существованіе вклиниванія промежуточныхъ сегментовъ, или иначе говоря меристическаго увеличенія общаго количества сегментовъ.

Неправильность объясненія гетерометамерности конечностей эвсъ- и интеркаляціей стала совершенно очевидной послѣ изслѣдованія Сѣверцова о развитіи пятипалой конечности наземныхъ. Сѣверцовъ описываетъ совершенно наглядно послѣдовательный ходъ сдвиганія назадъ сплетенія плечевого пояса конечностей у рептилій. Подобное же явленіе наблюдается, какъ мнѣ сообщилъ П. П. Сушкинъ¹⁾, въ тазовомъ поясѣ у птицъ ввидѣ сдвига впередъ положенія *acetabulum*'а.

¹⁾ Передвиженіе назадъ тазового пояса отписываетъ еще Credner у личинокъ *Branchiosaurus*.

Если относительно особенностей плечевого пояса можно высказать оговорку, что здѣсь замѣчаются специфическіе признаки лишь въ нервной системѣ и сравнительно незначительные въ скелетѣ, то относительно тазового пояса сказать того же нельзя, и въ послѣднемъ случаѣ приходится признать, что всѣ скелетные элементы оказываются совершенно одинаково способными выработать специфическіе признаки даннаго органа. Крестецъ со всѣми своими особенностями разовьется безразлично на любыхъ сегментахъ и выразитъ во всѣхъ случаяхъ совершенно одинаковую морфологическую картину.

На передвиженіяхъ поясовъ конечностей я останавливаюсь менѣе подробно, потому что въ данномъ случаѣ мы отчасти встрѣчаемъ прямой опредѣляющій факторъ въ положеніи конечностей относительно ряда туловищныхъ сегментовъ. Здѣсь преобразование сегментовъ идетъ вслѣдъ за совершенно опредѣленнымъ факторомъ, что въ значительной стѣпени и оправдываетъ въ глазахъ морфологовъ гетерометамерность признаковъ поясовъ конечностей. На выручку здѣсь приходитъ мысль о функціональныхъ корреляціяхъ и въ результатѣ явленіе получаетъ обезцѣнивающую этикетку.

Хотя я и не могу согласиться съ правильностью подобнаго воззрѣнія и мнѣ кажется, что мы имѣемъ и здѣсь совершенно равноцѣнные явленія, но я предпочитаю все-таки опереться на передвиженія границы черепа, такъ какъ здѣсь совершенно нельзя объяснить общимъ мѣстомъ явленіе передвиженія признаковъ, хотя бы уже за полнымъ отсутствіемъ какихъ либо конкретныхъ функціональных факторовъ. Къ тому же въ случаяхъ передвиженія признаковъ поясовъ конечностей мы должны опереться въ качествѣ базы опять-таки на тѣ же передніе сегменты и въ данномъ случаѣ оказаться опять таки въ томъ же положеніи необходимости предварительно исследовать сегментальное положеніе границы черепа.

Въ случаѣ гетерометамеріи затылочнаго сочлененія у Amniota мы не встрѣчаемъ прямыхъ функціональных факторовъ и поэтому до послѣдняго времени воззрѣніе на возможность послѣдней высказывалось весьма осторожно. Исключая указаній Кіаруджи, мы не знаемъ совершенно въ литературѣ признанія возможности гетерометамеріи затылочнаго сочлененія у Amniota. Всѣ авторы рассматриваютъ послѣднее какъ постоянную сегментальную величину. Особенности скелета затылочнаго сочлененія при удивительномъ по-

стоянствѣ даже въ мельчайшихъ деталяхъ ихъ морфологическихъ признаковъ вынуждали, въ случаѣ признанія ихъ гетерометамернаго образования, принять либо происхождение всѣхъ признаковъ скелета путемъ простой функціональной дифференцировки эквипотентнаго ряда скелетныхъ элементовъ, т. е. признанія исключительно лишь функціональнаго значенія за вѣшной формой скелета, либо происхождение затылочнаго сочлененія гетерогеннымъ путемъ, иначе говоря принять весьма древнее расхождение вѣтвей наземныхъ на отдѣльныя систематическія группы. Въ обоихъ случаяхъ логическимъ выводомъ являлась необходимость признать неограниченную возможность явленій конвергенціи въ скелетѣ подѣ влияніемъ тождества функцій.

Неизбѣжность рѣшить эту дилемму и одинаково непріятные результаты обоихъ рѣшеній для филогенетической точки зрѣнія создали у морфологовъ взглядъ на невозможность гетерометамеріи затылочнаго сочлененія наземныхъ и заставили разсматривать затылочныя сочлененія наземныхъ, какъ постоянную сегментальную величину.

То значеніе, которое морфологія отвела признакамъ затылочнаго сочлененія наземныхъ, положивъ его даже въ основаніе систематическаго ихъ раздѣленія, при которомъ значительную роль оказало существованіе моно- или диплоковдильности затылочнаго сочлененія, позволяетъ и намъ въ настоящей работѣ придать важное значеніе гетерометамеріи затылочнаго сочлененія наземныхъ и попытаться прослѣдить во всѣхъ деталяхъ тѣ выводы, которые можно сдѣлать изъ этого интереснаго явленія.

ЧАСТЬ II.

Отдѣлъ теоретическій.

„Si des raisons ne sont pas bonnes pour un cas extrême, elle ne valent rien du tout“.

J. S. Mill. The Liberty, t. M. Dupont-White.

ГЛАВА VI.

Мутация, какъ факторъ передвиженія признаковъ вдоль метамерныхъ рядовъ.

Всѣ извѣстные намъ случаи вариации признаковъ, какъ совершенно правильно указалъ Бэтсонъ (Bateson, 94), мы можемъ всегда подвести либо подъ случаи меристическихъ вариаций (meristische variation), либо подъ случаи субстантивныхъ вариаций (substantive variation). Первые выражаютъ намъ случаи, когда происходитъ измѣненіе количества какихъ-либо однородныхъ органовъ безъ нарушенія строенія каждаго изъ нихъ въ отдѣльности, вторыя—случаи, когда происходятъ измѣненія строенія послѣднихъ. Гетерометамерность затылочнаго сочлененія Amniota мы на первый взглядъ съ большей долей вѣроятности могли бы причислить къ первымъ. Въ самомъ дѣлѣ мы совершенно не знаемъ случаевъ, когда процессъ переноса какихъ-либо признаковъ осевого скелета осуществлялся бы у Amniota во взросломъ состояніи. У взрослыхъ организмовъ мы всегда встрѣчаемъ лишь измѣненіе положенія границы между какими-либо отдѣлами на цѣлое число звеньевъ. Не только по отношенію къ границѣ черепа, но также и по отношенію къ границамъ между какими-либо другими отдѣлами позвоночника въ этихъ случаяхъ наблюдаются лишь вполне рѣзкія и законченныя картины. Тѣ случаи уродствъ, которые мы изрѣдка наблюдаемъ ввидѣ полуприросшихъ къ черепу позвонковъ впереди

атласа, не противорѣчатъ вышесказанному, выражая лишь случаи уродливаго, но постояннаго во взросломъ состояніи строенія позвоночника.

Въ смыслѣ меристическихъ варіацій толковалъ перемѣщенія тѣхъ или другихъ признаковъ вдоль позвоночника и Герингъ (Jehring, 78) въ своей работѣ о строеніи сплетеній у позвоночныхъ. Герингъ разсматриваетъ измѣненія въ положеніи поясовъ конечностей и связанныхъ съ ними особенностей осевого скелета, какъ слѣдствіе вклиниванія или выклиниванія отдѣльныхъ сегментовъ въ промежуточныхъ отдѣлахъ. Сложныя отношенія между различными органами, характеризующія сегменты, соотвѣтствующіе поясамъ конечностей, являются въ его глазахъ продуктами измѣненія однихъ и тѣхъ же морфологическихъ единицъ и разница въ ихъ сегментальномъ положеніи можетъ зависеть лишь отъ измѣненія количества сегментовъ въ промежуточныхъ отдѣлахъ. Доказательства своей мысли маститый изслѣдователь видитъ во-первыхъ въ постоянствѣ морфологическихъ признаковъ специализированныхъ сегментовъ позвоночника, остающихся неизмѣнными независимо отъ разницы въ ихъ сегментальномъ положеніи, и во-вторыхъ въ отсутствіи, по его мнѣнію, указаній на существованіе въ онтогенезѣ процессовъ передвиженія этихъ особенностей вдоль ряда осевыхъ метамеровъ.

Это послѣднее было опровергнуто блестящей работой А. Н. Сѣверцова надъ развитіемъ передняго пояса у рептилій. Изслѣдуя развитіе передняго пояса, авторъ установилъ существованіе въ онтогенезѣ процесса передвиженія назадъ сплетенія передняго пояса, слѣдующаго за присоединеніемъ къ мускулатурѣ конечности почекъ заднихъ міотомовъ.

Подобное же указаніе, хотя и менѣе точное, мы имѣемъ въ работахъ Креднера [Credner 1881—93 ¹⁾] указывающаго на существованіе у Branchiosaurus передвиженія назадъ тазового пояса въ теченіе его исторіи развитія.

Этими указаніями, устанавливающими существованіе въ онтогенезѣ передвиженія признаковъ специализированныхъ отдѣловъ осевыхъ метамеровъ, устранялась совершенно возможность объясненія процесса гетерометамерности положенія отдѣловъ послѣднихъ

¹⁾ Указаніе Credner'a имѣетъ лишь относительную цѣнность, такъ какъ касается Stegoccephala, т.-е. формъ примитивныхъ съ мало дифференцированнымъ позвоночникомъ.

существованіемъ простыхъ меристическихъ вариаций промежуточныхъ сегментовъ ¹⁾. Передъ нами развертывается нѣкоторый закономѣрный процессъ передвиженія признаковъ и не случайное образование большаго или меньшаго количества промежуточныхъ сегментовъ раздвигаетъ или сближаетъ другъ съ другомъ рѣзко специализированные отдѣлы осевыхъ метамеровъ.

Изученіе развитія затылочной области лишній разъ подтверждаетъ намъ эту мысль. Мы встрѣчаемъ здѣсь прежде всего строго послѣдовательный процессъ ассимиляціи головою туловищныхъ сегментовъ. Граница головы на раннихъ стадіяхъ не выдѣляется въ качествѣ постоянной по положенію линіи, соответствующей границѣ черепа взрослого индивидуума, а передвигается весьма постепенно назадъ. Связь этого процесса съ преобразованиемъ заднихъ сегментовъ въ головные явилась единственной причиной, вызывавшей ошибочный взглядъ на соответствіе линіи эмбриональной границы головы съ границей черепа взрослого индивидуума. Изслѣдуя оторванныя большими промежутками стадіи, первые авторы, разсматривавшіе сегментальное положеніе границы черепа у *Amniota* (Frozier, Chiaruggi, Hoffmann), повторяли поэтому одну и ту же ошибку,

¹⁾ Въ своей работѣ о морфологіи позвоночника въ *Handbuch*ъ O. Hertwig'a Schauinsland пытается доказать существованіе экскляціи сегментовъ мускулатуры и кровеносной нервной системы въ хвостѣ у селяхий, гдѣ у нихъ, какъ извѣстно, существуетъ явленіе полиспондиліи. Schauinsland пытается доказать это явленіе: во-первыхъ существованіемъ отверстій для дорзальныхъ корешковъ на дополнительныхъ позвонкахъ, которые по его мнѣнію не могли образоваться при отсутствіи самихъ корешковъ, и во-вторыхъ существованіемъ нервныхъ волоконъ, проходящихъ сквозь эти отверстія. Къ сожалѣнію Schauinsland останавливается весьма поверхностно на столь важномъ и спорномъ вопросѣ и приводитъ лишь нѣсколько голословныхъ утвержденій. Мнѣ кажется, что его указанія не выдерживаютъ совершенно никакой критики. Въ самомъ дѣлѣ относительно первыхъ мы должны сказать, что при явленіяхъ полиспондиліи мы встрѣчаемъ дѣйствительную меристическую вариацию позвонковъ, и какъ во всякой меристической вариации въ дополнительныхъ позвонкахъ повторяется вся сумма признаковъ. Второе мнѣ кажется прямо сомнительнымъ съ фактической стороны и во всякомъ случаѣ въ высшей степени маловразумительнымъ. Во-первыхъ, говорить про нервныя волокна при обычныхъ методахъ изслѣдованія, къ какимъ прибѣгалъ Schauinsland, весьма рискованно и въ особенности тогда, когда авторъ не можетъ указать ни начала, ни конца этихъ волоконъ. Во-вторыхъ, дорзальныхъ корешковъ, какъ корешковъ, нѣтъ, а разъ такъ, то могло происходить вторичное меристическое раздвоеніе дорзальныхъ ганглиевъ, положеніе которыхъ всегда согласуется съ отношеніемъ сосѣднихъ тканей. Въ высшей степени важно въ томъ отношеніи, что Schauinsland совершенно и не пытается говорить про главный критерій сегментации—вентральные корешки и про нихъ просто умалчиваетъ. Мы въ правѣ, поэтому, совершенно откинуть его утвержденія.

гомологизируя ее у разныхъ зародышей. Фанъ Беммелену, первому изслѣдовавшему съ полной тщательностью редукцію затылочныхъ сегментовъ у зародышей рептилій, принадлежитъ заслуга правильного указанія метода опредѣленія границы черепа.

Достигнутые мною результаты вполне сходятся съ выводами послѣдняго и позволили мнѣ установить существованіе въ онтогенезѣ послѣдовательнаго отодвиганія назадъ границы головы у Amniota.

Оттѣнокъ существованія меристическихъ варіацій при перемѣщеніяхъ какихъ-либо признаковъ вдоль позвоночника у Amniota вытекаетъ изъ того, что ко времени окончанія онтогенеза перемѣщеніе этихъ признаковъ выражается въ видѣ цѣлокупнаго перехода какого-либо сегмента изъ одного отдѣла въ другой. У представителей Amniota мы не встрѣчаемъ переходнаго положенія какого-либо сегмента между двумя отдѣлами позвоночника. У нихъ не можетъ существовать и быть дѣятельнымъ позвонокъ, наполовину сохранившій типъ атласа, наполовину пріобрѣтшій признаки эпистрофея или затылочной дуги. По чисто механическимъ условіямъ подобное явленіе совершенно невозможно, а отсюда невозможно и переходъ у Amniota во взросломъ состояніи какого-либо позвонка изъ одного отдѣла позвоночника въ другой.

Поэтому къ концу онтогенеза, именно къ моменту выдѣленія пластическихъ признаковъ скелета, процессъ передвиженія послѣднихъ у Amniota долженъ быть законченъ и мѣсто его окончанія должно явиться знакомъ, опредѣляющимъ то или иное дальнѣйшее пластическое развитіе скелетныхъ сегментовъ. У большинства Amniota эта остановка и происходитъ одновременно съ образованіемъ пластическихъ особенностей скелета и только какъ исключеніе мы встрѣчаемъ нѣкоторое запаздываніе этого явленія. Такъ у *Cotyle* и *Humantopus*, какъ я уже отмѣтилъ выше, мы встрѣчаемъ нѣсколько болѣе позднее окончаніе разрастанія головы и существованіе передвиженія элементарныхъ признаковъ атласа съ одного скелетнаго сегмента на другой.

Еще болѣе позднее прекращеніе процесса передвиженія затылочной дуги приводитъ уже къ образованію уродствъ, такъ какъ сумма достигнутыхъ первоначально скелетомъ пластическихъ особенностей оказывается уже не въ состояніи быть совершенно покрытой позднѣйшими пластическими признаками, характерными для скелета

затылочнаго сочлененія. Мы видимъ въ послѣднемъ случаѣ деформированные атласы и эпистрофеи, полуприросшіе къ затылочной области позвонки, сохранившіе самостоятельныя дуги и такъ далѣе; словомъ, цѣлый рядъ морфологическихъ особенностей, указывающихъ намъ на полную ненормальность течения на позднихъ стадіяхъ процесса развитія затылочной области.

Въ принципѣ процессъ распространенія назадъ головы у *Amniota* въ теченіе онтогенеза является совершенно эквивалентнымъ съ соотвѣтствующимъ процессомъ у водныхъ позвоночныхъ. То обстоятельство, что у послѣднихъ, какъ, напримѣръ, у акулы, этотъ процессъ сохраняется и во взросломъ состояніи, на что указалъ Розенбергъ (*Rosenberg*, 86), не противорѣчитъ сказанному выше. У этихъ послѣднихъ мы не встрѣчаемъ во взросломъ состояніи той высокой специализаціи скелета, которая характерна для отдѣловъ позвоночника *Amniota* и переходное положеніе послѣднихъ въ силу этого становится возможнымъ не только въ онтогенезѣ, которымъ ограниченъ періодъ незначительной пластической дифференцировки осевого скелета у *Amniota*, но и во взросломъ состояніи. Появленіе высокой пластической дифференцировки скелета у *Amniota* въ концѣ онтогенеза какъ бы прерываетъ процессъ передвиженія появленіемъ механической невозможности дальнѣйшихъ переходовъ. Не являются противорѣчіемъ въ данномъ случаѣ и указанія Гегенбаура (*Gegenbaur*, 88) на существованіе у водныхъ позвоночныхъ встрѣчнаго первому процессу выдѣленія позвонковъ изъ черепа. На изслѣдованныхъ нами объектахъ мы встрѣтили нѣсколько разъ подтвержденія мнѣнія Гегенбаура ввидѣ чередованія въ онтогенезѣ нарастанія затылочной области съ обратнымъ процессомъ обособленія сегментовъ изъ послѣдней у *Emys*, *Tinnunculus* и *Columba*. Обратимость процессовъ передвиженія границы черепа выступаетъ съ полной наглядностью въ ходѣ развитія нервныхъ сплетеній затылочной области и, если на скелетѣ мы не видимъ отраженія этого процесса, то въ силу лишь указанного выше закона механической необходимости связи времени выдѣленія пластическихъ особенностей скелета затылочной области съ временемъ фиксаціи мѣста положенія границы черепа.

Такимъ образомъ процессъ передвиженія границы черепа у водныхъ и наземныхъ равноцѣненъ и различенъ въ немъ принципиальной нѣтъ никакой. Единственную разницу накладываетъ боль-

шая спеціалізація скелетныхъ особенностей у *Amniota*, ограничивающая у нихъ время передвиженія ранними и средними періодами онтогенеза, когда скелеть остается еще пластически мало дифференцированнымъ.

Эта черта процесса передвиженія отдѣловъ позвоночника у *Amniota*, характерная не только для затылочной области, но и для другихъ отдѣловъ позвоночника, и обуславливаетъ внѣшній видъ происхожденія этихъ перемѣщеній ввидѣ меристическихъ варіацій. Но понятіе объ меристическихъ варіаціяхъ въ данномъ случаѣ надо принимать не какъ выраженіе увеличенія числа зачатковъ, какъ это принималъ для меристическихъ варіацій Бэтсонъ и какъ это выразилъ для позвоночника Герингъ въ своей теоріи экс- и интеркаляцій, но ввидѣ цѣлокупнаго перемѣщенія къ моменту окончанія онтогенеза отдѣльныхъ скелетныхъ единицъ изъ одной области позвоночника въ другую. Принципіальная разница между этими двумя явленіями весьма значительна и ихъ необходимо различать другъ отъ друга весьма строго.

Существованіе меристическихъ варіацій въ смыслѣ Бэтсона мы можемъ пояснить явленіями образованія дополнительныхъ конечностей при раздѣленіи почекъ послѣднихъ. Здѣсь существуетъ фактическое увеличеніе числа зачатковъ и, находясь въ равныхъ условіяхъ, оба зачатка создаютъ двѣ одинаковыя по всѣмъ признакамъ конечности, точно такъ же какъ два бластомера, раздѣленные другъ отъ друга, создаютъ два тождественныхъ организма. Въ качествѣ перваго момента въ этихъ случаяхъ играетъ роль существованіе двухъ или большаго числа тождественныхъ зачатковъ на мѣстѣ одного, или наоборотъ, сляніе двухъ или большаго числа зачатковъ въ одинъ. Измѣненіе не указываетъ на преобразованія строенія какого-либо другаго элемента, а выражаетъ лишь измѣненіе въ количествѣ зачатковъ какого-либо однороднаго элемента.

Въ нашемъ случаѣ мы не имѣемъ общаго увеличенія или уменьшенія количества однородныхъ зачатковъ, а имѣемъ преобразование строенія однихъ зачатковъ по типу строенія характерному первично для другихъ. Схематически мы можемъ пояснить это слѣдующимъ образомъ. Мы имѣемъ здѣсь рядъ зачатковъ, вдоль которыхъ скользятъ цѣпь различныхъ признаковъ. Эти признаки находятся въ извѣстномъ числовомъ отношеніи другъ къ другу по количеству занимаемыхъ каждымъ изъ нихъ звеньевъ, такъ какъ на долю cadaго изъ

нихъ должно прійтись извѣстное количество скелетныхъ зачатковъ. Сообразно съ тѣмъ, въ какую сторону передвинется эта цѣпь признаковъ и гдѣ она расположится, тѣ или иные скелетные сегменты дадутъ намъ тѣ или иные типы строенія. Въ каждомъ данномъ случаѣ происходитъ при этомъ перемѣщеніе признаковъ съ одного сегмента на другой, т.-е. субстантивная вариация строенія этихъ сегментовъ, скрытая отъ насъ лишь благодаря тому, что она повторяется на различныхъ сегментахъ съ идеальнымъ постоянствомъ строенія. Благодаря послѣднему мы не можемъ установить по пластическимъ признакамъ позвоночника взрослого индивидуума образованіе данного типа строенія за счетъ различныхъ позвонковъ и называемъ это явленіе меристической вариацией лишь въ силу полного тождества во взросломъ состояніи признаковъ варьирующихъ элементовъ съ нормальными для данной формы типами строенія тѣхъ или иныхъ отдѣловъ позвоночника. вмѣсто того, чтобы разсматривать отношенія признаковъ къ тѣмъ или инымъ сегментамъ, мы просто говоримъ про ихъ меристическое сдвиганіе. Только тогда, когда вслѣдствіе запоздавшей фиксаціи признаковъ тождество послѣднихъ не достигается съ идеальнымъ совершенствомъ, мы можемъ конкретно наблюдать существованіе субстантивной вариации. Лишь то обстоятельство, что при болѣе раннихъ фиксаціяхъ признаковъ зачатки оказываются подъ воздѣйствіемъ данныхъ условій въ то время, когда ихъ пластическіе признаки еще не успѣли направиться въ какую-либо другую сторону, вызвавъ этимъ существованіе отрицательнаго количества признаковъ, заставляетъ насъ видѣть при перемѣщеніяхъ этихъ признаковъ существованіе простыхъ меристическихъ вариаций.

Остановимся подробнѣе на значеніи описываемаго явленія. Въ самомъ дѣлѣ, если мы разсматриваемъ строеніе какого-либо позвонка, то мы создаемъ себѣ нѣкоторое представленіе объ его нормальномъ или правильнѣе обычномъ типѣ строенія. Если въ этомъ строеніи произойдетъ нѣкоторая перемѣна признаковъ, мы назовемъ ее въ случаѣ ея индивидуальнаго появленія субстантивной вариацией. Если эта перемѣна будетъ постепенно становится значительнѣе, приближаясь къ типу строенія какого-либо сосѣдняго позвонка, то она и останется въ нашихъ глазахъ субстантивной вариацией. Полное тождество строенія этой индивидуальной вариации позвонка съ сосѣднимъ остается той же субстантивной вариацией этого позвонка,

хотя съ ви́шней стороны при изслѣдованіи лишь взрослого организма и отсутствіи свѣдѣній относительно онтогенеза мы получимъ впечатлѣніе существованія здѣсь лишь меристического увеличенія типа строенія, повторяемаго даннымъ позвонкомъ. Мы сталкиваемся здѣсь при изслѣдованіи, во-первыхъ, съ представленіемъ объ индивидуальности зачатка и, во-вторыхъ, съ представленіемъ о полной конвергенціи признаковъ данной вариации со строеніемъ сосѣдняго органа. Мнѣ кажется, что разъ мы можемъ установить индивидуальную самостоятельность даннаго зачатка, мы не имѣемъ никакихъ основаній говорить въ этомъ случаѣ про существованіе меристической вариации. Индивидуальность же зачатковъ позвонковъ выступаетъ съ полной рѣзкостью, благодаря явленіямъ скольженія признаковъ, наблюдаемымъ въ онтогенезѣ. Разъ граница черепа или пояса скользитъ вдоль ряда осевыхъ метамеровъ, то мы не имѣемъ никакихъ данныхъ признать ея связь съ однимъ и тѣмъ же постояннымъ зачаткомъ, передвинувшимся лишь въ силу меристического увеличенія числа промежуточныхъ сегментовъ.

Изученіе процесса передвиженія признаковъ вдоль метамерныхъ рядовъ показываетъ намъ еще одно въ высшей степени интересное раздѣленіе между тѣми вариациями отдѣльныхъ зачатковъ, которыя протекаютъ у *Amniota* въ теченіе ихъ индивидуальнаго цикла жизни. Въ самомъ дѣлѣ мы видимъ, что всѣ перемѣщенія признаковъ, которыя проявляются до появленія пластической дифференцировки морфологическихъ единицъ, сопровождаются полной тождественностью строенія развивающихся при этомъ органовъ съ нормальнымъ для нихъ типомъ строенія. Приводитъ и субстантивная вариация третій, четвертый, восьмой или десятый сегментъ къ образованію атласа, эпистрофея или затылочной дуги *Amniota*, вмѣсто обычныхъ пятого или шестого, въ томъ случаѣ, если она выразилась до момента появленія пластическихъ особенностей типа скелета, и позвонки, образованные этими единицами, окажутся совершенно нормальными, вполне тождественными съ тѣмъ строеніемъ, которое характерно для данной группы. Съ другой стороны, если эта вариация запаздываетъ и выражается на болѣе позднихъ стадіяхъ, когда уже появилась дифференцировка пластическихъ признаковъ тѣхъ органовъ, которые она затрагиваетъ, тогда мы немедленно видимъ отраженіе этого явленія на строеніи послѣднихъ, ввидѣ индивидуальныхъ уродствъ. Толчокъ къ развитію новаго приз-

нака, встрѣчая сопротивленіе въ пластически дифференцированной въ другую сторону ткани, приводитъ къ образованію уродства или, иначе говоря, къ образованію наглядной субстантивной вариации.

Мнѣ кажется, что подобное же раздѣленіе мы можемъ указать и для меристическихъ вариаций. И здѣсь, какъ и въ изслѣдованномъ нами случаѣ, вариация, выраженная на раннихъ стадіяхъ, ввидѣ раздѣленія или сліянія еще не дифференцированныхъ зачатковъ, приводитъ къ образованію вполне нормальныхъ строеній, какъ, напри- мѣръ, въ случаѣ лишнихъ конечностей, раздѣленія blastomeres или лишнихъ позвонковъ въ хвостѣ водныхъ, и постепенно теряетъ свою ясность, пополняясь рядомъ субстантивныхъ наглядныхъ измѣненій, когда моментъ раздѣленія или сліянія приближается ко времени окончанія онтогенеза.

Эту разницу между различными вариациями, зависящую отъ ихъ отношенія къ различнымъ стадіямъ онтогенеза, я и позволю себѣ выразить, назвавъ вариации, появляющіяся до пластической дифференцировки тѣхъ признаковъ, которые онѣ затрагиваютъ, онтогенетическими или эмбриональными мутациями. Название мутаций мнѣ кажется въ данномъ случаѣ примѣнимо въ виду того, что эти вариации затрагиваютъ всегда сумму признаковъ, повторяя въ себѣ какъ бы весь запасъ измѣненія, накопленный организмомъ при выработкѣ того или иного органа. Онтогенетическая мутация является необходимымъ факторомъ эволюціи въ тѣхъ случаяхъ, когда высота спеціализаціи признаковъ во взросломъ состояніи дѣлаетъ совершенно невозможнымъ по механическимъ условіямъ измѣненіе послѣднихъ путемъ послѣдовательнаго накопленія незначительныхъ измѣненій. Въ нашемъ примѣрѣ у Amniota мы имѣемъ случай, когда эволюція какихъ-либо признаковъ не можетъ идти послѣдовательнымъ путемъ въ силу механическихъ условій дѣятельности органовъ. Позвонки Amniota, чтобы дать возможность существовать во взросломъ состояніи процессу послѣдовательнаго передвиженія отдѣловъ осевого скелета путемъ накопленія направленныхъ въ ту или иную сторону вариаций въ признакахъ отдѣльныхъ позвонковъ, должны были бы дедифференцироваться предварительно, такъ какъ всякая частичная вариация въ ихъ признакахъ на настоящемъ уровнѣ ихъ строенія привела бы во взросломъ состояніи неминуемо къ полному механическому абсурдамъ. Позвонокъ въ переходномъ положеніи своихъ признаковъ, хотя бы между атласомъ и затылочной дугой,

не можетъ существовать у взрослога *Amniota*, какъ объектъ отбора, и можетъ встрѣтиться лишь, какъ индивидуальное вредное для даннаго организма уродство. Въ этихъ случаяхъ единственнымъ путемъ преобразования является онтогенетическая мутація, передвигающая однимъ приѣмомъ всѣ признаки даннаго сегмента на другой.

Итакъ, разсматривая явленія гетерометамеріи атласа, мы встрѣчаемъ два фактора, обусловливающіе этотъ процессъ. Во-первыхъ, явленіе послѣдовательнаго передвиженія назадъ границы черепа, тождественное съ соотвѣтствующимъ процессомъ *Selachii*, и во-вторыхъ явленіе неравномѣрной остановки этого процесса на различныхъ сегментахъ, связанное съ явленіемъ онтогенетической мутаціи, опредѣляющей полное тождество строенія скелета отдѣльныхъ сегментовъ въ тѣхъ случаяхъ, когда они оказываются въ одинаковыхъ условіяхъ по отношенію къ границѣ черепа.

Исключительно лишь исходя изъ этой точки зрѣнія, мы можемъ объяснить себѣ существованіе гетерометамеріи затылочнаго сочлененія между близкими видами, какъ напримѣръ, между *C. monedula* и *C. frugilegus*. Взглядъ, высказанный Фюрбрингеромъ по поводу указаній Кіаруджи, относительно различнаго сегментальнаго положенія границы черепа у млекопитающихъ и *Sauropsida*, мнѣ кажется, не можетъ встрѣтить себѣ подтвержденія въ наблюдаемыхъ фактахъ, по крайней мѣрѣ безъ серьезнаго принципиальнаго пересмотра предварительно сравнительно морфологическаго метода. Фюрбрингеръ, останавливаясь на указаніяхъ Кіаруджи, высказывается противъ мнѣнія послѣдняго, опираясь на то, что признаніе гетерометамерности затылочнаго сочлененія *Amniota* приводитъ насъ къ признанію гетерогеннаго образованія чрезвычайно сложнаго и высоко постояннаго по своему строенію скелетнаго аппарата затылочнаго сочлененія *Amniota*. Подобное обстоятельство кажется автору совершенно невозможнымъ въ силу его чрезвычайнаго сходства у всѣхъ *Amniota*. Мнѣ кажется, что мы можемъ дополнить возраженія противъ гетерогеннаго образованія затылочнаго сочлененія еще и тѣмъ указаніемъ, что подобная точка зрѣнія естественно должна бы насъ привести къ признанію расчлененія весьма близкихъ формъ другъ стъ друга на весьма древнихъ ступеняхъ эволюціи при переходѣ ихъ предковъ отъ воднаго образа жизни къ наземному, иначе говоря,—заставляетъ признать, что весь рядъ признаковъ, характерныхъ для наземныхъ позвоночныхъ, выражаетъ не

тождество генетического происхожденія позвоночныхъ, а лишь продуктъ параллельнаго развитія тождественныхъ признаковъ въ равныхъ условіяхъ окружающей среды. Подобное толкованіе существованія тождества признаковъ у наземныхъ требуетъ несомнѣнно предварительнаго серьезнаго теоретическаго и фактическаго освѣщенія и мы не въ правѣ, мнѣ кажется, исходить изъ него при нашемъ анализѣ явленій гетерометамерности тождественныхъ признаковъ позвоночника Amniota.

Высказанный нами выше взглядъ на происхожденіе этого процесса, опирающійся на существованіе двухъ встрѣчныхъ процессовъ передвиженія назадъ признаковъ головы и онтогенетической мутациі при остановкѣ послѣдняго, является, мнѣ кажется, наиболѣе вѣроятнымъ и правильнымъ, тѣмъ болѣе, что по отношенію къ гетерометамеріи признаковъ въ туловищныхъ отдѣлахъ позвоночника мы встрѣчаемъ несомнѣнныя индивидуальныя колебанія, колоссальное количество которыхъ было описано Іерингомъ. Такія варіаціи, какъ существованіе у одного и того же организма положенія признаковъ крестца на одной сторонѣ на одинъ сегментъ впереди, нежели на другой, позволяютъ намъ съ полнымъ правомъ остановиться на первомъ толкованіи процесса явленія гетерометамеріи признаковъ. Исходя изъ этой точки зрѣнія, я и перехожу поэтому къ дальнѣйшему анализу теоретическаго значенія этого явленія.

ГЛАВА VII.

Эквивалентность гомодинамных рядовъ въ онтогенезѣ.

„Every part of the protoplasm can form an embryo“.

J. Loeb. Studies in General Physiology,
p. 305.

Какъ выводъ изъ эволюціонной теоріи, мы встрѣчаемъ въ сравнительной анатоміи взглядъ на происхожденіе признаковъ каждаго органа путемъ послѣдовательнаго измѣненія нѣкотораго простѣйшаго строенія. Всѣ измѣненія въ строеніи органовъ съ этой точки зрѣнія являются слѣдствіемъ послѣдовательнаго преобразованія признаковъ въ теченіе эволюціоннаго развитія данныхъ организмовъ. Изъ этого положенія исходитъ морфологъ, когда, изучая и сравнивая строеніе какихъ-либо органовъ, онъ устанавливаетъ на основаніи переходовъ въ ихъ строеніи филогенетическую послѣдовательность развитія этихъ органовъ.

Эта точка зрѣнія выражаетъ взглядъ эволюціониста-морфолога на образованіе всѣхъ сложныхъ признаковъ путемъ послѣдовательнаго накопленія измѣненій въ теченіи эволюціи. Въ этой точкѣ зрѣнія съ представленіемъ объ каждомъ сложномъ признакѣ связывается всегда представленіе о нѣкоторой морфологической индивидуальности, явившейся объектомъ накопленія этихъ особенностей.

Въ настоящемъ случаѣ при развитіи признаковъ различныхъ отдѣловъ позвоночника мы встрѣчаемъ крайне противоположное явленіе. вмѣсто связи тѣхъ или иныхъ пластическихъ признаковъ съ опредѣленными морфологическими индивидуальностями, т.-е. съ опредѣленными зачатками, мы видимъ, что признаки высшей спеціализаціи могутъ проявляться въ силу чисто случайныхъ условій онтогенеза на различныхъ морфологическихъ индивидуальностяхъ. Носителями признаковъ атласа или эпистрофея не являются, какъ бы слѣдовало ожидать, опредѣленные позволки, а у разныхъ индиви-

дуумовъ различные. При этомъ образованіе этихъ признаковъ на различныхъ морфологическихъ индивидуальностяхъ не отражается сколько-нибудь замѣтнымъ образомъ на строеніи даннаго аппарата въ тѣхъ случаяхъ, когда фиксація этихъ признаковъ не запоздала. Изъ этого мы можемъ заключить, что всѣ зачатки сегментовъ осевого скелета первично эквипотентны въ онтогенезѣ.

Такимъ образомъ первое и основное положеніе морфологическаго изслѣдованія при ближайшемъ разсмотрѣніи оказывается совершенно неправильнымъ и на самомъ дѣлѣ мы не можемъ указать какой-либо исторической связи развитія тѣхъ или иныхъ аппаратовъ съ опредѣленными морфологическими индивидуальностями. Мы видимъ, наоборотъ, что всѣ члены даннаго гомодинамнаго ряда оказываются совершенно эквипотентными по отношенію къ тѣмъ признакамъ, которые развиваются на ихъ базѣ у даннаго организма. Изъ любого зачатка гомодинамнаго ряда можетъ развиваться любой признакъ высшей спеціализаціи, характерный для отдѣльныхъ элементовъ этого ряда во взросломъ состояніи.

Чтобы уяснить себѣ это явленіе, намъ необходимо расчленивъ процессъ образованія спеціализированныхъ признаковъ на отдѣльныхъ элементахъ гомодинамнаго ряда на его составныя части. Прежде всего мы встрѣчаемъ при этомъ въ качествѣ базы для развитія пластическихъ признаковъ взрослого организма образованіе гомодинамныхъ рядовъ зачатковъ, являющихся какъ бы рядомъ его основныхъ архитектурныхъ частей. Затѣмъ мы наблюдаемъ постепенную пластическую дифференцировку отдѣльныхъ зачатковъ этихъ рядовъ подъ вліяніемъ ихъ отношенія къ тѣмъ или инымъ проявленіямъ дѣятельности организма. На первой стадіи всѣ зачатки являются совершенно эквипотентными, въ чемъ мы легко убѣждаемся изъ полнаго тождества строенія признаковъ развивающихся изъ нихъ аппаратовъ въ случаяхъ индивидуальныхъ колебаній образованія послѣднихъ изъ различныхъ зачатковъ. *Мы имѣемъ здѣсь рядъ вполнѣ тождественныхъ зачатковъ, любой изъ которыхъ можетъ явиться въ силу вліяющихъ на его развитіе окружающихъ условій корнемъ образованія спеціального аппарата, соответствующаго послѣднимъ у даннаго организма и выработаннаго имъ въ его филогенезѣ.*

Дифференцировка этихъ зачатковъ на различные неравные элементы совпадаетъ съ моментомъ фиксаціи на нихъ тѣхъ или иныхъ

проявленій дѣятельности организма. Въ зависимости отъ послѣднихъ въ различныхъ зачаткахъ развиваются пластическіе признаки, характерные для соотвѣтствующихъ аппаратовъ организма. Мы можемъ выразить поэтому вторую стадію процесса развитія признаковъ, какъ дифференцировку въ гомодинамныхъ и экvipотентныхъ зачаткахъ пластическихъ признаковъ ихъ дѣятельности. При этомъ подчеркиваю, что всѣ зачатки даннаго ряда являются вполне экvipотентными и тождественные пластическіе признаки могутъ образоваться на различныхъ элементахъ въ случаѣ совпаденія ихъ дѣятельности.

Сказанное только что относительно развитія отдѣльныхъ элементовъ гомодинамнаго ряда тѣхъ или иныхъ аппаратовъ, приспособленныхъ къ какимъ либо проявленіямъ дѣятельности организма, можетъ быть цѣликомъ отнесено и къ дифференцировкѣ самихъ гомодинамныхъ рядовъ. Мы встрѣтимъ лишь въ этомъ случаѣ дифференцировку гомодинамнаго ряда высшаго порядка на ряды низшаго порядка, подчиненную опять таки отношеніямъ различныхъ элементовъ перваго къ нѣкоторымъ проявленіямъ дѣятельности организма болѣе общаго характера, нежели въ предыдущемъ случаѣ. Въ связи съ болѣе обобщенностью послѣднихъ, мы будемъ пользоваться въ этомъ случаѣ лишь меньшимъ количествомъ признаковъ для характеристики дифференцирующихся отдѣловъ, нежели въ первомъ случаѣ, но принципиальной разницы между ними не будетъ никакой. Подтвержденіе правильности этого взгляда мы встрѣчаемъ въ общеизвѣстныхъ явленіяхъ экvipотентности частей зачатковъ конечности при искусственномъ раздѣленіи послѣднихъ на отдѣльныя части, въ экvipотентности blastomerovъ и такъ далѣе. Мы можемъ выразить вслѣдствіе этого онтогенезъ, какъ нѣкоторую дифференцировку дѣятельности начальной матеріальной массы яйцеклѣтки и разсматривать всѣ послѣдующія стадіи образованія пластическихъ признаковъ, какъ образованіе нѣкоторыхъ пластическихъ формъ этой массы въ связи съ дифференцировкой отдѣльныхъ проявленій ея дѣятельности. Дифференцировка гомодинамныхъ рядовъ и въ концѣ концовъ пластическихъ признаковъ отдѣльныхъ органовъ явится лишь постепеннымъ распыленіемъ этой созидающей потенціи первичной массы дифференцировкой ея <prospective Potenz> по выраженію Driesh'a.

Такимъ образомъ, если мы желаемъ оставаться точными въ морфологическомъ изслѣдованіи, намъ нужно различать весьма

строго эту основную матеріальную массу и ея пластическіе признаки, являющіеся лишь выраженіемъ отдѣльныхъ проявленій ея дѣятельности. Первая является величиной, измѣненіе которой зависитъ лишь отъ извѣстныхъ преемственныхъ измѣненій въ теченіе ея генеалогіи, вторая является величиной, измѣненіе которой зависитъ въ равной степени отъ измѣненія матеріальной массы и отъ измѣненія окружающихъ условій, такъ какъ проявленія дѣятельности стоятъ въ зависимости отъ послѣднихъ. Поэтому пластическіе признаки, являясь лишь выраженіемъ вліянія на данный организмъ окружающихъ условій, не могутъ намъ служить опорой при нашихъ філогенетическихъ изысканіяхъ.

Въ настоящее время въ морфологіи обычно эти понятія совершенно не раздѣляются другъ отъ друга и всѣ пластическіе признаки рассматриваются въ силу субъективныхъ соображеній либо съ точки зрѣнія ихъ происхожденія путемъ послѣдовательнаго філогенетическаго измѣненія какой либо морфологической индивидуальности (какъ признакъ генезиса матеріальной массы организма), либо съ точки зрѣнія ихъ образованія въ силу существованія у организма того или иного проявленія дѣятельности. Такъ мы видимъ, что всѣ авторы безъ исключенія относятъ признаки, не укладываемые въ ихъ представленія объ генетическомъ развитіи тѣхъ или иныхъ организмовъ или системъ органовъ, къ категоріи «функціональныхъ» признаковъ, т. е. признаковъ, выражающихъ лишь существованіе у даннаго организма того или иного проявленія дѣятельности, но отнюдь не указывающихъ на генетическую послѣдовательность развитія его морфологическихъ единицъ. Въ этихъ случаяхъ морфологи принимаютъ, что образованію того или иного признака предшествуетъ существованіе того или иного проявленія дѣятельности у организма. Это мнѣніе они на оборотъ совершенно отрицаютъ, когда переходятъ къ толкованію «консервативныхъ» признаковъ, т. е. признаковъ, выражающихъ, по ихъ мнѣнію, генетическую послѣдовательность развитія даннаго организма. Для этихъ послѣднихъ морфологи принимаютъ правило предшества образованія признака развитію соответствующаго проявленія дѣятельности.

Въ отношеніи распредѣленія отдѣльныхъ признаковъ между этими двумя разрядами царитъ полная путаница. Одинъ авторъ относитъ одни признаки къ «функціональнымъ», другой другіе,

подчасъ противоположныя, предыдущему. Цѣлыя системы органовъ разсматриваются то съ той, то съ другой точки зрѣнія. Нейрологъ разсматриваетъ скелетъ какъ систему органовъ, признаки которыхъ выражаютъ лишь отдѣльныя проявленія дѣятельности. Остеологъ, наоборотъ, переноситъ это мнѣніе на нервную систему и оба вмѣстѣ наконецъ отказываются изучать филогенетически пищеварительный трактъ, кровеносную систему, покровы, считая эти системы органовъ за чисто «функціональныя». Иногда даже одинъ и тотъ же авторъ толкуетъ одни и тѣ же признаки у разныхъ организмовъ съ разныхъ точекъ зрѣнія. Я не стану разбираться, кто правъ въ этихъ случаяхъ и кто виноватъ и какая система органовъ является консервативной, отмѣчу лишь, что вся филогенетическая методика полна этими противорѣчіями и въ своихъ случаяхъ исключеній, различныхъ оговоркахъ, выдѣленныхъ при столкновеніи съ выдающимися противорѣчіями фактическихъ данныхъ съ теоріей, когда филогенетическое изслѣдованіе, примѣненное къ фактическимъ даннымъ, доходитъ до абсурда, она указала намъ рядъ узаконенныхъ случаевъ исключенія различныхъ признаковъ на основаніи ихъ «функціональнаго» измѣненія. Такіе термины, какъ «функціональный» признакъ, «коррелятивный» признакъ, такія правила образованія признаковъ, какъ «Functions-Wechsel», являются все случаями, когда морфологія въ цѣляхъ спасенія своей основной мысли вводила представленіе объ образованіи признаковъ подъ вліяніемъ существованія у данныхъ организмовъ какихъ либо проявленій дѣятельности. Но принявъ возможность существованія подобныхъ случаевъ, сравнительная морфологія вмѣстѣ съ тѣмъ не дала намъ никакихъ руководящихъ основаній для законномѣрнаго пользованія этими правилами и предоставила это всецѣло на благоозрѣніе отдѣльныхъ изслѣдователей. Даже попытокъ законномѣрнаго ограниченія этихъ двухъ точекъ зрѣнія на признаки мы не встрѣчаемъ и термины употребляются обычно въ качествѣ самодовлѣющихъ положеній, не требующихъ для себя теоретическаго оправданія.

Мнѣ кажется, что намъ совершенно необходимо строго разграничить эти двѣ точки зрѣнія, разсмотрѣть то значеніе, которое имѣютъ тѣ признаки, которыми мы пользуемся для генетическихъ изысканій, и выяснитъ себѣ, что мы понимаемъ подъ признакомъ «консервативнымъ», являющимся основаніемъ для нашихъ филогенетическихъ соображеній.

Признакомъ консервативнымъ является въ глазахъ морфолога признакъ, существующій у данныхъ организмовъ не въ силу существованія у нихъ той или иной дѣятельности, а въ силу своего появленія у ихъ общаго родоначальника. Поэтому его послѣдовательное измѣненіе не вызывается нарастаніемъ какой либо дѣятельности у данныхъ организмовъ, а исключительно лишь постепеннымъ накопленіемъ у нихъ признаковъ и разница въ строеніи послѣднихъ, наблюдаемая у сравниваемыхъ организмовъ, является въ силу этого не выраженіемъ разницы дѣятельности этого органа, а лишь выраженіемъ разницы въ послѣдовательности накопленія этихъ особенностей. Отраженіе этой разницы на дѣятельности органа является лишь вторичнымъ явленіемъ, не имѣющимъ прямого значенія при образованіи его признаковъ. Наконецъ какъ выводъ изъ этого взгляда вытекаетъ мнѣніе о томъ, что въ теченіе эволюціи измѣненіе признаковъ «консервативнаго органа» шло исключительно путемъ отбора измѣненной опредѣленной морфологической единицы, представляющей въ данномъ организмѣ какъ бы нѣкоторую индивидуальность низшаго порядка (Геккель). Если бы дѣло шло о позвоночникѣ, то консервативность послѣдняго должна бы прежде всего выразиться въ томъ, что отборъ какихъ либо особенностей отдѣльныхъ позвонковъ опирался бы на измѣненія признаковъ строго опредѣленныхъ позвонковъ. Поэтому прежде всего существованіе подобнаго отбора требуетъ существованія въ онтегенезѣ полнаго постоянства признаковъ по отношенію къ тѣмъ зачаткамъ, которые явились объектами ихъ образованія въ филогенезѣ. Перемѣщеніе «консервативныхъ» признаковъ возможно лишь въ силу чисто меристической варіаціи, передвигающей опредѣленный зачатокъ, но ни въ какомъ случаѣ не въ силу переноса этихъ признаковъ на какія либо другія морфологическія индивидуальности. Последнее является полнымъ противорѣчіемъ съ основной точкой зрѣнія на историческій ходъ процесса развитія «консервативныхъ» признаковъ.

Далѣе основнымъ требованіемъ для морфологической характеристики признака является полное отсутствіе въ ней отраженія «функціональнаго» значенія органа, т. е. его дѣятельности. Признакъ органа долженъ быть цѣликомъ внѣ отраженія его дѣятельности, иначе, какъ признаетъ и основная методика филогенетическаго изслѣдованія, характеристика органа можетъ явиться лишь

отраженіемъ его дѣятельности ввидѣ нѣкоторой пластической формы. Достигается это въ настоящее время тѣмъ, что изслѣдователь опирается лишь на признаки, относительно которыхъ онъ не можетъ указать непосредственной связи ихъ образованія съ какой либо дѣятельностью органа. На основаніи этого критерія часть совершенно равноцѣнныхъ признаковъ откидывается въ сторону, другая же принимается въ качествѣ базы для изслѣдованія. Необходимость подобнаго раздѣленія признаковъ оговаривается при этомъ необходимостью отдѣленія тождества признаковъ, вытекающаго изъ одинаковаго происхожденія—гомологій, отъ тождества признаковъ, вытекающаго изъ равенства ихъ дѣятельности—аналогій.

На основаніи того, что намъ приходится наблюдать при явленіяхъ передвиженія признаковъ вдоль гомодинамныхъ рядовъ, мы можемъ заключить, что данныхъ для практическаго раздѣленія этихъ двухъ разнородныхъ признаковъ у насъ нѣтъ никакихъ. Всѣ пластическіе признаки, т.-е. всѣ тѣ признаки, которые являются объектомъ морфологическихъ изысканій, являются безъ исключенія лишь выразителями отдѣльныхъ проявленій дѣятельности основной матеріальной массы даннаго организма. Возможность сужденія о тождествѣ послѣдней и слѣдовательно о тождествѣ происхожденія тѣхъ или иныхъ признаковъ могла бы опираться исключительно лишь на знаніе строенія этой основной массы. Но, такъ какъ мы изслѣдуемъ исключительно лишь проявленія этой массы ввидѣ ея пластическихъ преобразованій подъ вліяніемъ тѣхъ или иныхъ проявленій ея дѣятельности, то мы совершенно не можемъ говорить на основаніи этихъ свѣдѣній о генетическомъ тождествѣ различныхъ организмовъ или ихъ признаковъ. Наши результаты касаются лишь тождествъ отдѣльныхъ проявленій дѣятельности этихъ органическихъ массъ и не зная законовъ, опредѣляющихъ это проявленіе, мы не имѣемъ никакого права дѣлать односторонній выводъ о зависимости этихъ проявленій исключительно лишь отъ строенія основныхъ матеріальныхъ массъ изслѣдуемыхъ организмовъ и строить на этомъ основаніи какія либо обобщенія относительно генезиса этихъ послѣднихъ.

Въ самомъ дѣлѣ, когда мы наблюдаемъ полное тождество строенія атласа или эпистрофея у различныхъ позвоночныхъ и видимъ при этомъ образованіе этихъ элементовъ въ силу онтогенетическихъ мутацій изъ различныхъ скелетныхъ сегментовъ, то, какъ намъ опре-

дѣлать происхожденіе этого тождества,—какъ слѣдствіе генетическаго родства данныхъ организмовъ или же какъ слѣдствіе тождества нѣкоторыхъ проявленій дѣятельности существованія у нихъ позвоночника. Можно ли говорить въ этомъ случаѣ про гомологію этихъ признаковъ, или же мы имѣемъ право указывать лишь на существованіе аналогій? Тотъ же вопросъ совершенно одинаково возникаетъ и при изслѣдованіи развитія любыхъ признаковъ въ другихъ системахъ органовъ, при изученіи выдѣленія гомодинамныхъ рядовъ зачатковъ скелета, нервной системы и другихъ; при образованіи организмовъ изъ независимыхъ бластомеровъ нормально образующихъ послѣдніе лишь въ совокупности, словомъ при изученіи всѣхъ стадій онтогенеза, когда происходитъ дифференцировка проявленій дѣятельности эквивалентныхъ единицъ, сопровождающаяся неизбѣжной вариацией въ фиксаціи этихъ проявленій на различныхъ морфологическихъ индивидуальностяхъ. Указываетъ ли въ этихъ случаяхъ тождество конечныхъ строеній пластическихъ признаковъ на гомологію ихъ образованія или же на одну лишь аналогію тѣхъ условій, въ которыхъ оказались различные зачатки въ позднѣйшихъ стадіяхъ онтогенеза, вотъ вопросъ, который ставится во всѣхъ этихъ случаяхъ передъ морфологами. Мнѣ кажется, что мы несомнѣнно должны признать правильность второго толкованія и отнести безъ исключенія всѣ тождества пластическихъ признаковъ къ явленіямъ аналогій проявленій дѣятельности органическихъ массъ и разсматривать ихъ исключительно лишь какъ нѣкоторыя внѣшнія проявленія дѣятельности послѣднихъ.

Разъ зачатки органовъ проходятъ стадію эквивалентности и позднѣйшая дифференцировка ихъ признаковъ не обуславливается тѣми «Anlage», которые въ нихъ заложены (въ чемъ мы убѣждаемся изъ существованія въ онтогенезѣ процессовъ передвиженія признаковъ и вариации лишь при *окончаніи* послѣднихъ), а на основаніи лишь извѣстныхъ отношеній зачатковъ органовъ къ тѣмъ или инымъ проявленіямъ дѣятельности организма, то мы не имѣемъ никакого права говорить про существованіе причинности образованія тѣхъ или иныхъ признаковъ въ силу гомологіи закладокъ, мы можемъ говорить исключительно лишь про закладку признаковъ въ силу аналогій отношеній частей организма къ тѣмъ или инымъ проявленіямъ дѣятельности организма.

Мы принимаемъ гомологію органовъ, т. е. тождество ихъ морфологическихъ индивидуальностей, въ тѣхъ случаяхъ, когда мы встрѣ-

чаемъ появленіе органовъ подѣ вліяніемъ однородныхъ дифференцирующихъ проявленій дѣятельности, начиная съ момента равной обобщенности строенія ихъ зачатковъ. Гомологичность санкціонируетъ здѣсь лишь указаніе на сравнительную давность нахождения зачатковъ различныхъ органовъ подѣ вліяніемъ однородныхъ окружающихъ условій. Если это послѣднее совпадаетъ со стадіями эквиваленціи, то тогда отсутствуютъ различія въ основныхъ структурахъ и органы въ нашихъ глазахъ являются гомологичными, если же оно запаздываетъ сравнительно съ ними и существуютъ различія въ основныхъ структурахъ то мы признаемъ органы аналогичными.

Но разъ мы, сравнивая пластическіе признаки, можемъ говорить лишь про аналогію, то совершенно очевидно, что для насъ падаетъ возможность говорить и про какое либо значеніе этихъ признаковъ для соображеній относительно генетическаго развитія данныхъ организмовъ. Выражая собою лишь извѣстные проявленія дѣятельности организма, эти признаки ни въ какомъ случаѣ не могутъ служить для насъ исходной точкой для філогенетическихъ соображеній, такъ какъ послѣдовательность проявленій дѣятельности и совокупность признаковъ укажетъ намъ лишь на различныя комбинаціи проявленій дѣятельности, существующія въ животномъ царствѣ. Въ нашихъ рукахъ будетъ находиться лишь рядъ фізіологическихъ характеристикъ организмовъ, употребленіе которыхъ, въ качествѣ самодовлѣющихъ данныхъ, отвлеченныхъ отъ ихъ фізіологическаго значенія, совершенно недопустимо. Всѣ признаки, которыми мы пользуемся, являются признаками фізіологическими и производятъ изъ нихъ одностороннюю выборку, оставляя одни какъ величины самодовлѣющія, не отражающія на себѣ проявленій дѣятельности организма, и выкидывая другіе въ качествѣ таковыхъ, является въ высшей степени произвольнымъ и неправильнымъ.

Въ настоящее время принимается, что признакъ органа, опирающійся на его образованіе изъ того или иного элемента какого либо гомодинамнаго ряда, опредѣляетъ морфологическую индивидуальность этого органа и можетъ являться рѣшающимъ при изслѣдованіи вопросовъ гомологіи. Изъ вышесказаннаго мы видимъ, что дѣло обстоитъ гораздо болѣе сложнымъ образомъ и что на самомъ дѣлѣ образованіе органа изъ различныхъ зачатковъ зависитъ не отъ существованія гетерогеннаго образованія органовъ *въ філогенезѣ*, а исклю-

чительно лишь отъ существованія варіаціи въ фиксаціи на тѣхъ или иныхъ зачаткахъ, тѣхъ или иныхъ проявленій дѣятельности организма. Отсюда вытекаетъ, что пользованіе для характеристики органа его образованіемъ изъ тѣхъ или иныхъ элементовъ гомодинамного ряда не имѣетъ значенія при рѣшеніи вопросовъ гомологіи, а играетъ роль лишь при опредѣленіи основного физиологическаго подраздѣленія различныхъ органовъ даннаго организма, заключающаго въ себѣ изслѣдуемый нами признакъ. Указаніе постепеннаго ряда гомодинамныхъ рядовъ дифференцирующихъ данный признакъ играетъ ту же роль, что и указаніе болѣе и болѣе обобщенныхъ признаковъ даннаго организма для опредѣленія его положенія въ болѣе крупныхъ систематическихъ подраздѣленіяхъ животнаго царства, съ тою лишь разницей, что указываетъ намъ на послѣдовательную дифференцировку проявленій дѣятельности въ предѣлахъ одного организма. Мы имѣемъ въ этихъ указаніяхъ основанія лишь для систематики и пожалуй «филогеніи» проявленій дѣятельности организма.

Значеніе пластическихъ признаковъ, какъ показателей отдѣльныхъ проявленій дѣятельности организма, выступаетъ въ активныхъ системахъ органовъ еще рѣзче, нежели въ скелетѣ, пассивность котораго позволяетъ иногда забывать объ истинномъ значеніи пластическихъ признаковъ. Если мы возьмемъ мускулатуру, нервную систему, не говоря уже про системы органовъ непосредственно сталкивающихся съ отдѣльными явленіями окружающихъ условій, каковы общіе покровы, пищеварительный трактъ, то здѣсь значеніе пластическихъ признаковъ въ качествѣ показателей дѣятельности организма выступаетъ несравненно ярче, обуславливая пренебреженіе морфологовъ-филогенистовъ къ этимъ системамъ органовъ, какъ не стойкимъ и подчиненнымъ даннымъ условіямъ жизни организма.

Возьмемъ хотя бы явленія развитія сплетенія *N. hypoglossus* у *Amniota*. При всѣхъ колебаніяхъ въ положеніи границы черепа мы встрѣчаемъ во взросломъ состояніи *весьма* постоянную картину его строенія, характерную для даннаго вида и даже класса. Даже то обстоятельство, что выдѣленіе границы черепа носитъ несомнѣнный характеръ варіаціи, совершенно независимый отъ развитія этого сплетенія, и даже положеніе границы черепа является очень часто несогласованнымъ съ соответствующими преобразованиями въ строеніи периферическихъ нервовъ въ онтогенезѣ, все это не отражается

на правильности повторенія основного типа строенія у взрослыхъ. Такъ для *Reptilia* характерно во взросломъ состояннн образованн *N. hypoglossus* изъ трехъ черепныхъ и двухъ постокципитальныхъ корешковъ и мы видимъ, что въ составъ этого сплетенн во взросломъ состоянн войдутъ всегда лишь два черепныхъ корешка, хотя это поведетъ у *Tropidonotus* и *Eutaenia* къ слянню первыхъ четырехъ-трехъ корешковъ въ одинъ полимерный корешокъ, въ то время, какъ у другихъ та же задача рѣшится редуцней излишняго числа переднихъ корешковъ или вызоветъ распаденте шейнаго отдѣла сплетенн *N. hypoglossus*, какъ это мы видимъ у *Emys lutaria*. Съ такою же стойкостью повторяется соотвѣтственно картина преобразованн периферическихъ нервовъ около границы черепа и у птицъ, гдѣ сохраняется всегда лишь два черепныхъ корешка и два, максимумъ три постокципитальныхъ. Весьма интересно влннне развитн границы черепа на редуцню у птицъ постокципитальныхъ гангленовъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ мы видимъ, что граница черепа проходитъ въ предѣлахъ *Commissura vagi* и два гангленя послѣдней оказываются постокципитальными редуцированными гангленями, въ другихъ случаяхъ мы видимъ, что граница черепа проходитъ нѣсколько далѣе назадъ позади *Commissura n. vagi* и въ этомъ случаѣ та же задача осуществляется редуцней типичныхъ спинномозговыхъ гангленовъ, расположенныхъ въ двухъ постокципитальныхъ сегментахъ, редуцня эта совпадаетъ всегда съ развитнемъ пластическихъ признаковъ скелета и влннне послѣдняго выступаетъ очень наглядно. Въ результатѣ развивается въ концѣ концовъ картина строенн сплетенн, характерная для всѣхъ безъ исключенн птицъ во взросломъ состоянн. Въ данномъ случаѣ мы видимъ, что признаки дѣятельности нервной системы, *Commissura vagi*, иногда согласовались съ признаками дѣятельности скелета, иногда же нѣтъ. Интересно замѣтить, что этотъ признакъ у рептилн еще не установился и редуцня спинномозговыхъ гангленовъ между атласомъ и эпистрофеемъ иногда протекаетъ, какъ, напримѣръ, у *Ascalabotes*, иногда же нѣтъ, какъ, напримѣръ, у *Lacerta*, *Tropidonotus*. Въ данномъ случаѣ мы видимъ здѣсь, какъ развитн новыхъ отношенн сегментовъ нервной системы къ другимъ проявленнмъ дѣятельности организма, связаннымъ съ выдѣленнмъ въ новомъ мѣстѣ границы черепа, вызываетъ автоматически перестройку всѣхъ этихъ элементовъ и выравниванн ихъ по типу ха-

рактерному для взрослого организма данного вида. Вліяніе новаго проявленія дѣятельности выступаетъ здѣсь еще рѣзче, благодаря тому, что изучаемые нами признаки выражаютъ настолько прямо дѣятельность нервной системы, что, какъ извѣстно, служатъ даже для выясненія дѣятельности послѣдней. Значительная часть физиологіи нервной системы построена именно на изученіи инервации нейроновъ, что не помѣшало вмѣстѣ съ тѣмъ предложить въ послѣднее время этотъ признакъ (Herrick, Johnston) въ качествѣ основанія для построенія филогенеза нервной системы.

По отношенію къ затылочнымъ нервамъ мы до извѣстной степени можемъ установить въ конкретномъ видѣ то проявленіе дѣятельности, которое вызываетъ пластическое преобразование ихъ сегментальныхъ зачатковъ. Въ такихъ случаяхъ, какъ у *Emys*, *Tinnunculus*, *Humantopus* и *Columba*, когда предшествующее развитіе сплетеній затылочной области не сходится съ мѣстоположеніемъ границы черепа у взрослого животнаго и переносъ послѣдней является противорѣчающимъ развитію затылочныхъ сплетеній, мы ясно можемъ видѣть, что факторомъ, формирующимъ сплетенія затылочной области является именно граница черепа, такъ какъ вслѣдъ за ея окончательнымъ выдѣленіемъ на тѣхъ или иныхъ сегментахъ наступаетъ и полное пластическое преобразование первыхъ. Подобную же внѣшнюю причину мы видимъ и по отношенію къ передвиженіямъ отдѣловъ позвоночника въ туловищной области. Здѣсь положеніе конечностей является тѣмъ рѣшающимъ факторомъ, который опредѣляетъ развитіе на тѣхъ или иныхъ сегментахъ признаковъ, характерныхъ для различныхъ отдѣловъ позвоночника. Эта связь является въ глазахъ морфолога-филогениста уже достаточнымъ оправданіемъ всѣхъ тѣхъ чертъ непостоянства, которыя мы наблюдаемъ въ позвоночникѣ. Указавъ нѣкоторую причину, мы думаемъ, что достигли полнаго объясненія даннаго явленія. Та разница, которая лежитъ между признаками, доступными наглядному объясненію какимъ либо опредѣленнымъ внѣшнимъ вліяніемъ, и признаками недоступными послѣднему, кажется въ этихъ случаяхъ громадной и позволяетъ морфологу признать образованія этихъ признаковъ лишь въ силу передачи преемственно ихъ образованія. Послѣднее при этомъ стоитъ какъ бы внѣ всякой дѣятельности организма. Здѣсь совершается весьма грубая ошибка, такъ какъ передвиженія пояса конечностей и конечности являются совершенно

равноцѣнными процессами въ онтогенезѣ и объяснить одинъ изъ нихъ другимъ является равно нагляднымъ. Мы можемъ сказать одинаково убѣдительнымъ образомъ, что поясъ конечности увлекаетъ послѣднюю, какъ и обратно. Для насъ важна здѣсь возможность сопоставленіемъ двухъ процессовъ выяснитъ болѣе опредѣленнымъ образомъ дифференцирующій факторъ, остающійся въ большинствѣ случаевъ абстрактнымъ. Оба процесса имѣютъ для насъ значеніе передвиженій нѣкоторыхъ проявленій дѣятельности организма и интересъ ихъ увеличивается здѣсь для насъ ихъ согласованностью, которая позволяетъ установить конкретную связь этихъ явленій съ нѣкоторыми проявленіями дѣятельности организма.

Но тѣ случаи, когда между двумя обычно согласованными процессами преобразованія пластическихъ признаковъ наступаетъ разногласіе, когда проявленія ихъ дѣятельности оказываются почему-либо несогласованными другъ съ другомъ въ теченіе онтогенеза, являются для насъ особенно интересными, позволяя намъ изучать на нихъ, какъ на экспериментальныхъ данныхъ, то значеніе, которое имѣетъ для окончательнаго развитія пластическихъ признаковъ вліяніе фиксаціи опредѣленныхъ проявленій дѣятельности. Въ такихъ случаяхъ, какъ, на примѣръ, при развитіи сплетеній затылочной области, мы наблюдаемъ съ полной очевидностью полное подчиненіе развитія пластическихъ признаковъ взрослому организму существованію одинаковыхъ, аналогичныхъ условій, которыя мы можемъ тутъ указывать уже не какъ нѣкоторую абстрактную величину, а какъ нѣкоторую конкретную. Мы видимъ здѣсь, что отъ проявленія дѣятельности зависитъ развитіе въ томъ или иномъ мѣстѣ опредѣленнаго пояса признаковъ. Отъ фиксаціи проявленія дѣятельности будетъ зависѣть преобразование тѣхъ или иныхъ позвонковъ въ характерные позвонки поясовъ конечностей, атласа и эпистрофея; отъ того же фактора будетъ зависѣть и преобразование въ тѣ или иные органы зачатковъ нервной системы, мускулатуры и т. д. Во всѣхъ этихъ случаяхъ причина остается одна и та же, и разница между различными случаями лежитъ лишь въ возможности опредѣлить въ конкретной формѣ эту причину. Во всѣхъ этихъ процессахъ индивидуальность первичныхъ зачатковъ является совершенно безразличной и всѣ они являются эквипотентными. Пластическіе признаки этихъ зачатковъ останутся всегда при этомъ «функциональными».

Поэтому въ настоящее время, когда изслѣдователь, пользуясь въ сущности одними лишь «функциональными» признаками, пытается построить генезисъ организмовъ, онъ впадаетъ въ цѣпь логическихъ противорѣчій. Съ одной стороны ему приходится опираться на «функциональные» признаки, какъ на главное основаніе своихъ характеристикъ, съ другой стороны онъ долженъ пользоваться цѣпью своеобразныхъ заключеній, доказывающихъ «функциональное» значеніе тѣхъ или иныхъ признаковъ, не согласующихся съ его филогенетическими соображеніями, на основаніи которыхъ онъ эти не-пріятные признаки исключаетъ. То забывая о значеніи дѣятельности органовъ при развитіи ихъ признаковъ, то вспоминая объ послѣдней, онъ подбираетъ выгодные для него факты и «доказываетъ» искомую теорію.

Руководящей нитью изслѣдователя въ этой работѣ служатъ лишь его субъективныя наклонности, такъ какъ, по выраженію одного изъ видныхъ русскихъ эмбриологовъ, Кольцова, «отъ чувства мѣры и такта изслѣдователя зависитъ произвести выборъ въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ». Въ результатѣ достигается желаемая цѣль, выводится нѣкоторая теорія, цѣнность которой опредѣляется не достоинствомъ тѣхъ новыхъ данныхъ, которыя она приводитъ въ свое доказательство, или же разборомъ добытыхъ ранѣе фактическихъ свѣдѣній, а исключительно лишь тѣмъ, насколько «чувство мѣры и такта» автора сходится съ чувствомъ мѣры и такта большинства его читателей-морфологовъ.

Насколько великъ при этомъ просторъ для субъективныхъ толкованій различныхъ признаковъ, мы видимъ по тѣмъ законамъ развитія организмовъ, которые приводитъ Геккель, обосновывая свой знаменитый біогенетическій законъ. Самый точный методъ опредѣленія филогеніи организмовъ, какъ мы видимъ изъ ниже приложенной таблицы, опирается лишь на рядъ взаимно исключających другъ друга правилъ. Соотвѣтственно каждому правилу, допускающему положительное указаніе филогеніи, мы встрѣчаемъ правило, позволяющее признать отсутствіе подобнаго значенія въ равнозначномъ признакѣ. Всѣ эти правила являются при этомъ выведенными не на основаніи теоретическихъ соображеній, а на основаніи конкретно наблюдаемыхъ случаевъ. Привожу ихъ ввидѣ таблицы, принимая терминологию Н. Schmidt'a, яраго сторонника Геккеля, очень точно формулировавшаго основныя положенія біогенетическаго за-

кона Геккеля, страдающія у послѣдняго нѣкоторой расплывчатостью.

Положительныя правила.	Отрицательныя правила.
I. Palingenetische Vererbungsge- setze.	II. Cenogenetische Vererbungsge- setze.
1) Gesetz der ununterbrochenen oder kontinuierlichen Vererbung.	1) Gesetz der abgekurtzten oder abrevierten Vererbung.
Правило это выразитъ передачу въ наслѣдство потомкамъ при- знаковъ родителей.	Правило выражаетъ передачу въ наслѣдство признаковъ роди- телей въ измѣненномъ видѣ.
2) Gesetz der befestigen oder kon- stituirtten Vererbung.	2) Gesetz der gefälschen oder modifizierten Vererbung.
Законъ укрѣпленія въ онтогенезѣ признаковъ филогенеза.	Правило выражаетъ передачу въ наслѣдство признаковъ роди- телей въ уменьшенномъ раз- мѣрѣ и выпаденіе признаковъ филогенеза.
3) Gesetz der gleichörtlichen oder homotipen Vererbung.	3) Gesetz der ungleichörtlichen oder heterotropen Vererbung.
Указываетъ на развитіе органовъ въ извѣстныхъ постоянныхъ пространственныхъ отношеніяхъ.	Указываетъ на отсутствіе пере- дачи въ наслѣдство извѣст- ныхъ пространственныхъ от- ношеній въ развитіи органовъ.
4) Gesetz der gleichzeitlichen oder homochronen Vererbung.	4) Gesetz der ungleichzeitlichen oder heterochronen Vererbung.
Указываетъ на соотвѣтствіе вре- менной послѣдовательности ме- жду развитіемъ признаковъ въ филогенезѣ и въ онтогенезѣ.	Указываетъ на отсутствіе соот- вѣтствія между временемъ развитія различныхъ призна- ковъ въ онтогенезѣ и въ фи- логенезѣ.

При помощи такого ряда взаимно исключających другъ друга правилъ, характеризую одно явленіе то тѣмъ, то другимъ, морфологъ подводитъ изслѣдованіе онтогенеза подъ вождедѣнную теорію. Намъ становится вполне понятной послѣ этого та полная безплодность полемики, которая возникаетъ между сторонниками различныхъ филогенетическихъ теорій. Въ рукахъ ихъ создателей имѣются всегда лишь освѣщенія фактовъ вмѣсто конкретныхъ дан-

ныхъ и, не имѣя возможности выйти изъ этого лабиринта догадокъ, изслѣдователямъ остается прибѣгать уже лишь къ однимъ убѣжденіямъ другъ друга въ неправильности приложенныхъ толкованій къ тѣмъ или инымъ даннымъ. Подобное преніе остается конечно въ концѣ-концовъ совершенно безплоднымъ, такъ какъ каждый фактъ можетъ одинаково подойти къ любому изъ этихъ правилъ въ зависимости отъ личныхъ вкусовъ изслѣдователя. Для этого достаточно лишь противоположные ему факты отнести къ противоположному правилу. Если А ценогенезъ, то В палингенезъ, но если мы примемъ В за ценогенезъ, то пусть А будетъ палингенезъ. Обѣ эти точки зрѣнія, являясь чисто спекулятивными, имѣютъ всегда равный *raison d'être*.

Резюмируя вышесказанное, мы можемъ сказать, что организмъ въ теченіе онтогенеза проводитъ послѣдовательную дифференцировку своей матеріальной части по различнымъ проявленіямъ дѣятельности. Въ теченіе этого времени происходитъ образованіе рядовъ послѣдовательно болѣе и болѣе специфичныхъ гомодинамныхъ отдѣловъ сообразно съ послѣдовательнымъ раздѣленіемъ дѣятельности организма на ея отдѣльныя проявленія.

Каждое послѣдовательное дробленіе послѣдней естественно выдѣляетъ все менѣе и менѣе значительные по объему потенціи гомодинамные ряды. Вмѣстѣ съ тѣмъ каждый гомодинамный рядъ является всегда въ объемѣ выдѣлившаго его проявленія дѣятельности вполне экvipотентнымъ и слѣдовательно объектомъ для онтогенетическихъ мутацій своего порядка, которыя всегда могутъ перераспредѣлить расположеніе въ немъ отдѣльныхъ признаковъ. Въ развитіи cadaго гомодинамнаго ряда возможность онтогенетическихъ мутацій смѣняется возможностью онтогенетическихъ варіацій, когда пластическіе признаки этого ряда достигнуть извѣстной высоты дифференцировки и перераспредѣленіе ихъ будетъ уже связано съ процессомъ дедифференцировки. Начиная съ этого момента, экvipотентность зачатковъ гомодинамнаго ряда кончается и каждый изъ нихъ уже окончательно связанъ съ опредѣленными проявленіями дѣятельности. Переносъ послѣднихъ уже не можетъ не отразиться на строеніи соответствующаго органа у взрослоа организма.

Изъ этого явленія онтогенеза вытекаетъ представленіе о гомологичности тождественныхъ по своимъ пластическимъ признакамъ органовъ. Не имѣя возможности провѣрить на основаніи изу-

ченія ихъ морфологическихъ признаковъ гетерогенное образованіе того или иного органа, мы принимаемъ тождество ихъ признаковъ за указаніе ихъ гомологіи. Онтогенетическая мутація, вызвавъ раннее перераспределеніе проявленій дѣятельности, даетъ въ результатѣ вполне нормальныя для даннаго организма картины строенія. Понятно, что мы связываемъ съ этими послѣдними представленіе о существованіи тождества морфологическихъ индивидуальностей, послужившихъ объектами для проявленія мутаціи даннаго строенія. Съ другой стороны мы признаемъ гетерогеннымъ и конвергирующимъ органъ, подвергнувшійся «онтогенетической вариации». Имѣющаяся въ основаніи его строенія закладка, подготовительная къ нѣ-которому другому проявленію дѣятельности организма, заставитъ насъ признать первичную гомологію этого органа съ зачаткомъ согласованнымъ съ этимъ послѣднимъ и признать конвергенцію съ органами, функціи которыхъ замѣстили предыдущіе. Порядокъ появленія вліянія различныхъ проявленій дѣятельности организма и ихъ смѣна явится въ данномъ случаѣ критеріемъ гомологичности и гетерогенности органовъ. Какъ мы это видѣли на изученномъ нами примѣрѣ, эти выводы будутъ вполне произвольны, и въ дѣйствительности мы въ правѣ лишь говорить на основаніи этихъ данныхъ о сравнительно давности вліянія тѣхъ или иныхъ проявленій дѣятельности организма на тѣ или иные зачатки и главное объ ихъ отношеніяхъ къ стадіи эквипотентности послѣднихъ.

ГЛАВА VIII.

Эквипотентность гомодинамныхъ рядовъ въ филогенезѣ.

Alle Umbildungen im Laufe der Zeit, die Mutationen—die Mutationen im urspünglichen und eigentlichen Sinne des Wortes—*ergreifen stets eine grössere Anzahl von Individuen in gleichen Sine.* Steinmann.

Въ предыдущей главѣ мы выяснили, что форма скелетнаго элемента, иннервация нервнаго ядра, прикрѣпленіе мышцы и т. д., иначе говоря, всѣ тѣ признаки, которые связаны съ дѣятельностью данной морфологической единицы, появляются въ онтогенезѣ ввидѣ дифференцировки проявленій дѣятельности элементовъ гомодинамнаго ряда. Всѣ единицы послѣдняго являются эквипотентными по отношенію къ признакамъ своихъ рядовъ, хотя бы эти признаки, какъ, напримѣръ, скелета затылочнаго сочлененія наземныхъ, и фиксировались въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ лишь на одномъ элементѣ этого ряда. Мы можемъ сказать на основаніи этого, что въ организмѣ единство происхожденія морфологическихъ единицъ (ихъ гомодинамность) обеспечиваетъ ихъ тождественное пластическое преобразование при приспособленіи къ одинаковой дѣятельности. 8, 10, 25 позвонки дадутъ совершенно одинаковыя скелетныя формы, если они окажутся въ одинаковыхъ условіяхъ хотя бы, напримѣръ, позвонковъ затылочнаго отдѣла, грудной, туловищной или крестцовой области.

Весьма важнымъ является для насъ прослѣдить распространяется ли это правило не только на гомодинамныя части одного организма въ теченіе онтогенеза, но и на гомодинамныя части различныхъ организмовъ въ теченіе филогенеза. Иначе говоря, не встрѣчаемъ ли мы образование тождественныхъ пластическихъ признаковъ въ гомодинамныхъ частяхъ различныхъ организмовъ въ тѣхъ случаяхъ, когда въ какомъ-либо рядѣ у этихъ организмовъ встрѣтится однородная дѣятельность. Перенося эту мысль на обычную терминологию, мы можемъ выразить ее, какъ вопросъ о законо-

мѣрности явленій конвергенціи во всѣхъ тѣхъ случаяхъ, когда равенство матеріальной массы (органическаго начала вообще, го-модинамныхъ рядовъ въ отдѣльности) сопровождается равенствомъ условій дѣятельности послѣднихъ.

Прежде нежели коснуться фактической стороны вопроса, остановимся немного на принципиальномъ освѣщеніи вопроса о конвергенціяхъ въ глазахъ филогенетической школы.

Въ глазахъ современнаго морфолога-филогениста конвергенція признаковъ является вещью исключительной, допустимой лишь въ очень ограниченныхъ размѣрахъ. Стоя на точкѣ зрѣнія образованія пластическихъ признаковъ организмовъ путемъ послѣдовательнаго отбора ряда благопріятныхъ индивидуальныхъ вариаций, филогенистъ-морфологъ соединяетъ съ образованіемъ какого-либо признака повтореніе цѣлаго ряда случайностей ввидѣ накопленія вариаций. Совершенно понятно, что въ его глазахъ совпаденіе этихъ случайностей у различныхъ организмовъ становится весьма мало вѣроятнымъ. Если допустимы совпаденія въ какихъ-либо отдѣльныхъ признакахъ, какъ рѣдкое исключеніе, то уже совершенно невозможны въ его глазахъ совпаденія цѣлой суммы признаковъ. Поэтому, встрѣчая нѣкоторую сумму сходныхъ признаковъ у различныхъ организмовъ, филогенистъ-морфологъ относитъ ея существованіе всецѣло за счетъ происхожденія этихъ организмовъ отъ одного общаго предка. Повтореніе случайности появленія данной вариации у различныхъ организмовъ ему кажется невозможнымъ и онъ соединяетъ организмы, обладающіе общими признаками, общимъ гипотетическимъ предкомъ.

Дѣятельность органа является въ глазахъ филогениста какъ бы вещью второстепенной и подчиненной во всякомъ случаѣ предшествующему образованію нѣ котораго пластическаго измѣненія органа. Не измѣненія дѣятельности органа вызываютъ соответствующія измѣненія въ его строеніи, а наоборотъ, измѣненія въ строеніи вызываютъ, по его мнѣнію, соответствующія измѣненія въ дѣятельности органа. Отсюда постоянное полное недоумѣніе относительно первыхъ стадій появленія какихъ-либо признаковъ, когда пластическое измѣненіе органа по своей незначительности и неопредѣленности должно было являться всегда бесполезнымъ или даже вреднымъ, ослабляя дѣятельность первичныхъ органовъ. Какимъ образомъ отбирались эти бесполезныя или вредныя вариации до дости-

женія ими размѣровъ достаточныхъ для образованія опредѣленнаго преимущества дѣятельности останется навсегда необъяснимымъ вопросомъ при подобной точкѣ зрѣнія.

Въ точкѣ зрѣнія, выраженной въ предыдущей главѣ, мы встрѣчаемъ дѣятельность органа, какъ факторъ образованія его пластическихъ признаковъ въ теченіе онтогенеза. Вліяніе дѣятельности органа въ указанномъ направленіи отражается въ онтогенезѣ видѣ конвергенціи пластическихъ признаковъ различныхъ единицъ гомодинамныхъ рядовъ. Если мысль Ламарка о вліяніи дѣятельности органа на появленіе пластическихъ признаковъ въ филогенезѣ правильна, то мы должны встрѣтить и здѣсь случаи конвергенціи и параллельнаго развитія, какъ закономерное явленіе, повторяющееся каждый разъ, какъ мы встрѣтимъ равенство гомодинамныхъ рядовъ у различныхъ организмовъ при равенствѣ дѣятельности отдѣльныхъ элементовъ послѣднихъ. При длительности существованія этихъ двухъ равенствъ, мы встрѣтимъ параллельное развитіе пластическихъ признаковъ въ различныхъ вѣтвяхъ, при ихъ временномъ случайномъ появленіи отдѣльные случаи конвергенціи. Намъ предстоитъ поэтому сейчасъ разобраться, насколько часты являются въ дѣйствительности явленія конвергенціи и параллельнаго развитія въ филогенезѣ.

Выяснить закономерность явленій конвергенціи и параллельнаго развитія мы можемъ тремя путями: путемъ изученія палеонтологическаго матеріала, въ которомъ мы можемъ найти остатки генетическихъ послѣдовательностей, доказывающихъ намъ параллельное появленіе какихъ-либо признаковъ въ различныхъ вѣтвяхъ, затѣмъ путемъ сравнительно-морфологическаго изслѣдованія, изучая отношенія другъ къ другу предполагаемыхъ генетическихъ послѣдовательностей развитія различныхъ системъ органовъ и, наконецъ, путемъ экспериментальнаго изученія явленій образованія пластическихъ признаковъ. Наиболее убѣдительнымъ является изъ этихъ трехъ методовъ несомнѣнно первый и съ него я поэтому сейчасъ и начну.

1. Конвергенція и параллельное развитіе по даннымъ палеонтологіи.

Эволюціонная теорія указала намъ путь для обобщенія палеонтологическаго матеріала въ послѣдовательные ряды развитія организмовъ. Послѣдовательные геологическіе слои, представляя послѣдователь-

ныя хронологическія даты, позволяютъ палеонтологу связывать съ представленіями объ измѣненіяхъ морфологическихъ признаковъ представленіе объ ихъ постепенномъ измѣненіи во времени. При счастливыхъ случайностяхъ изслѣдователь можетъ ласкать себя надеждой возстановить конкретный рядъ филогенеза отдѣльныхъ организмовъ. Два необходимыя для этого условія свѣдѣнія о постепенности измѣненій во времени и знаніе постепенности количественныхъ измѣненій морфологическихъ признаковъ имѣются у него подъ руками. Поэтому понятно, что палеонтологическій рядъ, удовлетворяющій этимъ двумъ требованіямъ, представляетъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ дѣйствительную конкретную цѣнность. Въ случаѣ дѣйствительно значительнаго распространенія явленій конвергенціи и параллельнаго развитія мы должны разсчитывать поэтому встрѣтиться здѣсь съ указаніями на существованіе, какъ конвергирующихъ филогенетическихъ рядовъ, такъ и рядовъ параллельныхъ. Остановимся сперва на послѣднихъ.

Параллельное развитіе какихъ-либо формъ представляетъ для насъ едва ли не большій интересъ, нежели явленія конвергенціи въ прямомъ смыслѣ значенія послѣднихъ. Въ самомъ дѣлѣ въ случаѣ конвергенціи мы встрѣчаемъ схождение вершинъ различныхъ генетическихъ вѣтвей. Отражая на себѣ въ большинствѣ случаевъ исключительно тождество дѣятельности какихъ-либо отдѣльныхъ органовъ, явленія конвергенціи, захватываютъ лишь нѣкоторую ограниченную сумму пластическихъ признаковъ. Совершенно иначе обстоитъ дѣло съ параллельнымъ развитіемъ сосѣднихъ вѣтвей. Здѣсь мы встрѣчаемся въ большинствѣ случаевъ съ одинаковыми пластическими измѣненіями близкихъ организмовъ подъ вліяніемъ тождества окружающихъ условій, и большая сумма равенства организмовъ приводитъ къ образованію подчасъ настолько многочисленныхъ тождествъ признаковъ, что вопросъ объ ихъ гетерогенномъ происхожденіи можетъ рѣшиться лишь тщательнымъ и всестороннимъ освѣщеніемъ всей послѣдовательности развитія этихъ вѣтвей. Въ большинствѣ случаевъ поэтому вѣтви съ параллельнымъ развитіемъ принимаются очень долго за генетически однородныя. Только значительное накопленіе фактическаго матеріала, позволяя возстановить конкретныя представленія о развитіи каждой изъ развивающихся параллельно вѣтвей, позволяетъ изслѣдователю въ концѣ концовъ установить гетерогенность развитія признаковъ въ каждой изъ нихъ въ отдѣльности.

Весьма интересно поэтому отмѣтить, что въ настоящее время накопленіе палеонтологическаго матеріала приводитъ къ признанію весьма значительнаго распространенія параллельнаго развитія въ животномъ царствѣ. Мы видимъ, что накопленіе фактическаго матеріала заставляетъ переносить раздѣленіе отдѣльныхъ вѣтвей другъ отъ друга на все болѣе и болѣе древніе періоды. Особенно рѣзко сказывается это явленіе на млекопитающихъ, гдѣ колоссальныя фактическія данныя, собранныя американскими изслѣдователями, наглядно подтверждаютъ неновую мысль (Gaung, 1862) о полифилии этой группы, позволяя подчасъ возстановлять конкретные параллельные ряды до очень древнихъ ступеней развитія. «It is seen at once», говоритъ Osborn въ своей послѣдней работѣ, «the Age of Mammals», «that this polyphyly renders the study of phylogeny or the tracing of succesive lines of descent among the mammals far more interesting and at the same time far more difficult, because the fossil remains of members of these different series or phyla are often intermingled and it is difficult to separate them». Въ этихъ строкахъ самаго крупнаго знатока палеонтологіи млекопитающихъ, мы встрѣтили подтвержденіе нашей мысли, опирающееся на громадный фактическій матеріалъ. Остановимся на нѣкоторыхъ примѣрахъ параллельнаго развитія.

Однимъ изъ классическихъ примѣровъ конкретнаго филогенетическаго ряда развитія является рядъ развитія лошади. Начиная отъ Phenacodus, какъ пятипалаго предка, черезъ Nugasotherium, Paleotherium и т. д., мы имѣемъ конкретный рядъ измѣненій ввидѣ сокращенія числа пальцевъ, сопровождающагося постепеннымъ усиленіемъ третьяго, измѣненія расположенія соотвѣтственно съ этимъ процессомъ костей Tarsus и Carpus, ввидѣ редукціи Fibula и Ulna, развитія третьяго Trochanter и наконецъ преобразования зубовъ въ гипселодонтный типъ съ совершенно своеобразно выраженнымъ расположеніемъ бугорковъ. Болѣе того, были найдены параллельные ряды развитія въ Америкѣ и Европѣ, объединенные въ единое генетическое дерево благодаря чрезвычайному сходству признаковъ Европейскихъ и Американскихъ представителей, допускавшихъ лишь видовое или родовое различіе другъ отъ друга. Ниже мы вернемся къ значенію этого явленія, сейчасъ же перейдемъ къ высоко интересному случаю вполне доказаннаго параллельнаго развитія лошадинаго типа въ другомъ отрядѣ копытныхъ.

Въ южно-американскихъ отложеніяхъ (Santa Cruz въ Патагоніи) были давно найдены остатки одного своеобразнаго непарнокопытнаго *Mastrauchenia*, котораго общее сходство признаковъ заставило отнести на первыхъ порахъ къ непарнокопытнымъ и даже къ лошадинымъ. Выдающійся знатокъ непарнокопытныхъ В. А. Ковалевскій въ своей работѣ о скелетѣ *Anchitherium* разсматриваетъ еще *Mastrauchenia* и другого близкаго къ ней представителя этой группы *Epitherium*, какъ представителей группы *Equidae*. Въ позднѣйшее время, благодаря раскопкамъ Амегино, были добыты въ той же Патагоніи остатки еще нѣкоторыхъ другихъ представителей этой группы и благодаря этому въ настоящее время можно совершенно точно установить существованіе въ Южной Америкѣ въ періодъ отъ эоцена до плейстоцена совершенно самостоятельной вѣтви копытныхъ, развившей большую часть признаковъ типа лошадей. Мы встрѣчаемъ здѣсь у высшихъ представителей, какъ, напримеръ, у *Thoatherium* типичную однопалую конечность лошади съ редуцированными боковыми пальцами, *Fibula* и *Ulna*, съ хорошо развитымъ третьимъ трохантеромъ. Нѣкоторая разница замѣчается лишь въ окостенѣніяхъ *Tarsus* и *Carpus*. Такъ въ передней *Lunare* не сочленяется съ *Ulniforme*, отчего сохраняется отчасти рядовое расположеніе. *Scaphoideum* расположена въ шахматномъ порядкѣ. Въ задней форма *Calcaneus* приближается къ формѣ этого окостенѣнія у *Artiodactyla*. Изъ другихъ признаковъ различія заслуживаютъ вниманія нѣкоторая разница въ строеніи шейныхъ позвонковъ и сохраненіе брахиодонтнаго типа зубовъ. Только у *Mastrauchenia*, формы съ тремя пальцами, сохранившейся до плейстоцена, мы замѣчаемъ образованіе гипселодонтнаго типа.

Не только высшіе представители *Litopterna*, подъ этимъ названіемъ были выдѣлены эти формы Амегино въ отдѣльный отрядъ, но и промежуточные носятъ тѣ же признаки сходства съ лошадьми. Такъ трехпалыя формы вродѣ *Theodon*, *Proterotherium* и *Mastrauchenia* съ хорошо сохранившимися боковыми пальцами или *Epitherium* съ нѣсколькими редуцированными боковыми пальцами даютъ намъ опять таки картину полного сходства съ соотвѣтственными стадіями лошадинаго ряда, отличаясь отъ послѣднихъ лишь тѣми же признаками, что и *Thoatherium* отъ лошади. Въ результатъ мы имѣемъ послѣдовательную картину развитія однихъ и тѣхъ же признаковъ ввидѣ цѣлой суммы пластическихъ измѣненій, распространившихся

на рядъ коррелятивно согласованныхъ другъ съ другомъ органовъ, подчиненныхъ одной общей дѣятельности. Лишь нѣкоторая разница во времени развитія группы *Litopterna*—эоценъ-олигоценъ (однопалая уже въ олигоценѣ, лошади—эоценъ-плиоценъ, однопалая—миоценъ), да сохраненіе нѣкоторыхъ примитивныхъ признаковъ позволяютъ раздѣлить другъ отъ друга эти два отряда.

Въ разсматриваемомъ нами сейчасъ случаѣ мы находимся въ исключительно благопріятныхъ условіяхъ для болѣе или менѣе точнаго опредѣленія линій развитія двухъ параллельныхъ рядовъ. Мы имѣемъ разницу геологическихъ слоевъ, въ которыхъ находятся остатки представителей этихъ линій, и нѣкоторую, правда весьма незначительную, разницу въ отдѣльныхъ органахъ, которая позволяетъ намъ разграничить другъ отъ друга *Litopterna* и *Perissodactyla*. Но мы можемъ указать въ настоящее время цѣлый рядъ другихъ случаевъ, когда сходство, распространяясь на большую сумму признаковъ, сопровождается вмѣстѣ съ тѣмъ и отсутствіемъ разницы въ расположеніи остатковъ организмовъ въ различныхъ геологическихъ пластахъ. Рѣшить въ этихъ случаяхъ вопросъ о дихотомическомъ или параллельномъ развитіи группы оказывается возможнымъ только при чрезвычайно обширномъ накопленіи фактического матеріала. Прекрасную иллюстрацію подобнаго положенія даетъ намъ другая группа млекопитающихъ—*Carnivora*. Первые дихотомическія схемы развитія этой группы объединяли всѣхъ *Carnivora* общей примитивной группой *Creodonta*. Съ отдѣльными представителями этой примитивной группы палеонтологи старались связать происхожденіе отдѣльныхъ вѣтвей хищныхъ. Уже въ этой стадіи изслѣдованія вопроса невольно кидалось въ глаза, что начиная съ весьма сильно обобщеннаго единого прототипа *Miacidae* изъ *Creodonta*, лишь намѣчивающаго отличительные признаки хищнаго типа, развитіе отдѣльныхъ вѣтвей этого отряда шло многими совершенно параллельными вѣтвями и цѣлый рядъ признаковъ, какъ редукція зубовъ, преобразованія костей *Tarsus* и *Carpus*, пальцевъ, появилось какъ рядъ одинаковыхъ признаковъ въ различныхъ прутьяхъ этого пучка совершенно независимо другъ отъ друга. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ уже и здѣсь тождество признаковъ иногда достигало столь же поразительнаго, если даже не большаго, сходства, нежели въ предыдущемъ примѣрѣ, стоитъ вспомнить въ этомъ отношеніи полноту сходства отдѣльныхъ признаковъ между *Numravidae* и *Felidae*, такъ

долго объединявшихся воедино палеонтологами. Увеличение фактических данных, вмѣсто соединенія параллельныхъ прутьевъ пучка въ ясную дихотомическую схему, привело къ распространенію постепенно вглубь общей исходной точки этого пучка. Въ работахъ Core, Matthew и т. д. выясняется постепенно положеніе Creodonta, какъ группы параллельной и корень помела переносится уже къ млекопитающимъ мѣловой эры (Matthew). Отъ этихъ въ высшей степени примитивныхъ организмовъ съ типомъ строенія близкимъ къ *Insectivora* начинаются тѣ прутья, въ которыхъ независимымъ образомъ появлялись ряды тождественныхъ признаковъ. Если мы вспомнимъ, что подъ типомъ *Insectivora* мы имѣемъ собственно типъ обобщеннаго строенія млекопитающаго, то мы въ правѣ сказать, что всѣ признаки спеціализаціи, какъ сходные, такъ и несходные, появились у хищныхъ не путемъ послѣдовательнаго дихотомическаго расхожденія признаковъ, а путемъ независимаго появленія ихъ въ отдѣльныхъ генетическихъ вѣтвяхъ. Какъ таковыя признаки выразили здѣсь не генезисъ группы, а измѣненіе дѣятельности ея представителей.

У тѣхъ же млекопитающихъ мы встрѣчаемъ подобныя же указанія на существованіе пучка прутьевъ въ генезисѣ человѣка (*Ameghino*, *Klatsch*), гдѣ даже такія формы, какъ *Homo Heidelbergensis* или неандертальскія расы относятся вышеупомянутыми изслѣдователями къ параллельнымъ вѣтвямъ общаго помела. По мнѣнію Matthew корень этого помела приматовъ опять таки начинается въ стадіи инсективорнаго типа строенія млекопитающихъ. Ту же картину мы встрѣчаемъ и у *Ungulata* (Matthew, Abel) и т. д., что приводитъ наконецъ одного изъ крупныхъ современныхъ палеонтологовъ — *Steinmann*'а къ сомнѣніямъ относительно единства классовъ позвоночныхъ. *Steinmann* принимаетъ, что существуютъ не млекопитающія, рептиліи, амфибіи и т. д., а млекопитающность, рептильность и т. д.

Не только палеонтологія млекопитающихъ даетъ намъ картины развитія группы ввидѣ пучка прутьевъ, но и въ палеонтологіи рептилій и амфибій мы встрѣчаемъ тѣ же картины полифилитическихъ параллельныхъ измѣненій.

Выдающійся палеонтологъ Геккель (*Jaeskel*), обсуждая значеніе стегоцефаль въ ряду позвоночныхъ, приходитъ (1909) къ выводу, что эта группа является лишь обобщеннымъ типомъ строенія тетрапода вообще. Можно говорить по его мнѣнію про стадію стегоцефальности различныхъ классовъ позвоночныхъ, но нельзя гово-

рить про группу стегоцефаловъ, какъ единое генетическое понятіе. Стегоцефальность является въ развитіи высшихъ тетрапода такимъ же корнемъ пучка прутьевъ, какъ и типъ *Insectivora* по мнѣнію *Matthew* для высшихъ млекопитающихъ. Изъ этого полигенетическаго узла разошлись концы прутьевъ выдѣлившись, благодаря развитію высоко специализированныхъ признаковъ, въ отдѣльные классы.

Если благодаря недостатку фактическаго матеріала отдѣльныя группы представляются еще ввидѣ моногенныхъ группъ, развившихся путемъ послѣдовательнаго расхожденія боковыхъ вѣтвей отъ общаго представителя, то мы можемъ вмѣстѣ съ тѣмъ уже и сейчасъ сказать, что накопленіе фактическаго матеріала приводитъ насъ постоянно къ замѣнѣ простого вѣтвленія схемами, выражающими параллельное множественное развитіе группъ, сопровождавшееся образованіемъ тождественныхъ признаковъ внѣ непосредственной связи отдѣльныхъ вѣтвей другъ съ другомъ. Существованіе сходныхъ пластическихъ признаковъ удовлетворяетъ не требованію происхожденія данныхъ организмовъ отъ общаго предка, а существованію равенства между гомодинамными рядами органовъ, одновременно съ равенствомъ проявленій дѣятельности послѣднихъ.

Остановимся въ заключеніе еще и на случаяхъ прямой конвергенціи признаковъ, указываемыхъ намъ палеонтологическими данными. Примѣрами весьма значительныхъ явленій конвергенціи, распространяющихся подчасъ на цѣлую сумму признаковъ, весьма богата палеонтологія. Укажу сейчасъ на нѣкоторые особенно наглядные примѣры.

Мы встрѣчаемъ случаи конвергенціи во всѣхъ безъ исключенія отдѣлахъ скелета позвоночныхъ. Въ конечностяхъ мы видимъ, что такіе рѣзко своеобразные признаки, какъ переселеніе въ предплечіе и голень третьего окостенѣнія изъ *Carpus* и *Tarsus* подъ вліяніемъ приспособленія конечностей къ водной средѣ, появляется совершенно независимо въ двухъ параллельныхъ линіяхъ водныхъ рептилій у *Ichtyosauria* и *Sauropterygia*. Высшіе представители этихъ двухъ группъ *Ophthalmosaurus* и *Cryptoclidus* приобрѣтаютъ въ равномъ объемѣ эту своеобразную черту преобразования пятипалой конечности въ плавникъ. Въ поясахъ конечностей мы имѣемъ такіе же примѣры конвергенціи, какъ *Postpubis* динозавровъ и птицъ. Только изученіе онтогенеза птицъ указало, что у послѣднихъ мы имѣемъ въ дѣйствительности не *Processus postpubicus* динозавровъ,

а истинный Pubis, повернутый назад. Здѣсь же у этихъ формъ мы можемъ указать и систематическое образованіе значительнаго Synsacrum у ходящихъ лишь на заднихъ конечностяхъ животныхъ, какъ явленіе приспособленія къ переносу точки опоры на задній поясъ. Примѣръ динозавровъ и птицъ интересенъ для насъ въ томъ отношеніи, что здѣсь, опираясь на эти признаки, выводилась одно время филогенія птицъ изъ динозавровъ.

Въ позвоночникѣ мы можемъ отмѣтить такіе случаи, какъ образованіе гипоцентрическаго типа позвонка, свойственнаго рептиліямъ, у *Cricotus* и *Eguors* изъ лабиринтодонтовъ, еще большее постоянство явленій конвергенціи выражается въ однообразіи преобразования формы позвончика подъ вліяніемъ приспособленія къ какому либо спеціальнымъ функціямъ, какъ, на примѣръ, къ поддержанію значительныхъ панцyrныхъ образованій. Здѣсь во всѣхъ безъ исключенія случаяхъ мы видимъ всегда одни и тѣ же явленія развитія большой массивности, сильно выраженныхъ отростковъ и такъ далѣе. Не менѣе значительные размѣры принимаютъ явленія конвергенціи въ черепѣ, гдѣ въ области челюстного аппарата мы наблюдаемъ постоянныя явленія конвергенціи подъ вліяніемъ тождественныхъ условій дѣятельности. Укажу какъ на особенно интересный примѣръ на конвергенцію въ черепѣ *Pterosauria* и птицъ подъ вліяніемъ развитія клюва и необходимости общаго облегченія массивности черепа.

Весьма интересный случай мы встрѣчаемъ въ конвергенціи типа черепахъ. Панцyrъ черепахъ, какъ органъ чрезвычайно своеобразный, весьма сложный по своему строенію, теоретически требуетъ несомнѣнно длинной эры послѣдовательнаго отбора односторонне направленныхъ варіацій. Вслѣдствіе этого возможность конвергентнаго развитія панцyря черепахи становится весьма мало вѣроятной. вмѣстѣ съ тѣмъ мы встрѣчаемъ двухъ вѣроятныхъ предковъ для черепахъ и предковъ ничего общаго другъ съ другомъ не имѣющихъ именно: *Otocoeilus* изъ *Paraeiasauria*, у котораго мы встрѣчаемъ черепашій панцyrъ и тождественное съ черепахами строеніе *Os quadratum*, и группу *Placodontia*, у которой помимо панцyря мы видимъ развитіе сходнаго съ черепахами по общей конфигураціи черепа, въ особенности у высшихъ формъ, какъ *Placochelys*, и кромѣ того еще редуцію зубовъ, замѣненныхъ у *Placodontia* совершенно своеобразными гетерономными зубами.

Такъ какъ Placodontia генетически не связаны съ Otocoelus, то отсюда вытекаетъ, что даже въ высшей степени своеобразный типъ строенія черепахъ могъ повторно появляться, вырабатываясь при этомъ въ весьма тождественные образы. При знаніи уже двухъ генетическихъ возможностей появленія черепахъ, мы лишены совершенно права говорить про единство группы и можемъ лишь говорить вмѣстѣ съ Steinmann, Abel, Jaeskel'емъ уже не про черепахъ, а про черепахообразность.

Не менѣе интересны и явленія конвергенціи въ зубномъ аппаратѣ. Какъ извѣстно, въ систематикѣ млекопитающихъ едва ли не преобладающее значеніе играетъ строеніе зубного аппарата. Значеніе послѣдняго, какъ систематическаго признака, отразилось на филогенетическихъ изслѣдованіяхъ, какъ значеніе зубовъ въ качествѣ руководящаго признака генезиса млекопитающихъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда въ строеніи другихъ органовъ (конечностей, черепа) отсутствуютъ признаки рѣзкой спеціализаціи, позволяющіе пользоваться собою въ качествѣ руководящаго ряда измѣненій, роль послѣдняго играютъ зубы. Очень интересно указать поэтому на явленія конвергенціи въ этой области. Вотъ нѣкоторые примѣры особенно замѣчательные.

Не говоря уже про спорный до настоящаго времени вопросъ объ общей конвергенціи зубовъ Theriodontia и млекопитающихъ, мы имѣемъ несомнѣнно поразительный случай конвергенціи между однимъ изъ представителей Theriodonta, Tritylodon, и Polymastodon изъ группы Multituberculata; здѣсь, какъ и въ генезисѣ у черепахъ, мы встрѣчаемся съ тождественнымъ образованіемъ высоко спеціализированныхъ признаковъ у очень отдаленныхъ группъ позвоночныхъ. Въ болѣе узкихъ рамкахъ мы встрѣчаемъ поразительные случаи конвергенціи у млекопитающихъ ввидѣ конвергенціи зубного аппарата у Edentata (Stylinodontia), Ungulata (Typotheria), (Rodentia) и Tillodontia. Безконечные случаи параллельнаго развитія даютъ намъ исторію развитія зубного аппарата въ отдѣльныхъ вѣтвяхъ Carnivora и Ungulata, гдѣ въ отдѣльныхъ прутьяхъ проходились тождественныя формы, несмотря на это мы встрѣчаемъ въ самое недавнее время указаніе на генезисъ китообразныхъ отъ Creodonta, опирающійся на сходство формы зубовъ у Protocoetus съ зубами Creodonta (Andrew).

Я не стану останавливаться на случаяхъ параллельнаго развитія и конвергенціи безпозвоночныхъ. Скажу лишь, что и они

даютъ намъ весьма богатый матеріалъ въ этомъ отношеніи и явленія поразительнаго развитія раковинъ аммонитовъ и *Nautiloidea* вмѣстѣ съ явленіями конвергенціи строенія раковинъ у *Richtophenia*, *Spondylus*, *Rudistae* даютъ намъ такія же яркія иллюстраціи распространенности этихъ явленій. Единство дѣятельности приводитъ и здѣсь къ единству пластическихъ признаковъ гомодинамныхъ частей различныхъ организмовъ. Чѣмъ большей суммой сходства послѣднихъ сопровождается первое равенство, тѣмъ полнѣе будетъ конвергенція, выражаясь на совокупности большей суммы признаковъ.

Уже на этихъ бѣглыхъ примѣрахъ можно видѣть тѣ трудности, которыя встрѣчаетъ передъ собою установленіе случаевъ конвергенціи и въ особенности параллельнаго развитія. Если отдѣльный случай конвергенціи мы можемъ выдѣлить на основаніи противорѣчія сходства строенія какихъ либо признаковъ съ разницей въ строеніи другихъ, то въ тѣхъ случаяхъ, когда мы имѣемъ дѣло съ явленіями, распространяющимися на болѣе или менѣе значительную сумму признаковъ или въ особенности на случаи параллельнаго развитія признаковъ, наша задача затрудняется до чрезвычайности и только громадное накопленіе фактическаго матеріала, устанавливая конкретные параллельные палеонтологическіе ряды, можетъ вывести насъ на правильный путь и доказать отсутствіе дихотомическаго вѣтвленія признаковъ въ филогенезѣ данныхъ группъ. Мы проходимъ здѣсь сейчасъ ту же стадію эволюціи научнаго воззрѣнія, которую проходили систематики въ началѣ прошлаго столѣтія подъ вліяніемъ появленія сравнительной анатоміи съ ея принципами единства плановъ организаціи, провозглашенными Кювье. Какъ поверхностному систематику восемнадцатаго столѣтія рептиліи и амфибіи или *Cyrripedia*, *Brachiopoda* и *Mollusca* не давали достаточныхъ признаковъ для своего болѣе точнаго раздѣленія и общая форма тѣла и холоднокровность въ первомъ случаѣ или существованіе раковины во второмъ были достаточны для признанія принадлежности тѣхъ организмовъ къ единой систематической единицѣ, такъ и въ настоящее время на смѣну поверхностнымъ заключеніямъ объ генетическихъ отношеніяхъ между организмами, опирающимся на существованіе нѣкоторыхъ отдѣльныхъ фактовъ въ пластическихъ признакахъ, выступаетъ требованіе болѣе серьезнаго анализа послѣднихъ, опирающагося на существованіе кон-

кретныхъ свѣдѣній о филогеніи данныхъ организмовъ. Какъ точное раздѣленіе вышеуказанныхъ группъ стало возможнымъ только при накопленіи громаднаго фактическаго матеріала, такъ и сейчасъ мы будемъ въ состояніи окончательно установить значеніе параллельнаго развитія въ органическомъ мірѣ только по мѣрѣ увеличенія нашихъ фактическихъ свѣдѣній, и въ этомъ отношеніи то обстоятельство, что обогащеніе нашихъ свѣдѣній новымъ палеонтологическимъ матеріаломъ приводитъ насъ къ установленію все новыхъ и новыхъ случаевъ параллельнаго развитія, позволяетъ намъ принять тѣ отдѣльные примѣры, которые были указаны выше не какъ случаи рѣдкаго исключенія, а какъ выраженіе общаго закона параллельнаго развитія организмовъ, выражающагося въ формулѣ зависимости тождества морфологическихъ признаковъ отъ существованія одновременно тождества дѣятельности и тождества гомодинамныхъ рядовъ.

Вмѣстѣ съ тѣмъ увеличеніе числа точно устанавливаемыхъ случаевъ параллелизмовъ выдвигаетъ на сцену признаніе существованія въ филогенезѣ стадій эквипотентности, когда эквипотентные организмы, оказываясь въ равныхъ условіяхъ, становились родоначальниками параллельныхъ линій развитія. Эти стадіи мы встрѣчаемъ во взглядахъ Гэкеля, признающаго стегоцефальность, какъ обобщенное эквипотентное начальное строеніе тетрапода. Эти стадіи мы встрѣчаемъ и у Osborn'a, объединяющаго предковъ млекопитающихъ въ неопредѣленную обобщенную группу омниворныхъ формъ. Во взглядахъ послѣдняго на разницу эффекта, производимаго вліяніемъ одинаковой среды на различные одинаково обобщенные организмы и своеобразно уже измѣненные предварительно въ различныхъ направленіяхъ, мы встрѣчаемъ намеки на нашу мысль въ признаніи имъ въ первомъ случаѣ развитія вполнѣ тождественныхъ признаковъ и во второмъ лишь болѣе или менѣе приближающихся другъ къ другу (вслѣдствіе разницы структурныхъ базъ). Разница лишь та, что Osborn, подразумѣвая въ этомъ случаѣ образованіе группъ млекопитающихъ одновременно отъ многихъ эквипотентныхъ паръ организмовъ, подчасъ географически раздѣленныхъ, не останавливается ближе надъ теоретическимъ значеніемъ этого явленія и выставляетъ его лишь какъ возраженіе противъ существующаго взгляда на образованіе однотипныхъ организмовъ отъ общаго предка, одной пары, какъ это выставляетъ крайняя моно-

Филитическая школа, положившая его въ основаніе филогенетическаго направленія въ сравнительной анатоміи. «This repetition», говоритъ Osborn, «or duplication of habitat in different parts of the earth underlies the law of analogous evolution, because mammals in their adaptations to similar conditions of habitat or environment in different parts of the earth have repeatedly converged or come together in their external and more or less in their internal form, as well as in separate structures». Мы можемъ сказать поэтому, что какъ и въ онтогенезѣ равное вліяніе среды отражается на эквивалентныхъ организмахъ ввидѣ образованія тождественныхъ «взрослыхъ» формъ, т.-е. высшихъ ступеней филогенеза. Этотъ результатъ замѣняется частичными конвергенціями, когда объектами равнаго вліянія оказываются организмы, успѣвшіе предварительно односторонне измѣниться. Признаки этого первичнаго приспособленія, оказавшись въ основаніи строенія конвергирующихъ органовъ, вызываютъ существованіе разницы въ послѣднихъ, подобно тому, какъ въ тѣхъ же условіяхъ въ онтогенезѣ тѣ же причины вызываютъ образованіе уклоняющихся отъ нормы строеній, благодаря смѣшенію различныхъ несогласованныхъ приспособленій развивающагося органа.

2. Параллельное развитіе и конвергенція по даннымъ сравнительной морфологіи.

Установить существованіе параллельнаго развитія какихъ либо формъ при помощи сравнительно-анатомическаго или эмбриологическаго изслѣдованія мы совершенно не въ состояніи. Не имѣя передъ глазами послѣдовательнаго ряда развитія каждой вѣтви въ отдѣльности, мы лишены возможности выяснить существованіе тѣхъ или иныхъ тождествъ, какъ слѣдствіе существованія тождественной дѣятельности у различныхъ организмовъ или же какъ результатъ дихотомическаго расхожденія этихъ организмовъ отъ общаго предка, выработавшаго эти признаки.

Въ случаяхъ параллельнаго развитія, какъ, напримѣръ, конечностей *Litopterna* и *Equidae* или различныхъ *Carnivora* и *Ungulata*, даже сравнительно-эмбриологическое изслѣдованіе не окажется въ состояніи оказать сколько нибудь значительную услугу, такъ какъ въ силу біогенетическаго закона въ онтогенезахъ пов-

торятся совершенно тождественныя картины вслѣдствіе тождества промежуточныхъ стадій развитія признаковъ въ параллельныхъ вѣтвяхъ.

Въ нашихъ рукахъ имѣется при сравнительно-морфологическомъ изслѣдованіи лишь возможность выдѣленія случаевъ конвергенціи. Здѣсь благодаря тому, что исходныя точки развитія признаковъ различны, мы встрѣчаемъ либо слѣды этого процесса въ онтогенезѣ, либо рѣзкія противорѣчія въ строеніи конвергирующихъ признаковъ съ сравнительнымъ отношеніемъ другъ къ другу остальныхъ органовъ у сравниваемыхъ животныхъ. Изученіе онтогенеза позволяетъ намъ выдѣлить при этомъ болѣе точно конвергирующую систему органовъ, въ то время какъ изученіе взрослыхъ организмовъ позволяетъ установить лишь существованіе противорѣчія, не предрѣшая вопроса относительно того, какіе именно признаки въ данномъ случаѣ конвергировали. Мы имѣемъ лишь въ послѣднемъ случаѣ палку о двухъ концахъ и, взявшись за одинъ конецъ и признавъ одни признаки за результатъ постепеннаго генезиса данныхъ организмовъ въ качествѣ признаковъ расхожденія, должны признать одновременно съ этимъ противоположный въ качествѣ признаковъ конвергирующихъ.

Указаніемъ на существованіе конвергенціи является здѣсь отсутствіе согласованія между послѣдовательностями совершенствованія различныхъ системъ органовъ. Это несогласованіе послѣдовательностей совершенствованій мы должны объяснить вторичностью совершенствованія однихъ изъ этихъ системъ органовъ, т. е. ихъ конвергенціей.

Весьма интересно замѣтить, что явленіе несогласованія послѣдовательностей совершенствованія различныхъ признаковъ является дѣйствительно закономѣрнымъ явленіемъ и не только отношенія другъ къ другу послѣдовательностей совершенствованія различныхъ системъ органовъ, но даже различныхъ признаковъ въ отдѣльныхъ системахъ даютъ намъ на каждомъ шагѣ примѣры полного отсутствія какого-либо согласованія послѣдовательностей развитія отдѣльныхъ признаковъ другъ съ другомъ. Соединяя на основаніи какого либо признака организмы въ схему ихъ расхожденія, мы можемъ быть всегда напередъ увѣрены, что эта схема окажется въ полномъ противорѣчіи съ схемами, основанными на послѣдовательности расхожденія признаковъ въ другомъ какомъ либо рядѣ

признаковъ. Узловые пункты первой схемы, намѣченные объединяющими общими основаниями строенія перваго признака, разъединять по различнымъ вѣтвямъ узловые пункты другихъ схемъ и наоборотъ.

Это явленіе настолько закономѣрно и постоянно, что мы не можемъ указать ни одной сравнительно - морфологической работы, преслѣдующей филогенетическія задачи, въ которой не встрѣтилось бы «функциональнаго» толкованія эволюціи какихъ либо признаковъ, противорѣчащихъ основной схемѣ, въ цѣляхъ доказательства возможности конвергентнаго существованія общихъ строеній этихъ послѣднихъ въ боковыхъ вѣтвяхъ. Въ безчисленныхъ сравнительно - морфологическихъ изслѣдованіяхъ конца прошлаго столѣтія мы встрѣчаемъ наравнѣ съ схемами дивергенціи безчисленные и весьма обоснованныя доказательства безконечныхъ рядовъ конвергенцій въ противорѣчащихъ основной схемѣ органахъ. Остеологъ доказываетъ конвергенцію въ развитіи нервной системы. Нейрологъ доказываетъ конвергенцію въ развитіи скелета. Изслѣдователь мочеполового аппарата доказываетъ конвергенцію всѣхъ другихъ системъ органовъ, за исключеніемъ мочеполового аппарата. Прибавимъ къ этому рядъ обоснованныхъ доказательствъ конвергенцій отдѣльныхъ признаковъ въ предѣлахъ каждой изъ этихъ системъ органовъ порознь, выведенныхъ въ цѣляхъ доказательства палингенеза другихъ, и мы въ правѣ сказать, что работы филогенетической школы въ своемъ результатѣ даютъ намъ неопровержимое доказательство безграничнаго постоянства въ природѣ закона конвергенціи признаковъ, какъ результата повторенія одновременно равенствъ гомодинамныхъ рядовъ и ихъ дѣятельности у различныхъ организмовъ; мы въ правѣ сказать, опираясь на эти противорѣчія, что конвергенція является не дѣломъ исключительнаго совпаденія случайностей, а дѣломъ существованія равныхъ условій дѣятельности органовъ.

3. Параллельное развитіе и конвергенція по даннымъ экспериментальной морфологіи.

При помощи экспериментальныхъ изслѣдованій мы не можемъ выяснитъ непосредственно степень распространенія явленій параллелизма и конвергенціи въ эволюціи организмовъ. Мы можемъ лишь отмѣтить непосредственное вліяніе дѣятельности органа на

его форму. Въ этомъ отношеніи уже первыя изслѣдованія дали весьма выдающійся матеріалъ.

Изслѣдованія Ру (Roux) надъ перекладинами губчатыхъ костей позвоночныхъ доказали совершенно наглядно, что положеніе этихъ послѣднихъ соотвѣтствуетъ исключительно условіямъ дѣятельности кости, принимая въ каждомъ данномъ случаѣ строго законмѣрное положеніе, соотвѣтствующее даннымъ обстоятельствомъ. Математически точное согласованіе этихъ образованій съ условіями сопротивленія кости, повторяющееся не только въ костяхъ нормальныхъ, но и въ костяхъ претерпѣвшихъ болѣе или менѣе значительныя внѣшнія измѣненія, вслѣдствіе переломовъ, удовлетворяетъ всѣмъ основнымъ правиламъ строительной механики и даетъ намъ одинъ изъ очень яркихъ примѣровъ подавляющаго значенія дѣятельности органа на его пластическіе признаки. Въ этомъ случаѣ скелетъ, создавая признаки подъ вліяніемъ какой либо дѣятельности, приближается къ идеальному математическому рѣшенію поставленной передъ нимъ задачи и слѣдовательно будетъ выдѣлять конвергирующие признаки каждый разъ, какъ встрѣтятся тождества дѣятельности въ гомодинамныхъ отдѣлахъ у различныхъ организмовъ.

Изслѣдованіе Ру, которое мы неизбѣжно должны сопоставить съ результатами палеонтологическихъ данныхъ относительно эволюціи скелета млекопитающихъ, отмѣчающихъ многочисленныя случаи параллельнаго развитія, даетъ намъ весьма яркое экспериментальное подтвержденіе этихъ послѣднихъ. Сходство условій дѣятельности должно было отражаться на скелетѣ въ эволюціи позвоночныхъ ввидѣ появленія сходныхъ пластическихъ признаковъ независимо другъ отъ друга въ отдѣльныхъ прутьяхъ позвоночныхъ.

Такія же наглядныя соотношенія указаль Ру (Roux) и недавно Оппель для сосудистой системы и здѣсь мы встрѣчаемъ тоже строгое согласованіе строенія стѣнокъ сосудовъ и ширины ихъ просвѣта съ размѣрами тска крови, протекающаго вдоль нихъ.

Къ сожалѣнію экспериментальному изслѣдованію доступны лишь изслѣдованія весьма ограниченныхъ сторонъ развитія пластическихъ признаковъ и выдѣлить конкретную причину, вліяющую на

образование того или иного признака, въ большинствѣ случаевъ не удается.

Въ большинствѣ случаевъ изслѣдованіе причинности появленія пластическихъ признаковъ переносится на экспериментальное изслѣдованіе отношенія къ ихъ появленію въ онтогенезѣ силы наслѣдственности и окружающихъ ихъ условій (т. е. дѣятельности), но здѣсь всегда рѣшеніе вопроса сталкивается съ препятствіемъ въ лицѣ полной бездѣятельности органовъ эмбриона. Вліяніе дѣятельности приходится здѣсь понимать не въ прямомъ смыслѣ ввидѣ непосредственной дѣятельности органа, а ввидѣ развитія въ немъ потенціи этой дѣятельности, которая и выражается общимъ соотношеніемъ частей этого органа. Это различіе къ сожалѣнію въ большинствѣ случаевъ опускается, и экспериментаторъ въ результатѣ своего изслѣдованія повторяетъ лишній разъ классической вопросъ о способахъ вліянія дѣятельности органа на образование его признаковъ въ періодъ эмбриональной жизни, когда органы зародыша являются фактически недѣятельными. Работы Брауса даютъ намъ въ этомъ отношеніи очень яркую иллюстрацію. Въ результатѣ своихъ изслѣдованій Браусъ доказываетъ намъ, что органы зародыша недѣятельны и что ихъ пластическіе признаки не развиваются подъ вліяніемъ дѣятельности этихъ органовъ въ теченіе онтогенеза; типичное развитіе конечности съ ея мышцами и скелетомъ послѣ перерѣзки иннервирующихъ ея нервовъ или развитіе отверстія для прохожденія конечности въ оперкулумѣ *Vombinator* послѣ экстирпаціи послѣдней являются, по его мнѣнію, доказательствами отсутствія какого-либо вліянія дѣятельности органа на развитіе его признаковъ. Здѣсь Браусъ повторяетъ ту же ошибку, и, ставъ на точку зрѣнія повторенія въ онтогенезѣ развитія пластическихъ признаковъ подъ вліяніемъ развитія потенціи къ нѣкоторой дѣятельности, намъ ясно станеть, что эти опыты не противорѣчатъ основной точкѣ зрѣнія, а лишь указываютъ на то, что въ онтогенезѣ органы дѣйствительно являются недѣятельными и кромѣ того, что потенція къ дѣятельности развивается въ каждомъ изъ нихъ независимо другъ отъ друга. Примѣръ послѣдняго мы имѣли и въ изслѣдованномъ нами случаѣ въ лицѣ несогласованности развитія признаковъ затылочной области въ различныхъ системахъ органовъ.

Я указываю сейчас лишь мелькомъ на это противорѣчіе, такъ какъ въ слѣдующей главѣ, гдѣ мнѣ придется остановиться надъ факторами онтогенеза, я вернусь опять къ этому вопросу.

Подводя итоги всему сказанному въ настоящей главѣ, мнѣ кажется мы можемъ сказать, что подобно тому, какъ члены гомодинамнаго ряда одного организма относятся одинаково къ фиксаціи нѣкоторой дѣятельности, характерной для даннаго ряда, реагируя на нее образованіемъ тождественныхъ пластическихъ признаковъ, такъ и члены гомодинамныхъ рядовъ у различныхъ организмовъ относятся въ филогенезѣ одинаково къ фиксаціи нѣкоторой дѣятельности, характерной для этихъ организмовъ, реагируя на нее образованіемъ тождественныхъ признаковъ въ отдѣльныхъ вѣтвяхъ животнаго царства. Каждый разъ, какъ повторится совпаденіе двухъ основныхъ равенствъ (гомодинамныхъ рядовъ и ихъ дѣятельности), повторится въ результатѣ и появленіе тождественныхъ пластическихъ признаковъ. Мы въ правѣ сказать поэтому, что разница въ строеніи какихъ либо органовъ будетъ выражать намъ не разницу пластическихъ измѣненій, приобрѣтенную органами во время послѣдовательнаго расхожденія данныхъ организмовъ другъ отъ друга, а выразитъ лишь разницу въ строеніи гомодинамныхъ рядовъ или ихъ дѣятельности.

Въ исторіи органическаго міра мы можемъ указать то же существованіе явленій эквипотентности организмовъ (стадіи инсективорности млекопитающихъ, стегоцефальности *Tetrapoda* и т. д.) и перераспредѣленія ихъ въ силу этого въ эти періоды по различнымъ дѣятельностямъ въ силу, если можно такъ выразиться, «филогенетической мутации». Эти «филогенетическія мутации», т. е. случайныя перераспредѣленія различныхъ эквипотентныхъ организмовъ по различнымъ условіямъ жизнедѣятельности, вызываютъ образованіе у нихъ тождественныхъ проявленій дѣятельности, а слѣдовательно и образованіе тождественныхъ пластическихъ признаковъ. Но достигнувъ уже извѣстной высоты дифференцировки послѣднихъ, организмы становятся такъ же, какъ и ихъ органы въ онтогенезѣ стойкими, вслѣдствіе существованія уже нѣкоторой пластически закрѣпленной гетеропотентности ихъ органовъ и въ результатѣ въ

случаѣ новыхъ перераспределеній могутъ возникнуть лишь частичныя «филогенетическія варіаціи», т. е. конвергенціи, захватывающія лишь болѣе или менѣе значительную часть признаковъ. Чѣмъ дальше уходитъ филогенезъ, чѣмъ больше становится пластическое закрѣпленіе дѣятельности, тѣмъ меньше становится объемъ конвергенціи, приближаясь постепенно къ 0. Стадія эквипотентности, какъ это показываютъ намъ палеонтологическія изслѣдованія въ лицѣ явленій параллелизмовъ, замѣняется стадіями дифференцировки и закрѣпленія организмовъ по различнымъ условіямъ ихъ жизнедѣятельности. Представленіе о «филогенетической мутаціи» или иначе говоря объ одинаковой реакціи эквипотентныхъ организмовъ на одинаковыя условія окружающей среды выражаетъ собственно мысль, уже выраженную Дарвиномъ въ «Происхожденіи видовъ» о томъ, что не отъ одной пары происходитъ та или иная однородная группа организмовъ. Эквипотентные организмы, какъ и эквипотентныя зачатки въ равныхъ условіяхъ дадутъ начало тождественнымъ линіямъ развитія. Эти линіи будутъ лишены тѣхъ вѣдшихъ пластическихъ признаковъ, которые бы позволили намъ судить о полифиліи этой группы. Точно такъ же, какъ мы лишены возможности судить о гетерогенности атласа и эпистрофея по ихъ вѣдшимъ признакамъ у взрослыхъ, мы не можемъ судить по «взрослымъ» конечнымъ стадіямъ и объ гетерогенности ихъ филогенеза. Только «филогенетическія варіаціи» параллельныя онтогенетическимъ, отражая перераспределеніе организмовъ гетеропотентныхъ съ своеобразно измѣненными признаками, могутъ служить намъ матеріаломъ для нагляднаго опредѣленія конвергенціи, отражая на себѣ вторичное измѣненіе нѣкоторой первичной базы. Ихъ мы и принимаемъ обычно за единственныя примѣры гомоплазій. Эти случаи параллельныя уродствамъ или варіаціямъ онтогенеза являются, какъ и тѣ, доступными конкретному наблюденію и группируются нами поэтому въ качествѣ единственныхъ примѣровъ проявленія закона взаимоотношеній между морфологическими признаками и средой. На самомъ же дѣлѣ: «Thus homoplasy affects not only separate organs», говоритъ Osborn, «but entire types of animals, groups of families and entire groups of orders, in a manner often extremely confusing to the seeker of real ancestral relationships». Мы можемъ, мнѣ кажется, пойти еще дальше и развить эту формулу до признанія неизбѣжнаго параллельнаго развитія всѣхъ эквипотентныхъ организмовъ, находящихся въ равныхъ условіяхъ развитія,

недоступнаго конкретному опредѣленію при помощи простого сравнительно морфологическаго анализа, что и заставляет провозгласить неправильную формулу крайняго монофилизма съ его взглядомъ на существованіе тождества морфологическихъ признаковъ, какъ на указаніе происхожденія организмовъ отъ общаго предка. Дѣйствительная разница между этими двумя случаями перераспределеній организмовъ по различнымъ окружающимъ условіямъ лежитъ лишь въ сравнительной эквипотентности объектовъ этого распределенія. Эквипотентные организмы отнесутся къ нему одинаково и создадутъ намъ иллюзію моногенности, подчеркнутую какъ бы еще сильнѣе существовавшихъ вторичныхъ измѣненій основной базы въ случаяхъ позднѣйшихъ перераспределеній гетеропотентныхъ организмовъ. Эти послѣдніе, сохраняя картину вторичнаго преобразованія первичныхъ признаковъ, какъ бы подчеркиваютъ правильность основнаго тезиса о значеніи тождества морфологическихъ признаковъ въ качествѣ доказательствъ моногенезиса. На самомъ же дѣлѣ мы имѣемъ здѣсь лишь то же явленіе, что и въ позвоночникѣ при запоздавшихъ варіаціяхъ, когда въ силу установившихся равнѣ особенностей вмѣсто вполне нормальнаго строенія мы получаемъ уклоняющееся. Само по себѣ явленіе это вполне однородное и разница лишь въ степени обобщенности признаковъ объекта этого перераспределенія.

Завися отъ двухъ причинъ, жизнестроенія гомодинамныхъ рядовъ и ихъ дѣятельности, тождество пластическихъ признаковъ или ихъ разница не будутъ выражать намъ одни лишь измѣненія въ организмахъ, пріобрѣтенныя ими въ филогенезѣ, а будутъ указывать намъ и разницу отношенія организмовъ къ окружающимъ условіямъ, сформировавшимъ ихъ признаки въ различныхъ направленіяхъ.

При полномъ равенствѣ гомодинамныхъ рядовъ и разницѣ дѣятельности мы получимъ такую же разницу пластическихъ признаковъ, какъ и при разницѣ гомодинамныхъ рядовъ и равенствѣ дѣятельности данныхъ организмовъ. Не имѣя возможности выяснить въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ степень значенія каждаго изъ этихъ двухъ факторовъ, наше сравненіе естественно будетъ произвольно и въ своемъ результатѣ, какъ это мы сейчасъ и видимъ, будетъ носить характеръ выборокъ однихъ признаковъ, рассматриваемыхъ какъ бездѣятельныхъ и принимаемыхъ въ качествѣ консервативной части организма, и отбрасыванія другихъ, принимаемыхъ дѣятельными и

слѣдовательно вторично измѣненными своей дѣятельностью. Такъ какъ ни одна филогенетическая работа не обходится безъ этого раздѣленія признаковъ и вмѣстѣ съ тѣмъ взгляды на группировку организмовъ мѣняются, то мы встрѣчаемъ въ концѣ концовъ постоянный переходъ однихъ и тѣхъ же признаковъ изъ дѣятельныхъ въ бездѣятельные и, наоборотъ, смотря по обстоятельствамъ и главное смотря по степени совпаденія этихъ признаковъ съ взглядами автора. Въ результатѣ получаютъ чисто діалектическія разсужденія, тождественныя съ разсужденіями схоластиковъ объ естествѣ Божіей Матери.

ГЛАВА IX.

Дѣятельность, какъ проявленіе окружающей среды въ филогенезѣ.

„L'évolution des êtres fossiles présenterait deux mécanismes distincts: l'un continu, et pour ainsi dire normal, par lequel les rameaux phylétiques une fois formés se développent lentement et par mutations graduelles, suivant certaines lois, qui les conduisent fatalement à la senilité et à l'extinction; l'autre intermittent et par lequel des rameaux nouveaux prennent naissance en divergeant des rameaux plus anciens et déjà plus évolués“. Charles Depéret.

Transformation du Monde animal. (1907).

Въ предыдущихъ главахъ мы разсматривали дѣятельность органа, какъ его нѣкоторое проявленіе, не останавливаясь подробно на ея отношеніи къ окружающей средѣ. Задачей нашей явилось лишь выясненіе значенія пластическихъ признаковъ организма въ качествѣ коэффициентовъ дѣятельности его органической] матеріальной массы, т.-е. органа или организма въ его цѣломъ. Въ настоящей главѣ намъ предстоитъ остановиться какъ разъ на этой сторонѣ вопроса и выяснить ту роль, какую играютъ окружающія условія въ выработкѣ коэффициента дѣятельности матеріальнаго начала въ филогенезѣ и въ онтогенезѣ.

Въ настоящее время мы встрѣчаемъ въ этомъ отношеніи существованіе двухъ диаметрально противоположныхъ точекъ зрѣнія. Одна точка зрѣнія, выдвинутая впервые Ламаркомъ, признаетъ исключительное значеніе окружающихъ условій въ качествѣ начала, формирующаго пластическіе признаки. Измѣненіе послѣднихъ по мнѣнію Ламарка зависитъ исключительно отъ упражненія или неупражненія органа и поэтому идетъ слѣдомъ за измѣненіемъ дѣятельности органа въ тѣхъ или иныхъ окружающихъ условіяхъ. Эта точка зрѣнія приводитъ насъ постепенно къ ортогенетическому представленію объ эволюціи, что и вылилось отчасти въ работахъ Эймера, Мейнерта и др., пытавшихся обусловить закономѣрными основаніями ортогенетическое развитіе организмовъ. Интересно от-

мѣтитъ, что въ рядахъ этого направленія мы считаемъ цѣлый рядъ выдающихся палеонтологовъ, какъ напримѣръ *Cope, Scott, Osborn, Hyatt, Steinmann* и т. д. Это вполне понятно, если мы вспомнимъ приведенныя выше ссылки на широкое распространеніе параллельныхъ рядовъ въ эволюціи, находящія себѣ доказательства главнымъ образомъ въ палеонтологическихъ данныхъ.

Другая точка зрѣнія отрицаетъ совершенно непосредственное вліяніе окружающихъ условій на образованіе пластическихъ признаковъ и видитъ въ нихъ лишь мѣрку, сортирующую пластическіе признаки организмовъ, оставляя лишь наиболѣе подходящіе по своей дѣятельности къ даннымъ условіямъ. По этой точкѣ зрѣнія, высказанной Дарвиномъ, и въ болѣе категорической формѣ Вейсманомъ, появленіе признака въ большинствѣ случаевъ предшествуетъ существованію связанной съ нимъ дѣятельности и его измѣненіе въ благопріятную сторону идетъ совершенно независимо отъ прямого воздѣйствія послѣдней.

Общей чертой этихъ двухъ направленій является признаніе равенства вліянія окружающихъ условій на всѣ организмы. По мнѣнію Ламарка всѣ организмы въ равной степени реагируютъ на измѣненіе окружающихъ условій въ видѣ преобразованія своего коэффициента дѣятельности, по мнѣнію Дарвина всѣ организмы находятся въ равной степени возможности перенаселенія и вытекающаго отсюда отбора. Преобладаніе нѣкоторыхъ организмовъ надъ другими по мнѣнію послѣдняго вытекаетъ лишь изъ сравнительной выгоды ихъ признаковъ, т.-е. коэффициентовъ дѣятельности.

Въ послѣднее время этотъ догматъ значительно поколебался въ глазахъ біологовъ, (см. напр., послѣднюю работу Семенова-Тяншаньскаго), и мнѣ кажется, что въ настоящее время мы имѣемъ нѣкоторыя данныя, позволяющія намъ высказаться за существованіе въ этомъ отношеніи значительной разницы между различными организмами. Въ то время, какъ одни находятся въ большей зависимости отъ данныхъ условій и выражаютъ приспособленіе къ весьма определенному и вслѣдствіе этого ограниченному распространеніемъ равновѣсію факторовъ окружающей среды, другіе, наоборотъ, находятся въ меньшей зависимости отъ нихъ и ихъ пластическіе признаки выражаютъ приспособленіе къ нѣкоторой общей мало дифференцированной суммѣ особенностей окружающей среды, свойственной значительнымъ районамъ.

Попробуемъ разобраться прежде всего въ тѣхъ двухъ условіяхъ вліянія окружающей среды на организмы, которыя необходимо другъ отъ друга строго различать.

Первое условіе, которое слѣдуетъ здѣсь выдѣлить, это тотъ размѣръ работы, которую организму нужно произвести въ данныхъ условіяхъ для поддержанія своего существованія. Это условіе будетъ стоять въ зависимости отъ цѣлаго ряда физико-химическихъ условій окружающей среды, зависящей въ значительной степени отъ космической исторіи земли. Второе условіе, которое слѣдуетъ различать, это качественная разница этой работы, зависящая отъ той среды, въ которой приходится организму проявлять свою работу. Сюда входятъ орографическія, климатическія условія, отчасти конкуренція съ другими организмами, и такъ далѣе и такъ далѣе, словомъ всѣ тѣ черты окружающей среды, которыя сейчасъ мы рассматриваемъ либо какъ факторы прямого измѣненія пластическихъ признаковъ, либо какъ мѣрку ихъ сортировки. Первое опредѣляетъ количество работы, производимой организмомъ, второе качество послѣдней.

1. Окружающія условія, какъ факторъ, опредѣляющій размѣръ работы организма.

Первое значеніе окружающихъ условій въ качествѣ требованія затраты извѣстной работы я опредѣлилъ какъ явленіе, зависящее отъ космической исторіи земли, такъ какъ въ качествѣ главнаго фактора этого условія мы можемъ выдѣлить здѣсь сравнительную пригодность физико-химическаго состоянія матеріи въ данный періодъ космической исторіи земли для проявленія процессовъ жизни. Это историческая мѣрка отбора, опредѣляющая ту работу, которую должны совершать организмы въ данный періодъ исторіи земли. На этомъ основномъ фонѣ вырисовываются уже частныя мѣрки ввидѣ различныхъ условій проявленія этой работы, болѣе или менѣе благоприятныхъ. Мы можемъ опредѣлить это первое условіе ввидѣ слѣдующей формулы: данная площадь земли въ теченіе космической исторіи послѣдней оказывалась способной прокормить различное количество организмовъ, независимо отъ какихъ-либо физико-географическихъ измѣненій ея поверхности исключительно лишь въ силу измѣненій въ теченіе исторіи земли сравнительной благоприятности

состоянія матеріи для проявленія жизни. Разберемъ сперва тѣ данныя, которыя позволяютъ намъ признать это положеніе.

Какъ извѣстно основной формулой біологіи въ настоящее время является тезисъ *Omne vivum ex vivo*. Этотъ тезисъ, высказанный впервые Гарвеемъ, повторяется на безчисленные лады біологами и выражаетъ то, что въ настоящее время непосредственнаго новообразования извѣстныхъ намъ организмовъ изъ неорганизованной матеріи не происходитъ. — Существуетъ лишь образование новыхъ организмовъ преемственно отъ подобныхъ имъ индивидуумовъ. Окончательное доказательство этого тезиса въ свое время явилось для эволюціонной теоріи своего рода пробнымъ камнемъ и было переварено ею при помощи гипотезы объ существованіи нѣкогда на землѣ особо благоприятныхъ условій, въ теченіе которыхъ было возможно непосредственное образование организмовъ. Этотъ періодъ максимума благоприятности физико-химическаго состоянія матеріи на поверхности земли замѣнился позднѣе по этой точкѣ зрѣнія періодами меньшей благоприятности, когда сдѣлалось возможнымъ лишь поддержаніе жизнедѣятельности нѣкогда образовавшихся организмовъ и увеличеніе числа послѣднихъ исключительно лишь за счетъ преемственного образования организмовъ отъ себѣ подобныхъ. Оставляя въ сторонѣ гипотезы космическаго заноса жизни, мы должны признать, что въ настоящее время, когда эволюціонное развитіе организмовъ на землѣ не подлежитъ сомнѣнію, эта точка зрѣнія является несомнѣнно самой вѣроятной и единственной, удовлетворяющей извѣстнымъ намъ даннымъ.

Эта точка зрѣнія выражаетъ именно ту мысль, которую я высказалъ выше, что въ исторіи земли существуетъ процессъ измѣненія физико-химическаго состоянія матеріи, отражающійся на организамахъ той разницей размѣра работы для поддержанія жизни, которую онъ обуславливаетъ. Въ настоящемъ случаѣ біологи рассмотрѣли и приняли во вниманіе лишь самый грубый и рѣзкій случай, именно ту разницу работы для поддержанія жизни, которая лежитъ между двумя періодами въ исторіи организованной матеріи на землѣ, однимъ, когда возможно было возникновеніе жизни при посредствѣ непосредственной группировки окружающей матеріи и слѣдовательно не требовалась даже минимальная затрата энергіи для поддержанія жизни, и другимъ, когда возможно стало лишь поддержаніе жизни и слѣдовательно нужна была уже нѣкоторая затрата энергіи для проявленія процессовъ жизни.

Разберемся въ принципиальной разницѣ между этими двумя періодами и попробуемъ затѣмъ выяснитъ себѣ въ какомъ видѣ существованіе послѣдовательнаго измѣненія физико-химическихъ условій состоянія матеріи и вызваннаго имъ послѣдовательнаго увеличенія размѣра работы, требующейся для поддержанія жизни, должны были отразиться на организмахъ и затѣмъ уже поищемъ не осталось ли слѣдовъ этого процесса въ палеонтологическихъ данныхъ.

Основной точкой зрѣнія, которой мы должны руководиться при сравненіи другъ съ другомъ какихъ-либо періодовъ, отличающихся другъ отъ друга размѣрами работы, требующейся для проявленія процессовъ жизни, является положеніе о томъ, что количество эквивалентныхъ организмовъ, которое можетъ населять единицу площади въ каждомъ изъ этихъ періодовъ, обратно пропорціонально к количеству работы, требующейся для проявленія въ каждомъ изъ нихъ процессовъ жизни.

Прилагая эту точку зрѣнія къ сравненію другъ съ другомъ періодовъ возможности непосредственнаго образованія жизни и періодовъ, когда возможно стало лишь поддержаніе послѣдней въ силу преимущественно передающейся внутренней энергіи организмовъ, мы можемъ сказать, что въ первомъ періодѣ возможно было неограниченное населеніе данной единицы площади, такъ какъ размѣръ работы для поддержанія жизни при возможности непосредственнаго образованія послѣдней стоялъ на минимумѣ, во второмъ же этому послѣднему были поставлены опредѣленныя границы.

Разница между этими двумя періодами, выдѣляемыми біологами лежитъ, въ появленіи ограниченія населяемости единицы площади въ силу необходимости производства извѣстной работы для поддержанія жизни и вытекающемъ отсюда территоріальномъ ограниченіи точекъ приложенія послѣдней. Переходъ отъ перваго періода ко второму выразится намъ поэтому въ видѣ приближенія въ первомъ къ 0 размѣра работы и приближенія къ безконечности, иначе говоря къ неограниченности отъ остальной матеріи, количества организованной матеріи, могущей населять данную единицу площади, и въ видѣ приближенія во второмъ къ безконечности размѣра работы и къ нулю количества организмовъ, населяющихъ единицу площади. Въ теченіе второго періода произойдетъ, соотвѣтственно съ увеличеніемъ до максимума размѣра работы при процессахъ жизнедѣятельности, сокращеніе до минимума количества организмовъ, населяющихъ

данную единицу площади. Это отношеніе мы можемъ выразить въ слѣдующей формулѣ:

размѣръ работы	количество организмовъ
на единицѣ площади	
минимумъ	максимумъ
максимумъ	минимумъ

Для нашихъ цѣлей эта принципиальная разница между двумя указанными періодами имѣетъ то значеніе, что она позволяетъ намъ признать, что, во-первыхъ, по мѣрѣ приближенія къ первымъ періодамъ появленія организованной матеріи острота отбора, какъ слѣдствія перенаселяемости единицы площади, прогрессивно падаетъ и приближается къ 0 въ періоды появленія жизни на поверхности земли, и во-вторыхъ, такъ какъ вмѣстѣ съ уменьшеніемъ количества работы, требующагося для поддержанія жизни, уменьшаются и коэффициенты дѣятельности организмовъ, т.-е. сокращается количество пластическихъ признаковъ послѣднихъ, то по мѣрѣ приближенія размѣра работы къ нулю приближается къ послѣднему и степень проявленія организмомъ приспособленія къ какой-либо дѣятельности, т.-е. будутъ отсутствовать у него всѣ внѣшніе морфологическіе признаки, позволяющіе намъ различать организмы другъ отъ друга. Организмы въ первомъ періодѣ должны были быть поэтому аморфными, различаясь другъ отъ друга лишь своимъ внутреннимъ физико-химическимъ строеніемъ, обеспечивающимъ различную энергію ихъ жизнѣдѣятельности. Эту аморфность, обуславливающую внѣшнее сходство организмовъ, мы вмѣстѣ съ тѣмъ не имѣемъ права принять въ качествѣ положительнаго указанія на тождество всѣхъ организмовъ въ періодъ новообразования и должны выразить ее не въ формѣ положительнаго указанія на существованіе сходства пластическихъ признаковъ организмовъ, какъ выраженія ихъ внутренняго тождества, а въ формѣ указанія на отсутствіе въ данный моментъ различія пластическихъ признаковъ, вслѣдствіе непроявленія послѣднихъ. Опираясь на это тождество, какъ на фактъ положительной цѣнности въ пользу единства генезиса организмовъ, мы не имѣемъ права.

Стоя на той же почвѣ логическаго разсужденія, мы должны признать, что если прогрессивное увеличеніе работы, требующейся для поддержанія жизни, распространялось не только на промежутокъ времени между двумя крайними періодами, разсмотрѣнными нами

выше, но и на отдѣльныхъ фазы всего процесса, то въ послѣднемъ должно было происходить прогрессивное нарастаніе количества пластическихъ признаковъ организмовъ, какъ выраженіе увеличенія въ связи съ нарастаніемъ размѣра работы коэффициента ихъ дѣятельности. Этотъ послѣдній долженъ былъ въ теченіе этого періода постепенно возрастать и достигнуть наконецъ максимума, соответствующаго размѣрамъ энергіи жизнедѣятельности даннаго организма. Съ этого послѣдняго момента дальнѣйшее увеличеніе размѣра работы можетъ привести уже данный организмъ лишь къ вымиранію, ограничивая сферу проявленія его жизнедѣятельности лишь областями съ исключительной благопріятностью для него окружающихъ условій, допускающихъ его конкуренцію съ другими болѣе богатыми энергіей организмами.

Поясню примѣромъ вышесказанное. Положимъ, у насъ имѣется организмъ А. Въ періодъ своего выдѣленія изъ неорганизованной матеріи мы его встрѣчаемъ ввидѣ нѣкотораго физико-химическаго цикла силъ, обладающаго потенціей проявленія нѣкоторой энергіи а. Эта потенція проявленія энергіи а и является единственнымъ признакомъ различія организма А въ этотъ періодъ, такъ какъ при отсутствіи затраты энергіи на поддержаніе жизни коэффициентъ дѣятельности этого организма, а слѣдовательно и его пластическіе признаки, доступные нашему наблюденію, приближаются къ 0. Въ послѣдующихъ періодахъ мы уже встрѣчаемъ этотъ организмъ въ условіяхъ, требующихъ затраты извѣстной энергіи отъ него для поддержанія его жизни. Поэтому мы встрѣтимъ параллельно съ увеличеніемъ работы организма А увеличеніе его коэффициента дѣятельности, т.-е. увеличеніе количества пластическихъ признаковъ, доступныхъ нашему наблюденію. Наконецъ при максимальномъ напряженіи энергіи организма А въ борьбѣ съ окружающей средой коэффициентъ его дѣятельности достигнетъ максимума и за нимъ уже послѣдующее увеличеніе этого напряженія вызоветъ не увеличеніе коэффициента дѣятельности, т.-е. не образованіе новыхъ пластическихъ признаковъ, а вымираніе организма А.

Если теперь сравниваемые организмы обладаютъ равной энергіей, то совершенно очевидно, что фазы ихъ исторіи совпадутъ и періоды дифференцировки пластическихъ признаковъ, а равно и вымиранія проявятся одновременно. Если же нѣтъ, то мы встрѣтимъ въ этомъ отношеніи отсутствіе согласованія между различными

организмами и въ исторіи земли встрѣтятся послѣдовательныя смѣны однихъ организмовъ другими. Какое значеніе имѣютъ оба эти случая для поли- и монофилитической точки зрѣнія, я сейчасъ не стану распространяться и остановлюсь на этомъ вопросѣ въ заключительной главѣ.

Изъ вышесказаннаго слѣдуетъ, что если мы хотимъ искать въ исторіи земли доказательства существованія прогрессивнаго увеличенія напряженія работы, требующейся для проявленія жизнѣдѣтельности, то помимо формулы Гарвея, имѣющей значеніе лишь исходной логической посылки, мы должны найти періодичность въ развитіи организмовъ на землѣ. Періодичность эта должна выразиться ввидѣ существованія періодовъ выдѣленія коэффиціентовъ дѣятельности организмами, періодовъ максимума послѣднихъ и наконецъ періодовъ вымиранія. Если бы всѣ организмы обладали равной энергіей и слѣдовательно относились бы одинаково къ окружающимъ условіямъ, то эта періодичность выразилась бы въ общемъ періодѣ всего организованнаго міра. Въ противномъ случаѣ въ связи съ разницей въ размѣрахъ энергіи у различныхъ организмовъ мы встрѣтимся съ чередованіемъ отдѣльныхъ періодовъ и намъ удастся выдѣлить въ исторіи земли нѣсколько подобныхъ періодовъ, распространяющихся на болѣе или менѣе обширныя группы животныхъ.

Наиболѣе наглядную картину періодичности даетъ намъ исторія развитія группы млекопитающихъ. Относительно этой группы у насъ имѣются довольно скудныя свѣдѣнія объ ея представителяхъ въ юрскомъ и мѣловомъ періодѣ, особенно въ послѣднемъ. Найденные остатки, преимущественно нижнія челюсти, указываютъ на существованіе въ эти періоды лишь весьма мало специализированныхъ мелкихъ млекопитающихъ съ очень ограниченнымъ количествомъ пластическихъ признаковъ, не позволяющимъ болѣе точно связать эти формы съ высшими группами млекопитающихъ. Интересно отмѣтить, что въ общемъ остатки, найденные въ мѣловой системѣ, болѣе примитивны, нежели найденные въ юрской. Этотъ періодъ неопредѣленнаго существованія группы млекопитающихъ замѣняется съ начала третичной системы рѣзкимъ процессомъ чрезвычайно быстро увеличенія количества признаковъ у млекопитающихъ, вслѣдствіе чего эта группа быстро распадается на рядъ отчетливыхъ, постепенно дробящихся систематическихъ единицъ. Большое количество пластическихъ признаковъ позволяетъ отмѣтить

большее количество различных комбинацій и первичную инсективно-образную комбинацію млекопитающихъ, выражающую ихъ обобщенную характеристику, замѣняютъ болѣе точныя и подробныя частныя характеристики отдѣльныхъ отрядовъ.

Увеличеніе коэффиціента дѣятельности идетъ при этомъ весьма быстро и уже къ серединѣ третичной эры, т.-е. на уровняхъ верхняго олигоцена и нижняго міоцена мы встрѣчаемъ типичныхъ представителей всѣхъ отрядовъ млекопитающихъ. Къ этому моменту всѣ отряды уже выдѣлились и въ дальнѣйшей исторіи мы наблюдаемъ уже лишь ихъ дробленіе на подчиненныя систематическія единицы, какъ результатъ нарастанія коэффиціента дѣятельности, сопровождающееся вымираніемъ нѣкоторыхъ отрядовъ.

Процессъ образованія отдѣльныхъ группъ млекопитающихъ протекаетъ настолько быстро и главное настолько равномерно на всѣхъ континентахъ, что одинъ изъ выдающихся знатоковъ палеонтологіи Smith Woodward восклицаетъ въ своемъ знаменитомъ руководствѣ по палеонтологіи позвоночныхъ, что: «the Mammalia suddenly appear as the dominant type on all the continents» (стр. 419 Vertebrate Paleontology). Періодъ интенсивнаго увеличенія коэффиціента дѣятельности захватываетъ у млекопитающихъ въ общемъ третичную эру и уже къ концу ея этотъ классъ достигаетъ максимума напряженія своей энергіи. Это прежде всего сказывается на полномъ прекращеніи выдѣленія какихъ либо новыхъ крупныхъ подраздѣленій и, во-вторыхъ, на начинающемся съ конца третичной эры замѣтномъ вымираніи класса. Съ міоцена вымираютъ цѣлыя отряды. Такъ исчезаютъ Creodontia, Condylarthra, Ancylopoda, Amblypoda, Typotheria, Toxodontia, Litopterna, Tillodontia, Pachylemuria, изъ Ungulata исчезаютъ кромѣ того группы, имѣющія цѣнность подотрядовъ или семействъ, такъ изъ Perissodactyla Lophiodontidae, Tithanotheridae, изъ Artiodactyla Bunolophodontia, точно также изъ Carnivora семейство Nimravidae. Во всѣхъ этихъ случаяхъ вымираніе группъ не стояло въ связи съ замѣщеніемъ низкоорганизованныхъ основныхъ формъ новыми болѣе высокоорганизованными боковыми вѣтвями такъ какъ замѣстители и замѣщаемые прекрасно жили

1) Въ этотъ періодъ, говоритъ другой крупный изслѣдователь млекопитающихъ Osborn: „each isolated region, if large and sufficiently varied in its topography, soil, climate, and vegetation, will give rise to a diversified mammalian fauna“.

вмѣстѣ бокъ-о-бокъ въ теченіе длительного періода, а явилось простымъ вымираніемъ болѣе слабыхъ параллельныхъ прутьевъ пучка.

Въ результатѣ вслѣдствіе прекращенія выдѣленія новыхъ крупныхъ систематическихъ единицъ общее число отрядовъ, подотрядовъ и семействъ съ міоцена начинаетъ замѣтно сокращаться.

Весьма поучительна та картина, которую можно отмѣтить при этомъ процессѣ. Въ періодъ вымиранія млекопитающихъ, т.-е. въ періодъ конца третичной и въ теченіе всей четверичной эры перемѣна климатическихъ условій или просто общихъ орографическихъ условій, какъ смѣна, на примѣръ, степи лѣсомъ, приводитъ не къ преобразованію пластическихъ признаковъ млекопитающихъ, населяющихъ данную область соотвѣтственно съ новыми измѣненными условіями, а лишь къ вымиранію этихъ формъ. Очень поучительно въ этомъ отношеніи вымираніе тропическихъ формъ въ Европѣ подъ вліяніемъ охлажденія климата. Мы здѣсь наблюдаемъ послѣдовательный процессъ отступленія млекопитающихъ на югъ. и ихъ вымираніе въ ранѣе населенныхъ ими участкахъ. Стоитъ вспомнить въ этомъ отношеніи такіе факты, какъ отступленіе въ тропики приматовъ, крупныхъ хищныхъ, копытныхъ (*Proboscidea*, *Hippopotamidae*, *Primatea*). Перемѣна условій если и приводитъ здѣсь иногда, какъ напр., *Elephas primigenius*, *Rhinoceros Merckii*, *tychorhinus*, къ частичному образованію нѣкоторыхъ новыхъ признаковъ, связанныхъ съ перемѣной условій проявленія данной работы, то вмѣстѣ съ тѣмъ въ концѣ концовъ дѣло заканчивается все-таки полнымъ уничтоженіемъ этихъ группъ. Не менѣе интересную картину мы имѣемъ по отношенію къ степнымъ животнымъ, стоитъ напомнить въ этомъ отношеніи вымираніе сайги вслѣдъ за постепеннымъ отступленіемъ степей. Новая мѣрка отбора, предложенная измѣнившимися условіями, во всѣхъ этихъ случаяхъ приводитъ къ одному и тому же результату, отступленію и вымиранію млекопитающихъ неспособныхъ уже измѣнять въ существенныхъ частяхъ свои пластическіе признаки. Мы въ правѣ сказать, что органическое начало млекопитающихъ утрачиваетъ въ этотъ періодъ потенцію образованія новыхъ пластическихъ признаковъ при приспособленіи позднѣйшихъ млекопитающихъ къ какимъ либо новымъ условіямъ существованія. Достигая разновременно въ теченіе третичной и четверичной эры своего максимума напряженія органическое начало различныхъ млекопитающихъ создаетъ постепенно максимумъ пластическихъ при-

знаковъ въ теченіе послѣднихъ и въ дальнѣйшемъ, вслѣдствіе этого оказывается неспособнымъ реагировать на послѣдующія измѣненія окружающихъ условій, такъ какъ запасъ ихъ энергіи оказывается уже исчерпаннымъ.

Интересно отмѣтить здѣсь, что значительное видообразование млекопитающихъ въ началѣ третичной эры совпадаетъ какъ разъ съ перемѣнами въ общихъ условіяхъ поверхности земной коры, насколько это можно заключить изъ того обстоятельства, что пласты третичной эры опираются въ большинствѣ случаевъ на морскія отложенія мѣлового періода. Здѣсь во всякомъ случаѣ произошла значительная перемѣна въ распространеніи суши и моря, вызвавшая неизбежно значительныя переселенія наземной фауны. Весьма интересно отмѣтить поэтому, что въ началѣ третичной эры, т.-е. тогда, когда млекопитающія лишь подходили къ максимуму напряженія своей внутренней энергіи, это переселеніе приводитъ къ энергичному видообразованію, т.-е. къ явленію прямо противоположному тому, которое мы наблюдаемъ въ концѣ третичной и въ теченіе четверичной эры, гдѣ то же явленіе приводитъ къ явленію вымиранія. вмѣстѣ съ тѣмъ тѣ же перемѣненія поверхности суши и моря, которыя дали млекопитающимъ толчокъ къ энергичному видообразованію, убили въ свою очередь высшихъ рептилій. Интереснымъ является также сопоставить это явленіе съ тѣмъ обстоятельствомъ, что явленія значительныхъ перемѣненій на поверхности земли, существовавшія неоднократно, не отражались въ сторону видообразованія на млекопитающихъ въ предыдущія эры, и если вслѣдъ за значительными перемѣнами на поверхности земли мы встрѣчаемъ всегда энергичное видообразованіе какой либо наземной группы позвоночныхъ— Amphibia, различныхъ отрядовъ (подклассовъ) Reptilia, то вмѣстѣ съ тѣмъ млекопитающія всегда стоятъ въ сторонѣ отъ этого процесса и мы встрѣчаемъ соответственное вліяніе на нихъ измѣненныхъ физико-географическихъ дѣйствій лишь въ началѣ третичной эры, т.-е. тогда, когда эта группа подходила къ максимуму своего внутреннего напряженія, насколько намъ позволяетъ объ этомъ судить наступающее вскорѣ послѣ того начало ихъ вымиранія. Такое же соответствіе мы наблюдаемъ и въ другихъ группахъ животныхъ. Это обстоятельство становится намъ понятнымъ, если мы вспомнимъ теоретически выведенное выше заключеніе, что при достиженіи организмомъ максимума напряженія свей внутренней энергіи его коэф-

ѳиціентъ дѣятельности долженъ достигнуть наибольшаго размѣра, т.-е. выразиться въ наибольшемъ количествѣ пластическихъ признаковъ. Переменная среды, въ которой производится работа, должна привести въ этотъ періодъ къ созданію максимальнаго количества спеціальныхъ особенностей, т.-е. выразиться въ нашихъ глазахъ въ энергичномъ видообразованіи. Въ предшествующія эры, когда коэф-ѳиціентъ дѣятельности оставался сравнительно незначительнымъ, качественныя измѣненія окружающихъ условій могли вызвать только нѣкоторыя общія измѣненія въ особенностяхъ организаціи животныхъ, имѣющія лишь значеніе измѣненія общаго характера ихъ внѣшняго вида.

Совершенно тождественныя явленія мы встрѣчаемъ въ другой крупной наземной группѣ позвоночныхъ—рептилій. Здѣсь мы тоже присутствуемъ при періодахъ энергичнаго видообразованія, захватывающихъ у однихъ группъ пермскую, у другихъ триасъ или юрскую. Благодаря несравненно большимъ размѣрамъ класса и, главное, несравненно меньшему единству послѣдняго, мы можемъ здѣсь замѣтить какъ бы нѣсколько независимыхъ періодовъ, захватывающихъ различныя группы. Хорошо выражена эта періодичность у *Anomodontia*, *Sauro-* и *Ichtiopterygia*, *Rynchocephalia* и *Dinosauria*. Здѣсь какъ и у млекопитающихъ мы встрѣчаемъ періоды видообразованія, смѣняющіеся періодами максимума и затѣмъ вымиранія, какъ и у млекопитающихъ послѣднему предшествуетъ періодъ максимальнаго расцвѣта спеціализаціи и вымираютъ всегда именно типы, стоящіе на высшей ступени совершенства, переживаемые современными имъ болѣе примитивными и гораздо менѣе сильно спеціализированными формами, т.-е. такими, энергія которыхъ въ силу высказанныхъ выше соображеній направлена меньше. Весьма интересно замѣтить, что спеціализація рептилій или правильнѣе сумма ихъ пластическихъ признаковъ не направлена въ сторону ихъ замѣстителей—млекопитающихъ, а выражаетъ у высшихъ представителей лишь чрезвычайно высокую спеціализацію пластическихъ признаковъ чисто рептильнаго характера. Встрѣчая подобное существо, мы не сомнѣваемся, что имѣемъ дѣло съ представителемъ рептилій, вслѣдствіе общей высоты основнаго характера этихъ приспособленій, хотя въ своихъ частностяхъ эти признаки подчасъ копируютъ до подробности приспособленія къ тѣмъ же условіямъ млекопитающихъ и, только переходя къ нисшимъ обобщеннымъ формамъ, каковы, на примѣръ,

нисшія Anomodontia, мы можем находить корни послѣдующей высшей группы, хотя бы даже представители этой послѣдней оказались современниками первыхъ. Всѣ же послѣдующія болѣе высокоорганизованныя формы окажутся всегда расположенными въ какихъ либо боковыхъ параллельныхъ вѣтвяхъ, не подготовляя тѣмъ самымъ появленія болѣе совершенной группы, замѣщающей данную формы.

Интересно замѣтить, что переходъ между Anomodontia и млекопитающими, который строитъ Braun, проходитъ опять таки между самыми элементарными формами, т.-е. и въ данномъ случаѣ мы имѣемъ не конкретный прямой палеонтологическій рядъ, а развитие изъ общаго недифференцированнаго начала двухъ параллельныхъ группъ млекопитающихъ и Anomodontia. Специализація признаковъ въ этихъ группахъ шла параллельнымъ путемъ и остановилась въ различныхъ случаяхъ на различныхъ размѣрахъ коэффиціентовъ дѣятельности, т.-е. на разномъ количествѣ пластическихъ признаковъ, что и выразило разницу энергіи этихъ организмовъ.

Сходство въ данномъ случаѣ иногда настолько велико въ параллельныхъ вѣтвяхъ, что нѣкоторые палеонтологи, какъ напр., Steinmann высказываются даже за возможность опереться на это сходство въ качествѣ руководящаго основанія при филогенетическихъ построеніяхъ. До нѣкоторой степени эта мысль, достигающая у Steinmann'a парадоксальныхъ размѣровъ, выражена и у Jaeskel'a въ его построеніяхъ относительно значенія стегоцефаловъ. Я не стану останавливаться на критикѣ правильности подобной точки зрѣнія, тѣмъ болѣе, что, какъ это видно изъ вышесказаннаго, сходство встрѣчающееся въ этихъ случаяхъ гораздо правильнѣе объяснить проявленіемъ здѣсь млекопитающими и рептиліями одинаковаго количества работы, требующейся для поддержанія жизни въ аналогичныхъ условіяхъ. Ниже, въ слѣдующей части настоящей главы, мнѣ придется еще вернуться къ этому вопросу и сейчасъ я долѣе не буду на немъ останавливаться.

Кромѣ рептилій подобную же періодичность мы можемъ указать и въ другихъ классахъ позвоночныхъ, какъ напримѣръ у амфибій, именно Stegocephala, отчасти у водныхъ позвоночныхъ, напримѣръ, Ostracodermi, Ganoidea, Teleostei. У этихъ послѣднихъ явленіе періодичности выражено впрочемъ менѣе рѣзко вслѣдствіе условій водной жизни, хотя и здѣсь мы встрѣчаемъ въ общихъ чертахъ ту же

основную картину. Объясняется это по всей вѣроятности меньшей силой проявленія явленій качественныхъ измѣненій окружающихъ условій въ водной средѣ.

Вышесказанное мы можемъ дополнить еще аналогичными примѣрами изъ типа безпозвоночныхъ, какъ, на примѣръ, исторіей Ammonoidea, Nautiloidea, Echinodermata, Trilobites и т. д. Въ этихъ случаяхъ мы встрѣчаемъ опять таки ту же смѣну періодовъ увеличенія количества пластическихъ признаковъ до максимума послѣднихъ и слѣдующаго за нимъ вымиранія. Интересно, что у всѣхъ аммонитовъ и наутилидъ повторяются параллельно одни и тѣ же пластическіе признаки, какъ, на примѣръ, при вымираніи отдѣльныхъ вѣтвей, постепенное развертываніе раковины.

Итакъ мы видимъ, что дѣйствительно встрѣчаемъ въ палеонтологіи тѣ данныя, которыя мы должны ожидать встрѣтить на основаніи нашей послылки. Періодичность выражена въ исторіи животныхъ весьма опредѣленно и строго согласованно съ тѣми положеніями, которыя мы вывели въ началѣ настоящаго отдѣла. Противъ нашего тезиса можно возразить, что отдѣльные виды переживаютъ на много своихъ сородичей и сохраняются, и даже иногда какъ бы вторично расцвѣтаютъ, въ извѣстныхъ районахъ. Такъ какъ здѣсь мы сталкиваемся уже съ второй стороной вліянія окружающихъ условій, именно съ значеніемъ качества той среды, въ которой производится данная работа, то я и остановлюсь на этомъ вопросѣ во второмъ отдѣлѣ настоящей главы при выясненіи процессовъ вымиранія. Укажу лишь здѣсь, что мы встрѣчаемся въ этихъ случаяхъ съ явленіемъ случайныхъ улучшеній условій жизни организма въ силу какихъ-либо исключительно благоприятныхъ мѣстныхъ явленій, устраняющихъ, напр., затрату энергіи на конкуренцію съ другими организмами.

Къ сказанному выше стоитъ прибавить еще одно весьма поучительное указаніе на правильность высказанной здѣсь мысли, именно на постепенное измѣненіе относительной величины организмовъ въ послѣдовательныя фазы указанныхъ выше періодовъ. Въ дѣйствительности мы всегда наблюдаемъ постепенное увеличеніе размѣровъ организмовъ по мѣрѣ ихъ приближенія къ фазѣ вымиранія. Млекопитающія, рептиліи, безпозвоночныя—всѣ появляются сперва ввидѣ соотвѣтственно малыхъ организмовъ и вымираютъ наоборотъ при максимальныхъ размѣрахъ, достигаемыхъ представи-

телями данной группой. Такъ какъ вмѣстѣ съ увеличеніемъ размѣра особи увеличивается размѣръ производимой ею работы, то мы вправѣ, мнѣ кажется, и въ данномъ явленіи видѣть подтвержденіе нашей точки зрѣнія, тѣмъ болѣе, что теоретически мы какъ разъ должны ожидать встрѣтить развитіе максимальной рабочей силы передъ вымираніемъ. То обстоятельство, что въ общемъ, какъ правило, вымираютъ всегда гигантскія особи группы, появленіе которыхъ является несомнѣннымъ спутникомъ вымиранія, какъ это указываетъ палеонтологія, даетъ намъ право признать существованіе прогрессивнаго нарастанія размѣра работы особи при проявленіи ею своей жизнедѣятельности въ теченіи историческаго развитія данной группы.

Изъ вышесказаннаго явствуетъ, что въ отношеніяхъ организмовъ къ первому условію вліянія окружающихъ условій, именно требованію затраты нѣкоторой суммы энергіи организмомъ для поддержанія ихъ жизни въ данный моментъ исторіи земли, можетъ, быть, и даже какъ это показываетъ палеонтологія, въ дѣйствительности существуетъ разница между различными организмами. На основаніи существованія періодической смѣны различныхъ группъ позвоночныхъ, объединенныхъ нѣкоторымъ общимъ количествомъ признаковъ, т.-е. коэффициентомъ дѣятельности и одновременности въ этихъ группахъ фазъ процесса увеличенія коэффициента ихъ дѣятельности, мы можемъ сказать, что энергія организмовъ не равна въ различныхъ группахъ и данная работа при проявленіяхъ жизнедѣятельности осуществляется различными организмами съ различнымъ напряженіемъ ихъ энергіи. Нѣкоторое требованіе работы для поддержанія жизни можетъ быть максимальнымъ для однихъ организмовъ и вызвать у нихъ проявленіе предѣльнаго коэффициента дѣятельности ввидѣ максимальнаго для данной группы количества пластическихъ признаковъ, для другихъ же организмовъ это же требованіе работы съ избыткомъ покроеется внутренней энергіей организма и какъ таковое вызоветъ лишь проявленіе относительнаго коэффициента дѣятельности ввидѣ пластическихъ признаковъ сравнительно общаго характера съ мало дифференцированными деталями. Въ этомъ видѣ эти организмы представляются намъ ввидѣ обобщенныхъ прототиповъ современной ихъ фауны и ввидѣ «Uhrform» по отношенію къ представителямъ аналогичной группы, находящейся уже въ періодъ максимальнаго напряженія своей внутренней энергіи и создавшей въ силу этого наибольшее разнообразіе и совершенство пластическихъ признаковъ, наблюдаемое въ данный моментъ.

По отношенію къ отбору, какъ фактору, опредѣляющему постоянство пропорціональнаго соотношенія различныхъ организмовъ, это неравенство выразится въ томъ, что на данной единицѣ площади количество населяющихъ эту площадь особей даннаго вида будетъ пропорціонально той внутренней энергіи, которою этотъ видъ обладаетъ для поддержанія своей жизни. Эта формула даетъ намъ объясненіе того высоко замѣчательнаго явленія, указаннаго уже Дарвиномъ, что въ каждомъ данномъ районѣ внѣ какихъ либо случайныхъ причинъ сохраняется строго опредѣленное пропорціональное соотношеніе организмовъ. Примѣръ, указываемый въ этомъ отношеніи Дарвиномъ, въ лицѣ полного возстановленія пропорціональнаго соотношенія формъ тропическаго лѣса при его вырастаніи послѣ полной вырубki весьма интересенъ въ этомъ отношеніи, такъ какъ указываетъ намъ, что въ данныхъ условіяхъ, несмотря на временное нарушеніе качественной мѣрки отбора, возстановливается основная законная схема соотношенія организмовъ.

Подводя итоги вышесказанному, мы имѣемъ право сказать, во-первыхъ, что въ теченіи исторіи живогнаго міра игралъ роль процессъ повышенія размѣра работы необходимой для поддержанія жизни. Этотъ процессъ обусловилъ прогрессивное нарастаніе коэффиціента дѣятельности организмовъ, т.-е. увеличеніе количества пластическихъ признаковъ организмовъ. Увеличеніе напряженія работы организмовъ вызвало какъ свое слѣдствіе увеличеніе точности согласованія ихъ признаковъ съ окружающей средой, т.-е. появленіе многочисленныхъ специальныхъ признаковъ. Во-вторыхъ, мы можемъ сказать, что организмы обладаютъ разной внутренней энергіей. Это обстоятельство обусловило существованіе многочисленныхъ параллельныхъ линій развитія, давшихъ начало какъ бы ряду предварительныхъ опытовъ образованія какихъ-либо органовъ въ видѣ развитія многочисленныхъ аналогичныхъ аппаратовъ на различныхъ геологическихъ эрахъ. Подобное явленіе мы имѣемъ въ пермской и триасѣ въ лицѣ Theriodontia, преформирующихъ типъ млекопитающихъ, отличающагося вмѣстѣ съ тѣмъ весьма рѣзко отъ послѣднихъ меньшимъ коэффиціентомъ дѣятельности, т.-е. меньшимъ количествомъ признаковъ въ каждомъ органѣ (обобщенностью). Подобное явленіе мы видимъ у высшихъ динозавровъ, гдѣ уже выступаетъ нѣкоторая большая сумма коэффиціента

дѣтельности (юра—мѣль), вслѣдствіе чего и общій характеръ органовъ иногда достигаетъ тутъ поразительнаго приближенія къ млекопитающимъ или птицамъ, отличаясь отъ послѣднихъ всегда меньшимъ количествомъ пластическихъ признаковъ въ органахъ.

Увеличеніе количества пластическихъ признаковъ является весьма нагляднымъ процессомъ и мы можемъ его иллюстрировать особенно наглядно на скелетѣ. Сравнимъ, напримѣръ, въ этомъ отношеніи рядъ скелетовъ, начиная отъ хрящевого до высокодифференцированнаго костнаго скелета млекопитающаго. Мы увидимъ здѣсь, какъ на мѣсто простыхъ топографическихъ указаній частей скелета у селяхій появится у изслѣдователя необходимость ссылокъ сперва на безформенныя, но уже отчасти индивидуальныя топографическія точки въ лицѣ окостенѣній костистой рыбы. Эти окостенѣнія, сохраняя у амфибій почти исключительно топографическое значеніе, у рептилій начинаютъ приобрѣтать новую характеристику въ лицѣ тѣхъ признаковъ, которые характеризуютъ форму отдѣльныхъ окостенѣній; что выдвигаетъ постепенно на сцену индивидуальности (признаки) ниспаго порядка въ лицѣ отдѣловъ этихъ окостенѣній, подвергающихся самостоятельной оцѣнкѣ. Эти признаки достигнуть наконецъ своего максимума у млекопитающихъ, гдѣ выступаютъ на сцену ввидѣ необходимости описанія мельчайшихъ частицъ окостенѣнія. Неопредѣленность формы послѣднихъ и роль ихъ въ качествѣ грубыхъ архитектурныхъ балокъ замѣнятся здѣсь значеніемъ каждаго отдѣльнаго участка, строго согласованнаго съ опредѣленной дѣятельностію. Количество признаковъ въ скелетѣ доходитъ здѣсь до максимума и выражаетъ чрезвычайно высокій уровень и крайнюю разносторонность спеціализаціи каждаго отдѣльнаго органа скелета. Это количество признаковъ, какъ мы видимъ изъ предыдущаго, зависитъ отъ соотношенія энергіи организма съ необходимостью произвести извѣстный размѣръ работы въ данныхъ условіяхъ окружающей среды при проявленіи своей жизнедѣтельности и достигаетъ своего максимума въ періодъ, предшествующій вымиранію данной группы. Только въ этотъ послѣдній мы встрѣчаемъ организмъ какъ бы во взросломъ состояніи и можемъ пользоваться его пластическими признаками для построенія точной систематики. Въ предшествующіе періоды мы имѣемъ лишь формы, не выразившія еще всего своего коэффиціента дѣтельности. Отсутствіе пластическихъ признаковъ можетъ легко ввести насъ здѣсь въ обманъ и вызвать

объединеніе въ общія систематическія единицы разнородныхъ организмовъ. Одну изъ подобныхъ ошибокъ и указываетъ въ настоящее время Іеккель по отношенію къ стегоцефаламъ.

Такимъ образомъ, какъ мы видѣли выше, въ исторіи земли существуетъ процессъ увеличенія размѣровъ работы организмовъ при ихъ жизнѣтельности. Это увеличеніе работы отражается на организмахъ увеличеніемъ ихъ коэффициента дѣятельности, т.-е. увеличеніемъ количества пластическихъ признаковъ, доступныхъ нашему наблюденію. При сравнительно-морфологическихъ изслѣдованіяхъ это измѣненіе количества признаковъ мы принимаемъ за одно изъ главныхъ указаній при изученіи филогеніи какихъ либо крупныхъ систематическихъ единиц—классовъ, типовъ. Понятіе «примитивности» выражаетъ здѣсь почти безъ исключенія представленіе объ относительно маломъ количествѣ признаковъ, понятіе о «высотѣ организаціи», наоборотъ, о большомъ. Это согласованіе нашихъ представленій о совершенствованіи становится совершенно понятнымъ если мы вспомнимъ, что при увеличеніи количества признаковъ увеличится и гармонія между аппаратами организмовъ и окружающей средой. Если мы представили себѣ послѣднюю ввидѣ полога шара и организмъ ввидѣ многоугольника, вложеннаго въ него, то мы увидимъ, что послѣдній будетъ приближаться къ первому по мѣрѣ увеличенія числа своихъ плоскостей. Чѣмъ больше будетъ угловъ и слѣдовательно точекъ соприкосновенія съ шаромъ у многогранника, тѣмъ больше будетъ гармонія между его поверхностью и поверхностью шара. Точно также, чѣмъ больше будетъ пластическихъ признаковъ у организма, тѣмъ больше будетъ его гармонія съ окружающей средой, тѣмъ совершеннѣе будетъ въ нашихъ глазахъ организмъ. Всѣмъ многогранника мы можемъ здѣсь всегда сопоставить съ пластическими признаками. Поэтому количественное измѣненіе признаковъ, когда намъ его удастся установить, и является въ нашихъ глазахъ обычнымъ указаніемъ на направление филогеніи. Какъ мы видимъ выше, этотъ выводъ справедливъ лишь для конкретныхъ измѣненій количества признаковъ во времени и совершенно непрѣмнимъ при сопоставленіи одновременно живущихъ организмовъ.

2. Окружающія условія, какъ качественно различная среда, въ которой осуществляется работа организмовъ.

Если размѣръ работы, требующійся въ данныхъ условіяхъ для поддержанія организмомъ своей жизни, обуславливаетъ количествен-

ное измѣненіе его коэффиціента дѣятельности, то качественная разница среды, въ которой производится эта работа, вызываетъ качественную разницу послѣднихъ. Если въ данныхъ условіяхъ количество работы *a* обусловливаетъ проявленіе данными организмами коэффиціента дѣятельности *A*, то этотъ коэффиціентъ выразится у нихъ въ разныхъ качественныхъ условіяхъ среды ввидѣ равныхъ количественно, но разныхъ качественно коэффиціентовъ дѣятельности или, иначе говоря, морфологическихъ признаковъ. Опираясь на количественное равенство коэффиціентовъ дѣятельности, мы можемъ распредѣлить организмы въ вертикальномъ направленіи (концентрической рядъ понижающихся систематическихъ единицъ), опираясь на качественные различія, мы проведемъ раздѣленія въ горизонтальномъ (равноцѣпныя единицы въ предѣлахъ одного круга болѣе крупной систематической единицы). Въ большинствѣ случаевъ эти же качественными различіями мы воспользуемся и для построения сравнительно-анатомическимъ методомъ «филогеній» въ предѣлахъ однородныхъ мелкихъ систематическихъ единицъ одновременно живущихъ организмовъ. Конечно на практикѣ, спѣшу оговориться, оба эти критерія обыкновенно сливаются другъ съ другомъ и раздѣленіе опирается на нихъ обоихъ. При сравненіи крупныхъ систематическихъ единицъ преобладаетъ обычно критерій количественный и въ этихъ случаяхъ филогенетическое сближеніе одновременно живущихъ формъ оказывается невозможнымъ и практически неосуществимымъ, напримѣръ, сближеніе *Vertebrata* и *Invertebrata*, при выдѣленіи же мелкихъ, наоборотъ, качественный, и филогенія здѣсь выражаютъ въ этомъ случаѣ лишь переходъ въ качественныхъ условіяхъ среды. Равно высокоорганизованныя формы мы различаемъ на основаніи качественныхъ различій, такъ какъ понятіе объ равной высотѣ организаціи и выражаетъ въ нашихъ глазахъ равенство въ количественныхъ размѣрахъ коэффиціента дѣятельности. Формы же, стояція на разныхъ ступеняхъ, дѣлятся въ нашихъ глазахъ преимущественно на основаніи количественной разницы въ ихъ коэффиціентахъ, обусловливающей наши представленія о сравнительной высотѣ ихъ организаціи и лишь отчасти на основаніи качественныхъ различій.

Вліяніе среды въ качествѣ фактора, вызывающаго качественную разницу въ строеніи органовъ, и принимается исключительно во вниманіе современными морфологами-эволюціонистами. Процессъ эво-

люціи протекаетъ въ ихъ глазахъ въ равныхъ и постоянныхъ условіяхъ количества работы, нужной для поддержанія жизни и въ разныхъ условіяхъ качества производимой работы. Эта разница качества окружающей среды и обуславливаетъ исключительно разницу признаковъ организмовъ, являясь, по мнѣнію ламаркистовъ, непосредственно формирующимъ началомъ, по мнѣнію же дарвинистовъ, мѣркой отбора признаковъ. Такъ какъ первая сторона вліянія окружающей среды обычно откидывается совершенно, то понятно, что всѣ организмы въ глазахъ изслѣдователей находятся въ равной мѣрѣ подъ вліяніемъ этой второй стороны окружающихъ условій, подвергаясь въ одинаковой степени непрерывному качественному измѣненію своихъ признаковъ, приближающему ихъ къ идеальному согласованію послѣднихъ съ условіями жизни.

Разсмотримъ теперь, такъ ли въ дѣйствительности обстоитъ дѣло и равное ли значеніе имѣетъ согласованіе пластическихъ признаковъ съ окружающей средой для всѣхъ организмовъ.

Допустимъ, у насъ имѣется организмъ съ энергіей жизнедѣятельности A . Въ періодъ своего образованія изъ окружающей матеріи, когда работа для поддержанія его жизнедѣятельности приближалась къ O , разница окружающей среды ввидѣ разницы тѣхъ условій, въ которыхъ приходится организму проявлять свою жизнедѣятельность, не имѣетъ значенія для проявленія послѣдней и вліяніе этой стороны окружающихъ условій приближается къ O . Тотъ минимумъ работы, который нужно совершить въ то время организму для поддержанія своей жизни, организмъ можетъ совершить одинаково въ любыхъ условіяхъ, такъ какъ когда размѣръ его коэффициента дѣятельности приближается къ O , то совершенно очевидно тоже будетъ отсутствовать и качественная дифференцировка этого послѣдняго.

Далѣе, когда этому организму для поддержанія жизни приходится уже совершать нѣкоторую работу, требующую затраты энергіи x , причѣмъ x меньше A , то соразмѣрно съ увеличеніемъ коэффициента его дѣятельности возрастетъ и значеніе качественной дифференцировки этого коэффициента. Производство извѣстной работы уже ставитъ организмъ въ неизбѣжность согласованія механизмовъ этой работы, т. е. пластическихъ признаковъ, съ особенностями этой работы, т. е. съ тѣми условіями, въ которыхъ организму приходится ее проявлять. Пока x еще малъ, значеніе подобнаго согласованія невелико и организмъ данный небольшой размѣръ работы можетъ

произвести, приравливаясь лишь къ нѣкоторымъ общимъ элементарнымъ требованіямъ окружающей среды, такъ какъ частныя особенности послѣдней являются пока еще для него несущественными. Окружающая среда является въ это время какъ бы недифференцированной по отношенію къ организму и параллельно съ малымъ размѣромъ коэффициента дѣтельности организма будетъ вліять на послѣдній въ качественномъ этношеніи ввидѣ общей массы съ мало дифференцированными частностями или можно сказать, пожалуй, съ малымъ коэффициентомъ вліянія. Поэтому признаки организма будутъ носить лишь обобщенный характеръ, не припоровленный къ отдѣльнымъ деталямъ окружающей среды, и малому коэффициенту дѣтельности будетъ соответствовать и малая качественная дифференцировка признаковъ. Чѣмъ больше будетъ становиться x и чѣмъ ближе онъ будетъ подходить къ A , тѣмъ больше будетъ коэффициентъ дѣтельности даннаго организма и тѣмъ больше будетъ становиться коэффициентъ вліянія окружающей среды на качественное преобразование его признаковъ. Окружающія условія будутъ распадаться на все большее и большее количество частныхъ комбинацій, отдѣльныя черты которыхъ будутъ имѣть преобладающее значеніе для организма, опредѣляя характерныя особенности его работы. При этомъ чѣмъ напряженнѣе будетъ совершаться работа поддержанія жизни, тѣмъ большее значеніе будетъ играть для организма согласованіе своихъ признаковъ съ окружающей средой, обуславливая большую плодотворность траты организмомъ своей энергіи. Въ силу постепенно обостряющагося въ это время отбора, при этомъ должны сохраняться признаки качественно наилучше согласованные съ характерными особенностями отдѣльныхъ частныхъ комбинацій окружающей среды и наравнѣ съ возрастаніемъ коэффициента дѣтельности будетъ происходить поэтому и качественное распаденіе на отдѣльныя комбинаціи признаковъ, согласованныя съ той средой, въ которой производится организмъ данный опредѣленный размѣръ работы. Чѣмъ меньше становится разница $A-x$, тѣмъ больше становится коэффициентъ дѣтельности организма, тѣмъ больше становится качественное вліяніе на него окружающей среды. Наконецъ послѣдній этапъ въ этомъ процессѣ тотъ, когда x достигнетъ или превзойдетъ A , т.-е. когда энергія организма уже явится недостаточной для поддержанія его жизни въ данныхъ условіяхъ: тогда прекратится и дальнѣйшее нарастаніе коэффициента дѣтель-

ности организма, а слѣдовательно прекратится и дальнѣйшее совершенствованіе его пластическихъ признаковъ. Съ этого момента мы встрѣтимъ уже вымираніе данной группы организмовъ, выражающееся въ постепенной концентраціи этихъ организмовъ въ районахъ, въ которыхъ сохранились въ силу какихъ-либо случайныхъ обстоятельствъ особенно благопріятныя условія для жизнедѣятельности организма, позволяющія ему долѣе противостоять вымиранію. Мы встрѣчаемъ здѣсь какъ бы картину сохраненія воды при высыханіи въ колдобинахъ. Въ этихъ колдобинахъ, оазисахъ съ благопріятной средой, сохраняются долѣе въ одномъ случаѣ вода, въ другомъ организмы, когда съ возвышенныхъ мѣстъ, участковъ менѣе благопріятныхъ для жизни, вода спадетъ или организмы должны будутъ исчезнуть. Точное согласованіе пластическихъ признаковъ съ окружающей средой является въ это время самымъ важнымъ противо-дѣйствіемъ вредному вліянію окружающихъ условій, такъ какъ это согласованіе, повышая плодотворность работы организма, какъ бы даетъ его основному запасу энергіи нѣкоторый дополнительный прибавокъ.

Какъ я уже указывалъ выше, сохраненіе отдѣльныхъ представителей вымирающей группы является до нѣкоторой степени противорѣчіемъ съ высказаннымъ выше возрѣніемъ относительно вымиранія организмовъ при достиженіи максимальнаго напряженія энергіи. Въ самомъ дѣлѣ здѣсь мы встрѣчаемъ сохраненіе организмовъ въ періоды, когда работа поддержанія жизни превышаетъ энергію даннаго организма. Но мнѣ кажется, что въ данномъ случаѣ мы встрѣчаемъ несравненно меньшее противорѣчіе съ нашей основной точкой зрѣнія, нежели съ существующими въ настоящее время возрѣніями. Въ самомъ дѣлѣ, въ настоящее время сохраненіе тѣхъ или иныхъ формъ примитивнаго характера, т.-е. пережившихъ свои группы, объясняется ихъ жизнью въ какихъ-либо особенно отграниченныхъ участкахъ, куда не могло проникать вліяніе основного хода отбора. Эти животныя сохранились по существующему въ настоящее время возрѣнію въ силу ихъ изоляціи на какомъ-либо ограниченномъ пространствѣ, гдѣ они подверглись совершенно особеннымъ условіямъ отбора. Въ этой мысли забывается одно весьма важное соображеніе. Основатели современной эволюціонной доктрины, Дарвинъ и Уоллесъ, указывали, что одна пара какихъ-либо животныхъ, размножающихся самымъ незначительнымъ образомъ,

перенаселить въ весьма короткій срокъ тотъ участокъ, который она населяетъ, какъ бы великъ онъ ни былъ, и такимъ образомъ создастъ для себя во всей остротѣ всесовершенствующее вліяніе отбора. Это соображеніе приводилось даже Дарвиномъ и его послѣдователями, какъ весьма важное соображеніе въ пользу монофилитическаго происхожденія всѣхъ животныхъ. При признаніи подобной скорости наступленія для организмовъ явленій перенаселенія со всѣми ихъ послѣдствіями ввидѣ борьбы за существованіе, а слѣдовательно и отбора пластическихъ признаковъ, въ глазахъ создателей эволюціонной доктрины являлось теоретически совершенно ненужнымъ признаніе множественности происхожденія животнаго царства. Переносъ теперь вышесказанное къ нашему случаю, мы въ правѣ сказать, что въ любомъ ограниченномъ участкѣ, населенномъ первоначально хотя бы одной парой размножающихся организмовъ, немедленно наступятъ во всей остротѣ всѣ условія, необходимыя для жесточайшаго отбора пластическихъ признаковъ, а слѣдовательно и для коренного преобразования признаковъ, населяющихъ этотъ участокъ организмовъ. Отборъ можетъ быть окажется въ данномъ случаѣ направленнымъ въ другую сторону, нежели на другихъ территорияхъ, но онъ будетъ существовать и долженъ совершенно исказить строеніе изолированныхъ организмовъ. Между тѣмъ въ дѣйствительности мы встрѣчаемъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ почти полное сохраненіе организмами своихъ признаковъ на протяженіе иногда очень длинныхъ періодовъ геологической лѣтописи. При этомъ существованіе этого явленія оказывается всегда связаннымъ съ наступающимъ вымираніемъ данной формы. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ мы встрѣчаемъ остановку на видовыхъ признакахъ, въ большинствѣ случаевъ на признакахъ родовъ, семействъ, классовъ и т. д., т.-е. мы видимъ, что нѣкоторые организмы какъ бы въ дѣйствительности застываютъ на нѣкоторой точкѣ и, уже въ теченіе дальнѣйшей геологической лѣтописи, остаются неизмѣнными вплоть до своего окончательнаго вымиранія.

Въ дѣйствительности, мнѣ кажется, это явленіе проще объяснить достиженіемъ организмами своего предѣльнаго коэффиціента дѣятельности и остановкой вслѣдствіе этого возможности появленія у нихъ новыхъ пластическихъ признаковъ. Благодаря этому, форма становится вполне постоянной въ своихъ пластическихъ признакахъ (какъ бы взрослой), способна сохраниться въ послѣдующихъ періодахъ лишь

въ извѣстныхъ опредѣленныхъ условіяхъ, съ которыми ея пластическіе признаки оказались согласованными, и вымираетъ при перемѣнѣ послѣднихъ, т. е. эта перемѣна не можетъ уже сопровождаться образованіемъ новыхъ признаковъ, качественно приспособленныхъ къ этимъ новымъ условіямъ. Въ данномъ случаѣ мы видимъ очень ясно, что филогенетическое развитіе признаковъ является тождественнымъ съ онтогенетическимъ. Какъ и въ послѣднемъ измѣненіе качественнаго характера признаковъ въ филогенезѣ не можетъ не сопровождаться образованіемъ новыхъ признаковъ, качественное преобразование признаковъ въ этихъ случаяхъ не является, какъ это можно было бы ожидать, простымъ перемѣщеніемъ признаковъ, а является добавленіемъ имѣющихся налицо признаковъ новыми признаками, приспособленными къ другому роду дѣятельности. Какъ и въ онтогенезѣ, это добавленіе сопровождается очень часто явленіями дедифференціаціи первичныхъ признаковъ, что и скрываетъ отъ нашихъ глазъ характеръ количественнаго увеличенія признаковъ. Послѣдній мы удостоверяемъ лишь по выдѣленію на основаніи этого преобразования новаго цикла систематическихъ единицъ, подчиненному первичному, напр., разновидности и т. д. Поэтому-то въ концѣ концовъ, когда въ индивидуальномъ или въ общемъ циклѣ наступаетъ моментъ истощенія возможности сохраненія новыхъ признаковъ, то тѣмъ самымъ на этой же стадіи прекращается и возможность дальнѣйшихъ качественныхъ измѣненій дѣятельности организмовъ и ихъ органовъ. Начиная съ этого момента, сохраненіе организма ставится уже въ условіе существованія въ дальнѣйшемъ согласованности между его органами и окружающей средой. Перемѣна условій, сопровождавшихъ выдѣленіе организмомъ заключительнаго количества признаковъ будетъ уже здѣсь губительной, вызывая, какъ это мы и въ дѣйствительности видѣли, безповоротное вымирание этихъ организмовъ.

Если размѣръ коэффициента дѣятельности организма выражаетъ лишь размѣръ напряженія его энергіи, то качество коэффициента дѣятельности является факторомъ, повышающимъ плодотворность затраты послѣдней, а слѣдовательно обстоятельствомъ, позволяющимъ бороться организму противъ вымирания въ то время, когда сопротивление вредному вліянію окружающихъ условій путемъ увеличенія размѣра напряженія энергіи жизнедѣятельности становится невозможнымъ. Точное согласованіе признаковъ организма съ усло-

віями его дѣятельности, понижая вредное вліяніе окружающей среды, позволяет организму сохраняться въ своемъ послѣднемъ уже неизмѣняемомъ видѣ въ теченіе болѣе или менѣе продолжительнаго періода времени. Въ этомъ добавочномъ количествѣ энергіи, которымъ обладаетъ организмъ въ періодѣ вымиранія, мы и имѣемъ. мнѣ кажется, причину возможности существованія длительного періода вымиранія. Въ самомъ дѣлѣ, если организмъ съ разъ навсегда установившимся плюсомъ дѣеспособности окажется въ условіяхъ отбора наравнѣ съ другими организмами, обладающими большими запасами первичной энергіи, а слѣдовательно и большими коэффициентами дѣятельности, то очевидно, что при столкновеніи съ послѣдними этотъ болѣе слабый организмъ долженъ будетъ вымереть и области со смѣшаннымъ населеніемъ лишатся ранѣе всего его представителей; если этотъ организмъ окажется изолированнымъ отъ болѣе богатыхъ энергіей формъ, то отборъ выразится лишь ввидѣ сохраненія наиболѣе здоровыхъ и сильныхъ индивидуумовъ этого вида. вмѣстѣ съ тѣмъ признаки этого организма сохранятся въ неприкосновенномъ видѣ, въ силу указанныхъ сейчасъ условій, и мы встрѣтимъ эти организмы въ ихъ финальномъ видѣ, остающемся уже неизмѣннымъ до тѣхъ поръ, пока согласованіе ихъ пластическихъ признаковъ будетъ давать достаточный приростъ къ собственной энергіи этихъ организмовъ и пока данныя качественныя особенности мѣстности сохранятся въ неприкосновенности. Перемѣна послѣднихъ явится въ этихъ случаяхъ губительной и поведетъ къ окончательному вымиранію этихъ организмовъ, не отражаясь уже на преобразованіи ихъ пластическихъ признаковъ. Подтвержденіе правильности этого теоретическаго вывода мы видимъ на многочисленныхъ примѣрахъ вымиранія отдѣльныхъ группъ млекопитающихъ. Стоя на этой точкѣ зрѣнія, мы можемъ дѣйствительно объяснить себѣ все значеніе изоляціи для этихъ, если можно такъ выразиться, переживающихъ себя организмовъ.

До сихъ поръ я не останавливался на томъ значеніи, которое играетъ во всѣхъ этихъ явленіяхъ отборъ. Отборъ въ настоящее время рассматривается какъ все совершающій факторъ совершенствованія пластическихъ признаковъ. Интересно отмѣтить въ этомъ отношеніи ту осторожность, которой придерживается въ этомъ отношеніи Уоллесъ, высказываясь за существованіе въ эволюціи отдѣльныхъ органовъ такихъ моментовъ, когда нарастаніе призна-

ковъ шло скачками или во всякомъ случаѣ путемъ отличнымъ отъ того постепеннаго накопленія незначительныхъ особенностей, который Дарвинъ и онъ указываютъ, какъ путь развитія особенностей органовъ. Мнѣ кажется, что высказанныя нами выше соображенія весьма близко подходятъ къ этому глубоко вѣрному, хотя и откинутому позднѣйшими авторами замѣчанію Уоллеса. Стоя на нашей точкѣ зрѣнія, мы можемъ теоретически освѣтить ту разницу, которая существуетъ между вліяніемъ отбора въ теченіе перваго періода, когда работа организма для поддержанія его жизни покрывалась съ избыткомъ его первичной энергіей и въ теченіе втораго періода, когда организмъ подошелъ къ максимальному напряженію своей энергіи или, наконецъ, даже перешелъ черезъ послѣдній и существуетъ лишь въ силу свободнаго остатка отъ сокращенія безплодной траты энергіи въ силу болѣе точнаго согласованія своихъ пластическихъ признаковъ съ окружающей средой.

Въ самомъ дѣлѣ, въ первомъ періодѣ мѣркой отбора является количественная разница внутренней энергіи и выживающими организмами являются формы, энергія которыхъ значительнѣе нежели у другихъ организмовъ, иначе говоря формы, которыя оказываются въ состояніи втеченіе болѣе продолжительнаго періода сохранить обобщенность своего строенія. Вымирающими формами являются наоборотъ тѣ формы, которыя одновременно съ ними разовьются до максимума своей коэффиціентъ дѣятельности и будутъ слѣдовательно наиболѣе значительно дифференцированы пластически. Эти послѣднія, несмотря на ихъ сравнительно съ первыми болѣе высокое совершенство пластическихъ признаковъ, явятся благодаря своему меньшему количеству энергіи какъ бы организмами низшаго порядка сравнительно съ первыми. Какъ примѣръ можно привести млекопитающихъ и рептилій мѣла и юры. Сравнительно съ высоко специализированными гигантскими рептиліями, какъ-то *Dinosauria*, *Pythonomorpha*, *Crocodylia* etc., млекопитающія мѣловой эры являются весьма обобщенными и незначительными организмами и если бы мы не знали про сложное и высокое совершенство ихъ потомковъ третичной и четверичной эры, то мы несомнѣнно высказались бы, стоя на обычномъ сравнительно-анатомическомъ критеріѣ, за *Dinosauria* мѣловой эпохи какъ за болѣе высокоорганизованныхъ организмовъ. Подобное заключеніе мы и дѣлаемъ въ дѣйствительности относительно современныхъ послѣднимъ *Anomodontia*. Являются ли *Theromorpha*

прямыми предками млекопитающих или же лишь близкой параллельной вѣтвью послѣднихъ, во всякомъ случаѣ они стоятъ несравненно ближе къ болѣе высокой группѣ млекопитающихъ, нежели всѣ остальные рептиліи современныя имъ. Между тѣмъ этихъ представителей болѣе высокой группы млекопитающихъ или даже хотя бы просто архитипсвъ послѣднихъ морфологи рассматриваютъ въ силу сравнительной обобщенности ихъ пластическихъ признаковъ за самую примитивную группу рептилій. Здѣсь, забывая послѣдующую исторію этихъ формъ мы сосредоточиваемъ ихъ въ плоскости геологическаго момента и принимаемъ главнымъ основаніемъ нашего критерія степень сравнительной пластической дифференцировки организмовъ. Мы получаемъ вслѣдствіе этого странное противорѣчіе между признаніемъ одной и той же группы въ одномъ случаѣ высшимъ, въ другомъ нисшимъ типомъ.

Во второмъ періодѣ мѣркой отбора являются качественныя различія признаковъ. Здѣсь мы уже не сопоставляемъ другъ съ другомъ организмы разной энергіи, а сопоставляемъ организмы равной энергіи. Мѣркой отбора въ этотъ періодъ служитъ сравнительная экономія въ тратѣ энергіи, достигнутая организмомъ путемъ согласованія своихъ признаковъ съ окружающей средой. Соревнованіе опредѣляется большей или меньшей точностью качественного согласованія признаковъ съ условіями жизни организма и приводитъ поэтому къ накопленію ряда качественныхъ различій между организмами. Мы можемъ сказать, что здѣсь происходитъ дифференцировка организмовъ по условіямъ ихъ жизни. Чѣмъ больше коэффициентъ дѣятельности данныхъ организмовъ, т. е. чѣмъ большее количество признаковъ они вырабатываютъ, тѣмъ точнѣе проведется этотъ процессъ, тѣмъ большее разнообразіе комбинацій окружающихъ условій отразится на строеніи этихъ организмовъ и тѣмъ большій распадъ группы произойдетъ въ этотъ періодъ. Только эта вторая стадія отбора доступна нашему непосредственному наблюденію и поэтому обычно мы наблюдаемъ лишь измѣненіе качества признаковъ. Но большой ошибкой явилось бы съ нашей стороны, если бы мы стали объяснять тѣми же причинами количественное нарастаніе признаковъ. Въ этомъ случаѣ мы сразу столкнемся съ полной невозможностью объяснить первые шаги процесса образованія отдѣльныхъ признаковъ. Это противорѣчіе и отразилось, какъ я указывалъ выше, во взглядахъ Уоллеса ввидѣ признанія существованія скачковъ на

первых стадіяхъ развитія признаковъ. Эти первыя стадіи соотвѣтствуютъ выдѣленному нами выше періоду превышенія размѣра энергіи организма надъ размѣромъ работы при его жизнедѣятельности, иначе говоря соотвѣтствуютъ періоду увеличенія коэффициента дѣятельности организма, когда въ качествѣ фактора образованія признаковъ играетъ роль не отборъ качественныхъ различій между вымирающими группами, а способность увеличенія количества признаковъ подѣ влияніемъ нарастанія работы, требующейся для поддержанія организмомъ его жизнедѣятельности. Это періодъ грубой дѣятельности органовъ, согласованныхъ съ общими контурами окружающихъ условій, но не съ ихъ частностями, иначе говоря—это періодъ подготовки качественного отбора признаковъ. Изоляцію отъ послѣдняго обеспечиваетъ въ это время преобладаніе размѣра энергіи организма надъ размѣрами его работы при проявленіи жизни, обеспечивающее ему возможность существованія безъ необходимости приспособленія къ отдѣльнымъ частностямъ окружающей среды. Въ теченіе этого то перваго періода и происходитъ процессъ грубаго образованія основныхъ архитектурныхъ остововъ органовъ, образованіе которыхъ идетъ внѣ отбора качественныхъ различій. Появленіе этихъ признаковъ выражаетъ лишь явленіе реакціи организма на данное раздраженіе, иначе говоря рядъ Reiz'овъ, запечатлѣнныхъ при данномъ напряженіи энергіи жизнедѣятельности.

Итакъ, мы можемъ представить себѣ филогенію отдѣльнаго организма ввидѣ послѣдовательнаго увеличенія напряженія энергіи его органическаго начала. Пока это послѣднее оказывается въ сравнительно благоприятныхъ условіяхъ, организмы остаются космополитными и ихъ коэффициентъ дѣятельности лишь въ незначительной степени отражаетъ на себѣ качественныя различія окружающихъ условій. Этотъ періодъ въ филогенезѣ соотвѣтствуетъ періодамъ эквипотентности гомодинамнаго ряда въ онтогенезѣ, когда возможно вслѣдствіе отдѣльныхъ мутаций перераспределеніе эквипотентныхъ единицъ между различными проявленіями дѣятельности. Чѣмъ больше напряженіе энергіи, чѣмъ больше дифференцируются качественныя различія окружающей среды, тѣмъ больше сокращается эквипотентность организмовъ одного общаго корня, тѣмъ болѣе и болѣе они фиксируются на отдѣльныхъ частныхъ условіяхъ своей дѣятельности. Наконецъ, когда ими достигнута максимумъ напряженія энергіи и когда выработана максимумъ признаковъ, характеризую-

щих дѣятельность организма въ данныхъ условіяхъ, начинается вымираніе. Причиной послѣдняго является то же обстоятельство, что и въ онтогенезѣ. Ставъ гетеропотентными и фиксировавшись на данныхъ условіяхъ дѣятельности, организмы въ этомъ періодѣ вырабатываютъ настолько сильно специализированные признаки, что перемена тѣхъ условій, съ которыми эти признаки согласованы, приводитъ уже не къ созданію ряда новыхъ признаковъ, требующихся новыми условіями дѣятельности, какъ это было въ стадіи эквипотентности, а къ образованію ряда патологическихъ явленій. Эти-то патологическія явленія въ особенно наглядномъ видѣ и наблюдаетъ экспериментальная морфологія, когда при своихъ опытахъ рѣзко мѣняетъ условія жизни высшихъ организмовъ. Въ этомъ историческомъ процессѣ постепеннаго увеличенія размѣра траты энергіи организмовъ при ихъ жизнедѣятельности мы встрѣчаемъ и теоретическое освѣщеніе знаменитаго закона Dollo объ необратимости процессовъ эволюціи (*loi de l'irréversibilité de l'évolution*). Являясь слѣдствіемъ космической исторіи земли, а не случайнымъ, этотъ процессъ естественнымъ образомъ лишенъ возможности образованія случайныхъ возвратовъ къ прежнему. Только вводя факторъ космической исторіи земли, мы можемъ объяснить себѣ этотъ высоко замѣчательный законъ Dollo, эмпирически установленный послѣднимъ на цѣломъ рядѣ палеонтологическихъ данныхъ.

Всѣ эти данныя вмѣстѣ взятыя заставляютъ насъ придти къ выводу, что въ дѣйствительности мы стоимъ при изученіи измѣненія организмовъ передъ колоссальнымъ процессомъ вымиранія. Дифференцировка организмовъ по систематическимъ единицамъ дастъ намъ въ основномъ ходѣ обратный процессъ съ принятымъ нами въ качествѣ руководящаго принципа. Въ основномъ ходѣ не мелкая единица накопленіемъ своихъ особенностей переходитъ въ крупную, а наоборотъ крупная дробится на мелкія при согласованіи своихъ особенностей не съ общими характерными особенностями всего ареала, а съ особенностями отдѣльныхъ участковъ послѣдняго въ моментъ обостренія своихъ условій жизни. Группа, дробящаяся на отчетливыя крупныя единицы, въ силу этого будетъ болѣе жизнеспособна нежели группа, дробящаяся на болѣе мелкія единицы, такъ какъ первая стоитъ дальше отъ вымиранія и слѣдовательно вліянія частныхъ особенностей условій ея жизни, нежели вторая, и тотъ

фактъ, что въ единой группѣ въ предѣлахъ ея населенія появятся признаки ея дробленія, будетъ служить намъ указаніемъ не на процвѣтаніе данной группы, какъ это сейчасъ принято, а на появленіе дальнѣйшаго шага по пути ея вымиранія. То же самое всецѣло относится и къ различнымъ измѣненіямъ организмовъ при перемѣнахъ своего ареала. Вліяніе этого перемѣщенія въ видѣ дробленія вида на разновидности или вообще выдѣленіе новаго болѣе мелкаго дѣленія будетъ служить намъ всегда признакомъ приближенія группы къ вымиранію. Конечно во всѣхъ этихъ случаяхъ мы встречаемся съ чрезвычайно сложными явленіями и вымираніе группы, протекая съ различной быстротой въ различныхъ частяхъ, не даетъ намъ возможности точнаго опредѣленія сравнительныхъ отношеній организмовъ къ процессу вымиранія. Съ этой стороны для насъ является чрезвычайно интереснымъ новое направленіе современныхъ систематиковъ, ставящихъ какъ Hartert, Jordan, Семеновъ Тяньшанскій, Комаровъ, географическія варіаціи въ качествѣ единственнаго источника видообразованія. Географическая варіація, т. е. сумма мелкихъ частныхъ особенностей съ ареалами включенными въ ареалъ вида, какъ подчиненная величина, является тѣмъ вторичнымъ подраздѣленіемъ основной единицы, о которомъ я говорилъ выше. Это дробленіе группы на мелкія единицы въ силу согласованія ея признаковъ уже не съ общими особенностями всего ареала распространенія вида, а съ особенностями отдѣльныхъ участковъ послѣдняго при увеличеніи напряженія его энергіи жизни.

ГЛАВА X.

Дѣятельность, какъ проявленіе окружающей среды въ онтогенезѣ.

„Alle Keimblasen und Gastrulastadien sind also in Wahrheit ebenso weit von einander verschieden, wie die nach allen ihren Merkmalen ausgebildeten, ausgewachsenen Representanten der betreffenden Art.“ O. Hertwig,

Въ предыдущей главѣ мы остановились на роли окружающихъ условій въ филогенезѣ, какъ на причинѣ развитія организмами ихъ пластическихъ признаковъ. Въ настоящей главѣ намъ предстоитъ прослѣдить ихъ значеніе въ онтогенезѣ. Какъ и въ филогенезѣ намъ необходимо разсматривать при этомъ значеніе окружающихъ условій съ двухъ сторонъ, какъ фактора, обуславливающаго необходимость производства организмомъ нѣкотораго размѣра работы, и какъ качественно различной среды, въ которой эта работа производится.

I. Окружающія условія, какъ требованіе нѣкоторой работы.

Въ послѣдовательныхъ стадіяхъ онтогенеза мы наблюдаемъ повтореніе отмѣченнаго нами выше въ филогенезѣ процесса нарастанія количества работы, производимой организмомъ для поддержанія жизни.

Если мы анализируемъ съ этой стороны онтогенезъ любого организма и постараемся приблизительно опредѣлить относительный размѣръ работы этого организма во внѣшней средѣ на различныхъ стадіяхъ его развитія, то мы увидимъ, что въ теченіе онтогенеза происходитъ послѣдовательное увеличеніе размѣра этой работы. Начальныя стадіи онтогенеза, когда коэффициентъ дѣятельности организма почти отсутствуетъ, протекаютъ у всѣхъ организмовъ за счетъ тѣхъ пластическихъ запасовъ, которые передаетъ зародышу материнскій организмъ. Чѣмъ выше строеніе даннаго организма, т. е. чѣмъ больше его коэффициентъ дѣятельности во взросломъ состояніи, тѣмъ большаго размѣра достигаютъ пластическіе запасы,

передаваемые материнскимъ организмомъ зародышу. Только на очень низкихъ уровняхъ коэффиціента дѣятельности взрослыхъ организмовъ, когда напряжение ихъ энергіи относительно невелико, мы встрѣчаемъ незначительную закладку этихъ матеріаловъ.

Пластическіе матеріалы, передаваемые зародышу материнскимъ организмомъ, мы имѣемъ полное право разсматривать какъ нѣкоторый прибавокъ энергіи, вложенный материнскимъ организмомъ въ зародышъ и допускающій существованіе извѣстное время послѣдняго въ недифференцированномъ въ пластическомъ отношеніи состояніи, при существующихъ въ данный періодъ размѣрахъ затраты энергіи, требующейся для процессовъ жизни. Это явленіе мы можемъ опредѣлить какъ производство зародышемъ количества работы, необходимаго для поддержанія жизни въ настоящихъ условіяхъ черезъ посредство части энергіи материнскаго организма, увеличившей собою энергію зародыша, т.-е. основной первичный запасъ послѣдней, имѣющейся у данной группы организмовъ.

На первыхъ стадіяхъ онтогенеза пластическій запасъ, заложенный материнскимъ организмомъ, является главнымъ матеріаломъ жизнеобмѣна зародыша и даже, какъ мы это наблюдаемъ у высшихъ организмовъ, для которыхъ условія среды являются наиболѣе тяжелыми въ данный періодъ, зародышъ изолируется по возможности на этомъ субстратѣ въ теченіе этого періода рядомъ дополнительныхъ приспособленій (оболочекъ) отъ непосредственнаго вліянія окружающей среды. Чѣмъ выше организмъ, тѣмъ полнѣе проводится исключеніе зародыша на раннихъ стадіяхъ отъ вліянія внешней среды, т.-е. отъ необходимости производства полного размѣра работы, требующейся въ данный моментъ для проявленія процессовъ жизни, и тѣмъ болѣе и болѣе сложными являются приспособленія, направленныя къ достиженію возможно полной изоляціи зародыша, ставящей его въ условія минимальнаго напряженія энергіи его жизнедѣятельности. Стоитъ въ этомъ отношеніи напомнить тѣ условія, въ которыхъ протекаетъ онтогенезъ высшихъ позвоночныхъ, напр., млекопитающихъ.

Постепенно по мѣрѣ истощенія материнскихъ запасовъ пластическихъ матеріаловъ или же по мѣрѣ появленія ихъ недостаточности для возрастающей постепенно массы жизнедѣятельной матеріи зародыша, происходитъ переходъ послѣдняго отъ изолированнаго существованія къ непосредственному столкновенію съ внеш-

ней средой. Дѣятельность зародыша изъ внутренней сферы пространства, замкнутого изолирующими оболочками, переносится во внѣшнюю среду. Этотъ процессъ сопровождается послѣдовательнымъ увеличеніемъ размѣра работы организма при его жизнедѣятельности, достигающимъ максимума при переходѣ зародыша въ равныя взаимоотношенія съ внѣшней средой и съ материнскомъ организмомъ, т. е. тогда, когда зародышъ становится въ нашихъ глазахъ взрослымъ.

Этотъ процессъ нарастанія размѣра работы зародыша совпадаетъ съ нарастаніемъ коэффиціента его дѣятельности и начиная съ начальныхъ стадій аморфнаго состоянія зародышъ постепенно переходитъ къ образованію пластическихъ признаковъ, количество которыхъ увеличивается по мѣрѣ нарастанія размѣра его работы. Максимумъ признаковъ въ данномъ индивидуальномъ циклѣ достигается опять таки тогда, когда зародышъ достигнетъ равенства въ своихъ отношеніяхъ къ окружающей средѣ съ материнскимъ организмомъ, т. е. станетъ взрослымъ.

Постепенное нарастаніе количества признаковъ въ теченіе онтогенеза можно наблюдать очень наглядно, что и послужило толчкомъ сопоставить онтогенезъ съ филогенезомъ, и здѣсь мы конкретнымъ образомъ можемъ выдѣлить ту разницу между признаками, которая опирается на ихъ количественныхъ различіяхъ при появленіи подробностей строенія органовъ.

Процессъ нарастанія въ онтогенезѣ напряженія энергіи зародыша и сопровождающее его увеличеніе пластическихъ признаковъ послѣдняго являются повтореніемъ тождественнаго процесса, пройденнаго организмомъ въ филогенезѣ, и равенство органической матеріальной массы и равенство (приблизительное) послѣдовательности увеличенія напряженія энергіи организма являются въ этомъ отношеніи объясненіемъ тождества этого повторенія.

Но подъ этимъ тождествомъ повторенія мы должны понимать лишь тождество повторенія количественныхъ измѣненій, такъ какъ тождество повторенія качественныхъ будетъ зависѣть отъ другой стороны вліянія окружающей среды, которой намъ придется коснуться въ слѣдующемъ отдѣлѣ настоящей главы.

Процессъ повторенія въ онтогенезѣ филогенеза былъ найдемъ эмпирически Фрицъ Мюллеромъ и Геккелемъ и выраженъ въ знаменитомъ біогенетическомъ законѣ послѣдняго ввидѣ закона повторенія организмами въ ихъ онтогенезѣ филогенеза. Въ настоя-

щемъ случаѣ мы разсматриваемъ лишь одну сторону этого повторенія, именно сторону количественнаго нарастанія коэффиціента дѣятельности зародыша и увеличенія въ силу этого количества пластическихъ признаковъ организмовъ. Совершенно очевидно вмѣстѣ съ тѣмъ, что въ этомъ постепенномъ нарастаніи количества признаковъ зародышей мы имѣемъ лишь переходъ въ предѣлы нашего наблюденія скрытыхъ особенностей организма. Поэтому стадіи болѣе раннія являются по отношенію къ позднѣйшимъ лишь стадіями съ меньшимъ количествомъ проявленныхъ особенностей, но не съ меньшимъ размѣромъ абсолютнаго количества послѣднихъ, какъ это и указывалъ неоднократно Оскаръ Гертвигъ. Судить поэтому по сходству начальныхъ и промежуточныхъ стадій онтогенеза объ единствѣ происхожденія какихъ либо организмовъ мы не можемъ, такъ какъ сходство этихъ стадій опредѣляется не конкретными положительными чертами строенія ихъ пластическихъ признаковъ, а лишь отсутствіемъ отрицательныхъ.

Итакъ, разсматривая онтогенезъ со стороны траты энергіи зародышемъ на поддержаніе его жизни, мы приходимъ къ заключенію, что онтогенезъ выражаетъ собою въ индивидуальномъ циклѣ періодъ преобладанія размѣра энергіи организма надъ размѣромъ работы, производимой имъ для поддержанія жизни. Окончаніе онтогенеза является окончаніемъ этого періода и дальнѣйшая часть индивидуальнаго цикла выразить намъ послѣдовательныя стадія прохожденія индивидуумомъ черезъ періодъ равновѣсія между размѣромъ энергіи и работы (періодъ максимума) и наконецъ перевѣса послѣдней надъ первымъ, приводящаго къ вымиранію. Разница съ соотвѣтствующими періодами филогенеза опирается здѣсь главнымъ образомъ на разницу причинъ, вызывающихъ послѣдовательность этихъ трехъ фазъ. Въ филогенезѣ ихъ послѣдовательность вызывается постепеннымъ измѣненіемъ внѣшнихъ факторовъ (космическій процессъ повышенія напряженія энергіи процессовъ жизнедѣятельности), въ индивидуальномъ же циклѣ всѣ эти фазы слѣдуютъ за истощеніемъ избыточнаго количества энергіи, переданнаго материнскимъ организмомъ. Вмѣстѣ съ истощеніемъ послѣдняго, размѣръ работы во внѣшней средѣ постепенно начинаетъ преобладать надъ размѣромъ энергіи организма. За этимъ исключеніемъ индивидуальный циклъ остается повтореніемъ общаго.

2. Качественное вліяніе окружающихъ условий, какъ среды, въ которой производится данная работа.

Переходя къ анализу качественного вліянія на организмъ окружающихъ условий, намъ приходится остановиться прежде всего на явленіи передачи въ потомство качественныхъ измѣненій материнскихъ организмовъ. Я не стану останавливаться подробно на различныхъ мнѣніяхъ, существующихъ по этому вопросу, такъ какъ большинство изъ нихъ не имѣетъ точекъ соприкосновенія съ занятой нами въ настоящей работѣ точкой зрѣнія и остановлюсь на одномъ лишь высоко замѣчательномъ толкованіи этого явленія, предложенномъ Сэмономъ (Semon) въ его во многихъ отношеніяхъ замѣчательной работѣ «Die Mneме».

Особенно интересна для насъ въ этой работѣ разработка вопроса объ отношеніяхъ между запечатлѣніемъ одновременно двухъ или нѣсколькихъ раздраженій, уже давно впрочемъ удостовѣренныхъ въ общихъ чертахъ физиологами нервной системы. Если два какія либо раздраженія, указываетъ Semon, были испытаны организмомъ одновременно и въ достаточно интенсивной степени, чтобы быть имъ запечатлѣнными, то позднѣйшее повтореніе одного лишь изъ этихъ раздраженій окажется достаточнымъ для вызова реакціи и по другимъ раздраженіямъ, запечатлѣннымъ нѣкогда вмѣстѣ съ первымъ; такъ, на примѣръ, если съ даннымъ звуковымъ раздраженіемъ окажется связаннымъ представленіе о пищевомъ раздраженіи, то повтореніе этого звука вызоветъ реакцію пищеварительныхъ железъ, какъ то показываютъ опыты Павлова, хотя бы пища и не была въ дѣйствительности предложена при этомъ животному.

Запись раздраженій (Reiz) Сэмонъ называетъ энграммой (записью) и то раздраженіе, которое своимъ повтореніемъ вызываетъ на свѣтъ другое связанное съ нимъ, экфорирующимъ (проявляющимъ), а самый процессъ экфоріей (проявленіемъ). Приведу для поясненія схему Сэмона для явленій экфоріи.

- 1) Раздраженіе a вызываетъ, какъ первичное раздраженіе, реакцію α .
- 2) > b > > > > > β .
- 3) Реакція $(\alpha + \beta)$, какъ первичная, можетъ быть вызвана лишь первичнымъ раздраженіемъ $(a + b)$.
- 4) Реакція $(\alpha + \beta)$, какъ запечатлѣнная реакція первичнаго раздраженія $(a + b)$ и какъ проявленіе энграммы $(A + B)$, можетъ быть

вызвана на свѣтъ однимъ лишь раздраженіемъ а или б въ качествѣ экфорирующаго раздраженія

Рядомъ примѣровъ Семонъ доказываетъ передачу въ наслѣдство энграммъ. Я не стану останавливаться на этихъ случаяхъ, такъ какъ всѣ они являются повтореніемъ доказательства существованія наслѣдуемости благопріобрѣтенныхъ признаковъ, въ пользу чего Семонъ собралъ весьма много фактовъ. Такъ такъ объ этихъ послѣднихъ намъ придется говорить ниже, то сейчасъ на этихъ доказательствахъ Semon'a я не останавливаюсь.

Semon разбираетъ лишь случаи сопряженія качественныхъ раздраженій, если придерживаться предложеннаго выше раздѣленія. Какъ и всѣ современные біологи, онъ останавливается лишь на разницѣ въ качествѣ работы организма въ зависимости отъ условій его существованія. Въ настоящей работѣ для насъ особенно важнымъ является приложить выводы Semon'a къ сопряженію качественныхъ Reiz'овъ съ количественными.

Въ самомъ дѣлѣ общую послѣдовательность проявленія въ онтогенезѣ качественныхъ измѣненій мы можемъ себѣ объяснить, какъ извѣстное проявленіе энграммъ, образованныхъ раздраженіемъ организма окружающими условіями, во-первыхъ, требованіемъ извѣстнаго напряженія энергій и, во-вторыхъ, требованіемъ определеннаго качества работы, производимой за счетъ этой энергій, повтореніемъ въ онтогенезѣ перваго изъ этихъ двухъ раздраженій въ качествѣ экфорирующаго Reiz'a. Благодаря этому въ онтогенезѣ, по мѣрѣ повторенія стадій роста напряженія энергій жизнѣдѣтельности организма, повторяются не только прямыя реакціи, вызываемыя этими Reiz'ами ввидѣ нарастанія количества признаковъ зародыша, но повторяются и реакціи, вызываемыя сопряженными съ ними въ филогенезѣ качественными Reiz'ами ввидѣ образованія ряда «качественныхъ» особенностей этихъ признаковъ, соотвѣтствующихъ тѣмъ условіямъ, въ которыхъ производился нѣкогда организмомъ соотвѣтственный размѣръ работы. Скажемъ, въ какой либо періодъ организмъ при напряженіи своей энергій въ размѣрѣ X подвергся качественному воздѣйствію окружающей среды, выразившемуся ввидѣ образованія соотвѣтственнаго признака; тогда энграмма этихъ раздраженій вызоветъ въ онтогенезѣ послѣдующихъ поколѣній повтореніе этой качественной реакціи каждый разъ какъ въ онтогенезѣ работа жизнѣдѣтельности зародыша при своемъ повышеніи достиг-

нетъ размѣра X. Подъ вліяніемъ повторенія раздраженія организма даннымъ размѣромъ напряженія энергіи X въ качествѣ экфорірующаго Reiz'a Сэмона проявится запись реакціи на связанное съ первымъ раздраженіемъ организма качественнымъ Reiz'омъ ввидѣ появленія соотвѣтствующей качественной особенности признаковъ зародыша. Такимъ образомъ въ основномъ ходѣ процесса мы встрѣтимъ экфорію ряда качественныхъ Reiz'овъ подъ вліяніемъ повторенія связанныхъ съ ними энграммами раздраженій организма зародыша различными размѣрами работы при поддержаніи жизни. Постепенное повтореніе зародышемъ въ онтогенезѣ всего процесса нарастанія въ филогенезѣ количественнаго Reiz'a вызоветъ повтореніе въ силу закона экфоріи всего ряда качественныхъ отличій признаковъ организма, связанныхъ съ первыми въ теченіе филогенеза, т.-е. осуществитъ основной принципъ біогенетическаго закона Геккеля.

Въ основномъ процессѣ мы встрѣтимъ такимъ образомъ полное повтореніе филогенеза въ онтогенезѣ. Не только нарастаніе размѣра коэффиціента дѣятельности въ филогенезѣ, но и качественные его измѣненія должны были бы повторяться въ онтогенезѣ во всей ихъ филогенетической послѣдовательности. Но на дѣлѣ мы видимъ, что здѣсь существуетъ еще одно дополнительное обстоятельство, играющее громадную роль. Я уже выше указывалъ, что параллельно съ постепеннымъ нарастаніемъ въ онтогенезѣ размѣра работы зародыша наступаетъ послѣдовательное увеличеніе его соприкосновенія съ окружающей средой, т. е. увеличеніе количественнаго, а слѣдовательно и качественного вліянія послѣдней на строеніе зародыша. Такимъ образомъ вліяніе качества окружающихъ условій, которому подвергается въ теченіе своего онтогенеза зародышъ, постепенно увеличивается и качество окружающихъ условій, какъ среды, въ которой производится работа зародыша, вызываетъ соотвѣтственное преобразованіе его признаковъ. Вслѣдствіе этого параллельно съ экфоріей палингенетическихъ качественныхъ реакцій организма, связанныхъ съ тѣмъ или инымъ размѣромъ его работы въ какомъ либо періодѣ филогенеза, повторяемъ зародышемъ въ данный моментъ въ его онтогенезѣ, идетъ и качественное измѣненіе признаковъ послѣдняго подъ непосредственнымъ вліяніемъ окружающихъ условій. Мы можемъ выразить эти отношенія приблизительно слѣдующей схемой. Положимъ подъ буквой X, X_1, X_2, \dots, X_n мы подразумѣваемъ нарастаніе величи-

ны коэффиціента дѣятельности въ онтогенезѣ, подѣ а. a_1 . a_2 ...
 a_n мы имѣемъ повтореніе палингенетическихъ ка-
 чественныхъ измѣненій пластическихъ признаковъ, связанныхъ эн-
 граммой съ предыдущими, подѣ литерами Y , Y_1 , Y_2 Y_n
 мы имѣемъ постепенное нарастаніе непосредственнаго вліянія каче-
 ства той среды, въ которой зародышъ развивается, а подѣ литерами
 A , A_1 A_2 A_n соотвѣтственные стадіи филогенеза, тогда мы по-
 лучимъ слѣдующую картину соотношеній:

A	x	$a — y$
A_1	x_1	$a_1 — Y_1$
A_2	x_2	$a_2 — Y_2$
A_3	x_3	$a_3 — Y_3$
.	.	.
.	.	.
.	.	.
.	.	.
A_n	x_n	$a_n — Y_n$

Мы видимъ, что характеръ условій, въ которыхъ развивается зародышъ, долженъ скачиваться ввидѣ уменьшенія точности экфоріи палингенетическихъ признаковъ на всѣхъ стадіяхъ онтогенеза. При этомъ, чѣмъ старше зародышъ, тѣмъ это вліяніе сильнѣе, такъ какъ $y_n > y$. вмѣстѣ съ тѣмъ, такъ какъ въ теченіе филогенеза подобное встрѣчное вліяніе оказывалось каждый разъ въ теченіи каждаго онтогенеза, то экфорія признаковъ будетъ парализована на каждой стадіи онтогенеза всѣмъ рядомъ измѣненій качества окружающей среды, которая пришлось перенести данному организму въ теченіе послѣдующаго періода его филогенеза, начиная съ момента, соотвѣтствующаго этой стадіи. 1) Чѣмъ древнѣе стадіа, тѣмъ болѣе наслоеній послѣдующихъ поколѣній и тѣмъ больше слѣдовательно искаженій окажется при экфоріи на раннихъ стадіяхъ палингенетическихъ качественныхъ реакцій, и наоборотъ, чѣмъ болѣе поздняя филогенетическаго происхожденія будетъ изслѣдуемая стадія, тѣмъ меньшему искаженію она подвергнется въ онтогенезѣ. Точная картина соотношенія всѣхъ этихъ вліяній представится намъ въ слѣдующей таблицѣ, гдѣ y'_1 y'_2 y'_3 y'_n выражаютъ намъ непосредственное качественное вліяніе на онтогенезъ окружающей среды на различныхъ стадіяхъ филогенеза.

$A_1)$	x	a	$—y'_1 y'_2 y'_3 \dots y'_n$
$A_2)$	x_1	a_1	$—y_1^1 y_2^2 y_3^3 \dots y_n^2$
$A_3)$	x_2	a_2	$— \dots y_3^3 \dots y_n^3$
\vdots	\vdots		\vdots
\vdots	\vdots		\vdots
\vdots	\vdots		\vdots
\vdots	\vdots		$> y_1^1$
\vdots	\vdots		
A_n	x_n	a_n	$— \dots y_n^n$

Непосредственное влияние условий развития зародыша на его признаки (коэффициенты $y_1 \dots y_n$) может усиливать или ослаблять действие экфории признаков, в зависимости от того однородного или разнородного порядка являются первичное раздражение энграммы и непосредственное раздражение окружающей среды во время ее экфории. В настоящей таблице я указываю это влияние минусом, так как конечный результат в обоих случаях остается одинаковым—искажение экфории признаков. Интересно заметить, что в онтогенезе в большинстве случаев мы встречаем согласованность условий экфории признаков с условиями записи энграммы на поздних стадиях и здесь непосредственное качественное влияние окружающей среды является как бы повторным усилением воздействия среды на организм в течение последовательного ряда онтогенезов. Этот последний оказывается в течение последовательного ряда онтогенезов безчисленное количество раз в период дифференцировки своих признаков под тождественным качественным влиянием. В этом обстоятельстве мы имеем несомненный аппарат противодействия вымиранию, позволяющий до известной степени парализовать экфорию ненужных или даже вредных признаков и заменить их признаками согласованными с современными условиями жизни организма. Так как y_n , соответствующее непосредственному влиянию современных условий жизни организма, является наиболее значительным, то ясно, что этому преобразованию подвергнутся главным образом так называемые «вторичные» признаки.

Вместе с тем мы имеем здесь и ключ к весьма интересному явлению крайней специализации признаков организма перед его вымиранием. В этот последний период филогенеза вида,

вліяніе окружающихъ условій достигнетъ максимума вліянія на организмъ и въ онтогенезѣ величины, приближающіяся къ $y'_n - y''_n$, окажутся настолько значительными, что будутъ уже парализовать дѣйствіе первичной палингенетической экфоріи, создавая въ раннихъ стадіяхъ рядъ высоко специализированныхъ признаковъ. Общіе структурныя основанія организма въ силу этого здѣсь не успѣютъ развиться и организмъ съ предѣльнымъ y_n будетъ переходить къ все болѣе и болѣе крайне специализированнымъ онтогенезамъ. Благодаря этому будетъ теряться постепенно пластичность вида и въ концѣ концовъ столкновение какихъ либо двухъ противоположныхъ величинъ y_n и y_{n+1} приведутъ къ неизбежной гибели организма, утратившаго пластичность своего онтогенеза.

Между всѣми этими встрѣчными раздраженіями организма въ каждомъ онтогенезѣ образуется нѣкоторая постоянная линия столкновения, опредѣляющая тотъ характеръ, который носятъ пластические признаки зародыша въ теченіе онтогенеза. Совершенно очевидно, что эта линия столкновения останется постоянной въ томъ случаѣ, когда равновѣсіе между этими факторами не нарушится. Въ результатѣ этого постоянства будетъ одинаковость онтогенезовъ.

Но если въ одной изъ этихъ силъ произойдетъ измѣненіе, то вслѣдъ за нимъ произойдетъ сдвигъ пограничной линіи и наступятъ болѣе или менѣе серьезныя измѣненія въ пластическихъ признакахъ всего организма. Подобный сдвигъ долженъ происходить каждый разъ, какъ организмъ оказывается въ новой средѣ. Тогда вслѣдствіе перемѣны этой послѣдней всѣ экфорлируемыя раздраженія будутъ подавляться новыми вліяніями окружающей среды и въ результатѣ получится новая комбинація всѣхъ факторовъ онтогенеза, которая выразится ввидѣ ряда измѣненій пластическихъ признаковъ.

Эту перемѣну въ пластическихъ признакахъ, выраженную въ теченіе онтогенеза, Геккель понимаетъ какъ ценогенезы. Мнѣ кажется, что мы поступимъ правильнѣе назвавъ это явленіе эмбриональной измѣнчивостью признаковъ, подразумевая подъ послѣдней измѣнчивость пластическихъ признаковъ организма въ теченіе его перехода въ индивидуальномъ циклѣ отъ изолированного отъ окружающихъ условій состоянія раннихъ эмбриональныхъ стадій къ полному непосредственному взаимодействию съ послѣдними, иначе говоря, въ періодѣ отъ минимума до максимума работы въ теченіе его индивидуального цикла.

Въ настоящее время эмбріональная измѣнчивость признаковъ въ большинствѣ случаевъ отходитъ подъ такъ называемое природное измѣненіе признаковъ. Въ самомъ дѣлѣ подъ послѣднимъ мы подразумѣваемъ измѣненіе въ строеніи признаковъ потомства, появившееся *ab origine* въ онтогенезѣ и вслѣдствіе этого необъяснимое для насъ какими-либо непосредственными воздѣйствіями окружающей среды.

Наблюдая непосредственное образованіе измѣненнаго признака въ онтогенезѣ, мы говоримъ о природномъ измѣненіи, наблюдая вторичное измѣненіе нѣкотораго признака родителей, уже проявившагося въ онтогенезѣ, мы говоримъ о благопріобрѣтеномъ измѣненіи этого признака. Къ этому присоединяется вторая характеристика этихъ признаковъ, именно возможность указать определенный факторъ этого измѣненія во внѣшней средѣ. Есть такой факторъ,—мы говоримъ про благопріобрѣтенный признакъ, нѣтъ такого фактора,—мы говоримъ про природное измѣненіе признака; а такъ какъ признаки, появляющіеся *ab origine*, обычно развиваются въ періодъ онтогенеза, когда говорить про какую либо дѣятельность организма въ обычномъ смыслѣ этого слова не приходится, тогда какъ признаки, выражающіе вторичное измѣненіе признаковъ родителей въ теченіе онтогенеза, обычно дифференцируются около того періода, когда организмъ становится «дѣятельнымъ», то мы и проводимъ на этомъ основаніи границу между этими признаками, принимая первые за несвязанные съ определенными внѣшними вліяніями «природные» и вторые за связанные съ послѣдними «благопріобрѣтенные».

Съ точки зрѣнія первой характеристики эмбріональная измѣнчивость признаковъ является типичной природной измѣнчивостью признаковъ, такъ какъ выражается она не вторичнымъ измѣненіемъ нѣкотораго родительскаго признака въ теченіе индивидуальнаго цикла, а непосредственнымъ развитіемъ на мѣсто родительскаго признака новаго. Съ точки зрѣнія же второй характеристики она является благопріобрѣтеномъ измѣненіемъ признаковъ, такъ какъ въ своемъ основаніи имѣетъ определенное вліяніе внѣшней среды, проявившееся въ теченіе индивидуальнаго цикла. Но такъ какъ каждое, такъ называемое, «природное» измѣненіе признаковъ является объяснимымъ первичными измѣненіями половой клѣтки лишь до тѣхъ поръ, пока не указано прямого фактора,

вызвавшаго появленіе этого измѣненія въ теченіе индивидуальнаго цикла, и тѣмъ самымъ является тѣмъ же «благопріобрѣтеннымъ» признакомъ, то мнѣ кажется мы въ правѣ откинуть совершенно эту вторую характеристику.

Какъ критерій различія между природными и благопріобрѣтенными признаками намъ остается собственно лишь разница ихъ появленія во времени въ индивидуальномъ циклѣ. Является ли признакъ въ теченіе періода нарастанія энергіи жизнедѣятельности организма, т.-е. онтогенеза, или же признакъ является въ періодъ истощенія организма, когда организмъ сдѣлавшись взрослымъ, т.-е. достигнувъ максимума энергіи жизнедѣятельности въ индивидуальномъ циклѣ, переходитъ въ стадію отмиранія, вотъ, мнѣ кажется, основная разница между этими двумя разрядами признаковъ. Эта разница выразится по отношенію къ пластическимъ признакамъ ввидѣ непосредственнаго появленія изъ обобщеннаго первичнаго строенія гомодинамныхъ частей или же ввидѣ ихъ образованія изъ нѣкоторыхъ предварительно измѣненныхъ строеній этихъ послѣднихъ. Поэтому первыя я назвалъ выше эмбриональной измѣнчивостью организма, вторыя же мы можемъ подвести подъ циклъ измѣнчивости «взрослаго» организма.

Въ связи съ этимъ мы находимъ причины и третью характеристику различія между эмбриональной измѣнчивостью и «благопріобрѣтенной» ввидѣ наследуемости первой и ненаследуемости второй, какъ выраженіе степени отраженія различныхъ Reiz'овъ на всемъ организмѣ, въ различные періоды его индивидуальнаго цикла въ связи съ размѣрами дифференцировки его частей. Въ настоящее время мы можемъ принять, какъ фактъ почти окончательно доказанный, наследуемость признаковъ, пріобрѣтенныхъ организмомъ въ теченіе онтогенеза, хотя бы для возникновенія этихъ признаковъ мы и могли бы указать существованіе совершенно опредѣленныхъ факторовъ, обусловившихъ ихъ появленіе. Опыты Kamerer'a надъ *Salamandra maculata*, надъ *Alytes obstetricans*, опыты Chauvin надъ *Siredon pisciformis*, опыты Standfus'a, Fischer'a и Pictet надъ бабочками даютъ намъ въ этомъ отношеніи весьма замѣчательныя указанія. Съ другой стороны мы имѣемъ лишь весьма неопредѣленныя указанія на наследуемость признаковъ, пріобрѣтенныхъ во взросломъ состояніи. Мы можемъ указать здѣсь лишь наследуемость эпилепсіи, отмѣченную Brown Sequard'омъ у кроликовъ и подтвержденную Roma-

несомнѣно, указанія того же автора на рудиментарность задних конечностей у потомства собакъ, отгрызшихъ себѣ конечности вслѣдствіе поврежденія нервной системы заднихъ конечностей, наконецъ опыты Kolwey надъ птицами, а также Cattaneo, касающіеся также приобрѣтенія наслѣдуемыхъ признаковъ нервной системой. Всѣ эти опыты указываютъ намъ, что въ нервной системѣ сохраняется и во взросломъ состояніи способность приобрѣтать новыя свойства, или правильнѣе сказать, что черезъ посредство нервной системы могутъ передаваться по наслѣдству раздраженія, испытанныя организмомъ во взросломъ состояніи. Такъ какъ эти указанія сравнительно съ первыми являются весьма ничтожными, то мы въ правѣ сказать, что во взросломъ состояніи передача раздраженій потомству сводится къ минимуму.

Выражая собою нарушение равновѣсія факторовъ окружающей среды въ онтогенезѣ, эмбриональная измѣнчивость признаковъ должна была явиться главнымъ двигателемъ качественныхъ перемѣнъ пластическихъ признаковъ организма, являясь на сцену каждый разъ, какъ наступала перемѣна въ условіяхъ жизни организма. Въ ней организмъ имѣлъ тотъ аппаратъ, который позволялъ ему слѣдовать, измѣняя свои признаки, за качественными измѣненіями окружающихъ условій. Это обстоятельство является особенно важнымъ въ заключительный періодъ жизни организма, когда вмѣстѣ съ максимальнымъ напряженіемъ его энергіи поднимается до максимума и значеніе для организма согласованія его признаковъ съ качественными особенностями окружающей среды.

Формулируя свой знаменитый біогенетическій законъ, Геккель принималъ видоизмѣненіе онтогенеза лишь какъ простое искаженіе повторенія филогенеза, не придавая ценогенезамъ, какъ онъ называетъ эти искаженія, прогрессивнаго значенія. Эмбриональная измѣнчивость признаковъ является искаженіемъ повторенія филогенеза и съ этой стороны она является ценогенезомъ Геккеля, но значеніе ея вмѣстѣ съ тѣмъ прогрессивнаго характера и приводитъ къ измѣненію признаковъ взрослою организма. Впрочемъ и у Геккеля на этотъ счетъ существуетъ, какъ это справедливо указали его критики (Keibel, Hertwig, Mehnert), нѣкоторая недоговоренность. Одинъ изъ случаевъ ценогенеза, указываемыхъ Геккелемъ, названный имъ гетеротопіей и выражающійся въ закладкѣ какого-либо признака у

родителей и потомства въ разныхъ топографическихъ отношеніяхъ, является несомнѣнно подобнымъ прогрессивнымъ ценогенезомъ.

Эмбриональная измѣнчивость фактически была установлена весьма много разъ. Стоитъ указать въ этомъ отношеніи на работы Митрофанова, Гертвига, Мейнерта, Тура и многихъ другихъ, чтобы убѣдиться въ громадномъ распространеніи измѣнчивости признаковъ въ онтогенезѣ. Мнѣ лично пришлось съ ними сталкиваться постоянно, но особенно поучительными являлись въ этомъ отношеніи явленія, встрѣченныя мною у курицы, вслѣдствіе многочисленности просмотрѣнныхъ экземпляровъ.

По мѣрѣ увеличенія количества изучаемыхъ зародышей, намъ всегда приходится совершенно отказываться отъ критеріевъ старыхъ авторовъ, считавшихъ возможнымъ точную характеристику зародышей по степени развитія одного изъ наблюдаемыхъ признаковъ, и приходится присоединиться къ прямо противоположному мнѣнію, высказанному вышеупомянутыми авторами. Дѣйствительно, когда мы сравниваемъ много экземпляровъ зародышей какого-либо вида приблизительно равныхъ стадій, то убѣждаемся съ несомнѣнностью, что нельзя найти двухъ совершенно тождественныхъ случаевъ согласованія развитія отдѣльныхъ системъ органовъ. Мы постоянно видимъ запаздываніе однихъ признаковъ и ускореніе развитія другихъ. Эти отступленія отъ признаковъ нормальной формы развитія переводятъ эту послѣднюю въ форму максимальную по проценту нахождения и въ концѣ концовъ вмѣсто послѣдовательнаго ряда стадій даютъ намъ рядъ варіацій, по которымъ мы строимъ нѣкоторую нейтральную линію развитія.

Изслѣдованный нами въ настоящей работѣ примѣръ гетерометамеріи атласа является съ своей стороны точно также однимъ изъ случаевъ, когда измѣненіе положенія пластического признака можетъ произойти лишь исключительно вслѣдствіе эмбриональной измѣнчивости. Постепенный переносъ признаковъ затылочнаго сочлененія съ однихъ позвонковъ на другіе абсолютно невозможенъ у *Amniota* и этотъ процессъ можетъ совершиться лишь въ силу эмбриональной измѣнчивости, именно въ силу онтогенетической мутациі при закладкѣ признаковъ позвоночника. Это перемѣщеніе въ данномъ случаѣ будетъ однимъ изъ четырехъ случаевъ ценогенеза Геккеля, именно его случаевъ гетеротопіи.

Послѣдній примѣръ интересенъ для насъ еще и въ томъ отно-

шеніи, что на немъ мы можемъ установить совершенно точно независимость происхожденія эмбріональныхъ мутацій отъ измѣненія blastогенныхъ признаковъ, «Anlage» яйцеклѣтки, а лишь исключительно отъ измѣненія отношеній отдѣльныхъ морфологическихъ индивидуальностей въ теченіе онтогенеза къ различнымъ экфорлируемымъ энграммамъ. Какъ и всякая другая мутація въ расположеніи какихъ либо отдѣловъ позвоночника, связанная съ конкретнымъ «функциональнымъ» факторомъ, на примѣръ, передвиженіемъ конечностей, мутація въ расположеніи атласа является измѣненіемъ благопріобрѣтеннымъ, такъ какъ она связана съ проявленіемъ конкретного посторонняго фактора, мѣняющаго къ тому же иногда первичное расположеніе «Anlage» пластическихъ признаковъ по различнымъ сегментамъ. Поэтому какъ образованіе признаковъ затылочнаго сочлененія Amniota на нормальныхъ сегментахъ, такъ и развитіе ихъ на другихъ, являются совершенно одинаковыми благопріобрѣтенными въ онтогенезѣ явленіями.

Онтогенетическая мутація, которую я выдѣляю при переносахъ признаковъ позвоночника въ тѣхъ случаяхъ, когда послѣдніе не отражаются на пластическихъ признакахъ взрослога организма, является по отношенію къ общему понятію эмбріональной измѣнчивости признаковъ лишь частнымъ подраздѣленіемъ, указывающимъ на появленіе послѣдней до момента начала пластической дифференцировки даннаго гомодинамнаго ряда, вслѣдствіе чего и получается нормальная картина развитія признаковъ даннаго органа, перенесенная лишь на другія морфологическія индивидуальности. Тоже самое всецѣло относится и къ явленію «онтогенетической варіаціи», выдѣленному мною выше, являющемуся случаемъ простаго запаздыванія появленія въ онтогенезѣ измѣнчивости какихъ либо органовъ. Принципіальной разницы между этими двумя явленіями мы не можемъ выдѣлить никакой.

Намъ невольно напрашивается сравненіе онтогенетическихъ мутацій съ соответствующимъ имъ явленіемъ въ филогенезѣ. Существованіе въ нѣкоторыхъ случаяхъ чрезвычайнаго тождества признаковъ въ параллельныхъ вѣтвяхъ указываетъ намъ несомнѣнно, что организмы являются эквипотентными на нѣкоторыхъ стадіяхъ своего филогенеза. Въ это время любой организмъ, являющійся гомодинамнымъ представителемъ своей группы, можетъ явиться объектомъ для образованія нѣкоторыхъ пластическихъ признаковъ, если

условія его филогенеза фиксируютъ на немъ нѣкоторое проявленіе дѣятельности, т.-е. поставятъ его въ извѣстныя качественныя условія окружающей среды. Въ этихъ случаяхъ взрослая стадія этого организма, т.-е. вымирающая, будетъ имѣть совершенно одинаковые признаки съ признаками взрослыхъ стадій другихъ гомодинамныхъ организмовъ, оказавшихся въ тѣхъ же условіяхъ. Съ другой стороны, если это перемѣщеніе въ одинаковыя по качеству условія произойдетъ позднѣе, когда совершится уже нѣкоторая частичная гетеротопность органовъ, то въ организмахъ въ силу ихъ частичной дивергирующей предварительной дифференцировки признаковъ произойдетъ лишь частичное уподобленіе признаковъ съ признаками организмовъ другихъ нѣкогда гомодинамныхъ съ ними группъ, показавшихся ранѣе въ этихъ условіяхъ. Это частичное уподобленіе признаковъ параллельно уродливому уклоненію въ строеніи признаковъ, наблюдаемому при онтогенетическихъ варіаціяхъ. Какъ и въ послѣднемъ случаѣ, это частичное уподобленіе будетъ доступно нашему непосредственному наблюденію въ силу разницы основныхъ структуръ и мы опредѣлимъ его какъ вторичное приспособленіе признаковъ даннаго организма къ новой средѣ, присвоивъ этому явленію названіе конвергенціи, точно такъ же, какъ въ предыдущемъ случаѣ морфологи присвоили названіе «варіаціи» лишь случаямъ запаздыванія измѣнчивости признаковъ въ онтогенезѣ. Первый случай параллельнаго образованія признаковъ при «филогенетическихъ мутаціяхъ», какъ совершенно недоступный нашему учету, точно такъ же какъ и соотвѣтствующіе ему случаи онтогенетическихъ мутацій, не принимаются во вниманіе при обычныхъ сравнительно морфологическихъ изслѣдованіяхъ и не отражаются на сужденіяхъ объ гомологіи.

Итакъ, заканчивая настоящую главу, мы видимъ, что въ онтогенезѣ въ качествѣ начала, проявляющаго пластическіе признаки организма, играютъ роль тѣ же самые факторы, что и въ филогенезѣ. Количественное нарастаніе энергіи жизнедѣятельности зародыша, увеличивая его коэффициентъ дѣятельности, играетъ роль при этомъ экфорирующаго Reiz'a, вызывающаго на свѣтъ рядъ реакцій, соотвѣтствовавшихъ качественнымъ Reiz'амъ, связаннымъ съ нимъ энграммой. Сложная комбинація всѣхъ этихъ явленій экфоріи, благодаря массѣ разнообразныхъ факторовъ, дѣлаетъ возможнымъ лишь частичное повтореніе въ онтогенезѣ качественныхъ измѣненій признаковъ въ филогенезѣ.

Употребленный нами ранѣе терминъ проявленія дѣятельности, какъ факторъ дифференцировки признаковъ въ онтогенезѣ, мы можемъ замѣнить сейчасъ другимъ болѣе подходящимъ терминомъ экфоріей качественной реакціи организма, соответствующей данной величинѣ его коэффициента дѣятельности. Это не проявленіе активной дѣятельности данного органа, какъ фактора, формирующаго механически данный признакъ въ онтогенезѣ, какъ принимаетъ его школа *Entwicklungs - Mechanick*, это лишь экфорія нѣкоторой качественной потенціи дѣятельности органа, соответствовавшей его дѣятельности въ филогенезѣ при данной величинѣ коэффициента послѣдней. Поэтому указанія Брауса, доказывающія экспериментальнымъ путемъ фактъ образованія признаковъ въ силу наслѣдственной передачи ихъ внѣ прямого воздѣйствія внѣшней, механически обуславливающей ихъ причины, не противорѣчатъ нисколько нашимъ выводамъ, такъ какъ доказываютъ лишь намъ, что экфорія происходитъ самостоятельно въ каждой системѣ органовъ, въ чемъ мы убѣдились при сравненіи развитія затылочнаго отдѣла на основаніи несогласованности развитія отдѣльныхъ системъ органовъ.

Вмѣстѣ съ тѣмъ фактъ существованія онтогенетическихъ мутацій, т. е. эквипотентности отдѣльныхъ членовъ гомодинамнаго ряда при экфоріи качественныхъ признаковъ, характерныхъ для его отдѣльныхъ представителей, указываетъ намъ на интересное явленіе зависимости экфоріи не отъ зачатковъ, заложенныхъ въ бластогенныхъ признакахъ, а отъ реакціи органическаго начала на данную высоту уровня коэффициента его дѣятельности. Эта реакція можетъ выразиться въ совершенно одинаковомъ размѣрѣ на любой гомодинамной части организма, гдѣ только образуются, въ силу неизвѣстныхъ намъ причинъ, условія проявленія данной энграммы, а такъ какъ въ силу безчисленныхъ возможностей подъ вліяніемъ воздѣйствія окружающей среды могутъ всегда произойти колебанія въ мѣстѣ явленія этихъ условій, то мы и встрѣтимся съ высоко интереснымъ явленіемъ образованія тождественныхъ признаковъ на совершенно различныхъ морфологическихъ индивидуальностяхъ, иначе говоря съ варіаціями, существованіе которыхъ неуловимо по строенію взрослыхъ организмовъ. Въ этомъ случаѣ нѣтъ проявленія бластогенныхъ признаковъ, здѣсь есть только развертыванія организма въ рядъ пластическихъ признаковъ подъ вліяніемъ сложнаго процесса нарастанія его коэффициента дѣятельности, вслѣдствіе ухудшенія общихъ

условіи жизни зародыша и связаннаго съ послѣднимъ сложнаго процесса экфоріи качественныхъ проявленій дѣятельности зародыша.

Благодаря сложности этого процесса, при полномъ отсутствіи его связи съ проявленіемъ опредѣленныхъ морфологическихъ индивидуальностей, мы можемъ, приступая къ сравнительно эмбриологическому изысканію, искать въ сравненіи онтогенезовъ все, что угодно, кромѣ филогеніи. Эту послѣднюю намъ не укажутъ ни сходства морфологическихъ признаковъ у различныхъ зародышей, ни сходства послѣднихъ съ строеніемъ какихъ-либо взрослыхъ организмовъ. И тождества укажутъ намъ лишь на постоянство закона аналогіи образованія признаковъ въ равныхъ условіяхъ и позволятъ намъ высказаться ввиду своего постоянства лишь въ пользу математически точнаго согласованія строенія признаковъ съ факторами внѣшнихъ условій, обуславливающими появленіе соотвѣтствующей дѣятельности организма. Это положеніе, высказанное Ру (Roux), находитъ себѣ въ этомъ постоянствѣ появленія аналогичныхъ пластическихъ признаковъ несомнѣнно полное подтвержденіе. И съ нашей стороны громадной ошибкой явилось бы, если бы мы вмѣстѣ съ Браусомъ, доказавъ появленіе въ онтогенезѣ пластическихъ признаковъ въ силу закона экфоріи, приняли бы ихъ строеніе за руководящую нить изслѣдованія филогеніи. Это привело бы насъ естественно къ соединенію воедино лишь параллельныхъ филогенетическихъ линій, въ которыхъ сходные признаки появились лишь въ силу аналогіи. Признавая поэтому все громадное значеніе опытовъ Брауса, какъ блестящее доказательство отсутствія грубаго механическаго значенія дѣятельности при формированіи органовъ, мы вмѣстѣ съ тѣмъ можемъ сказать, что въ онтогенезѣ можно найти лишь данныя для восстановленія картины пластическихъ признаковъ той или другой формы въ теченіе ея филогенеза, но вмѣстѣ съ тѣмъ нельзя встрѣтить совершенно никакихъ данныхъ для объединенія на этомъ основаніи другъ съ другомъ филогенезовъ сравнительныхъ формъ, ибо у насъ нѣтъ никакихъ конкретныхъ свѣдѣній относительно развѣтвленія филогенезовъ этихъ организмовъ. Это послѣднее могло бы дать намъ исключительно лишь знаніе ихъ конкретнаго палеонтологическаго ряда. Поэтому мы можемъ въ результатѣ нашихъ эмбриологическихъ изысканій дать лишь приблизительную линію измѣненія пластическихъ признаковъ даннаго организма въ теченіе его филогеніи, не дѣлая изъ этого никакихъ обобщеній относительно

его отношеній къ другимъ организмамъ. Примѣры подобныхъ параллельныхъ схемъ въ палеонтологіи даютъ намъ *Litopterna* и *Equidae*, которыхъ мы на основаніи сравнительно эмбриологическихъ изысканій должны бы были соединить воедино вслѣдствіе неизбѣжнаго повторенія у нихъ въ онтогенезѣ тождественныхъ стадій, какъ результата тождественныхъ переходовъ въ ихъ параллельныхъ филогенезахъ. Полученная нами при изученіи онтогенеза схема будетъ лишь схемой исторіи измѣненія данной органической массы въ теченіи ея цикла отъ максимума благопріятности жизненныхъ условій къ минимуму послѣднихъ, соответствующему моменту изученія. По даннымъ ея мы въ общихъ чертахъ можемъ намѣтить условія проявленія дѣятельности этого организма на различныхъ этапахъ его существованія.

Намъ нужно помнить слова Herbert Hurst'a: «A bird do not develop into a fish, and then into a reptile, and chemin to a bird. There is no fish stage, no reptile stage, in its ontogeny. The adult resembles an adult fish only very remotely. Every earlier stage resembles the corresponding earlier stage of the fish more closely. There is a parallelism between the two ontogenies. There is no parallelism between the ontogeny and phylogeny of either a bird or any other animal whatever», и нѣсколько ранѣе: «My object now is to show that in neither case can a record of the variation at any one stage of evolution be preserved in the ontogeny, much less can the ontogeny come to be a series of stages representing in proper chronological order some of the stages of adult structure, which have been passed through in the course of evolution».

Г Л А В А Х I.

Поли- или монофилизмъ животнаго царства и заключеніе.

„Mais il faut savoir faire l'avèu, que nous sommes à l'heure actuelle tout à fait impuissant à observer et même à expliquer autrement que par des simples vues theoriques les divergences fondamentales, qui separent les ordres, les classes et les grands embrachements du regne animal“.
Ch. Depéret.

Намъ предстоитъ въ заключеніе остановиться на самомъ трудномъ вопросѣ, именно на вѣроятности моно- или полигеннаго происхожденія животнаго царства. Сравнительная морфологія, принявъ въ концѣ прошлаго столѣтія эволюціонную догму, выдвинула, какъ доказательство моногеннаго происхожденія организмовъ возможность соединенія другъ съ другомъ различно организованныхъ существъ цѣпью переходныхъ признаковъ. Для всѣхъ организмовъ оказывалось всегда возможнымъ выдѣлить нѣкоторый гипотетическій организмъ, обобщающій основные принципы строенія сближаемыхъ формъ. Самый фактъ возможности выдѣленія подобныхъ прототиповъ казался достаточнымъ для признанія дѣйствительнаго существованія нѣкогда этого нынѣ вымершаго гипотетическаго нейтральнаго существа.

Просмотрѣнныя нами въ главѣ IX указанія палеонтологіи относительно существованія параллельныхъ рядовъ при филогенетическомъ развитіи организмовъ указываютъ намъ, что въ этой послылкѣ лежитъ коренная ошибка, тѣ признаки, которые объединяють въ настоящее время различные организмы, могли всегда появиться независимо отъ существованія или отсутствія у нихъ общаго предка. То обстоятельство, что признаки хищныхъ или копытныхъ появлялись независимо въ параллельныхъ вѣтвяхъ, обособившихся другъ отъ друга на очень древней ступени ихъ развитія въ то время, когда еще нельзя было говорить о ближайшей дифференцировкѣ какихъ либо основныхъ признаковъ хищнаго или копытнаго животнаго, показываетъ намъ, что существованіе какой либо суммы

тождественныхъ морфологическихъ признаковъ нисколько не указываетъ намъ на существованіе у данныхъ организмовъ общаго предка съ определеннымъ рядомъ признаковъ, объединяющихъ эти организмы. Всѣ эти признаки могли появиться параллельнымъ образомъ подъ вліяніемъ одинаковаго измѣненія окружающихъ условій въ теченіе генезиса этихъ параллельныхъ вѣтвей. Примѣры *Nimravidae* и *Felidae* или *Litopterna* и *Perissodactyla*, гдѣ тождество распространяется на весьма значительную сумму признаковъ, являются, въ этомъ отношеніи высоко поучительными. Не удивительно поэтому, что рядъ крупныхъ палеонтологовъ, каковы *Jaekel*, *Huatt*, *Steinmann*, *Osborn*, до извѣстной степени *Cope* и *Matthew*, высказываются за полифилитическое развитіе организмовъ.

Въ самомъ дѣлѣ, въ настоящее время, возстановливая рядъ параллельныхъ вѣтвей отъ высшихъ формъ до стадій чрезвычайной обобщенности строенія ихъ первыхъ представителей, мы подходимъ къ рѣшенію вопроса—является ли сходство этихъ послѣднихъ тождествъ опирающимся на положительныя указанія одинаковости морфологическихъ признаковъ, или же мы имѣемъ здѣсь дѣло съ мнимымъ тождествомъ вслѣдствіе того, что не однородность организмовъ на этихъ стадіяхъ скрыта отсутствіемъ определенныхъ отрицательныхъ признаковъ. Вопросъ здѣсь ставится съ той же определенностью, съ которою нѣкогда былъ поставленъ вопросъ Оскаромъ Гертвигомъ относительно значенія тождества начальныхъ стадій онтогенеза. Въ послѣднемъ случаѣ мы имѣемъ ту же картину полного тождества раннихъ стадій развитія параллельныхъ вѣтвей (онтогенезовъ), сопровождающуюся дивергенціей конечныхъ точекъ, какъ и въ филогенезѣ, и этому тождеству приписывалось точно также значеніе положительнаго указанія на дѣйствительное большее тождество другъ съ другомъ зародышей на раннихъ стадіяхъ сравнительно со взрослыми. Оскаръ Гертвигъ въ этомъ случаѣ разъяснилъ, что тождество зависитъ здѣсь отъ отсутствія внѣшнихъ признаковъ различія, доступныхъ нашему наблюденію, и что разница между двумя яйцеклѣтками разныхъ организмовъ равновелика съ разницей между этими же организмами во взросломъ состояніи.

Въ онтогенезѣ *O. Гертвигъ* опредѣлилъ эту разницу тѣмъ, что изъ одной яйцеклѣтки гастрюли и такъ далѣе разовьется одинъ организмъ изъ другой—другой. Мнѣ кажется, что мы должны подойти съ этимъ же критеріемъ и къ анализу той первичной обобщенной

массы, которая объединяетъ въ себѣ корни всѣхъ параллельныхъ вѣтвей въ филогенезѣ. Тождество ея зависитъ точно также отъ того, что у организмовъ на этой стадіи нѣтъ внѣшнихъ признаковъ различія, доступныхъ нашему наблюденію, при помощи которыхъ мы могли бы раздѣлить ихъ въ это время по тѣмъ параллельнымъ вѣтвямъ, которыя наблюдаемъ позднѣе.

Расхожденіе параллельныхъ стволовъ вскрывающее скрытую разницу отдѣльныхъ организмовъ этой общей массы, приходится различать очень рѣзко отъ позднѣйшаго раздробленія расхожденія качественныхъ различій у представителей отдѣльныхъ вѣтвей въ періодъ максимальнаго напряженія энергіи жизнедѣятельности организмовъ. Въ первомъ случаѣ мы встрѣчаемъ расхожденіе организмовъ, благодаря количественной разницѣ ихъ коэффициентовъ дѣятельности. Тождество качественныхъ признаковъ послѣднихъ можетъ обусловить въ нѣкоторыхъ случаяхъ невозможность раздѣленія другъ отъ друга этихъ вѣтвей до того времени, пока увеличеніе нашихъ свѣдѣній не дастъ намъ возможность возстановить конкретнымъ образомъ филогенію каждой изъ нихъ. Стоитъ въ этомъ отношеніи вспомнить исторію развитія основныхъ точекъ зрѣнія на *Creodontia*, *Condylarthra* или *Anthropomorphae*, какъ на дѣйствительныхъ предковъ хищныхъ, копытныхъ и человѣка, и тѣ розыски, которые дѣлались нѣкогда относительно того, кто изъ представителей первыхъ является истиннымъ предкомъ послѣднихъ. Все это замѣнилось при увеличеніи нашего запаса фактовъ признаніемъ существованія рядовъ параллельныхъ вѣтвей, среди которыхъ между прочимъ оказались и *Creodontia*, и *Condylarthra*, и *Primatae*, а также признаніемъ существованія первичной обособленной массы организмовъ типа хищныхъ, копытныхъ или приматовъ, изъ которой начались самостоятельно эти параллельныя вѣтви. Мы уже не говоримъ сейчасъ про послѣдовательность положенія этихъ группъ въ общемъ деревѣ филогенеза, мы говоримъ про ихъ расположеніе на отдѣльныхъ параллельныхъ вѣтвяхъ и про сравнительную близость этихъ вѣтвей другъ съ другомъ. Такие случаи, какъ параллельныя филогеніи *Litopterna* и *Perissodactyla*, гдѣ мы встрѣчаемъ полное тождество всей послѣдовательности измѣненія признаковъ, указываютъ намъ, что разница между этими стволами опирается не на качественныя различія въ признакахъ, а на количественныя, на то, что мы выражаемъ понятіемъ о большей или меньшей примитивности организаціи и что въ

дѣйствительности выражаетъ сравнительное количество доступныхъ нашему наблюденію признаковъ отличія въ строеніи органовъ того или иного организма.

Совершенно иной критерій раздѣленія мы встрѣчаемъ позднѣе при дробленіи каждой изъ этихъ параллельныхъ вѣтвей. Въ этомъ случаѣ вмѣсто разницы въ величинѣ коэффиціента дѣятельности мы беремъ въ качествѣ критерія разницу въ качествѣ послѣдняго, иначе говоря, мы изслѣдуемъ уже не раздѣленіе различныхъ по энергіи организмовъ другъ отъ друга, а распредѣленіе гомодинамныхъ организмовъ по различнымъ качественнымъ комбинаціямъ окружающихъ условій, въ которыхъ этимъ организмамъ приходится проявлять свою энергію. Въ первомъ случаѣ мы имѣемъ раздѣленіе гетерогенныхъ параллельныхъ вѣтвей, во-второмъ—мы имѣемъ распаденіе моногенной вѣтви на рядъ боковыхъ при приспособленіи ея представителей къ различнымъ условіямъ проявленія своей работы. Раздѣляющимъ пунктомъ является въ первомъ случаѣ разница энергіи органическихъ матеріальныхъ величинъ, во-второмъ—разница комбинацій окружающихъ условій, въ которыхъ первымъ приходится проявлять свою дѣятельность.

Такимъ образомъ мы видимъ, что установленіе тождества общаго плана морфологическаго строенія еще недостаточно для признанія генетическаго единства этихъ организмовъ. Мы можемъ на этомъ основаніи признать лишь существованіе въ исторіи этихъ организмовъ стадій, сходныхъ по своему строенію.

Въ дѣйствительности мы можемъ различать организмы лишь по предѣльности напряженія ихъ энергіи, иначе говоря по тѣмъ моментамъ, когда организмы достигаютъ взрослой филогенетической стадіи. Количество признаковъ, достигнутыхъ организмомъ на этихъ стадіяхъ, является наиболѣе нагляднымъ указаніемъ размѣра его коэффиціента дѣятельности, т.-е. его энергіи.

Противъ полифилитическаго развитія животнаго царства обычно ставится положеніе о полной достаточности для объясненія всѣхъ послѣдующихъ явленій измѣненія организмовъ признанія первичнаго существованія одного или немногихъ начальныхъ организмовъ. Перенаселеніе, которое должно наступить по мнѣнію каждого дарвиниста въ силу размноженія въ весьма непродолжительномъ времени, приведетъ по этому мнѣнію тотчасъ къ ожесточенной борьбѣ за существованіе и слѣдовательно создастъ условія острого отбора

признаковъ. Отсюда логически полная достаточность возникновенія всего животнаго царства отъ немногихъ родоначальныхъ формъ и слѣдовательно признаніе вѣроятности, такъ называемаго, монофили- тическаго развитія. Я уже указывалъ выше (глава IX) что въ этой точкѣ зрѣнія есть существенныя неправильности. Во-первыхъ, въ первые періоды жизни перенаселяемость земли должна была быть отодвинута до предѣловъ и слѣдовательно никакого отбора вслѣд- ствіе борьбы за существованіе не могло существовать. Во-вторыхъ, всѣ эволюціонисты, начиная съ Дарвина, признаютъ существованіе прямо противоположнаго явленія въ тѣхъ случаяхъ, когда небольшо- численные организмы оказываются гдѣ либо изолированными и сох- раняются въ силу этого въ неприкосновенномъ видѣ. Въ послѣд- немъ случаѣ мы имѣемъ не одну пару, а многихъ индивидуумовъ, отдѣленныхъ отъ остальныхъ организмовъ на какой либо ограни- ченной площади, и эта изоляція признается всеми достаточной для выключенія этихъ организмовъ изъ сферы отбора и сохранения ихъ въ «примитивномъ» состояніи. Если первое положеніе о томъ, что немногіе первые организмы должны были перенаселить землю и создать условія остраго отбора правильно, то очевидно, что и во- второмъ случаѣ въ ограниченномъ пространствѣ должны были воз- никнуть немедленно явленія перенаселенія занятаго этими орга- низмами пространства и, какъ слѣдствіе послѣдняго, острый отборъ. Эволюція этихъ организмовъ направилась бы быть можетъ отлич- но отъ эволюціи остального населенія земной поверхности, но была бы во всякомъ случаѣ столь же значительна, какъ и послѣд- няя, если даже не болѣе, вслѣдствіе болѣе легкой перенаселяемости малаго пространства, нежели большого.

Итакъ, мы видимъ, что въ первыхъ же положеніяхъ мы встрѣ- чаемъ противорѣчія, дѣлающія совершенно недостаточными доказа- тельства въ пользу признанія вѣроятности происхожденія животнаго міра отъ немногихъ первичныхъ организмовъ. Теоретически и фа- ктически мы встрѣчаемъ весьма существенныя противорѣчія съ этимъ основнымъ тезисомъ современнаго эволюціонизма.

Съ другой стороны мы встрѣчаемъ весьма существенныя тео- ретическія соображенія въ пользу множественнаго возникновенія жизни; эти соображенія подтверждаются къ тому же и рядомъ фак- тическихъ указаній, которыя мы можемъ почерпнуть въ палеонто- логіи.

Прежде всего слѣдуетъ помнить, что, говоря о какомъ либо періодѣ въ развитіи животнаго міра, мы рассматриваемъ послѣдній всегда исторически, т. е. принимаемъ, что этотъ періодъ имѣлъ нѣкоторую временную послѣдовательность. Мы не имѣемъ поэтому никакихъ основаній подходить иначе и къ оцѣнкѣ періода возникновенія жизни на поверхности земли. Намъ нельзя его рассматривать какъ случайный взмахъ дирижера, а должно принять его, какъ нѣкоторую фазу въ исторіи земли, различая въ ней моментъ появленія максимума и исчезновенія. Моментъ появленія «жизни» какъ и всякій другой является нѣкоторымъ историческимъ періодомъ, въ теченіи котораго существовали условія оптимума для жизни на землѣ и какъ и во всякомъ другомъ историческомъ процессѣ мы не имѣемъ никакихъ данныхъ для признанія полного неизбежнаго постоянства этихъ послѣднихъ и должны во всякомъ случаѣ признать существованіе въ немъ трехъ фазъ—нарастанія оптимума, его максимума и наконецъ пониженія. Эти три фазы по отношенію къ организмамъ, возникающимъ въ эти періоды, выразятся не въ смыслѣ разницы внѣшняго вида появившихся въ его различныхъ фазахъ организмовъ, а ввидѣ образованія различныхъ по объему энергіи организмовъ. Какъ я уже выше указывалъ, внѣшній видъ организмовъ въ періодъ возникновенія долженъ быть быть безразличнымъ и слѣдовательно тождественнымъ у всѣхъ организмовъ (благодаря своей аморфности), и гетерогенность организмовъ могла лишь быть выраженной ввидѣ разницы внутренней энергіи ихъ органическихъ матеріальныхъ массъ и тѣхъ внутреннихъ физико-химическихъ цикловъ силъ, которые въ дальнѣйшемъ, не возникая уже болѣе вновь, лишь передавались преемственно отъ одного организма другому, обуславливая своею разницей разновременность образованія организмами внѣшнихъ коэффициентовъ дѣятельности. Въ этихъ массахъ, недоступныхъ нашему непосредственному наблюденію, должна была скрываться разница возникающихъ организмовъ и выступить наружу въ образѣ признаковъ, доступныхъ нашему наблюденію, когда перемѣна окружающихъ условій, обуславливая усиленную работу организмовъ, вызвала на свѣтъ коэффициентъ дѣятельности этихъ организмовъ въ полномъ объемѣ, создавъ максимумъ гармоніи ихъ пластическихъ признаковъ съ окружающей средой.

Если опираясь формально на значеніе отсутствія признаковъ различія, какъ на указаніе гожества этихъ организмовъ, мы при-

знаемъ ихъ единство, то во всякомъ случаѣ мы должны признать, что этихъ первичныхъ аморфныхъ организмовъ населяло землю количество огромное, пропорціональное ихъ энергій, т.-е. то число, которое являлось перенаселяющимъ для этого періода. Изъ этого то колоссальнаго количества особей возникли всѣ послѣдующія формы организмовъ. Такъ какъ всѣ организмы въ этотъ моментъ были эквивалентны, то разница ихъ отношеній къ тѣмъ или инымъ качественнымъ различіямъ окружающей среды опредѣлила позднѣе строеніе ихъ признаковъ подобно тому, какъ соответствующая этому явленію разница отношеній элементовъ гомодинамныхъ рядовъ къ какимъ либо проявленіемъ дѣятельности зародыша, вызываетъ въ онтогенезѣ явленія гетерометамеріи. Какимъ же образомъ можно говорить при этомъ про монофилитическое образованіе послѣдующихъ поколѣній. Мы имѣемъ во всякомъ случаѣ миллионы исходныхъ точекъ, изъ которыхъ начались параллельныя и расходящіяся вѣтви грядущихъ поколѣній. Ограничивать ихъ какими либо числовыми предѣлами, сводя образованіе каждой новой высшей генерации къ одной родоначальной формѣ, абсолютно нельзя, такъ какъ это является въ данномъ случаѣ высшимъ произволомъ.

Помимо чисто теоретическихъ соображеній, мы имѣемъ еще и указаніе фактическихъ данныхъ палеонтологіи; я уже указывалъ выше, что въ палеонтологіи мы сталкиваемся съ явленіемъ смѣны однѣхъ группъ организмовъ другими съ большимъ коэффиціентомъ дѣятельности. Особенно ярко выступаетъ эта смѣна въ замѣщеніи стегоцефаловъ рептиліями и послѣднихъ млекопитающими. Принципіально страннаго въ подобномъ замѣщеніи мы ничего казалось бы не должны встрѣтить, такъ какъ указанныя группы какъ бы намѣчаютъ послѣдовательный филогенезъ млекопитающихъ. Но дѣло въ томъ, что въ каждой изъ двухъ первыхъ группъ мы совершенно не наблюдаемъ подготовки типа высшей формы, а лишь чрезвычайно значительную и въ высшей степени своеобразную специализацію своихъ особенностей подчасъ совершенно параллельную во всѣхъ трехъ группахъ. Стоя на монофилитической точкѣ зрѣнія и рассматривая млекопитающихъ какъ высшій типъ рептилій, мы должны ожидать встрѣтить въ палеонтологіи подготовку типа млекопитающаго въ ихъ предшественникахъ—высшихъ рептиліяхъ. Если мы и не можемъ быть увѣрены встрѣтить въ современныхъ моменту выдѣленія млекопитающихъ высшихъ рептиліяхъ прямыхъ предковъ

млекопитающихъ, то въ послѣднихъ мы должны ожидать во всякомъ случаѣ найти тѣ признаки, отборомъ которыхъ намѣтился типъ млекопитающихъ, такъ какъ предки млекопитающихъ должны бы стоять въ рядахъ высшихъ рептилій. Разумѣется я говорю здѣсь про высшихъ рептилій, подразумѣвая здѣсь не нынѣ живущія формы, а формы, современныя моменту выдѣленія млекопитающихъ.

Между тѣмъ мы встрѣчаемъ совершенно обратное явленіе. Млекопитающія стоятъ совершенно особнякомъ отъ позднѣйшихъ рептилій и представителей послѣднихъ современныхъ моменту выдѣленія млекопитающихъ ни въ какомъ случаѣ нельзя связать съ послѣдними. Типъ совершенствованія позднѣйшихъ рептилій направленъ въ сторону отъ млекопитающихъ и если бы мы захотѣли связать послѣднихъ съ рептиліями, то намъ пришлось бы искать сходныхъ формъ среди первыхъ обобщенныхъ рептилій, т.-е. у тѣхъ представителей, сходство которыхъ съ млекопитающими и рептиліями будетъ обуславливаться отсутствіемъ признаковъ, характерныхъ для этихъ двухъ группъ.

Это обстоятельство дсполняется еще и тѣмъ, что въ то время, какъ современные первымъ млекопитающимъ рептиліи достигали громадныхъ размѣровъ и проявляли чрезвычайно высокую специализацію своихъ признаковъ, первыя млекопитающія являлись въ это же время весьма ничтожными существами съ весьма слабо дифференцированными пластическими особенностями, отступая на задній планъ по сравненію съ своими современниками рептиліями. Между тѣмъ переменна орографическихъ условій, протекающая между мѣловымъ періодомъ и третичной эрой, явилась достаточной, чтобы убить всѣхъ высокоспециализированныхъ рептилій, изъ которыхъ нието не проникаетъ выше мѣла, и не могла уничтожить млекопитающихъ, по отношенію къ которымъ она достигаетъ прямо противоположнаго эффекта, вызывая энергичное и быстрое видообразование при заселеніе млекопитающими всѣхъ материковъ, очищенныхъ отъ ихъ конкурентовъ.

Интересно замѣтъ, что между качественными особенностями признаковъ двухъ смѣняющихся другъ друга классовъ существуетъ много общаго, но непроходимую пропасть между ними составляетъ въ нашихъ глазахъ размѣръ коэффиціентовъ дѣятельности и связанная съ послѣднимъ степень совершенства выработки пластическихъ признаковъ ихъ организма. Такимъ образомъ мы присутствуемъ при стран-

номъ явленіи, гдѣ группа, способная подъ вліяніемъ отбора создать высоко совершенные признаки, гораздо болѣе могущественная въ этомъ отношеніи, нежели ея современники рептиліи, остается несмотря на это въ теченіе длиннаго періода на заднемъ планѣ, внѣ совершенствованія своихъ признаковъ, и начинаетъ развертываться лишь тогда, когда окончательно вымираютъ истощенныя своей спеціализаціей рептиліи. Если бы отборъ распространялся въ это время въ равной степени на рептилій и на млекопитающихъ, то послѣднія должны бы были вытѣснить рептилій гораздо раньше третичной эры. Во всякомъ случаѣ въ признакахъ млекопитающихъ должны были бы остаться слѣды ихъ конкуренціи съ рептиліями. Съ другой стороны, если этихъ слѣдовъ нѣтъ и даже, какъ мы видимъ, млекопитающія входятъ въ внезапную эру видообразования немедленно послѣ устранения рептилій, то мы вправѣ сказать, какъ я уже выше указывалъ, что представители этихъ двухъ группъ разнo относятся къ отбору и что въ послѣднемъ играютъ роль не только отборъ внѣшнихъ качественныхъ отличій, но также и отборъ энергіи жизнедѣятельности организмовъ. Организмъ млекопитающихъ, какъ болѣе жизнедѣятельный, былъ подъ меньшимъ вліяніемъ качественного отбора, нежели рептиліи, въ періоды юры и мѣла, когда послѣднія приближались къ своему вымиранію, достигнувъ максимума напряженія своей энергіи, и потому млекопитающія смѣнили рептилій, когда вслѣдствіе дальнѣйшаго ухудшенія условій жизни послѣднія должны были вымереть. Достигнувъ въ этотъ періодъ въ свою очередь кульминаціоннаго пункта напряженія своей энергіи, млекопитающія оказались въ сферѣ качественного отбора и развернулись въ третичной эрѣ въ рядъ формъ, подчасъ приближающихся по своей спеціализаціи къ своимъ предшественникамъ въ тѣхъ случаяхъ, когда встрѣчалась аналогія дѣятельности, но рѣзко отличныхъ отъ послѣднихъ по количеству образуемыхъ ими въ своихъ аппаратахъ признаковъ.

Существованіемъ подобныхъ смѣнъ типовъ совершенствованія мы можемъ подтвердить высказанную выше точку зрѣнія разнородности запасовъ энергіи организмовъ, зависящую отъ хода историческаго процесса образованія жизни. Въ этой смѣнѣ сказывается включеніе въ сферу высшаго напряженія энергіи организмовъ съ различнымъ запасомъ послѣдней.

При изслѣдованіи филогеніи морфологъ останавливается обычно исключительно лишь на качественной разницѣ въ строеніи

признаковъ и забываетъ про количественную. Вслѣдствіе этого его филогенія удовлетворяетъ лишь представленіямъ объ распредѣленіи организмовъ по различнымъ комбинаціямъ факторовъ окружающей среды. Не имѣя критерія количественнаго, морфологъ при этомъ часто объединяетъ воедино организмы съ различными коэффициентами дѣятельности въ силу аналогіи ихъ признаковъ подъ вліяніемъ однородныхъ условій существованія. Это обстоятельство отразилось и на полной невозможности сближенія другъ съ другомъ филогенетическихъ линій крупныхъ систематическихъ группъ. Всѣ попытки въ этомъ отношеніи оказываются всегда въ высшей степени мало убѣдительными.

Въ самомъ дѣлѣ, въ филогенезѣ отдѣльныхъ организмовъ мы можемъ установить, какъ я выше указывалъ, стадію эквипотентности подобныхъ организмовъ. Эта стадія эквипотентности, простирающаяся до начала значительной качественной дифференцировки признаковъ данныхъ организмовъ по тѣмъ различнымъ частнымъ комбинаціямъ, въ которыхъ ихъ отдѣльнымъ представителямъ приходится жить, является стадіей обобщеннаго строенія, когда любой изъ этихъ организмовъ можетъ въ своей послѣдующей исторіи развить максимумъ пластическихъ признаковъ въ любомъ направленіи. Какъ я указывалъ въ главѣ IX, на этой стадіи могутъ проявиться «филогенетическія мутаціи», т. е. любой организмъ можетъ стать родоначальникомъ любой послѣдующей пластически дифференцированной вѣтви эквипотентныхъ съ нимъ организмовъ. Явленія перемѣщенія организмовъ по различнымъ комбинаціямъ условій жизни на этой стадіи не отражаются еще ввидѣ созданія какихъ-либо уклоняющихся особенностей въ послѣдующихъ филогенетическихъ вѣтвяхъ. Постепенно въ строеніи организма появляется дифференцировка качественныхъ различій, характерныхъ для тѣхъ или иныхъ опредѣленныхъ комбинацій условій его жизни. Чѣмъ больше будетъ періодъ, въ теченіе котораго организмъ оказывался въ сферѣ вліянія опредѣленныхъ качественныхъ условій, чѣмъ послѣдовательнѣе въ опредѣленномъ направленіи проявились по мѣрѣ нарастанія его коэффициента дѣятельности пластическіе признаки, характерные для данной среды, тѣмъ больше будетъ тотъ пассивъ пластическихъ признаковъ, который необходимо дедифференцировать при перемѣнѣ организмомъ условій своего существованія и необходимости вслѣдствіе этого образованія новыхъ качественныхъ отличій въ пласти-

ческих признакахъ. Этотъ пассивъ образуетъ какъ бы основаніе, на которомъ проявляются новыя качественныя измѣненія.

По мѣрѣ дальнѣйшаго приближенія къ максимуму коэффиціента дѣятельности, это основаніе будетъ становиться все больше и больше и, наконецъ, сдѣлается уже неизмѣняемымъ. Въ онтогенезѣ эти пластическія измѣненія, вызванныя слишкомъ позднимъ перемѣщеніемъ проявленія дѣятельности, вызываютъ неправильности въ качественномъ строеніи признаковъ, которыя я выдѣлилъ подъ названіемъ онтогенетическихъ варіацій. Проводя параллель съ онтогенезомъ, я назову и запозданіе этихъ перемѣщеній въ филогенезѣ «филогенетическими варіаціями».

Каждая «филогенетическая варіація» имѣетъ въ своемъ основаніи остатки того основанія, которое образовалось изъ признаковъ, выработавшихся въ другой предшествующей комбинаціи условій жизни организма. Опредѣленіе этой то комбинаціи и является фактически опредѣленіемъ гомологій въ филогенетическомъ методѣ. Сравнительный анатомъ, сравнивая строенія различныхъ организмовъ, выдѣляетъ основаніе, на которомъ развились различныя «вторичныя» признаки, за ту морфологическую индивидуальность, которая явилась объектомъ отбора у нѣкогда исчезнувшаго предка сравниваемыхъ организмовъ.

Эта морфологическая индивидуальность, указывающая на гомологію этихъ органовъ, позволяетъ ему уже разсматривать наслоишіяся на нее измѣненія какъ отдѣльныя послѣдующія явленія въ генезисѣ данныхъ организмовъ. При этомъ форма, у которой основная база существуетъ лишь въ наиболѣе обобщенномъ видѣ, что указываетъ на весьма древнюю филогенетическую варіацію въ исторіи даннаго организма, принимается морфологомъ за совершеннѣйшую, такъ какъ у нея существуетъ максимумъ позднѣйшихъ наслоеній и, наоборотъ, форма, которая осталась долѣе всего въ условіяхъ первичной дѣятельности и признаки которой выражаютъ лишь дальнѣйшую спеціализацію этой базы, принимается имъ за примитивную, дедифференцируя ее до строенія обобщенной базы первой. Такъ какъ мы сталкиваемся съ подобными же явленіями въ каждомъ отдѣльномъ признакѣ и всѣ новыя признаки, появившіяся при нарастаніи коэффиціента дѣятельности организма, испытывали тѣ же періоды, то естественно, что подобный методъ можетъ быть проведенъ, распыляясь по самымъ мелкимъ признакамъ.

Въ этой послѣдовательности отношеній признаковъ первичной дѣятельности къ признакамъ, наслоившимся на нихъ вслѣдствіе филогенетической варіаціи, морфологъ видитъ указанія на отсутствіе «функціональнаго» вліянія дѣятельности органа при образованіи основныхъ морфологическихъ индивидуальностей. Наслаивающіеся признаки «вторичные» могутъ явиться въ его глазахъ «функціональными», но «первичное» основаніе является всегда опредѣленной морфологической индивидуальностью, указывающей на происхожденіе сравниваемыхъ организмовъ отъ общаго предка. Въ данномъ случаѣ совершенно забывается, что это лишь признаковъ первичной дѣятельности и что какъ таковой онъ является характернымъ для всѣхъ организмовъ, существовавшихъ при одинаковомъ напряженіи коэффиціента ихъ дѣятельности въ опредѣленной комбинаціи окружающихъ условий. Мы не можемъ здѣсь почерпнуть указаній ни на общее происхожденіе организмовъ, ни на послѣдовательность ихъ расхожденія. Въ строеніи этихъ признаковъ, какъ и во всѣхъ остальныхъ, мы видимъ лишь отраженіе силъ противодѣйствія организму окружающей среды при проявленіяхъ его жизни на различныхъ уровняхъ размѣра его работы для поддержанія жизни, иначе говоря на различныхъ уровняхъ затраты энергіи для жизнедѣятельности. Разъ организмы оказываются въ этомъ періодѣ разновременно, то мы вправѣ сказать, что наше первое положеніе было правильно и что первичные организмы дѣйствительно различались своими запасами энергіи, являясь лишь внѣшне сходными за отсутствіемъ признаковъ внѣшняго различія. Мы можемъ сказать, что взрослая стадія филогенеза различныхъ организмовъ оказывается съ различнымъ коэффиціентомъ дѣятельности, т.-е. съ разнымъ количествомъ пластическихъ признаковъ.

То же обстоятельство подтверждаютъ и тѣ явленія параллельнаго развитія, которыя я указывалъ выше въ главѣ IX, особенно же тѣ случаи, когда эти явленія протекаютъ разновременно. Въ этихъ случаяхъ мы имѣемъ картину напряженія энергіи различныхъ по своимъ силамъ организмовъ въ различные геологическіе періоды. То обстоятельство, что совершенно параллельные во всѣхъ своихъ стадіяхъ типы, какъ, на примѣръ, *Litopterna* и *Equidae*, являются вмѣстѣ съ тѣмъ съ нѣкоторыми количественными различіями въ коэффиціентахъ дѣятельности и болѣе древняя форма, въ данномъ случаѣ *Litopterna*, и обладаетъ именно нѣсколько меньшимъ количествомъ при-

знаковъ сравнительно съ позднѣйшей—Equidae, что и дало возможность признать ее писшей, блестяще подтверждаетъ высказанное нами сужденіе, указывая на болѣе раннее наступленіе качественного отбора признаковъ у менѣе энергичной группы съ меньшимъ коэффициентомъ дѣятельности, нежели у группы съ большимъ коэффициентомъ послѣдней. Здѣсь выступаетъ опять-таки согласованіе разницы энергіи организма съ исторіей земли, въ теченіе которой происходитъ увеличеніе напряженія послѣдней. Подобное же явленіе мы имѣемъ и въ случаяхъ параллелизма Carnivora и Creodonta, различныхъ Mammalia и Theromorpha, и такъ далѣе, словомъ каждый разъ, какъ собранныя фактическія данныя позволяютъ намъ подходить ближе къ конкретнымъ филогеніямъ.

Изъ вышесказаннаго слѣдуетъ, что изучая, пластическіе признаки, какъ это дѣлаетъ морфологія, и сравнивая ихъ другъ съ другомъ, мы не можемъ дѣлать никакихъ заключеній относительно генетическихъ отношеній организмовъ. У насъ нѣтъ совершенно критеріевъ и методовъ, чтобы разграничивать другъ отъ друга организмы съ различными количественными коэффициентами дѣятельности.

Форма съ очень крупнымъ коэффициентомъ дѣятельности, превышающимъ какъ энергію своихъ современниковъ, такъ и размѣръ требованія затраты послѣдней въ данный моментъ, будетъ, благодаря слабой качественной дифференцировки своихъ признаковъ, принята за примитивную обобщенную форму сравнительно съ болѣе слабыми своими современниками, находящимися уже либо въ стадіи вышаго напряженія своей энергіи, а слѣдовательно и въ полномъ разгарѣ развитія своей качественной дифференцировки признаковъ, либо даже въ стадіи окончательнаго вымиранія. Не зная конкретной филогеніи различныхъ организмовъ и не имѣя возможности изслѣдовать внутренне строеніе органическихъ массъ, мы не имѣемъ въ рукахъ никакихъ данныхъ для выясненія этого первостепеннаго по своей важности вопроса принципиальнаго различія между энергіей различныхъ организмовъ. Сравнивая организмы, расположенные въ плоскости изслѣдуемаго момента, мы не знаемъ въ какомъ отношеніи они находятся къ космическому процессу повышенія темпа жизнѣдѣтельности на землѣ. Не зная же этого, мы не можемъ ихъ разбить на генетическія группы и опредѣлить то положеніе, которое эти организмы занимали въ исторіи животнаго царства.

Даже эмбриологическое изслѣдованіе не можетъ оказать намъ въ этомъ отношеніи помощь, такъ какъ въ такихъ случаяхъ, какъ параллельное развитіе какихъ-либо группъ, онтогенезы, наблюдаемые нами, должны повторить тождественныя картины, которыя мы, стоя на почвѣ біогенетическаго закона, и примемъ за выраженіе генетическаго единства сравниваемыхъ организмовъ.

Къ сожалѣнію морфологъ обычно забываетъ, что тѣ черты организма, которыя ему приходится изучать, выражаютъ дѣятельность послѣдняго и какъ выразители этой послѣдней несутъ на себѣ черты особенностей не только организма, но и окружающей среды. Тѣ ограниченія, которыя дѣлаются въ этомъ отношеніи въ настоящее время и выражаются въ признаніи лишь нѣкоторыхъ системъ органовъ или признаковъ выразителями окружающей среды, не выдерживаютъ критики и являются лишь произвольнымъ затуманиваніемъ вопроса. Въ самомъ дѣлѣ, мы становимся въ этомъ послѣднемъ случаѣ въ положеніе фокусника и, желая достигнуть результата съ какой-либо одной системой органовъ, приписываемъ всѣмъ остальнымъ системамъ значеніе лишь выразителей дѣятельности этихъ органовъ въ окружающихъ условіяхъ. Переносимся на другую систему органовъ—и начинаемъ съ той же точки зрѣнія относиться и къ предыдущей, выдѣляя на этотъ разъ забракованную ранѣе систему органовъ. И такъ, переходя отъ одного ряда признаковъ къ другому и отъ однихъ органовъ къ другимъ, мы перемѣщаемъ и наши воззрѣнія на автоэволютивность различныхъ элементовъ.

Какъ и при всякомъ методѣ, позволяющемъ достигать хотя и произвольныхъ, но эффектныхъ обобщеній сравнительной морфологіи, трудно отказаться отъ филогенетическаго направленія. Здѣсь изслѣдователь встрѣчаетъ готовый трафаретъ, освѣщенный выдающимися учеными, здѣсь передъ нимъ лежитъ ясная и опредѣленная задача, логическій выводъ которой ему уже заранѣе разъ навсегда указанъ. Отказаться отъ этого легкаго и спокойнаго пути и вступить на тернистый путь изслѣдованія органовъ, какъ неотъемлемую часть ихъ дѣятельности, гдѣ въ каждомъ данномъ случаѣ встрѣчаются своеобразныя условія для постановки задачи, гдѣ сама задача, наконецъ, должна быть сформулирована своеобразно въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ, является весьма мало заманчивой перспективой.

Между тѣмъ только эта послѣдняя точка зрѣнія является правильной. Въ самомъ дѣлѣ, въ тѣхъ пластическихъ признакахъ, ко-

торые мы подвергаемъ сравненію, отразилось такъ много вліянія окружающей организмъ среды, что опираться на нихъ, какъ на руководящую нить для изученія постепенности генезиса организмовъ, является полнымъ произволомъ. Наши схемы послѣдовательныхъ переходовъ выразятъ намъ не картины послѣдовательнаго отбора признаковъ какихъ-либо органовъ, а картины разнаго отношенія организмовъ въ окружающей средѣ. Въ этомъ различномъ отношеніи причина можетъ лежать и въ разницѣ органическихъ массъ, и въ разницѣ окружающихъ условій. Сказать, которая изъ этихъ двухъ причинъ въ каждомъ данномъ случаѣ обусловила разницу, мы не имѣемъ никакихъ данныхъ и намъ остается просто констатировать фактъ.

Содѣйствіе въ этомъ отношеніи можетъ подать въ будущемъ лишь экспериментальная морфологія, опредѣливъ путемъ опытовъ степень вліянія окружающей среды на развитіе органовъ; до этого времени намъ поневолѣ приходится отказаться отъ вопросовъ генезиса организмовъ и разсматривать сравнительно морфологической матеріаль лишь съ точки зрѣнія его значенія для систематики и главное съ точки зрѣнія возможности найти въ немъ, путемъ вѣрной постановки вопросовъ, нить для выясненія основныхъ законовъ эволюціи организмовъ. Мы должны помнить, что къ каждому органу мы можемъ подойти съ точки зрѣнія значенія его, какъ результата многовѣкового опыта природы надъ организмомъ, опыта, протекавшаго въ естественныхъ условіяхъ. Ставя передъ собой характеристику этихъ опытовъ и расчлняя ихъ на тѣ факторы, которые обусловили тотъ или иной результатъ ихъ, мы можемъ рассчитывать найти путемъ сравнительно морфологическаго изученія ту точную постановку вопросовъ, которая такъ нужна въ настоящее время экспериментальной морфологіи. Выдѣлить для провѣрки экспериментальнымъ путемъ рядъ основныхъ вопросовъ развитія органовъ является, мнѣ кажется, поэтому ближайшей цѣлью сравнительной морфологіи, такъ какъ только въ сравнительной морфологіи мы можемъ рассчитывать найти ту теоретическую почву, которая позволитъ дать общее и планомѣрное направленіе разрозненнымъ и случайнымъ опытамъ экспериментальной морфологіи.

ПОЛОЖЕНІЯ.

- 1) Тройничная группа представляет вполне постоянную базу для сравненія расположенныхъ назади отъ нея сегментовъ. Не смотря на различное функціональное значеніе, нервные компоненты тройничной группы сохраняются какъ вполне отчетливыя сегментальныя единицы у всѣхъ позвоночныхъ. Въ составъ тройничной группы входятъ четыре сегмента периферическихъ нервовъ: 1) *N. thalamicus*—*N. oculomotorius* I; 2) *N. opht. prof.*—*N. oculomotorius* II; 3) *N. ophtal. minor*—*N. trochlearis*; 4) *N. ophtal. major*—*N. abducens* I.
- 2) Слуховая область не разрастается назади, какъ это предполагалъ Fürbringer, путемъ ассимиляціи затылочныхъ сегментовъ и не является поэтому различной по своему составу въ различныхъ группахъ позвоночныхъ. У всѣхъ позвоночныхъ она вполне постоянна по составу и между первымъ корешкомъ спинно-мозгового характера позади *N. vagus* и заднимъ сегментомъ *N. trigeminus* мы встрѣчаемъ всегда одно и тоже количество нервныхъ сегментовъ. Въ составъ слуховой области входятъ три нервныхъ сегмента: 1) *N. acustico-facialis*—*N. abducens* II; 2) *N. glossopharyngeus*—*N. abducens* III; 3) *N. vagus* I—*N. abducens* IV.
- 3) Граница черепа у *Amniota* въ высшей степени непостоянна по своему положенію. Атласъ, эпистрофей и затылочная дуга закладываются на различныхъ сегментахъ, подобно тому какъ въ туловищѣ могутъ закладываться гетерометамерно и другіе специализированные отдѣлы осевого скелета. Граница черепа у *Sauropsida* расположена у *Reptilia* въ предѣлѣ между третьимъ и шестымъ сегментами, именно между третьимъ и четвертымъ сегментами позади *N. vagus* у черепахи (*Emys* и *Chelydra*), между четвертымъ и пятымъ у ящерицы, сепса, крокодила и эутеніи (*Lacerta*, *Seps*, *Alligator*, *Eutaenia*) и между пятымъ и шестымъ у ужа, гадюки и геккона (*Tropidonotus*, *Pelias*, *Ascalabotes*). У птицъ граница черепа сильнѣе варьируетъ по своему положенію и располагается между третьимъ и десятымъ сегментами позади *N. vagus*.

- 4) Какія бы перемѣщенія въ положеніи границы черепа ни наблюдались у Amniota во взросломъ состояніи, нормально эти послѣднія не отражаются на строеніи скелета и нервной системы. Исключеніемъ является лишь сохраненіе ганглія между эпистрофеемъ и атласомъ у Lacerta, Tropidonotus и Pelias въ то время, какъ у всѣхъ Sauropsida этотъ ганглій обычно отсутствуетъ.
- 5) Передвиженія, назадъ или впередъ, границы черепа отчетливо видны лишь въ нервной системѣ. Признаки нервной системы, сопровождающіе границу черепа у Amniota, отчетливо передвигаются въ онтогенезѣ. Появленіе спеціализаціи скелета опредѣляетъ обычно конецъ этого процесса и фиксируетъ положеніе границы головы. Только у Cotyle и Humantopus нормально наблюдается передвиженіе первичныхъ признаковъ атласа (обособленіе центра) на одинъ сегментъ назадъ.
- 6) Гетерометамерность границы черепа не является прямымъ слѣдствіемъ гетерогенности образованія атласа въ теченіе эволюціи, а стоитъ въ связи съ существованіемъ въ онтогенезѣ постоянныхъ колебаній, *варіацій* въ мѣстѣ окончанія процессовъ передвиженія границы черепа. При этомъ, если окончаніе этого перемѣщенія наступитъ ранѣе развитія особенностей осевого скелета, что является нормальнымъ, то перемѣщеніе границы черепа въ онтогенезѣ не отразится на строеніи затылочной области взрослога животнаго, если же окончаніе этого процесса запоздаетъ, то мы встрѣтимъ во взросломъ состояніи уродливое измѣненіе строенія этихъ скелетныхъ элементовъ, т.-е. конкретно наблюдаемую «варіацію».
- 7) Явленіе передвиженія границы черепа, такъ же какъ и явленія передвиженія конечностей и т. д., мы можемъ разсматривать какъ рядъ послѣдовательныхъ измѣненій въ отношеніяхъ отдѣльныхъ морфологическихъ единицъ къ нѣкоторымъ проявленіямъ дѣятельности организма. Отсюда мы можемъ сказать, что преобразование того или иного зачатка въ тотъ или иной органъ взрослога животнаго зависитъ не отъ его «Anlage», какъ это принимаетъ «Praeformation-Theorie», а лишь отъ его отношеній къ тѣмъ или инымъ проявленіямъ дѣятельности организма.
- 8) При сравненіи морфологическихъ признаковъ мы можемъ говорить лишь про существованіе аналогій признаковъ, т.-е. про

существованіе тождествъ морфологическихъ признаковъ, вы-
званныхъ одинаковыми отношеніями нѣкоторыхъ морфологиче-
скихъ единицъ къ какимъ либо одинаковымъ проявленіямъ дѣ-
тельности. Гомолгія, какъ понятіе тождества морфологиче-
скихъ индивидуальностей, имѣетъ мѣсто лишь при абстрактномъ
топографическомъ или числовомъ опредѣленіи морфологическихъ
единицъ.

- 9) Гомологія въ томъ смыслѣ, какъ понимаютъ и опредѣляютъ
ее морфологи, т.-е. представленіе объ генетическомъ тождествѣ
какихъ либо органовъ, основанное на сходствѣ ихъ основныхъ
признаковъ, есть лишь понятіе о существованіи первичнаго
тождества дѣтельности какихъ либо частей организма, замѣ-
щенного обычно вторичнымъ различіемъ. Это аналогія первич-
ной дѣтельности.

Въ противоположность ей конвергенція есть аналогія дѣтель-
ности какихъ либо частей организмовъ, послѣдовавшая за пер-
вичной разницей дѣтельности, т.-е. аналогія вторичной дѣтель-
ности. Оба эти случая объединяетъ явленіе параллельнаго раз-
витія, какъ случай аналогіи первичной и вторичной дѣтельности.

Сравненіе морфологическихъ признаковъ, какъ сравненіе
аналогій, не можетъ подвинуть насъ поэтому къ познанію
филогеніи и къ рѣшенію эволюціонной проблемы. Морфологи-
ческой признакъ, какъ результатъ взаимодействія среды на
организмъ, характеризуетъ эти два органо-образующіе фактора
организма и не можетъ служить для изученія одного изъ нихъ
безъ детальнаго знанія значенія второго.

- 10) Вліяніе среды при органо-образованіи слѣдуетъ разсматривать
какъ условіе работы организма. Отсюда слѣдуетъ выдѣлять
вліяніе среды, какъ требованіе извѣстнаго размѣра работы ор-
ганизма для поддержанія жизни, и вліяніе среды, какъ условіе
проявленія этой работы въ качественно различныхъ обстанов-
кахъ. Первое обуславливаетъ количество признаковъ организма,
второе качество послѣднихъ.
- 11) Эволюція организмовъ есть увеличеніе количества призна-
ковъ организмовъ въ силу непрерывнаго увеличенія количества
работы, производимой организмами во внѣшней средѣ, подъ
вліяніемъ послѣдовательнаго ухудшенія условій жизни на поверх-
ности земли. Въ своемъ основаніи эволюція организмовъ явля-
ется вполне космическимъ процессомъ.

- 12) Тожественный процесс можно указать и въ индивидуальномъ циклѣ организма, въ которомъ главнымъ двигателемъ измѣненія организма является тоже явленіе увеличенія размѣра работы организма. Количественное увеличеніе работы организма въ индивидуальномъ циклѣ идетъ за счетъ истощенія материнской добавки энергіи зародыша (желтокъ, материнское питаніе и т. д.) и уменьшенія изоляціи зародыша отъ внѣшней среды. Этотъ процессъ повторяетъ филогенетическій процессъ нарастанія работы организма въ силу космической исторіи земли.
- 13) Въ силу этого онтогенезъ въ основномъ ходѣ повторить филогенезъ, но сравненіе двухъ онтогенезовъ, даже въ томъ случаѣ, если удастся выдѣлить одинаковыя стадіи, не дастъ намъ права признать происхожденіе сравниваемыхъ формъ отъ общаго предка, такъ какъ сходство промежуточныхъ стадій будетъ опираться на отсутствіе внѣшнихъ признаковъ различія, какъ это уже справедливо указалъ О. Гертвигъ.
- 14) То же самое приходится сказать и относительно общихъ по внѣшнему виду промежуточныхъ стадій филогенеза. Мы не можемъ рѣшить по ихъ внѣшнему виду, являются ли они стадіями полной однородности, такъ какъ сходство ихъ внѣшняго вида можетъ зависѣть лишь отъ отсутствія внѣшнихъ признаковъ различія.
- 15) У насъ нѣтъ никакихъ данныхъ высказаться за моногенность организмовъ, наоборотъ, стоя на исторической точкѣ зрѣнія, мы должны признать ихъ полигенность, при чемъ моменту прямого зарожденія организмовъ, какъ моменту минимума работы, соответствовалъ и максимумъ возможной населенности организмами поверхности земли.
- 16) Въ силу всего вышесказаннаго въ область сравнительной морфологіи не можетъ входить изученіе филогеніи, а лишь исключительно изученіе эволюціонной измѣнчивости. Строеніе организмовъ сравнительная морфологія должна разсматривать какъ результатъ естественныхъ экспериментовъ вліянія среды на организмы и съ этой стороны путемъ сопоставленій стремиться выдѣлить основные законы, опредѣлявшіе результаты этихъ опытовъ. Въ этомъ видѣ сравнительная морфологія должна стать въ своемъ родѣ описательной физиологіей.

Литература.

Ahlborn.

1884. Untersuchungen über das Gehirn der Petromysonten. Zeit. f. wiss. Zoologie.

Allis.

1895. The cranial Muscles and cranial and first spinal Nerves of *Amia calva*. J of M.

Balfour.

1878. The development of Elasmobranchs. J. of Anat. a. Physiol.

Beard.

1885. The system of branchial sense organ and their associated ganglia in Ichtyopsida. Quart J. Microsc. Sc.

Belogolow y.

1908. Die Entwicklung des Kopfnerven bei Vögel. Bull. de la Soc. Imp. Nat. de Moscou.

1909. Studien zur Morphologie der Nervensystem bei Wirbeltiere I Die Entwicklung des Nervus Trigemini Gruppe bei Reptilien. Bull. de la Soc. Imp. Natur. de Moscou.

Beraneck.

1884. Recherches sur le développement des nerfs craniens chez les lézards. Genève (diss.).

Braus.

1899. Beiträge zur Entwicklung der Musculatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Morph. Jahrbuch.

Chiaruggi.

1889. Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti soc. Toscana, X.

Davidoff.

1899. Über präoralen Darm und die Entwicklung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien. Fest. z. 70-te G. von Kölliker.

Dohrn.

1890 Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers XV.

1891 Studien u. s. w. XVI.

Elliot, A.

Some Facts in the later Development of the Frog. I. The segments of the occipitalregion of the skull. Quarterley Journal of Microsc. Science, 1907.

1908. Studien u. s. w. 25.

- Filatoff.
1908. Die Metamerie des Kopfs von *Emys lutaria*. Morph. Jahrb.
- Froriep.
1882. Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. A. f. An. u. Phys.
1883. Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipetalregion. I. Ibidem.
1885. Über Anlagen von Sinnesorgan am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Ibidem.
1886. Zur Entwick. der Wirbels. u. s. w. II. Ibidem.
1887. Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anat. Anz.
1891. Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Verh. d. Anat. G. z. München.
- Fürbringer, M.
1895. Über die mit Visceralskelett verbundene Muskeln bei Selachier. Jenaische Zeit.
1897. Die Spinooccipitalen Nerven bei Selachier und Holocephala. Festschrift z. K. Gegenbaur.
- Gaupp.
1898. Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse Meckel und Bonnet.
1906. Die Entwicklung des Kopfskelettes, Handbuch der Vergleich. und experimental. Entwick. d. Wirbeltiere u. v. O. Hertwig.
- Gegenbaur.
1872. Das Kopfskelett der Selachier.
1887. Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. M. Jahrb.
1887. Über die Occipitalregion und ihre benachbarten Wirbel. der Fische. Fest. v. Kölliker.
- Goronowitsch.
1888. Das Gehirn und die cranialen Nerven von *Accipenser ruthenus*. Morph. Jahrb.
1893. Untersuchungen über die Entwicklung der sogenannten Ganglienleisten im Kopfe der Vögelbryonern.
- Hatschek.
1892. Die Metamerie des Amphioxus und *Ammocoetes*.
- Herrick J.
1889. The cranial, and first spinal Nerves of *Menidia*. J. f. Neur. and Psychop.

Hill.

1900. Developmental History of Primary Segments of the Vertebrate Head. Zool. Jahrb.

His.

1885. Zur Geschichte der Organe.

1886. Zur Geschichte der Menschlichen Rückenmark und der Nervenmuskeln.

Hoffmann.

1889. Ueber die Metamerie des Nachhirns und Unterhirns, und ihre Beziehung zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilienembryonen Zool. Anz.

1894. Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz. Reptilien. Bronns. Klassen und Ordnungen.

Houssay.

1899. Sur la metamerie de la tête chez l'Axolotl. C. R. Soc. Biol. Paris.

Ihering.

1878. Das Peripherisches Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage der Regionbildung der Wirbelsäule. Leipzig.

Johnston.

1905. The Morphology of Vertebrate Head from new point of functional Divisions. J. of comp. Neurol. and Psychol.

Kastschenko.

1888. Zur Entwicklungsgeschichte der Selachierembryos. Anat. Anzeig.

Killian.

1891. Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. d. Anat. Ges. München.

Кольцовъ.

Развитіе головы мнвоги. Уч. Записки Имп. Моск. Университета отд. ест.-исгор. 1901.

Kupfer.

1891. Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. V. Anat. Ges. München.

1893-95. Studien zur verg. Enwickg. des Kopfes der Kranioten.

Loeu.

1895. Contribution to the Structure and Morphology of Vertebrate Head. J. of Morph.

Marschall, O.

1881. On the Head Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. J. of Mic. Sci.

- Marcus:**
Die Entwicklungsgeschichte der Gymnophione. A. f. mikr. Anat. 1908.
- Neal.**
1896. The Segmentatio of Central nervous System of *Squalus acanthias*. Bull. of Harvard College.
- Oppel.**
1890. Die Vorderkopfsomiten und die Kopfhölen bei *Anguis fragilis*. A. f. micr. Anat.
- Остроумовъ.**
Развитіе ящерицы.
- Plat, A.**
1891. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on a Study of *Acanthias vulgaris*. J. of Morph.
1894. Ontogenetische Differenzierung des Ectoderms bei *Necturus*. A. f. micr. Anat.
- Pollard.**
1895. The oral cirri of Siluroids and the Origin of the Head in Vertebrates. Zool. Jahrb.
- Rabl.**
1889. Theorie des Mesoderms. Leypzig.
1892. Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. V. Anat Ges. Wien.
- Reh.**
1897. Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. A. f. mikr. Anat.
1905. Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Lachmöwe M. Jahrb.
- Rosenberg.**
1884. Untersuchungen über die Occipitalregion der Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat.
1886. Ueber den Kopfskelett einiger Selachier. Ibidem.
- Sagemehl.**
1884. Beiträge zur vergleichende Anatomie der Fische. I. Der Cranium von *Amia calva*.
- Сверцовъ.**
Развитіе затылочной области низшихъ позвоночныхъ. 1895 Ученыя Записки Моск. Унив.
Очерки по исторіи развитія головы и позвоночника. I. Метамеры головы электрическаго ската 1900 г. Уч. Записки Моск. Ун.

Stannius.

1846. Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Rahn.

Stöhr.

1879. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels Z. f. wiss. Zool.

1881. Zur Entwicklungsgeschichte der Anurenschädes Z. f. w. Zool.

Van Bemmelen.

Über die Herkunft der Extremitäten und Zungemusculatur bei Eidechsen. Anat. A. 1889.

Van Wijhe.

1882. Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam.

Zimmermann.

1891. Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Anat. G. München.

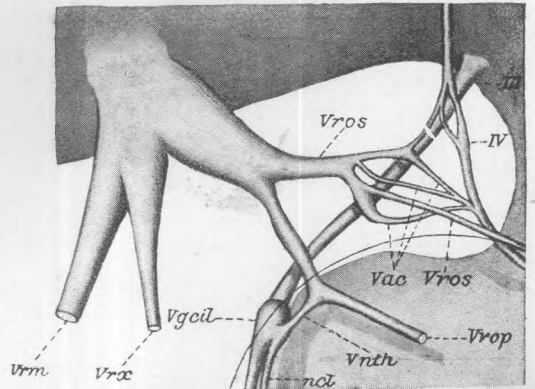
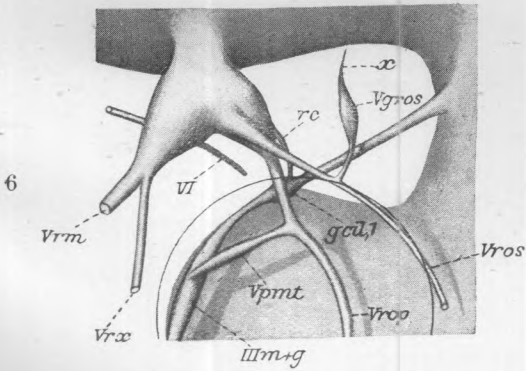
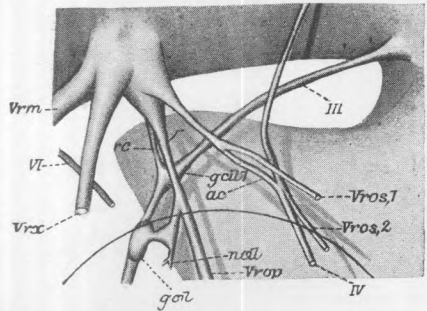
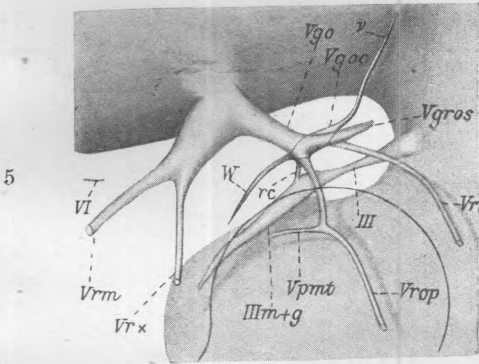
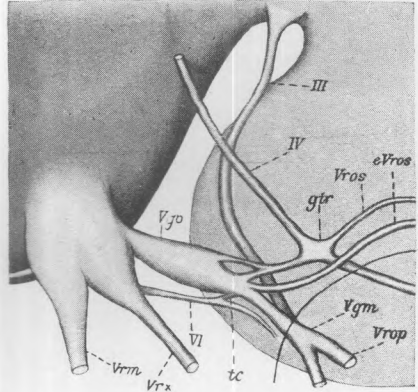
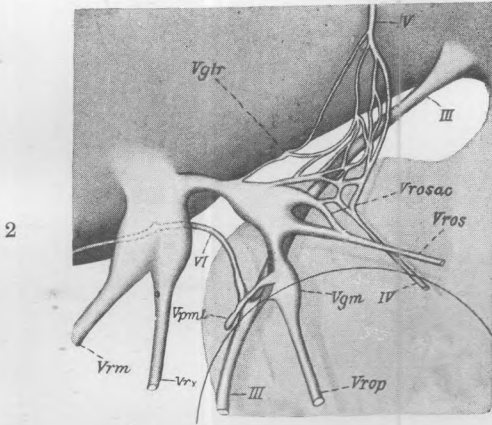
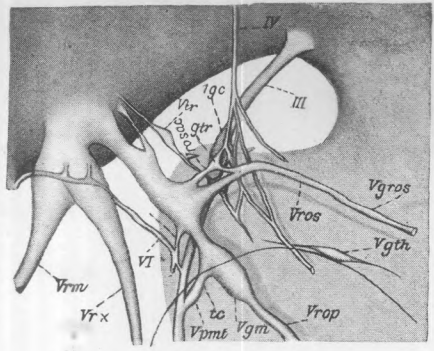
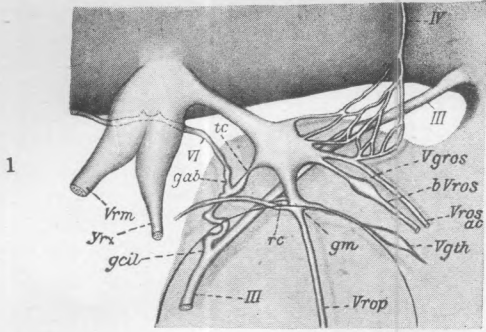
Рисунки къ главѣ II.

Рис. 1—13.

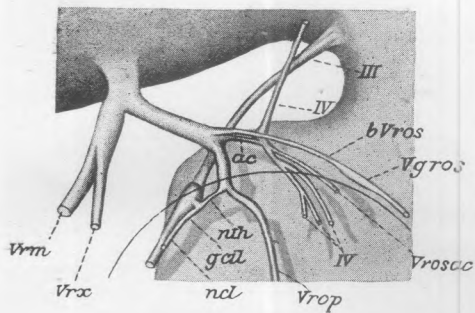
- Рис. 1. Группа тройничнаго нерва зародыша *Tropidonotus natrix* съ Ф. Р. 3 mm.; III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—ramus ophthalmicus profundus n. trigemini; V ros.—ramus opht. minor; b. V ros.—ramus opht. major; V gros.—g. r. opht. major; V g. th.—n. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; g. cil.—ganglion ciliare; g. n.—перекрестъ n. thalamicus и r. opht. prof.; r. c.—анастомозъ n. ocul. съ r. opht. prof.; t. c.—анастомозъ глазничнаго ганглія съ n. abducens. VI—n. abducens.
- Рис. 2. Группа тройничнаго нерва зародыша *Tropidonotus natrix* съ Ф. Р. 4,2 mm.; III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; VI—n. abducens; V rop.—ramus opht. prof.; V ros.—r. opht. superficialis; V g. tr.—ganglion trochleare; V gm.—ганглиозное вздутіе r. opht. prof. въ мѣстѣ перекреста ея n. thalamicus; V pmt.—нижній отрѣзокъ n. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; V rosac.—ramus opht. minor.
- Рис. 3. Группа тройничнаго нерва у зародыша *Eutaenia radix* съ Ф. Р. 3 mm. III—n. oculomotorius; IV—r. trochlearis; VI—n. abducens; V rop.—ramus ophthalmicus profundus; V ros.—ramus opht. superficialis; V gros.—остатокъ ганглія r. opht. sup. V tr.—ganglion rami opht. minoris; V g. th.—ganglion n. thalamicus; V gm.—ганглиозное вздутіе r. opht. prof. V pmt.—нижній отрѣзокъ n. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; V ros. ac.—ramus opht. minor; g. tr.—ganglion n. trochlearis; I g. c.—ганглиозное вздутіе n. oculomotorius; tc.—анастомозъ n. oculom. съ r. opht. prof.
- Рис. 4. Группа тройничнаго нерва зародыша *Eutaenia radix* съ Ф. Р. 5 mm. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; VI—n. abducens; V rop.—ramus ophthalmicus profundus; V ros.—ramus ophthalmicus minor; b. V ros.—ramus ophthalmicus major; V go.—ganglion ophthalmicus; V gm.—ганглиозное вздутіе ramus opht. prof.; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; gtr.—ganglion trochleare; tc.—анастомозъ между глазничнымъ гангліемъ и n. abducens.
- Рис. 5. Группа тройничнаго нерва зародыша *Emys lutaria* съ Ф. Р. 2 mm. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; VI—n. abducens; V rop.—ramus opht. profundus; V ros.—r. opht. superficialis; V g. ros.—ганглія r. opht. major; V gos.—ganglion r. opht. profundi; V go.—глазничный ганглія; V pmt.—нижній отрѣзокъ n. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; III mxg.—снѣшанный зачатокъ g. ciliare и глазныхъ мышцъ инервируемыхъ n. oculom.; rc.—анастомозъ n. oculomotorius съ gr. opht. prof.; W.—нижній стволъ r. opht. prof.; V—верхній стволъ g. r. opht. prof.
- Рис. 6. Группа тройничнаго нерва зародыша *Emys lutaria* съ Ф. Р. 2,6 mm. VI—n. abducens; V rop.—ramus opht. profundus; V ros.—ramus opht. superfi-

cialis; V gros.—ганглий r. opht. major; V pmt.—нижний отрѣзокъ н. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; III m. g.—сѣшанный зачатокъ g. ciliare и глаз. мышць; g. cil. 1.—первый g. ciliare, производный g. r. opht. prof.; re.—анастомозъ g. r. opht. prof. съ н. oculom.; x—дистальный стволѣкъ r. opht. major.

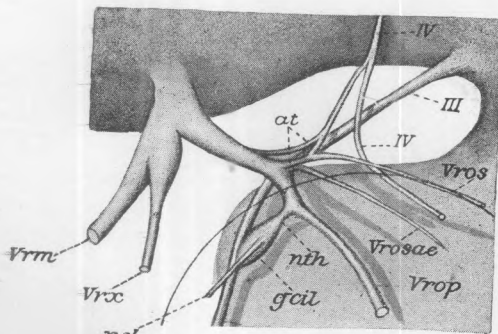
- Рис. 7. Группа тройничнаго нерва зародыша *Emyz lutaria* съ F. P. 5,3 mm. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; VI—n. abducens; V rop.—ramus opht. profundus; V ros. 1 и 2—двѣ вѣтви r. opht. superficialis; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; g. cil. 1.—первый ganglion ciliare, производный g. r. opht. prof.; g. cil.—второй ganglion ciliare, производный н. thalamicus; n. cil.—nervi ciliares; ac.—анастомозъ r. oph. superf. съ н. trochlearis.; re.—анастомозъ g. r. opht. prof. съ н. oculom.
- Рис. 8. Группа тройничнаго нерва зародыша *Chelydra serpentina* съ F. P. 4 mm: III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—ramus opht. profundus. V ros.—ramus opht. superficialis; V ac.—анастомозъ r. opht. superf. съ н. trochlearis; V n. th.—n. thalamicus; V g. cil.—ganglion ciliare; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris.
- Рис. 9. Группа тройничнаго нерва зародыша *Lacerta vivipara* съ F. P. 3 mm.; III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—ramus opht. profundus; V ros. ac.—ramus opht. minor; b. V ros.—ramus opht. major; V gros.—ganglion r. opht. majoris; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; ac.—анастомозъ между r. opht. minor и н. trochlearis; n. th.—n. thalamicus; ncl.—n. ciliares; g. cil.—ganglion ciliare.
- Рис. 10. Группа тройничнаго нерва зародыша *Ascalabotes fascicularis* съ F. P. 3 mm.; III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—ramus opht. profundus; V ros.—ramus opht. major; V ros. ac.—ramus opht. minor; at.—анастомозъ глазничнаго ганглія съ н. trochlearis; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; n. th.—n. thalamicus; g. cil.—ganglion ciliare; n. cl.—n. ciliares.
- Рис. 11. Группа тройничнаго нерва зародыша *Alligator sp.* съ F. P. 8 mm.; III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; VI—n. abducens; II—n. opticus; V ros.—ramus opht. sup.; V g. cil.—ganglion ciliare; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; at.—анастомозъ между глазничнымъ гангліемъ и н. trochlearis.
- Рис. 12. Группа тройничнаго нерва зародыша *Himantopus avocetta* съ F. P. 3 mm.: III—n. oculomotorius; V rop.—ramus opht. prof.; V ros. b.—ramus opht. major; V ros. ac.—ramus opht. minor; V pmt.—нижний отрѣзокъ н. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; g. tr.—ganglion trochleare.
- Рис. 13. Группа тройничнаго нерва зародыша *Sterna macrura* съ F. P. 2,8 mm.; III—n. oculomotorius; V rop.—ramus opht. profundus; V ros.—ramus opht. superficialis; V pmt.—нижний отрѣзокъ н. thalamicus; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris.



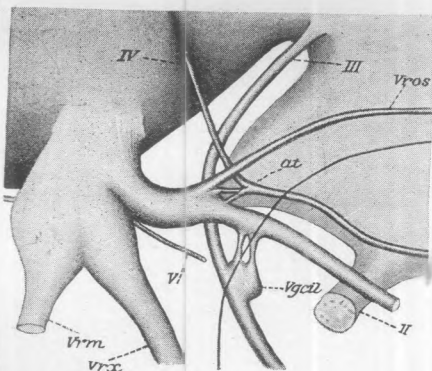
БѢЛОГОЛОВЫЙ рис. 9—13.



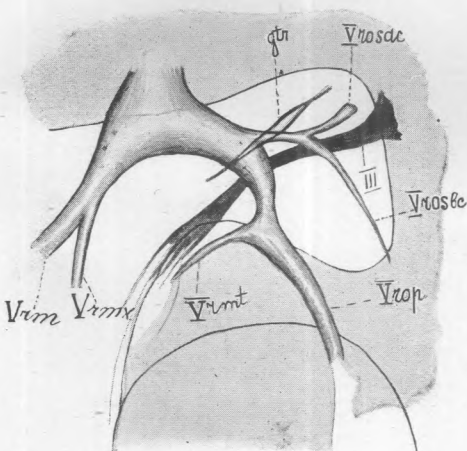
9.



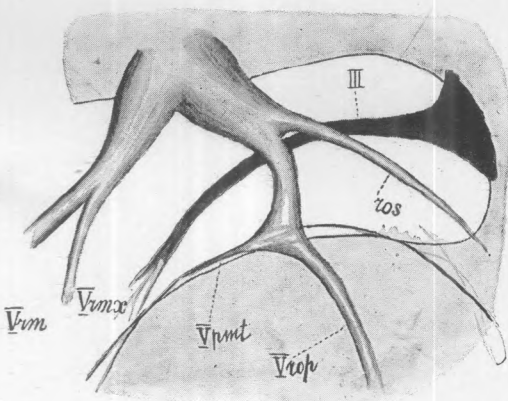
10.



11.



12.

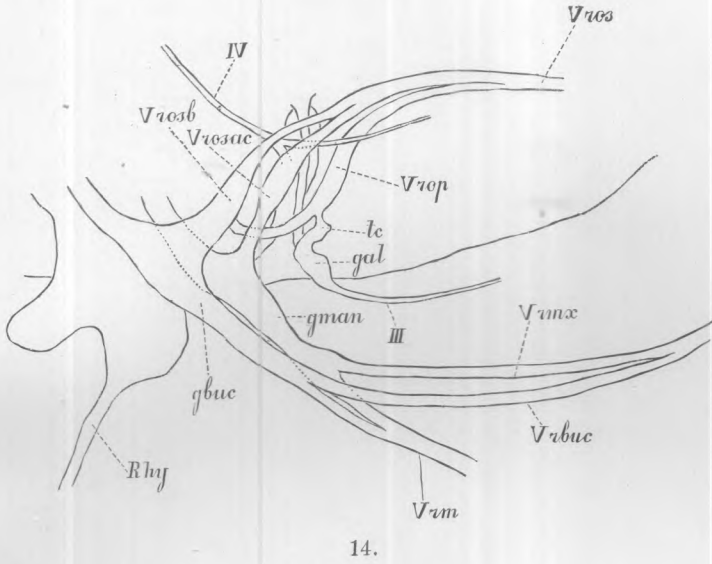


13.

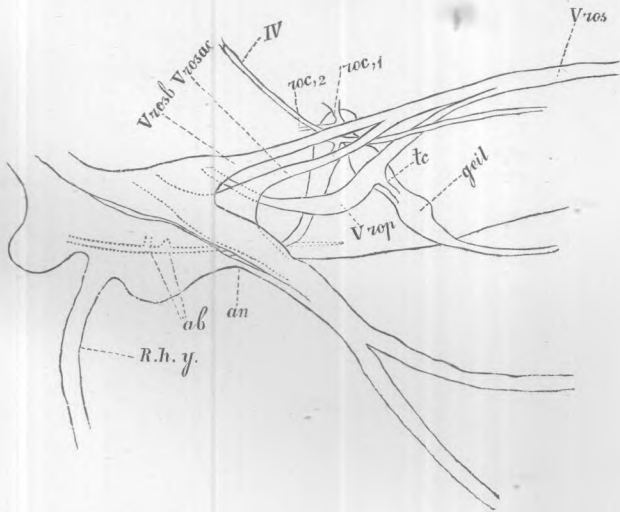
Рис. 14, 15.

Рис. 14. Группа тройничного нерва зародыша *Lepidosteus osseus*. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—r. ophthalmicus profundus; V ros.—ramus ophthalmicus superficialis; V ros. ca.—ramus ophthalmicus minor; V ros. b.—ramus ophthalmicus major; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; V r. buc.—ramus buccalis; g. cil.—ganglion ciliare; g. buc.—ganglion buccalis; tc.—анастомозъ n. oculom. съ ramus opt. prof.; R. hy.—ramus hyomandibularis nervi facialis.

Рис. 15. Группа тройничного нерва зародыша *Ama calva*. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—ramus opt. profundus; V ros.—ramus opt. superficialis; V rosae—ramus ophthalmicus minor; V ros. b.—ramus ophthalmicus major; g. cil.—ganglion ciliare; r. oc. 1 и ros. 2—корни n. oculomotorius; am.—анастомозъ ganglion n. facialis и g. Gasseri; I ab.—корни n. abd. надъ тройничнымъ нервомъ.



14.

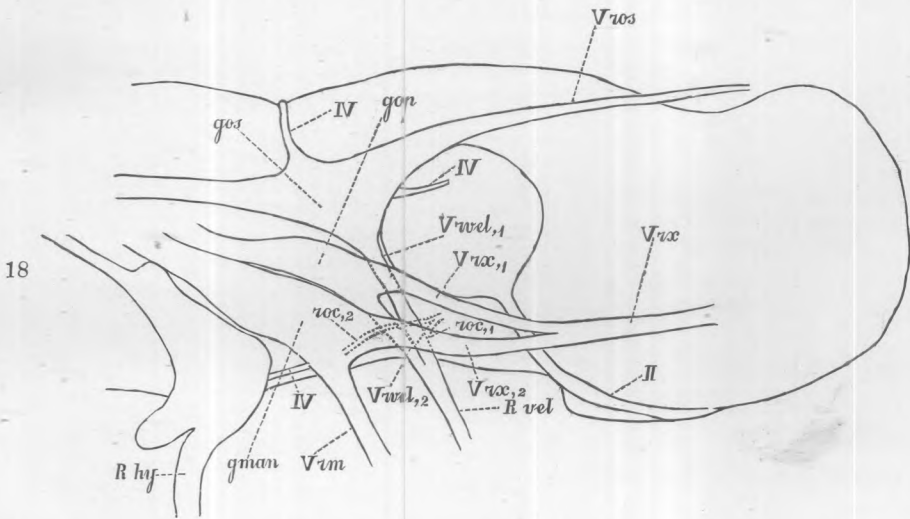
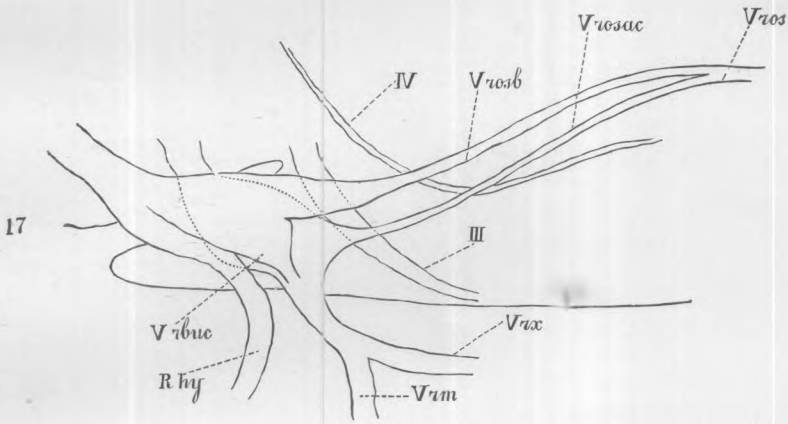
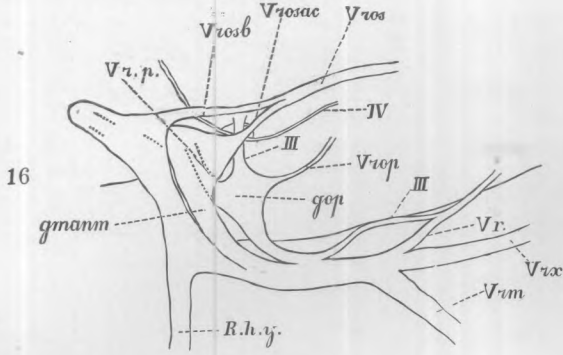


15.

Рис. 16—18.

- Рис. 16. Группа тройничного нерва зародыша *Callictyus fasciatus*. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V гop.—глазничная порция r. opht. profundus; V p.—челюстная порция r. opht. profundus; V ros.—ramus opht. superficialis; V rosac.—ramus opht. minor; V rosac. b.—ramus opht. major; V rp.—якори r. ophtal. prof.; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; V re.—корни ramus opht. minor; V rb.—корни r. opht. major; гop.—ganglion rami opht. profundi; g. mx. mn.—g. maxillo-mandibulare; R. hy.—ramus hyomandibularis n. facialis.
- Рис. 17. Группа тройничного нерва зародыша *Trigla hirundo*. III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V ros.—ramus opht. superficialis; V ros. ac.—ramus opht. minor; V ros. b.—ramus opht. major; V r. buc.—ganglion buccalis; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; R. hy.—ramus hyomandibularis n. facialis.
- Рис. 18. Группа тройничного нерва зародыша *Petromyzon fluviatilis*. II—n. ophthalmicus; IV—n. trochlearis; VI—n. abducens; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; V r. vel. 1—ramus velaris g. r. opht. superficialis; V r. vel. 2—ramus velaris g. r. opht. profundi; V rx. 1—ramus maxillaris g. r. opht. profundi; V rx. 2—ramus maxillaris g. maxillo-mandibularis; gmn.—ganglion maxillo-mandibularis; гop.—ganglion n. ophthalmici profundi; gos.—ganglion n. ophthalmici superficialis; roc. 1 и roc. 2—корни n. oculomotorius; R. hy.—ramus hyomandibularis n. facialis.
-

Бѣлоголовый, рис. 16—18.



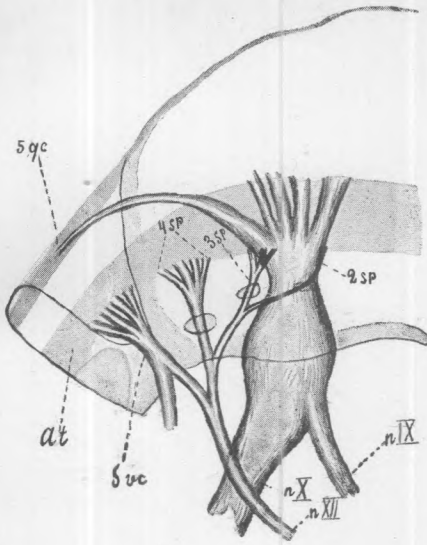
Рисунки къ главѣ III.

Рис. 19—28.

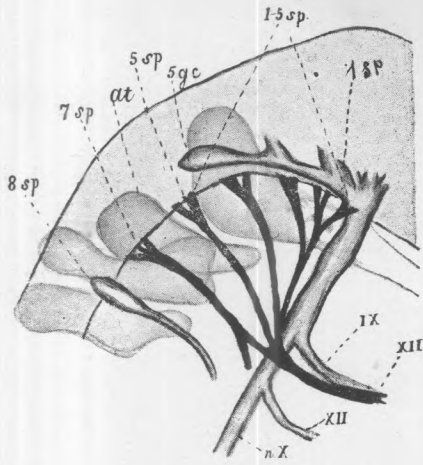
- Рис. 19. Корешки *n. abducens* зародыша *Emys lutaria* съ F. P. 2 mm. VI—*n. abducens*; VII—*n. facialis*; VIII—*n. acusticus*; IX—*n. glossopharyngeus*; X—*n. vagus*; 2 ab.—группа моторныхъ корешковъ сегмента *n. facialis*; 4 ab.—группа моторныхъ корешковъ сегмента *n. vagus*; 1—2 sp.—моторные корешки сегментовъ, слѣдующихъ за *n. vagus*; II s.—III s.—второй и третій заушный сомиты; au.—ухо.
- Рис. 20. Корешки *n. abducens* зародыша *Emys* съ F. P. 2,5 mm. VI—*n. abducens*; VII—*n. facialis*; VIII—*n. acusticus*; IX—*n. glossopharyngeus*; X—*n. vagus*; VI rc.—*ramus communicans* между *n. abducens* и *n. hypoglossus*; 2 ab.—моторные корешки сегмента *n. facialis*; 3 ab.—моторные корешки сегмента *n. glossopharyngeus* (перваго зауш. сомита); 4 ab.—моторные корешки сегмента *n. vagus* (второго заушнаго сомита); 1—2 sp.—моторные корешки сегментовъ, слѣдующихъ за *n. vagus*; III s.—V s.—третій, пятый заушные сомиты.
- Рис. 21. Корешки *n. abducens* зародыша *Emys lutaria* съ F. P. 3 mm. VI—*n. abducens*; VII—*n. facialis*; VIII—*n. acusticus*; IX—*n. glossopharyngeus*; X—*n. vagus*; XII—*n. hypoglossus*; VI rc.—*ramus communicans* между *n. abducens* и *n. hypoglossus*; α XII—первый корешокъ *n. hypoglossus*; 2 ab.—моторные корешки сегмента *n. facialis*; 3 ab.—моторные корешки сегмента *n. glossopharyngeus* (перваго заушнаго сомита); 4 ab.—моторные корешки сегмента *n. vagus* (второго заушнаго сомита); 1 sp.—3 sp.—моторные корешки слѣдующихъ за *n. vagus* сегментовъ; III s.—V s.—третій—пятый заушный сомиты.
- Рис. 22. Корешки *n. abducens* зародыша *Emys lutaria* съ F. P. 4 mm. VI—*n. abducens*; VII—*n. facialis*; VIII—*n. acusticus*; IX—*n. glossopharyngeus*; X—*vagus*; XII—*n. hypoglossus*; VI, 1—рудиментарный корешокъ *n. abducens*; α XII—рудиментарный первый корешокъ *n. hypoglossus*; 2 ab.—моторные корешки сегмента *n. facialis*; 3 ab.—моторные корешки сегмента *n. glossopharyngeus* (перваго заушнаго сомита); 4 ab.—моторные корешки сегмента *n. vagus* (второго заушнаго сомита); 1—3 sp.—моторные корешки слѣдующихъ за *n. vagus* сегментовъ; III s.—V s.—третій—пятый заушные сомиты.
- Рис. 23. Корешки *n. abducens* зародыша *Lacerta vivipara* съ F. P. 2,3 mm. VI—*n. abducens*; VII—*n. facialis*; VIII—*n. acusticus*; IX—*n. glossopharyngeus*; X—*n. vagus*; 2 ab.—моторные корешки сегмента *n. facialis*; 3 ab.—моторные корешки сегмента *n. glossopharyngeus* (перваго заушнаго сомита); 4 ab.—моторные корешки сегмента *n. vagus* (второго заушнаго сомита); II s.—второй заушный сомитъ.

- Рис. 24. Корешки n. abducens зародыша *Lacerta vivipara* съ F. P. 2,2 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; VIII—n. acusticus; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; VI—rc.—ramus communicans; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus (первого заушного сомита); 4 ab.—моторные корешки сегмента n. vagus (второго заушного сомита); 1—3 sp.—моторные корешки слѣдующихъ за n. vagus сегментовъ.
- Рис. 25. Корешки n. abducens зародыша *Lacerta vivipara* съ F. P. 3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; VIII—n. acusticus; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus (первого заушного сомита); 4 ab.—моторные корешки сегмента n. vagus (второго заушного сомита); 1—3 sp.—моторные корешки слѣдующихъ за n. vagus сегментовъ; VI rc.—ramus communicans; III s.—третій сомить.
- Рис. 26. Корешки n. abducens зародыша *Ascalabotes fascicularis* съ F. P. 3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; VIII—n. acusticus; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3 ab.+2 ab.—моторные корешки сегментовъ n. facialis и glossopharyngeus; VI rc.—ramus communicans; 1—3 sp.—моторные корешки слѣдующихъ за n. vagus сегментовъ; III s.—IV s.—третій, четвертый заушные сомиты.
- Рис. 27. Корешки n. abducens зародыша *Tinnunculus cenchris* съ F. P. 3,2 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; VIII—n. acusticus; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus; 4 ab.—моторные корешки сегмента n. vagus (второго заушного сомита); 1 sp.—2 sp.—моторные корешки третьяго и четвертаго заушныхъ сомитовъ; II s.—IV s.—второй—четвертый заушные сомиты.
- Рис. 28. Корешки затылочной области зародыша *Tinnunculus alaudarius* съ F. P. 3,4 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; VIII—n. acusticus; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus; 4 ab.—моторные корешки сегмента n. vagus (второго заушного сомита); 1 sp.—5 sp.—моторные корешки третьяго—седьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—пятей ганглий commissurae n. vagi.

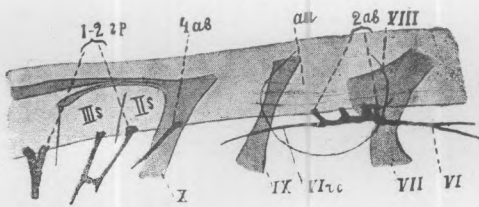
19



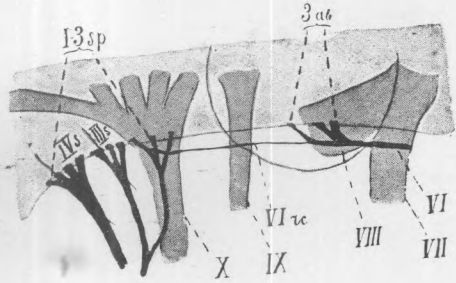
20



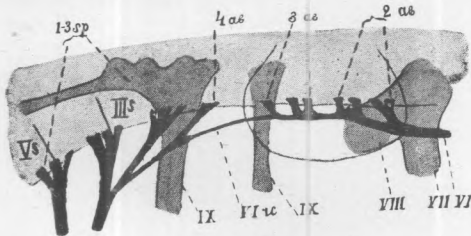
21



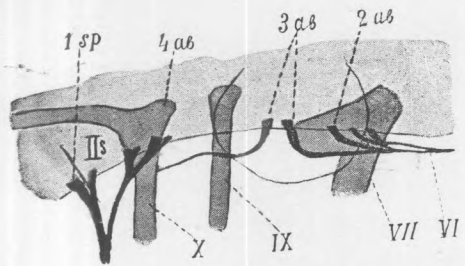
25



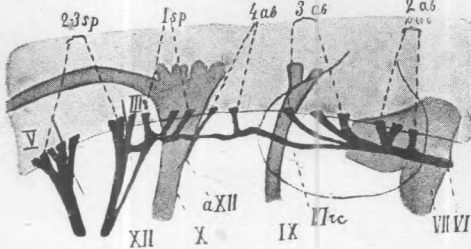
22



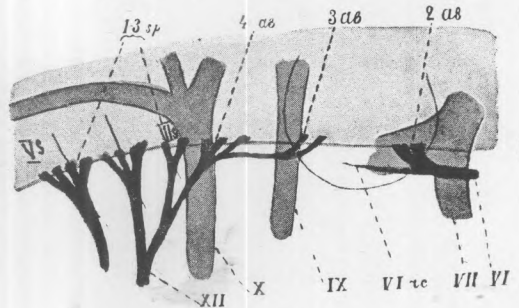
26



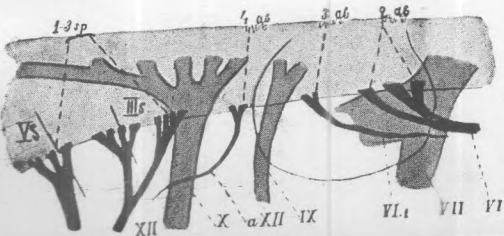
23



27



24



28

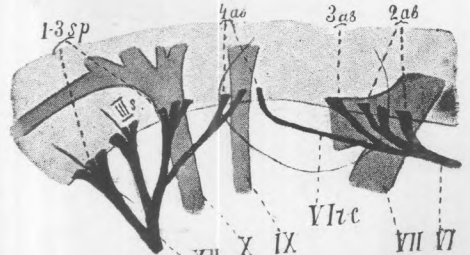
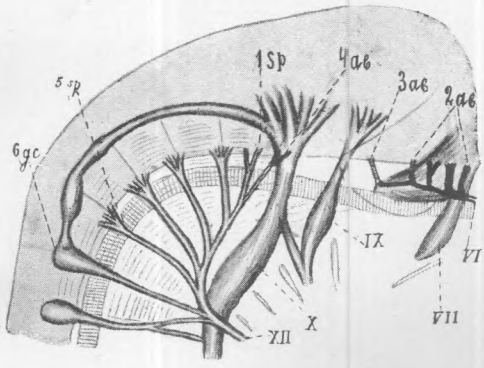


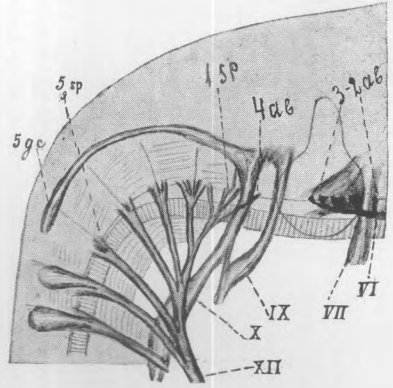
Рис. 29 — 35.

- Рис. 29. Моторные корешки затылочной области зародыша *Tinnunculus alaudarius* съ F. P. 8 mm. VI—n. abducens; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 1 sp.—5 sp.—моторные корешки третьего—седьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—пятый ганглий commissurae n. vagi.
- Рис. 30. Моторные корешки затылочной области зародыша *Sterna macrura* съ F. P. 3,5 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus; 1 sp.—4 ab.—неопределенный ряд моторныхъ корешковъ, соответствующій второму и третьему заушнымъ сомитамъ; 2—5 sp.—моторные корешки четвертого—седьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—пятый ганглий commissurae n. vagi.
- Рис. 31. Моторные корешки затылочной области зародыша *Sterna macrura* съ F. P. 4,5 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus; 4 ab.—моторные корешки второго заушного сомита; 1 sp.—моторные корешки третьего заушного сомита; 2—5 sp.—моторные корешки четвертого—седьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—пятый ганглий commissurae n. vagi.
- Рис. 32. Моторные нервы затылочной области зародыша *Sterna macrura* съ F. P. 5,4 mm. VI—n. abducens; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2—3 ab.—моторные корешки сегментовъ n. facialis и n. glossopharyngeus; 2—6 sp.—моторные корешки четвертого—восьмого заушныхъ сомитовъ; 6 gc.—шестой ганглий commissurae n. vagi; 7 sp.—спинномозговой нервъ девятого заушного сомита.
- Рис. 33. Моторные нервы затылочной области зародыша *Sterna macrura* съ F. P. 7 mm. IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2—6 sp.—моторные корешки четвертого—восьмого заушныхъ сомитовъ; 7 sp.—спинномозговой нервъ девятого заушного сомита; 6 gc.—шестой ганглий commissurae n. vagi.
- Рис. 34. Моторные нервы затылочной области зародыша *Himantopus avocetta* съ F. P. 3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.+3 ab.—моторные корешки сегментовъ n. facialis и n. glossopharyngeus; 4 ab.—моторные корешки второго заушного сомита; 1—5 sp.—моторные корешки третьего—седьмого заушныхъ сомитовъ; 4 gc.—5 gc.—четвертый и пятый ганглии commissurae n. vagi.
- Рис. 35. Моторные нервы затылочной области зародыша *Himantopus avocetta* съ F. P. 3,5 mm. VI—n. abducens; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; rb. X—n. lateralis; XII—n. hypoglossus; 3 ab.+2 ab.—моторные корешки сегментовъ n. facialis и glossopharyngeus; 1 sp.—4 ab.—моторные корешки второго и третьего заушныхъ сомитовъ; 2—6 sp.—моторные корешки четвертого—восьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—6 gc.—пятый—шестой ганглии commissurae n. vagi.

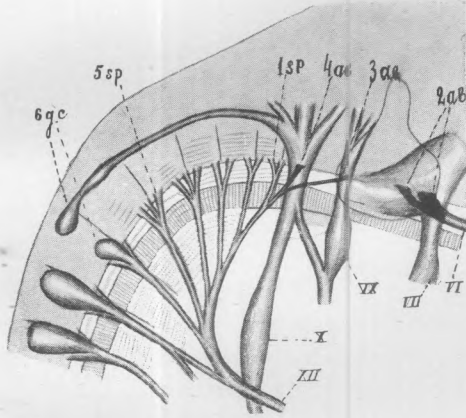
29



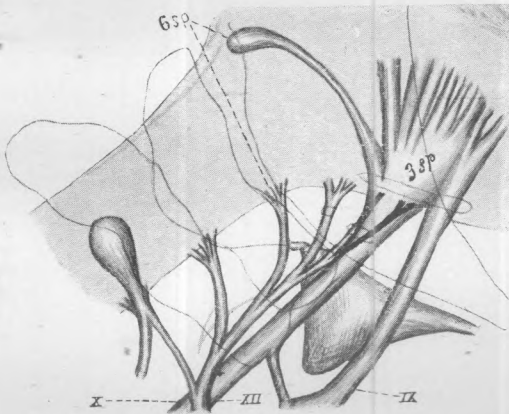
33



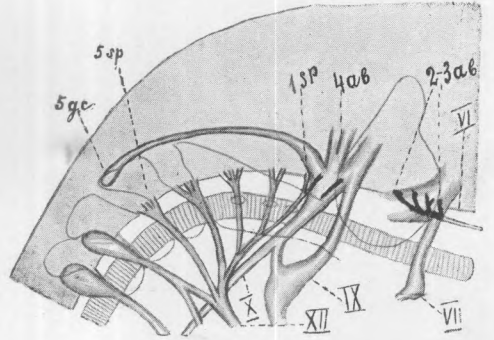
30



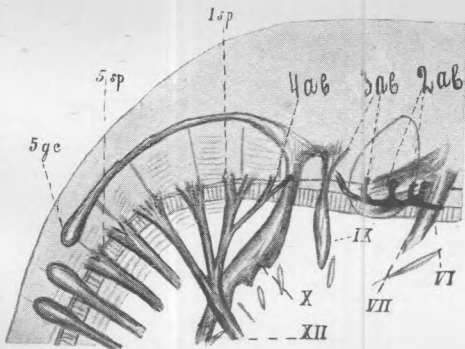
31



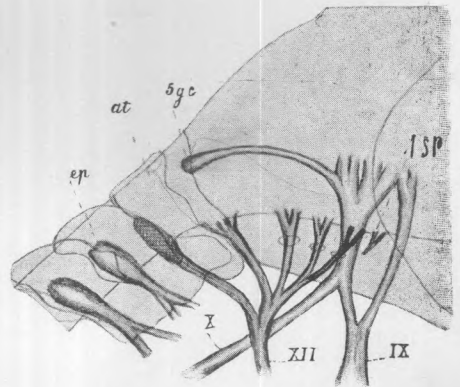
34



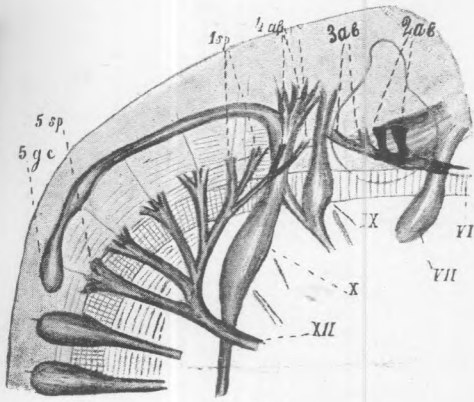
32



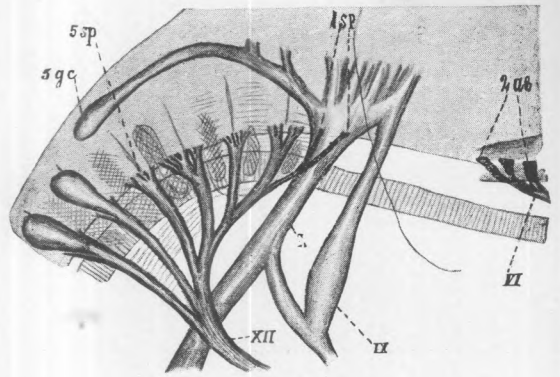
35



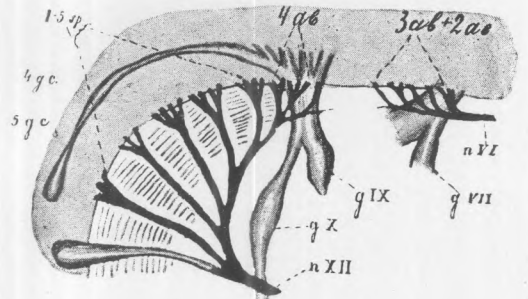
- Рис. 36. Моторные нервы затылочной области зародыша *Himantopus avocetta* съ F. P. 4,3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3 ab.—моторные корешки сегмента n. glossopharyngeus; 4 ab.—моторные кор. второго заушного сомита; 1 sp.—моторные кор. третьего заушного сомита; 2—6 sp.—моторные кор. четвертаго—восьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—6 gc.—пятый и шестой ганглии commissurae n. vagi.
- Рис. 37. Моторные нервы затылочной области зародыша *Himantopus avocetta* съ F. P. 5,1 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3 ab.—1 sp.—моторные корешки первого—третьяго заушныхъ сомитовъ; 2 sp.—моторные корешки четвертаго заушного сомита; 3—6 sp.—моторные корешки пятаго—восьмого заушныхъ сомитовъ; 7 sp.—моторный корешокъ девятаго заушного сомита и седьмой ганглии commissurae n. vagi.
- Рис. 38. Моторные нервы затылочной области зародыша *Himantopus avocetta* съ F. P. 6,2 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3—4 ab.—моторные корешки первого и второго заушныхъ сомитовъ; 2 sp., 3 sp., 4—6 sp., 7—8 sp.—моторные корешки четвертаго, пятаго, шестого, восьмого, девятаго, десятаго заушныхъ сомитовъ; 6 gc.—шестой ганглии commissurae n. vagi; ат.—атласъ.
- Рис. 39. Моторные нервы затылочной области зародыша *Corvus frugilegus* съ F. P. 2,5 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; V gm.—ramus mandibularis n. trigemini; XII—n. hypoglossus; XI—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; 1 ab.—моторные корешки сегмента n. trigeminus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки первого заушного сомита; 4 ab.—моторные корешки второго заушного сомита; 1—3 sp.—моторные корешки третьяго—пятаго заушныхъ сомитовъ; 3 gc.—третий ганглии commissurae n. vagi.
- Рис. 40. Моторные нервы затылочной области зародыша *Corvus frugilegus* съ F. P. 3,3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные кор. сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки первого заушного сомита; 4 ab.—моторные корешки второго заушного сомита; 1—4 sp.—моторные корешки третьяго—шестого заушныхъ сомитовъ.
- Рис. 41. Моторные нервы затылочной области зародыша *Corvus frugilegus* съ F. P. 4 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—моторные корешки сегмента n. facialis; 3 ab.—моторные корешки первого заушного сомита; 4 ab.—моторные корешки второго заушного сомита; 1—5 sp.—моторные корешки третьяго—седьмого заушныхъ сомитовъ; 5 gc.—пятый ганглии commissurae n. vagi.
- Рис. 42. Моторные нервы затылочной области зародыша *Corvus frugilegus* съ F. P. 5 mm. VI—n. abducens; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3 ab.—2 ab.—моторные корешки сегментовъ n. facialis и первого заушного сомита; 4 ab.—мотор. кор. втор. заушного сомита; 1—3 sp.—5 sp.—мотор. кор. третьяго—седьмого заушныхъ сомитовъ.



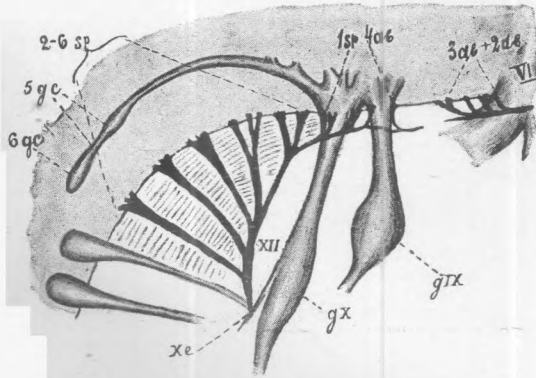
36



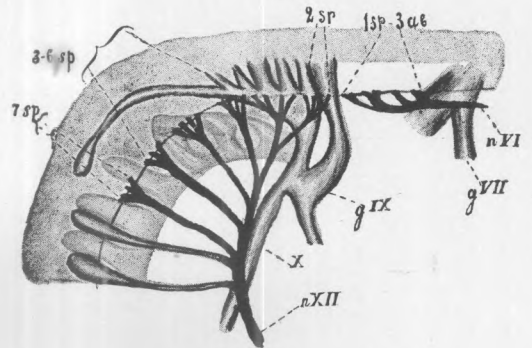
37



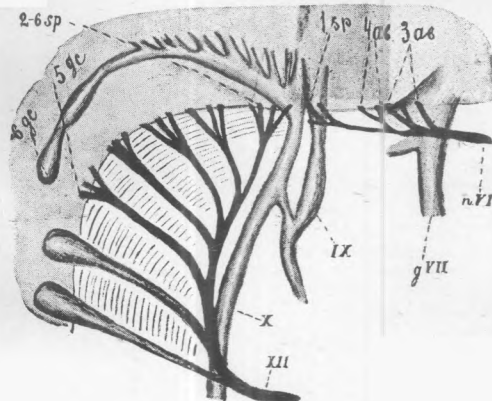
38



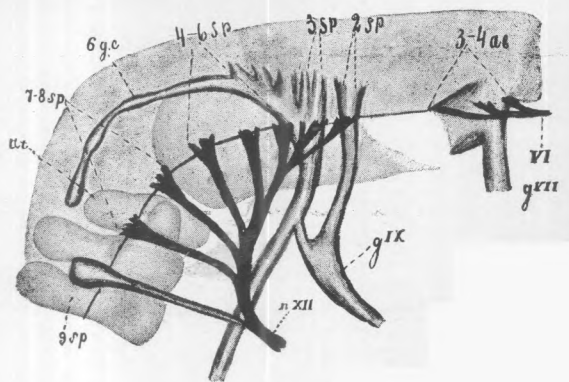
39



41



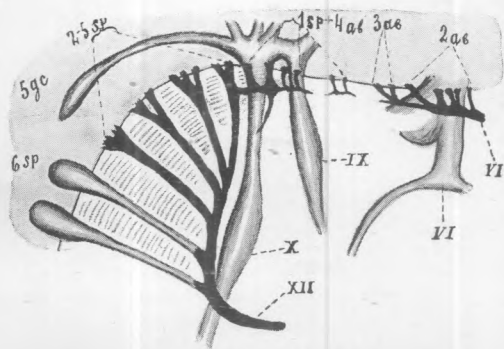
40



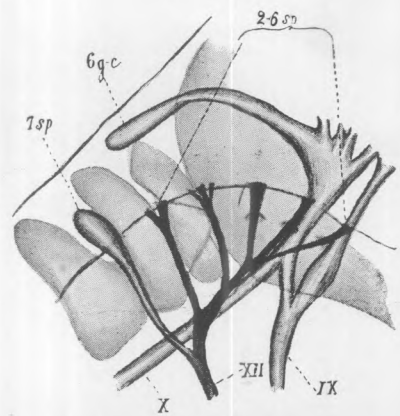
42

Рис. 43—48.

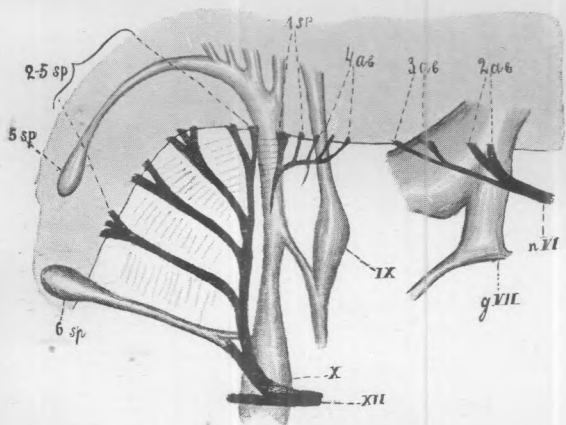
- Рис. 43. Моторные корешки затылочной области зародыша *Corvus frugilegus* съ F. P. 6 mm. VI—n. abducens; IX—n. glossophar.; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—мотор. кор. сег. n. facialis; 1 sp.—2—5 sp.—6 sp.—мотор. кор. сег. третьего—восьмого заушныхъ сомитовъ.
- Рис. 44. Моторные корешки затыл. об. зародыша *Corvus monedula* съ F. P. 4 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2—3 ab.—мотор. кор. сег. n. facialis и первого зауш. сом.; 4 ab.—мотор. кор. второго зауш. сом.; 1—4 sp.—мотор. кор. третьего—шестого зауш. сом.
- Рис. 45. Моторные нервы затылочной области зародыша *Corvus monedula* съ F. P. 5,8 mm. IX—n. glossophar.; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3—5 sp.—6—7 sp.—моторные кор. пятого, десятого заушныхъ сомитовъ.
- Рис. 46. Моторные нервы затыл. об. зародыша *Columba livia* съ F. P. 3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—мотор. кор. сегмента n. facialis; 3 ab.—мотор. кор. первого заушного сомита, 4 ab.—мотор. кор. второго заушного сомита; 1 sp.—5 sp.—мотор. кор. третьего—седьмого зауш. сом.; 6 gc.—шестой ганглий commissurae n. vagi.
- Рис. 47. Моторные нервы затылочной области зародыша *Columba livia* съ F. P. 5 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—мотор. кор. сегмента n. facialis; 3 ab.—мотор. кор. первого заушного сомита; 4 ab.—мотор. кор. второго зауш. сом.; 1 sp.—5 sp.—мотор. кор. третьего, седьмого зауш. сом.; 6 gc.—шестой ганглий commissurae vagi.
- Рис. 48. Моторные нервы затыл. об. зародыша *Columba livia* съ F. P. 10 mm. IX—n. glossophar.; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3 sp.—6 sp.—мотор. кор. пятого—восьмого зауш. сом.



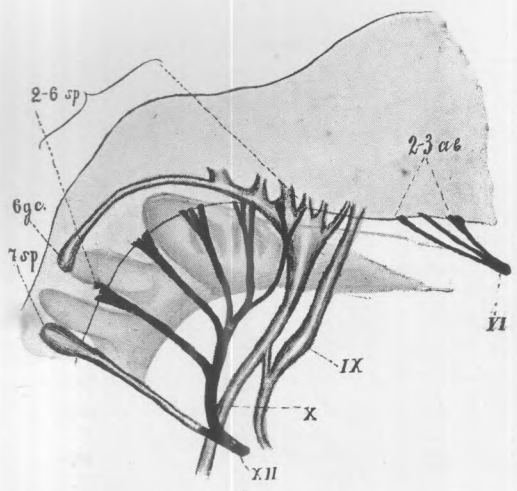
43.



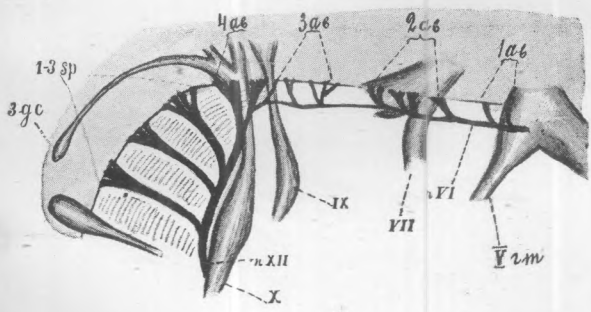
46.



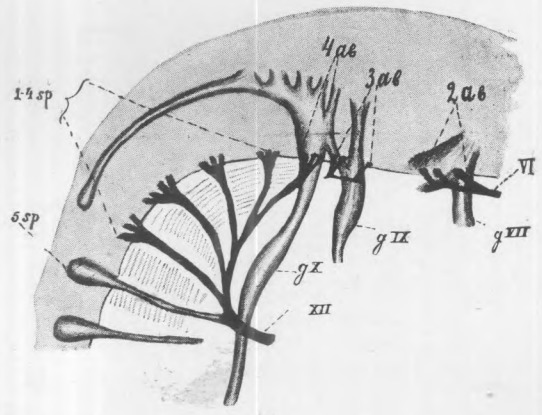
44.



45.



47.



48.

Рис. 49—54.

- Рис. 49. Моторные нервы затыл. об. зародыша *Cotyle riparia* съ F. P. 2 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 2 ab.—мотор. кор. сег. n. facialis; 3 ab.—мотор. кор. первого зауш. сом.; 4 ab.—мотор. кор. второго зауш. сом.; 1 sp., 5 sp.—мотор. кор. третьего—седьмого зауш. сом.; 5 gc.—пятый ганглий som. vagi.
- Рис. 50. Моторные нервы затыл. об. зародыша *Cotyle riparia* съ F. P. 3 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus; X—n. vagus; XII—n. hypoglossus; 3+2 ab.—мотор. кор. сег. n. facialis и первого зауш. сом.; 4 ab.—мотор. кор. второго зауш. сом.; 1 sp.—5 sp.—мотор. кор. третьего—седьмого зауш. сом.; 5 gc.—пятый ганглий som. vagi.
- Рис. 51. Моторные нервы затыл. об. зародыша *Cotyle riparia* съ F. P. 4 mm. VI—n. abducens; VII—n. facialis; IX—n. glossophar.; X—n. vagus; XII—n. hypoglos.; 2—3 ab.—мотор. кор. сег. n. facialis и первого заушного сом.; 4 ab.—мотор. кор. второго зауш. сом.; 1 sp.—5 sp.—мотор. кор. третьего, седьмого зауш. сом.; 5 gc.—пятый ганглий som. vagi.
- Рис. 52. Моторные нервы затыл. об. зар. *Cotyle riparia* съ F. P. 5 mm. IX—n. glossophar.; X—n. vagus; XII—n. hypoglos.; 1 sp.—5 sp.—мотор. кор. третьего, седьмого сом.; 5 gc.—пятый ганглий comm. vagi; at.—атласъ; ep.—эпистрофей.
- Рис. 53. Моторные нервы затыл. об. зародыша *Alligator* sp. съ F. P. 8 mm. IX—n. glossophar.; X—n. vagus; XII—n. hypoglos.; 2 sp.—5 sp.—мотор. кор. четвертого, седьмого зауш. сом.; 5 gc.—пятый ганглий comm. vagi.
- Рис. 54. Мотор. нервы затыл. об. зародыша *Seps lineatus* съ F. P. 4,5 mm. IX—n. glossopharyngeus; X₁—1. ramus post. n. vagi; X—n. vagus; 1 sp.—5 sp.—7 sp.—8 sp.—мотор. кор. третьего—десятого сомитовъ зауш.; at.—атласъ.

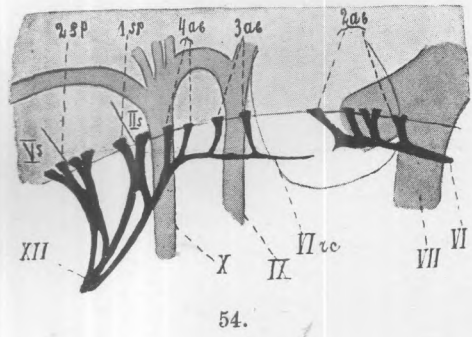
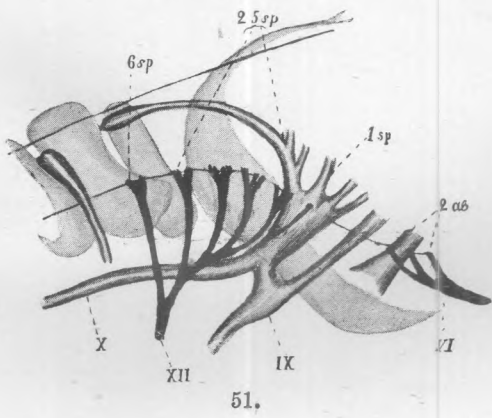
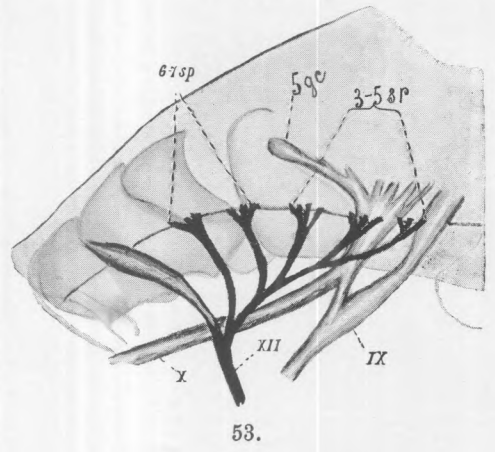
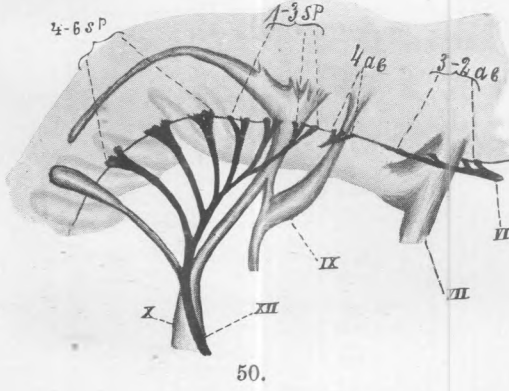
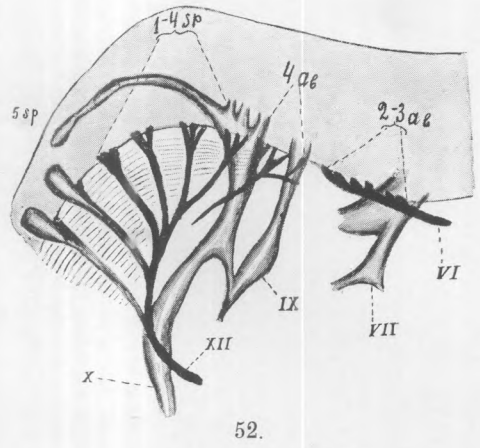
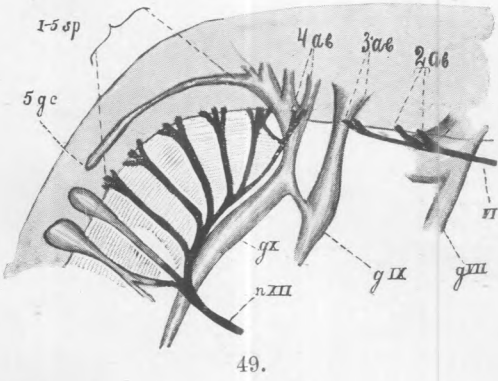
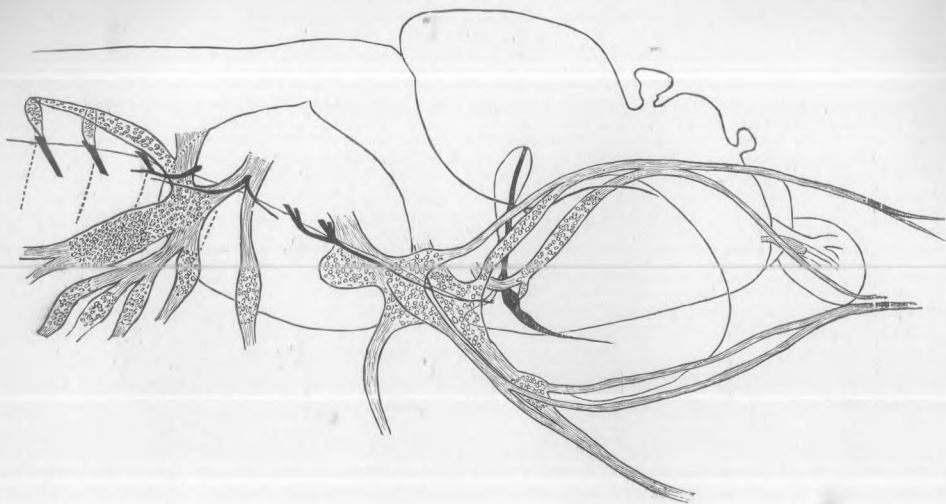
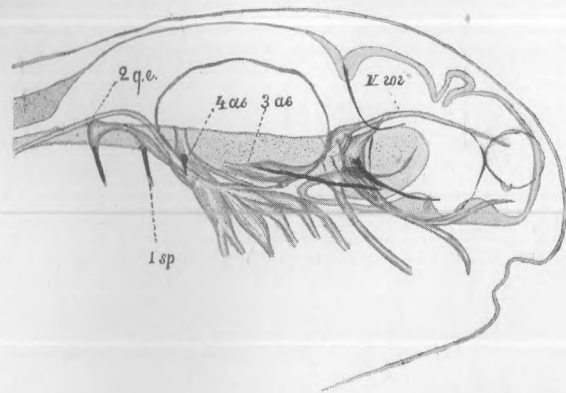


Рис. 55—58.

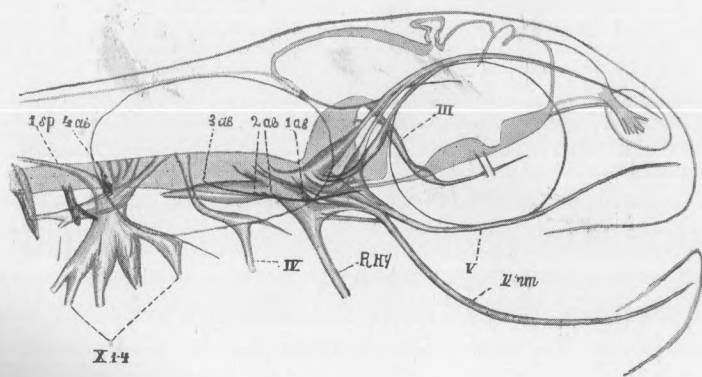
- Рис. 55. Головные нервы зародыша *Lepidosteus osseus* I—n. olfactorius; I t.—n. terminalis; II—n. opticus; III—n. oculomotorius; IV—n. trochlearis; V rop.—ramus opt. prof.; V rom.—ramus opt. minor; V roa.—ramus opt. major; V rm.—ramus mandibularis; V rx.—ramus maxillaris; VII rh.—ramus hyo-mandibularis n. facialis; V rbuc.—ramus buccalis; VI—n. abducens; VIII—n. acusticus; IX—n. glossophar; X₁—X₄—1 rami postrematici n. vagi; X l.—n. lateralis; 1 spg.—2 spg.—первый, второй спинномозговые нервы; 2 ab.—3 ab.—4 ab.—1 sp.—2 sp.—мотор. кор. сег. n. facialis, первого—четвертого заш. сом.
- Рис. 56. Головные нервы зародыша *Amia calva*. Обозначения те же, что и у *Lepidosteus*.
- Рис. 57. Головные нервы зародыша *Callichthys fasciata*. Обозначения те же, что и у *Lepidosteus*.
- Рис. 58. Головные нервы зародыша *Raja clavata*. Обозначения те же, что и у *Lepidosteus*.



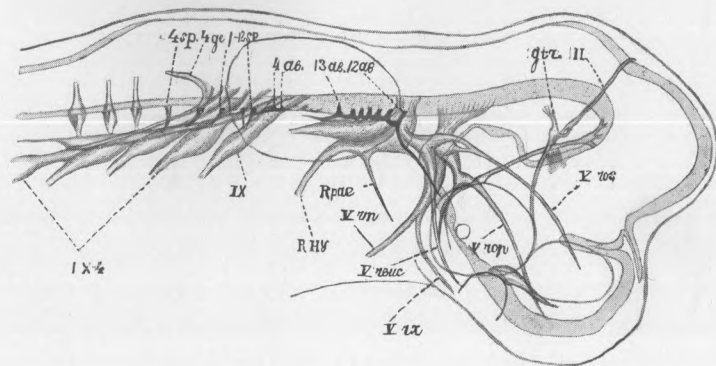
55



57



56



58

Объясненіе таблицъ.

I и II.

Въ текстѣ номера рисунковъ обозначены римскими цифрами.

Рис. 1—4. Затылочная область *Tropidonotus natrix*.

Рис. 5—8. Затылочная область *Lacerta vivipara*.

Рис. 9—10. Затылочная область *Ascalabotes fasciularis*.

Рис. 11—19. Затылочная область *Emys lutaria*.

Рис. 20. Затылочная область *Eutaenia radix*.

Рис. 21—23. Затылочная область *Anas crecca*.

Рис. 24. Затылочная область *Tinnunculus alaudarius*.

Рис. 25—28. Затылочная область *Podiceps cristatus*.

Рис. 29—32. Затылочная область *Larus ridibundus*.

Рис. 33—36. Головные нервы *Triton cristatus*.

Рис. 37—39. Головные нервы *Rana temporaria*.

Сокращенія.

1—5 sp. первый—пятый вентральные корешки спинномозговыхъ нервовъ.

1—5 gc. 1—5 дорзальный спинномозговой ганглий.

1—4 ab. 1—4 группа промежуточныхъ моторныхъ корешковъ слуховой области

V rm. n. trigeminus, ramus mandibularis.

V rmt. " " maxillaris.

V rop. " " ophthalmicus profundus.

V ros. " " " superficialis.

VII. n. facialis.

VIII. n. acusticus.

IX. n. glossopharyngeus.

X, 1, 2, 3, 4. 1—4 r. posttrematici n. vagi.

png. r. pneumogastricus.

rhy. r. hyomandibularis.

rpal. r. palatinus.

as. стволъ коллек. типа n. abducens.

hys. " " " n. hypogl.

IX, 1, 2. 1—2 r. posttrematici n. glossophar.

I. n. opticus.

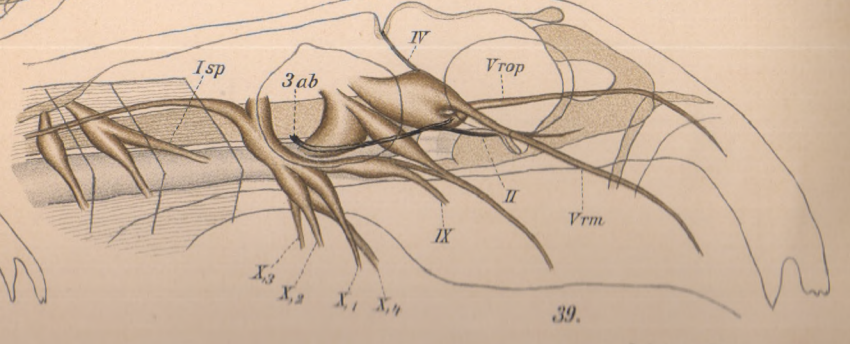
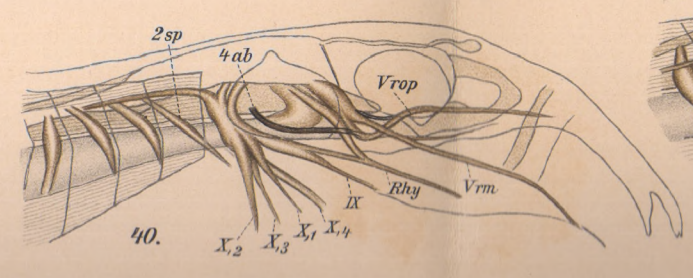
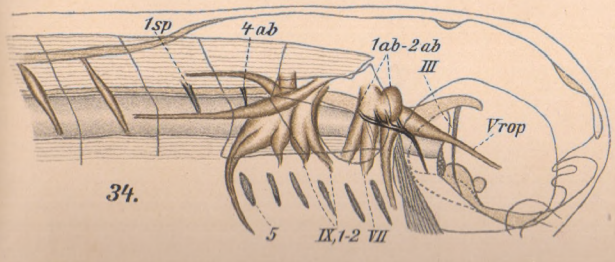
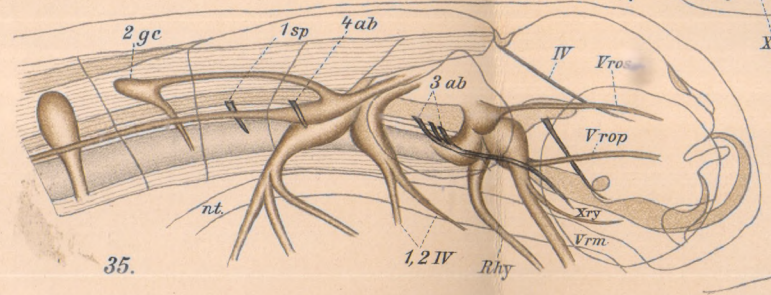
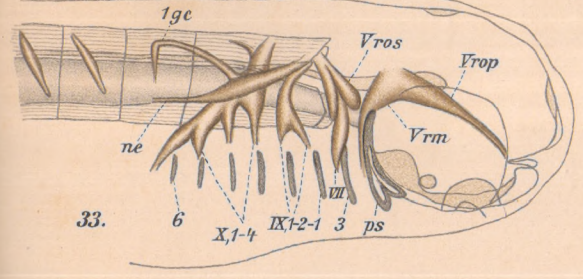
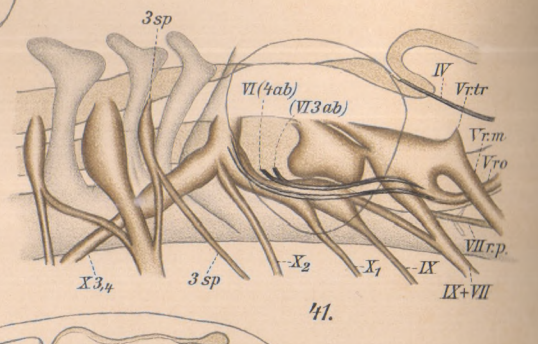
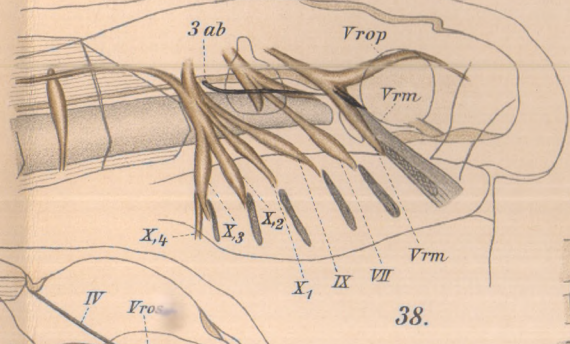
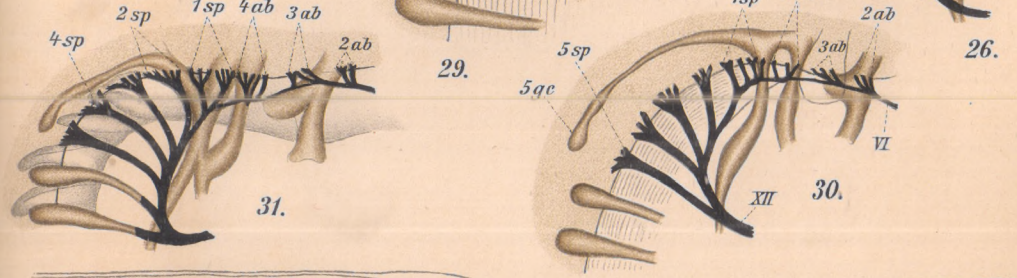
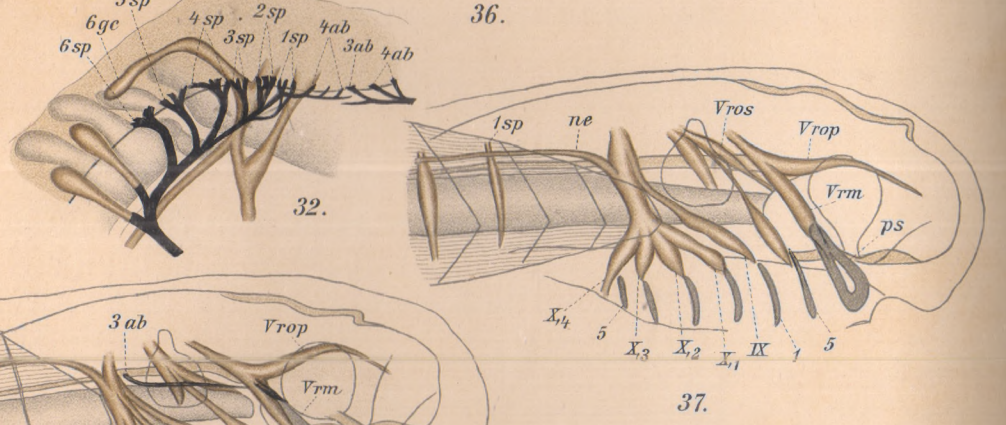
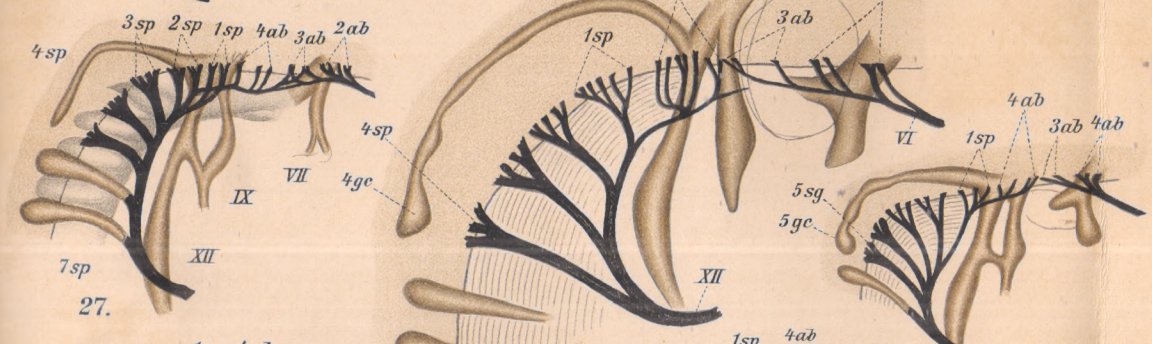
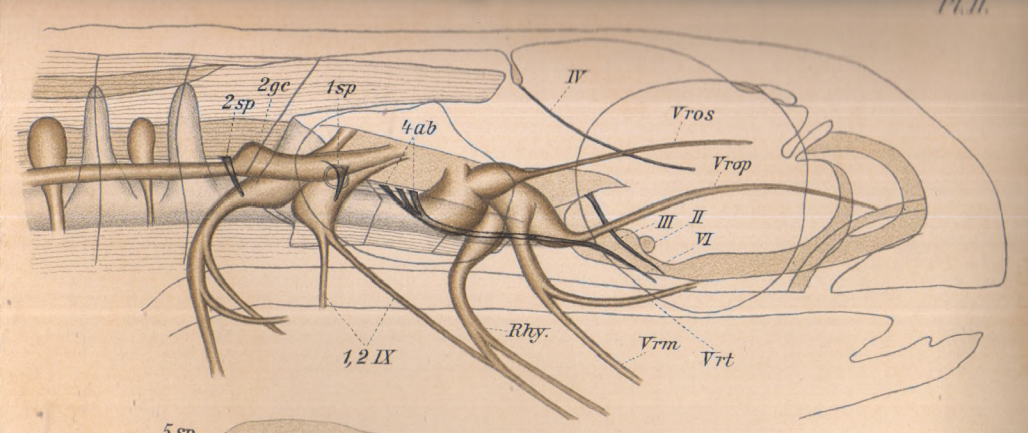
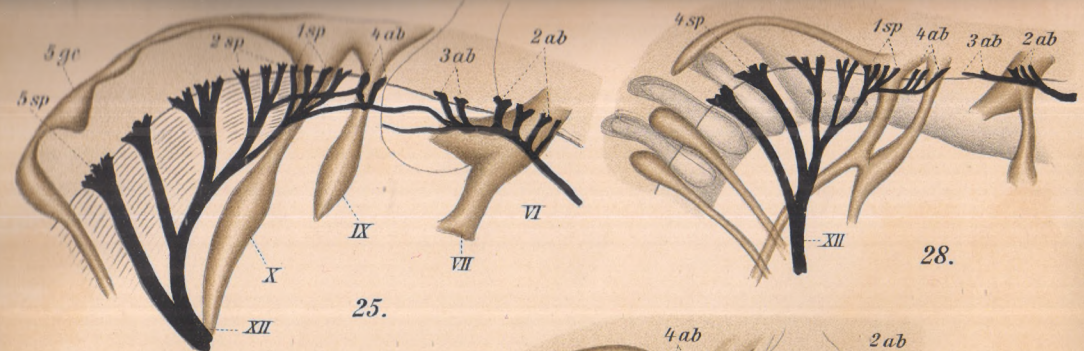
III. n. oculomotorius.

IV. n. trochlearis.

ps. преспирак. жаб. щель.

s. спиракулумъ (на рис. 37 и 33 спир. ошиб. обоз. цифрами 5 и 3).

1—6. 1—6 жаберныя щели.





Выпускъ 12-й. (Съ 1 табл.). Распределе́нiе веществъ между двумя растворителями въ примѣненiи къ изученiю явленiй химической статики. **А. А. Яковкина.** — Материалы для характеристики соевѣтiй проиоцвѣтнхъ. (Съ 1 табл.). **М. И. Голенкина.** — Сложныя пео-органическiя кислоты. **М. Соболева.** Ц. 1 р. 60 к.

Выпускъ 13-й. (Съ 8 табл.). О строенiи, способѣ дѣйстви и развитiи стрекательныхъ капсулъ целентератъ. (Съ 4 табл.). **Н. А. Иванцова.** — Гистологическое строенiе кожи Petromyzon. (Съ 2 таб.). **В. О. Капелькина.** — Физико-кристаллографическiя изслѣдованiя. (Съ 2 таб.). **Вл. И. Вернадскаго.** — Научное значенiе химическихъ работъ Пастера. **Н. Д. Зелинскаго.** Ц. 1 р. 25 к.

Выпускъ 14-й. (Съ 7 табл.). Къ морфологiи скелета птицъ. 1 Черепъ *Tinnunculus alaudarius.* (Съ 6 табл.). **П. П. Сушкина.** — Лекцiи по морфологiи и систематикѣ архегонеальныхъ растений. Bryophyta. **Пр. И. Н. Горожанкина.** Отчетъ о заграничной командировкѣ. (Съ 1 табл.). **А. Н. Сѣверцова.** Ц. 1 р. 40 к.

Выпускъ 15-й. (Съ 10 табл.). Очерки по исторiи развитiя головы позвоночныхъ. I. Метамерiя головы электрическаго ската. (Съ 4 табл.). **А. Н. Сѣверцова.** — Очеркъ явленiй исторiи индивидуальнаго развитiя у нѣкоторыхъ представителей группы *Sequoiaceae.* (Съ 6 табл.). **В. М. Арнольди.** Ц. 2 р. 50 к.

Выпускъ 16-й. (Съ 7 табл.). Развитие головы миноги. (Съ 7 табл.). **Н. К. Кольцова.** Ц. 2 р. 25 к.

Выпускъ 17-й. (Съ 4 табл.). Къ морфологiи скелета птицъ. Сравнительная остеология дневныхъ хищныхъ птицъ (*Accipitres*) и вопросы классификацiи. Часть первая. Основные подраздѣленiя *Accipitres.* Часть вторая. Сокола и ихъ ближайшiе родетвенники. **П. П. Сушкина.** (Съ 4 табл.). Ц. 2 р. 25 к.

Выпускъ 18. (Съ 5 табл.). Материалы по исторiи развитiя листа. **В. А. Дейнеги.** (Съ 2 табл.). Материалы по анатомiи лжескорпионовъ. **Я. П. Щелкановцева.** (Съ 3 табл.). Многочастичныя химическiя превращенiя. **А. Щукарева.** Ц. 1 р. 75 к.

Выпускъ 19. Основы кристаллографiи. Ч. I. Введенiе. Ученiе о симметрiи. Явленiя, выражаемыя закономъ многогранниковъ. **Пр. В. И. Вернадскаго.** Ц. 2 р. 45 к.

Выпускъ 20. Изслѣдованiя въ области терпеновъ и камфоры. **Л. А. Чугаева.** Ц. 1 р. 50 к.

Выпускъ 21. 1. Морфологическiя и экспериментальныя изслѣдованiя надъ печеночниками. **М. Голенкина.** Ц. 75.

Выпускъ 21. 1. Приложение. Отвѣтъ на брошюру пр. Тимирязева. Ц. 10 к.

Выпускъ 21. 2. Краткiй очеркъ исторiи развитiя основной химической проблемы. **М. Н. Попова.** Ц. 40 к.

Выпускъ 21. 3. Очеркъ влiянiя металлоорганическихъ соединенiй на развитiе теорiи атомности. **Г. Якуба.** Ц. 25 к.

Выпускъ 21. 4. Изслѣдованiя о спермiяхъ десятиногихъ рабовъ. (Съ 5 табл.). **Н. К. Кольцова.** Ц. 2 р. 25 к.

Выпускъ 22. Труды сравнительно-анатомическаго института Московскаго Университета. № 1-5. (Съ 5 табл.). Ц. 2 р.

Выпускъ 23. Труды сравнительно-анатомическаго института Московскаго Университета. № 6. (Съ 8 табл.). Ц. 2 р.

Выпускъ 24. Индивидуальныя магнии-органическiя соединенiя и ихъ превращенiя въ ацеонiевые и аммонiевые комплексы. Экспериментальное изслѣдованiе. **В. В. Челинцева.** Ц. 2 р.

Выпускъ 25, 1. Свойства растворовъ при критической температурѣ смѣшенія. **А. Н. Щукарева.** Ц. 50 к.

Выпускъ 25, 2. Біологическія станціи Адриатическаго моря. Отчетъ о научныхъ работахъ, произведенныхъ во время заграничной командировки 1907/8 г. **М. Новикова.** Ц. 40 г.

Выпускъ 25, 3. Изслѣдованія о хрящевой и костной тканяхъ. (Съ 8-мью табл.). **М. Новикова.** Ц. 3 р.

Выпускъ 26. Изслѣдованіе въ области амино-, имино-, и нитрило-кислотъ. **Г. Л. Стадникова.** Ц. 1 р. 25 к.

Выпускъ 27. Изслѣдованія о теменномъ глазѣ ящерицъ. Пр.-Доп. **М. Новикова.** (Съ 6-тью табл.). Ц. 1 р. 50 к.

Выпускъ 28. Сегментальное положеніе границы черепа у Sauropsida. Опытъ анализа сравнительнаго метода въ морфологіи. **Ю. А. Бѣлоголоваго.** (Съ 2-мя табл.). Ц. 2 р.

Цѣна 2 р.