SMITHSONIAN
LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

Къ морфологіи

нѣкоторыхъ скелетныхъ частей костистыхъ рыбъ.

V. P. Kazantsev

В. П. Казанцевъ.

Юрьевъ.
Типографія К. Маттисена.
1908.

SMITHSONIAN
JUL 26 1977
LIBRARIES

PL
639
K23
Fishes

Къ морфологіи

нѣкоторыхъ скелетныхъ частей костистыхъ рыбъ.

В. П. Казанцевъ.

Юрьевъ.
Типографія К. Маттисена.
1908.

SMITHSONIAN LIBRARIES

Наблюденія надъ образованіемъ отолитовъ костистыхъ рыбъ.

Отолиты рыбъ, занимающихъ болѣе низкое положеніе въ системѣ своего класса, какъ то: Селахій и Двоякодышащихъ, представляютъ собой мягкую массу, заключающую въ себѣ, большею частію, микроскопически мелкіе кристаллы и конкреціи солей кальція.

У нѣкоторыхъ Ганоидныхъ рыбъ (Acipenser) конкреціи извести достигаютъ значительныхъ размѣровъ, не образуя, однако, цѣльныхъ отолитовъ, какъ это наблюдается у Lepidosteus'a и у всѣхъ представителей отряда костистыхъ рыбъ.

Въ слуховомъ лабиринтѣ костистыхъ рыбъ существуетъ, какъ извѣстно, три такихъ слуховыхъ камня или отолита, — по одному въ каждомъ изъ трехъ главныхъ отдѣловъ лабиринта: utriculus, sacculus и lagena. Всѣ три отолита костистыхъ рыбъ имѣютъ опредѣленную форму, характерную для даннаго вида и обладаютъ значительной величиной; самый крупный изъ нихъ, расположенный въ sacculus, нерѣдко достигаетъ размѣровъ въ нѣсколько сантиметровъ.

Что касается процесса образованія отолитовъ, то въ въ этомъ отношеніи, до настоящаго времени, въ литературѣ

имѣются лишь весьма скудныя данныя. Такъ Rudolph Krause, дающій въ O. Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere общую сводку данныхъ, касающихся развитія органа слуха, ограничивается относительно происхожденія отолитовъ слѣдующими немногими строками: „Auch über die Entwickelung der Otolithen herrscht noch völliges Dunkel. Sie erreichen z. B. bei den Fischen eine recht ansehnliche Grösse, und hier gelingt es auch, wenigstens Spuren ihrer Entwickelung zu verfolgen. Man sieht hier in den cylindrischen Zellen des Sinnesepithels kleine Körperchen nahe der Oberfläche liegen. Sie werden anscheinend aus den Zellen ausgestossen und bilden die Grundlage für die Entstehung der Otolithen, indem sich um sie herum aus der kalkreichen Endolymphe die Kalksalze Schicht um Schicht ablagern. Auch Foll hat etwas Aehnliches bei Mollusken beobachtet, doch lässt er den Otolithen in der Zelle selbst zu ansehnlicher Grösse anwachsen und sich dann von der letzteren abschnüren. Etwas derartiges kommt nach unseren Untersuchungen bei Wirbeltieren sicherlich nicht vor.“

Вотъ все то, что извѣстно до сихъ поръ относительно образованія отолитовъ костистыхъ рыбъ. Прибавлю только еще, что данныя эти относятся къ представителямъ семейства лососевыхъ (Salmonidae).

Матеріалъ.

Въ моемъ распоряженіи находился слѣдующій матеріалъ: изъ представителей лососевыхъ я имѣлъ довольно полную серію различныхъ стадій развитія сига (Coregonus Wartmanni Bl.), предоставленную мнѣ директоромъ Зоологи-

ческаго института Страссбургскаго Университета Профессоромъ A. Goette[1]).

Кромѣ того я получилъ матеріалъ по развитію нѣсколькихъ представителей Cottidae (Triglidae), главнымъ образомъ Agonus cataphractus и Cottus bubalis L., а такъ-же Cottus scorpius L. съ Гельголандской зоологической станціи отъ Профессора Ehrenbaum'a. Въ дополненіе къ матеріалу по развитію Cottus, въ которомъ не доставало наиболѣе молодыхъ изъ нужныхъ мнѣ стадій развитія, (наиболѣе молодые эмбріоны Cottus bubalis, полученные мною отъ Профессора Ehrenbaum'a, достигали величины около пяти съ половиной миллиметровъ и обладали еще очень большимъ желточнымъ мѣшкомъ) я отыскалъ въ матеріалѣ Страссбургскаго Зоологическаго института два экземпляра еще болѣе молодыхъ эмбріоновъ Cottus неопредѣленнаго вида.

Что касается состоянія этого матеріала, то слѣдуетъ замѣтить, что весь онъ сохранился прекрасно. Но, къ сожалѣнію, наиболѣе раннія стадіи развитія Coregonus были консервированы какой-то осміевой смѣсью, (что видно по темной окраскѣ эмбріоновъ), и что, несомнѣнно, могло повліять на первыя нѣжныя отложенія извести (предполагая Ca CO3).

Прежде чѣмъ излагать свои наблюденія надъ разви-

1) Икра Coregonus Wartmanni была искусственно оплодотворена и развивалась въ комнатномъ акваріумѣ института, вслѣдствіе чего развитіе шло быстрѣе, чѣмъ это бываетъ при нормальныхъ условіяхъ, такъ какъ нѣкоторое повышеніе температуры воды замѣтно ускоряетъ процессъ развитія яицъ. Это необходимо имѣть въ виду при сравненіи эмбріоновъ, развившихся въ сравнительно теплой водѣ акваріума, съ таковыми изъ нормальныхъ условій. Кромѣ того слѣдуетъ замѣтить, что эмбріоны одного возраста при развитіи въ теплой водѣ нѣсколько разнятся въ степени развитія.

тіемъ отолитовъ у каждаго изъ изслѣдованныхъ мною видовъ, считаю нелишнимъ предпослать нѣсколько общихъ соображеній, которыми я руководствовался при изслѣдованіи.

Самый крупный изъ трехъ отолитовъ костистыхъ рыбъ — это расположенный въ Sacculus. Кромѣ своихъ крупныхъ размѣровъ этотъ отолитъ является наиболѣе благопріятнымъ для изслѣдованія и по своему положенію на днѣ Sacculus, гдѣ онъ, какъ на поперечныхъ, такъ и на сагиттальныхъ (относительно тѣла животнаго) разрѣзахъ, представляется въ естественномъ положеніи относительно чувствительнаго эпителія (Macula), на которомъ онъ расположенъ.

При этомъ и чувствительный эпителій получается въ разрѣзахъ, перпендикулярныхъ (приблизительно) къ его поверхности.

Благодаря вышеназваннымъ преимуществамъ, представляемымъ для изслѣдованія отолитомъ, расположеннымъ въ sacculus, я и обратилъ главное вниманіе на образованіе именно этого отолита. Только въ рѣдкихъ случаяхъ я обращался къ отолиту, закладывающемуся сначала на внутренней стѣнкѣ sacculus и переходящему впослѣдствіи, при отдѣленіи отъ sacculus'a зачаточной улитки (lagena), въ эту послѣднюю. Вслѣдствіе изогнутой поверхности чувствительнаго эпителія, несущаго этотъ отолитъ, (macula acustica lagenae) только на поперечныхъ, относительно тѣла животнаго, разрѣзахъ удается получить этотъ участокъ чувствительнаго эпителія въ разрѣзахъ, перпендикулярныхъ къ его поверхности; но въ нѣкоторыхъ случаяхъ, а именно, при изслѣдованіи болѣе раннихъ стадій образованія слуховыхъ камней, этотъ отолитъ, или, вѣрнѣе, мѣсто образованія этого отолита, — такъ какъ самого отолита на такихъ

стадіяхъ еще не существуетъ, — является благопріятнымъ для изслѣдованія вслѣдствіе, правда, весьма незначительнаго, запаздыванія по сравненію съ отолитомъ собственно sacculus'a.

Что касается третьяго отолита, расположеннаго въ Utriculus'ѣ, или, точнѣе, въ Recessus utriculi, то я къ нему при изслѣдованіи процесса закладки отолитовъ не обращался. Во всякомъ случаѣ принципіальной разницы въ способѣ образованія отдѣльныхъ отолитовъ ожидать нельзя. Въ послѣдующемъ изложеніи я буду, для каждаго отдѣльнаго случая, указывать, о которомъ изъ двухъ отолитовъ идетъ рѣчь.

Наблюденія надъ образованіемъ отолитовъ у Coregonus Wartmanni.

Самая ранняя стадія развитія, изъ бывшаго въ моемъ распоряженіи матеріала по развитію Coregonus Wartmanni, была представлена 27-и дневнымъ эмбріономъ, считая со дня оплодотворенія икры.

У такихъ эмбріоновъ участки эпителія, выстилающаго внутреннюю поверхность слухового лабиринта, соотвѣтствующіе отдѣльнымъ слуховымъ пятнамъ (Macul. acust.), отличаются отъ остальной части эпителіальной выстилки слухового лабиринта нѣсколько большей толщиной эпителія и цилиндрической формой эпителіальныхъ клѣтокъ.

Именно эти участки эпителія и даютъ начало соотвѣтственнымъ отолитамъ.

Обращаясь къ вышеприведенной цитатѣ R. Krause, мы находимъ у него указаніе, что отолиты суть продукты соотвѣтственныхъ участковъ чувствительнаго эпителія. „Въ

цилиндрическихъ клѣткахъ чувствительнаго эпителія", говоритъ онъ, „недалеко отъ свободной поверхности лежатъ маленькія тѣльца („Körperchen"), которыя, какъ кажется, выталкиваются изъ клѣтокъ и служатъ основой, вокругъ которой откладываются слои известковыхъ солей." Относительно того, что представляютъ собой эти „маленькія тѣльца" (kleine Körperchen): есть-ли это известковыя зерна или комочки органическаго вещества, — никакихъ указаній на это мы не находимъ.

Обращаясь теперь къ собственнымъ препаратамъ, я, съ цѣлью застать болѣе раннюю стадію, начну съ описанія того состоянія, въ которомъ находится участокъ чувствительнаго эпителія, переходящій впослѣдствіи въ lagena (macula acustica lagenae) и дающій начало отолиту этого отдѣла лабиринта, — у наиболѣе молодыхъ эмбріоновъ, изъ бывшихъ въ моемъ распоряженіи.

На поперечныхъ разрѣзахъ (относительно тѣла животнаго) такая macula acustica представляетъ слѣдующую картину (таб. II, рис. 3): чувствительный участокъ эпителія выдѣляется своими болѣе длинными цилиндрическими клѣтками и соотвѣтственно этому своей замѣтно большей толщиной. Въ этомъ участкѣ эпителія сразу бросаются въ глаза слѣдующія особенности: свободная поверхность эпителія, обращенная къ эндолимфатическому пространству не представляетъ собой болѣе или менѣе ровной поверхности, а покрыта неправильной формы выступами, имѣющими, мѣстами, неясные контуры, и состоящими изъ болѣе свѣтлаго вещества. Кромѣ типичныхъ, удлиненной формы ядеръ клѣтокъ чувствительнаго эпителія, около покрытой выступами, и какъ-бы расплывающейся свободной поверхности этого

участка эпителія, замѣчаются тѣла немного меньшихъ размѣровъ нежели ядра чувствительныхъ клѣтокъ. Тѣла эти, имѣющія зернистую структуру и очень интенсивно окрашенныя осміевой кислотой въ темный цвѣтъ, расположены около болѣе крупныхъ выступовъ поверхности эпителія, хотя, изрѣдка, такія тѣльца встрѣчаются и въ болѣе удаленныхъ отъ свободной поверхности частяхъ эпителія. Тамъ, гдѣ тѣла эти лежатъ около выступовъ поверхности эпителія, они часто нѣсколько вдаются въ эти послѣдніе. Кромѣ этихъ тѣлецъ въ выступахъ поверхности эпителія замѣчаются другія, рѣзко отличающіяся отъ нихъ тѣльца очень различной величины и шарообразной формы. Эти круглыя тѣльца обладаютъ такъ-же зернистой структурой, но въ противоположность первымъ, совершенно, почти, не окрашиваются осміевой кислотой въ темный цвѣтъ. Эти тѣльца выступаютъ иногда изъ выступовъ эпителія на поверхность. Принимая во вниманіе то обстоятельство, что эти неокрашивающіяся тѣльца лежатъ въ выступахъ эпителія по сосѣдству съ окрашенными въ темный цвѣтъ тѣлами и что эти послѣднія часто имѣютъ болѣе свѣтлые отростки, вдающіеся въ выступы эпителія, — я склоненъ думать, что неокрашивающіяся осміевой кислотой въ черный цвѣтъ тѣльца являются продуктомъ отщепленія тѣлецъ, принимающихъ отъ осміевой кислоты темный цвѣтъ. Что касается этихъ послѣднихъ, то я считаю ихъ видоизмѣненными ядрами эпителіальныхъ клѣтокъ. За такое толкованіе, кромѣ того обстоятельства, что въ чувствительномъ участкѣ эпителія встрѣчаются иногда ядра замѣтно сильнѣе окрашенныя осміевой кислотой и представляющія собой какъ бы переходную стадію, главнымъ образомъ сравненіе съ аналогичнымъ

процессомъ при развитіи отолитовъ у представителей сем. Cottidae.

Такимъ образомъ, я полагаю, что на стадіи, предшествующей образованію отолита, часть клѣтокъ чувствительнаго эпителія погибаетъ и содержимое ихъ, вмѣстѣ съ продолжающимъ распадаться ядромъ, оттѣсняется къ свободной поверхности эпителія, образуя здѣсь неправильной формы выступы, о которыхъ уже была рѣчь выше.

Обращаясь къ дальнѣйшимъ измѣненіямъ, ведущимъ къ образованію отолитовъ, я остановлюсь нѣсколько на описаніи отношеній, имѣющихъ мѣсто на участкѣ чувствительнаго эпителія на днѣ sacculus (macula acustica sacculi) 29-ти дневнаго эмбріона. (Таб. II, рис. 4.)

При сравненіи этой стадіи развитія отолита съ только что описанной, замѣчаются слѣдующія отличія: поверхность чувствительнаго эпителія, обращенная къ эндолимфатическому пространству, вмѣсто ряда сравнительно небольшихъ выступовъ, — какъ это имѣло мѣсто на предшествовавшей стадіи, имѣетъ одинъ большой выступъ неправильной конической формы съ неясными, расплывчатыми, контурами и состоящій изъ свѣтлой, очень неравномѣрно-зернистой массы. Въ массѣ этого выступа разсѣяны болѣе крупныя зерна и мелкіе комочки неправильной формы, нѣкоторые изъ которыхъ довольно темно окрашены осміевой кислотой, но большинство ихъ не имѣетъ темной окраски. Но наиболѣе важное отличіе этой стадіи развитія отъ предшествовавшей заключается въ томъ, что здѣсь, въ зернистой массѣ выступа расположенъ уже зачаточный отолитъ. Такіе зачаточные отолиты, которыхъ бываетъ нѣсколько, представляютъ собой тѣльца чаще всего яйцевидной или грушевидной

формы, — рѣже овальной или довольно неправильной. Относительно ихъ химическаго состава я не могу сказать ничего опредѣленнаго. Одно только, въ этомъ отношеніи, является для меня несомнѣннымъ: что они ни въ какомъ случаѣ не состоятъ изъ чистаго углекислаго кальція. Къ такому мнѣнію я пришелъ слѣдующимъ путемъ: на срѣзы, наклеенные на предметное стекло водой и освобожденные отъ парафина, я помѣщалъ по каплѣ раствора азотной кислоты въ 70° алкоголѣ и наблюдалъ подъ микроскопомъ за дѣйствіемъ кислоты на отолитъ. При этомъ оказалось, что сколько-бы разъ не повторять эту манипуляцію, — отолитное зерно никогда не растворяется безъ остатка, но отъ него остается остовъ, по всей вѣроятности органическаго вещества, по своимъ размѣрамъ развѣ только очень незначительно уступающій первоначальному зерну и принимающій (на толстыхъ срѣзахъ) въ подкисленномъ 70° алкоголѣ болѣе округленную форму, при перенесеніи-же черезъ 90° въ абсолютный алкоголь, органическій остовъ зачаточнаго отолита нѣсколько уменьшается въ размѣрахъ и сморщивается. На основаніи этого наблюденія, я не думаю, чтобы консервированіе осміевой смѣсью имѣло значительное вліяніе на зачаточные отолиты, хотя, конечно, нѣкотораго дѣйствія кислоты, теоретически, отрицать нельзя.

Прежде чѣмъ переходить къ описанію процесса дальнѣйшаго роста отолитовъ, я считаю нелишнимъ вкратцѣ резюмировать сравненіе двухъ уже описанныхъ стадій: одинъ крупный выступъ на поверхности чувствительнаго эпителія второй стадіи произошелъ, несомнѣнно, изъ сліянія отдѣльныхъ, болѣе мелкихъ выступовъ первой стадіи; вмѣсто тѣлецъ, окрашенныхъ въ темный цвѣтъ осміевой кислотой,

первой стадіи, мы находимъ въ массѣ выступа второй стадіи лишь мелкіе комочки и зерна, происшедшіе, какъ полагаю, изъ распаденія этихъ тѣлецъ. Что-же касается круглыхъ, свѣтлыхъ, неокрашивающихся осміевой кислотой тѣлецъ первой стадіи: распадаются-ли и они и переходятъ въ общую зернистую массу выступа второй стадіи, или они служатъ основой для образованія зачаточныхъ отолитовъ, — въ этомъ отношеніи я нахожусь въ нѣкоторомъ сомнѣніи и не могу категорически высказаться по этому поводу. Во всякомъ случаѣ я считаю несомнѣннымъ, что зачаточные отолиты закладываются не внутри отдѣльныхъ, живыхъ, клѣтокъ чувствительнаго эпителія, а образуются изъ продуктовъ распада нѣкоторыхъ клѣтокъ чувствительнаго эпителія.

При дальнѣйшемъ развитіи зародыша, зернистая масса выступа на macula acustica, вмѣстѣ съ заключенными въ ней зачаточными отолитиками, отдѣляется отъ чувствительнаго эпителія и этотъ послѣдній получаетъ ровную поверхность, на которой часто очень ясно видны слуховые волоски. Зернистая масса, заключающая въ себѣ отолитики, кажется на разрѣзахъ какъ бы приклеенной къ свободной поверхности чувствительнаго эпителія, что несомнѣнно и имѣетъ мѣсто, такъ какъ при микротомированіи, въ громадномъ большинствѣ случаевъ, отолитики остаются въ своемъ естественномъ положеніи. Дальнѣйшій ростъ зачаточныхъ отолитиковъ происходитъ такимъ образомъ, что вокругъ каждаго такого отолитика, изъ заключающей ихъ массъ, откладываются новые слои. Слои эти откладываются не равномѣрно на всей поверхности отолитиковъ, а бываютъ обыкновенно толще съ одной стороны, сходя постепенно на нѣтъ по направленію къ другой, такъ, что

получается картина, напоминающая зерна крахмала въ растительныхъ клѣткахъ (Таб. II, рис. 7). Когда два сосѣднихъ отолитика вырастутъ, такимъ образомъ, настолько, что придутъ въ соприкосновеніи другъ съ другомъ, то изъ окружающей ихъ массы начинаютъ откладываться слои охватывающіе ихъ оба. (Таб. II, рис. 5—6). И эти новые слои, опять таки, состоятъ не изъ чистой углекислой извести, а имѣютъ органическую основу. Слѣдуетъ, однако, замѣтить, что вещество слоевъ, откладывающихся вокругъ первичныхъ отолитиковъ, отличается подъ микроскопомъ по виду отъ вещества этихъ послѣднихъ. Очень трудно выразить въ словахъ въ чемъ заключается различіе въ видѣ этихъ веществъ, но подъ микроскопомъ ясно видно гдѣ кончается первичный отолитикъ и гдѣ начинаются отложившіеся вокругъ него слои. Въ общемъ, можно, пожалуй, сказать, что вещество слоевъ облегающихъ отолитикъ кажется болѣе матовымъ, мутнымъ, по сравненію съ веществомъ самого отолитика. Какъ первые зачаточные отолитики образуются, какъ было сказано выше, за счетъ вещества разрушившихся клѣтокъ чувствительнаго эпителія, и изъ того же вещества отлагаются первые слои, сначала, вокругъ отдѣльныхъ отолитиковъ, а позднѣе и слои, соединяющіе зачаточные отолитики въ одинъ отолитъ, такъ же точно и дальнѣйшій ростъ отолита происходитъ за счетъ зернистой массы, являющейся продуктомъ распада клѣтокъ эпителія. При дальнѣйшемъ ростѣ отолита распавшаяся масса, служащая субстратомъ, изъ котораго отлагаются новые слои отолита, пополняется содержимымъ отдѣльныхъ погибшихъ клѣтокъ чувствительнаго эпителія. Въ чувствительномъ эпителіи замѣчаются отдѣльныя клѣтки съ

свѣтлымъ, зернистымъ содержимымъ и со съежившимся ядромъ (Таб. II, рис. 5). Содержимое такихъ клѣтокъ и опоражнивается на свободную поверхность чувствительнаго эпителія, пополняя количество массы, служащей субстратомъ для выдѣленія новыхъ слоевъ вещества отолита. (Таб. II, рис. 6).

Прослѣдивъ образованіе и первыя стадіи роста отолита, я не подвергалъ изслѣдованію процесса дальнѣйшаго роста отолита, частью потому, что процессъ этотъ достаточно, по моему мнѣнію, выясняется вышеописанными стадіями, — отчасти же вслѣдствіе техническихъ трудностей. Дѣло въ томъ, что слоистое строеніе отолита зависитъ, повидимому, отъ того, что слои, имѣющіе органическую основу и менѣе богатые растворимыми въ кислотѣ солями кальція, склеиваются между собой болѣе чистыми солями кальція, что я усматриваю изъ того, что на достигшихъ нѣкоторой величины отолитахъ, при легкомъ, далеко неполномъ, декальцинированіи, слои отстаютъ другъ отъ друга. При этомъ слѣдуетъ замѣтить, что при прогрессивномъ ростѣ отолита склеивающіе слои дѣлаются толще и самые слои, имѣющіе органическую основу, дѣлаются богаче солями кальція, такъ, что при декальцинированіи наружная часть отолита расплывается, а при микротомированіи безъ достаточнаго предварительнаго декальцинированія, отолиты, достигшіе значительной величины, уносятся изъ срѣзовъ ножемъ микротома.

Нѣкоторыя данныя относительно образованія отолитовъ у Agonus cataphractus.

Такъ какъ матеріалъ по развитію Agonus и Cottus былъ добытъ изъ моря, а не путемъ оплодотворенія икры въ акваріумѣ, то само собой разумѣется, онъ не могъ пред-

ставлять такой непрерывной серіи послѣдовательныхъ стадій развитія, какъ бывшій въ моемъ распоряженіи матеріалъ по развитію Coregonus Wartmanni. Большинство полученныхъ мною съ Гельголандской станціи мальковъ Agonus cataphractus колебалось по своей величинѣ около 7 mm. Другая порція содержала мальковъ около 9 mm. длины. Кромѣ того у меня было нѣсколько молодыхъ рыбокъ этого вида въ 13 и 14 mm. длины.

На разрѣзахъ черезъ macula acustica sacculi наиболѣе молодыхъ экземпляровъ этого матеріала получается картина, очень близко напоминающая ту изъ описанныхъ выше стадій закладки отолита у Coregonus Wartmanni, на которой на свободной поверхности чувствительнаго эпителія выдавался конусообразный выступъ. И здѣсь, точно такъ-же, на поверхности чувствительнаго эпителія возвышается бугоръ, состоящій изъ зернистой массы; но, вмѣсто тѣхъ тѣлецъ, которыя я на фиксированномъ осміевой смѣсью матеріалѣ по развитію сига называлъ „окрашивающимися осміевой кислотой въ очень темный цвѣтъ“ здѣсь, при окраскѣ карминомъ, въ зернистой массѣ выступа замѣчаются несомнѣнныя распадающіяся ядра, причемъ, приблизительно въ серединѣ выступа, замѣчается болѣе крупный комокъ вещества, интенсивно окрашивающагося карминомъ и имѣющаго зернистую структуру. Такъ какъ масса этого кусочка на болѣе позднихъ стадіяхъ значительно (въ нѣсколько разъ) увеличивается, я полагаю, что она образуется изъ сліянія ядернаго вещества отмирающихъ клѣтокъ, содержимое которыхъ изъ эпителія поступаетъ въ выступъ (Таб. II, рис. 9). Самый эпителій, вслѣдствіе интенсивнаго процесса отмиранія и опоражниванія клѣтокъ его, кажется какъ-бы разрѣ-

женнымъ, т. е. между клѣтками его замѣчаются промежутки. Способъ отложенія самаго отолита у Agonus cataphractus нѣсколько отличается отъ такового у Coregonus Wartmanni тѣмъ, что здѣсь не образуется мелкихъ зачаточныхъ отолитиковъ, вокругъ которыхъ у сига откладываются дальнѣйшіе слои, а первые слои отолита закладываются здѣсь въ зернистомъ веществѣ выступа, по самой периферіи его. Переходя къ нѣсколько болѣе поздней стадіи развитія отолитовъ, именно у рыбокъ около 9 mm. длины, мы не замѣчаемъ существенныхъ отличій отъ только что описанной стадіи, за исключеніемъ того, что слои вещества отолита выражены значительно сильнѣе и охватываютъ центральную часть зернистаго выступа со всѣхъ сторонъ, за исключеніемъ стороны обращенной къ чувствительному эпителію. Кромѣ того замѣчается нѣкоторое увеличеніе комочка заключеннаго въ центральной массѣ выступа и воспринимающаго интенсивную окраску карминомъ. Замѣчается также болѣе рѣзкое отграниченіе этого выступа отъ поверхности чувствительнаго эпителія, которая принимаетъ болѣе ровный контуръ. Я не буду долѣе останавливаться на этой стадіи развитія на томъ основаніи, что и значительно болѣе поздніе стадіи (у рыбокъ около 13 mm. длиной) представляютъ тѣ-же самыя особенности, лишь болѣе ясно выраженныя. Къ описанію разрѣзовъ черезъ macula acustia sacculi такихъ рыбокъ (около 13 mm.), я теперь и перейду. Считаю долгомъ, предварительно, замѣтить, что мальки Agonus cataphractus, достигшіе такой величины, имѣютъ уже значительно развитый кожный панцырь, вслѣдствіе чего ихъ, передъ микротомированіемъ, необходимо, по крайней мѣрѣ до нѣкоторой степени, декальцини-

ровать. Отолитъ, расположенный въ sacculus, носящій также спеціальное названіе „Asteriscus", имѣетъ у Agonus cataphractus такую форму, что какъ на поперечныхъ такъ и на сагиттальныхъ срѣзахъ, если только они разсѣкаютъ отолитъ посрединѣ, получается — та-же картина. Такимъ образомъ, по отношенію къ формѣ и положенію самого отолита оказывается безразличнымъ, — изслѣдовать-ли его на поперечныхъ или сагиттальныхъ разрѣзахъ. Но я избралъ для изслѣдованія въ этомъ случаѣ, главнымъ образомъ, сагиттальные срѣзы, вслѣдствіе особыхъ соображеній, рѣчь о которыхъ будетъ ниже.

На разрѣзахъ черезъ macula acustica sacculi, разсѣкающихъ отолитъ посрединѣ, получается, въ данномъ случаѣ, слѣдующая картина: (Таб. II, рис. 10) чувствительный эпителій имѣетъ довольно ровную свободную поверхность. Между поверхностью эпителія и отолитомъ замѣчается слой уже знакомаго намъ вещества распавшихся клѣтокъ. Масса эта проникаетъ, со стороны обращенной къ чувствительному эпителію во внутренную полость отолита и выполняетъ ее. Приблизительно въ серединѣ этой полости расположенъ комокъ вещества, очень интенсивно окрашеннаго карминомъ и имѣющаго довольно грубо-зернистый видъ. У мальковъ Agonus cataphractus въ 13 mm. длины, эта масса хроматиннаго вещества достигаетъ въ нѣсколько разъ большихъ размѣровъ, чѣмъ это наблюдалось на болѣе раннихъ стадіяхъ развитія (у рыбокъ въ 7 и 9 mm.), и во много разъ превосходитъ объемъ ядра каждой чувствительной клѣтки эпителія. Въ такомъ скопленіи хроматиннаго вещества, происшедшаго черезъ скопленіе составныхъ частей ядеръ распавшихся клѣтокъ, на стадіи, когда отолитъ

достигъ уже довольно значительныхъ размѣровъ, я склоненъ видѣть намекъ на то, что вещество отолита (его органической основы) образуется на счетъ содержимаго распавшихся клѣтокъ, за исключеніемъ, во всякомъ случаѣ, хроматина ядеръ. Что происходитъ позднѣе съ этой хроматической массой — мнѣ прослѣдить не удалось т. к. въ отолитахъ самыхъ большихъ, изъ бывшихъ въ моемъ распоряженіи мальковъ Agonus cataphractus, она неизмѣнно присутствуетъ. По аналогіи съ описываемымъ ниже процессомъ развитія отолитовъ у Cottus bubalis, надо полагать, что и здѣсь хроматинная масса позднѣе изчезаетъ. Что касается тѣла самаго отолита, то онъ на такой стадіи имѣетъ форму, болѣе всего, пожалуй, напоминающую форму медузы безъ щупалецъ и является явственно слоистымъ. Если на срѣзъ дѣйствовать растворомъ азотной кислоты, то слоистость дѣлается еще явственнѣе и отдѣльные слои отстаютъ другъ отъ друга; но, въ общемъ, органическій составъ отолита очень мало измѣняется при декальцинированіи. Слѣдуетъ еще замѣтить, что съ наружной поверхности отолита замѣчается тонкій неравномѣрный слой свѣтлаго вещества (Таб. II, рис. 10).

Теперь возникаетъ вопросъ: откуда берется вещество, за счетъ котораго происходитъ дальнѣйшій ростъ отолита? Естественно, послѣ всего вышеизложеннаго, искать источникъ матеріала для роста отолита въ чувствительномъ эпителіи. И дѣйствительно, на сагиттальныхъ срѣзахъ, позади отолита и нѣсколько къ наружной сторонѣ отъ сагиттальной плоскости, проходящей черезъ середину отолита, находится такое мѣсто, гдѣ содержимое нѣкоторыхъ клѣтокъ эпителія опоражнивается въ эндолимфатическую полость. (Таб. II,

рис. 11). Особенно ясно видно выступленіе изъ эпителія клѣточныхъ ядеръ, которыя вытягиваются при этомъ въ тонкіе длинные отростки. Отъ этого мѣста эпителія по направленію къ отолиту тянется полоса расплывшагося содержимаго погибшихъ клѣтокъ. Покончивъ на этомъ съ отолитами у Agonus cataphractus, я перейду теперь къ описанію нѣкоторыхъ особенностей въ процессѣ образованія отолитовъ у рода Cottus.

Самыя раннія стадіи закладки отолитовъ у представителей рода Cottus настолько схожи съ таковыми Agonus cataphractus, что, во избѣжаніе повтореній, останавливаться на нихъ оказывается излишнимъ. Нѣкоторыя отличія, не имѣющія, правда, принципіальнаго характера, замѣчаются, однако, уже у мальковъ Cottus bubalis около $5^1/_2$ mm. длиной. (Таб. II, рис. 12). Здѣсь мы, такъ-же какъ у мальковъ Agonus cataphractus въ 13 mm., встрѣчаемъ отолитъ, расположенный на свободной поверхности чувствительнаго эпителія. Отолитъ этотъ отличается, однако, отъ вышеописанныхъ стадій закладки отолита у Agonus cataphractus тѣмъ, что вещество отолита охватываетъ здѣсь центральную полость, въ которой помѣщается знакомая уже намъ хроматическая масса, въ громадномъ большинствѣ случаевъ, со всѣхъ сторонъ такъ, что полость эта оказывается вполнѣ замкнутой. Что касается вещества, выполняющаго внутреннюю полость отолита, то въ этомъ отношеніи наблюдается слѣдующая разница: въ то время какъ и на наиболѣе позднихъ изъ изслѣдованныхъ мной стадій развитія отолитовъ Agonus, полость ихъ оказывалась заполненной свѣтлымъ, неокрашивающимся карминомъ веществомъ и лишь центральная часть полости была занята хроматинной массой, — здѣсь, въ

полости отолитовъ Cottus bubalis, вся сравнительно меньшая полость выполнена хроматинной массой, имѣющей болѣе компактный, однородный видъ. Самъ отолитъ является и здѣсь какъ бы приклееннымъ къ поверхности чувствительнаго эпителія свѣтлымъ веществомъ, которое окружаетъ отолитъ. Въ дополненіе къ рисункамъ таблицъ я даю здѣсь въ текстѣ рисунокъ срѣза, показывающій естественное положеніе отолита на участкѣ чувствительнаго эпителія у Cottus bub въ $5^1/_2$ mm. Рис. I. Въ процессѣ дальнѣйшаго роста

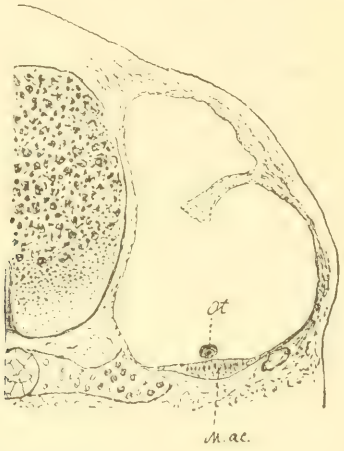


Рис. 1. Часть поперечнаго разрѣза. Cottus bubalis $5^1/_2$ mm. длины. Контуры нанесены при помощи рисовальнаго аппарата, ткани обозначены схематично. Слабое увеличеніе (Zeiss a [3] Ok. [2]). Ot — отолитъ въ нормальномъ положеніи. M. ac. — Macula acustica.

отолита у представителей рода Cottus не замѣчается существенныхъ отличій отъ аналогичнаго процесса у Agonus cataphractus; а потому, я ограничусь лишь замѣчаніемъ, что у Cottus процессъ закладки отолита протекаетъ, повидимому, значительно быстрѣе: такъ, у мальковъ Cottus bubalis около 13 mm. длины, отлиты очень сильно импрегнированы твердымъ веществомъ (солями кальція), такъ, что лишь при условіи очень тщательнаго предварительнаго

декальцинированія, при микротомированіи сохраняютъ свое естественное положеніе. И здѣсь, точно такъ-же какъ у Agonus'a, матеріалъ, служащій для роста отолита, пополняется за счетъ клѣтокъ эпителія. Въ декальцинированномъ видѣ органическій остовъ отолитовъ такихъ рыбокъ представляетъ собой тѣло довольно неправильной формы, при чемъ окрашивающееся ядерными красками вещество, которое мы видѣли ранѣе внутри отолита, здѣсь отсутствуетъ, или, въ рѣдкихъ случаяхъ, представлено лишь ничтожными остатками.

Прежде чѣмъ закончить главу о развитіи слуховыхъ камней, я считаю умѣстнымъ указать на то, что количественное отношеніе между массами органическаго остова и растворимыхъ въ азотной кислотѣ (разбавленной въ 70^0 алкоголѣ) солей кальція у различныхъ представителей костистыхъ рыбъ весьма различно. Укажу на слѣдующіе примѣры, могущіе служить иллюстраціей этого утвержденія: я вынималъ отолитъ изъ sacculus нѣкоторыхъ молодыхъ Leucistidae, достигавшихъ величины въ нѣсколько сантиметровъ, и помѣстивъ на предметномъ стеклѣ, подвергалъ дѣйствію слабаго раствора азотной кислоты въ 70^0 спирту. При этомъ отолитъ растворялся настолько, что отъ него оставался лишь очень незначительный хлопьевидный остатокъ. Если этотъ остатокъ покрасить карминомъ, то въ немъ оказываются хроматинные комочки очень похожія на ядра клѣтокъ. Такъ какъ при операціи вынманія отолита изъ лабиринта очень легко вмѣстѣ съ отолитомъ вынуть и часть ткани, то для того чтобы убѣдиться, что хроматинные комочки не являются ядрами оторванныхъ при вынманіи отолита клѣтокъ, — стоитъ только обратиться къ разрѣ-

замъ хорошо декальцинированныхъ экземпляровъ. Въ такомъ случаѣ, на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ долженъ-бы находиться отолитъ, замѣчается хлопьевидная масса, заключающая въ себѣ ядроподобные хроматинные комочки. Едва-ли можно сомнѣваться въ томъ, что эти комочки хроматиннаго вещества соотвѣтствуютъ ядрамъ погибшихъ клѣтокъ эпителія. Такимъ образомъ, различіе по сравненію съ Cottidae, въ этомъ отношеніи, сводится лишь къ тому, что здѣсь происшедшія изъ ядеръ комочки не сливаются въ одну массу.

Въ противоположность этому, когда я бралъ отолитъ изъ sacculus Blennius sp.[1]), имѣвшаго размѣры около 5 cm., и подвергалъ его дѣйствію того-же раствора азотной кислоты въ алкоголѣ, то отолитъ постепенно декальцинировался совершенно, сохраняя при этомъ свою форму (Таб. II, рис. 13). Мало того, такой декальцинированный органическій остовъ отолита Blennius, при осторожномъ перенесеніи въ спиртъ постепенно возрастающей концентраціи, удается перевести въ абсолютный алкоголь и обезводить, причемъ, при условіи постепенности переноса, форма отолита подвергается сравнительно очень незначительному измѣненію. Я не подвергалъ изслѣдованію вещества такого декальцинированнаго остова, замѣчу только, что оно замѣтно окрашивается гематоксилиномъ.

Упомянувъ объ отолитахъ у Blennius, не могу обойти молчаніемъ слѣдующаго наблюденія: когда, обнаживъ, предварительно, вентральную поверхность черепа, вскроешь полость

1) Въ моемъ распоряженіи было нѣсколько консервированныхъ въ спиртѣ экземпляровъ Blennius sp., собранныхъ приватъ-доцентомъ Страссбургскаго Университета Dr. Bresslau въ Атлантическомъ океанѣ около береговъ сѣверной части Южной Америки.

sacculus и черезъ полученное отверстіе одной ножкой тонкаго пинцета попытаешься осторожно достать отолитъ, то сдѣлать этого не удается, — въ тотъ моментъ, когда отолитъ поднесенъ къ отверстію въ днѣ sacculus, онъ соскальзываетъ съ ножки пинцета и остается въ полости лабиринта. Если-же осторожно захватить отолитикъ пинцетомъ, то при выниманіи его чувствуется нѣкоторое сопротивленіе. Заподозривъ прикрѣпленіе отолита къ внутренней поверхности лабиринта, и не имѣя болѣе матеріала для приготовленія спеціальныхъ препаратовъ, я просмотрѣлъ свои препараты, приготовленные съ другой цѣлью. Къ сожалѣнію, вслѣдствіе недостаточнаго декальцинированія, большинство отолитовъ не сохранило своего естественнаго положенія. Всежъ-таки на одномъ изъ горизонтальныхъ срѣзовъ самый маленькій изъ отолитовъ, такъ называемый Lapillus, расположенный въ Recessus utriculi, сохранилъ свое нормальное положеніе; и здѣсь ясно видно, что отолитъ посредствомъ тонкаго черешка прикрѣпленъ къ задней поверхности полости. (Таб. II, рис. 14). Черешекъ этотъ продолжается въ тонкій слой расположенный по поверхности отолита. Къ сожалѣнію, вслѣдствіе недостаточнаго консервированія, нельзя сказать ничего опредѣленнаго о природѣ этого слоя.

Резюмируя вкратцѣ результаты изслѣдованія процесса образованія отолитовъ у костистыхъ рыбъ, слѣдуетъ сказать слѣдующее: отолиты образуются не внутри живыхъ клѣтокъ эпителія, а изъ продуктовъ ихъ распада; вещество отолитовъ составляется изъ органическаго остова и солей кальція, причемъ количественныя отношенія этихъ составныхъ частей бываютъ очень различны; и наконецъ, — по крайней мѣрѣ въ образованіи первыхъ слоевъ отолита, —

хроматинное вещество распавшихся клѣтокъ, повидимому, не принимаетъ участія.

Закончивъ на этомъ описаніе результатовъ, полученныхъ мною при изслѣдованіи процесса образованія отолитовъ нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, я намѣренъ коснуться здѣсь одного вопроса, связаннаго съ процессомъ образованія полукружныхъ каналовъ слухового лабиринта костистыхъ рыбъ. Какъ извѣстно, полукружные каналы костистыхъ рыбъ образуются слѣдующимъ образомъ: на наружной, внутренней (медіальной) и нижней стѣнкѣ той части зачаточнаго лабиринта, которая обособляется позднѣе въ utriculus, образуются сначала сосочки (Zapfen), вдающіеся въ эндолимфатическую полость. Черезъ дальнѣйшій ростъ и послѣдующіе сліяніе пришедшихъ въ соприкосновеніе другъ съ другомъ этихъ сосочковъ и образуется первое отграниченіе полукружныхъ каналовъ; причемъ сосочки расположенные на наружной и внутренней стѣнкахъ сливаются между собой раньше, и лишь позднѣе происходитъ сліяніе конца базальнаго сосочка съ образовавшейся такимъ образомъ перегородкой. Сами сосочки образованы полыми выступами эпителія, выстилающаго эндолимфатическое пространство; полость внутри ихъ заполнена гомогенной (при нѣкоторыхъ способахъ консервированія кажущейся неясно волокнистой) массой, простирающейся изъ полости сосочка на нѣкоторое разстояніе и подъ сосѣдними участками эпителія, и (таб. II, рис. 15—18) въ началѣ совершенно лишенной клѣточныхъ элементовъ. Лишь позднѣе въ ней появляются клѣтки, переходящія сюда изъ мезодермальной ткани. Относительно происхожденія этой гомогенной массы были высказаны два различныхъ мнѣнія:

von Noorden [1]) считаетъ ее продуктомъ выдѣленія клѣтокъ эпителія, выстилающаго полость зачаточнаго лабиринта и называетъ ее базальной массой (Basalmasse).

Противъ мнѣнія v. Noorden'а возражаетъ R. Krause [2]), считающій болѣе вѣроятнымъ мезодермальное происхожденіе этой массы.

На моихъ препаратахъ по развитію Coregonus Wartmanni я наблюдалъ картины, которыя, по моему мнѣнію, съ несомнѣнностью говорятъ въ пользу взгляда v. Noorden'а, т. е. что гомогенная масса выполняющая, полость сосочка, является продуктомъ выдѣленія клѣтокъ эпителія. На такой стадіи развитія Coregonus Wartmanni, когда базальный сосочекъ еще не пришелъ въ соприкосновеніе съ тѣмъ мѣстомъ, съ которымъ онъ впослѣдствіи срастается, на разрѣзахъ въ эпителіальной стѣнкѣ его вполнѣ ясно видны канальцы, открывающіеся во внутреннюю полость сосочка, заполненную той массой, о которой идетъ рѣчь. Масса эта еще совершенно лишена клѣточныхъ элементовъ, окрашена осміевой кислотой въ довольно темный цвѣтъ и около вершины сосочка вакуолизирована. Что именно эта „базальная масса", какъ ее называетъ von Noorden, выдѣляется черезъ канальцы въ эпителіи, открывающіеся въ полость сосочка — видно изъ того, что тонкія нити этого вещества, ясно замѣтныя благодаря темной окраскѣ, тянутся отъ центральной массы, расположенной въ полости сосочка, къ устьямъ канальцевъ, вступая въ эти послѣдніе. (Таб. II, рис. 16).

1) Noorden, C. v. Die Entwickelung des Labyrinths bei Knochenfischen, Arch. Anat. und Phys. 1883.

2) Krause. Entwickelung des Gehörorgans in O. Hertwig's Handbuch. Krause. Entwickelungsgeschichte der häutigen Bogengänge Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV 1890.

Литература.

Ayers, H. On the origin of the Internal Ear and the Functions of the Semi-Circular Canals and Cochlea. Lake Laboratory, Milwaukee, Wisc. 1890.

Онъ-же. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a reconsideration of its Functions. Journ. of Morphol. Vol. VI. 1892.

Beard. On the Segmental sense organs of the lateral line, and the Morphology of the Vertebrate Auditory Organ. Zool. Anz. № 161—162. 1884.

Breschet. Recherches anat. et physiol. sur l'organe de l'ouïe de poissons. Paris. 1838.

Bridge and Haddon, A. C. Contributions to the Anatomy of Fishs. Philos. Transact. of the Royal. Soc. London Vol. CLXXXIV. 1893.

Cisow, A. Ueber das Gehörorgan der Ganoiden. Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.

Engelmann. Ueber die Function der Otolithen. Zool. Anz. 1887.

Hellmann. Die Entwickelung des Labyrinthes bei Torpedo ocellata. Verhndl. d. Deutsch. Otol. Gesellsch. Würzburg 1898.

Hensen. Bemerkungen über die Cupula terminalis. Arch. f. Anat. u. Phys. 1878.

Keibel. Ueber die Entwickelung des Labirinth-Anhanges (Ductus endolymphat.) Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

Krause, R. Entwickelungsgeschichte der heutigen Bogengänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.

— Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli, s. Duct. endolymph. Anat. Anz Bd. XIX. 1901.

— Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans in O. Hertwig's Handbuch 4. und 5. Lieferung. 1902.

Kuhn. Ueber das häutige Labyrinth der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.

Lang, G. Das Gehörorgan der Cypriroiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863.

Lee. The functions of the ear and the lateral line in fishes. Americ. journ. of. Physiol. Vol. I. 1898.

Mitrophanow. Ueber die erste Anlage des Gehörorganes bei niederen Wirbeltieren. Biol. Centralbl. Bd. X. 1890.

Noorden, C. v. Die Entwickelung des Labyrinthes bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883.

Poli. Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd 48. 1897.

Retzius, G. Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm. 1872.

Retzius, G. Zur Kenntnis von dem membranösen Gehörlabyrinth bei d. Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1878.

— Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm. 1881.

Rüdinger, S. Zur Entwicklung der häutigen Bogengänge des inneren Ohres. Sitz.-Ber. Akad. München 1888.

Sagemehl, M. Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1884.

Schaefer. Function und Functionsentwickelung der Bogengänge. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. Bd. III. 1894.

Schwalbe, G. Lehrbuch d. Anat. der Sinnesorgane. Erlangen. 1887.

Sidoriak. Zur Entwicklung des endolymphatischen Apparates der Fische. Anat. Anz. Bd. XVI. 1898.

Salger. Ueber funktionelle und phylogenetische Beziehungen der Seitenorgane zum Gehörorgan der Wirbeltiere. Kosmos. 1886.

Thomson, d'Arcy. On the auditory labyrinth of Orthagoriscus Mola L. Anat. Anz. 1888.

Наблюденія надъ развитіемъ кожнаго скелета нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ.

За исходный пунктъ всѣхъ кожно скелетныхъ образованій рыбъ принимается такъ называемый плакоидный органъ (плакоидный зубъ, плакоидная чешуя) селахій. Что это имѣетъ свое основаніе, доказывается тѣмъ, что у отдѣльныхъ представителей отрядовъ рыбъ, занимающихъ въ системѣ своего класса болѣе высокое положеніе нежели Selachii, сохранились типичные плакоидные чешуи, или, какъ это имѣетъ мѣсто напр. у рода Lepidosteus, между ганоидными, они появляются во время онтогенетическаго развитія, а во взрослом состояніи остается лишь базальная пластинка, покрытая слоемъ ганоина — гомологомъ дентина. Даже среди отряда костистыхъ рыбъ, наиболѣе удалившагося отъ первоначальнаго типа, извѣстны нѣкоторые представители, сохранившіе типичные плакоидные органы Селахій. Именно, у нѣкоторыхъ представителей панцырныхъ сомовъ (у родовъ Hypostoma, Callichthys) существуютъ состоящіе изъ дентина и эмали кожные зубы. (O. Hertwig[1]).

1) O. Hertwig. Ueber das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb. Bd. II u. VII.

Плакоидный органъ селахій составленъ изъ слѣдующихъ частей: такъ называемой базальной пластинки (Basalplatte), дентина и эмали. Относительно происхожденія эмали существуетъ между всѣми авторами, полное согласіе: эмаль является продуктомъ выдѣленія комплекса эктодермальныхъ клѣтокъ — эмалеваго органа. Что касается происхожденія дентина и базальной пластинки, то твердое вещество ихъ выдѣляется особыми клѣтками, (дентинъ клѣтками зубного сосочка — одонтобласками, костная базальная пластинка — остеобластами) считаемыми огромнымъ большинствомъ авторовъ элементами мезодермы. Я говорю огромнымъ большинствомъ на томъ основаніи, что Klaatsch[1]) съ полной опредѣленностью высказался за эктодермальное происхожденіе всѣхъ склеробластовъ. Хотя послѣ возраженія, сдѣланнаго Klaatsch'у Harrison'омъ[2]), большинство авторовъ считаетъ мнѣніе Klaatsch'а опровергнутымъ, я позволю себѣ нѣсколько подробнѣе остановиться на данныхъ Klaatsch'а во первыхъ потому, что не считаю вѣроятнымъ, чтобы, какъ это утверждаетъ Harrison, всѣ картины, описываемыя Klaatsch'емъ, были обязаны своимъ происхожденіемъ косости срѣзовъ, а во — вторыхъ потому, что Gegenbaur[3]), — мнѣнія котораго во всякомъ случаѣ нельзя игнорировать, — знакомый съ препаратами Klaatsch'а, и послѣ сдѣланныхъ Harrison'омъ возраженій, склонялся къ мнѣнію Klaatsch'а. Я позволю себѣ привести здѣсь дословно небольшія цитаты изъ Геген-

1) Klaatsch. Ueber die Herkunft der Scleroblasten. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.

2) Harrison, R. G. Ectodermal or mesodermal origin of Teleosts. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

3) Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898.

баура, показывающія его отношеніе къ данному вопросу: „Wir können es also für jetzt als Hypothese betrachten, dass die Hartsubstanzen auch alle ectodermalen Ursprunges sind, gewissermassen aus einer und derselben Basalschicht der Epidermis hervorgehen". (Стр. 152). Затѣмъ: „Das plastische Material für die Entstehung der Placoidorgane ward von uns als Ausscheidung von Zellen betrachtet, welche alle wir als wahrscheinlich der Epidermis entsprungen anführten. Für den Schmelz besteht kein Zweifel an der ectodermalen Genese. Für Dentin und Knochensubstanz, die beide zusammengehören, liegen die Tatsachen auf minder festem Boden . . . . (стр. 153) и, наконецъ, третье относящееся сюда мѣсто: Wenn auch die Notwendigkeit erneuter Untersuchung zuzugeben ist, so kann damit die Frage doch keineswegs als eine zu Gunsten des Mesoderms entschiedene gelten[1]) (ст. 156).

Еще въ 1890-мъ году Klaatsch, въ своей работы „Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe[2]). подчеркиваетъ зависимость образованія дентина отъ эпидермиса; такъ, на стр. 258 онъ говоритъ: „Die Bildung einer Hartsubstanz von Seiten der Epidermis tritt in Beziehung zum Bindegewebe und diese von aussen her erfolgte Einwirkung lässt aus der Reihe der Bindesubstanzgewebe einen neuen Zweig hervorgehen, das Zahnbeingewebe, welches dann, für sich weiter entfaltet, dem Knochengewebe den Ursprung gibt. Придя къ убѣжденію, что первый импульсъ къ образованію дентина и кости (Одонтобласты и Остеобласты Klaatsch соединяетъ въ одну группу, введя для нихъ одно общее

1) Курсивъ мой.
2) Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.

названіе „Склеробластовъ“) исходитъ отъ эктодермы эпидермиса, Klaatsch объяснялъ тогда эту зависимость возбужденіемъ („Reiz“), испытываемымъ прилежащей соеденительной тканью со стороны эктодермальнаго эмалеваго органа. Однако уже въ то время Klaatsch не удовлетворялся такимъ объясненіемъ процесса образованія дентина, что ясно видно изъ его словъ: „Ich bin dieser Auffassung im Einzelnen überall gefolgt, da ich keine andere bessere dafür einsetzen konnte. Das Bedürfnis nach einer solchen aber drängte sich deshalb auf, weil in der von mir verwerteten Vorstellung ein dunkler Punkt sich findet, den ich wohl erkannte, aber nicht eliminiren konnte; es ist die Verwertung des „Reizes“, der sich von Zelle zu Zelle fortpflanzen soll. Ich halte es für wahrscheinlich, dass erneute Forschungen hier eine einfachere und korrektere Vorstellungsweise schaffen werden“. Это новое воззрѣніе, котораго ожидалъ Klaatsch въ 1890 году было четыре года спустя предложено самимъ Klaatsch'емъ. Въ 1894 году, въ своей работѣ „Über die Herkunft der Scleroblasten“[1]), Klaatsch, на основаніи обширныхъ изслѣдованій надъ развитіемъ плакоидныхъ органовъ различныхъ селахій и костей черепа костистыхъ рыбъ (Salmo), съ полной опредѣленностью высказывается за эктодермальное происхожденіе склеробластовъ. Въ этой работѣ Klaatsch описываетъ переходъ клѣтокъ базальнаго слоя эпидермиса въ Corium и образованіе изъ нихъ зубного сосочка. Онъ слѣдующимъ образомъ формулируетъ выводы своихъ изслѣдованій: „Die kontinuirliche Verfolgung der subepithelialen Zellen von ihrem Austritt aus der Epidermis bis zur Anhäufung zum Dentinkeim führt zu dem Ergebnis, dass die Scleroblasten, welche

1) Morph. Jahrb. Bd. XXI.

den Dentinkegel und die Basalplatte liefern, ausgewanderte Ectodermzellen sind". Съ особенной ясностью генетическая связь склеробластовъ съ эктодермой эпидермиса наблюдается, согласно Klaatsch'y, при развитіи плакоидныхъ органовъ рода Heptanchus. Это послѣднее обстоятельство особенно подчеркиваетъ Gegenbaur[1]), обращая вниманіе на то, что Heptanchus является очень примитивной формой и замѣчаетъ при этомъ, что данныя Klaatsch'a относительно развитія плакоидныхъ органовъ у этого рода ни въ какомъ случаѣ нельзя считать опровергнутыми.

О происхожденіи склеробластовъ при закладкѣ чешуи костистыхъ рыбъ (Salmo) Klaatsch говоритъ въ своей работѣ (стр. 212):

„Eine scharfe basale Abgrenzung der Epidermis besteht hier nicht, einzelne Elemente der eigentümlich modificirten basalen Epidermisschicht sind ins Bindegewebe der Lederhaut vorgeschoben. Alsdann kommt es zur Ausbildung jenes schmalen Spaltes, welcher die basale Schicht von der übrigen Epidermis trennt. So werden die Schuppenanlagen aus derselben gleichsam herausgeschält und erscheinen daher als Papillen, welche von unten her gegen die (übrige) Epidermis vorspringen."

Считая, на основаніи литературныхъ данныхъ, мезодермальное происхожденіе склеробластовъ болѣе вѣроятнымъ, я счелъ нужнымъ указать и на противоположное мнѣніе, тѣмъ болѣе, что въ литературѣ существуютъ указанія на тотъ фактъ, что у различныхъ представителей типа позвоночныхъ (у безхвостыхъ амфибій по показаніямъ Maurer'a [2],

1) Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, стр. 156.
2) Maurer. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

у рептилій по F. Krauss'y [1]) наблюдается переходъ эктодермальныхъ элементовъ эпидермиса въ Corium.

Переходя къ кожному скелету костистыхъ рыбъ, мы находимъ здѣсь слѣдующія кожно-скелетныя образованія: 1) въ очень рѣдкихъ случаяхъ (Панцырные сомы) сохранились типичные кожные зубы, состоящіе изъ дентина и эмали и соединенные съ лежащими подъ ними костными пластинками посредствомъ соединительной ткани; 2) у отдѣльныхъ представителей различныхъ семействъ костистыхъ рыбъ встрѣчается сильно развитый кожный панцырь, и, наконецъ 3) у громаднаго большинства костистыхъ рыбъ кожный скелетъ представленъ типичными для нихъ чешуями, т. е. пластинками твердаго вещества, заключенными въ особыхъ мѣшечкахъ соединительной ткани Cutis (Schuppentaschen).

Что касается сравненія типичныхъ чешуй костистыхъ рыбъ съ плакоидными органами Селахій, то почти всѣ авторы принимаютъ генетическую связь между этими образованіями, объясняя происхожденіе чешуи костистыхъ рыбъ изъ плакоидныхъ органовъ черезъ редуцированіе нѣкоторыхъ составныхъ частей этихъ послѣднихъ. Насколько мнѣ извѣстно, лишь одинъ Boas [2]) совершенно отрицаетъ всякое отношеніе чешуи костистыхъ рыбъ къ плакоиднымъ органамъ.

Относительно способа образованія чешуи костистыхъ рыбъ, во время ихъ онтогенетическаго развитія, въ литературѣ существуетъ рядъ работъ, въ которыхъ авторы ихъ

1) F. Krauss. Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 67. 1906.

2) Boas. Lehrbuch der Zoologie 1901, стр. 396.

дѣлаютъ попытки сопоставленія процесса развитія чешуй съ таковымъ плакоидныхъ органовъ.

Во избѣжаніе повтореній при послѣдующемъ изложеніи, слѣдуетъ замѣтить, что почти всѣ авторы, изслѣдовавшіе процессъ развитія чешуи костистыхъ рыбъ, сходятся въ томъ, что при закладкѣ чешуи образуется сосочекъ на поверхности Corium, и вокругъ него соединительнотканный мѣшокъ, состоящій изъ рыхлой ткани. О рудиментарномъ эмалевомъ органѣ упоминаетъ лишь одинъ Hofer, не опредѣляя, однако, ближе, что онъ подъ этимъ подразумѣваетъ.

Относительно роли, которую играютъ при развитіи чешуи сосочекъ Corium'a и соединительнотканный мѣшокъ (Schuppentasche) были высказаны слѣдующія мнѣнія:

Klaatsch [1]) разсматриваетъ внѣшній слой чешуи костистыхъ рыбъ какъ костную ткань, являющуюся продуктомъ склеробластовъ, заложенныхъ въ папиллѣ; болѣе-же глубокій слой чешуи онъ считаетъ склерозированной, лишенной клѣточныхъ элементовъ соединительной тканью, которая, по его мнѣнію, является продуктомъ нижней (внутренней) стѣнки чешуйнаго мѣшка (Schuppentasche).

Подобнымъ образомъ истолковываетъ чешую костистыхъ рыбъ и Hofer [2]), причемъ внѣшній слой чешуи онъ называетъ дентиномъ (Hyalodentin).

По Усову [3]) внѣшій слой чешуи костистыхъ рыбъ (костный слой) — продуктъ склеробластовъ наружнаго слоя

1) Klaatsch. Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb. Bd. XVI, 1890.

2) Hofer. Ueber den Bau und die Entwickelung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitz. Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München. 1889.

3) Ussow, A. Die Entwickelung der Cycloidschuppen der Teleostier. Bull. Soc. Nat. Moscou. № Ser. — T. XI. 1897.

папиллы, а внутренній слой (склерозированная соединительная ткань) — продуктъ клѣтокъ той-же папиллы, но базальной части ея.

Fr. Leydig [1]) разсматриваетъ всю чешую какъ продуктъ соединительной ткани, причемъ не какъ продуктъ выдѣленія ея элементовъ, а какъ продуктъ превращенія ея. По его показаніямъ плазма соединительнотканныхъ клѣтокъ дѣлается гомогенной, ядра исчезаютъ и т. д. Папиллу и чешуйный мѣшокъ (Schuppentasche) онъ считаетъ идентичными.

Противъ этого послѣдняго мнѣнія возражаетъ Nussbaum[2]), указывая на то, что папилла закладывается гораздо раньше чешуйнаго мѣшка, и что этотъ послѣдній образуется позднѣе, изъ рыхлой соединительной ткани, окружающей папиллу.

Nussbaum, авторъ новѣйшей работы о развитіи чешуи костистыхъ рыбъ, въ общемъ подтверждаетъ данныя Усова, т. е. считаетъ оба слоя чешуи продуктомъ папиллы, при чемъ внѣшній слой продуктомъ склеробастовъ наружной части папиллы, а внутренній — продуктомъ болѣе глубокаго, базальнаго отдѣла ея, и отрицаетъ участіе элементовъ чешуйнаго мѣшка въ образованіи чешуи. Nussbaum подтверждаетъ также и показаніе Leydig'a, что выдѣляющія клѣтки (склеробласты) теряютъ ядра, дѣлаются гомогенными и — стало быть перестаютъ существовать какъ клѣточные элементы.

Проводя параллель между развитіемъ чешуи костистыхъ

1) Leydig, Fr. Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb. Bd. 8.

2) Nussbaum, J. Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. III. Zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloidschuppen der Knochenfische. Anat. Anz. Band XXX. 1907.

рыбъ и таковымъ плакоидныхъ зубовъ, Nussbaum приходитъ къ выводу, что чешуя костистыхъ рыбъ соотвѣтствуетъ плакоидной чешуѣ минусъ эмаль. Согласно этому Nussbaum считаетъ внѣшній слой чешуи костистыхъ рыбъ гомологомъ дентина.

Спеціальныхъ изслѣдованій, посвященныхъ развитію кожнаго скелета такихъ костистыхъ рыбъ, у которыхъ онъ является въ видѣ кожнаго панцыря, — я въ литературѣ не нашелъ.

Образованіе кожнаго скелета у Syngnathus acus.

При изслѣдованіи процесса образованія кожнаго костнаго панцыря Syngnathus, я исходилъ отъ той стадіи развитія, на которой впервые появляется твердое вещество. Начиная съ такой стадіи развитія, и переходя постепенно къ болѣе молодымъ, я старался прослѣдить процессъ образованія кожнаго скелета — такъ сказать — въ обратномъ направленіи, по возможности, до его перваго начала, насколько оно выражается въ измѣненіи тканей, являющемся началомъ тѣхъ процессовъ, которые ведутъ впослѣдствіи къ образованію кожнаго панцыря.

Переходя, такимъ образомъ, къ все болѣе молодымъ стадіямъ, я убѣдился, что мѣстомъ начала процессовъ, ведущихъ къ образованію кожнаго скелета, является не мезодермальная часть покрововъ (Cutis), — а эктодерма (эпидермисъ).

Такимъ образомъ, нижеслѣдующее описаніе процесса образованія кожнаго скелета Syngnathus, я начну съ описанія процессовъ, происходящихъ въ эпидермисѣ и предшествующихъ образованію костнаго скелета, расположеннаго въ Cutis.

Первые измѣненія, служащія началомъ процесса закладки кожнаго скелета замѣчаются въ эпидермисѣ эмбріоновъ Syngnathus около 9 mm. длины.

Эпидермисъ такихъ эмбріоновъ состоитъ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ, расположенныхъ, однако, безъ особенной правильности. Рѣзкой границы между этими двумя слоями клѣтокъ эпидермиса не замѣчается и клѣтки ихъ не отличаются сколько нибудь замѣтно другъ отъ друга. Ядра ихъ не особенно правильной овальной формы и расположены, въ большинствѣ случаевъ, длинной своей осью параллельно длинѣ тѣла. Въ эпидермисѣ встрѣчаются многочисленныя крупныя слизистыя клѣтки, расположенныя, въ общемъ, ближе къ внутренней поверхности эпидермиса. На мѣстахъ залеганія слизистыхъ клѣтокъ, эпидермисъ, вслѣдствіе крупныхъ размѣровъ этихъ послѣднихъ, является какъ бы утолщеннымъ. Сами слизистыя клѣтки нѣсколько отличаются отъ типичныхъ молодыхъ слизистыхъ клѣтокъ тѣмъ, что ядро ихъ не является оттѣсненнымъ къ проксимальному концу клѣтки, а расположено въ серединѣ.

Подъ эпидермисомъ на разрѣзахъ замѣчается рѣзко ограниченная свѣтлая полоса, лишенная клѣтокъ и вполнѣ сходная съ описанной Klaatsch'емъ у эмбріоновъ селахій, на стадіи развитія, предшествующей образованію плакоидныхъ органовъ. Эту полосу онъ называетъ пограничной зоной (Grenzzone).

Такую картину эпидермисъ представляетъ на бо́льшей части своего протяженія. На нѣкоторыхъ-же мѣстахъ, а именно: на участкахъ соотвѣтствующихъ мѣстамъ позднѣйшей закладки костныхъ кожныхъ образованій, эпидермисъ является своеобразно дифференцированнымъ.

Прежде всего на соотвѣтствующихъ участкахъ эпидермиса замѣчается болѣе рѣзкое раздѣленіе на два слоя: поверхностный, состоящій изъ одного ряда клѣтокъ, не отличающихся замѣтно отъ обыкновенныхъ клѣтокъ эпидермиса и на базальный слой. Этотъ послѣдній составленъ первоначально, такъ-же какъ и поверхностный слой, изъ одного ряда клѣтокъ. Клѣтки базальнаго слоя значительно отличаются отъ остальныхъ клѣтокъ эпидермиса своей болѣе высокой, почти цилиндрической формой, крупными овальными ядрами, находящимися ближе къ основаніямъ клѣтокъ, причемъ ядра расположены такъ, что наиболѣе длинная ось ихъ имѣетъ направленіе, перпендикулярное къ свободной поверхности тѣла. Концы клѣтокъ базальнаго слоя, направленные къ поверхностному слою эпидермиса состоятъ изъ болѣе свѣтлой и болѣе гомогенной протоплазмы и содержатъ часто около своего конца маленькія рѣзко ограниченныя свѣтлыя вакуольки. Между базальнымъ и поверхностнымъ слоемъ эпидермиса замѣчается узкое щелеобразное пространство, первое появленіе котораго я, принимая во вниманіе присутствіе мелкихъ вакуолей въ прилежащихъ концахъ клѣтокъ базальнаго слоя, склоненъ считать слѣдствіемъ выдѣленія со стороны клѣтокъ базальнаго слоя эпидермиса секрета, отдѣляющаго — такимъ образомъ — поверхностный слой эпидермиса отъ базальнаго. Раздѣленіе это на данной стадіи развитія является далеко неполнымъ, т. к. оба слоя, поверхностный и базальный, отдѣленные другъ отъ друга щелеобразнымъ пространствомъ находятся въ непосредственной связи на всей периферіи дифференцированнаго участка, переходя здѣсь въ неизмѣненный эпидермисъ. (Таб. I, рис. 1).

Въ свѣтлой пограничной зонѣ, расположенной подъ

эпидермисомъ и лишенной на бо́льшей части своего протяженія клѣтокъ и ядеръ, въ мѣстахъ расположенныхъ подъ видоизмѣненными вышеописаннымъ образомъ участками эпидермиса, замѣчаются, правда, въ очень рѣдкихъ случаяхъ, ядра, причемъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ ясно видно, что клѣтка, лежащая въ свѣтлой пограничной зонѣ, находится еще въ соприкосновеніи съ видоизмѣненнымъ базальнымъ слоемъ эпидермиса. Такимъ образомъ, я считаю вѣроятнымъ, что тѣ очень рѣдкія клѣтки, которыя замѣчаются въ пограничной зонѣ, являются переселившимися элементами базальнаго слоя эпидермиса, хотя, конечно, возможно и обратное предположеніе, т. е., что клѣтки эти переходятъ изъ мезодермы Cutis, тѣмъ болѣе, что даже въ самомъ эпидермисѣ костистыхъ рыбъ были констатированы блуждающія клѣтки [1]). Во всякомъ случаѣ, вопросъ этотъ не имѣетъ прямого отношенія къ изслѣдованію процесса закладки кожнаго скелета, т. к. эти очень малочисленныя клѣтки не принимаютъ участія въ образованіи скелета. Базальная мембрана, отдѣляющая эпидермисъ отъ пограничной зоны, и особенно ясно видная въ ближайщихъ окрестностяхъ видоизмѣненныхъ участковъ эпидермиса, подъ этими послѣдними отсутствуетъ [2]).

Прежде чѣмъ переходить къ описанію дальнѣйшихъ стадій развитія этихъ первыхъ зачатковъ, слѣдуетъ замѣ-

---

1) List. Über Wanderzellen im Epithel. Zool. Anz. № 198. 1885.

2) Относительно мнѣнія Усова, единственнаго, насколько мнѣ извѣстно, автора, отрицающаго существованіе базальной мембраны подъ эпидермисомъ костистыхъ рыбъ и ссылающагося при этомъ на свои препараты по развитію Gasterosteus, какъ разъ во время закладки кожнаго скелета, — я скажу нѣсколько словъ ниже, при описаніи развитія кожнаго скелета Gasterosteus.

тить, что развитіе кожнаго скелета подвигается не одинаково быстро на всей поверхности тѣла. Въ общемъ, можно принять за правило, что закладка кожнаго скелета раньше начинается въ самой передней части туловища и на мѣстѣ перехода туловищнаго отдѣла въ хвостовой. На самой передней части туловища рано закладываются и быстро развиваются дорзальные ряды зачатковъ кожнаго скелета. Вентральные-же ряды въ области желточнаго мѣшка закладываются позднѣе и долго остаются въ зачаточномъ состояніи, довольно быстро, однако, догоняя дорзальные ряды въ развитіи, послѣ исчезнованія желточнаго мѣшка.

Такимъ образомъ, на одномъ и томъ-же экземплярѣ, на различныхъ участкахъ кожи можно найти различныя стадіи развитія кожнаго скелета. При этомъ, зная общій ходъ развитія этихъ образованій изъ сравненія ихъ у зародышей различныхъ возрастовъ, — не трудно разобраться въ стадіяхъ развитія кожнаго скелета на различныхъ мѣстахъ одного и того-же зародыша.

Дальнѣйшее развитіе вышеописанныхъ первыхъ зачатковъ заключается сначала въ томъ, что щелевидное пространство, отдѣляющее поверхностный слой эпидермиса отъ базальнаго, становится шире. Въ базальномъ слоѣ эпидермиса замѣчаются митозы, располагающіеся, всегда, перпендикулярно поверхности тѣла и ведущія къ превращенію первоначально однослойнаго базальнаго слоя въ двуслойный и затѣмъ, многослойный зачатокъ. Въ пограничной зонѣ на такой стадіи развитія совершенно не замѣчается клѣтокъ и она является вполнѣ лишенной ядеръ. Въ участкѣ Cutis, расположенномъ подъ эктодермальнымъ зачаткомъ, на самой границѣ мезодермальной Cutis съ пограничной зоной

замѣчается рядъ клѣтокъ, отличающихся отъ остальныхъ элементовъ Cutis своей сравнительно большей величиной, кубической (приблизительно) формой и своими крупными овальными ядрами. Приравнивая, какъ видно будетъ изъ послѣдующаго изложенія, измѣненныя участки эпидермиса рудиментарнымъ зачаткамъ эмалевыхъ органовъ, слѣдовалобы, кажется, скопленіе мезодермальныхъ клѣтокъ около нихъ считать склеробластами (одонтобластами). Но, замѣчательно, что этотъ рядъ мезодермальныхъ клѣтокъ, расположенный подъ дифференцированнымъ участкомъ эпидермиса и отдѣленный отъ него свѣтлой, лишенной клѣтокъ пограничной зоной, при дальнѣйшемъ измѣненіи рудиментарнаго зачатка эмалеваго органа, не сохраняется какъ таковой до того момента, когда начинаетъ откладываться твердое вещество пластинокъ кожнаго панцыря, а элементы его, какъ кажется, разсѣиваются въ Cutis, такъ что на непосредственно слѣдующихъ стадіяхъ развитія около зачатка эмалеваго органа не замѣчается особаго скопленія мезодермальныхъ клѣтокъ, вплоть до нѣкотораго момента, предшествующаго отложенію твердаго вещества, когда мезодермальные элементы вновь скопляются около рудимента эмалеваго органа и, располагаясь своеобразнымъ образомъ, даютъ начало твердому веществу составныхъ частей кожнаго панцыря, о чемъ будетъ рѣчь при описаніи болѣе позднихъ стадій развитія.

Вернемся теперь къ своеобразно дифференцированнымъ участкамъ эпидермиса, отщепленный отъ поверхностнаго слоя базальный слой которыхъ и является тѣмъ комплексомъ эктодермальныхъ клѣтокъ, который представляетъ собой рудиментъ эмалеваго органа.

Выше было говорено, что однослойный въ началѣ базальный слой участка превращается въ двуслойный и что щелевидное пространство отдѣляющее въ этомъ мѣстѣ базальный слой отъ поверхностнаго дѣлается шире.

На еще болѣе поздней стадіи развитія, (таб. I, рис. 2) комплексъ эктодермальныхъ клѣтокъ происшедшій изъ базальнаго слоя эпидермиса (рудиментарный зачатокъ эмалеваго органа) является уже многослойнымъ и вдается внутрь по направленію къ Cutis. Его многочисленныя ядра имѣютъ овальную форму и замѣтно отличаются отъ ядеръ неизмѣненнаго эпидермиса распредѣленіемъ хроматина. Въ то время, какъ хроматинъ ядеръ неизмѣненнаго эпидермиса распредѣленъ въ видѣ сѣти болѣе или менѣе равномѣрно по всей массѣ ядра, хроматинъ ядеръ этого зачатка располагается въ видѣ компактныхъ скопленій съ одной стороны пузыревиднаго ядра, образуя въ остальной части его лишь очень рѣдкую сѣть.

Наиболѣе-же значительное отличіе этой стадіи развитія отъ предыдущихъ замѣчается въ отношеніи комплекса клѣтокъ образующихъ зачатокъ къ сосѣднимъ участкамъ эктодермы.

На предшествовавшихъ стадіяхъ развитія видоизмѣненный участокъ базальнаго слоя эпидермиса, отдѣленный щелевиднымъ пространствомъ отъ поверхностнаго слоя, по всей своей периферіи находился въ непосредственной связи съ эпидермисомъ.

На интересующей насъ въ настоящій моментъ стадіи замѣчается одностороннее отдѣленіе зачатка отъ сосѣднихъ частей эпидермиса.

Это отдѣленіе зачатка отъ эпидермиса происходитъ не по всей периферіи зачатка, а оріентируется по

отношенію къ длинѣ тѣла зародыша такимъ образомъ, что отдѣляется лишь передній и боковые (верхній и нижній по отношенію къ тѣлу животнаго) края зачатка. Связь же зачатки съ эпидермисомъ на задней границѣ не только не нарушается, но даже значительно усиливается, служа, повидимому, мѣстомъ, гдѣ элементы эпидермиса, такъ сказать, врастаютъ въ зачатокъ, увеличивая, такимъ образомъ, массу этого послѣдняго. Поверхностный слой эпидермиса, расположенный надъ щелевиднымъ пространствомъ, отдѣляющимъ его отъ зачатка, является ясно однослойнымъ.

Такія отношенія представляютъ стадію, на которой развитіе зачатка эмалеваго органа достигаетъ maximum'а. На послѣдующихъ стадіяхъ развитія зачатокъ этотъ постепенно уменьшается въ размѣрахъ, втягиваясь, такъ сказать, въ эпидермисъ. При этомъ слѣдуетъ замѣтить, что свѣтлая пограничная зона, рѣзко отдѣлявшая на болѣе раннихъ стадіяхъ развитія эпидермисъ отъ Cutis, теперь дѣлается вообще неясной, а на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ расположены рудименты эмалевыхъ органовъ, совершенно отсутствуетъ. Соприкосновеніе рудиментарнаго зачатка эмалеваго органа, не имѣющаго теперь такихъ опредѣленныхъ контуровъ, съ прилегающимъ къ нему скопленіемъ мезодермальныхъ клѣтокъ (склеробластовъ) настолько тѣсно, а это послѣднее настолько рѣзко отграничено отъ остальной ткани Cutis, что я сначала былъ введенъ въ заблужденіе, сочтя прилегающіе къ рудименту эмалеваго органа мезодермальные элементы за его составную часть и приписавъ, согласно этому, элементамъ, дающимъ начало первому твердому веществу кожныхъ пластинокъ, эктодермальное происхожденіе. Этотъ комплексъ мезодермальныхъ клѣтокъ простирается, послѣ

исчезновенія рудимента эмалеваго, органа отъ того мѣста, гдѣ былъ этотъ послѣдній по направленію впередъ, между эпидермисомъ и собственно Cutis. Заднимъ своимъ краемъ онъ и послѣ исчезновенія эпителіальнаго рудимента эмалеваго органа нѣкоторое время довольно тѣсно соприкасается съ эктодермой эпидермиса. На поперечныхъ, по отношенію къ тѣлу животнаго разрѣзахъ онъ оказывается болѣе толстымъ въ серединѣ и постепенно утончается къ краямъ, причемъ поверхность его направленная въ сторону эпидермиса является выпуклой, внутренняя же поверхность, которой зачатокъ прилегаетъ къ Cutis — вогнутой.

По своему положенію непосредственно подъ эпидермисомъ этотъ комплексъ мезодермальныхъ клѣтокъ, являющійся впослѣдствіи очагомъ образованія твердаго вещества кожныхъ пластинокъ, можетъ быть названъ субэпидермальнымъ. Въ этомъ субэпидермальномъ комплексѣ клѣтокъ скоро замѣчается узкая щель, расположенная ближе къ поверхности его, обращенной къ эпидермису и раздѣляющая субэпидермальный зачатокъ на внѣшній, болѣе тонкій слой и болѣе толстый слой, обращенный къ Cutis. Оба слоя зачатка, отдѣленные другъ отъ друга щелеобразнымъ пространствомъ, по всей своей периферіи находятся въ связи между собою, вполнѣ заключая находящееся между ними щелевидное пространство. При дальнѣйшемъ развитіи субэпидермальный зачатокъ все болѣе и болѣе уплощается, распространяясь между эпидермисомъ и Cutis. Поверхностный слой зачатка, отдѣленный узкой щелью отъ его болѣе глубокой части становится вполнѣ однослойнымъ, въ то время какъ болѣе глубокій слой зачатка, расположенный между появившейся щелью и Cutis является еще довольно

толстымъ и многослойнымъ въ серединѣ, постепенно утончаясь къ краямъ и переходя здѣсь въ однослойный.

Если до этого времени зачатокъ, будучи расположеннымъ между Cutis и эпидермисомъ, вполнѣ заслуживалъ названія „субэпидермальнаго комплекса клѣтокъ“, т. к. между нимъ и эпидермисомъ не наблюдалось никакой ткани, то, при дальнѣйшемъ распространеніи зачатка въ длину и ширину, въ пространство между зачаткомъ и эпидермисомъ начинаетъ врастать соединительная ткань Cutis.

Это врастаніе соединительной ткани начинается съ тонкихъ краевъ зачатка, гдѣ оба его слоя непосредственно переходятъ одинъ въ другой, (таб. I, рус. 3) и происходитъ очень интенсивно, такъ что вскорѣ, зачатокъ оказывается отдѣленнымъ отъ эпидермиса слоемъ соединительной ткани и является со всѣхъ сторонъ заключеннымъ въ нее.

Вскорѣ послѣ начавшагося процесса врастанія соединительной ткани въ пространство между зачаткомъ и эпидермисомъ, въ вполнѣ заключенномъ въ зачаткѣ узкомъ щелевидномъ пространствѣ замѣчается начало отложенія твердаго вещества, въ видѣ тонкой пластинки.

Заключенный въ соединительную ткань зачатокъ продолжаетъ распространяться въ длину и ширину, причемъ увеличеніе въ этихъ направленіяхъ происходитъ въ однорядномъ поверхностномъ слоѣ зачатка за счетъ уплощенія его клѣтокъ, т. е. уменьшенія ихъ размѣровъ въ направленіи перпендикулярномъ къ внѣшней поверхности. Уплощенію подвергаются, однако, не всѣ клѣтки наружнаго слоя зачатка, а именно: вдоль по серединной линіи зачатка узкая полоса клѣтокъ остается неуплощенной, вторая подобная-же полоса проходитъ поперекъ, пересѣкая первую

приблизительно подъ прямымъ угломъ такъ, что получается фигура креста. Эти полосы неуплощенныхъ клѣтокъ состоятъ на своемъ поперечномъ разрѣзѣ изъ небольшого числа (насчитывалъ отъ 4 до 8) клѣтокъ и соотвѣтствуютъ мѣстамъ, гдѣ на кожныхъ пластинкахъ твердаго вещества образуются впослѣдствіи гребни (кили) (рис. 4, Таб. I). Что касается глубокаго слоя зачатка, который, какъ мы видѣли раньше, въ серединной своей части оставался многослойнымъ, въ то время, когда поверхностный слой былъ уже вполнѣ однослойнымъ, то распространеніе его въ длину и ширину происходитъ сначала за счетъ его многослойности, — т. е. при увеличеніи въ вышеназванныхъ измѣреніяхъ онъ становится однослойнымъ и состоитъ тогда изъ ряда очень крупныхъ эпителіально расположенныхъ клѣтокъ. Слѣдуетъ замѣтить, что на такой стадіи развитія все образованіе отдѣлено уже отъ эпидермиса толстымъ слоемъ соединительной ткани, который при дальнѣйшемъ развитіи дѣлается еще толще и пластинка твердаго вещества вмѣстѣ съ давшими ей начало облегающими ее элементами является заключенной въ соединительной ткани кожи.

Разрастаніе этихъ образованій въ длину и ширину, а вмѣстѣ съ тѣмъ, вслѣдствіе новыхъ отложеній твердаго вещества по краямъ пластинокъ, увеличеніе этихъ послѣднихъ происходитъ, до нѣкоторой стадіи развитія, значительно быстрѣе, нежели растетъ въ длину тѣло животнаго, вслѣдствіе чего эти пластинки вмѣстѣ съ прилегающими къ нимъ клѣтками, своими краями заходятъ одна на другую. Замѣчательно, что пластинки эти располагаются относительно другъ друга, въ обратномъ порядкѣ нежели это наблюдается на чешуѣ костистыхъ рыбъ: у этихъ послѣднихъ, какъ

извѣстно, задній край передней чешуи прикрываетъ передній край расположенный позади ея; вышеописанныя-же пластинки въ кожѣ зародышей Syngnathus располагаются относительно другъ друга какъ разъ наоборотъ, т. е. задній край передней пластинки располагается подъ переднимъ краемъ слѣдующей задней пластинки.

Что касается твердаго вещества пластинокъ, то оно совершенно лишено клѣточныхъ элементовъ и въ немъ замѣтна ясная слоистость. Какъ на продольныхъ, такъ и на поперечныхъ разрѣзахъ слоистость является ясной и параллельной поверхностямъ пластинки. Этотъ характеръ слоистости нарушается лишь на упомянутыхъ выше киляхъ, гдѣ слои являются изогнутыми.

Такое направленіе слоистости вполнѣ естественно объясняется формой поверхности тѣхъ слоевъ клѣтокъ, продуктомъ выдѣленія которыхъ является твердое вещество пластинки. Соотвѣственно ровной поверхности нижняго (глубокаго) слоя клѣтокъ, продуктомъ выдѣленія которыхъ является главная масса пластинки, — т. к., какъ было сказано выше, клѣтки верхняго (поверхностнаго) слоя на большей части протяженія уплощаются, — и слоистость самой пластинки твердаго вещества является параллельной этой поверхности. Слои же гребней (килей), представляющіе собой продуктъ выдѣленія неуплощенныхъ клѣтокъ верхняго слоя, изогнуты въ поперечномъ направленіи, вслѣдствіе того, что сами клѣтки, прилегающія къ килю и выдѣляющія новые слои, образуютъ поверхность, изогнутую въ этомъ направленіи.

На такой стадіи развитія кожный панцырь находится у молодыхъ Syngnathus около 21 mm. длины, уже не имѣющихъ

замѣтнаго снаружи желточнаго мѣшка. Болѣе позднихъ стадій развитія я не имѣлъ въ своемъ распоряженіи; для сравненія я изготовилъ разрѣзы изъ спиртовыхъ экземпляровъ почти взрослыхъ Syngnathus, причемъ оказалось, что дефинитивный панцырь Syngnathus состоитъ главнымъ образомъ изъ содержащей клѣтки костной ткани и лишь самый глубокій слой лишенъ клѣтокъ.

Что этотъ глубокій лишенный клѣтокъ слой соотвѣтствуетъ именно тѣмъ образованіямъ, развитіе которыхъ мы прослѣдили, — кажется мнѣ весьма вѣроятнымъ на томъ основаніи, что на разрѣзахъ черезъ не вполнѣ декальцинированные экземпляры, на которыхъ глубокій, лишенный клѣтокъ слой часто отщепляется отъ содержащей клѣтки части, и на своей внѣшней поверхности, которой онъ прилегаетъ къ содержащей клѣткѣ костной ткани, показываетъ ясные типичные кили, каковые мы видѣли на вышеописанныхъ образованіяхъ.

Такимъ образомъ, главная толща дефинитивнаго панцыря Syngnathus является окостенѣніемъ въ соединительной ткани, расположенной между первоначальной пластинкой и эпидермисомъ. Слѣдуетъ замѣтить, что у почти взрослыхъ экземпляровъ съ внутренней стороны лишеннаго клѣтокъ слоя замѣчается очень тонкій слой содержащій клѣтки и какъ-бы канальцы. На спиртовыхъ экземплярахъ мнѣ, однако, не удалось сколько-нибудь точно изслѣдовать этотъ слой. Замѣчу только, что онъ и на недостаточно декальцинированныхъ экземплярахъ при микротомированіи не отщепляется отъ лишенной клѣтокъ первичной пластинки. Я считаю вѣроятнымъ, что клѣтки этого слоя соотвѣтствуютъ тѣмъ клѣткамъ, которые мы видѣли прилегающими

къ внутренней поверхности пластинокъ, заключеннымъ въ послѣдніе, самые глубокіе слои выдѣленнаго ими твердаго вещества.

Повторяю, однако, на имѣвшемся въ моемъ распоряженіи матеріалѣ, я не имѣлъ возможности прослѣдить происхожденія этого слоя.

Описывая процессъ развитія кожно-скелетныхъ образованій, я ограничивался до сихъ поръ лишь тѣми изъ нихъ, которыя навсегда остаются въ кожѣ, составляя кожный панцырь Syngnathus.

Теперь я намѣренъ вкратцѣ коснуться нѣкоторыхъ случаевъ, когда скелетныя части кожнаго происхожденія оставляютъ свое первичное положеніе въ Corium'ѣ и проникаютъ въ болѣе глубокія части тѣла животнаго.

Прежде всего позволю себѣ нѣсколько остановиться на области плечевого пояса. Какъ извѣстно, скелетныя образованія кожнаго происхожденія принимаютъ очень значительное участіе въ образованіи плечевого пояса костистыхъ рыбъ [1]).

Что касается плечевого пояса Syngnathus, то таковой отличается отъ типичнаго плечевого пояса костистыхъ рыбъ, представляя собой костное кольцо, не стоящее, какъ это обыкновенно бываетъ у другихъ костистыхъ рыбъ, въ соединеніи съ черепомъ (посредствомъ ряда костей), а прикрѣпленное къ позвоночнику. При этомъ и здѣсь большая часть плечевого пояса составляется изъ скелетныхъ частей кожнаго происхожденія.

Еще на довольно ранней стадіи развитія, когда только начинаютъ замѣчаться первые слѣды твердаго вещества кожнаго

1) Нѣкоторыхъ разногласій относительно этого пункта я коснусь ниже.

панцыря въ щелевидныхъ пространствахъ, заключенныхъ внутри комплексовъ клѣтокъ дающихъ ему начало, комплексы склеробластовъ, расположенные въ дорзальной части боковой поверхности, въ области плечевого пояса отличаются болѣе крупными размѣрами и, имѣя въ своей дорзальной половинѣ нормальное положеніе, проникаютъ своими вентральными (по отношенію къ тѣлу животнаго) краями въ межмускульную перегородку. Но хотя вступленіе части комплекса склеробластовъ въ межмускульную перегородку вполнѣ ясно видимо, — представляется очень затруднительнымъ прослѣдить, на такой стадіи развитія, какъ далеко вглубь происходитъ это врастаніе, вслѣдствіе того, что врастающій въ узкую межмускульную перегородку край теряетъ характерное расположеніе составляющихъ его элементовъ, какъ бы растягиваясь въ септѣ. Однако, на болѣе поздней стадіи развитія, когда твердое вещество скелетной пластинки вполнѣ ясно выражено, по нему можно прослѣдить глубину проникновенія въ межмускульную перегородку безъ всякаго затрудненія. Въ такомъ случаѣ, на поперечныхъ разрѣзахъ черезъ область плечевого пояса, съ каждой стороны тѣла замѣчаются пластинки твердаго вещества, лежащія своими верхними краями въ соединительной ткани Cutis; по направленію къ вентральной сторонѣ тѣла, пластинки эти углубляются внутрь и дойдя почти до самой внутренней части стѣнки тѣла, проходятъ далѣе въ вентральномъ направленіи, прилегая съ внутренней стороны къ хрящу плечевого пояса. Въ текстѣ я даю здѣсь рисунокъ одного изъ такихъ срѣзовъ, на которомъ видно общее положеніе скелетной части. Я избралъ для рисунка именно этотъ срѣзъ потому, что на немъ хотя и не видно

прилеганія кожно-скелетной пластинки къ внутренней поверхности хряща плечевого пояса, какъ на сосѣднихъ срѣзахъ, за то ясно можно прослѣдить скелетную пластинку отъ Cutis (вверху) и до самой почти границы полости тѣла. (Рис. 2 въ текстѣ).

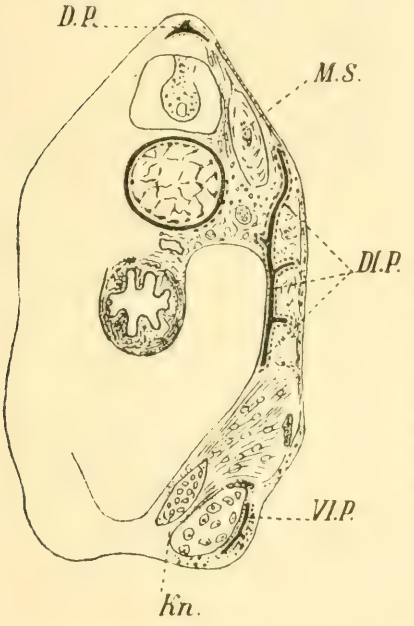


Рис. 2. Поперечный разрѣзъ черезъ область плечевого пояса Sygnathus около 20 mm. длины. Контуры нанесены при помощи рисовальнаго аппарата, ткани обозначены схематично. Dp. — дорзальная кожно-скелетная пластинка, Dl. p. — кожно-скелетная пластинка принимающая участіе въ образованіи плечевого пояса, Vl. p. кожно-скелетная пластинка, прилегающая снаружи къ хрящу плечевого пояса Кп.; M. S. соединит. тканное продолженіе продольнаго мускула.

Что касается самой скелетной пластинки, принимающей участіе въ образованіи плечевого пояса, то она въ общемъ сходна съ пластинками панцыря. Точно такъ-же вещество ея совершенно лишено клѣточныхъ элементовъ и имѣетъ слоистую структуру. Существующія-же отличія отъ пластинокъ панцыря обусловливаются, вѣроятно, ея положеніемъ. Тамъ, какъ мы видѣли, обѣ стороны пластинки — обращенная наружу и обращенная внутрь, значительно отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что первая изъ нихъ снабжена килями, а вторая лишена ихъ. Кромѣ того и слой

клѣтокъ (склеробластовъ) прилегающій къ пластинкѣ панцыря съ внутренней его поверхности значительно отличался отъ ряда клѣтокъ облегавшихъ пластинку снаружи. Здѣсь, — на пластинкѣ вросшей въ болѣе глубокіе слои, такого различія между ея поверхностями не замѣчается. Обѣ стороны несутъ килеобразные выступы, не имѣющіе здѣсь сколько-нибудь правильной формы. Слѣдуетъ замѣтить, что на такой стадіи развитія дорзальная часть туловищной мускулатуры въ области плечевого пояса большею частью замѣщается соединительной тканью. Я не прослѣдилъ ближе этого процесса замѣщенія, а потому ограничусь здѣсь лишь констатированіемъ того факта, что на тѣхъ мѣстахъ поперечныхъ разрѣзовъ, гдѣ у болѣе молодыхъ индивидовъ существуетъ мускульная ткань, у болѣе взрослыхъ встрѣчается вмѣсто мускуловъ соединительная ткань, причемъ съ каждой стороны замѣчается поперечное сѣченіе рѣзко ограниченнаго соединительно тканнаго тяжа, идущаго къ черепу. У болѣе молодыхъ экземпляровъ на мѣстѣ этого тяжа на срѣзахъ имѣется сѣченіе продольнаго мускула. На промежуточной же между этими стадіи можно видѣть намекъ на ходъ процесса замѣны мускульной ткани соединительной: здѣсь продольный мускулъ (на поперечномъ сѣченіи) оказывается окруженнымъ толстымъ слоемъ соединительной ткани. Такимъ образомъ, хотя я и не прослѣдилъ, какъ сказано выше, процесса замѣны мускульной ткани соединительной, я склоненъ думать, что замѣна эта происходитъ путемъ разрастанія соединительнотканной оболочки мускула (Perimysium). Прежде чѣмъ покончить съ кожно-скелетными образованіями въ области плечевого пояса, слѣдуетъ замѣтить, что здѣсь

кромѣ скелетныхъ образованій, о которыхъ только что была рѣчь, закладываются сравнительно очень маленькія кожно-скелетныя пластинки: одна, непарная по срединной линіи спины и пара — по одной пластинкѣ на каждой сторонѣ тѣла, — на мѣстѣ перехода боковой поверхности въ вентральную. Эти послѣднія пластинки прилегаютъ снаружи къ хрящу плечевого пояса, такъ, что между хрящемъ и пластинкой остается лишь тонкій слой соединительной ткани.

Еще болѣе рѣзкій примѣръ, нежели въ области плечевого пояса, представляетъ собой врастаніе кожно-скелетныхъ образованій въ болѣе глубокія части тѣла на самой передней части туловища, расположенной между плечевымъ поясомъ и черепомъ. Прежде всего слѣдуетъ замѣтить, что на длинныхъ позвонкахъ взрослыхъ особей Syngnathus acus спинно-мозговой каналъ на всемъ протяженіи покрытъ костной крышей, составляющей одно цѣлое съ позвонкомъ. При этомъ оказывается, что во время онтогенетическаго развитія, тонкія, въ началѣ хрящевыя — позднѣе окосенѣвающія верхнія дуги (нервныя дуги) принимаютъ сравнительно лишь незначительное участіе въ образованіи костной крыши спинно-мозгового канала; большая-же часть этой крыши (съ полной увѣренностью могу утверждать относительно позвонковъ самой передней части тѣла) образуется изъ проникшихъ сюда кожно-скелетныхъ частей. Въ образованіи крыши спинно-мозгового канала позвонка принимаютъ участіе три кожно-скелетныхъ пластинки, закладывающіяся отдѣльно другъ отъ друга. (Рис. 3, въ текстѣ). По ихъ положенію ихъ можно, въ общемъ, сравнить съ таковыми области плечевого пояса: точно такъ

же закладывается маленькая непарная пластинка по спинной линіи и пара, съ каждой стороны по одной, значительно болѣе крупныхъ пластинокъ. Эти боковыя пластинки облегаютъ съ обѣихъ сторонъ спинной мозгъ, образуя здѣсь

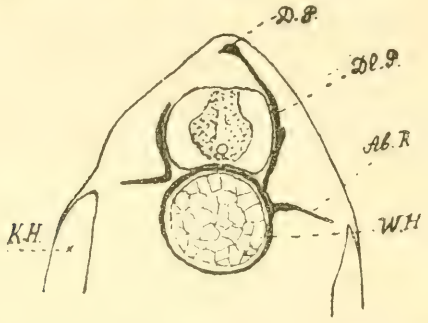


Рис. 3. Поперечный разрѣзъ передней части тѣла Syngnathus около 20 mm. длины. Контуры, также какъ на предыдущемъ рисункѣ, рисов. аппар. Zeiss B. Oc. 2; D. P. — Дорзальная пластинка (слита съ боковой). Dl. P. — боковая пластинка. Ab. R. — отогнутый край ея. W. H. — костная гильза позвонка. K. H. — жаберная полость.

плавный изгибъ, подходятъ къ самому осевому скелету, и загибаются почти подъ прямымъ угломъ наружу. Нѣсколько позднѣе происходитъ соединеніе дорзальныхъ краевъ боковыхъ пластинокъ съ маленькой непарной спинной, а въ томъ мѣстѣ, гдѣ боковая пластинка подходитъ къ самому осевому скелету, она своимъ изгибомъ срастается съ первичной костной гильзой позвонка. При этомъ слѣдуетъ сказать, что соединеніе съ позвонкомъ начинается въ томъ, приблизительно, мѣстѣ позвонка, гдѣ онъ пересекается поперечной плоскостью, проходящей черезъ маленькую спинную пластинку. Именно въ этой плоскости боковыя пластинки имѣютъ наибольшее протяженіе въ вертикальномъ направленіи, сливаясь однимъ краемъ съ спинной пластинкой и своимъ изгибомъ съ костной гильзой позвонка. На разрѣзахъ проходящихъ нѣсколько болѣе впереди, боковыя пластинки не

стоятъ еще, на такой стадіи развитія, въ связи съ гильзой позвонка, и дорзальнымъ краемъ далеко не достигаютъ спинной пластинки. (На рисункѣ 3 въ текстѣ, изображающемъ нѣсколько косой срѣзъ, лѣвая сторона). Что эти отношенія поздпѣе мѣняются, видно изъ сравненія съ соотвѣтственными позвонками взрослыхъ индивидовъ, гдѣ костная крыша, покрывающая спинномозговой каналъ, по всей длинѣ соединена съ нимъ въ одно цѣлое. Если изслѣдовать на поперечномъ срѣзѣ то мѣсто, гдѣ кожно-скелетная пластинка спаивается съ гильзой позвонка, то оказывается, что, вслѣдствіе того что какъ вещество пластинки такъ и первичной гильзы позвонка лишено клѣточныхъ элементовъ и по слоистой структурѣ они вполнѣ сходны, невозможно, — если только страстаніе ихъ достигло извѣстной степени, — различить гдѣ кончается вещество кожно-скелетной пластинки, и гдѣ начинается костная гильза позвонка, происшедшая изъ ткани склеротома. Я хочу лишь указать на этотъ фактъ и вернусь къ вопросу о соединеніи скелетныхъ образованій различнаго происхожденія въ другомъ мѣстѣ. По ихъ положенію относительно нервной системы (не по происхожденію!) боковыя пластинки, охватывающія спинной мозгъ съ обѣихъ сторонъ, можно сравнить съ верхними (нервными) дугами, а непарную дорзальную пластинку съ остистымъ отроскомъ. Что касается отогнутыхъ вентральныхъ краевъ пластинокъ, то на позвонкахъ освобожденныхъ отъ мягкихъ частей скелетовъ взрослыхъ особей, у которыхъ какъ сказано, костная крыша спинно-мозгового канала составляетъ одно цѣлое съ позвонкомъ, они кажутся какъ бы отростками позвонковъ и чрезвычайно похожи на тѣ короткія костныя палочки, которыя въ области тѣла позади плечевого пояса расположены въ горизонтальной межмускульной

перегородкѣ, и у взрослыхъ индивидовъ такъ-же сросшіяся съ тѣлами позвонковъ. Что касается природы этихъ послѣднихъ, то Gegenbaur[1]) считалъ ихъ „гретами“. Rabl[2]) говоритъ о нихъ что они „можетъ быть“ гомологичны ребрамъ селахій. Усовъ[3]) нашелъ въ этихъ образованіяхъ у молодыхъ особей морского конька (Hippocampus) хрящевую ткань, чѣмъ и подтвердилъ предположеніе Rabl'я. Но къ этому вопросу я вернусь позднѣе. Прежде чѣмъ перейти къ дальнѣйшему изложенію, я не могу не указать на то, что участіе кожно-скелетныхъ образованій въ построеніи крыши надъ нервной системой является здѣсь вполнѣ аналогичнымъ подобному же участію кожно-скелетныхъ образованій въ построеніи крыши черепа.

Наконецъ третьимъ мѣстомъ, гдѣ еще на стадіи предшествующей отложенію твердаго вещества, комплексы клѣтокъ подобные тѣмъ, которые, оставаясь въ кожѣ, служатъ очагами закладки твердаго вещества, проникаютъ въ болѣе глубокія части тѣла — является передняя часть хвостового отдѣла. Здѣсь комплексы клѣтокъ проникаютъ со спинной стороны въ вертикальную перегородку. Дальнѣйшей судьбы этихъ комплексовъ клѣтокъ я прослѣдить не могъ. Повидимому, они, вступая въ вертикальную перегородку, распадаются на отдѣльныя клѣтки, которыя разсѣиваются въ соединительной ткани.

Въ литературѣ я нашелъ указаніе на случаи сліянія скелетныхъ частей кожнаго происхожденія съ осевымъ

1) Gegenbaur. Vergleichende Anatomie d. Wirbeltiere, стр. 236.

2) Rabl, C. Theorie des Mesoderms (Fortsetzung) Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.

3) Ussow. Zur Anat. und Entwickelungsgesch. d. Wirbelsäule d. Teleostier Bull. d. Moscou. 1900.

скелетомъ въ цитированной уже работѣ Усова, хотя онъ не останавливается подробнѣе на этомъ вопросѣ. Я позволю себѣ привести здѣсь дословно соотвѣственныя мѣста изъ его работы: (стр. 227) „Mit der Wirbelsäule der Teleostier abschliessend, bleibt mir nur übrig noch zu sagen, dass man sich bei den Gasterosteiformen deutlicher, als bei irgend welcher anderen Familie dieser Fische von dem Antheil in der Entwicklung des axialen Skeletts, welchen das Hautskelett dieser Fische bei der Bildung der festen Wirbelsäule übernommen hat, überzeugen kann“ и далѣе на стр. 229: „Im caudalen Abschnitt der Wirbelsäule des Gasterosteus aculeatus treten die knöchernen Platten des dermalen Skeletts in die Zahl der Bestandtheile seines axialen Skeletts ein, indem sie herabsinken und sich an die Wirbelkörper anlöthen.“

По развитію Agonus cataphractus въ моемъ распоряженіи были эмбріоны въ 7 mm., 9 mm., 12 mm. (измѣренія на косервированныхъ и сохранявшихся въ спирту экземплярахъ).

При этомъ оказалось, что хотя первыя стадіи развитія кожнаго скелета пройдены уже и самими молодыми изъ имѣвшихся въ моемъ распоряженіи эмбріоновъ, однако, развитіе кожныхъ скелетныхъ образованій у эмбріоновъ въ 7 mm. длины находятся еще на стадіи, на которой ясно видно отношеніе къ плакоиднымъ органамъ, а слѣдующія стадіи развитія показываютъ отношеніе готовыхъ кожныхъ образованій къ отдѣльнымъ составнымъ частямъ плакоиднаго органа и, весь процессъ, какъ мнѣ думается, можетъ быть истолкованъ какъ связующій очень уклоняющійся отъ типичнаго процесса развитія плакоидныхъ органовъ кожный скелетъ Syngnathus съ типичнымъ способомъ развитія кожныхъ зубовъ.

Развитіе кожнаго панцыря Agonus cataphractus.

Кожный скелетъ Agonus cataphractus покрываетъ у взрослыхъ рыбъ состоящимъ изъ рядовъ пластинокъ панцыремъ всю поверхность тѣла такимъ образомъ, что туловищный отдѣлъ въ поперечномъ разрѣзѣ является восьми, — а хвостовой — шестиграннымъ. Соотвѣтственно этому и у эмбріоновъ Agonus'а скелетныя пластинки кожи закладываются продольными рядами, причемъ расположеніе этихъ рядовъ таково: на туловищномъ отдѣлѣ тѣла одна пара рядовъ пластинокъ закладывается по сторонамъ срединной линіи спины На переднемъ отдѣлѣ туловища эти ряды проходятъ по спинной поверхности тѣла, по направленію же къ задней части тѣла, они нѣсколько отступаютъ отъ срединной линіи спины. Этотъ рядъ пластинокъ туловища непосредственно продолжается въ соотвѣтствующій рядъ хвоста.

Другой общій обоимъ отдѣламъ тѣла рядъ закладывается въ туловищномъ отдѣлѣ на боковой поверхности тѣла, нѣсколько ниже боковой линіи. Рядъ этотъ, продолжаясь на хвостовой отдѣлъ занимаетъ тамъ положеніе по границѣ между бокой и вентральной поверхностями, каковое положеніе на туловищномъ отдѣлѣ занимаетъ третій, непродолжающійся на хвостовую часть рядъ зачатковъ кожныхъ пластинокъ. Изъ всѣхъ этихъ рядовъ оба боковыхъ ряда хвостовой части, тянущихся, какъ сказано, по дорзальной и вентральной границѣ боковой поверхности, расположены здѣсь такимъ образомъ, что на горизонтальныхъ разрѣзахъ черезъ тѣло животнаго зачатки являются въ продольномъ разрѣзѣ.

Чтобы не возвращаться позднѣе къ расположенію этихъ зачатковъ на тѣлѣ эмбріоновъ, слѣдуетъ указать на то,

что на подобныхъ горизонтальныхъ срѣзахъ черезъ хвостовой отдѣлъ вполнѣ ясно видно точное соотвѣтствіе между міомерами тѣла и зачатками кожнаго скелета, такимъ образомъ, что на каждой мускульный сегментъ приходится съ каждый стороны по одному зачатку каждаго ряда. Этотъ фактъ кажется мнѣ заслуживающимъ вниманія въ томъ отношеніи, что онъ указываетъ на вліяніе распредѣленія мускулатуры на кожный скелетъ (панцырь), не служащій мѣстомъ прикрѣпленія мускуловъ и такимъ образомъ казалось-бы не стоящій въ непосредственной зависимости отъ мускулатуры. Соотвѣтствіе между расположеніемъ частей кожнаго скелета и мускулатурой въ данномъ случаѣ интересно и въ томъ отношеніи, что нѣкоторыя части скелета, служащія для прикрѣпленія мускуловъ (скелетъ плавниковъ селахій) развиваются онтогенетически, какъ показали изслѣдованія Braus'a, независимо отъ мускулатуры; но здѣсь я хотѣлъ только указать на этотъ фактъ и вернусь къ этому вопросу въ одной изъ слѣдующихъ главъ.

Расположеніе зачатковъ кожнаго скелета на хвостовомъ отдѣлѣ является, какъ было упомянуто, благопріятнымъ для полученія продольныхъ срѣзовъ; для полученія же ясныхъ картинъ поперечнаго сѣченія этихъ образованій, наиболѣе благопріятныя условія представляются на спинныхъ рядахъ самаго передняго отдѣла туловища, вслѣдствіе того, что здѣсь образующіеся шипы (зубы) не такъ сильно наклонены своими вершинами по направленію къ заднему концу тѣла.

Прежде чѣмъ переходить къ описанію развитія зачатковъ кожнаго скелета, замѣчу, что и здѣсь, подобно тому

какъ мы это видѣли у Syngnathus, на различныхъ отдѣлахъ тѣла развитіе кожнаго скелета идетъ не одинаково быстро, что особенно замѣтно на болѣе молодыхъ эмбріонахъ; такъ напр., зачатки расположенные въ спинныхъ рядахъ самой передней части туловищнаго отдѣла нѣсколько опережаютъ въ своемъ развитіи зачатки того-же ряда, расположенные на туловищномъ отдѣлѣ позади ихъ. Такимъ образомъ, и здѣсь не вполнѣ одновременное развитіе данныхъ зачатковъ является весьма благопріятнымъ для изслѣдованія, т. к. наиболѣе развитые зачатки болѣе молодыхъ эмбріоновъ (въ данномъ случаѣ эмбріоновъ въ 7 mm. длины), ближе подходятъ къ стадіи развитія наименѣе развитыхъ зачатковъ болѣе старыхъ эмбріоновъ (въ данномъ случаѣ 9 mm. длины) чѣмъ это имѣетъ мѣсто по отношенію къ зачаткамъ того-же ряда и той-же области тѣла эмбріоновъ различнаго возраста (7 и 9 mm.)

Переходя къ описанію отдѣльныхъ стадій развитія зачатковъ кожнаго скелета Agonus'a, я начну съ той стадіи развитія, на которой отношеніе ихъ къ исходной формѣ кожне-скелетныхъ образованій — плакоиднымъ органамъ выступаетъ особенно ясно.

Для общаго оріентированія относительно формы и положенія эктодермальныхъ зачатковъ, соотвѣтствующихъ эмалевымъ органамъ, можетъ служить рисунокъ № 10, таб. I, представляющій одинъ изъ такихъ зачатковъ въ продольномъ разрѣзѣ. Для болѣе-же детальнаго изученія и, главнымъ образомъ, для демонстраціи положенія твердаго вещества относительно эпителіальнаго зачатка слѣдуетъ обратиться къ поперечнымъ разрѣзамъ (№ № 5—9, таб. I), такъ какъ для этой цѣли могутъ служить лишь не декаль-

цинированные объекты, а на продольныхъ горизонтальныхъ разрѣзахъ мнѣ ни разу не удалось, въ такомъ случаѣ, получить препараты, на которыхъ-бы твердое вещество сохранило свое нормальное положеніе [1]); на поперечныхъ-же разрѣзахъ это достигается несравненно легче.

Какъ видно на вышепоименованныхъ рисункахъ, эпителіальный зачатокъ эмалеваго органа, стоящій въ связи съ эктодермой эпидермиса, вдается внутрь и впередъ (по отношенію къ тѣлу эмбріона) въ видѣ полаго образованія, заключающаго въ себѣ полость, ограниченную со всѣхъ сторонъ эпителіальной тканью зачатка, за исключеніемъ незначительнаго участка на внутренней поверхности этого зачатка, гдѣ полость его является незамкнутой и гдѣ мезодермальная ткань Cutis вдается въ полость эмалеваго органа, не простираясь, однако, въ передній и задній отдѣлы этой полости.

На зачаткахъ находящихся, сравнительно, на ранней стадіи развитія (рис. 5, таб. I), въ томъ мѣстѣ, гдѣ мезодермальная ткань Cutis вдается въ эктодермальный зачатокъ, она въ поперечномъ направленіи плотно облегается тканью эктодермальнаго зачатка, раздѣляя, такимъ образомъ, незаполненную полость эмалеваго органа на передній и задне-наружный отдѣлы.

На находящихся на такой стадіи развитія зачаткахъ, въ томъ ихъ мѣстѣ, гдѣ ткань Cutis вдается внутрь ихъ и находится въ непосредственномъ соприкосновеніи съ тканью эктодермальнаго зачатка, не замѣчается никакихъ слѣдовъ тверваго вещества, между тѣмъ какъ въ наиболѣе отдаленномъ отъ этого мѣста задне-наружномъ отдѣлѣ

1) Вслѣдствіе этого на рисункѣ № 10, таб. I, твердое вещество не изображено мною вовсе.

полости зачатка уже находится твердое вещество, совершенно не соприкасающееся съ мезодермальной тканью. (Рис. 6, таб. I.)

Такимъ образомъ, по моему мнѣнію, твердое вещество, появляющееся внутри полости эмалеваго органа, съ полной достовѣрностью можно разсматривать какъ продуктъ выдѣленія клѣтокъ самого эктодермальнаго зачатка, тѣмъ болѣе, что въ Cutis, въ томъ мѣстѣ, гдѣ, какъ сказано, ткань ея не проникая въ передній и задній отдѣлы полости зачатка, лишь нѣсколько вдается въ незамкнутое устье его, не замѣчается никакого намека на эпителеобразное расположеніе элементовъ, свойственное одонтобластамъ.

На нѣсколько болѣе поздней ступени развитія (рис. 7, 8, 9, таб. I) замѣчаются слѣдующія измѣненія, по сравненію съ только что описанной стадей: ткань Cutis незначительно вдававшаяся на предшествовавшей стадіи въ эктодермальной зачатокъ, оказывается еще болѣе отступившей изъ него, и края эмалеваго органа являются въ соотвѣтствующемъ мѣстѣ сближенными (таб. I, рис. 7), образуя узкое устье внутренней полости зачатка, запертое тканью Cutis, уже совершенно не вдающейся въ самую полость. Твердое вещество, появившееся, какъ мы видѣли, въ задне-наружной части внутренней полости зачатка, простирается теперь по направленію впередъ до самаго устья его, гдѣ оно, на этой стадіи, соприкасается съ тканью Cutis, запирающей входъ въ полость зачатка. Въ передней части полости эмалеваго органа, расположенной впереди устья, и на поперечныхъ разрѣзахъ являющейся въ видѣ щелеобразнаго пространства, замкнутаго со всѣхъ сторонъ эпителіальной тканью эктодермальнаго зачатка, твердаго вещества совершенно не отлагается. (Рис. 9, таб. I.)

Расположенное въ задней половинѣ зачатка скелетное образованіе имѣетъ на этой стадіи развитія форму шипа, направленнаго вершиной наружу и назадъ и, нормально, еще заключено въ эпителіальный зачатокъ, хотя на многихъ препаратахъ эпителіальная ткань зачатка оказывается прорванной около вершины шипа, что, какъ я убѣдился, является искусственнымъ продуктомъ, происходящимъ при микротомированіи.

Обращаясь къ слѣдующей, бывшей въ моемъ распоряженіи стадіи развитія, именно у рыбокъ въ 12 mm. длины, (рис. 4 въ текстѣ) прежде всего бросается въ глаза то

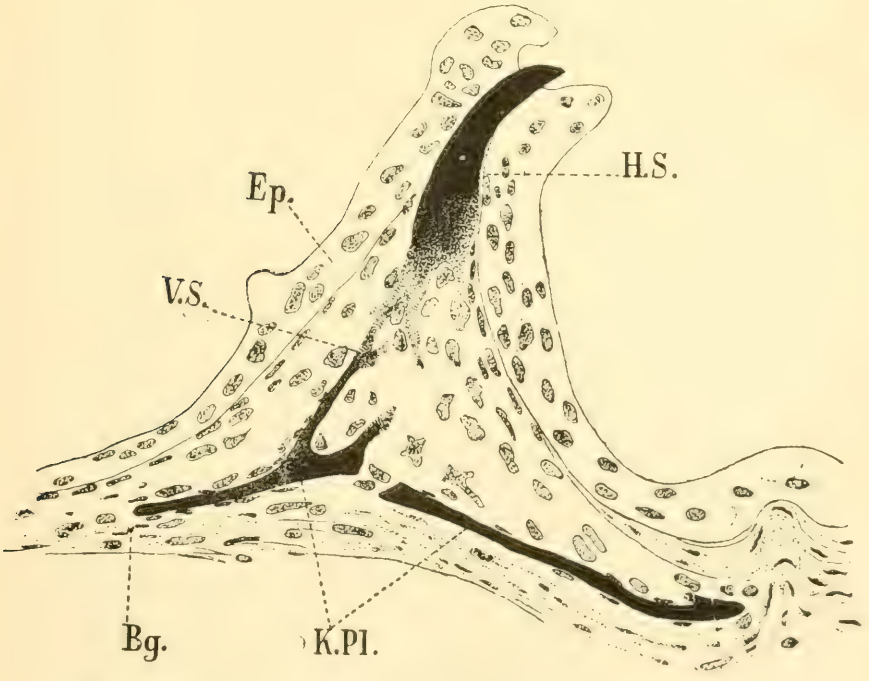


Рис. 4. K. Pl. — Пластинка твердаго вещества въ Cutis. H. S. — прорѣзавшійся сквозь эпидермисъ шипъ; V. S. — тонкая перелычка между шипомъ и пластинкой; Ep. — эпидермисъ; Bg. — соединительная ткань.

обстоятельство, что главную массу кожнаго скелета здѣсь уже образуютъ не тѣ образованія, развитіе которыхъ мы прослѣдили до сихъ поръ, а лежащія глубже въ соединительной ткани пластинки твердаго вещества, стоящія въ весьма слабой связи съ знакомыми уже намъ шипообразными образованіями. Эти послѣднія, на данной стадіи развитія, своими задне-наружными концами оказываются уже проникшими до свободной поверхности тѣла, прорѣзавшись, такъ сказать, сквозь эпидермисъ.

Указавъ на соединеніе шиповъ съ лежащими глубже подъ ними пластинками, не безынтересно сопоставить этотъ фактъ съ отношеніями, имѣющими мѣсто на кожномъ скелетѣ взрослыхъ индивидовъ Agonus cataphractus. Оказывается, именно, что здѣсь шипики совершенно не входятъ въ соединеніе съ заложенными глубже пластинками. O. Hertwig, изслѣдовавшій кожный скелетъ взрослыхъ Agonus cataphractus, категорически заявляетъ о нихъ: „Nirgends gehen sie mit dem unter ihnen liegenden Theil der grossen Hautschilder eine Verwachsung ein“ . . . . . „Alles in Allem genommen machen die kleinen Hautstacheln den Eindruck, als ob es in Rückbildung begriffene Theile des Hautskeletts seien.“

Такимъ образомъ оказывается, что слабыя перекладины, соединявшія на нашей стадіи шипъ съ пластинкой, впослѣдствіи совершенно резорбируются.

Сравнивая вышеописанный ходъ развитія составныхъ частей кожнаго панцыря Agonus cataphractus съ развитіемъ плакоидныхъ органовъ Селахій, мы должны признать эктодермальный зачатокъ, вдающійся внутрь отъ эпидермиса, гомологомъ эмалеваго органа плакоидной чешуи, и

соотвѣтственно этому, образующееся въ немъ твердое вещество — эмалью; возвышеніе Cutis, вдающееся въ устье эктодермальнаго зачатка рудиментомъ пульпы, и лежащія глубже въ соединительной ткани пластинки — гомологами базальныхъ пластинокъ (Basalplatten) плакоидныхъ органовъ. Такимъ образомъ, каждую отдѣльную составную часть кожнаго панцыря Agonus мы должны признать образованіемъ гомологичнымъ соотвѣтственной части плакоиднаго органа, причемъ только твердое вещество соотвѣтствующее дентину плакоиднаго зуба здѣсь отсутствуетъ (редуцировано), если не считать слабыя перемычки, соединяющія главнымъ образомъ на передней сторонѣ эмалевый зубецъ съ основной пластинкой, за остатокъ ткани дентина, хотя я склоненъ считать эти перемычки за простые выросты основной пластинки.

Здѣсь я считаю нелишнимъ замѣтить, что заложенныя въ Cutis пластинки панцыря Agonus'a, на бывшихъ въ моемъ распоряженіи стадіяхъ развитія, являются вполнѣ компактными, въ то время какъ у взрослыхъ особей онѣ, вслѣдствіе, вѣроятно, условій роста въ толщину, являются кавернозными. Вотъ что говоритъ о нихъ O. Hertwig въ цитированной выше работѣ: „ . . . sie bestehen aus einer homogenen zellenfreien Grundsubstanz, welche, da sie von einem dichten Netz Haversischen Canäle durchsetzt wird, eine ganz spongiose Beschaffenheit zeigt.“

Прежде чѣмъ покончить съ кожнымъ скелетомъ Agonus cataphractus, слѣдуетъ еще указать на то, что тѣ крупные шипы, которые расположены на головѣ, не имѣютъ ничего общаго съ вышеописанными образованіями, являясь отростками окостенѣній, охватывающихъ развѣтвленія канала боковой линіи.

Нѣсколько словъ о развитіи кожнаго скелета у голохвостой колюшки (Gasterosteus gymnurus).

Какъ я уже упомянулъ выше, кромѣ Syngnathus acus и Agonus cataphractus мною было изслѣдовано развитіе кожнаго скелета у вида Gasterosteus gymnurus. Хотя мнѣ и не удалось въ данномъ случаѣ найти такихъ данныхъ, которыя бы позволили провести полную параллель между развитіемъ кожнаго скелета Gasterosteus gymnurus съ развитіемъ такового у другихъ формъ, тѣмъ не менѣе я считаю нелишнимъ вкратцѣ изложить здѣсь полученные мною результаты.

Голохвостая колюшка, Gasterosteus gymnurus, считаемая большинствомъ авторовъ за разновидность трехиглой колюшки (Gasterosteus aculeatus), отличается отъ этой послѣдней тѣмъ, что имѣетъ всего только 4—5 костныхъ щитковъ, расположенныхъ по бокамъ передней части тѣла. О развитіи именно этихъ костныхъ щитковъ я и намѣренъ сказать здѣсь нѣсколько словъ.

Исходнымъ мѣстомъ, гдѣ начинается процессъ образованія этихъ костныхъ пластинокъ, является боковая линія, причемъ отдѣльные органы чувствъ боковой линіи являются центрами закладки отдѣльныхъ кожныхъ пластинокъ.

На поперечнахъ срѣзахъ, проведенныхъ черезъ соотвѣтствующую часть тѣла молодыхъ рыбокъ, достигающихъ величины между 7 и 8 mm., проходящихъ какъ разъ черезъ чувствительную почку боковой линіи, мы получаемъ слѣдующую картину: чувствительная почка своимъ основаніемъ

нѣсколько вдается по направленію къ расположенной глубже мезодермальной ткани, производя въ ней неглубокое вдавленіе; въ ближайшемъ-же сосѣдствѣ съ чувствительной почкой, съ дорзальной и съ вентральной стороны ея, мезодермальная ткань Corium'a является въ видѣ возвышеній. Если мы теперь обратимся къ сосѣднимъ срѣзамъ, проведеннымъ ближе къ переднему концу тѣла животнаго, то убѣдимся, что возвышенія Cutis, которыя мы видѣли на предыдущемъ срѣзѣ, оказываются не отдѣльными одно отъ другого, а являются разрѣзами одного валикообразнаго возвышенія Cutis, охватывающаго въ видѣ не совсѣмъ замкнутаго кольца чувствительную почку.

Валикъ, охватывающій чувствительную почку спереди, съ дорзальной стороны и съ вентральной, по направленію къ заду становится все ниже и сводится на нѣтъ. Внутри ткани образующей валикъ замѣчается значительное скопленіе клѣточныхъ элементовъ (обиліе ядеръ) по сравненію съ участками Cutis, непринимающими участіе въ образованіи валика. Въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ этимъ валикомъ, имѣющимъ, какъ сказано, форму невполнѣ замкнутаго кольца, съ дорзальной и съ вентральной стороны, стало быть надъ и подъ чувствительной почкой боковой линіи, — въ эпителіи эпидермиса находятся довольно рѣзко отграниченные комплексы клѣтокъ эпидермиса, производящіе впечатлѣніе недоразвитыхъ чувствительныхъ почекъ. Отъ этихъ послѣднихъ они отличаются между прочимъ тѣмъ, что не достигаютъ свободной поверхности эпидермиса, а ограничиваются его базальной частью.

Обращаясь къ слѣдующей стадіи развитія, мы не встрѣчаемъ существенныхъ измѣненій, за исключеніемъ

того, что внутри ткани валика замѣчаются первые слѣды твердаго вещества, причемъ вокругъ мѣста закладки твердаго вещества замѣчается особенно обильное скопленіе ядеръ. Поэтому я, не останавливаясь на промежуточныхъ стадіяхъ, перейду къ такой стадіи развитія, на которой заложенная внутри ткани валика пластинка твердаго вещества уже является ясно выраженной.

На поперечныхъ разрѣзахъ черезъ переднюю часть тѣла Gasterosteus gymnurus около 11½ mm. длины, проходящихъ какъ разъ черезъ чувствительный органъ боковой линіи, мы встрѣчаемъ, въ общихъ чертахъ, уже знакомую изъ описанія ранней стадіи развитія картину: точно такъ же дорзально и вентрально отъ чувствительнаго органа мы замѣчаемъ возвышенія Cutis, соотвѣтствующія сѣченіямъ валика. Внутри ткани обоихъ этихъ возвышеній мы замѣчаемъ вещество пластинки. Если мы теперь обратимся къ сосѣднимъ разрѣзамъ въ направленіи къ головному концу, то замѣтимъ, что скелетныя части, замѣченныя нами на предшествовавшемъ срѣзѣ въ ткани валика съ дорзальной и съ вентральной сторонъ отъ чувствительнаго органа, не являются отдѣльными одна отъ другой, и представляютъ собой сѣченія одного скелетнаго образованія, заложеннаго въ валикѣ Cutis и охватывающимъ вмѣстѣ съ нимъ основаніе эпителіальнаго чувствительнаго органа спереди, съ дорзальной и съ вентральной сторонъ. (Таб. 2. рис. 1 и 2.)

Тѣ комплексы клѣтокъ эпидермиса, которые мы видѣли на болѣе ранней стадіи развитія расположенными одинъ дорзально, а другой вентрально отъ чувствительнаго органа боковой линіи, мы встрѣчаемъ и здѣсь, но въ

нѣсколько иномъ видѣ. Они представлены здѣсь (на поперечныхъ по отношенію къ тѣлу рыбы разрѣзахъ) отщепленными отъ базальной части эпидермиса участками эпителіальной ткани, прилегающими къ валику мезодермальной ткани, и находятся въ связи съ эктодермой эпидермиса, своими краями, обращенными отъ боковой линіи, т. е. расположенный дорзольно отъ боковой линіи соединенъ съ эпидермисомъ своимъ дорзальнымъ краемъ, а расположенный вентрально — вентральнымъ (по отношенію къ тѣлу животнаго). (Таб. 2. р. 1.) По сосѣдству съ тѣми мѣстами, гдѣ участки базальнаго слоя эпителія отщепляются вышеописаннымъ образомъ отъ эпидермиса, часто очень ясно видна отставшая отъ внутренней поверхности эпидермиса базальная мембрана, которую именно на основаніи наблюденій надъ Gasterosteus отрицалъ Усовъ. [1]) Я позволю себѣ привести здѣсь дословно то мѣсто его работы, гдѣ онъ высказывается по этому поводу: „ . . . . bei stärkerer Vergrösserung jedoch (700) sieht man bei Gasterosteus aculeatus besser, als bei irgend welchem anderen Teleostier, dass eine solche von den deutschen Autoren erdachte beständige „Membran“ nichts mehr und nichts weniger, als die obere Schicht derselben Cutis ist, — eine Schicht, welche sich von der letzteren nur dadurch unterscheidet, dass in ihr Bindegewebezellen und deutlich differenzierte Fasern, was wir in der gewöhnlichen Cutis haben, fehlen“. Я не сомнѣваюсь въ томъ, что то, что видѣлъ Усовъ было дѣйствительно внѣшнимъ слоемъ Cutis, но вовсе не этотъ слой подразумѣваютъ тѣ, которые говорятъ о базальной мембранѣ, а тонкую безструктурную перепонку, лежащую

1) Ussow. Zur Anat u. Entwickelungsgeschichte d. Wirbelsäule d. Teleostier. Bull. d. Nat. d. Moscou 1900.

непосредственно подъ эпидермисомъ. Правда, на нѣсколько болѣе поздней стадіи развитія подъ участками эпидермиса, расположенными надъ тѣми мѣстами Cutis, гдѣ заложены пластинки кожнаго скелета констатировать присутствія базальной мембраны не удается, но это является уже частнымъ случаемъ и отрицать на этомъ основаніи существованія базальной мембраны подъ эпидермисомъ костистыхъ рыбъ, по моему мнѣнію, нельзя.

Дальнѣйшее развитіе этихъ кожно-скелетныхъ образованій происходитъ очень быстро. Окруженная со всѣхъ сторонъ богатой ядрами соединительной тканью, пластинка увеличивается по направленіямъ плоскости ея и на ея внѣшней поверхности появляются гребни, не имѣющіе однако строго опредѣленнаго направленія. Слой соединительной ткани, непосредственно прилегающій къ пластинкѣ твердаго вещества, производитъ впечатлѣніе какъ-бы оболочки вокругъ нея, причемъ ядра этого слоя соединительной ткани являются нѣсколько, но незначительно, уплощенными. При дальнѣйшемъ развитіи гребни на внѣшней поверхности пластинокъ приходятъ своими вершинами въ соприкосновеніе другъ съ другомъ и сливаются, такъ-что на разрѣзахъ внутри костныхъ пластинокъ замѣчаются полости заполненыя рыхлой соединительной тканью съ обиліемъ кровеносныхъ сосудовъ. На такой стадіи развитія соединительная ткань уже сильно дифференцирована и богата волокнами; клѣтки ея являются типичными веретенообразными элементами соединительной ткани. Лишь только клѣтки, непосредственно прилегающія къ пластинкѣ твердаго вещества, а такъ-же выстилающія полости ея, сохраняютъ свой видъ, являясь, несомнѣнно, склеробластами.

Попытка сопоставленія процесса развитія кожнаго скелета у Gasterosteus съ таковымъ другихъ рыбъ встрѣчаетъ нѣкоторыя затрудненія. Сравненіе сходныхъ въ готовомъ видѣ по формѣ съ типичной чешуей костистыхъ рыбъ составныхъ частей кожнаго скелета Gasterosteus съ таковыми не представляется возможнымъ, вслѣдствіе полнаго отсутствія характернаго для чешуи чешуйнаго мѣшечка.

Если-же сопоставить тѣ невполнѣ отщепленные отъ базальнаго слоя комплексы эктодермальныхъ клѣтокъ съ рудиментами эмалевыхъ органовъ, то пришлось-бы принять, что каждая отдѣльная составная часть кожнаго скелета Gasterosteus соотвѣтствуетъ слившимся базальнымъ пластинкамъ двухъ плакоидныхъ органовъ, одинъ изъ которыхъ расположенъ надъ боковой линіей, а другой подъ ней. Въ такомъ случаѣ валикъ Corium'a пришлось-бы разсматривать, какъ происшедшій изъ сліянія двухъ папиллъ, одной дорзальной и другой вентральной, по отношенію къ боковой линіи. Такое толкованіе составныхъ частей кожнаго скелета Gasterosteus кажется, на первый взглядъ, заманчивымъ, но серьезное препятствіе для такого толкованія представляетъ слѣдующее обстоятельство: тѣ невполнѣ отщепленные отъ базальнаго слоя эпидермиса комплексы эктодермальныхъ клѣтокъ, которые при подобномъ толкованіи приходится принимать за рудименты эмалевыхъ органовъ, по направленію къ заднему концу тѣла, гдѣ у Gasterosteus gymnurus кожный скелетъ отсутствуетъ, продолжаются въ ряды эпителіальныхъ чувствительныхъ органовъ, расположенныхъ одинъ дорзально, а другой — вентрально отъ боковой линіи. Такимъ образомъ, невполнѣ отщепленные отъ эпидермиса комплексы эктодермальныхъ клѣтокъ

соотвѣтствуютъ, по всей вѣроятности, рудиментарнымъ органамъ чувствъ. Сопоставлять-же эмалевые органы съ эпителіальными органами чувствъ, основываясь на такой сравнительно высоко дифференцированной формѣ, какой является Gasterosteus, по меньшей мѣрѣ, — рискованно.

Литература.

Agassiz, L. Poissons fossiles.

Benda. Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX.

Brackel, A. De cutis organo quorundam animalium ordinis Plagiostomorum disc. micr. Diss. Dorpati 1858.

Burckhardt. Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. O. Hertw. Handbuch.

Boas — Lehrbuch der Zoologie. 1901.

Carlsson, A. Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zool. Jahrb. Bd. VIII. 1895.

Ebner, v. Histologie der Zähne (in Kölliker's Handbuch d. Gewebelehre.) Bd. III. 1899.

Friedmann. Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. Morph. Arbeiten. Bd. VII. 1897.

Göldi. Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. Bd. XVII. 1884.

Goette, A. Beiträge zur vergl. Anatomie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie d. Wirbeltiere 1898.

Harrisson. Ueber die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. 1893.

— Ectodermal or mesodermal origin of Teleosts. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

Hertwig, O. Ueber den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. 1874.

— Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelettes der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1874.

— Ueber das Hautskelett der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. II, 1876. Bd. V, 1879 und Bd. VII. 1881.

Hofer. Ueber den Bau und die Entwickelung der Cycloid und Ctenoidschuppen. Sitz. Ber. d. Gesellsch. f. Morph. München. 1889.

Jaekel, O. Ueber Phaneropleuron und Hemictenodus. Sitz. Ber. d. Naturforsch. Berlin. 1890.

Jentsch. Beiträge zur Entwickelung und Structur der Selachierzähne. Diss. Leipzig. 1898.

Klaatsch, H. Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.

— Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. 1894.

— Zur Kenntnis der Beteiligung des Ectoderms am Aufbau innerer Skelettbildungen. Anat. Anz. Bd. IX. 1894.

Kölliker, A. Ueber verschieden Typen in der mikroskop. Structur des Skeletts der Knochenfische. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. 1858.

Krauss, F. Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch. f. mikr. Anat. 1906.

Laaser, P. Die Entwickelung der Zahnleiste bei den Selachiern Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.

Leydig, Fr. Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb. Bd. 8. 1895.

Markert, F. Die Flossenstacheln von Acanthias, ein Beitrag zur Kenntnis der Hartsubstanzgebilde. Zool. Jahrb. Bd. IX. 1896.

Maurer. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig. 1895.

Marret Tims. The development, structure and Morphol. of the scales im some Teleostian fishs. Quart. Journ. of micr. Scince. Vol. 49. 1906.

Mummery. Some points in the structure and development of dentine. Phil. Transact. R. Soc. London. 1891.

Nickerson, W. S. The development of the scales of Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward Coll. V. XXIV. 1893.

Nussbaum. Zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloidschuppen der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. XXX. 1907.

Prince. The development of the pharyngeal Teeth in the Labridae. Meet. British. Assoc. Edinburgh. 1892.

Rabl, C. Ueber die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Gesellsch Strassburg. 1894.

Reissner, W. Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Phys. 1859.

Röse. Ueber die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anz. Bd. IX. 1894.
— Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XIV. 1897.
Ryder. On the mechanical genesis of the scales of fishes. Proc. Acad. Philad. 1892.
Заленскій. Исторія развитія непарныхъ плавниковъ осетровыхъ рыбъ. Ann. d. Mus. Zool. d-l'. Acad. Petersbourg. 1899.
Schaeff. Untersuchungen über das Integument der Lophobranchier. Diss. Kiel. 1886.
Schmid-Monnard. Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
Scupin, H. Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Arch. f. Naturgesch. 1896.
Semon. Die Zahnentwickelung von Ceratodus. Zool Forschungsreisen. Bd. IV. 1899.
Ussow. Die Entwickelung der Cycloidschuppe der Teleostier. Bull. Soc. Nat. Moscou. XI. 1897.
— Zur Anatomie und Enwickelungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Тамъ-же. 1900.
Vrolick. Studien über die Verknöcherung und die Knochen der Teleostier. Arch. f. Zool. Bd. I. 1873.
Walther. Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVI. 1882.
Williamson, W. C. On the Microsc. structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid Fishs. Philos. Transac. 1849.
— On the structure and development of the scales and bones of fishes. Phil. Trans. London 1851.
Wiedersheim. Zur Histologie der Dipnoernschuppen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.
Zograff, N. On some affinities between Ganoidei chondrostei and other Fisches. Nature. 1887.

Нѣкоторыя данныя къ морфологіи реберъ костистыхъ рыбъ.

Въ вопросѣ о морфологіи реберъ позвоночныхъ мнѣнія, высказанныя по этому поводу различными изслѣдователями, настолько расходятся, что, не смотря на то, что въ настоящее время нѣкоторые изъ спорныхъ пунктовъ можно считать улаженными, все-же трудно, воздержавшись, предварительно, отъ присоединенія къ одному изъ предложенныхъ толкованій, дать точное опредѣленіе тѣхъ образованій, которыя называются ребрами. Попытавшись дать такое опредѣленіе, которое бы не стояло въ противорѣчіи ни съ однимъ изъ высказанныхъ по этому поводу мнѣній, можно, въ общемъ, сказать, что подъ ребрами позвоночныхъ подразумѣваются первоначально хрящевыя скелетныя образованія, расположенныя въ соединительно-тканныхъ межмускульныхъ перегородкахъ и стоящія, за исключеніемъ тѣхъ случаевъ когда они атрофированы, въ связи съ осевымъ скелетомъ. Что касается положенія реберъ по отношенію къ мускулатурѣ, то мы встрѣчаемъ здѣсь два случая: или они расположены

въ горизонтальной соединительно - тканной перегородкѣ (у селахій и всѣхъ высшихъ позвоночныхъ начиная съ амфибій), или — субперитонеально, т. е. съ внутренней стороны вентральнаго отдѣла мускулатуры, на границѣ полости тѣла (у двоякодышащихъ, ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ). Наконецъ, оба эти случая имѣютъ мѣсто у Crossopterygii, у которыхъ существуютъ одновременно какъ ребра, расположенныя въ горизонтальной перегородкѣ, такъ и субперитонеальныя. Какъ извѣстно, совершенно нѣтъ реберъ у круглоротыхъ (Cyclostomata) и у химеръ (Holocephali).

Кромѣ реберъ, въ межмускульныхъ перегородкахъ костистыхъ рыбъ существуютъ скелетныя образованія, которыя, — со времени Johannes Müller'a, — какъ непроходящія хрящевой стадіи, противопоставляются ребрамъ подъ названіемъ „гретъ“, и считаются мѣстными окостенѣніями соединительной ткани межмускульныхъ перегородокъ.

Различаютъ три группы такихъ „гретъ“: 1) спинныя косыя греты, расположенныя въ трансверзальныхъ межмускульныхъ перегородкахъ дорзальной части мускулатуры, 2) брюшныя косыя греты, — лежащія въ трансверзальныхъ перегородкахъ части туловищной мускулатуры, расположенной вентрально отъ горизонтальной перегородки и 3) такъ называемыя боковыя греты, лежащія въ горизонтальной соединительно - тканной перегородкѣ. По своему положенію относительно мускулатуры боковыя греты соотвѣтствуютъ ребрамъ селахій. Единственнымъ основаніемъ для непризнанія ихъ гомологами этихъ послѣднихъ считается то обстоятельство, что онѣ не проходятъ хрящевой стадіи [1]).

1) О нѣкоторыхъ исключеніяхъ будетъ рѣчь ниже.

Прежде чѣмъ переходить къ изложенію взглядовъ различныхъ изслѣдователей на всѣ эти скелетныя образованія, я позволю себѣ коротко упомянуть о томъ вопросѣ, въ отвѣтѣ на который различные авторы существенно расходятся между собой. Наиболѣе существенное разногласіе касается именно вопросы: что такое представляютъ собой ребра? Суть-ли это отчленившіеся отростки осевого скелета (хрящевыхъ дугъ), или они являются самостоятельными скелетными образованіями, происшедшими въ соединительно-тканныхъ межмускульныхъ перегородкахъ и лишь вторично примкнувшими къ осевому скелету.

Главнѣйшія литературныя данныя.

Послѣ Johann'a Müller'a[1]), впервые выдѣлившаго греты, какъ образованія съ ребрами ничего общаго не имѣющія, вопросомъ о морфологіи реберъ и гретъ занимался August Müller[2]). Разсматривая ребра и греты костистыхъ рыбъ, онъ главное вниманіе обращаетъ на отношенія всѣхъ этихъ скелетныхъ образованій къ мускулатурѣ и къ осевому скелету, и признавъ ребра за отростки (Strahlen) осевого скелета, разсматриваетъ и греты какъ подобныя-же образованія; такъ, о боковыхъ гретахъ, предпославъ предварительно описаніе положенія ихъ относительно осевого скелета, онъ говоритъ: „Man ersieht hieraus, dass die

1) Johannes Müller. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1836.

Онъ-же. Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846.

2) August Müller. Beobachtungen zur vergl. Anat. d. Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Phys. 1853.

Seitengräthen mit ihren Fortsätzen, welche vom Wirbelkörper ausgehen den oberen und unteren Hauptstrahlen gleichen . . . Die Seitengräthe ist also der Rippe ebenbürtig; der Fortsatz, welcher sie trägt, gleich dem rippentragenden Fortsatze. Demnach muss die Seitengräthe mit dem Seitenfortsatze als der Seitenstrahl des Wirbels bezeichnet werden.“ (Стр. 280).

И далѣе о такъ называемыхъ косыхъ гретахъ: „Sollten Fortsätze zu den schiefen Gräthen bei den Fischen nicht vorkommen, was mir sehr unwahrscheinlich ist, so fehlen die Fortsätze den übrigen Strahlen auch sehr oft. Daher halte ich die schiefen Gräthen für Wirbelstrahlen, welche den übrigen ganz analog sind“.

Gegenbaur[1]) разсматриваетъ ребра какъ отчленившіеся отростки хрящевыхъ нижнихъ дугъ позвонковъ. Какъ боковыя, такъ и косыя греты онъ считаетъ образованіями не имѣющими ничего общаго съ ребрами.

Goette[2]) впервые высказался за строгое раздѣленіе реберъ лежащихъ въ горизонтальной перегородкѣ (ребра селахій и высшихъ позвоночныхъ) и заложенныхъ субперитонеально (ребра двоякодышащихъ, ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ). Послѣднія Goette въ отличіе отъ реберъ (верхнихъ) предложилъ называть плевральными дугами. Онъ впервые указалъ на то, что ребра при развитіи закладываются какъ одно цѣлое съ базальнымъ отросткомъ и что отчлененіе происходитъ позднѣе. Относительно „боковыхъ

1) Gegenbaur. Die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergl.-anat. Bemerkungen. Jen. Zeitsch. Bd. III. 1876.

2) Goette. Beiträge zur vergleichend. Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. f. Mikr. Anat Bd. XIV, XV u. XVI. 1877—1879.

гретъ“ Goette сдѣлалъ интересное открытіе: въ этихъ скелетныхъ образованіяхъ онъ нашелъ у молодыхъ индивидовъ одной изъ костистыхъ рыбъ изъ семейства Sclerodermi, Monacanthus penicilligerus, гіалиновый хрящъ, и высказался по этому поводу за гомологію боковыхъ гретъ этого вида костистыхъ рыбъ съ ребрами селахій. Противъ рѣзкаго разграниченія верхнихъ реберъ и нижнихъ (плевральныхъ дугъ) высказался Gegenbaur, изъ сравненія реберъ селахій и реберъ ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ выведя заключеніе о гомологіи этихъ образованій, и объясняя различное положеніе ихъ относительно мускулатуры происшедшимъ во время филогенетическаго развитія перемѣщеніемъ. Позднѣе, когда стали извѣстны формы, обладающія одновременно какъ тѣми такъ и другими, Gegenbaur отказался отъ своихъ возраженій и согласился съ мнѣніемъ высказаннымъ Goette о самостоятельности этихъ образованій. Если я упомянулъ здѣсь объ этой впервые высказанной и позднѣе оставленной имъ гипотезѣ о перемѣщеніи реберъ, то сдѣлалъ я это потому, что она и до сихъ поръ находитъ нѣкоторый откликъ въ работахъ многихъ изслѣдователей. Я позволю себѣ привести здѣсь дословно относящіяся сюда слова:

Gegenbaur'a[1]): „Der gesammte, in den Rippen bestehende Stützapparat lässt viele Punkte noch fraglich, aber die früher (1876) von mir bestrittene Differenz unterer und oberer Rippen (Goette) dürfte vorzüglich durch die Crossopterygier gesichert sein.“

1) Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. стр. 280.

Bruch[1]) еще въ шестидесятыхъ годахъ открылъ въ горизонтальной межмускульной перегородкѣ лососевыхъ слѣды хрящевыхъ скелетныхъ образованій „Cartilagines intermusculares“. Данныя Bruch'a въ этомъ отношеніи были позднѣе подтверждены многими изслѣдователями (Grassi, Göppert и др.).

Grassi[2]) считаетъ ребра костистыхъ рыбъ гомологами реберъ селахій (верхнихъ), всѣ же скелетныя образованія расположенныя въ горизонтальной соединительнотканной перегородкѣ, онъ считаетъ гретами, указывая при этомъ, что нѣкоторыя изъ боковыхъ гретъ закладываются какъ непосредственное продолженіе костной массы, облегающей хрящъ нижнихъ дугъ.

Hatschek[3]) высказывается противъ происхожденія реберъ черезъ отчлененіе отростковъ дугъ позвонковъ и считаетъ ихъ самостоятельными скелетными образованіями, лишь вторично пришедшими въ соединеніе съ осевымъ скелетомъ. На этомъ основаніи онъ раздѣляетъ скелетъ позвоночныхъ на 1) осевой, куда относитъ и дуги позвонковъ, 2) септальный — ребра и греты и 3) кожный скелетъ. Верхнія и нижнія ребра онъ считаетъ вполнѣ самостоятельными образованіями, ссылаясь при этомъ на Polypterus'a, обладающаго одновременно какъ тѣми, такъ и другими.

Rabl[4]) считаетъ ребра самостоятельными скелетными

1) Bruch, K. Vergleichend — osteologische Mitteilungen. III. Ueber eigentümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1862.

2) Grassi. Beiträge zur äusseren Kenntnis der Entwickelung der Wirbelsäule der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.

3) Hatschek. Die Rippen der Wirbeltiere. III Versamml. in Berlin. 1889.

4) Rabl. Theorie des Mesoderms (Fortsetzung) Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.

образованіями, происшедшими черезъ охрящевѣніе ткани септъ и строго раздѣляетъ верхнія и нижнія ребра. Относительно боковыхъ гретъ онъ говоритъ, что у пучкожаберныхъ онѣ „можетъ быть“ соотвѣтствуютъ ребрамъ селахій (верхнимъ).

Scheel, C.[1]) считаетъ ребра рыбъ отчленившимися отростками дугъ; но, въ противоположность всѣмъ другимъ изслѣдователямъ, принимающимъ такое происхожденіе реберъ, онъ считаетъ ребра за отчленившіеся отростки не нижнихъ, а верхнихъ (нервныхъ) дугъ. Даже гемальныя дуги хвостового отдѣла онъ считаетъ происшедшими изъ отростковъ верхнихъ (нервныхъ) дугъ. Къ такому взгляду Scheel пришелъ на основаніи своихъ изслѣдованій надъ развитіемъ скелета Rhodeus amarus. У этого вида, такъ же какъ и у большинства карповыхъ (Grassi), верхнія и нижнія дуги позвонковъ закладываясь отдѣльно въ задней части тѣла, по направленію къ переднему концу являются все болѣе и болѣе сближенными, пока, наконецъ, въ передней части туловищнаго отдѣла, на обѣихъ сторонахъ позвонковъ хрящъ нижней дуги оказывается слитымъ съ хрящемъ верхней (первной) дуги. Принявъ всю эту хрящевую массу за верхнюю (нервную) дугу, Scheel, переходя постепенно къ болѣе заднимъ отдѣламъ, и пришелъ къ заключенію, что не только ребра, но и сами нижнія дуги позвонковъ являются отчленившимися отростками нервныхъ дугъ.

Основной работой по развитію реберъ рыбъ является

1) Scheel, C. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morph. Jahrb. Bd. XX. 1893.

изслѣдованіе Göppert'a, а потому, я позволю себѣ нѣсколько подробнѣе остановиться на этой работѣ и высказать при этомъ нѣкоторыя соображенія.

Goeppert[1]) считаетъ ребра отчленившимися отростками нижнихъ дугъ, указывая, что во время онтогенетическаго развитія ребра (у Salmo) закладываются слитно съ основаніями нижнихъ дугъ. Относительно скелетныхъ образованій, расположенныхъ въ горизонтальной перегородкѣ костистыхъ рыбъ, Göppert высказывается въ томъ смыслѣ, что, въ громадномъ большинствѣ случаевъ, это „боковыя греты", неимѣющія никакого отношенія къ ребрамъ, но дѣлаетъ исключеніе для нѣкоторыхъ отдѣльныхъ случаевъ, когда на основаніи присутствія хрящевой ткани въ скелетныхъ образованіяхъ заложенныхъ въ горизонтальной перегородкѣ, онъ считаетъ ихъ гомологами реберъ селахій. Первое такое исключеніе Goeppert дѣлаетъ для скелетныхъ образованій заложенныхъ въ горизонтальной перегородкѣ Monacanthus'a. Какъ было упомянуто выше, Goette нашелъ въ скелетныхъ образованіяхъ горизонтальной перегородки молодыхъ Monacanthus penicilligerus хрящевую ткань и высказался за гомологію этихъ „гретъ" съ ребрами селахій. Goeppert изслѣдовалъ въ этомъ отношеніи другой видъ того-же рода (Monacanthus fronticinctus). Онъ вполнѣ подтверждаетъ показаніе Goette относительно присутствія хрящевой ткани и присоединяется къ мнѣнію Goette, что здѣсь мы имѣемъ гомологи верхнихъ реберъ. Кромѣ этихъ скелетныхъ образованій Monacanthus'a Goeppert признаетъ за гомологи верхнихъ реберъ и открытые

1) Goeppert, E. Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.

Bruch'омъ (1862), такъ называемые межмускульные хрящи (Cartilagines intermusculares).

Хрящи эти у лососевыхъ (Salmonidae) лежатъ въ дистальной части горизонтальной септы и соединены съ осевымъ скелетомъ посредствомъ соединительно-тканныхъ тяжей. Костныя „боковыя греты“ отсутствуютъ. Нѣсколько иначе обстоитъ дѣло у сельдевыхъ (Clupeidae). Здѣсь между „межмускульномъ хрящемъ“ и осевымъ скелетомъ находится не соединительно-тканный тяжъ, а костная „боковая грета“, костное вещество которой непосредственно переходитъ въ костную оболочку проксимальнаго конца плевральной дуги (нижняго ребра). Соприкосновеніе-же дистальнаго конца „боковой греты“ съ межмускульнымъ хрящемъ, какъ это подчеркиваетъ Goeppert, не непосредственное, а между обоими находится прослойка соединительной ткани.

За рудиментъ верхняго ребра лососевыхъ Goeppert принимаетъ лишь хрящевую часть, исключая отсюда тотъ соединительнотканный тяжъ, который связываетъ этотъ хрящъ съ осевымъ скелетомъ. Точно такъ же и у сельдевыхъ, по Goeppert'у, рудименту верхняго ребра соотвѣтствуетъ лишь хрящевая часть; костная-же часть соединяющая хрящъ съ проксимальнымъ концомъ плевральной дуги и непосредственно переходящая въ костную оболочку этой послѣдней, по мнѣнію Goeppert'а, является „боковой гретой“, т. е. образованіемъ, неимѣющимъ ничего общаго съ верхними ребрами, — за исключеніемъ своего положенія въ горизонтальной перегородкѣ. Основаніемъ для такого толкованія Goeppert считаетъ: 1) „Грета“ эта ни на какой стадіи развитія не заключаетъ въ себѣ хрящевой ткани и

2) она не является непосредственнымъ продолженіемъ межмускульнаго хряща, — гомолога верхняго ребра, — а соединена съ нимъ соединительной тканью.

Слабость перваго изъ этихъ критеріевъ для разграниченія реберъ отъ гретъ признаетъ и самъ Goeppert. Такъ, на стр. 161 своей работѣ онъ говоритъ: „Ausser durch die Pleuralbögen wird die Seitenmuskulatur der Knochenfische durch die sogen. Fleischgräthen gestützt, die seit Johannes Müller als Sehnenverknöcherungen den knorpelig präformirten Rippen (resp. Pleuralbögen) gegenübergestellt werden. Freilich darf dabei nicht übersehen werden, dass auch die Pleuralbögen mancher Teleostier ganz oder theilweise einer knorpeligen Anlage entbehren“, Въ самомъ дѣлѣ, не смотря на то, что ребра (плевральныя дуги) многихъ костистыхъ рыбъ не проходятъ хрящевой стадіи, никто не отрицаетъ ихъ гомологіи съ настоящими, преформированными хрящемъ плевральными дугами, такъ какъ наряду съ формами, плевральныя дуги которыхъ во всемъ своемъ объемѣ закладываются въ хрящевомъ видѣ и такими, ребра которыхъ ни на какой стадіи развитія хряща не содержатъ, — встрѣчаются промежуточныя, въ этомъ отношеніи, формы, ребра которыхъ на раннихъ стадіяхъ развитія содержатъ лишь слѣды хрящевой ткани. А разъ это такъ, то критерій, несомнѣнно невыдерживающій критики по отношенію къ нижнимъ ребрамъ (плевральнымъ дугамъ) не можетъ, по моему мнѣнію, примѣняться и къ верхнимъ ребрамъ. Для выясненія тѣхъ обстоятельствъ, которыя Goeppert считаетъ основаніемъ для того, чтобы части соединяющія межмускульные хрящи съ осевымъ скелетомъ

(соединительнотканый тяжъ у лососевыхъ и костную грету сельдевыхъ) не считать составными частями рудиментовъ верхнихъ реберъ, — я позволю себѣ привести здѣсь дословно слова Goepperta, относящіяся къ развитію рудиментарныхъ верхнихъ реберъ у Salmo fario:

„Jn Querschnitten durch den Anfang der hinteren Rumpfhälfte finden wir an der Stelle, die später die hyalin — knorplige obere Rippe einnimmt einen Gewebesstrang, der sich auf den Schnitten als eine deutlich hervortretende Gruppe von Zellen mit rundlichen Kernen darstellt. Diese erste Anlage verhält sich genau so wie die erste Anlage der Pleuralbogen. Sie unterscheidet sich von ihr dadurch, dass sie nicht direkt mit dem Basalstumpf in Verbindung steht. Sie reicht vielmehr nur bis in die Mitte des horizontalen Septums und wird dann medial forgesetzt durch einen Bindegewebestrang, in dem zahlreiche langgestreckte Kerne hervortreten. Dieses Ligament liegt genau wie die Rippenlage selbst . . . .“ и нѣсколько далѣе: „Jn den vordersten Abschnitten des Rumpfes finden sich die Rippenanlagen in gleicher Ausdehnung, wie eben dargestellt wurde. Jm proximalen Theil der Anlage beginnt aber bereits die Bildung hyaliner Jntercellularsubstanz“.

(Слѣдуетъ при этомъ замѣтить, что говоря о проксимальномъ концѣ зачатка ребра, Goeppert подразумѣваетъ проксимальный конецъ будущаго хряща, расположеннаго въ дистальной половинѣ горизонтальной перегородки, соединительнотканный же тяжъ, соединяющій этотъ хрящъ съ осевымъ скелетомъ онъ исключаетъ изъ этого зачатка).

Я, въ противоположность Goeppert'у, склоненъ считать зачаткомъ ребра не ту только часть, которая впослѣдствіи переходитъ въ хрящъ, а все образованіе, включая сюда и

соединительнотканный тяжъ, служащій прямымъ продолженіемъ, въ проксимальномъ направленіи, переходящей въ хрящъ части. Основаніемъ для такого толкованія служатъ мнѣ опять таки аналогичныя явленія при развитіи нижнихъ реберъ (плевральныхъ дугъ) костистыхъ рыбъ. А именно, какъ впервые показалъ Grassi, у нѣкоторыхъ карповыхъ рыбъ ребра (плевральныя дуги) закладываются въ хрящевомъ видѣ не на всемъ своемъ протяженіи, а за исключеніемъ проксимальнаго конца, который хрыщевой стадіи не проходитъ и до наступленія окостенѣнія въ видѣ соединительнотканнаго тяжа соединяетъ хрящевую часть плевральной дуги съ базальнымъ отросткомъ нижней дуги, т. е. совершенно такъ-же, какъ, по описанію Goeppert'a, соединительнотканный тяжъ соединяетъ у форели на извѣстной стадіи (молод. форельки 2,4 cm. длины) хрящевую часть (межмускульный хрящъ) съ осевымъ скелетомъ. Однако, въ такомъ случаѣ, проксимальный конецъ плевральной дуги не выдѣляется отъ преформированной хрящемъ части, какъ нѣчто ей чуждое; въ противномъ случаѣ пришлось-бы проксимальный конецъ готовой плевральной дуги считать за „грету“, а большую часть образованія за настоящую плевральную дугу.

Такимъ образомъ, по аналогіи съ фактами, наблюдаемыми на плевральныхъ дугахъ, я нахожу болѣе естественнымъ считать за гомологъ верхнихъ реберъ не только ту часть, которая закладывается въ хрящевомъ видѣ, а все образованіе, включая сюда и соединительно-тканный тяжъ, соединяющій хрящевую часть съ осевымъ скелетомъ (какъ у лососевыхъ), а въ тѣхъ случаяхъ, когда этотъ соединительно-тканный тяжъ окостенѣваетъ, то и соотвѣтственную

костную часть (у сельдевыхъ). Второй доводъ Goeppert'a противъ того, чтобы считать костное образованіе, соединяющее у сельдевыхъ „межмускульный хрящъ“ съ осевымъ скелетомъ, за составную часть рудиментернаго верхняго ребра, заключается, какъ было уже упомянуто, въ томъ, что эта костная часть соединяется съ хрящевой не непосредственно, а черезъ прослойку соединительной ткани и относится къ хрящевой части „wie ein Deckknochen zu seiner knorpeligen Grundlage.“ По этому поводу я позволю себѣ еще разъ подчеркнуть, что плевральныя дуги нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, точно такъ-же не проходя хрящевой стадіи, точно такъ-же соединяются посредствомъ соединительной ткани съ преформированной хрящемъ частью (съ основаніемъ нижнихъ дугъ), и къ нимъ съ равнымъ правомъ можно-бы примѣнить выраженія Goepperta, что они относятся къ преформированной хрящемъ части „wie ein Deckknochen zu seiner knorpeligen Unterlage,“ однако, не смотря на это, всѣ изслѣдователи (въ томъ числѣ и Goeppert) считаютъ такія плевральныя дуги несомнѣнными гомологами плевральныхъ дугъ, проходящихъ хрящевую стадію.

Послѣ цитированной работы Goeppert'a Усовъ[1]) констатировалъ въ скелетныхъ образованіяхъ, заложенныхъ въ передней части тѣла въ горизонтальной перегородкѣ нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ (Hippocampus, Gastorosteus), во время онтогенетическаго развитія, присутствіе хрящевой ткани. Такимъ образомъ, число такихъ формъ среди костистыхъ рыбъ, которыя обладаютъ несомнѣнными гомологами верхнихъ ребръ еще увеличилось. Констатированіе Усовымъ

1) Усовъ. Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull Soc. Impér. des Nat. d. Moscou. 1900.

присутствія хрящевой ткани въ этихъ образованіяхъ у Hippocampus, подтвердило предположеніе Rabl'я, что т. наз. „боковыя греты“ пучкожаберныхъ „можетъ быть“ соотвѣтствуютъ ребрамъ селахій. Не безынтересенъ также тотъ фактъ, что у одного изъ ближайшихъ родственниковъ Hippocampus'а — Syngnathus, — скелетныя образованія эти ни на какой стадіи развитія хряща не содержатъ. Согласно вышесказанному, я не могу видѣть въ этомъ основанія для выдѣленія этихъ скелетныхъ частей Syngnathus въ рубрику „гретъ“ и для противопоставленія ихъ верхнимъ „ребрамъ“ передней части тѣла Hippocampus'a.

Усовъ, признавая содержащія на извѣстной стадіи развитія хрящъ и расположенныя въ горизонтальной перегородкѣ скелетныя образованія верхними ребрами, приходитъ, однако, къ заключенію, что эти верхнія ребра произошли изъ нижнихъ дугъ, перемѣстившихся въ горизонтальную перегородку. Я позволю себѣ дословно привести тѣ выводы (принимаемые и Schauinsland'омъ [1]) къ которымъ пришелъ Усовъ на основаніи своихъ изслѣдованій:

I) „Die oberen und unteren Rippen der Teleostier sind überhaupt Fortsätze der Basen der unteren Bögen.

II) „In einigen Fällen (wie z. B. bei Gasterosteus acul., Hippocampus) können die unteren Bögen, indem sie ihre Lage verändern, zu den Basen der oberen Bögen emporsteigend in ihrem vollen Umfange sowohl zu oberen, als auch zu unteren Rippen werden.“

Относительно второго положенія Усова, — что нижнія дуги во всемъ своемъ объемѣ могутъ дѣлаться ребрами, я долженъ замѣтить, что не могу считать выра-

1) Schauinsland. Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. O. Hertwig's Handbuch.

женія Усова точнымъ. По моему мнѣнію, правильнѣе было-бы сказать, что ребра въ этихъ случаяхъ не отчленяются отъ нижнихъ дугъ, образуя, такимъ образомъ, одно цѣлое съ ними. Причину того, что ребра въ этихъ случаяхъ не отчленены отъ нижнихъ дугъ, я склоненъ видѣть въ неподвижности частей туловища, обусловленной развитіемъ кожнаго панцыря (какъ у Gasterosteus, такъ и у Hippocampus). Здѣсь я не могу обойти молчаніемъ того факта, что отношенія констатированныя Усовымъ у вышеназванныхъ видовъ костистыхъ рыбъ, — (что въ передней части тѣла присутствуютъ лишь верхнія ребра, а въ задней — нижнія) — ясно намѣчены уже у Crossopterygii. Такъ у Polytpterus'a въ передней части туловища сильно развиты верхнія ребра, нижнія-же представлены лишь незначительными, сравнительно, образованіями; въ заднемъ отдѣлѣ туловища отношенія эти являются обратными, т. е. сильнѣе развиты нижнія ребра. У Calamoichtys нижнія ребра въ передней части туловища совершенно отсутствуютъ.

Eimer[1]) считаетъ всѣ ребра позвоночныхъ гомологами гретъ. Онъ отрицаетъ происхожденіе ихъ изъ отчленившихся отростковъ нижнихъ дугъ, а принимаетъ за самостоятельныя скелетныя образованія, лишь вторично пришедшія въ соединеніе съ осевымъ скелетомъ. На стр. 54 онъ говоритъ: „Nach meiner Auffassung sind also die Rippen als selbständige Verknöcherungen von zwischen den Muskelmetameren gelegenen Bindegewebscheidewänden zu betrachten, entsprechend den Gräthen, welchen sie deshalb homolog sind.“ [2])

1) Eimer, Th., Vergleichend anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Die Entstehung der Arten III Teil. Leipzig. 1901.

2) Слѣдуетъ замѣтить, что Eimer пришелъ къ своимъ выводамъ на основаніи изученія препарированныхъ скелетовъ.

Нѣкоторыя особенности реберъ у рода Blennius.

Какъ было уже говорено выше, различаютъ два вида реберъ: верхнія, лежащія въ горизонтальной перегородкѣ, и нижнія, заложенныя субперитонеально. Эти послѣднія расположены на внутренней поверхности вентральной части туловищной мускулатуры, — въ мѣстахъ, гдѣ къ этой поверхности подходятъ трансверзальныя межмускульныя септы. Ребрамъ противопоставляются т. наз. греты: боковыя греты, расположенныя въ горизонтальной перегородкѣ, которыя я, какъ сказано выше, склоненъ считать гомологами верхнихъ реберъ, и „косыя греты“ расположенныя въ трансверзальныхъ септахъ, какъ дорзальной такъ и вентральной части туловищной мускулатуры, и неимѣющія ничего общаго съ ребрами.

На бывшихъ въ моемъ распоряженіи нѣсколькихъ экземплярахъ молодыхъ рыбокъ отъ 3 до 5 cm. длины, принадлежащихъ къ роду Blennius, неопредѣленнаго вида [1]), я нашелъ слѣдующія отношенія: уже при наружномъ осмотрѣ такихъ рыбокъ бросается въ глаза, что туловищный отдѣлъ тѣла является сильно укороченнымъ, составляя менѣе одной четверти всей длины животнаго и замѣтно утолщеннымъ, какъ-бы вздутымъ, - особенно въ вентральной своей части.

1) Спеціалистъ по систематикѣ рыбъ Dr. Bergmann, занимавшійся во время моихъ изслѣдованій приведеніемъ въ порядокъ ихтіологической коллекціи Страссбургскаго музея, нашелъ опредѣленіе вида затруднительнымъ, вслѣдствіе мало изученныхъ возрастныхъ измѣненій видовъ рода Blennius.

На поперечныхъ, по отношенію къ тѣлу животнаго, разрѣзахъ, расположеніе интересующихъ насъ скелетныхъ частей представляется въ слѣдующемъ видѣ, (рис. 5 въ

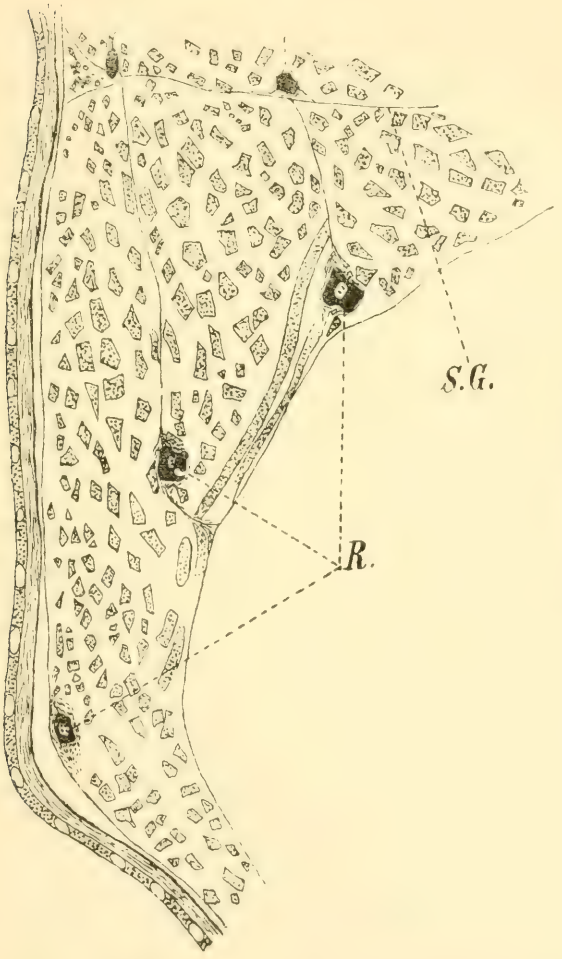


Рис. 5. Часть поперечнаго разрѣза. Направо граница полости тѣла. S. G. — Горизонтальная межмускульная перегородка (въ ней сѣчевія „боковыхъ гретъ“;) R. — ребра (плевральныя дуги). Подробности въ текстѣ.

текстѣ): въ гонтальной соединительно-тканной перегородкѣ, раздѣляющей съ каждой стороны тѣла туловищную мускулатуру на дорзальный и вентральный отдѣлы, въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ къ этой перегородкѣ подходятъ траневерзальныя

межмускульныя септы, замѣчаются сѣченія скелетныхъ образованій, совершенно лишенныхъ хрящевой ткани, — такъ называемыхъ боковыхъ гретъ. Кромѣ того, въ вентральномъ отдѣлѣ мускулатуры замѣчаются сѣченія скелетныхъ образованій состоящихъ въ осевой своей части ихъ хряща, одѣтаго костной оболочкой. На разрѣзахъ, проходящихъ нѣсколько позади середины туловищнаго отдѣла, встрѣчаются три или четыре такихъ сѣченія, расположенныхъ слѣдующимъ образомъ: то изъ нихъ, которое находится ближе къ осевому скелету расположено на внутренней границѣ вентральной части мускулатуры — субперитонеально, т. е. точно такъ, какъ нормально это имѣетъ мѣсто для плевральной дуги. Слѣдующее сѣченіе такого скелетнаго образованія мы видимъ уже не на внутренней поверхности вентральнаго отдѣла мускулатуры, какъ это обыкновенно бываетъ съ плевральными дугами, — а внутри его. Переходя къ слѣдующему сѣченію, мы замѣчаемъ, что оно находится еще далѣе отъ внутренней поверхности мускулатуры, а на нѣкоторыхъ срѣзахъ находится уже на внѣшней границѣ вентральнаго отдѣла мускулатуры.

Какъ показываетъ изученіе всей серіи разрѣзовъ черезъ туловищный отдѣлъ тѣла, вышеописанныя картины отдѣльныхъ поперечныхъ срѣзовъ получаются вслѣдствіе того, что каждый поперечный, по отношеніи къ длинѣ тѣла, срѣзъ пересѣкаетъ нѣсколько реберъ (плевральныхъ дугъ), такъ какъ они имѣютъ нѣкоторый наклонъ по направленію къ заднему концу тѣла. При этомъ сѣченіе самаго задняго изъ захваченныхъ разрѣзомъ реберъ оказывается на немъ расположеннымъ субперитонеально, сѣченіе слѣдующаго по направленію къ переду ребра находится уже не на внутрен-

ней границѣ мускулатуры, а внутри ея и т. д. Но такъ какъ каждый такой поперечный разрѣзъ пересѣкаетъ заднее изъ захваченныхъ имъ реберъ ближе къ его проксимальному концу, нежели слѣдующее переднее, то оказывается, что каждое ребро (плевральная дуга) расположено своимъ проксимальномъ концомъ субперитонеально, по направленію къ дистальному концу не сохраняетъ этого, обыкновеннаго для плевральныхъ дугъ, положенія, а все болѣе и болѣе проникаетъ въ толщу вентральнаго отдѣла мускулатуры. При этомъ слѣдуетъ, всежъ таки, замѣтить, что не всѣ ребра проникаютъ одинаково глубоко въ толщу мускулатуры. Глубже всего проникаютъ переднія ребра (плевральныя дуги), достигающія своими дистальными концами внѣшней поверхности мускулатуры, граничащей съ кожей боковой поверхности тѣла; чѣмъ далѣе къ заду, тѣмъ болѣе ребра имѣютъ уклонъ по направленію къ заднему концу тѣла, вслѣдствіе чего расположенныя въ толщѣ мускулатуры ребра задняго отдѣла туловища имѣютъ направленіе болѣе вдоль нежели поперекъ мускулатуры. Или, проще говоря, переднія ребра болѣе оттопырены въ стороны, а заднія болѣе наклонены своими дистальными концами по направленію къ заду. Вслѣдствіе такого направленія заднихъ реберъ, очень инструктивныя картины, показывающія отношеніе расположенныхъ въ толщѣ мускулатуры реберъ къ этой послѣдней и къ раздѣляющимъ ее трансверзальнымъ межмускульнымъ септамъ, получаются на нѣсколко наклонныхъ по направленію къ заду горизонтальныхъ разрѣзахъ. (Рис. 6 въ текстѣ.) Такъ какъ ребра костистыхъ рыбъ (плевральныя дуги) расположены на внутренней поверхности вентральной части мускулатуры въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ къ

ней подходятъ трансверзальныя межмускульныя перегородки, то оказывается вполнѣ естественнымъ, что, въ данномъ случаѣ, плевральныя дуги, проникая въ толщу

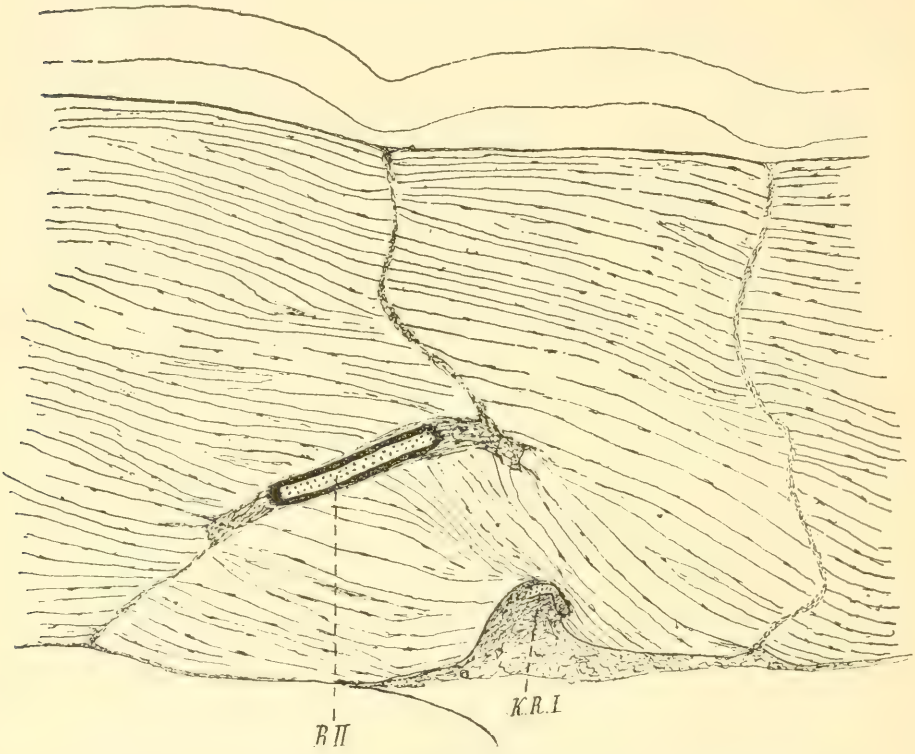


Рис. 6. Часть нѣсколько наклоннаго назадъ горизонтальнаго разрѣза. Передній конецъ обращенъ налѣво, задній направо. На верхней части рисунки контурами обозначенъ кожный покровъ свободной поверхности тѣла. K. R. I — Послѣднее ребро; R. II — предпослѣднее ребро (въ септѣ).

туловищной мускулатуры и по направленію къ своему дистальному концу все болѣе и болѣе удаляясь отъ границы полости тѣла, проникаютъ именно въ трансверзальныя септы. Единственное исключеніе въ этомъ отношеніи представляетъ послѣдняя (самая задняя) пара реберъ. (Рис. 6 въ текстѣ K. R. I.) Эта, самая задняя, пара реберъ расположена внѣ

трансверзальныхъ септъ, — сзади септъ занятыхъ слѣдующей по направленію впередъ парой реберъ и впереди слѣдующей задней пары септъ. Ребра этой пары, вслѣдствіе, по всей вѣроятности, сильнаго укороченія туловищнаго отдѣла, — такъ-сказать — не попадаютъ въ свои трансверзальныя септы. Не находя на мѣстѣ своего соприкосновенія съ внутренней поверхностью туловищной мускулатуры трансверзальныхъ перегородокъ, ребра послѣдней пары всежъ таки ясно показываютъ стремленіе къ проникновенію въ толщу мускулатуры, производя своими дистальными концами ясныя вдавленія на внутренней поверхности мускулатуры. На этой парѣ реберъ, лежащихъ внѣ трансверзальныхъ септъ и производящихъ своими концами вдавленіе въ мускулатурѣ, ясно, какъ мнѣ кажется, выражено, что ребра не представляютъ собой самостоятельныхъ охрящевѣній въ ткани септъ, а являются отростками нижнихъ дугъ позвонковъ. Переходя къ слѣдующимъ по направленію впередъ ребрамъ, мы находимъ ихъ расположенными въ трансверзальныхъ межмускульныхъ перегородкахъ. При этомъ бросается въ глаза, что не ребра по своей формѣ и направленію, такъ сказать, приспособляются къ формѣ и положенію септы, а наоборотъ — расположенное въ септѣ ребро деформируетъ эту послѣднюю. Такъ, въ томъ мѣстѣ, гдѣ ребро имѣетъ довольно прямолинейное направленіе, и септа оказывается выпрямленной, въ томъ же мѣстѣ септы, котораго достигаетъ дистальный конецъ ребра, септа оказывается ясно выпяченной (рис. 7 въ текстѣ). Хрящевые концы реберъ, одѣтыхъ — на изслѣдованныхъ мною стадіяхъ развитія — почти по всей своей длинѣ костной оболочкой, лишены этой послѣдней и какъ непокрытыя костнымъ слоемъ дистальныя окончанія

имѣютъ ясно выраженное стремленіе загибаться по направленію мускульныхъ волоконъ. Это загибаніе хрящевыхъ концовъ особенно рѣзко выражено на переднихъ ребрахъ,

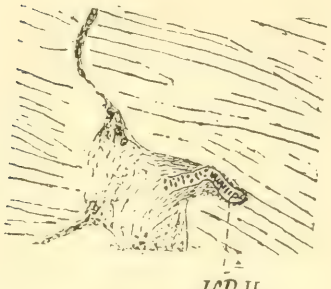


Рис. 7. K. R. II. Непокрытый костнымъ слоемъ хрящевой конецъ ребра, которое на предыдущемъ рисункѣ обозначено R. II.

имѣющихъ, въ общемъ, болѣе поперечное направленіе, вслѣдствіе чего загибъ является болѣе рѣзкимъ. Одно изъ такихъ окончаній ребра, почти достигающаго внѣшней поверхности мускулатуры, изображено при болѣе сильномъ увеличеніи на рис. 8 въ текстѣ. Какъ видно изъ рисунка, хрящевой конецъ ребра расположенъ между мускульными волокнами и имѣетъ одинаковое съ ними направленіе, Что касается способа соединенія реберъ Blennius'a съ базальными отростками (Basalstümpfe), то въ этомъ отношеніи ребра Blennius'a не представляютъ уклоненій отъ нормы. Съ проксимальными концами реберъ соединены и скелетныя образованія („боковыя греты“) заложенныя въ горизонтальной межмускульной перегородкѣ,

---

Выше, говоря объ образованіи кожнаго скелета Syngnathus, я упомянулъ о томъ, что на самомъ переднемъ отдѣлѣ туловища кожно-скелетныя образованія сливаются

съ частями осевого скелета, причемъ оказывается невозможнымъ провести границу между скелетными частями различнаго происхожденія, т. к. какъ первичная костная

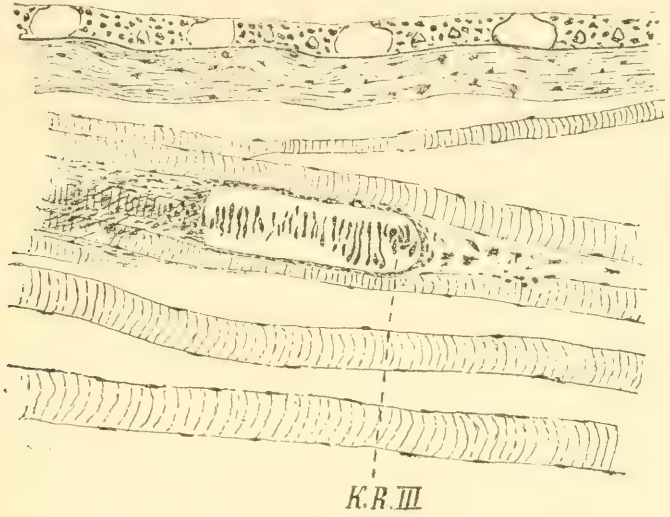


Рис 8. Положеніе хрящевого конца одного изъ реберъ почти достигшаго внѣшней поверхности мускулатуры. Положеніе относительно мускульныхъ волоконъ. R. R. III — конецъ ребра. Болѣе сильное увеличеніе.

гильза позвонка, такъ и сливающаяся съ ней кожноскелетная пластинка лишены клѣточныхъ элементовъ и сходны по структурѣ. По этому поводу я привелъ тамъ также показанія Усова, что въ хвостовомъ отдѣлѣ Gasterosteus кожно — скелетныя образованія принимаютъ участіе въ образованіи осевого скелета, совершенно сливаясь съ нимъ.

Другой случай образованія части скелета, представляющей въ готовомъ видѣ одно нераздѣльное цѣлое, изъ частей различнаго происхожденія, я наблюдалъ на туловищныхъ позвонкахъ Squalius cephalus. Здѣсь, какъ и вообще у большинства представителей Leucistidae, съ каждой стороны позвонка закладывается одна хрящевая

масса, представляющая собой общій зачатокъ для верхней и нижней дуги соотвѣтственной стороны. Передъ началомъ процесса замѣны хряща костью мы имѣемъ (на поперечномъ разрѣзѣ) слѣдующую картину: вокругъ хорды съ ея оболочками замѣчается тонкій, лишенный клѣточныхъ элементовъ слой твердаго вещества — такъ называемая первичная костная гильза позвонка. Къ этой первичной гильзѣ съ обѣихъ сторонъ примыкаютъ хрящевыя массы. Передъ началомъ замѣны хряща костью онъ покрывается тонкой пленкой твердаго вещества, которая, однако, съ началомъ резорбціи хрящевой ткани также резорбируется. Передъ началомъ резорбціи хряща въ немъ, какъ извѣстно, отлагается известь. Не касаясь процесса образованія костныхъ верхнихъ (нервныхъ) дугъ, я хочу остановиться лишь на той части, которая впослѣдствіи представлена такъ называемымъ базальнымъ отросткомъ и служитъ мѣстомъ прикрѣпленія ребра (плевральной дуги). При процессѣ замѣны хрящевой ткани костной въ массѣ хряща, начиная съ его верхне-наружной поверхности, образуется резорбціонная полость, въ которую врастаетъ очень рыхлая ткань, содержащая, — между прочимъ, — пигментныя клѣтки. Еще до начала образованія костной ткани на мѣстѣ резорбированнаго хряща, часть хрящевой массы, непосредственно прилегающая къ первичной гильзѣ позвонка, оказывается сильно измѣненной. Этотъ участокъ хрящевой массы особенно сильно импрегнированъ известью и имѣетъ въ такомъ видѣ ясно слоистую структуру, причемъ ядра хрящевыхъ клѣтокъ сильно вытянуты по направленію слоистости и какъ бы сжаты этими слоями. Слои этой части хряща имѣютъ направленіе параллельное

поверхности костной гильзы позвонка, и чѣмъ ближе къ этой послѣдней, тѣмъ яснѣе слоистость и тѣмъ болѣе сжаты ядра хрящевыхъ клѣтокъ, такъ что около мѣста соприкосновенія съ гильзой позвонка вмѣсто ядеръ замѣчаются лишь тонкіе штрихи. Эта часть видоизмѣненнаго известковаго хряща (Kalkknorpel) резорбціи и замѣнѣ костной тканью не подвергается, а какъ таковая входитъ въ составъ базальнаго отростка, образуя его проксимальную часть, дистальная-же часть составляется костной тканью, происшедшей на мѣстѣ резорбированнаго хряща. Такимъ образомъ, въ готовомъ видѣ мы имѣемъ: лишенную клѣточныхъ элементовъ первичную гильзу позвонка, слоистаго строенія известковый хрящъ, въ которомъ клѣточные элементы вскорѣ тоже исчезаютъ, и настоящую кость. Всѣ эти три части являются въ готовомъ видѣ соединенными въ одно цѣлое и границы между ними сглаживаются. Заинтересовавшись такимъ соединеніемъ скелетныхъ частей различнаго происхожденія, я обратился къ литературѣ и нашелъ у нѣсколькихъ авторовъ указанія на подобныя явленія; такъ, Williamson [1]) утверждаетъ, что преформированныя хрящемъ кости костистыхъ рыбъ образуются двоякимъ образомъ: 1) черезъ отложеніе извести въ хрящѣ и превращенія хряща въ кость и 2) черезъ замѣну хряща костью. Эти выводы были получены Williamson'омъ, главнымъ образомъ, на основаніи его изслѣдованія процесса образованія Basale грунихъ плавниковъ щуки.

Carl Schmidt-Monnard [2]) возражаетъ противъ вышеприведенныхъ указаній Williamson'а и не считаетъ возможнымъ ткань,

1) Williamson Jnvestigations into the strukture and development of the Scales and bones of fishes. Philos. Transact. 1851 T. II.

2) Schmid-Monnard. Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschr. f. wiss. Zool Bd. XXXIX. 1883.

происшедшую изъ хряща непосредственно, безъ предварительнаго растворенія послѣдняго считать костью: это известковый хрящъ („verkalkter Knorpel“). „Der verkalkende Knorpel wandelt sich hier (Basale грудн. плав. щуки) nie in echten Knochen um, wie ich mich aufs bestimmteste überzeugt habe“. (Seite I.)

Schmid-Monnard, говоря объ образованіи „настоящей“ кости въ плечевомъ поясѣ Salmo salar самъ утверждаетъ, что въ нѣкоторыхъ мѣстахъ хряща, резорбціи, подвергается только основрое вещество хряща, крящевыя-же клѣтки остаются нетронутыми. Въ данномъ случаѣ Schmid-Monnard считаетъ возможнымъ называть костью ткань, образованную не на мѣстѣ вполнѣ резорбированнаго хряща, а происшедшую из ъхряща замѣной лишь его основного вещества.

Къ вопросу о томъ, не переходятъ ли иногда хрящевыя клѣтки непосредственно въ остеобласты, Schmid-Monnard возвращается, говоря объ образованіи затылочной кости (Os occipitale basilare) на мѣстѣ парахордальнаго хряща у Salmo salar. Ставя вопросъ о происхожденіи остеобластовъ, дающихъ начало костнымъ перекладинамъ внутри резорбціонныхъ полостей, Schmidt-Monnard говоритъ (стр. 104): „ . . . Es liegt somit sehr nahe, die Osteoblasten als Eindringlinge vom äusseren Periost her zu betrachten. Andererseits aber legen die Bilder in sehr vielen Fällen dem Beobachter die Meinung nahe, als seien diese Osteoblasten teilweise auch Abkömmlinge der Knorpelzellen. Besonders ist dies der Fall, wo der junge Knochenbalken dicht am Resorptionsrande des Knorpels gelegen ist.“

Если уже изъ приведенной цитаты видно, что различіе между „настоящей“ костью, образовавшейся на мѣстѣ вполнѣ резорбированнаго хряща и известковымъ хрящемъ (Kalkknorpel) нѣсколько сглаживается, то дальше, въ той

же самой работѣ, Schmid-Monnard, изслѣдуя образованіе Os squamosum щуки, находитъ, что часть этой кости расположенная около мѣста соединенія съ Hyomandibulare, изъ хрящевой стадіи непосредственно переходитъ въ костяную безъ всякой предшествующей резорбціи хряща. По этому поводу Schmid-Monnard, чувствуя, что упрекъ сдѣланный имъ по адресу Williamson'a въ томъ, что тотъ не разграничиваетъ рѣзко костной ткани отъ хряща съ отложенной въ основномъ веществѣ его известью, можетъ быть сдѣланъ теперь и ему самому, говоритъ: (стр. 119.) „Man könnte hier verschiedene Einwände machen gegen meine Ansicht. Man könnte sagen, dass das aus dem Gelenkknorpel entstandene resistente, von mir als Knochen bezeichnete Gewebe nur verkalkter Knorpel sei.“

Отвѣтъ Schmid-Monnard'a на это возраженіе я позволю себѣ привести дословно: (стр. 119.)

„Bei sorgfältiger Untersuchung und Durchmusterung sämmtlicher hier in Frage kommender Schnitte vom Squamosum des Hechts, zeigt sich nun in der Tat das durch direkte Verknöcherung des Gelenkknorpels entstandene Knochengewebe in keinem wesentlichen Punkte verschieden von dem sog. „echten“, durch Osteoblasten oder direkte Bindegewebsverknöcherung entstandenen Knochen. Es lässt sich sogar, entsprechend der Übereinstimmung im Aussehen, überhaupt keine Grenze konstatiren zwischen den auf so verschiedene Weise entstandenen Knochenpartien; die gesammte Knochensubstanz bildet ein kontinuirliches Ganze, ohne dass die auf verschiedene Weise entstandenen Partien im fertigen Zustande sich scharf gegen einander absetzen.“

Такимъ образомъ, Schmid-Monnard въ началѣ своего труда, дѣлая упрекъ Williamson'y въ томъ, что онъ не

отличаетъ объизвестковленнаго хряща отъ кости, далѣе самъ называетъ костью ткань, клѣточные элементы которой — хрящевыя клѣтки и промежуточное вещество — основное вещество хряща проникнутое отложенной известью. Основаніемъ для причисленія данной ткани къ костной служитъ неотличимость ея, въ готовомъ видѣ, отъ „настоящей“ кости.

Чтобы покончить съ попыткой Schmid-Monnard'a провести рѣзкую границу между костной тканью Teleostei и импрегнированнымъ известью хрящемъ (Kalkknorpel), позволю себѣ сопоставить тѣ мѣста изъ его работы, гдѣ онъ дѣлалъ упрекъ Williamson'y въ смѣшиваніи кости съ объизвестковленнымъ хрящемъ, и гдѣ самъ пытается провести границу между этими тканями. Итакъ, — въ самомъ началѣ работы Schmid-Monnard'a значится: „ . . . hat Williamson den Irrtum begangen, den verkalkten Knorpel im Basale als Knochen zu bezeichnen. Der verkalkende Knorpel wandelt sich hier nie in echten Knochen um . . .“ А далѣе, говоря объ образованіи Os Squamosum щуки, онъ, какъ видно изъ приведенной уже цитаты, не находитъ разницы между тканью происшедшей изъ хряща путемъ объизвестковленія и „настоящей“ костью, происшедшей на мѣстѣ хряща вслѣдствіе дѣятельности остеобластовъ. Въ этомъ послѣднемъ случаѣ эпитетъ „настоящая“ относящійся къ кости образованной на мѣстѣ хряща, стоитъ уже у Schmid-Monnard'a въ ковычкахъ.

Такимъ образомъ, Squamosum костистыхъ рыбъ составляется, согласно Schmid-Monnard'y изъ слѣдующихъ частей: 1) кожная кость, не проходящая хрящевой стадіи; 2) кость образованная на мѣстѣ резобированнаго хряща и 3) часть перешедшая непосредственно изъ хрящевой стадіи въ костную, которую, собственно говоря, слѣдовало бы назвать

не костной, а состоящей изъ известковаго хряща (Kalkknorpel).

Göldi [1]) указываетъ на то, что при закладкѣ частей плечевого пояса къ кожно-скелетнымъ образованіямъ присоединяются, совершенно сливаясь съ ними, костныя части являющіяся продуктомъ перихондрія.

Эти показанія Göldi подверждаетъ Wiedersheim, [2]) приписывающій перихондрію участіе въ образованіи Cleithrum остеровыхъ. Это скелетное образованіе составляется, согласно Wiedersheim'у, изъ кожнаго окостенѣнія, плюсъ продуктъ перихондрія. (Экзоперихондральное окостенѣніе). Противъ такого двойственнаго происхожденія этихъ скелетныхъ частей высказался Gegenbaur, отрицающій способность перехондрія къ образованію кости. [3])

C. Röse [4]) пытается рѣзко разграничить различные роды скелетныхъ тканей низшихъ позвоночныхъ. Онъ различаетъ объизвестковленный хрящъ, склерозированную соединительную ткань и кость. Онъ не считаетъ допустимымъ называть костью ткань происшедшую изъ хряща безъ предварительной резорбціи его. Такъ, на стр. 58 онъ говоритъ: „Wenn wirklicher Knochen an die Stelle von Knorpel tritt, so wird der Knorpel vorher aufgelöst. An seiner Stelle entwickeln sich embryonale Bindegewebezellen (Osteoblasten), die ihrerseits erst die Knochensubstanz bilden. Es handelt sich also nicht um

1) Göldi. E., Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr f. Naturwiss Bd. XVII. 1884.

2) Wiedersheim, R. Das Gliedmassenskelett d. Wirbeltiere. Jena. 1892.

3) Gegenbaur. Vergl. Anat. d. Wirbeltiere. 1898. стр. 201 и 475.

4) Röse. Ueber verschiedene Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. 1898.

eine Umwandlung von Knorpel in Knochengewebe, sondern lediglich um einen örtlichen Ersatz des Knorpels durch Knochengewebe.“ Для костной ткани Röse даетъ слѣдующее опредѣленіе: „Allseitig wachsendes Hartgewebe, welches in Gestalt von einzelnen Bälkchen überall im Bindegewebe des Körpers entsteht und welches seine eigenen Bildungzellen (Osteoblasten) umwächst, um sie als Ernährungsorgane für das fertige Gewebe beizubehalten.“ Но, если мы примемъ такое опредѣленіе костной ткани, то мы должны тогда многія скелетныя образованія не считать костными. Такъ напр. почти весь скелетъ щуки, какъ не заключающій клѣточныхъ элементовъ, пришлось бы считать состоящимъ не изъ костной ткани, что едва-ли цѣлесообразно, такъ какъ среди костистыхъ рыбъ на ряду съ формами, костная ткань которыхъ довольно богата костными тѣльцами, существуютъ и такія формы, у которыхъ костныя тѣльцы встрѣчаются лишь спорадически. Вообще, какъ мнѣ думается, по отношенію къ различнымъ родамъ „Hartgewebe“ у костистыхъ рыбъ не удается провести строгаго разграниченія, такъ какъ границы между различными родами такихъ „Hartgewebe“ у нихъ стушевываются и вышецитированное опредѣленіе Röse можно принять лишь какъ опредѣленіе того, что такое типичная костная ткань, не упуская при этомъ изъ виду, что существуютъ уклоненія отъ этого типа и приближенія къ другимъ типамъ „Hartgewebe.“

Въ заключеніе я позволю себѣ привести описаніе случая односторонняго расчлененія туловищнаго позвонка Squalius cephalus, имѣющаго, по моему мнѣнію, теоретическій интересъ

въ смыслѣ демонстраціи вліянія распредѣленія мускулатуры на осевой скелетъ.

На горизонтальныхъ разрѣзахъ черезъ молодой экземпляръ Squalius cephalus около 20 mm. длины, на пятнадцатомъ позвонкѣ, считая спереди, я замѣтилъ на правой сторонѣ позвонка двѣ отдѣльныя, расположенныя на нѣкоторомъ разстояніи одна позади другой хрящевыя массы, вмѣсто одной, какъ это бываетъ нормально у молодыхъ Leuciscid', у которыхъ, какъ извѣстно, хрящевыя основанія верхнихъ и нижнихъ дугъ каждой стороны закладываются не раздѣльно, а съ самаго начала представляютъ одну сплошную хрящевую массу съ каждой стороны позвонка.

При болѣе детальномъ изученіи даннаго позвонка оказалось, что вполнѣ пормальный въ лѣвой своей половинѣ, онъ съ правой стороны раздѣленъ на двѣ части, — переднюю и заднюю, изъ которыхъ каждая несетъ по хрящевому зачатку дугъ (общему, какъ и нормально, для верхней и нижней дуги) и какъ по своей формѣ, такъ и по всѣмъ другимъ признакамъ, представляетъ собой какъ-бы самостоятельный позвонокъ. Мало того, и мѣсто расчлененія позвонка на двѣ части является во всѣхъ отношеніяхъ сходнымъ съ мѣстомъ соединенія двухъ самостоятельныхъ позвонковъ.

Для выясненія деталей я позволю себѣ сначала подробно описать разрѣзъ проходящій приблизительно черезъ середину позвонка, а затѣмъ, для выясненія подробностей строенія внѣ этой плоскости обратиться къ соотвѣтствующимъ разрѣзамъ.

Изучая разрѣзъ, проходящій приблизительно черезъ середину позвонка (рис. 9 въ текстѣ), мы можемъ лѣвую часть его, такъ сказать его лѣвую стѣнку, какъ ни въ какомъ отношеніи не представляющую уклоненія отъ

нормы, не описывать подробно, а касаться ея лишь для сравненія съ расчленной правой стороной, обративъ наше вниманіе во-впервыхъ, на расчленную правую стѣнку позвонка, и во-вторыхъ на отношеніе внутренней части — остатковъ хорды и ея оболочекъ — къ нормальной къ и разчлененной сторонамъ позвонка.

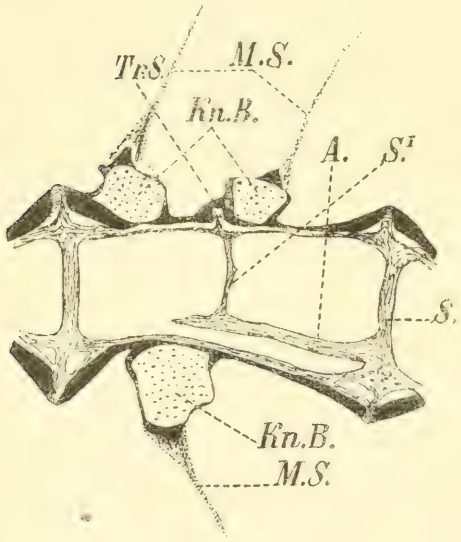


Рис. 9. Горизонтальный разрѣзъ. M. S. — межмускульныя септы; Кп. В. — хрящи дугъ; Tr. S. — мѣсто расчлененія на одной сторонѣ позвонка; A. — осевой тяжъ ткани хорды; S. — межпозвонковыя септы хордовой ткани; S¹. — добавочная односторонняя септа хордовой ткани. Хрящъ обозначенъ пунктиромъ, костная гильза черной краской.

Нормальная первичная гильза позвонка костистыхъ рыбъ представляетъ собой, какъ извѣстно, тонкую костяную гильзу, имѣющую форму „песочныхъ часовъ“, и заключающей внутри пространство, вполнѣ или отчасти (смотря по стадіи развитія и родовымъ и видовымъ особенностямъ) заполненное остатками хорды. Стѣнки этой костяной гильзы имѣютъ наибольшую толщину на переднемъ и заднемъ концахъ позвонка, постепенно утончаясь къ серединѣ,

или, вѣрнѣе сказать къ тому мѣсту, гдѣ къ первичному позвонку прилегаютъ хрящевыя зачатки дугъ, совершенно прерываясь, на извѣстной стадіи развитія, въ мѣстахъ прилеганія хряща. Что касается формы позвонковъ, то самое узкое мѣсто позвонка, — его перехватъ — находится на нормальныхъ позвонкахъ Squalius cephalus немного впереди середины. Боковыя массы хряща прилегаютъ къ первичной гильзѣ позвонка такъ-же нѣсколько ближе къ переднему его концу. Все это, какъ видно изъ рисунка (рис. 9 въ текстѣ) относится и къ лѣвой части нашего позвонка.

Что-же касается правой стѣнки позвонка, то первое что бросается въ глаза — это прилегающія къ ней двѣ хрящевыя массы: передняя изъ нихъ расположена впереди, задняя позади мѣста налеганія хряща на нормальной сторонѣ позвонка. Передняя хрящевая масса относится, по своему положенію, къ передней половинѣ позвонка совершенно такъ, какъ на нормальномъ позвонкѣ и на нормальной сторонѣ даннаго позвонка боковая хрящевая масса относится ко всему позвонку. Задняя-же хрящевая масса расположена въ самой передней части задней половины позвонка, непосредственно позади мѣста расчлененія его. Она является, стало быть, по отношенію къ своей половинѣ позвонка, по сравненію съ передней массой нѣсколько сдвинутой впередъ. По своей величинѣ каждая изъ хрящевыхъ массъ правой стороны меньше нормальной хрящевой массы лѣвой стороны, и передняя изъ нихъ больше задней. Чтобы покончить пока съ хрящевыми массами, слѣдуетъ еще сказать, что на всѣхъ разрѣзахъ вентральной половины позвонка онѣ остаются вполнѣ самостоятельными и кромѣ величины ничемъ не отличаются отъ

нормальныхъ. Въ дорзальной половинѣ позвонка хрящи эти такъ-же остаются вполнѣ самостоятельными и несутъ по костной (какъ и на нормальныхъ позвонкахъ) верхней дугѣ.

Къ сожалѣнію я не могъ прослѣдить верхнихъ дугъ этого позвонка до ихъ дорзальнаго конца, такъ какъ соотвѣтственные разрѣзы пострадали. Такимъ образомъ, вопросъ: соединяются ли обѣ верхнія дуги правой стороны съ единственной дугой лѣвой стороны, или только одна изъ нихъ, или-же, наконецъ, ни одна изъ дугъ правой стороны не приходитъ въ соприкосновеніе съ дугой лѣвой — остался открытымъ. Насколько можно видѣть на непострадавшихъ разрѣзахъ, въ проксимальной своей части ни одна изъ дугъ правой стороны не выказываетъ тенденціи къ сближенію съ дугой лѣвой стороны, т. к. передняя правая дуга, имѣющая положеніе впереди лѣвой дуги отклоняется еще по направленію къ переднему концу позвонка, а задняя по направленію къ заднему, что, однако не исключаетъ возможности, что надъ спиннымъ мозгомъ обѣ, или одна изъ дугъ правой стороны, посредствомъ костной перемычки соединяется съ дугой лѣвой стороны. Наконецъ, слѣдуетъ еще замѣтить, что обѣ хрящевыя массы правой стороны несутъ по плевральной дугѣ, не отличающейся замѣтно отъ нормальныхъ плевральныхъ дугъ. Переходя къ разсмотрѣнію правой стѣнки костной гильзы позвонка, мы прежде всего замѣчаемъ, что стѣнка эта не представляетъ собой плавно изогнутой пластинки, начиная отъ передняго конца позвонка постепенно приближающейся къ саггитальной плоскости позвонка, и затѣмъ такъ-же постепенно удалющейся отъ нея по направленію къ заднему концу позвонка, — вплоть до этого послѣдняго, причемъ мѣсто наибольшаго

приближенія стѣнки позвонка къ саггитальной плоскости соотвѣтствовало-бы единственному перехвату позвонка — а представляетъ собой какъ-бы комбинацію изъ двухъ такихъ пластинокъ половинной длины, расположенныхъ одна позади другой, ясно намѣчая, такимъ образомъ два самостоятельныхъ, расположенныхъ одинъ позади другого перехвата. Что касается толщины этой костной стѣнки, то, имѣя на своемъ переднемъ концѣ вполнѣ нормальную толщину, она быстро утончается къ мѣсту передняго перехвата, начиная откуда снова утолщается до мѣста намѣченнаго расчлененія позвонка; затѣмъ снова утончается на мѣстѣ второго перехвата и снова постепенно утолщается къ заднему концу позвонка. Словомъ, стѣнка эта является составленной изъ двухъ равнозначащихъ частей, каждая изъ которыхъ соотвѣтствуетъ, во всѣхъ отношеніяхъ, стѣнкѣ самостоятельнаго позвонка половинной длины.

Прежде чѣмъ описывать отношеніе хорды и ея оболочекъ къ обѣимъ сторонамъ даннаго позвонка, необходимо вкратцѣ описать эти образованія на нормальныхъ позвонкахъ даннаго экземпляра Squalius cephalus.

На горизонтальномъ разрѣзѣ, проходящемъ черезъ середину нормальнаго позвонка, внутренняя часть его представляетъ слѣдующую картину: большая часть внутренности позвонка занята полостью, т. к. хорда уже въ значительной степени редуцирована. Ткань хорды выстилаетъ тонкимъ слоемъ внутреннюю поверхность костяной гильзы позвонка, и образуетъ на границѣ между двумя сосѣдними позвонками сплошныя поперечныя перегородки, вполнѣ раздѣляющія полости сосѣднихъ позвонковъ (sept. intervert.).

Центръ каждой такой септы соединенъ съ центромъ

сосѣдней септы посредствомъ тяжа протянутаго черезъ полость позвонка вдоль его оси.

Тяжъ этотъ въ нормальныхъ позвонкахъ нигдѣ на всемъ своемъ протяженіи внутри позвонка не соединяется съ постѣнковымъ слоемъ хордовой ткани. Относительно оболочекъ хорды слѣдуетъ замѣтить, что волокнистая оболочка на границѣ между сосѣдними позвонками сильно утолщается, образуя так. наз. внутреннюю межпозвоночную связку (ligament. intervert. intern.).

Обращаясь теперь къ нашему позвонку, мы видимъ, что остатки хорды точно такъ-же выстилаютъ внутреннюю стѣнку костяной гильзы позвонка и образуютъ на границахъ даннаго позвонка съ сосѣдними вполнѣ нормальныя межпозвоночныя септы. Уклоненія-же отъ нормальныхъ отношеній заключаются въ слѣдующемъ: тяжъ, соединяющій межпозвонковыя септы расположенъ не по оси позвонка, а значительно ближе къ лѣвой, нормальной, сторонѣ его и на серединѣ своей длины соединяется съ постѣнковымъ слоемъ хордовой ткани правой стороны позвонка посредствомъ поперечной перегородки, вполнѣ сходной съ нормальными межпозвонковыми септами, но болѣе тонкой. Перегородка эта подходитъ какъ разъ къ мѣсту памѣченнаго расчлененія стѣнки позвонка и относится къ этому мѣсту, во всѣхъ подробностяхъ такъ-же, какъ нормальныя септы относятся къ границамъ между двумя сосѣдными позвонками. Сходство мѣста расчлененія правой стѣнки съ границей между двумя самостоятельными позвонками дополняется наконецъ, тѣмъ, что волокнистая оболочка хорды утолщена, образуя типичную внутреннюю межпозвонковую связку (ligam. interv. int.)

Словомъ, если принять въ вниманіе только правую половину позвонка, то мы имѣемъ здѣсь какъ бы два самостоятельныхъ позвонка половинной длины со всѣми типичными признаками, за исключеніемъ лишь одного пункта: костная стѣнка одного изъ нихъ непосредственно переходитъ въ стѣнку другого, не прерываясь, какъ это имѣетъ мѣсто на границѣ между двумя нормальными позвонками, внѣшней межпозвонковой связкой (lig. interv. ext. Kölliker, + ligam. periostale intern. v. Ebner).

Вышеописанному одностороннему удвоенію позвонка, я приписываю теоретическій интересъ на томъ основаніи, что наряду съ односторонней двойственностью позвонка, мы видимъ здѣсь и ближайшую причину этого явленія; а именно: къ данному позвонку съ правой его стороны подходятъ двѣ межмускульныя перегородки вмѣсто одной, какъ это имѣетъ мѣсто по отношенію къ нормальнымъ позвонкамъ. Эти двѣ межмускульныя перегородки правой стороны относятся къ двумъ хрящевымъ массамъ правой стороны совершенно такъ-же, какъ единственная межмускульная перегородка нормальнаго позвонка (и перегородка съ лѣвой стороны даннаго позвонка) относится къ единственной боковой массѣ хряща.

Итакъ, въ данномъ случаѣ мы видимъ, что ненормальность отношенія мускулатуры къ позвонку вызываетъ не только расчлененіе позвонка, но и, что болѣе важно въ теоретическомъ отношеніи, образованіе добавочныхъ костныхъ и хрящевыхъ частей, что вполнѣ подтверждаетъ, для даннаго случая, по крайней мѣрѣ, тезисъ Рабля: „Die Muskeln bauen sich das Skelett auf, und dieses

könne daher nur aus den Beziehungen zu jenen verstanden werden".

Я считаю умѣстнымъ подчеркнуть для даннаго случая полное подтвержденіе Рабловскаго положенія, такъ какъ въ самое послѣднее время положеніе это подвергнуто сомнѣнію, а для нѣкоторыхъ спеціальныхъ случаевъ съ несомнѣнностью опровергнуто на основаніи экспериментальныхъ изслѣдованій. Именно, Hermann Braus, въ 1906 году въ Morphologisches Jahrbuch, опубликовалъ подъ заглавіемъ: „Ist die Bildung des Skeletts von den Muskelanlagen abhängig?" результаты своихъ прекрасныхъ экспериментальныхъ изслѣдованій надъ эмбріонами селахій (Scyllium u. Pristiurus) съ цѣлью выясненія зависимости образованія и формировки скелета грудныхъ плавниковъ этихъ акулъ отъ мускуловъ. Не считая необходимымъ цитировать подробности этого изслѣдованія, и отсылая за подробностями къ вышеназванной работѣ Braus'a, я долженъ только замѣтить, что результатъ получился вполнѣ отрицательный, т. е.: закладка и формировка скелета грудныхъ плавниковъ акулъ, не зависитъ отъ мускулатуры.

Признавая доказательность экспериментовъ Braus'a относительно независимости образованія скелета плавниковъ селахій отъ мускулатуры, я не могу согласиться съ обобщеніемъ, къ которому склоняется Braus въ заключительныхъ словахъ своей работы: „Es besteht also die Möglichkeit, dass das, was wir bei der Selachierflosse fanden, allgemeine Bedeutung für die ursprünglichen Zustände im Verhältnis von Muskulatur und Skelett zueinander hat, und dass dereinst, wenn dieses weite Gebiet der Skeletto- und Myogenese in seinen Korrelationen genügend durchforscht sein wird, allgemein die

Antwort auf die im Titel dieser Arbeit gestellte Frage (Ist die Bildung des Skeletts von den Muskelanlagen abhängig?) eine verneinende sein wird, ebenso wie jetzt auf dem kleinen Gebiet, wo wir sie prüfen konnten."

Какъ видно изъ приведенной цитаты, положенію Рабля, что „мускулы строятъ скелетъ", которое Рабль относитъ какъ къ скелету туловища, такъ и къ скелету конечностей, Braus противопоставляетъ независимость образованія скелета плавниковъ акулъ отъ мускуловъ, и высказывается за вѣроятность независимости образованія скелета отъ мускуловъ и во всѣхъ другихъ случаяхъ.

На ряду съ этими двумя противоположными мнѣніями: 1) что закладка и формировка скелета, какъ туловища, такъ и конечностей зависитъ отъ мускулатуры (Rabl) и 2) закладка и формировка скелета, какъ конечностей, такъ, вѣроятно, и туловища происходитъ вполнѣ независимо отъ мускуловъ (Braus), — существуетъ третье мнѣніе, высказанное Гётте, и, по моему мнѣнію, наиболѣе соотвѣтствующее фактамъ, что закладка и формировка скелета туловища зависитъ отъ мускулатуры, — таковая конечностей — не зависитъ. Относительно образованія осевого скелета Götte говоритъ: „Die Entwickelung dieses perichordalen Skeletts geht nun bei den Fischen so vor sich, dass an gewissen Stellen jenes Gerüstes, die wahrscheinlich dem Muskelzug am meisten ausgesetzt sind, knorpelige und später verknöchernde Verstärkungen der Bindesubstanz auftreten". (Lehrbuch der Zoologie. Seite 353.)

Къ отрицанію зависимости формировки скелета конечностей рыбъ отъ мускулатуры Götte приходитъ исходя изъ

Mivart — Balfour — Tacher — Dorn'овской теоріи происхожденія парныхъ конечностей, на стр. 358 своего учебника онъ говоритъ: „Bei dem hier angenommenen Ursprung der paarigen Flossen ist es ersichtlich, dass ihr Skelett nicht aus einer nachträglichen Anpassung an die Muskel hervorging wie die Wirbelsäule, sondern wie in den medianen Flossen bloss als Stützapparat der Hautflosse entstand, dem sich benachbarte Muskelteile anschlossen".

Первое изъ этихъ положеній, — о зависимости осевого скелета отъ мускулатуры, помимо имѣющихся уже доводовъ, вполнѣ подтверждается и вышеописаннымъ случаемъ односторонняго измѣненія позвонка, подъ вліяніемъ ненормальнаго распредѣленія мускулатуры.

Второе положеніе: независимость формировки скелета конечностей рыбъ отъ мускулатуры, помимо теоретическихъ соображеній доказано Braus'омъ на грудныхъ плавникахъ акулъ экспериментальнымъ путемъ.

Литература.

Albrecht, A. Zur Entwickelung des Achsenskeletts der Teleostier. Diss. Strassburg. 1902.

Baer, v. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Königsberg. 1828—1837.

Balfour, A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London. 1878.

— and Parker. On the structure and development of Lepidosteus. Phil. Transact. London. Vol. CLXXIII. 1882.

Baur, G. On the morphology of ribs. Amer. Nat. Vol. XXI. 1887.

— On the morphology of ribs and the fate of the actinosts of the median fins in Fishes. Journ. of Morph. Vol. III. 1889.

— Ueber Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenclatur. Anat. Anz. Bd. IX. 1894.

Boulenger, A. On the nature of haemapophysis. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. XII. 1893.

Bridge. On the osteology of Polyodon folium. Phil. Transact. London. 1879.

— On the presence of ribs in Polyodon folium. Proc. Zool. Soc London. 1897.

Bruch. Vergleichend anatomische Mitteilungen III. Ueber eigentümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1862.

Claus, C. Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitz. Bericht. Akad. Wien. 1876—1877.

Cope. The homology of chevron bones. Amer. Nat. 1887.

Davison. A preliminary Contribution to the development of the vertebral column and its appentages. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898.

Dollo, L. Sur la morphologie des côtes. Bull. sc. de la France et Belgique. 1892—1893.

Duméril. Histoire naturelle des Poissons. Paris. 1865.

Eimer. Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Leipzig. 1901.

Fick. Zur Entwickelungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. u. Phys. 1879.

Gegenbaur. Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jen. Zeitschr. Bd. III. 1867.

— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898.

Goette, A. Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875.

— Beiträge zur vergleich. Morphologie des Skelettsystems II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge I. Die Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.

— Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Die Ganoiden, Plagiostomen Chimaera. Ebenda. 1878.

— Zur Morphologie des Wirbelsystems. Zool. Anz. 1878.

— Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.

Göppert, E. Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.

— Bemerkungen zur Auffassung der Morphologie der Rippen in Rabl's „Theorie des Mesoderms“ Morph. Jahrb. XXV. 1897.

Grassi. Beiträge zur äusseren Kenntnis der Entwickeluug der Wirbelsäule der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.

Hasse und Born. Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. 1879.

Hatschek, B. Die Rippen der Wirbeltiere. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Berlin. 1889.

Hay, O. P. The structure and mode of development of the vertebral column. Science. Vol. IV. 1897.

Iwanzow. Scaphirynchus. Eine vergleichend-anatomische Beschreibung. Moskau. 1887.

Knickmeyer, C. Uber die Entwickelung der Rippen, Querfortsätze und unteren Bogen von Triton. Diss. München. 1891.

Müller, Aug. Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Phys. 1853.

Müller, Joh. Vergleichende Anatomie der Mixynoden. Berlin. 1836.

— Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Sitz. Ber. Akad. 1844. selbständig. 1846. Berlin.

Rabl, C. Theorie die Mesoderms. (Fortsetzung) Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.

Rosenberg. Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule. Sitz. Ber. Nat. Gesellsch. bei d. Univer. Dorpat. Bd. VII. 1883.

Schauinsland. Die Enwick. d. Wirbelsäule nebst Rippen. O. Hertwig's Handbuch.

Scheel, C. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsänle. Morphol. Jahr. Bd. XX. 1893.

Schmidt, L. Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von Amia calva. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892

Schöne, G. Vergleichende Untersuchungen über die Befestigung der Rippen an der Wirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XXX. 1902.

Schufeldt. The osteology of Amia calva. Rep. of U. S. Comm. of Fisch. 1885.

Spencer, Herbert. Genesis of the vertebral column. Nature. 1900.

Stannius. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 1854.

Ussow. Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull. Soc. Nat. Moscou. 1900.

Völtzkow und Döderlein Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen. Abh. Seckenberg. Gesellsch. Bd. XXVI. Heft. 3. Frankfurt a/M. 1901.

Welcker. Ueber Bau und Entwickelung der Wirbelsäule. Zool. Anz. 1878.

Wiedersheim. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1902.

Объясненія рисунковъ.

Таблица I

Всѣ рисунки сдѣланы при помощи рисовальнаго аппарата Аббе съ иммерзіонной линзой $^1/_{12}$ Цейсса и окуляромъ 2.

Рис 1. Часть эпидермиса Syngnathus acus около 9 mm. длины въ продольномъ (горизонтальномъ) разрѣзѣ. Ob. — поверхностный слой дифференцированнаго участка эпидермиса; B. — базальный слой его; Sp. — щель раздѣляющая оба слоя; V. — вакуольки; Sch. Z. — слизистая клѣтка; G. Z. — пограничная зона; K. — ядро клѣтки, лежащей въ пограничной зонѣ.

Рис. 2. Часть горизонтальнаго разрѣза. Стадія, на которой эктодермальный зачатокъ достигаетъ максимума развитія. V. — передняя, H. — задняя сторона; Ob. — поверхностный слой эпидермиса, отъ котораго отщепилась базальная часть An.; Sp. — щель между ними; Vb. — мѣсто соединенія отщепленнаго комплекса клѣтокъ (An.) съ эпидермисомъ Ep.

Рис. 3. Часть поперечнаго разрѣза Syngnathus ac. около 13 mm. длины. (Послѣ исчезновенія эктодермальнаго выроста) Ep. — эпидермисъ; A. — наружной, J. — глубокій слой комплекса склеробластовъ; S. R. — щель внутри этого комплекса; Bg. - соединительная ткань, начинающая врастать между эпидермисомъ и комплексомъ склеробластовъ; P. Z. — пигментныя клѣтки.

Рис. 4. Часть горизонтальнаго разрѣза черезъ Syngnathus ac. 18 mm. длины. Ep. — эпидермисъ; Bg. — соединительная ткань; Pl. — кожно-скелетная пластинка; Km. — разрѣзъ киля на ея внѣшней поверхности; Z. I. — слой склеробластовъ прилегающихъ къ внутренней поверхности пластинки; UnAb. — прилегающія къ килю неуплощенныя клѣтки внѣшняго слоя.

Рисунки 5, 6, 7, 8, 9 и 10 относятся къ развитію кожно-скелетныхъ образованій у Agonus cataphractus.

Рис. 10 представляетъ зачатокъ кожно-скелетнаго образованія въ продольномъ разрѣзѣ V — передняя; H. — задняя сторона (твердое вещество на этомъ рисункѣ выпущено. См. въ текстѣ).

Рис. 5 и 6 представляютъ поперечные разрѣзы одного и того-же зачатка (болѣе ранняя стадія.)

Рис. 7, 8 и 9 — поперечные разрѣзы черезъ болѣе развитый зачатокъ. При этомъ рисунки 5 (болѣе ранняя стадія) и 7 (болѣе поздняя стадія) соотвѣтствуютъ поперечнымъ разрѣзамъ проходящимъ приблизительно въ плоскости линіи, обозначенной на рис. 10 буквой *a*; рис. 6 (болѣе ранняя) и 8 (болѣе поздняя стадія) соотвѣтствуютъ приблизительно сѣченіямъ въ плоскости линіи *b* на рис. 10; наконецъ рис. 9 соотвѣтствуетъ сѣченію по линіи *c* рис. 10. Рисунка изображающаго сѣченіе менѣе развитаго зачатка въ этой плоскости я не даю вслѣдствіе схожести съ рис. 9. Общія обозначенія: Ep. — эпидермисъ; Sch. Or. — эмалевый органъ; Bg. — соединительная ткань; P. — часть соед. ткани вдающаяся въ эмалевый органъ; H. S. — твердое вещество внутри полости эмалеваго органа. S. Z — слизистыя клѣтки. H. на рис. 9 передняя часть полости эмалеваго органа, въ которой твердаго вещества не отлагается.

Таблица II.

Рис. 1 поперечный разрѣзъ черезъ переднюю часть тѣла Gasterosteus gymnurus $11^1/_2$ mm. длины. S. O. чувствительный органъ боковой линіи; W. W. — валикъ мезодермальной ткани охватывающій основаніе чувствительной почки; H. S. — твердое вещество кожно-скелетной пластинки; R. S. O. — отщепленные участки базальнаго слоя эпидермиса дорзально и вентрально отъ чувствительнаго органа боковой линіи.

P. Z. — пигментныя клѣтки (обозначены только контуромъ).

Рис. 2. Поперечный разрѣзъ, проходящій нѣсколько впереди предыдущаго. Обозначенія тѣ-же.

Рис. 3. Разрѣзъ черезъ участокъ чувствительнаго эпителія, переходящій впослѣдствіи въ lagena (Macula acustica lagenae) 27-и дневнаго эмбріона Coregonus Wartmanni. K. — ядра клѣтокъ эпителія; a — тѣла интенсивно окрашивающіяся осміевой кислотой; *b* — круглыя тѣльца неокрашивающіяся осміевой кислотой. На свободной поверхности эпителія видны неправильной формы выступы.

Рис. 4. Разрѣзъ черезъ Macula acustica sacculi 29-и дневнаго Coregonus Wartmanni. Ot^1. — первичный отолитикъ, лежащій въ массѣ выступа свободной поверхности эпителія.

Рис. 5. Macula acustica sacculi 39-и дневнаго Coreg. Wart. съ отолитомъ (нѣсколько декальцинировано) Z. клѣтки съ свѣтлымъ содержимымъ и съежившимся ядромъ.

Рис. 6. Часть Mac. ac. sacc. 45-и дневнаго Cor. Wartm. Z. — клѣтки опоражнивающія свое содержимое.

Рис. 7. — Отолитикъ со слоями роста.

Рис. 8. — Нѣсколько декальцинированный отолитъ.

Рис. 9. Macula acustica Agonus cataphractus около 7 mm. длины. На поверхности эпителія выступъ, внутри котораго расположена хрома-

тинная масса Chr. M. Первое твердое вещество отолита замѣчается около периферіи выступа. P. Ot.

Рис. 10. Сагиттальный разрѣзъ черезъ Macula acustica Sacculi Agon. cataphr. 13 mm. длины. Ot. — слои твердаго вещества отолита; Chr. M. — хроматинная масса.

Рис. 11. Mac. ac. sacc. Agonus cataphr. 13 mm. сагиттальный разрѣзъ. Видно выступленіе содержимаго клѣтокъ эпителія (особенно ясно ядра) въ эндолимфатическую полость. Ot. — отолитъ.

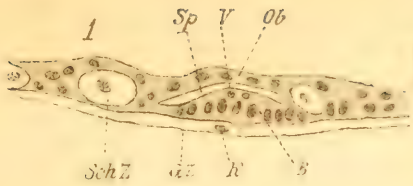
Рис. 12. Cottus bubalis $5^1/_2$ mm. длины. Поперечный разрѣзъ черезъ Mac. acust. sacculi. Ot — отолитъ; Chr. M. — хроматинная масса внутри его.

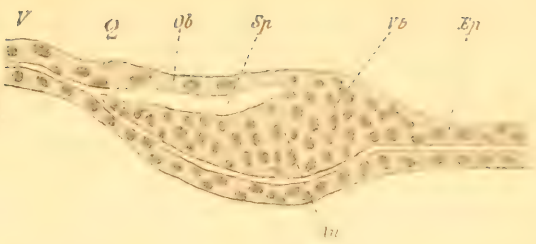
Рис. 13. Декальцинированный отолитъ Blennius sp. 45 mm. длины, при слабомъ увеличеніи. Въ центрѣ отолита недекальцинированный остатокъ.

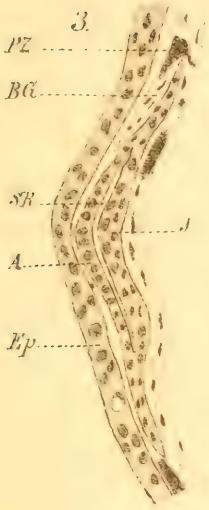
Рис. 14. Отолитъ въ Recessus utriculi Blennius sp. (контуры съ линзой DD. Цейсса окул. 2) подробности съ иммерз. $^1/_{12}$. Ot. — отолитъ; st. — ножка прикрѣпляющая отолитъ къ внутренней поверхности.

Рис 15, 16, 17 и 18. Разрѣзы черезъ базальное возвышеніе эпителія при образованіи полукружныхъ каналовъ у Coreg. Wartmanni. B. M. — базальная масса; Knl. — канальцы въ эпителіи.

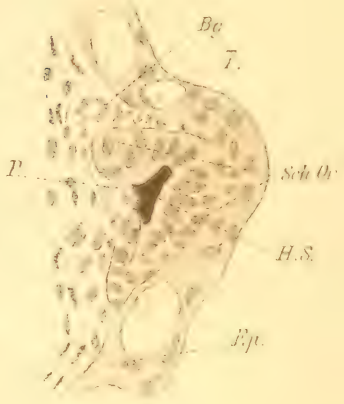
Tab. 1.

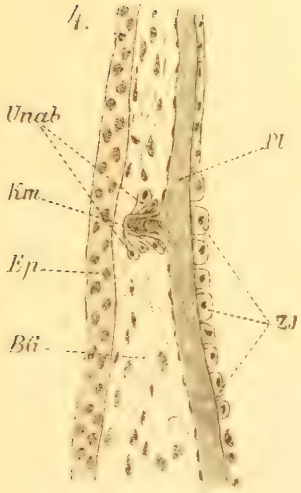

1
Sp
V
Ob
Sch Z
dz
R
S


V
Q
Ob
Sp
Vb
Ep

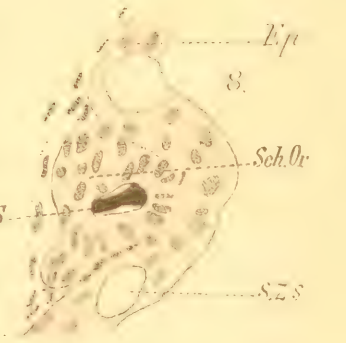

3.
PZ
BG
SR
A
Ep

Ep
5.
Sch Or
Bg
P
SZ
Bg


Bg
7.
P
Sch Or
H.S.
Ep


4.
Unab
Pl
Km
Ep
ZJ
BG

6.
Ep
Bg
HS
Sch Or
SZ
Bg

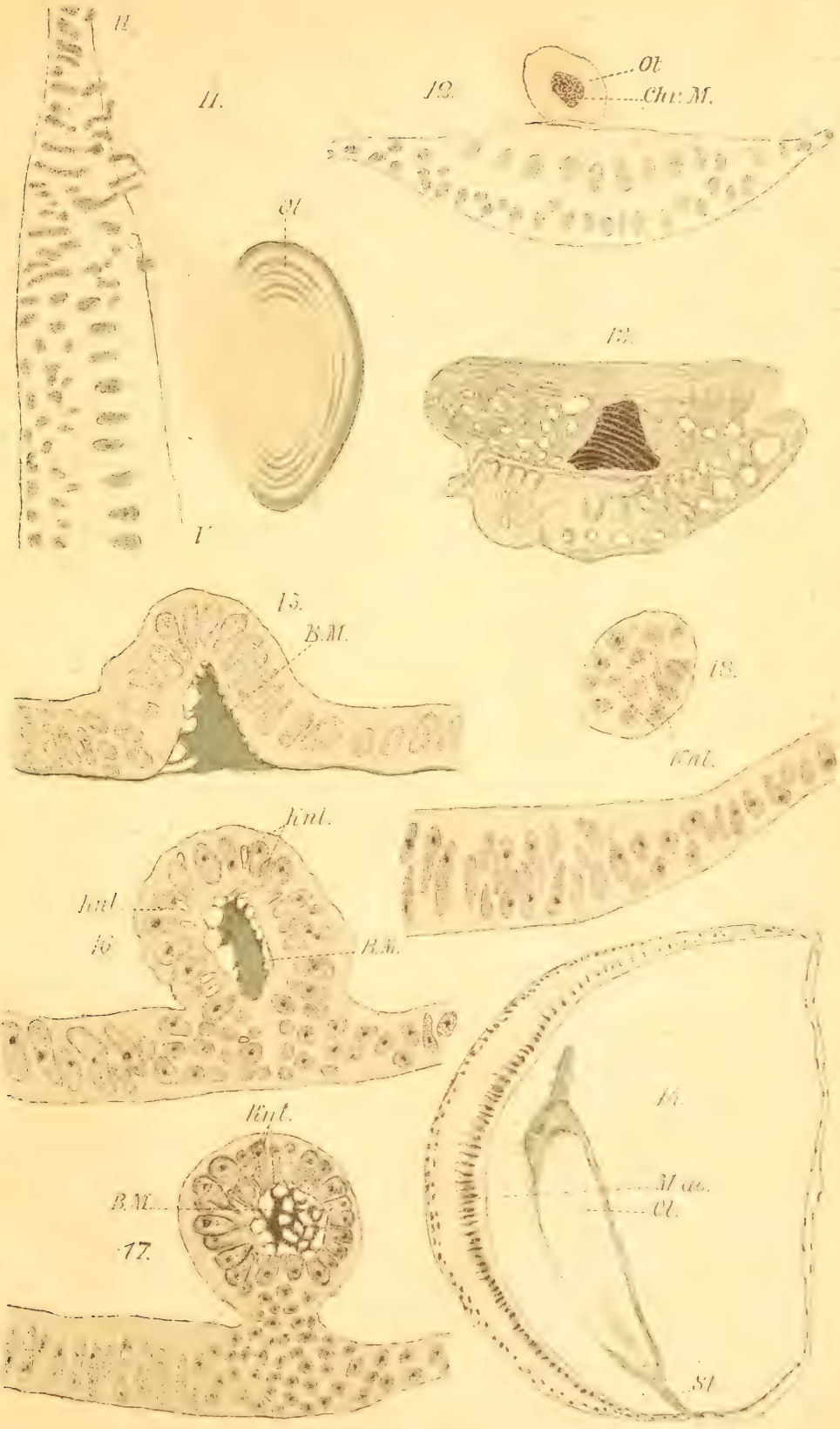

Ep
8.
Sch Or
HS
SZ S

Ep
c
H
a
E
10.
V
Sch Or
E
Bg

Ep
9.
Bg
Sch Or
H.
Bg
SZ

Таб. 2.

1.
RSO.
H.S.
W.
S.O
PZ.
W
HS
RSO
PZ
2.
RSO.
W
HS
SO.
W
RSO.
3.
a
b
a
b
a
K
4
Ol'
5.
7.
6
Z
8.
Ol'
9.
POl
Chr.M
10.
Ol.
Chr.M


H
V
11.
Ot
12.
Ot
Chr. M.
13.
15.
B.M.
18.
Ent.
Ent.
Int.
Int.
16
B.M.
Ent.
B.M.
17.
14.
M ac.
Ot.
S1

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BOUND BY HNM

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00317140 2
nhfish QL639.K23
Km morfologii niekotorykh skeletnykh cha