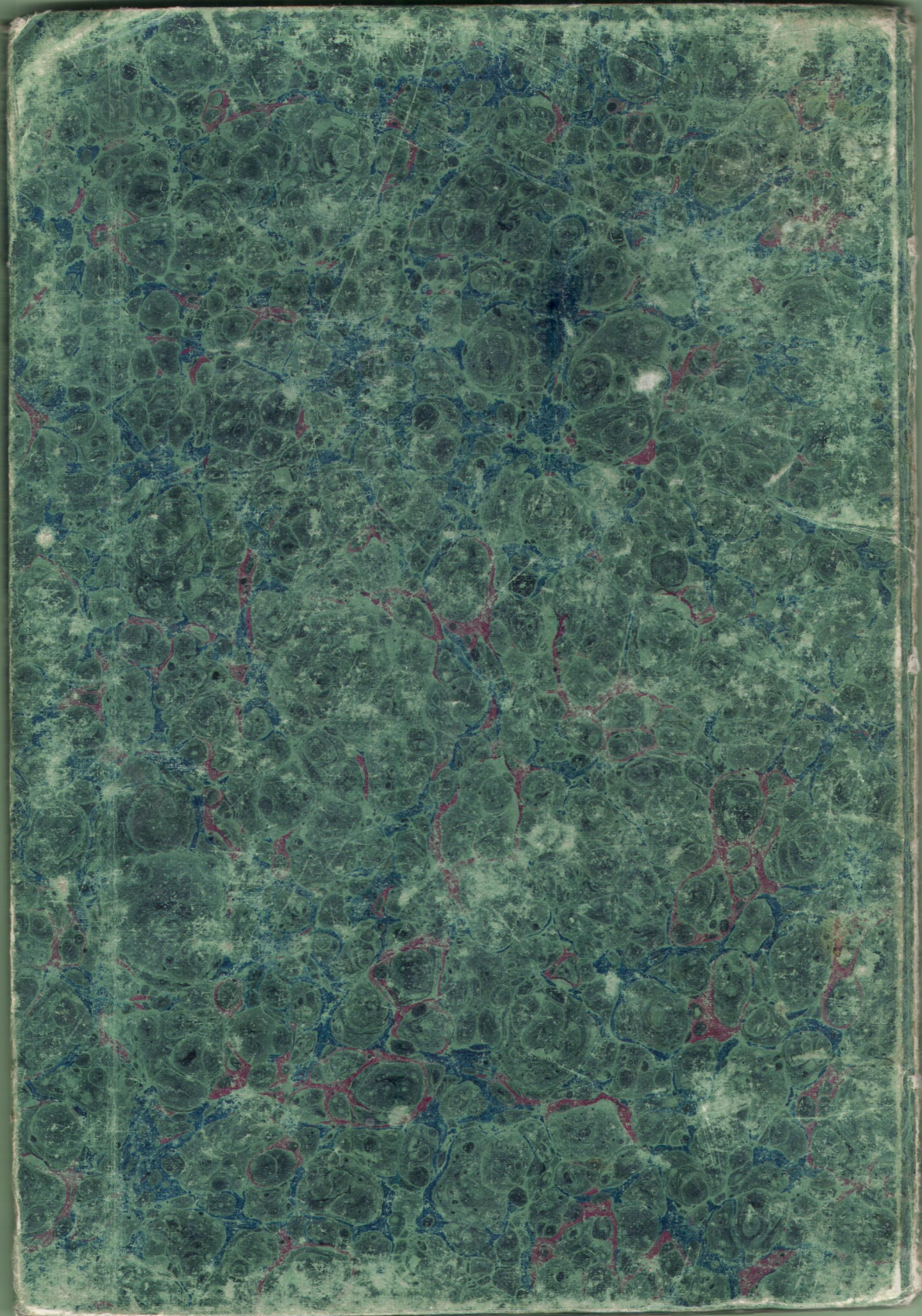


PK-5  
510306





16 IV  

---

273







~~385 1/2~~

~~16 IV~~  
~~273~~

1874  
1730

ІСТОРІЯ ЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТТЯ

• SEPIOLA.

ПРОВЕРЕНО  
ЦББ 1945

Проверено  
ЦББ 1939

~~282.25~~

~~1874~~

1874  
1430

11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65  
66  
67  
68  
69  
70  
71  
72  
73  
74  
75  
76  
77  
78  
79  
80  
81  
82  
83  
84  
85  
86  
87  
88  
89  
90  
91  
92  
93  
94  
95  
96  
97  
98  
99  
100

1874

SECTIONAL

1874

1874

1874

251

9385 1/2  
Рент.  
1867

Мамка.

ИСТОРИЯ

ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

SEPIOLA.



7440

7867

ДИССЕРТАЦИЯ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ СТЕПЕНИ МАГИСТРА ЗООЛОГИИ

Ил. Мечников.

7



С. ПЕТЕРБУРГЪ.

1867.

Принято  
11 Б  
1900

SB

25.86

1875

CHURCH OF THE  
SACRAMENT

11x11  
11x11  
11x11

2

~~385 <sup>1</sup>/<sub>62</sub>~~

# ИСТОРИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

SEPIOLA.

ДИССЕРТАЦИЯ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ СТЕПЕНИ МАГИСТРА ЗООЛОГИИ

Ил. Мечникова.



С. ПЕТЕРБУРГЪ.

1867.

Центральна Наукова  
БІБЛІОТЕКА при ХДУ  
Іnv. № \_\_\_\_\_

58

70 02

~~289/2~~

ПЕЧАТЬ

ОБЩЕСТВЕННАЯ ПЕЧАТЬ

ПЕЧАТЬ

~~189/2~~

Дозволено цензурою. С. Петербургъ. Февраля 28 дня 1867 г.

289/2

ПЕЧАТЬ



Типографія Куколь-Яснопольскаго.  
На углу Малой Мещанской и Столярнаго переулкa, доль № 6/14.

28

Библиотека при ХДХ  
Литературно-научное издательство

## СОДЕРЖАНІЕ.

|                                               | стр. |
|-----------------------------------------------|------|
| Введение . . . . .                            | 9    |
| Періодъ первый.                               |      |
| Образованіе бластодермы . . . . .             | 17   |
| Періодъ второй.                               |      |
| Первоначальное образованіе органовъ . . . . . | 21   |
| Періодъ третій.                               |      |
| Дефинитивное развитіе зародыша . . . . .      | 32   |
| Общій обзоръ . . . . .                        | 66   |

# ОДЕРЖАНИЕ

|    |                                |
|----|--------------------------------|
| 9  | Введение                       |
| 17 | История вопроса                |
| 21 | Описание предмета исследования |
| 33 | История вопроса                |
| 38 | История вопроса                |
| 40 | Описание предмета исследования |

## ПРЕДИСЛОВІЕ.

Собирая матеріалы для Сравнительной Эмбриологіи, я необходимо долженъ былъ обратить особенное вниманіе на развитіе Головоногихъ, такъ какъ эти животныя, рядомъ съ сложностью строенія, представляютъ множество интереснѣйшихъ особенностей организаціи. Существующія до сихъ поръ изслѣдованія, не смотря на ихъ несомнѣнные достоинства, не могли однако удовлетворить требованіямъ Сравнительной Исторіи Развитія, потому что они (изслѣдованія) ничего не говорили о первичной структурѣ зародыша и его органовъ.

Имѣя въ виду эти обстоятельства, я воспользовался случаемъ изучить исторію развитія *Sepiola Rondeletii*, яйца которой мнѣ попадались въ Неаполѣ, втеченіе трехъ мѣсяцевъ (отъ ноября прошлаго года до января этого года). Къ сожалѣнію, имѣвшагося у меня матеріала не было достаточно для того чтобы не оставить пробѣловъ въ моемъ изслѣдованіи, и только благодаря особенной прозрачности яицъ названнаго Головоногого я въ состояніи былъ добыть тѣ новые ре-

зультаты, изложенію которыхъ посвящено мое настоящее сочиненіе.

Почти излишне говорить о причинахъ, почему я при моихъ наблюденіяхъ обращалъ большее вниманіе на первоначальное образованіе органовъ, чѣмъ на ихъ дальнѣйшее развитіе. Существенное значеніе исторіи зарожденія органовъ и зародышевыхъ пластовъ для Сравнительной Эмбриологіи уже одно достаточно объясняетъ мой образъ дѣйствія.

Я долженъ съ сожалѣніемъ замѣтить, что не могъ приложить къ этому сочиненію имѣющихся у меня рисунковъ. Надѣюсь впрочемъ въ непродолжительномъ времени пополнить этотъ, вызванный внѣшними обстоятельствами пробѣлъ.

## ВВЕДЕНИЕ.

О развитіи *Sepiola Rondeletii* уже существуют наблюденія Ванъ-Бенедена <sup>1)</sup>. Сдѣланныя еще въ 1838 году, въ продолженіе очень короткаго времени, они однакоже никакъ не могутъ удовлетворить требованій современной науки, хотя въ свое время они по всей вѣроятности имѣли большое значеніе. В. Бенеденъ даетъ описаніе только немногихъ стадій развитія, изученныхъ имъ весьма поверхностно и къ тому же совершенно разрозненныхъ. Самая ранняя стадія, которую онъ описываетъ, (см. стр. 5 и фиг. II) въ дѣйствительности даже не существуетъ. Также невѣрно и изложеніе развитія органовъ у В. Бенедена, какъ это отчасти уже показали Келликеръ. Для примѣра приведу, что В. Бенеденъ за артеріальное сердце принимаетъ бугорокъ, на которомъ открываются наружу прямая кишка и чернильный мѣшокъ; потомъ,

<sup>1)</sup> Recherches sur l'Embryogénie des Sépioles, въ Mémoires de l'Académie de Bruxelles, T. XIV (1841).

что онъ считаетъ органы слуха за головной хрящъ и говорить о позднемъ появленіи слуховаго аппарата въ то время, когда этотъ органъ дифференцируется въ одинъ изъ очень раннихъ моментовъ развитія. На другія ошибки *В. Бенедена* я укажу въ специальномъ изложеніи исторіи развитія органовъ.

У *Делле Кьяйе* <sup>1)</sup> тоже есть описаніе одной стадіи развитія *Sepiola*, но и оно совершенно поверхностно и невѣрно. Жабры напр. онъ помѣщаетъ на спинную часть зародыша, по бокамъ пищевода.

Въ результатъ, свѣдѣнія о развитіи *Sepiola* оказываются крайне ограниченными, что впрочемъ не приложимо къ Головоногимъ вообще, такъ какъ о развитіи ихъ существуетъ прекрасная работа *Келликера* <sup>2)</sup>. Имѣя въ виду большое значеніе этой работы, которая трактуетъ о развитіи цѣлаго класса, я останавлиюсь для краткаго обзора ея.

*Келликеръ* изслѣдовалъ главнымъ образомъ развитіе *Cephalopoda*; кромѣ того, онъ описалъ еще нѣкоторыя стадіи развитія *Loligo*, *Argonauta* и *Tremoctopus*. Будучи приверженцемъ тогда еще только что вошедшаго въ науку гистологическаго направленія, *Келликеръ* изучалъ особенно подробно происхожденіе зародышевыхъ клѣточекъ и потому прекрасно описалъ процессы дѣленія образовательнаго желтка. Остальное развитіе *Келликеръ* раздѣлилъ на два періода: во первыхъ, на начальное образованіе органовъ до дифференцированія наружнаго желточнаго пузыря, во вторыхъ, на дефинитивное развитіе зародыша до вылущенія его изъ яйца. Къ сожа-

<sup>1)</sup> Descrizione e Notomia degli Animali invetebrali etc. 1841. Табл. 29. Фиг. 4, 5. Т. I, стр. 83.

<sup>2)</sup> Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich. 1844.

лѣнію, *Келликеръ* не рѣшилъ вопроса относительно строенія органовъ во время ихъ появленія, и тѣмъ оставилъ весьма важный пробѣлъ. Въ концѣ своего сочиненія *Келликеръ* суммируетъ результаты своихъ изслѣдованій. „У всѣхъ Головоногихъ“, говоритъ онъ, „въ первое время существуетъ образовавшійся вслѣдствіе частичной сегментаціи зачатокъ, занимающій небольшое пространство желтка и дѣлящійся вскорѣ на центральную часть, зародышъ, и на периферическую—наружный желточный пузырь. На центральной части образуется зародышъ, начиная при этомъ не со спинной или брюшной стороны, какъ у позвоночныхъ и членистыхъ, а съ цѣлой задней части тѣла. Прежде всего именно образуется мантия всей ея поверхностью, потомъ развитіе отъ этого мѣста распространяется периферично, одинаково во всѣ стороны, такъ что постепенно образуются жаберы, воронка, голова и наконецъ ноги. Такимъ образомъ развившійся зародышъ еще не отдѣляется отъ желточного мѣшка, а располагается съ нимъ равномерно на поверхности желтка и его отдѣленіе совершается только потомъ, по мѣрѣ приближенія периферическихъ частей другъ къ другу. Вслѣдствіе этого желточный мѣшокъ распадается на наружный, свободный, и на внутренний, заключенный мѣшокъ; послѣдній образуется черезъ вѣдреніе части желтка внутрь зародыша, при чемъ его оболочкой становится внутренний слой центрального зачатка.

„Органы зародышей Головоногихъ образуются не изъ отдѣльныхъ пластовъ, (т. е. одного для растительныхъ, а другого—для животныхъ системъ), но изъ совершенно сплошного зачатка, посредствомъ различныхъ отдѣленій и выростаній. Даже независимо отъ особенныхъ пластовъ оказывается

невозможнымъ найти опредѣленное положеніе для различныхъ группъ органовъ, такъ какъ, при центральномъ помѣщеніи животныхъ органовъ (мантии, воронки, головы и ногъ) и при периферическомъ положеніи вегетативнаго наружнаго желточнаго мѣшка, жабры располагаются какъ разъ посреди животныхъ органовъ. Лучшимъ еще оказывается отношеніе при распредѣленіи органовъ по глубинѣ. Такимъ образомъ наружиѣ всего мы находимъ мантию, воронку и животные органы головы, т. е. глаза, органы обонянія и слуха, ноги, хрящевую капсулу головы, глоточное кольцо; внутреннѣ лежать сердца и главные сосудистые стволы, а еще дальше внутрь—кишечный каналъ, печень, слюнные железы и внутренний желточный мѣшокъ; впрочемъ и здѣсь указанный порядокъ нарушается жабрами, съ самаго начала лежащими на наружной поверхности.“ (loc. cit. стр. 166, 167).

*Келликеру* принадлежитъ заслуга порваго обстоятельнаго и цѣлостнаго описанія развитія Головоногихъ, хотя, рядомъ съ превосходными наблюденіями, у него встрѣчаются и довольно замѣтные недостатки. Такъ напр., онъ говоритъ объ отдѣленіи внутренняго слоя зачатка и о превращеніи его въ оболочку внутренняго и наружнаго желточнаго мѣшка (loc. cit., стр. 61), не сообщая притомъ никакихъ данныхъ относительно строенія и дальнѣйшаго развитія этой оболочки. А между тѣмъ, было бы весьма важно знать этотъ фактъ подробнѣе, такъ какъ онъ стоитъ совершенно изолированно и не можетъ быть сравниваемъ съ явленіями, встрѣчающимися у *Sepiola*. Многое въ сочиненіи *Келликера* не можетъ быть подвергаемо моей критикѣ, такъ какъ (за немногими исключеніями) я не имѣлъ случая изслѣдовать развитія тѣхъ родовъ, на которые *Келликеръ* обращалъ свое преимуществен-

ное вниманіе. Я долженъ поэтому ограниваться только предположеніями, которыя и будутъ сообщены мною въ надлежащемъ мѣстѣ.

Переходя теперь къ своимъ собственнымъ наблюденіямъ, я долженъ прежде всего замѣтить, что мнѣ доступно было изслѣдованіе только уже положенныхъ яицъ, вытаскиваемыхъ сѣтями изъ моря. Развитие яицъ въ яичникѣ я не могъ прослѣдить вслѣдствіе того, что между экземплярами *Sepiola*, которые я имѣлъ, мнѣ не попалось ни одной самки.

Яйца *Sepiola* заключены, какъ извѣстно, въ особенномъ мѣшкѣ, состоящемъ изъ безцвѣтной слизи. Последняя образуетъ двѣ оболочки: во внутренней находятся яйца, тогда какъ внѣшняя, легко отдѣляющаяся оболочка не содержитъ яицъ, а только облегаетъ ихъ. (У Ванъ Бенедена есть рисунокъ одного мѣшка съ яйцами (loc. cit. фиг. I), сдѣланный впрочемъ довольно грубо). — Въ каждомъ мѣшкѣ находится приблизительно по пятнадцати яицъ, имѣющихъ форму весьма сходную съ формой куриного яйца и имѣющихъ 4 мм. въ длину. Мнѣ никогда не удавалось имѣть лица тотчасъ послѣ снесенія и, слѣдовательно, — наблюдать ихъ до начала эмбріональнаго развитія. Поэтому, при описаніи лица, я долженъ ограничиться только одними покровами его. У *Sepiola* существуетъ одна только яйцевая оболочка, и именно chorion. Она не обнаруживаетъ никакой структуры и представляется безцвѣтной, но сильно преломляющей свѣтъ. Толщина ея равняется 0,02 мм., за исключеніемъ остраго полюса, на которомъ chorion утолщается больше чѣмъ вдвое. На мѣстѣ этого утолщенія находится

микропиле. Это образованіе, существованіе котораго у Головоногихъ оставалось до сихъ поръ неизвѣстнымъ, находится на самой срединѣ остраго полюса яйца и представляется въ видѣ тонкаго прямого канала. Такъ наз. желточной оболочки на яйцѣ *Sepiola* не существуетъ.

Имѣя въ виду свойства яйцевой оболочки *Sepiola*, я долженъ высказаться противъ общепринятаго обозначенія оболочекъ яйца Головоногихъ вообще. *Келликеръ* и другіе натуралисты считаютъ грушевидную многослоистую оболочку яйца *Sepia* и *Loligo* за *chorion*, тогда какъ внутреннюю яичную оболочку они принимаютъ за *желточную кожу*. По моему же, внутреннюю оболочку яйца названныхъ Головоногихъ слѣдуетъ считать за *chorion*, а наружную, многослоистую—за капсулу, соответствующую слизистому мѣшку *Sepiola* <sup>1)</sup>. Основаніемъ этому мнѣнію служить чрезвычайное сходство коріона *Sepiola* съ такъ наз. желточной кожей *Sepia* и, напротивъ, совершенное отличіе его отъ наружной оболочки *Sepia* и *Loligo*. Въ томъ же, что наружная оболочка *Sepiola* дѣйствительно соответствуетъ коріону не можетъ быть никакого сомнѣнія уже потому, что на ней находится микропиле. На остромъ полюсѣ яйца *Sepia* я нашелъ такое же утолщеніе коріона, какъ и у *Sepiola*; только вмѣсто одного микропиле я наблюдалъ у *Sepia* значительное количество мельчайшихъ канальцевъ, проходящихъ черезъ все утолщенное мѣсто оболочки.

<sup>1)</sup> *Кефберштейнъ* (Klassen und Ordnungen. Т. 3. стр. 1405) уже говоритъ о капсулѣ яйца *Cepia*, но не даетъ опредѣленія настоящей оболочки яйца.

Яйца *Sepiola* совершенно прозрачны, вследствие чего одно и то же яйцо может быть наблюдаемо на различных стадіях развитія. Притомъ, находясь въ чистой водѣ, яйца *Sepiola* очень хорошо развиваются въ комнатѣ и потому могутъ быть прослѣжены во всѣ моменты развитія <sup>1)</sup>. Пользуясь этими обстоятельствами, я нашелъ, что развитіе *Sepiola*, начиная съ самой ранней видѣнной мною стадіи (описание которой будетъ сообщено впереди), до вылупленія совершенно зрѣлаго зародыша изъ яйца продолжается около пяти недѣль (34 или 35 дней).

Интересно, что, по мѣрѣ развитія зародыша, измѣняется и самая оболочка яйца. Она значительно увеличивается въ объемѣ, причемъ стѣнки ея весьма сильно утончаются; къ тому же она измѣняетъ и форму, потому что изъ овальной она становится совершенно круглой. Чтобы дать болѣе точное понятіе объ измѣненіяхъ коріона, скажу, что при концѣ развитія онъ превращается въ шарообразный пузырь, имѣющій около десяти миллиметровъ въ поперечникѣ. Вѣроятно всего, что причиной этихъ измѣненій служатъ ротаціонныя движенія зародыша, который при этомъ растягиваетъ оболочку и даетъ ей шарообразную форму.

Развитіе *Sepiola* я считаю наиболѣе удобнымъ раздѣлить на три періода по слѣдующему порядку. Первый періодъ, продолжающійся десять дней, обнимаетъ собою развитіе до образованія бластодермы. Во второмъ періодѣ, про-

---

<sup>1)</sup> Долженъ еще замѣтить, что развитіе всѣхъ яицъ, заключенныхъ въ одномъ слизистомъ мѣшкѣ, идетъ совершенно одинаково, такъ что они въ одно и то же время всегда находятся на одной и той же стадіи развитія.

должающемся обыкновенно только пять дней, совершается первое появленіе органовъ зародыша, дальнѣйшее развитіе и усовершенствованіе которыхъ происходитъ уже въ третьемъ періодѣ, занимающемъ девятнадцать или двадцать дней.

Мое раздѣленіе періодовъ отличается отъ дѣленія, принятаго *Келликеромъ*, главнымъ образомъ въ томъ отношеніи, что оно не основывается на отдѣленіи зародыша отъ желтка и на образованіи желточного мѣшка. Не подлежитъ никакому сомнѣнію, что дифференцированіе желточного мѣшка не можетъ служить характеромъ пѣлаго періода, такъ какъ у различныхъ Головоногихъ оно совершается въ самое различное время (у *Loligo* и *Nepiоla* напр. желточный мѣшокъ образуется раньше всѣхъ органовъ, тогда какъ у *Sepia* онъ появляется позже ихъ). Также мало можетъ выражать собою и отдѣленіе зародыша отъ желточного мѣшка, процессъ, совершающійся чрезвычайно медленно и постепенно. Болѣе характернымъ для означенія границы втораго періода мнѣ кажется тотъ моментъ развитія, когда зародышъ представляется снабженнымъ всѣми своими органами и въ то же время носить на себѣ еще всѣ признаки настоящаго зародыша.

510306

## ПЕРІОДЪ ПЕРВЫЙ.

## ОБРАЗОВАНИЕ БЛАСТОДЕРМЫ.

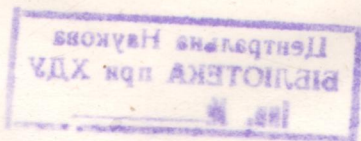
У *Sepiola*, точно также какъ и у другихъ Головоногихъ, существуетъ такъ называемая *частичная сегментация*, т. е. у нея первыя зародышевыя кліточки происходятъ вслѣдствіе раздѣленія одного только образовательнаго желтка. — Первыхъ стадій сегментации я не наблюдалъ, потому что онѣ совершались въ промежутокъ времени между снесеніемъ яицъ и принесеніемъ ихъ ко мнѣ, въ промежутокъ, продолжавшійся по крайней мѣрѣ нѣсколько часовъ. На самой ранней изъ изслѣдованныхъ мною стадій, острый полюсъ желтка былъ уже покрытъ довольно значительнымъ количествомъ зародышевыхъ кліточекъ. Прежде чѣмъ приступить къ подробному описанію ихъ, я долженъ остановиться на видѣнныхъ мною свойствахъ самого яйца.

Желтокъ, начиная съ самого ранняго времени, представляется овальнымъ тѣломъ, совершенно безцвѣтнымъ, но очень сильно преломляющимъ свѣтъ; выдавленный изъ оболочки

яйца, желтокъ распадается на множество мелкихъ шариковъ, прикасающихся и сливающихся другъ съ другомъ. Вся масса желтка отстоитъ отъ коріона на довольно незначительный, у обоихъ полюсовъ болѣе чѣмъ по бокамъ промежутокъ, выполненный безцвѣтною жидкостью, называемой обыкновенно (хотя и неосновательно) бѣлкомъ. Передъ зачаткомъ бываютъ замѣтны два маленькіе плазматическіе шарика, соответствующіе „путеводнымъ пузырькамъ“ (Richtungsbläschen) Брюхоногихъ и другихъ животныхъ. Самъ зачатокъ располагается сначала неправильно, потому что онъ сосредотчивается болѣе на одной только сторонѣ, прилежащей къ острому полюсу. Клѣточки круглаго зачатка располагаются въ одинъ слой, представляя двоякаго рода формы: удлиненыя клѣточки ограничиваютъ зачатокъ съ края, тогда какъ многогранныя клѣточки наполняютъ все остальное пространство его. Зародышевыя клѣточки на описываемой стадіи имѣютъ 0,06 мм. въ длину и ширину; притомъ онѣ представляются довольно толстыми. Кромѣ совершенно безцвѣтной протоплазмы въ нихъ замѣтно бываетъ еще только круглое, также безцвѣтное ядро (преломляющее свѣтъ гораздо слабѣе, нежели протоплазма); оболочки и ядрышка онѣ не имѣютъ вовсе. Во многихъ клѣточкахъ, въ особенности въ периферическихъ, бываетъ видно по два ядра, что указываетъ на размноженіе. (Долженъ замѣтить, что периферическія клѣточки, отличающіяся отъ прочихъ своей удлиненной, спереди расширенной формой, соответствуютъ „сегментамъ“ *Келликера*.)

20302

При дальнѣйшемъ развитіи замѣчается болѣе равномерное распредѣленіе зачатка, такъ что центръ его ложится въ самый концъ остраго полюса желтка. Въ то же время совершаются и другія измѣненія. Число клѣточекъ значитель-



но увеличивается, при чемъ величина каждой изъ нихъ становится меньшею; вмѣстѣ съ тѣмъ уменьшается и ихъ толщина. Удлиненныхъ клѣточекъ, соотвѣствующихъ сегментамъ, на второй день прослѣженной мною части перваго періода болѣе не находится: онѣ превращаются въ сходныя съ остальными полигональныя клѣточки и отличаются отъ нихъ почти только тѣмъ, что лежатъ не другъ подлѣ друга, а всегда на нѣкоторомъ разстояніи. Во время указанныхъ измѣненій зачатокъ покрываетъ около  $\frac{2}{11}$  желтка.

Послѣ описанныхъ измѣненій, т. е. въ третій день перваго періода, совершается процессъ, имѣющій весьма важное значеніе во всемъ дальнѣйшемъ развитіи: я имѣю въ виду *раздѣленіе зачатка на два зачатковые пласта*. Это образование совершается довольно постепенно. Сначала бываетъ замѣтно только утолщеніе одноклѣточного слоя, лежащее по краямъ зачатка и приблизительно равняющееся одной трети его. Потомъ только въ утолщенномъ мѣстѣ обнаруживаются два слоя клѣточекъ (по всей вѣроятности происшедшіе черезъ поперечное раздѣленіе первоначальныхъ клѣточекъ); клѣточки верхняго слоя представляются совершенно плоскими и тонкими, тогда какъ клѣточки нижняго слоя отличаются гораздо большею толщиною. Форма клѣточекъ обоихъ слоевъ остается многоугольною, при чемъ, рядомъ съ трапециoidalными, лежатъ пятиугольныя и шестиугольныя клѣточки.

Въ первое время полного дифференцированія, толщина обоихъ зародышевыхъ пластовъ остается одинаковою на всемъ ихъ протяженіи, за исключеніемъ краевъ, гдѣ вообще зачатокъ весьма значительно утончается.

Дальнѣйшее развитіе втеченіе перваго періода состоитъ въ разростаніи двуслоистаго зачатка, края котораго нако-

нецъ срастаются на верхнемъ полюсѣ желтка. По мѣрѣ того какъ клѣточки зачатка обрастаютъ желтокъ, промежутки между ними становятся болѣе значительными; въ это время клѣточки наружнаго слоя начинаютъ совершать амебообразныя движенія, сопровождающіяся выдвиганіемъ и втягиваніемъ протоплазмическихъ отростковъ. Большею частью форма этихъ отростковъ бываетъ округленная, хотя въ нѣкоторыхъ случаяхъ я наблюдалъ и довольно длинныя псевдоподіи. Амебообразныя движенія прекращаются только въ концѣ перваго періода, когда размножившіяся клѣточки тѣснѣе сближаются другъ съ другомъ и тѣмъ мѣшаютъ свободнымъ измѣненіямъ формы.

На восьмой день перваго періода зачатокъ обнимаетъ собою цѣлую половину желтка, а въ концѣ десятаго дня онъ покрываетъ уже весь желтокъ. Эта неравномѣрная продолжительность разростанія можетъ быть легко объяснена различіемъ толщины зачатка въ его верхней и нижней части. Въ самомъ дѣлѣ, въ то время какъ нижняя часть зачатка, т. е. будущій зародышъ, представляетъ намъ приблизительно толщину въ 0,07 мм., верхняя часть его, превращающаяся впоследствии въ желточный пузырь, оказывается почти неизмѣримо тонкой.

Во все продолженіе перваго періода, оба зародышевые пласта остаются состоящими изъ одного только слоя клѣточекъ. Это отношеніе измѣняется только втеченіе втораго періода развитія, къ изложенію котораго мы теперь переходимъ.

## ПЕРІОДЪ ВТОРОЙ.

### ПЕРВОНАЧАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ ОРГАНОВЪ.

Въ самомъ началѣ втораго періода, кѣточки наружнаго пласта верхней части бластодермы покрываются множествомъ мельчайшихъ мерцательныхъ волосковъ, обусловливающихъ круговое движеніе цѣлаго зародыша. Въ то же время обнаруживаются измѣненія въ нижней части бластодермы, вслѣдствіе которыхъ измѣняется и общая форма зародыша. При этомъ бластодерма значительно утолщается на нижнемъ концѣ (преимущественно насчетъ внутренняго пласта) и въ той ея части, которая ограничиваетъ тѣло зародыша сверху и отдѣляетъ его отъ зачатка желточного пузыря. Немного позже появляются два новыя утолщенія бластодермы, лежація по бокамъ тѣла, нѣсколько ниже экватора желтка, и потому невидимыя ни съ брюшной, ни со спинной стороны. Рассматривая эти утолщенія подробнѣе, оказывается, что они происходятъ почти исключительно на счетъ наружнаго пласта; ихъ контуръ бываетъ сначала замѣтенъ въ видѣ полуо-

вала, свободные концы которого теряются на поверхности зародыша. Только на второй день второго періода весь овалъ обрисовывается съ достаточной ясностью, образуя собою первичный зачатокъ органа зрѣнія. Рядомъ съ образованіемъ глазнаго овала, образуется маленькая складка наружнаго зародышеваго пласта; она сначала бываетъ замѣтна только съ одной стороны, но потомъ переходитъ дальше и окружаетъ наконецъ весь край овала.

Утолщеніе, находящееся на нижнемъ концѣ зародыша и имѣющее также овальную форму, дифференцируется очень рано и представляетъ собою зачатокъ мантии.

Во второй день второго періода, т. е. тогда, когда глазные зачатки уже приняли овальную форму, образуется еще ротовое отверстіе. Ротъ располагается по срединѣ тѣла на брюшной сторонѣ зародыша, представляясь въ видѣ подковообразной щели, устланной со всѣхъ сторонъ наружнымъ пластомъ. Ротъ ведетъ въ небольшое мѣшкообразное углубленіе, границы котораго впрочемъ опредѣляются нѣсколько позже. Вслѣдъ затѣмъ появляются еще три новые органа: жабры, ноги и органъ слуха. Симметричные зачатки жаберъ, лежащіе на брюшной сторонѣ, непосредственно надъ рудиментарной мантией, состоятъ изъ двухъ бугорковъ, образованныхъ насчетъ обоихъ зародышевыхъ пластовъ. Сходную форму и строеніе представляютъ зачатки двухъ паръ ногъ, лежащіе, также какъ и жабры, на брюшной поверхности зародыша. Рудименты жаберъ и ногъ отличаются другъ отъ друга только положеніемъ (ноги располагаются на верхней границѣ зародыша, подъ частью, идущею на образованіе желточного пузыря) и величиной, такъ какъ зачатки ногъ представляются почти вдвое большими противъ жаберныхъ

бугорковъ. Нужно замѣтить, что въ образованіи жаберныхъ и ножныхъ рудиментовъ внутренній пластъ принимаетъ гораздо большее участіе нежели наружный, который собственно играетъ роль простой оболочки.

На брюшной сторонѣ зародыша, на пространствѣ между рудиментами ногъ и жаберъ, образуются одновременно два симметрично расположенныя углубленія, устланныя верхнимъ пластомъ. Эти углубленія, имѣющія форму цилиндрическихъ не глубокихъ мѣшковъ и открывающіяся наружу довольно значительными отверстиями, представляютъ собою примитивныя зачатки слуховаго аппарата.

Одновременно съ появленіемъ зачатковъ ногъ, жаберъ и слуховыхъ мѣшечковъ, т. е. на третій день втораго періода, совершается и прогрессивное развитіе существовавшихъ уже прежде органовъ. Весьма замѣтныя измѣненія представляютъ глазныя зачатки. Лежавшіе прежде на обоихъ бокахъ зародыша, они переходятъ теперь (очевидно вслѣдствіе размноженія прилегающихъ клѣточекъ) на брюшную сторону его; они сохраняютъ еще овальную форму, но почти до половины покрываются кольцеобразной складкой наружнаго пласта, о которой мы уже упоминали, говоря о первыхъ стадіяхъ развитія глаза. Вмѣстѣ съ тѣмъ замѣчается значительное утолщеніе какъ наружнаго пласта, образующаго собственно глазной овалъ, такъ и непосредственно подъ нимъ лежащей части внутренняго пласта, изъ которой впослѣдствіе образуется глазной нервный узелъ.

Овальный зачатокъ мантии, ограничивающійся на брюшной сторонѣ гораздо болѣе рѣзкимъ контуромъ, чѣмъ на спинной поверхности зародыша, представляетъ на третій день втораго періода мѣстное утолщеніе наружнаго пласта, лежа-

щее въ самомъ центрѣ овала и служащее впоследствии для выдѣленія *os seriae*. Кромѣ того, въ срединѣ овала образуется еще небольшое овальное возвышеніе, которое при дальнѣйшемъ развитіи превращается въ плавники.

Чтобы окончить описаніе зародыша, какъ мы его видимъ на третій день второго періода, мнѣ остается сказать еще о зачаткѣ желточного пузыря и о нѣкоторыхъ общихъ особенностяхъ самого зародыша. Въ указанное время зародышъ представляетъ снаружи нѣсколько лирообразную форму, причемъ на срединѣ его замѣчается небольшой перехватъ, соответствующій линіи, ограничивающей зачатки ногъ снизу. Этимъ перехватомъ весь зародышъ дѣлится на двѣ части: на нижнюю — собственно зародышъ, и на верхнюю, составляющую зачатокъ желточного пузыря и вмѣщающую въ себя также рудименты ногъ. Оба пласта, составляющіе зачатокъ желточного пузыря, состоятъ изъ низкихъ, въ оптическомъ разрѣзѣ веретенообразныхъ клѣточекъ. На третій день верхній пластъ, покрытый снаружи мерцательными волосками, отдѣляется отъ нижняго пласта, плотно облегающаго желтокъ, причемъ клѣточки обоихъ пластовъ остаются въ сообщеніи посредствомъ весьма тонкихъ волоконъ, составляющихъ по видимому отростки клѣточекъ внутренняго слоя.

На боковыхъ частяхъ нижней половины зародыша замѣчается довольно значительное утолщеніе верхняго пласта, достигающее внизъ до самой мантии. Сильнѣе всего утолщается выпуклость зародыша, прилегающая къ глазнымъ рудиментамъ.

Заклученный внутри зародышевыхъ пластовъ питательный желтокъ повторяетъ въ точности формы самого зародыша, за исключеніемъ прилегающей къ мантии нижней его части, которая представляется нѣсколько заостренною.

На четвертый день второго періода къ прежде существовавшимъ органамъ присоединяются еще зачатки воронки и заднепроходнаго бугра. Зачатокъ воронки состоитъ изъ двухъ полосъ, отклоняющихся отъ экватора примѣрно на  $45^{\circ}$  и отдѣляющихся другъ отъ друга на довольно значительное (несравненно меньшее вверху, чѣмъ внизу) разстояніе. Обѣ полосы воронки, расположенныя на брюшной поверхности между зачатками слуховыхъ органовъ и жабрами, представляютъ собою утолщеніе внутренняго зародышеваго пласта, покрытое сверху тонкимъ слоемъ верхняго пласта. Анальный, или заднепроходный бугорокъ появляется между жаберными рудиментами, представляя съ ними величайшее сходство; онъ состоитъ, какъ и много другихъ органовъ, изъ утолщеннаго отростка внутренняго пласта, покрытаго наружнымъ пластомъ.

Кромѣ новообразованія воронки и анальнаго бугра, на четвертый день замѣчается еще дальнѣйшая фаза развитія органовъ, появившихся въ первые три дня второго періода. Мы рассмотримъ въ слѣдующихъ строкахъ каждый органъ отдѣльно.

*Кишечный каналъ* представляется состоящимъ изъ довольно широкаго углубленія въ видѣ кармана, выполненнаго вросшимъ въ него бугоркомъ. Бугорокъ этотъ, образовавшійся вслѣдствіе мѣстнаго утолщенія внутренняго зародышеваго пласта, покрывается тонкимъ эпителиальнымъ слоемъ, который сначала образуетъ посрединѣ продолжный желобокъ, а потомъ — закрытую трубку. Чтобы лучше уяснить образованіе этой трубки, которая есть ничто иное какъ общій слюнной протокъ, стоитъ сказать только, что она образуется совершенно также, какъ нервная трубка у Позвоночныхъ. Самый

бугорокъ, внутри котораго находится слюнной протокъ, представляет собою зачатокъ рѣзгунх, тогда какъ полость въ видѣ кармана играетъ роль полости рта. Другихъ частей кишечнаго канала въ указанное время еще не находится.

*Слуховые мышечки* измѣняются въ томъ отношеніи, что ихъ внутренняя полость замѣтно увеличивается, тогда какъ діаметръ наружнаго отверстія, напротивъ того, уменьшается. Вслѣдствіе этого, самый органъ переходитъ изъ продолговатой формы въ болѣе округленную.

Въ развитіи *глаза* въ указанное время играетъ главную роль разрастаніе кольцеобразной складки наружнаго слоя, которая доходитъ почти до самой вершины глазнаго овала. Самая складка поэтому принимаетъ уже видъ настоящей оболочки, имѣющей только посреди очень небольшое отверстіе.

Описывая измѣненія, происходящія на четвертый день втораго періода, нужно сказать еще о довольно рѣзкомъ отдѣленіи мантии отъ прочихъ частей зародыша и о внѣдреніи внутрь его нижняго отростка питательнаго желтка.

Въ концѣ втораго періода, результатомъ дифференцированія органовъ является принятіе зародышемъ формы, характерной для Головоногого. Въ это время появляются нервные и сосудистые центры, дифференцируются плавники и третья пара ногъ.

Перехватъ, отдѣляющій тѣло зародыша отъ желточнаго пузыря, углубляется на пятый день втораго періода настолько, что ширина перехваченнаго мѣста составляетъ менѣе половины своей первоначальной ширины. Вслѣдствіе этого желточный пузырь обозначается какъ особый придаточный органъ, въ которомъ хранится большой запасъ питательнаго матеріала. Стѣнки пузыря начинаютъ совершать непрерывныя

движенія, состоящія въ приближеніи наружнаго пласта къ внутреннему и въ отдаленіи перваго отъ втораго. Эти движенія обусловливаются тонкими волокнами, соединяющими оба пласта, и совершенно сходными съ мускульными волокнами, найденными мною въ амніонѣ Скорпіона <sup>1)</sup>).

Ниже грушевиднаго желточнаго пузыря, т. е. къ низу отъ перехвата, выдаются по бокамъ два цилиндрическіе отростка, составляющіе собственно боковую часть зародыша, или то, что *Келликеръ* означаетъ именемъ *головныхъ лопастей*. Снаружи онѣ раздѣляются на двѣ части, изъ которыхъ въ верхней помѣщаются глаза и глазные нервные узлы, а въ нижней — хрящи и боковые отростки питательнаго желтка. За головными лопастями находится мантия и покрытая ею часть туловища; снизу мантия оканчивается двумя, довольно значительно выдающимися плавниками.

Непосредственно надъ перехватомъ прикрѣпляются зачатки ногъ, которыхъ теперь находится уже три пары: первая пара прикрѣпляется по бокамъ зародыша, тогда какъ одновременно съ ней развившаяся вторая пара (болѣе удлиненныхъ ногъ) переходитъ болѣе на брюшную сторону; на пятый день появляющаяся, третья пара ногъ уже совершенно лежитъ на брюшной сторонѣ, надъ рудиментами воронки. Въ строеніи всѣхъ трехъ паръ ногъ не замѣчается никакого различія и ни на одной изъ нихъ еще не находится присосковъ.

Въ концѣ втораго періода, обѣ половинки воронки сближаются до такой степени, что верхніе ихъ концы совершен-

---

<sup>1)</sup> См. мои Embryologische Studien an Insecten. Стр. 103.

но сходятся и мало по малу срастаются; вслѣдствіе этого наконецъ изъ двухъ длинныхъ полосъ образуется цѣльный непарный органъ, весьма напоминающій своей характерной формой воронку взрослого Головоногого.

*Кишечный каналъ* претерпѣваетъ въ послѣдній день втораго періода довольно незначительныя измѣненія. Изъ сумкообразной формы, передняя часть его переходитъ въ лирообразную, при чемъ замѣчается довольно значительное расширеніе нижняго слѣднаго конца. Большее значеніе имѣютъ измѣненія въ задней части кишечнаго аппарата, т. е. въ апальномъ бугоркѣ, потому что въ немъ образуется углубленная полость, дѣлящаяся на два канала: на прямую кишку и на зачаточный чернильный мѣшокъ; какъ тотъ, такъ и другой органъ имѣютъ стѣнки, состоящія изъ наружнаго пласта.

Изъ *органовъ кровообращенія* прежде всего образуются два предсердія. Ихъ образованію предшествуетъ довольно сильное размноженіе клѣточекъ внутренняго зародышеваго пласта и группированіе ихъ въ двѣ симметрично лежащія круглыя кучки. Эти, непосредственно подъ жабрами лежащія зачатки предсердій представляются совершенно плотными органами, еще вовсе лишенными внутренней полости. (Полость эта развивается уже въ началѣ третьяго періода). На пространствѣ между зачатками предсердій замѣчается также нѣкоторое утолщеніе внутренняго пласта, но оно располагается неправильно, не принимая никакой опредѣленной формы, какъ мы это видѣли относительно предсердій.

Единственное измѣненіе, представляемое *жабрами* въ разсматриваемый нами моментъ, состоитъ въ увеличеніи объема бугорковъ, не сопровождаемое однако дальнѣйшимъ дифференцированіемъ.

Разсматривая зародышъ въ концѣ втораго періода со спинной стороны, мы замѣчаемъ по бокамъ рудимента передней части кишечнаго канала очень значительное утолщеніе внутренняго зародыша пласта. Это парное утолщеніе, имѣющее приблизительно овальную форму, представляетъ первый зачатокъ *ganglion cerebrale*. Иногда бываетъ можно видѣть даже ту часть его, которая покрываетъ рудиментъ передней кишки (*Vorderdarm*). Изъ другихъ частей нервной системы въ тоже время бываетъ замѣтенъ большой парный *ganglion opticum*, образующійся также на счетъ внутренняго пласта и занимающій верхнюю половину головныхъ ложасти.

Главное измѣненіе, представляемое на пятый день втораго періода *глазомъ*, состоитъ въ образованіи тонкаго слоя красноватаго пигмента. Пигментъ появляется сначала въ формѣ мельчайшихъ зернышекъ, расположенныхъ по краямъ глазной выпуклости; потомъ масса его увеличивается и онъ распространяется на всей поверхности овала. Разсматривая пигментный слой при значительныхъ увеличеніяхъ, мы отличаемъ въ немъ довольно большое количество безцвѣтныхъ овальныхъ клѣточныхъ ядеръ (не содержащихъ внутри ядрышка) и общую массу протоплазмы съ множествомъ пигментныхъ зернышекъ. (Послѣднія группируются въ наибольшемъ количествѣ вокругъ клѣточныхъ ядеръ). Нужно еще прибавить, что пигментная оболочка находится на поверхности первичнаго глазнаго овала, что, слѣдовательно, складка, превратившаяся въ глазную оболочку, остается совершенно безцвѣтной.

Одновременно съ образованіемъ пигмента, между первичнымъ глазнымъ оваломъ и значительно утолщенной глазной

оболочкой появляется весьма замѣтный промежутокъ, который постепенно все болѣе и болѣе увеличивается. Это явленіе происходитъ вслѣдствіе того, что выпуклый глазной овалъ мало по малу уплощается, а вслѣдствіи даже весьма значительно углубляется. Объ этомъ мы будемъ говорить впродолженіи при изложеніи явленій третьяго эмбриональнаго періода.

Весьма интересны измѣненія, замѣчаемыя въ слуховомъ органѣ. Наружное отверстіе слуховаго мѣшечка становится весьма мало, при чемъ вся верхняя часть мешечка значительно удлинняется и превращается въ трубкообразный каналъ. Этотъ каналъ, который мы съ полнымъ правомъ можемъ принять за *recessus vestibuli*, составляетъ непосредственное продолженіе слуховаго мѣшечка, на виѣшнемъ краѣ (т. е. на краѣ, обращенномъ къ головнымъ лопастямъ) котораго онъ помѣщается.

Мы уже сказали, что въ концѣ втораго періода, мантия представляется въ формѣ весьма рѣзко обособленной складки, окружающей выдавшуюся наружу нижнюю часть зародыша. Теперь мы должны прибавить, что на поверхности мантии, за исключеніемъ только той части ея, на которой насажены плавники, появляются маленькіе бугорки, покрытые мелкими мерцательными волосками. При помощи этихъ двигательныхъ аппаратовъ, а также и посредствомъ мерцательнаго покрова на желточномъ пузырьѣ, зародышъ непрерывно совершаетъ свои круговыя движенія, которыя не перестаютъ до самого конца эмбриональнаго развитія.

Въ полной связи съ форменными измѣненіями зародыша находятся и измѣненія заключенной внутри его части питательнаго желтка. Въ нижней части желтокъ образуетъ выс-

тупъ, соотвѣтствующій выступу мантийной части зародыша. Кромѣ того, желтокъ выступаетъ еще по бокамъ, въ видѣ парнаго коническаго отростка, который входитъ въ головныя лопасти, занимая въ нихъ нижнюю часть. (Выше желточнаго отростка лежитъ оптическій гангліи). Вообще, заключенный внутри зародыша желтокъ, который, мимоходомъ сказать, вовсе не облекается „внутреннимъ желточнымъ пузырькомъ“ (*Келликеръ*), имѣетъ трилопастную форму.

Гистологическое строеніе зародыша остается во все продолженіе втораго періода почти безъ измѣненій. Наружный, или верхній зародышевый пластъ представляется состоящимъ изъ удлинненныхъ клѣточекъ, лежащихъ въ одномъ только слое и снабженныхъ овальнымъ ядромъ. Клѣтки внутренняго, или нижняго зародышеваго пласта ложатся, напротивъ, во многихъ слояхъ и отличаются отъ другихъ неправильной округленностью формъ; часто впрочемъ содержимое ихъ сливается вмѣстѣ, влѣдствіе чего отдѣльными представляются только безцвѣтныя, слабо преломляющія свѣтъ ядра. Отсутствіе ядрышка и оболочки обще клѣточкамъ обоихъ слоевъ.