

Н.В. Бобрецкии

Исследования о развитии головоногих

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 93
ББК 63.3
Н11

Н11 **Н.В. Бобрецкии**
Исследования о развитии головоногих / Н.В. Бобрецкии – М.: Книга по Требованию, 2017. – 114 с.

ISBN 978-5-517-97519-5

ISBN 978-5-517-97519-5

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2017
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2017

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

Главные черты эмбрионального развитія головоногихъ намѣчены, какъ извѣстно, Келликеромъ въ его обширномъ трудѣ „Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden (1844).“ Наблюденія Келликера относятся преимущественно къ развитію сепин; за тѣмъ Келликеромъ описаны нѣкоторыя стадіи развитія *Loligo*, *Argonauta* и *Tremoctopus*. Показавъ, что сегментация яйца головоногихъ принадлежитъ къ типу частичнаго дробленія желтка, Келликеръ весьма обстоятельно описалъ развитіе наружной формы зародыша головоногихъ, выяснилъ отношеніе желточного пузыря къ зародышу и съ замѣчательною для того времени точностью прослѣдилъ послѣдовательный ростъ какъ наружныхъ, такъ и внутреннихъ органовъ; первоначальное же развитіе внутреннихъ органовъ, въ большинствѣ случаевъ, или вовсе осталось для него неизвѣстнымъ, или же было истолковано имъ ошибочно. Въ тѣсной связи съ этимъ стоитъ и то обстоятельство, что Келликеръ отвергалъ существованіе эмбриональныхъ листковъ въ зачаткѣ головоногихъ.

Этотъ пробѣлъ былъ въ значительной мѣрѣ выполненъ Мечниковымъ въ его „Исторіи эмбриональнаго развитія *Sepioida* (1867).“ Мечниковъ отличилъ въ зачаткѣ *Sepioida* два зародышевыхъ пласта: 1) наружный или „эпителіальный“, изъ котораго, по его мнѣнію, развивается кожа, хрящи, органы чувствъ и пищеварительный каналъ со всѣми его придатками, т. е. слюнными железами, печенью и чернильнымъ мѣшкомъ, — и 2) внутренний или „паренхиматозный“ пластъ, который идетъ на образованіе мускуловъ, первой системы и органовъ кровообращенія. Оставляя болѣе подробное изложеніе полученныхъ прежними наблюдателями данныхъ—до тѣхъ главъ, гдѣ спеціально будетъ рѣчь о развитіи тѣхъ или другихъ органовъ, я замѣчу здѣсь, что Мечниковымъ достаточно разъяснено развитіе передней кишки, образованіе чернильнаго

мѣшка, какъ выступа задней кишки, развитіе слуховыхъ пузырьковъ и проложенъ путь къ разъясненію развитія глаза.

Въ ту пору, когда я приступилъ къ изученію эмбриональнаго развитія головоногихъ, литература этого предмета, если не считать незначительныхъ, болѣе раннихъ работъ Кювье, Дюже и Ванъ-Бенедена, ограничивалась двумя вышеприведенными трудами и уже послѣ того, какъ мои изслѣдованія надъ эмбриологіей головоногихъ были почти закончены, появились о томъ же предметѣ работы Усова, Греннахера, Рэ-Ланкестера и Фоля. Эти работы, весьма естественно, отняли во многомъ у настоящаго моего труда интересъ новизны, но вмѣстѣ съ тѣмъ дали мнѣ случай вновь пересмотрѣть спорные пункты и еще болѣе укрѣпиться въ тѣхъ выводахъ, къ которымъ я пришелъ до появленія упомянутыхъ работъ. Нисколько не претендуя на права первенства, которыя по справедливости принадлежатъ лицамъ, раньше другихъ заявившимъ о сдѣланныхъ ими открытіяхъ, я считаю нужнымъ замѣтить, что всѣ факты, изложенные въ настоящемъ трудѣ, были получены мною совершенно независимо, ранѣе появленія перечисленныхъ выше изслѣдованій, и могу сослаться въ этомъ случаѣ на свидѣтельство моего высокоуважаемаго друга А. О. Ковалевскаго, которому я сообщалъ получаемые мной результаты по мѣрѣ хода самыхъ изслѣдованій.

Скажу въ нѣсколькихъ словахъ о каждой изъ этихъ новѣйшихъ работъ.

М. Усовъ напечаталъ до сихъ поръ только странное предварительное сообщеніе *) о своихъ

*) Сперва въ Трудахъ С.-Петербургскаго Общ. Естествоисп. см. протоколъ засѣданій Зоологическаго Отдѣленія 27-го февраля и 21-го марта 1874, а затѣмъ еще болѣе подробно и съ дополненіями въ *Archiv für Naturgeschichte* за 1874 г. „*Zoologisch-embryologische Untersuchungen*“, стр. 329—372.

обширныхъ и продолжительныхъ изслѣдованіяхъ по исторіи эмбріональнаго развитія четырехъ различныхъ видовъ головоногихъ. Опъ впервые обстоятельно и точно описалъ процессъ сегментаціи яйца головоногихъ и показалъ образованіе зачатка для внутренней раковины путемъ углубленія паружнаго листа,—фактъ, заявленный почти одновременно также Рэ-Ланкестеромъ и Фолемъ. Относительно образованія органовъ Усовъ въ своихъ выводахъ весьма близко сходится съ Мечниковымъ. Главнѣйшее различіе состоитъ въ слѣдующемъ: на счетъ верхняго эмбріональнаго листа Усовъ справедливо относитъ только наружный эпителий, а не всю кожу; даѣе, паренхиматозный пластъ Мечникова Усовъ описываетъ какъ средній зародышевый листъ и принимаетъ расщепленіе этого послѣдняго на кожномускульный и кишечно-волокнуистый слой, строго различая внутренніе органы по ихъ образованію изъ того или другаго слоя; наконецъ эпителиальную выстилку пищеварительнаго канала, на всемъ протяженіи этого послѣдняго, которую онъ вмѣстѣ съ Мечниковымъ относитъ на счетъ двухъ (ротоваго и анальнаго) углубленій верхняго листа, Усовъ рассматриваетъ какъ кишечно-железистый листъ.

Работа Гренахера*) посвящена описанію эмбріональнаго развитія яицъ одного неопредѣленнаго ближе головоногаго. Помимо нѣкоторыхъ интересныхъ особенностей развитія упомянутыхъ яицъ, каковы напримѣръ: весьма раннее появленіе хроматофоръ, очень слабое развитіе паружнаго желточнаго пузыря и т. д., въ статьѣ Гренахера особенно важны нѣкоторыя новыя данныя относительно развитія глаза, поправляющія и дополняющія наблюденія Мечникова по этому предмету.

Рэ-Ланкестеръ въ своей небольшой статьѣ**) впервые приводитъ нѣкоторыя, болѣе или менѣе удачныя разрѣзы зародышей *Loligo*, бросающіе новый свѣтъ на образованіе средней кишки и подтверждающіе наблюденія Гренахера относительно развитія глаза.

Наконецъ, короткая замѣтка Фоля**), относящаяся

*) Grenacher. Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. B. XXIV, 1874, стр. 419—498, таб. XXXIX—XLII. Предварительное сообщеніе въ *Göttinger Nachrichten*, 1873, № 4—миѣ осталось воее неизвѣстнымъ.

**) Ray Lankester. Observations on the Development of the Cephalopoda. Quarterly Journal of Microscop. Science. January, 1875, стр. 37—46, табл. IV и V.

***) Arch. de Zoologie experim. et générale. 1874, T. III, № 3.

ся къ развитію *Sepiola*, имѣетъ поверхностный характеръ и въ сравненіи съ вышеприведенными трудами не вноситъ ничего новаго.

Изслѣдованія, составляющія предметъ настоящаго труда, были произведены мною во время продолжительнаго пребыванія моего на берегахъ Средиземнаго моря, въ южной Италіи. Весною и лѣтомъ 1874 года, въ Неаполѣ, я имѣлъ возможность подробно изучитъ развитіе яицъ *Loligo* и достаточно познакомиться съ эмбріологіей сепіи; лѣтомъ того же года я наблюдалъ въ Мессинѣ развитіе яицъ аргонавта и того неизвѣстнаго головоногаго, исторія развитія котораго недавно описана Гренахеромъ въ цитированной выше статьѣ; наконецъ, зимою 1874—1875 года, въ Неапольской зоологической станціи, я имѣлъ случай изучать эмбріологію *Sepiola*.

Такъ какъ изъ всѣхъ перечисленныхъ выше головоногихъ наиболѣе обстоятельно изучено мною развитіе *Loligo*, то при изложеніи моихъ наблюдений я буду имѣть въ виду главнымъ образомъ эмбріологію этого послѣдняго животнаго, и другихъ родовъ головоногихъ коснусь па столько, на сколько это пужно, чтобъ показать, что развитіе ихъ во всѣхъ существенныхъ чертахъ идетъ такъ же, какъ и у *Loligo*, съ весьма небольшими отличіями, имѣющимися совершенно второстепенное значеніе.

Методъ, котораго я по преимуществу придерживался въ своихъ изслѣдованіяхъ, это методъ разрѣзовъ, и потому въ прилагаемыхъ при настоящей работѣ таблицахъ читатель встрѣтитъ почти исключительно рисунки разрѣзовъ по различнымъ направленіямъ, снятые съ препаратовъ при помощи камеръ-люциды. *) Для того, чтобы не увеличивать безъ нужды числа таблицъ, особенно въ виду скорого появленія подробной работы Усова, трактующей о томъ же предметѣ, я счелъ излишнимъ прилагать рисунки наружнаго вида зародышей и сдѣлалъ исключеніе въ этомъ отношеніи только для раннихъ стадій сегментаціи, описаніе которыхъ, данное Усовымъ, возбуждаетъ нѣкоторыя недоразумѣнія.

Прежде, чѣмъ приступить къ самому описанію, я считаю пужнымъ, для большей ясности послѣдующаго изложенія, сдѣлать предварительно нѣко-

*) Подлинныя препараты находятся въ зоологическомъ музеѣ Московскаго университета.

торья оговорки. Противно большинству молхъ предшественниковъ, я ставлю зародышей головоногихъ въ томъ положеніи, какое припимасть Гегенбауръ для взрослыхъ, при сравненіи ихъ съ другими моллюсками, т. е. ртомъ внизъ, аборальнымъ концемъ вверхъ, спинной поверхностью напередъ, брюшной—назадъ; въ самомъ яйцѣ образовательный полюсъ будетъ верхнимъ, противоположный или питательный полюсъ яйца—нижнимъ. Съ чисто эмбриологической точки зрѣнія такая постановка представляетъ, между прочимъ, большую выгоду уже въ томъ отношеніи, что значптельно облегчаетъ сравненіе зародышей головоногихъ съ зародышами другихъ животныхъ и, прежде всего, остальныхъ моллюсковъ.

Чтобы по возможности избѣжать повтореній, я опишу вначалѣ сегментацію яйца и образованіе зародышевыхъ листковъ, скажу затѣмъ въ общихъ чертахъ о развитіи наружной формы зародыша и перейду къ подробному изложенію исторіи разви-

тія отдѣльныхъ системъ органовъ. Наконецъ, послѣдняя глава будетъ посвящена сравненію эмбриональнаго развитія головоногихъ съ развитіемъ другихъ моллюсковъ и общимъ выводамъ.

Не задаваясь цѣлью писать монографію о развитіи головоногихъ и не претендуя поэтому на всестороннюю полноту, я имѣю въ виду главнымъ образомъ сообщить результаты собственныхъ эмбриологическихъ изслѣдованій надъ этими животными, изслѣдованій, которыя, позволяя себѣ надѣяться, во многихъ пунктахъ болѣе или менѣе значительно раздвигаютъ рамки нашихъ знаній относительно развитія голоновоногихъ.

Въ заключеніе я считаю пріятнымъ со своей стороны долгомъ засвидѣтельствовать мою глубочайшую признательность Императорскому Обществу Любителей Естественнаго, Антропологіи и Этнографіи, которое оказало мнѣ щедрое пособіе для выполненія настоящаго труда.



Сегментация яйца и образование зародышевых листковъ.

Сегментация яйца головоногихъ, какъ показали еще Келликеръ, происходитъ по типу частичнаго дробленія желтка; по самый ходъ этого процесса впервые точно и обстоятельно описанъ Усовымъ. Я наблюдалъ сегментацию яйца болѣе или менѣе послѣдовательно у *Loligo*, *Sepia* и *Sepioida*, и мои наблюденія вообще стоятъ въ полномъ согласіи съ показаніями Усова.

Главная особенность, которая характеризуетъ ходъ сегментации у названныхъ головоногихъ, состоитъ въ томъ, что только двумя первыми бороздками образовательный желтокъ дѣлится на равные сегменты (на 2 и потомъ на 4); далѣе дробленіе желтка идетъ своеобразно, но совершенно сходно у всѣхъ названныхъ выше головоногихъ. „Изъ четырехъ сегментовъ, говоритъ Усовъ, *) послѣдовательно образуются сначала шесть и далѣе восемь *равныхъ* сегментовъ. Между этими двумя стадіями, въ центрѣ схождения бороздокъ, отъ двухъ наиболѣе узкихъ сегментовъ, еще въ самый ранній моментъ ихъ появленія, отдѣленіемъ верхнихъ ихъ частей или вершинъ образуются двѣ первичныя центральныя кѣтки (*Furchungskugel*).“ — Стадіи съ 6-ю сегментами мнѣ не приходилось наблюдать и я склоненъ разсматривать ее не какъ нормальный, типическій моментъ въ ходѣ сегментации, но какъ явленіе скорѣе случайное, вызванное неравномерностью въ дѣленіи отдѣльныхъ сегментовъ, неравновременностью, которая вообще встрѣчается довольно часто и вызываетъ болѣе или менѣе значительныя отклоненія отъ нормальнаго хода сегментации. Что же касается до стадіи съ 8-ю сегментами, то главный характеръ ея и состоитъ именно въ томъ, что два изъ 8 сегментовъ значительно отличны отъ остальныхъ по своей формѣ и величинѣ, а слѣдовательно не можетъ быть и

рѣчи о дѣленіи на „восемь равныхъ сегментовъ.“ *)

Фиг. 1 представляетъ намъ такую стадію у *Loligo*, а фиг. 6—у *Sepia*. На обонхъ рисункахъ прежде всего бросаются въ глаза два смежные сегмента (а), которые значительно уже остальныхъ 6 сегментовъ, имѣютъ продолговатую форму и еще болѣе суживаются къ периферическому концу. Между центральными концами сегментовъ остается иногда (фиг. 6) довольно значительный промежутокъ, въ которомъ просвѣчиваетъ штателъный желтокъ, но обыкновенно центральные концы двухъ вышеупомянутыхъ узкихъ сегментовъ довольно широко соприкасаются съ соответствующими концами двухъ противолежащихъ сегментовъ, вслѣдствіе чего вершины остальныхъ сегментовъ (по 2 съ каждой стороны) являются нѣсколько отодвинутыми отъ центра сегментационнаго кружка, и небольшіе промежутки, которые остаются между вершинами сегментовъ, скоро исчезаютъ.

Эти же рисунки показываютъ намъ, что обособленіе первыхъ кѣтокъ (*Furchungskugel*) происходитъ типически уже послѣ раздѣленія образовательнаго желтка на 8 сегментовъ. Здѣсь не только не началось еще обособленіе центральныхъ кѣтокъ, но въ каждомъ сегментѣ просвѣчиваетъ только одно ядро, между тѣмъ дѣленію сегментовъ вдоль или поперегъ (т. е. отшнурованію отъ нихъ кѣтокъ) всегда предшествуетъ появленіе въ нихъ двухъ ядеръ. **)

Далѣе, отдѣленіе первыхъ кѣтокъ отъ двухъ

*) Такъ какъ Усовъ говоритъ вслѣдъ затѣмъ о двухъ „наиболѣе узкихъ“ сегментахъ, то я готовъ былъ приписать это очевидное противорѣчіе простой опечаткѣ, но странно, что и въ нѣмецкомъ переводѣ повторяется также „acht gleiche Segmente“ (стр. 342).

***) Къ сожалѣнію, я въ свое время недостаточно обратилъ вниманіе на судьбу ядеръ и не пробовалъ изучать первыхъ стадій сегментации посредствомъ разрѣзовъ, а послѣ того, какъ много сдѣлано было въ этомъ отношеніи интересныя наблюденія у гастроподъ, примыкающія къ известнымъ наблюденіямъ Ауербаха, Бючли, Фолья, Флемминга и др., я не имѣлъ болѣе случая достать раннія стадіи сегментации головоногихъ.

узкихъ сегментовъ, равно какъ и отъ двухъ противоположащихъ послѣднимъ, идетъ болѣе или менѣе параллельно, такъ что первыя четыре центральныя клѣтки появляются почти одновременно (фиг. 2), и при томъ двѣ клѣтки (*a'*), отшпуровавшіяся отъ двухъ узкихъ сегментовъ (*a*), всегда бывають значительно меньше двухъ другихъ клѣтокъ (*b'*), которыя отдѣлились отъ сегментовъ (*b*), противоположащихъ узкимъ.

Вслѣдъ за обособленіемъ первыхъ четырехъ клѣтокъ начинается продольное дѣленіе въ тѣхъ 4-хъ сегментахъ, которые не участвовали въ отдѣленіи клѣтокъ, причемъ каждый изъ нихъ дѣлится на двое, такъ что вокругъ четырехъ центральныхъ клѣтокъ мы получаемъ 12 сегментовъ (фиг. 3—кальмаръ, фиг. 7—сепія).

Въ дальнѣйшемъ дѣленіи сегментовъ и обособленіи клѣтокъ становится труднымъ найти строгую численную правильность, такъ какъ тотъ и другой процессы идутъ обыкновенно далеко не одновременно во всѣхъ сегментахъ. Масса сегментаціонныхъ клѣтокъ быстро увеличивается какъ вслѣдствіе постоянного отшпуровыванья центральныхъ концовъ сегментовъ, которые вмѣстѣ съ тѣмъ продолжаютъ дѣлиться вдоль по поламъ, такъ и путемъ самостоятельнаго дѣленія прежде образовавшихся клѣтокъ. Два вышеупомянутые узкіе сегмента, какъ показываетъ сравненіе различныхъ стадій сегментаціи, по видимому вовсе не подвергаются продольному дѣленію, а продолжаютъ лишь отдѣлять отъ своихъ центральныхъ концовъ новыя клѣтки, и ихъ еще долго можно отличить между остальными сегментами (фиг. 4 и 5 *a*). Въ концѣ концовъ всѣ сегменты распадаются мало по малу на группы клѣтокъ, расходящіяся въ видѣ лучей на окружности зародышеваго кружка (*Keimscheibe*), составленнаго изъ одного слоя плотно прилегающихъ другъ къ другу клѣтокъ.

По Усову, сегменты (въ числѣ 32), продолжая въ своихъ вершинахъ дѣлиться на группы клѣтокъ, въ своей нижней части не рѣдко отдѣлены одинъ отъ другаго „и протоплазма ихъ тонкимъ слоемъ отдѣляетъ всю массу питательнаго желтка“. Вслѣдствіе этого постепенное разрастаніе бластодермы вокругъ питательнаго желтка и замыканіе ея на нижнемъ полюсѣ яйца Усовъ относитъ на счетъ клѣтокъ, образовавшихся вслѣдствіе окончательнаго дѣленія сегментовъ. Онъ увѣряетъ, что посредствомъ особеннаго, имъ подробно описаннаго метода ему удавалось вполне отдѣлять образовательный желтокъ, снимая его въ видѣ тонкой плѣпочки со всей поверхности яйца. Прежде всего я считаю

нужнымъ при этомъ замѣтить, что отъ вниманія Усова совершенно ускользнула желточная оболочка, въ присутствіи которой у *Loligo* весьма легко убѣдиться. Какъ извѣстно, еще Мечниковъ показалъ, что та внутренняя стекловидная оболочка яйца головоногихъ, которую Келликеръ описалъ какъ желточную оболочку (*Dotterhaut*), на самомъ дѣлѣ соответствуетъ *chorion*, что несомнѣнно доказывается уже существованіемъ въ ней микропиле. Въ раннихъ стадіяхъ развитія *chorion* довольно плотно прилегаетъ къ поверхности яйца, но послѣ между нимъ и яйцомъ образуется все болѣе и болѣе значительный промежутокъ. Подъ вліяніемъ раствора хромовой кислоты слизь, обволакивающая яйца *Loligo*, мало по малу растворяется, а затѣмъ и *chorion* болѣе или менѣе отстаетъ отъ яйца. Какъ для приготовленія разрывовъ, такъ и вообще для изслѣдованія окрѣпшихъ въ хромовой кислотѣ яицъ, я всегда предварительно снималъ съ нихъ *chorion* и затѣмъ посредствомъ кисточки тщательно очищалъ поверхность яйца отъ мелкозернистаго осадка, образующагося подъ вліяніемъ реагентовъ, вслѣдствіе створженія прозрачной жидкости, выполняющей пространство между *chorion* и яйцомъ. Тѣмъ не менѣе на разрывахъ можно ясно отличить на поверхности яйца весьма тонкую и нѣжную, безструктурную перепонку, которая не можетъ быть ничѣмъ другимъ, какъ желточпой оболочкой. Въ раннихъ стадіяхъ развитія желточная оболочка обыкновенно очень тѣсно прилегаетъ къ питательному желтку, но нѣсколько отстаетъ и становится гораздо болѣе замѣтной надъ бластодермой, отъ которой она часто отдѣлена мелкозернистымъ осадкомъ.

Присутствіе желточной оболочки, упущенной Усовымъ изъ виду, бросаетъ нѣсколько другой свѣтъ на сообщаемый имъ фактъ: то, что Усовъ при помощи своего метода отдѣлялъ съ поверхности питательнаго желтка, это — прежде всего желточная оболочка съ приставшимъ къ ней, слегка окрѣпшимъ периферическимъ слоемъ желтка. Хотя аргюмѣнтъ, взявъ во вниманіе процессъ образованія яицъ, весьма естественно допустить, что образовательный желтокъ со всѣхъ сторонъ окружаетъ питательный желтокъ или, лучше сказать, проникаетъ, пропитываетъ всю толщю яйца; но я позволю себѣ сомнѣваться въ томъ, чтобы на практикѣ можно было отдѣлить съ нижней половины яйца обволакивающей ее тонкій слой образовательнаго желтка.

Съ тѣмъ вмѣстѣ я не могу согласиться съ Усовымъ и въ томъ, что периферическіе концы сегментовъ доходятъ до самаго нижняго полюса яйца и

что разрастаніе бластодермы вокругъ всего желтка происходитъ почти исключительно на счетъ новыхъ клѣтокъ, постоянно отдѣляющихся отъ сегментовъ, вплоть до полного замыканія бластодермы. По моему мнѣнію, роль сегментовъ въ образованіи бластодермы оканчивается довольно рано, и затѣмъ бластодерма разрастается исключительно путемъ дальнѣйшаго размноженія ея клѣтокъ.

Въ яйцахъ, окрѣпленныхъ въ хромовой кислотѣ и затѣмъ въ алкогольѣ, питательный желтокъ получаетъ темнобурый, почти черный цвѣтъ, и тогда образовательный желтокъ является на темномъ фонѣ въ видѣ бѣловатаго слоя, толщина котораго обозначается болѣе или менѣе яснымъ просвѣчиваніемъ подлежащаго темнобураго питательнаго желтка. Наблюдая раннія стадіи сегментации при падающемъ свѣтѣ (для чего я обыкновенно срѣзываю острой бритвой верхнюю часть яйца и кладу ее на стеклышко такъ, чтобы центръ сегментационнаго кружка былъ обращенъ прямо къ глазу), мы замѣчаемъ, что сегменты имѣютъ наибольшую толщину на своемъ центральномъ концѣ, тогда какъ на периферическихъ концахъ своихъ они, утончаясь постепенно, незамѣтно теряются. Въ той своей части, гдѣ сегменты состоятъ изъ болѣе или менѣе толстаго слоя образовательнаго желтка, они тѣсно прилегаютъ другъ къ другу; но въ периферическихъ частяхъ сегментовъ разграничивающія ихъ продольныя борозды значительно расширяются, углубляясь частію въ паружный слой самого питательнаго желтка, и продолжаются даже за границы того пространства, на которомъ еще можно ясно разглядѣть образовательный желтокъ. Этотъ послѣдній протягивается еще на нѣкоторомъ разстояніи по краямъ бороздокъ, вслѣдствіе чего периферическіе концы сегментовъ получаютъ болѣе или менѣе полукругло вогнутую форму. Чѣмъ далѣе идетъ продольное дѣленіе сегментовъ, тѣмъ болѣе уменьшаются ихъ дѣла на счетъ отдѣляющихся отъ центральныхъ концовъ ихъ клѣтокъ, а съ тѣмъ вмѣстѣ и разстояніе между периферическими концами сегментовъ постепенно увеличивается. При началѣ образованія втораго зародышеваго листка, сегменты окончательно распадаются на группы клѣтокъ, расходящіяся въ видѣ лучей на окружности зародышеваго кружка.

Въ раннюю пору образованія втораго листка, зародышевый кружокъ является намъ на разрѣзѣ (фиг. 8) состоящимъ изъ одного слоя довольно крупныхъ, болѣе или менѣе кубическихъ клѣтокъ, которыя только на самомъ краю зародышеваго кружка располагаются уже въ два слоя и вслѣдствіе

взаимнаго сжатія принимаютъ довольно неправильныя формы. На одной сторонѣ (лѣвой) представленнаго на фиг. 8 разрѣза, къ составленію изъ двухъ слоевъ клѣтокъ краю зародышеваго кружка прилежитъ одна, сильно вытянутая въ длину, снабженная двумя ядрами клѣтка (с), которая представляетъ намъ еще не распавшійся остатокъ одного изъ сегментовъ; на правой, другой сторонѣ разрѣза мы не замѣчаемъ соответствующей клѣтки, такъ какъ разрѣзъ прошелъ здѣсь черезъ промежутокъ между двумя отдѣльными сегментами. На томъ и на другомъ краяхъ зародышеваго кружка второй листъ (ms) представляется всего только не болѣе, какъ тремя клѣтками. Лежащія непосредственно надъ зачаткомъ втораго листа клѣтки эктодермы являются на разрѣзахъ часто очень сильно сплюснутыми, тѣсно прилегаютъ къ подлежащимъ клѣткамъ втораго листа и притомъ такъ, что разграничивающія тѣ и другія клѣтки линія является обыкновенно изломанною зигзагомъ. Такое взаимное положеніе верхнихъ и нижнихъ клѣтокъ легко можетъ повести къ предположенію, что каждая изъ нижнихъ клѣтокъ отдѣлилась отъ прилегающей къ ней верхней клѣтки, что, слѣдовательно, образованіе втораго листа происходитъ путемъ расщепленія однослойной зародышевой пластинки, обусловленнаго поперечнымъ дѣленіемъ клѣтокъ, дѣленіемъ, которое начинается въ периферическихъ клѣткахъ и постепенно распространяется все далѣе и далѣе къ центру зародышеваго кружка.

Къ такому заключенію относительно процесса образованія втораго зародышеваго листка у головоногихъ пришли Мечниковъ и Усовъ, но послѣ тщательнаго изученія многочисленныхъ разрѣзовъ я не могу раздѣлить этого мнѣнія. Дѣло въ томъ, что мнѣ никогда не удавалось подмѣтить дѣйствительнаго поперечнаго дѣленія въ клѣткахъ верхняго листа, ни даже такого расположенія двухъ ядеръ въ одной какой нибудь верхней клѣткѣ, которое бы указывало на предстоящее дѣленіе въ поперечномъ направленіи, хотя довольно часто можно наблюдать два ядра, расположенныя всегда въ плоскости, приблизительно параллельной паружной поверхности верхней клѣтки. Съ другой стороны втораго зародышевого листа на описываемой стадіи, какъ и нѣкоторое время спустя, своимъ наружнымъ краемъ всегда непосредственно переходитъ въ верхній листъ; краевая клѣтка (d) зародышеваго кружка обыкновенно только небольшою частью своей поверхности примыкаетъ къ сосѣдней верхней клѣткѣ, широко прилегая къ наружной клѣткѣ втораго листа; часто даже она болѣе или менѣе

нѣе значительною частію пододвигается подь со- сѣднюю верхнюю и присутствіемъ двухъ ядеръ указываетъ несомнѣнно свое участіе въ образова- ніи втораго листка *). Такое же отношеніе пред- ставляютъ краевыя клѣтки и на ближайшихъ по- слѣдующихъ стадіяхъ (фиг. 9. d), такъ что масса клѣтокъ втораго листа, рядомъ съ размноженіемъ уже существующихъ клѣтокъ, еще довольно долгое время возрастетъ на счетъ дѣленія краевыхъ клѣтокъ.

Такимъ образомъ процессъ образованія втораго зародышеваго листка точнѣе всего разсматривать какъ подгибаніе краевъ однослойнаго зародыше- ваго кружка внутрь. Простой процессъ подгиба- нія въ настоящемъ случаѣ маскируется отчасти только тѣмъ, что при началѣ образованія втораго листка въ окружности зародышеваго кружка со- храняются еще остатки прежнихъ сегментовъ, ко- торые скоро распадаются на параллельные ряды клѣтокъ.

Приблизительно съ конца четвертаго дня раз- витія зачатокъ втораго листа начинаютъ расти уже исключительно на счетъ дѣленія собственныхъ клѣ- токъ и наружный край его не показываетъ болѣе непосредственнаго перехода въ верхній зародыше- вый листъ, клѣтки котораго, вслѣдствіе постоян- наго дѣленія, значительно уменьшаются въ вели- чинѣ, становятся къ периферіи зародышеваго круж- ка все болѣе и болѣе плоскими и распространя- ются нѣсколько далѣе наружныхъ границъ втораго листа. Продукты окончательнаго распадена сег- ментовъ являются въ эту пору въ видѣ чрезвычай- но плоскихъ клѣтокъ (фиг. 9 и фиг. 10, c), кото- рые, какъ уже сказано выше, первоначально лу- чисто расходятся на периферіи зародышеваго круж- ка и только позже сближаются между собою въ одинъ сплошной, чрезвычайно тонкій слой.

Второй листъ распространяется все далѣе къ центру зародышеваго кружка и его овальныя клѣт- ки располагаются неправильно въ 2—3 слоя однѣ надъ другими. При этомъ нѣкоторыя изъ клѣтокъ, прилегающія непосредственно къ питательному желтку, претерпѣваютъ особенныя измѣненія (фиг. 10 ds), вслѣдствіе чего и становятся рѣзко отлич- ными отъ остальныхъ элементовъ втораго листа. Отличительныя свойства такихъ клѣтокъ состоятъ въ томъ, что онѣ дѣлаются значительно плоскими,

*) См. фиг. 8A и 8B—два разрѣза чрезъ край сегментаціон- наго кружка той же стадіи, что и на фиг. 8, т. е. въ началѣ 3-го дня развитія. На этихъ разрѣзахъ мы также замѣчаемъ ясно и желточную оболочку (dh), которая, тѣсно прилегая къ питательному желтку, нѣсколько приподнимается надъ зародыше- вымъ кружкомъ.

принимаютъ на разрѣзахъ веретеновидную форму, весьма тѣсно прилегаютъ къ питательному желтку, причемъ утолщенная средняя часть клѣтки углуб- ляется отчасти въ самый желтокъ, а тонкая пери- ферическая часть незамѣтно сливается съ поверх- ностью послѣдняго. Посредствомъ тонкихъ отрост- ковъ такія клѣтки являются часто на разрѣзѣ сое- диненными съ сосѣдними подобными же клѣтками. Благодаря тому, что онѣ лежатъ какъ бы въ ям- кахъ на поверхности желтка, описанныя выше клѣтки придаютъ поверхности желтка оригиналь- ный, на живыхъ яйцахъ рѣзко бросающійся въ глаза видъ, обусловленный различіемъ оптическихъ свойствъ желтка и протоплазмы клѣтокъ.

Рэ-Ланкестеръ, который впервые обратилъ вни- маніе на такія клѣтки, пришелъ къ заключенію, что онѣ самостоятелно появляются въ самомъ желткѣ, независимо отъ клѣтокъ, образовавшихся путемъ сегментаціи, и въ отличіе отъ этихъ по- слѣднихъ или „клатопласть“, какъ онъ называетъ, даетъ имъ названіе „автопласть.“ Основываясь исключительно на наблюденіи живыхъ яицъ, онъ утверждаетъ, что автопласты возникаютъ какъ мелкія, постепенно растущія въ величину ядра (mic- lens—like bodies) не на поверхности желтка, но въ самомъ желткѣ, вблизи поверхности, распростра- няясь вначалѣ кольцевидными рядами даже за па- ружную границу клатопласть.

Внимательное изученіе разрѣзовъ вполне при- вело меня къ убѣжденію, что рѣшительно нѣтъ никакаго основанія допускать двойное происхожде- ніе клѣтокъ, изъ которыхъ строятся тѣло зароды- ша головоногихъ и изъ которыхъ однѣ представ- ляютъ продуктъ сегментаціи, тогда какъ другія будто бы образуются непосредственно въ желткѣ. Никогда мнѣ не случалось замѣчать ядеръ или клѣтокъ въ самомъ желткѣ, и описанныя выше клѣтки (автопласты Рэ-Ланкестера) появляются всегда въ такомъ непосредственномъ сосѣдствѣ съ элементами втораго зародышеваго листа, что обра- зованіе ихъ надо отнести на счетъ этихъ послѣд- нихъ.

При дальнѣйшемъ разрастаніи бластодермы на поверхности желтка, вмѣстѣ съ верхнимъ зароды- шевымъ листкомъ распространяются все далѣе и далѣе къ нижнему полюсу яйца и описанныя вы- ше клѣтки (ds), образуя весьма тонкій внутренній слой, непосредственно прилегающій къ желтку; между тѣмъ овальные элементы втораго листа въ своемъ распространеніи внизь доходятъ прибли- зительно только до экватора яйца, равно какъ и въ противоположномъ направленіи они только очень

медленно подвигаются къ центру зародышеваго кружка. Элементы обоихъ эмбріональныхъ листковъ при этомъ становятся чрезвычайно мелкими и только на верхнемъ полюсѣ яйца, гдѣ бластодерма даже не задолго передъ своимъ окончательнымъ замыканіемъ состоитъ изъ одного только верхняго листа, клѣтки этого послѣдняго сохраняютъ болѣе или менѣе цилиндрическую форму, между тѣмъ какъ на противоположной, нижней половинѣ яйца верхній листъ состоитъ изъ чрезвычайно плоскихъ, едва замѣтныхъ въ разрѣзѣ клѣтокъ.

Въ ту пору, когда бластодерма обростаетъ всю поверхность яйца и замыкается на нижнемъ полюсѣ, яйцо *Loligo* представляется намъ окруженнымъ двумя слоями клѣтокъ, между которыми только въ верхней половинѣ яйца, идущей на образованіе самаго зародыша, находится средній листъ. Наружный изъ этихъ слоевъ есть верхній зародышевый листъ; онъ состоитъ всего изъ одного слоя клѣтокъ, которыя въ нижней половинѣ яйца, образующей впоследствии наружный желточный пузырь, являются чрезвычайно плоскими и широкими, въ верхней половинѣ его становятся мельче и нѣсколько выше и только на самомъ верхнемъ полюсѣ приближаются по формѣ къ невысокому цилиндрическому эпителию. Самый внутренній, непосредственно прилегающій къ желтку слой образованъ вышеописанными веретеновидными (въ разрѣзѣ) клѣтками (автопластамъ Рэ-Ланкестера); онъ вовсе не имѣетъ значенія эмбріональнаго листка въ тѣсномъ смыслѣ слова, а представляетъ только клѣтчатую оболочку, обволакивающую кругомъ весь питательный желтокъ. Только въ верхней половинѣ яйца, между верхнимъ зародышевымъ листкомъ и желтковой клѣтчатой оболочкой помещается болѣе или менѣе толстый слой овальныхъ клѣтокъ, который по своему значенію и роли соответствуетъ среднему зародышевому листу.

Такимъ образомъ въ зачаткѣ *Loligo*, равно какъ и всѣхъ другихъ изслѣдованныхъ мною головоногихъ, въ концѣ перваго періода развитія, т. е. до появленія первыхъ органовъ, можно отличить только два зародышевыхъ листка и кромѣ того клѣтчатую оболочку, непосредственно облегающую желтокъ. О существованіи такой оболочки упоминаетъ уже Келликеръ, *) замѣчая, что на окрѣпленныхъ въ алкоголь зародышахъ ее можно изолировать въ видѣ цѣльной перепонки, состоящей, говоритъ онъ, „какъ кажется, изъ одного только слоя мостильныхъ клѣтокъ.“ Мечниковъ, изучавшій развитіе

Sepiola, по видимому, только на живыхъ яйцахъ, счесть возможнымъ отрицать для *Sepiola* существованіе такой оболочки. Еще болѣе рѣшительно высказывается въ томъ же тонѣ Усовъ: *) „внутренній желтокъ, говоритъ онъ, *никогда не имѣетъ* будто бы ему принадлежащей оболочки или же мѣшка.“ Такое категорическое отрицаніе представляется тѣмъ болѣе страннымъ, что Усовъ при своихъ эмбріологическихъ изслѣдованіяхъ пользовался и методомъ разрѣзовъ; на разрѣзахъ же желтковая оболочка выступаетъ весьма ясно въ видѣ особаго, тѣсно прилегающаго къ поверхности желтка слоя веретеновидныхъ, съ крупными ядрами, клѣтокъ. Такъ Рэ-Ланкестеръ на данныхъ имъ рисункахъ разрѣзовъ яицъ *Loligo* вполне вѣрно изображаетъ ее подъ именемъ желточного эпителия (*yolk epithelium*) и въ текстѣ прямо указываетъ, что желточный эпителий не только окружаетъ со всѣхъ сторонъ желтокъ, расположенный внутри зародыша, но и непосредственно продолжается во внутренній слой наружнаго желточного мѣшка, хотя отъ вниманія Рэ-Ланкестера, по видимому, ускользнула генетическая связь желточного эпителия съ такъ называемыми „автопластами.“ У всѣхъ головоногихъ, развитіе которыхъ я имѣлъ случай наблюдать, какъ то у *Sepia*, *Sepiola*, *Loligo*, *Argonauta* и у Гренахеровскаго головоногаго существуетъ клѣточная желтковая оболочка.

Съ другой стороны, Усовъ уже въ концѣ перваго періода развитія головоногихъ, т. е. еще до появленія органовъ, различаетъ въ области втораго зародышеваго листа два отдѣльныхъ слоя: кожно-мускульный и кишечно-волокнуистый. Первый, по его мнѣнію, распространяется по всей поверхности яйца, непосредственно подъ верхнимъ листкомъ; второй же расположенъ только въ верхней, образовательной части яйца (не далѣе области образованія рукъ зародыша). Очевидно, что въ нижней половинѣ яйца или будущемъ наружномъ желточномъ пузырьѣ Усовъ относитъ клѣтчатую оболочку желтка на счетъ своего кожно-мускульнаго слоя; такъ какъ, съ другой стороны, кишечно-волокнуистый слой, по его словамъ, непосредственно прилегаетъ къ желтку, то для согласенія моихъ наблюденій съ показаніями Усова я хотѣлъ было допустить, что въ верхней половинѣ яйца желтковая оболочка описана имъ какъ кишечно-волокнуистый слой. Такому предположенію мѣшаетъ указаніе Усова, что „клетки кишечно-волокнуистаго слоя всего сильнѣе скопляются по сторонамъ про-

*) 1. с. стр. 52, 81 и 92.

*) Въ русскомъ текстѣ стр. LXVI, въ немецкомъ стр. 364.

дольной оси зародыша, гдѣ позднѣ развивается пищеварительный каналъ.“ *)

Не имѣя возможности устранить такимъ путемъ разногласіе мнѣхъ наблюденій съ показаніями Усова, я долженъ рѣшительно заявить, что, за исключеніемъ описаннаго выше обособленія вокругъ желтка клѣточной оболочки, никакого расщепленія въ области втораго эмбриональнаго листа не происходитъ. Въ концѣ перваго періода развитія яйца второй зародышевый листъ представляется въ видѣ сплошной массы овальныхъ клѣтокъ и, если немного позже въ немъ развиваются болѣе или менѣе обширныя кровеносныя пространства, то произведенное ими нарушеніе цѣльности въ массѣ средняго листа нельзя ставить въ параллель съ расщепленіемъ его на кожно-мускульную и кишечно-волоконистую пластинки, какъ въ этомъ читатель въ свое время убѣдится.

Развитіе наружной формы.

Общее развитіе наружной формы зародыша головоногихъ достаточно уже извѣстно, и потому я не стану объ немъ много распространяться, а коснусь его на столько, на сколько это нужно для ясности послѣдующаго изложенія, и остановлюсь даѣе на тѣхъ пунктахъ, которые до сихъ поръ обратили на себя мало вниманія.

Мы оставили яйцо *Loligo* на той стадіи развитія, когда оно является вполнѣ окруженнымъ двумя слоями клѣтокъ, верхнимъ листкомъ и желтковой оболочкой, между которыми только въ верхней части яйца, идущей на развитіе самаго зародыша, находится тонкій слой средняго зародышеваго листа. Въ яйцѣ *Loligo* собственно зародышевый зачатокъ занимаетъ первоначально почти всю верхнюю половину яйца; въ самой верхней, центральной части такого зачатка развивается мантия. Еще раньше, чѣмъ наружныя контуры мантии ясно обозначатся, на пространствѣ, занимаемомъ ею, клѣтки верхняго листа начинаютъ мало по малу принимать характеръ цилиндрическаго эпителія, который въ центрѣ этого пространства, на самомъ верхнемъ полюсѣ яйца, достигаетъ наибольшей высоты и отсюда къ периферіи становится все болѣе и болѣе низкимъ. Совершенно обратное отношеніе представляетъ по своей толщинѣ средній зародышевый листъ: въ самой центральной части будущаго зачатка мантии, куда онъ, какъ мы знаемъ уже, доходитъ сравнительно весьма поздно, сред-

ній зародышевый листъ едва состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ, тогда какъ въ периферической части онъ является гораздо болѣе толстымъ. Съ усиливающимся постепенно утолщеніемъ средняго листа кольцевидной полосой вокругъ верхняго полюса яйца, выступаютъ все яснѣе наружныя края зачатка мантии (фиг. 13 *mt*), и вмѣстѣ съ тѣмъ периферическая, утолщенная часть этого зачатка отграничивается отъ центральной части все болѣе и болѣе выдающимся краемъ (*e*), который скоро (фиг. 14) въ видѣ кольцевидной складки выдвигается надъ уровнемъ центральной части, являющейся теперь въ формѣ плоской кругловатой ямки (*chg*). Эта центральная ямка и представляетъ собою зачатокъ того мѣшка, въ которомъ образуется послѣ внутренняго раковина. По мѣрѣ того, какъ кольцевая складка все болѣе и болѣе паростаетъ надъ ямкой (фиг. 15—18), наружное отверстіе послѣдней постепенно суживается и наконецъ окончателно закрывается (фиг. 19), причемъ сходящіеся края складки срастаются между собою и эпителий, выстилающій ямку, отшнуровывается отъ верхняго листа въ видѣ замкнутаго, плоскаго мѣшечка (*chs*). Какъ отъ верхняго листка, такъ и отъ желтковой оболочки, раковинный мѣшокъ отдѣленъ слоемъ средняго листа. Внутренняя (т. е. обращенная къ желтку) стѣнка его состоитъ изъ высокыхъ цилиндрическихъ клѣтокъ, которыя къ заднему (брюшному) краю его постепенно уменьшаются въ высоту; наружная же стѣнка образована слоемъ очень плоскихъ клѣтокъ.

Образованіе раковиннаго мѣшка углубленіемъ и отшнуровываніемъ верхняго листа впервые было описано Усовымъ и почти одновременно съ нимъ Рэ-Танкестеромъ, а потомъ Фолемъ. Для меня только не совсѣмъ понятно, почему Усовъ предпочитаетъ употреблять выраженія: „первичная бороздка (Primitivrinne)“ и „трубка.“ Названія эти совершенно неудобны уже потому, что вызываютъ на память вовсе не подходящія сравненія съ первоначальнымъ развитіемъ позвоночныхъ; къ тому же, названіе трубки едва ли можно дать такому мѣшку, длина котораго только очень немногимъ превышаетъ ширину, какъ это можно видѣть изъ сравненія продольныхъ разрѣзовъ зародыша по фронтальной и сагиттальной плоскостямъ.

Почти одновременно съ первымъ зачаткомъ мантии обозначаются глазныя овалы и наружныя кольца воронки, затѣмъ ротовое углубленіе и жаберныя бугорки, а немного позже появляются обѣ полоски воронки, слуховыя ямки и анальный бугорокъ. Наружныя кольца воронки (*hintere Trich-*

*) Нѣмецкій текстъ стр. 350.

terschenkel Kölliker, äussere Trichterfalten Grenacher) становятся замѣтными гораздо ранѣе собственно зачатковъ самой воронки и имѣютъ видъ двухъ узкихъ, возвышенныхъ полосокъ, расположенныхъ дугою почти параллельно боковымъ краямъ мантии, въ недалекомъ отъ нихъ разстояніи, и теряющихся незамѣтно какъ на спинной, такъ и на брюшной сторонахъ. Собственно зачатки самой воронки (vordere Trichterschenkel Köll., innere Trichterfalten Gr.) появляются, какъ извѣстно, на брюшной сторонѣ, недалеко отъ экватора яйца, въ видѣ двухъ косыхъ полосъ, приближающихся одна къ другой своими нижними концами и значительно расходящихся вверху. Такимъ образомъ, тотъ способъ образованія воронки изъ *двухъ паръ* складокъ, который ГренACHER *) описалъ недавно какъ странное отклоненіе (eine auffällige Abweichung) наблюдаемыхъ имъ зародышей отъ другихъ головоногихъ, у которыхъ будто бы этотъ органъ образуется изъ *одной пары* складокъ, на самомъ дѣлѣ является общимъ закономъ для всѣхъ головоногихъ, развитіе которыхъ я имѣлъ случай наблюдать. Келликеръ впалъ въ ошибку, принимая зачатки воронки за непосредственное продолженіе наружныхъ колѣвъ воронки; на самомъ дѣлѣ эти зачатки при своемъ появленіи отстоятъ на извѣстное разстояніе отъ нижняго конца наружныхъ колѣвъ, и какъ разъ въ промежуткѣ между обращенными другъ къ другу концами тѣхъ и другихъ, немного кнаружи, образуются слуховые пузырьки, которые и были приняты Келликеромъ за замкательные хрящи мантии (Knorpel des Mantelschlusses).

Верхній зародышевый листъ является въ началѣ втораго періода весьма различно развитымъ въ разныхъ частяхъ яйца. Такъ, на зачаткѣ мантии онъ представляется въ видѣ болѣе или менѣе цилиндрическаго эпителия, который на днѣ раковинной ямки достигаетъ наибольшей высоты. Жаберные бугорки, анальный бугорокъ и зачатки воронки образуются какъ утолщенія средняго зародышеваго листа и покрыты только весьма тонкимъ, состоящимъ изъ одного слоя очень мелкихъ клѣтокъ, верхнимъ листомъ. Такимъ-же тонкимъ слоемъ является верхній зародышевый листъ на небольшомъ разстояніи въ окружности мантии; въ остальныхъ мѣстахъ средней части зародыша онъ представляется болѣе или менѣе утолщеннымъ и состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ кругловатыхъ клѣтокъ. Такъ, на брюшной сторонѣ зародыша, между обѣими полосками во-

ронки, образуется два небольшихъ, соединенныхъ между собою утолщенія *), которыя поднимаются вверху почти до основанія жаберныхъ бугорковъ, обхватывая ихъ, равно какъ и анальный бугорокъ, снизу и отчасти съ боковъ. Далѣе, на небольшомъ разстояніи отъ краевъ мантии, является по бокамъ зародыша узенькая, утолщенная полоска верхняго листа **), которая тянется вдоль наружныхъ колѣвъ воронки, тѣсно прилегая къ нимъ съ внутренней стороны; самая же колѣва воронки образуются на счетъ средняго зародышеваго листа и покрыты тонкимъ слоемъ эктодермы. Наконецъ, наиболѣе значительное утолщеніе представляетъ верхній зародышевый листъ въ такъ называемыхъ головныхъ лопастяхъ, которыя въ раннюю пору развитія состоятъ главнымъ образомъ изъ очень толстаго слоя эктодермы. Эти боковыя утолщенія верхняго листа въ головной части зародыша расположены главной своей массой на брюшной сторонѣ глазныхъ оваловъ, между этими послѣдними, слуховыми органами и колѣвами воронки; они окружаютъ глазные зачатки со всѣхъ сторонъ и, постепенно утончаясь, сходятся между собою надъ ротовымъ углубленіемъ.

Въ самой нижней части собственно зародыша, въ области образованія рукъ верхній листъ опять является въ видѣ одноклѣтчатого тонкаго слоя и на наружномъ желточномъ пузырькѣ получаетъ характеръ правльнаго эпителия, состоящаго изъ крупныхъ, плоскихъ клѣтокъ.

Описанныя выше утолщенія верхняго зародышеваго листа образуются очень рано, особенно въ головныхъ лопастяхъ, гдѣ они становятся замѣтными вмѣстѣ съ первыми наружными органами зародыша.

По мѣрѣ того, какъ образовавшіеся зачатки органовъ разрастаются, зародышъ, болѣе и болѣе выдаваясь на поверхности яйца, все менѣе отграничивается отъ наружнаго желточнаго пузыря. Мантия, въ видѣ плоской шапочки на верхнемъ полюсѣ зародыша, растетъ далѣе и далѣе внизъ, мало по малу прикрывая своими краями жаберъ и анальный бугорокъ. На верхушкѣ ея, еще въ ту пору, когда отверстіе раковинной ямки едва закрывается, по бокамъ послѣдняго, въ видѣ двухъ симметрическихъ бугорковъ образуются зачатки боковыхъ плавниковъ. Зародышъ, обхватывавшій въ началѣ почти цѣлую половину яйца, мало по малу стягивается, такъ сказать, сосредоточиваясь на верхней трети

*) Zeitsch. f. wiss. Zoologie Bd. xxiv, 1874. стр. 430.

*) См. е въ фиг. 15, 17—21, 23, 28, 30, 52, 55, 57, 58.

**) См. и фиг. 14, 16, 34, 35, 37—40, 43, 49, 50, 67, 68.