

ИСТОРИЯ РАЗВИТІЯ NEBALLA.

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКІЙ ОЧЕРКЪ.

Ил. Мечникова.

Съ двумя таблицами чертежей.

ПРИЛОЖЕНИЕ КЪ XIII-МУ ТОМУ ЗАПИСОКЪ ИМП. АКАДЕМІИ НАУКЪ.
№ 1.

САНКТПЕТЕРБУРГЪ, 1868.

ПРОДАЕТСЯ У КОМИССИОНЕРОВЪ ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМІИ НАУКЪ:
А. Базунова, въ С. П. Б. Эггерса и Комп., въ С. П. Б.
И. Глазунова, въ С. П. Б. Г. Шиндорфа, въ С. П. Б.
Я. А. Исакова, въ С. П. Б. Н. Киммель, въ Ригѣ.
Эфенджанца и Комп., въ Тифлисѣ.
Цена 40 коп.

Напечатано по распоряженію Императорской Академіи Наукъ. Санкт-петербургъ, Февраля 1868 года.

Непремѣнный Секретарь Академикъ *Е. Веселовскій.*

ТИПОГРАФІЯ ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМІИ НАУКЪ.

(В. О., 9 лнн. № 12.)

Изъ многихъ Ракообразныхъ, развитіе которыхъ мнѣ случилось изслѣдовать, ни одно не представляетъ такихъ удобствъ для изученія процессовъ образованія органовъ, какъ *Nebalia Geoffroyi*. Зрѣлые экземпляры этого оригинальнаго животнаго, не имѣющаго еще прочнаго положенія въ системѣ Ракообразныхъ, попадались мнѣ въ довольно большомъ количествѣ въ Неаполь, отъ августа до декабря въ 1865 и въ 1866 годахъ.

Впрочемъ, прежде чѣмъ я начну изложеніе самыхъ процессовъ развитія Небаліи, я долженъ вкратцѣ описать до сихъ поръ почти вовсе неизвѣстное анатомическое строеніе этого животнаго.

Устройство пищеварительнаго аппарата *Nebalia* представляетъ намъ всѣ типическія особенности того же аппарата у *Malacostraca*. Пищеварительный каналъ *Nebalia* состоитъ изъ пищевода, жевательнаго желудка, кишки (*Chylusdarm*) и печени. Находящееся на брюшной поверхности тѣла ротовое отверстіе ведетъ въ тонкій вертикально расположенный пищеводъ, который, дойдя до середины тѣла, открывается въ продолговатый желудокъ, лежащій параллельно горизонтальной оси тѣла и содержащій внутри себя жевательный аппаратъ. Этотъ послѣдній состоитъ изъ двухъ треугольных пластинокъ, сходящихся своими средними краями и обращенныхъ основаніемъ впередъ. Поверхность этихъ хитиновыхъ пластинокъ представляетъ большое количество зубчиковъ, болѣе толстыхъ нежели мелкія хитиновыя щетинки, покрывающія остальную часть внутренней поверхности желудка. Позади только что описанной части пищеварительнаго

аппарата располагается кишка, идущая въ горизонтальномъ направленіи, въ видѣ прямого, къ заду сѣуженнаго мѣшка, открывающагося наружу на концѣ послѣдняго сегмента тѣла. Въ самомъ основаніи кишки открывается печень — парный органъ, состоящій изъ четырехъ удлинненныхъ коническихъ слѣпыхъ мѣшковъ, доходящихъ до предпослѣдняго сегмента тѣла. Внутри каждаго печеночнаго мѣшка, клѣточные стѣнки котораго наполнены множествомъ жировыхъ капель, очень ясно обрисовывается полость, имѣющая такое же очертаніе какъ и самая печеночная лопасть. Задняя часть кишки, расположенная въ послѣднемъ сегментѣ тѣла (слѣдовательно, прямая кишка) соединяется съ стѣнкою тѣла съ помощью тонкихъ мускуловъ, идущихъ по направленію радіусовъ.

Роль органовъ дыханія выполняютъ восемь паръ тонкихъ пластинчатыхъ ногъ, описанныхъ и изображенныхъ *Грубе*¹⁾. Къ свѣдѣніямъ, сообщеннымъ этимъ ученымъ, я долженъ прибавить, что средній отростокъ жаберной ноги представляется расчлененнымъ вдоль на двѣ половины (у *Грубе* на мѣстѣ этого расчлененія изображенъ сосудъ) и что нижній конецъ главнаго ствола ноги у зрѣлыхъ самокъ снабженъ весьма длинными щетинками, служащими для замыканія дѣтской камеры (*Brutraum*) снизу.

Къ числу дыхательныхъ органовъ нужно впрочемъ отнести и раковину, такъ какъ помѣщающаяся въ полостяхъ ея кровь приходитъ въ значительное соприкосновеніе съ водой.

Объ органахъ и о процессѣ кровообращенія существуетъ небольшая замѣтка у *Грубе*²⁾ — единственное, что до сихъ поръ извѣстно изъ анатоміи внутреннихъ органовъ *Nebalia*. По показанію этого ученаго, длинное мѣшкообразное сердце простирается до послѣдней пары жаберныхъ ногъ, въ то время какъ, по моимъ наблюденіямъ, оно доходитъ до конца плавательныхъ ногъ, начинаясь противъ мѣста прикрѣпленія первой жаберной ноги. Безцвѣтная кровь, содержащая весьма малое количество клѣточекъ, выходитъ изъ передняго и задняго конца сердца разомъ. Изъ передняго отверстія

¹⁾ Bemerkungen über die Phyllopoden. 1853. Стр. 95. Табл. IV. Фиг. 10.

²⁾ Ein Ausflug nach Triest und Quarnero. 1860, стр. 19.

кровь попадаетъ въ оба щита (движеніе крови здѣсь описано *Грубе*), въ щупальца и въ органы жеванія. Отсюда она течетъ въ обратномъ направленіи и переходитъ въ жаберныя ноги. Изъ задняго отверстія сердца кровь течетъ къ хвосту; въ концѣ хвостовыхъ пластинокъ она перемѣняетъ направленіе и течетъ по нижней части брюха; отсюда одна часть ея проходитъ въ плавательныя ноги, а другая часть идетъ прямо вдоль нижней части кишечнаго канала. Около желудка токъ этотъ загибается кверху и проходитъ въ переднее отверстіе сердца; къ этому же току присоединяется кровь выходящая изъ жаберныхъ ногъ. Кровь, вытекающая изъ хвостовыхъ пластинокъ и образующая теченіе около самого верхняго края кишки, вливается въ заднее отверстіе сердца. Въ большой щитъ кровь течетъ черезъ толстый каналъ, изъ котораго она переходитъ въ мелкія развѣтвленія; на верхней части щита кровь мѣняетъ направленіе и течетъ къ сердцу. Въ маленькомъ переднемъ щитѣ кровь входитъ по среднему толстому каналу, а выходитъ черезъ боковые тонкіе каналы. Въ каждой оконечности находится свой венозный и артеріальный каналы, сообщающіеся между собою на границѣ каждаго сегмента, вслѣдствіе чего кровь попеременно доходитъ то до одного, то до другаго сегмента.

Такъ какъ нервная система взрослаго животнаго не могла быть удовлетворительно изучена, то я откладываю описаніе ея до тѣхъ поръ, пока мнѣ придется говорить о нервной системѣ зародышей.

Изъ органовъ чувствъ *Nebalia* имѣетъ такъ называемыя обонятельныя нити и глаза. Первыя располагаются пучками на удлиненномъ отросткѣ первой пары щупальцевъ — на нижнемъ краю каждаго сегмента. Обращенныя къ головѣ животнаго, эти нити представляются въ видѣ тонкихъ цилиндровъ, сидящихъ въ болѣе рѣзко очерченной чашечкѣ и имѣющихъ на своей вершинѣ маленькое блестящее зернышко. Около каждаго пучка обонятельныхъ нитей находится нѣсколько обыкновенныхъ защищающихъ щетинокъ.

Сидящіе на подофтальмахъ глаза принадлежатъ къ разряду сложныхъ глазъ съ граненой роговой оболочкой. Позади шестиугольныхъ фасетокъ *cornea* находится небольшой кристалльный конусъ (*Crystallkegel*), окруженный внизу темнымъ, черно-краснымъ пигментомъ. Оптический нервъ, наполняющій почти всю внутренность подофтальма, представляется въ видѣ толстаго плотнаго цилиндра.

Такъ какъ между множествомъ экземпляровъ *Nebalia*, прошедшихъ черезъ мои руки, не было ни одного несомнѣннаго самца, то, при описаніи органовъ размноженія, я долженъ ограничиться только женскимъ половымъ аппаратомъ.

Яичникъ есть парная железа, имѣющая форму удлиненаго цилиндра, лежащаго по обѣимъ сторонамъ горизонтально расположенной части пищеварительнаго канала. Стѣнки яичника состоятъ изъ безструктурной *tunica propria* и лежащихъ подъ нею эпителиальныхъ клѣтокъ. Яйцевыя клѣточки располагаются въ два ряда; въ нижнемъ замѣчаются болѣе молодыя стадіи развитія яицъ, въ то время какъ верхній рядъ представляется состоящимъ изъ болѣе зрѣлыхъ яйцевыхъ клѣтокъ. (Фиг. 1). Сначала зачатки яицъ суть ничто иное какъ клѣточки, не имѣющія рѣзко отдѣленныхъ контуровъ, клѣточки, состоящія изъ безцвѣтной протоплазмы и водянистаго ядра. При нѣсколько дальнѣйшемъ развитіи обнаруживается маленькое ядрышко, и яйцо пріобрѣтаетъ очертаніе опредѣленнаго шара. При увеличеніи яйцевой клѣточки въ объемъ замѣчается соотвѣтственное выростаніе ядра и ядрышка. Въ это же время вокругъ протоплазмы появляется оболочка, состоящая изъ клѣточекъ, представляющихъ собою яйцевой мѣшокъ и происшедшихъ очевидно изъ яичниковаго эпителия. Слѣдующія стадіи развитія яйца выражаются образованіемъ внутри протоплазмы мелкихъ и крупныхъ желточныхъ зеренъ, принимающихъ оранжевое окрашиваніе, сообщающееся потомъ и цѣлой массѣ содержаемаго яйцевой клѣточки. Въ послѣднее время пребыванія яйца въ яичникѣ замѣчается исчезновеніе ядрышка, тогда какъ ядро

остається въ видѣ пузырька, имѣющаго примѣрно 0,05 мм. въ діаметрѣ.

Созрѣвшее яйцо освобождается изъ своего мѣшка и выходитъ изъ яичника черезъ половое отверстіе, лежащее на брюшной поверхности животнаго, между шестою и седьмою парами жаберныхъ ногъ. Такъ какъ присутствіе этого отверстія узнается только съ помощью наблюденія выходженія черезъ него яйца и такъ какъ одновременно выходитъ только одно яйцо, то я и не рѣшилъ вопроса о томъ, парное-ли женское половое отверстіе, или нѣтъ.

По выходженіи изъ яичника, яйцо помѣщается въ дѣтской камерѣ, образуемой съ помощью длинныхъ щетинокъ главнаго ствола жаберныхъ ногъ, которыя (щетинки) складываются между собою такимъ образомъ, что щетинки одной ноги попадаютъ въ промежутки между щетинками соотвѣтствующей ей парной ноги, и наоборотъ. Спереди и сзади дѣтская камера представляется открытой, но тѣмъ не менѣе изъ нея яйца не выпадаютъ, потому что они придерживаются щетинками жаберныхъ ногъ.

Лежащія въ небольшомъ числѣ (какъ уже это было замѣчено *Крейеромъ*) внутри дѣтской камеры яйца имѣютъ форму овоида, очень близко подходящаго къ шару. На поверхности каждаго яйца обнаруживается весьма тонкая безструктурная желточная оболочка, а содержимое его представляется состоящимъ изъ оранжевой протоплазмы, содержащей значительное количество шарообразныхъ крупныхъ (имѣющихъ 0,045 мм. въ діаметрѣ) и мелкихъ (0,008 мм. въ діаметрѣ) желточныхъ зеренъ. Ядра (зародышеваго пузырька) въ это время не бываетъ уже замѣтно.

Приступая теперь къ изложенію процессовъ развитія, мы намѣрены придерживаться раздѣленія на слѣдующіе три періода: 1) на періодъ образованія бластодермы, 2) на періодъ первоначальнаго образованія органовъ и 3) на періодъ дедифинитивнаго развитія зародыша.

Періодъ первый.

ОБРАЗОВАНИЕ БЛАСТОДЕРМЫ.

Зародышевая кожица, или бластодерма появляется на окружности желтка у *Nebalia* какъ результатъ процесса такъ называемаго частичнаго раздробленія желтка, или частичной сегментации. Раньше этого процесса впрочемъ совершается еще обособленіе образовательнаго желтка и появленіе такъ называемаго путеводнаго пузырька (*Richtungsbläschen*). Обѣ названныя части появляются одновременно на нижнемъ полюсѣ яйца (фиг. 2). Въ этомъ мѣстѣ образуется небольшое скопленіе безцвѣтной протоплазмы, содержащей множество мельчайшихъ зернышекъ. Эта протоплазма, которая есть ничто иное какъ такъ называемый образовательный желтокъ, удаляется отъ желточной оболочки, вслѣдствіе чего образуется маленькій промежутокъ между названными частями (фиг. 2). Въ этомъ промежуткѣ появляется такъ называемый путеводный пузырекъ, т. е. просто бѣлковинная капля, которая не играетъ никакой замѣтной роли и вскорѣ даже вовсе перестаетъ быть замѣтною.

Дальнѣйшая стадія развитія обусловливается увеличеніемъ количества образовательнаго желтка, который занимаетъ приблизительно одну пятую всего содержимаго яйца и который теперь дѣлится на двѣ половины, имѣющія удлинено-яйцевидную форму. Эти овальные сегменты, происшедшіе вслѣдствіе меридіанальнаго раздѣленія массы образовательнаго желтка, дѣлятся въ свою очередь, также съ помощью меридіанальныхъ бороздъ на четыре новые сегмента (фиг. 3, 05), внутри которыхъ уже ясно обрисовываются шарообразныя ядра, наполненныя водянистымъ содержимымъ.

Сегментация продолжается дальше съ помощью продольнаго дѣленія клѣточекъ. Сначала она ограничивается только нижнимъ полюсомъ яйца, какъ это видно на фиг. 4, изображающей два ряда цилиндрическихъ сегментныхъ клѣточекъ, но потомъ она

распространяется кверху и кончается наконецъ тѣмъ, что сегментныя клѣточки обрастаютъ собою всю массу оранжеваго питательнаго желтка въ видѣ цѣльной оболочки — бластодермы (фиг. 5). Эти клѣточки, сдѣлавшіяся болѣе плоскими чѣмъ онѣ были прежде, оказываются состоящими изъ мелко-зернистой протоплазмы, водянистаго ядра и изъ протоплазматическаго ядрышка (фиг. 6). Такъ какъ всѣ клѣточки, образующія бластодерму, произошли путемъ продольнаго дѣленія, то понятно почему онѣ образовали одинъ только слой.

Мы видимъ въ результатѣ, что зародышевая оболочка у *Nebalia* состоитъ изъ клѣточекъ, происшедшихъ путемъ частичнаго раздробленія образовательнаго желтка. Такой способъ развитія встрѣчается однако весьма рѣдко въ классѣ Ракообразныхъ. Мнѣ онъ извѣстенъ еще только у *Balanus* и у *Basanistes huchonis*. у перваго изъ этихъ животныхъ однако образовательный желтокъ появляется не на нижнемъ полюсѣ яйца, какъ у *Nebalia* и у *Basanistes*, а напротивъ на верхнемъ, притупленномъ полюсѣ. Тотъ родъ частичной сегментаціи, который встрѣчается у Насѣкомыхъ ¹⁾ и у *Araneina* ²⁾ и который состоитъ въ одновременномъ появленіи бластодермическихъ клѣточекъ на всей периферіи питательнаго желтка, совершенно отсутствуетъ въ классѣ Ракообразныхъ. Впрочемъ, еще въ очень недавнее время *Дорнъ* ³⁾ признаетъ его для *Asellus aquaticus*, хотя весьма неосновательно, такъ какъ я имѣлъ случай наблюдать типическую полную сегментацію желтка этого ракообразнаго, совершающуюся также точно, какъ и въ яйцахъ *Phryxus*, *Portunus*, *Illa* и многихъ другихъ. У всѣхъ названныхъ *Malacostraca* желтокъ сначала дѣлится на одинаковыя клѣточки, сходящіяся между собою въ самомъ центрѣ яйца. Въ этомъ пунктѣ соприкосновенія вершинъ коническихъ сегментныхъ клѣточекъ (имѣющихъ очень явственныя ядра, но не имѣющихъ обо-

1) См. мои *Embryologische Studien an Insecten*. Стр. 94.

2) См. *Klaparede*. *Evolution des Araignees*. Стр. 10.

3) «Die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus* въ *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XVII (1867). Стр. 224, 225.

лочки) появляется сначала очень незначительное количество желточныхъ зеренъ, которое однако все болѣе увеличивается, вслѣдствіе чего сумма этихъ зеренъ превращается въ центральное шарообразное тѣло, со всѣхъ сторонъ окруженное сегментными клѣточками. Эти послѣднія уменьшаются по мѣрѣ увеличенія центральной желточной массы и превращаются наконецъ въ слой бластодермы, одѣвающей центральный питательный желтокъ. Сходныя явленія представляетъ намъ также полная сегментация лѣтнихъ яицъ Дафинды съ тою только разницею, что у нихъ, вмѣсто центральной желточной плотной массы, отдѣляется жидкость (розоватая у *Daphnia brachiata*), выполняющая собою такъ называемую сегментационную полость. И развитіе бластодермы у свободно живущихъ *Copepoda* совершается по тому же самому типу: коническія сегментныя клѣточки становятся все болѣе и болѣе плоскими, въ то время какъ въ пунктѣ ихъ взаимнаго соприкосновенія, т. е. въ центрѣ яйца, появляется шарообразная полость, наполненная безцвѣтною водянистою жидкостью.

Интересное отступленіе отъ рассмотрѣннаго типа образованія бластодермы у Ракообразныхъ, мы должны привести *Tanaïs*, у котораго я наблюдалъ только раздѣленіе всего желтка на двѣ половины. Послѣ этого процесса, ясно указывающаго на присутствіе у *Tanaïs* полной сегментации, отъ обѣихъ половинъ желтка отдѣляются двѣ маленькія клѣточки, которыя однѣ только продолжаютъ размножаться дѣленіемъ и образовать бластодерму, въ то время какъ два первоначальные сегмента сливаются снова въ одну массу и превращаются въ питательный желтокъ. Этотъ способъ развитія, значительно приближающійся къ частичному раздробленію желтка, описанному нами у *Nebalia*, представляетъ также сходство съ образованіемъ бластодермы у *Sacculina*, у которой отъ четырехъ первоначальныхъ сегментовъ отдѣляется столько же маленькихъ клѣточекъ, дериваты которыхъ образуютъ бластодерму.

Всѣ описанные способы образованія зародышевой оболочки