

611-013

Щ78

Г. Г. Щ О Г О Л Е В

КОРОТКИЙ КУРС
ЕМБРИОЛОГІЇ
Л Ю Д И Н И

Д Е Р Ж М Е Д В И Д А В

Виконано

611.013
472

Г. Г. ЩОГОЛЕВ

У 611.013
цс-78

ПРОВЕРЕНО 1981

КОРОТКИЙ КУРС ЕМБРІОЛОГІЇ ЛЮДИНИ

Переклад під редакцією
О. А. Івакина



~~873~~
1697
+697
+

61

КИЇВ ДЕРЖАВНЕ МЕДИЧНЕ ВИДАВНИЦТВО 1936

Бібліотека ЦДМУ

І. ВСТУП

Ембріологія¹ є наука, що вивчає історію індивідуального розвитку тваринних організмів з того моменту, як вони з'являються у вигляді зачатка в тілі їх батьків, і до того часу, коли вони досягають дорослого стану і стають здатними витворювати подібні ж зачатки.

Зачатки, з яких розвиваються тваринні організми, можуть бути подвійного роду. В одному випадку зачаток здебільшого складається з багатьох клітин, а іноді навіть з кількох тканин батьківського організму, і має здатність безпосередньо розвиватися в дорослий організм. В другому випадку зачаток завжди є одноклітинним і в величезній кількості випадків не може розвиватися безпосередньо в дорослий організм, а повинен для свого розвитку з'єднуватися з другим одноклітинним зачатком, що виник у другому батьківському організмі. В першому випадку розвиток зачатка передбачає наявність тільки одного батьківського організму, незалежно від того, чи належить він до тієї чи іншої статі; інакше кажучи, зачаток є безстатевий, і такий тип розмноження одержав назву безстатевого розмноження. В другому випадку розвиток зачатків передбачає майже завжди наявність двох батьківських організмів, причому один з них повинен належати до одної — жіночої статі, другий — до другої — чоловічої статі; інакше кажучи, зачатки є статевими, і такий тип розмноження одержав назву статевого розмноження. Здатність утворення безстатевих зачатків поряд з статевими властива виключно деяким безхребетним тваринам; хребетні тварини, зокрема людина, не мають цієї здатності і таким чином можуть розмножуватися тільки за допомогою одноклітинних статевих зачатків, інакше кажучи, за допомогою статевих клітин.

Статеві клітини, що утворюються в чоловічому організмі і мають назву сім'яних ниток, або живчиків (*spermium*, *spermatozoon*), дуже істотно відрізняються від статевих клітин, що утворюються в жіночому організмі і мають назву яєць (*ovum*). Живчики — це звичайно дуже дрібні клітини, з малою

¹ З грецької: *ep* — в; *bryon* — рост; *embryon* — що зростає, зароджується в другому; *logos* — вчення, наука. (Тут і далі грецька термінологія дана в латинській транскрипції).

кількістю плазми, що мають витягнуту, ниткоподібну форму; у більшості випадків їм властива здатність активно і порівняно швидко рухатись. Яйця—великі, звичайно навіть найбільші клітини в організмі, що їх утворює; вони мають здебільшого кулясту форму, мають велику кількість плазми, що містить в тій або іншій мірі своєрідний поживний матеріал, так званий жовток (*vitellus*). У великій більшості випадків це нерухомі клітини. Протилежність морфологічних і фізіологічних властивостей чоловічих і жіночих статевих клітин стоїть в тісному зв'язку з загальним біологічним явищем значного переважання кількості живчиків, що утворюються в чоловічій особині даного виду, над кількістю яєць, що утворюються в жіночій особині того ж виду.

Звичайно утворення статевих клітин відбувається в певних органах тварини; яйця утворюються в жіночих статевих залозах, або в яєчниках (*ovarium*), живчики—в чоловічих статевих залозах, або сім'яниках (*spermarium*, *testiculum*). Спочатку чоловічі статеві клітини мають вигляд невеликих клітин, що швидко діляться, так званих зачаткових сім'яних клітин (*spermatogonia*), які після ряду поділів—період розмноження—починають поступово рости і перетворюються в так звані сім'яні клітини першого порядку або сім'яні ауксоцити (*spermatocyta*, *aucocyta*)—період зростання. Після досягнення певної величини кожна сім'яна клітина 1-го порядку ділиться один раз, даючи початок двом сім'яним клітинам 2-го порядку (*praespermatidae*), які зараз же діляться в свою чергу кожна на дві зріліх сім'яних клітини (*spermatidae*)—період визрівання. Таким чином з однієї сім'яної клітини 1-го порядку утворюються чотири зріліх сім'яних клітини. Під час зростання сім'яних клітин першого порядку, в ядрах їх відбувається ряд дуже важливих процесів, суть яких, як вважають, полягає в попарному з'єднанні хромосом. При поділах визрівання, що настають після зростання, хромосоми, що з'єдналися в пари, розходяться, причому одна половина хромосом відходить в одну сім'яну клітину 2-го порядку, друга—в другу. В результаті кількість хромосом є вдвічі зменшеною (редукція¹ хроматину). Зрілі сім'яні клітини поступово починають міняти свою форму, витягуються в довжину і перетворюються таким чином у живчиків—період перетворення. Утворені живчики поступово накопичуються в сім'яниках і сім'япроводах, де можуть зберігатися деякий час, не втрачаючи своєї здатності рухатись.

Жіночі статеві клітини спочатку уявляються також у вигляді дрібних, що швидко діляться, клітин, так званих зачаткових яйцевих клітин (*oogonia*), з яких, проте, тільки деякі починають рости і стають яйцевими клітинами, (*oocyta*) 1-го

¹ З латинської: *reductio*—повернення, зворотне приведення.

порядку, або яйцевими ауксоцитами, більша ж частина їх в одних тварин гине, в інших перетворюється в поживні клітини, за рахунок яких, як вважають, живляться яйцеві клітини 1-го порядку; останні дуже виростають, порівнюючи з сім'яними клітинами 1-го порядку, і звичайно на багато раз перевищують величину зачаткових яйцевих клітин. На початку періоду зростання яйцевих клітин в ядрах їх відбувається такий же процес попарного з'єднання хромосом і, отже, зменшення їх кількості вдвічі. Після періоду зростання настає, так само, як і при утворенні чоловічих статевих клітин, період визрівання з тією, проте, дуже істотною різницею, що з однієї яйцевої клітини (*oocyta*) 1-го порядку утворюються не чотири однакових зрілих яйцевих клітини, які відповідають чотирьом зрілим сім'яним клітинам, а тільки одна зріла яйцева клітина, або яйце (*ovum* s. *ovium*), і три малі зрілі жіночі статеві клітини, з дуже малою кількістю протоплазми, нездатні до дальшого розвитку; вони одержали назву налярних або полярних тілець (*polocyta*), а весь процес поділів визрівання яйцевої клітини одержав назву процесу відокремлення полярних тілець. Тільки у небагатьох тварин відокремлення полярних тілець закінчується в яєчниках: звичайно воно завершується після виходу яйцевої клітини в яйцеводи або в зовнішнє середовище і тісно зв'язане з наступним процесом з'єднання статевих клітин.

Живчики так само, як і яйця, нездатні до дальшого розвитку (живчики завжди, а яйця у величезній більшості тварин). Для свого дальшого розвитку яйце повинно з'єднатися з живчиком і утворити одне ціле, одну клітину, так зване запліднене яйце або овоспермій (*oospermium*). Цей процес з'єднання або злиття двох різностатевих клітин в одну одержав назву запліднення (*fertilisatio*) і становить кінець дозародкового і початок зародкового періоду індивідуального розвитку тваринного організму; він потребує для свого здійснення зустрічі двох статевих клітин, які утворилися в двох різностатевих батьківських організмах. Зустріч ця здійснюється при процесі так званого заسیم'яніння (*inseminatio*), яке може бути або зовнішнім, коли яйце і живчики викидаються жіночою і чоловічою особинами, що звичайно знаходяться поблизу одна від одної, назовні—тип дуже поширений у водних тварин, або внутрішнім, коли живчики вводяться чоловічою особиною при з'єднанні (*coitus*) в жіночі вивідні статеві шляхи. Самий процес запліднення починається з моменту дотику живчика до поверхні яйця; дотик цей викликає зміну в поверхневому або кортикальному¹ шарі яйцевої плазми, що призводить у деяких тварин до утворення досить щільної оболонки запліднення (так звана зовнішня фаза запліднення); безпосе-

¹ З латинської: *cortex*—копа, кіпочка.

редньо за цим починається втягування яйцевою плазмою живчика, що доторкнувся, або цілком або тільки частини його, яка має ядро, і з'єднання ядра живчика, що ввійшло в яйце, з яйцевим ядром (так звана внутрішня фаза запліднення). Таким шляхом та зменшена вдвоє кількість хромосом, що була в ядрах живчика і зрілого яйця, в наслідок з'єднання останніх у заплідненому яйці відновлюється до попередньої кількості.

Запліднене яйце зараз же починає ділитися непрямим способом на ряд клітин, що одержали назву бластомерів¹ — настає так зване дробіння (segmentatio), яке призводить в результаті до того, що запліднене яйце, яке становило одну клітину, перетворюється поступово в багатоклітинний зародок, в так звану бластулу² (blastula). В одних тварин між бластомерами, на які ділиться запліднене яйце, з самого початку дробіння виникає більш-менш добре виявлена порожнина, так звана порожнина дробіння (blastocoel), і такий тип зародка одержав назву целобластули³ (coeloblastula), у других — така порожнина не утворюється, і зародок у цьому випадку одержує назву стеробластули⁴ (steroblastula). Однією з істотних рис дробіння є відсутність зростання бластомерів, на які ділиться овопермій, в наслідок чого відбувається поступове зменшення їх величини. На процес дробіння в значній мірі впливає кількість жовтка, що знаходиться в овопермій. В одних тварин, що мають так звані оліголецитальні⁵, бідні на жовток яйця, овопермії цілком діляться на бластомери, і такий тип дробіння одержав назву повного дробіння. В інших тварин, що мають так звані полілецитальні⁶, багаті на жовток яйця, овопермії не діляться цілком на бластомери; дробіння зачіпає тільки одну частину їх протоплазми, частину вільну від жовтка, яка і ділиться на клітини. Остання частина, наповнена жовтком, не бере участі в цих процесах і уявляється у вигляді нероздрібненої маси, яка служить для живлення зародка і в деяких тварин збирається згодом в окремих зародковий додаток, так званий жовтковий пухир. Такий тип дробіння одержав назву часткового дробіння. Повне дробіння в свою чергу може бути рівномірним, коли бластомери, на які ділиться овопермії, величиною рівні між собою (більш рідкі випадки), або нерівномірним, коли одні клітини своєю величиною перевищують інші.

Слідом за дробінням настає процес утворення зародкових листків. Суть цього процесу зводиться до того, що

¹ З грецької: blastos — зародок, зачаток; μέρος — частина, відрізок; дослівно — відрізок, частина зародка.

² З грецької: blastos — зародок, зачаток.

³ З грецької: coeloma — порожнина; дослівно — порожнистий зародок.

⁴ З грецької: sterros — міцний, щільний; дослівно — щільний, не порожнистий зародок.

⁵ З грецької: oligos — малий; lékithos — жовток.

⁶ З грецької: polys — численний.

клітини, які утворюють бластулу, розміщуються в два більш-менш різко виявлені клітинні шари, в так звані зародкові листки, з яких один, що лежить зовні, одержав назву зовнішнього зародкового листка, або ектобласта¹ (ektoblast), а другий, розміщений всередині — назву внутрішнього зародкового листка, або ентобласта² (entoblast). Останній є не що інше, як внутрішня стінка майбутніх кишок, що й дало підставу називати цей процес також процесом утворення кишок, або гастрюляцією³ (gastrulatio), а зародок на цій стадії — гаструлю (gastrula). Надалі у всіх майже тварин за рахунок клітин, головним чином ентобласта, виникає ще третій зародковий листок, який розміщується між першими двома і одержав тому назву середнього зародкового листка або мезобласта⁴ (mesoblast), в наслідок чого зародок приймає вигляд тришарового утвору.

Процес утворення зародкових листків без різких границь переходить в наступний процес, звичайно більш тривалий, ніж попередні, і що полягає в поступовому розвитку з зародкових листків органів майбутнього організму і їх гістологічному диференціюванні, причому кожний зародковий листок при нормальному розвитку дає тільки певні органи тварин. Паралельно з розвитком внутрішніх органів відбувається формування зовнішніх частин зародка і поступове набування ним видових, а пізніше і індивідуальних ознак батьків.

В той час, як процеси утворення чоловічих і жіночих статевих клітин у всіх тварин відбуваються всередині батьківського організму (чоловічого або жіночого), дальші процеси розвитку (запліднення, дробіння, утворення зародкових листків і розвиток органів) відбуваються у різних тварин в різному середовищі. У тварин з зовнішнім засім'янням усі ці процеси проходять звичайно поза батьківським організмом; у тварин з внутрішнім засім'янням процес запліднення відбувається, чи у всякому разі починається, всередині організму батьків, саме материнського, наступний же розвиток проходить у одних зовні, в інших всередині останнього. Перші, так звані яйцеродні, тварини відкладають запліднені яйця назовні, другі, так звані живородні, не відкладають, а виношують їх всередині себе.

В зв'язку з яйцеродністю і живородністю стоїть і факт більшого або меншого розвитку навколо яйця так званих яйцевих оболонок. Щодо походження треба відрізнити потрійного роду оболонки: первинні, вторинні і третинні. Первинна оболонка є не що інше, як більш або менш відокремлена зовнішня частина кортикального шару яйцевої плазми і є

¹ З грецької: ektós, — що знаходиться зовні.

² З грецької: éntos, — що знаходиться всередині.

³ З грецької: gaster — шлунок.

⁴ З грецької: mesos — що знаходиться посередині.

рівнозначна звичайній клітинній оболонці тваринних клітин. Вторинна оболонка виникає ще до запліднення, головним чином за рахунок окремих клітин, що знаходяться в яєчнику, і вкриває яйцеву клітину на початку її зростання. У багатьох тварин у вторинній оболонці є один або кілька маленьких отворів, так званих мікропіле¹ (micropyle), через які живчики можуть проникнути до поверхні яйця. Нарешті, третинні оболонки виникають при допомозі клітин яйцеводів або додаткових жіночих статевих залоз вже після того, як яйцеві клітини вийшли з яєчника і звичайно після початку запліднення. Первинну оболонку мають, зрозуміло, яйцеві клітини всіх тварин. Добре виявлену вторинну оболонку мають яйця величезної більшості тварин з зовнішнім засім'янням і яйцеродних, тоді як у яєць живородних вторинна оболонка розвинена звичайно мало. Нарешті, третинні оболонки трапляються майже виключно в яйцеродних тварин; вторинна оболонка, що знаходиться в цих випадках під третинними оболонками, не досягає сильного розвитку.

У всіх тварин з зовнішнім засім'янням, а також у яйцеродних, розвиток заплідненого яйця проходить всередині тих або інших яйцевих оболонок; на певній стадії розвитку, різній у різних видів тварин, зародок виходить з яйцевих оболонок, інакше кажучи, відбувається вилуплення молодої тварини „з яйця“. У живородних тварин, в тому числі і у людини, цьому процесові вилуплення відповідає процес виходу зародка, що розвинувся до певної стадії, з материнського організму, інакше кажучи, — процес народження. Вилупленням або народженням закінчується зародковий період і починається звичайно досить тривалий, що у деяких тварин проходить дуже складно, період післязародкового розвитку, протягом якого організм, що з'явився на світ, досягає дорослого стану і стає здатним утворювати зачатки.

З вищевикладеного ясно, що історія розвитку тваринного організму і зокрема людини складається з цілого ряду різноманітних процесів, іноді різко відокремлених, які в інших випадках непомітно переходять один в одного. Не зважаючи на всю різноманітність цих процесів, на їх різне значення і різну тривалість, ці процеси у всіх тварин йдуть один за одним завжди в певному порядку, і всякий попередній процес обумовлює і визначає наступний. Грунтуючись на цій суворій послідовності процесів, ми можемо поділити індивідуальний розвиток кожного тваринного організму, в даному випадку людини, на кілька наступних періодів, що йдуть один за одним, проходять в різному середовищі й охоплюють собою різні процеси розвитку, а саме:

¹ З грецької: micros—малий; pyle—ворота, прохід.

Назва періоду	Процеси розвитку	Середовище (у людини)
1. Період передзародкового розвитку . . .	Процес розвитку живчиків. Процес розвитку яйцевих клітин	Сім'яники Яєчники
2. Період зародкового розвитку	Процеси запліднення, дробіння, утворення зародкових листків і розвитку органів	Яйцеводи і матка
3. Період післязародкового розвитку	Зміни від моменту народження до настання статевої зрілості	Зовнішній світ

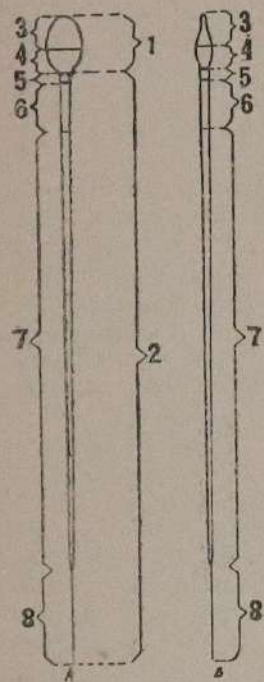
Історія індивідуального розвитку людини була здавна предметом багатьох досліджень, уживаних як для з'ясування ембріологічних і біологічних питань, так і в зв'язку з тим інтересом, який становить вивчення розвитку людини з медичного погляду. Проте трудність добування свіжого матеріалу є досі значною перешкодою до з'ясування повної картини розвитку людини, зокрема процесів, що проходять в передзародковому і особливо на початку зародкового періоду. Значну допомогу щодо цього дало вивчення цих процесів у лабораторних ссавців (кролів, морських свинок, щурів), бо дослідник тут менше обмежений як кількістю, так і якістю матеріалу, а також у тих безхребетних тварин, де ці процеси проходять не всередині материнського організму, а в більш доступному для спостереження зовнішньому середовищі.

II. ПЕРЕДЗАРОДКОВИЙ РОЗВИТОК

1. ЧОЛОВІЧИЙ РЯД

Живчик або спермій людини, як і більшої частини тварин, становить дуже видовмінену, витягнуту в довжину клітину (мал. 1). В цій клітині ми можемо легко відрізнити дві частини: передню—коротку й більш розширену та задню—тонку й дуже довгу. Передня частина становить так звану головку живчика, задня—хвіст. При більш старанному вивченні, як у хвості, так і в головці можна відзначити ряд подробиць, що дають можливість поділити ці дві частини на ряд відділів. В головці можна помітити передній відділ, що займає приблизно половину її поверхні, і задній відділ, до якого прилягає хвіст. При розгляді живчика в одному його положенні вся головка уявляється у вигляді майже правильного овалу, при повороті ж на 90° по його довгій осі форма головки є грушовидною, інакше кажучи, головка становить овальний диск, значно сплюснений на передньому кінці. Головка складається майже цілком з хроматину, який знаходиться в ущільненому

стані, і становить собою ядро живчика. Вона вкрита найтоншим шаром протоплазми, який стовщується в задньому її відділі і утворює тут багату



Мал. 1. Схема будови живчика людини. А—при одному положенні, Б—при повороті на 90°. 1—головка, 2—хвіст, 3—перфораторій, 4—задня частина головки, 5—шийка, 6—середня частина, 7—головна частина, 8—кінцева частина хвоста.

на ліцитин оболонку—так званий ліпідний плащ. В хвості, що складається з плазми, можна відрізнити: 1) коротку шийку, 2) наступну за шийкою середню або сполучну частину, 3) найдовшу і що поступово стоншується головну частину і, нарешті, 4) дуже тонку й коротку кінцеву частину. При застосуванні спеціальних методів дослідження вдалося встановити деякі подробиці в будові вищеперелічених відділів головки хвоста, ознайомлення з якими, проте, зручніше зробити при вивченні процесу перетворення (див. нижче). Довжина живчика людини невелика і обчислюється в середньому 58—67 мікронів¹.

При порівнянні живчиків людини з живчиками величезної більшості тварин виявляється, що (коли не звертати увагу на деталі) тип будови є один і той же і найтісніше пов'язаний з головнішою фізіологічною функцією живчика, саме з функцією руху. Рух живчика відбувається в наслідок роботи його хвоста, яким він робить приблизно такі ж рухи, які, грубо кажучи, робить своїм хвостом у воді пуголовок, що рухається. Головка не бере участі в цьому русі і переноситься, таким чином, чисто пасивно. Швидкість руху живчика, беручи до уваги його величину, відносно велика. Для живчиків людини вона обчислюється в середньому в 1500 мікронів на хвилину,—цифра, звичайно, відносна, бо на швидкість руху впливає цілий ряд складних і ще не цілком вивчених факторів. Для живчиків людини так

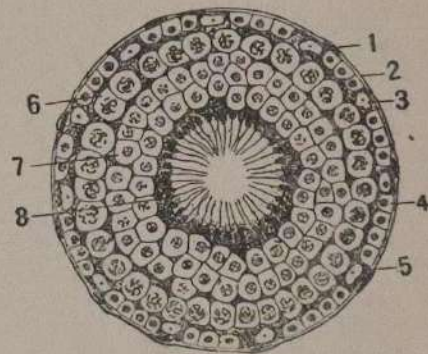
само, як і для деяких інших хребетних, описане явище реотаксиса або змушеного руху проти течії рідини—факт тісно пов'язаний з явищами внутрішнього засім'яння (див. нижче).

Утворення живчиків у людини відбувається в сім'яних каналцях (tubuli seminiferi) сім'яника. В поперечному розрізі кожний такий каналець має вигляд кола, поверхня якого утворена тонкою сполучнотканинною оболонкою з плоскими ядрами, що лежать у ній (мал. 2). Всередину від цієї оболонки розта-

¹ Мікрон= $\frac{1}{1000}$ міліметра.

шовані в кілька рядів сім'яні клітини, що знаходяться на різних стадіях розвитку. Найзовнішній, безпосередньо прилягаючий до оболонки, шар складається з зачаткових сім'яних клітин (spermatogonia), між якими через певні проміжки розташовані так звані клітини Сертолі, або вірніше сказати ядра Сертолі, що відрізняються своїм великим розміром і іншим розміщенням в них хроматину. Далі розташовуються в один або в два шари сім'яні клітини першого або другого порядку (spermatocytas) і слідом за ними в кілька рядів зрілі сім'яні клітини (spermatidae). Найближче до просвіту каналця лежать в один ряд живчики, що вже сформувалися. Всі проміжки між клітинами зайняті так званою синцитіальною плазмою². Таким чином, периферична частина порожнини сім'яного каналця заповнена синцитіальною плазмою, що містить у собі ядра Сертолі, в яку занурені всі сім'яні клітини і яка відіграє для останніх роль поживного і опорного середовища. Якщо розглядати розрізи, проведені через різні місця сім'яних каналців, то розміщення сім'яних клітин в різних місцях буде трохи відмінне від вищеприданого; це залежить від того, в якій стадії розвитку знаходяться сім'яні клітини 1-го порядку, і особливо зрілі сім'яні клітини, які витискують поступово раніше утворені живчики і зазнають зміни в формі і будові (див. нижче стадії перетворення).

Кожна зачаткова сім'яна клітина, взята окремо, має невелику кількість протоплазми і відносно велике ядро (мал. 3, А). В протоплазмі її, так само як у протоплазмі майже всіх клітин, бувають не зображені на малюнку хондріосоми³, іноді вдається в ній виявити і присутність так званої ідіосоми або акробласта⁴. Хроматин буває зібраний звичайно в невеликі грудки, розміщені по периферії ядра і з'єднані одна з одною за допо-



Мал. 2. Схематичний розріз через сім'яний каналець ссавця. 1—плоске ядро сполучнотканинної оболонки, 2—сполучнотканинна оболонка, 3—ядро Сертолі, 4—зачаткова сім'яна клітина, 5—синцитіальна плазма, 6—сім'яна клітина 1-го порядку (сперматоцит), 7—зріла сім'яна клітина (сперматіда), 8—живчик.

¹ Сертолі—прізвище вченого, що вперше описав ці клітини.

² Синцитіальна плазма—плазма без клітинних границь.

³ З грецької soma—тіло, тільце; chondros—зерно; дослівно—тільця, що мають форму зерен.

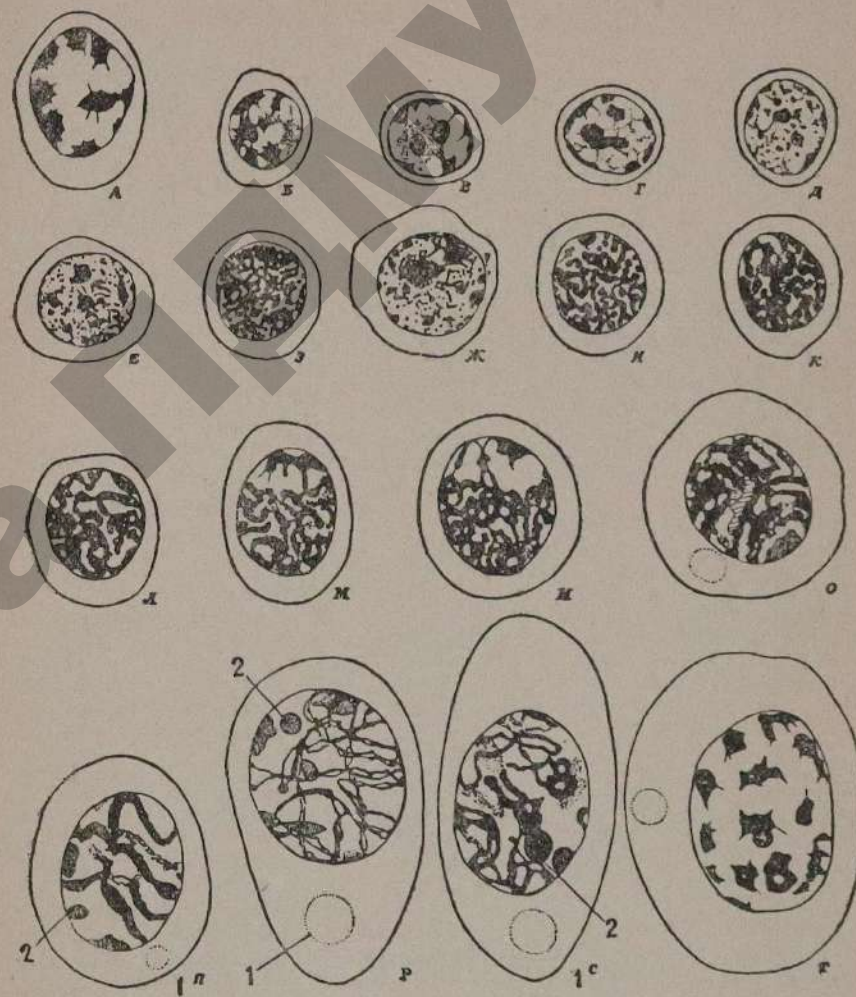
⁴ З грецької acros—вершина, верхівка; blastos—зародок, зачаток; дослівно—зачаток верхівки, названий так тому, що при формуванні живчика з нього утворюється передня його частина,—так звана акросома (див. нижче); ідіосома—старіша назва, також з грецької.

гою тонких, іноді погано видних, ниток. Такі зачаткові сім'яні клітини діляться кілька раз, даючи, таким чином, нові покоління зачаткових сім'яних клітин. Кількість таких поділів для людини точно невідома; проте, дуже ймовірно, що вона постійна. Ймовірність цього припущення підтверджується спостереженнями над деякими тваринами, де кількість поділів зачаткових сім'яних клітин для даного виду тварин завжди постійна. Щодо кількості хромосом при цих діленнях, то, за останніми більш-менш точними даними, вона дорівнює у людини 48. Після ділень зачаткових сім'яних клітин останні вступають у другий період свого розвитку, саме в період зростання і перетворюються, таким чином, в сім'яні аусоцити, в ядрах яких паралельно з зростанням відбувається ряд своєрідних змін (мал. 3, Б-К). Хроматин, представлений в зачаткових сім'яних клітинах у формі окремих грудок, починає поступово розпадатися на дрібні зернятка. Останні надалі зливаються разом і збираються в тонкі хроматинові нитки, утворюючи таким чином так звану тонконитчасту стадію (*leptotaenstadium*). Нитки ці поступово розміщуються паралельно одна до одної і разом з тим в напрямку до одного полюса ядра. Таке полярне розміщення хроматинових ниток іноді супроводиться і сильною їх концентрацією у цього полюса—утворюється дуже характерна для сім'яних аусоцитів багатьох тварин стадія синапсису¹ (*synapsis, synaptaenstadium*) (мал. 3, А-Н). Поступово нитки втрачають описане розміщення, стають товщими і знову рівномірно розподіляються по ядру, даючи початок так званої товстонитчастої стадії (*rachytaenstadium*) (мал. 3, О-П). Трохи пізніше в цих нитках з'являється більш-менш ясно виявлена двоїстість—стадія, що одержала назву стадії подвійних ниток (*diplotaenstadium*). Дальший розвиток полягає в тому, що ці подвійні нитки вкорочуються і стовщуються, даючи початок дуже складним хроматиновим фігурам, які мають форму колечок, ромбів, вісімок і т. ін. (мал. 3, Р-С). Найістотнішим фактом при всіх цих процесах є те, що кількість цих подвійних ниток вдвічі менша кількості хромосом у зачаткових сім'яних клітинах і у людини дорівнює 24. Сім'яний аусоцит до цього моменту досягає найбільшого зросту і приступає до поділу (період визрівання) спочатку на дві сім'яні клітини 2-го порядку (*praespermatide*), кожна з яких негайно ділиться на дві зрілих сім'яні клітини (*spermatidae*), що далі перетворюються на живчиків.

Паралельно з ядерними процесами відбуваються зміни і в плазмі сім'яних аусоцитів. Вона значно зростає, в ній стає ясно помітною ідіосома (мал. 3, О, П, Р, С, Т.), всередині якої, при відповідних методах обробки і фарбування можна бачити клі-

¹ Synäpto—зв'язувати, з'єднувати.

тинний центр у формі двох центральних тілець, а навколо—так звані тільця Гольджі¹.

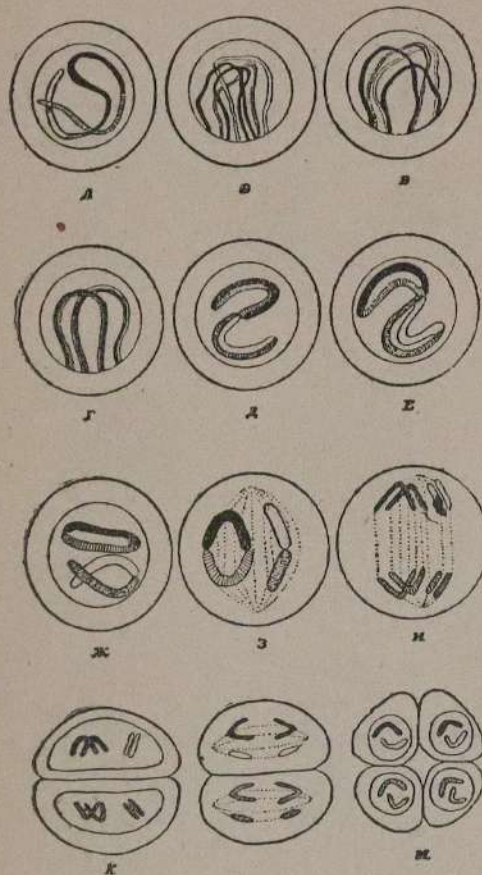


Мал. 3. Розвиток сім'яних аусоцитів у період росту² в щура (за Рего, частково). Пояснення див. в тексті. Клітинний центр, хондріосоми і тільця Гольджі на малюнку не зображені.

² Вищеописані процеси, що відбуваються в ядрах сім'яних клітин (сперматоцитів) 1-го порядку, були предметом дослідження багатьох вчених, що давали їм різне пояснення й утворювали різні гіпотези. Найбільшим визнанням користується гіпотеза,

¹ Гольджі—прізвище вченого, що перший докладно описав подібні утвори в ряді клітин.

яка вважає стадію паралельного розміщення тонких ниток моментом, коли хромосоми попарно тимчасово з'єднуються або, як кажуть, кон'югують¹ одна з одною, в наслідок чого кількість хромосом при поділах визрівання і є вдвічі зменшеною.

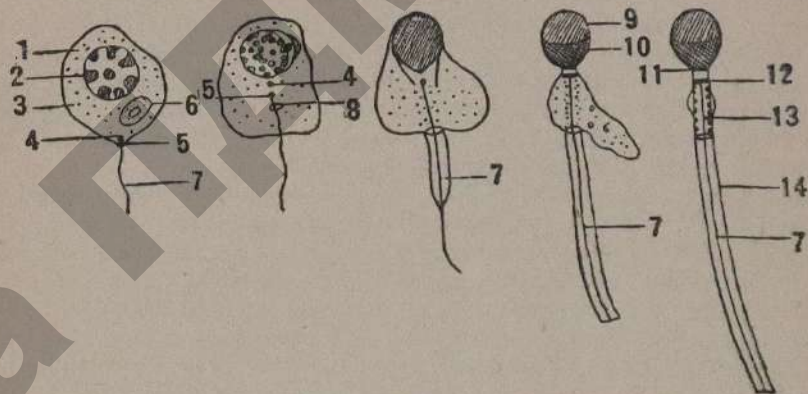


Мал. 4. Схема редукції хромосом (за Грегаром, частково). Пояснення див. в тексті.

З схеми, що додається (мал. 4), видно, як ця гіпотеза показує ядерні процеси при зростанні і поділах визрівання. Для більшої простоти на схемі показаний випадок, коли кількість хромосом у зачаткових сім'яних клітинах дорівнює не 48, а 4, що, звичайно, ніяк не міняє суті справи. На малюнку 4, А показана тонконитчаста стадія, коли в ядрі більш-менш рівномірно розподілена тонка нитка, яка відповідно цій гіпотезі складається з 4-ох різних (у людини 48) хромосом, різно позначених і на схемі. Малюнки 4, Б і 4, В пояснюють стадію паралельно розміщених ниток, що починають попарно з'єднуватися або кон'югувати одна з одною, в результаті чого з'являються дві товсті нитки (мал. 4, Г), які поступово відходять від одного полюса ядра (товстонитчаста стадія—мал. 4, Д); малюнки 4, Д і 4, Е зображують стадію подвійних ниток. Таким чином відповідно гіпотезі кожна подвійна нитка складається з двох хромосом, які при першому поділі визрівання розподіляються між двома сім'яними клітинами 2-го порядку (мал. 4, Ж і 4, Л). Різні хромосоми, що попали при цьому поділі в різні сім'яні клітини 2-го порядку, розщиплюються поздовжньо, і поздовжні половинки хромосом, які утворилися таким чином при другому поділі дозрівання (мал.

¹ З латинської: conjugatio—з'єднання.

4, Л), розподіляються між зрілими сім'яними клітинами. В деяких випадках це поздовжнє розщиплення відбувається раніше, а саме—перед першим поділом визрівання і тоді подвійні нитки мають вигляд так званих четверних груп або тетрад (tetrae)¹. Отже, з чотирьох зрілих сім'яних клітин дві одержують одну половину хромосом, дві—другу, якісно відмінну від першої (мал. 4, М). Таким чином відповідно цій гіпотезі відбувається не тільки зменшення кількості хромосом (так звана кількісна редукція), але й розподіл різних хромосом по-



Мал. 5. Схема перетворення зрілої сім'яної клітини (сперматиди) в живчика. 1—плазма, 2—ядро, 3—одна з хондріосом, 4—проксимальне центральне тільце, 5—дистальне центральне тільце, 6—сфера, 7—осьова нитка, 8—кільце, 9—передній відділ головки, 10—задній відділ головки, 11—передній шийний вузлик, 12—задній шийний вузлик, 13—оболонка і спіральна нитка з хондріосом, 14—хвіст. В двох останніх малюнках зображена тільки частина хвоста.

різних зрілих сім'яних клітинах (так звана якісна редукція), в наслідок чого одна половина живчиків, що утворюється з цих хромосом пізніше, несе одні хромосоми, друга—інші.

Зріла сім'яна клітина, що утворилася після 2-го поділу визрівання, відрізняється малою величиною і має невелике ядро; в плазмі її присутні ідіосома або акробласт з проакросомічними зернятками, клітинний центр, що складається з двох центральних тілець і численні хондріосоми. На протязі процесу перетворення (мал. 5) відбуваються такі зміни всіх частин. Ядро, що має на початку процесу окремі грудки хроматину, починає поступово зменшуватися у величині і відходити до одного полюса клітини. Хроматин при цьому рівномірно розподіляється по всьому ядру і в результаті утворюється маленьке однорідне своєю будовою ядро, що цілком утворює головну масу головки. Акробласт ділиться на дві частини: на так званий залишок акробласта (залишок ідіо-

¹ З грецької: tetra — чотири.

соми), який не відіграє надалі істотної ролі, і на акросому¹, що виникає через злиття проакросомічних зерняток, або перфораторій² (perforatorium), що досягає у людини незначної величини і виявляється на живчику, що сформувався, в передній частині головки тільки при спеціальних методах обробки. Значних змін зазнають обидва центральні тільця, з яких одне, що розташовується ближче до ядра, одержує назву проксимального тільця, друге — дистального. В місці дотику останнього до поверхні клітини з'являється тонка плазматична нитка — перший зачаток майбутньої осьової нитки хвоста. Подовження нитки триває протягом всього процесу перетворення і утворює собою рід стрижня, який в зрілому живчику проходить, за винятком шийки, по всій довжині хвоста. Обидва центральні тільця наближуються до ядра, причому поблизу дистального тільця з'являється колечко. Дійшовши до ядра, проксимальне тільце ділиться на два (а іноді і більше) зернятка, що розміщуються біля його поверхні й утворюють пізніше так звані передній шийний вузлик, дистальне ж тільце в свою чергу перетворюється в задній шийний вузлик, що позначає собою границю між шийкою і середньою частиною хвоста. Надалі колечко поступово відходить від ядра і, зупинившись у певному місці, визначає собою задню границю середньої частини. Плазма бере участь в утворенні найтоншої оболонки навколо головки і зокрема ліпоїдного плаща в задній її частині і відіграє велику роль у формуванні хвоста, утворюючи собою оболонку навколо своєї осьової нитки, крім кінцевої її частини. Більша частина плазми, проте, не йде на утворення живчика і скидається. Хондріосоми беруть участь в утворенні оболонки навколо середньої частини і так званої спіральної нитки, що проходить всередині цієї частини. Таким чином всі частини живчика утворюються з певних ділянок зрілої сім'яної клітини, що поступово змінюються. Вивчення цього процесу перетворення дало можливість не тільки встановити походження різних частин живчика, а й уявити собі докладніше його будову. Нерідко виникають виродливі форми живчиків, а саме живчики з двома головками й одним хвостом, або з двома хвостами; відомі також випадки гігантських і карликових форм живчиків. Причини, що викликають їх утворення, точно невідомі.

Живчики, що утворилися в сім'яних каналцях, поступово витискуються молодшими сім'яними клітинами з синцитіальної плазми у просвіті каналців, звідки через прямі каналці (tu-

¹ З грецької: *acros* — верхівка, вершина; *soma* — тільце; дослівно — верхівкове, що знаходиться спереду тільця. Перфораторій — стара назва від латинського *perforo* — пробивати, бо цією частиною живчик торкається, „пробиває“ поверхню яйця при заплідненні.

² З латинської: *proximus* — найближчий; *distalis* — далекий.

buli recti) вони попадають у протоку додатка сім'яника (*ductus epididymidis*). Клітини, що вистеляють внутрішню поверхню цих проток, виділяють речовини, які відіграють роль рідкого середовища, де живчики можуть зберігатися досить тривалий час. Таким чином формується так зване сім'я або сім'яна рідина (*sperma*), що становить густу сметаноподібну масу, яка наповнює собою протоку додатка сім'яника і сім'япровід (*ductus deferens*).

Живчики, що знаходяться у вивідних протоках, не рухаються; для того, щоб живчики почали рухатися, необхідно, щоб сім'я було вміщене у відповідне середовище, різне для різних тварин. Для тварин з зовнішнім засім'янням таким нормальним середовищем є морська (для морських) або прісна (для прісноводних) вода. У тварин з внутрішнім засім'янням таким середовищем є виділення вивідних сім'яних проток, а іноді і спеціальних додаткових статевих залоз. Зокрема, що стосується ссавців і людини, то у них при виведенні з чоловічих статевих органів сім'я змішується з рідкими речовинами, які виділяються, головним чином, сім'яними пухирцями (*vesiculae seminales*) і простатою (*prostata*), що значно розріджують густе сім'я і роблять „збуджуючий“ вплив на рух живчиків. Таким чином та рідина, що викидається чоловіком при зляганні в жіночі статеві органи і що одержала назву ейякуляту, становить сумішку, яка складає: 1) з речовини, що надійшла з сім'яників, 2) з виділень головним чином сім'яного пухирця і простати.

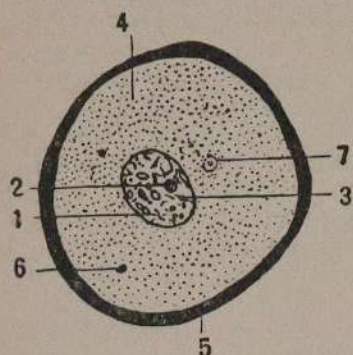
Свіжий ейякулят нормального чоловіка має консистенцію рідкого клейстеру; він прозоро-молочного кольору і нагадує запахом запах квітів дикого каштана. Крім живчиків, у ньому можуть бути епітеліальні клітини, так звані круглі клітини й амілоїдні тільця (з простати), а також жирові, білкові і пігментні зернятка. В охолодженому ейякуляті з'являються, крім того, так звані сім'яні кристали. Вта ейякуляту нормального чоловіка в середньому коливається від 3 до 6 г. Кількість живчиків, що є в ньому, велика і орчислюється в середньому в 200—300 мільйонів.

2. ЖІНОЧИЙ РЯД

Яйцева клітина (*ovum s. ovium*) людини так само, як і більшої частини ссавців (мал. 6), становить порівнюючи мало видозмінену кулясту клітину, в якій можна розрізнити: 1) яйцеву плазму (*ooplasma*), 2) зародковий пухирець (*vesicula germinativa*) і 3) досить товсту вторинну яйцеву оболонку (*oolemma*).

В яйцевій плазмі в свою чергу звичайно розрізняють: а) власне плазму, б) так звані жовток (*vitellus*), що має звичайну форму зерняток, крупинок або кульок і служить для живлення зародка, який згодом розвивається з яйця, в) хондріосоми і

г) тільця Гольджі. У більшості ссавців, у яких зародок, що розвивається, живиться не за рахунок жовтка яйця, а за рахунок материнського організму, яйця дуже бідні на жовток (оліголецитальні) і в наслідок цього дуже дрібні порівняно з багатими на жовток (полілецитальними) яйцями багатьох інших тварин.



Мал. 6. Схема будови молодої яйцевої клітини (ооцита) 1-го порядку жінки (хондріосоми не зображені). 1—зародковий пухирець (ядро), 2—зародкова плямка (ядерце) 3—хроматин, 4—яйцева плазма, 5—вторинна оболонка (zona pellucida), 6—крупинка жовтка, 7—ідіосома.

У молодих яйцевих ауксоцитах буває ясно помітна ідіосома з клітинним центром, що є всередині її.

Зародковий пухирець, що знаходиться в яйцевій плазмі, є не що інше, як ядро жіночої статеві клітини, в якому можна помітити розміщений у вигляді сітки, а іноді окремих зерняток і грудок, хроматин, а зародкові плями, що є в зародковому пухирці, становлять собою ядра жіночої статеві клітини. Величина яйцевої клітини чоловіка порівняно з великими яйцевими клітинами інших тварин (наприклад, птахів) дуже невелика, але все ж досягає 150 мікронів в діаметрі, і отже яйцеві клітини є одними з найбільших клітин в тілі жінки. В протилежність живчикам, зрілі яйцеві клітини людини так само, як і більшої частини тварин, не мають здатності до самостійних рухів.

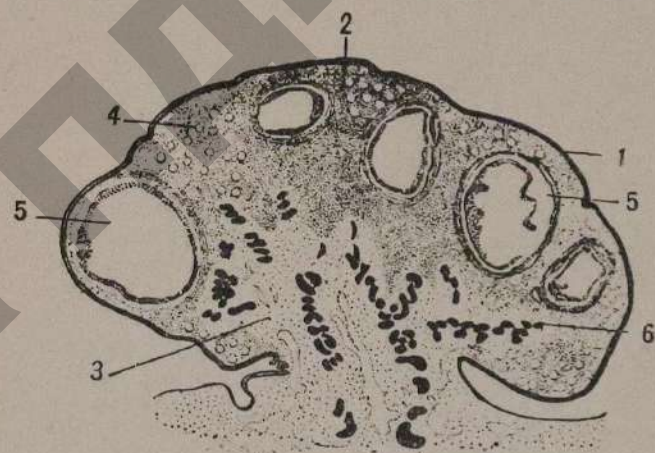
Утворення яйцевих клітин відбувається в жіночих статевих залозах або яєчниках. Останні становлять собою у людини яйцеподібні по формі і вкриті так званним зачатковим епітелієм тіла, основу яких, або, як кажуть, строму¹, складає сполучна тканина з численними, що проходять в ній, покрученими кровоносними і лімфатичними судинами (мал. 7). В цій стромі можна відрізнити зовнішній або кірковий шар, в якому є численні яйцеві клітини, і внутрішній, або мозковий шар, позбавлений яєць і багатий на великі кровоносні судини і волокна сполучної тканини. Кожна яйцева клітина або оточена одним шаром клітин, разом з якими вона утворює так званий первинний фолікул², або лежить всередині великої більш-менш кулястої порожнини, що одержала назву вторинного фолікула, або Граафоваго пухирця³.

¹ З грецької: strōma — підстилка.

² З латинської: folliculus — мішечок.

³ Грааф (Graaf) і Пфлюгер (Pflüger) — прізвища вчених, що вперше описали ці утвори.

В ранніх стадіях, а саме в кінці зародкового і на початку післязародкового періоду, коли у ссавців утворення яйцевих клітин відбувається дуже інтенсивно, яєчники останніх мають трохи іншу будову і становлять собою невеликі, вкриті зачатковим епітелієм, тіла, що мають всередині себе так звані пфлюгерівські клітковинні маси, поділені сполучнотканинними прошарками, які становлять початок утворення стромі яєчника (мал. 8). Головні маси вищеназваних пфлюгерівських мас складають зачаткові яйцеві клітини, що діляться, і ростучі яйцеві ауксоцити. Докладні дослідження над останніми по-

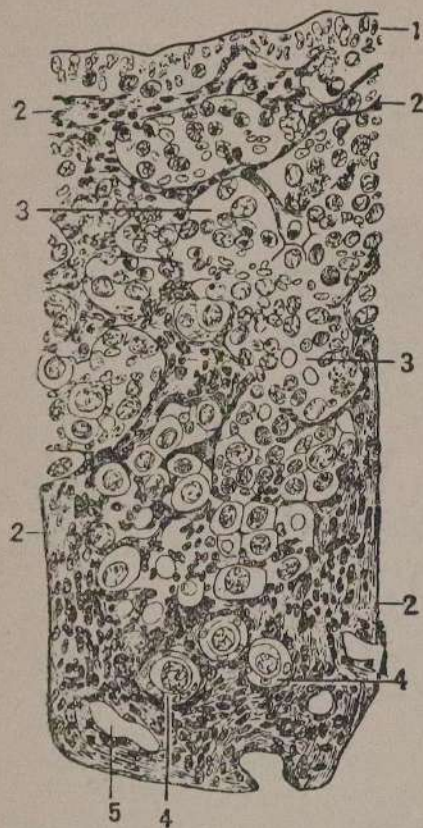


Мал. 7. Схематичний розріз через яєчник жінки (з Бума). 1—зачатковий епітелій, 2—кірковий шар, 3—мозковий шар, 4—один з первинних фолікулів, 5—Граафів пухирець, 6—кровоносна судина.

казали, що ядра їх на початку періоду зростання проходять ті ж стадії, які проходять і ядра сім'яних ауксоцитів — тонконитчасту, синапсис, товстонитчасту і стадію подвійних ниток¹. Проте після стадії подвійних ниток в ядрах яйцевих ауксоцитів настають процеси, які не можна зустріти в ядрах сім'яних ауксоцитів. Замість поділів, визрівання, що безпосередньо настають в сім'яних клітинах, в яйцевих клітинах настає новий і досить тривалий період, відсутній в сім'яних клітинах — так званий період великого зростання, коли відбувається, головним чином, зростання яйцевої плазми і відкладання в останній жовтка. Подвійні нитки при цьому стають погано помітними і нерізно обмеженими, в ядрі з'являються одно або кілька ядерць — настає так звана сітчаста стадія (dictiaenstadium) будови ядра, яка затримується на протязі всього

¹ Більше того, вперше ці стадії були описані саме в яйцевих ауксоцитах кішки (Віншартер).

великого зростання і є для нього досить характерною. Ядро яйцевої клітини, що знаходиться в цій сітчастій стадії, і одержало назву зародкового пухирця, а ядерця — зародкових плям. У міру проходження яйцевими ауксоцитами цих стадій навколо



Мал. 8. Частина розрізу через яєчник кролика десяти днів від народження (за Вінвартером, напівсхематично). 1—зачатковий епітелій, 2—сполучнотканинні прошарки, 3—пфлюгерівські клітинні маси, 4—первинні фолікули, 5—судина.

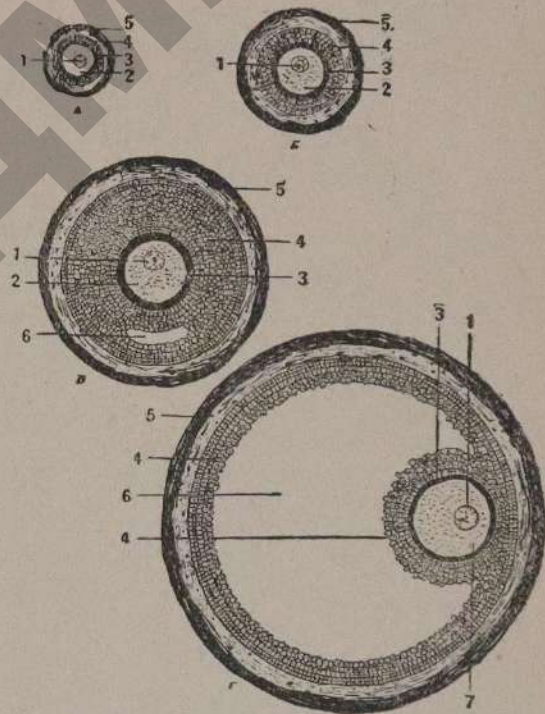
кожного з них диференціюється шар клітин, що одержав назву фолікулярного шару і що відіграє велику роль при дальшому розвитку яйцевої клітини ссавців. Такий яйцевий ауксоцит, що знаходиться в сітчастій стадії, разом з оточуючим його фолікулярним шаром і одержав назву первинного фолікула (мал. 8, 4).

До виниклих вищеописаним чином первинних фолікулів приєднуються нові первинні фолікули, що утворилися таким же способом. Сполучна тканина, яка знаходиться між пфлюгерівськими масами, потроху проникає між окремими первинними фолікулами і, таким чином, поступово на місці щільних пфлюгерівських мас виникає велика кількість первинних фолікулів, що заповнюють собою кірковий шар яєчника, який на цей час значно виріс. Кількість первинних фолікулів, що утворюються в ранніх стадіях, досить велика. За приблизним, звичайно, підрахунком, зробленим в одному випадку в обох яєчниках трирічної дівчини, кількість первинних фолікулів в круглій цифрі дорівнювала 800 000.

Первинні фолікули, що утворилися, надалі повинні пройти досить складний цикл змін, що торкається як самої яйцевої клітини, так і оточуючого її фолікулярного шару, в результаті чого первинний фолікул перетворюється у вторинний фолікул, або в Граафів пухирець. Раніше виниклі первинні фолікули раніше починають своє перетворення у вторинні, що виникають пізніше. Самий процес перетворення складається з таких змін (мал. 9): 1) фолікулярний шар починає міняти свій ха-

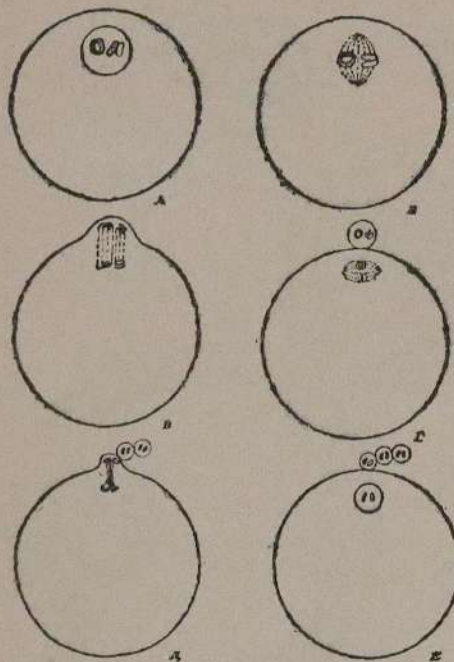
рактир і з плоского шару клітин з подовженими ядрами перетворюється в одношаровий кубічний епітелій з округленими ядрами і з більш-менш різко виявленими клітинними границями; 2) збільшується яйцева плазма — яйцевий ауксоцит інтенсивно росте, проте ядро збільшується небагато і внутрішня його будова відносно мало змінюється; 3) фолікулярні клітини починають розмножуватися і розміщуються в кілька шарів; 4) навколо фолікулярного шару починає відокремлюватися сполучнотканинна оболонка, що утворюється за рахунок тканин строми яєчника, і 5) на поверхні ауксоциту починає утворюватися шар, що становить вторинну оболонку, яку вище вже згадували.

Утвір, що виник внаслідок цих змін, становить молодий вторинний фолікул, в якому паралельно з розмноженням фолікулярних клітин, що триває, починається процес утворення так званої фолікулярної рідини. Утворення її відбувається або в одному місці, або одночасно в різних місцях фолікулярного шару окремими островками, які потім зливаються разом. Таким чином, всередині фолікулярного шару утворюється велика наповнена рідиною порожнина, — в результаті виникає зрілий Граафів пухирець, що досягає у людини в середньому 5 мм в діаметрі і помітний зовні у вигляді прозорого, що видається на поверхні яєчника, горбика. Він складається з таких частин: 1) сполучнотканинної оболонки (theca folliculi), яка звичайно до цього часу диференціюється на внутрішній і зовнішній шари, 2) розміщених по внутрішній поверхні цієї оболонки фолікулярних клітин (stratum granulosum), утворюючих в одному місці підвищення, що містить в собі яйце-



Мал. 9. Схема розвитку Граафова пухирця (з Корнінга). 1—зародковий пухирець, 2—яйцева плазма, 3—вторинна оболонка (zona pellucida), 4—фолікулярні клітини, 5—сполучнотканинна оболонка, 6—фолікулярна рідина.

ву клітину (*cumulus ovigerus* s. *oophorus*), і 3) фолікулярної рідини (*liquor folliculi*), що заповнює всю вільну від клітин порожнину пухирця. Яйцева клітина 1-го порядку, що лежить в цьому підвищенні, досягає до цього моменту найбільшого свого зростання, після чого настає процес її визрівання.



Мал. 10. Схема відокремлення полярних тілець. А—яйцева клітина [ооцит] 1-го порядку перед визріванням, Б—веретено 1-го поділу визрівання, В, Г—відокремлення 1-го полярного тільца, Д—відокремлення 2-го полярного тільца і поділ 1-го, Е—зріла яйцева клітина з трьома полярними тільцями.

дини дорівнює 24 (на схемі так само, як на схемі поділів визрівань сім'яних клітин, кількість хромосом дорівнює чотирьом). Цей факт примусив багатьох висловити припущення, що подвійні нитки, або тетради, які утворилися в молодих яйцевих ауксоцитах і що складаються кожне з двох хромосом, зберігаються на протязі всього великого зростання, хоч їх і не можна розрізнити під час останнього; інакше кажучи, було висловлене припущення про цілковиту наступність між подвійними нитками, які утворилися в наслідок кон'югації хромосом, і подвійними нитками, які з'являються в ядрі яйцевої клітини після великого

У всіх тварин суть поділів визрівання яйцевої клітини, так само як і поділів визрівання сім'яної клітини, полягає в кількісній і, якщо йти за вищенаведеною гіпотезою, в якісній редукції хромосом. Проте у всіх тварин є і одна відміна між поділами визрівання сім'яних і яйцевих клітин, яка полягає в тому, що при поділах визрівання яйцевих клітин плазма останніх майже не бере участі в цьому процесі.

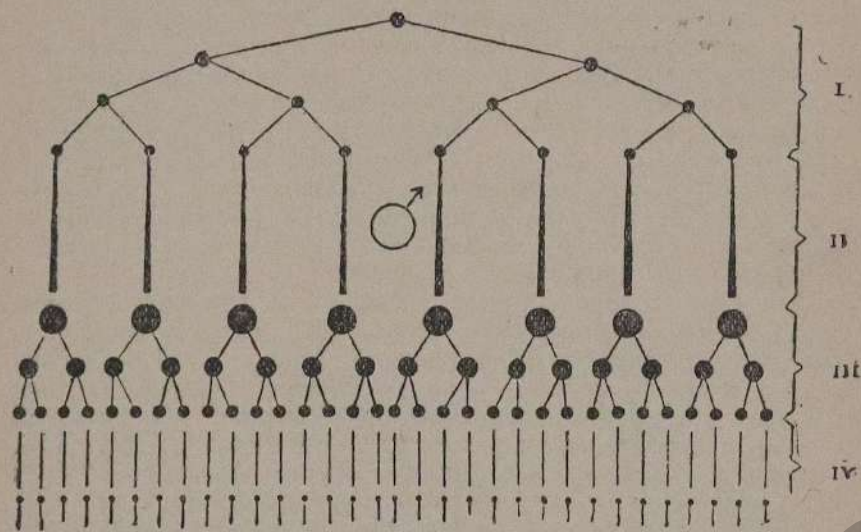
Самий процес визрівання яйцевої клітини відбувається в головних рисах так (мал. 10). В ядрі яйцевої клітини, що знаходилася під час періоду великого зростання в так званій сітчастій стадії, знову можна добре розрізнити подвійні нитки, що мають у більшості тварин форму тетрад, причому кількість їх дорівнює кількості подвійних ниток, які утворилися до стадії великого зростання і є, отже, вдвічі зменшеною щодо кількості хромосом в зачаткових яйцевих клітинах, тобто у лю-

зростання безпосереднього перед поділами визрівання. Пропозиція цілком погоджена з тими фактами, які відомі про процес визрівання сім'яних клітин, де в наслідок відсутності періоду великого зростання ця наступність є цілком очевидна. Слідом за цими процесами на двох протилежних полюсах ядра з'являються слабо розвинені центральні тільця, ядерна оболонка зникає, і на місці ядра розвивається невелике веретено. В дальшому на поверхні клітин, в тому місці, де лежить веретено, з'являється маленький плазмовий горбик, куди відходить разом з одним центральним тільцем половина хромосом; горбик відшнуровується від яйцевої клітини і таким чином утворюються перше полярне тільце (I polocytum), що має в собі дві хромосоми, і яйцева клітина (ооцит) 2-го порядку (paeovum), яка одержує дві других хромосоми. Ядро останньої зараз же приступає до другого поділу визрівання і відокремлює 2-ге полярне тільце (II polocytum). 1-е полярне тільце також звичайно (хоч і не завжди) ділиться один раз і таким чином в результаті двох поділів визрівання утворюються чотири клітини: одна велика—зріла яйцева клітина, або яйце (ovum s. ovium), і три дрібних—полярні тільця, що згодом дегенерують і зникають. У величезній більшості тварин, в тому числі і у багатьох ссавців, процес визрівання яйцевої клітини найтісніше пов'язаний з процесом запліднення і залежить від останнього, інакше кажучи, початок запліднення або входження живчика в яйцеву клітину відбувається до закінчення поділів визрівання і без нього останнє закінчитися не може (див. нижче—Запліднення). Для яйцевої клітини людини питання залишається відкритим в наслідок відсутності точних спостережень. Більшість вважає, що, як і у ряду ссавців, у людини відокремлення 2-го полярного тільца відбувається після входження живчика.

Повернемося тепер до Граафова пухирця, який має таке яйце, що почало визрівати. Одночасно з накопиченням в Граафовому пухирці рідини, шар, що відокремлює порожнину пухирця від поверхні яєчника, поступово стоншується і, нарешті, відбувається розрив його, витікання фолікулярної рідини і вихід разом з цією рідиною яйця, звичайно оточеного ще шаром фолікулярних клітин, що утворюють навколо вторинної оболонки так званій променистий вінець (*corona radiata*). Настає так характерне для жіночого організму явище овуляції. Вище вже було вказано, що кількість фолікулів, які утворюються, дуже велика. Більша частина цих первинних фолікулів гине, не перетворюючись у вторинні фолікули. Вторинні фолікули, що розвиваються з останньої частини, також здебільшого не досягають повного розвитку, розриваються, утворюючи собою так звані атретичні¹ фолікули, що дегенерують і зникають без

¹ З грецької: *átretos* — непросвердлений, без отворів.

сліді. Повного свого розвитку вторинні фолікули починають досягати тільки з початком настання статевої зрілості, коли і відбувається перша овуляція; в дальшому явище овуляції повторюється кожного лунного місяця (або кожні 28 днів) і пов'язане з явищем менструації (див. нижче). У жінки при кожній овуляції нормально розривається один Граафів пухирець і виходить з яєчника одна яйцева клітина.



Мал. 11. Схема розвитку чоловічої статевої клітини (спермія): I — період розмноження (покоління сперматогоній), II — період росту (утворення сперматозитів 1-го порядку), III — період визрівання (сперматозити 1-го порядку, сперматозити 2-го порядку або пресперматиди і сперматиди), IV — період перетворення сперматид на спермії.

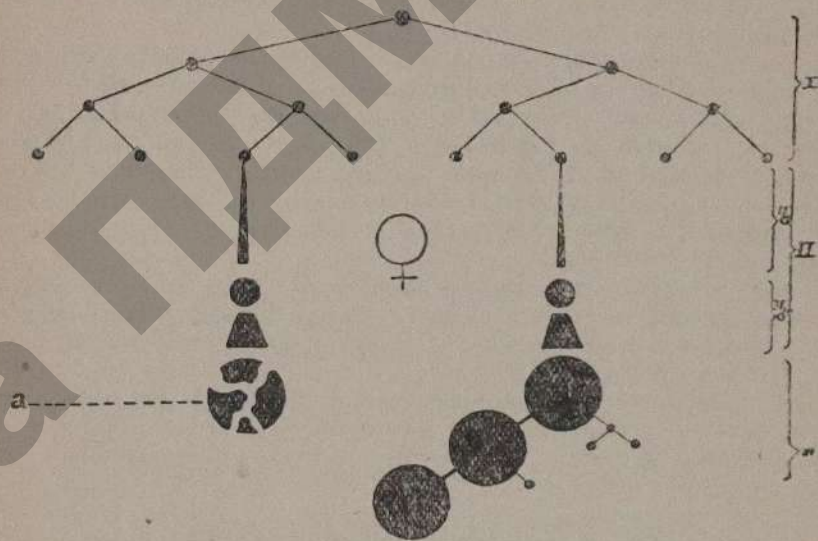
З досягненням певного віку (звичайно коло 45 років) настає так званий клімактеричний¹ період (klimakterium), коли утворення вторинних фолікулів і овуляція поступово припиняються, в зв'язку з чим припиняються і менструації. Таким чином з величезної кількості виникаючих у жінки яйцевих клітин досягає повного розвитку і випадає з яєчника на протязі всього життя дуже невелика кількість — в середньому від 300 до 500 яєць.

Яйце, що випало з яєчника при овуляції, повинно в нормальних випадках потрапити в отвір яйцеводу. В наслідок цілком зрозумілої трудности безпосереднього спостереження цього процесу, він невідомий у всіх подробицях. Припускають, що велике значення при цьому процесі має рух війок епітелію, який вкриває бахромки яйцеводу, спрямований до черевного

¹ З грецької: klimaktēr — ступінь.

отвору яйцеводу (ostium abdominale tubae). Попавши в яйцевод, яйце, що пересувається скороченням його стінок і рухом війок його епітелію до маткового отвору яйцеводу (ostium uterinum tubae), або зустрічається з живчиками, або при відсутності останніх зрештою досить швидко дегенерує і гине.

Щодо випорожненого Граафова пухирця, то безпосередньо за овуляцією в ньому відбувається ряд дуже істотних змін. Насам-



Мал. 116. Схема розвитку жіночої статевої клітини (яйця): I — період розмноження (покоління овогоній), II — період росту; IIa — період малого росту, IIb — період великого росту (утворення ооцита 1-го порядку), III — період визрівання (ооцит 1-го порядку і I полярне тільце, що поділилося на два тільця; нижче і ліворуч — ооцит 2-го порядку або праеоцит і II полярне тільце, ще нижче — зріле яйце або ovum), a — дегенеруюча яйцева клітина

перед порожнина пухирця заповнюється в тій або іншій кількості кров'ю, утворюється невеликий кров'яний згусток, так зване червоне тіло (corpus rubrum). Залишені на внутрішній стінці міхурця фолікулярні клітини швидко розмножуються, заповнюють собою значну частину кров'яного згустка і наповнюються особливою речовиною, що має жовтувате забарвлення, так званим лютеїном¹. З внутрішнього шару сполучнотканинної оболонки між цими клітинами врастають тонкі сполучнотканинні пластинки, а також велика кількість кровоносних судин, — таким засобом формується так зване жовте тіло (corpus luteum), що становить кров'яну залозу або залозу внутрішньої секреції, виділення якої поступають в кров і викликають ряд важливих змін в слизовій оболонці матки. Якщо запліднення

¹ З латинської: luteus — шафранового кольору, жовтий.

не відбувається, то це жовте тіло досить швидко зникає (*corpus luteum menstruationis*); у випадку ж запліднення яйця, що вийшло, і настання вагітності жовте тіло дуже розростається (до 3 см в діаметрі) і залишається на протязі кількох місяців (*corpus luteum graviditatis*). Згодом таке жовте тіло вагітності або, як його неправильно називають „справжнє“ жовте тіло, заміщується бідною на судини сполучною тканиною і залишається на все життя у вигляді так званого білуватого тіла (*corpus albicans*).

Така коротка історія розвитку чоловічих і жіночих статевих клітин з моменту їх виникнення і до досягнення ними повної зрілості, коли вони попадають у вивідні статеві шляхи. На малюнку, що додається (мал. 11а й 11б), що становить у схематичному вигляді цю історію розвитку, можна відзначити спільне і відмінне в розвитку яєць і живчиків. Як те, так і другі однаково проходять три стадії в своєму розвитку — розмноження, зростання і визрівання.

Чоловічі статеві клітини всі досягають повної зрілості, плазма їх збільшується незначно, зазнає сильної морфологічної спеціалізації в період перетворення і тільки частково йде на побудову зрілої клітини.

Жіночі статеві клітини в невеликій кількості досягають зрілості. Більша частина їх гине протягом всіх трьох періодів розвитку; ті, що залишилися, дуже виростають і не зазнають процесів перетворення.

III. ЗАРОДКОВИЙ РОЗВИТОК

1. ЗАПЛІДНЕННЯ

Процес запліднення у людини зовсім не вивчений. Спостереження, зроблені над заплідненням у деяких ссавців, стосуються переважно другої або внутрішньої фази запліднення. Більш-менш повно і всебічно цей процес вивчений у дуже небагатьох, що мають зовнішнє засім'яння, безхребетних тварин, у яких весь процес з самого початку можна спостерігати безпосередньо під мікроскопом.

А. Засім'яння

У ссавців запліднення яйця відбувається всередині жіночого організму і живчики таким чином повинні бути введені всередину останнього. Таке внутрішнє засім'яння у всіх ссавців і у людини здійснюється за допомогою злягання, під час якого сім'я, змішане з виділеннями чоловічих додаткових залоз, випорскується у вигляді еякуляту в жіночі статеві органи. Живчики, що попали разом з еякулятом у піхву і матку, починають енергійно рухатися і поступово проникають у матку і яйцеводи.

Факторами, що в тій або іншій мірі впливають на цей рух живчиків, є: 1) вже згадувані вище виділення чоловічих додаткових залоз, які входять до складу еякуляту, 2) виділення слизових оболонок матки і яйцепроводів, що мають лужну реакцію, 3) антиперистальтичні скорочення матки і яйцепроводів, 4) рух війок епітелію, що вкриває слизову оболонку яйцепроводів, який (рух) відбувається в напрямку до маткових отворів яйцепроводів, в наслідок чого живчики, які мають реотаксис, примушені рухатися в напрямку до верхніх частин яйцепроводів, де й відбувається їх зустріч з яйцем. Необхідно відзначити спостереження, зроблені під мікроскопом над живчиками деяких хребетних, що рухалися проти течії рідини: коли частина живчиків через деякий час починала рухатися повільніше і припиняла свої рухи, тим часом як решта їх продовжувала рухатися з тією ж інтенсивністю. Чи відбувається такий своєрідний добір живчиків і в нормальних умовах — невідомо; можливо, що у ссавців і зокрема у людини, живчики яких мають реотаксис, тільки деяка частина найбільш життєздатних живчиків досягає верхніх частин яйцепроводів і має можливість зустрітися з яйцем. Знаючи швидкість живчиків і довжину шляху від шийки матки до верхніх частин яйцепроводів, можна обчислити той час, який витратять живчики на їх проходження. Такі обчислення дають для людини в середньому 3 години (цифра, звичайно, дуже приблизна, бо, з одного боку, присутність численних складок в слизовій оболонці яйцепроводів може зробити цей шлях для живчиків значно довшим, а з другої — антиперистальтичні рухи яйцепроводів можуть дуже скоротити цей строк). Як довго зберігають здатність до запліднення живчики людини, введені при зляганні в жіночі статеві органи, — питання спірне. Одні автори обчислюють цей строк в два тижні, інші обмежують його 2—3 днями¹.

У деяких тварин живчики можуть зберігати здатність до запліднення протягом кількох місяців (кажани) або навіть років (бджола). У деяких ссавців (кролик, кішка, тхір) при наявності в яєчнику зрілого або близького до зрілості Граафова пухирця злягання буває фактором, що викликає овуляцію. Ряд авторів визнає можливість прискорюючого впливу злягання на настання овуляції і в людини.

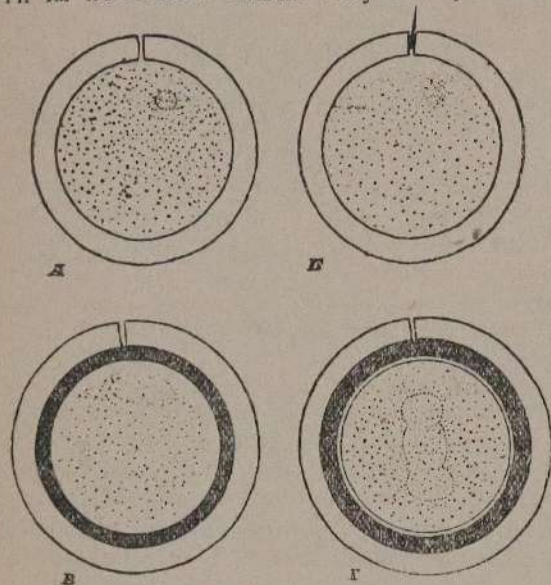
Б. Зовнішня фаза запліднення

1. Вплив яйця на живчиків. Перші стадії запліднення, як вже зазначалося, спостерігалися у дуже небагатьох, переважно безхребетних, тварин, головним чином у різних видів морських їжаків, морських зірок і кільчастих черв'яків, що мають зовнішнє засім'яння, а також у кінської аскаріди. Спо-

¹ Дуже імовірне припущення, що тут можливі великі індивідуальні коливання, особливо в патологічних випадках.

стереження над першими показали, що їх зрілі яйця містять у собі речовину, яка своєрідно впливає на живчиків. Речовина ця знаходиться головним чином у кортикальному шарі яйця, а також у вторинній оболонці і досить легко виділяється в навколишнє оточення.

Якщо взяти невелику кількість яєць морського їжака і дати їм полежати кілька часу в морській воді, то краплина такої



Мал. 12. Схема утворення оболонки запліднення (позначена чорним кольором) у морського їжака. А — зріле яйце до запліднення; видна вторинна оболонка з мікропілевим каналцем; в яйці справа наверху ядро; Б — момент наближення живчика через мікропілевий каналець до поверхні яйця і утворення останньою сприймаючого горбка; В — момент відокремлення оболонки запліднення; Г — оболонка запліднення відокремилася; між нею і яйцем виник вузький навколожовтковий простір, всередині яйця перше веретено дробіння.

Відсутність впливу цієї речовини позбавляла їх здатності до дальшого розвитку. Речовина ця була названа спочатку аглютиніном, якою назвою визначається його властивість аглютинувати живчиків, а згодом — фертилізином², тобто речовиною, що бере діяльну участь у процесі запліднення. Питання про те, наскільки ці факти, здобуті при вивченні деяких тварин, можуть

¹ З латинської: agglutinatio — приклеювання, прикріплення.

² З латинської: fertilis — плодючий; переносно: той, що робить плодючим; запліднюючий.

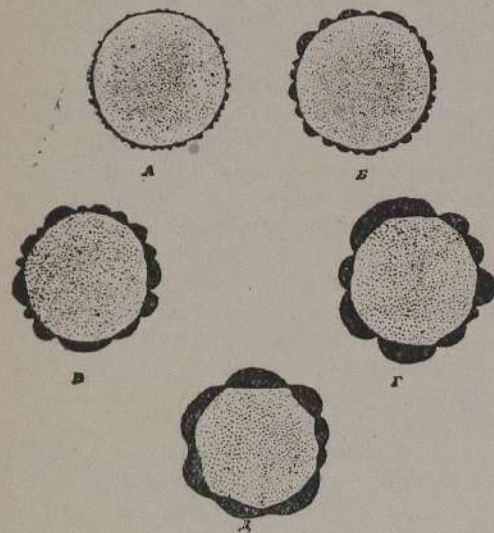
бути узагальнені й перенесені на інших і зокрема на людину, залишається відкритим. Говорячи про вплив яєць на живчиків, необхідно згадати про висловлені багатьма вченими припущення про виділення яйцями речовин, у відношенні до яких живчики мають так званий хемотропізм, інакше кажучи, примушений рух в напрямку до цих речовин; не зважаючи на поширеність цих припущень, довести це з повною очевидністю дослідним шляхом не пощастило.

2. Прикріплення живчика до яйця. Як вже неодноразово зазначалося вище, кількість живчиків, що утворюються у самців даного виду, значно перевищує кількість яєць, що утворюються у самиць. Зокрема, у людини на одне яйце, що виходить при овуляції, припадає значна частина тієї величезної кількості живчиків, що вводиться при зляганні в жіночі статеві шляхи. Таким чином яйце зустрічається звичайно з багатьма живчиками, які наближаються завдяки своєму рухові до його поверхні. При цьому наближенні живчиків можливі два випадки: у тих тварин, у яких яйця не покриті вторинними оболонками, живчики можуть наблизитися до яйця в першому-ліпшому місці його поверхні; в інших тварин, яйця яких мають щільні вторинні оболонки, живчики при своєму наближенні зустрічають в цих оболонках непрохідну перешкоду і можуть наблизитися до поверхні яйця тільки через одне або кілька мікропіле, що є в цих оболонках і що про них вже згадувалося у вступі, тобто тільки в певних місцях поверхні яйця. У добре вивчених щодо зовнішньої фази запліднення морських їжаків спостерігали, що при наближенні живчика до поверхні яйця на останньому місці наближення з'являється невелике підвищення, яке одержало назву сприймаючого горбка (мал. 12, Б). Утворення таких сприймаючих горбків описувалося в яйцях інших тварин і становить, очевидно, досить поширене явище. Живчик, що швидко наближається до горбка, заглиблюється в нього передньою частиною своєї головки, і таким шляхом відбувається перший контакт живчика з яйцем і прикріплення першого до останнього. Як показують спостереження над деякими тваринами, живчик слідом за прикріпленням припиняє свій рух — факт, що вказує на глибокі зміни, які викликаються в ньому цим прикріпленням.

У морських їжаків так само, як і у багатьох інших тварин, до яйця прикріплюється нормально тільки один живчик, що одержав назву ефективного¹ живчика; в інших тварин, що мають здебільшого великі, багаті на жовток яйця, до яйця прикріплюється кілька і у деяких видів досить значна кількість живчиків, — інакше кажучи, у цих тварин в зовнішній фазі запліднення бере участь кілька ефективних живчиків. Це

¹ Ефективний — той, що робить ефект на яйце (див. нижче — вплив живчика на яйце).

явище, що одержало назву фізіологічної поліспермії¹ і становить у цих тварин цілком нормальне явище, значення якого, проте, досі не з'ясоване, необхідно відрізнити від патологічної поліспермії, яке становить ненормальне явище, що відбувається у тих тварин, до яєць яких нормально прикріплюється тільки один живчик.



Мал. 13. Схема утворення оболонки запліднення у морського їжака при низькій температурі; оболонка запліднення позначена чорним кольором.

деякими хемічними речовинами і підвищенням температури. У всякому разі при патологічній поліспермії розвиток яйця відбувається дуже неправильно і воно раніш або пізніше гине.

Таким чином, як у випадках прикріплення тільки одного живчика, так і у випадках фізіологічної поліспермії в процесі запліднення бере участь дуже незначна частина (на кожне яйце один або кілька), з тієї величезної кількості живчиків, яка викидається самцем при засім'янні.

Раніше вже було указано, що визрівання яєць у багатьох тварин тісно зв'язане з заплідненням. Так, у деяких тварин живчики прикріплюються до яєць в той момент, коли останні ще не дозріли і становлять яйцеві ауксоцити. Більше того, дозрівання останніх у цих тварин залежить від того, чи прикріпиться до їх поверхні живчик, чи ні; інакше кажучи, яйця цих тварин не тільки не можуть почати розвиватися без прикріплення живчиків, але й не можуть почати визрівати. З другого боку, живчики деяких тварин, зустрівшись з незрілими яйцями, не мо-

¹ З грецької: polys—численний, spermata—сім'я.

жуть прикріпитися до їх поверхні, поки останні не визріють. Все це показує, що взаємовідносини між яйцем і живчиком при заплідненні далеко не складаються в рамки чисто механічного прикріплення живчика до яйця, а залежить в значній мірі від тієї стадії, в якій знаходиться яйце, тобто зрештою від фізіологічного стану останнього. Живчик може прикріпитися до поверхні яйця тільки в певній його стадії (стадії яйцевого ауксоциту 1-го поділу визрівання, стадії 2-го поділу визрівання і стадії зрілого яйця), яка є суворо постійною для даного виду тварини і дуже різноманітною у різних видів. У деяких ссавців, над якими були зроблені щодо цього більш-менш точні спостереження (миша, кажан), як уже говорилося вище, живчик прикріплюється до утворення другого напрямного тільця. Щодо яєць людини були висловлені тільки припущення.

3. Вплив живчика на яйце. Як показують спостереження над яйцями деяких тварин, живчик, що прикріпився до поверхні яйця, або ефективний живчик, дуже істотно впливає на яйце. Так, у морських їжаків безпосередньо слідом за прикріпленням живчика на всій поверхні яйця відбувається дуже швидкий процес утворення так званої оболонки запліднення (мал. 12, В).

Процес цей можна добре спостерігати при умові низької температури, коли він проходить значно повільніше. В такому випадку можна бачити (мал. 13), як слідом за прикріпленням живчика на поверхні яйця починають утворюватися невеликі прозорі виступи¹, що поступово збільшуються і зливаються один з одним. В результаті злиті виступи утворюють навколо яйця суцільний шар, що лежить під вторинною оболонкою, який становить оболонку запліднення. Через деякий час оболонка відокремлюється від яйця і між цією оболонкою і яйцем виникає заповнений рідиною так званий навколожовтковий простір (мал. 12, Г). Таким чином в результаті прикріплення живчика яйце виділяє на своїй поверхні речовини, що утворюють оболонку запліднення і навколожовтковий простір. Такі ж відношення були знайдені у деяких кільчастих черв'яків і у кінської аскариди. В останньому випадку речовини ці, виділяючись на поверхні яйця, утворюють надзвичайно щільну, складно побудовану і мало проникливу оболонку, а обсяг яйця зменшується в кілька раз.

В інших тварин речовини, що виділяються яйцем, не утворюють оболонки, а збираються у вигляді рідини під вторинною оболонкою. Виниклий таким способом навколожовтковий простір знаходиться в цих випадках не між оболонкою запліднення і поверхнею яйця, а між останньою і вторинною оболонкою. Такі відношення існують у більшості хребетних і зокрема у ссавців. У ряді останніх (кажан, морська свинка) описано під іменем

¹ На схематичному малюнку вони подані чорним кольором.

дейтоплазмолізу виділення яйцем під вторинну оболонку разом з рідиною великої кількості дейтоплазматичних краплинок і зерен. Особливо сильного розвитку досягає цей дейтоплазмоліз у деяких сумчастих, де овоспермій, що дробиться, плаває в дейтоплазматичній масі, яка виділяється яйцем після прикріплення живчика.

Цей процес виділення яйцями тварин речовин, що утворюють у деяких форм більш-менш щільну оболонку запліднення, був відомий порівняно давно, але вважався явищем побічним, що не має істотного для запліднення значення. Більша частина вчених бачила в цьому процесі „захисну“ реакцію яйця проти прикріплення багатьох живчиків, бо оболонка, що утворюється у цих тварин після прикріплення першого живчика, була непрохідною для решти. Тільки на початку цього століття цілим рядом спостережень і дослідів було з'ясовано, що справді ця реакція яйця на прикріплення живчика становить одну з важливіших і необхідніших ланок в цьому ланцюзі фактів, які в сукупності складають процес запліднення. Досвідні дослідження показали, що однією з головних причин цієї реакції є зміна проникності кортикального шару яйця і зокрема первинної яйцевої оболонки. При впливі на яйця деяких тварин, головним чином морських їжаків, хемічними речовинами, які розчиняють частину тіл, що входять до складу кортикального шару, можна було викликати збільшення проникності останнього і, як результат цього, збільшення виділення речовин і утворення оболонки запліднення й навколожовткового простору. При цих дослідях виявилось особливо характерне явище: слідом за утворенням викликаной впливом хемічних речовин оболонки яйце починало дробитися і розвиватися. При більш удосконаленій методиці пощастило добитися повного розвитку яєць і одержати в деяких випадках дорослі форми. Таким чином був покладений початок ряду дослідів над деякими як безхребетними, так і хребетними тваринами — дослідів, що мають на меті за допомогою хемічного, теплового, а пізніше і механічного (наприклад, наколювання яєць або їх струшування) впливів викликати розвиток яйця без живчика, тобто одержати так звані штучний дівочий розвиток або штучний партеногенез¹ яйця. Досліди ці, що дали в деяких тварин в більшій або меншій мірі вдалі результати, притягнули до вивчення питання запліднення багатьох вчених і утворили з останнього широку біологічну проблему. Наскільки ці досліди можуть бути перенесені на всіх тварин, говорити передчасно. У всякому разі можливість викликати, застосовуючи таку ж або іншу методику, штучний партеногенез у ссавців і зокрема у людини, теоретично цілком припустима: досліді останнього часу показали можливість одержання партеногенетичного дробіння у ссавців. Відсутність великої кількості

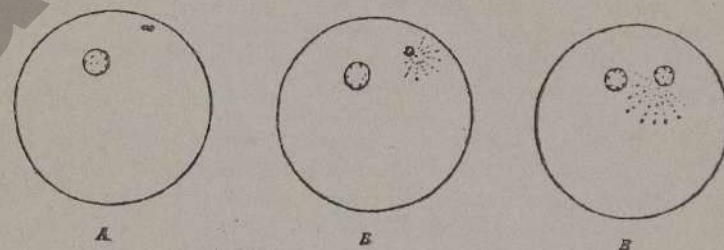
¹ З грецької: *párthenos* — дівочий; *geneá* — розвиток.

робіт в цьому напрямку пояснюється насамперед технічними труднощами при постановці таких дослідів з яйцями, розвиток яких відбувається всередині материнського організму, в складному фізіологічному зв'язку з останнім.

В. Внутрішня фаза запліднення

1. Проникнення живчика. Після прикріплення живчика до поверхневого яйцевого шару, що викликає вищеописані кортикальні зміни, настає друга, триваліша фаза, яка виявляється в ряді процесів, що проходять всередині яйця, і починається процесом проникнення живчика в більш глибокі шари яйця. Ефективний живчик при цьому нерухомий, і проникнення живчика правильніше було б називати втягуванням живчика яйцевою плазмою.

Активне входження живчика, про що твердять або, правильніше сказати, що припускають багато авторів, навряд чи відповідає дійсності. У всякому разі в тих випадках, де це явище було простежене на живому матеріалі, живчик був нерухомим. Таким чином причина проникнення живчика і його дальших



Мал. 14. Схема внутрішньої фази запліднення. Зміна положення живчика і поява променистого сійва.

переміщень всередині яйця лежить, очевидно, в загальних і місцевих змінах фізіологічного стану яйцевої плазми, і, зокрема, сприймаючого горбка, що поступово зникає після прикріплення до нього живчика і втягує останній в середину яйця. В одних тварин, до яких треба зарахувати і небагатьох вивчених щодо цього ссавців, в яйце проникає весь живчик, у інших — головка і деяка частина хвоста, звичайно шийка і середня частина, і, нарешті, відомі випадки, коли в яйце проникає тільки одна головка. Остання таким чином входить у всіх випадках.

2. Зміни живчика і яйцевої плазми після проникнення. З самого початку проникнення живчика починаються зміни як в ньому самому, так звичайно і в прилягаючій до нього яйцевій плазмі (мал. 14, А, Б, В). Зміни живчика найясніше помітні на його головці, саме на тій її частині, що скла-

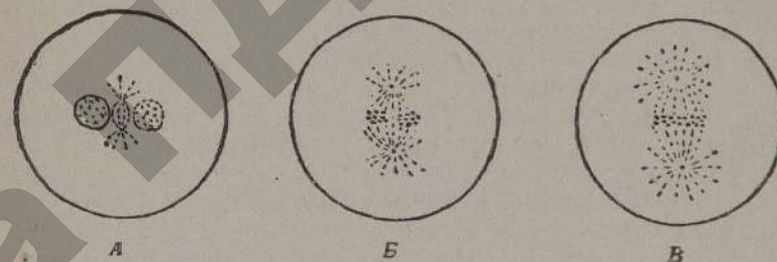
дається з хроматину, інакше кажучи, на ядрі живчика. Дуже істотні, очевидно, зміни перфораторія вивчені недостатньо, і з'ясування і судьби його в яйці, і значення при заплідненні ще чекає своїх дослідників. Зміни хроматинової частини головки зводяться до того, що ядро живчика, яке складається з щільної хроматинової маси, поступово збільшується, набрякає, хроматин розбивається при цьому на окремі грудки і зернятка, інакше кажучи, маленьке ядро живчика перетворюється в так зване чоловіче ядро (pronucleus masculinus). Одночасно з збільшенням останнього в яйцевій плазмі починають розвиватися проміння, що поступово збільшуються й утворюють у чоловічого ядра променисте сійво, в центрі якого з'являється оточене світлим простором центральне тільце (мал. 14, Б і В). При проникненні разом з головкою більшої або меншої частини хвоста променисте сійво розвивається навколо шийки, а іноді й середньої частини. Факти ці, констатовані у багатьох тварин, дали підставу висловити припущення, що живчик вносить в яйце „орган клітинного поділу“, представлений одним із центральних тілець, що містяться, як відомо з вивчення процесу перетворення, в шийці, саме проксимальним, безпосередньо прилеглим до головки центральним тільцем. Останнє навіть у випадках входження однієї головки у згоді з цим припущенням проникає в яйце разом з головкою.

Темп вищеописаних змін ядра живчика і яйцевої плазми, що оточує його, різний у різних тварин і стоїть у зв'язку з тим моментом, коли прикріплюється живчик до яйця даного виду тварин. У випадках, коли він прикріплюється після закінчення поділів визрівання яйця, темп цих змін швидший; якщо до початку або під час, інакше кажучи, до закінчення таких, — темп змін повільніший. В основному випадку у деяких тварин променисте сійво, що з'являється спочатку коло чоловічого ядра, згодом зникає, в інших тварин, навпаки, поява останнього дуже затримується і відбувається значно пізніше, іноді тільки після наближення ядер одне до одного (див. нижче).

Залишається згадати про долю хвоста, що в деяких тварин проходить у протоплазму яйця, і про хондріосому, які беруть участь у побудові цього хвоста. Судьба хондріосом була простежена у дуже небагатьох тварин, в яких, проте, їх присутність була констатована на досить пізніх стадіях розвитку. Доля інших частин хвоста відома ще менше; деякий час вони залишаються зв'язаними з шийкою і виниклими навколо неї променистим сійвом (з останнім у деяких тварин дуже тривалий час), пізніше стають непомітними і зрештою, очевидно, резорбуються й зникають.

3. З'єднання ядер і утворення веретена дробіння. Паралельно з вищеописаними змінами відбувається переміщення чоловічого ядра і зв'язаного з ним променистого сійва всередині яйцевої плазми. Шлях цього переміщення, ва-

ріюючи, не тільки у різних видів тварин, але навіть у різних індивідуумів одного й того ж виду, зрештою, проте, приводить завжди до наближення чоловічого ядра до ядра зрілого яйця або так званого жіночого ядра (pronucleus femininus). У багатьох тварин і особливо у тих, у яких живчик прикріплюється до закінчення поділів визрівання, інакше кажучи, до незрілого яйця, ядро якого повинно закінчити поділ визрівання, шлях переміщення чоловічого ядра може бути поділений на два етапи: 1) так званий шлях проникнення, що відбувається в напрямку більш-менш перпендикулярному до поверхні яйця і приводить до того, що чоловіче ядро переміщується в глибші шари яйця безвідносно до того або іншого положення ядра яйцевої



Мал. 15. Схема внутрішньої фази запліднення. Утворення першого веретена дробіння і злиття ядер.

клітини, і 2) так званий шлях з'єднання, що починається з моменту закінчення поділів визрівання яйця і відбувається в напрямку до утвореного після цих поділів жіночого ядра. Останнє в свою чергу переміщується до чоловічого; зрештою обидва ядра розташовуються поряд, слідом за чим настає процес з'єднання ядер. Останній, проте, в дуже небагатьох тварин відбувається у формі простого злиття чоловічого й жіночого ядер в одне так зване ядро дробіння. У величезній більшості тварин, в тому числі і у ссавців, цей процес здійснюється тільки в зв'язку з появою так званого першого веретена дробіння. Спосіб виникнення останнього є спірне питання внутрішньої фази запліднення; в одних тварин променисте сійво, що утворилося навколо чоловічого ядра, надалі ділиться на два, між якими, в міру їх відходження одне від одного, розвивається веретено дробіння. Таке описане для багатьох тварин походження останнього приймається звичайно як загальне правило. Проте у деяких тварин, крім променистого сійва, що виникає коло чоловічого ядра, констатовано наявність такого і коло жіночого ядра, і веретено дробіння в таких випадках утворюється між цими двома променистими сійвами. Нарешті, у багатьох тварин променисті сійва, що виникають спочатку коло чоловічого ядра і бувають коло жіночого, згодом зникають, і в таких випадках встановити наступність проме-

нистих сьвів веретена дробіння, що з'являється пізніше, з першими досить важко,

Веретено, яке утворилося (мал. 15), з променистими сьвівами, що лежить на його полюсах, надалі збільшується, а в обох ядрах одночасно диференціюються з ядерної сітки хромосоми. Оболонки ядер поступово розчиняються і в результаті всіх цих процесів утворюється звичайно велике перше веретено дробіння з екваторіальною пластинкою, що складається як з хромосом чоловічого, так і хромосом жіночого ядер. Таким способом здійснюється в більшості випадків з'єднання батьківського і материнського хроматину в одне ціле, запліднення є закінченим, і запліднене яйце, що утворилося, або овоспермій (oospermium), який становить не що інше, як одноклітинний зародок, вступає негайно в дальший період розвитку.

Щодо випадків фізіологічної поліспермії, то початкові зміни всіх живчиків, що прикріпилися, більш-менш однакові. Всі вони втягуються в середину яйця і головки їх перетворюються в ядра. Проте надалі наближується до жіночого ядра і з'єднується з ним тільки одне чоловіче ядро. Інші за спостереженнями, зробленими над деякими тваринами, утворюють собою ядра окремих клітин, яким приписують роль у зміні і переробці жовтка. Остаточна їх судьба, а також їх значення точно не з'ясовані, так само як і не з'ясоване взагалі значення фізіологічної поліспермії. Всі висловлені з цього приводу міркування зв'язують звичайно це явище з великим розміром яйця і зокрема з присутністю великої кількості жовтка в яйцях даних тварин.

Г. Суть запліднення

Процес запліднення має подвійне значення. З одного боку, істотним результатом запліднення є виникнення майбутнього організму з двох різностатевих клітин—живчика і яйця, інакше кажучи, суть запліднення полягає в передаванні майбутньому організму певної рівної кількості як батьківської, так і материнської спадкової речовини. Запліднення з цього погляду є амфіміксія¹, або з'єднання в одному організмі зачатків двох батьків. Розглядуване з цього боку запліднення найтісніше зв'язане з процесом редукції хроматину, що відбувається в передзародковому розвитку і разом з ним лежить в основі явищ спадковості і мінливості.

З другого боку, істотним результатом запліднення є самий факт виникнення нового організму. Запліднення з цього погляду є активація², або збудження яйця до розвитку, а живчик—не носій батьківських властивостей, а активатор жіночої статевої клітини. Яйце у величезній більшості тварин, в тому числі

¹ З грецької: amphí — з обох боків; mixis — змішання.

² З латинської: activatio — приведення в рух, приведення в дію.

і у людини, нездатне до дальшого розвитку і приречене на загибель, в наслідок з'єднання з живчиком, одержує здатність до розвитку і дає життєздатний дорослий організм.

2. ДРОБІННЯ І УТВОРЕННЯ ЗАРОДКОВИХ ЛИСТКІВ

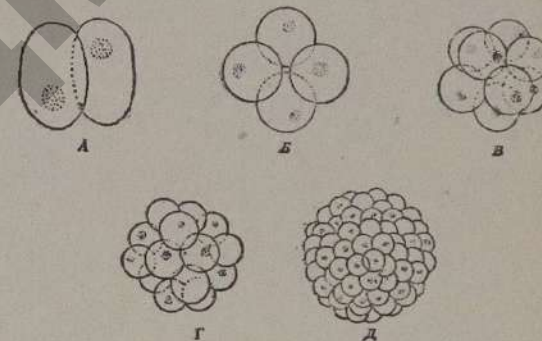
Процес дробіння овоспермія людини ще не спостерігався. Дуже мало відомо і про процес утворення зародкових листків у людини. Обидва ці процеси вивчені, проте, у багатьох тварин,

в тому числі і у деяких ссавців. Необхідно відзначити, що в останніх, як і у людини, зародок з ранніх стадій свого розвитку вступає в дуже тісні взаємини з материнським організмом, що істотно впливає на хід і форму цих процесів, які дуже видозмінені, порівнюючи з іншими хребетними.

Після кінцевої стадії запліднення, тобто після того, як хромосоми чоловічого і жіночого ядер з'єдналися в одній екваторіальній пластинці, настає процес непрямих поділів овоспермія, що досить швидко йдуть одне за одним, або так званий процес дробіння.

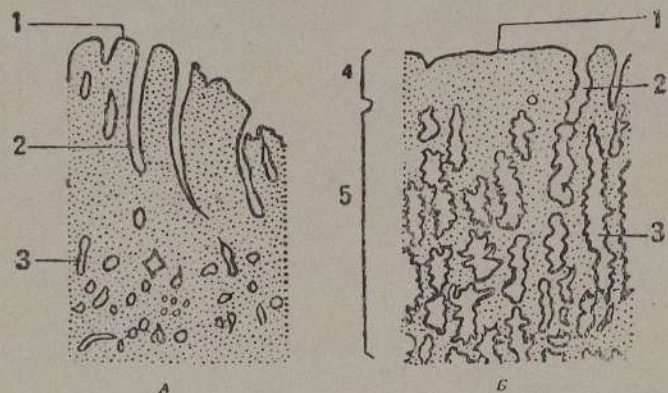
У ссавців, що мають бідні на жовток яйця, відбувається повне дробіння, причому овоспермій ділиться на два, чотири, вісім і т. д. приблизно рівних щодо величини бластомерів, тобто дробіння є рівномірним (мал. 16.). Характерним для багатьох ссавців є відсутність порожнини між клітинами, на які ділиться овоспермій. Під час перших стадій дробіння, останній покритий ще вторинною оболонкою і променистим вінцем, які поступово спадають, і таким чином в результаті дробіння з одноклітинного овоспермія утворюється позбавлений порожнини і що має вигляд щільної клітинної кулі зародок—так звана стеробластула; в останній зараз же виникає ряд змін, що стоять в зв'язку з живленням зародка за рахунок материнського організму.

Раніше ніж перейти до опису цих так характерних для більшості ссавців і людини змін, необхідно ознайомитися з тими процесами, що проходять в слизовій оболонці матки жінки і зв'язані з підготовкою стінки матки до сприймання розвиненого з овоспермія зародка. Виникнення з первинного фолікула Граа-



Мал. 17. Дробіння овоспермія собаки (за Бішофом, схематично); вторинна оболонка не зображена.

фова пухирця, овуляція і утворення на місці спорожненого Граафова пухирця жовтого тіла, інакше кажучи, весь так званий овуляційний цикл викликає ряд змін в слизовій оболонці матки—змін, що повторюються у нормальної статевої жінки в середньому кожні 28 днів і що в своїй сукупності одержали назву менструального циклу. Останній може бути поділений на чотири періоди. Перший період, так званий



Мал. 17. Два розрізи через слизову оболонку матки жінки, що знаходиться в міжменструальному (А) і передменструальному (Б) періодах (за Гічманом і Адлером, схематично). 1—епітелій слизової оболонки матки, 2—протоки маткових залоз, 3—маткові залози, 4—компактний шар, 5—губчастий шар

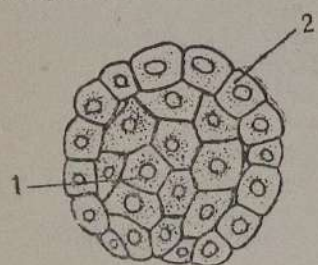
міжменструальний, складає найбільш тривалу частину цього циклу і продовжується в середньому коло 14 днів. На початку цього періоду слизова оболонка матки, що має сірувато-рожеве забарвлення і товщину приблизно в 2 мм, знаходиться в стані відносного спокою. Проте поступово в ній починається ряд змін, що полягають, з одного боку, в розмноженні клітин, які складають її, з другого—в підсиленні діяльності закладених у товщі слизової оболонки маткових залоз. Обидва ці процеси, розвиваючись далі, приводять поступово до передменструального періоду, що триває звичайно 6—7 днів і характеризується такими рисами будови слизової оболонки: 1) клітини, що складають масу останньої, дуже збільшуються в кількості і 2) маткові залози, що підсилено функціонують, значно розростаються і в більш глибоких частинах утворюють численні бокові розгалуження. Вся слизова оболонка таким чином ділиться на два більш-менш різко відокремлених шари: зовнішній, безпосередньо прилягаючий до маткового епітелію і що складається з клітин слизової оболонки, які розмножилися, і вивідних проток маткових залоз, так званий компактний шар (compacta), і внутрішній, представлений, головним чином, матковими залозами, які сильно розрослися і дуже розгалужені, так званий губчастий шар (spongiosa) (мал. 17). Період цей власне і є під-

готовкою слизової оболонки до сприймання зародка. На кінець цього періоду кровоносні судини слизової оболонки, особливо вени і капіляри, наповнюються кров'ю—вся слизова оболонка таким чином набрякає, стовщується приблизно до 8 мм і набуває темнокоричного кольору. Якщо запліднення не відбувається і зародок, отже, не утворюється, то вищеописані зміни слизової оболонки закінчуються періодом менструацій, коли набухла від приливів крові і переповнення маткових залоз слизова оболонка в наслідок виступу крові з судин у верхні її шари, загибелі й відокремлення останніх, разом з ділянками поверхневого епітелію спорожняється і менструальна рідина, що утворюється таким способом і складається частково з рідкої, частково зсілої крові, секрету маткових залоз і іноді шматків епітелію, випливає з матки через піхву назовні. Період цей, що триває нормально 3—5 днів, змінюється післяменструальним періодом, тривалістю коло 4—6 днів, протягом якого слизова оболонка швидко регенерує і набуває зовнішнього вигляду і внутрішньої будови, характерної для початку міжменструального періоду. Якщо ж запліднення відбувається, то менструації не буває, і зародок, що утворився з овоспермія, після виходу з яйцеводу попадає на стовщени і наповнену кров'ю слизову оболонку з якою і найтісніше зв'язується. Без овуляційного циклу нема і менструального циклу. Жінки, що мають недорозвинені яєчники, або в яких останні видалені оперативним шляхом, не менструують; таксамо при наставанні клімактеричного періоду і припиненні овуляційних циклів, припиняються і всі менструальні явища. Питання про день овуляції не можна вважати цілком з'ясованим. Більшість вважає за такий 14—18-й день, рахуючи з першого дня останніх менструацій. З'ясування, як уже говорилося вище, може прискорити цей строк, чим пояснюється, за припущенням ряду авторів, той факт, що день з'явання, який дає найбільший процент вагітності, згідно з статистичними підрахунками, припадає на 8-й день після першого дня останніх менструацій. Повернемося тепер до зародка, що розвивається з овоспермія. З попереднього розділу вже відомо, що запліднення відбувається в верхніх частинах яйцепроводів. Дробіння, що настає після запліднення, відбувається під час тривалого пересування овоспермія по яйцепроводу в напрямку до маткового отвору останнього—пересування чисто пасивного, яке відбувається, як припускають, частково в наслідок перистальтичних скорочень яйцепроводу, частково в наслідок руху війок його епітелію. В кінці дробіння в зародку відбувається дуже характерне для більшості ссавців явище, яке полягає в тому, що зовнішні клітини стеробластули починають диференціюватися в один шар, який має в дальшому велике значення в живленні зародка і тому одержав назву трофобласта¹ (мал. 18). Таким чином

¹ З грецької: trophé—живлення; blastos—зародок, зародковий листок; трофобласт—живний листок; листок, що служить для живлення зародка.

зародок в цій стадії складається: 1) з кулястої грудочки, так званих ембріональних клітин і 2) з трофобласта, який щільно вкриває ці ембріональні клітини і має характер одношарового епітелію.

Такий зародок, що вийшов з яйцепроводу на слизову оболонку матки, починає занурюватися, або, як кажуть, імплантуватися, в останню. Головну роль при цьому своєрідному явищі вrostання або імплантації зародка відіграють клітини трофобласта, які роблять розчиняючий, або, як кажуть, цитолізуючий¹ вплив на тканини материнського організму, зокрема на клітини слизової оболонки матки. Початкові стадії

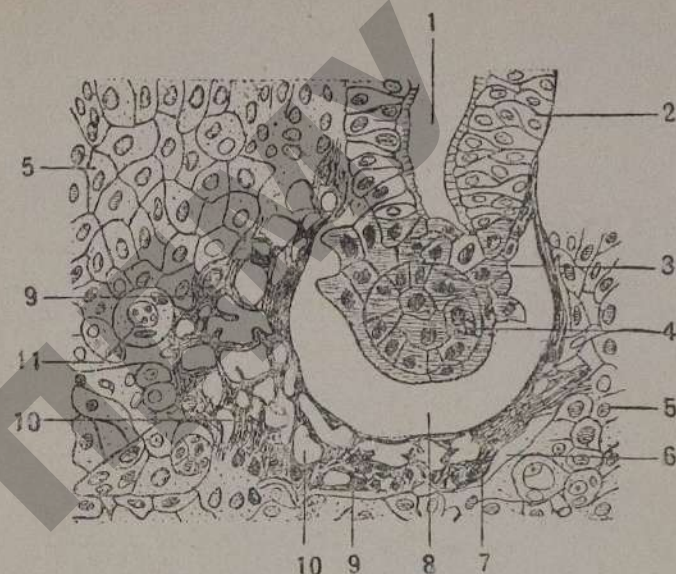


Мал. 18. Схематичний розріз через стеробластулу кролика в пізній стадії (за Ван-Бенеденом); вторинна яйцева оболонка не зображена. 1 — ембріональні клітини, 2 — клітини трофобласта.

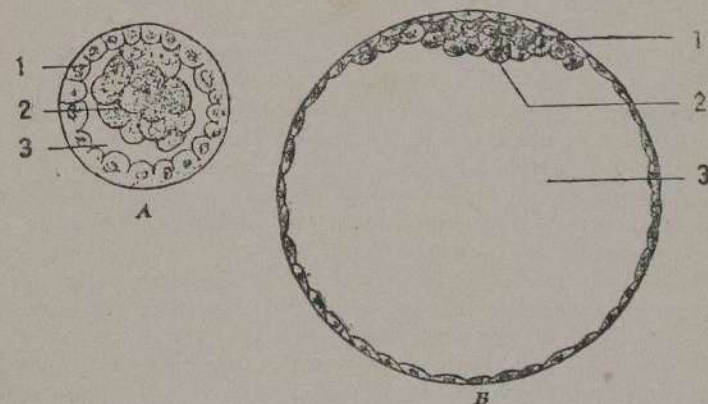
цього явища не спостерігалися у людини; за спостереженнями над деякими іншими ссавцями, перші зміни слизової оболонки виявляються в тому, що клітини останньої, під впливом трофобласта, втрачають свої границі і зливаються в загальну протоплазматичну масу (symplasma), що утворює навколо зародка так звану зону імплантації (мал. 19). Досить швидко в цій протоплазматичній масі починаються процеси розпаду і розчину, з'являється значна кількість вакуоль, що зливаються одна з одною й утворюють навколо зародка шар напіврідкої речовини, який відіграє велику роль у живленні зародка на перших стадіях його розвитку і одержав назву ембріотрофа, або харчів зародка. З цього моменту зародок починає сильно зростати; між клітинами, що складають його, починає скупчуватися рідина спочатку у вигляді невеликих краплин, що поступово збільшуються і частково зливаються одна з одною, внаслідок чого спочатку щільний зародок перетворюється в так званий зародковий або плідний міхур, стінка якого утворена трофобластом, а середина заповнена рідиною, де лежать ембріональні клітини, що утворюють в одному місці щільне скупчення, так званий ембріональний вузлик (мал. 20). В дальшому настає одночасно ряд змін, що відбуваються: 1) в слизовій оболонці матки, 2) в трофобласті і 3) в ембріональних клітинах і, зокрема, в ембріональному вузлику, з якого власне і розвивається майбутній зародок.

Зміни слизової оболонки матки. Після імплантації зародка в слизову оболонку матки і його перетворення в поступово зростаючий зародковий міхур, вся слизова оболонка

¹ З грецької: kytos — грубка, клітина; lysis — розчинення; цитоліз — розчинення клітин.

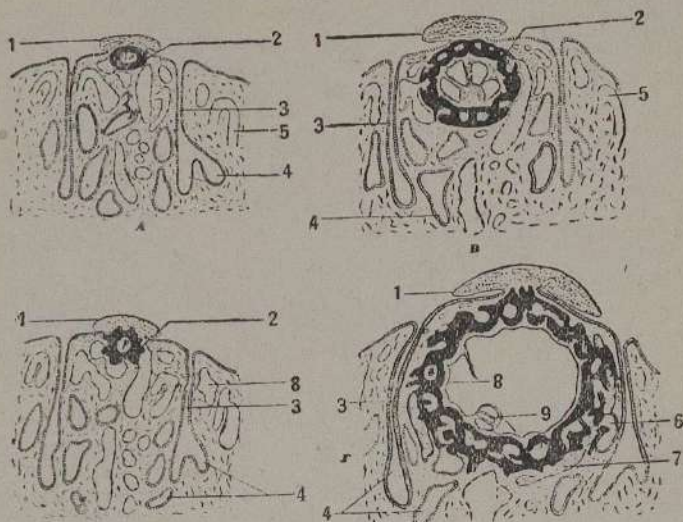


Мал. 19. Розріз через врослаючу в стінку матки стеробластулу морської свинки (за Спі (Spee), напівсхематично). 1 — порожнина матки, 2 — матковий епітелій, 3 — трофобласт, 4 — ембріональні клітини, 5 — клітини слизової оболонки матки, 6 — границя клітин, що злилися в загальну протоплазматичну масу, 7 — ядра в загальній протоплазматичній масі, 8 — ембріотроф, 9 — плазма, що утворилася через злиття клітин слизової оболонки (symplasma), 10 — вакуолі в плазмі наповнені ембріотрофом, 11 — просвіт капіляра.



Мал. 20. Схема розвитку плідного міхура кролика (за Ван-Бенеденом; вторинна оболонка не зображена). 1 — трофобласт, 2 — ембріональні клітини, що утворюють в своїй сукупності ембріональний вузлик, 3 — порожнина плідного міхура.

зазнає змін, що є продовженням змін, які почалися ще в передменструальному періоді і досягають при вагітності максимуму свого розвитку. Клітини слизової оболонки перетворюються в так звані децидуальні великі клітини і обидва шари її — компактний, що складається з цих децидуальних клітин і про-



Мал. 21. Схема вrostання людського плідного міхура (за Петерсом, трохи змінено). 1 — замикаючий згусток, 2 — трофобласт, 3 — протока маткової залози, 4 — маткові залози, 5 — кровоносна судина, 6 — маткова залоза, що відкрилася, 7 — кровоносна судина, що відкрилася, 8 — позаембріональний мезобласт, 9 — зародок.

ток маткових залоз, і губчастий, утворений матковими залозами, що дуже розрослися, — ще більш різко відокремлюються один від одного. Така змінена слизова оболонка одержала назву відпадної або децидуальної¹, оболонки, більша частина якої скидається при виході плоду з матки (звідки і її назва). Зміни ці спочатку охоплюють в різній мірі слизову оболонку всієї матки; пізніше — різні частини відпадної оболонки зазнають різного розвитку (див. нижче).

Зміни трофобласта. Зміни трофобласта полягають насамперед у збільшенні кількості екладаючих його клітин і таким чином в його потовщенні. Паралельно з цим на його поверхні починають утворюватися клітинні випинання, так звані ворсинки трофобласта, або первинні ворсинки, які врастають глибше в слизову оболонку і викликають дальші розчинення її тканин (мал. 21). Цілком зрозуміло, що в міру свого

¹ З латинської: deciduus — відпадный.

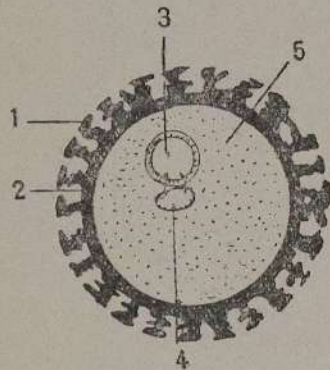
розростання і вrostання ворсинки трофобласта приходять в дотик як з стінками маткових залоз і їх проток, так і з стінками численних, наповнених кров'ю, судин слизової оболонки матки. Стінки тих і других при цьому також розчиняються і таким чином до напіврідкої речовини, що оточує плідний міхур, інакше кажучи, до ембріотрофу приєднується вміст маткових залоз і, що особливо важливо, елементи крові, головним чином червоні кров'яні тільця. Паралельно з зростанням трофобласта і його ворсинок відбувається і зростання плідного міхура, на внутрішній стінці якого в одному місці є ембріональний вузлик, що зазнає за цей час, в свою чергу, істотних змін.

Розвиток ембріонального вузлика. Розвиток ембріонального вузлика у різних ссавців проходить трохи відмінно, проте у всіх він полягає насамперед в диференціюванні утворюючих його клітин на два комплекси — одного, що прилягає до трофобласта і становить зачаток ектобласта, і другого, який лежить під останнім і становить зачаток ентобласта; у більшості ссавців, зокрема в людини, цей процес утворення зародкових листків ускладнюється тим, що одночасно з ним відбувається, з одного боку, закладання водної оболонки або амніона¹ (amnion), зародка, з другого боку, виникнення вже згаданого вище зародкового додатку, так званого жовткового пухирця; він має велике значення в живленні зародка у хребетних, які мають полілецитальні (багаті на жовток) яйця, а у більшості ссавців втратив це значення і тому тут одержав назву пупкового пухирця (vesica umbilicalis); обидва ці процеси — утворення зародкових листків і диференціювання амніона й пупкового пухирця — йдуть в цих випадках паралельно і практично невіддільні один від одного. На одному з дуже молодих (13—14 днів), що добре збереглися, плідних міхурів людини ембріональний вузлик уявляється вже у вигляді двох пухирців, стінки яких утворені шаром клітин (мал. 22). Один з пухирців, так званий ектобластичний пухирець, що лежить ближче до трофобласта, становить одночасно зачаток ектобласта зародка і його водної оболонки, другий, так званий ентобластичний пухирець — зачаток ентобласта зародка і його пупкового пухирця. В тому місці, де обидва пухирці стикаються один з одним, і яке на малюнку позначено дужками, і утворюється власне зародок. Останній таким чином представлений на цій стадії двома шарами — ектобластом, що переходить по краях у водну оболонку, і ентобластом, що лежить під ним і переходить по краях в стінку пупкового пухирця, інакше кажучи, це двохшаровий плоский утвір; він одержав назву зародкового щитка (area embryonalis). Вся остання порожнина людського плідного

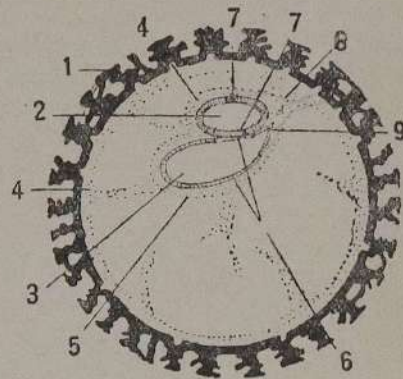
¹ З грецької: amnion — (дослівно) овеча шкіра, бо мабуть вперше спостерігалось в зародків овець.

міхура заповнена на цій стадії рідиною з пухко розміщеними в ній клітинами, які утворюють в своїй сукупності так званий позаембріональний мезобласт.

На трохи пізнішій стадії (мал. 23) в зв'язку з дальшим зростанням плідного міхура клітини позаембріонального мезобласта частково розходяться, утворюючи клітинні тяжі, що тягнуться в різних напрямках, частково концентруються на внутрішній по-



Мал. 22. Схематичний розріз через плідний міхур людини на ранній стадії (коло 13—14 днів) (за Брайсом і Тічером, частково). 1 — ворсинка трофобласта, 2 — трофобласт, 3 — ектобластичний пухирець, 4 — ентобластичний пухирець, 5 — позаембріональний мезобласт. Дужками позначений зародковий щиток.



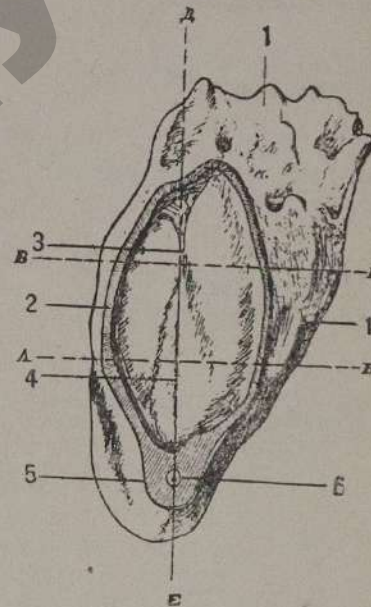
Мал. 23. Схематичний розріз через плідний міхур людини на трохи пізнішій стадії, ніж на попередньому малюнку (за Штралем, частково). 1 — ворсинка трофобласта, 2 — порожнина водної оболонки, 3 — порожнина пупкового пухиря, 4 — парієтальний листок позаембріонального мезобласта, 5 — вісцеральний листок позаембріонального мезобласта, 6 — ентобласт, 7 — ектобласт, 8 — підтримуюча стеблинка, 9 — зачаток сечового мішка. Дужками позначений зародковий щиток.

верхні трофобласта і зовнішній поверхні ембріонального вузлика; останній таким чином відокремлюється від трофобласта, залишаючись, проте, зв'язаним з останнім за допомогою так званої підтримуючої стеблинки, або плідної ніжки. Та частина позаембріонального мезобласта, що вкриває зачаток амніона і внутрішню поверхню трофобласта, становить так званий парієтальний¹ листок позаембріонального мезобласта, а частина, яка покриває зачаток пупкового пухиря, — його вісцеральний¹ листок; обидва листки, зрозуміло, стикаються один з одним по краях зародкового щитка.

Безпосередньо за цим в задній частині зародкового щитка по його середній лінії виникає потовщення ектобласта, що ста-

¹ З латинської: *paries* — стіна; парієтальний шар — пристінний шар; *viscera* — внутрішні; вісцеральний шар — той шар, що вкриває внутрішні.

новить зачаток первинної смужки, добре помітної і з поверхні щитка в наслідок появи в ній щілинноподібного заглиблення, відомого під назвою первинного жолобка, що трошки поширюється і поглиблюється коло переднього кінця первинної смужки, де він носить назву первинної ямки (мал. 24). В ділянці останньої первинна смужка вступає в тісне стикання з ентобластом і клітини її, посилено розмножуючись, утворюють матеріал, з якого виникає середній зародковий листок або мезобласт; таке ж посилене розмноження клітин відбувається і по краях самої первинної смужки. В результаті мезобласт зародка, що утворився за рахунок всіх цих клітин, поступово розростаючись між ектобластом і ентобластом, досягає країв зародкового щитка, де і з'єднується з позаембріональним мезобластом. Зародковий щиток таким чином з двошарового утвору перетворюється в тришаровий. Паралельно з цим процесом відбувається і закладання такої характерної для всіх хребетних спинової струни або хорди (*chorda dorsalis*)¹. У ссавців вона закладається у вигляді тонкої, так званої хордальної пластинки, що лежить по середній лінії зародкового щитка попереду первинної смужки (мал. 25). В передньому своєму відділі своїми боковими краями вона тісно прилягає до ентобласта, заднім же кінцем непомітно переходить в товщу мезобласта, розміщеного коло переднього краю первинної смужки і утворює таким чином верхню стінку значно подовженої на цей час первинної ямки. Глибша частина останньої називається тому деякими вченими хордальним каналом; пізніше, в наслідок розходження клітин, утворюючих його нижню стінку, канал цей знову відкривається і з'єднує на цій стадії розвитку порожнину пупкового пухиря з порожниною амніона; з цього моменту його називають невроентеричним каналом (*canalis neuroente-*



Мал. 24. Зародковий щиток молодого людського зародка зверху (довжина зародкового щитка 1,17 мм) після видалення водної оболонки. 1 — пупковий пухир, 2 — перерізана водна оболонка, 3 — нервова борозенка, 4 — первинний жолобок, 5 — перерізна підтримуюча стеблинка, 6 — перерізаний сечовий мішок. Пунктирні лінії АБ, ВГ і ДЕ означають напрям трьох розрізів зображених на мал. 25.

¹ З грецької: *chordè* — струна.



Мал. 25. Три схематичних розрізи, проведені через зародок, що знаходиться приблизно на стадії, зображеній на мал. 24. I — розріз по лінії АБ, II — по лінії ВГ і III — по лінії ДЕ. 1 — первинний жолобок, 2 — ембріональний мезобласт, 3 — порожнина водної оболонки, 4 — перерізана водна оболонка, 5 — парієтальний листок позаембріонального мезобласта, 6 — вісцеральний листок позаембріонального мезобласта, 7 — порожнина пупкового пухиря, 8 — первинна ямка, що переходить глибше в хордальний канал, 9 — нервова борозенка, 10 — нервова пластинка, 11 — хордальна пластинка, 12 — перерізаний сечовий мішок, 13 — перерізана підтримуюча стеблинка.

¹ З грецької: neuron — нервова трубка; enteron — кишка.

² З грецької: allantooides — що має форму трубки, бо у овець і свиней, в яких вперше спостерігався, має таку форму.

ricus)¹, бо пізніше він з'єднує кишкову порожнину зародка, що відокремилася від пупкового пухиря, з порожниною нервової трубки, яка розвивається з ектобласта. Існує він недовго і згодом заростає. В ектобласті, розміщеному попереду від первинної смужки, з'являється по середній лінії також невелике подовжене вдавлення, так звана спинна або нервова борозенка, що намічає собою місце закладання нервової системи; валикоподібні потовщення, що оточують її і що одержали назву нервових пластинок, становлять перше закладання останньої. На протязі всіх цих процесів відбувається зростання як самого зародкового щитка, так і покриваючого його амніона й пупкового пухиря, що лежить під ним. Від останнього на цей час відходить невелике трубкоподібне випинання, яке вростає в підтримуючу стеблинку і становить дуже характерний для вищих хребетних зародковий додаток, так званий сечовий мішок або алантоїс².

Приблизно на цій стадії знаходиться зародковий щиток людини, поданий на малюнку 24 з поверхні (трофобласт і оболонку амніона знято).

Три зародкових листки, що утворилися, дають в дальшому всі тканини й органи дорослого організму, з ектобласта утворюються:

- 1) шкірка або епідерміс з його роговими додатками;
- 2) епітелій всіх шкірних залоз;
- 3) епітелій передньої частини порожнини рота і кінцевої частини прямої кишки;
- 4) епітелій залоз, що відкриваються в передній частині порожнини рота;
- 5) епітелій носової порожнини і залоз, що відкриваються в неї;
- 6) емаль зубів;
- 7) вся центральна і периферична нервова система, мозковий додаток, шишковидне тіло, сітчаста і пігментна оболонка ока, епітелій рогівки, кристалик і нервовий епітелій різних органів чуття;
- 8) епітелій передніх відділів чоловічого сечовипускного каналу і присінка піхви;
- 9) гладка мускулатура потових залоз і радужної оболонки;
- 10) епітелій водної оболонки.

З ентобласта утворюються:

- 1) епітелій травного каналу (за винятком передньої частини порожнини рота і кінцевих частин прямої кишки, всіх кишкових залоз і дихальних органів);
- 2) епітелій щитовидної, підгруднинної залоз і епітеліальних тілець;
- 3) епітелій сечового міхура і більшої частини каналу;
- 4) епітелій пупкового пухиря і сечового мішка.

З мезобласта утворюються:

- 1) власне шкіра і підшкірна клітковина;
- 2) вся поперечносмугаста мускулатура і гладкі м'язи (за винятком вказаних у відділі ектобласта);
- 3) вся кровоносна і лімфатична системи, селезінка;
- 4) сечостатева система (за винятком вищезгаданих, що розвиваються з ентобласта частин);
- 5) мозкова оболонка;
- 6) основна маса або строма органів травної і дихальної систем;
- 7) епітелій, що вистилає порожнину тіла і покриває органи, які лежать у ній;
- 8) кров;
- 9) різні види власне сполучної тканини, хрящ, кістка, дентин і цемент зубів;
- 10) зовнішній шар сечового мішка, пупкового пухиря і водної оболонки.

В процесі утворення зародкових листків у людини залишається ще багато нез'ясованого, особливо в початкових його стадіях. Головною причиною є трудність одержання відповідного матеріалу, що здобувається звичайно випадково при операціях або судово-медичних розтинах. Через рідкість такого матеріалу кожний описаний на ранній стадії зародок одержує окрему назву — прізвище вченого, що описав його, до якого

додається рік опису. Кількість описаних до останнього часу раних людських зародків досить значна — коло 50. Не всі, звичайно, описані зародки в однаковій мірі відповідають вимогам наукового дослідження; особливо це стосується зародків, здобутих з трупів при судово-медичних розтинках. До того ж справа ускладнюється трудностю точного визначення віку раних зародків, бо часто відсутні точні відомості про останні менструації і злягання; проте і наявність останніх відомостей ще не вирішує питання про момент запліднення. Тому при визначенні віку молодих зародків, керуються головним чином розмірами плідного міхура, розмірами і формами зародкового щитка і ступенем розвитку останнього. На підставі цих даних було побудовано кілька класифікацій раних зародків (Тічер — Брайс, 1908; Стрітер, 1920; Моллендорф, 1921; Мейер, 1923; Брайс, 1925; при цьому звичайно розподіляють останні на кілька груп, що характеризуються певними ознаками:

I група. Ембріональний вузлик недиференційований.

II група. Ембріональний вузлик диференціювався на ектобластичний і ентобластичний зачаток; первинного жолобка немає.

III група. Початок утворення первинного жолобка. Спочатку круглий зародковий щиток стає поступово овальним.

IV група. Цілком розвинений первинний жолобок і хордальний канал.

V група. Більш-менш різко виявлений невроентеричний канал, нервова борозенка і валики.

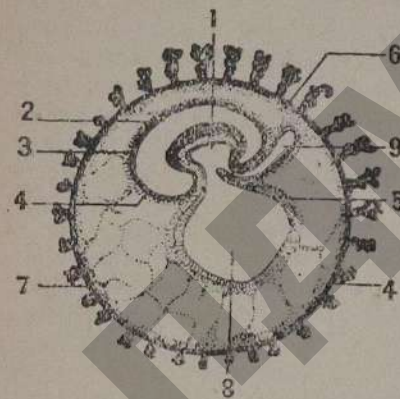
3. РОЗВИТОК ОРГАНІВ

А. Розвиток зародкових додатків

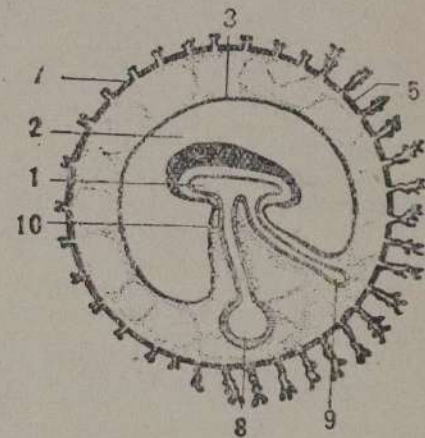
Водна оболонка або амніон (мал. 26, 27 і 28), становлять тонку двошарову оболонку, що покриває з самого раннього періоду зародок людини. Порожнину її наповнено рідиною, так званою колоплідною рідиною або зародковою водою (*liquor amnii*), яка має злегка лужну реакцію і виділюється, головним чином, її епітеліальними клітинами. Відмінною особливістю водної оболонки є її дуже швидкий ріст. До кінця другого місяця вона настільки розростається, що порожнина її заповнює собою всю порожнину плідного міхура, а сама вона зростається з внутрішньою поверхнею ворсинкової оболонки (див. нижче). В наслідок цього кількість колоплідної рідини так само збільшується і до середини вагітності досягає іноді двох літрів; до кінця вагітності вона дорівнює в середньому 0,5 — 1 л. Складається колоплідна рідина головним чином з води з невеликою кількістю солей і білкових речовин, а на кінець вагітності має в собі також скинуті кусочки шкірки і волосся зародка. Значення колоплідної рідини подвійне: 1) як пружного середовища, що захищає зародок від чисто механічних зовніш-

ніх пошкоджень, а також пуповину і плаценту від однобічного тиску з боку зародка, і 2) як речовини, що відіграє механічну роль на початку родів до розриву зародкових оболонок, і що полегшує поступове розширення родових шляхів.

Сечовий мішок, або алантоїс (мал. 26, 27 і 28). На раних стадіях розвитку зародок підвішений до внутрішньої поверхні трофобласта за допомогою так званої підтримуючої



Мал. 26. Схема розвитку зародкових додатків і пуповини людини (за Корнінгом, трохи змінено). Прямими лініями — заштрихований ентобласт і внутрішній шар пупкового пухиря і сечового мішка, точками позначено мезобласт, чорним кольором — трофобласт, ектобласт і внутрішній шар водної оболонки. 1 — кишкова порожнина зародка, 2 — порожнина водної оболонки, 3 — внутрішній шар водної оболонки, 4 — парієтальний листок позаембріонального мезобласта, 5 — вісцеральний листок позаембріонального мезобласта, 6 — *chorion frondosum*, 7 — *chorion laeve*, 8 — пупковий пухир, 9 — сечовий мішок.

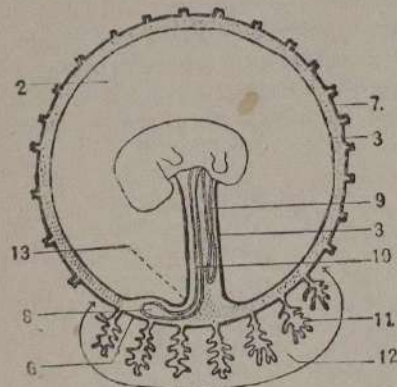


Мал. 27. Схема розвитку зародкових додатків і пуповини людини (за Корнінгом, трохи змінено); пізніша стадія, ніж на попередньому малюнку. 10 — пупкова протока; останні позначення, як на попередньому малюнку.

стеблинки, що складається головним чином з позаембріонального мезобласта. Досить швидко в цю підтримуючу стеблинку врістає випинання пупкового пухиря зародка, що становить так званий сечовий мішок або алантоїс. У людини він не досягає великих розмірів і не має мішкоподібної форми, а становить досить вузьку трубку. Паралельно з сечовим мішком розвиваються три важливих судини, так звані пупкові артерії і вена (*arteriae et vena umbilicales*), що згодом сполучаються, з одного боку, з сіткою судин, виникаючих в мезобластичній поверхні трофобласта, а, з другого боку — з судинною системою зародка. На третьому місці сечовий мішок зникає майже без сліду.

Пупковий пухир і пуповина. Порожнина пупкового пухиря на раних стадіях представлена тією невеликою порож-

ниною, яка диференціюється в ентобластичному пухирці ембріонального вузлика (див. вище). Верхня стінка цієї порожнини, прилягаючи до ентобластичного пухирця вузлика, становить ентобласт зародка, а бокові і нижня стінки є стінками пупкового пухиря (мал. 23). Таким чином на початкових стадіях свого розвитку ентобласт зародка



Мал. 28. Схема розвитку зародкових додатків і пуповини людини (за Корвінгом, трохи змінено); пізніша стадія, ніж на попередньому малюнку. 11 — кушчик ворсинкової оболонки, 12 — плацента, 13 — пуповина; останні позначення, як на двох попередніх малюнках.

Вище було вказано, що порожнина водної оболонки ще з ранніх стадій починає дуже розростатися і поступово заповнювати собою порожнину плідного міхура. Внаслідок цього сильного розростання і вищезгаданого загибання країв зародка водна оболонка починає поступово покривати, з одного боку, підтримуючу стеблинку з сечовим мішком, що знаходиться в ній, з другого боку — пупковий пухир, що починає на цей час вже зменшуватися. Дальший розвиток цього процесу приводить до того, що водна оболонка охоплює собою як підтримуючу стеблинку, так і пупковий пухир, зближуючи їх між собою й утворюючи таким чином так звану пуповину (*funiculus umbilicalis*), що йде від черевної поверхні зародка до трофобласта (мал. 27 і 28). Зрештою при заповненні порожниною водної оболонки (амніоном) всього плідного міхура ця пуповина становить тяж, що складається з покриваючої його водної оболонки, залишків сечового мішка, пупкових кровоносних судин і пупкової протоки, що стала довгою і вузькою. Між всіма цими частинами, зв'язуючи їх між собою, розміщені елементи вісцерального і парієтального листків позаембріонального мезобласта, що покривав усі ці частини до їх з'єднання в пуповину.

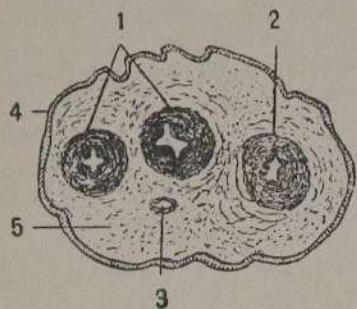
Значення пупкового пухиря у ссавців і зокрема у людини не таке важливе, як у деяких інших хребетних, в яких цей пухир одержав назву жовткового пухиря, про який вже згадувалося при переліченні типів дробіння. У хребетних з багатими на жовток яйцями в цьому жовтковому пухирі концентрується весь жовток, який протягом усього ембріонального розвитку є головним джерелом, звідки зародок, що розвивається, одержує поживні речовини; внаслідок цього у цих тварин жовтковий пухир зберігається дуже довгий час (у деяких тварин навіть в перших стадіях після зародкового розвитку), і в його стінках закладаються дуже важливі для дихання і живлення зародка кровоносні судини. У ссавців, які мають оліголецитальні яйця, зокрема в людини, і в яких зародок перейшов до живлення за рахунок материнського організму, цей жовтковий або пупковий пухир природно втратив своє значення. Закладаючись на дуже ранніх стадіях розвитку і спочатку збільшуючись у розмірах досить енергійно, згодом він швидко зменшується і в пізніх стадіях становить маленький пухирець, що лежить коло краю плаценти. Білкова рідина, що знаходиться в ньому в ранніх стадіях розвитку, має, звичайно, дуже мале поживне значення. Згодом рідина ця дуже зменшується, і стінка пухиря спадається. Пупкова протока зберігається до самих родів, чого не можна сказати про кровоносні судини, які розвиваються на його поверхні в початкових стадіях, так звані жовткові артерії і вени (*arteriae et vena omphalomesentericae*), що пізніше цілком зникають. Проте в ранніх стадіях розвитку стінка пупкового пухиря людини має значення кровотворного органу; саме в вісцеральному листку позаембріонального мезобласта, що покриває пупковий пухир, з'являються перші кров'яні островки (див. розвиток кровоносної системи).

Щодо пуповини, то при дальшому своєму розвитку вона дуже зростає в довжину (приблизно до 50 см) і є звичайно спіральсько-закрученою. На поперечному розрізі пуповини можна бачити пупкову протоку, що збереглася у вигляді вузької щілини, дві пупкових артерії, пупкову вену і розміщену по периферії водну оболонку (мал. 29). Весь простір між цими частинами зайнятий ембріональною або драглистою сполучною тканиною, що розвинулася з позаембріонального мезобласта (так звані Вартонові драгли).

Ворсинкова оболонка або хоріон¹ (*chorion*). З досить ранньої стадії розвитку зародка ссавця на його поверхні відокремлюється так званий трофобласт, що відіграє велику роль підчас імплантації: трофобласт робить розчинювальний вплив на клітини відпадної оболонки матки. Унаслідок розмноження складуючих його клітин в'н потовщується. Вище було сказано, як на поверхні такого потовщеного трофобласта починають з'являтися

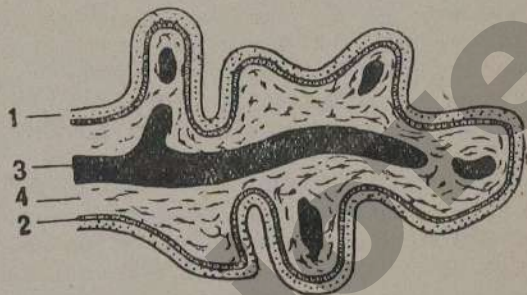
¹ З грецької: *chōrion* — кудлата, ворсинкова шкіра.

клітинні вирости, що врастають далі у відпадну оболонку і розчиняють стінки кровоносних судин і маткових залоз. Ці ворсинки трофобласта одержали назву перви нних ворсинок. З другого боку, з найраніших стадій розвитку плідно-



Мал. 29. Поперечний розріз через пуповину зрілого людського зародка. 1 — пупкові артерії, 2 — пупкова вена, 3 — пупкова протока, 4 — водна оболонка, 5 — позаембріональний мезобласт (Вартонів слиз).

го міхура позаембріональний мезобласт, що знаходиться в ньому, починає утворювати під трофобластом шар, так званий паріетальний листок (див. вище). Такий вистелений мезобластом трофобласт одержує назву ворсинкової оболонки або хоріона. У мезобласті, що вистилає його, досить рано починає розвиватися сітка капілярів і судин, що з'єднуються пізніше з пупковими артеріями й веною, які проходять у підтримуючій стеблінці, а пізніше — в пуповині. Через сильний розвиток цієї сітки ворсинкову оболонку називають іноді судинною оболонкою. Одночасно з цим у первинні ворсинки, що складаються досі тільки з 3^х клітин трофобласта, починає вrostати вистилаючий його з середини мезобласт, а разом з останнім і дрібні артеріальні й венозні судини. Кожна ворсинка дуже збільшується, розгалужується і перетворюється в так звану вторинну ворсинку. В розрізі (мал. 30) така вторинна ворсинка складається з стромы, яка утворилася з позаембріонального мезобласта і багата на судини, — стромы, покритої двома, що утворилися з клітин трофобласта, шарами:

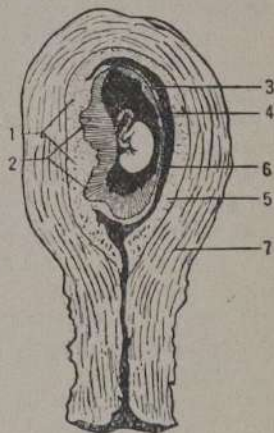


Мал. 30. Схематичний розріз через вторинну ворсинку ворсинкової оболонки людини. 1 — покривний синцитій, 2 — основний шар, 3 — кровоносна судина, 4 — строма ворсинки.

зворотного розвитку і тільки в одному місці, саме в місці утворення в майбутньому плаценти, значно виростають (мал. 27 і 28). Поверхня ворсинкової оболонки, на якій ворсинки поступово зникають, одержала назву *chorion laeve*, а поверхня, де вони досягають максимуму розвитку, — *chorion frondosum*. У пізніх стадіях основний шар вторинних ворсинок зовсім зникає; щодо покривного синцитія, то він у більшій своїй частині зберігається, в меншій — зникає і заміщується так званим фібриноїдним шаром (див. нижче).

Б. Розвиток плаценти

Зміни відпадної оболонки. При описі дробіння й утворення зародкових листків вже було сказано про ті зміни слизової оболонки матки, які ведуть до утворення відпадної оболонки. При початкових стадіях розвитку зародка, що імплантувався, вся відпадна оболонка на всьому своєму протязі залишається однаковою. Надалі у міру збільшення плідного міхура останній вже не вміщується в товщі відпадної оболонки, в наслідок чого остання в тому місці, де лежить плідний міхур, починає підніматись і поступово випинається в порожнину матки (мал. 31). Ця частина відпадної оболонки, яка таким чином покриває зверху і з боків виступаючий в порожнину матки плідний міхур, одержала назву *decidua capsularis*; частина ж оболонки, що лежить під плідним міхуром і відіграє велику роль в утворенні плаценти, одержала назву *decidua basalis*. Вся остання частина відпадної оболонки становить так звану *decidua parietalis*. Всі ці три частини зазнають надалі різного розвитку. Найбільші зміни відбуваються в *decidua basalis*; *decidua capsularis* в наслідок зростання міхура, а потім самого зародка дуже розтягується і поступово підходить до *decidua parietalis*, з якою згодом зростається.



Мал. 31. Напівсхематичний сагітальний розріз матки людини в кінці другого місяця вагітності (за Бремном, схематизовано). 1 — *decidua basalis*, 2 — *chorion frondosum*, 3 — *chorion laeve*, 4 — *decidua capsularis*, 5 — *decidua parietalis*, 6 — порожнина матки, 7 — мускульний шар матки.

Розвиток *decidua basalis* і утворення плаценти. При викладі перших стадій ембріонального живлення зародка вже говорилося про те, як в міру зростання трофобласта, заглиблення його первинних ворсинок в глибину відпадної оболонки і розчинення таким чином стінок кровоносних судин навколо плідного міхура, починає концентруватися кров, що виступила

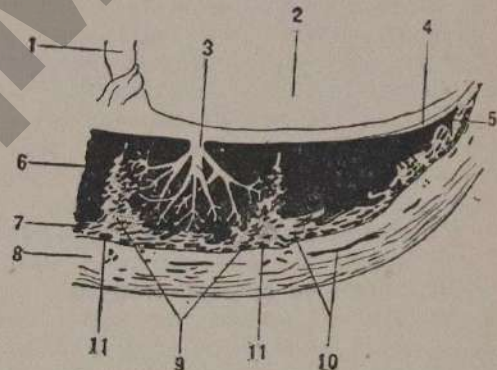
з розкритих судин, і таким чином ембріотроф, який складався до цього, головним чином, з продуктів розчинення децидуальних клітин і виділень маткових залоз, починає ставати багатим на кров'яні елементи. Цей період є перехідним до наступного періоду так званого гемотрофного¹ живлення, коли на перший план виступає засвоєння клітинами трофобласта поживних речовин, що приносяться кров'ю материнського організму. При цьому процеси розчину відпадної оболонки припиняються і в одному місці останньої, саме в *decidua basalis*, виникає орган живлення зародка людини, так звана плацента або дитяче місце².

Як уже говорилося вище, процес перетворення первинних ворсинок у вторинні і вростання останніх у товщу слизової оболонки матки відбувається спочатку на всій поверхні ворсинкової оболонки. Процеси ці, проте, досить швидко припиняються на всій тій поверхні ворсинкової оболонки, яка стикається з *decidua capsularis* (так званий *chorion laeve*), і ворсинки в цій частині починають зазнавати зворотного розвитку. Навпаки, на поверхні, що стикається з *decidua basalis*, процеси ці починають розвиватися дуже інтенсивно (так званий *chorion frondosum*). Ворсинки в цьому місці дуже збільшуються, доходять до найглибших шарів компактного шару слизової оболонки і дуже розгалужуються, перетворюючись таким чином в так звані кущики ворсинкової оболонки. Стінки кровоносних судин, з якими зустрічаються вростаючі кущики, розчиняються, і поступово виникає заповнений кров'ю міжворсинковий простір. В результаті вся поверхня ворсинкової оболонки і її кущиків на всьому протязі *decidua basalis*, інакше кажучи, весь *chorion frondosum* виявляється зануреною в наповнений кров'ю материнського організму міжворсинковий простір (мал. 32). Деякі з кущиків залишаються зрощеними з глибокими шарами *decidua basalis*, становлячи так звані укріпні ворсинки, а від компактного шару залишаються перегородки, які виринають досить глибоко в міжворсинковий простір, так звані перегородки плаценти. Ці перегородки не доходять до поверхні ворсинкової оболонки, за винятком краю плаценти, де вони зливаються з нею, утворюючи вузьку кільцеподібну пластинку, так зване підхоріальне замикаюче кільце. Кожна обмежена такими перегородками частина міжворсинкового простору разом з кущиками, що містяться в ній, становить так званий островок (*cotyledon*) плаценти. До цього часу процеси розчину відпадної оболонки припиняються. Ембріотроф не утворюється і живлення стає цілком гемотрофним. Та тонка пластинка компактного шару *decidua basalis*, яка не під-

¹ З грецької: *haema* — кров; *trophé* — живлення; гемотрофне живлення — живлення через кров.

² З грецької: *placus* — (дослівно) пиріг; назва, дана в наслідок того, що зріла плацента у людини має форму круглого пирога.

далася розчину і від якої піднімаються перегородки плаценти, одержала назву основної або базальної пластинки, що покриває губчастий шар, представлений на цей час дуже сплюсненими основними відділами маткових залоз. Таким чином сформована плацента складається: 1) з так званої зародкової плаценти (*chorion frondosum*), яка складається в свою чергу з а) власне ворсинкової оболонки або так званої пластинки хоріона, і б) кущиків ворсинкової оболонки, 2) з так званої материнської плаценти, що складається в свою чергу з а) основної пластинки і б) перегородок плаценти, що піднімаються від пластинки й обмежують островки, і 3) наповненого кров'ю міжворсинкового простору, який знаходиться між зародковою і материнською частинами.



Мал. 32. Схема зрілої плаценти людини (з Бромана). 1 — пуповина, 2 — порожнина водної оболонки, 3 — кущик ворсинкової оболонки, 4 — підхоріальне замикаюче кільце, 5 — крайовий синус, 6 — міжворсинковий простір, 7 — базальна пластинка, 8 — мускульний шар матки, 9 — дві перегородки плаценти, що обмежують один острівець, 10 — судини в *decidua basalis* і в мускульному шарі матки, 11 — маткові залози.

По краю плаценти розвивається так званий крайовий синус або, як його іноді неправильно називають, крайова вена, що становить власне венозну лакуну, позбавлену типових для стінок вени шарів аж до ендотелію. Крайовий синус сполучається як з міжворсинковим простором, так і з венами відпадної оболонки і відіграє деяку роль у плацентарному кровообігу.

Зріла плацента людини має круглу форму, діаметром приблизно в 15—20 см, товщиною коло 3 см і важить в середньому коло 500 г. Положення її в матці буває різне і визначається місцем імплантації яйця. Звичайно вона розвивається на передній або задній стінці матки, рідше у верхніх її частинах. В рідких випадках вона покриває собою внутрішній отвір матки (так звана *placenta praevia*). Кровообіг у плаценті відбувається досить повільно. Кров приноситься артеріями, що відкриваються в міжворсинковий простір на поверхні перегородок плаценти, а виноситься через вени, які відкриваються в базальній пластинці в кожному котиледоні. Важливо відзначити, що кров материнського організму, циркулюючи в міжворсинковому просторі, ніде не стикається з кров'ю зародка, що циркулює в кущиках ворсинкової оболонки. Між кров'ю зародка

і кров'ю матері є цілий ряд перегородок: 1) ендотелій судин ворсинок, 2) строма ворсинок, 3) основний епітеліальний шар ворсинок і 4) покривний синцитій. Останній відіграє дуже істотну роль при гемотрофному живленні; останнє не треба розуміти як чисто осмотичне живлення. Живлення так само, як дихання і виділення, тобто весь обмін речовин між материнським організмом і зародком, відбувається головним чином в наслідок дуже активної діяльності покривного синцитію. Вище вже було вказано, що до кінця вагітності основний епітеліальний шар ворсинок зникає, а покривний синцитій місцями дегенерує. В місцях дегенерації останнього відкладається так звана фібриноїдна речовина. Така ж фібриноїдна речовина відкладається місцями на базальній пластинці і на перегородках плаценти. Взагалі утворення фібрину, як результат зсідання крові міжворсинкового простору, спостерігається іноді в досить ранніх стадіях розвитку плаценти.

Розвиток *decidua parietalis*. На 3—4 місяці вагітності будова *decidua parietalis*, що досягає товщини в 1 см, нічим майже не відрізняється від будови решти відпадної оболонки. Проте пізніше, очевидно під впливом тиску плідного міхура, що розвивається, вона зазнає значного зворотного розвитку і на 6-му місяці зростається з *decidua capsularis*.

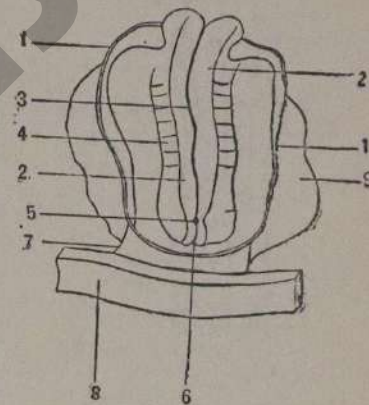
Зміни відпадної оболонки при родах. Роди, що настають у кінці вагітності, відбуваються в наслідок скорочень мускульного шару матки або так званих перейм, завдяки яким плідний міхур поступово витискується в шийку матки, що дуже розширюється. Водна і ворсинкова оболонки при цьому розриваються, колоплідна рідина виливається через піхву назовні і, нарешті, відбувається вихід дитини. Після виходу дитини перейми на короткий період припиняються, а потім поновлюються знову, наслідком чого є вихід так званого посліду, що складається з плаценти, пуповини, ворсинкової та водної оболонки і компактного шару відпадної оболонки. Відокремлення останнього відбувається в місці переходу його в губчастий шар, представлений в цей час невеликими залишками основ маткових залоз і незначною кількістю децидуальних клітин, що знаходяться між ними. Після родів звичайно протягом 2—3 тижнів з залишків маткових залоз відновлюється нормальна слизова оболонка матки.

В. Розвиток зовнішньої форми зародка

В результаті процесу утворення зародкових листків зародок приймає форму тришарового ентобласта, що складається з екто-мезо-і зародкового щитка (мал. 24). По середній лінії його поверхні проходить нервова борозна, по боках якої підвищуються нервові пластинки. В задній частині видно отвір нейроентеричного каналу, ззаду якого тягнеться первинний жолобок. Перші

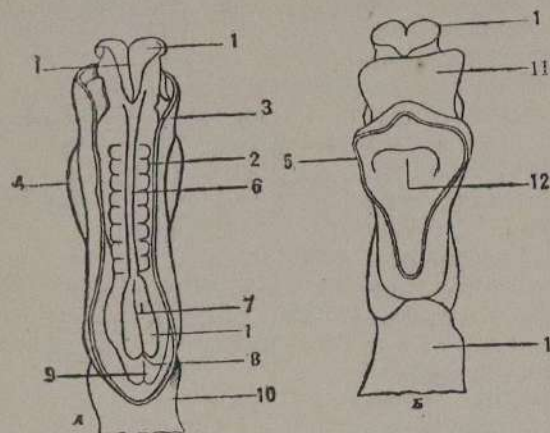
зміни зовнішньої форми такого плоского дисковидного зародка полягають ось у чому (мал. 33): 1) насамперед передній і задній краї щитка починають загинатися всередину — явище, що вже згадувалося при описі розвитку зародкових додатків; 2) нервові пластинки починають підніматися над поверхнею щитка, утворюючи так звані нервові валики, що становлять початок утворення нервової трубки; 3) по боках нервових валиків в середній частині зародка виникає ряд чотирикутних потовщень; потовщення ці утворюються в наслідок того, що розміщений в цих місцях мезобласт потовщується і поступово розподіляється на ряд так званих сомітів або первинних хребців, що йдуть один за одним; 4) отвір нейроентеричного каналу дуже звужується і в наслідок великого загибання заднього краю зародка виявляється лежачим коло заднього краю його спинної поверхні.

Дальші зміни можна бачити на малюнку 34, де подано зародок, який вже в значній мірі відокремився від пупкового пухиря, в трьох виглядах: з спинної поверхні, знизу після видалення пупкового пухиря і в поздовжньому розрізі (мал. 34, А, Б і В). З зіставлення цих трьох малюнків ясно видні ті головні зміни, що відбулися зверху і всередині зародка. Кількість сомітів зросла до восьми, зародок подовжився і з плоского дисковидного утвору почав перетворюватися в трубковидний. Нервові валики на більшому своєму протязі зрослися в нервову трубку; зростання, проте, ще не відбулося на передньому і задньому кінцях, і таким чином трубка ще відкрита з обох кінців. В задній частині зародка між двома нервовими валиками ще видний отвір нейроентеричного каналу, що лежить майже коло самого краю його спинної поверхні; первинний жолобок частково перемістився на черевну поверхню зародка. В зв'язку з відокремленням переднього і заднього кінців зародка від пупкового пухиря диференціюється передній або головний, і задній або хвостовий відділи кишкової трубки; порожнини цих її відділів сполучаються з порожниною пупкового пухиря за допомогою отворів, так званих передніх і задніх кишкових воріт. Трубкаподібне серце, що закладається в цей час, оточене навколосерцевою сумкою, спричинює появу на по-

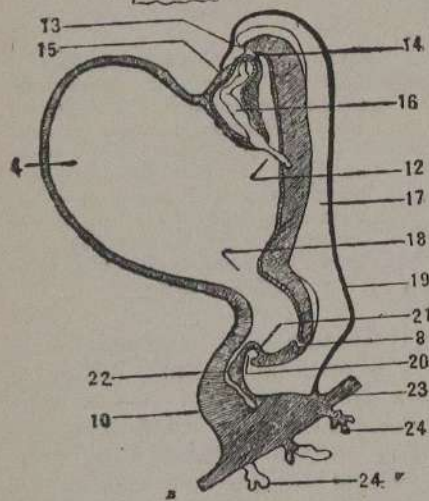


Мал. 33. Людський зародок з шістьма сомітами з спинної поверхні [за Кремером, з Кейбеля]. 1 — перерізана водна оболонка, 2 — нервові валики, 3 — нервова борозна, 4 — соміт, 5 — отвір нейроентеричного каналу, 6 — первинний жолобок, 7 — підтримуюча стеблинка, 8 — ворсинкова оболонка, 9 — пупковий пухир. Збільшено в 33 рази.

верхні зародка чималого випину, так званого серцевого виступу. На черевній стороні головного кінця зародка утворюється в цей час випинання, прикрите серцевим виступом і добре



видне на поздовжньому розрізі, так звана ротова западина, що досягає майже переднього кінця головного відділу кишкової трубки і відокремлена від останньої тонкою глотковою перетинкою. Таке ж випинання виникає на черевній стороні хвостового кінця за-

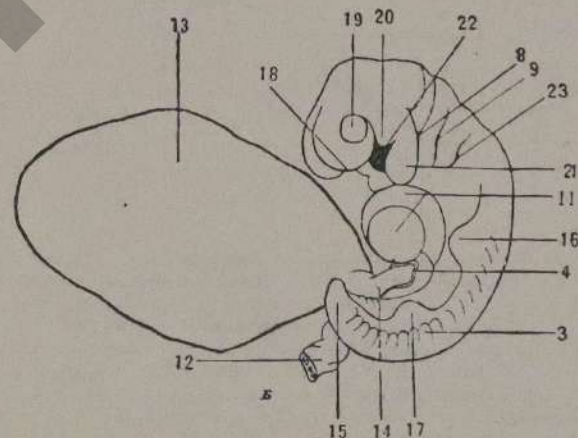
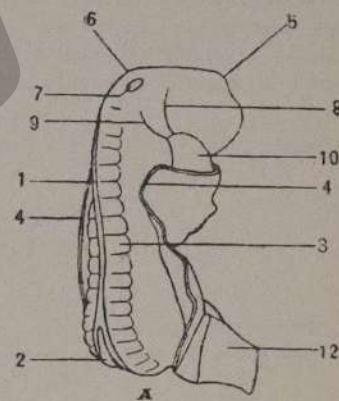


Мал. 34. Людський зародок довжиною в 2,11 мм з спини (А), з черевної поверхні (Б) і в схематичному поздовжньому розрізі (В) (за Етерно). 1 — нервові валики, 2 — соміт, 3 — перерізна водна оболонка, 4 — пупковий пухир, 5 — перерізна стінка пупкового пухиря, 6 — нервова трубка, 7 — нервова борозенка, 8 — отвір невроентеричного каналу, 9 — первинний жолобок, 10 — підтримуюча стеблинка, 11 — серцевий виступ, 12 — передні кишкові ворота, 13 — ротова западина, 14 — ротова перетинка, 15 — порожнина навколосерцевої сумки, 16 — серцева трубка, 17 — порожнина водної оболонки, 18 — задні кишкові ворота, 19 — водна оболонка, 20 — клоакова западина, 21 — клоакова перетинка, 22 — сечовий мішок, 23 — ворсинкова оболонка, 24 — ворсинки. Збільшено в 33 рази.

родка і становить клоакову западину, відокремлену від заднього відділу кишкової трубки так званою клоаковою перетинкою. В зв'язку з відокремленням хвостового відділу кишкової трубки від пупкового пухиря, сечовий мішок, що відкрився раніше на задній стороні останнього, відкривається тепер у хвостовий відділ кишкової трубки.

В другій половині першого місяця (мал. 35, А) продовжується відокремлення зародка від пупкового пухиря і далі замикання нервових валиків на обох кінцях. Ясно відокремлюється головний розширений відділ, на якому з'являються два згини—

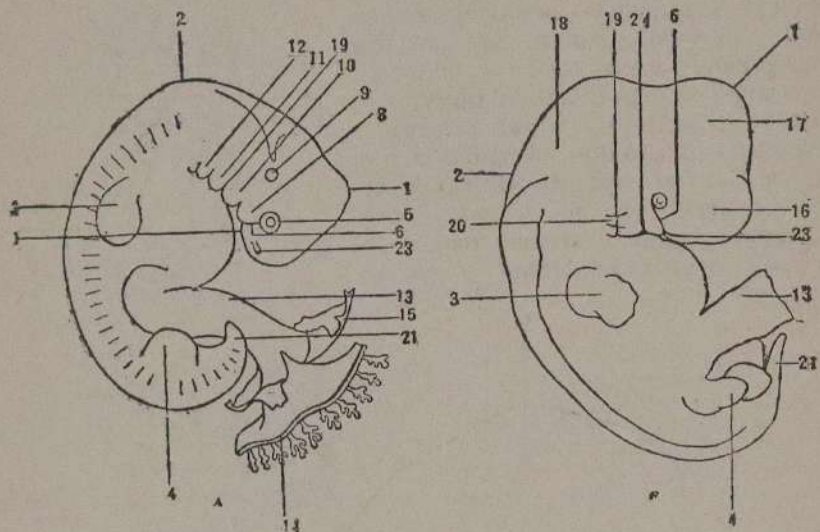
різко виявлений потиличний згин, тім'яний згин, який тільки ще намічається; по боках головного відділу зародка з'являються щілини—перша і друга так звані зовнішні зяброві або глоткові щілини. По обох сторонах головного кінця зародка в ділянці потиличного згину з'являються невеличкі вдавлення ектобласта, так звані слухові поля, що згодом перетворюються в ямки і, нарешті, в слухові пухирці, які відшнуровуються від ектобласта всередину і становлять закладки внутрішніх вух (див. розвиток органів чуття). Кількість сомітів значно збільшується. На кінець першого місяця (мал. 35, Б) тім'яний згин стає більш різко ви-



Мал. 35. Людські зародки другої половини першого місяця; А — на більш ранній стадії, з спинної поверхні, трохи повернутий на лівий бік, пупковий пухир не зображений; Б — на пізнішій стадії з черевної поверхні, трохи повернутий на правий бік (з Корнінга). 1 — нервова трубка, 2 — нервова борозна, 3 — соміт, 4 — перерізна водна оболонка, 5 — тім'яний згин, 6 — потиличний згин, 7 — слухове поле, 8 — I зяброва щілина, 9 — II зяброва щілина, 10 — серцевий виступ, 11 — печінково-серцевий виступ, 12 — підтримуюча стеблинка, 13 — пупковий пухир, 14 — пупкова протока, 15 — хвіст, 16, 17 — закладки верхніх і нижніх кінцівок, 18 — лобний паросток, 19 — очний пухир, 20 — верхньощелепний паросток, 21 — нижньощелепний паросток, 22 — ротова западина, 23 — III зяброва щілина. Збільшено: А в 33, Б в 20 раз.

явленим, з'являється третя, а пізніше і четверта зовнішні глоткові щілини, а між щілинами ясно відокремлюються потовщення, так звані зяброві або глоткові дуги; перша з них, що лежить перед першою глотковою щілиною і що одержала

назву щелепної дуги, диференціюється на верхньо-щелепний і нижньощелепний паростки, які обмежують ротову западину з боків і знизу. Друга, що лежить між першою і другою глотковими щілинами, одержала назву під'язикової дуги. Верхню межу ротової западини утворює передній кінець зародка, що дуже розростається і утво-



Мал. 36. А, Б — Людські зародки другого місяця збоку (з Корнінга), 1 — тім'яний згин, 2 — потиличний згин, 3 і 4 — верхня і нижня кінцівки, 5 — око, 6 — слізно-носова борозна, 7 — лобний паросток, 8 — верхньощелепний паросток, 9 — слуховий пухирець, 10 — нижньощелепний паросток, 11 — під'язикова дужка, 12 — III зяброва дужка, 13 — пуповина, 14 — ворсинкова оболонка, 15 — перерізана водна оболонка, 16, 17 і 18 — передній, середній і задній мозкові пухирі, 19 — отвір першої глоткової щілини (згодом зовнішній слуховий отвір), 20 — один з горбиків, утворюючих вушну раковину, 21 — хвіст зародка, 22 — вушна раковина, 23 — отвір нюхової ямки, 24 — ротовий отвір. Збільшено в 7,5 разів.

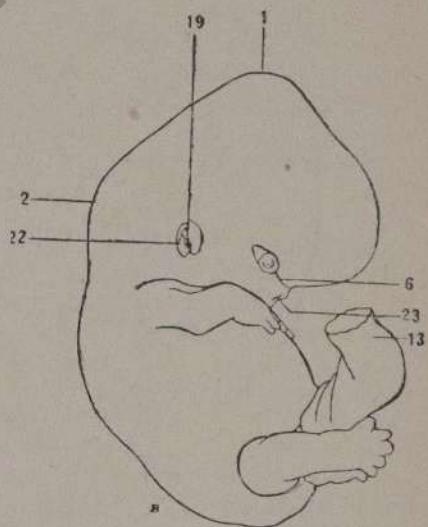
рює собою непарний лобний паросток. По боках голови стають ясно помітними так звані очні пухирі — перші закладки очних яблук. В ділянці тулуба з'являються закладки кінцівок, а розвиток і ріст пічінки викликає появу на черевній поверхні випину, що утворює разом з серцевим виступом спільний серцево-печінковий виступ.

Задній кінець зародка витягується в добре помітний хвіст, на якому також відбувається утворення з мезобласта сомітів, Підтримуюча стеблинка і пупковий пухир, що почав звужуватися у пупкову протоку, зближуються один з одним і поступово стягаються водною оболонкою, інакше кажучи, починає формуватися пуповина.

Протягом другого місяця зародок зазнає дуже значних змін (мал. 36, А, Б і 37). Досягаючи на початку другого місяця свого максимуму, потиличний згин поступово розправляється; під очима, які досягають за цей період уже значного розвитку, ясно накреслюються, утворені впинанням ектобласта, так звані нюхові ямки; згодом вони в значній мірі поглиблюються й утворюють собою нюхові частини (*regiones olfactoriae*) носових порожнин, а зовнішні їх отвори дають пізніше при формуванні

носа зовнішні носові отвори. Одночасно з цим починається і зростання верхньощелепних і лобного паростків і виникнення між ними слізно-носової борозни, що згодом зникає; на протязі цього ж місяця відбуваються дуже важливі зміни в ділянці невидної на малюнках ротової западини, про які буде сказано докладно нижче (див. розвиток травної системи). На кінець другого місяця значно розвивається лицева частина зародка, хоч між очима є ще значна відстань, а спинка носа дуже приплюснута. Всі зовнішні глоткові щілини, за винятком першої, закриваються (див. про це нижче). Отвір першої глоткової щілини перетворюється в зовнішній отвір слухового проходу, а на глоткових дугах, що обмежують цю щілину, розвивається ряд горбиків, які утворюють на кінець другого місяця зачаток вушної раковини.

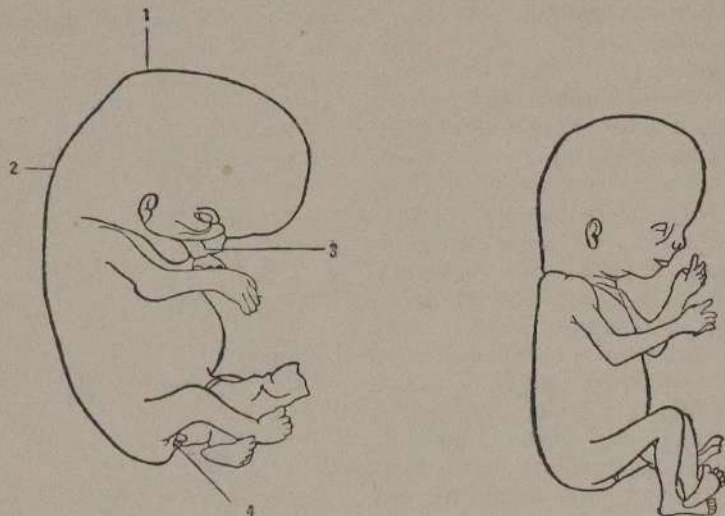
Дуже розростається голова зародка, на якій деякий час бувають ясно помітні зовні границі між трьома мозковими пухирями: переднім, середнім і заднім. На кінець місяця ясно намічається шийне вдавлення, тулуб виростає, збільшується черевна порожнина, і серцевий та печінковий виступи згладжуються; значно виростають кінцівки, на яких поступово диференціюються пальці; значно зменшується хвіст і стає на кінець місяця майже непомітним. Водна оболонка вкриває всю підтримуючу стеблинку, і таким чином остаточно формується пуповина. Протягом третього місяця (мал. 38) зародок значно виростає, очі, спрямовані досі в сторони, обертаються наперед, піднімається спинка носа; повіки збільшуються і зростаються; зростання це, проте, захоплює тільки верхні епітеліальні частини повік. Тулуб стає тоншим і довшим, зни-



Мал. 37. Людський зародок другого місяця, збоку (з Корнінга); пізніша стадія, ніж на попередньому малюнку. Збільшено в 5 раз. Пояснення див. на попередньому малюнку.

кають останні залишки хвоста, починають диференціюватися зовнішні статеві органи у чоловічому або жіночому напрямку; значно виростають кінцівки. В цілому весь зародок набуває характерних людських форм і одержує назву плоду (fetus).

Протягом четвертого місяця (мал. 39) починають виявлятися індивідуальні відміни. Шкіра стає міцніша і набуває ро-



Мал. 38. Людський зародок початку третього місяця; тім'яно-куприкова довжина—2,8 см (з Корнінга). 1—тім'яний згин, 2—потиличний згин, 3—зовнішній носовий згин, 4—зовнішні статеві органи. Збільшено в 3 рази.

Мал. 39. Людський зародок початку четвертого місяця; тім'яно-куприкова довжина 8,2 см (Корнінга). Натур. велич.

жевого забарвлення. На нижній частині лоба з'являється тонкий безколірний пушок (lanugo).

Протягом п'ятого місяця зародок стає здатним до рухів. Тонкі пушисті волоски (lanugo) з'являються на всьому тілі. Починають діяти сальні залози, виділення яких, змішуючись з відпадними клітинами шкірки зародка, дають світложовту масу, так зване плідне мастило (vernix caseosa), що покриває його тіло покищо тільки місцями.

Протягом шостого місяця шкіра зародка стає зморшкуватою і матовочервоною. Волосся стає темніше і більше.

Протягом сьомого місяця починає відкладатися підшкірний жир, зморшкуватість шкіри і зрощення повік зникають; на голові з'являється густіше волосся. Народжений в кінці цього місяця зародок може продовжувати при відповідних умовах свій розвиток поза тілом матері.

Протягом восьмого і дев'ятого місяців збільшується підшкірний шар, плідне мастило починає покривати всю шкірку.

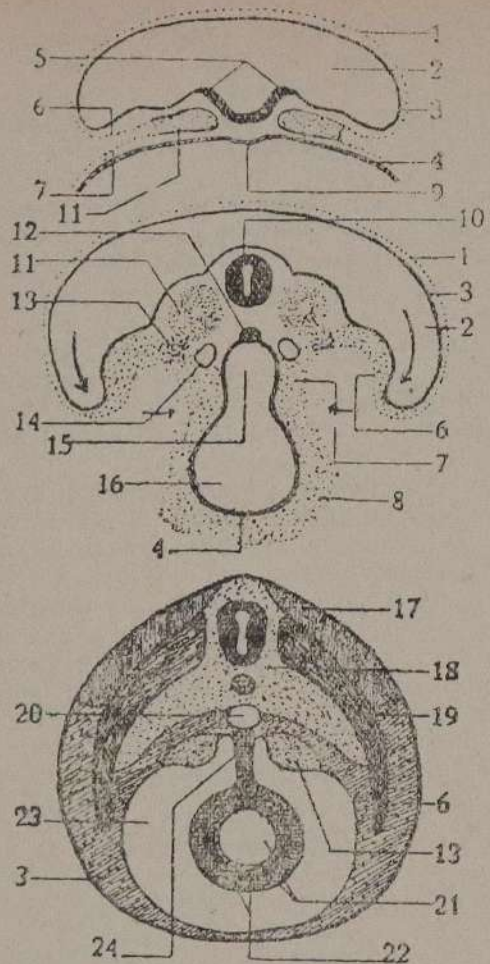
Протягом десятого місяця триває відкладання підшкірного жиру, тіло набуває круглішого окреслення, волосся на голові стає довше і густіше.

Щодо довжини зародка, то в середньому до середини зародкового розвитку (кінець п'ятого місяця) довжина людського зародка від тім'я до п'ят дорівнює 25 см. В дальшому зародок зростає щомісяця на 5 см і таким чином на кінець десятого місяця досягає в середньому довжини 50 см. Вага зародка до середини зародкового розвитку дорівнює приблизно 50 г.; в дальшому він додає щомісяця в середньому коло 500 г. Необхідно пам'ятати, що цифри ці мають тільки середнє відносне значення, і тут можливі іноді значні індивідуальні відхилення.

При визначенні віку зародка, коли відсутні дані про останні менструації, звичайно вимірюють його довжину. В самих початкових стадіях розвитку за довжину зародка беруть довжину зародкового щитка, яка вимірюється по лінії, що проходить по первинному жолобку і нервовій борозні; крім цього, вимірюють ширину щитка, довжину первинного жолобка, величину плідного міхура і взагалі керуються ступенем розвитку зародкового щитка. В пізніших стадіях звичайно вимірюють відстань від тім'яного згину до куприка—так звана тім'яно-куприкова довжина, поступове збільшення якої подане на наступній таблиці, яка також, як і всі подібні таблиці, має тільки середнє значення.

Кінець 1 місяця—тім'яно-куприкова довжина в см	0,25
" 2 "	2,5
" 3 "	6,8
" 4 "	12,1
" 5 "	16,7
" 6 "	21,0
" 7 "	24,5
" 8 "	28,4
" 9 "	31,6
" 10 "	33,6

Тривалість зародкового періоду людини не може бути визначена в точній цифрі через труднощі точного визначення початкового його моменту, інакше кажучи, запліднення. В практиці тривалість вагітності звичайно обчислюється в 280 днів або в 10 лунних місяців, рахуючи з першого дня останніх менструацій.



Мал. 40. Схема диференціювання мезобласта (за Феліксом і Корнінгом, частк. змінено). 1—парієтальний листок позаембріонального мезобласта, 2—порожнина водної оболонки. 3—ектобласт, 4—ентобласт, 5—нервові валики, 6—парієтальний листок ембріонального мезобласта, 7—вісцеральний листок ембріонального мезобласта, 8—вісцеральний листок позаембріонального мезобласта, 9—хордальна пластинка, 10—нервова трубка, 11—соміт, 12—спинна струна, 13—нефротом (нефрогенна тканина), 14—ліва низхідна аорта, 15—порожнина кишкової трубки, що відокремлюється від пупкового пухиря, 16—порожнина пупкового пухиря, 17—дерматом, 18—склеротом, 19—міотом. 20—утворена життям парних аорт непарна низхідна аорта, 21—порожнина кишкової трубки і ентобласт, 22—вісцеральний листок ембріонального мезобласта і мускулатура кишкової труби, що розвилася з мезобласта, 23—порожнина тіла, 24—спинна брижа.

Г. Розвиток скелета і мускулатури

Увесь скелет, так само як і мускулатура, розвивається з мезобласта. Виняток становлять гладка мускулатура шкірних залоз і радужної оболонки, що розвивається з ектобласта, і спинна струна або хорда (*chorda dorsalis*), в утворенні якої беруть участь клітини ентобласта. Виникає вона, як уже було викладено вище, у вигляді хордальної пластинки, зв'язаної своїми боковими краями з клітинами ентобласта. Остання швидко відшнуровується від ентобласта і дає тонкий клітинний шнур, який розміщується між ентобластом і нервовою трубкою, щододі утворюється; цей шнур і становить закладку спинної струни. У нижчих хребетних остання відіграє більшменш значну роль в утворенні хребта; у вищих хребетних, зокрема у людини, участь її дуже незначна, і згодом вона майже цілком за-

міщується скелетними елементами, які виникають з тих частин мезобласта, які оточують спинну струну.

Останній представлений, як уже було вказано, досить товстим, лежачим між екто- і ентобластами клітинним шаром, поділений по середній лінії зародка нервовою трубкою і спинною струною на праву і ліву половини. Досить швидко в мезобласті відбуваються дуже важливі процеси, що ведуть, з одного боку, до його сегментації, з другого — до утворення всередині його порожнин. Ті частини правої і лівої половин мезобласта, що прилягають до нервової трубки і спинної струни (тобто, дорсальні частини), потовщуються і діляться поперечними перегородками на ряд так званих сомітів або первинних хребців, про які вже згадувалося при викладі розвитку зовнішньої форми зародка.

На поперечному розрізі (мал. 40), проведеному через зародок на цій стадії, соміт уявляється у вигляді міхурця з порівняно товстими стінками і маленькою порожниною. Крайові частини мезобласта (тобто вентральні) не потовщуються і не розпадаються на соміти, а утворюють собою тонкі, так звані бокові пластинки, всередині яких виникають порожнини, що становлять первинні зачатки майбутньої порожнини тіла. Внаслідок виникнення цих порожнин, бокова пластинка кожної сторони ділиться на два листки, один зовнішній, що одержав назву парієтального¹ листка і утворює разом з ектобластом, який зростається з ним, так звану соматоплевру², і другий — внутрішній, що одержав назву вісцерального й утворює разом з ентобластом так звану спланхноплевру. Між сомітами і боковими пластинками диференціюються в цей же час невеликі ділянки мезобласта, що з'єднують соміти з боковими пластинками і що одержали назву проміжних клітинних мас або нефротомів³; за рахунок їх пізніше розвиваються нирки (див. розвиток сечостатевої системи). Описана вище міхуроподібна форма соміта затримується дуже недовго. Внутрішня і нижня його стінки втрачають досить швидко свій епітеліальний характер і набувають вигляду сполучної тканини, що інтенсивно розростається й утворює собою так званий склеротом, який оточує з кожної сторони спинну струну і нервову трубку. Зовнішня і верхня стінки соміта інакше розвиваються і диференціюються на два шари: зовнішній, що одержав назву дерматому, і внутрішній — так званий міотом. У пізніших стадіях, внаслідок вже описаного вище заги-

¹ З латинської: *paries* — стіна; парієтальний шар — пристінний шар — *viscera* — нутрощі; вісцеральний шар — шар, що покриває нутрощі.

² З грецької: *soma* — тіло; *splanchnon* — нутрощі; *pleura* — бік, бічна стінка; соматоплевра — стінка тіла, спланхноплевра — стінка нутрощів.

³ З грецької: *tomos* — відрізок, відділ; *nephros* — нирки; *scleros* — твердий, скелетний; *derma* — шкіра; *mys* — м'яз. Нефро-склеро-дермоміотомі — нирковий, скелетний, шкірний і м'язовий відділи соміта.

нання країв дисконидного зародка і набування останнім трубковидної форми, соматоплеври правої і лівої половини поступово наближаються одна до одної, і кінець-кінцем зростаються по середній черевній лінії зародка. В ділянці пуповини соматоплеври переходять у водну оболонку, причому ектобласт зародка переходить у внутрішній ектобластичний шар водної оболонки, а парієтальний листок — у зовнішній її шар. Паралельно з загинанням країв зародка відбувається і відокремлення травної порожнини пупкового пухиря, в наслідок чого і спланхноплеври правої і лівої сторін поступово зростаються одна з одною і утворюють таким чином стінку всієї кишкової трубки. В ділянці пуповини спланхноплебра переходить у стінку пупкової протоки, причому ентобласт кишок переходить у внутрішній його шар, а вісцеральний листок — у його зовнішній шар.

При цьому відокремленні кишок вісцеральний листок, що покриває його, утворює над і під кишками так звану спинну і черевну брижі (*mesenterium dorsale et ventrale*), що прикріплюють його до спинної і черевної стінок порожнини тіла. Черевна брижа, на відміну від спинної, що зберігається на всьому своєму протязі, досить швидко зникає, зберігаючись тільки в передній частині кишок, де, в зв'язку з розвитком серця, печінки і грудно-черевної перепони, зазнає дуже великих змін. Міотомі дають пізніше поперечно-смугасту мускулатуру. Гладкі мускульні волокна розвиваються як з вісцерального листка (гладка мускулатура кишок і кровоносних судин), так і з парієтального листка (гладка мускулатура кровоносних судин).

Даючи таким чином майже всю мускульну тканину, мезобласт в останній своїй масі зазнає іншого гістологічного диференціювання і дає, з одного боку, епітелій, — епітелій, що вистилає порожнину тіла і покриває органи, що лежать в ній, епітелій переднирки, первинної нирки, частину епітелію сім'яників і яєчників і епітелій більшої частини їх вивідних проток, з другого боку — всі сполучнотканинні елементи в широкому розумінні цього слова. Останні на початку розвитку представлені так званою мезенхімою або ембріональною сполучною тканиною, в якій з досить ранніх стадій виникають канали і порожнини, що становлять закладки кровоносних судин. В дальшому значна частина цієї ембріональної сполучної тканини дає в різних місцях зародка, що розвивається, всі види волокнистої сполучної тканини, жирову тканину, а також лейкоцити, еритроцити і ендотелій, інакше кажучи, утворює ті тканини, з яких розвивається цілий ряд найрізноманітніших органів і частин людського організму, а саме: власне шкіра, підшкірний шар, стінки кровоносних судин, кров, сухожилля, апоневрози, міжмускульні перетинки, зв'язки і сполучнотканинна основа або строма різних органів. Друга частина ембріональної сполучної тканини іде на будову скелета.

Останній у людини, так само як у вищих хребетних, проходить три гістологічні стадії в своєму розвитку. Спочатку весь скелет людини закладається у вигляді так званого перетинчастого скелета, побудованого з ембріональної сполучної тканини. Тривалість існування цього перетинчастого скелета дуже невелика і, вже починаючи з другого місяця зародкового розвитку, він поступово заміщується хрящовим скелетом, побудованим з хрящової тканини; остання розвивається з тієї ж ембріональної сполучної тканини, яка, в місцях виникнення хряща, стає багатого на клітини, що виділяють основну речовину хряща, так званий хондрин. Починаючи з сердини другого місяця зародкового розвитку, на місці хрящового скелета поступово виникає остаточний кістковий скелет, побудований з кісткової тканини.

Розвиток перетинчастого і хрящового скелетів. Розвиток хребетного стовпа або хребта відбувається за рахунок склеротомів, клітини яких дуже рано набирають характеру ембріональної сполучної тканини. Остання утворює з кожної сторони спинної струни трикутні маси, кути яких поступово витягуються в спинному, черевному і середньому напрямках. Таким способом виникають закладки невральних (*processus neurales*), поперечних (*pr. transversi*) і хордальних (*pr. chordales*) паростків. Останні досить швидко зростаються з такими ж протилежної сторони, мають в собі спинну струну і становлять закладку тіла хребця (*corpus vertebrae*). Таким шляхом утворюються перетинчасті хребці, що складаються з ембріональної сполучної тканини. Необхідно при цьому відзначити, що утворення кожного такого перетинчастого хребця захоплює задню частину кожного склеротома і передню частину наступного за ним. Таким чином кожний перетинчастий хребець виникає з задньої половинки одного склеротома і передньої половинки наступного, інакше кажучи, перетинчасті хребці не відповідають первинним сегментам, або сомітам, а отже і міотомам, що також походять із сомітів: кожний з міотомів стикається з задньою половиною одного і передньою половиною наступного за ним перетинчастого хребця. Утворення перетинчастих хребців починається з грудної ділянки і поступово досягає заднього кінця зародка. Вже з четвертого тижня починається схрящіння тіл перетинчастих хребців таксамо насамперед в грудній ділянці. Хрящ, що розвивається, оточує хорду, яка поступово дегенерує і згодом зовсім зникає. Проте в прошарках ембріональної сполучної тканини, які знаходяться між хрящовіючими тілами хребців, що дають згодом міжхребцеві зв'язки (*ligamenta intervertebralia*), спинна струна зберігається довше і дає згодом так звану драглисту масу (*nucleus pulposus*) міжхребцевих хрящів. Щодо паростків хребців, то схрящіння їх починається пізніше; з сердини другого місяця починають хрящівити невральні й попе-

речні паростки. Одночасно виникають хрящові верхні і нижні суглобові паростки (*processus articulares*). Хрящові частини нервальної паростків з'єднуються з хрящовими тілами хребців, і таким чином виникають хрящові хребці з відкритими ще на спинній стороні дугами (*arcus vertebrae*). Пізніше поступово відбувається з'єднання хрящових дуг і утворення хрящових остистих паростків (*processus spinosi*). З історії розвитку окремих хребців треба відзначити таке: 1) хрящове тіло першого шийного хребця (*atlas*) зростається з таким же другого (*epistropheus*), на якому в наслідок цього утворюється зубовидний паросток (*processus odontoideus*); 2) майбутня крижова кістка закладається у вигляді п'яти хребців; 3) куприк закладається у вигляді 4—6 хребців.

Хрящові ребра розвиваються незалежно від хребта в міжм'язульних перетинках (*миосептах*) і, закладаючись в спинних відділах цих перетинок, поступово ростуть в черевному напрямку. Черевні кінці хрящових ребер кожної сторони зливаються один з одним і утворюють правий і лівий хрящові зачатки груднини (*sternum*), що згодом з'єднуються один з одним; груднина таким чином закладається як парний утвір.

Розвиток скелета голови складається з розвитку черепа (*neurocranium*) і так званого вісцерального скелета (*splanchnocranium*). Череп утворюється по боках і спереду переднього кінця спинної струни. На самому початку навколо останньої диференціюється ембріональна сполучна тканина, що поступово проникає в сторони і вгору та одягає головний мозок і органи слуху, зору й нюху, які розвиваються; таким шляхом утворюється перетинчастий череп. Схрящіння цього перетинчастого черепа, що починається досить рано, полягає в утворенні: 1) по боках спинної струни так званих паракордальних¹ хрящів, 2) спереду спинної струни так званих прехордальних хрящів чи черепних перекладин (*trabecula cranii*) і 3) хрящових капсул, що розвиваються навколо органів нюху, зору і слуху. Всі ці хрящові частини, що закладаються окремо, поступово з'єднуються одна з одною й утворюють на початку другого місяця хрящовий череп. Останній, проте, не покриває верхні частини головного мозку, які таким чином лишаються покритими перетинчастим черепом.

Вісцеральний скелет голови, що розвивається у всіх хребетних, виникає спочатку у вигляді перетинчастих, а потім хрящових дуг, які закладаються і в людини в товщі вже описаних вище глоткових дуг. Скелет цей, що відіграє у нижчих хребетних, які дихають зябрами, величезну роль в утво-

¹ З грецької: *para* — біля, коло; *chordé* — струна; паракордальний — той що знаходиться біля, по боках спинної струни. Прийменник *praе* — з латинської: перед; прехордальний — що знаходиться перед хордою.

ренні щелепного й зябрового апаратів, у людини має іншу долю і представлений на початку свого розвитку такими утворами: 1) нижньощелепним хрящем, що закладається в нижньощелепному паростку першої глоткової або щелепної дуги, 2) під'язиковою хрящовою дугою, що закладається у другій глотковій дузі і 3) третьою вісцеральною хрящовою дугою, що закладається в третій глотковій дузі. Щодо останніх глоткових дуг, то дані про закладення в них хрящових дуг точно не встановлені. Дальші зміни цих утворів людини такі: 1) більша частина нижньощелепного хряща зникає; з верхніх його частин формуються хрящові молоточок (*malleus*) і ковадло (*incus*); 2) з верхньої частини під'язикової хрящової дуги розвиваються хрящове стремено і шиловидний паросток (*processus styloideus*), що входить пізніше до складу вискової кістки. Середні частини під'язикової дужки дегенерують і пізніше заміщаються сполучнотканинною шилопід'язиковою зв'язкою (*ligamentum stylohyoideum*); за рахунок нижніх частин розвиваються хрящові малі ріжки під'язикової кістки (*cornua minora ossis hyoidei*); 2) більша частина третьої хрящової дуги зникає, нижні її частини дають хрящові великі ріжки під'язикової кістки (*cornua majora ossis hyoidei*). Припускають, що хрящове тіло під'язикової кістки утворюється з нижніх хрящових частин під'язикової і третьої глоткової дуги. Деякі автори бачать у щитовидних хрящах залишки четвертої і п'ятої хрящових вісцеральних дуг.

Перетинчастий скелет верхньої кінцівки і її пояса виникає спільною закладкою. В цій спільній закладці з'являється насамперед плечовий, променевий і ліктьовий хрящі; трохи пізніше — хрящова лопатка і більша частина хрящів зап'ястка. Закладка ключиці не має хрящової стадії. Останніми виникають хрящі п'ястка і хрящові фаланги.

Перетинчастий скелет нижньої кінцівки і її пояса виникає так само спільною закладкою. Досить рано перетинчасті пояси правої і лівої сторін своїми задніми краями зростаються з трьома першими перетинчастими крижовими хребцями, а передніми — один з одним. У перетинчастому тазі, що виник таким чином, з правого і лівого боку закладаються клубово-сідничний і лобковий хрящі, що швидко зливаються один з одним і утворюють з кожної сторони по одному так званому безіменному (або кульшовому) хрящу. Останні пізніше вступають в зв'язок з першими трьома хрящовими крижовими хребцями, а спереду з'єднуються за допомогою сполучної тканини, утворюючи так зване лобкове зрощення (*symphysis pubis*). Одночасно з закладанням тазових хрящів відбувається закладання стегнових, малих і великих гомілкових хрящів; пізніше в поступовому порядку виникають хрящі зап'ястка, плесна і фаланг.

Зростання хрящового скелета, що утворився, відбувається подвійним шляхом. З одного боку хрящі, що його складають, ростуть в наслідок відкладання між клітинами, що його складають, основної речовини — так званий внутрішній ріст (*intususceptio*); з другого боку, зростання відбувається в наслідок утворення на поверхні хряща нових хрящових клітин і основної речовини — так званий зовнішній ріст (*appositio*). Джерелом, де утворюються ці нові хрящові клітини, є шар сполучної тканини, що покриває кожний хрящ і що дістав назву охрястя (*perichondrium*), — шар, що відіграє велику роль і у виникненні нижчеописуваного кісткового скелета.

Розвиток кісткового скелета. Уже частково з середини другого місяця і особливо з початку третього місяця зародкового розвитку хрящовий скелет, що складається з хрящової тканини, починає поступово заміщатися кістковою тканиною. Заміщення це або скостеніння має своїм джерелом охрястя, за рахунок якого, як уже було вказано, відбувається зовнішній ріст хряща, клітини цього охрястя поступово втрачають здатність утворювати нові шари хряща і перетворюються в особливу так звану остеобластичну тканину, за рахунок якої і виникає кісткова речовина. Охрястя таким чином поступово перетворюється в окістя (*periosteum*).

Самий процес заміщення хряща кісткою може відбуватися подвійним способом. З одного боку, остеобластична тканина перихондра починає відкладати на поверхні хряща основну речовину кістки, яка поступово просякається вапняними солями — так зване зовнішнє — чи перихондральне¹ скостеніння. З другого боку, процес скостеніння хряща відбувається всередині його — так зване внутрішнє чи ендохондральне скостеніння. При цьому основна речовина хряща починає насамперед просякати вапняними солями; потім в одному чи декількох місцях поверхні хряща остеобластична тканина перихондра (або періоста) разом з дрібними кровоносними судинами починає вростати всередину останнього, викликаючи розпад просякнутої вапном основної речовини хряща. Клітини останнього при цьому гинуть і таким способом у хрящі виникають одна чи кілька первинних кістково-мозкових порожнин. Одна частина клітин остеобластичної тканини, що вросла в ці порожнини, перетворюється в клітини кісткового мозку, друга починає утворювати кісткову речовину, що поступово просякається вапняними солями. Так виникають всередині хряща одно чи кілька кісткових ядер, або центрів скостеніння. Місця і час утворення цих кісткових ядер, а також їх кількість є досить постійні для кожного хряща.

¹ З грецької: *chondros* — (в переносному розумінні) хрящ; *peri* — навколо; *endon* — всередині; перихондральний — навколохрящовий; ендохондральний — внутрішньохрящовий.

Для маленьких хрящів (хрящі зап'ястка, заплесна, хрящові молоточок, ковадло, стремено) характерне звичайно утворення одного центру скостеніння. Для останніх хрящів характерне утворення багатьох центрів скостеніння. В останньому випадку треба відрізнити первинні або головні центри скостеніння, які виникають у хрящі в зародковому періоді й утворюють головну масу кісткової речовини даного хряща, від вторинних чи додаткових центрів, що виникають в післязародковому періоді й утворюють незначні маси кісткової речовини. Хрящові хребці костеніють з трьох головних центрів: одного, що виникає в тілі, і двох — у дузі; хрящові ребра — з одного головного центру, хрящова груднина — з кількох частково парних, частково непарних головних центрів. Хрящова лопатка — з одного головного центру. Безіменні хрящі тазового пояса — кожний з трьох головних центрів скостеніння: з клубового, сідничного і лобкового. Всі довгі хрящі кінцівок (плечовий, ліктьовий, променевий, стегновий, малий і великий гомілкові, хрящі п'ястка, плесна і фаланг) — кожний з одного головного центру, що виникає в середніх частинах цих хрящів чи так званих діафізах. Значну роль при скостенінні хрящів цих кінцівок відіграють процеси перихондрального скостеніння, за рахунок останнього і відбувається головним чином зростання в товщину кісток, що утворюються на їх місці.

В усіх вищеперелічених хрящах з'являються крім того вторинні чи додаткові центри скостеніння. Місцями виникнення цих додаткових центрів є кінці хрящів, чи так звані епіфізи, потім гребні, краї, голівки, горбки і кінці паростків. Одні з цих додаткових центрів утворюються в перші місяці після народження, другі — в дитячому віці, треті — на початку настання статевої зрілості (в середньому коло 15—16 років) і нарешті деякі — в самому кінці післязародкового розвитку (в середньому коло 25 років). Винятком є стегновий хрящ, в якому в середньому у 88% випадків з'являється один додатковий центр в дистальному епіфізі¹ в самому кінці зародкового розвитку; тому з деякими обмеженнями його присутність можна вважати ознакою доношеності плоду.

Число головних центрів скостеніння в деяких хребцях менше чи більше трьох. Так перший шийний хребець костеніє з двох головних центрів, що дають його верхню дугу (*arcus superior*) і бокові маси (*partes laterales*)². Другий шийний хребець костеніє з п'яти головних центрів: два з них виникають у дузі, один — в тілі, два — в зубовидному паростку. В кожному крижовому хребці виникає п'ять головних центрів: один — в тілі,

¹ Тобто в кінці, обернутому до гомілки.

² Його передня дуга (*arcus anterior*) утворюється з двох додаткових ядер після народження.

два — в дузі і по одному в правому й лівому поперечних паростках. При злитті крижових хребців в післязародковому періоді в один кістковий комплекс, так звану крижову кістку (*os sacrum*), ці центри дуг і поперечних паростків дають її бокові частини (*partes laterales*). Кожний з куприкових хребців виникає, як уже було вказано вище, з одного центру скостеніння, які, проте, у протилежність до інших хребців, утворюються в післязародковому розвитку¹. В кінці післязародкового періоду всі куприкові хребці таксамо зливаються в один кістковий комплекс, так званий куприк (*os coccygis*).

Кістки, що закладаються в хрящовому черепі, виникають з кількох головних центрів скостеніння. В задній частині паракордальної ділянки утворюються шість кісткових ядер, що дають основну і бокові частини потиличної кістки (*pars basilaris et partes laterales ossis occipitalis*) і нижню частину її луски. В передній частині паракордальної і в задній частині прехордальної ділянок утворюється з десяти кісткових ядер клиноподібна кістка (*os sphenoidale*). В передній частині прехордальної ділянки виникає таксамо з кількох ядер решітчаста кістка (*os ethmoidale*). В ділянці слухової капсули з кількох кісткових ядер виникають сосковидна й кам'яниста частина вискової кістки (*pars mastoidea et pars petrosa ossis temporalis*). Хрящовий шиловидний паросток, що зливається з нею, костеніє з двох ядер. Під'язикова кістка разом з великими й малими рижками костеніє з шести кісткових ядер.

З появою кісткових ядер ріст незаміщеної хрящової тканини, яка залишилася, не припиняється і є головним фактором росту всього скелета людини як в зародковому, так і в післязародковому періодах. Цим пояснюється пізня поява більшості додаткових центрів скостеніння і довгочасне зберігання між центрами скостеніння хрящових прошарків, що виникли в одному хрящі, за рахунок зросту яких і відбувається головним чином зріст скелета. Скостеніння цих хрящових прошарків, інакше кажучи, злиття виниклих в одному хрящі кісткових ядер, чи так звані синостози² (*synostosis*), відбуваються тільки в післязародковому періоді і в більшості хрящів у самому кінці останнього, коли закінчується зріст скелета.

Таким чином до моменту народження процес заміщення хрящового скелета кістковим є далеко незакінчений. В деяких хрящах тільки після народження починаються процеси скосте-

¹ Таке ж явище зустрічається у багатьох хрящів, що костеніють з одного центру. Так, у всіх хрящах зап'ястка, в більшості хрящів заплесна центри скостеніння з'являються в післязародковому періоді.

² З грецької: *syn* — с; *ostéon* — кістка; дослівно — скостеніння.

ніння (весь зап'ясток, більша частина заплесна, куприкові хребці); в останніх хрящах з'являються додаткові центри і нарешті виникають синостози. Тільки з утворенням в кінці післязародкового періоду останніх синостозів закінчується процес скостеніння, і кістковий скелет заміщає собою хрящовий. Єдиними залишками останнього у дорослого є носові хрящі, хрящова перегородка носа і так звані суглобові хрящі (див. нижче).

Крім кісткової тканини, яка виникла на місці хрящової, і яка є таким чином передутвореною хрящем у людини, так само як і у більшості хребетних, кісткова тканина може виникнути на місці сполучної тканини. В цих випадках волокниста сполучна тканина починає просякати вапняними солями, а за рахунок оточуючої її мезенхіми виникає остеобластична тканина, клітини якої проникають в середину завапненої сполучної тканини, починають виділяти основну речовину кістки і дають таким чином початок одному чи кільком центрам скостеніння. Виниклі таким способом центри або можуть утворити окремі кістки, або можуть приєднуватися до кісткових ядер, які виникли на місці хряща. Таким чином кістки людини за своїм гістологічним походженням можуть бути поділені на кілька категорій.

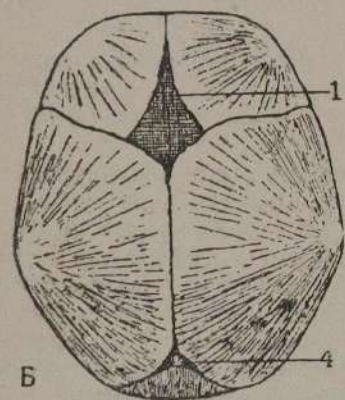
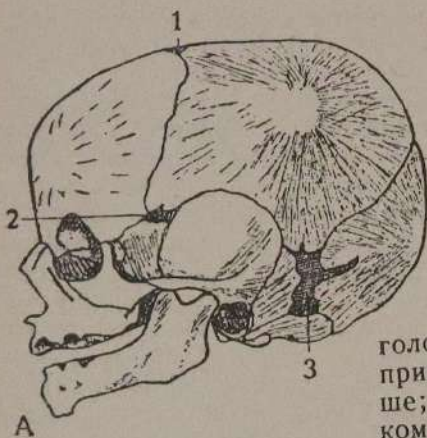
1. Кістки, утворені кістковою тканиною, що розвинулася на місці хряща, — так звані преформовані або передутворені кістки, до числа яких відноситься більша частина кісток скелета людини.

2. Кістки, утворені кістковою тканиною, що розвинулася на місці сполучної тканини, але в побудові яких бере участь в тій чи іншій мірі і кісткова тканина, яка розвинулася на місці хряща. До таких кісток у людини належить дві кістки, а саме: нижньощелепна (*mandibula*) і ключиця (*clavicula*), обидві вони в головній своїй масі утворені кістковою тканиною, що розвинулася на місці сполучної тканини; проте до нижньощелепної кістки приєднуються невеликі маси кісткової тканини, що виникла на місці нижньощелепного хряща; на кінцях ключиці в процесі її розвитку також виникають невеликі маси кісткової тканини, яка розвинулася на місці хряща.

3. Кістки, утворені кістковою тканиною, що розвинулася на місці хряща, до яких потім приєднуються невеликі маси кісткової речовини, що виникла на місці сполучної тканини. Такі кістки: потилична, вискова, клиноподібна і молоточок. Верхня частина луски потиличної кістки виникає на місці сполучної тканини; до сосковидної і кам'янистої частин вискової кістки, які виникли на місці хряща, приєднується луската і барабанна частини цієї кістки, що утворилася на місці сполучної тканини; зовнішні пластинки криловидних паростків клиноподібної кістки також виникають на місці сполучної тканини; до хрящового молоточка, що костеніє, при-

еднується маленька кісточка, яка виникла на місці сполучної тканини.

4. Кістки, утворені кістковою тканиною, яка розвинулася тільки на місці сполучної тканини, так звані сполучнотканинні або покривні кістки. До таких кісток у людини відносяться всі так звані лицеві кістки¹ (верхньощелепні, виличні, слізні, носові, піднебінні і леміш), а також тім'яні і лобна кістки. Частина цих кісток розвивається з одного центру костеніння, частина — з кількох. Зокрема, верхньощелепна кістка людини костеніє з шести центрів, п'ять з яких, рано зливаючись, дають



Мал. 41. Череп новонародженого збоку (А) і зверху (Б) (за Корнінгом). 1 — велике, 2 — клиновидне, 3 — сосковидне і 4 — мале тім'ячка.

головну масу кістки, а шостий приєднується до них значно пізніше; у всіх інших ссавців (за винятком людиноподібних мавп) він утворює самостійну міжщелепну або різцеву кістку (*os incisivum*), яка іноді у вигляді аномалії залишається самостійною і в людини. Лобна кістка костеніє з двох центрів; тім'яні — кожна з одного.

Як уже було вказано вище, верхні частини мозку лишаються покритими перетинчастим черепом, на місці якого і утворюються сполучнотканинні кістки — лобна, тім'яні, а також луска височинної кістки. Закладаючись спочатку невеликими центрами, вони поступово розростаються і таким чином заміщають собою перетинчастий череп. Проте до моменту народження по боках і зверху черепа (мал. 41) видно, як залишки перетинчастого черепа, так звані тім'ячка, що лежать коло чотирьох кутів тім'яних кісток, а саме одне лобне (*fonticulus major*), одне мале (*fonticulus minor*), два клиноподібних і два сосковидних. Мале тім'ячко заростає

¹ За винятком нижньої носової раковини (*concha inferior*), яка є первинною кісткою.

на третьому — шостому місяці після народження, сосковидні — в першій половині другого року, клиноподібні — трохи пізніше. Найбільше тримаються велике тім'ячко, що заростає цілком тільки на третьому році. Заростання їх відбувається від країв обмежуючих їх кісток. В деяких випадках виникають самостійні ядра скостеніння, або такі, що зливаються з сусідніми кістками, чи в рідких випадках такі, що лишаються самостійними (так звані тім'ячкові кістки).

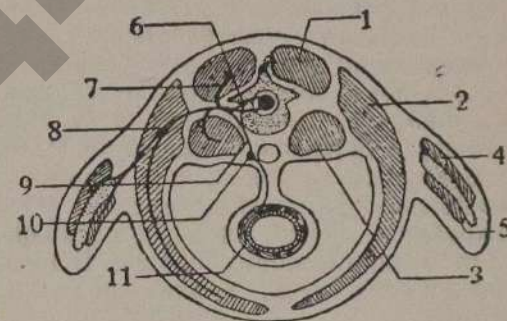
Розвиток сполучень між кістками скелета відбувається різно — залежно від того, чи утворюються при цьому суглоби чи ні.

В останньому випадку ембріональна сполучна тканина, що знаходиться між окремими кістками, розвивається або в хрящ, і таким чином виникає хрящове сполучення (*synchondrosis*), як, наприклад, між хребцеві хрящі, або у волокнисту сполучну тканину, даючи початок зв'язковим сполученням (*syndesmosis*), як, наприклад зв'язки між дугами хребців і шви між різними кістками. У випадку утворення суглобів між кістками кінці останніх ніколи не костеніють, а залишаються покритими хрящовим, так званим суглобовим шаром.

В охрясті, що знаходиться між двома суглобовими шарами, диференціюється порожнина, яка становить закладку майбутньої суглобової порожнини. Згодом шар охрясті дегенерує і зникає, або за його рахунок розвиваються міжсуглобові хрящі. За рахунок оточуючої суглобову порожнину сполучної тканини утворюється суглобова сумка. Суглобова поверхня нижньощелепної кістки розвивається за рахунок волокнистої сполучної тканини.

Всі поперечносмугасті м'язи тулуба і кінцівок, або так звана соматична мускулатура, розвиваються з міотомів; гладкі мускульні волокна кишок — з вісцерального листка бокових пластинок, кровоносних судин — з вісцерального і парієтального листків, своєрідний мускул серця — з вісцерального листка.

Під час розвитку соматичної мускулатури з міотомів відіграють роль такі фактори: 1) розростання міотомів у спин-



Мал. 42. Схема мускулатури тулуба хребтної тварини (за Корнінгом). 1 — іннервована спинними гілками спинномозкових нервів спинна мускулатура, 2 — черевна мускулатура, 3 — міжхребетна мускулатура, 4 — м'язи розгиначі передньої кінцівки, 5 — м'язи згиначі передньої кінцівки, 6 — спинномозковий вузол, 7 — спинна гілка, 8 — черевна гілка спинномозкового нерва, 9 — сполучна гілочка, 10 — вузол симпатичної нервової системи, 11 — мускулатура кишок.

ному і черевному напрямках; 2) гістологічне диференціювання тканини міотомів у мускульні волокна; 3) злиття мускульних закладок, що походять з різних міотомів, в окремі великі мускули; 4) сильне зміщення деяких мускулів від місця їх виникнення і 5) розщеплення деяких закладок на окремі шари (черевна мускулатура).

Розростаючись у черевному напрямі, кінці відповідних міотомів вкінці досягають один одного на черевній стороні, де залишаються поділеними сполучнотканинною смужкою, так званою білою лінією (linea alba) (мал. 42). В міру розростання міотомів ембріональна сполучна тканина, що знаходиться між ними, поступово диференціюється на поділяючі міотомі сполучнотканинні перегородки. Пізніше до цих перегородок приєднується перегородка, що йде горизонтально і ділить міотомі на спинний і черевний відділи. З спинних відділів міотомів розвиваються іннервовані спинними гілками спинномозкових нервів глибокі мускули спини, що зберігають частково сегментальне розміщення. За рахунок черевних відділів міотомів розвиваються міжреберні, грудні і черевні мускули, іннервовані від черевних гілок спинномозкових нервів. Від черевних відділів міотомів відділяються маси, з яких розвивається підхребетна мускулатура.

Мускулатура верхньої кінцівки розвивається з міотомів, що відносяться до чотирьох останніх шийних сомітів і першого грудного; нижньої кінцівки—з міотомів, що відносяться до другого—п'ятого поперекових і першого—третього крижових сомітів.

Д. РОЗВИТОК ТРАВНОЇ СИСТЕМИ І ЗВ'ЯЗАНИХ З НЕЮ ОРГАНІВ

В розвитку травної системи, а також генетично зв'язаних з нею порожнин і органів беруть участь всі три зародкові листки (ентобласт), що дає внутрішню вистилку більшої частини кишкової трубки і тих органів, що з неї розвиваються. Мезобласт дає: 1) її зовнішній шар, 2) основну масу чи строму тих органів, які розвиваються з неї і 3) брижі. Ектобласт утворює внутрішню вистилку її передньої і задньої частин.

На ранніх стадіях, коли зародок ще має форму щитка, вся його травна система представлена нижнім ентобластичним шаром, що переходить по краях у внутрішній шар пупкового пухиря. В міру відокремлення тіла зародка від пупкового пухиря, по краях ентобласта виникає кругове вдавлення, що поступово поглиблюється й утворює границю між майбутньою кишковою порожниною пупкового пухиря. В дальшому, в зв'язку з триваючим відокремленням тіла зародка від останнього і сильним розростанням його переднього і заднього кінців, кишкова по-

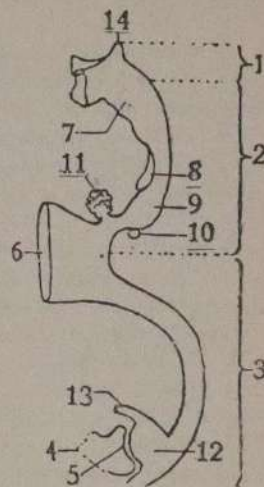
рожнина перетворюється в замкнуту спереду і ззаду трубку, що сполучається з порожниною пупкового пухиря широким отвором, який становить початок пупкової протоки (мал. 43). Паралельно з цим відбуваються такі процеси: 1) на передньому кінці зародка утворюється невелике впинання ектобласта—вже згадувана вище ротова западина, відокремлена від переднього кінця кишкової трубки тонкою, що складається тільки з ектобласта і ентобласта, глотковою перетинкою; 2) на задньому кінці зародка, над підтримуючою стеблинкою утворюється також невелике впинання, вже відома клоакова западина, дно якої відокремлене від заднього кінця кишкової трубки тонкою клоаковою перетинкою.

В кінці третього тижня відбувається розрив глоткової перетинки; з другого боку, в наслідок триваючого відокремлення тіла зародка, розвитку водної оболонки і формування таким чином пуповини, кишкова порожнина, сполучена з порожниною пупкового пухиря широким отвором, поступово відокремлюється від останньої і залишається зв'язаною з нею вузьким отвором пупкової протоки (мал. 43). На кишковій трубці, що сформувалася таким способом, ми можемо розрізнити такі відділи: 1) вистлану ектобластом ротову западину; 2) наступний за нею і вистланий ентобластом передній відділ кишкової трубки, задньою границею якого є отвір пупкової протоки, 3) задній відділ кишкової трубки (вистланий таксамо ентобластом), що тягнеться від згаданого отвору до кінця хвоста і 4) вистлану ектобластом клоакову западину. Кожний з цих відділів дає певні частини травної системи і тих органів, що розвиваються в зв'язку з нею.

З ротової западини розвиваються:

- 1) передня частина ротової порожнини,
- 2) зуби,
- 3) задні нижні частини носової порожнини,
- 4) передня частина мозкового додатку (гіпофіза).

З переднього відділу кишкової трубки розвиваються:



Мал. 43. Кишкова трубка людського зародка (за Гісом, частково). 1 — ротова западина, 2 — передній відділ кишкової трубки, 3 — задній відділ кишкової трубки, 4 — клоакова западина, 5 — ектобласт клоакової перетинки, 6 — отвір пупкової протоки, 7 — глоткова кишка, 8 — спільна закладка дихальної трубки, бронхів і легень, 9 — закладка шлунка, 10 — закладка спинної частини підшлункової залози, 11 — закладка печінки, 12 — клоака, 13 — трубка, що сполучає сечовий мішок з клоакою, 14 — зачаток передньої частки мозкового додатку.

- 1) решта (більша частина) ротової порожнини,
- 2) слинні залози,
- 3) язик,
- 4) щитовидна залоза,
- 5) глотка і внутрішні глоткові щілини з їх похідними (загруднинна залоза, епітеліальні тільця, піднебінні мигдалики).
- 6) гортань, дихальне горло і легені,
- 7) стравохід, шлунок, дванадцятипала кишка, печінка, підшлункова залоза і більша частина тонких кишок.

З заднього відділу кишкової трубки розвиваються:

- 1) нижні відділи тонких кишок,
- 2) товсті кишки (разом з сліпою і червоподібним паростком) і пряма кишка, за винятком її заднього відділу,
- 3) частина сечового міхура і сечовипускного каналу.

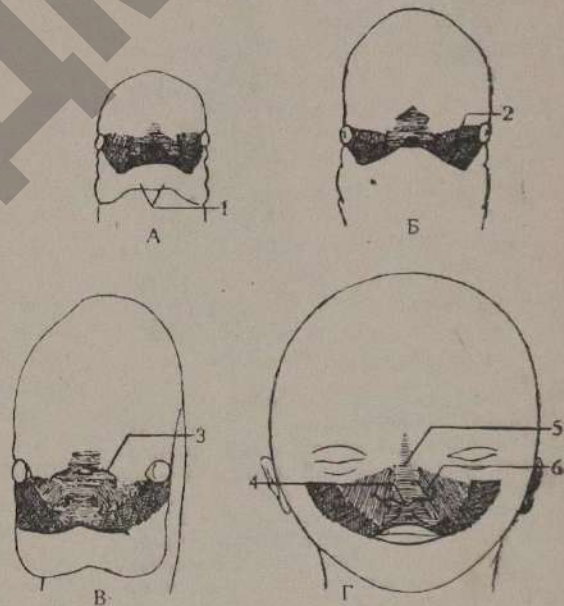
З клоакової западини розвиваються:

- 1) задній відділ прямої кишки,
- 2) кінцеві частини чоловічого сечовипускного каналу,
- 3) соромітна щілина і передні частини присінка піхви.

На початку свого розвитку отвір ротової западини становить широку п'ятикутну діру, оточену п'ятьма виступами. Верхній непарний виступ становить уже згадуваний вище лобний паросток, а з інших чотирьох—два верхні одержали назву верхньощелепних паростків, два нижні носять назву нижньощелепних. Останні досить швидко зростаються один з одним і обмежують собою нижній край ротового отвору. Одночасно з утворенням по боках лобного паростка нюхових ямок і дальшого їх поглиблення на лобному паростку диференціюється один так званий середній лобний паросток і два бокових, що одержали назву бокових носових паростків (мал. 44). Верхньощелепні паростки значно виростають і поступово зростаються як з боковими носовими паростками, даючи початок зникаючій згодом слізно-носовій борозні, так і з середнім лобним паростком, утворюючи разом з останнім верхній край ротового отвору. Одночасно відбувається й формування носа. Останній виникає спочатку у вигляді попереочного так званого носового валика, що утворюється на середньому лобному паростку і становить закладку кінчика носа (arx nasi); отвори нюхових ямок перетворюються при цьому в зовнішні носові отвори, а бокові носові паростки дають крила носа (alae nasi). Спочатку кінчик носа обернутий догори, а носові отвори—вперед; пізніше, одночасно із зближенням широкорозставлених очей, відбувається підняття тієї частини середнього лобного паростка, яка міститься безпосередньо над носовим валиком, і утворення таким чином спинки носа (dorsum nasi), в наслідок чого кінчик носа і носові отвори обертаються до низу. Останній процес закінчується тільки в післязародковому періоді, коли власне і формується остаточно ніс.

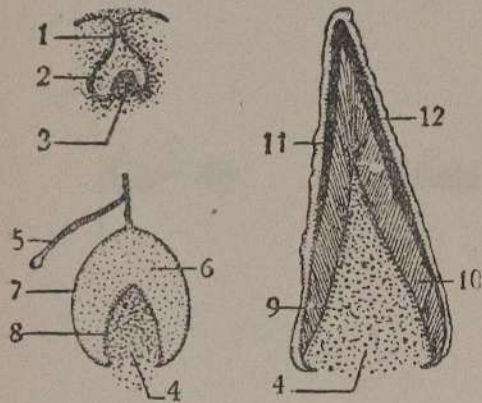
Паралельно з змінами, що відбуваються навколо ротової западини і що приводять до утворення країв ротового отвору й лицевих частин зародка, починається ряд змін і всередині її, в наслідок яких порожнина ротової западини або так звана первинна ротова порожнина поступово ділиться на носову і власне ротову порожнину.

Задньою границею цієї первинної ротової порожнини, як уже говорилося, є глоткова перетинка, а верхня її стінка становить так зване первинне м'яке піднебіння; нюхові ямки, що заглиблюються, поступово досягають до нього своїми задніми кінцями і зрештою відкриваються в первинну ротову порожнину за допомогою невеликих отворів, так званих первинних хоан; глоткова перетинка розривається і таким чином до первинної ротової порожнини приєднується деяка частина наступного за нею і вистланого ентобластом переднього відділу кишкової трубки. В дальшому на внутрішніх сторонах правого і лівого верхньощелепних паростків починають утворюватися виступи, так звані піднебінні паростки, які ростуть у напрямку один до одного і поступово поділяють первинну ротову порожнину на верхній відділ чи носову порожнину, куди відкриваються первинні хоани, і нижній—власне ротову порожнину (cavum pris). Одночасно з цим на внутрішній стороні середнього лобного паростка виникає перпендикулярна до піднебінних паростків так звана носова перегородка (septum nasi), що росте поступово всередину і поділяє носову порожнину, яка утворюється над піднебінними паростками, на праву і ліву. Краї піднебінних паростків поступово зростаються



Мал. 44. Чотири стадії розвитку лицевих частин людського зародка (А, В—за Гісом, Б—за Раблем, Г—за Ретціусом). Середній лобний паросток заштрихований прямими лініями, бокові носові паростки—косими лініями, верхньощелепні—лініями, що перетинаються, 1—нижньощелепні паростки, що зростаються, 2—слізноносова борозна, 3—носовий валик, 4—кінчик носа, 5—спинка носа, 6—крило носа.

з нижнім краєм носової перегородки і один з одним, що приводить до утворення остаточного піднебіння; останнє пізніше, в зв'язку з розвитком в його передній частині кісткової тканини, ділиться на переднє тверде і заднє м'яке піднебіння. Задні краї піднебінних паростків утворюють невеликі вирости, що дають згодом язичок (uvula), а два отвори, що залишаються над ними і ведуть у носові порожнини, становлять



Мал. 45. Схема розвитку зуба. 1—зубна пластинка, 2—потовщення на кінці зубної пластинки, що дає емалевий орган, 3—сосочок зуба, 4—зубний м'якуш, 5—вростання зубної пластинки, яке дає зачаток остаточного зуба, 6—емалевий м'якуш, 7—верхній шар клітин емалевого органу, 8—нижній шар клітин емалевого органу, 9—клітини сосочка, що дають дентин, 10—дентин, 11—емаль, 12—рештки емалевого м'якуша.

вторинні хоани. Складки, що виникають на бокових поверхнях носових порожнин, утворюють згодом носові раковини. Нарешті, паралельно до країв рота, на верхній поверхні нижньощелепних паростків і на нижній поверхні верхньощелепних виникають так звані губні борозни, що поділяють як верхньощелепний, так і нижньощелепний паростки на два валики; 1) передній, що становить закладку губ; 2) задній, так званий ясенний валик; пізніше ці борозни поглиблюються і дають початок присінковій рота (vestibulum oris).

Розвиток зубів (мал. 45) починається на другому місяці і відбувається як з ектобласта, що дає емаль, так і з мезобласта, що утворює дентин, цемент і зубний м'якуш. Звичайно вже на початку другого місяця епітелій, що покриває майбутні ясенні валики, утворює потовщення, так звані зубні пластинки, що поступово врастають вглиб валиків. На вільних занурених у мезобласт і трохи поширених краях зубних пластинок виникають потовщення, що становлять собою зачатки молочних зубів. У кожне таке потовщення знизу востає невелика кількість мезенхімної тканини, що утворює так званий сосочок зуба. Через деякий час цей сосочок збільшується, а епітеліальне потовщення набуває форми шапочки, яка одягає цей сосочок, і одержує назву емалевого органу. Після утворення зачатків молочних зубів, зубна пластинка востає далі вглиб і всередину у напрямі до порожнини рота і в кінці шостого місяця утворює другий внутрішній ряд потовщень, в які також врастають мезенхімні сосочки і диференціюються емалеві

органи, які і становлять зачатки остаточних зубів. В емалевому органі диференціюються швидко два шари: нижній, що прилягає безпосередньо до сосочка і виділяє на своїй нижній поверхні емаль, і верхній, що складається з кубічних клітин. Клітини, що знаходяться між цими двома шарами, зазнають своєрідних змін і утворюють так званий емалевий м'якуш. На верхній сосочка диференціюється таксамо шар клітин, що виділяють на своїй верхній поверхні особливу речовину, яка просякається вапняними солями і становить дентин зуба. Решта клітин зубного сосочка дають зубний м'якуш. Утворення емалі і дентину йде майже паралельно; утворення цементу на корнях починається значно пізніше і відбувається за рахунок оточуючих знизу і з боків зачаток зуба мезобластичних клітин. Прорізування молочних зубів починається звичайно на сьомому місяці після народження, а постійних зубів—на сьомому році, причому звичайно нижні зуби прорізуються раніше відповідних верхніх.

Наступний за первинною ротовою порожниною відділ кишкової трубки розвивається в так звану глоткову чи зяброву кишку. Після розриву глоткової перетинки частина цієї зябрової кишки приєднується до первинної ротової порожнини і бере участь таким чином в утворенні остаточної ротової порожнини; з черевної її стінки розвивається язик і щитовидна залоза, а на бокових стінках виникають так звані внутрішні глоткові кишені чи зяброві щілини, через що вона й одержала свою назву; за рахунок цих останніх в дальшому розвивається цілий ряд утворів.

При викладі розвитку зовнішньої форми зародка вже було описано появу в його майбутній шийній ділянці ектобластичних випинань, так званих зовнішніх глоткових кишень чи зябрових щілин. Одночасно з цим і в глотковій кишці виникають ростучі назустріч цим кишням випинання ентобласта, що становлять вищеназвані внутрішні глоткові кишені. Утворення цих зовнішніх і внутрішніх кишень або зябрових щілин відбувається у всіх хребетних і у водних форм, які дихають зябрами, і зв'язане з розвитком зяберного апарату; в останніх ростучі назустріч один одному зовнішні і внутрішні зяброві кишені з'єднуються, в наслідок чого виникають отвори, так звані зяброві щілини, за допомогою яких порожнина глоткової кишки сполучається з зовнішнім оточенням. У вищих хребетних, що дихають легеньми, зокрема у людини, це з'єднання нормально не буває, і між зовнішніми і внутрішніми глотковими кишнями завжди залишаються тонкі, що складаються з ектобласта і ентобласта, перетинки. Кількість глоткових кишень, що утворюються в людини з кожної сторони, дорівнює чотирьом¹. Зов-

¹ Звичайно позаду четвертої внутрішньої глоткової кашені закладається ще п'ята, слабо розвинута глоткова кишеня.

нішні глоткові кишені, за винятком першої, існують дуже недовгий час і досить швидко заростають. Заростання це відбувається в наслідок того, що під'язикові дуги, які знаходяться між першою і другою парою зовнішніх глоткових кишень сильно розростаються і поступово насуваються на глоткові щілини, які лежать ззаду, в результаті чого по боках зародка утворюються ямки, так звані шийні поглиблення (*sinus servicales*), на дні яких лежать третя й четверта пари глоткових дуг. Пізніше на краях під'язикових дуг виникають невеликі, що ростуть назад, паростки які зливаються потім з боковими стінками тулуба і закривають таким чином отвори лежачих ззаду глоткових кишень; з перших зовнішніх глоткових кишень, як уже говорилося, виникають згодом зовнішні слухові ходи та отвори. Щодо внутрішніх глоткових кишень, то доля їх більш різноманітна (мал. 46). За рахунок першої глоткової кишені розвивається порожнина середнього вуха і Євстахієва труба; друга пара глоткових кишень бере участь в утворенні піднебінних мигдаликів, а за рахунок третьої і четвертої пари розвиваються загруднинна залоза й епітеліальні тільця (див. нижче).

Язик (*lingua*) виникає у вигляді невеликого непарного горбка, що піднімається з нижньої поверхні глоткової кишки між щелепною і під'язиковою дугами: горбок цей з'єднується з парними потовщеннями черевних частин нижньощелепних дуг і дає з ними тіло і кінчик язика (*corpus et apex linguae*); парні потовщення черевних частин під'язикової дуги, що з'являються пізніше, на другому місяці зростаються з тілом язика і дають його корінь (*radix linguae*). На границі зростання на третьому місяці починають диференціюватися оточені валом сосочки (*papillae circumvallatae*); одночасно розвиваються грибоподібні сосочки (*pap. fungiformes*); ниткоподібні і листоподібні сосочки (*pap. filiformes et foliatae*) розвиваються значно пізніше (6—7 місяці). З черевних частин третьої глоткової дужки таксамо виникає потовщення, що дає згодом надгортанник (*epiglottis*).

Щитовидна залоза (*gl. thyreoidea*) закладається дуже рано, а саме в середині третього тижня, у вигляді випину черевної стінки глоткової кишки приблизно на границі між щелепною і під'язиковою дугами. Зачаток щитовидної залози, що утворився, поступово росте вниз у напрямі до передньої частини навколосерцевої порожнини, де деякий час лежить поблизу артеріального стовбура. На початку четвертого тижня дистальна її частина диференціюється на дві порожнисті частки, а проксимальна частина перетворюється в зникаючу згодом протоку щитовидної залози¹. Пізніше, при переміщенні серця вниз, щитовидна залоза відходить від навколосерцевої порожнини і залишається в

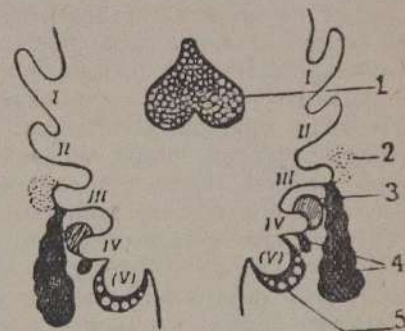
¹ Місце відходження цієї протоки від черевної поверхні глоткової кишки зберігається у вигляді так званого сліпого отвору язика (*foramen coecum*).

людини в шийній ділянці, де міститься коло переднього краю дихальної трубки.

Загруднинна залоза (*thymus*) закладається на четвертому тижні у вигляді обернених назад щільних випинів третьої пари внутрішніх глоткових кишень, з якими ці випини залишаються деякий час зв'язані. Пізніше вони розростаються, відшнуровуються від глоткових кишень і на кінець другого місяця лягають нижче щитовидної залози. В міру свого подовження вони зростаються один з одним і на четвертому місяці вже становлять непарний утвір. Такі ж невеликі, що згодом зникають, випини закладаються і на четвертій парі глоткових кишень.

Епітеліальні тільця (*gl. parathyroideae*) утворюються з третьої і четвертої пар глоткових кишень. Після відділення їх від стінок останніх вони переміщуються вниз, причому тільця, що утворилися з третьої пари глоткових кишень, переміщуються далі, утворюючи нижню пару епітеліальних тілець; ті, що походять з четвертої пари, дають верхню пару епітеліальних тілець. Як ті, так і другі розміщуються навколо щитовидної залози. За рахунок п'ятої пари внутрішніх глоткових щілин, що слабо розвивається, закладаються так звані постбранхіальні тільця (*corpora postbranchialia*), які згодом також переміщуються вниз.

Органи дихання — гортань, дихальна трубка і легені — виникають загальним зачатком, що має форму невеликого здавленого в боковому напрямі випину черевної стінки переднього відділу кишкової трубки. Випин цей поступово росте вниз і до кінця першого місяця утворює трубку — майбутню дихальну трубку, на нижньому кінці якої виникають маленькі порожнисті трубки, на передньому вирости, — закладка майбутніх бронхів і легень. На передньому кінці вона залишається зв'язаною з кишковою трубкою і утворює невелике розширення — майбутню гортань (*larynx*). В оточуючому останнє мезобласті вже в кінці першого місяця починають виникати закладки майбутніх гортанних хрящів. Насамперед закладається персневидний хрящ (*cartilago cricoidea*), всередині другого місяця виникає у вигляді парних закладок щитовидний хрящ (*cart. thyreoidea*), а пізніше — черпаковидні хрящі (*cart. arytaenoideae*). Гортань, що лежить спочатку досить



Мал. 46. Схема розвитку глоткової кишки (з Корнінга). 1 — закладка щитовидної залози, 2 і 3 — закладки нижнього і верхнього епітеліальних тілець, 4 — закладка загруднинної залози, 5 — закладка постбранхіального тільця.

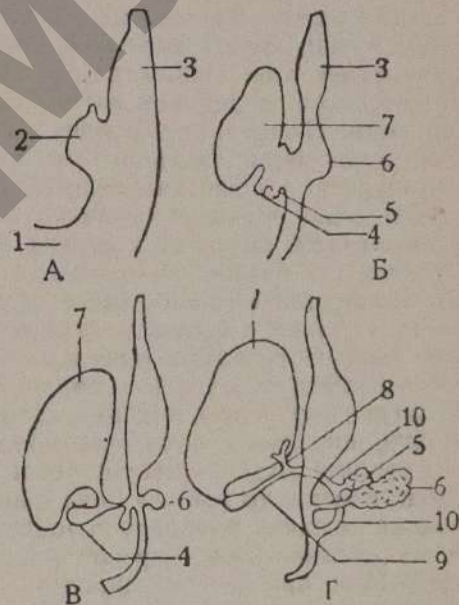
високо, в другій половині зародкового розвитку, разом з іншими органами дихання значно зміщується вниз. Остаточного свого розвитку вона досягає в післязародковому періоді і в різних статей розвивається різно. У чоловічих особин вона виростає значно більше, ніж у жіночих і збільшується приблизно в шість раз щодо величини її у новородженого. Хрящовий скелет дихальної трубки починає закладатися вже на восьмому тижні і насамперед в її верхніх частинах. Розвиток легенів (*pulmones*), з яких праве з самих ранніх стадій більше лівого, полягає в поступовому диференціюванні порожнистих виростів дихальної трубки на бронхи (*bronchi*), розгалуження останніх і утворення на їх кінцях легеневих грон (*acini*) з альвеолами. Мезобласт, що покриває легені, які розвиваються, утворює струму останніх, в якій згодом диференціюються еластичні волокна, гладкі мускульні волокна і хрящові пластинки. Консистенція, питома вага і колір легень зрілого зародка дуже відрізняються від таких у новонародженого. Через три—чотири дні після народження легені цілком заповнюються повітрям, а легеневі капіляри—кров'ю. Пігмент починає відкладатися в більш пізньому віці.

Стравохід (*oesophagus*) закладається одночасно з органами дихання і диференціюється в міру відокремлення останніх з переднього відділу кишкової трубки. Пізніше він зазнає сильного подовження і досягає до моменту народження довжини коло 10 см. Шлунок (*ventriculus*) диференціюється трохи пізніше стравоходу у вигляді спочатку незначного розширення переднього відділу кишкової трубки, яке швидко починає повертатися навколо своєї поздовжньої осі зліва направо, сильно розростається і одночасно з подовженням стравоходу опускається вниз. Через те що відділ кишкової трубки, який лежить нижче закладки шлунку, не бере участі в цьому зміщенні вниз, зв'язана з останнім частина шлунку (майбутня пілорична частина) опускається далеко менше, ніж прилежна до стравоходу (майбутня кардіальна частина), в наслідок чого досить рано встановлюється типове S-подібне взаємне розташування шлунку і наступної за ним дванадцятипалої кишки. Через повертання шлунку навколо його поздовжньої осі і його опускання, спочатку спинна його стінка переміщується наліво і вниз, утворюючи велику кривину шлунку (*curvatura major*), а черевна стінка—направо і вгору, утворюючи малу кривину шлунку (*curvatura minor*). Ємність шлунку у новонародженого досягає приблизно 30 см³ і дуже збільшується в перші ж тижні післязародкового розвитку.

Печінка і підшлункова залоза (*hepar et pancreas*) починають закладатися майже одночасно і дуже рано (мал. 47). Трохи вище переходу переднього відділу кишкової трубки в пупкову протоку на її черевній стороні утворюється випин, так званий печінковий випин, в одному місці якого досить швидко диференціюються зачатки жовчного міхура (*vesica*

fellea) і черевної частини підшлункові залози. Паралельно з цим на спинній стороні кишкової трубки утворюється також випин, що становить собою закладку спинної частини підшлункової залози. Верхній відділ печінкового випину дуже розростається, виростає поступово в передню брижу і дає печінку; нижній відділ подовжується й утворює міхурову, жовчну та печінкову протоки (*ductus cysticus, choledochus et hepaticus*). Черевна частина підшлункової залози згодом переміщується на спинну сторону і зростається з спинною частиною; протока останньої згодом зникає. Врешті підшлункова залоза відкривається однією протокою (*ductus Wirsungianus*) в жовчну протоку¹.

Одночасно з розвитком вищезгаданих органів відбувається і диференціювання різних відділів кишок (*intestinum*). Пупкова протока, що визначає собою границю між переднім і заднім відділами кишкової трубки, поступово звужується, стає порожньою і згодом відшнуровується від останньої. Ще до її відшнуровування спочатку пряма кишка утворює так звану пупкову петлю, вершиною якої є місце прикріплення пупкової протоки, в наслідок чого виникають два згини кишкової трубки—верхній (*flexura duodeno-jejunalis*) і нижній (*flexura coli sinistra*). На нижньому відрізку цієї петлі вже на сьомому тижні виникає невеликий випин, що становить собою зачаток сліпої кишки (*caecum*). Відділ кишкової трубки від зачатку сліпої кишки до верхнього згину дає дванадцятипалу кишку (*duodenum*); відділ від верхнього згину до зачатку сліпої кишки дає порожню і клубову кишку (*jejunum et ileum*); наступний відділ до нижнього згину розвивається у



Мал. 47. Схема розвитку печінки і підшлункової залози (за Левісом, чаетково). 1—пупкова протока, 2—печінковий випин, 3—закладка шлунку, 4—закладка жовчного міхура, 5—закладка черевної частини підшлункової залози, 6—закладка спинної частини підшлункової залози, 7—закладка печінки, 8—печінкова протока, 9—міхурова протока, 10—жовчна протока.

¹ В деяких випадках зростання не відбувається і протока спинної частини впадає самостійно в дванадцятипалу кишку (так званий *ductus Santorini*).

висхідну і поперечну ободові кишки (*colon ascendens et transversum*), а останній відділ диференціюється на низхідну ободову і S-подібну кишку і клоаку (*colon descendens, S-gotatum et cloaca*). Треба відзначити, що спочатку діаметри порожньої і клубової кишок більше діаметра наступних за ними товстих кишок. Різниця ця особливо стає помітною на четвертому місяці, коли в порожній і клубовій кишках починає накопичуватися так званий першорідний кал (*mesonium*), що утворюється за рахунок жовчі, слизу і проковтнутої колоплідної води. Пізніше, починаючи з сьомого-восьмого місяців, цей кал, через перистальтичні рухи кишок, починає переходити і накопичуватися в товстих кишках, одночасно з чим відбувається і збільшення діаметра останніх. Щодо сліпої кишки, то вже з ранніх стадій розвитку кінцевий відділ її відстає в рості і дає початок так званому червоподібному паростку (*processus vermicularis*). Більше різке відмежування останнього відбувається тільки в післязародковому розвитку. Дальші зміни кишок виявляються, поперше, в нерівномірному розростанні різних його відділів і, подруге, у викликаному цим розростанням їх переміщенні, в наслідок чого нижній відділ пупкової петлі (сліпа кишка, висхідна і поперечна ободові кишки) перекидається через верхній відділ пупкової петлі (порожню і клубову кишки). Щодо клоаки, то пізніше вона ділиться фронтальною перегородкою на лежачий попереду сечостатеви́й синус, в який відкривається сечовий мішок, і пряму кишку (*rectum*), що розміщується ззаду (див. про це докладніше в розвитку сечостатевої системи). Пізніше ця перегородка доходить до клоакової западини і ділить останню на передній і задній відділи, даючи таким чином початок промежини (*perinaeum*); в передньому відділі, після прориву клоакової перетинки, виникає первинний сечостатеви́й отвір, а в задньому відділі — відхідник (*anus*).

З початку свого розвитку, як уже говорилося вище, вся кишкова трубка підвішена до спинної поверхні порожнини тіла за допомогою двох вісцеральних листків мезобласта, що зрослися між собою і утворюють так звану спинну брижу (*mesentegium dorsale*). Обидва листки цієї спинної брижі переходять на кишкову трубку і дають згодом м'язовий шар і серозну оболонку різних відділів кишки, що розвиваються з неї. Згодом, у зв'язку з указаним вище нерівномірним розростанням і переміщенням кишкової трубки, різні відділи брижі так само зазнають значного розростання і переміщення і дають брижі різних відділів кишок. Зокрема, частина спинної брижі, прикріплена до спинної поверхні шлунку, ідучи за переміщенням останньої направо вниз (див. вище), розростається і утворює ззаду шлунку, що перемістився, значну складку, так звану сальникову сумку (*bursa omentalis*); остання назва пояснюється її дальшим розвитком, а саме та частина її, яка прилягає до великої кривини шлунку, починає сильно рости вниз, розміщується між кишками й черевною стінкою

і утворює собою закладку великого сальника (*omentum majus*). Брижа, що підвіщує нижній відділ пупкової петлі, в зв'язку з сильним його розростанням і перекиданням через верхній відділ петлі, так само сильно розростається і утворює так звану брижу ободової кишки (*mesocolon*).

До цих процесів розростання і диференціювання бриж приєднуються пізніше процеси вторинних зрощень деяких з них, як з внутрішньою поверхнею черевної порожнини, так і одної з одною.

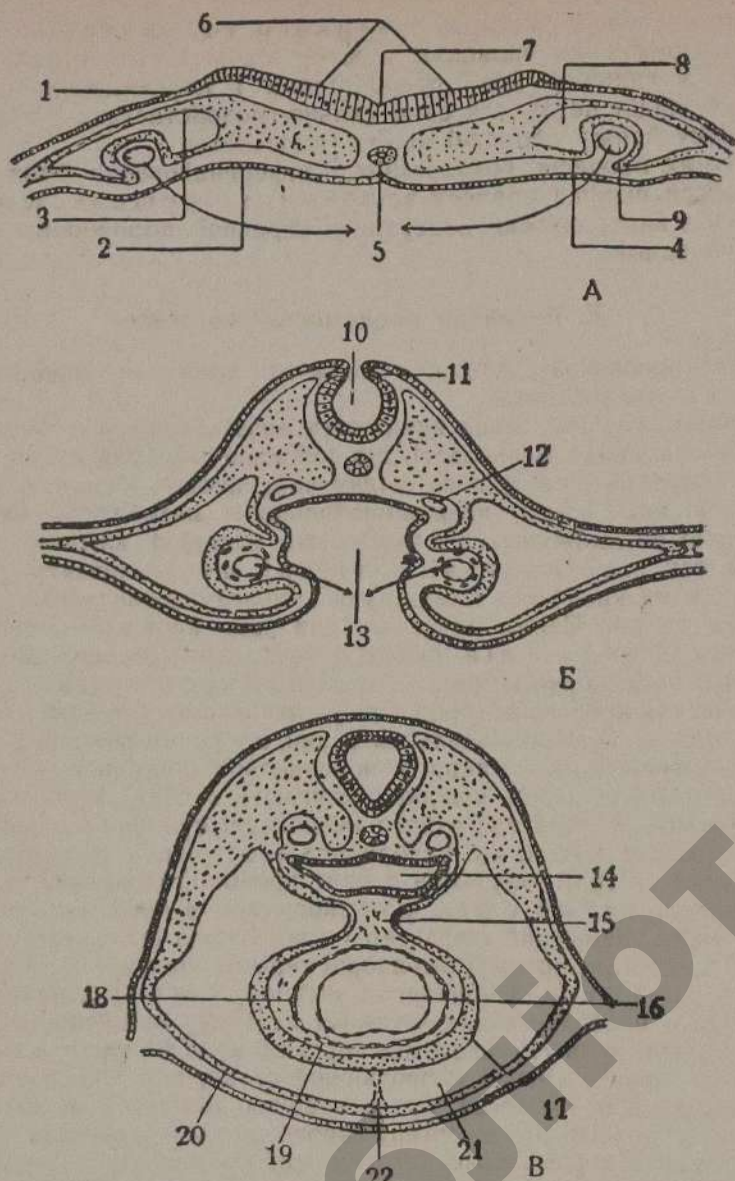
Е. Розвиток кровоносної системи

Вся кровоносна система, а також всі елементи крові, утворюються з мезобласта.

Перші кров'яні тільця виникають поза зародком і саме у позаембріональному мезобласті, що покриває зовнішню стінку пупкового пухиря і внутрішню стінку ворсинкової оболонки. В деяких місцях цього позаембріонального мезобласта клітини посилено розмножуються і утворюють маленькі клітинні скупчення, так звані кров'яні острівці, що становлять перші закладки як кров'яних тілець, так і позаембріональних кровоносних судин. Периферичні клітини цих кров'яних острівців утворюють ендотелій судин, а внутрішня головна маса їх починає перетворюватися в первинні кров'яні клітини. Виниклі так кров'яні острівці поступово зливаються один з одним і дають сітку позаембріональних судин, що розміщуються в мезобласті пупкового пухиря і ворсинкової оболонки. Останні, розростаючись досить швидко, досягають зародка і зливаються з виниклими за цей час в його мезобласті судинами, в наслідок чого кров'яні тільця, що утворилися в острівцях з первинних кров'яних клітин, попадають в круг кровообігу зародка.

Червоні кров'яні тільця, що утворилися в кров'яних острівцях, носять первісний характер і мають ядра (так звані еритробласти). Справжні без'ядерні червоні кров'яні тільця (так звані еритроцити) виникають пізніше, в зв'язку з діяльністю печінки, в мезобластичних частинах якої вже на кінець першого місяця починають утворюватися первинні кров'яні клітини. Таким чином печінка є другим кровотвірний орган, що відіграє дуже велику роль в процесах кровотворення під час зародкового життя. Діяльність її, як органу кровотворення, досягає свого максимуму в першій половині зародкового періоду і потім, поступово зменшуючись, до моменту народження звичайно закінчується. В середині зародкового розвитку починаються процеси кровотворення в селезінці, а в другій половині — в кістковому мозку, в якому майже виключно і відбуваються протягом усього життя.

Паралельно до процесів виникнення з кров'яних острівців перших кров'яних елементів і позаембріональних судин відбу-



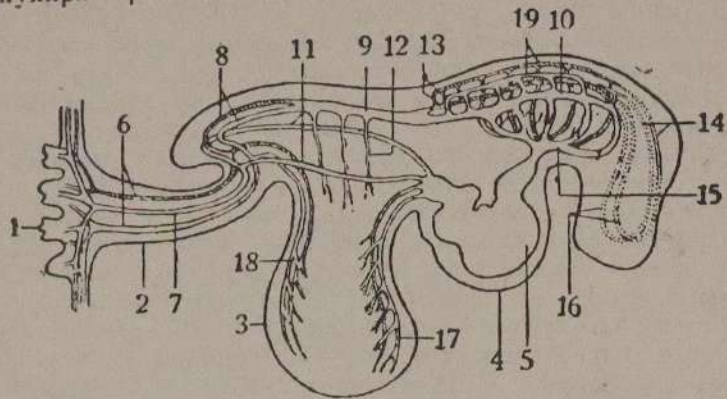
Мал. 48. Схема розвитку серця (за Штралем). 1 — ектобласт, 2 — ентобласт, 3 — парієтальний листок мезобласта, 4 — вісцеральний листок, 5 — хорда, 6 — нервові пластинки, 7 — нервова борозна, 8 — порожнина тіла, 9 — закладка серця, 10 — нервова трубка, 11 — гангліозні валики, 12 — права низхідна аорта, 13 — головна кишка, що утворюється, 14 — головна кишка, 15 — спинна серцева брижа, 16 — порожнина серця, 17 — зовнішній шар серця, 18 — м'язовий шар серця, 19 — внутрішній шар серця, 20 — навколосерцева сумка, 21 — навколосерцева порожнина, 22 — дегенеруюча черевна брижа.

вається закладання серця і найважливіших кровоносних судин всередині зародка.

Серце (мал. 48) виникає в передній частині зародкового щитка у вигляді парних закладок, що утворюються з клітин вісцерального листка мезобласта і набувають форми трубок. Одночасно з загином країв зародкового щитка відбувається і наближення парних серцевих закладок, що лежать по краях щитка. Вісцеральний листок мезобласта, що знаходиться між ними, зникає і зрештою їх передні кінці зливаються разом в одну трубку, що становить собою вже непарну закладку серця (сog). Стінки серцевої трубки дають внутрішній шар (endocardium) серця, а розміщені над, з боків і під ними правий і лівий листки вісцерального мезобласта, утворюють черевну брижу, в якій таким чином і перебуває трубочкоподібне серце. Її верхній відділ, що лежить над серцем одержав назву спинної серцевої брижі (mesocardium dorsale), нижній — черевної серцевої брижі (mesocardium ventrale), в яких остання швидко дегенерує і згодом зникає. Відділи ж вісцерального листка мезобласта, що безпосередньо покривають серцеву трубку, дають середній мускульний і зовнішній серозний шари (myocardium et pericardium viscerale) серця. Порожнина тіла, що оточує утворене серце, дає згодом навколосерцеву порожнину, а обмежуючий її парієтальний шар мезобласта утворює навколо серцеву сумку (pericardium). Оточена навколосерцевою порожниною серцева трубка починає сильно й нерівномірно розростатися і поступово видається на черевній стороні зародка, утворюючи видний з черевної поверхні серцевий виступ, цв вже згадувався вище (мал. 49).

Одночасно з закладанням серця відбувається і закладання ряду кровоносних судин. В задній відділ серця впадають дві великі пупкові вени (venae umbilicales), що з'єднуються своїми задніми кінцями в одну пупкову вену, яка проходить у підтримуючій стеблинці і приносить кров з ворсинкової оболонки, а також дві жовткові вени (venae omphalo-mesentericae) що приносить кров з пупкового пухиря. Від переднього відділу серця відходить артеріальний стовбур, що поділяється на дві висхідні аорти (aortae ascendentes), кожна з яких розбивається на шість так званих артеріальних дуг, що проходять в товщі глоткових дуг (п'ята артеріальна дуга виникає пізніше і на схемі не зображена). Своїми верхніми кінцями артеріальні дуги з'єднуються з двома низхідними аортами (aortae descendentes), від передніх кінців яких досить рано виникають внутрішні сонні артерії (art. carotides internae). В середніх частинах тулуба обидві низхідні аорти зростаються одна з одною, утворюючи таким чином одну низхідну аорту; задні їх кінці з'єднуються з пупковими артеріями (art. umbilicales), що частково проходять у зародку, потім у підтримуючій стеблинці і виносять кров із зародка у ворсинкову оболонку. Неда-

леко від місця з'єднання пупкових артерій з низхідними аортами від останніх відходять дві невеликі жовткові артерії (art. omphalomesentericae), які потім входять в зовнішній шар пупкового пухиря і розвиваються в ньому на сітку кровоносних судин.



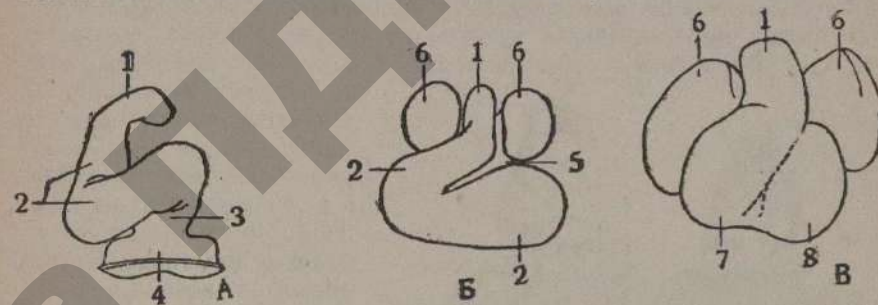
Мал. 49. Схема будови кровоносної системи людського зародка на ранній стадії її розвитку (за Юнгом і Робінсоном) 1 — ворсинкова оболонка, 2 — підтримуюча стеблінка, 3 — пупковий пухир, 4 — серцевий виступ, 5 — серце, 6 — пупкові артерії, 7 — пупкова вена, 8 — задні гілки низхідної аорти, 9 — низхідна або дорсальна аорта, утворена злиттям парних низхідних аорт, 10 — права низхідна аорта, 11 — пупкові вени, що проходять у зародку, 12 — спланхнічні сегментальні артерії, 13 — соматичні артерії, 14 — мозкові артерії, 15 — висхідна аорта, 16 — внутрішні лобні артерії, 17 — жовткова вена, 18 — жовткова артерія, 19 — хребетні артерії, I, II, III, IV, — праві перша, друга, третя і четверта артеріальні дуги, — V — шоста права артеріальна дуга.

Одночасно з цими судинами виникають і так звані сегментальні артерії; останні утворюються по всій довжині низхідної аорти, але закладаються насамперед у шийній ділянці, а потім поступово і в тулубі. В ділянці останнього вони виникають звичайно в числі трьох пар в кожному сегменті, а саме: 1) одної пари соматичних артерій, 2) одної пари спланхнічних артерій і 3) однієї пари проміжних чи бокових артерій. В шийній ділянці виникають тільки соматичні артерії, коли не розглядати артеріальні дуги, як сильно розвинені спланхнічні артерії.

У виниклій таким чином кровоносній системі зародка відбуваються зміни як центрального органу кровообігу — серця, так і його артеріальної і венозної систем.

Перетворення серцевої трубки в чотирикамерне серце складається з кількох тісно пов'язаних між собою процесів: 1) з процесів згинання і нерівномірного розростання трубки й потовщення її стінок, в наслідок чого виникають поділені перетяжкою передсердцевий і шлуночковий відділи серця, і 2) з процесів поділу цих відділів за допомогою перегородок, що утворюються, на праву і ліву половини. До цих процесів приєднується ще досить значне зміщення серця вниз.

Дуже рано, майже з самого початку свого виникнення, серцева трубка, що утворилася через злиття парних закладок, починає згинатися і саме таким способом, що спочатку нижній кінець переміщується вгору і в напрямі до спини, а верхній відділ вниз і в напрямі до черевної сторони (мал. 50, А). На такому серці, що набрало форми петлі, можна вже розрізнити відділи: 1) венозний синус (sinus venosus), в який впадають пупкові і жовткові вени; 2) наступний за ним венозний відділ; 3) артеріальний відділ, що розміщується під ним і згинається коліноподібно і 4) так званий артеріальний стов-

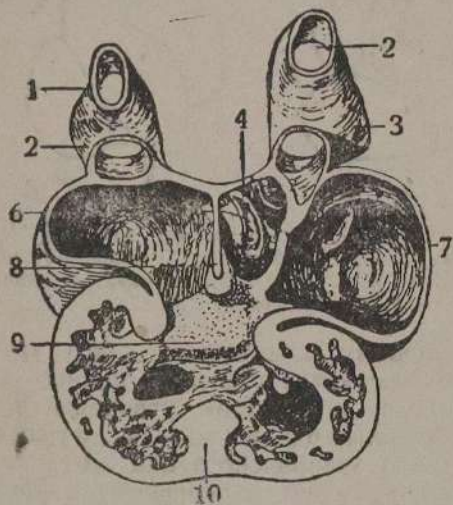


Мал. 50. Три стадії розвитку зовнішньої форми серця (за моделями Гіса) 1 — артеріальний стовбур, 2 — коліна артеріального відділу, 3 — венозний відділ, 4 — венозний синус, 5 — вушковий канал, 6 — вушка серця, 7 — правий шлуночок, 8 — лівий шлуночок.

бур (truncus arteriosus), В дальшому як венозний, так і артеріальний відділи сильно розростаються, і між ними виникає досить глибока перетяжка; виникла, в наслідок утворення цієї перетяжки, вузька й коротка протока одержала назву вушкового каналу (canalis auricularis). Одночасно з цим на венозному відділі утворюється два напрямлені в черевному напрямі вирости, що охоплюють собою нижню частину артеріального стовбура і становлять так звані вушка серця (auriculae cordis), а обидва коліна артеріального відділу починають поступово зростатися одно з одним (мал. 50, Б). У венозний синус, що міститься тепер на спинній стороні венозного відділу і трохи збільшений в обсязі, крім жовткових і пупкових вен, відкриваються ще дві протоки Кюв'є (див. нижче), через які приноситься кров з усього тіла зародка. На сформованому таким способом серці можна розрізнити частини (мал. 50 В): 1) венозний синус, 2) оточуюче своїми вушками нижню частину артеріального стовбура спільне передсердя, 3) відокремлений від останнього вушковим каналом спільний шлуночок, на якому помітна невелика борозна, що вказує місце зростання обох колін артеріального відділу і 4) відокремлений від спільного шлуночка невеликим звуженням артеріальний стовбур.

Вже під час вищеописаних змін зовнішньої форми серця всередині його починаються процеси утворення перегородок.

Останні починають виникати майже одночасно в різних відділах серця—в передсерді, вушковому каналі і шлуночку. Поділ спільного передсердя починається внаслідок виникнення на його внутрішній поверхні так званої першої перегородки передсердь (*septum primum*), що росте поступово зверху вниз і досягає вушкового каналу. На стінках останнього одночасно виникають два потовщення внутрішнього шару, так звані ендокардіальні подушечки, що зливаються одна з одною і ділять вушковий канал на праве й ліве так звані атріовентрикулярні отвори. Пізніше відбувається зростання першої перегородки передсердя з виниклою з ендокардіальних подушечок перегородкою вушкового каналу і поділ таким чином спільного передсердя на праве й ліве (мал. 51). Цей поділ

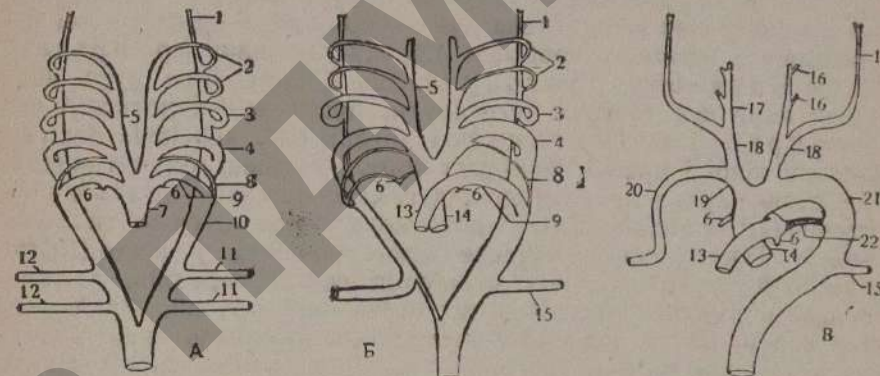


Мал. 51. Верхня половина серця зародка ссавця (кролика). Розріз проведений косо. Стрілка проходить через овальний отвір (за моделлю Борна). 1—ліва кардіальна вена, 2—права кардіальна вена, 3—права Кюв'єрова протока, 4—друга перегородка передсердь, 5—ліва Кюв'єрова протока, 6—ліве передсердя, 7—праве передсердя, 8—перша перегородка передсердь, 9—ендокардіальна подушечка, 10—перегородка шлуночків.

другої перегородки дає так званий *limbus foraminis ovalis*. Поки протягом зародкового життя тиск крові в лівому передсерді невеликий, вторинний овальний отвір відкритий. Після народження, спочатку легеневого дихання, тиск крові в лівому передсерді стає сильніший, і клапан вторинного отвору (перша перегородка) закриває вторинний овальний отвір; пізніше він зростається з другою перегородкою передсердя

і таким способом відбувається повний і остаточний поділ передсердь.

Одночасно з цими перегородками на внутрішній поверхні спільного шлуночка виникає поздовжня мускульна перегородка, що поступово росте вгору і, досягнувши вушкового каналу, зростається з перегородкою останнього. В артеріальному стовбурі



Мал. 52. Схема перетворення артеріальних дуг (за Броманом, частково). 1—внутрішні сонні артерії, 2—перша й друга ліві артеріальні дуги, 3—третя ліва артеріальна дуга, 4—четверта ліва артеріальна дуга, 5—права висхідна аорта, 6—права і ліва гілки легеневої артерії, 7—артеріальний стовбур, 8—п'ята ліва артеріальна дуга, 9—шоста ліва артеріальна дуга, 10—ліва низхідна аорта, 11 і 12—ліві і праві соматичні сегментальні артерії, які беруть участь потім в утворенні підключичних артерій; інші соматичні сегментальні артерії, а також хребетні і мозкові артерії на схемі не зображені; 13—легенева артерія, 14—початковий відділ дуги аорти, 15—ліва підключична артерія, 16—гілки лівої зовнішньої сонної артерії, 17—права зовнішня сонна артерія, 18—спільні стовбури сонних артерій, 19—безіменна артерія, 20—права підключична артерія, 21—дуга аорти, 22—Боталова протока.

таксамо виникає перегородка, яка зростається з перегородкою шлуночка і ділить артеріальний стовбур на дві судини—ліву, що дає початковий відділ дуги аорти, і праву, що перетворюється в початковий відділ легеневої артерії. Щодо венозного синуса, то права його частина зливається з правим передсердям, ліва ж одночасно з зникненням лівої протоки Кюв'є (див. нижче) таксамо зникає. В ліве передсердя досить рано відкривається легенева вена, більша частина якої аж до її розгалуження на чотири судини, що йдуть від легенів, іде згодом на побудову його стінок; таким чином у ліве передсердя в остаточному стані впадають чотири легеневі вени.

Щодо артеріальної системи, то дуже істотні зміни відбуваються в ділянці артеріальних дуг (мал. 52). Перша й друга пара останніх дають гілки зовнішніх сонних артерій (*arteriae carotides externae*), а п'ята досить швидко зникає. Третя пара артеріальних дуг утворює початкові відділи внутрішніх сонних артерій; початкові відділи зовнішніх сонних артерій виникають з відділів

висхідних аорт, що розміщені між третьою й першою артеріальними дугами. Відділи висхідних аорт, розміщені між третьою й четвертою парами дуг, дають спільні стовбури сонних артерій (*art. carotides communes*). Шоста пара артеріальних дуг одержала назву легеневої пари, бо невеликі відділи цих дуг ідуть на побудову правої і лівої гілок легеневої артерії. Більша частина правої легеневої артеріальної дуги досить рано зникає, ліва ж легенева дуга зберігається протягом усього зародкового життя, утворюючи широку так звану артеріальну чи Боталову протоку (*ductus Botalli*). Ліва дуга четвертої пари дає частину дуги аорти, права ж — початкової частини правої підключичної артерії (*art. subclavia dextra*). Частини лівої і правої висхідних аорт, розміщені між четвертою й шостою парами артеріальних дуг, дають: права — безіменну артерію (*art. innominata*), ліва — початкову частину дуги аорти (*arcus aortae*). Таким чином виникає асиметричність у відходженні правого й лівого спільних стовбурів сонних артерій, з яких перший нормально відходить від безіменної артерії, лівий — від дуги аорти. Щодо низхідних аорт, то як вже було вище вказано, на більшій частині свого протягу вони зливаються і дають остаточну низхідну аорту (*aorta descendens*); в передніх частинах злиття не відбувається і розвиток їх є асиметричний. Ліва низхідна аорта сильно поширюється і входить у склад остаточної низхідної аорти, права частково зникає, а частково входить у склад правої підключичної артерії.

Щодо розвитку сегментальних артерій, то найменшої зміни від початкових відносин зазнають соматичні артерії, що розділяються по виході своєму з аорти на спинні й черевні гілки. Спинні гілки дають згодом судини до спинної мускулатури і до спинного мозку; черевні гілки в ділянці тулуба зберігають сегментальне розташування і дають міжреберні і поперекові артерії (*art. intercostales et lumbales*). В шийній ділянці кілька соматичних артерій беруть участь в утворенні підключичних артерій. Спланхнічні сегментальні артерії тулубової ділянки, що проходять у спланхноплеврі, поступово зростаються одна з одною в непарні, які проходять у брижі судини. Більша частина їх зникає, останні зберігаються і дають разом в жовткових артеріях судини, що йдуть до шлунку і кишок. Проміжні артерії, що закладаються спочатку на значному протязі тулубової ділянки, постачають первинні нирки; згодом верхні зникають, нижні зберігаються і дають артерії, що йдуть до остаточних нирок, сім'яників і яєчників.

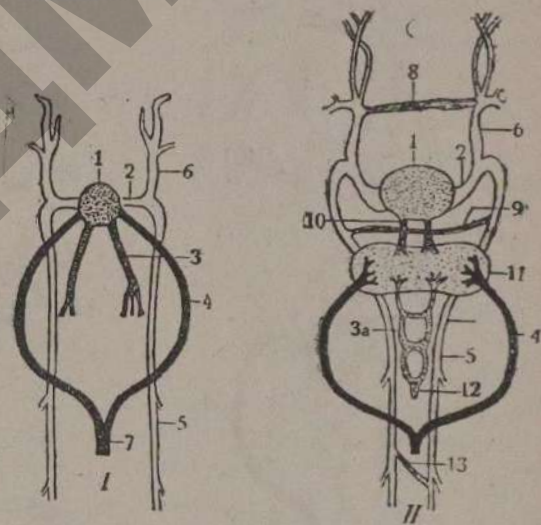
Дуже істотних змін зазнає венозна система (мал. 3, А і Б). У початкових стадіях свого розвитку венозна система представлена однією парою жовткових вен, що збирають кров із стінок пупкового пухиря, і парними пупковими венами, що приносять кров з ворсинкової оболонки. З ранніх стадій до цих двох пар вен приєднується ще парні вени, які збирають кров

з тіла зародка, а саме; одна пара верхніх кардинальних вен (*venae cardinales superiores*) і одна пара нижніх кардинальних вен (*venae cardinales inferiores*); кожна передня і задня кардинальні вени відповідної сторони з'єднуються в поперечну протоку, так звану протоку Кюв'є (*ductus Cuvieri*), що впадає в свою чергу у венозний синус.

Досить швидко в такій симетрично побудованій венозній системі настають зміни, що приводять до порушення цієї симетрії.

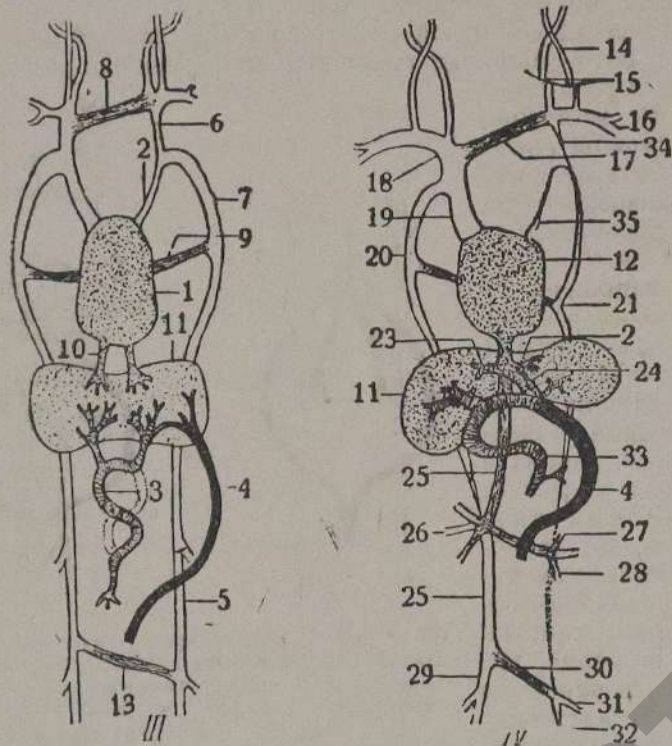
В зв'язку з розвитком печінки як жовткової, так і пупкові вени не досягають безпосередньо венозного синуса, а розбиваються в печінці на сітку судин і капілярів, з яких кров збирається в дві печінкові вени (*venae hepaticae*), а з останніх попадає в серце, — інакше кажучи, виникає первинна ворітна система печінки, і вся кров, що приноситься з пупкового пухиря і ворсинкової оболонки, перед тим, як потрапити в серце, мусять пройти через цю систему. В дальшому між проксимальними кінцями обох жовткових вен виникають поперечні сполучні гілки, а дистальні їх кінці одночасно з зменшенням пупкового пухиря зливаються.

В таких, що вже частково злилися, але зберегли ще симетричне розміщення, жовткових вен починається зникання деяких відділів, в наслідок чого виникає одна вена, як становить ворітну вену печінки (*vena porta hepatis*). Остання, з одного боку, приймає в себе кров із судин кишок, які сильно виростають до того часу, селезінки і підшлункової залози, з другого боку, ділиться на праву й ліву гілки, що входять у печінку. Пупкові вени таксамо зазнають істотних змін. Права пупкова вена досить швидко зникає, ліва ж вступає в тісний зв'язок з лівою гілкою ворітної вени, а потім і з останньою. Таким чином вся артеріальна кров, що



Мал. 53 А. Схема розвитку венозної системи, стадія I і II (за Юнгом і Робінсоном). 1 — праве передсердя, 2 — ліва протока Кюв'є, 2 — ліва жовткова вена, 3а — права жовткова вена, 4 — ліва пупкова вена, 5 — ліва нижня кардинальна вена, 6 — ліва верхня кардинальна вена, 7 — непарна пупкова вена, що проходить у стеблінці, 8 — поперечна гілка між кардинальними венами, 9 — теж, 10 — печінкові вносні вени, 11 — печінка, 12 — непарна жовткова вена, 13 — поперечна гілка між кардинальними венами.

поступає тепер в зародок через одну пупкову вену, мусить пройти через ворітну систему печінки. Останнє, проте, в наслідок сильного розвитку і збільшення печінки стає досить утрудненим і очевидно, у зв'язку з цим між пупковою веною й серцем на черевній стороні печінки виникає

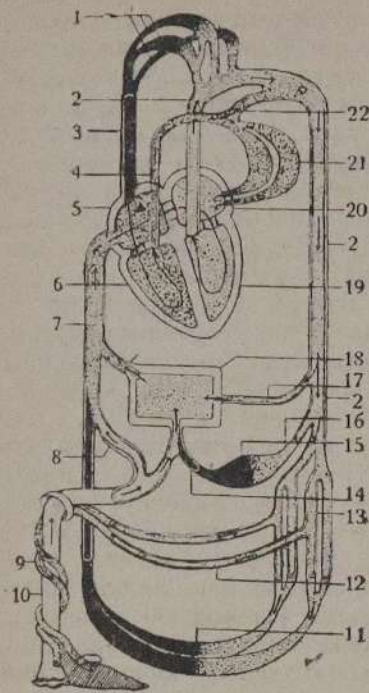


Мал. 53 Б. Схема розвитку венозної системи, стадія III і IV* (за Юнгом і Гобінсоном). Позначення 1—13, як на мал. 53А. 14—ліва зовнішня яремна вена, 15—ліва внутрішня яремна вена, 16—ліва підключична вена, 17—ліва безіменна вена, 18—права безіменна вена, 19—верхня порожниста вена, 20—непарна вена, 21—напівнепарна вена, 22—23—ліва й права печінкові вени, 24—венозна протока, 25—нижня порожниста вена, 26—права ниркова вена, 27—ліва надниркова вена, 28—ліва сім'яна вена, 29 і 30—права і ліва спільні клубові вени, 31—права зовнішня клубова вена, 32—ліва підчеревна вена, 33—ворітна вена, 34—додаткова напівнепарна вена, 35—вінцева вена.

дуже важлива для зародкового кровообігу так звана венозна протока (ductus venosus Arantii). Остання відходить від пупкової вени і впадає в утворену, до того часу нижню порожнисту вену (vena cava inferior) (див. нижче), з якою сполучаються також і печінкові вени. Отже в цій стадії артеріальна кров, що поступає з пупкової вени в зародок, іде частково у ворітну систему, але головним чином проходить через венозну

протоку і нижню порожнисту вену безпосередньо в серце. Дуже важливі зміни відбуваються і в системі верхніх та нижніх кардинальних вен. Між верхніми кардинальними венами виникає поперечна сполучна гілка, що дає згодом ліву безіменну вену (vena innominata dextra), в наслідок чого кров з лівої верхньої кардинальної вени і тих судин, що впадають у неї через ліву безіменну вену, тече в праву верхню кардинальну вену, яка одержує назву правої безіменної вени (vena innominata dextra). Нижній відділ лівої верхньої кардинальної вени частково зникає, частково дає впадаючу в ліву безіменну вену так звану додаткову напівнепарну вену. Ліва протока Кюв'є так само в більшій частині зникає, частково ж іде на утворення вінцевої вени серця (sinus coronarius cordis). Поперечні сполучення виникають і між нижніми кардинальними венами, що має наслідком порушення симетрії і між останніми. Насамперед виникають сполучення в грудній, а потім і в клубовій ділянках і кров, яка збирається в лівій нижній кардинальній вені, йде тепер головним чином у праву нижню кардинальну вену. До утворення цих сполучних гілок приєднується ще виникнення нової судини—нижньої порожнистої вени (vena cava inferior), яка утворюється спочатку у вигляді невеликої судини, що збирає кров із стінок черевної ділянки, і після свого сполучення з печінковими венами і венозною протокою впадає у венозний синус. Пізніше вона сполучається на рівні ниркових вен з правою нижньою кардинальною веною і приймає в себе її поперековий відділ з впадаючими в нього наднирковими, нирковими і сім'яними венами (venae suprarenales, renales et spermaticae). Права протока Кюв'є в наслідок уже згаданого вище опускання серця вниз приймає замість поперечного поздовжнє положення і дає приймаючу в себе обидві безіменні вени верхню порожнисту вену (vena cava superior). Верхній відділ правої нижньої кардинальної вени при цьому частково зникає, частково дає непарну вену (vena azygos), яка впадає у верхню порожнисту вену. Нижній відділ правої нижньої кардинальної вени дає нижню частину нижньої порожнистої вени і приймає в себе праву й ліву спільні клубові вени (venae iliacae communes) з усіма судинами, що впадають в останні. Ліва нижня кардинальна вена на більшій частині свого протягу зникає і зберігається тільки в грудній ділянці, де дає разом з уже згаданою вище сполучною гілкою напівнепарну вену (vena hemiazygos). Таким чином виникають остаточні відносини.

Після ознайомлення з розвитком кровоносної системи стає зрозумілим і кровообіг зрілого плоду, при якому значну роль відіграє плацента, яка заміщає собою щодо дихання легені, що не почали ще функціонувати (мал. 54). Артеріальна кров поступає в зародок через пупкову вену і частково входить у печінку, але головним чином проходить через венозну протоку в нижню



Мал. 54. Схема кровообігу зрілого зародка (з Вінкеля); венозна кров зображена чорним кольором, мішана — точками, артеріальна залишена білою. 1 — судини голови і верхніх кінцівок, 2 — аорта, 3 — верхня порожниста вена, 4 — легенева артерія, 5 — праве передсердя, 6 — правий шлуночок, 7 — нижня порожниста вена, 8 — венозна протока, 9 — пупкові артерії, що проходять у пуповині, 10 — пупкова вена, 11 — судини нижніх кінцівок, 12 — пупкові артерії, що проходять у зародку, 13 — внутрішня клубова артерія, 14 — ворітна вена печінки, 15 — судини кишок, 16 — брижова артерія, 17 — печінкова артерія, 18 — печінка, 19 — лівий шлуночок, 20 — ліве передсердя, 21 — легені, 22 — Боталова протока.

порожнисту вену. В останній вона з'єднується з мішаною кров'ю, яка виходить з печінки через печінкові вени і з венозною кров'ю, що поступає в нижню порожнисту вену з стінок черевної порожнини і нижніх кінцівок. Одержана таким чином змішана кров впадає у праве передсердя, звідки попадає через овальний отвір в ліве передсердя і потім — у лівий шлуночок. З останнього кров поступає в дугу аорти і йде частково до голови і до верхніх кінцівок, частково — в низхідну аорту до печінки, кишок і нижніх кінцівок. Частина її при цьому поступає в пупкові артерії (*arteriae umbilicales*) і вноситься таким чином через останні в плаценту. Венозна кров, що поступає в праве передсердя з верхньої порожнистої вени, яка несе кров з голови і верхніх кінцівок (а також з незображеної на схемі кровообігу непарної вени), направляється в правий шлуночок. Через легеневі артерії йде вона в незначній кількості в легені, більша ж її частина тече через артеріальну (Боталову) протоку в низхідну аорту. Цілком зрозуміло, що як венозна, так і змішана кров, яка попадає з верхньої й нижньої порожнистих вен у праве передсердя, змішується між собою і таким чином у правій і лівій половинах серця зародка так само, як майже у всій його кровоносній системі, циркулює змішана кров. Венозна кров знаходиться тільки у венах, що йдуть з голови й кінцівок, — у верхній порожнистій, в нижніх частинах нижньої порожнистої і в ворітній венах. Чиста артеріальна кров проходить тільки в пупковій вені і венозній протоці.

Після народження одночасно з процесом дихання, що почався за допомогою легенів, розширенням останніх і наповненням їх кров'ю, тиск у лівому передсерді, яке одержує тепер з легенів

артеріальну кров, посилюється, і овальний отвір закривається. Таким чином досягається: 1) поділ серця на праву венозну і ліву артеріальну половини і 2) виникнення малого кола кровообігу. Артеріальна протока протягом перших двох тижнів заростає і дає згодом зв'язку аорти (*ligamentum arteriosum Botalli*). Такого ж заростання зазнає пупкова вена, венозна протока і пупкові артерії, що утворюють згодом: перші — круглу зв'язку печінки (*ligamentum teres hepatis*), останні — бокові пупкові зв'язки (*ligamenta umbilicalia lateralia*).

Ж. Розвиток сечостатевої системи

В утворенні сечостатевої системи бере участь головним чином мезобласт, з якого утворюються як нирки, так і статеві залози. В розвитку вивідних сечових і статевих шляхів, а також злягальних органів беруть участь ентобласт заднього відділу кишкової трубки і ектобласт, що вистилає клоакову западину. Особливо треба згадати про статеві клітини, походження яких і досі є спірне. Докладні дослідження над їх утворенням у деяких безхребетних тварин показали, що виникнення їх відноситься до дуже раннього періоду розвитку, а саме до початку дробіння, коли відокремлюються так звані зачаткові або зародкові клітини, що відрізняються своєю величиною, будовою і участю в дальшому розвитку від усіх останніх клітин, що одержали назву соматичних¹. За рахунок останніх розвивається все тіло майбутньої тварини, зародкові ж клітини не беруть участі в цих процесах і, поступово збираючись в місцях виникнення статевих органів (сім'яників чи яєчників), дають згодом початок всім статевим клітинам. У деяких безхребетних тварин цей процес раннього відокремлення зародкових клітин так різко виявлений, що дав підставу багатьом авторам висловити припущення про існування у статевих клітин особливою так званого зачаткового шляху розвитку і навіть про повну незалежність в розвитку статевих і соматичних клітин. Треба, проте, відзначити, що в інших безхребетних тварин деякими авторами описані факти розвитку статевих клітин з соматичних і навіть досить спеціалізованих клітин. У хребетних досі не вдавалося спостерігати в такій мірі раннього відокремлення зачаткових клітин; проте, у величезній більшості вивчених досі форм була констатована поява в кишковій брижі, в епітелії кишки і в інших місцях зародка більш крупних, що відрізняються величиною й будовою, клітин, які переміщуються згодом у покриваючий статеві залози епітелій — так званий зачатковий епітелій, з якого розвиваються пізніше остаточні статеві клітини. У деяких хребетних (курча) поява зачаткових клітин констатована на досить ранній стадії, ще до утворення сомітів, і експериментально до-

¹ З грецької: *sóma* — тіло; дослівно — тілесні клітини.

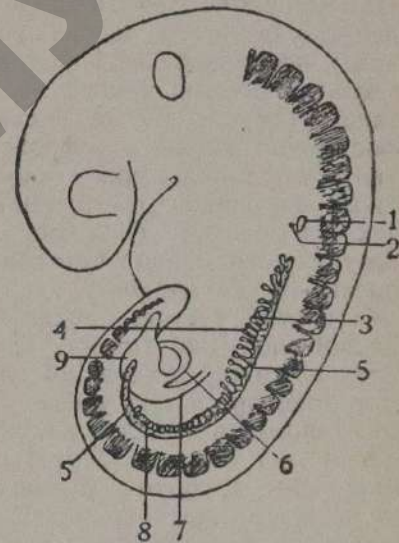
казано їх переміщення в статеву залозу. Інша частина авторів, проте, відмовляється бачити в цих клітинах родоначальниць остаточно статевих клітин.

Нирки виникають з тих відділів мезобласта, які лежать між сомитами і боковими пластинками, і одержали назву нефротомів (див. вище розвиток скелета). За рахунок тканин цих нефротомів у всіх вищих хребетних утворюються в послідовному порядку три сечовидільні органи, що змінюються ще протягом зародкового життя: вони одержали назви: переднірки (pro-nephros), первинної нирки (mesonephros) і вторинної, чи остаточної нирки (metanephros). У людини в середині третього тижня з тканин кількох нефротомів, що належать до передніх сомітів, по обох сторонах тіла розвиваються кілька маленьких трубочок, що одержали назву каналців переднірки. З кожного з нефротомів, що беруть участь в їх утворенні, розвивається по одному такому каналцю і таким чином кожна пара каналців переднірки має сегментальне розміщення, яке відповідає сомітам. Кожний з таких каналців одним кінцем, що набирає форми лійки, відкривається в порожнину тіла, а другим зростається з такими ж кінцями інших каналців. Ці кінці, що зростаються, утворюють з кожної сторони тіла по одному спільному каналу, який поступово росте до заднього кінця зародка і одержав назву первинної сечової чи Вольфової протоки. В деяких нижчих хребетних, у яких переднірки функціонують в зародковому житті, до цих каналців переднірок приєднуються ще й інші утвори, що одержали назву передніркових клубочків. Будова їх полягає в тому, що стінка порожнини тіла в ділянці тих сомітів, де виникли каналці переднірки, утворює невеликі випини, в які врастають сегментальні артерії, що відходять від аорти в цьому місці і утворюють в них маленькі клубочки судин. За допомогою таких передніркових клубочків виділяються рідкі частини сечі, які попадають таким чином у порожнину тіла і вибираються з останньої лійкоподібними, вкритими війками, отворами каналців переднірки. Звідси вони попадають у Вольфову протоку, через яку й виводяться в клоаку. У людини каналці переднірки так само, як і передніркові клубочки недорозвинуті і не функціонують; вони зникають без сліду вже на кінець четвертого тижня. Навпаки, утворені кінцями каналців переднірки обидві Вольфові протоки продовжують інтенсивно рости до заднього кінця зародка і на кінець третього тижня впадають в клоаку.

Нефротомі, розташовані вниз від місця утворення каналців переднірки, досить швидко втрачають своє сегментальне розміщення і утворюють в стінці порожнини тіла з кожної сторони спинної брижі по одному довгому тяжу так званої нефрогенної тканини. У людини на кінець четвертого тижня в товщі цієї нефрогенної тканини на протязі останніх шийних, всіх грудних і більшої частини поперекових сомітів виникають

маленькі клітинні кульки, які поступово збільшуються і перетворюються в пухирці. В кожному такому пухирці в спинно-боковому напрямі утворюється випин, що подовжується в каналець, який впадає в описану вже Вольфову протоку (мал. 55).

Одночасно з цим у стінці кожного пухирця утворюється бокалоподібне випинання, яке одержало назву Боуменової капсули, в порожнину якої впадає невелика судина (vas afferens), що відходить від аорти і приносить у капсулу кров. Остання (судина) утворює в капсулі клубочок найтонших судин, які збираються зразу ж у відповідну кровоносну судину (vas efferens), що виходить з капсули. Такий клубочок судин, одягнутий Боуменовою капсулою, одержав назву ниркового чи Мальпігієвого тільця. Виниклі таким способом каналці і Мальпігієві тільця утворюють уже на кінець першого місяця разом з оточуючою їх ембріональною сполучною тканиною первинні нирки, що сильно вдаються в порожнину тіла по обох боках кишкової брижі і що одержали також назву Вольфових тіл (мал. 56 і 58). Брижі, що підтримують ці Вольфові тіла, так звані брижі первинних нирок, продовжуються в верх і вниз, утворюючи таким чином зверху так звані грудочеревну, а внизу пахвинну зв'язки первинних нирок. У нижчих хребетних первинні нирки функціонують протягом усього життя і є таким чином остаточно нирками, а у вищих вони атрофуються ще в зародковому житті. У людини вони досягають невеликого розвитку і так само, як, мабуть, і в інших ссавців є нефункціонуючим органом. Уже на початку третього місяця починається їх атрофія, насамперед самих верхніх відділів, і поступово поширюється вниз; пізніше такий же процес атрофії починається і в самих нижніх кінцях первинних нирок і поширюється в верх. В результаті на кінець четвертого місяця від первинних нирок залишається тільки невелика кількість каналців, що відіграють роль в утворенні деяких частин статевого апарату, а також вище згадані брижі і зв'язки,



Мал. 55. Первинна нирка людського зародка; довжина зародка коло 5 мм (за Інгаусом, частково). 1 і 2 — передній кінець Вольфової протоки з клубочком, 3 — один з каналців первинної нирки, 4 — Мальпігієве тільце, 5 — Вольфова протока, 6 — сечовий мішок, 7 — задній відділ кишкової трубки, 8 — одна з клітинних кульок, з яких розвиваються каналці первинної нирки, 9 — клоака

які дають згодом дуже важливі зв'язки статевих органів (див. нижче).

Утворення вторинних чи остаточних нирок, які функціонують у вищих хребетних все життя, починається насамперед утворенням сечоводів. У людини ще на початку четвертого тижня кінцеві, що впадають у клоаку, відділи Вольфового каналу потовщуються і на спинній стороні цих потовщень утворюються невеликі випини, які вростають в нижній відділ нефрогенної тканини, що не пішла на утворення первинної нирки. Вростаючи глибше в нефрогенну тканину, випини ці перетворюються в канали, які становлять зачатки сечоводів, а поширення, що виникають на кінцях останніх, є зачатками ниркових мисок. До того часу в нефрогенній тканині відокремлюються два шари: багатий ядрами внутрішній, що одягає врослі зачатки ниркових мисок і дає згодом покручені каналці і Мальпігієві тільця, і зовнішній, що носить характер ембріональну сполучної тканини й утворює пізніше струму і волокнисту оболонку остаточної нирки. Від зачатків ниркових мисок поступово вростають у нефрогенну тканину порожнисті вирости, що становлять зачатки збиральних трубочок; одночасно з цим нефрогенна тканина збирається на поверхні врослих зачатків збиральних трубочок в невеликі шапочкоподібні потовщення, які на кінець другого місяця утворюють одну—дві клітинні кульки, що перетворюються потім у порожнисті пухирці. Останні подовжуються в закриті з обох боків трубочки, що набирають S-подібної форми і становлять зачатки покручених каналців. В одній петлі кожного такого S-подібного каналця розвиваються, так само як і в каналцях первинної нирки, Боуменова капсула і клубочок, і таким способом виникають ниркові, чи Мальпігієві тільця остаточної нирки. Друга петля кожного каналця сильно подовжується, набирає покрученої форми і, зростаючись з найближчою збиральною трубочкою, відкривається в останню. Процеси ці продовжуються протягом усього зародкового розвитку; останні Мальпігієві тільця утворюються ще протягом першого тижня після народження. Виникла таким чином остаточна нирка починає функціонувати тільки на кінець зародкового життя. Проте функціонування її в цей період дуже незначне і відіграє невелику роль в обміні речовин, який, як уже говорилося вище, відбувається у зародка майже виключно через плаценту.

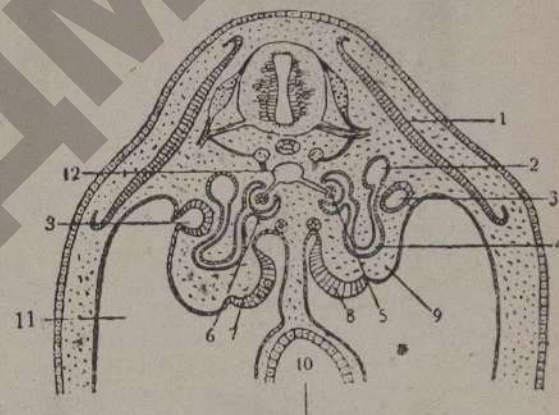
Виниклі з стінок Вольфових каналів правий і лівий сечоводи, після поділу клоаки на пряму кишку і сечостатеви́й синус, відкриваються в останній через отвори Вольфових каналів. Пізніше одночасно з відокремленням від сечостатевого синуса сечового міхура і сечовипускного каналу, сечоводи відходять від отвору Вольфових каналів і відкриваються самостійними отворами на спинній стороні сечового міхура.

Крім первинних сечових проток, у всіх хребетних закладається ще дві протоки, що беруть участь в утворенні сечоста-

тевої системи і що одержали назву Мюллерових каналів. Закладання їх у нижчих і вищих хребетних проходить трохи відмінно; в останніх, так само як і в людини, вони виникають у вигляді двох жолобків, які утворюються впливанням епітелію порожнини тіла по боках верхніх відділів первинних нирок (мал. 56). Краї цих жолобків досить швидко замикаються в канали, що ростуть паралельно до Вольфових каналів до заднього кінця зародка і зрештою зростаються один з одним в один спільний канал, який відкривається на спинній стороні сечостатевого синуса між отворами Вольфових каналів (мал. 58). У самій верхній частині краї жолобків, проте, не замикаються і дають початок невеликому лічкоподібному отвору, через який порожнинні каналі сполучаються з порожниною тіла.

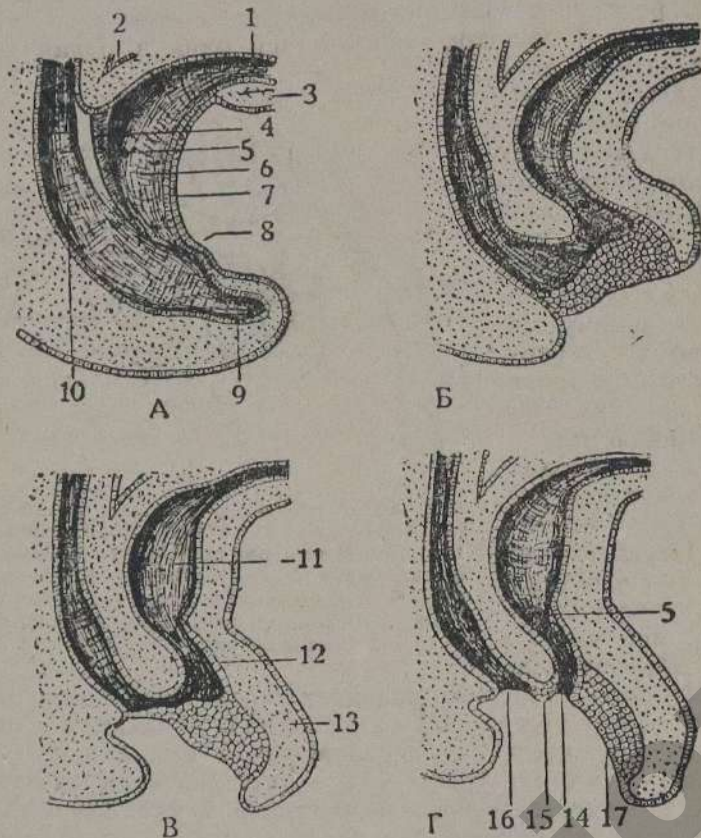
В кінці першого місяця починається розвиток зачаткових залоз. Перші закладки їх утворюються у вигляді невеликих потовщень, які виникають на обернених до кишкової брижі поверхнях первинних нирок. Потовщення ці, що одержали назву зачаткових валиків, виникають з одного боку, через розмноження вистилаючих в цих місцях порожнину тіла клітин, які утворюють згадуваний вище зачатковий епітелій, з другого—через розростання шарів ембріональної сполучної тканини, що знаходяться під цими клітинами (мал. 56).

Звернемося тепер до дуже важливих змін, які відбуваються в ділянці клоаки і клоакової западини, з яких розвивається значна частина кінцевих відділів вивідних сечостатевих шляхів і зягальних органів. На ранніх стадіях, як уже говорилося при описі розвитку травної системи, на задньому кінці зародка на його черевній поверхні утворюється впливання ектобласта, так звана клоакова западина, яка доходить до ентобласта клоаки; в наслідок цього тут виникає тонка, що складається з ектобласта й ентобласта, пластинка,—згадувана вже не раз клоакова перетинка. Відділ кишок, що лежить назад від клоакової перетинки, продовжується в коротку хвостову кишку, що закінчується сліпо, а спереду клоакової перетинки від клоаки від-



Мал. 56. Схематичний поперечний розріз зародка (за Корнінгом). 1—міотом, 2—Вольфова протока, 3—Мюллерова протока, 4—каналець первинної нирки, 5—клубочок, 6—Боуменова капсула, 7—зачатковий валик, 8—зачатковий епітелій, 9—первинна нирка, 10—кишкова трубка, 11—порожнина тіла, 12—аорта.

ходить довгий трубкоподібний сечовий мішок (мал. 43), Перші зміни в цих відносинах полягають в тому, що по боках клоаки, починаючи від верхніх її відділів і поступово поширюючись вниз, утворюються два впинання, в які поступово вростає мезобласт (мал. 57); впинання ці ростуть у напрямі одне до одного

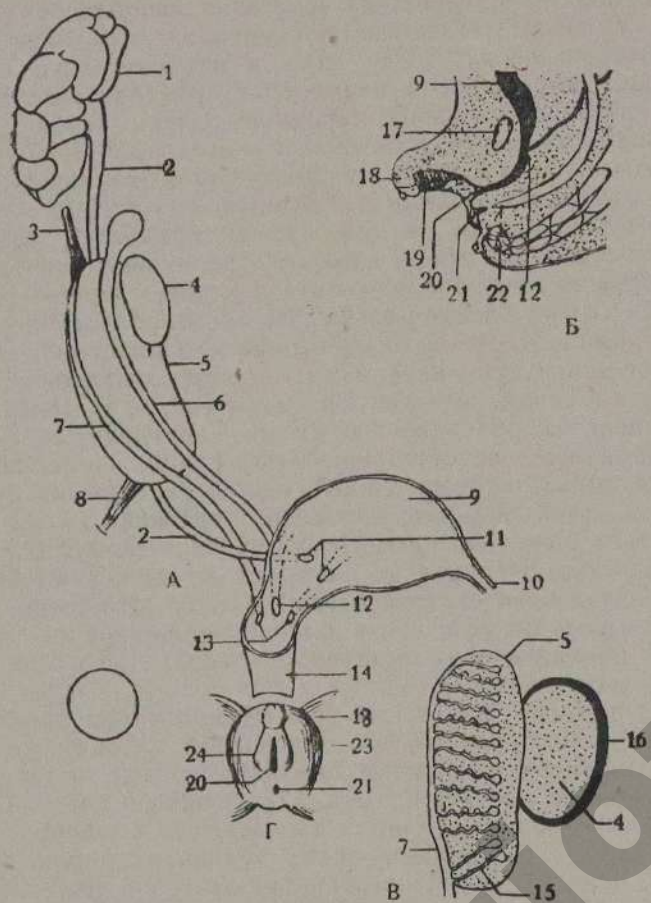


Мал. 57. Схема поділу клоаки (за Корнінгом). 1 — сечовий мішок, 2 — порожнина тіла, 3 — мезобласт, що вростає між ектобластом і ентобластом клоакової перетинки, 4 — мезобластична перегородка (*septum urorectale*), 5 — отвір Вольфової протоки, 6 — спільна закладка сечового міхура і сечостатевого синуса, 7 — клоакова перетинка, 8 — місце, де потім проривається клоакова перетинка і утворюється відхідниковий отвір, 9 — хвостова кишка, 10 — пряма кишка, 11 — сечовий міхур, 12 — сечостатевий синус, 13 — статевий горбок, 14 — отвір сечостатевого синуса, 15 — закладка промежини, 16 — відхідниковий отвір, 17 — розростання епітелію на нижній поверхні статевого горбка (так звана сечовипускна пластинка).

і, поступово зростаючись, утворюють заповнену мезобластом перегородку, про яку говорилося вище (див. — Розвиток травної системи), — так званий *septum urorectale*, що поділяє клоаку

в фронтальній площині на черевний відділ, який становить собою загальну закладку сечового міхура (*vesica urinaria*) і сечостатевого синуса (*sinus urogenitalis*), і на спинний відділ, що дає згодом пряму кишку. Одночасно з виникненням цієї перегородки відбувається вростання мезобласта між ектобластом і ентобластом клоакової перетинки; вростання це починається також зверху і йде вниз, в наслідок чого ентобласт і ектобласт перетинки в цьому місці розходяться: ентобласт дає внутрішнє вистилання передньої стінки сечового міхура і сечостатевого синуса, а ектобласт — епідерміс нижньої підпупкової ділянки стінки живота. Продовжуючись далі вниз, мезобласт утворює внутрішні частини так званого статевого горбка, який виступає назовні, в той час як прилеглий до нижньої поверхні останнього відділ клоакової перетинки, що залишився неподілимим, сильно потовщується й утворює собою так звану сечовипускну пластинку. Щодо мезобластичної перегородки (*septum urorectale*), то, дійшовши до заднього кінця клоаки, вона зростається тут з невеликим відділом клоакової перетинки, даючи таким чином початок промежині, яка ділить виникаючий в наслідок розходження клітин перетинки передній так званий первинний сечостатевий отвір (*ostium urogenitale primitivum*) від відхідникового (*anus*), вхід у який на цій стадії ще зтягнутий заднім відділом клоакової перетинки. В той же час відбуваються початкові процеси формування зовнішніх статевих частин зародка. Процеси ці зводяться до виникнення коло сонови вищезгаданого статевого горбка двох потовщень, так званих статевих валиків, і в ділянці сечовипускної пластинки по боках первинного сечостатевого отвору двох так званих статевих складок.

Таким чином в результаті всіх вищеописаних процесів, що охоплюють собою ранній, або так званий індивідуальний період розвитку сечостатевої системи зародка, остання представлена такими частинами (мал. 58): 1) однією парою остаточних нирок з сечоводами, що відкриваються в спинній частині сечового міхура, 2) парою великих первинних нирок, прикріплених до стінки порожнини тіла брижами, які продовжуються вперед і назад у вигляді грудоочеревинної і пахвинної зв'язок; 3) парою зачаткових залоз, що сидять на верхніх відділах первинних нирок; 4) двома Вольфовими каналами, які відкриваються на спинній стороні сечостатевого синуса; 5) двома Мюллеровими каналами з поширеними верхніми і зрослими нижніми кінцями, що відкриваються одним отвором в сечостатевий синус; 6) сечовим міхуром, який продовжується, в одного боку, в сечовий мішок, з другого — в сечостатевий синус, що відкривається назовні первинним сечостатевим отвором; 7) статевим горбком з сечовипускною пластинкою, яка знаходиться на його нижній стороні і потовщується по боках в 8) статеві складки і 9) два статевих валики.

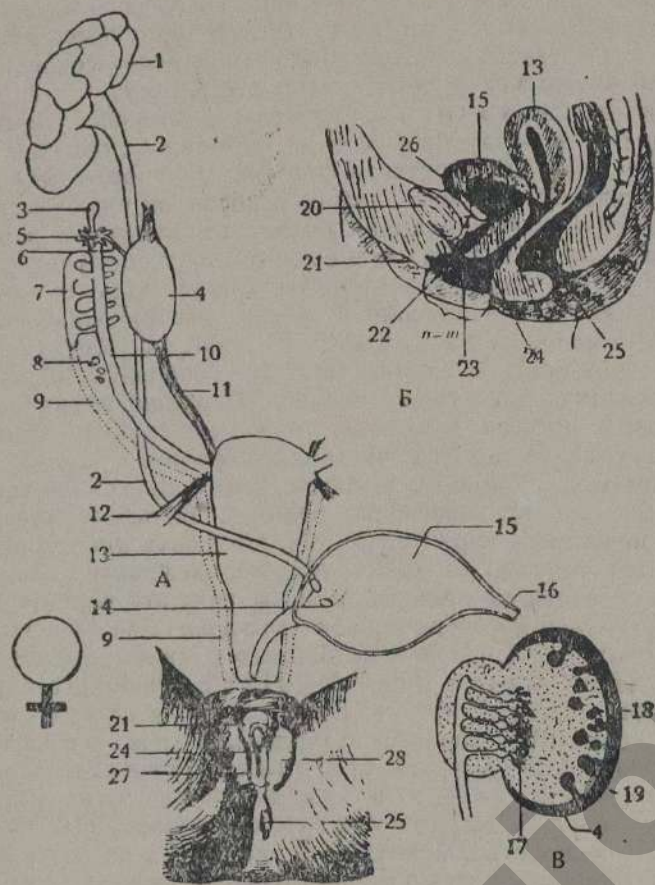


Мал. 58. Схема розвитку сечостатевої системи; індиферентна стадія. А — загальне розміщення внутрішніх сечостатевих органів, Б — поздовжній середній розріз нижнього кінця зародка, В — поздовжній розріз первинної нирки і зачаткової залози, Г — зовнішні статеві органи. 1 — вторинна нирка, 2 — сечовід, 3 — грудочеревна зв'язка первинної нирки, 4 — зачаткова залоза, 5 — первинна нирка або Вольфове тіло, 6 — Мюллерова протока, 7 — Вольфова протока, 8 — пахвинна зв'язка первинної нирки, 9 — сечовий міхур, 10 — сечовий мішок, 11 — отвір сечоводів, 12 — отвір Мюллерових проток, 13 — отвори Вольфових проток, 14 — сечостатевий синус, 15 — каналець первинної нирки, 16 — зачатковий епітелій, 17 — лобкове зрощення, 18 — статевий горбок, 19 — сечовипускна пластинка, 20 — отвір сечостатевого синуса, 21 — відхідниковий отвір, 22 — пряма кишка, 23 — лівий статевий валік, 24 — права статева складка. Над статевими складками — статевий горбок (18).

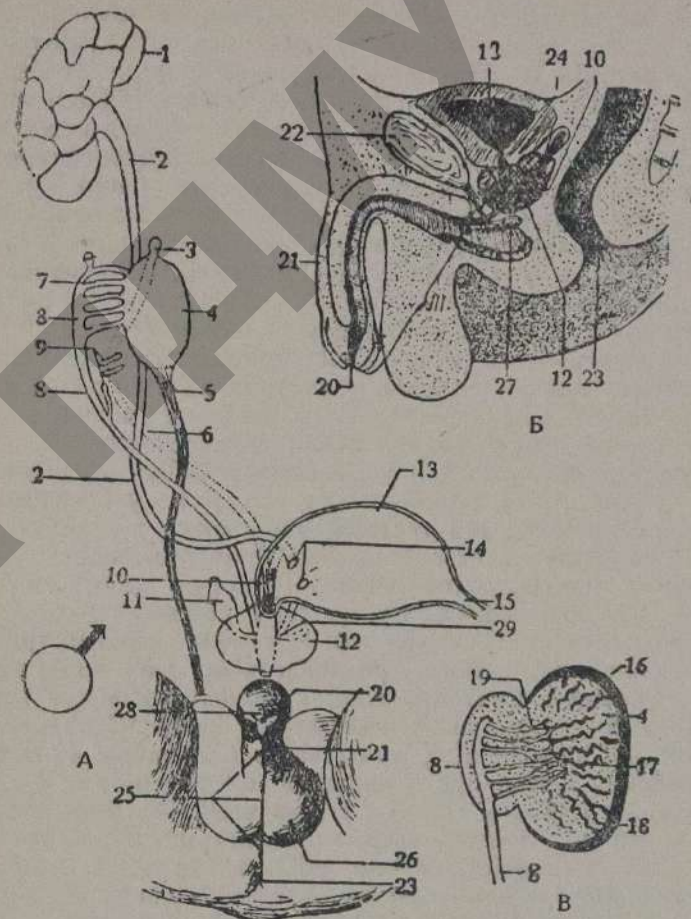
Щодо остаточних нирок, сечоводів і сечового міхура, то в дальшому вони не зазнають великих змін і в обох статей розвиваються однаково. Та частина сечового мішка, яка безпосередньо відходить від сечового міхура і лежить в середині тіла зародка, зберігається значно довше, ніж позазародкова частина, що проходить у підтримуючій стеблинці, і згодом дає середню пупково-міхурову зв'язку (*ligamentum vesico-umbilicale medium*). Всі останні частини індиферентного сечостатевого апарату розвиваються у обох статей різно.

Розвиток жіночого статевого апарату (мал. 59). При розвитку з зачаткової залози яєчника частина клітин зачаткового епітелію вростає в середину і утворює вже відомі пфлюгерівські клітинні маси, дальший розвиток яких був розглянутий в розділі про зародковий розвиток. Одночасно з появою пфлюгерівських клітинних мас в ембріональну сполучну тканину зачаткової залози починають вростати клітини кількох каналців і Мальпігієвих тілець первинної нирки, утворюючи собою так звані статеві чи гофмановські тяжі, які беруть участь згодом у побудові мозкового відділу яєчника; ембріональна сполучна тканина дає струму яєчника. Первинні нирки на більшому своєму протязі зникають; десять-дванадцять каналців, що залишаються в верхніх частинах первинних нирок, дають *ductus transversi eroophori*, а кілька каналців із середніх відділів утворюють так зване *ragoophoron*. Вольфові канали, за винятком невеликих верхніх відділів, що дають *ductus eroophori longitudinales*, таксамо зникають. Мюллерові канали сильно розвиваються і зазнають великих змін; за рахунок верхніх їх відділів утворюються яйцеводи або Фаллопіїві труби (*tubae Fallopij*), нижні ж їх частини на більшому своєму протязі зливаються і дають матку (*uterus*) і піхву (*vagina*); з верхньої його частини виникає, мабуть, і так званий пухировидний додаток (*appendix vesiculosus Morgagni*). Брижі первинних нирок утворюють широкі зв'язки матки (*lig. lata uteri*), пахвинна зв'язка їх дає власну зв'язку яєчника (*lig. ovarii proprium*) і круглу зв'язку матки (*lig. teres uteri*). Сечостатевий синус залишається коротким і утворює присінок піхви (*vestibulum vaginae*), а отвір сечостатевого синуса — статеву щілину (*rima pudendi*). Статевий горбок дає клітор (*clitor*), статеві складки — малі губи (*labia minora*), а статеві валяки — великі губи (*labia majora*).

Розвиток чоловічого статевого апарату (мал. 60). При розвитку з зачаткової залози сім'яників або яєчок виниклі з зачаткового епітелію пфлюгерівські клітинні маси поступово розростаються, набирають покругеного вигляду і утворюють сім'яні каналці (*tubuli seminiferi*), а клітини їх дають згодом зачаткові сім'яні клітини. Гофмановські тяжі, що утворюються, сильно розростаються і, залишаючись в зв'язку з тими сечовими каналцями, з яких вони походять, з'єднуються



Мал. 59. Схема розвитку сечостатевої системи; жіночий тип. А — загальне розміщення внутрішніх сечостатевих органів, Б — поздовжній серединний розріз нижнього кінця зародка, В — поздовжній розріз яєчника і ероорхон, Г — зовнішні статеві органи жіночого людського зародка (довжиною коло 10 см). 1 — остаточна нирка, 2 — сечовід, 3 — пухировидний додаток, 4 — яєчник, 5 — черевний отвір яйцепроводу, 6 — бахромка (fimbria ovarica), 7 — ductus eroophori longitudinalis і ductus transversi, 8 — рогоорхон, 9 — зникаючі частини Вольфових проток, 10 — яйцепровід, 11 — власна зв'язка яєчника, 12 — кругла зв'язка матки, 13 — матка, 14 — отвори сечоводів, 15 — сечовий міхур, 16 — сечовий мішок, 17 — статеві тяжі, 18 — зачатковий епітелій, 19 — пфлюгеровські клітинні маси і первинні фолікули, 20 — лонне зрощення, 21 — клітор, 22 — зовнішній отвір сечовипускного каналу, 23 — присінок піхви, 24 — отвір піхви, 25 — відхідниковий отвір, 26 — внутрішній отвір сечовипускного каналу, 27 — малі губи, 28 — великі губи.



Мал. 60. Схема розвитку сечостатевої системи; чоловічий тип. А — загальне розміщення внутрішніх сечостатевих органів, Б — поздовжній серединний розріз нижнього кінця зародка, В — поздовжній розріз сім'яника і його додатку, Г — зовнішні статеві органи чоловічого людського зародка (довжиною коло 12 см). 1 — остаточна нирка, 2 — сечовід, 3 — стеблиста гідатида, 4 — сім'яник, 5 — Гунтерова зв'язка, 6 — зникаючі частини Мюллерової протоки, 7 — виносні протоки лещка, 8 — сім'япровід, 9 — paradidymis і ductulus aberrans, 10 — чоловіча матка, 11 — сім'яний міхурець, 12 — передміхурова залоза, 13 — сечовий міхур, 14 — отвори сечоводів, 15 — сечовий мішок, 16 — зачатковий епітелій, 17 — сім'яні каналці, 18 — пфлюгеровські клітинні маси, що дають сім'яні каналці, 19 — статеві тяжі (сітка яєчка), 20 — зовнішній отвір сечовипускного каналу, 21 — статевий член, 22 — лобкове зрощення, 23 — відхідниковий отвір, 24 — внутрішній отвір сечовипускного каналу, 25 — шов члена, мошонки і промежини, 26 — мошонка, 27 — Куперова залоза, 28 — розростання епітелію на кінці члена, 29 — сім'явпорскувальний канал, I, II і III — передміхурова, перетинчаста і печериста частини сечовипускного каналу.

з сім'яними каналцями. Таким способом виникають так звана сітка і прямі каналці яєчка (*rete et tubuli recti testis*). Первинні нирки, так само як і при розвитку жіночого статевого апарату, на більшому своєму протязі зникають. Проте, сечові каналці верхніх їх відділів, сполучені з сіткою яєчок, зберігаються і дають виносні протоки яєчка (*ductuli efferentes testis*), з яких утворюються згодом головка додатку яєчка (*caput epididymidis*). Від каналців середніх відділів нирок залишається кілька трубочок, які утворюють у своїй сукупності так звані *paradidymis*, *ductuli aberrantes*. Із зв'язок первинних нирок набуває особливого значення пахвинна зв'язка, що так дає звану Гунтерову зв'язку (*gubernaculum Hunteri*). Вольфові канали частково беруть участь в утворенні тіла і хвоста додатку яєчка (*corpus et cauda epididymis*), в більшій же своїй частині перетворюються в сім'япроводи (*ductus deferentes*). За рахунок нижніх їх частин розвиваються сім'явивпорскувальні канали (*ductus ejaculatori*) і сім'яні пухирці (*vesiculae seminales*). Мюллерові канали на більшому своєму протязі зникають; від верхніх їх частин залишаються тільки поширені кінці, які дають так звану стеблисту гідатиду (*hydatis Morgagni*), а нижні кінці, що злилися, утворюють так звану чоловічу матку (*uterus masculinus seu sinus prostaticus*). Сечостатевий синус сильно подовжується і утворює собою передміхурову і перетинчасту частину сечовипускного каналу (*partes prostatica et membranacea*). Із стінок передміхурової частини сечовипускного каналу розвивається і передміхурова залоза (*prostata*). Статевий горбок сильно подовжується і перетворюється в чоловічий статевий член (*penis*). Статеві складки сечовипускної пластинки зростаються одна з одною й утворюють при зростанні канал, що становить печеристу частину сечовипускного каналу (*pars cavernosa urethrae*); лінія зростання статевих складок зберігається у вигляді шва члена (*raphe penis*). Статеві валики сильно збільшуються, так само зростаються один з одним і дають початок мошонці (*scrotum*). Лінія їх зростання зберігається у вигляді помітного шва мошонки, що переходить на промежину (*raphe scroti et perinei*).

Як яєчники, так і сім'яники містяться спочатку в поперековій ділянці зародка. Пізніше, як перші, так і особливо останні, переміщуються вниз — відбувається так зване опускання яєчників чи сім'яників (*descensus ovariorum seu testiculorum*).

На черевній стінці в місцях прикріплення пахвинних зв'язок утворюються невеликі отвори — так звані пахвинні кільця (*annuli inguinales*), куди проходять пахвинні зв'язки, що йдуть далі пахвинними каналами (*canales inguinales*) і зникають зрештою в масі статевих валиків. В жіночому статевому апараті ця пахвинна зв'язка дає власне зв'язку яєчника і круглу зв'язку матки; яєчники опускаються спочатку в ділянку великого, а потім, у кінці зародкового розвитку — в ділянку малого

таза. Сім'яники проробляють ще довший шлях, спускаючись спочатку в ділянку таза, а на останньому місці через пахвинні канали — в мошонку, яка розвинулася з статевих валиків. Гунтерова зв'язка згодом зникає.

3. РОЗВИТОК НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ І ОРГАНІВ ЧУТТЯ

Вся нервова система розвивається з ектобласта. За рахунок мезобласта виникають тільки мозкові оболонки. Щодо органів чуття, то в їх утворенні мезобласт бере більшу участь: в розвитку за його рахунок виникає ряд порожнин, додаткових апаратів і різного роду оболонок.

Вже на досить ранніх стадіях на поверхні зародкового щитка з'являється нервова борозна, по боках якої ектобласт утворює потовщення, що одержали назву нервових пластинок. Нервові пластинки починають підніматися над поверхнею щитка, утворюючи нервові валики, які поступово зближуються між собою і зрештою замикаються в нервову трубку (мал. 33 і 34). Замикання це відбувається спочатку в середніх частинах зародка, а пізніше тільки поширюється на його передні і задні кінці, в наслідок чого порожнина нервової трубки, що одержала назву центрального нервового каналу, досить довго сполучається на своїх передньому і задніх кінцях з порожниною водяної оболонки, яка покриває зародок (мал. 34). Через деякий час замикання нервових валиків відбувається і на кінцях нервової трубки, від чого утворюється замкнена трубка, передній і задній кінці якої в наслідок загинання переднього і заднього кінців зародка так само загинаються на черевну сторону. На передньому кінці трубки диференціюються при цьому три порожнисті розширення, так звані первинні мозкові пухирі: передній (*prosencephalon*), середній (*mesencephalon*) і задній (*rhombencephalon*), що становлять закладку головного мозку. Остання частина нервової трубки на всьому своєму протязі розвивається в спинний мозок.

Ще до моменту остаточного замикання нервової трубки в тому місці, де нервові валики, що зближуються, сполучені з ектобластом, на всьому протязі трубки, починаючи з заднього мозкового пухиря, диференціюються клітини, що відрізняються своєю круглою чи багатокутною формою, швидко розмножуються і утворюють з обох боків нервової трубки, яка замкнулася, так звані гангліозні валики, з яких згодом розвиваються важливі частини периферичної нервової системи, так звані спинномозкові вузли. Такі ж невеликі гангліозні валики утворюються в передній ділянці заднього мозкового пухиря і дають згодом ряд головних вузлів (див. нижче).

Розвиток спинного мозку (мал. 64). Після замикання нервової трубки остання має на поперечному розрізі вигляд овалу з потовщеними боковими стінками і вузьким щілиновид-

ним просвітом. Клітини, що становлять стінку цієї трубки, посилено розмножуються і починають диференціюватися в двох напрямках. Одні з них перетворюються в підтримуючі клітини (neuroglia), інші — в нервові. Підтримуючі клітини розміщуються частково навколо центрального нервового каналу (canalis centralis), частково в товщі бокових стінок мозку і утворюють паростки, що мають підтримуюче і скріплююче нервові клітини значення. Останні групуються в центральних частинах спинного мозку, утворюючи його сіру речовину, а паростки, що розвиваються з нервових клітин, розміщуються головним чином у периферичних частинах спинного мозку, утворюючи його білу речовину. Частина паростків, яка розвивається з клітин, розміщених у черевних частинах сірої речовини, виходить із спинного мозку сегментно розміщеними пучками, утворюючи таким чином черевні або передні корінці спинномозкових нервів. У дальшому, в зв'язку з сильним розростанням у черевних частинах сірої речовини, диференціюються так звані передні роги спинного мозку, пізніше за рахунок розростання спинних частин утворюються задні роги. Паралельно з розвитком кінцівок на четвертому місяці в місці відходження великих нервів кінцівок у спинному мозку починають розвиватися потовщення, так звані шийне і поперекове потовщення (intumescenciae cervicales et lumbalis). Нервова трубка, що доходить до кінця хвоста зародка, не потовщується на своєму нижньому кінці, бо не має там нервових клітин. Внаслідок зміщення нижньої частини спинномозкової трубки у верхньому напрямі, що починається з третього місяця, ця тонша частина спинного мозку витягається в так звану кінцеву нитку (filum terminale). А через це зміщення, причинами якого є більш енергійний ріст в довжину хребта, ніж нервової трубки, і міцніше прикріплення останньої зверху (до головного мозку), ніж знизу, спинномозкові нерви, які відходять спочатку в перпендикулярному щодо спинного мозку напрямі, поступово лягають в косому положенні. Явище це, мало виявлене в верхніх відділах спинного мозку, викликає в нижніх його частинах появу так званого кінського хвоста (cauda equina).

Розвиток головного мозку. Оскільки спинний мозок в своєму розвитку проходить одні і ті ж стадії на всьому своєму протязі, головний мозок в різних своїх частинах зазнає досить різних і досить складних змін. У ссавців і в людини з самого початку свого утворення головний мозок є сильно вигнутий. Вигнутість ця викликається трьома згинами, що утворюються поступово (мал. 61). Перший згин, що з'являється одночасно з диференціюванням головного мозку, відповідає тім'яному згину (див. вище) переднього кінця зародка і відбувається в ділянці середнього мозкового пухиря; внаслідок цього згину передній мозковий пухир стає спочатку під прямим, а потім під гострим кутом до третього мозкового пухиря. Дру-

гий згин, що розвивається трохи пізніше, відповідає шийному згину зародка і утворюється на границі між заднім мозковим пухирем і спинним мозком. Третій згин, не зв'язаний з загином переднього кінця зародка і що є чисто мозковим згином, обернений в протилежну сторону і одержав назву згину в ділянці моста, чи мостового згину. Згодом ці так різко виявлені згини зазнають змін. Шийний згин майже зовсім зникає, згин в ділянці моста значно випрямляється і найбільш стійким є перший тім'яний згин.

Друге характерне для розвитку головного мозку явище — це дуже нерівномірне розростання трьох пухирів, що його складають. Найсильнішого збільшення зазнає передній мозковий пухир, з якого утворюються півкулі мозку, що так розростаються, що на кінець розвитку вони покривають собою майже всі останні частини мозку; найменшого розростання зазнає середній мозковий пухир; задній пухир займає в цьому відношенні середнє місце.

Уже на досить ранній стадії передній мозковий пухир диференціюється на два відділи: передній, що одержав назву великого або кінцевого мозку (telencephalon), і задній, так званий проміжний мозок (diencephalon). Через деякий час і в задньому мозковому пухирі диференціюється передній відділ, що одержав назву заднього мозку (metencephalon) і задній відділ — так зване заможжя (myelencephalon). Таким чином з трьох мозкових пухирів утворюється п'ять відділів мозку; мозок з тричленного стає п'ятичленным. В дальшому кожний із цих п'яти відділів зазнає різного розвитку (мал. 62).

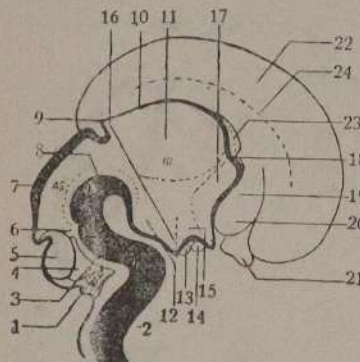
Заможжя. Верхня стінка заможжя залишається тонкою, і в ній не утворюється зовсім нервові клітини. Більша частина її згодом вростає разом з судинною оболонкою в порожнину четвертого шлуночка мозку, утворюючи так зване судинне сплетення четвертого шлуночка (plexus chorioideus ventriculi quarti). Бокові і нижня стінки заможжя сильно потовщуються і утворюють вже помітний на двомісячному зародку довгасти мозок (medulla oblongata).

Задній мозок. Верхня стінка заднього мозку розвивається в мозочок (cerebellum). Останній закладається спочатку у ви-



Мал. 61. Утворення згинів при розвитку головного мозку (за Гісом). I — передній мозковий пухир, Ia — великий мозок, Ib — проміжний мозок, II — середній мозковий пухир, III — задній мозковий пухир. 1 — очний пухир, 2 — перешийок мозку, 3 — слуховий пухирець, 4 — закладка мозочка (стрілки показують положення тім'яного, мостового і шийного згинів).

гляді поперечного валика, бокові частини якого, починаючи в третього місяця, сильно розростаються і утворюють півкулі мозочка (*hemisphaerae cerebelli*), середня ж частина, що значно відстає в своєму розвитку, дає так званий черв'ячок (*vermis*). Майже одночасно з утворенням півкуль мозочка на них починають з'являтися й борозни, і,



Мал. 62. Середній поздовжній розріз через мозок людського зародка (довжина зародка — коло 10,2 см; за Корнінгом, схематично). 1 — судинне сплетення четвертого шлуночка, 2 — довгастий мозок, 3 — Варолів міст, 4 — ліва півкуля мозочка, 5 — черв'ячок мозочка, 6 — перешийок, 7 — чотиригорбкове тіло, 8 — покривка ніжок, 9 — закладка шишковидного тіла, 10 — судинна кришка третього шлуночка, 11 — лівий зоровий горб, 12 — соскова частина, 13 — додаток мозку, 14 — перехрест зорових нервів, 15 — зорова частина переднього мозку, 16 — лійка, 17 — смугасте тіло, 18 — Монроїв отвір, 19 — кінцева пластинка, 20 — нюхова частка, 21 — нюхова цибулина, 22 — внутрішня стінка лівої півкулі, 23 — судинна щільна, 24 — місце, де згодом виникає борозна мозолистого тіла. III — третій шлуночок, IV — четвертий шлуночок, AS — Сільвіїв водопровід.

(*corpora bigemina*); на четвертому місяці з'являється поперечна до першої борозна і таким чином формується так зване чотиригорбкове тіло (*corpora quadrigemina*). З нижньої стінки середнього мозку, яка сильно потовщується, розвиваються ніжки мозку (*pedunculi cerebri*) і кришка ніжок (*tegmentum*). Спочатку досить широка порожнина середнього

мозочок людського зародка набуває вигляду мозочка дорослої людини і розвивається таким чином раніше півкуль великого мозку. Задня частина верхньої стінки заднього мозку залишається тонкою і утворює собою задній мозковий парус (*velum medullare posterius*), який поступово переходить у тонку кришку довгастого мозку. Черевні стінки заднього мозку, що лежать у місці мостового згину, становлять початкову закладку Варолієвого мосту (*pons Varolii*), а з бокових стінок розвиваються ніжки мозочка (*crura cerebelli ad pontem et crura cerebelli, ad medullam oblongatam*). Порожнина, що є в середині заднього мозку і заможжя, інакше кажучи, порожнина заднього мозкового пухиря дає порожнину четвертого шлуночка (*ventriculus quartus*) і сполучається ззаду з порожниною центрального нервового каналу спинного мозку, а спереду — з порожниною середнього мозку.

Середній мозок. На другому місяці верхня стінка середнього мозку злегка потовщується, а на кінець третього місяця на ній з'являється невелика борозна, яка ділить її поверхню на два невеликих підвищення — так зване двогорбкове тіло

мозку, починаючи з четвертого місяця, сильно зменшується і дає згодом тонкий канал, що одержав назву Сільвієвого водопроводу (*aquaeductus Silvii*). У звуженні, що утворюється між заднім та середнім мозком, і зветься перешийком мозку (*isthmus*), розвивається у верхній стінці так званий передній мозковий парус (*velum medullare anterius*), а в бокових стінках ніжки мозочка до мозку (*crura cerebelli ad cerebrum*).

Проміжний мозок. Задній відділ верхньої стінки проміжного мозку утворює на кінець четвертого місяця виступ (*processus pinealis*), на кінець якого розвивається так зване шишковидне тіло (*corpus pineale*); передній відділ верхньої стінки залишається дуже тонким і разом із судинною оболонкою, що покриває його, утворює судинну кришку третього шлуночка (*tela chorioidea ventriculi tertii*). Бокові стінки сильно потовщуються і дають так звані зорові горби (*thalami optici*), а з нижньої стінки під зоровими горбами диференціюється так звана грудна частина (*pars mammillaris hypothalami*). Порожнина проміжного мозку дає задню частину порожнини третього шлуночка (*ventriculus tertius*).

Великий мозок. Спочатку великий мозок є непарним випиним переднього мозкового пухиря; пізніше, одночасно з дальшим розростанням цього випину назустріч йому росте сполучно-тканинна перегородка (*falx cerebri primitiva*), яка ділить цей ретучий випин на праву й ліву половини — на майбутні праву і ліву півкулі великого мозку (*hemisphaeria cerebri*). В задній своїй частині цей випин залишається не поділеним і утворює згодом непарну зорову частину переднього мозку (*pars optica hypothalami*). Порожнина останньої утворює передню частину порожнини третього шлуночка, яка сполучається з порожнинами парних випинів, або великих півкуль за допомогою спочатку широких, а потім таких, що поступово звужуються, Монроєвих отворів (*foramina Monroi*).

Передня границя цього шлуночка залишається тонкою і утворює так звану кінцеву пластинку (*lamina terminalis*). З бокових стінок зорової частини в дуже ранніх стадіях починають випинатися очні пухирі, які становлять закладку органів зору. В нижній стінці зорової частини на четвертому тижні утворюється випин, стінки якого дають сірий горб (*tuber cinereum*) і лічку (*infundibulum*), а дно — задню частку додатку мозку (*lobus posterior hypophysis*). Передня частка додатку мозку (*lobus anterior hypophysis*) утворюється раніше з випину ектобласта, який вистилає ротіву западину безпосередньо позаду первинного м'якого піднебіння. Перший час цей випин широкий, а потім нижня частина його звужується і зрештою зникає. У верхній його частині на початку другого місяця з'являється серединне поглиблення, куди і входить задня частка додатку, що утворилася на дні лічки мозку.

Швидко після утворення півкуль бокові стінки останніх потовщуються, даючи початок смугастим тілам (*corpora striata*). Одночасно останні частини стінок півкуль починають розростатися вперед, уверх і назад, утворюючи лобні, тім'яні і потиличні частки плаща (*pallium*), який покриває поступово середній і задній мозок. При цьому задні частини плаща загинаються вниз і потім уперед, утворюючи таким чином направлені вперед вискові частки, які обмежують разом з лобними і тім'яними частками так звані Сільвієві ями (*fossae Silvii*), дно яких становить закладку острівців (*insulae*). Згодом ці частки плаща наростають ще більше і зовсім заховають собою острівці, а Сільвієві ями перетворюються таким чином у Сільвієві щілини (*fissurae Silvii*).

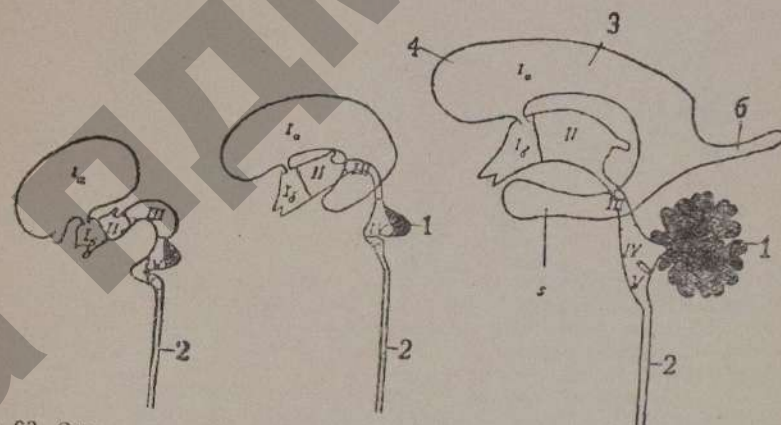
В міру розростання плаща на його поверхні, яка становить кору півкуль, виникають спочатку великі щілини, а потім первинні й вторинні борозни. Виникнення цих щілин і борозен відбувається насамперед на середніх поверхнях півкуль і тільки пізніше — на бокових. На середній поверхні кожної півкулі утворюється передусім так звана судинна щілина (*fissura chorioidea*); пізніше, поглиблюючись всередину, вона утворює разом з багатомірними судинами сполучною тканиною, так зване судинне сплетіння бокового шлуночка (*plexus chorioideus ventriculi lateralis*). Паралельно їй і трохи вище виникає борозна мозолистого тіла (*sulcus corpori callosi*), а позаду від неї на початку четвертого місяця виникають тім'яно-потилична щілина (*fissura parietooccipitalis*) і щілина пташиної шпори (*fissura calcarina*). На бокових поверхнях півкуль тільки на шостому місяці починають диференціюватися Роландові борозни (*sulci Rolandi*); інші первинні борозни з'являються тільки з сьомого-восьмого місяців. Вторинні борозни виникають в кінці зародкового розвитку і в перші роки після народження.

На нижній поверхні півкуль ще на п'ятому тижні виникають у вигляді невеликих випинів нюхові частки (*lobi olfactorii*). На третьому місяці від передніх країв останніх відходять уперед так звані нюхові тракти (*tractus olfactorii*), які потовщуються спереду в нюхові цибулини (*bulbi olfactorii*); порожнина, що є всередині них, в більш пізніх стадіях у людини зникає.

Кожна з невеликих порожнин півкуль, що становлять майбутні порожнини першого й другого шлуночків, уже на початку другого місяця може бути поділена на центральну частину (*pars centralis*) і передній ріг (*cornu anterius*). Потім, у міру сильного розростання півкуль назад і вниз, розвиваються і нижні роги (*cornua inferiora*). Пізніше від усіх, в зв'язку з розвитком потиличних часток півкуль, диференціюються задні роги (*cornua posteriora*) (мал. 64).

Периферична нервова система розвивається з опісаних вище гангліозних валиків і рухових нервових волокон

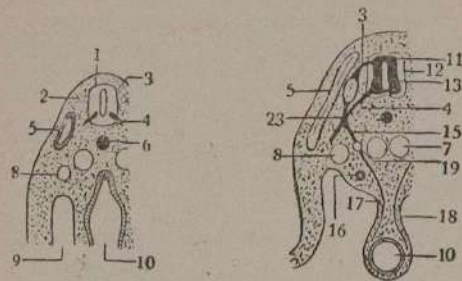
нервової трубки (мал. 64). Останні утворюються на початку четвертого тижня і по виході з спинного мозку сегментно розміщеними пучками дають початок руховим корінцям спинномозкових нервів. Трохи пізніше в гангліозних валиках диференціюються сегментно розміщені спинномозкові вузли, клітини яких утворюють по два паростки; одні з цих паростків ростуть у напрямі до спинного мозку, входять в останній і дають таким чином початок чутливим корінцям спинномозкових нервів,



Мал. 63. Схема розвитку шлуночків головного мозку (за Броманом; з шлуночків півкуль зображений тільки шлуночок лівої півкулі). Ia і Ib — порожнина великого мозку, II — порожнина проміжного мозку, Ia — шлуночок лівої півкулі. Ib — 2 — третій шлуночок, III — порожнина середнього мозку (Сільвієв водопровід), IV і V — порожнина заднього мозку і заможжя (четвертий шлуночок) — 1 — мозочок, 2 — центральний нервовий канал, 3 — центральна частина шлуночка лівої півкулі, 4, 5, 6 — його передній, нижній і задній роги.

другі ж ростуть у черевному напрямі і сполучаються у спільний пучок з волокнами рухових корінців у спинномозкові нерви. Останні, будучи таким чином змішаними нервами, відділяють від себе насамперед задні гілки, що іннервують спинну мускулатуру (рухові волокна) і шкіру спини (чутливі волокна); далі вони продовжуються у вигляді передніх гілок, що іннервують черевну мускулатуру (рухові волокна) і шкіру (чутливі волокна). Крім того, від передніх гілок виростають так звані вісцеральні гілки, в утворенні яких беруть участь як рухові і чутливі нервові волокна, так і нервові клітини, що проникають з спинномозкових вузлів і спинного мозку. Останні пізніше концентруються на кінцях вісцеральних гілок і утворюють по обох сторонах низхідної аорти закладку двох стовбурів симпатичної нервової системи; вісцеральні гілки зберігаються у вигляді так званих сполучних гілок (*rami communicantes*), які з'єднують вузли симпатичних стовбурів з передніми гілками спинномозкових нервів.

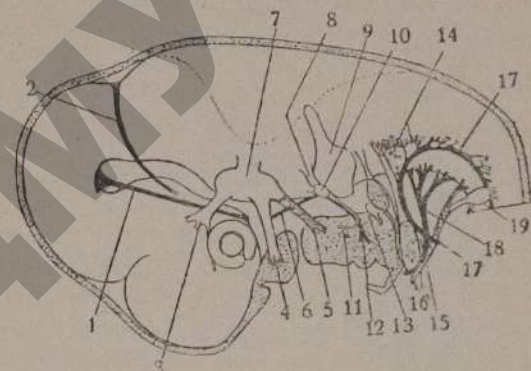
Розвиток усіх нервів голови не може бути підведений під одну загальну схему. Можна розрізнати щодо цього три групи нервів голови (мал. 65). Перша група представлена виключно чутливими нервами. З них нюховий нерв (*n. olfactorius*) формується з нервових волокон, які виростають від клітин нюхо-



Мал. 64. Схема розвитку спинного мозку і спинномозкових нервів. 1 — нервова трубка, 2 — спинномозковий вузол, 3 — спинний корінець, 4 — черевний корінець, 5 — міотом, 6 — спинна струна, 7 — аорта, 8 — кардинальна вена, 9 — порожнина тіла, 10 — кишка, 11 — сіра речовина, 12 — біла речовина, 13 — епендіма, 14 — симпатичний вузол, 15 — сполучна гілочка, 16 — Вольфова протока, 17 — симпатичний нерв, 18 — брижа, 19 — спинна мускулатура, 20 — спинна гілка сегментного нерва, 21 — черевна мускулатура, 22 — черевна гілка нерва.

вої ямки і проникають згодом у нюхові цибулини; волокна зорового нерва (*n. opticus*) виростають з клітин сітківки і проникають у мозок через очну стеблинку (див. нижче). Другу групу складають чисто рухові нерви, які можна порівняти до певної міри з передніми корінцями спинномозкових нервів. Сюди відносяться нерви очорухових м'язів і під'язиковий нерв. Очоруховий нерв (*n. oculomotorius*) розвивається з волокон, які виходять з нижньої частини середнього мозку; блоковий нерв (*n. trochlearis*) — з волокон, які виникають в основі перешийка мозку і виходять коло переднього мозкового паруса: відвідний нерв (*n. abducens*) — з волокон, які виникають в основі заднього мозкового пухирця. Під'язиковий нерв (*n. hypoglossus*) розвивається з волокон, які виникають з клітин нижніх частин довгастого мозку (*myelencephalon*), що є по суті продовження передніх рогів спинного мозку, і виходить багатьма корінцями на нижньобокову поверхню довгастого мозку. Третю групу складають мішані нерви, в утворенні яких беруть участь як рухові нервові волокна головного мозку, так і чутливі волокна нервових вузлів голови. Останні виникають з невеликих гангліозних валиків, що утворюються спереду заднього мозкового пухирця. Вже в кінці третього тижня ці гангліозні валики діляться на чотири виразних клітинних скупчення, два

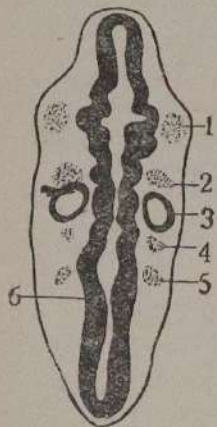
з яких розміщуються попереду слухового пухирця, два ззаду (мал. 66). Передні скупчення становлять закладку трійчастого вузла (*gn. n. trigemini*), з якого в кінці першого місяця виникають три головні чутливі гілки трійчастого нерва (*n. trigeminus*), утворені периферичними волокнами його клітин, саме очна гілка (*ramus ophthalmicus*), що йде в ділянці орбіти верхньощелепна (*ramus maxillaris*) і нижньощелепна (*r. mandibularis*) гілки. Центральні волокна його клітин збираються в товстий пучок і входять у бокові частини заднього мозкового пухирця в ділянці мозкового згину. Поряд з ними виходить з мозку руховий корінець трійчастого нерва, який сполучається на деякому протязі з нижньощелепною його гілкою, а потім розпадається на ряд гілок, що йдуть частково до жувальних мускулів, частково до окремих мускулів піднебіння і дна ротової порожнини. Клітинне скупчення, що лежить безпосередньо попереду слухового пухирця, становить спільну закладку вузлів слухового і лицевого нервів (*n. acusticus et n. facialis*), які з ембріологічного погляду розглядають як один комплекс (*n. acustico-facialis*). Пізніше ця загальна закладка диференціюється на три вузли, а саме: вузол присінку, спіральний і колінний (*g. vestibulare, spirale et geniculi*). Волокна клітин перших двох вузлів дають слуховий нерв, що іннервує півколові канали і спіральний або Кортів орган (див. нижче). Волокна колінного вузла дають чутливі волокна лицевого нерва; рухові волокна останнього виникають позаду і вище волокон відвідного нерва, описують навколо них дугу і, виходячи спереду відвідного нерва, іннервують мимічну мускулатуру, тоді як чутливі волокна лицевого нерва утворюють так звану барабанну струну (*chorda tympani*), що сполучається згодом з нижньою щелепною гілкою трійчастого нерва (мал. 65). Клітинне скупчення, яке лежить безпосередньо позаду слухового пухирця, становить закладку вузлів язико-



Мал. 65. Утворення головних нервів у людського зародка довжиною 10 мм (за Стрітером, схематично). 1 — очоруховий нерв, 2 — блоковий нерв, 3 — очна гілка трійчастого нерва, 4 і 5 — верхньощелепна і нижньощелепна його гілки, 6 — відвідний нерв, 7 — трійчастий вузол, 8 — слуховий нерв, 9 — слуховий пухирець, 10 — колінний вузол, 11 — барабанна струна, 12 — рухові волокна лицевого нерва, 13 — кам'янистий вузол язикоглоткового нерва, 14 — яремний вузол блукаючого нерва, 12 — пучковидний вузол, 16 — блукаючий нерв, 17 — додатковий нерв, 13 — під'язиковий нерв, 19 — перший шийний вузол.

з яких розміщуються попереду слухового пухирця, два ззаду (мал. 66). Передні скупчення становлять закладку трійчастого вузла (*gn. n. trigemini*), з якого в кінці першого місяця виникають три головні чутливі гілки трійчастого нерва (*n. trigeminus*), утворені периферичними волокнами його клітин, саме очна гілка (*ramus ophthalmicus*), що йде в ділянці орбіти верхньощелепна (*ramus maxillaris*) і нижньощелепна (*r. mandibularis*) гілки. Центральні волокна його клітин збираються в товстий пучок і входять у бокові частини заднього мозкового пухирця в ділянці мозкового згину. Поряд з ними виходить з мозку руховий корінець трійчастого нерва, який сполучається на деякому протязі з нижньощелепною його гілкою, а потім розпадається на ряд гілок, що йдуть частково до жувальних мускулів, частково до окремих мускулів піднебіння і дна ротової порожнини. Клітинне скупчення, що лежить безпосередньо попереду слухового пухирця, становить спільну закладку вузлів слухового і лицевого нервів (*n. acusticus et n. facialis*), які з ембріологічного погляду розглядають як один комплекс (*n. acustico-facialis*). Пізніше ця загальна закладка диференціюється на три вузли, а саме: вузол присінку, спіральний і колінний (*g. vestibulare, spirale et geniculi*). Волокна клітин перших двох вузлів дають слуховий нерв, що іннервує півколові канали і спіральний або Кортів орган (див. нижче). Волокна колінного вузла дають чутливі волокна лицевого нерва; рухові волокна останнього виникають позаду і вище волокон відвідного нерва, описують навколо них дугу і, виходячи спереду відвідного нерва, іннервують мимічну мускулатуру, тоді як чутливі волокна лицевого нерва утворюють так звану барабанну струну (*chorda tympani*), що сполучається згодом з нижньою щелепною гілкою трійчастого нерва (мал. 65). Клітинне скупчення, яке лежить безпосередньо позаду слухового пухирця, становить закладку вузлів язико-

глоткового нерва (*n. glossopharyngeus*), яка ділиться згодом на верхній і кам'янистий вузли (*g. superius et g. petrosus n. glossopharyngei*), за рахунок клітин яких утворюються чутливі волокна язико-глоткового нерва; рухові його волокна виникають з бокових частин довгастого мозку. Нарешті останні



Мал. 66. Фронтальний розріз через голову людського зародка 8 мм довжиною (за Броманом, схематично). 1 — закладка трийчастого вузла, 2 — спільна закладка вузлів слухового і лицевого нервів, 3 — слуховий пухирець, 4 — спільна закладка верхнього і кам'янистого вузлів язикоглоткового нерва, 5 — спільна закладка яремного і пучковидного вузлів блукаючого нерва, 6 — головний мозок.

клітинне скупчення є спільною закладкою вузлів блукаючого нерва (*n. vagus*) з якої пізніше диференціюються його яремний і пучковидний вузли (*g. jugulare et g. nodosum nervi vagi*); з клітин останніх виростають чутливі волокна блукаючого нерва; що стосується його рухових волокон, то вони виходять багатьма корінцями з бокових частин довгастого мозку і утворюють нерв, відомий в анатомії під назвою додаткового (*n. accessorius*), що частково сполучається з стовбуром блукаючого нерва, а частково йде самостійно.

Початкові закладки очей (мал. 67) виникають у вигляді бокових випинів переднього мозкового пухиря і в людини уже в кінці третього тижня представлені добре виявленими очними пухирцями, порожнини яких сполучаються з порожниною переднього мозкового пухиря. Поступово очні пухирі відокремлюються від мозку і залишаються сполученими з ним тонкими так званими очними стеблинками, вузькі просвіти яких з'єднують порожнини пухирів з порожниною третього шлуночка.

В тому місці, де очні пухирці підходять до ектобласта, клітини останнього подовжуються і на початку четвертого тижня починають поступово утворювати впинання, яке досить швидко відшнуровується від ектобласта й утворює пухирець, що становить закладку кришталіка (*tens*).

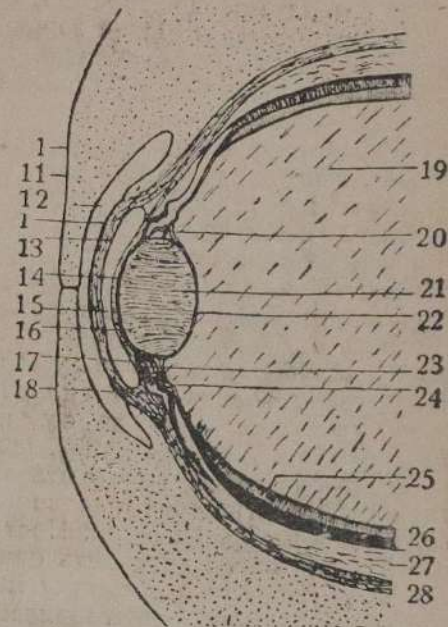
Паралельно з відділенням кришталіка від ектобласта відбувається впинання прилежної до кришталіка стінки очного пухиря всередину останнього і формування таким чином очного бокала. Впінання це в одному місці продовжується і на очну стеблинку, в наслідок чого на останньому виникає так звана судинна щілина (*fissura chorioidea*), краї якої, проте, заростають вже на сьомому тижні. Таким чином одношаровий очний пухир перетворюється в двошаровий бокал. Внутрішній шар цього бокала становить закладку сітківки (*retina*), зовнішній — закладку пігментної оболонки (*stratum pigmenti*).

Круглий отвір цього бокала, що становить закладку зіниці, поступово входить у кришталік, на зовнішню поверхню якого таким чином заходять краї цього отвору.

Внутрішній шар бокала диференціюється на задню велику, що сильно потовщується, зорову частину сітківки (*pars optica retinae*) і на передню меншу сліпу частину сітківки



Мал. 67. Схема розвитку ока. 1 — ектобласт, 2 — потовщення ектобласта, яке дає кришталік, 3 — очний пухир, 4 — впинання потовщеного ектобласта, 5 — зачаток пігментної оболонки, 6 — зачаток сітківки, 7 — передня стінка кришталіка, 8 — задня стінка кришталіка, 9 — зачаток скловидного тіла, 10 — очна стеблинка, 11 — верхня повіка, 12 — кон'юнктивальний мішок, 13 — рогівка, 14 — епітелій кришталіка, 15 — передня камера ока, 16 — передній листок судинної оболонки кришталіка, 17 — радужна оболонка, 18 — війкове тіло, 19 — скловидне тіло, 20 — війкова колова плівка, 21 — тіло кришталіка, 22 — задній листок судинної оболонки кришталіка, 23 — радужна частина сітківки, 24 — війкова частина сітківки, 25 — сітківка, 26 — пігментна оболонка, 27 — судинна оболонка, 28 — білкова оболонка.



(*pars coeca retinae*), яка в свою чергу диференціюється на радужну і війкову частини. Війкова частина оболонки, разом з прилежною до неї в цьому місці пігментною оболонкою, починає утворювати концентричні складки, в які вростають клітини мезобласта, що оточують очний бокал; таким чином виникає так зване війкове тіло (*corpus cillare*), в якому згодом диференціюються війкові мускули і до якого за допомогою тонких волоконця прикріплюється кришталік (війкова колова плівка). Радужна оболонка (*iris*) розвивається

з радужної частини сітківки і з прилежних до неї пігментної і судинної оболонок (див. нижче). Нервові волокна, які виникають з клітин сітківки, врастають поступово в очну стеблінку, утворюючи таким чином зоровий нерв, що заповнює собою вузький просвіт очної стеблінки. З мезобласта, який востає в судинну щілину очної стеблінки, всередині останньої диференціюються кровоносні судини, що живлять сітківку. Передня й задня стінки кришталика зазнають різного розвитку; перша сильно потоншується, набирає вигляду кубічного епітелію (і дає епітелій кришталика; клітини задньої стінки енергійно подовжуються, заповнюють собою всю його порожнину і, перетворюючись у волокна кришталика, утворюють головну масу останнього. Скловидне тіло утворюється спочатку за рахунок бідної ядрами тканини, що походить з внутрішнього листка очного бокала, тобто утворюється за рахунок ектобласта. Елементи мезобласта, що врастають в очне яблуко, через судинну щілину вступають в тісний зв'язок з цією тканиною і дають разом з нею остаточне скловидне тіло.

Зовнішні оболонки ока розвиваються з мезобласта. З ранніх стадій у мезенхімі, що оточує очний бокал, вже починають диференціюватися два шари: внутрішній, багатий судинами і більш пухкий, і зовнішній, більш щільний і бідний судинами. Обидва ці шари, що становлять закладку судинної і білкової оболонок ока (*tunica vasculosa et sclera*), спочатку щільно прилягають один до одного на всій поверхні очного яблука. Пізніше на передній частині цієї поверхні між обома оболонками виникає простір, так звана передня камера ока. Білкова оболонка в цьому місці стає прозорою і разом з ектобластом, що її покриває, дає рогівку (*cornea*), а судинна оболонка йде на побудову зовнішнього сполучно-тканинного шару радужної оболонки і переходить на судинну оболонку кришталика (*tunica vasculosa lentis*), що покриває кришталик зародка.

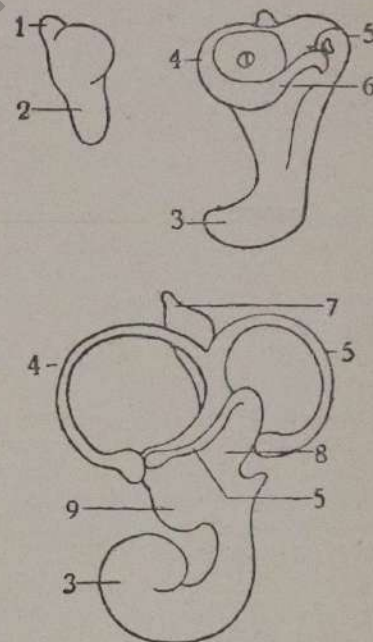
На другому місці починають виникати по верхньому і нижньому краях рогівки дві складки шкіри, що становлять закладки верхньої й нижньої повік. Поступово виростаючи, складки ці на третьому місяці досягають одна одної і тимчасово зростаються; на сьомому й восьмому місяцях звичайно це зрощення зникає. Порожнина, що утворилася між повікою і рогівкою ока, одержала назву кон'юнктивального мішка; у внутрішнього кута його швидко після зрощання повік виникає невелика складка епітелію, що становить закладку так званої мигальної перетинки (чи третього повіка), яка в людини не розвивається і зберігається згодом у вигляді так званої півмісяцевої складки (*plica semilunaris*).

Перша закладка внутрішнього вуха виникає на початку третього тижня у вигляді двох ектобластичних впинань, так званих слухових ямок. Швидко ці ямки поглиблюються і відділяються від ектобласта в середину голови зародка, де

у вигляді так званих слухових пухирців лежать по боках заднього мозкового пухиря. В кінці четвертого тижня верхня і нижня стінки слухового пухирця починають утворювати порожнисті вирости (мал. 68). Верхній становить зачаток ендолімфатичної протоки, яка поступово подовжується і поширюється на кінці в ендолімфатичний мішок, а нижній — зачаток завиткової протоки, що так само подовжується і починає поступово спірально закручуватися. На третьому місяці ця завиткова протока утворює вже два з половиною оберти і становить так звану завитку (*cochlea*).

Швидко після початку утворення ендолімфатичної потоки на верхній же стороні пухирця диференціюються три півколових канали, а сам пухирець ділиться невеликою борозною на так званий еліптичний і круглий мішечки. Утвір, який розвинувся таким чином із слухового пухирця, одержав назву перетинчастого лабіринту, стінка якого утворена епітелієм, оточеним зовні мезобластичною тканиною. Епітелій цей в подальшому відокремлюється, з одного боку, на покривні клітини, що вистилають більшу частину внутрішньої поверхні перетинчастого лабіринту, і на слухові клітини, що утворюють слухові плями, слухові гребінці, і складно побудований Кортієв орган, іннервовані волокнами вузлів присінка і спірального. Мезобластична тканина, що оточує весь лабіринт, зазнає змін і перетворюється спочатку в своєрідну слизову тканину, яка поступово розчиняється, і таким чином навколо перетинчастого лабіринту виникає наповнений рідиною так званий перилімфатичний простір. Шари мезобласта, які оточують цей перилімфатичний простір, згодом костеніють і утворюють навколо останнього так званий кістковий лабіринт, який своєю формою більш-менш відповідає перетинчастому лабіринту.

Порожнина середнього вуха або барабанна порожнина виникає на початку третього тижня з порожнини першої



Мал. 68. Розвиток внутрішнього вуха (за Стрігером, схематично). 1 — зачаток ендолімфатичної протоки, 2 — зачаток завиткової протоки, 3 — зачаток завитки, 4, 5, 6 — три півколові канали, 7 — ендолімфатичний мішок, 8, 9 — зачатки еліптичного і круглого мішечків.

внутрішньої глоткової кишені. На кінець третього місяця порожнина ця відшнуровується від порожнини глотки, з якою, проте, вона залишається зв'язаною протокою, що становить закладку Евстахієвої труби (*tuba Eustachii*). В дальшому настає процес досить значного і нерівномірного розростання барабанної порожнини, коли вона досягає остаточної величини і бере всередину себе слухові кісточки, які закладаються спочатку поза нею. Евстахієва труба, що становить спочатку порівняно широкий канал, поступово, в зв'язку з ростом і переміщенням барабанної порожнини, подовжується і звужується. Остаточного розвитку вона досягає так само, як і вся барабанна порожнина, тільки в післязародковому періоді.

Зовнішнє вухо розвивається з першої зовнішньої глоткової кишені. Середня частина глоткової кишені поглиблюється й утворює ямку вушної раковини, яка поступово поширюється в порожнину вушної раковини, в заглибленні якої в кінці другого місяця виникає зовнішній слуховий прохід. Барабанна порожнина, що знаходиться спочатку значно вище останнього, в зв'язку з своїм переміщенням підходить до нього досить близько. Тонка мезобластична стінка, що залишається між ними, дає згодом барабанну перетинку (*membrana tympani*). Вушна ямка ще в ранніх стадіях оточується шістьма вушними горбками, три з яких утворюються на першій глотковій дужці, три — на другій. Ззаду трьох останніх утворюється ще так звана вушна складка. З цих шести горбків і складки поступово формується вушна раковина.

Смакові органи виникають на четвертому місяці на оточених валом сосочках язика, з клітин епітелію, що покривають ці сосочки. Частина цих клітин, сильно подовжуючись, дає початок смаковим брунькам. В другій половині зародкового періоду частина цих смакових бруньок дегенерує. Значна кількість смакових бруньок закладається і на грибоподібних сосочках; більша частина їх проте так само дегенерує.

I. Розвиток зовнішніх покривів

В розвитку зовнішніх покривів беруть участь як ектобласт, що дає шкірку (*epidermis*) з її похідними (волосся, нігті й шкірні залози), так і мезобласт, з якого утворюються власне шкіра (*corium s. derma*) і підшкірна клітковина (*tela subcutanea s. hypoderma*).

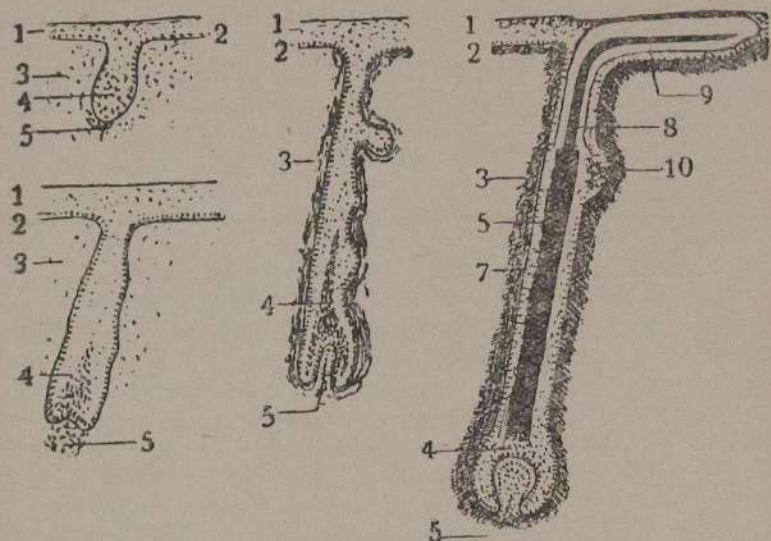
Шкірка (*epidermis*), що складається спочатку з одношарового кубічного епітелію, на досить ранніх стадіях стає двошаровою. Нижній шар — так званий утворюючий шар (*stratum germinativum*) — зберігає характер кубічного епітелію і дає згодом Мальпігіїв шар (*stratum Malpighii*) шкірки; зовнішній — так звана перидерма (*periderma*) — набирає виду плоских прозорих клітин і становить першу стадію утворення рогового шару

(*stratum corneum*) шкірки. На третьому місяці з клітин утворюючого шару виникають нові шари, в яких починаються процеси зроговіння, і таким чином перидерма стає багатшаровою. На кінець ембріонального розвитку шари в ній, що становлять різні стадії поступового зроговіння клітин, вже можна розрізняти. Паралельно з цими процесами зроговіння починається і процес лущення верхніх зроговілих шарів шкірки, що утворюють разом з продуктами виділення сальних залоз і волоссям, пушка, що відпадає (див. нижче), вже згадуване вище плодове мастило (*vernix caseosa*), яке покриває в пізніх стадіях все тіло зародка. Невеликі відпалі частини цього плодового мастила попадають у колоплідну рідину і, будучи разом з останньою проглинуті зародком, утворюють одну з складових частин першорідного калу.

Власне шкіра (*corium s. derma*) розвивається з дерматома і парієтального листа ембріонального мезобласта, клітини яких утворюють під ектобластом шар ембріональної сполучної тканини, відділеної від епітелію тонкою так званою основною перетинкою (*membrana basilaris*). На третьому місяці в шкірі розвиваються сполучнотканинні волокна, які розміщуються спочатку в різних напрямках. Пізніше в верхньому шарі шкіри волокна розміщуються як перпендикулярно, так і паралельно до її поверхні, в нижньому ж мають переважно паралельне розміщення. Від цього нижнього шару на четвертому місяці відділяється шар підшкірної клітковини (*tela subcutanea*), в якій починають виникати жирові клітини, що утворюють вже до шостого місяця значне скупчення підшкірного жиру.

Перше волосся, чи так званий пушок (*lanugo*), починає розвиватися в кінці третього місяця і насамперед в ділянці лоба, брів і верхньої губи. Пізніше воно розвивається і на останніх частинах тіла і покриває за невеликими винятками (долоні, підощви) все тіло зародка. Ектобластичні закладки волосся виникають у вигляді невеликих клітинних скупчень, так званих волосяних зачатків (мал. 69), утворених клітинами утворюючого шару епідерміса, що розмножилися і поступово вросли у підлегли шари сполучнотканинного шару шкіри. Клітини останнього в свою чергу посилено розмножуються і утворюють під шкірним волосяним зачатком мезобластичну закладку волосся, що врослає в колбовидне розширення волосяного зачатка і дає так званий волосяний сосочок; останній постачається пізніше кровоносними судинами і служить для живлення ростучого волосся. В нижній розширеній частині волосяного зачатка диференціюється так звана волосяна цибулина, за рахунок клітин якої відбувається ріст волосся в довжину. Останні клітини зачатка дають внутрішнє і зовнішнє кореневі піхви волоса. В міру свого утворення і росту за рахунок клітин, що роговіють, волосся досягає верхніх частин шкірки, де його верхній кінець лягає спочатку в прикритий тонким

шаром перидерми так званий волосяний каналець і зрештою після розриву перидерми проростає назовні. Волосся пушка так само, як і взагалі волосся, є перехідні утвори; вони випадають і замінюються новими. Друге покоління волосся, що утворюється звичайно в тих же місцях, виникає до народження, причому волосся, що з'являється на голові, є вже довше

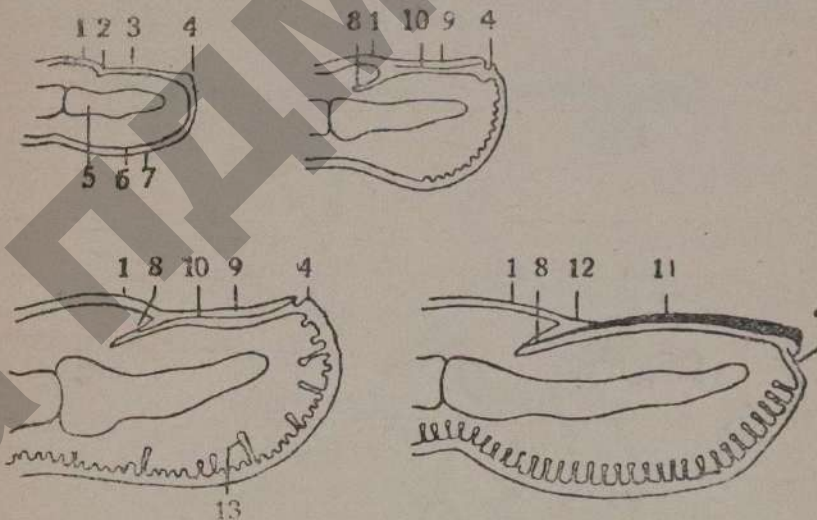


Мал. 69. Схема розвитку волосся. 1 — перидерма, 2 — утворюючий шар шкірки, 3 — власне шкіра, 4 — волосяна цибулина, 5 — волосяний сосочок, 6 — внутрішня коренева піхва, 7 — зовнішня коренева піхва, 8 — волос, 9 — волосяний каналець, 10 — зачаток сальної залози.

і грубше. В післязародковому періоді волосся пушка поступово спадає і в різних статей і індивідуумів у різній мірі замінюється твердішим і довшим волоссям.

Нігті (мал. 70) утворюються в другій половині третього місяця у вигляді невеликих потовщень, зобов'язаних своїм походженням потовщенням шкірки, що виникають на спинних сторонах кінців пальців. Кожне таке потовщення, яке одержало назву переднігтя, обмежується від оточуючої шкірки кільцеподібним поглибленням, яке розвивається найсильніше на проксимальній стороні переднігтя і утворює тут так звану нігтьову борозну, в свою чергу обмежену нігтьовим валиком. На передньому краю переднігтя відокремлюється невелика смужка, що становить майбутню так звану нігтьову підшву. Клітини утворюючого шару переднігтя посилено розмножуються, особливо в ділянці нігтьової борозни і утворюють тут впиання, що проникає під нігтьовий валик і дає початок нігтьовій виїмці. В той же час у товщі рогових

шарів переднігтя закладається остаточний ніготь, що має спочатку вид тонкої так званої нігтьової пластинки. Збільшуючись поступово в довжину й товщину, пластинка одним краєм іде в нігтьову виїмку, другим наростає поступово на нігтьову підшву. Верхній роговий шар, що покриває нігтьову пластинку, так званий еропучіум, зрештою відшаровується,



Мал. 70. Схема розвитку нігтя. 1 — нігтьовий валик, 2 — нігтьова борозна, 3 — передніготь, 4 — нігтьова підшва, 5 — третя фаланга, 6 — утворюючий шар, 7 — перидерма, 8 — нігтьова виїмка, 9 — еропучіум, 10 — нігтьова пластинка, 11 — ніготь, 12 — perionix, 13 — закладка потової залози.

відпадає і залишається тільки у вигляді невеликої обвідки, яка покриває задню границю нігтя, так званий (perionix). Дальший ріст нігтя в довжину відбувається головним чином за рахунок клітин утворюючого шару, що лежать у нігтьовій виїмці.

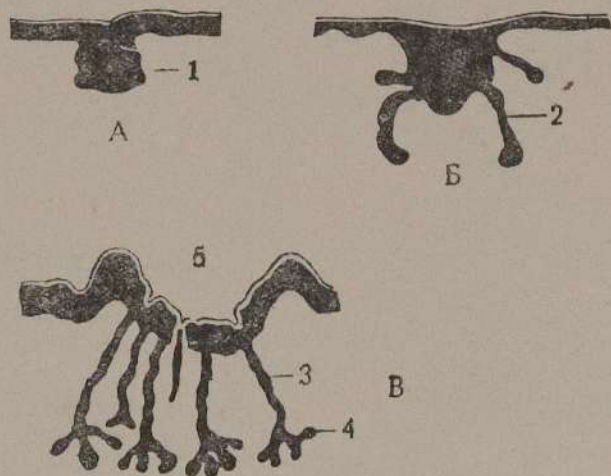
Сальні залози (glandulae sebaceae) виникають з клітин зовнішніх корневих піхов волос, через утворення впиань в оточуючу піхву сполучну тканину (мал. 69), і таким чином своїм походженням, як і положенням, вони зв'язані з волоссям. Крім того, на деяких місцях (повіки, губи) закладаються не зв'язані з волоссям так звані вільні сальні залози.

Потові залози (glandulae sudoriparae) закладаються у людини в кінці четвертого місяця і насамперед на долонях і підшвах, тобто в місцях вільних від волосся у вигляді щільних вростань клітин утворюючого шару шкірки в шкіру. Пізніше нижній сліпий кінець кожного такого врослого зачатка утворює кілька покручень, що дають в цілому саму залозу, а в верхньому — з'являється просвіт її вивідної протоки. Пізніше такі ж залози закладаються і в інших місцях звичайно неза-

лежно від волосся; у більшості інших ссавців потові залози за деякими спостереженнями спочатку зв'язані з волоссяними зачатками.

Особливої уваги заслуговує розвиток так характерних для ссавців молочних залоз (*glandulae lactiferae*) (мал. 71).

У ссавців, які мають нормально велику кількість груп молочних залоз, на досить ранніх стадіях виникають два потовщення — так звані молочні валики, утворені клітинами

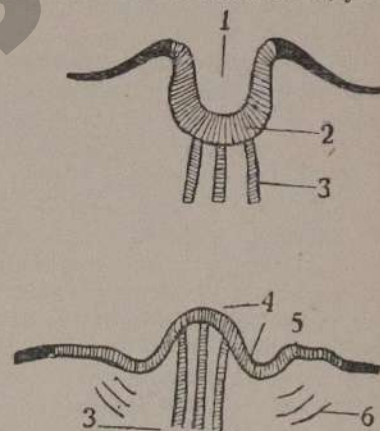


Мал. 71. Схема розвитку молочних залоз. 1 — залозисте поле, 2 — закладка молочної залози, 3 — протока молочної залози, 4 — молочна залоза, 5 — соскова кишеня.

утворюючого шару епідерміса і розміщені по боках черевної поверхні зародка від пахвової до пахвинної ділянки. Трохи пізніше в певних місцях молочних валиків утворюючий шар епідерміса утворює вrostання в шкіру, які становлять так звані залозисті поля, а проміжки молочних валиків, що знаходяться між ними, зникають. У людини на четвертому тижні так само утворюються два невеликі молочні валики, які, проте, швидко зникають на великому своєму протязі і зберігаються тільки в грудній ділянці, де зростання утворюючого шару більш інтенсивне, в результаті чого на п'ятому тижні тут виникають два залозисті поля, що лежать симетрично і мають сочевицеподібну форму (мал. 71, А). Кожне таке залозисте поле становить закладку цілого комплексу молочних залоз. Паростки, що вrostають від цього поля в підлеглу шкіру, дають на кінцях розширення, які становлять зачатки майбутніх молочних залоз, тоді як самі паростки перетворюються згодом в їх протоки (мал. 71, Б і В). Все залозисте поле при цьому трохи опускається в підлеглу шкіру й утворює собою внутрішнє виступаю-

вання так званої соскової кишені. Після народження настає короточасна діяльність молочних залоз, яка іноді викликає появу у новонароджених при надавлюванні незначної кількості рідини молочного кольору, так зване молоко відьм. Соски (*papillae*) у різних ссавців розвивається неоднаково; у людини (мал. 72) вони утворюються шляхом вивертання (*eversio*) соскової кишені назовні; соскова кишеня, куди відкриваються протоки молочних залоз, дає при цьому самий сосок, навколо якого утворюються так звані колососкові поля (*areolae mammae*).

У індивідуумів жіночої статі після першої овуляції починається дальший розвиток молочних залоз і формування грудей (*mammae*), які утворюються головним чином у зв'язку з розвитком серед молочних залоз і їх проток великих скупчень сполучної і жирової тканини. Остаточного розвитку груди так само, як і молочні залози, що в них є, досягають при настанні повної статевої зрілості і особливо в період вагітності і годування. Після припинення овуляції (*klimakterium*) молочні залози так само, як і їх протоки, частково зникають, а частково перероджуються і замінюються сполучною і жировою тканиною.



Мал. 72. Схема утворення соска і колососкового поля у людини. 1 — соскова кишеня, 2 — залозисте поле, 3 — протоки молочних залоз, 4 — сосок, 5 — колососкове поле, 6 — м'язи колососкового поля.

IV. ПІСЛЯЗАРОДКОВИЙ РОЗВИТОК

Після народження настає досить тривалий, порівнюючи до зародкового періоду, період післязародкового розвитку. Якщо початок цього періоду є досить визначеним моментом (поява на світ людського організму), час закінчення його є дуже невизначений і залежний від ряду внутрішніх і зовнішніх причин.

При викладі зародкового розвитку вже було вказано, що деякі процеси закінчуються тільки в післязародковому періоді (процеси скостеніння, розвитку зубів та ін.). Проте за дуже небагатьма винятками до моменту народження всі органи і частини тіла є вже закладені. Таким чином протягом післязародкового розвитку відбувається переважно ріст уже утворених органів. До цих процесів росту приєднуються тісно пов'язані з ними процеси досягнення статевої зрілості, які вияв-

ляються між іншим і в появі так званих вторинних статевих ознак.

Щодо росту, то на підставі ряду спостережень виявляється, що він нерівномірний як у часі, так і в просторі. В одні періоди післязародкового розвитку відбувається головним чином ріст у висину, в інші останній уповільнюється; з другого боку, різні частини й органи ростуть нерівномірно, в наслідок чого пропорції тіла новонародженого значно відрізняються від пропорцій тіла дорослого. Звичайно найбільше виростають нижні кінцівки, голова розростається найменше, тулуб і верхні кінцівки займають щодо цього середнє місце. Таке нерівномірне розростання виявляється між іншим у переміщенні середини висоти тіла. В той час як у новонароджених середина висоти тіла лежить приблизно на рівні пупка, у дорослого вона в більшій чи меншій мірі зміщується вниз.

Щодо вторинних статевих ознак, то в цьому відношенні післязародковий період може бути поділений в свою чергу на два періоди: 1) нейтральний період (0—7 років), коли дівчата й хлопці розвиваються приблизно однаково і вторинні статеві ознаки виявляються слабо і 2) двостатевий період, протягом якого ці ознаки виявляються все сильніше.

Протягом нейтрального періоду (головне першого року) відбуваються дуже важливі зміни в тілі дитини. В перші дні після народження організм його пристосовується до нових, різко відмінних від утробного життя, умов, і дитина зменшується у вазі. Звичайно в ці дні і виділення молока у матері дуже незначне; тільки на 3—4-мі дні воно стає більшим, після чого при нормальних умовах дитина починає швидко досягати початкової ваги і дуже енергійно росте. Для всього грудного віку дуже характерно при цьому відкладання підшкірного жиру, в наслідок чого форми тіла дитини стають більш круглими. Дуже типовим для грудного віку є: 1) живіт, що звичайно сильно видається вперед через порівняно значну величину кишок і печінки, і малий об'єм тазової ділянки; 2) значно піднята грудна клітка; 3) порівняно значна величина черепної коробки проти лицевих частин черепа; 4) короткий, широкий, плоский ніс; 5) слабкий розвиток тулубової мускулатури.

Звичайно на дев'ятому—одинадцятому місяцях дитина робить спроби вставати на ноги, а на кінець першого року нормально дитина починає ходити. Цей початок прямого ходіння дуже впливає на весь організм дитини. Весь хребетний стовп і цілий ряд органів пристосовуються до напрямку сили тягара, що (напрям) змінився. Починають працювати спинні і сідничні м'язи, що були досі малодіяльні. Останнє впливає на розвиток таза, який при прямоходінні є основою, що приймає на себе весь тягар верхнього відділу тіла. Нутрощі трохи опускаються вниз, живіт менше випинається вперед, боки починають втягатися, намічається талія. Так само сильно

впливає прямоходіння і на грудну клітку. Остання під впливом тягара печінки, серця і шлунку, а також дії черевних м'язів, що сполучають груднину і ребра з тазовими кістками, опускається вниз і набирає замість круглої і високої, характерної для чотириногих ссавців, більш плоскої і широкої форми. Лопатки, які лежали досі на бокових сторонах грудної клітки, поступово переходять на спинну її сторону. Все це впливає і на дихання. Останнє у новонародженого, так само як у чотириногих ссавців, відбувається переважно дією діафрагми; з початком прямоходіння до нього приєднується грудне дихання за допомогою піднімання й опускання ребер.

В наступні роки нейтрального періоду заростають тім'ячка і одночасно з розвитком зубів збільшуються щелепи.

У другому двостатевому періоді зміни в рості і пропорціях тіла тісно зв'язані з появою вторинних статевих ознак і у різних статей проходять різно.

У чоловічих індивідуумів: 1) сильно розвивається мускулатура і грудна клітка; 2) коло 15 років міняється голос, значно розвиваються голосові зв'язки, збільшується гортань („Адамово яблуко“); 3) починає з'являтися на тілі і на лиці волосся (вуса, борода).

У жіночих індивідуумів: 1) відкладається в значній мірі підшкірний жир і тіло набирає круглішої форми; 2) значно розвиваються таз і тазова ділянка; 3) сильно розвиваються молочні залози.

В обох статей остаточно виростають щелепи, що в свою чергу впливає на формування лицевих частин. Звичайно тільки в цей період відбувається і остаточно формування носа.

Час настання статевої зрілості у жіночих індивідуумів сильно варіює, залежно від різних причин і умов; менструації звичайно настають коло 14—15 років (середньо-європейське населення), у північних народів пізніше—коло 16—17 років, у південних раніше—11—13 років. Після або одночасно з першими менструаціями починається ріст молочних залоз і слідом за цим відкладання навколо них жиру, інакше кажучи, починають формуватися груди. Проте, поява менструації є тільки початок настання статевої зрілості. Повна статеві зрілість і здатність жінки до розмноження без шкоди для її організму настають пізніше, коли таз досягає повного розвитку і остаточно формуються груди.

Настання статевої зрілості у чоловічих індивідуумів так само зазнає великих коливань, залежно від різних причин і умов. Загалом воно настає трохи пізніше, ніж у жіночих індивідуумів.

ЛІТЕРАТУРА

У цьому курсі читач знайомиться тільки з основними фактами онтогенезу людини. Особи, які бажають вивчити останній докладніше, мусять звернутися до ширших порадників і спеціальної літератури.

I. УКРАЇНСЬКІ ПІДРУЧНИКИ

1. Воробйов В. П. Анатомія людини, т. I, 1934, Харків, Медвидав (в книжці багато малюнків).
2. Гертвіг О. Елементи ембріології людини та хребтовців, 1928, ДВУ, переклад з 6-го німецького видання 1920 року.

II. РОСІЙСЬКІ ПІДРУЧНИКИ Й ПОРАДНИКИ

3. Гертвіг О. Элементы эмбриологии человека и позвоночных, СПб, 1912 (застарілий порадник, але вважається класичним).
4. Гурвич А. Карманный атлас по эмбриологии, СПб, 1909 (містить багато таблиць у фарбах).
5. Трипель Г. Учебник эмбриологии: Медицинское издательство „Врач“ Берлин, 1923 (короткий підручник, який містить нові дані з ембріології хребетних і людини; дуже поганий переклад).
6. Заварзин Краткое руководство по эмбриологии человека и позвоночных животных, ГИЗ, 1935 (більш докладний підручник, ніж попередній).

III. ІНОЗЕМНІ

а) Короткі порадники

7. Weissenberg—Michaelis, Entwicklungsgeschichte des Menschen mit Berücksichtigung des Wirbelthiere, Leipzig, Verlag G. Thieme. (Багато видань).
 8. Fischel A., Grundriss des Entwicklung des Menschen, Wien u. Berlin, Verlag Springer, 1931.
 9. Champy Ch., Manuel d'Embryologie, Paris, 1927.
 10. Wieman H., An Introduction to vertebrate embryology, New-York, 1930.
- Всі чотири порадники містять, крім даних з ембріології людини, відомості з ембріології хребетних, два останніх більше, ніж перші.

б) Більш докладні порадники

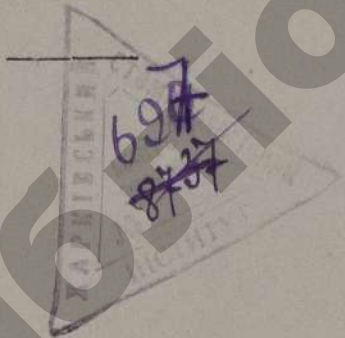
11. Broman I., Die Entwicklung des Menschen vor der Geburt, Verlag Bergmann, München, 1927. (Стисло викладений, але досить докладний підручник; містить майже виключно дані про людину. Списка літератури немає.

12. Corning H., Lehrbuch des Entwicklungsgeschichte des Menschen, Verlag von Bergmann, München, 1921. (Докладний і багато ілюстрований підручник; містить багато порівняльно ембріологічного матеріалу; подано літературу; значне місце приділено неправильностям у розвитку і вродливостям, що звідси впливають).

12. Brachet A., Traité d'Embryologie des Vertébrés, Masson, Paris, 1921. (Один із кращих підручників з ембріології хребетних).

З М І С Т

I. Вступ	3
II. Передзародковий розвиток	9
1. Чоловічий ряд	9
2. Жіночий ряд	17
III. Зародковий розвиток	26
1. Запліднення	26
А. Засіяння	26
Б. Зовнішня фаза запліднення	27
В. Внутрішня фаза запліднення	33
Г. Суть запліднення	36
2. Дробіння і утворення зародкових листків	37
3. Розвиток органів	48
А. Розвиток зародкових додатків	48
Б. Розвиток плаценти	53
В. Розвиток зовнішньої форми зародка	56
Г. Розвиток скелета і мускулатури	64
Д. Розвиток травної системи і зв'язаних з нею органів	76
Е. Розвиток кровоносної системи	87
Ж. Розвиток сечостатевої системи	99
З. Розвиток нервової системи і органів чуття	111
І. Розвиток зовнішніх покривів	124
IV. Післязародковий розвиток	129
Література	132



Редактор О. А. Івакін
 Літредактор С. І. Васілевський
 Техредактор І. Я. Каганов
 Коректор А. І. Хорт

Уповн. Головліту № 1132 Зам. № 355
 Тираж 4000. Здано до виробництва
 26/II, підписано до друку 27/III 1936 р.
 Друк. арк. 8¹/₂ форм. 62x94 1/16. Друк.
 зи в 1 арк 48.000

Київ, Друкарня КВО ім. Якіра

ДРУКАРСЬКІ ПОМИЛКИ

Сторінка	Рядок	Надруковано	Слід читати
6	17 зверху	coelbloastula	coeloblastula
37	Пояснення до мал.	Мал. 17	Мал. 16
48	14 знизу	liquor	liquor
56	5 знизу	тришарового ентобласта, що складається з екто-мезо і зародкового щитка (мал. 24).	тришарового зародкового щитка (мал. 24), що складається з екто-, мезо-і ентобласта
62	Пояснення до мал. 38 2 знизу	згли	отвір
64	Пояснення до мал. 40 5 рядок знизу	Життям	злиттям
69	12 зверху	uncus	incus
89	2 зверху	vcardium	cardium
90	Пояснення до мал. 49 3 знизу	лобні артерії	сонні артерії
95	Пояснення до мал. 53А, 3 зверху	2—ліва жовт-	3—ліва жовт-
96	Мал. 53 Б, IV	12 2	1 22
101	Пояснення до мал. 3 зверху	Ingaucом	Ингалсом
105	12 знизу	грудоочеревинної	грудочеревної
107	20 знизу 4 знизу	Fallopi), нижні seminiferi	Fallopi), нижні seminiferi
110	17 зверху 21 зверху	ejaculatorii (gagnii)	ejaculatorii (gagnii)
119	Пояснення до мал. 65 2 знизу	13	18
125	15 зверху	дерматоміа	дерматомів

ЦНА 3 крб.

Оправа 1 крб.

Бібліотека ПАМ'ЯТІ