

HAMMAR, JOHAN AUGUST

Några hufvuddrag af
fosterutvecklingen med hänsyn till
förhållandena hos människan.

Bonnier
1900

EOD - Miljoner böcker bara en knapptryckning bort. I mer än 12 europeiska länder!



Tack för att du väljer EOD!

Europeiska bibliotek har miljontals böcker från 1400- till 1900-talet i sina samlingar. Alla dessa böcker går nu att få som e-böcker – de är bara ett musklick bort. Sök i katalogen från något av biblioteken i eBooks on Demand- nätverket (EOD) och beställ boken som e-bok – tillgängligt från hela världen, 24 timmar per dag och 7 dagar i veckan. Boken digitaliseras och blir tillgänglig för dig som e-bok.

EOD bokens fördelar!

- Få samma utseende och känsla som med originalet!
 - Använd ditt standardprogram för att läsa boken på skärmen, zooma och navigera genom boken.
 - *Sök*:* Använd fulltextsökning för enskilda fraser.
 - *Klipp & klistra*:* Kopiera bilder och delar av texten till andra applikationer (t.ex. ordbehandlingsprogram).
- *Ej tillgängligt i varje e-bok.

Villkor för användning

Genom att använda EOD-tjänsten accepterar du de villkor som ställs av biblioteket som äger den aktuella boken.

- Villkor för användning: <https://books2ebooks.eu/csp/sv/nls/sv/agb.html>

Fler e-böcker

Redan nu erbjuder 40 bibliotek från 12 europeiska länder denna service. Sök böcker tillgängliga för den här tjänsten: <https://search.books2ebooks.eu>
Mer information finns tillgängliga via <https://books2ebooks.eu> boken.

NT-
GEN
DIS
FTER

90



Kungl. Biblioteket
STOCKHOLM

Polygr.

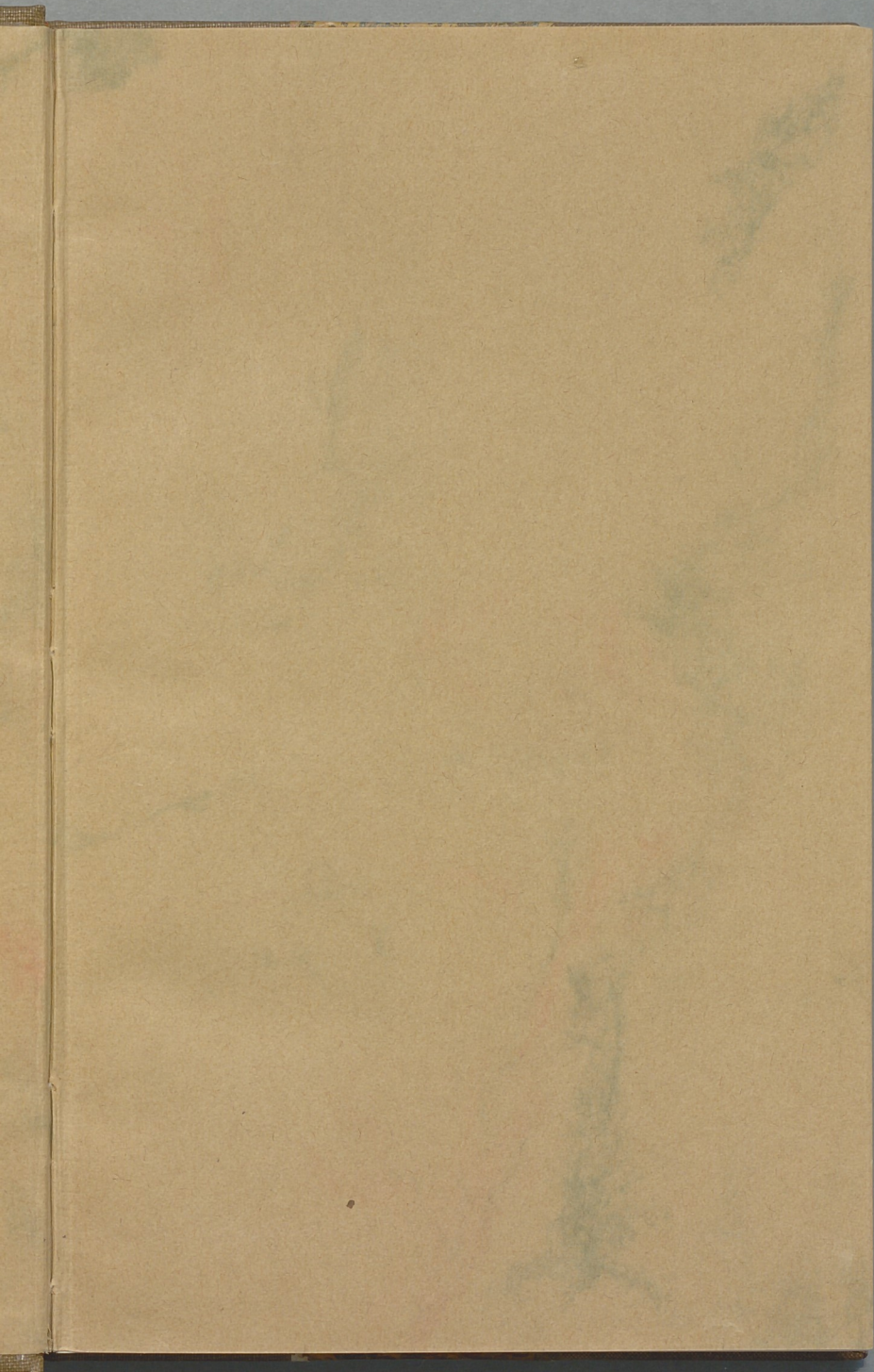
Sällsk.

Upps.

Ex. C

*Polygr.
Sällsk.
Upps.
Ex. C*

G. HEDBERG
K. HOFBOKBÄNDARE
STOCKHOLM



G. H.
K. HOF
GTC

STUDENTFÖRENINGEN VERDANDIS SMÅSKRIFTER. 88.

NÅGRA HUVUDDRAG

AV

FOSTERUTVECKLINGEN.

MED HÄNSYN TILL FÖRHÅLLANDENA HOS MÄNNISKAN

AV

J. AUG. HAMMAR,

professor

I.

MED 20 FIGURER I TEXTEN

TREDJE GENOMSEDDA UPPLAGAN.

(Nionde—tolfte tusendet)



STOCKHOLM
ALBERT BONNIERS FÖRLAG

Innehåll.

Några huvuddrag av fosterutvecklingen. I.

- Förord till 1:sta och till 2:dra upplagan* 3—4
1. *Inledning*: Släktets och individens utvecklingshistoria — Uppgiftens begränsning. — Fosterutvecklingen förmedlas av celler. — Djurcellens allmänna byggnad. — Cellens delning 5—14
 2. *Könscellerna. Äggmognaden*: Arbetsfördelning mellan cellerna. — Äggcellen. — Den manliga könscellen, sädeskroppen eller sädescellen. — Äggmognadens allmänna drag. — Kromatinets förhållande vid äggmognaden; processen hos hästspolmasken. — Ägget förlorar sin centralkropp. — Den Graafska blåsans bristning; äggets ortsförändringar. ... 14—26
 3. *Befruktningen*: Inre och yttre befruktning. — De allmänna dragen av befruktningsförloppet; befruktningen hos stråldjuren. — Kromatinets förhållande vid befruktningen; processen hos hästspolmaskens ägg. — Befruktningsens väsende. — Jungfrulig alstring. — Centralkroppens sannolika betydelse vid befruktningen. — Med konst framkallad jungfrulig alstring. — Kärnsegmentens sannolika betydelse vid befruktningen. — Kärnsegmenten såsom beständiga bildningar. — Olikhet mellan könscellerna och de somatiska cellerna hos hästspolmasken. — Befruktning och variation. — Överbefruktning. — Om de könsbestämmande faktorerna. 26—43

N:r 89, *Några huvuddrag av fosterutvecklingen, II*, innehåller: 1. Äggklyvningen. — 2. Fostrets anläggning. — 3. Om människoäggets utveckling; dess förhållande till livmodern. — 4. Avslutning.

STOCKHOLM

ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI 1919

Förord till 1:sta upplagan (1900).

Om fosterutvecklingen finnes veterligen på vårt språk ingen lättare tillgänglig populär framställning. Säkerligen är det härpå det beror, att även bland vår bildade allmänhet kunskapen i dessa delar, trots deras allmänmännliga karaktär, torde vara mycket liten. Det vetenskapliga forskningsarbetet på detta område har emellertid under de senaste årtiondena varit icke blott synnerligen livligt, utan även, särskilt inom vissa delar därav, ovanligt fruktbringande, så att många förut dunkla spörsmål av allmänt intresse nu i sina huvuddrag framträda i relativt klar dager. Den vardagliga uppfattningen av dessa spörsmål torde knappast kunna undgå att på mer än ett sätt röna ett fördelaktigt inflytande av att desamma framställas i nutida naturvetenskaplig belysning. Man synes med skäl kunna hoppas och vänta, att därigenom skall kunna beredas väg bland vår allmänhet icke blott för en något djupare insikt i, utan även för en allvarligare och sundare uppfattning, av hithörande frågor.

Detta om valet av ämne.

Vidkommande åter den behandling ämnet fått i denna lilla skrift, måste det för den, som något närmare känner förhållandena, vara uppenbart, att framställningen av många skäl knappt kunnat bliva annat än ojämn. Vissa områden, som först vid en vidlyftigare framställning kunna ställas i sin rätta belysning, hava måst blott antydningssvis behandlas eller helt förbigås. Andra åter, som synts kunna

påräkna mer allmänt intresse, hava fått en något mer ingående behandling. Förmå efterföljande sidor detta oaktat för en och annan lämna ämne till eftertanke och väcka behovet av ökat vetande i hithörande stycken, hava de fyllt det syfte, som med dem avsetts.

Förord till 2:dra upplagan (1909).

Under de nio år, som förflutit sedan första upplagan av denna skrift utkom, hava de sexuella spörsmålen i en allt högre grad framträtt i den offentliga diskussionen. Huruvida jämsides härmed gått en ökad insikt bland allmänheten i dessa spörsmåls djupaste innebörd, lär vara svårt att med visshet avgöra, men åtskilligt synes mig tala för att så icke varit fallet. Blott alltför ofta ser man dessa problem behandlade företrädesvis eller uteslutande från synpunkten av föräldrarnas fördelar och lycka med förbi-seende därav, att här den allt behärskande synpunkten måste vara de ofödda individernas — de ofödda släktledens berättigade krav.

Till framkallande av en dylik uppfattning med därav alstrad djup ansvarskänsla inför fortplantningens förrättningar torde ökad insikt vara det säkraste medlet. I hopp att i någon mån kunna medverka till sådan insikts spridande har jag gärna tillmötesgått Redaktionen önskan om reviderandet till en ny upplaga av dessa korta antydningar om fosterutvecklingens förlopp.

Av redaktionella skäl är framställningen i denna upplaga fördelad på två skilda häften n:r 88 och 89.

1. Inledning.

Släktets och individens utvecklingshistoria. Av de mångahanda spörsmål, på vilkas besvarande mänsklig forskning är riktad, torde av naturliga skäl få kunna påräkna ett större intresse än frågan om människans egen utvecklingshistoria. För så vitt denna fråga faller inom naturvetenskapens område, sönderfaller den i tvenne: frågan om släktets utveckling (*fylogien*) och frågan om individens (*ontogenien*). De medel och vägar, man anlitat för den förstnämnda frågans besvarande, och de resultat, man därvid vunnit, hava i en tidigare uppsats i denna skriftserie (n:o 1, *G. Adlerz*, Om människans ursprung) blivit framställda. Att försöka i korta drag belysa några huvudpunkter av människoindividens tidigare utveckling skall bli föremålet för föreliggande uppsats.

Uppgiftens begränsning. Genom talrika undersökares samfällda arbete har under det 19:e seklet vårt vetande i dessa stycken väsentligen vidgats. Icke desto mindre äro vi ännu i dag icke i stånd att på grundvalen av direkt iakttagelse giva en framställning av de första skedena av människofostrets utveckling; svårigheterna att erhålla dugligt undersökningsmaterial äro här av lätt insedda skäl mycket stora. Det är sällsynta tillfälligheter, forskningen har att tacka för de ganska lätt räknade fynd av normala människoägg från andra havandeskapsveckan, vilka blivit vetenskapligt tillgodogjorda. Från första havandeskapsveckan äro inga dylika fynd ännu gjorda.

Fastän vi sålunda nödgas sakna kännedomen om de vid människans utveckling under dessa skeden tilläventyrs förekommande mer egenartade enskildheterna, kunna vi å andra sidan på goda grunder våga antaga, att utvecklingsförloppet i sina huvuddrag här är enahanda som hos andra högre däggdjur, och från vårt beträffande dessa vida rikare vetande våga tills vidare komplettera våra kunskaper i fråga om människan.

Om alltså redan i denna omständighet ligga skäl, som förbjuda att begränsa en sådan skildring som denna blott till människan, så äro de dock ej de enda, knappast heller de viktigaste. Det är nämligen i fråga om utvecklingsprocessen, liksom beträffande andra livsprocesser först genom jämförelse mellan förhållandena, sådana de gestalta sig hos olika djur och djurgrupper, som vi rätt förmå uppfatta, vad som i desamma är det väsentliga, och det är mången gång först genom studiet av den mindre invecklade form, vilken en process tilläventyrs erbjuder längre ned i djurserien, som vi förmå finna nyckeln till dess rätta tydande.

Även på dessa och liknande grunder är det av nöden att i efterföljande framställning beröra förhållandena ej blott hos ryggradsdjur utan ock hos ryggradslösa. Häri må man alltså ej se något oegentligt.

Fosterutvecklingen förmedlas av celler. Såsom bekant uppbygges djurkroppen av i regel för blotta ögat osynliga smådelar, som man benämner *celler*. Blott de allra lägsta djurorganismerna, de oftast mikroskopiskt små *urdjuren* (*protozoerna*) äro encelliga, d. v. s. bestå ej av flera, utan av en enda cell.

Cellerna äro emellertid ej blott byggstenar inom djurorganismen, de äro ock var för sig bärare av liv. De äro, anse vi, de levande enheterna i organismen, och man har med viss rätt jämfört deras förhållande till denna med den enskilda människans förhållande till det samhälle hon

tillhör — organismen är en cellstat, inom vilken var och en cellindivid lever sitt till en viss grad självständiga liv. Livsprocesserna i organismen förmedlas av dess celler och utgöra summan av (flera eller färre av) dessa cellers verksamhet.

Detta gäller även om den livsprocess, som leder till uppkomsten av en ny individ, fortplantningen; även denna process förmedlas av celler. Kännedomen om vissa celllärans huvuddrag är därför en nödvändig förutsättning för förståendet av fosterutvecklingens förlopp. Jag nödgas på denna grund här inledningsvis lämna en dylik, om än flyktig framställning av vissa delar av cellläran.

Djurcellens allmänna byggnad. Djurcellen är av mycket växlande form och storlek.

Under det att en cell i det övervägande flertalet fall blott har en genomskärning av några tusendels millimeter, kunna å andra sidan vissa cellslag överskrida gränserna för det mikroskopiska området och bliva redan för blotta ögat skönjbara. För att anföra ett allbekant exempel på ett dylikt undantagsfall må i förbigående framhållas, att fågeläggets gula intet annat är än en enda höggradigt förstorad cell! (Se vidare härom sid. 16 och 17.)

Även cellens inre byggnad är underkastad betydande växlingar; icke desto mindre finnas vissa gemensamma karaktärer, som äro för alla celler utmärkande. Cellen består sålunda såsom regel av en *cellkropp*, som i sig innesluter (åtminstone) en *cellkärna* och en *centralkropp* (fig. 1); undantagsvis omges den därtill av ett särskilt, av cellen själv alstrat hylle, en *cellmembran*.

Cellkroppen består i allmänhet till större eller mindre del av en halvfast, äggviterik massa, *protoplasma*. Denna visar i den konserverade cellen* en tydlig (vanligen

* För att möjliggöra en mer ingående undersökning av kroppens vävnader och organ samt deras celler konserveras (eller som man säger »fixeras») de ifrågakarande kroppsdelarna genom be-

trädig, enligt andra småblåsigt eller skumlik) byggnad, utan att det kan sägas vara fullt avgjort, att denna byggnad även är till finnandes i den levande. Protoplasmat är cellkroppens så till vida viktigaste beståndsdel, som vid densamma äro bundna många av cellens viktigaste förrättningar. Så är det förnämligast protoplasmat, som förmedlar cellernas förmåga av formförändring, det är sannolikt även inom protoplasmat, som ämnesomsättningen i cellen till stor del försiggår. Inbäddade i protoplasmat kunna förekomma andra bildningar, stundom upptagna utifrån, d. v. s. från cellens omgivning, ännu oftare bildade i cellens inre vare sig genom omvandling av dess protoplasma eller eljest såsom produkter av cellens verksamhet. Dessa inlagringar kunna hava karaktären av kortare eller längre trådar

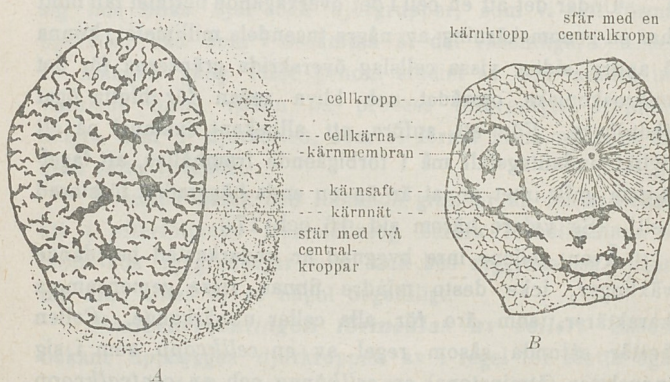


Fig. 1.

A cell från bukhinnan av salamanderlarv. (Efter Flemming.) B cell från testikel av groda. Stark förstoring (Efter Hermann. Båda fig. från Wilson.)

handling med vissa vätskor, vilka erfarenheten visat vara ägnade till att i möjligaste naturtroget skick bevara de under livet förefintliga finare byggnadsförhållandena. För att ytterligare framhålla dessa använder man sig vid mikroskopisk undersökning av en stor mängd färgningsmedel, som förläna de olika delarna av en cell eller en vävnad olika färg. Det är på ett sålunda genom fixering och färgning förberett undersökningsmaterial, som flertalet nedan skildrade iakttagelser äro gjorda.

ännu oftare äga de rundad form, äro sfäriska vätskedroppar eller fastare korn.

Av annan och vida större betydelse än dessa mer tillfälliga inlagringar äro de helt små korn, som ävenledes vanligen förekomma inom protoplasmat och vilka äro kända under namn av *centralkroppar*. I vissa celler synas de mellan cellens delningsperioder förekomma ej i protoplasmat, utan inne i kärnan. Detta är dock, så vitt man vet, mer undantagsvis fallet.

Ofta finner man blott en enda (fig. 1 B), ej sällan även två (fig. 1 A) (undantagsvis flera) tätt sammanliggande centralkroppar i en cell. Oavsett vissa för dessa bildningar till en viss grad egendomliga färgbarhetsförhållanden, utmärka de sig i regel genom en säregen beskaffenhet hos det omgivande protoplasmat. Även om cellkroppen för övrigt innehåller större korn, pläga dylika saknas i centralkroppens närhet, och protoplasmat visar här ej sällan en radiärstrålig beskaffenhet. Det sålunda utmärkta sfäriska protoplasmaområdet betecknas med namnet *sfär* eller *astrosfär*.

Den roll, man funnit centralkroppen spela vid vissa viktiga processer i cellen, framför allt vid cellens delning (se nedan), har låtit oss i densamma se ett i sin litenhet betydelsefullt cellorgan. Skäl finnas, som tala för, att cellens formförändringar — dess rörelser — skulle stå i nära beroende av centralkroppen, och man har därför i densamma velat se *cellens rörelsecentrum*.

Kärnan är en av cellkroppen omsluten, vanligen rundad eller rundat oval, men ej sällan mer oregelbundet formad blåsa. De flesta celler innehålla en kärna; två- och flerkärniga celler äro dock ej heller sällsynta.

Blåsan begränsas av en tunn hinna, *kärnmembranen*; den innehåller en vätska, *kärnsaften*, vilken genomdrages av ett mer eller mindre oregelbundet nät, *kärnnätet*, utåt sammanhängande med kärnmembranen. Nätets grövre

trädar hava i den konserverade cellen en utpräglad frändskap till vissa färgmedel, de sägas därför vara kromatiska och bestå av *kromatin*. Man har anledning antaga, att kromatinet är samma ämne, som i kemien benämnes nuklein. En snarlikt beskaftenhet utmärker även de till antalet växlande (en eller flera) rundade kroppar, *kärnkroppar* benämnda, som även förekomma i kärnans inre, ehuru väl utan att omedelbart sammanhänga med kärnnätet. Även kärnmembranen äger kromatiska egenskaper.

Talrika erfarenheter synas peka hän därpå, att kärnan, eller närmare bestämt dess kromatin, är det *ärftlighetsförmedlande ämnet* i cellen (se vidare härom kap. 3). Kärnan synes för övrigt stå i nära förbindelse med protoplasm. Ett ämnesutbyte dem emellan synes i stort omfång kunna äga rum.

Cellens delning. En av cellens mest i ögonen fallande egenskaper är den att kunna föröka sig genom delning. I själva verket känner man intet fall, där en cell uppkommit annorledes än genom delning av en förutvarande cell.

Delningen äger i normala fall karaktären av en tudelning, vid vilken kärnans klyvning föregår cellkroppens. Mera sällan sker denna delning så, att kärnan utan att undergå någon djupare ändring i sin byggnad först insnöres och så genomsnöres, under det att liknande formändringar i samma följd, men något senare, även träffa cellkroppen. Detta delningsätt kallas *direkt*; möjligen förekommer det företrädesvis i celler med försvagad livskraft (fig. 2).

Vida vanligare förekommande och redan därför av åtskilligt större intresse är den andra huvudformen av celldelning, den *indirekta*. Densamma inledes genom centralkroppens uppdelning (fig. 3 B) — där denna uppdelning ej, såsom ofta är fallet, redan på förhand ägt rum.

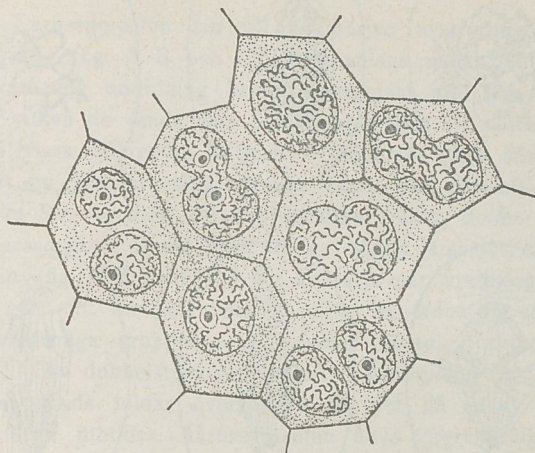


Fig. 2.

Cellgrupp med kärnor i direkt delning; tre celler visa insnörda kärnor två andra äro tvåkärniga. (Från Wilson efter Wheeler.)

Mellan dessa båda centralkroppar utbildas ett spolfornigt trådknippe, *kärnsolen*, under det att från vardera av de vid spolens ändar eller *poler* belägna centralkropparna en strålig astrosfär eller, som man nu även kallar den, en *polstrålning* framträder.

Under allt detta har även kärnans byggnad undergått förändringar: kärnmembranen och kärnkroppen hava försvunnit, de kromatiska trådarna i kärnnätet hava blivit tjockare, jämnare och oförgrenade. Nätverket visar sig härigenom snart uppdelat (fig. 3 C) i ett antal v-formigt böjda, oförgrenade trådstycken av i regel likformig längd och tjocklek. Man kallar dessa trådstycken *kärnsegment* eller *kromosomer*.* Kärnsegmentens antal inom cellen är lagbundet för varje art, hos olika arter är det underkastat betydliga olikheter. Hos människan och åtskilliga andra däggdjur äro de 16.

* Hos vissa, mestadels lägre djur äga kärnsegmenten ej karaktären av trådstycken utan av runda korn eller korta stavar.

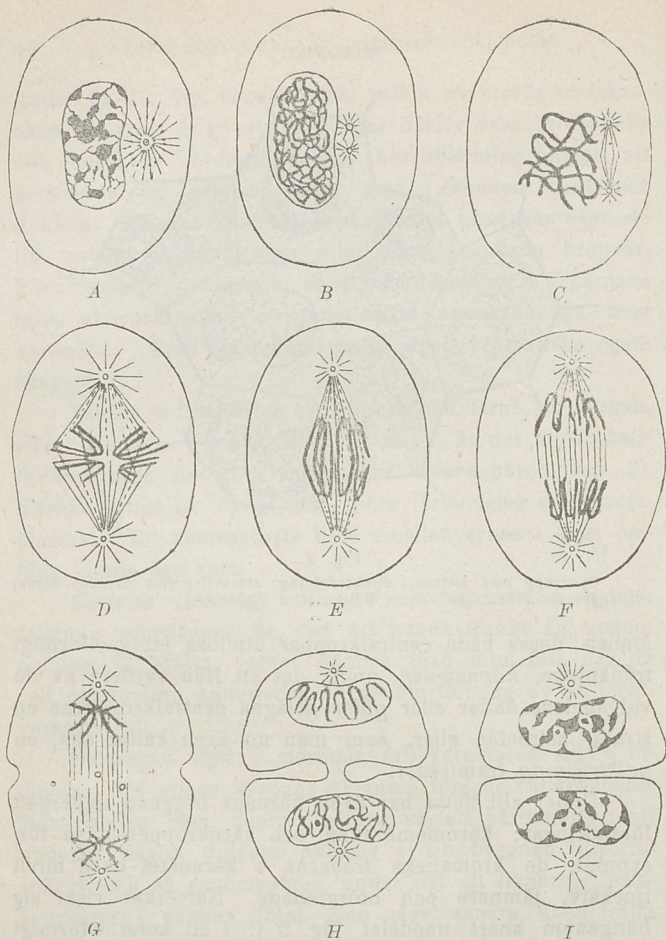


Fig. 3.

Förenklad bild av den indirekta celledningens skeden. (Efter Böhm och v. Davidoff.) *A* före delningen: kärnan ännu i viloläge med kärnnät och kärnkroppar; sfär med en centralkropp. *B* delningens början: kärnan har byggdaden av ett tätt trådnystan: kärnkropparna hava försvunnit, kärnspolen börjar utbildas mellan centralkropparna, som nu äro två. *C* glest kärnnystan med tydligt framträdande kärnsegment: kärnmembranen ha försvunnit: kärnspolen har fullt utbildade kärnspolens mitt. *D* kärnsegmenten längsklurna, anordnade kring den fullt utbildade kärnspolens mitt. *E* och *F* systersegmenten rycka isär, mot var sin pol. *G* kärnsegmenten bilda två stjärnor, en vid var pol. Cellkroppen börjar insnöras. *H* utbildandet av tvenne nystan: återuppbyggandet av en kärnmembran kring vardera: kärnspolen har försvunnit, cellkroppens insnörning fördjupats. *I* avslutad delning: två fullt skilda systerceller, var äger sin kärna med kärnkroppar, kärnnät och kärnmembran samt sin av en sfär omgivna centralkropp.

Kärnsegmenten äro till en början nystformigt hopslingrade (fig. 3 B och C), men antaga sedan en mer stjärnformig anordning kring kärnspolens mitt (fig. 3 D), mot vilken de vända sina omböjningsställena. I detta läge — i vissa fall redan tidigare — undergår varje kärnsegment en längsklyvning, genom vilken vart och ett trådstycke ger upphov till två smalare trådar, *dotter-* eller *systersegment*. Dessa ligga till en början jämsides, skiljas sedan (fig. 3 E och F), i det av varje par systersegment ett går mot var pol, omkring vilken de ordna sig så, att stjärnformiga grupper — en *dubbelstjärna*, uppstår (fig. 3 G). Av dubbelstjärnan blir ett *dubbelnystan* (fig. 3 H), vilket skede bildar övergången till det, då en ny kärnmembran utbildas, kärnsegmenten ånyo förgrena sig och på nytt giva upphov till ett kärnnät (fig. 3 I). Även kärnkroppar kunna på nytt uppträda, så att invid vardera ändan av kärnspolen sålunda en ny kärna, en *dotter-* eller *systerkärna* uppstått, som i sin byggnad ej visar någon väsentlig avvikelse från den moderkärna, på vars bekostnad de båda dotterkärnorna bildats.*

Mot slutet av kärndelningsprocessen börjar även cellkroppen insnöras på ett ställe motsvarande kärnspolens mitt (fig. 3 G). Slutligen genomsnöres den, vanligen ungefär samtidigt med att den halverade kärnspolen försvinner. Härvid tillfaller en dotterkärna, med därintill liggande centralkropp var av de nybildade dottercellerna. Till en början av mindre omfång än modercellen, både vad cellkropp och kärna vidkommer, utväxa dottercellerna i regel snart nog till liknande volym, som tillkommit modercellen.

De mest utmärkande och, som det vill synas, väsent-

* Man har trott sig finna, att kärnsegmenten vid sina invecklade lägeförändringar påverkas och ledas av trådar, som utgå från centralkropparna och fästa sig å segmenten. Möjligt är ock, att dessa trådlika bilder blott äro uttryck för fysikalisk-kemiska processer i protoplasmats inre.

ligaste dragen i denna invecklade indirekta kärndelningsprocess synas vara *dels* centralkroppens tudelning, *dels* den detaljerade uppdelningen av kärnkromatinet i och genom kärnsegmentens längsklyvning och halvornas förskjutning åt var sin pol. De nya cellerna komma härigenom att äga var sin centralkropp och var sitt behöriga antal kärnsegment.

Den betydelse detta äger för vår uppfattning av vissa frågor, som sammanhånga med befruktningen och ärftligheten skall längre fram antydast.

2. Könscellerna. Äggmognaden.

Arbetsfördelning mellan cellerna. Under det att hos de encelliga djuren en och samma cell givetvis förestår organismens alla förrättningar, förekommer hos de flercelliga en mer eller mindre genomförd arbetsfördelning cellerna emellan. Vissa celler förestå sålunda företrädesvis upptagandet av näring, andra andningen, andra åter förmedla djurets rörelser o. s. v.; alla hava de i överensstämmelse med sin särskilda uppgift erfarit en mer eller mindre ingripande ändring i sin byggnad. De celler, som direkt förmedla släktets fortplantning, kallas *könsceller*. Den kvinnliga könscellen benämnes *äggcell*, den manliga *sädeskropp* eller *sädescell*. Även dem emellan finnes en arbetsfördelning: den förra är en relativt stor, orörlig cell, belastad med reservnäring för fostrets behov; den senare åter en liten cell, vars lättrorlighet det är, som möjliggör könsprodukternas sammanträffande.

Kännenheten om könscellerna utgör den nödvändiga förutsättningen och utgångspunkten för studiet av förloppet vid utvecklingen av en ny individ.*

* Om förekomsten av en könslös fortplantning se n:r 81 i denna skriftserie: *L. A. Jägerskiöld, Något om olika slag av fortplantning inom djurriket.* Till denna form av fortplantning, som icke förekommer hos de högre djuren, tages i det följande icke hänsyn.

Äggcellen. Om man betraktar äggstocken från ett friskt könsmoget däggdjur, finner man invid organets yta, ofta höjande sig över densamma, en eller flera klara blåsor av växlande storlek. Hos kvinnan kunna de nå omkring en ärtas omfång. Dessa blåsor upptäcktes på 1600-talet av den holländske anatomen *R. de Graaf* och kallas efter honom *Graafska blåsor* eller *Graafska folliklar*. En sådan blåsa är emellertid ej, som dess upptäckare trodde, ägget självt, men den innesluter ägget. Detta sitter inbäddat i en förtjockning av den cellbeklädnad, som täcker insidan av blåsans vägg (fig. 4). Sticker man hål på blåsan, lösryckes ofta ägget jämte närmast omgivande follikelceller och medföljer den tunnflytande vätska, som framsprutar ur densamma.

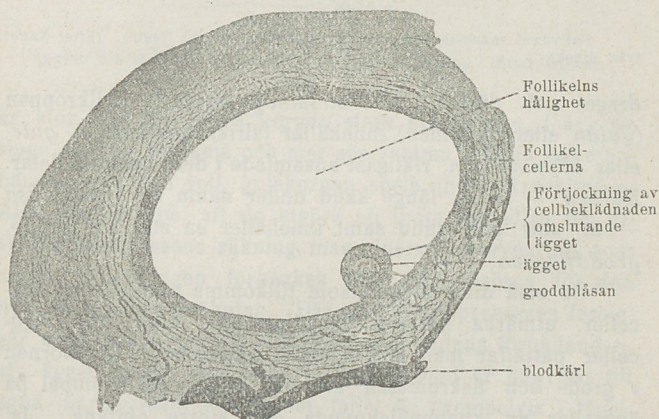


Fig. 4.

Snitt genom den mogna Graafska blåsan från äggstock av svin. 50 ggrs förstoring. (Efter Böhm och v. Davidoff.)

Människoägget (fig. 5) är, då det nått sin fulla utveckling inom äggstocken, en för blotta ögat nätt och jämnt synlig sfärisk cell av 0,2 mm:s diameter. Det är omslutet av ett relativt tjockt, av fina porkanaler genom-

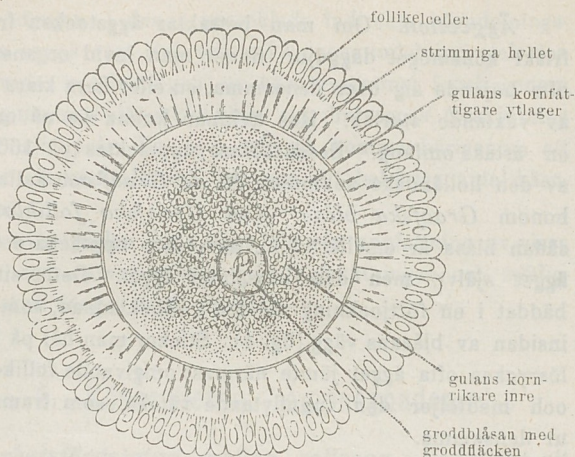


Fig. 5.

Fullvuxet människoägg före äggmognaden. Starkt förstör. (Efter Nagel från Minot.)

draget och därför *radiärstrimmigt hylle*.^{*} Cellkroppen (*gulan* eller *blommen*) innehåller talrika fina korn — *gule* eller *blommekorn*, rikligast ansamlade i dess centrala delar. Kärnan — sedan länge känd under namn av *grod-blåsa* — är stor och rund samt innehåller en stor kärnkropp, *grod-fläcken*.

De små dimensioner, som tillkomma människans äggceller, utmärka flertalet däggdjursägg. Vida större äggceller påträffar man längre ned i djurserien. Romkornen i grod- och fiskrommen erbjuda allbekanta exempel på äggceller av knappalshuvuds och större omfång. Ja, fågeläggets gula är, såsom redan nämnts, intet annat än en enda voluminös äggcell. Å andra sidan äga många ryggradslösa djur ägg av liknande små dimensioner som däggdjuren (fig. 6). Det är härvid förnämligast gulekornens mängd och storlek, som är det bestämmande: där äggcellen

^{*} Någon äkta cellmembran är detta hylle ej, i det att det bildats ej av ägget självt utan av omgivande follikelceller.

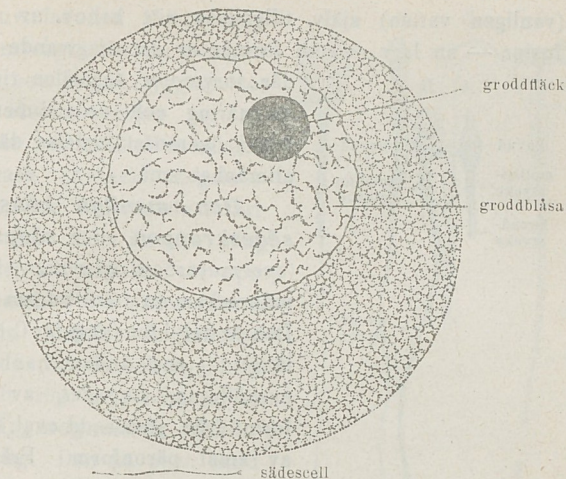


Fig. 6.

Äggcell och sädscell av sjööborre. 750 ggrs förstoring. (Efter Wilson.)

är stor, där äro också kornen stora och talrika, i ägg av ringa omfång åter små och mer sparsamma. Detta sammanhänger med den roll, gulekornen spela under utvecklingen. Allt häntyder på, att de utgöra en inom äggcellen för utvecklingsprocessens räkning magasinerad reservnäring, som under utvecklingen förbrukas och tillgodogöres för den nya organismens räkning. Där utvecklingsprocessen försiggår utanför moderdjurets kropp under sådana förhållanden, att ägget under en relativt lång period är hänvisat till egna näringsresurser, såsom fallet är exempelvis i fågelägget, där är äggcellen förstord genom en riklig reservnäring.* Där åter utvecklingen såsom hos däggdjuren sker inom moderdjurets kropp, varest ny näring står ägget till buds i mån av behov, eller där, såsom hos en del ryggradslösa djur, utvecklingen hastigt leder till uppkomsten av ett

* För detaljerna av fågeläggets utveckling hänvisas till nr: 167 i denna skriftserie.

(vanligen vatten) själv tillgodose sitt behov av näring, foster — en larv — som förmår ur det omgivande mediet där inrymmer äggcellen ringa reservnäring och dess dimensioner äro i överensstämmelse därmed i allmänhet små.

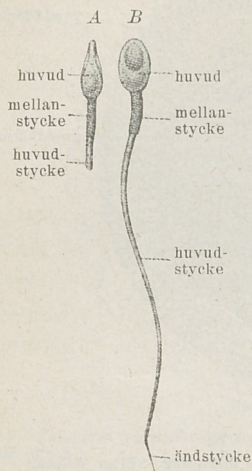


Fig. 7.

Sädescell av människa. *A* från kanten. *B* från ytan. 1,200 ggr förstörad. (Från Kollmann efter G. Retzius.)

Den manliga könscellen, sädeskroppen eller *sädescellen* (spermatozoen, spermien) har hos människan en trådlik form (fig. 7). Den är helt liten (ungefär 0,05 mm. lång); i ena ändan har den en ansvällning, *huvudet*, av skivlik form, från ytan sedd oval, på kant av smal päronform. Från dess tjocka ända utgår den smala trådlika *svansen* med ett kortare och tämligen grovt *förbindnings-* eller *mellanstycke*, vilket fortsätter sig i det längre och smalare *huvudstycket*. Yttersta delen av svansen

är på en kortare sträcka helt fin och benämnes *ändstycket*.

Sädeskroppens utvecklingshistoria lär, att den är en på ett särregt sätt omdanad cell, vars kromatiska kärnsubstans befinner sig i huvudet och vars centralkropp är innesluten i mellanstycket, som jämväl innehåller en ringa mängd cellprotoplasma.

Dessa celler äga förmågan av en livlig rörelse, varvid svansen tjänstgör såsom rörelseorgan, i det den genom täta svängningar driver cellen framåt i huvudets riktning; detta sistnämnda skjutes på sådant sätt fram med en egendomlig borrhande rörelse.

Den långsträckt trådlika formen och den livliga rörelsen tillkomma de flesta djurarters sädesceller; därvid äro emellertid såväl cellens dimensioner som formen särskilt

på huvudet hos skilda djurarter mycket olika (fig. 6 och 8). Blott hos några ryggradslösa djur såsom maskar ges avvikelser härifrån. Hos hästens spolmask (*Ascaris megaloccephala*), vars förhållande i fortsättningen mer än en gång komma att påkalla vår uppmärksamhet, äro sädescellerna sålunda ungefär fingerborgsformade (fig. 9) och äga blott en helt trög, krypande rörelse.

Äggmognadens allmänna drag. Den på ovan skildrade sätt byggda äggcellen är ej utan vidare tillgänglig för befruktning. Den måste dessförinnan undergå vissa förändringar i sin byggnad, vilka sammanfattas under namn av *äggmognaden*.

Äggets kärna — groddblåsan — rycker därvid mot cellens yta (fig. 10 A), den förlorar efter hand sin membran; kärnkroppen — groddfläcken — upplöses, en kärnspole utbildas (fig. 10 B), och omkring denna gruppera sig de ur kärnkromatinet framgångna kärnsegmenten såsom vid en vanlig indirekt kärndelning. En upphöjning, liknande en låg kulle uppstår på ytan av ägget

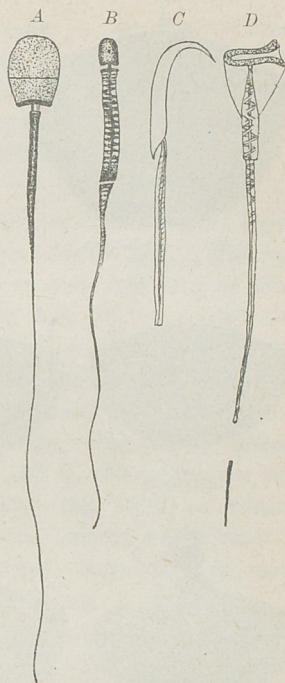


Fig. 8.

Sädesceller av några däggdjur. A av grävsvin. B av fladdermus. C av råtta. D av pungråtta. (Av C och D är blott en del av svansen uttecknad.) (Från Wilson delvis efter Ballowitz.)



Fig. 9.

Sädescell av hästspolmasken. *k* kärna. *b* den ända, med vilken sädescellen närmast ansluter sig till ägget vid befruktningen. *f* fettglänsande del av sädescellen. (Efter v. Beneden från Hertwig.)

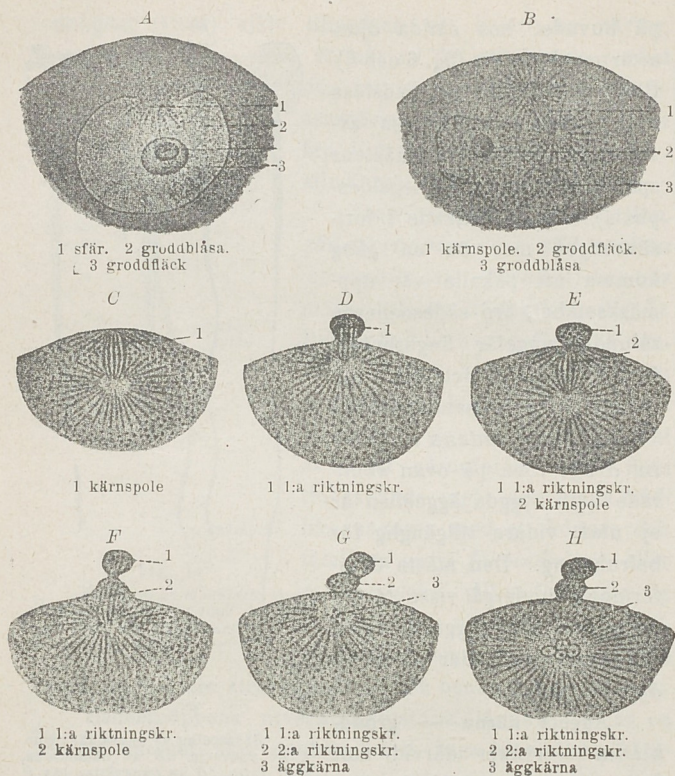


Fig. 10.

Delar av sjöstjärneägg, visande äggmognadens förlopp. (Efter Hertwig.)

i spolens närhet. Denna, som till en början legat längs utmed äggets yta (fig. 10 B), antar samtidigt en mer radiär ställning (fig. 10 C) och skjuter med sin ena hälft in i protoplasmakullen (fig. 10 D). En ringformig fåra uppträder så småningom längs kullens bas; fåran fördjupas, och äggcellen avsnöres (fig. 10 E), så att två celler uppstår. Då kärnspolen står helt nära äggytan och avsnöringen här såsom eljest vid indirekt delning kommer till stånd i spolens

mittplan, bliva delningsprodukterna — de nya cellerna — ej, såsom annars är vanligt, likstora: den ena cellen bibehåller i det närmaste äggcellens volym och benämnes ock alltjämt ägg, den andra åter är helt liten, protoplasmafattig, och benämnes den *första riktningskroppen* eller *första riktningscellen*.*

Utän något mellanliggande viloskede ingår ägget efter den första riktningskroppens bildande i en ny delning, som i sina yttre drag utgör en återupprepning av den föregående. Kärnsolen utväxer åter till full storlek, en ny protoplasmakulle uppstår, i vilken den skjuter sig in (fig. 10 F), och genom en ny avsnöring uppstår en *andra riktningskropp* av ungefär samma omfång som den första (fig. 10 G). Av de kärnrester, som efter denna andra delning kvarstannat i ägget (fig. 10 G), återupbygges nu en kärna — *äggkärnan* benämnd (fig. 10 H) — vilken skiljer sig från groddblåsan genom mindre volym samt i regel genom frånvaron av kärnkropp. Ägget säges nu vara moget och är tillgängligt för befruktning.

Den hittills givna skildringen återger emellertid blott de yttre konturerna av äggmognaden. Det är först studiet av kärnsegmentens förhållande, som lämnar djupare insikt i processens väsende.

Kromatinets förhållande vid äggmognaden; processen hos hästspolmasken. Vid äggets inträde i mognadsskedet visa sig dess kärnsegment anordnade i grupper, var och en omfattande fyra kromatiska trådstycken, s. k. fyragrupper, och dessa grupperns antal är hälften av det, som är för kärnsegmenten hos ifrågavarande djurslag i allmänhet utmärkande. Särdeles tydligt är detta hos ägg, där kärnsegmenten såsom hos hästens spolmask äro stora och till antalet få samt därför lätta att överskåda. Hos

* Så kallad, emedan i många fall första klyvningsfåran uppträder på samma ställe av gulans yta, där riktningskropparna ligga.

en varietet, *bivalens*, av nämnda mask äro kärnsegmenten 4, hos en annan varietet, *univalens*, blott 2.

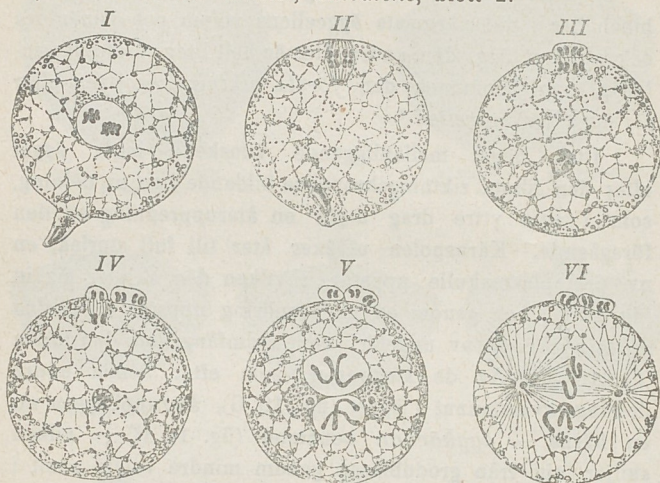


Fig. 11.

Förenklade bilder av äggmognaden och befruktningen hos hästspolmaskens varietet, *bivalens*. I. Ägg med groddblåsa, i vilken synas två fyragrupper, och en vid dess yta fastsittande sadescell. II. Första riktningsspolen har bildats och sadescellen inträngt i ägget. III. Första riktningsskroppen har avsnörts, sadeskärnan är utbildad med två kärnsegment. IV. Andra riktningsskroppens bildande. V. Ägg med två riktningsskroppar, ägg- och sadeskärna, vardera med två kärnsegment. VI. Första klyvningsspolen med 4 kärnsegment, två från äggkärnan, två från sadeskärnan. (Efter Hertwig.)

Redan vid inträdet i äggmognadsskedet visar ägget en fördubbling av kärnsegmentens vanliga antal; det äger hos var. *bivalens* 8 dylika, fördelade på två fyragrupper. Vid första riktningsskroppens bildande halveras dessa grupper, så att två segment ur varje grupp eller tillsammans 4 tillfalla riktningsskroppen och lika många kvarstanna i ägget (fig. 11: III). Dessa senare undergå vid andra riktningsskroppens bildning icke någon sådan genom klyvning betingad förökning i antalet, som eljest vid indirekt delning är regeln, utan fördela sig med oförändrat antal på den andra riktningsscellen och den mogna äggcellen (fig. 11: IV och V). Vardera erhålla sålunda blott två

eller hälften av det i spolmaskcellerna vanliga antalet. På grund av, att denna senare delning vid äggmognaden förminskar eller reducerar kärnsegmentens antal till hälften av det regelmässiga, har man kallat delningen en *reduktionsdelning*.

Den genom denna delning betingade förminskningen av den honliga könscellens kärnsegment till hälften av det eljest regelrätta antalet, synes vara det för äggmognaden väsentliga. Riktningcellerna synas ej spela någon roll vid den följande utvecklingen; de kvarstå till en tid och tryckas sedan gå under.

Det är nu av vikt för uppfattandet av befruktningsprocessens väsende att lära känna, hurusom även vid sädescellernas bildande en motsvarande reduktionsdelning äger rum. Den cell, genom vars omformning den typiska sädeskroppen framgår, innehåller sålunda ej heller mer än hälften av det regelmässiga antalet kärnsegment; hästspolmaskens var. bivalens alltså blott 2 (fig. 11: III—VI).

Även äggprotoplasmat synes emellertid genom äggmognaden kunna erhålla ändrade egenskaper. Åtminstone synas vissa försök peka hän i denna riktning. Om man skakar sönder levande ägg av sjöborre och sedan tillsätter sädesceller (se vidare början av kap. 3), visar det sig, att även sådana delar av äggets substans, som ej innehålla någon äggkärna, kunna befruktas och utveckla sig, om nämligen äggfragmenten härstamma från mogna ägg; voro äggen åter omogna, uteblir trots befruktningen all utveckling.

Ägget förlorar sin centralkropp. Omkring tidpunkten för äggmognaden synes äggcellen undergå även en annan och ej mindre viktig förändring: den förlorar sin centralkropp. Detta kan ske, redan innan riktningcellerna bildats: i sådant fall finner man, såsom i musägget (fig. 12) är förhållandet, inga centralkroppar i ändarna av riktningsspolorna. Särdeles i ögonen fallande är detta, då

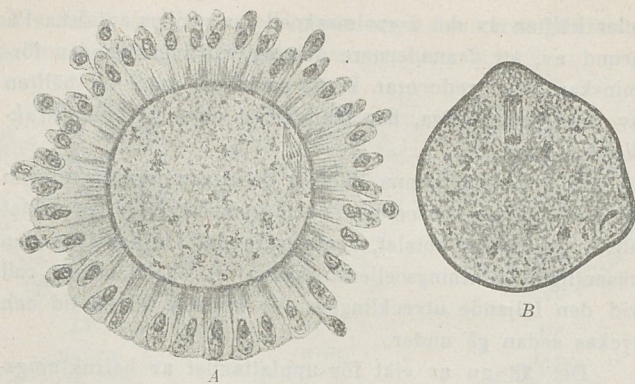


Fig. 12.

Ägg av mus under pågående ärgmognad: A ägg från Graafs bläsa, omgivet av follikelceller, visar första rikningsspolen längs efter äggytan. B ägg från äggledaren; detta visar ävenledes första rikningsspolen, men med mer parallelltrådigt utseende och stående vinkelrätt mot ytan. I äggets nedre del en befruktningsskäla med huvudet av en inträngd sädescell. 500 ggrs förstoring. (Efter Sobotta.)

såsom stundom är fallet (fig. 12 B), spolen därvid förlorat sin karaktäristiska form och i stället framträder såsom ett knippe jämnlöpande trådar.

Hos andra äggslag åter har man funnit detta central-kroppens försvinnande först äga rum i äggcellen under det egentliga befruktningsskedet.

Den Graafska blåsans bristning; äggets ortsförändringar. Under det att i däggdjursäggets inre dylika förändringar försiggå, omgestaltas i regel även dess yttre förhållanden. Dessa omgestaltningar, sammanfattade under namn av *ägglösningen* eller *ovulationen*, föregå hos kvinnan den vanligen med omkr. 4 veckors mellanrum återkommande blodtillströmningen till de kvinnliga bäckenorganen. Inom livmodern framkallar denna ökade blodtillförsel en blödning från dess slemhinna, *menstruationen*, *regleringen* eller *reningen*; vanligen har redan före dennas uppträdande inom den ena eller andra äggstocken försig-

gått en bristning av en Graafs blåsa med frigörandet av dess ägg.*

Den Graafska blåsan är rikt omspunnen av blodkärl (se fig. 4), från vilka vätska alltjämt torde tillföras blåsans hålighet. Blåsan växer härigenom, och dess ytliga vägg höjer sig allt mer över den omgivande äggstocksytan. Vid det ökade blodtillflödet ökas vätsketillförseln och därmed spänningen i blåsan därhän, att blåsans tunna ytliga begränsning brister. Härmed utströmmar vätskan, ryckande

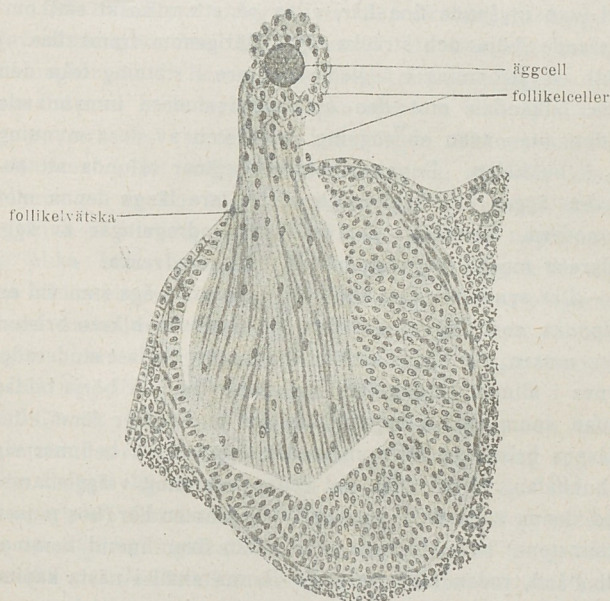


Fig. 13.

Graafs blåsa i bristning; ur dess hålighet utströmmar vätskan, medförande follikelceller och ägget. 100 ggrs förstoring. (Efter Sobotta.)

* Under det att man förr ansåg, att bristningen av en Graafs blåsa och åtföljande ägglösning i regel direkt föreginge regleringens inträdande, föreligga numera erfarenheter, som göra det sannolikt, att de båda förstnämnda processerna vanligen infalla ungefär mitt på tiden mellan två regleringar.

med sig ägget och de follikelceller, som närmast omgiva detta (fig. 13). De sistnämnda gå dock snart under utan att hava någon betydelse för den följande utvecklingen.

Vid blåsans bristning utkommer ägget i bukhålan i närheten av det ställe, där den trumpetformiga äggladaren öppnar sig med sin vida, fransade yttre ända. I riktning mot denna mynning härskar på ifrågavarande ställe en vätskeströmning. Strömningen betingas därav, att äggladarens insida är beklädd med cilier, d. v. s. från cellerna vid ytan utgående fina hår, vilka på ett rytmiskt sätt omväxlande böja och sträcka sig. Härigenom framkallas ej blott en strömning i äggladarens inre i riktning från den vida bukändan mot den smala i livmodern inmynnande ändan utan även en sugning i närheten av dess mynning in i bukhålan. Denna cilierörelse tjänar sålunda att befördra ägget in i äggladaren och vidare längs denna mot livmodern. Sannolikt är, att sammandragningar av äggladarens muskulösa vägg härvid även medverka.

Det synes nu, som skulle äggmognaden äga rum vid en tidpunkt, som ligger nära den, då Graafska blåsan brister. Hos musen, där förhållandena äro omsorgsfullast studerade, synes i allmänhet den första riktningskroppen börja bildas redan inom själva äggstocken, den andra åter först efter blåsans bristning, antingen medan ägget ännu befinner sig i bukhålan, eller sedan det redan inkommit i äggladaren. Vid denna senare del av mognadsprocessen har (hos musen åtminstone) befruktningen, där sådan över huvud kommer till stånd, redan blivit inledd. Denna skall i nästa kapitel närmare avhandlas.

3. Befruktningen.

Inre och yttre befruktning. Såsom ovan antyddes, försiggår befruktningen hos däggdjuren inom moderdjurets

kropp, den är en s. k. *inre befruktning*. En sådan förekommer ej blott hos talrika andra ryggradsdjur utan ock hos många ryggradslösa. Å andra sidan förekomma inom båda grupperna även talrika exempel på, att könscellerna sammanträffa och befruktningen äger rum utanför den moderliga organismen. Befruktningen säges då vara en *yttre*.

Det är påtagligt, att de sist nämnda förhållandena äro för studiet av befruktningförloppet vida gynnsammare än de först nämnda.

De allmänna dragen av befruktningförloppet.

Befruktningen hos stråldjuren. Ett klassiskt undersökningsobjekt är härvid stråldjurs (echinoderm-)ägget. Om man från en levande, köns mogen sjöborre eller sjöstjärna utpreparerar ett stycke av könskörteln och uppslamlar detsamma i ett urglas med havsvatten, utkvälla könscellerna — ur en äggstock äggen, ur en testikel sädescellerna — i riklig mängd. Om man därvid upphämtar de olika könens produkter i olika urglas, äggen för sig och sädescellerna för sig, kan man genom att på preparatglaset under mikroskoplinsen låta en droppe från vardera urglaset sammanflyta allt från dess första början studera befruktningförloppet i det levande ägget.

Genast från det ögonblick de båda dropparna mött varandra, ser man sädescellerna samla sig kring äggen, vilka bokstavligen omsvärmas av dem (fig. 14). Det är påtagligt, att den honliga könscellen på de hanliga utövar en stark dragningskraft. Denna dragning är av ganska specifik art: den är alltså starkast, om könsprodukterna härstamma från en och samma art; den är vida svagare, om de tillhöra varandra närstående arter — i vilket fall *korsning* eller *bastardbefruktning*, *hybridisering*, kan äga rum — och saknas alldeles i fråga om mera fjärrstående djurslag.

Stråldjursägget omges av ett slemmigt hölje, som i första hand sätter ett motstånd mot sädescellernas hastigare framträngande. Mot den sädescell, vilken först över-

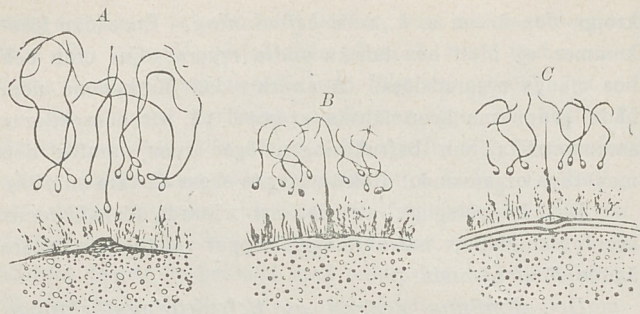


Fig. 14.

Mindre del av kantpartiet hos sjöstjärneägg, visande sädescellens inträngande. Ett antal sädesceller befinna sig i det ägget omgivande slemhöljet. I A börjar en frambuktning bilda sig gentemot den längst framträngda sädescellen. I B hava denna frambuktning (befruktningsskäglan) och sädescellen mött varandra. I C har sädescellen inträngt i ägget, omkring vilket en membran nu bildat sig. (Från Hertwig efter Fol.)

vinner detta hinder och når fram mot det egentliga ägget, höjer sig äggprotoplasmat i en låg kägla, *befruktningsskägla* eller *attraktionskägla*, vilken sålunda möter den framträngande sädescellen (fig. 14 A och B). Denna intränger med sin främsta del — huvudet och mellanstycket — i käglaens inre, under det att svansens övriga del, vilken nu fyllt sin uppgift såsom rörelseorgan för sädeskroppen, snart undandrager sig uppmärksamheten; sannolikt upplöses den och försvinner.

Knappt har den hanliga könsellen sålunda inträngt i den honliga, förrän dennas cellkropp börjar en serie energiska sammandragningar, under vilka densamma antager växlande kantiga eller oregelbundna former, utsänder finare och grövre trådlika utskott o. s. v. Härvid lösgöres från äggets yta en tunn hinna, *befruktningsskägla*, vilken skjuter slemhöljet framför sig, så att närmast kring äggulan under membranen ett bredare eller smalare mellanrum uppstår (fig. 14 C). Därigenom avstängas övriga sädesceller från ägget, och överbefruktning med därav framkallade utvecklingsrubbingar förhindras (se nedan).

I den mån den i ägget inträngda delen av sädescellen tränger på djupet inom gulan, utjämnas befruktningsskäglan ånyo (fig. 15 B—H). Vid sitt framträngande undergår sädeskroppen en vridning (fig. 15 D—F), så att mellanstycket kommer att bli dess föregående, djupaste del. Sädescellen uppdelar sig därvid i två delar; dess huvud ansväller allt mer, sannolikt under upptagande av vätska ur den omgivande gulan, erhåller blåsform och antager även i övrigt (genom uppträddandet av kärnnät o. s. v.) ett mer kärnlikt utseende (fig. 15 H). Den benämnes nu *sädeskärnan*. Ur mellanstycket lösgör sig den där inslutna centralkroppen — *sädescentret* — omkring vilken en tydlig strålig anordning av protoplasm, en astrosfär (fig. 15 D och följande) uppkommer.

Föregången av sädescentret, tränger sädeskärnan på djupet mot äggkärnan, som vandrar den till mötes (fig. 15 G och H). De båda kärnorna sammanträffa omsider och sammansluta sig till en, *klyvningskärnan*. Inom denna kan man emellertid alltjämt se de båda beståndsdelarna, i det den mindre sädeskärnan till en början bildar liksom en knopplik utväxt å den större äggkärnan (fig. 15 I), och sedan den efter hand utplattats, bildar en linsformig mer kompakt avdelning av den rundade klyvningskärnan (fig. 15 K).

Medan denna intima anlagring de båda kärnorna emellan fullbordas, klyver sig sädescentret i två (fig. 15 I), vartdera med sin omgivande astrosfär. De båda nybildade centralkropparna förskjutas åt motsatta håll längs klyvningskärnans omkrets, tills de intaga två motliggande punkter invid densamma (fig. 15 K). Med uppkomsten av denna dubbla centrering inom gulan är i själva verket äggets första klyvning inledd.

Kromatinets förhållande vid befruktningen. Befruktningen hos hästspolmaskens ägg. Om den kromatiska kärnsubstansens förhållande vid befruktningen lämnar stråldjursägget, där kärnsegmenten äro många och

helt små, blott ofullständig upplysning. Även här äger man i hästspolmaskens ägg ett vida fördelaktigare och därför med förkärlek studerat objekt.

Det allmänna förloppet vid befruktningen (fig. 11) överensstämmer i många huvuddrag med det nyss skildrade; även här bildas en befruktningssägl, och den inträngda sädescellen ger upphov till en sädeskärna och ett sädescentrum.

Emellertid är här äggmognadsprocessen ej helt avslutad vid befruktningens början, såsom förhållandet är exempelvis hos stråldjuren. Redan under riktningkropparnas bildande intränger sädescellen i ägget samt utbildas sädeskärnan och sädescentret. Dessa avvakta i äggets inre äggmognadens avslutande; först härefter rycka äggkärna och sädeskärna, den senare föregången av sin centralkropp, mot varandra. Även här är äggkärnan den större. Vardera kärnan låter (hos var. bivalens) två kärnsegment tydligt framträda. Någon sammanslutning till klyvningskärna äger emellertid ej rum, utan det är först

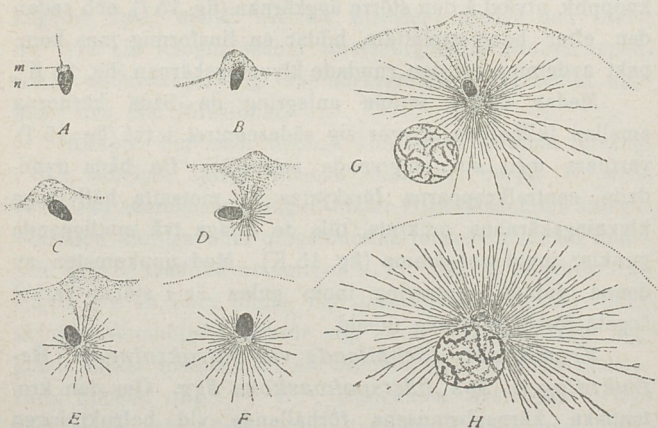
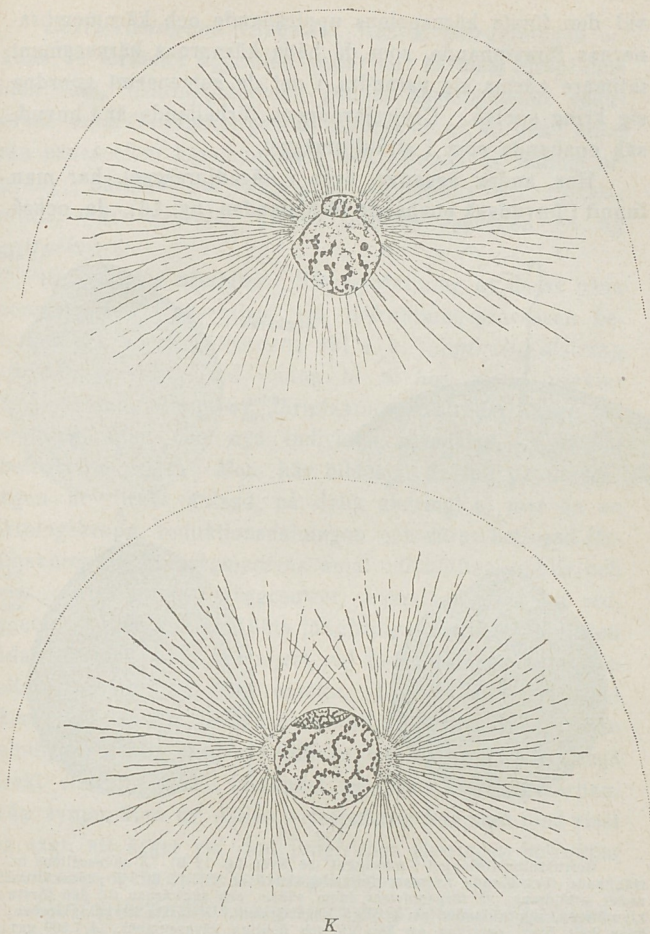


Fig. 15. A—H.



K
Fig. 15. I, K.

Inträngandet av sädescellens huvud, dess rotation; bildandet av sädeskärnan och sädescentret; sädescentrets klyvning hos siöborr-ägg. *A*. Sädescellens huvud *n* och mittstycke *m* före utträngandet. *B* och *C*. Omedelbart efter inträdet i befruktning-käglan. *D* och *E*. Huvudets vridning, uppkomsten av ett sädescentrum kring mellanstycket (den lilla centralkroppen ej synlig). *G* och *H*. Könskärnorna närma sig varandra; strålningen tillväxer i omfång. *I* och *K*. Klyvningskärnans uppkomst; sädescentrets tudelning. *A—F* 1,600 ggrs förstoring; *G—K* 800 ggrs. (Efter Wilson.)

vid den första kärnspolens uppträdande och kärnmembranernas försvinnande, som de båda kärnornas kärnsegment intimare nära sig varandra, i det de gemensamt anordna sig kring spolen. Centralkroppens förhållande är i huvudsak enahanda som i stråldjursägget.

Hos andra äggarter, även i däggdjursägget, har man funnit i huvudsak enahanda förhållanden (fig. 16). Ja, också

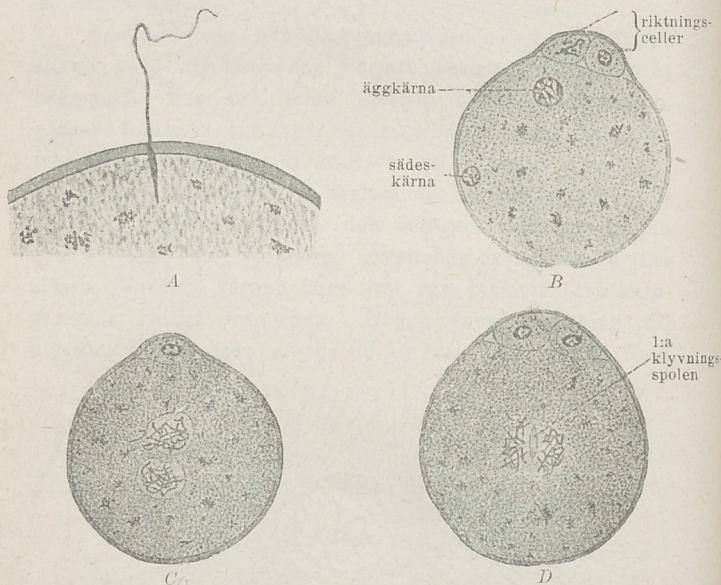


Fig. 16.

Befruktningsförloppet i musägget (se även fig. 12 B). A sädscellens in-trängande (beträffande närmast följande skede se fig. 12 B). B sädskärnan under utbildning. C förberedelser inom säd- och äggkärnan till den första klyvningen, uppträdandet av tydliga kärnsegment. D första klyvningsspolen, ännu helt liten, omgiven av hanliga och honliga kärnsegment. A 1,500 ggr förstora; övriga 500 ggr. (Efter Sobotta.)

vid växternas befruktning är ett i princip likartat förlopp påvisat. Den föreställning, vi genom studiet av ovan anförda exempel kunna bilda oss om befruktningens väsende, är alltså av allmängiltig natur.

Befruktningens väsende. Genom befruktningen ersätts de förluster äggcellen under den närmast föregående tiden lidit. Kärnsegmentens genom äggmognaden reducerade antal fördubblas genom tillförandet av ett lika* antal från sädescellen härstammande och sålunda av hanligt ursprung; därmed har *äggcellen återvunnit det typiska antalet kärnsegment*. Vidare tillföres äggcellen *en ny centralkropp*.

Jungfrulig alstring. Vår uppfattning av dessa båda moment såsom väsentliga vid befruktningsprocessen bestyrkes ock av förhållandena vid s. k. *jungfrulig alstring* (*parthenogenesis*). Vid denna bl. a. hos vissa insekter förekommande form av fortplantning inträder ingen befruktning, utan den nya individen utvecklar sig ur det obefruktade ägget. Men här bildas (i de fall då utvecklingen är direkt anlagd på dylik alstring) ej mer än *en* riktningsskropp, reduktionsdelningen och därav betingad förminskning av kärnsegmentens antal till hälften uteblir, och även centralkroppen (äggcentret) kvarstår. Med ett ord, ägget undergår vid den äkta jungfruliga alstringen ej någon sådan förlust, som det eljest vid befruktningen är sädescellens uppgift att åter ersätta. I vissa fall gör ägget liksom en ansats att bilda en andra riktningsskropp, men delningen uteblir eller går tillbaka, och kärnsegmenten ingå direkt eller indirekt i bildandet av första klyvningskärnan. Från synpunkten av dylika erfarenheter har man med visst fog sagt, att ägget vid den jungfruliga alstringen befruktas genom sin egen andra riktningsskropp.

Centralkroppens sannolika betydelse vid befruktningen. Skäl finnas för det antagandet, att de båda ämnen, centralkroppens och kärnsegmentens, vilka vid befruktningen tillföras ägget, äro av väsentligt olika betydelse för den kommande utvecklingen.

* Om viss inskränkning härutinnan genom förekomsten av s. k. heterokromosom se nedan s. 43.

I full överensstämmelse med vår allmänna uppfattning av centralkroppen såsom cellens rörelsecentrum står antagandet, att det är uppträdandet av en centralkropp inom äggcellen, som för densamma inleder den period av cellförökning, som leder till uppkomsten av en ny individ; med andra ord, den utvecklingsimpuls, som ägget i och med befruktningen erhåller, torde vara bunden vid spermacentret.

Resultatet av vissa experimentella ingrepp på befruktade ägg synes bestyrka denna uppfattning. Så har man genom skakning eller andra mekaniska ingrepp kunnat uppdelat befruktade ägg av sjöborre, så att ett äggfragment kommit att omsluta klyvningskärnan, ett annat spermacentret. Det har därvid visat sig, att det kärnhaltiga stycket ej utvecklats, det kärnlösa men centralkroppen omslutande åter kan trots kärnbristen klyva sig.

Med konst framkallad jungfrulig alstring. Det väckte med skäl stort uppseende, då för ett antal år sedan ådagalades, hurusom det låter sig göra att genom inverkan av vissa kemiska reagenser (såsom tillsats av vissa salter el. dyl. till det vatten, i vilket äggen befinna sig) framkalla jungfrulig utveckling av äggen hos en del lägre djur, där sådan utveckling normalt icke förekommer. Det visade sig möjligt ej blott att på sådant sätt framkalla klyvning av det obefruktade ägget, utan i gynsamma fall fortgick utvecklingen ända därhän, att typiska larvformer bildades. Dylika fakta kunde vid första påseendet tyckas föga förenliga med de föreställningar, man grundat på ovan anförda och likartade anatomiska iakttagelser. Tidigt uttalades ock den meningen, att befruktningsproblemet härmed förlagts in på det rent fysikaliskt-kemiska området.

Emellertid har den mikroskopiska undersökningen av de genom dylika ingrepp till utveckling stimulerade äggen givit vid handen, att även hos dem centralkroppar finnas, och att även sådana äggs utveckling sker efter den indirekta celldelningens lagar. Mähända inskränker sig sålunda de

använda reagensernas inflytande till bevarandet i funktionsdugligt skick av äggets eljest degenererande centralkropp eller möjligen till att framkalla en nybildad centralkropp i den degenererades ställe. De ifrågavarande nya iakttagelserna torde sålunda, långt ifrån att revolutionera vårt tidigare uppfattningssätt i ämnet, vara ägnade att bestyrka det och ställa saken i ökad belysning.

Kärnsegmentens sannolika betydelse vid befruktningen. I det *kärnsegmenten* bildande kärnkromatinet har man velat se det ämne, som är bärare av ärftligheten — det *groddplasma*, vars tillvaro man på teoretiska grunder allt allmännare börjat antaga.

Vår dagliga erfarenhet lär oss ju, att avkomman ej brås blott på modern utan även på fadern. Men centralkroppen och kromosomerna tyckas vara de huvudsakliga hanliga beståndsdelar, som regelbundet vid befruktningen tillföras ägget. Av dessa kan centralkroppen ej gärna tänkas vara förmedlaren av ärftlighet redan därför, att äggcentret ju som regel går under.

Ej heller kan det protoplasma, som i ringa mängd ingår i sädescellen och med denna möjligen tillföres ägget, gärna tänkas äga karaktär av groddplasma. Däremot talar ej blott den betydligt olika mängd, i vilken sådan substans ingår i sädescellen och äggcellen. Även vissa vid bastardbefruktning på experimentell väg vunna erfarenheter äro ägnade att bestyrka denna uppfattning; särskilt visa de, vilket ringa direkt inflytande gulan trots sin övervägande volym kan äga på utvecklingsförloppet: Om genom skakning uppkomna, kärnlösa stycken av sjöborreägg befruktas med sädeskroppar från en annan sjöborreart, brås de härav framgångna larverna uteslutande på fadern och äga inga moderliga karaktärer såsom vid vanlig bastardbefruktning.

Det är emellertid ej blott på uteslutningens väg, man kommit att tillskriva kromatinet ärftlighetsförmedlande egenskaper. Åtskilliga positiva fakta peka hän i samma

riktning. Så är det ju endast denna substans, som, vid all olikhet i övrigt mellan sädescellen och den mogna äggcellen, i lika mängd finnes i båda.

Och icke nog att kärnsegmenten till lika antal förenas i klyvningskärnan eller i den första klyvningsfiguren: då vid den första och vid alla följande indirekta celldelningar, varje kärnsegment längsklyves och av dottersegmenten ett tillfaller var av dottercellerna, ligger det nära till hands förmoda, att, där icke något annat moment annorledes inverkar, varje ny cell härigenom kommer att äga ej blott det lagbundna antalet kärnsegment, utan att av dessa hälften alltjämt är av faderligt, hälften av moderligt ursprung. Den indirekta kärndelningen med dess invecklade förlopp skulle härmed för oss ställa sig i ett klarare ljus såsom en process, vilken möjliggör en likformig fördelning av kromatinarvet, halvparten fäderne, halvparten moderne, på kroppens alla celler.

Då vidare både det hanliga och det honliga kromatin, som inom den befruktade äggcellen vid befruktningen mötas, ju vart för sig härstammar från den befruktade äggcell, ur vilken fadern, resp. modern utvecklats, och så undan för undan, släktled för släktled tillbaka, så innebär detta ett fortbestånd av kromatinet genom släktleden. Den »*grodplasmats kontinuitet*», som den moderna ärftlighetsforskningen förutsätter, finner sålunda sin motsvarighet i kromatinets förhållande. Ja även i talrika enskildheter motsvarar detta förhållande de fakta, som den experimentella ärftlighetsforskningen ådagalagt.*

Kärnsegmenten som beständiga bildningar. Detta föreställningssätt förutsätter emellertid till en viss grad, att kärnsegmenten eller vissa deras smådelar äro bildningar, som alltjämt bibehålla sin individualitet; att de sålunda förefinnas ej blott under pågående indirekt delning,

* Se vidare härom n:r 218 i förevarande skriftserie.

utan även på mellantiderna, då kärnkromatinet visar sig anordnat i ett kärnnät.

I själva verket har man ock trott sig i byggnaden av vissa cellers kärnor finna antydning om, att kärnsegmenten med regelbunden anordning äro för handen inom kromatinnätet, ehuru maskerade och liksom bortskymda av mer regellöst förlöpande trådar, vilka förbinda dem med varandra.

Även andra bevis till förmån för denna uppfattning finnas. Ett par av dem äro av det intresse, att de här må anföras. Det har redan blivit nämnt, att av hästspolmasken två varieteter finnas: en (bivalens), där det mogna ägget och sädescellen vardera innehålla två kärnsegment, en annan (univalens), där de mogna könsprodukterna blott innehålla ett segment. Man har nu lyckats åstadkomma korsning mellan dessa två varieteter, varvid det befruktade ägget blott kommer att innehålla 3 kärnsegment (fig. 17 A och B). Vid varje av de följande delningarna har man funnit samma ojämna antal återuppträda (fig. 17 C och D).

Vidare har man i åtskilliga ägg ej blott vid den första äggklyvningen funnit de hanliga kromosomerna bilda en och de honliga en annan grupp, utan ock vid de följande delningarna (fig. 18 B) återfunnit en liknande anordning, häntydande på, att ursprungets inflytande alltjämt gör sig gällande vid deras gruppering. Också i mellanperioderna mellan delningarna kan det hanliga och det honliga kromatinet intaga var sin avskilda del av kärnan (fig. 18 A).

Olikhet mellan könscellerna och de somatiska cellerna hos hästspolmasken. Om än sålunda cellkärnorna i den flercelliga djurorganismen väl få antagas i regel redan vid sin uppkomst erhålla sin andel av faderligt och moderligt ärftlighetsbärande kromatin, äro dock säkertligen modifieringar häri ej uteslutna.

Härom vittna förhållanden av stort intresse, som påvisats i hästspolmaskens ägg. Det har fastställts, att redan i tvåcellstadiet en skillnad i de båda cellkärnornas förhållande äger rum (fig. 19 A och B), i det att den ena cellen (s) behåller allt sitt kromatin, i den andra åter kärnsegmentens ändstycken upplösas och gå under och

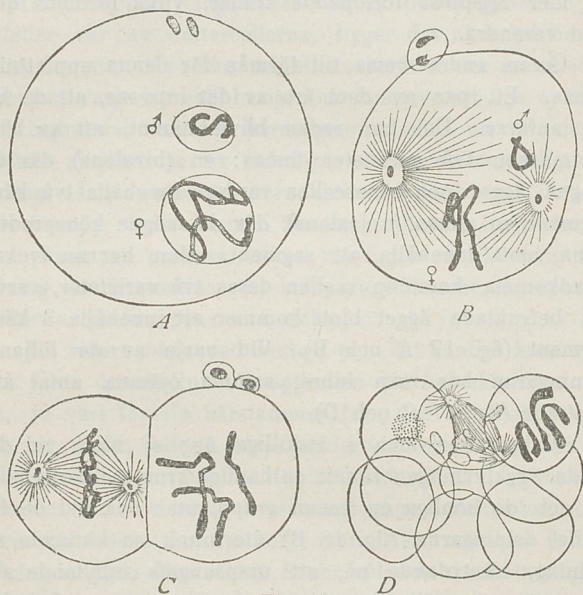


Fig. 17.

Ägg av hästspolmaskens varietet bivalens, befruktat av sädescell från var. univalens. A könskärnorna kort före föreningen. B början av första klyvningen; sädescärnan har givit upphov till ett kärnsegment (♂) äggkärnan till två (♀). C tvåcellstadium med tre kärnsegment i var cell. D tolvcellstadium alltså visande i urkönsellen tre kärnsegment. (Från Wilson efter Herla.)

det kvarstående mittstycket uppdelar sig i smärre stycken. Vid följande delningar behålla den sistnämnda cellens avkomlingar sina egenskaper: smärre kärnor med mindre kromatinmängd (fig. 19 C). Den förra cellens avkomlingar åter visa ännu under 3—4 delningsperioder var och en

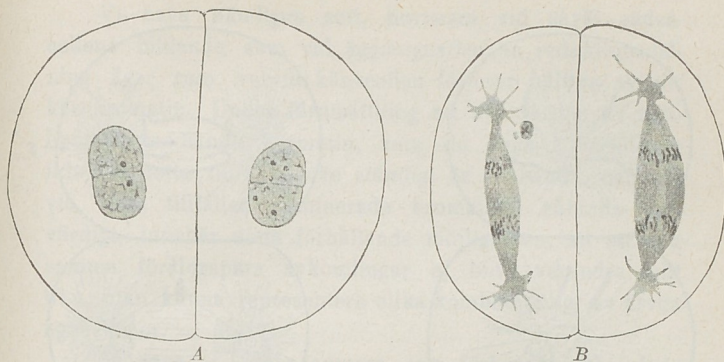


Fig. 18.

Ägg av kräftdjur (*Cyclops strenuus*). *A* tvåcellstadium; vardera kärnan visar uppdelning i två hälften, motsvarande hanliga och honliga kärnsegmenten. *B* de två första klyvningscellerna i indirekt delning; kärnsegmenten kring var spole i 2 grupper, som var för sig visa en anordning i 2 avdelningar, en av honliga, en av hanliga kärnsegment. (Efter Rückert.)

enahanda förhållanden som vid första klyvningen, så att efter nämnda tids förlopp av alla klyvningscellerna blott 2 behålla sin ursprungliga kromatinmängd. Från dessa kromatinrikare celler härstamma *könscellerna*. De andra åter bilda återstoden av kroppens celler, de s. k. *somatiska cellerna*.

Det är alltså för ifrågavarande maskägg visat, att redan tidigt en skillnad i kromatinets förhållande inträder mellan de celler, som avse individens fortbestånd och de, som framför andra måste tänkas såsom bärare av ärftligheten, då de förmedla släktets vidmakthållande. Blott de sistnämnda behålla sitt kromatinarv oförminskat. Jämförliga förhållanden låta väl tänka sig även hos andra djur äga rum; påvisat är detta dock icke.

Befruktning och variation. Vår dagliga erfarenhet vittnar, att icke blott en likhet mellan föräldrarna å ena sidan och avkomman å den andra existerar, utan att även större och mindre olikheter dem emellan samt inbördes mellan avkomlingarna förekomma — att en variation äger

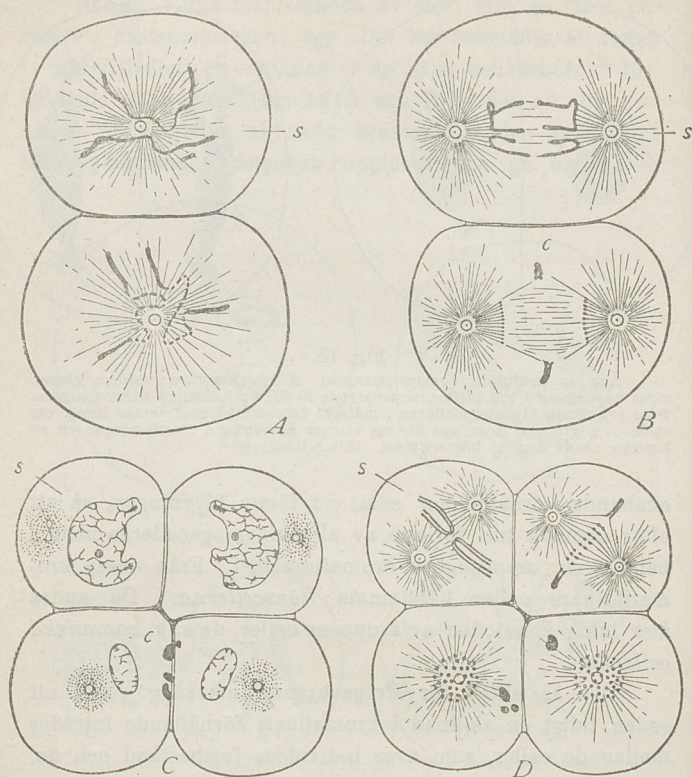


Fig. 19.

Uppkomsten av urkönscellerna samt utstötningen av kromatin inom de somatiska cellerna hos hästspolmasken. *A* tvåcellstadium i delning; *s* cell, ur vilken könscellerna framgå. *B* något senare tvåcellstadium sett från sidan; de två typerna av indirekt delning, utstötning av kromatin (*c*) inom den somatiska cellen. *C* fyrcelligt stadium; det utstötta kromatinet vid *c*. *D* tredje klyvningen, upprepande det föregående förloppet i de två övre cellerna. (Ur Wilson efter Boveri.)

rum. Även till förklaringen av variationens mekanism har man trots sig funnit bidrag i de förhållanden, vi ovan lärt känna vid könsprodukternas mognande och vid befruktningen.

Vi hava nämligen sett, hurusom vid såväl sädescellens bildande som vid äggmognaden en reduktionsdelning äger rum, varvid könsellen förlorar hälften av sitt kärnkromatin. Under förutsättning att den förlust av ärftlighetsförmedlande kromatin, som de olika könscellerna lida vid detta tillfälle, icke ständigt är enahanda, och det vid olika tillfällen eliminerade kromatinet sålunda olikvärdigt, innebär detta förhållande möjligheten, att ett och samma föräldrapars avkomlingar ej bliva varandra fullt lika, utan kunna representera olika kombinationer av ärvda egenskaper.

Så hava vi i de processer, som förbereda och inleda individens uppkomst, funnit förhållanden, vilka förmå kasta ett klarare ljus över båda de vid släktets utveckling främst verksamma faktorerna — ärftligheten och variationen.

Överbefruktning. Icke alltid intränger vid befruktningstillfället blott *en* sädescell i ägget; ej sällan inkomma flera, och man talar då om *överbefruktning* (*polyspermi*). I flertalet fall måste ett sådant förhållande betecknas såsom abnormt och för ägget skadligt. Det leder nämligen till uppkomsten av flera sädeskärnor och sädescentra och detta till uppträdande av ett regelvidrigt förlopp närmast av äggklyvningen (fig. 20).

Man känner ock i många ägg skyddsinträttningar mot överbefruktning. I stråldjursägget beredes detta skydd genom det snabbt efter den första sädescellens inträngande följande utbildandet och lösgörandet av en ägget omslutande befruktningmembran. Är äggets livskraft av någon anledning nedsatt, förlängsammis eller utebliver membranens utbildande, och överbefruktning inträder. Experimentellt har man kunnat framkalla ett dylikt förhållande på mångahanda sätt: genom att låta någon tid förgå mellan äggens uttömmande ur moderdjuret och befruktningen, genom tillsättandet av narkotiska eller eljest för cellproto-

plasmata skadliga ämnen (kloroform, morfin, kinin) till det havsvatten, i vilket äggen förvaras, o. s. v. (fig. 20).

Dylåka skyddsånråttningar av annat slag finnas hos andra djur. Så åro vissa ågg redan före befruktningen omgivna av en ogenomtrånglig hinna, vilken blott genom en öppning (*mikropyle*) medgiver sådescellens intrångande. Genom olika anordningar tilltåppes åven denna öppning omedelbart efter befruktningen. Man har åven för människoågget beskrivit förekomsten av ett dylåkt mikropyle, men uppgiften tarvar bekråftelse.

Vilka faktorer, som i det enskilda fallet åro verkåsame att förekomma överbefruktning, år ej alltid kånt. Ej heller förekomma sådana skyddsåtgårder i alla ågg. Tvårtom år det sårkert, att i en del mestadels guleråka och voluminösa ågg, t. ex. vissa reptiliers och amfibiers ågg överbefruktning åger rum såsom en regelbunden fysiologisk företeelse. Åven hår sammansmåler dock blott en enda sådeskårna med åggkårnan. Övriga sådeskröppar giva visserligen upphov till sådeskårnor med tillhårande centra och kvarstå till en tid, kunna åven dela sig, men

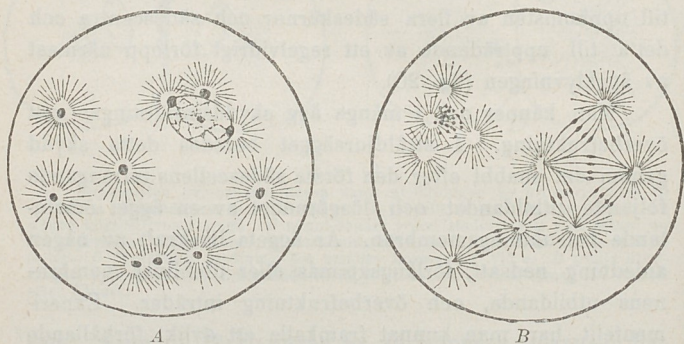


Fig. 20.

Överbefruktning i sjöborreågg, framkållad genom åggens behandling med 0,005 procent nikotinlåsning. A tio sådeskårnor synliga, av vilka tre ånslutit sig till åggkårnan. B senare stadium med abnorma delningsbilder. (Från Wilson efter O. och R. Hertwig.)

tyckas gå under utan att direkt deltaga i fostrets uppbyggande.

Möjligen äger denna fysiologiska överbefruktning sin betydelse för dylika omfångsrika ägg, ej blott därigenom, att de liksom lämna ökade garantier, att äggkärnan inom den stora gulemassan verkligen påträffar en sädeskärna, utan även på det sätt, att de ur de övertaliga sädeskropparna framgångna s. k. *gule-* eller *blommekärnorna* bilda ett slags provisoriska härdar för gulekornens bearbetning och tillgodogörande för fostrets räkning.

Om de könsbestämmande faktorerna. Det är lätt förklarligt, att frågan om, vilka de orsaker äro som bestämma avkommans kön, sedan gammalt varit föremål för stort intresse. Talrika äro de gissningar och hypoteser, som härvid uttalats. Ja, det är ej längesedan man på grunder, som måste betecknas såsom alldeles otillräckliga, på visst håll utomlands gjorde försök att genom en bestämd diet hos modern under havandeskapet hos människan påverka utvecklingen i den ena eller andra riktningen.

På senare åren har man alltmer upptagit frågan till experimentell bearbetning. Därvid har ett betydande erfarenhetsmaterial samlats till stöd för den uppfattningen, att hos skildkönade varelser, djur såväl som högre växter, könscellerna redan före befruktningen skulle äga en bestämd tendens till utveckling i riktning mot ett visst kön (*»progam könsbestämning»*). Det ena könet skulle därvid vara *»homogamt»* d. v. s. bilda blott ett slags, sannolikt könligt indifferent könsceller, under det att det andra könet vore *»heterogamt»* d. v. s. bilda dels hanligt dels honligt disponerade könsceller.

Dessa experimentella resultat hava visat sig stå väl tillsammans med vissa iakttagelser rörande olikheter i kärnsegmentens antal och beskaffenhet hos det heterogama könets könsceller. Icke blott hos ryggradslösa djur utan

på sista tiden även hos ryggradsdjur, bl. a. även hos däggdjur och människan, hava jämte de vanliga kärnsegmenten (*autosomerna*) anträffats *heterokromosomer*. Vanligen är det hanen, som är heterogam. Vid sädescellens mognadsdelningar (sid. 23) uppstå då två slags könsceller, av vilka det ena äger heterokromosom (»x-kromosom»), den andra saknar sådan. Det förra slaget framkallar vid befruktningen honligt, det senare slaget hanligt kön. I andra fall åter är kromosomernas antal visserligen detsamma hos hane och hona, men under det hos honan finnes två likstora x-kromosomer, äger honan ett till storleken omaka kromosompar, en större x-kromosom och en mindre y-kromosom. Av de mogna sädescellerna innehålla blott hälften x-kromosom, den andra hälften i stället y-kromosom. Den sistnämnda har då vid befruktningen samma verkan som frånvaron av x-kromosom i de först omnämnda fallen, d. v. s. framkallar hanligt kön hos embryot.

Här skall till sist ej lämnas helt onämnt, hurusom man på senaste tid hos människan trott sig finna hållpunkter för antagandet, att befruktningens tidsläge i förhållande till kvinnans menstruation skulle kunna öva inflytande på avkommans kön, så att en befruktning, skedd viss tid efter den menstruella blödningens upphörande skulle med större sannolikhet resultera i gossebörd, vid viss annan tidpunkt åter i flickebörd. Beaktansvärda inkast äro emellertid från flera håll gjorda mot dessa på statistisk väg grundade föreställningar, vilka givetvis ej stå rätt väl tillsammans med de här först refererade erfarenheterna.

STUDENTFÖRENINGEN VERDANDIS SMÅSKRIFTER. 89.

NÅGRA HUVUDDRAG

AV

FOSTERUTVECKLINGEN

MED HÄNSYN TILL FÖRHÅLLANDENA HOS MÄNNISKAN

AV

J. AUG. HAMMAR,

professor

II.

MED 26 FIGURER I TEXTEN

TREDJE GENOMSEDDA UPPLAGAN.

(Nionde—tolfte tusendet



STOCKHOLM

ALBERT BONNIERS FÖRLAG

Innehåll.

Några huvuddrag av fosterutvecklingen. II.

<i>Förord</i>	2
1. <i>Äggklyvningen</i> : Klyvningsperiodens omfattning. — Äggklyvningen hos däggdjuren. — Något om klyvningen hos lägre djurgrupper; olika former av klyvning. — Experimentell omvandling av fullständig klyvning i ofullständig. — Däggdjursäggets vidare öden under klyvningskedet. — Sammanhang mellan klyvningscellerna. — Klyvningscellernas lik- eller olikvärdighet	3—13
2. <i>Fostrets anläggning. Fosterhinnorna och fosterbihangen</i> : De tre fruktbladen. — Gastræateorien; gastrulationen. — Kaninfostrets anläggning och första utveckling. — Den yttre kroppsformens uppkomst; tarmens bildande. — Fosterhinnorna och fosterbihangen. — Några allmänna grundlagar vid utvecklingen; kroppscellernas egenart ...	13—31
3. <i>Om människoäggets utveckling; dess förhållande till livmodern</i> : De yngsta mänskliga ägg. — Något om människoäggets följande utveckling. — Avvikelser från kaninägget i byggnad. — Fosterhyllena hos människan; moderkakan. Amniossäcken. — Moderkakan hos andra däggdjur ...	32—43
4. <i>Avslutning</i> : Individens utvecklingshistoria belyser även släktets; den biogenetiska grundregeln	43—45

STOCKHOLM

ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI 1919

Förord.

Förevarande framställning utgör en fortsättning av den i n:r 88 av dessa småskrifter lämnade. Då den till stor del bygger på förutsättningar, som i n:r 88 lämnas, torde den böra studeras i anslutning till denna av varje läsare, som icke förut är med ämnet något hemmastadd.

1. Äggklyvningen.

Klyvningsperiodens omfattning. Efter avslutad befruktning inträder för ägget ett skede av tätt på varandra följande indirekta celledelningar. Dessa delningar leda i normala fall efter hand till uppkomsten av en ny flercellig organism. För vissa celler (t. ex. nervcellerna) avstannar förökningen relativt snart, redan under utvecklingstiden; inom cellerna i många kroppens vävnader och organ åter fortgå de ej blott under hela tillväxten, utan även, om än med mindre energi, efter dennas avstannande, ja, ända till livets slut, i den mån förbrukade och avdöda celler behöva ersättas av nya. Från denna synpunkt skulle man kunna säga, att ett äggs delnings- eller klyvningsperiod omfattar hela livslängden hos den individ, som ur detta ägg framgått.

Då man emellertid till en vida kortare tidrymd begränsat, vad man kallat äggklyvnings-skedet, så är det icke

blott därför, att den hastighet, med vilken celldelningarna slag i slag följa på varandra, i allmänhet synes vara större under den första delningsperioden än längre fram. Det är framför allt på den grund, att under denna första tid ej någon egentlig volymförökning förekommer, sådan som annars är förbunden med cellbildningen, utan densamma medför under denna period egentligen en (mer eller mindre fullständig) uppdelning av det redan i äggcellen anhopade materialet på ett flertal celler, med gruppering av detta material kring ett ökat antal kärnor och centralkroppar.

När i fortsättningen äggets delningsprodukter — *klyvningscellerna* — genom utifrån upptagen näring verkligen tilltaga i volym, är denna tillväxt merendels ej lika stor hos alla cellerna, utan inom vissa delar av ägget föröka sig cellerna och tillväxa hastigare, inom andra långsamare. Den olika tillväxten leder till uppkomsten av mer invecklade formförhållanden, vilka då träda i förgrunden av utvecklingen och liksom bortskymma själva delningsprocessen. Det är därför blott den tidigare, mer i ögonen fallande delningsperioden, som betecknas såsom äggklyvningskedet.

Äggklyvningen hos däggdjuren. Förloppet vid äggklyvningen är i huvudsak likartat hos flertalet undersökta däggdjur, så hos hund, kanin, flädermus, mus m. fl. Ägget delar sig därvid genom indirekt delning till en början i två ungefär likstora klyvningsceller (fig. 1 A), vilka var för sig på nytt undergå en liknande delningsprocess. Härigenom uppstår alltså ett 4-celligt stadium (fig. 1 B); på detta följa 8- och 16-celliga stadier (fig. 1 C) o. s. v., så att till sist inom äggmembranen uppstår en i stort taget sfärisk ansamling av ännu så länge tätt sammanliggande celler. Då varje yttligt liggande av dessa »*klyvningskulor*» med en rundad yta buktar något över det helas nivå, får hela bildningen ett mullbärslikt utseende, därav dess namn *morula* (fig. 1 D).

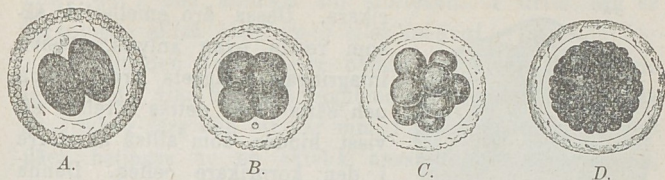


Fig. 1.

Hundägg från äggledaren, omgivna av det radiärstrimmiga hyllet, vid vars utsida talrika sädesceller hänga fast. *A* ägget delat i två celler; båda riktningscellerna synliga. Ägget omges ännu av follikelceller. *B* ägg med fyra klyvningsceller, blott den ena riktningscellen är synlig. *C* åtta klyvningsceller. *D* mulbärsform med många små celler. (Från Ö. Schultze efter Bischoff.)

I fullt så regelbunden följd, som ovan antyddes, går dock cellförökningen mera sällan. Detta sammanhänger med gulekornens mängd och fördelning. Redan de två första klyvningscellerna i däggdjursägget visa ofta någon skillnad i storlek: den större är då även den på gulekorn

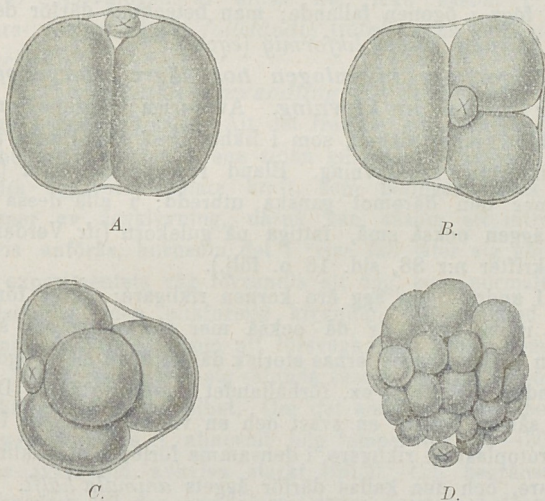


Fig. 2.

Ägg av mus i klyvningskedet. *A* två-celligt. *B* tre celligt. *C* fyra celligt och *D* tjugufem-celligt stadium. I *A—C* äro äggen omgivna av det radiärstrimmiga hyllet; i *D* har detta redan försvunnit. En riktningskropp, märkt med *X* är synlig i alla bilderna. 500 ggr förstörade. (Efter Sobotta.)

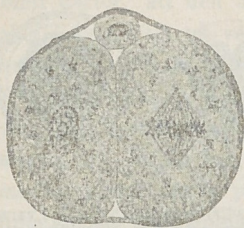


Fig. 3.

Snitt genom musägg med två celler, av vilka den ena befinner sig i indirekt delning. Därjämte en riktningsoell, 500 ggr förstör. (Efter Sobotta.)

rikare. Dessa äro emellertid, såsom redan ovan antytts, passiva inlagringar i äggets protoplasma och sätta emot dettas rörelser ett visst hinder, som alltså är större i den kornrikare cellen. Denna och dess avkomlingar komma därför något efter vid delningsprocessen. På det 2-celliga stadiet följer alltså ofta ett med 3 celler, innan det 4-celliga kommer till utbildning, o. s. v. (fig. 2 och 3).

De kornrikare klyvningscellerna äro därvid i regel större och färre än de kornfattigare, som hunnit uppdelas sig i flera och därför smärre celler. Inom de allra flesta högre däggdjurs ägg är dock skillnaden mellan klyvningsprodukterna föga i ögonen fallande; man betecknar därför dessa äggs klyvning såsom *likformig* (*equal*).

Något om klyvningen hos lägre djurgrupper.

Olika former av klyvning. Av övriga ryggradsdjur är det blott lancettfisken, som i likhet med däggdjuren äger en likformig äggklyvning. Bland ryggradslösa djur förekommer den däremot ganska utbredd; i alla dessa fall äro äggen också små, fattiga på gulekorn (jfr Verdandis småskrifter n:r 88, sid. 16 o. följ.).

I andra djurs ägg äro kornen rikligare; deras fördelning inom ägget är då också mer olikformig och skillnaden i klyvningscellernas storlek därför även mer i ögonen fallande. Så är t. ex. förhållandet i grodans ägg. Detta äger såsom bekant en svart och en vit hälft. I den förra är protoplasmat rikligare, i densamma förlöper utvecklingen raskare, och den kallas därför äggets *animala hälft*. Den vita delen åter är kornrikare, klyvningen går därför här långsammare, och cellerna överträffa i denna *vegetativa*

häft de i den animala till storleken. I detta ägg är klyvningen alltså *olikformig* eller *inequal*.

Skillnaden är än mer påfallande inom exempelvis fågelägget. Här finnes å äggulans yta en liten rund fläck av vitaktig färg och ett par mm. i genomskärning. Denna fläck betingas av en skivlik ansamling av protoplasma, den s. k. *groddskivan*, vilken innesluter groddblåsan. Hela den övriga delen av äggcellen, d. ä. äggulan, är fattig på protoplasma och innehåller förnämligast talrika stora gulekorn. Det är därför blott inom groddskivan, som äggklyvningen här förlöper, det är först genom groddskivans tillväxt, som den cellulära delen av ägget vinner i omfång, och det är där, som fostret anlägges. Från denna synpunkt betecknas groddskivan såsom äggets *bildningsgula*, under det att den kornrika återstoden av gulan tjänar att lämna material för tillväxten och därför kallas *näringsgula*. Klyvningen är alltså här icke såsom i däggdjurs- och grodägget *fullständig* (*total*), utan *ofullständig* (*partiell*).

Experimentell omvandling av fullständig klyvning i ofullständig. Att det framför allt är det inbördes förhållandet mellan å ena sidan gulekornens massa, å den andra äggprotoplasmas kraft, som betingar dessa olika former av äggklyvning, därpå kan såsom ett intressant bevis anföras, hurusom det i vissa fall låter sig göra, att på experimentets väg förvandla ett ägg, som normalt äger fullständig, men olikformig klyvning, till ett med ofullständig klyvning genom att försvaga dess protoplasma.

Grodägget klyver sig sålunda såsom sagt under normala förhållanden i sin helhet. Om det emellertid efter befruktningen förvaras i abnormt hög temperatur (25—30° C.) eller tvärt om avkyles starkt (till 0° C.), begränsar sig klyvningen till den protoplasmarikare animala halvan, den vegetativa förblir odelad. Förhållandena äro då principiellt likartade med de i fågelägget.

Däggdjursäggets vidare öden under klyvningskedet. Hos de däggdjur, där man känner förhållandena något närmare, har man funnit äggklyvningen till större eller mindre del förlöpa, medan ägget genom cilierörelsen, möjligen även genom sammandragningar av äggledarens muskulösa vägg, drives in mot livmoderns hålighet. Ungefär vid samma tidpunkt, då ägget inträder i denna, undergår morulan en ytterligare omvandling. I dess inre uppkommer

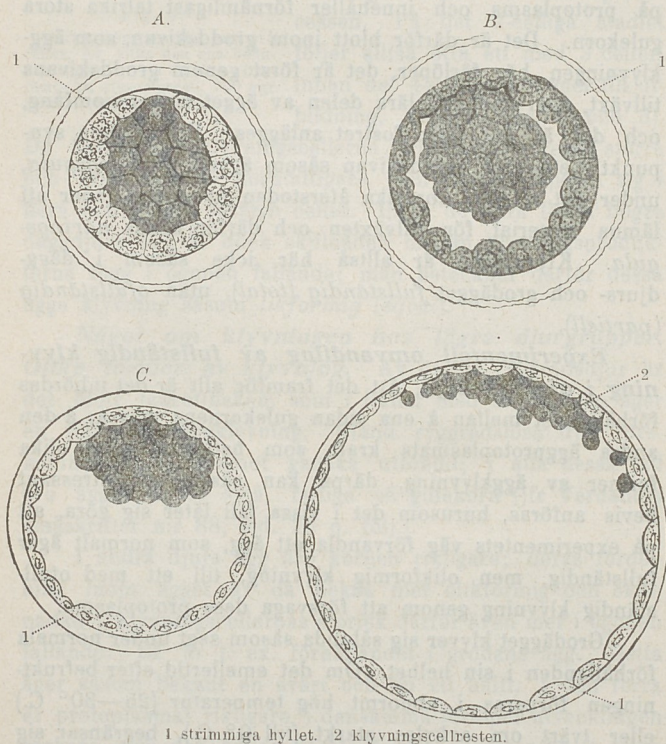


Fig. 4.

Genomsnitt genom kaninägg i klyvningskedets senare del. *A* mullbärsform. *B* klyvningshålans första uppträdande. *C* förstoring av densamma. *D* groddskiveblåsan bildad. (Från Quains Anatomy efter v. Beneden.)

en hålighet, sannolikt framkallad därav, att morulans yttre celler, vilka ofta äro protoplasmarikare och därtill genom sitt läge lättare tillgängliga för näringstillförsel från omgivningen, dela sig hastigare än de inre. Dessa senare förmå ej längre utfylla rummet innanför det yttre cellagret, ett mellanrum, *klyvningshål*an, uppkommer (fig. 4 B), uppfyllt av vätska. I det denna hastigt förökas (fig. 4 C), vinner den inre håligheten raskt i omfång.

Morulan ombildas på detta sätt till en blåsa, *groddskiveblåsan* (*blastodermblåsan*), vars vägg består av ett enkelt lager platta celler, intill vilkas insida på ett ställe en skivlik ansamling av mer rundade celler sluter sig (fig. 4 D). Denna ansamling, *klyvningscellsresten*, härstammar från de inre cellerna inom morulan.

Med utbildandet av groddskiveblåsan räknas däggdjursäggets klyvningskedede avslutat. Ägget befinner sig nu i livmodern.

Sammanhang mellan klyvningscellerna. Det är för åtskilliga ryggradslösa djurs ägg visat, att klyvningsprocessen ej leder till uppkomsten av celler, som äro från varandra fullt frigjorda. Insnöringsfåran vid celledningen skär ej helt igenom, utan vid ytan av ägget kvarstår alljämt ett sammanhang klyvningscellerna emellan (fig. 5). Då detta förhållande gjorts sannolikt även beträffande vissa ryggradsdjurs ägg, synes det ej otroligt, att detsamma har en allmän giltighet.

Härtill kommer, att på senare åren ävenledes påvisats, hurusom äggets klyvningsceller i många fall äga förmågan att ingå nya förbindelser med varandra.

Förekomsten av dylika från början bestående (primära) eller nybildade (sekundära) förbindelser klyvningscellerna emellan är ägnad kasta ljus icke blott över många mera mekaniska förhållanden, veckbildningar o. d. under utvecklingens fortgång, utan ock över cellernas förmåga att i sina livsytringar öva direkt inflytande på varandra.

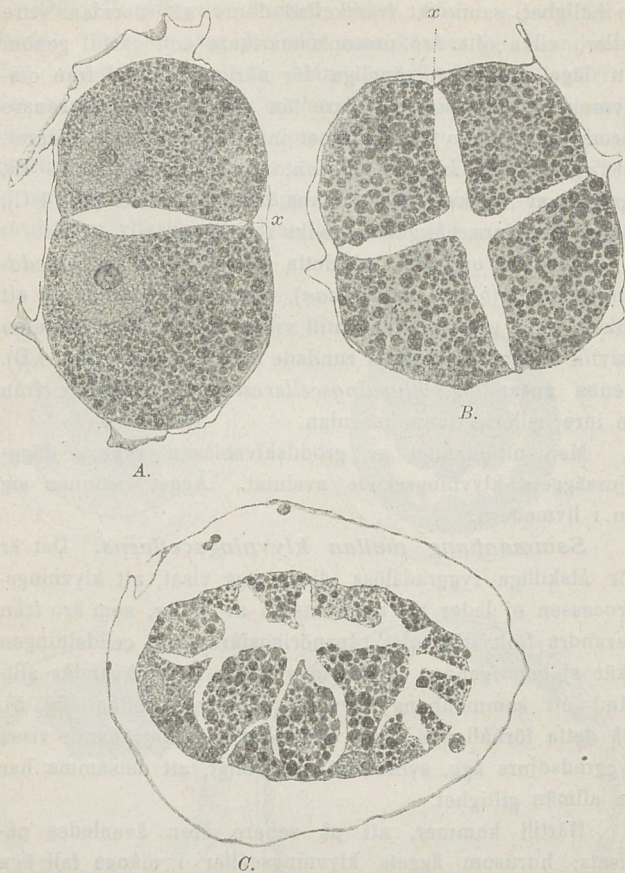


Fig. 5.

Ägg av blötdjur (*Aeolis papillosa*). Klyvningscellerna hava med konst dragits isär för att visa det vid ytan bestående sammanhanget dem emellan (vid x). Detta är på ett par ställen i *C* Brustet. *A* två-celligt, *B* fyra-celligt och *C* flercelligt stadium. 500 ggr förstörade.

Klyvningscellernas lik- eller olikvärdighet. Då man överblickar äggets klyvningsprocess, framställer sig osökt den frågan, i vad mån de genom klyvningen bildade

cellerna äro varandra likvärdiga eller till beskaffenheten väsentligen olika.

Möjligheten av en tidigt inträdande olikvärdighet mellan klyvningscellerna, bekräftas ock av de i Verdandis småskrifter n:r 88 (sid. 39 o. följ.) anförda intressanta olikheterna i kärnornas byggnad hos de celler, ur vilka könscellerna och de, ur vilka de somatiska cellerna leda sitt ursprung i hästspolmaskens ägg.

I andra fall har man gjort iakttagelser, som häntyda på, att tidigt ett särskiljande av materialet för fosterkroppens båda hälfter (högra och vänstra halvan) kan äga rum. I en del ägg visa klyvningscellerna mycket snart en symmetrisk anordning kring ett mittplan, vilket ej sällan motsvarar det första klyvningsplanet. Detta mittplan blir då i normala fall även den nya individens mittplan.

Även för andra ägg, såsom t. ex. grodägget, har man kunnat fastställa, att det delningsplan, som skiljer de båda första klyvningscellerna från varandra, i regel även motsvarar grodlarvens mittplan. Även här skiljer sålunda första klyvningsfåran i allmänhet materialet för högra kroppshalvan från det för den vänstra. Denna iakttagelse har vunnit experimentell bekräftelse; det har lyckats att i grodägg på 2 cellstadiet med en glödgad nål döda den ena cellens kärna och därigenom komma utvecklingen i denna cell att avstanna, under det att den fortgick i den andra äggshalvan; härvid uppstodo halva grodlarver, där den ena kroppshalvan ersattes av den skadade cellen, under det att den andra visade en mer eller mindre framskriden utveckling.

Dylika erfarenheter hava lett en del forskare till den uppfattningen, att icke blott materialet för de båda kroppshalvorna utan över huvud för de organ, som ingå i dessa halvor, skulle vara liksom förutbestämt redan inom det oklurna ägget. I äggcellen skulle alltså finnas organbildande områden, vilka genom klyvningen skulle efter hand avsöndras från varandra. Utvecklingen skulle vara

ett mosaikarbete av ett antal genom inre krafter styrda mer självständiga delar. Därav denna uppfattnings namn: *mosaikteorien*.

Problemet har emellertid icke visat sig så enkelt, som till en början kunde synas. Andra experiment hava givit motsägende resultat. I många djurs ägg kan man icke blott i 2-cellskedet utan i åtskilligt senare klyvningsskeden (i lancettfiskens ägg ännu i 16-cellskedet) genom skakning eller andra mekaniska ingrepp skilja cellerna från varandra, utan att deras förmåga av vidare utveckling däri-genom går förlorad. De utveckla sig emellertid i allmänhet därvid icke blott till en del av en larv, utan var cell visar sig kunna giva upphov till en hel, fastän till omfånget förminskad larv — en dvärglarv. Klyvningscellerna visa sig i dessa fall sålunda innehålla material ej blott till någon viss del av kroppen utan förmå bilda en hel individ.

Vidare har man genom att vid börjande äggklyvning utsätta ägget för tryck (mellan glasskivor, i trånga kapillärrör o. d.) kunnat förändra dess form och därmed även de vid klyvningen bildade cellernas inbördes läge, så att detta blir ett helt annat än under naturliga förhållanden, och det oaktat ur dessa ägg erhållit fullt normala larver.

Av dylika försöksresultat har man velat draga den slutsats, att det icke hos ägget finns någon förutbildad byggnad, som betingar en djupare olikhet hos klyvningscellerna, utan att dessas utveckling och bestämmelse i organismen beror på det läge de där intaga: olikheten dem emellan är ej förutbildad, utan kommer till stånd under utvecklingens fortgång.

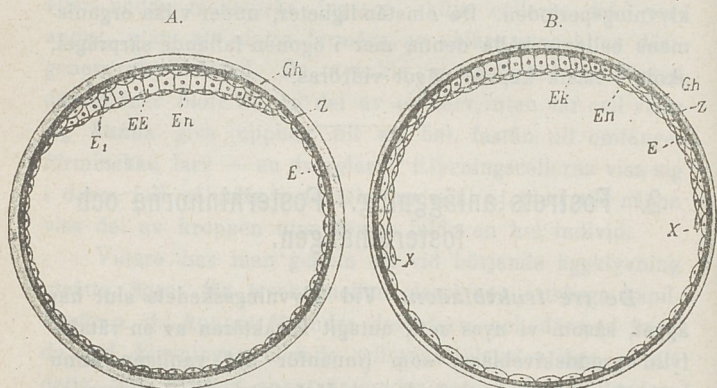
En senare tids erfarenhet har visat, att båda serierna av iakttagelser äro riktiga. I vissa djurslags ägg, s. k. *mosaikägg*, är redan i tvåcellstadiet utvecklingen på ett avgörande sätt inställd i viss riktning. Hos andra djurslag äga äggen under klyvningsskedet ännu en mera obestämd karaktär, som tillåter dem i stor utsträckning utjämna lidna

substansförluster (s. k. *regulationsägg*). Även hos dessa senare uppträder emellertid under utvecklingens fortsatta gång en olikvärdighet, en differentiering mellan olika äggets celler eller cellgrupper. Skillnaden mellan mosaik- och *regulationsägg* torde sålunda vara en blott relativ. Den tidpunkt, då organismens celler erhålla en *för mikroskopet skönjbar mer karaktäristisk olikhet* i byggnaden, ligger emellertid i båda fallen som regel mycket senare än under klyvningsperioden. De omständigheter, under vilka organismens celler erhålla denna mer i ögonen fallande särprägel, skola i nästa kapitel något vidröras.

2. Fostrets anläggning. Fosterhinnorna och fosterbihangen.

De tre fruktbladen. Vid klyvningskedets slut har ägget, såsom vi nyss sett, antagit karaktären av en vätskefylld groddskiveblåsa, som (innanför det vanligen ännu kvarstående, men utspända och förtunnade radiärstrimmiga hyllet) begränsas av ett lager platta celler, mot vars insida på ett begränsat område en linsformig cellanhopning vilar (fig. 4 D). Denna, som till en början har karaktären av en ordnad cellmassa, antager snart nog en mer regelbunden byggnad, i det dess celler anordna sig i två lager (EE och En i fig. 6 A). Med det ytligaste av dessa införliva sig de utanför belägna platta cellerna (E_1 i fig 6 A), och så uppkomma två av celler bestående blad eller lager: de *båda ursprungliga eller primära frukt- eller groddbladen* (fig. 6 B), *ett yttre eller övre (ektoderm eller epiblast)* och *ett inre eller undre (entoderm eller hypoblast)*. Under det att det yttre från början sträcker sig över hela groddskiveblåsan, har det inre i begynnelsen blott en utsträckning, som omfattar närmaste omgivningen

av det ställe, där klyvningscellsresten ursprungligen låg. Dess celler föröka sig emellertid hastigt, och det inre fruktbladet utbreder sig därvid längs en allt större del av det yttres inre yta (fig. 6 B), tills slutligen hela blåsan är tvåbladig. Mellan dessa båda först bildade fruktblad, uppträda vidare celler, som härstamma från ettdera eller båda dessa fruktblad; de bilda mellan dem ett tredje celllager, *det mellersta fruktbladet* (*mesodermet* eller *mesoblasten*).



*E*₁, *E* och *EE* yttre fruktbladet.
En inre fruktbladet.
Gh slemlager. *Z* strimmiga hyllet.

Ek och *E* yttre, *En* inre fruktblad.
Gh slemlager. *Z* strimmiga hyllet.
XX gränsen för inre fruktbladets utbredning.

Fig. 6.

Förenklad framställning av de två ursprungliga fruktbladens bildning i kaninens groddskiveblåsa. *A* visar yttre fruktbladet ännu med två cellager. I *B* hava de sammansmält till ett. (Efter O. Schultze.)

De tre fruktbladen äro bildningar, som förefinnas vid alla flercelliga djurs utveckling, och man antager dem vara inom hela djurserien likvärdiga — ett antagande, som åtminstone för de två primära fruktbladens vidkommande synes vara väl grundat.

Gastræateorien; gastrulationen. Det utvecklingsstadium, då ägget äger en tvåbladig byggnad, har man kallat gastrulastadiet. Många lägre djur äro redan i detta

skede fritt kringssimmande larver, *gastrula-larver*. Antagandet, att en dylik tvåbladig blåsa — ett *urtarmdjur*, *gastræa* — skulle vara den gemensamma stamform, ur vilken alla flercelliga djur utvecklats sig, utgör innebörden av den av *Hæckel* uppställda, mycket omskrivna s. k. *gastræateorien*.

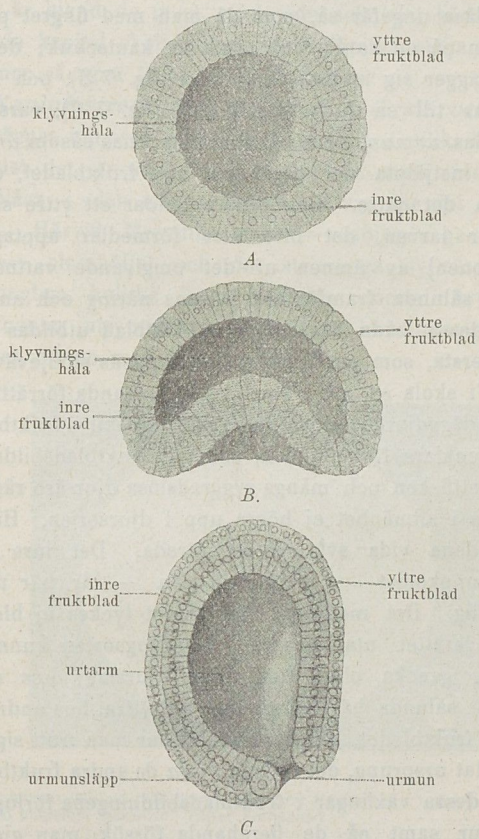


Fig. 7.

Inre fruktbladets bildande (gastrulationen) hos lancettfiskens ägg (äggen äro framställda halverade). *A* blåsan före gastrulationens början. *B* pågående instjälpning. *C* processen avslutad. (Från Kollmann efter Hatschek.)

Hos de lägre djuren förekomma larvformer med gastrulatyp mer utpräglade än hos de högre. Den uppstår där mycket ofta — så t. ex. hos lancettfisken — genom instjälplning av en såsom slutresultat av klyvningen framgången blåsa (fig. 7 A). Genom instjälplningen omformas denna blåsa ungefär så, som då man med fingret pressar in väggen på en vanlig bollspruta av kautschuk; den ena väggen lägger sig in mot den andra (fig. 7 B), och blåsan förvandlas till en dubbelväggig skål (fig. 7 C), vars mynning kallas *urmun*, vars hålighet betecknas såsom *urtarm*. Blåsans instjälpta del utgör det inre fruktbladet, den ej instjälpta det yttre. Det senare bildar ett yttre skyddslager för larven, det inre åter förmedlar upptagandet (resorptionen) av ämnen ur det omgivande vattnet, det förestår sålunda framför allt larvens näring och andning. Mellan dessa båda ursprungliga fruktblad utbildas sedan det mellersta, som ger upphov till kroppens stödjevånader m. m. Vi skola se, att i stort taget enahanda förrättningar även hos däggdjuren ombesörjas av de respektive fruktbladen.

De enklare förhållanden, som vid fruktbladsbildningen hos lancettfisken och många ryggradslösa djur äro rådande, återfinnas i allmänhet ej högre upp i djurserien. Här äro förhållandena vida svårare att utreda. Det inre fruktbladets uppkomst — *gastrulationen* — är här mindre överskådlig. Det mellersta fruktbladet tyckes ej blott till utvecklingssättet utan även till ursprungsorten kunna förhålla sig ganska olika hos olika djurslag; hos en del synes det sålunda härstamma från det yttre, hos andra från det inre fruktbladet, hos ännu andra har man trott sig finna ett blandat ursprung, det är från *båda* de andra fruktbladen.

På dessa växlingar i fruktbladsbildningens förlopp hos olika djur samt på de flerehanda försök, man gjort att under gemensam synpunkt sammanföra dem, kan jag emellertid här ej vidare ingå. Jag måste nöja mig med att framhålla, hurusom även för däggdjuren de tre frukt-

bladen äro *ursprungliga* eller *grundorgan* vid utvecklingen, ur vilka ej blott fosterkroppen utan även vissa densamma omslutande hyllen eller vidsittande bihang taga sitt ursprung.

Jag övergår till att i huvuddrag skildra däggdjursäggets vidare utveckling på grundvalen av kaninägget, vilket är bland de mest studerade och bäst kända. I ett följande kapitel skola sedan några för människans utveckling mer säregna förhållanden vidröras.

Kaninfostrets anläggning och första utveckling.

Kaninägget omgives i äggladaren av ett slemligt hölje, som omsluter det strimmiga hyllet. Det inkommer såsom groddskiveblåsa i den trånga livmoderhålan, där det raskt förstoras. Härvid försvinna snart — möjligen genom bristning — slemhöljet och det strimmiga hyllet. Blåsans ursprungliga kullika form förändras under inflytandet av det knappa utrymmet i livmoderns kanalformiga, trånga hålighet till en mer äggrund (fig. 8).

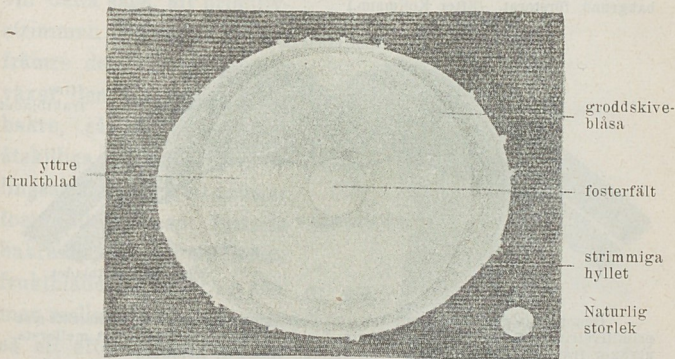


Fig. 8.

Groddskiveblåsan från kanin; 10 ggrs förstoring; i nedre högra kanten visas den naturliga storleken. (Efter Kollmann.)

Under det att de båda ursprungliga fruktbladen anläggas och det inre alltmer utbreder sig, tillväxa på det ställe, där klyvningcellsresten en gång låg, yttre fruktbladets

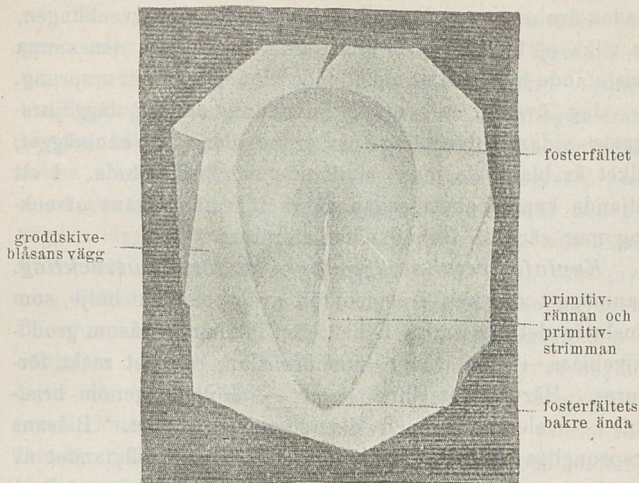


Fig. 9.

Fosterfält av kaninägg, utskuret från groddskiveblåsan och sett mot mörk bakgrund, förstorat. (Efter Kollmann.)

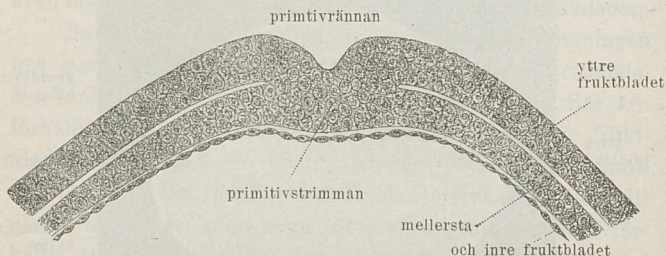


Fig. 10.

Genomsnitt genom fosterfältet vinkelrätt mot dess yta och vinkelrätt mot primitivstrimman för att visa de tre fruktbladens förhållande; det mellersta utväxer från det yttre. 220 eggs förstoring. (Efter v. Kölliker.)

celler i höjd, fruktbladet blir därför här tjockare och ogenomskinligare. Det område, där detta äger rum, kallas *fosterfältet* eller *groddskivan*. Inom detta är det, som fostret anlägges.

Fosterfältet är till en början cirkelrunt, men blir sedan mer långsträckt i äggets längdriktning: först ovalt,

så mer päronformigt och slutligen biskviformigt. Medan det ännu äger oval eller päronform, uppstår i dess smalare del en i dess mittlinje förlöpande linjeformig förtjockning eller grumling, *primitivstrimman*, längs vars mitt en grund insänkning, *primitivörännan*, går fram (fig. 9 och 10).

Primitivstrimmans läge motsvarar det blivande fostrets mittlinje. Fosterfältets smala ända motsvarar fostrets svansända, dess breda motsvarar huvudändan.

Man har tytt primitivörännan än såsom en urtarm, än såsom en på längden utdragen och sammanvuxen urmun. Inom dess närmaste omgivning utväxer det mellersta fruktbladet från det övre. Det område, där de sammanhänga, är det, som vid betraktande från ytan visar sig mer ogenomskinligt och betecknas såsom primitivstrimman (fig. 10).

Sammanhanget mellan övre och mellersta fruktbladen löses i riktning framifrån bakåt (det är från den bredare mot den smalare ändan av fosterfältet); med andra ord vill detta säga, att primitivstrimman förkortas i sin främre del. Samtidigt tillväxer den emellertid i sin bakre, så att den även i åtskilliga följande utvecklingskedan alljämt intager fosterfältets, resp. fostrets bakre ända. Det mellersta fruktbladet utbreder sig allmer mellan de båda övriga, så att efter hand icke blott fosterfältet utan även allstörre del av omgivningen blir trebladig.

Inom vart och ett av de tre fruktbladen uppträda under den närmaste tiden förändringar, av vilka många taga sig uttryck i fosterfältets utseende.

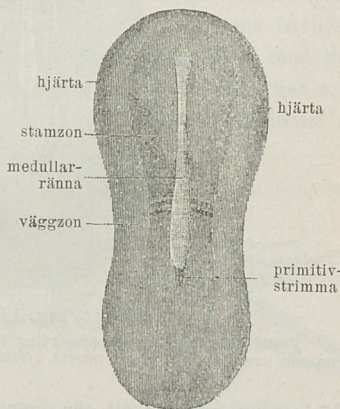


Fig. 11.

Fosterfält från sju dygn gammalt kaninägg. 20 ggr förstorat. (Efter v. Kölliker.)

Av det *yttre fruktbladet* förtjockas sålunda en relativt bred, i medellinjen liggande remsa och bildar den s. k. *medullarskivan* (fig. 11), vilken rännformigt insänkes till den längsgående *medullarrännan* (fig. 13); dennas vallformigt upphöjda ränder mötas slutligen och sammanväxa.

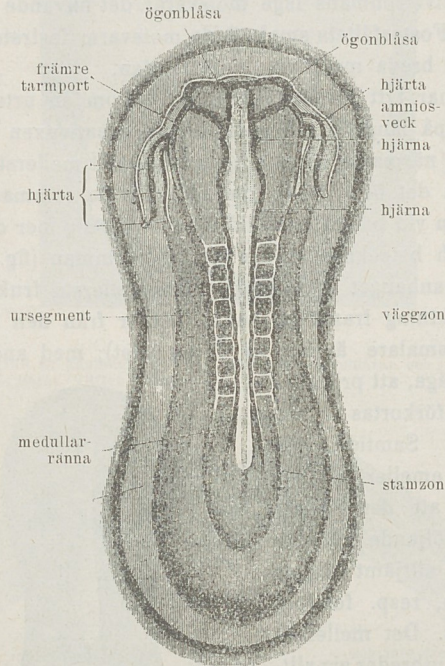


Fig. 12.

Fosterfält med närmaste omgivning från ungefär åtta och ett halvt dygn gammalt kaninägg. 24 ggr förstorat. (Efter v. Kölliker.)

Härigenom uppstår ett rör, *medullarröret*, vilket närmast ger upphov till det centrala nervsystemet. Medullarrörets främre ända sluter sig tidigare, är bredare och ger upphov till hjärnan (fig. 12). Från densamma utväxa såsom blåslika utbuktningar, en åt var sida, *de primära ögonblåsorna*

(fig. 12), vilka äro anläggningarna till ögonens näthinnor. Den del av yttre fruktbladet, vilken ej förtjockats till medullarskiva, kallas *hornbladet* och bildar överhuden med dess körtlar, hår o. s. v. Därjämte framgå av densamma ett par groplika insänkningar, som avsnöras till blåsor, *hörselblåsorna*, och bilda innerörat. Ett par andra dylika gropar, *luktgroparna*, bilda med bibehållande av sitt sammanhang med hudytan (den främre-övre delen av näshälorna.

Det från början parigt anlagda *mellersta fruktbladet* uppdelas på vardera sidan genom en rad tvärgående springformiga inskarningar i ungefär likstora fyrsidiga stycken, kallade *ursegment*. Segmenteringsprocessen fortskrider huvudsakligen framifrån bakåt (jfr fig. 11 och 12). Det område av fosterfältet, som på detta sätt segmenteras, benämnes *stamzonen*, det därutanför belägna, som skall bilda sido- och bukväggen hos fostret, kallas *väggzonen* (fig. 11 och 12). Ur ursegmenten utvecklas framför allt (flertalet av) de muskler, vilka förmedla kroppens frivilliga rörelser. Utåt sammanhänger varje ursegment med den icke segmenterade delen av mellersta fruktbladet, den s. k. *sidoskivan* (fig. 13). Genom uppträdandet inom denna av

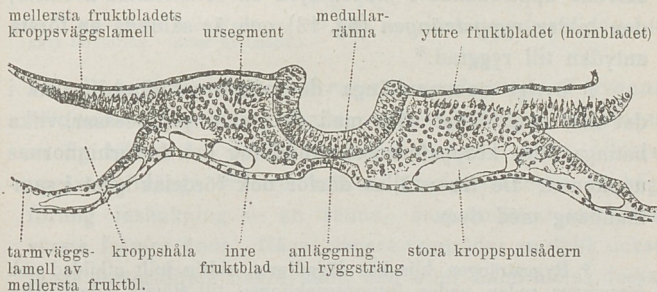


Fig. 13.

Tvärsnitt genom bakre delen av ett 9 dygns gammalt kaninfoster med öppna medullar- och ryggsängsriännor. Omkring 160 ggrs förstoring. (Efter Chievitz.)

en från början helt smal och springformig, sedan vidare håligheter uppdelas den i två blad. Håligheten är anläggningen till de *stora kroppshålorna*, lung- och hjärtsäcks-hålorna samt bukhålan. Av de båda bladen ingår det yttre i bildandet av den yttre kroppsväggen, den inre i bildandet av tarmväggen. De betecknas därför i fortsättningen såsom *kroppsväggs-* resp. *tarmväggslamellen av mellersta fruktbladet*. Från mellersta fruktbladet utgår även bildningen av *urin-* och *könsapparatusens* väsentligare delar samt *kärtsystemet*. I främre delen av fosterfläcken uppträder inom tarmväggslamellen ett rör å var sida; detta pariga rör är första utkastet till *hjärtat* (fig. 11, 12 och 14). Vid den vikningsprocess, som betingar fostrets uppkomst (se nedan), mötas rören från båda sidor i medellinjen och sammansmälta till ett enda, den opariga anläggningen till hjärtat. Äntligen framgår ur nästan hela det mellersta fruktbladets område celler, vilka växa icke blott mellan utan även in i kroppens övriga organ och så bilda stommen eller *stödjeövnaden* i kroppen, i det de förnämligast omvandlas till *bindväv*, *brosk* eller *ben*.

I det *inre fruktbladets* nivå har redan före medullarskivans uppträdande i medellinjen en cellstrimma avskilt; den bildar *ryggsträngen* (fig. 13) och är sålunda en första antydning till ryggrad.*

I övrigt sammanhånga de tidigaste förändringarna i det inre fruktbladet nära med de veckningsprocesser, vilka betinga yttre kroppensformens utbildning och fosterhinnornas uppkomst. De framställas därför ock fördelaktigast i sammanhang med dem.

* Ryggsträngen blir hos däggdjuren aldrig fullt utbildad och försvinner redan under fosterutvecklingen till största delen. Hos lägre ryggradsdjur når den en vida högre utveckling. Hos lancettfisken är den sålunda den enda ryggrad, som över huvud här bildas. Hos nejonögat m. fl. fiskar kvarstår den även hela livet igenom, bildande en voluminös, av kotornas brosk omsluten stav.

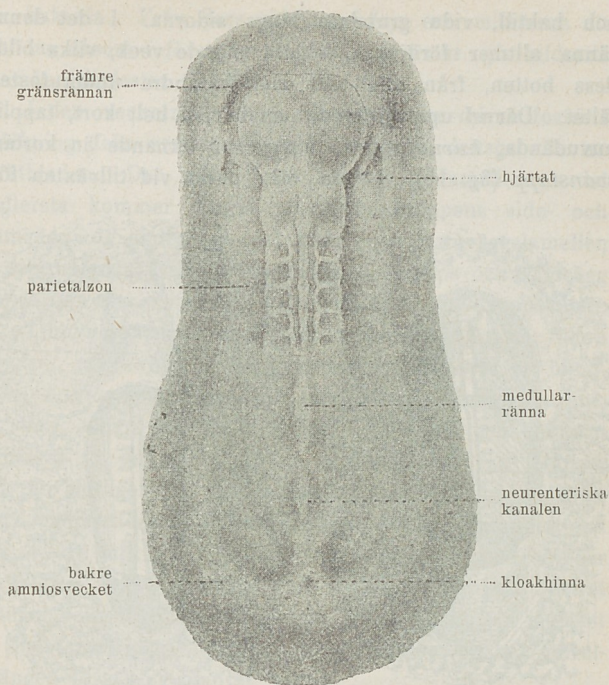
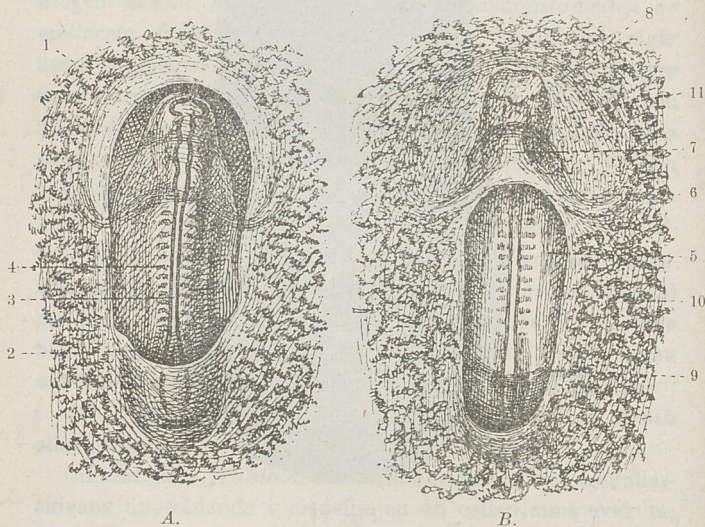


Fig. 14.

Kaninfoster med fyra och ett halvt ursegment, sett från ryggsidan. 15 ggrs förstoring. (Efter Kollmann.)

Den yttre kroppsformens uppkomst. Tarmens bildande. Vid den tidpunkt, som ungefärligen motsvaras av fig. 12 och 14, då de första ursegmenten redan bildats, uppträder längs främre kanten av fosterfläcken en bågformig insänkning — en ränna, som omfattar medullar-rörets främre ända. Något senare uppträder en dylik också längs fosterfältets bakre kant, och efter hand mötas dessa, *den främre och den bakre gränsrännan* längs fosterfältets sidokanter, så att en enhetlig ringformig gränsränna uppstår, vilken emellertid alltjämt är djupast fram till

och baktill, vida grundare längs sidorna. I det denna ränna alltmer fördjupas, skjuta sig de veck, vilka bilda dess botten, från alla håll mot varandra under fosterfältet. Därvid uppstår en till en början helt kort, tapplik huvudända, *huvudtappen*, vidare en liknande än kortare *svanstapp* (fig. 15). I den mån dessa vid tillväxten för-



A.

1 huvudkappan. 2 svanskappan.
3 medullarrör. 4 ursegment.

B.

5 tarmrännan. 6 främre tarmporten.
7 hjärtat. 8 huvudkappan. 9 bakre
tarmporten. 10 blodkärl i gulesäckens
vägg. 11 huvudtappen.

Fig. 15.

Kaninfoster under pågående insnörning från omgivningen samt amniosbildning. A från yttre eller ryggsidan. B från inre eller buksidan. 13 eggs förstoring. (Efter Chievitz.)

längas, kommer fostret att blott genom en någonstädes från mitten av dess undre eller buksida utgående stjälk, *navelsträngen*, sammanhänga med sin omgivning. Navelsträngen är till en början helt kort och grov, utväxer sedan till en längre och förhållandevis smalare sträng. Fostret är nu ej längre rakt, utan C-formigt hoprullat mot

sin buksida. Från dess sidoytor börja extremiteterna att utbildas såsom i förstone knopplika utväxter (jfr bilderna av människofoster fig. 22).

I den veckningsprocess, som betingar denna fostrets stjälkning från omgivande delar av ägget, deltaga alla tre fruktbladen. Det yttre jämte kroppsvägglamellen av det mellersta kommer därvid att bilda kroppens sido- och framvägg; de andra två (det undre och tarmvägglamellen av det mellersta) åter bilda tarmväggen. Kropps- och tarmvägg skiljas i en stor del av sin utsträckning genom kroppshålan.

I huvudtappen kommer sålunda en ficklik tarm, *fram-tarmen*, att skjuta in, i svanstappen likaledes en blind-säck, *baktarmen*. Ingången till den förra kallas *främre*, till den senare *bakre tarmporten*. Fram- och baktarm förlängas, i den mån huvud och svans tillväxa i längd, tills de slutligen — genom gränsrännans inskärande även längs sidokanterna av fosterfläcken — möta varandra och den i sin mitt förut rännformiga tarmen därmed antager karaktären av ett enhetligt rör, vilket genomdrager fostret i större delen av dess längd och blott på sin mitt medelst en helt smal gång, *gulegången*, genom naveln och navelsträngen fortsätter utanför fostret.

Mun- och stolöppningarna uppstå först i andra hand såsom genombrottsöppningar utåt. Den sistnämnda är länge avspärrad genom en av inre och yttre fruktbladen bildad s. k. *kloakhinna* (fig. 14). Jämte det att munöppningen uppstår på framtarmens främre yta, uppträda på dess sidoyta fem par i det närmaste tvärställda springor — *gälspringorna*. Dessa äro hos däggdjuren i regel ej öppenstående utan stängda av tunna hinnor. De äro av övergående natur och försvinna snart; blott den främsta kvarstår delvis, bildande bl. a. yttre hörselgången och mellanörat.

Från baktarmen uppkommer redan tidigt en blåslik utbuktning, *allantois*. Denna växer hastigt, så att den ej

får plats i fostrets inre. Den förskjutes genom den då ännu helt vida naveln ut ur fostret och kommer genom sina medföljande kärl, *navelkärlet*, att spela en viktig roll vid fostrets näring och andning, varom mera nedan.

Av det inom fostret bildade tarmröret framgår ej blott matsmältningskanalen från trakten av munöppningen ända ned till stolgången, utan genom utväxning från densamma uppkomma även de till matsmältningsapparaten hörande större och mindre körtlarna, spottkörtlarna, levern o. s. v. På snarlikt sätt utväxa från framtarmen även andedräftsorganen (luftstrupen med struphuvudet, luftrören och lungorna).

Fosterhinnorna och fosterbihangen. Vid uppträdandet av den gränsränna, som insnör ägget längs kanten av fosterfältet, avsättes det centrala fosterbildande området av ägget från återstoden, vilken bildar hinnor, som omsluta fostret, eller bihang, som vidsitta detsamma (blott allantois bildas från det egentliga fosterområdet) (fig. 16).

Vid nämnda insnörning förhålla sig de blad, som ingå i tarmväggens bildande (det inre fruktbladet och tarmväggslamellen av det mellersta), icke på samma sätt, som de vilka bilda yttre kroppsväggen (yttre fruktbladet och kroppsväggslamellen av det mellersta).

De förra blott och bart insnöras vid naveln, varigenom som sagt bildas en smal gång, *gulegången*, vilken, liggande i navelsträngen, utgör sammanhanget mellan det i fostrets inre belägna tarmröret och en utanför fostret belägen blåsa, *gulesäcken*. Under det att denna bildning hos däggdjuren i allmänhet är helt liten och, såsom det vill synas, av underordnad betydelse för fostrets näring, är den exempelvis hos fåglarna mycket stor och omsluter hela den omfattande näringsgulan, vars upptagande förmedlas av i gulesäckens vägg förlöpande blodkärl.

De i kroppsväggens bildning intresserade bladen återhöja sig vid gränsrännans första uppträdande i ett vallformigt veck utanför denna. Med gränsrännans fördjup-

ning bliver också detta veck, *amniosvecket*, högre. Det är i likhet med gränsrännan kraftigast utvecklat vid huvudändan av fostret, där det snart kommer att kapuschonglikt skjuta sig över och täcka huvudet bildande den s. k. *huvudkappan*. På samma sätt bildas även ett halvmånformigt, svanstappen täckande veck, *svanskappan* (fig. 15 och 16); senare uppträda även sidoveck, *sidokapporna*. Tillsammans bilda alla dessa »kappor» ett ringformigt veck, som från alla sidor väller över fostrets övre eller ryggsida. Här mötas de och sammanväxa. I nära anslutning till denna sammanväxning följer en avsnöring, varigenom veckets inre hälfter komma att inbördes sammanhänga, bildande en fostret omslutande säck — *vattenhinnan*, *amnion*, som fastvuxen längs navelsträngen fortsätter sig till hudnaveln.

De yttre hälfterna av amniosveckan komma att likaledes sammanhänga och bilda så ett amniossäckens omslutande rymligare hylle, *åderhinnan*, *korion*. På dess utsida bildas talrika förgrenade franslika utskott. Vid dess insida åter fastväxer den ur fostret utväxande *allantoisblåsan*, såsom vi sett ursprungligen bildad såsom en utbuktning från tarmen. De i allantois' vägg förlöpande navelkärnen inväxa efter föreningen mellan allantois och korion i sistnämnda hinna, utbreda sig där och intränga med kärslingor i dess fransar. Om dessa fransars förhållande till livmoderns slemhinna skall i nästa kapitel talas.*

Några allmänna grundlagar vid utvecklingen. Kroppscellernas egenart. Överblickar man förloppet vid såväl fostrets och fosterhinnornas anläggning som vid organbildningen i fostrets inre, sådana dessa processer här i största knapphet skisserats, faller det lätt i ögonen,

* Då den yttre kroppsformen, kroppens inre organ och fosterhinnorna i mycket bildas på likartat sätt hos fåglarna som hos däggdjuren, erbjuder t. ex. det i ruvning varande hönsägget härvid ett lätt tillgängligt intressant studieobjekt. Praktiska anvisningar för dylikt studium lämnas i Verd. småskr. nr: 167.

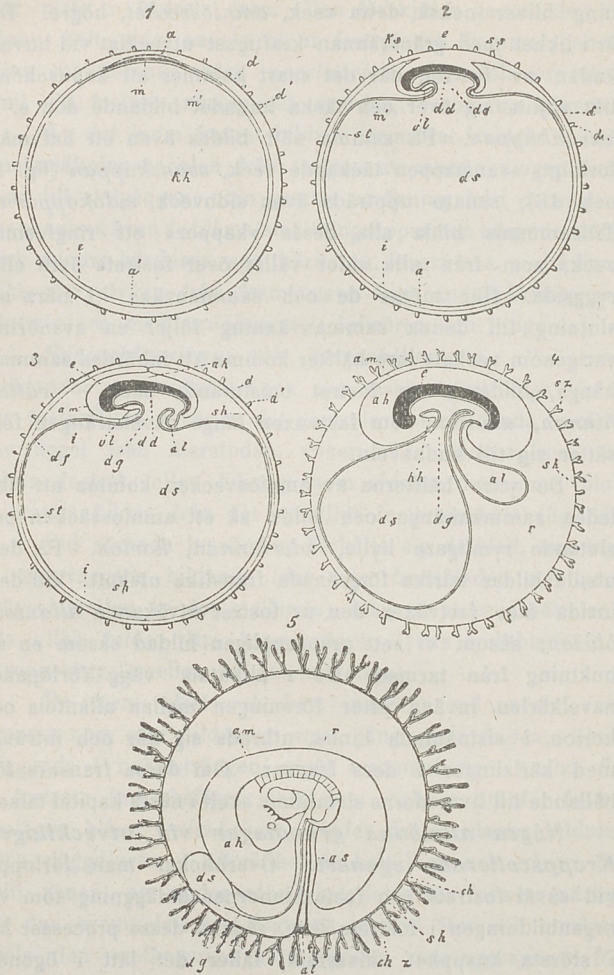


Fig. 16.

Förenklade bilder över fosterhinnornas och fosterbihangens utveckling Groddskiveblåsa, omgiven av det strimmiga hyllet. 1. Blåsan visar de tre fruktbladen, det mellensta dock endast på ett begränsat område. 2. ägg i vilket fostret synes i längdsnitt. Amniosvecken (huvud- och svanskappan) hava bildat sig: gulesäcken har börjat insnöra sig. 3. amniosvecken i begrepp att samman-

vilken roll veckbildningar inom groddbladen spela vid alla dessa processer. Det är genom veckning, som det egentliga fosterområdet — fosterfältet — skiljes från det därutanför belägna och som ur detta sistnämnda fosterhinnor och fosterbihang utbildas. Det är även genom komplicerade veckningar av fruktbladen, som vid fostrets inre organisation exempelvis medullarrör och tarm, ögon och hörselblåsor o. s. v. uppkomma. Ja, veckbildningen förekommer i själva verket såsom formbildande moment i vida större utsträckning än det föregående kan giva anledning antaga, i det att organ vilka, såsom t. ex. ursegmenten vid första påseendet tyckas framgå genom andra processer, vid jämförelse mellan förhållandena hos olika djurtyper även låta tyda sig såsom resultatet av en (i många fall visserligen modifierad) veckbildning.

Dessa fruktbladens vikningar åter betingas uppenbarligen genom olikformighet i tillväxt och förökning av de celler, av vilka fruktbladen bestå. Om ett visst område tillväxer i yta hastigare än omgivningen, måste detta hava till följd, att detsamma buktar sig, allt efter omständigheterna bildande en utbuktning eller en inbuktning. Det beror sedan uppenbarligen på storleken och formen av området i fråga, om utbuktningen blir mer inskränkt såsom t. ex. vid korionfransarnas uppkomst eller omfångsrikare veck såsom amniosveckan, om inbuktningen skall få karaktären av en grop — hörsel- och luktgroparna — eller en ränna — gränsrännan, medullarrännan.

I allmänhet äro de områden, som sålunda förskjuta

växa; allantois under anläggning. *4.* korion och amnion fullt skilda från varandra; den förra rikt fransad; allantois förstorad; munöppning och stolgång utbildade. *5.* allantois fastvuxen vid korions insida; dess karl hava invuxit i korionfransarna. Amniossacken förstorad; gulesäcken relativt förminskad.

d strimmiga hyllet. *sh* korion före och *ch* efter sammanväxningen med allantois. *ah, am* amnion. *ks, ss* huvud- och svanskappa. *a* yttre groddbladet. *a'* detsamma utanför fosterfältet. *m, m'* mellersta fruktbladet inom och utanför fosterfältet. *dd, i* det inre fruktbladet inom och utanför fosterfältet. *df* kärlområde i gulesäckens vägg. *st* kärlområdets grän. *kh* groddskiveblåsans hålighet, vilken sedan blir gulesäckens hålighet (*ds*). *dg* gulesäckens stjälk (gulegängen). *al* allantois. *e* foster. *r* rum mellan korion och amnion. *vl* fostrets buksida (platsen för hjärtat). (Efter v. Kölliker.)

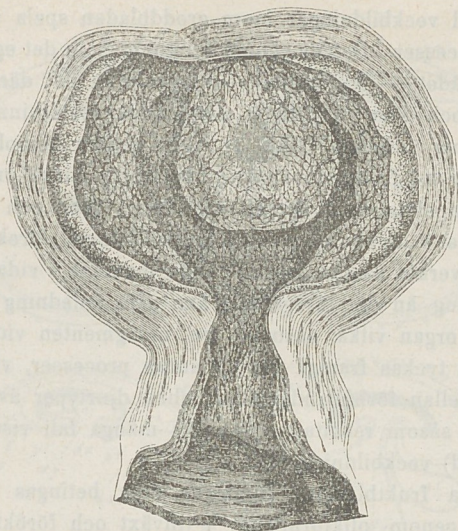


Fig. 17. A.

sig ur omgivningens nivå för att eventuellt helt avskiljas från sitt ursprungliga sammanhang, ännu av från omgivningen föga avvikande utseende och byggnad. Det är som regel först, sedan den för ett organs utbildning avsedda cellansamlingen på dylikt sätt vunnit större självständighet och trätt under ändrade förhållanden gentemot omgivningen, som den börjar visa ett mer egenartat, för det ifrågavarande organet mer utmärkande utseende.

Samma ovisshet, som beträffande klyvningscellerna är antydd (sid. 10—13), råder emellertid även här i fråga om de krafter, som verka dessa olikheter. I vilken utsträckning de yttre förhållandena, i vilken utsträckning i cellerna själva inneboende krafter i första hand betinga den för ett organs celler karaktäristiska omvandlingen i byggnad och andra egenskaper, är i flertalet fall ännu oavgjort. I enskilda fall hava dock anställda experiment — exempelvis förflyttning av en cellgrupp från dess normala omgivning till en annan

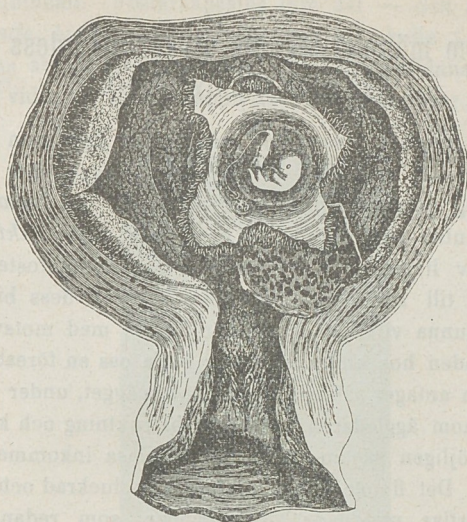


Fig. 17. B.

Livmoder i ungefär fyratio dagars havandeskap; den är öppnad framifrån och visar på sin bakre vägg en fruktkapsel; denna är i *A* öppenad; till vänster om densamma synes ena äggledarens mynning. I *B* äro båda äggledarnas mynningar synliga: här är fruktkapselns vägg uppklippt och hänger nedåt, visande sin gropiga insida; i groparna hava korionfransarna haft sin plats. Korion är även öppenad, så att fostret är synligt i sin amnionsäck, med navelsträng och gulesäck. Två femtedelar av naturliga storleken. (Från v. Kölliker efter Coste.)

för densamma främmande hos ett levande och växande embryo — givit vid handen att på vissa punkter den ena, på andra den andra gruppen av orsaksmoment har utslagsgivande betydelse. Fastställt är ock, att i fortsättningen — förr eller senare under utvecklingen — en dylik egenart för de flesta organs celler inträder, så att de å ena sidan själva blott kunna ge upphov till likartade eller närbesläktade vävnadselement, å andra sidan själva blott av dylika kunna ersättas. Om än beaktansvärda undantag härifrån äro kända, måste vi för flertalet fall tillerkänna kroppens celler, sedan de väl anpassat sig till en viss livsförrättning, en ganska utpräglad ensidighet i utvecklingsmöjligheten.

3. Om människoäggets utveckling; dess förhållande till livmodern.

De yngsta normala mänskliga ägg man känner äro sannolikt från 12—15 dygnet.* Ägget har då en ungefärlig genomskärning av 3—5 mm. Det befinner sig ej fritt, utan är omslutet av en *foster-* eller *frukt-kapsel*, bildad av livmoderns slemhinna. Hur denna fosterkapsel kommer till stånd och vad som föregått dess bildande, därom kunna vi blott genom jämförelse med motsvarande förhållanden hos andra däggdjur bilda oss en föreställning.

Man antager sålunda, att människoägget, under sin passage genom äggledaren, undergår befruktning och klyvning samt möjligen såsom en groddskiveblåsa inkommer i livmodern. Det finner här slemhinnan uppluckrad och svälld, dess körtlar utvidgade, förändringar, som redan under regleringsperioden blivit inledda. I någon av de härigenom betingade ojämnheterna på slemhinnans yta kommer ägget att fastna. Vanligen ligger fästestället någonstädes i närheten av den flaskformiga livmoderns botten, ej långt från äggledarens där varande mynning (jfr fig. 17).

Till senaste tid har man i allmänhet antagit, att fosterkapseln skulle bildas, i det att från slemhinnans insida ett veck vallformigt höjde sig kring ägget och efter hand tillväxte i höjd, tills det slutligen omfattade även äggets mot livmoderns hålighet vettande yta.

På sista tiden hava emellertid flera erfarenheter gjorts, som peka hän på, att ägget sannolikt ej lägger sig blott intill slemhinneytan, utan (möjligen genom direkt verksamhet från klyvningscellernas sida) tränger på djupet

* Ett och annat ägg är beskrivet i litteraturen, där man ansett sig kunna sätta åldern vida yngre, t. o. m. till mitten av 1:a havandeskapsveckan. Då dessa ägg emellertid i huvudsak visat samma byggnad som de från andra veckan, som ovan skildrats, synes denna uppfattning dock lämna rum för berättigade tvivelsmål.

i slemhinnan. Fosterkapselns inre del — *den s. k. äggfästande hinnan, kapsel-desiduan* — skulle i så fall ej utgöras av ett slemhinneveck utan av slemhinnans genom ägget vid dess tillväxt upplyftade innersta lager.

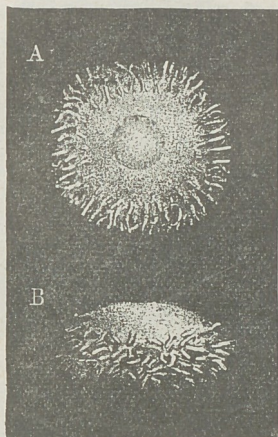


Fig. 18.

Människoägg av 5,5 mm:s största genomskärning. A från ytan. B på kant. (Från Minot efter Reichert.)

Rummet inom fosterkapseln intages av ägget. I de yngsta kända utvecklingskedena innehåller detta ej något foster, utan består blott av tre med varandra sammanhängande blåsor, en större, som omsluter två mindre (fig. 19). Den yttre, större blåsan är på sin utsida luddig av talrika franslika utskott; i vissa fall hava dessa saknats på två ungefär cirkelrunda, mitt emot varandra belägna fläckar (fig. 18). Fransarnas ändar sammanhånga med fruktkapselns insida. Denna yttre blåsa är uppenbarligen korion. Från insidan av densamma bukta två små blåsor in i dess hålighet. De sammanhånga inbördes; den ena, som direkt ansluter sig till korion, är amnios-

säcken, ännu helt liten och trång samt utan annan antydan till foster än (i vissa fall) en primitivstrimma (fig. 19).

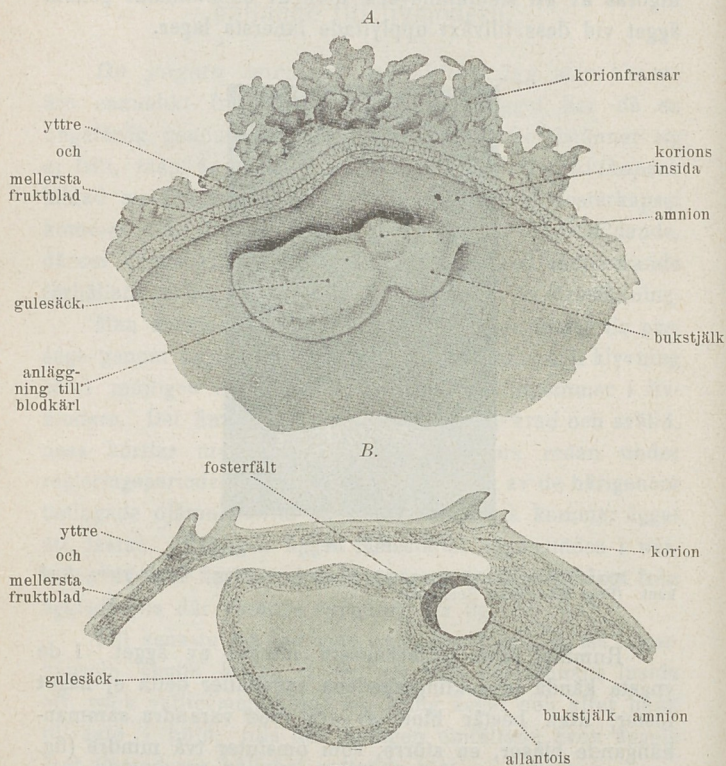


Fig. 19.

Människoögg av 6 mm:s längd med ovalt fosterfält; blott en del av korion är i teckningen framställd. A innanför den genomskurna korion synas amnion och gulesäck öppnade. B även amnion, gulesäcken och buksäcken genomskurna. 24 ggrs förstoring. (Från Kollmann efter v. Spee.)

Den andra av de små blåsorna är gulesäcken; med en smal kanalförlängning fortsätter den in i ett kompaktare, strängformigt vävnadsparti — bukstjälken — som längs amnionsäcken sträcker sig in mot och fäster

sig på korion (fig. 19). Denna kanal är *allantois*, vilken hos människan aldrig har karaktären av en fri blåsa.

Något om människoäggets fortsatta utveckling.

I ett något senare skede (fig. 20 jämförd med fig. 21), äro förhållandena i mycket enahanda. Amnioshålan är nu relativt något förstörd, och i densamma synes fostret bukta in, redan visande en kort huvud- och en ännu kortare svanstapp med fram- och baktarm.

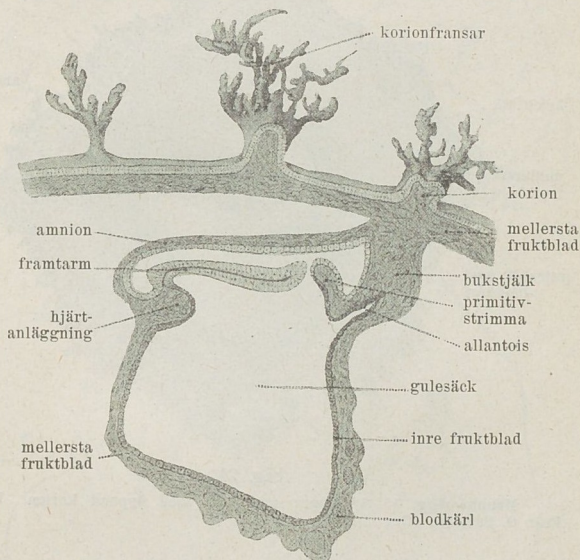


Fig. 20.

Förenklat genomsnitt genom ett människoägg av 10 mm:s största genomskärning, visande en del av korion samt fostret, genomskuret i medellinjen med amnion, gulesäck och bukstjälk. (Från Kollmann efter v. Spee.)

Avvikelser från kaninägget i byggnad. Det är åtskilligt i dessa äggs byggnad, som avviker från de beträffande kaninägget skildrade förhållandena. Utan att här ingå på enskildheter vill jag här blott framhålla, att en annan ordningsföljd här uppenbarligen gör sig gällande vid

fostrets och hinnornas utveckling. Hos kaninen är icke blott fosterfältet tillfinnandes, utan inom dess område även en ganska omfattande organbildning redan inledd, innan den veckbildning tager sin början, som giver upphov å ena sidan till amnion och korion, å andra sidan till gulesäcken. Även allantois uppträder relativt sent.

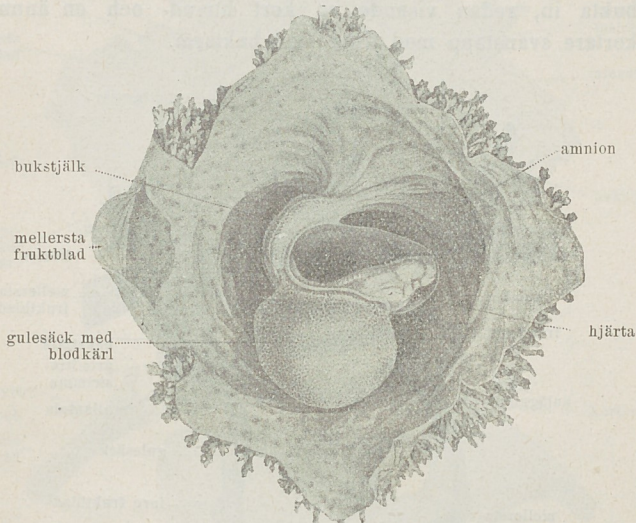


Fig. 21.

Människoägg, 15—18 dagar gammalt, med öppnad korion. Förstorat. (Från O. Schultze efter Coste.)

Hos människan åter äro alla de sist nämnda bildningarna för handen, innan det egentliga fostret anlägges. Detta förhållande tyder och hän på, att utvecklingen av hyllena sannolikt ej går fullt samma väg som hos kaninen. I stället för att uppstå genom en dylik vikningsprocess som där, är det ej osannolikt, att amnion hos människan, i likhet med vad som äger rum hos marsvinet och vissa flädermöss, uppkommer genom utbildandet av en håla i en från yttre fruktbladet mot äggets centrum invuxen celltapp

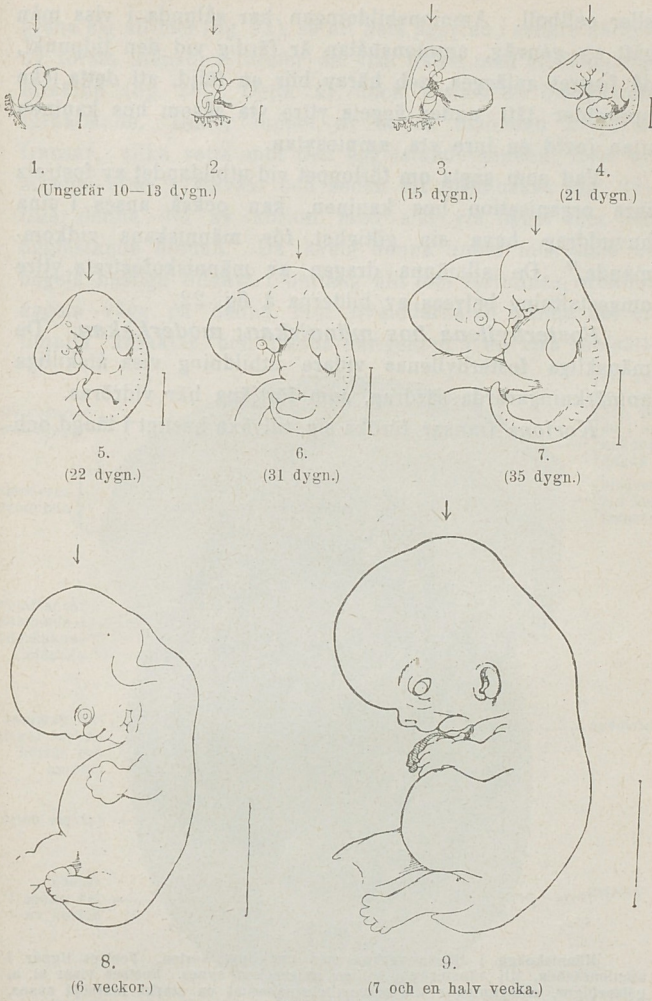


Fig. 22.

Översikt över kroppsformen hos människofoster under de två första fostermånaderna. De vidstående linjerna angiva den naturliga storleken, mätt i den av pilarna betecknade riktningen. Bild 1—3 visar även en del av korion, amnion samt gulesäcken. (Närmast efter Kollmann.)

eller cellboll. Amnionsbildningen har sålunda i viss mån gått en genväg, amnionshålan är färdig vid den tidpunkt, då fostret anlägges, och härav blir en följd, att detta icke uppträder tätt under äggets yttre yta såsom hos kaninen utan invid en inre yta, amniosytan.

Vad som sagts om förloppet vid utbildandet av fostrets inre organisation hos kaninen, kan också anses i sina huvuddrag hava sin giltighet för människans vidkommande.* De allmänna dragen av människofostrets yttre omgestaltning belysas av bilderna å fig. 22.

Fosterhyllena hos människan; moderkakan. De mänskliga fosterhyllenas vidare utbildning visa åtskilliga anmärkningsvärda särdrag, som förtjäna här vidröras.

Korions fransar föröka sig, tillväxa hastigt i längd och

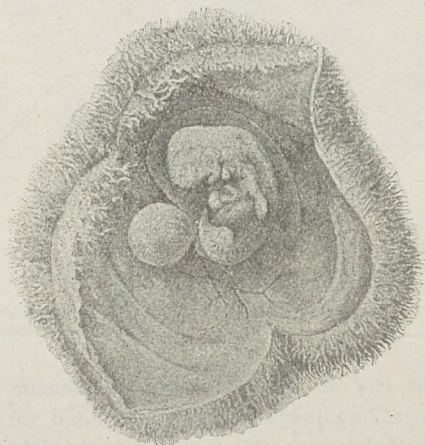


Fig. 23.

Människoägg i fjärde veckan med uppklippt korion. Fostret ligger i amnionsäcken, till vänster om vilken gulesäcken synes. Fostret visar bl. a. gälspringor, anläggningar till extremiteterna samt en starkt inåtböjd svans, 2 ggrs förstoring. (Efter O. Schultze.)

* Den som önskar vidare kännedom om förloppet vid organbildningen hos människan hänvisas till: *Chievitz, J. H.*, Om fostrets udvikling, Köbenhavn 1891. 193 sidor.

grena sig alltmer (fig. 21), så att hela äggytan i senare hälften av första månaden företer en viss likhet med ett långulligt fårskinn (fig. 23). Detta är dock endast ett övergående förhållande. Under loppet av andra månaden börja de fransar, vilka vetta mot den äggfästade hinnan, först att stanna efter i tillväxt och sedan att förminsas (fig. 24), tills denna del av korion med slät yta ligger mot den äggfästade hinnan. Då även denna under inflytande av äggets hastiga tillväxt i omfång allt mer förtunnas, erhåller äggets vägg på denna mot livmoderhålan vända del en hinnlik karaktär och träder därigenom i en viss motsätt-

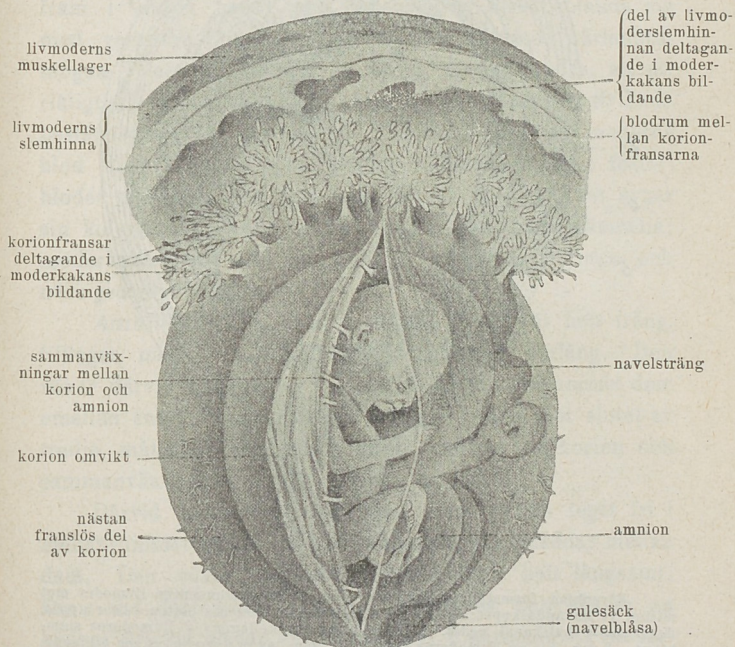


Fig. 24.

Människofoster i slutet av tredje månaden, omgivet av amnion och korion. Den sistnämnda sammanhänger upprill medels sin rikt fransade, i moderkakens bildande ingående del med livmodersslimhinna. Framtill är den genom ett längdsnitt öppnad och omvikt. (Efter Kollmann.)

ning mot den direkt mot livmoderns vägg vettande delen. På sistnämnda del förstoras fransarna däremot allt mer och sammanväxa allt innerligare med livmoderslembinnan. Så bildas ett organ av skivlik form med tunnare kanter och tjockare mitt, *moderkakan* eller *placentan*. Densamma utgör sålunda en förening av moderns och fostrets vävnader. Korionfransarna omgivas här av vida luckor

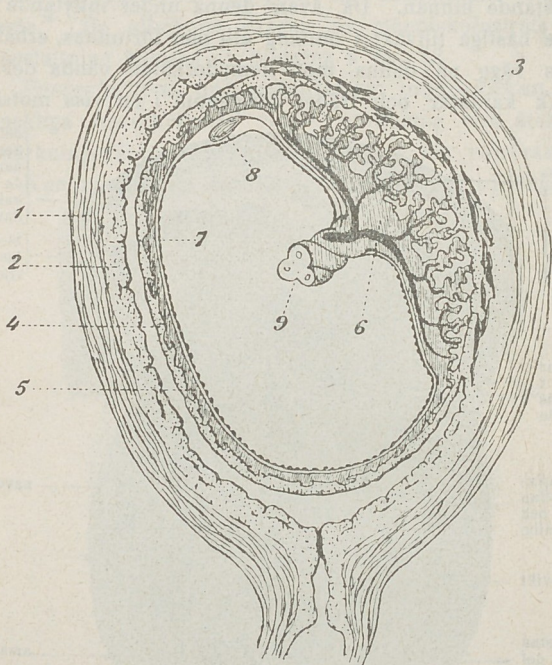


Fig. 25.

Förenklad framställning av en i medellinjen genomskuren livmoder mot mitten av havandeskapet; fostret är avlägsnat; livmoderns botten vetter uppåt, dess smala halskanal nedåt. 1 livmoderns muskellager. 2 livmoderns slembinna. 3 den del av livmoderns slembinna, som ingår i moderkakans bildande. 4 den av livmoderslembinnan bildade äggefästande hinnan. 5 den ofransade delen av korion. 6 det fransade partiet av korion, utgörande fostrets andel vid moderkakans bildande. Å densamma fäster sig en stump av navelsträngen (9); från denna förgrena sig navelkärlen i korionfransarna. Mellan dessa synas de rum, som inrymma moderns blod. 7 amnion. 8 gulesäck (navelblåsa). 9 navelsträng. (Närmast efter Chievitz.)

(fig. 24 och 25), i vilka moderns blod flyter fram, tömmande sig i dem genom talrika artärer och åter avflytande genom en riklig mängd vener. Under det att korionfransarna på detta sätt liksom bada i moderns blod, som allsidigt omspolar dem, går fosterblodet åter fram genom talrika fina kärslingor i fransarnas inre. Det föres dit (fig. 25) genom de två navelartärerna, återföres genom den enkla navelvenen; alla tre dessa kärl gå fram i navelsträngen, vilken förbinder det eljest i amniosvätskan friliggande fostret med moderkakan.

Ehuru sålunda såväl moderns som fostrets blod gå fram i slutna banor och ingenstädes direkt blanda sig med varandra, träda de genom den skildrade kärlanordningen i en så innerlig beröring med varandra, att ett rikligt utbyte dem emellan såväl av gaser som av flytande beståndsdelar är möjliggjort. Det är sålunda ur moderns blod under dettas gång genom moderkakan, som fosterblodet upptager sitt syre, och det är till detta det avger sin kolsyra; enahanda är förhållandet med näringsämnen: moderkakan är med ett ord på en gång andnings- och näringsorgan för fostret.

Amniosäcken, som ju till en början är helt trång, tilltager med fostrets förstoring hastigt i omfång. Den växer därvid raskare än korion, så att mellanrummet dem emellan snart förminskas och amnion redan mot slutet av tredje månaden lägger sig intill insidan av korion och sammanväxer med denna (fig. 24 och 25).

Därvid kommer *gulesäcken*, som hittills legat fri i mellanrummet mellan de båda hinnorna, att inbäddas mellan dem. Den växer mycket obetydligt och helt långsamt; ännu vid fosterperiodens slut återfinnes den såsom en knappt ärtstor blåsa, »*navelblåsan*», i närheten av moderkakans kant (fig. 25).

Fosterkapselns förstoring håller jämna steg med äggets egen. Den kommer därvid att upptaga allt större del av

livmoderns hållighet, tills den omkring mitten av fosterlivet (i 5:e fostermånaden) fullständigt utfyller densamma. Fosterkapselns hittills fria yta sammanväxer därvid med motliggande del av livmoderns slemhinna, så att nämnda organ nu innehåller blott ett enda rum (fig. 25), den av vätska — *barnvattnet* — utfyllda amnioshålan, inom vilken fostret befinner sig. Detta senare är av utrymmesskäl starkt sammanhukat (fig. 26) och fasthänger blott medels

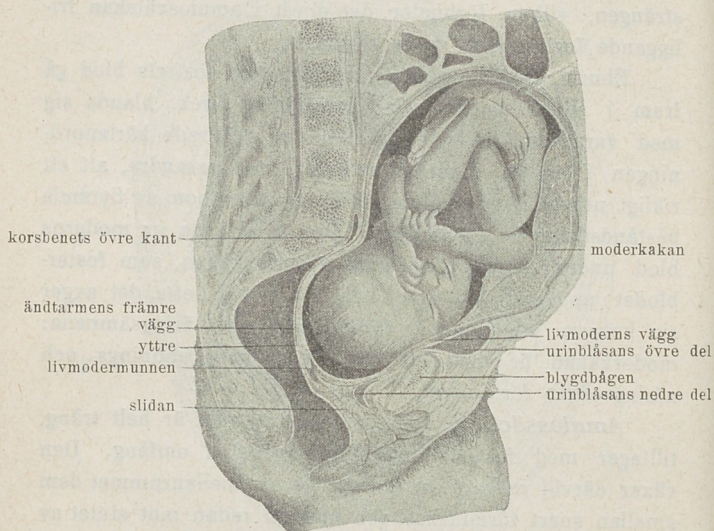


Fig. 26.

Genomsnitt i medellinjen av en havande kvinna. Förlossningen har redan tagit sin början. Figuren visar fostrets läge i livmodern. (Efter Saexinger.)

navelsträngen med amnioshålans vägg. I normala fall ligger detta sammanhang såsom nämnt inom moderkakans område.

Moderkakan hos andra däggdjur. En sammanväxning mellan moderns livmodersslemhinna och korion till bildande av en moderkaka förekommer hos nästan alla däggdjur; blott hos de lägsta ordningarna, pung- och kloak-

djur, saknas den (se nedan). Hos ingen är denna sammanväxning innerligare än hos människan.

Moderkakans yttre gestaltning växlar hos olika djur. Hos en del, såsom aporna, flädermössen, gnagarna, har den ungefär samma skivlika tallriksform som hos människan. Hos andra, såsom hos rovdjuren, bildar den ett bälte runt ägget — är gördelformig. Hos ännu andra, nötkreaturen, förekommer ett antal rundade småplacentor på tämligen regelbundna avstånd längs äggets hela omkrets o. s. v.

4. Avslutning.

Individens utvecklingshistoria belyser även släktets; den biogenetiska grundregeln. Till sist må med ett par ord här framhållas, hurusom åtskilliga av de fakta, som här ovan vidrörts, synas äga betydelse även för frågan om släktets utveckling.

Så t. ex. förekomma både hos reptilier och fåglar motsvarigheter till de fosterhyllen och -bihang, som tillkomma däggdjursfostret. De framgå hos dessa djur genom liknande vikningar av fruktbladen, som ovan skildrats angående kaninens. Hos de gulerika reptilie- och fågeläggen betingas emellertid påtagligen flertalet av dessa veckningar ytterst av näringsgulans förekomst. Ehuru någon sådan icke finnes i det gulefattiga däggdjursägget, utvecklas detta icke desto mindre *ej* efter den enklare typ, som återfinnes hos vissa ryggradslösa djurs och hos lancettfiskens ungefär lika byggda ägg, där ägget utan att bilda bihang eller hyllen mer direkt omgestaltas till ett foster eller en larv. Och ett liknande utvecklingsförlopp äger dock rum även hos ägg, vilka i likhet med amfiernas är vida gulerikare än däggdjursägget! Man har sökt förklaringen till detta förhållande i antagandet,

att däggdjurens förfäder varit äggläggande djur, som på den grund haft gulerikare ägg; med utbildandet av en fosterutveckling i moderdjurets inre har näringsgulan blivit överflödigt (jfr sid. 7) och försvunnit, men det utvecklingsförlopp, den framkallat, har blivit i sina huvuddrag bestående. Antagandet vinner bekräftelse därav, att faktiskt de lägsta däggdjursordningarna, kloak- och pungdjuren, alltjämt hava stora gulerika ägg samt att de förstnämnda verkligen äro äggläggande.

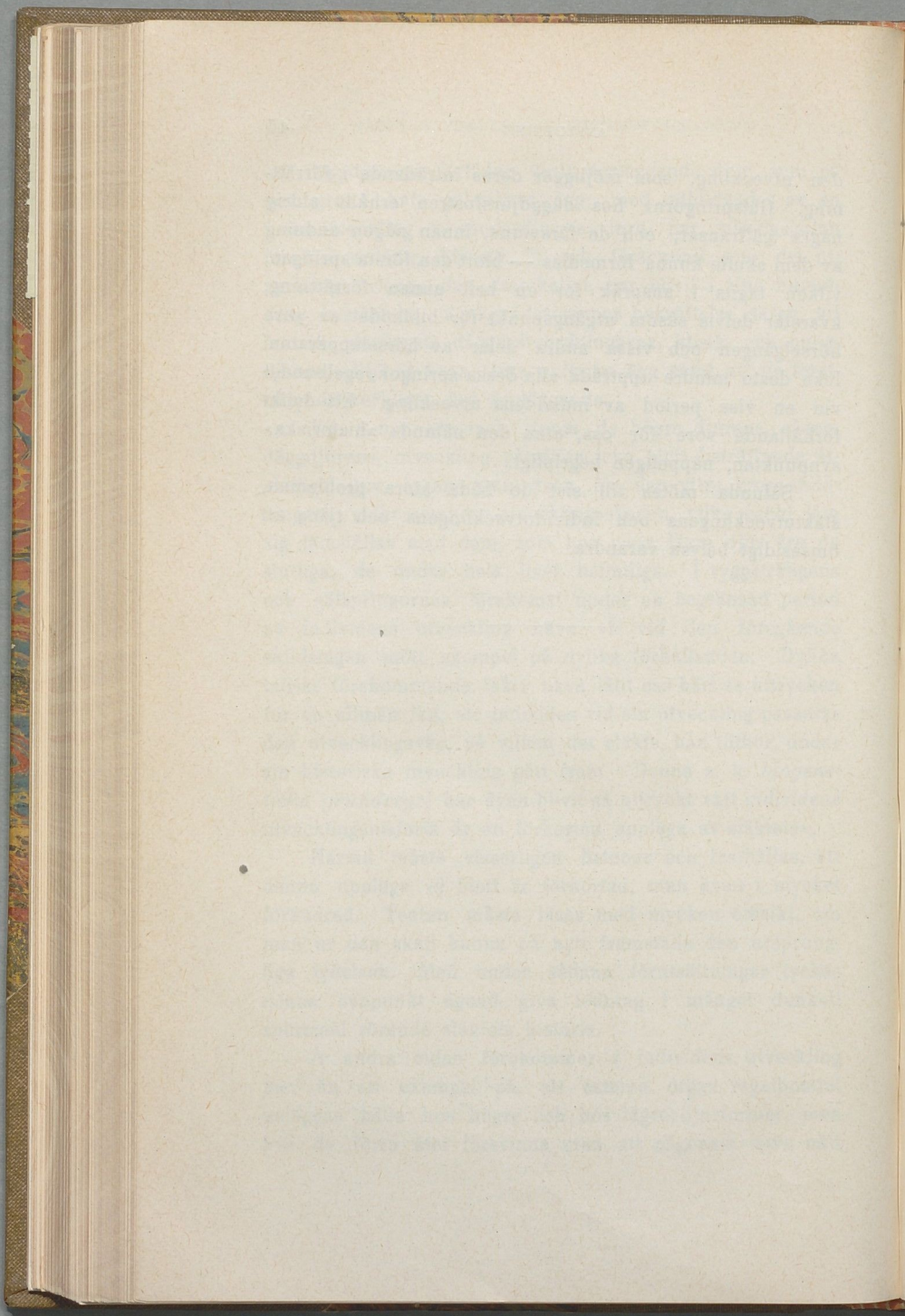
Ett annat exempel. Inom de högre djurens, såsom däggdjurens, utveckling påträffas icke blott beträffande åtskilliga inre organ utan även för den yttre kroppsbildningens vidkommande utvecklingsskeden, vilka osökt låta sig jämföras med dem, som hos vissa lägre djur äro de slutliga, de under hela livet befintliga. I ryggsängens och gälspringornas förekomst under en begränsad period av individens utveckling hava vi vid den föregående skildringen mött exempel på dylika förhållanden. Dylika talrikt förekommande fakta hava låtit oss häri se uttrycken för en allmän lag, att individen vid sin utveckling passerar den utvecklingsväg, på vilken det släkte, han tillhör, under sin historiska utveckling gått fram. Denna s. k. *biogenetiska grundregel* har även blivit så uttryckt »att individens utvecklingshistoria är en förkortad upplaga av släktets».

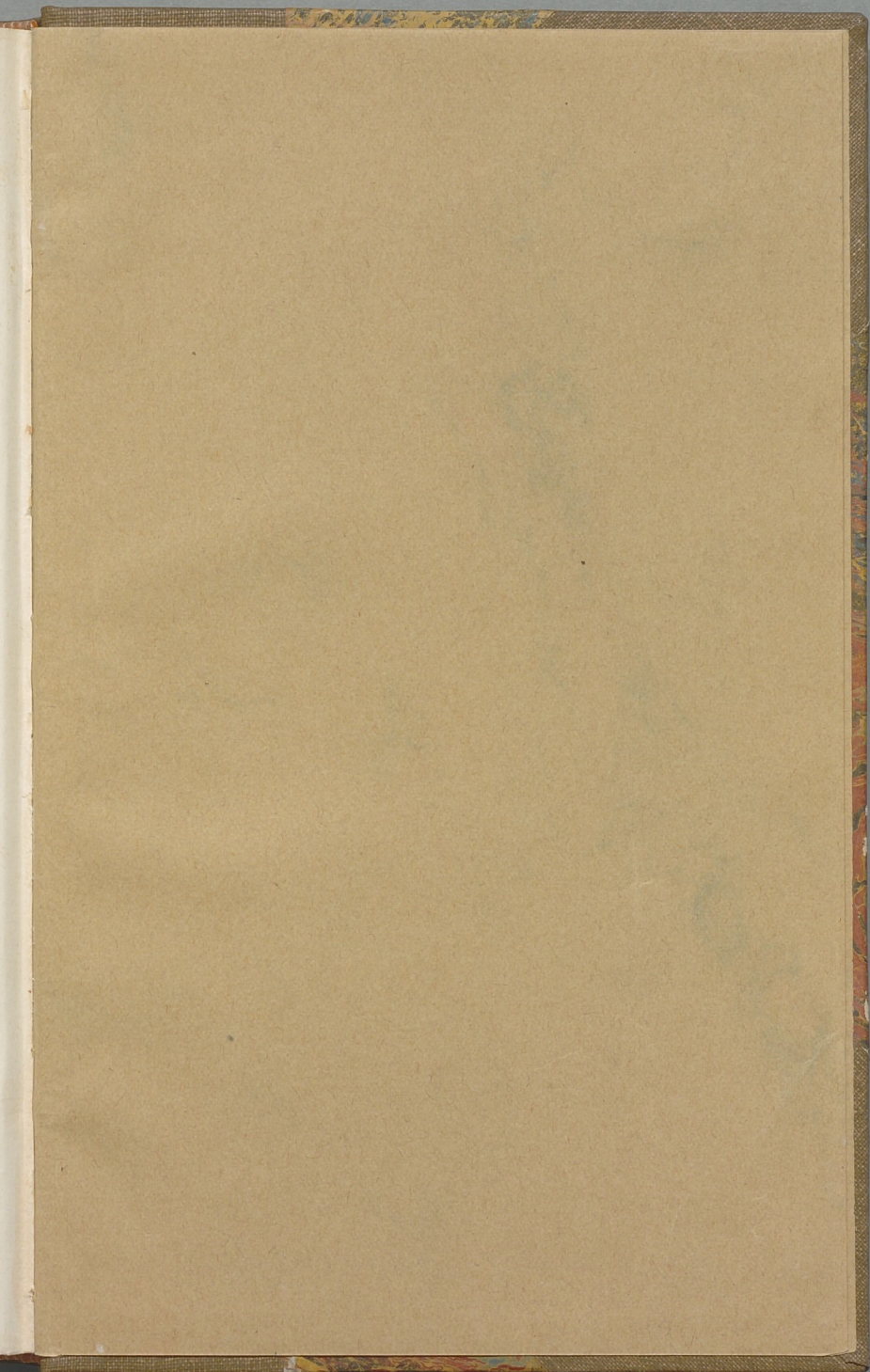
Härvid måste visserligen betonas och fasthållas, att denna upplaga ej blott är förkortad, utan även i mycket förändrad. Texten måste läsas med mycken omsikt, om man ur den skall kunna på nytt framställa den ursprungliga lydelsen. Men under sådana förutsättningar tyckes denna synpunkt ägnad giva ledning i mångt dunkelt spörsmål rörande släktets historia.

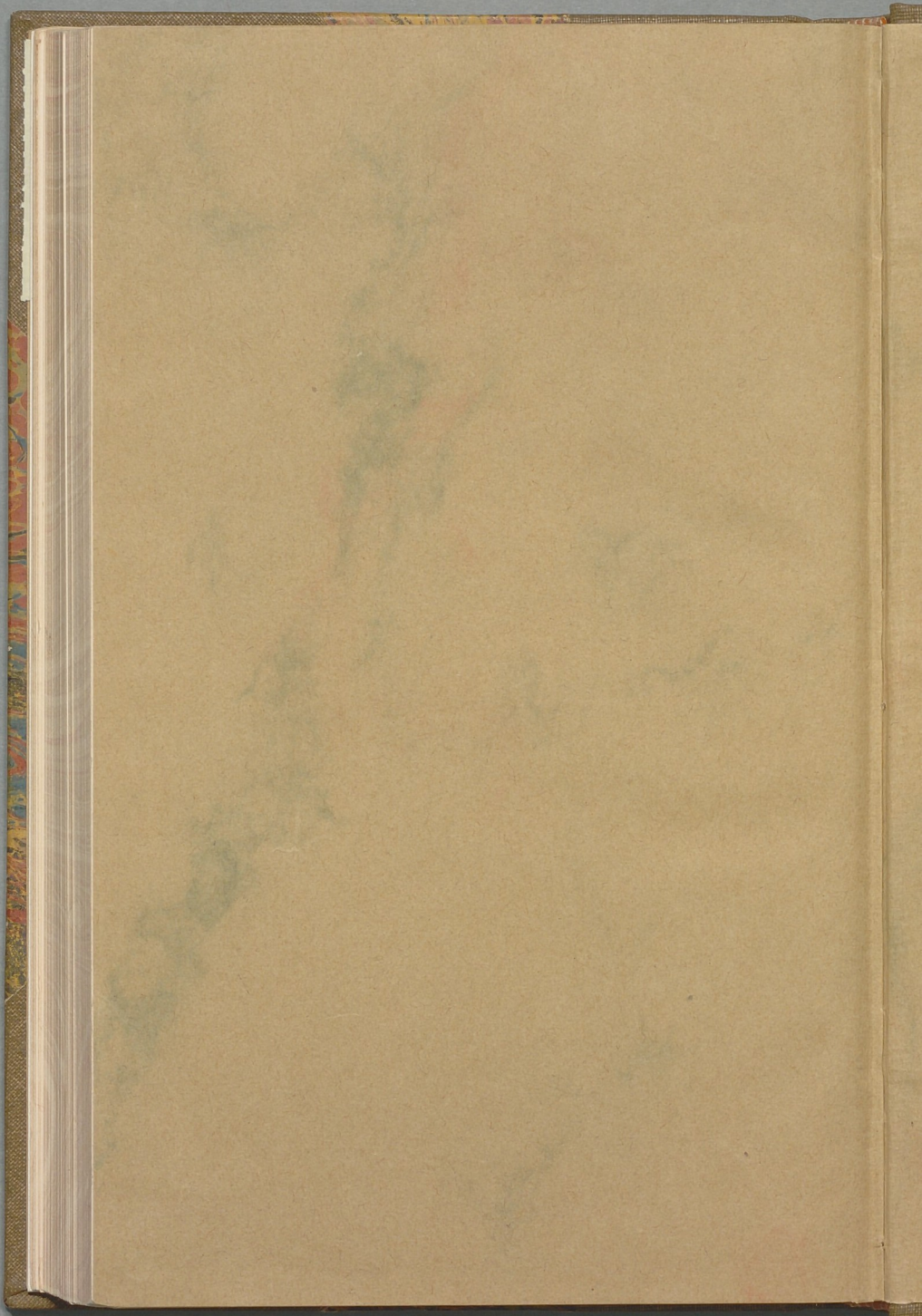
Å andra sidan förekommer i individens utveckling mer än ett exempel på, att samma organ regelbundet anläggas både hos högre och hos lägre djurformer, men hos de förra åter försvinna utan att någonsin hava nått

den utveckling, som möjliggör deras inträdande i förrättning. Gålspringorna hos däggdjursfostren erhålla aldrig några gälfransar, och de försvinna, innan någon andning av dem skulle kunna förmedlas — blott den första springan, vilken tagits i anspråk för en helt annan förrättning, kvarstår delvis såsom utgångspunkt för bildandet av yttre hörselgängen och vissa andra delar av hörselapparaten. Icke desto mindre uppträda alla dessa springor regelbundet vid en viss period av individens utveckling. Ett dylikt förhållande vore för oss, utan den nämnda »historiska» synpunkten, näppeligen begripligt.

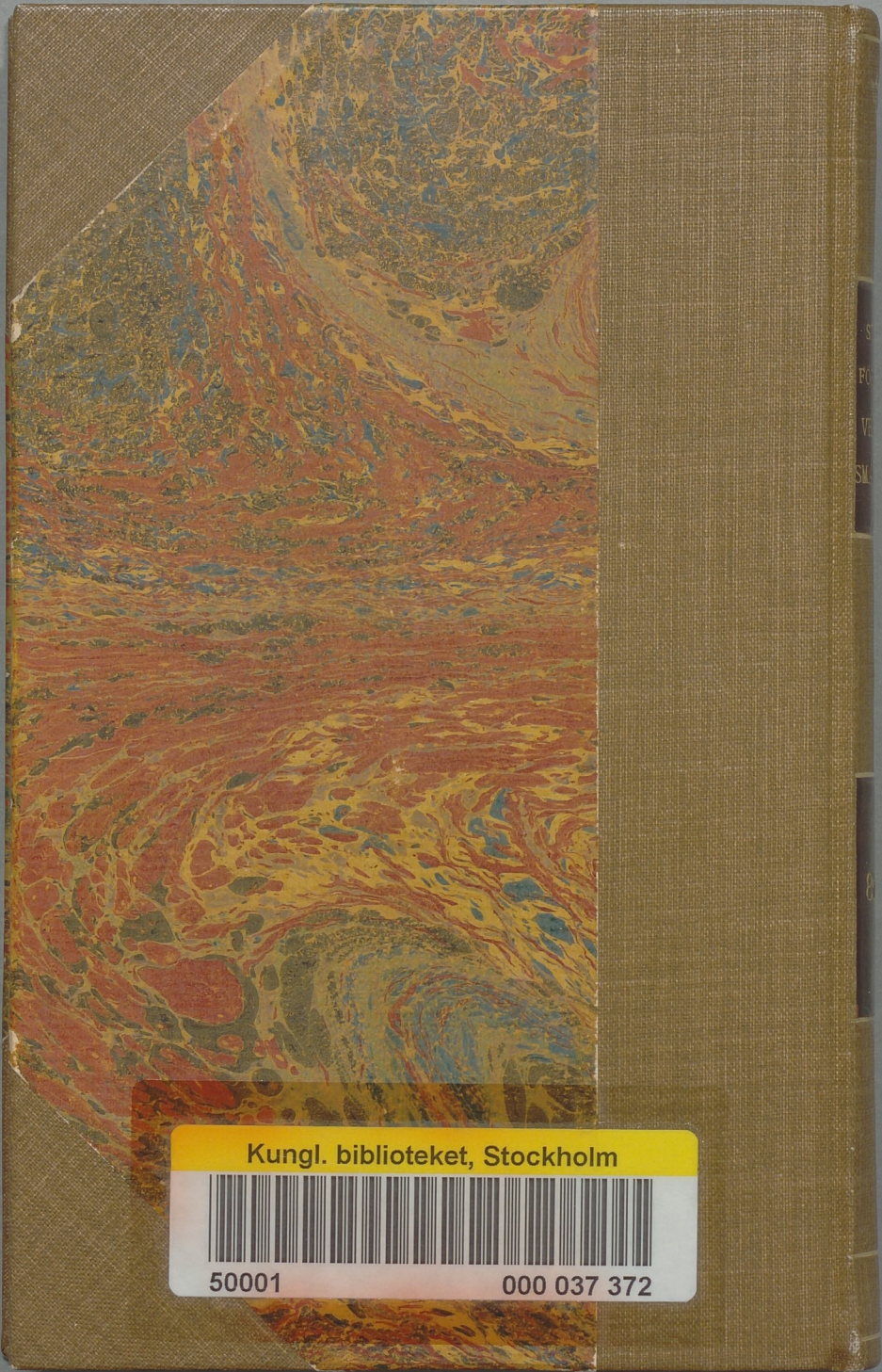
Sålunda mötas till sist de båda stora problemen, släktutvecklingens och individutvecklingens, och tjäna att ömsesidigt belysa varandra.











Kungl. biblioteket, Stockholm



50001

000 037 372

www.books2ebooks.eu