





Wickroy's  
1918

# EMBRJOLOGJA

100

ALFRED POLSKI

DR. EMIL GODLEWSKI (iun.)

PROFESOR BIOLOGJI I EMBRJOLOGJI UNIW. JAGIELL.

# EMBRJOLOGJA

ZWIERZĄT KRĘGOWYCH ZE SZCZEGÓL-  
NEM UWZGLĘDNIENIEM CZŁOWIEKA

CZEŚĆ OGÓLNA



K S I A Ź N I C A P O L S K A

TOWARZYSTWA NAUCZ. SZKÓŁ ŚREDNICH I WYŻSZYCH

AKC. SP. KARTOGRAFICZNA I WYDAWNICZA

LWÓW — WARSZAWA

1 9 2 4

~~Bibl. do sygn. 30~~



391

KRAKÓW — DRUK W. Ł. ANCZYCA I SPÓŁKI

## PRZEDMOWA.

W literaturze polskiej brak podręcznika embriologii zwierząt kręgowych, z uwzględnieniem szczególniejszem rozwoju człowieka oddawna dawał się wyczuć. Książka ś. p. N u s b a u m a, przeznaczona wyłącznie dla przyrodników, zajmowała się w szerszym zakresie zwierzętami bezkręgowymi i obejmowała tylko część ogólną. Oprócz niej istnieje jeszcze tylko tłumaczenie niemieckiego podręcznika B o n n e t a.

Wykładając od przeszło lat dwudziestu embriologję zwierząt kręgowych dla medyków i przyrodników, nadto embriologję bezkręgowych i mechanikę rozwoju, pragnąłem wykorzystać swoje doświadczenie pedagogiczne ku pożytkowi tych, którzy się pragną zapoznać z zasadami embriologii.

W ostatnich latach dwudziestu kilku embriologja przeszła okres ewolucji — pewnego rodzaju otrząśnięcia się ze schematyzowania przymusowego obrazów rozwojowych pod komendą teorii descendencyjnych w jeden szablon, któryby dostarczał teorii ewolucji darwinistycznej nowych argumentów. Teorja ewolucji stanęła dziś tak wysoko, że takich narzędzi obrony, które robią czasem wrażenie sztucznego naciągania faktów, nie potrzebuje, a pozatem gruntowne badania mikroskopowe nawet w dziedzinie cytologii dały prawdziwsze oświetlenie faktów.

Drugim momentem, który zmienił obraz naszej nauki był postęp mechaniki rozwoju, dążność do wyświetlenia momentów przyczynowych rozwoju. Uważałbym, że książka nie stoi na wysokości zadania, gdyby się nie poświęciło temu działowi osobnego rozdziału. Jeśli tenże wypadł szerzej, niżby można było oczekiwać, to jako usprawiedliwienie muszę podać, że w polskiej literaturze nie mamy dotąd żadnego zestawienia nawet literatury mechaniki rozwoju, oddzielną zaś książkę z tego zakresu trudno w dzisiejszych warunkach publikować. Niezależnie od tego jestem zdania, że te zdobycze ostatnich lat są już integralną częścią embriologii.

Niewątpliwie możnaby materiał embriologii dla przyszłych lekarzy zamknąć w mniejszym zakresie, niż to zostało zrobione w tej książce, jednakże wtedy książka straciłaby na wartości dla przyrodnika. Zdaje mi się, że medyk, uczęszczając na wykłady embriologii, dowie się z nich, których grup zwierzęcych rozwój jest niezbędny do zrozumienia należycie rozwoju człowieka, i te rozdziały może przestudjować z książki.

Pisząc ten podręcznik, starałem się układać poszczególne rozdziały w ten sposób, ażeby każdy stanowił dla siebie całość. Chodziło mi o to, ażeby można było zrozumieć np. rozwój listków zarodkowych ptaków, choćby się nie czytało rozwoju listów zarodkowych ryb itd. Oczywiście, że wskutek tego powtarzają się niektóre opisy, ale zdaje mi się, że to ułatwia korzystanie z książki różnym kategorjom czytelników.

Część pierwsza książki, która się obecnie ukazuje, obejmuje ogólną embriologję aż do błon płodowych włącznie wraz z zarysem teorii zapłodnienia i mechaniki rozwoju embrjonalnego. W najbliższym czasie mam nadzieję wykończyć część drugą, obejmującą organogenezę.

Dużą wagę kładłem na wyilustrowanie wykładu. Oczywiście, że obfite ilustracje zwiększają również rozmiary książki, ale ułatwiają niezmiernie uczącemu się zrozumienie przedmiotu, a zarazem czynią zbędnym podawanie szczegółowych opisów. Rysunki są w znacznej części oryginalne; jednakże dawałem pierwszeństwo rysunkom, reprodukowanym z dzieł obcych, o ile były lepsze od tych, które mógłbym być mieć z moich zbiorów. Każdy, obeznany z pracą embriologa, zrozumie też, że trudność dostępu do materiału (np. młode ludzkie zarodki, zarodki zwierząt u nas niedostępnych) ogranicza z natury rzeczy ilość oryginalnych rysunków.

Myśląc o minionych dniach pracy i o pomocy, której w niej doznałem, wspominam serdecznie przede wszystkim współdziałanie mej żony. Jak w tyłu poprzednich moich pracach, tak i tu podjęła się trudu niewdzięcznej dla autora technicznej strony przygotowania rękopisu do druku, a zarazem pomocy uczynienia go jaśniejszym i dostępniejszym dla czytelnika, oraz robienia korekt.

Panu Drowi Stanisławowi Hillerowi, asystentowi katedry embriologii, który mi pomagał w robieniu korekt i któremu zawdzięczam niejeden projekt rzeczowych zmian, serdeczne na tem miejscu składam podziękowanie.

Rysunki w największej części wykonała rysowniczka zakładu, p. Stanisława Wojciechowska, część moja siostra pani Aniela Zdąnowska, niektóre Dr. Kulczyński i Dr. Zaćwilichowski. Wszystkim tym moim współpracownikom również pragnę tu podziękować serdecznie.



Z wdzięcznością podnieść muszę istotną życzliwość Książnicy Polskiej, która prowadziła wydawnictwo. Wszystkie moje życzenia co do ilustracji, formatu papieru i druku spełniał Zarząd Książnicy z taką gotowością i uprzejmością, że z całego stosunku z tą instytucją wydawniczą pozostają mi jak najlepsze wspomnienia.

Druk książki wykonała drukarnia p. Wacława Anczyca. Staranność, wzorowa słowność, uprzejmość, którą się na każdym kroku spotyka w tym zakładzie, ułatwiają i uprzyjemniają współpracę autora z tą instytucją. Panu Wacławowi Anczycowi i całemu Personalowi Drukarni serdeczne składam podziękowanie.

Puszczając tę książkę w świat i oddając moje przeszło dwudziestoletnie doświadczenie na usługi naszej polskiej Akademickiej Młodzieży, serdecznie pragnę, żeby ta książka przyniosła jak najlepszy pożytek tym, którym pracę mojego życia zawsze chciałem poświęcić, a którzy chcą się zapoznać z tą dziedziną wiedzy, w której moc twórcza żywej materji może najjaskrawiej się ujawnia. Oddając tę książkę do rąk Młodzieży Akademickiej wszystkich polskich Uczelni, pragnąłbym stać się dydaktycznym współpracownikiem moich Kolegów, wykładających embriologję w innych polskich Uniwersytetach. Dając umyślnie nieco obszerniejszy rys embriologji, chciałem, ażeby książka mogła służyć polskim studentom do domowego opracowania problematów rozwoju każdej klasy kręgowców, które wykładający w danym uniwersytecie uzna za potrzebne dla swych uczniów. Jeżeli z pośród studjujących tę książkę, potrafiłbym w przyszłości choć małą garść zainteresować zagadnieniami, które w mojem życiu tak istotną treść myśli stanowiły, to praca, włożona w napisanie tej książki, pozostanie mi najlepszem wspomnieniem.

*Autor.*



## SPIS ROZDZIAŁÓW.

	Str.
<b>Wstęp</b> . . . . .	V
Pojęcie rozwoju. Podział życia na okresy rozwojowe. Zadanie embriologii, kierunki badań embriologicznych . . . . .	1
<b>I. Rozród</b> . . . . .	5
Pojęcie rozrodu. Rozród wegetatywny płciowy i dzieworodny (charakterystyka ogólna) . . . . .	5
<b>A. Rozród wegetatywny</b> . . . . .	7
1. Rozród wegetatywny przez podział . . . . .	7
2. Rozród wegetatywny przez pączkowanie . . . . .	11
3. Rozród wegetatywny przez zarodniki . . . . .	11
4. Rozród wegetatywny przez pączki zimowe ( <i>gemulae</i> ) i statoblasty . . . . .	12
<b>B. Rozród płciowy</b> . . . . .	13
1. Pojęcie płci, typy elementów płciowych . . . . .	13
2. Warunki fizjologiczne czynności płciowych . . . . .	15
3. Tworzenie plemników, ich morfologiczna budowa . . . . .	20
4. Formy, w jakich ustrój wydała plemniki . . . . .	31
5. Właściwości fizjologiczne plemników . . . . .	34
6. Tworzenie jaj, ich budowa morfologiczna . . . . .	39
7. Różne typy jaj zwierzęcych . . . . .	48
8. Dojrzewanie elementów płciowych . . . . .	57
<i>a.</i> Redukcja chromatyny przy spermatogenezie . . . . .	60
<i>b.</i> Redukcja chromatyny przy owogenezie . . . . .	66
<i>c.</i> Zjawisko dojrzewania w plazmie jaja . . . . .	72
<i>d.</i> Porównanie dojrzewania plemników i jaj . . . . .	75
9. Zaplemnienie i zapłodnienie . . . . .	77
10. Polispermja . . . . .	86
11. Dzieworództwo (partenogeneza) . . . . .	89
12. Problemat podniety rozwoju w czasie zapłodnienia . . . . .	98
13. Oddziaływanie jaj na plemnik . . . . .	101
14. Zapłodnienie krzyżowe i heterogeniczne . . . . .	102
15. Antagonistyczne działanie, spermy, pochodzącej z samców, należących do filogenetycznie odległych form, przy wywoływaniu podniety rozwojowej . . . . .	105

	Str.
<b>II. Brózdowanie</b> . . . . .	106
1. Pojęcie brózdowania, ogólne uwagi o typach przebiegu brózdowania . . . . .	106
2. Reguły brózdowania . . . . .	108
3. Szczegółowe omówienie typów brózdowania . . . . .	110
<i>a.</i> Brózdowanie całkowite . . . . .	110
<i>α.</i> Brózdowanie równomierne . . . . .	111
<i>β.</i> Brózdowanie prawie równomierne . . . . .	112
<i>γ.</i> Brózdowanie nierównomierne . . . . .	114
<i>b.</i> Brózdowanie cząstkowe . . . . .	121
<i>α.</i> Brózdowanie tarczowe . . . . .	121
<i>β.</i> Brózdowanie powierzchniowe . . . . .	133
<i>c.</i> Brózdowanie jaj o zredukowanej ilości deutoplazmy (zwierzęta ssące) . . . . .	134
4. Stosunek jądra do plazmy i jego zmiany w biegu rozwoju od początku dojrzewania elementów płciowych do końca brózdowania	139
<b>III. Tworzenie listków zarodkowych i organów pierwotnych. Mezenchyma</b> . . . . .	144
1. Listki zarodkowe i organy pierwotne lancetnika ( <i>Amphioxus lanceolatus</i> ) . . . . .	146
2. Listki zarodkowe i organy pierwotne płazów ( <i>Amphibia</i> ) . . . . .	157
3. Listki zarodkowe i organy pierwotne ryb spodoustych ( <i>Selachia</i> ) . . . . .	170
4. Listki zarodkowe i organy pierwotne gadów ( <i>Reptilia</i> ) . . . . .	179
5. Listki zarodkowe i organy pierwotne ptaków ( <i>Aves</i> ) . . . . .	188
6. Listki zarodkowe i organy pierwotne ssaków ( <i>Mammalia</i> ) . . . . .	202
7. Tkanka mezenchymatyczna i jej powstawanie . . . . .	213
<b>IV. Powstawanie naczyń krwionośnych i krwi zarodków. Związek serca</b> . . . . .	218
1. Powstawanie układu krwionośnego ryb kręgowych ( <i>Cyclostoma</i> ) dwudysznych ( <i>Dipneusta</i> ) i płazów ( <i>Amphibia</i> ) . . . . .	218
2. Powstawanie układu krwionośnego gadów ( <i>Reptilia</i> ) ptaków ( <i>Aves</i> ) i zwierząt ssących ( <i>Mammalia</i> ) . . . . .	224
3. Układ naczyń krwionośnych w okresie krążenia żółtkowego . . . . .	235
4. Tworzenie krwi w zarodkach i na pęcherzyku żółtkowym . . . . .	240
<b>V. Mechanika rozwoju (Analiza brózdowania, blastulacji, gastrulacji)</b> . . . . .	244
1. Właściwości twórcze komórek embrjonalnych, czynniki rozwoju . . . . .	244
2. Perspektywne znaczenie i perspektywna moc . . . . .	249
3. Wyniki doświadczeń nad wartościowością twórczą komórek zarodkowych u zwierząt o rozwoju mozaikowym. Doświadczenia nad komórkami zarodkowymi płazów, żebroplawów, mięczaków . . . . .	251
4. Wyniki doświadczeń nad wartościowością twórczą komórek zarodkowych u zwierząt, wyposażonych w zdolności regulacyjne. Systemy ekwipotencjalne. Doświadczenia nad komórkami zarodkowymi jeźowców, robaków, lancetnika . . . . .	264
5. Ogólne wnioski z doświadczeń nad wartościowością twórczą jaj i utworzonych z nich blastomerów . . . . .	275
6. Wartościowość blastomerów zarodków polispermicznie poczętych . . . . .	278
7. Wpływ czynników zewnętrznych na bieg kształtowania zarodków . . . . .	281
<i>a.</i> Wpływ czynników z zakresu energii mechanicznej . . . . .	282

	Str.
<i>b.</i> Wpływ temperatury na zjawiska rozwoju . . . . .	289
<i>c.</i> Wpływ światła na zjawiska rozwoju . . . . .	291
<i>d.</i> Wpływ chemicznych składników środowiska na rozwój zarodków	291
8. Mechanizm blastulacji . . . . .	299
9. Mechanizm gastrulacji . . . . .	300
10. Wzrost zarodków . . . . .	304
<b>VI. Błony płodowe, pęcherzyk żółtkowy, najmłodsze ludzkie zarodki, łożysko</b>	<b>307</b>
1. Ogólne pojęcie błon płodowych i ich biologiczne znaczenie . . . . .	307
2. Powstawanie błon płodowych u gadów i ptaków . . . . .	308
3. Czynności i przebieg dalszego rozwoju błon płodowych u ptaków i gadów . . . . .	319
4. Błony płodowe zwierząt ssących . . . . .	322
<i>a.</i> Tworzenie owodni i kosmówki . . . . .	322
<i>b.</i> Tworzenie omocznia i pęcherzyka żółtkowego . . . . .	329
5. Różnicowanie kosmówki, jej stosunek do błony śluzowej macicy. Ogólne uwagi o łożysku . . . . .	332
6. Typy łożyska wrzekomego . . . . .	336
7. łożysko właściwe . . . . .	349
8. łożysko kobiety, ludzkie jajo płodowe . . . . .	355
<i>a.</i> Błona śluzowa macicy w okresach przygotowawczych do ciąży. Owulacja, menstruacja, wszczepienie jaja płodowego . . . . .	355
<i>b.</i> Wszczepianie jaja płodowego w błonę śluzową macicy . . . . .	359
<i>c.</i> Najmłodsze zarodki ludzkie, ich części dodatkowe i błony płodowe . . . . .	362
<i>d.</i> Owodnia zarodka ludzkiego . . . . .	370
<i>e.</i> Pęcherzyk żółtkowy . . . . .	373
<i>f.</i> Omocznia . . . . .	373
<i>g.</i> Kosmówka . . . . .	374
<i>h.</i> Tworzenie błon opadowych śluzówki macicznej u kobiety . . . . .	376
<i>i.</i> Powstawanie i budowa łożyska ludzkiego . . . . .	380
<i>k.</i> Krążenie krwi w łożysku kobiety . . . . .	388
<i>l.</i> Sznur pępkowy . . . . .	391
9. Bliźnięta . . . . .	394
Skorowidz alfabetyczny . . . . .	405

### SPIS DOSTRZEŻONYCH BŁĘDÓW.

Str. 34	wiersz 2 od dołu:	mechanizm u	—	zamiast	mechanizmu
» 48	» 13	» » :	się	—	» się
» 65	» 5	» góry:	Ryc. 3	—	» 53
» 135	» 8	» » :	placentialia	—	» placentalia
» 236	po objaśnieniu	Ryc. 236	dodać:	Według Rückerta	
» 345	»	» 396	» :	»	Grossera
» 369	»	» 420	» :	»	Spee
» 398	»	» 440	» :	»	Fernandeza.

---

## WSTĘP.

### **Pojęcie rozwoju. Podział życia na okresy rozwojowe. Zadania embrjologii, kierunki badań embrjologicznych.**

Każda żywa istota przechodzi w swem życiu cały szereg przemian i przekształceń, których łańcuch nosi nazwę rozwoju organizmu. Rozwój zaczyna się w chwili poczęcia żywej istoty, a trwa do chwili jej śmierci. W historii rozwoju ustroj przekształca się z tworu jednokomórkowego w bardzo nieraz skomplikowaną organizację. Przystosowanie budowy organizmu do warunków życia, oraz właściwości fizjologiczne tej cząstki żywej materji ulegają ciągłym przemianom w miarę postępu przekształceń postaciowych. Historia rozwoju poucza nas więc o toczących się w organizmie przemianach postaci i właściwości fizjologicznych ustroju w różnych okresach życia.

Życie organizmów zwierzęcych, zwłaszcza wyższych, można rozdzielić na kilka okresów. Okres pierwszy, t. zw. okres zarodkowy czyli embrjonalny, rozpoczyna się z chwilą poczęcia. Granicę końcową wyznaczyć u wielu gatunków jest trudno. U ptaków lub gadów np. okres ten kończy się z chwilą wyklucia ze skorupy i osłon jajowych, jako też i błon płodowych zarodka; u zwierząt ssących kresem życia embrjonalnego jest wydobycie się zarodka z błon płodowych oraz narządu rodnego samicy i rozpoczęcie samoistnego życia poza ustrojem matki. W tym pierwszym okresie życia ujawnia się najwydatniej twórcza moc żywej materji: jej cząstka oddzielona od ustroju rodzicielskiego rozpoczyna samoistną pracę, tworząc materiał budowlany, z którego powstać ma następne pokolenie. Komórki, które pochodzą z podziału elementów, utworzonych przez organizm rodzicielski, stanowią, jako komórki rozrodcze, ogniwo, łączące organizm rodziców z pokoleniami następnymi, gdyż są one punktami wyjścia rozwoju następnej generacji. Z biegiem życia, wytworzone z nich komórki zyskują pewną zdolność przystosowania do funkcji fizjo-

logicznych, które mają pełnić i w ten sposób dokonywa się wśród komórek zarodkowych t. zw. różnicowanie. W składnikach tworzącego się zarodka zaznacza się coraz wybitniej podział pracy, coraz wyraźniej dają się odróżnić rozmaite organy embrjonalne, a całość procesów rozwojowych cechuje charakter przemian postępowych. Ale zjawiska życia pociągają za sobą także zużywanie żywej materji i dlatego tu i ówdzie nawet wśród tych tkanek, obdarzonych tak znaczną mocą twórczą, spotyka się obrazy pewnych zwyrodnień, albo zupełnego zaniku pewnych tkanek, lub nawet całych organów. Obok czynników postępowych, grają więc rolę, nawet w okresie embrjonalnego życia, czynniki wsteczne, mimo, że czynniki postępowe w rozwoju embrjonalnym bezwzględnie przeważają.

W drugim okresie życia rozrastają się zawiązki narządów poprzednio już wytworzone. Z rozrostem ich idzie ręka w rękę dalsze doskonalenie i przystosowanie do funkcji, co za sobą pociąga nowe zmiany postaciowe i czynnościowe narządów. Ten okres, który nazwać można okresem młodocianego rozwoju, kończy się pokwitaniem, czyli rozpoczęciem funkcji rozrodczych. Zwykle ta działalność ujawnia się w organizmie w chwili osiągnięcia pewnego stopnia ukończenia ukształtowania narządów. W tym okresie młodocianego rozwoju działalność twórcza tkanek jest nadal czynnikiem przeważającym, niemniej jednak dość wybitnie występują także objawy wstecznego przekształcania. Wystarczy wspomnieć o losach gruczołu, zw. grasicą, o którym wiemy, że w pierwszych latach dzieciństwa człowieka ulega zwyrodnieniu. W innych narządach jednak czynniki wsteczne i postępowe wchodzą równocześnie w grę, i to tak, że czynniki postępowe mają przewagę, w rezultacie czego okres ten cechuje wzrost ustroju i jego narządów.

Po dojściu do dojrzałości płciowej wchodzi ustrój w trzeci okres życia, okres t. zw. równowagi twórczej. W tym okresie praca twórcza komórek równowagi sprawy rozpadowe, będące wynikiem zwykłych zjawisk życiowych. Ograniczony okres życia komórek w poszczególnych narządach powoduje, że część elementów obumiera, — nabłonek, n. p. złuszcza się ze skóry, z jelit, z błon śluzowych, wyścielających drogi rodne, ale wskutek twórczej działalności materji zostaje na nowo odtworzony. W taki sposób utrzymuje się ustrój w ogólnej równowadze postaci i składu poszczególnych narządów.

Po pewnym okresie czasu, który trwa dłużej lub krócej, przechodzi faza równowagi twórczej niespostrzeżenie, bez widocznej przelomowej chwili, w czwarty okres życia, t. zw. okres starzenia. Początkową jego granicę trudno oznaczyć u wielu gatunków; u człowieka (u kobiet) można czas ukończenia czynności płciowych uznać jako początek okresu starzenia, który zaczynałby się w takim razie z nastaniem klimakte-



rjum. Ten okres trwa już aż do śmierci osobnika. Główną charakterystyką jego jest wzmocnienie czynników wstecznych rozwoju, które mają przewagę nad rozwojem postępowym. Zwolna zaczynają się w pracach życiowych wysuwać na pierwszy plan zaburzenia w równowadze międzytkankowej a także zmniejsza się sprawność czynnościowa poszczególnych narządów i słabnie harmonja w ich współdziałaniu.

Ogólny rys ustosunkowania zmian postępowych i wstecznych wskazuje wyraźnie, że każdy ustrój w czasie swego życia jest widownią ustawicznego przekształcania morfologicznych właściwości narządów oraz przemian w przystosowaniu ich do fizjologicznych czynności.

Zadanie embrjologa jest znacznie szersze, niż tych przyrodników, którzy mają objąć całość rozwoju życiowego organizmu, — ma on bowiem tylko poznać rozwijający się ustrój w jego pierwszym okresie życia t. j. w okresie embrjonalnego rozwoju.

Przy dzisiejszym stanie nauki istnieją trzy główne kierunki badań embrjologicznych. Dział pierwszy t. j. embrjologia morfologiczna dąży do poznania zarodka we wszystkich stadjach rozwoju embrjonalnego pod względem morfologicznym. Ta gałąź stanowi podstawową część embrjologii, bez niej zrozumienie innych działów jest niemożliwe.

Drugi kierunek stanowi dział fizjologiczny embrjologii, dotychczas najmniej opracowany, a dążący do poznania fizjologicznych właściwości narządów embrjonalnych, oraz wzajemnego stosunku czynnościowego narządów w ustroju. Jeśli zwrócimy uwagę na to, jak znacznym zmianom ulega ustrój biegu życia embrjonalnego, oraz, że w miarę zmian morfologicznych typ i wydajność działania fizjologicznego narządów musi się przekształcać, to wynika stąd, że fizjologia zarodka jest działem bardzo obszernym nawet, gdy przychodzi zająć się tylko jednym gatunkiem zwierząt. Wielkie trudności opanowania materiału, — który w czasie rozwoju znajduje się niekiedy w zupełnie wyjątkowych warunkach, otoczony błonami, wodami płodowymi, — utrudniają niezmiernie badania funkcji poszczególnych narządów embrjonalnych.

Trzecia wreszcie gałąź embrjologii, t. zw. mechanika rozwoju embrjonalnego, albo fizjologia rozwoju zajmuje się zbadaniem przyczyn przemian rozwoju, t. j. znalezieniem tych czynników, które powodują przekształcenia morfologiczne postaci w następujących po sobie okresach. Cały szereg badań, zwłaszcza ostatnich 30 lat, przyniósł w tej dziedzinie plon obfity. Zadaniem tej właśnie gałęzi embrjologii jest odpowiedź na pytanie, »dlaczego« dana zmiana nastąpiła, co było przyczyną, czy aktu rozmnażania, czy przemieszczenia komórek, dlaczego to w tem, a nie innem stało się miejscu. Jej charakter jest wię-

cej fizjologiczny, gdyż, jak w fizjologii, tak i tu chodzi o wykrycie momentów przyczynowych; metoda też jest analogiczna, bo wyłącznie eksperymentalna i analityczna. Ten dział fizjologii rozwoju embrjonalnego, albo mechaniki rozwoju, ugruntował po raz pierwszy, jako osobną gałąź nauki, Wilhelm Roux, stwarzając swemi pracami podwaliny nowego kierunku badań nad przyczynowością zjawisk twórczych żywej materji. Przedmiotem badań mechaniki rozwoju może być każdy dział embrjologii, gdy chodzi o zbadanie przyczyn przejścia z jednego okresu w drugi.

Zasadniczą podstawą całej nauki embrjologii, na której się wszystkie inne działy opierają, jest dział morfologiczny, to jest zarys przemian całkowitych, składających się na obraz rozwoju. Morfologia embrjonalnego rozwoju da się podzielić na część ogólną i szczegółową, czyli organogenezę. W tej książce zajmować się będziemy embrjologją morfologiczną zwierząt kręgowych, podając też zasady mechaniki rozwoju embrjonalnego.

---

## I.

# ROZRÓD.

### **Pojęcie rozrodu. Rozród wegetatywny, płciowy i dzieworodny (charakterystyka ogólna).**

Z uwag, podanych w poprzednim rozdziale, wynika, że stan żywego ustroju ulega w biegu jego życia przemianom i to zarówno postaciowym, jak fizjologicznym. Trwanie życia jest ograniczone i każdy osobnik, po krótszym lub dłuższym czasie, ztraca zdolność życiową. Śmierć może być pojmowana jako wynik wewnętrznych przemian, toczących się w organizmie i odmiennego ukształtowania wewnętrznych warunków życia osobnika, albo też jako reakcja żywej materji na działanie szkodliwych czynników zewnętrznego świata, a więc może nastąpić wskutek niespełnienia się warunków zewnętrznych życia, niezbędnych dla żywej materji danego gatunku. W pierwszym przypadku mamy do czynienia ze śmiercią ze starości, będącą, być może, fizjologicznem zjawiskiem, w drugim śmierć jest albo bezpośrednią reakcją na znaczne odstępstwo od normy warunków życia, albo też, gdy te szkodliwe warunki działają przez dłuższy czas z mniejszem natężeniem, wtedy śmierć może wystąpić jako wynik zsumowania podnieć szkodliwych. Nie będziemy tu bliżej analizowali tego zagadnienia. W obu przypadkach grożącej śmierci może organizm, dzięki t. zw. właściwościom regulacyjnym, bronić się przed zagładą: mianowicie może funkcję jednych organów zastępować wzmożoną czynnością drugich, uzupełniać wytworzone w jego organizacji ubytki, dostosowywać produkcję energii i przemianę materji do zmienionej sytuacji wewnętrznej, i tak przez pewien czas utrzymać się przy życiu, nawet w tych zmienionych znacznie warunkach. Wiadomo, że w ustroju są organy, które mogą pełnić funkcję zastępczą. Gdy jeden taki organ ulega schorzeniu, inny, o analogicznej roli fizjologicznej, obejmuje zań czynność zastępczą. Skoro np. wskutek

stanu chorobowego jedna nerka nie może wypełniać swego zadania, wtedy druga zastępuje ją w pracy. Jeżeli część koryta naczyniowego staje się niedrożną, sąsiednie naczynia odpowiednio się rozszerzają i obejmują zapotrzebowanie w krew danego odcinka ciała. Są organizmy, które odtwarzają całe narządy: drogą t. zw. regeneracji mogą one powstać na nowo po zniszczeniu istniejących poprzednio. Wszystko to są objawy regulacyjne, zmierzające do utrzymania ustroju przy życiu.

Ale w biegu rozwoju organizmu nadchodzi czas, gdy te środki utrzymania go przy życiu nie wystarczają, a życie zbliża się ku końcowi. Istnieje jednak zdolność regulacyjna, która zabezpiecza ciągłość istnienia żywej materji, trwałość gatunku, który musiałby ulec zagładzie przez śmierć osobników. Ta właściwa wszystkim żywym istotom czynność regulacyjna nosi nazwę rozrodu.

W biegu rozwoju osobnikowego, najczęściej w okresie równowagi fizjologicznej, jeszcze przed okresem starzenia, nadchodzi moment, gdy organizm jest w możności oddzielić cząstkę swej żywej materji, wyposażoną w zdolności twórcze. Ta cząstka żywej materji rozpoczyna obecnie życie zupełnie samodzielne. Wyodrębniona z zespołu całości organizmu, w którym powstała, nie ulega wraz z nim przemianom wstecznym, zmieniającym ustrój, sprowadzającym jego starość i śmierć, a natomiast ujawnia po dokonaniem wyodrębnienia całą swoją moc twórczą w swem usamodzielnionem życiu. Dzięki tej mocy twórczej z cząstki żywej materji, oddzielonej od ustroju rodzicielskiego, powstaje nowy, skomplikowany nieraz, organizm — nowe pokolenie. Tworzenie tych nowych młodych pokoleń jest wynikiem zdolności rozrodczej organizmu. Pojmujemy więc rozród, jako czynność regulacyjną, która utrzymuje ciągłość żywej materji danego gatunku mimo ograniczonego trwania życia osobników.

Rozród polega zatem na zdolności wyodrębniania z zespołu komórek ustroju rodzicielskiego cząstki żywej materji, która jest zdolna rozwinąć się w nowe pokolenie danego gatunku.

Rozróżniamy trzy zasadnicze typy rozrodu: wegetatywny, płciowy i dzieworodny, czyli partenogenetyczny.

Rozród wegetatywny, czyli monogeniczny, charakteryzuje jednorodny związek, stworzony przez ustrój rodzicielski dla rozwoju przyszłego pokolenia. W tej formie rozrodu udział w akcji tworzenia przyszłej generacji bierze jeden tylko organizm, a związek taki może się składać z całej grupy elementów komórkowych, albo tylko z jednej komórki.

Rozrodowi wegetatywnemu przeciwstawiamy rozród płciowy, czyli digeniczny. Charakterystyką tej postaci rozrodu jest sposób poczęcia

ustroju: punktem wyjścia rozwoju następnej generacji są mianowicie dwa elementy płciowe, zróżnicowane fizjologicznie, różniące się często postaciowo od siebie, stworzone przez pokolenie rodzicielskie, niezależnie od siebie, najczęściej w dwóch zupełnie odrębnych osobnikach rodzicielskich. Elementy rozrodu płciowego są stale tworamii jednokomórkowemi, specjalnie zróżnicowanemi, a występują one zasadniczo w dwóch typach: jako elementy płciowe żeńskie, czyli jaja, i — męskie, czyli plemniki. Moc twórczą ujawniają te elementy przez proces rozwojowy po zespoleniu się w jedną morfologiczną całość, czyli po zapłodnieniu.

Odrębny typ rozrodu stanowi t. zw. dzieworództwo, czyli partenogeneza. Charakterystyką dzieworództwa jest produkcja elementów płciowych żeńskich, tem znamiennych, że są one zdolne do rozwoju bez zespolenia z elementem płciowym męskim, czyli bez zapłodnienia. Zoologowie uważają ten typ za formę poronną rozrodu płciowego.

Ta krótka charakterystyka typów rozrodu wystarcza dla uzasadnienia podziału całego zjawiska na trzy powyższe typy, a obecnie możemy przejść do bardziej szczegółowego omówienia oddzielnych kategorii rozrodu.

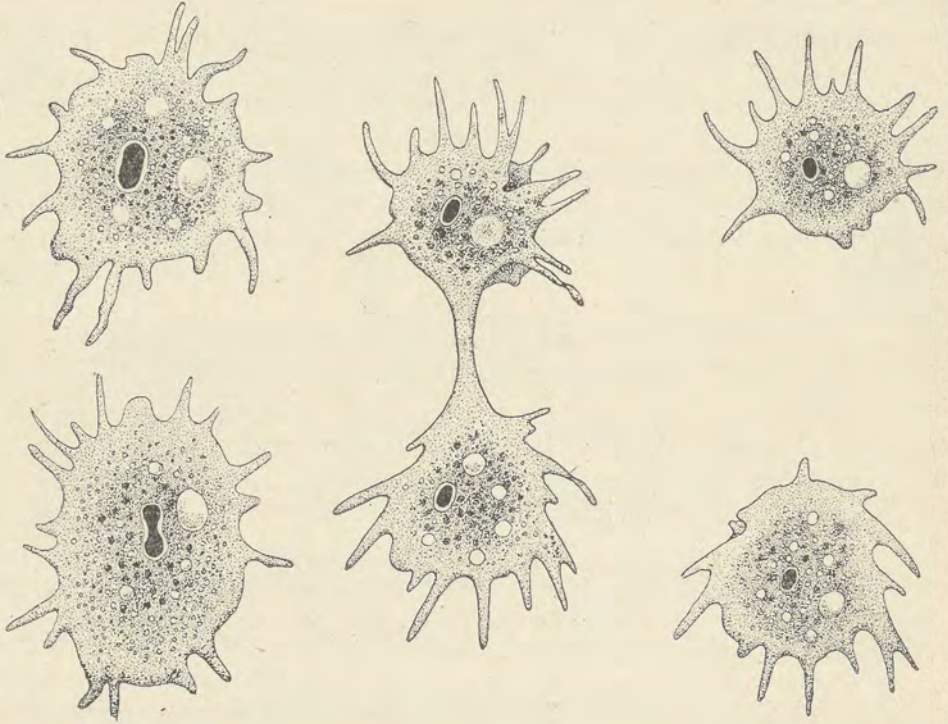
## A. ROZRÓD WEGETATYWNY.

Rozród wegetatywny rozpowszechniony jest szeroko w świecie roślinnym, u zwierząt jednokomórkowych i bezkręgowych. W książce tej, w której zajmujemy się zwierzętami kręgowymi, najzupełniej wystarczy całkiem krótkie omówienie tej formy rozrodu, potrzebne tu jedynie dla zaokrąglenia całości omawianego zagadnienia.

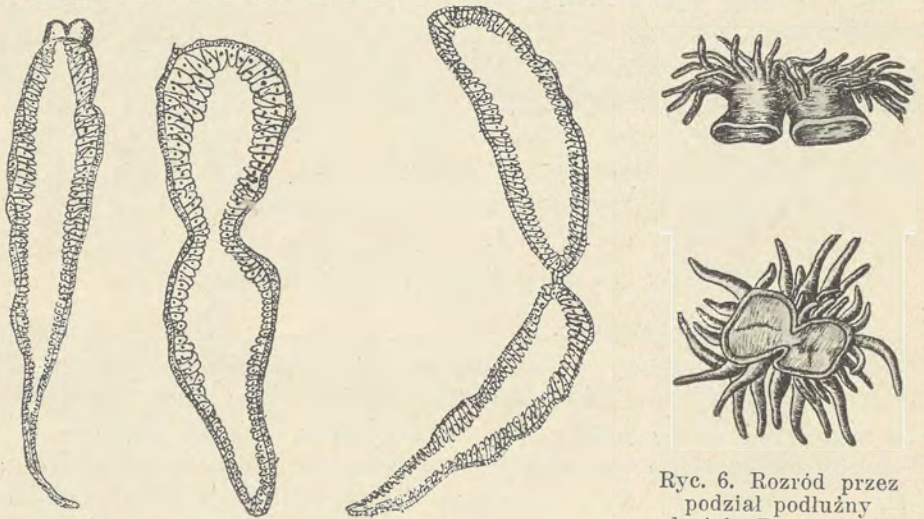
Rozród wegetatywny może wystąpić w kilku postaciach: 1) przez podział, 2) przez pączkowanie, 3) przez tworzenie zarodników, 4) drogą tworzenia pączków zimowych (*gemulae*) i statoblastów.

### 1) Rozród wegetatywny przez podział.

Rozród wegetatywny przez podział jest najczęstszą formą rozmnażania się bakterij, oraz jednokomórkowych istot zwierzęcych, a więc całego świata pierwotniaków. (Ryc. 1). Ale prócz tego, przez podział rozradzają się też różne klasy zwierząt wielokomórkowych bezkręgowych. Widzimy ten rozród u polipów, np. u *Protohydra Leuckarti*, gdzie zwierzę dzieli się poprzecznie (Ryc. 5) na dwa osobniki potomne. U ukwiałów widzimy nieraz podziały podłużne (Ryc. 6). Rozmnażanie przez podział spotykano nieraz u zarodków, np. u zarodków pierścienic (Ryc. 7), które w embrjonalnym okresie życia dzielią się, tworząc podwójną liczbę embrjonów.



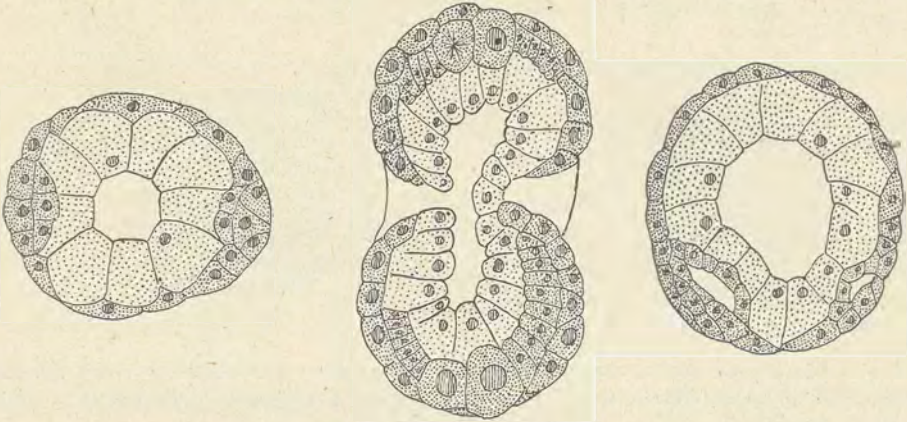
Ryc. 1—4. Rozmnażanie *Amoeba polipodia* przez podział. Według *Schultzego*, z *Langa*.



Ryc. 5. *Protohydra Leucarti* w okresie rozrodu przez podział. Według *Andersa*, z *Korschelta* i *Heidera*.

Ryc. 6. Rozród przez podział podłużny ukwiału *Paranemonia Contarini*. Obraz widziany z boku i z góry. Według *Heidera* i *Korschelta*.

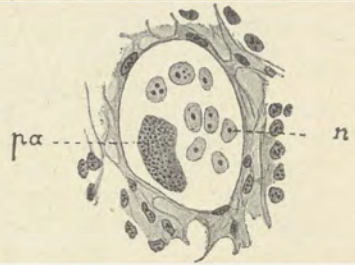
Rozród przez podział jest też podstawą zjawiska, zwanego poliembrionją, opisanego np. u pasorzytnicznych błonkówek (*Encyrtus fuscicollis*, Ryc. 8), przez Marschala. Istotą zjawiska poliembrionji jest wytwarzanie w jedno-



Ryc. 7. Rozmnażanie przez podział zarodka dżdżownicy *Lumbricus trapezoides*. Według Kleinbergera, z Korschelta i Heidera.



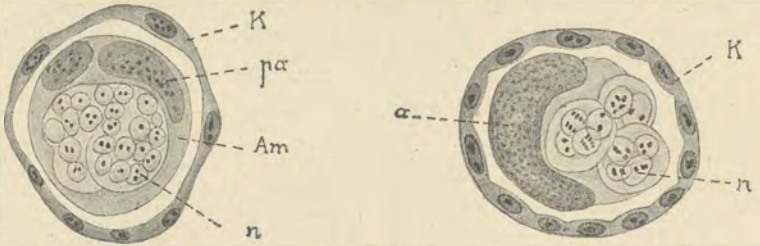
Ryc. 8. Błonkówka *Encyrtus fuscicollis* w chwili składania jaj w jajo motyla *Hyponomeuta*. Wedł. Marschala.



Ryc. 9. Zarodek *Encyrtus fuscicollis* w embrjonalnej tkance motyla *Hyponomeuta*, *n* — jądra embrjonalne *Encyrtus*, *pa*, jądro dodatkowe (*paranucleus*). Według Marschala.

litym morfologicznym tworze zarodkowym większej liczby zarodków. Przebieg tego zjawiska możemy obserwować w rozwoju wyżej wspomnianej błonkówki. Samica jej składa jaja (Ryc. 8) pasorzytniczo do jaj motyla *Hyponomeuta*. W obrębie jednolitej masy plazmatycznej, otoczonej osłonką,

dokonywa się kilkakrotny podział jądra, ilość jąder w ten sposób znacznie wzrasta (Ryc. 9, 10); dookoła grup jądrowych wyodrębnia się plazma (Ryc. 10, 11), którą otacza potem osłonka i tak z jednego zarodka powstaje ich bardzo wiele (Ryc. 12): zarodki rozrodziły się wegetatywnie.



Ryc. 10 i 11. Dalsze stadja rozmnażania się zarodka *Encyrtus*. a, Am — błona zarodka (amnion) z jądrami dodatkowymi (pa), k — osłonka dodatkowa z jądrami, n — jądra zarodka. Według *Marschala*.



Ryc. 12. Zarodki *Encyrtus* silnie rozrodzone (mo), k — osłonka dodatkowa, n — jądra zarodków. Według *Marschala*.

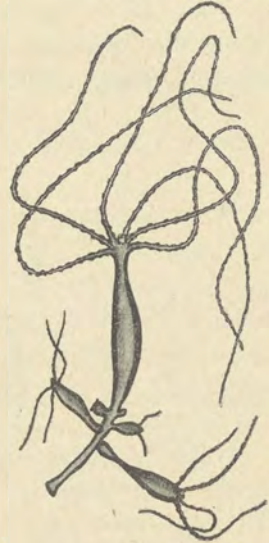
Charakterystyczną cechą rozrodu wegetatywnego przez podział jest, że ustrój rodzicielski po podziale dokonany istnieje nadal tylko w swych potomkach, nie zaś w organizacji poprzedniej. Bieg rozwoju nowego pokolenia wymaga całkowitego przeorganizowania budowy poprzedniej, gdyż



część ustroju rodzicielskiego staje się zawiązkiem całości następnego pokolenia.

## 2) Rozród wegetatywny przez pączkowanie.

Rozród wegetatywny przez pączkowanie polega na tem, że część organizmu zaczyna się rozrastać mocniej, niż inne tak, że na powierzchni organizmu powstaje pączek, który się następnie wyodrębnia i przekształca w ustrój potomny. Istotą zjawiska jest tu więc zwiększony rozrost części organizmu i odłączenie z zespołu jego całości tej części żywej materji, która powstała przez rozrost. Przez pączkowanie rozmnaża się wiele pierwotniaków, a ta postać rozrodu jest też dość rozpowszechnioną i u zwierząt bezkręgowych. Pączki powstają np. u robaków, często na ogonowym końcu ciała, gdzie indziej tworzą się, jako boczne jego wyrostki. Znany każdemu polip słodkowodny stulbja, który rozmnażać się może także przez podział, tworzy pączki — Ryc. 13 — stanowiące zawiązek młodych organizmów nowego pokolenia. Pod ten typ da się też podciągnąć rozród przez rozłogi (stolony), zaczynające się jako boczne wypuklenia pączkowate, które później tworzą wypuklenia wtórne, też w postaci pączków. Te pączki przeistaczają się później w organizmy potomne. Wiele osłoniec rozmnaża się w ten sposób, tworząc kolonje organizmów danego gatunku, związane ze sobą rozłogami.



Ryc. 13. Stulbja (*Hydra oligactis*) w okresie rozmnażania przez pączkowanie. Według Korschelta i Heidera.

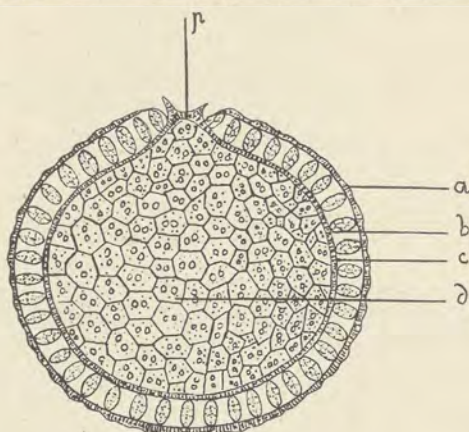
## 3) Rozród wegetatywny przez zarodniki.

Zarodniki, są to twory jednokomórkowe, odznaczające się szczególną odpornością na szkodliwe warunki świata zewnętrznego, i mające zdolność rozwoju w organizm potomny. Jednokomórkowe organizmy mogą tworzyć zarodniki, czy to zmieniając w nie całe swe ciało, czy też drogą pączkowania lub podziału. W warunkach, odpowiadających wymaganiom życia danego ustroju, zarodniki wchodzą w okres czynności rozrodczej i tworzą się z nich organizmy potomne.

Ta forma rozrodu, pospolita u bakteryj i roślin, jest w świecie zwierzęcym rzadką. Przez zarodniki rozradzają się niektóre pierwotniaki.

#### 4) Rozród wegetatywny przez pączki zimowe (*gemulae*) i statoblasty.

Rozród wegetatywny przez pączki zimowe i statoblasty, czyli przez wielokomórkowe twory, produkowane przez ustrój rodzicielski, a zdolne do rozwoju w organizm potomny, ujawnia się wtedy, gdy się ułożą odpowiednio warunki zewnętrznego świata. Tą drogą dokonywać się może rozród gąbek, mszywiolów i t. d. Takie pąki (*gemulae* — Ryc. 14) mają



Ryc. 14. Pączek zimowy gąbki (*Ephydatia fluviatilis*). *a* — zewnętrzna osłonka, *b* — warstwa krążków szkieletowych, stanowiąca środkową osłonkę, *c* — wewnętrzna osłonka, *d* — ciało zarodkowe pączka zimowego, złożone z dwujądrowych komórek, *p* — otwór pączka. Według Wierzejskiego.

budowę dość skomplikowaną. Właściwy twór rozrodczy jest otoczony kilku warstwami błon i w ten sposób ochroniony od wpływów szkodliwych świata zewnętrznego. Pąki (*gemulae*) i statoblasty, różniąc się od zarodników tem, że są tworamii wielokomórkowemi, — podczas gdy zarodniki z jednej tylko składają się komórki — dzielą z niemi właściwość znacznej odporności na szkodliwe czynniki świata zewnętrznego.

## B. ROZRÓD PŁCIOWY.

### 1) Pojęcie płci, typy elementów płciowych.

Ta postać rozrodu występuje zarówno u pierwotniaków, jak też wśród zwierząt wielokomórkowych, bezkręgowych, jak wreszcie u kręgowców. W zjawisku rozrodu płciowego punktem wyjścia rozwoju nowej generacji jest twór, który powstał z zespolenia dwóch komórek, t. zw. elementów płciowych.

U zwierząt wielokomórkowych wśród poszczególnych grup komórek istnieje podział pracy. Można wtedy w organizmach wyróżnić oddzielne narządy, w których tworzą się elementy płciowe. Są to tak zwane gruczoly płciowe, czyli gonady. Elementy, które tu powstają, należą do dwóch typów, różniących się morfologicznie, oraz pod względem właściwości fizjologicznych; są to elementy płciowe męskie, czyli plemniki i elementy płciowe żeńskie, czyli jaja. Jaja, w których charakter komórkowy jest w wielu przypadkach na pierwszy rzut oka widoczny, mają nagromadzoną wśród swojej protoplazmy większą ilość materiałów, t. zw. żółtka, t. j. substancyj zapasowych, przeznaczonych dla mającego rozwijać się zarodka. Rola jaj jest bardziej bierną aniżeli plemników, a budowa przystosowana jest do rozwoju zarodka: błony, otaczające jajo, chronić będą rozwijający się zarodek; nagromadzone w jaju żółtka stanowią materiał odżywczy, ugrupowanie różnych rodzajów plazmy, ewentualna zdolność do obrotu jaja wewnątrz błon dostosowane są do warunków rozwoju. Plemniki przypada rola więcej czynna. On ma niejako wyszukać jajko, wnikać w nie i wnieść w jajo pobudkę rozwojową. Plemniki są naogół komórkami bardziej zmodyfikowanymi: plazma plemników występuje w bardzo ograniczonej ilości, a budowę ich charakteryzuje wybitne przystosowanie do wykonywania ruchów.

Gruczoly płciowe w ogromnej większości gatunków są zdolne albo do produkcji jaj — to są t. zw. jajniki, albo do wytwarzania plemników — t. zw. jądra. Jajniki umiejscowione są najczęściej w innych osobnikach niż jądra; mamy więc przeważnie do czynienia z rozdzielnością płciową.

Dochodzimy w ten sposób do pojęcia płci: za kryterjum płci należy uznać zdolność produkcji elementów płciowych pewnego typu. Te osobniki, które, na mocy swej budowy (jakości gruczolu płciowego), są zdolne do tworzenia tylko plemników, nazywamy męskimi. Osobniki, natomiast, które mogą wytwarzać tylko jaja, zowiemy żeńskimi.

Pozornie więc odróżnienie płci osobnika jest proste, w rzeczywistości jednak rzecz się nieco komplikuje. W korelacyjnym związku ze zdolnością tworzenia pewnego typu elementów płciowych pozostaje pewien zespół cech morfologicznych, charakteryzujących wewnętrzną budowę i zewnętrzny wygląd osobników tej lub owej płci. Nadto tenże sam związek korelacyjny istnieje między zdolnością produkcji elementów płciowych określonego typu, a pewnymi właściwościami fizjologicznymi osobnika i jego cechami psychicznymi. Wiemy z życia codziennego, że zwierzęta różnej płci wybitnie różnią się od siebie wyglądem, budową organów, i to zarówno pozostających w związku z systemem rozrodczym, jak i niezwiązanych z nim zupełnie. Ustrój mężczyzny i kobiety np. różni się budową narządów rodnych, ale pozatem odmiennem uwłosieniem na głowie, twarzy, okolicy sromowej, otoczeniu otworu odchodowego. Mocniejszy u kobiety rozwój gruczołów mlecznych, inna ilość ciałek krwi czerwonych, różnice w budowie szkieletu, miednicy, budowie krtani itp. — to wszystko są cechy morfologiczne.

I pod względem fizjologicznym występują również wybitne różnice: sama funkcja jajnika czyli owulacja, t. j. wydalanie jaj, sposób wydzielenia plemników, cykliczne przemiany wśród błony śluzowej macicy, łącznie ze zmianami w czasie ciąży — to są główne fizjologiczne różnice, pozostające w związku z samym narządem płciowym. Pozatem funkcja gruczołów mlecznych u kobiety, inny typ oddychania, odmienna intensywność przemiany materji, objawiająca się w różnicach w trawieniu, oddychaniu, wydzielaniu — to są najważniejsze różnice fizjologiczne, występujące u obu płci.

Wreszcie różnice, uwydatniające się w popędzie płciowym, inaczej skierowanym u każdej płci, odmienna psychiczna wrażliwość i odmienny nieraz dobór upodobań, inny sposób reagowania psychicznego na czynniki życia stanowią różnice psychiczne między obu płciami.

Właściwości morfologiczne, fizjologiczne i psychiczne łatwiej wpadają w oczy, niż zdolność produkcji tych lub owych elementów płciowych, — to też rozpoznanie płci dzieje się najczęściej według t. zw. drugorzędnych cech płciowych. Należy jednak przytem pamiętać, że czasem ta korelacja pierwszo- i drugorzędnych cech odbywa się nieprawidłowo, t. zn., że z cechami pierwszorzędnymi męskimi mogą się związać w jednym osobniku drugorzędne cechy płciowe żeńskie i to zarówno nieraz morfologiczne, jak fizjologiczne lub psychiczne. Wiemy z wielokrotnej obserwacji że np. osobniki z jądrami mogą mieć organy kopulacyjne, podobne do kobiecych, że popęd płciowy może być fałszywie skorelowany itd. Bez względu zatem rozpoznanie płci jest możliwe wyłącznie na podstawie cechy pierwszorzędnej, t. j. zdolności produkcji elementów płciowych określonego typu.

W ostatnich czasach szereg prac Goldschmidta (1916—1922) i jego szkoły wykazał możliwość zmiany płci w biegu życia. Prace Goldschmidta, robione na motylach *Lymantria dispar* wykazują, że owady te zmieniają nie tylko jakość gruczołu płciowego, który z męskiego przestaje się może w żeński i odwrotnie, ale także i budowę dróg odprowadzających, narządów kopulacyjnych, a wreszcie i drugorzędnych cech płciowych (budowa rożków, kształt tułowia, barwa skrzydeł, kierunek porostu płciowego, cechy instynktu i t. d.). Osobniki zdolne do przemiany płci lub będące w okresie jej przemiany nazwano międzyplciowcami (interseksualne).

Prócz gatunków zwierząt rozdzielnopłciowych istnieją gatunki, u których z reguły występuje obojnactwo, czyli hermafrodytyzm. Cechą organizacji obojnaczej jest zdolność produkowania przez jeden osobnik obu typów elementów płciowych, t. j. jaj i plemników. Takie wytwarzanie obu typów elementów płciowych może występować w jednym i tym samym gruczole obojnaczym (*ovotestis*), albo też w tym samym osobniku istnieją dwa oddzielnie rozmieszczone gruczoły płciowe z przeznaczeniem do produkcji jaj i plemników.

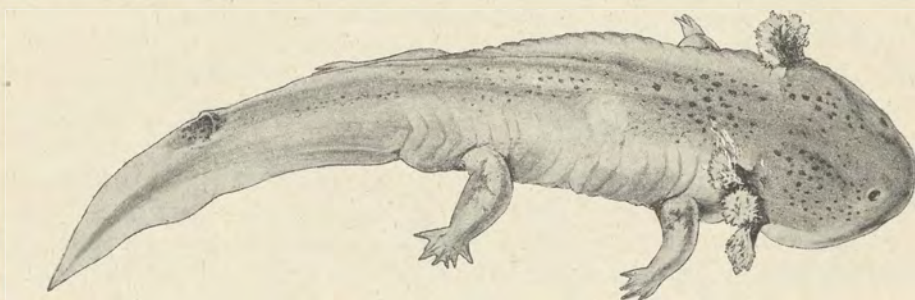
Obojnactwo, które u niektórych gatunków występuje jako reguła, pojawia się czasem jako anomalja i to wśród zwierząt, u których regułą jest rozdzielnopłciowość. U człowieka np. stwierdzono też wyjątkowo hermafrodytyzm.

## 2) Warunki fizjologiczne czynności płciowych.

Pierwszym zasadniczym warunkiem czynności płciowych ustroju jest odpowiedni stopień rozwoju jego gonady. W przeważnej liczbie przypadków bieżący rozwój gruczołu płciowego równomiernie z kształtowaniem się innych narządów organizmu tak, że dojrzałość płciowa objawia się w okresie, gdy organizm jest już na pewnym określonym stopniu rozwojowym. Mówiliśmy poprzednio, że w zasadzie rozwój wszystkich organów postępuje prawie współrzędnie. Jesteśmy np. przyzwyczajeni uważać wśród płazów za płciowo dojrzałe takie osobniki, które przeszły okres przeobrażenia. Ich wszystkie narządy przebyły nie tylko stadium zawiązków, ale już i główny okres wzrostu i przystosowania do czynności fizjologicznych. Tymczasem w pewnych warunkach u płazów dojrzałość płciowa występuje przed przeobrażeniem, np. w stadium kijanki.

Zjawisko dojrzałości płciowej w okresie, wyprzedzającym rozwój innych narządów, w okresie wcześniejszym, niż to się dzieje w zwykłych warunkach, nosi nazwę neoteni. Klasycznym przykładem tego zjawienia

ska jest pojawianie się dojrzałości płciowej u axolotla (Ryc. 14). Dojrzałość płciowa występuje u tego zwierzęcia już wtedy, gdy zarówno jeszcze istnienie skrzel, jak i kształt pletwy ogonowej, sposób osadzenia oczu oraz życie w wyłącznie wodnym środowisku, wskazują wyraźnie na to, że mamy do czynienia z ustrojem larwalnym. Ten stan larwalny trwa jednakże u *axolotla* pospolicie do końca jego życia. Przez zmianę warunków otoczenia (wpływy temperatury, dopływu powietrza, normowania ilości wody — Chauvin, Shufeldt), a zwłaszcza pod wpływem podawania niektórych substancji pokarmowych, jak tyreoidyna (Laufberger, Kaufmanówna), przetwory jodowe — Hirschler) obraz



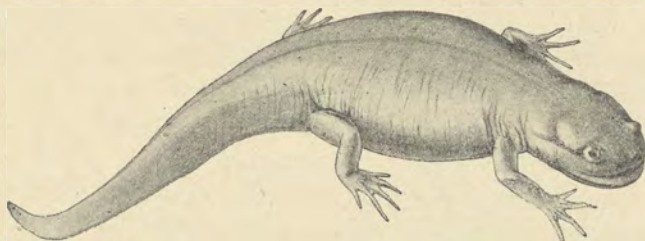
Ryc. 15. *Axolotl (amblystoma)* — okaz neotencji. Rysowane z natury.

przeobrażenia może dokonać się w dojrzałym już płciowo organizmie axolotla. Powstaje wtedy zwierzę (Ryc. 15), mające charakterystyczne cechy zupełnie cielesnie rozwiniętych płazów. Ryc. 15 i 16 wyobrażają nam zwierzęta przed i po przeobrażeniu<sup>1)</sup>.

Z drugiej strony można także wywołać zahamowanie przeobrażenia bez zahamowania rozwoju gonady — można więc sztucznie wytworzyć neotenię. Żaby są z reguły dojrzałe płciowo dopiero po przeobrażeniu, ale Kamerer zdołał doświadczalnie wywołać u pętówki (*Alytes obstetricans*) neotenię, t. j. dojrzałość płciową i działalność w okresie larwalnym. (Ryc. 17). Okazało się nawet, że to zjawisko udaje się utrwalić dziedzicznie. Ale to wszystko są wyjątki. Jako regułę musimy przyjąć, że działalność płciowa rozpoczyna się dopiero u osobników zupełnie rozwiniętych cielesnie.

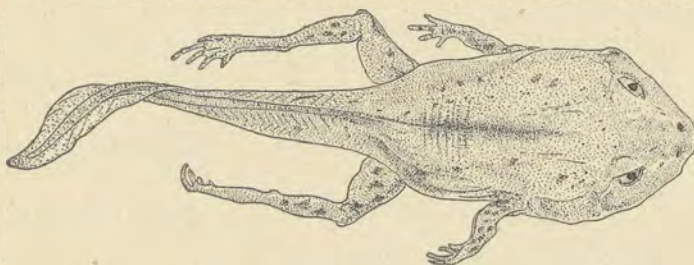
<sup>1)</sup> Praca Laury Kaufmanówny zawiera dokładne przedstawienie różnic w budowie axolotla przed i po przeobrażeniu. Praca późniejsza Hirschlera wykazuje, że prócz tyreoidyny można wywołać przeobrażenie przetworami jodowymi.

Jak początek działalności płciowej jest ściśle określony stopniem rozwoju organizmu, tak samo też ma się rzecz i z końcem życia płciowego. U większości gatunków kończy się ono wprzód, niż życie wegetatywne, o ile nagle, sztucznie wywołana śmierć nie skróci normalnej dłu-



Ryc. 16. *Axolotl (amblystoma)*. Przez podawanie tyreoidyny (metoda Kaufmanówny) pobudzony do przeobrażenia. Okaz zakładu biolog.-embryologicznego Uniw. Jagiell.

gości życia. Czynność płciowa kończy się zwykle u progu starości, albo też zostaje w tym ostatnim okresie życia znacznie zmniejszona. U żeńskich osobników ludzkich okres klimakterjum, t. j. okres, gdy u kobiety kończy się menstruowanie, jest początkiem okresu starzenia, a zarazem



Ryc. 17. Larwa neoteniczna żaba *Alytes obstetricans*. Według *Kammerera*.

zakończeniem życia płciowego; u męskich osobników ludzkich w podeszłej starości słabnie, lub zupełnie ustaje działalność narządu płciowego.

Przez okres życia płciowego działalność narządu rozrodczego jest tylko u niewielu gatunków jednociągłą, pospolicie odbywa się ona okresowo, czyli perjodycznie, a zależna jest bardzo często od warunków klimatycznych. Jeżeli się jednak mówi o takiej okresowej działalności płcio-

wej, to trzeba pod tem rozumieć tylko tę część czynności rozrodczych, która ujawnia się nazewnątrz. Okres czasu, w którym elementy płciowe nie są wydalane, nie jest równoznaczny z czasem zupełnej nieczynności narządu rozrodczego danego osobnika: w ciągu niego odbywa się najczęściej choć powolne przygotowywanie i tworzenie elementów rozrodczych, a tej czynności ustroju towarzyszą niejednokrotnie zmiany także w innych częściach narządu rodnoego, a więc wśród dodatkowych gruczołów tego systemu i jego dróg odprowadzających. Rzecz ta stanie się jaśniejszą na przykładzie.

U płazów, n. p. u żab, okres, w którym zwierzęta te ujawniają popęd płciowy widocznie wzmożony, trwa na wiosnę przez kilka tygodni, a wydalanie elementów płciowych odbywa się w jednym dniu roku. Tymczasem systematyczne badanie zmian toczących się w jajniku (Bogucki), albo w jądrze (Kalusza), wykazuje, że trwają w nich, przez cały niemal rok, pewnego rodzaju zmiany, przebudowania gruczołów płciowych, oraz przygotowanie elementów rozrodczych. Równocześnie dokonywują się zmiany w innych częściach narządu rodnoego, n. p. w jajowodzie. U ptaków są w ciągu roku okresy, w których akcja gruczołu żeńskiego ma charakter postępowy, potem jednak następuje znów okres zastoju, a nawet przemian wstecznych; materiały, przygotowane w pierwszym okresie, ulegają rozpadowi. Ridle wykazał, że w jajniku kury toczą się n. p. w miesiącach zimowych procesy rozszczepienia tłuszczów. Gliceryna i kwasy tłuszczowe dostają się z jajnika do krwi, a na wiosnę z substancyj tych dokonywa się w jajniku synteza. U żeńskich osobników ludzkich wydalanie jaj (owulacja) odbywa się w odstępach miesięcznych, ale przez cały niemal okres czasu, który oddziela jedną owulację od drugiej, zachodzą w błonie śluzowej dróg odprowadzających ustawiczne zmiany, tak, że błona ta właściwie przez cały prawie okres życia płciowego nie jest w spoczynku.

Okresowość działalności płciowej była badaną dokładnie u zwierząt ssących (Heape, Marshall), zwłaszcza na osobnikach samiczych, u których stwierdzenie działalności płciowej jest łatwiejsze. Działalność płciowa występuje tu w t. zw. sezonach płciowych, t. j. w okresach, w których narząd rodny jest szczególnie wybitnie czynnym. W okresie sezonu płciowego dadzą się według Heape'a wyróżnić następujące fazy: 1) Prooestrum, t. j. faza przygotowawcza, w której narząd rozrodczy, a więc zarówno gruczoł płciowy, jak drogi odprowadzające, przygotowuje się do funkcji, 2) Oestrum, czyli ruja, t. j. faza, w której narząd rozrodczy ujawnia swą czynność, a równocześnie w życiu osobników popęd płciowy występuje bardzo widocznie. W tym okresie dokonywa się wydalanie elementów rozrodczych z gonady, w drogach rodnych zachodzą bardzo



widoczne zmiany, które stanowić mogą zespół objawów, poprzedzających bezpośrednio ciążę, 3) *Metooestrum* stanowi fazę, w której narząd rozrodczy, po dokonanych w nim poprzednio zmianach, na nowo powraca do normy. Jeśli nastąpiło np. zniszczenie błony śluzowej w drogach rodnych, pootwieranie naczyń krwionośnych, to właśnie w fazie *metooestrum* wracają one do stanu prawidłowego.

Na tem kończy się sezon płciowy u bardzo wielu gatunków zwierzęcych. Ustrój wchodzi obecnie w okres t. zw. *anoestrum*, t. j. długiej przerwy w życiu płciowym. Doprowadzone do normy stosunki w narządzie rodnyim pozostają przez dłuższy czas bez zmian, aż nadejdzie nowy sezon życia płciowego.

Ale u innych gatunków stosunki się nieco komplikują tem, że sezon płciowy może być rozdzielony krótką przerwą, t. zw. *dioestrum* na dwie części. Każda z nich ma własny okres rui, poprzedzony przez *prooestrum* a uzupełniony przez *metooestrum*. Czasem występuje w jednym sezonie płciowym kilka tych krótkich *dioestralnych* pauz, zanim nadejdzie przerwa (*anoestrum*), dzieląca od siebie dwa sezony płciowe.

Te grupy zwierzęce, u których w sezonie płciowym mamy jedną tylko ruję (*oestrum*), zaliczają do zwierząt *monoestralnych*. Jeżeli w sezonie płciowym występuje *dioestrum*, albo dwa *dioestra*, jeżeli zatem w jednym sezonie dwie albo trzy fazy rui dadzą się wykazać, wtedy mówimy o zwierzętach *polioestralnych*.

Wykażemy na paru przykładach różną okresowość życia płciowego. U psa np. ujawniają się w ciągu roku dwa sezony płciowe: jeden na wiosnę, drugi w jesieni. Każdy z tych sezonów da się rozdzielić na trzy wyżej wspomniane fazy: *prooestrum*, *oestrum*, czyli ruję i *metooestrum*. Po *metooestrum* następuje kilkumiesięczna przerwa t. zw. *anoestrum*, która oddziela jeden sezon płciowy od drugiego. Psy są *monoestralnymi* zwierzętami, t. zn. że ich sezon płciowy nie jest przerywany przez żaden okres chwilowego spoczynku płciowego (*dioestrum*). U gryzoniów natomiast mamy w ciągu roku długi sezon płciowy, trwający od kwietnia do listopada. Ten sezon przerywają krótkie pauzy (*dioestra*), a w ciągu każdego sezonu występuje kilka rui (*oestra*). W czasie jednego sezonu może się odbyć kilka porodów. Zwierzęta te są *polioestralnymi*. Po ukończonym sezonie płciowym zaczyna się dłuższa kilkumiesięczna przerwa (*anoestrum*).

U człowieka mamy od chwili dojrzałości płciowej, aż do okresu klimakterjum właściwie jeden, przeszło 30 lat trwający, sezon płciowy, przerywany tylko pauzami *dioestralnymi*. Jeżeli się zwróci uwagę na to, że wydalanie elementu płciowego żeńskiego odbywa się w czasie *oestrum*, że jedno *oestrum* po drugim następuje w odstępach 28 dni, a w tym

okresie mieści się faza pro- i metoestrum, to na dioestralną fazę przypada czas stosunkowo bardzo krótki.

U płci męskiej trudno jest wyróżnić tak dokładnie te fazy życia płciowego. U wielu gatunków można stwierdzić wybitną równoległość w biegu życia płciowego samca i samicy, ale od tej reguły są także typowe wyjątki. Tak np. u nietoperza wydalanie plemników dokonywa się w jesieni, jaj natomiast na wiosnę. Zwierzęta kopulują z sobą jesienią, plemniki przez całą zimę przechowują się w żeńskich drogach rodnych, a na wiosnę spotykają się tamże z jajami.

### 3) Tworzenie plemników, ich morfologiczna budowa.

Plemniki zwierząt kręgowych powstają w gruczolach płciowych męskich, czyli jądrach.

Budowa gruczołu płciowego<sup>1)</sup> jest cewkowata i to, albo gruczoł jest skróconym korkociągowato, ślepo zakończonym woreczkiem, albo też jest to zespół krętych kanalików, łączących się przy t.zw. wnęcie gruczołu, która przechodzi w przewód odprowadzający narządu rodne. Tą drogą wydostają się plemniki nazewnątrz. Tworzenie plemników w gruczole płciowym męskim nosi nazwę spermatogenezy. Spermatogeneza polega na rozmnażaniu elementów twórczych w gonadzie, oraz na przestaczeniu ich ostatniego pokolenia w komórki specjalnie zróżnicowane, t. j. w plemniki.

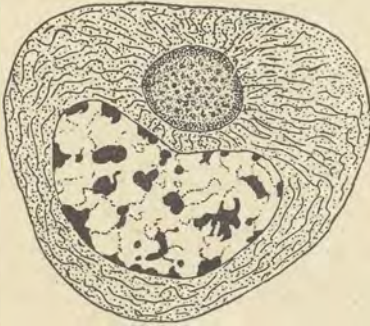
Komórkami twórczymi wśród gruczołu płciowego są elementy, z których są zbudowane ścianki kanalików rozrodczych gruczołu płciowego. Z podziału tych elementów (archispermiocyty) powstaje pierwsze pokolenie komórek rozrodczych spermatogenetycznych, które noszą nazwę spermatogonij. Spermatogonje cechują się mniejszymi rozmiarami, niż ich komórki rodzicielskie, przejrzystsza protoplazmą, oraz jądrami, w których chromatyna jest ugrupowana w drobne odłamki, leżące przy powierzchni jąder (Ryc. 18). Spermatogonje dostają się do światła cewki gruczołu płciowego i tamże dalej się rozmnażają, drogą zwykłej karjokinezy. W tym okresie rozmnażania ilość spermatogonij ogromnie się zwiększa,

---

<sup>1)</sup> Przyjmujemy, że budowa narządu rodnego jest znana czytelnikom z anatomji i histologii, — bez znajomości tych przedmiotów zrozumienie wykładu embriologii jest niemożliwe. Patrz podręczniki: A. Bochenek, Anatomja człowieka. Kraków. W. Szymonowicz: Podręcznik histologii i anatomji mikroskopowej. Lwów—Warszawa 1921.

a że podziały biegają szybko po sobie, to zwykle komórki późniejszych pokoleń spermatogonij stają się w plazmę uboższe i wogóle późniejsze generacje spermatogonij są mniejsze (Ryc. 19). W jądrze niektórych zwierząt (np. u salamandry) grupują się spermatogonje w oddzielnych jego odcinkach tak, że w gonadzie takiej można wyróżnić obwód zajęty wyłącznie przez spermatogonje.

Przez podział ostatniej generacji spermatogonij powstają komórki drugiej kategorii spermatogenezy, t. j. t. zw. spermatocyty I rzędu (Ryc. 20). To pokolenie komórek spermatogenetycznych tem się charakteryzuje, że pozostaje przez pewien czas w spoczynku i w tym okresie komórki tej generacji bardzo mocno wznastają. Spermatocyty różnią się



Ryc. 18. Spermatogonja salamandry z pierwszych okresów rozmnażania z rozrodczych komórek twórczych.  
Według *Mevesa*.

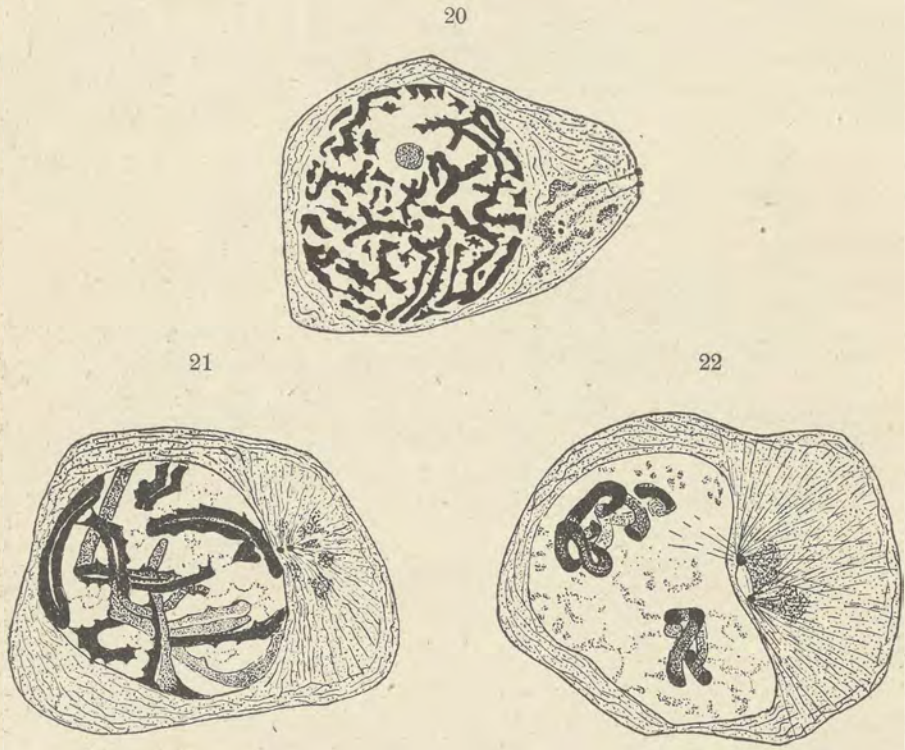


Ryc. 19. Spermatogonja salamandry z końcowych pokoleń okresu rozmnażania. Według *Mevesa*.

więc od spermatogonij rozmiarami. Gdy jądro spermatocyty zaczyna się przygotowywać do podziału, wtedy chromatyna zbija się w ten sposób, że pozostawia część terenu jądra jasną (Ryc. 21 i 22), zajęta przez sok jądrowy. To stadium (zwane stadium synapsis) jest dla obrazu spermatocyty bardzo charakterystycznym.

Spermatocyty I rzędu dzielą się na dwie komórki potomne: spermatocyty II rzędu, albo prespermatydy (Ryc. 23). Podział, którego wynikiem było wytworzenie spermatocytów II rzędu, nie jest podziałem zwykłym, karjokinetycznym, a różni się od zwykłej mitozy, które tu występują, poznamy w jednym z późniejszych rozdziałów. Spermatocyty II rzędne cechują się tem, że nie mają wcale stadium spoczynkowego. Jeszcze jądra ich nie zostały zorganizowane, gdy znów zaczyna się mitoz, a wynikiem jej jest wytworzenie dwóch komórek potomnych, które nazywamy spermataydami (Ryc. 24).

Spermatyda jest komórką znacznie mniejszą, aniżeli spermatocyt, a charakteryzuje ją małe pęcherzykowane jądro o lekko barwiącym się soku jądrowym. Spermatyda zatraciła zdolność podziału, a w ciągu swego życia wegetatywnego przechodzi okres przeistoczenia w plemniki; są to

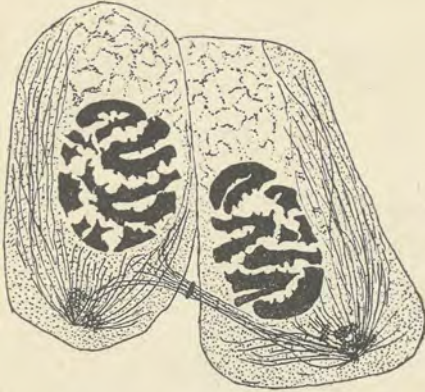


■ [Ryc. 20—22. Spermatocyty I rzędu salamandry. Ryc. 20. Stadjum spoczynkowe, ryc. 21 i 22 początkowe okresy podziału spermatocyty. Według *Mevesa*.

mocno zmodyfikowane elementy, przystosowane do swej przyszłej funkcji, t. j. do dokonania zapłodnienia. Opisy przeistaczania spermatydy w plemniki mają w dzisiejszych czasach całą ogromną literaturę. W ostatnich dwudziestu latach rozszerzyły się w tym kierunku nasze wiadomości, zwłaszcza dzięki pracom F. Mevesa i stworzonej przez niego szkoły.

Żeby zrozumieć zjawisko przeistaczania spermatydy w plemniki, trzeba wyjść z dokładniejszego opisu spermatydy. Jak wiemy, to pokolenie komórek spermatogicznych wytworzyło się z podziału spermatocyty II-rzędowego. Bezpośrednio po ukończonym ostatnim podziale komórkowym spermatydy leżą zwykle stłoczone w grupach, a wskutek pewnego ściśnie-

nia mają kształt kostkowaty, lub wieloboczny. Niejednokrotnie znów widać, że się młode spermatydy układają w pasma, a komórki tych pasm, leżące obok siebie, złączone są resztkami dawnych wrzecionek mitotycznych. Te



Ryc. 23. Dwa spermatocyty II rzędu z jądra salamandry. Według *Mevesa*.

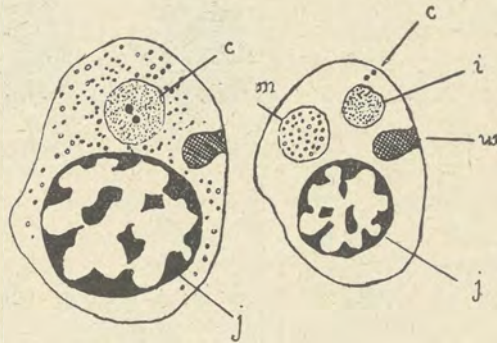


Ry. 24. Dwie spermatydy salamandry. Według *Mevesa*.

ogniwa, łączące elementy komórkowe ze sobą, ulegają później zanikowi. Ryc. 25 wyobraża postać młodych spermatyd salamandry, które, zatra- ciwszy później związek między sobą, mają, jako wyosobnione komórki (Ryc. 25), kształty bardziej zaokrąglone.

W środku komórki leży pę- cherzykowate okrągłe jądro. Po- czątkowo jest ono jasne, przej- rzyste, otoczone ostro odcinającą się osłonką, i zawiera dużo soku jądrowego. Potem coraz wybi- tniej występuje w jądrze chro- matyna, zbita w grudy, a czę- ścią rozsiana wewnątrz jądra w postaci ziarn. Poza jądrem, wśród protoplazmy o nitkowa- tem utkaniu, widać leżący bliżej powierzchni, zbity plazmatyczny

twór, który *Meves* nazwał *idjosomem*. *Idjosom* (Ryc. 25 *i*) jest tworem plazmatycznym o budowie ziarnistej albo koncentrycznie warstwowej. Można go wykazać we wszystkich generacjach komórek spermatogene-

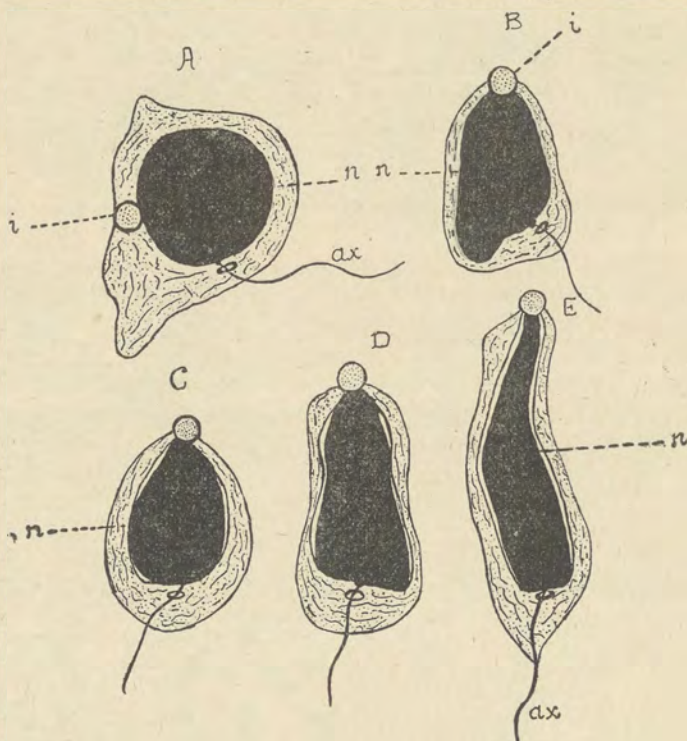


Ryc. 25. Spermatydy salamandry w szema- tycznym przedstawieniu: *c* centrosomy, *i* idjo- som, *j* jądro, *m* mitochondria, *w* reszta wrze- cionka ostatniej mitozy. Według *Mevesa*, z *Korschelta* i *Heidera*.

tycznych. Cechuje się tem, że w czasie karjokinezy rozpada się na grupę tworów pałeczkowatych.

W spermatydach można też wykazać okrągłe ciała, zwane jądrami dodatkowemi («Nebenkern»), które są nagromadzeniem mitochondrjów. (Ryc. 25 *m*).

Na samym brzegu, prawie przy powierzchni spermatydy leży centrosom (Ryc. 25 *c*). Nadzwyczajnie, wczesnie, bo odrazu, jak tylko sper-



Ryc. 26. Okres przeistaczania spermatyd salamandry w plemniki.  
ax włókno osiowe, c centrosomy, i idjosom, n jądro. Według *Meyesa*.

matyda wychodzi z podziału komórkowego, centrosom dzieli się na dwa centrosomy pochodne, które układają się w ten sposób, że jeden leży zbliżony ku idjosomowi, drugi przy samej powierzchni spermatydy.

Podział centrosomu spermatydy jest wstępem do okresu przeistaczania spermatydy w plemnik. Z obwodowo ułożonego centrosomu spermatydy (Ryc 26) wyrasta cienka niteczka, barwiąca się temi samemi barwnikami, co centrosom, która wydobywa się odrazu poza ciało plazmatyczne komórki (Ryc. 26). W plemniku, powstałym ze spermatydy, nitka

ta będzie nosiła nazwę włókna osiowego. Idjosom i obydwa centrosomy przybliżają się ku jądra, a idjosom układa się na powierzchni jądra, przesuwa się po niej (Ryc. 26 A), przedostaje się na przeciwległą stronę jądra, tak, że po pewnym czasie spotykamy go po wprost przeciwnej stronie niż centrosomy (Ryc. 26 B-E). Teraz jeden z centrosomów dostaje się w bezpośrednie sąsiedztwo jądra, zespala się z niem, drugi natomiast tworzy krążek z otworem w środku tak, że powstaje obraz pierścienia. Z centrosomu, zespolonego z jądrem, wyrasta włókno, t. zw. włókno osiowe, które przechodzi przez wspomniany pierścień i wydobywa się nazewnątrz komórki (Ryc. 26 i 27).

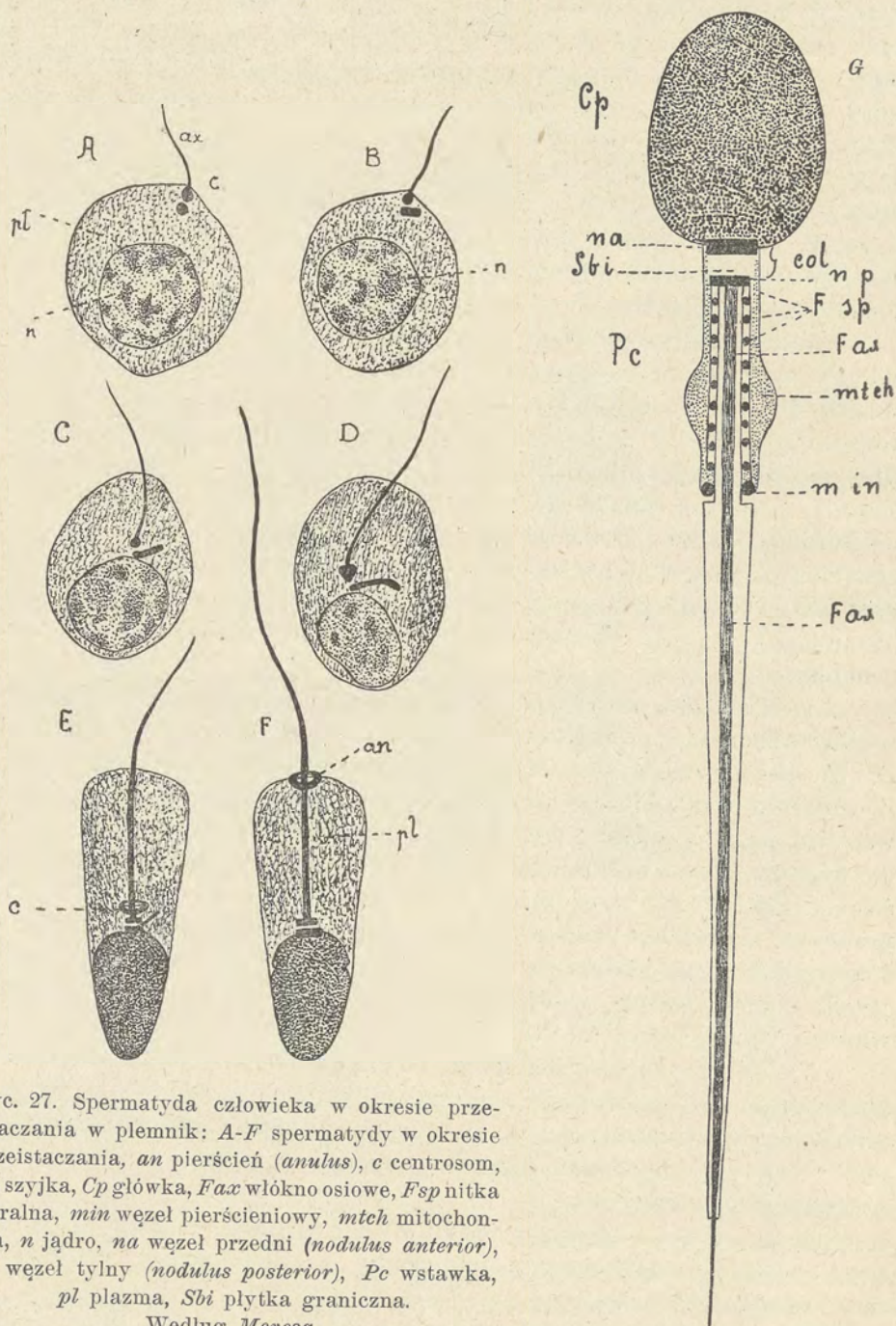
Dalsze zmiany ujawniają się nawet w ogólnej postaci spermatydy: okrągła poprzednio, zaczyna się widocznie wydłużać, a w środku niej okrągłe dotąd jądro również ulega wydłużeniu, przybierając postać stożkowatą (Ryc. 26 i 27). Zarazem treść jądra mocno się zagęszcza: ma się wrażenie, że sok jądrowy wydziela się nazewnątrz, albo zostaje zresorbowany, jądro zaś składa się z samej chromatyny. Na wierzchołku tego wydłużonego jądra układa się idjosom. W późniejszym okresie rozwoju plemnika plazma wydłuża się coraz bardziej, układając się pasmem wzdłuż przebiegu włókna osiowego. To włókno stanowi wtedy szkielet tej części plemnika, która jest pochodzenia plazmatycznego i tworzy t. zw. witkę plemnika.

Ryc. 27 A-F wyobraża przeistoczenie ludzkiej spermatydy w plemnik według schematu, opracowanego przez Mevesa. Widzimy tu na ryc. 27 A i B spermatydy z podzielonymi centrosomami na obwodzie komórki. Z centrosomu obwodowego wyrasta włókno osiowe. Centrosomy przesuwa się w głąb komórki (Ryc. 27 B, C). Jeden zespala się z jądrem. Przy dalszym podziale centrosomów jeden centrosom przybiera kształt pierścienia (Ryc. 27 E), przez który przechodzi włókno osiowe. Pierścień ten przesuwa się wzdłuż włókna ku obwodowi komórki. Włókno osiowe rośnie, wzdłuż niego układa się wydłużające się ciało plazmatyczne, które potem stanowi osłonkę witki plemnika, nie dochodzącą jednak do końca włókna osiowego (Ryc. 27 G).

W powyższych uwagach mamy skreślony w głównych zarysach obraz przeistaczania (transformacji) spermatydy w plemnik. Widzimy, że twór nitkowaty, który tutaj powstał, jest zgoła niepodobny do spermatydy, niemniej jednak znając sposób rozwoju plemnika, nie możemy wątpić o jego komórkowym charakterze.

Teraz kolei można już podać rys schematyczny budowy plemnika i to najpierw zupełnie ogólnie, a potem dopiero przejdziemy do szczegółowego opisu.

Plemniki zwierząt kręgowych mają kształt nitkowaty. Na przednim



Ryc. 27. Spermatyda człowieka w okresie przeistaczania w plemnik: A-F spermatydy w okresie przeistaczania, *an* pierścień (*anulus*), *c* centrosom, *col* szyjka, *Cp* główka, *Fax* włókno osiowe, *Fsp* nitka spiralna, *min* węzeł pierścieniowy, *mteh* mitochondra, *n* jądro, *na* węzeł przedni (*nodulus anterior*), *np* węzeł tylny (*nodulus posterior*), *Pe* wstawka, *pl* plazma, *Sbi* płytka graniczna.

Według *Mevesa*.



końcu plemnika widać t. zw. główkę (*caput*) która, jak świadczy rozwój plemnika, jest równoważnościowa z jądrem komórkowym i wytworzyła się przez przeobrażenie jądra spermatydy w skondensowane wydłużone ciało. W skład przedniej części główki wchodzi też idjosom spermatydy (Ryc. 26), który się znajduje na samym jej wierzchołku. Poza główką plemnika leży szyjka (*collum*) (Ryc. 27 *G col*), której powstawanie związane jest z centrosomem spermatydy i to mianowicie ze zbliżonym i przyrośniętym do jądra spermatydy. Ta szyjka, jako twór pochodzenia centrosomalnego, barwi się tak samo, jak chromatyna i w plemniku dojrzałym nie różni się barwnikowo od główki.

Trzecią częścią plemnika jest witka (*cauda*). Środkowy szkielet witki stanowi włókno osiowe (Ryc. 27 *G Fax*), którego pochodzenie centrosomalne poznaliśmy poprzednio. Włókno pokryte jest osłonką protoplazmatyczną, za wyjątkiem ostatniego jego odcinka, w którym włókno osiowe jest nagie. Witkę podzielić można na trzy odcinki: pierwszy styka się bezpośrednio z szyjką i stanowi tak zwaną wstawkę (*pars coniunctivalis*). (Ryc. 27 *G Pc*). W tej części mieszczą się cząstki pochodzenia centrosomalnego i przez nią przebiega włókno osiowe, w niej wreszcie zgrupowane są pozostałości jądra dodatkowego, o charakterze mitochondrialnym. Druga część witki t. j. pasmo główne (*pars principalis*) złożona jest z włókna osiowego i osłonki plazmatycznej. Ta część jest w plemniku najdłuższa i stanowi organ ruchowy plemnika. Trzeci odcinek witki tworzy część końcową (*pars terminalis*), która składa się wyłącznie z włókna osiowego, już bez osłonki plazmatycznej. (Ryc. 27).

Plemniki różnych gatunków zwierzęcych wykazują nieraz dość wybitne różnice w budowie, to też po tym ogólnym szkicu schematycznym morfologii plemnika możemy przejść do ich opisu bardziej szczegółowego.

Plemniki zwierząt, o których tu będzie mowa, mają wszystkie postać nitkowatą. Ryc. 28-32 wyobrażają plemniki różnych klas zwierząt kręgowych.

Główki plemników mają kształty zaokrąglone lub stożkowate, zaostrome. Zaokrągloną główkę widzimy u niektórych ryb, (Ryc. 28 *B*), częściej jest ona elipsoidalna, lub przyplaszczona z dwóch stron tak, że przybiera postać tarczy; czasem takie spłaszczenia

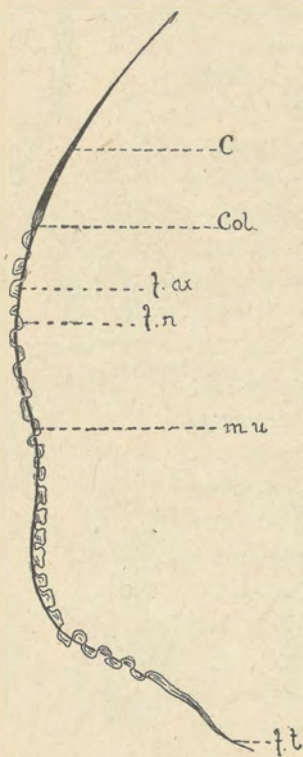


Ryc. 28 A. Plemniki ryb: A płaszczki (*Raja clavata*). B szczupaka (*Esox lucius*). Według Ballwitza.

boczne przechodzą po obu stronach główki w powierzchnie wklęsłe. U wielu kręgowców główki plemników wydłużają się mocno i przybierają postać wrzecionowatą, walcową, lub też gdy na końcu wystąpi mniejsze ścięczenie, wtenczas widzimy główki stożkowate, mocno zastrzone u wierzchołków (Ryc. 31). Główki plemników, które przybrały postać podłużną, bywają nieraz skręcone śrubowato, co np. w plemnikach ptaków (Ryc. 31) występuje szczególnie wyraźnie. Gdzie indziej np. w plemnikach myszy (Ryc. 32), szczura widać sierpowate wygięcie główki.



Ryc. 28 B.

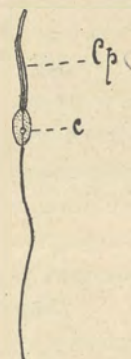


Ryc. 29. Plemnik płaza: traszki (*Triton marmoratus*): C główka, Col. szyjka, *ft* włókno osiowe, *ft* włókno końcowe, *fn* włókno faliste, *mn* błona falista. Wedł. Ballowitza.

W główkach wydłużonych wrzecionowato, lub stożkowato można wyróżnić część przednią (*pars anterior*) i część tylną (*pars posterior*). Przednia część, przechodząc w zastrzoną część główki, tworzy t. zw. ostrze (*perforatorium*). Ostrze może być opatrzone zadziorem, osadzonym na wierzchołku główki tak, jak na strzale łuku; zwykle ten jednostronny zadziór (Ryc. 29) ułatwia umocowanie główki plemnika w jajku w czasie procesu zapłodnienia. Część tylna główki (*pars posterior*), przechodząca dalej w szyjkę, bywa nieraz rozszerzona mocniej, czasem widać na niej wcięcie, w którym utwierdza się szyjka plemnika.

Wewnętrzną budowę plemnika poznać szczegółowo możemy najlepiej, analizując np. organizację plemnika ludzkiego (Ryc. 27 G). Główka jest, jak to ze spermatogenezy wiadomo, utworem jądrowym, tem charakterystycznym, że chromatyna, występująca tu, jest bardzo zagęszczona. W związku z tem główki plemników mają bardzo znaczne powinowactwo do barwników, a zwłaszcza barwników jądrowych.

Masę chromatynową główki plemników pokrywają błona (*galea capitis*), najsilniejsza po stronie przedniej, w okolicy ostrza. Błona



Ryc. 30. Plemnik gada: jaszczurki (*Laeerta agilis*): c centrosom, Cp główka. Wedł. Ballowitza.

ta staje się cieńszą w miarę zbliżania się do podstawy główki.

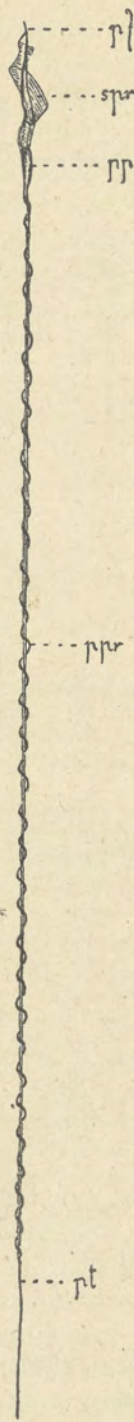
Poza główką rozpoczyna się szyjka, która powstała z przedniego

centrosomu spermatydy i łączy główkę z witką. Przednia część szyjki, pochodzenia centrosomalnego, stanowi t. zw. przedni węzeł (*nodulus anterior*). Prócz węzła przedniego wchodzi w skład szyjki, jako jej tylna część, płytka graniczna (*substantia intermedia*, Ryc. 27 *G Sbi*), złożona substancji jednorodnej, zespalająca szyjkę z przednią częścią witki.

Poza szyjką zaczyna się witka, czyli ogonek plemnika (*cauda*). Pierwszy jej odcinek stanowi t. zw. pasemko łączące (*pars coniunctivalis*) (Ryc. 27 *G Pc*). Zaczyna się ono węzłem tylnym (*nodulus posterior*) (Ryc. 27 *G np*), pochodzenia centrosomalnego, gdyż jak wiemy z genezy plemnika, tworzy się on z przedniej części obwodowego centrosomu spermatydy. Granicą tylną pasemka łączącego jest węzeł pierścieniowy, który utworzył się z tylnej części tegoż centrosomu obwodowego. Między węzłem tylnym (Ryc. 27 *G np*), a pierścieniowym (Ryc. 27 *G min*) biegnie w osi pasemka łączącego włókno osiowe (Ryc. *F ax*). Dokola niego wije się śrubowato t. zw. włókienko spiralne (*filum spirale*) (Ryc. 27 *G. F sp*). Zewnętrzną osłonkę pasemka łączącego stanowi nagromadzenie mitochondrjów (Ryc. 28 *G mtch*), otaczających je w całości dość grubą powłoką.

Drugi odcinek witki stanowi jego część główna (*pars principalis*). Biegnące w samym środku witki włókno osiowe (*filium axiale*, Ryc. 27 *G Fax*) stanowi jakby szkielet witki. Badania, prowadzone na bogatym materiale przez Ballowitza, wykazały, że zapomocą maceracji włókno osiowe da się rozszczepić na włókienka elementarne. Liczba tych włókienek jest zmienna, zależnie od danego gatunku, a wszystkie one w zwykłych warunkach są zlepione ze sobą zapomocą substancji kitowej. Włókno osiowe witki jest okryte warstwą zewnętrzną, będącą u wielu zwierząt niewątpliwie plazmatycznego pochodzenia. Meves jest zdania, że u większości kręgowców utwory protoplazmatyczne witki kończą się już na pograniczu pasemka łączącego z głównym odcinkiem witki, warstwę zaś, stanowiącą osłonkę na włóknie osiowym, trzeba uważać jako produkt wydzielniczy tego osta-

Ryc. 31. Plemnik ptaka: zięby (*Fringilla calcebs*). *pf* — ostrze perforatorium (przednia część główki), *pp* tylna część główki, *p* — główna część witki, *pt* część końcowa witki, *spr* otoczka spiralna. Według Ballowitza i Waldeyera.



#### 4) Formy, w jakich ustrój wydala plemniki.

Plemniki, wytworzone w gruczole płciowym samca, przebywają drogi odprowadzające i wydalone być mogą przez organizm wprost, jako elementy poszczególne, przechodzące oddzielnie, najczęściej do środowiska płynnego. Tak wydalone są plemniki szkarłupni, wielu robaków wodnych i wielu zwierząt, żyjących wśród wód morskich. Drugi typ postaci, w której są wydalone plemniki z ustroju, stanowią spermatofofy. Są to skupienia plemników, otoczonych jedną wspólną osłonką. Plemniki mogą wydostać się ze spermatorfor przy rozpuszczeniu, albo pęknięciu osłonki, najczęściej jednak w tym ostatnim przypadku. Takie spermatofofy, wytworzone w narządzie męskim rodnym, może samiec w okresie spółkowania przyczepiać do odpowiednich miejsc ciała samicy. Mogą one być umocowane w pobliżu otworu płciowego, albo też wsunięte do dróg rodných samicy, gdzie po rozpuszczeniu, lub pęknięciu osłonki spermatofofy, plemniki mogą rozpocząć samodzielne ruchy i zbliżyć się do jaja.

U salamandry np. układa samiec takie spermatofofy na dnie wody, w której się znajduje, a samica zbiera je wargami sromnemi do kloaki. Ryc. 34 przedstawia spermatorforę płaza *Amblystoma*. Na galaretowatej podstawie, wyglądającej, jak słupek, rozszerzony u dołu (na rysunku narysowany jasno) osadzona jest paczka, zawierająca plemniki (na rysunku oddana ciemno).

Trzeci sposób polega na wydalaniu plemników zarazem z płynem, będącym wydzieliną gruczołów dróg rodných męskich. Plemniki, łącznie z tym płynem, stanowią tak zwane nasienie męskie, czyli spermę. Jako spermę zatem uważa się ciecz, będącą wydzieliną dróg rodných samca, i stanowiącą zawieszinę dla elementów płciowych męskich. W tym płynie, oprócz plemników, mieszczą się też i inne składniki morfotyczne, najczęściej złuszczone ze ścian dróg rodných, albo też produkty ich gruczołów, niejednokrotnie sformowane, lub przeistoczone w charakterystyczne twory. Za przykład składu spermy czyli nasienia niech posłuży sperma ludzka.

Nasienie człowieka, wydalone przez wytrysk z cewki moczowej, jest cieczą gęstą, żółtawej barwy, o zapachu, który porównywuują z wonią kasztanów, lub prażonego grochu zielonego. Ciecz ta wysycha dość prędko i wtedy staje się lepka, na bieliźnie po wyschnięciu



Ryc. 34. Spermatorfora płaza *Amblystoma punctatum*. Na podstawce galaretowatej osadzony jest pakiet (wyrysowany czarno), zawierający plemniki. Według *Meisenheimera*.

tniego. Sprawa ta dotychczas nie jest rozstrzygnięta. Więcej prawdopodobieństwa zdaje się mieć przypuszczenie, że osłonka na włóknie osiowym jest utworzona z plazmy spermatydy.

Ostatnia t. zw. końcowa część witki (*pars terminalis* — Ryc. 27 G, 29, 31, 32), ma, jako jedyny składnik, nagie włókno osiowe, które stanowi zakończenie witki plemnika.

Podany tu opis plemnika da się zastosować w głównych zarysach do każdego prawie gatunku kręgowców. Niemniej jednak w budowie plemników tych różnych klas i gatunków można jeszcze wykazać rozmaite różnice.

Plemniki ryb kostnoszkieletowych mają po większej części główki okrągłe lub krążkowate, a rozmiary ich są bardzo małe. U ryb spodoustych plemniki (Ryc. 28 A) cechuje bardzo długa, stożkowata, kilkakrotnie śrubowato skręcona główka, za nią taśmowata spiralnie wijąca się witka, która wygląda jak pasmo przejrzyste, rozpięte między dwiema równoległymi nitkami.

U płazów za przykład budowy plemnika możemy wziąć element płciowy męski traszki (Ryc. 29). Długa stożkowata, ostro zakończona, zaopatrzona zadziorem główka łączy się z witką, w której ostro zarysowuje się włókno osiowe; witekę charakteryzuje tu pasmo faliste (*membrana undulatoria*), (Ryc. 29 mu), które ma być pochodzenia protoplazmatycznego.

Plemniki gadów (Ryc. 30), mają podłużne, ostro zakończone główki; pozatem nie da się w nich nic odróżniającego wykazać.

Plemniki ptaków (Ryc. 31) cechują liczne skręty i błonki, otaczające czasem nawet główkę plemnika. Także dokoła witki widać wyraźnie pasemko biegnące spiralnie.

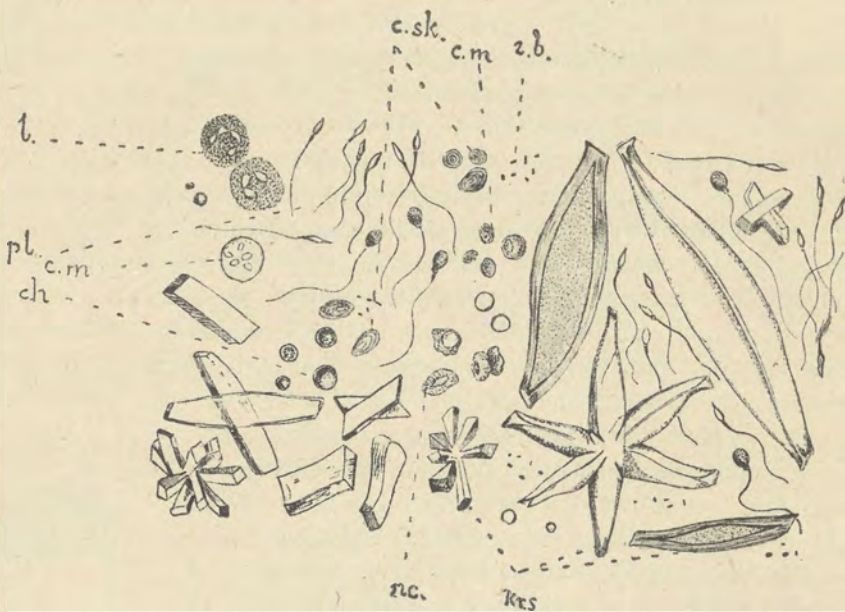
Ryc. 32. Plemnik myszy. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Ryc. 33. Plemnik wołu. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Przykładem budowy plemników ssaków może być plemnik wołu (Ryc. 33) i człowieka (Ryc. 27). Plemnik wołu z główką od przodu zaokrągloną, ma w pewnej odległości za nią zgrubienie, zawierające część pochodzenia centrosomalnego. Długość plemnika ludzkiego wynosi 52—62  $\mu$ . Główka widziana od góry, wygląda jak kula, z boku ma kształt gruszki, zwróconej szerszym końcem ku witece. Budowa pasemka łączącego i reszty witki odpowiada podanemu powyżej opisowi.

zostawia plamy żółte, z brunatną obwódką. Przy jednym wytrysku wydanych jest zwykle około 6 cm<sup>3</sup> nasienia.

Pod względem chemicznym charakteryzuje nasienie duża zawartość wody, której jest 90<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, reszta t. j. 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub> przypada na części stałe; wśród nich 6 części spalnych, 4 części popiołów. Z pośród substancyj organicznych nasienia zasługują na wzmiankę nukleoalbuminy, albumozy i spermina, co do składu chemicznego której są dotychczas w literaturze zapatrywania dość rozbieżne.



Ryc. 35. Sperma ludzka: *ch* ciała hialinowe, *cm* ciała mosznowe, *csk* ciała skrobi, *krs* kryształy sperminy, *l* leukocyty, *nc* komórki nabłonkowe cylindryczne, *pl* plemniki, *zb* ziarna barwnikowe.

Nasienie, oglądane pod mikroskopem, wykazuje cały szereg morfologicznych tworów (Ryc. 35), które są dla spermy charakterystyczne. Przy ocenie obrazów mikroskopowych spermy pamiętać należy, że na jednym polu widzenia i w tych samych warunkach badania nie znajdziemy równocześnie wszystkich składników morfologicznych. Niektóre z nich np. występują tylko w okresie wysychania spermy, a wtenczas inne składniki już uległy rozpadowi<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Spermę najlepiej badać żywą, zabraną z wytrysku. Preparaty, utrwalane w parach kwasu osmowego, zwłaszcza zalane później nieczyszczonym octem drzewnym (*acetum pyrolignosum crudum*) dają dobre obrazy utrwalonych plemników. (Preparatu nie

Składniki morfologiczne ludzkiej spermy są następujące :

Plemniki (Ryc. 35 *pl*) nitkowate elementy, o charakterystycznych żywych ruchach; ich morfologiczną budowę poznaliśmy w poprzednim rozdziale. Ilość plemników jest bardzo znaczna: w jednym ejakulacie dochodzi do 200 milionów.

Do innych utworów komórkowych spermy należą leukocyty (Ryc. 35, *l*), pochodzące z krwi, twory mocno ziarniste z wypustkami; ich płatowate jądra robią czasem wrażenie jąder podwójnych, tzn., że komórki te wyglądają jak wielojądrowe. Innym jeszcze typem niezwyrodniałych komórek spermy są komórki nabłonkowe (Ryc. 35, w środku rysunku podwójne komórki). Komórki te są niewielkie, często złączone po dwie lub trzy ze sobą. Nabłonkowe komórki cylindryczne (Ryc. 35 *nc*), zawierające czasem ziarna barwnika, są elementami zluszczonemi ze ścianek pęcherzyków nasiennych i przewodu nasiennego.

Charakter zwyrodniałych elementów komórkowych mają t. zw. komórki mosznowe (Ryc. 35 *cm*), które rzekomo mają pochodzić z kanalików jądra, co do których jednak Waldeyer przypuszcza, że są one zluszczonemi elementami nabłonka cewki moczowej, albo zwyrodniałemi limfocytami. Są to elementy, zawierające wewnątrz po kilka kulek, wyglądających jak jądra komórkowe i stanowiących niewątpliwie produkt rozpadu dawniej zupełnie prawidłowo zorganizowanego jądra. Najczęściej komórki te są okrągłe i stosunkowo duże.

Prócz tworów komórkowych spotykamy w nasieniu morfologiczne składniki niezorganizowane komórkowo. Należą tu kryształy sperminy, które są jednym z najcharakterystyczniejszych składników nasienia ludzkiego i pojawiają się bardzo obficie, zwłaszcza w okresie wysychania nasienia. Kryształy te odkryte zostały przez Böttchera. Są to pryzmaty, lub podwójne piramidy, czasem występują w postaci oselek, lub też przyjmują postać gwiazdzistą. Pod względem chemicznym kryształy sperminy mają być fosforanami zasady Schreibera. Kryształy te są nierozpuszczalne w alkoholu i eterze, rozpuszczają się zaś łatwiej w kwasach, niż zasadach.

Ciałka lecytynowe spermy są zwykle kuliste, wielkością sięgające połowy krwinek czerwonych, powstają zaś w gruczole krokowym. Wyglądają one jak bańki powietrza o ostrych konturach i jasne w środku.

Ciałka skrobiowe (Ryc. 35 *csk*), czyli ciała amyloïdu powstają również w gruczole krokowym. Wielkością odpowiadają poprzednio omawianym komórkom jądrowym, budowa ich jest warstwowa, i to albo

---

należy dawać do balsamu, lecz utrzymywać na szkiełku podstawowym bez przykrycia!)  
Inne składniki spermy zmieniają się mocno przy utrwaleniu.

o układzie centralnym warstw współśrodkowych, albo też tworzą ugrupowania boczne. Warstewki poszczególne są bardzo cienkimi blaszkami, w nieznacznych od siebie odstępach.

Przy opisie nasienia wymieniane też są ciałka, zwane »sympexion«. Są to złogi włoskowate, rozsiane wśród spermy.

Ziarna tłuszczu i barwnika (Ryc. 35 *zb*), spotykane też wśród nasienia w układzie pozakomórkowym są pochodzenia komórkowego i dostały się do nasienia po rozpadzie elementów komórkowych.

Sperma, po pewnym czasie pobytu poza drogami rodnymi, zasycha, niemniej jednak po odwilżeniu niektóre składniki jej dadzą się jeszcze wykazać. Ze względu na konieczność rozpoznawania medyczo-sądowego plam spermy, ustalono cały szereg prób, służących do niezawodnego wykrywania tejże<sup>1)</sup>.

### 5) Właściwości fizjologiczne plemników.

Jedną z najbardziej charakterystycznych właściwości plemników jest ich zdolność poruszania się, którą stwierdzono odrazu po odkryciu plemników. Jako elementy, zdolne do ruchu, były plemniki wielokrotnie materiałem do badania wrażliwości.

Ruchy, które można widzieć u plemników, mają tylko w niektórych grupach zwierzęcych charakter ruchu pelzakowego (u stonogów, robaków-niciowców, niektórych skorupiaków); wśród większości grup zwierzęcych plemniki, mając postać biczykowatą, wykonywują ruchy zbliżone najbardziej do ruchu migawkowego. Badania, prowadzone nad typem ruchu plemników różnych grup zwierzęcych wykazały, że ruchy witki mogą być albo faliste, a więc w jednej płaszczyźnie, albo też wykonywane są śrubowato, t. zn. w różnych płaszczyznach. Ryc. 36 daje obraz toru przy ruchu plemników śrubowatym. Kształt toru ruchu zależy bardzo od tego, czy ruch odbywa się w cieczy stojącej czy w prądzie cieczy. (Ryc. 36 *a b*).

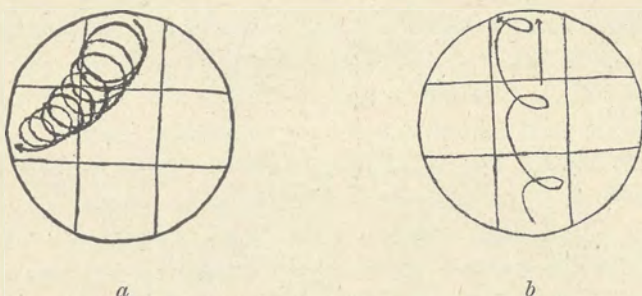
Szybkość ruchu plemników zależy od gatunku badanego — i tak stwierdzono, że plemniki ryb, np. szczupaka (*Esox lucius*) przebywają drogę około 100  $\mu$ . na sekundę, mureny (*Coregonus murena*) do 180  $\mu$ .; plemniki płazów, a więc np. żaby poruszają się znacznie wolniej, bo około 33  $\mu$ . na sekundę, gadów, np. żmii (*Pelias berus*) 60  $\mu$ . , ptaków — koguta (*Gallus domesticus*) 17  $\mu$ . , zwierząt ssących — myszy 50  $\mu$ . Plemniki człowieka przebywają, według dawniejszych spostrzeżeń Henlego, około 60  $\mu$ . na sekundę.

Co do mechanizm u ruchu plemników zdania są dotąd podzielone. Niektórzy autorowie uważają go za ruch migawkowy. Należałoby wtedy przy-

<sup>1)</sup> Porówn. *Olbrycht*: Nasienie męskie i sposoby jego wykazania. Roczn. lek. T. 3.



jąć, że witka plemnika, lub przynajmniej włókno osiowe jest tworem, odpowiadającym migawce. Migawki jednak są tworam elementarnymi, tymczasem z badań Ballowitza wynika, że włókno osiowe da się przez macerowanie rozłożyć na pęki delikatnych włókienek. Ponieważ taka włóknista budowa występuje wśród elementów kurczliwych, przeto uważano, że ruch plemników da się sprowadzić do kurczliwości włókna osiowego. W nowszych czasach (Pütter, Benda) przeważa zapatrywanie w literaturze, że włókno osiowe nie jest czynnym, ale biernym organem jakby szkieletowym w plemniku, że ono jest poruszane przez resztę substancji, wchodzącej w skład witki i popycha naprzód główkę plemnika.



Ryc. 36 *a* tor ruchu plemników ryby *Coregonus muraena* w cieczy stojącej, *b* tenże tor ruchu w prądzie cieczy. Według *Adolphiego*.

Ruchliwość plemników uzależniona jest w wysokim stopniu od czynników zewnętrznych, w pierwszym rzędzie oczywiście od temperatury. Dalej oddziaływanie alkaliczne sprzyja szybkości ruchów plemnika, podczas gdy narkotyczne środki hamują te ruchy. Ciśnienie osmotyczne otoczenia oddziałuje także na ruchy plemników (Moleschot, Ricetti, Kölliker), a odporność plemników na zmiany osmotycznego ciśnienia zależy od badanego gatunku. Plemniki zwierząt, które mają zapłodnienie wewnętrzne, odznaczają się mniejszą odpornością na zmiany osmotycznego ciśnienia w otoczeniu, aniżeli te, u których zapłodnienie odbywa się poza ustrojem samicy (Galeoti).

Badania nad wrażliwością plemników wykazują, że kierunek, w którym ruch przebiega, zależy od całego szeregu czynników zewnętrznych. Czynniki mechaniczne, np. ruch cieczy, otaczającej plemniki, zmiany w składzie chemicznym otoczenia oddziaływać mogą na kierunek, w którym zdążają poruszające się plemniki. Znane w biologii zjawiska reotaxis, tigmotaxis i chemotaxis dadzą się dobrze obserwować na tym materiale.

Przez reotaxis rozumiemy, jak wiadomo, zdolność żywej materji reagowania ruchem na zmianę jednostronną ciśnienia hydrostatycznego. Prąd cieczy, otaczającej plemniki, może więc wywrzeć wpływ, wyzna-

czający kierunek ich ruchu. Jeżeli ruch odbywa się w kierunku prądu, mamy do czynienia z *reotaxis* dodatnią, jeżeli zaś przeciw prądowi, mówi się o *reotaxis* ujemnej. Badania, prowadzone nad tą sprawą, wykazały, że plemniki charakteryzuje *reotaxis* ujemna. Plemniki, poruszające się w rozmaitych kierunkach w kropli cieczy stojącej, zwracają się wszystkie w jednym kierunku, gdy ciecz wprawimy w ruch. Można wtedy mianowicie stwierdzić, że wszystkie one płyną przeciw prądowi. Stosuje się to jednak tylko do tych gatunków, których plemniki poruszają swe witki w jednej płaszczyźnie, natomiast plemniki, których witki poruszają się śrubowato, nie są zależne od prądu otaczającej cieczy. Prądy wśród cieczy błony śluzowej, wywoływane ruchami migawek nabłonka tej błony, mają więc wielokrotnie wybitny wpływ kierujący na poruszające się plemniki.

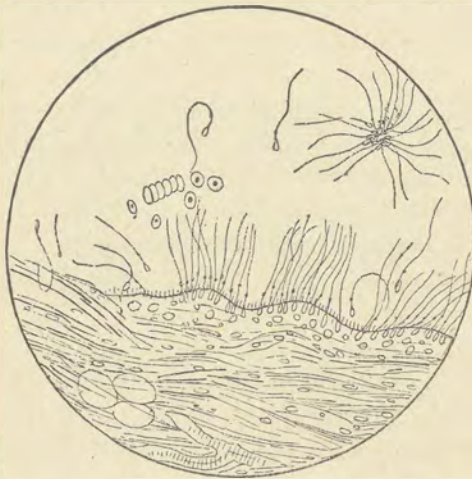
Drugą charakterystyczną właściwością plemników jest *tigmotaxis*. Zjawisko to ujawnia się charakterystyczną reakcją ruchową plemnika przy zetknięciu z ciałem o stałej konsystencji. Łatwo zaobserwować, że plemniki gromadzą się dokoła kulek żelatyny, a w zetknięciu z jajami lub z powierzchnią szkiełka utrzymują się w tem samym miejscu, nie odsuwając się od nich. Jest to właściwość, związana ściśle z życiem plemników; plemniki martwe pozostają w środku cieczy, nie reagując na zetknięcie z ciałami stałymi. Ta właściwość plemników ma to znaczenie, że element męski, zetknąwszy się z jajem, nie odsuwa się od niego, co ułatwia proces zapłodnienia.

Wpływ na kierunek ruchu plemników mają też różne substancje chemiczne, które znaleźć się mogą w cieczy, otaczającej plemnik. Ta właściwość reagowania zmianą kierunku ruchu na chemiczne wpływy nosi w biologii nazwę *chemotaxis*.

Klasyczne doświadczenia w tym kierunku przeprowadził na plemnikach roślinnych Pfeffer. Plemniki paproci poruszają się w wodzie prostolinijnie, jeżeli jednak znajdzie się w pobliżu zarodnia żeńska (*archegonium*), skrecają, żeby się dostać do środka tego organu. Ta obserwacja naprowadziła na myśl, że zmianę kierunku ruchu powodują chemiczne substancje, produkowane przez takie organy. Doświadczenia, wykonane przez Pfeffera, potwierdziły możliwość tego przypuszczenia. Kiedy do naczynka, napełnionego wodą, w której pływały plemniki paproci, wkładano rurki, zawierające roztwór kwasu jabłkowego, zauważyć można było u plemników zwrot w kierunku takiej rurki. Ta pozytywna reakcja ruchowa zależy od koncentracji chemotaktycznie działających substancyj. Czasem w jednej koncentracji ciała działają pozytywnie chemotaktycznie, t. zn., że przyciągają plemniki, ale już w zmienionej koncentracji mogą działać negatywnie t. zn. odpychająco.

Nad chemotaktycznymi ruchami plemników różnych gatunków roślin przeprowadzono całe szeregi doświadczeń w odniesieniu do rozmaitych chemicznych substancyj. Doświadczenia te, wykonane przede wszystkim przez Shibate, wykazały, że w poszczególnych chemotaktycznie czynnych związkach działają nieraz odmiennie oddzielne grupy chemiczne (*anjony* lub *katjony*) a w obrębie żywych elementów dadzą się stwierdzić różnorodne rodzaje wrażliwości. Wpływ tych samych grup chemicznych, stosowanych nawet w różnych połączeniach chemicznych, sumuje się i w ten sposób może być spotęgowany.

Bardzo ważnem jest nasuwające się w tym dziale biologicznym pytanie, czy jajka wydzielają pewne substancje, chemotaktycznie czynne,



Ryc. 37. Plemniki psa, nitkowate twory, po prawej stronie u góry ułożone w gwiazdę, przy nablonku widoczne jako długie nitki, przynęcane wydzieliną odcinka błony śluzowej jajowodu. Według O. Loewa.

które mogłyby oddziaływać przyciągająco na plemniki. Wszystkie dotychczas w tym kierunku wykonane badania (Massart, Buller) dały wyniki ujemne. Natomiast O. Löw stwierdził, że odcinki błony śluzowej górnych części dróg rodnych mogą oddziaływać chemotaktycznie na plemniki. Plemniki szczura i królika okazywały wrażliwość na działanie chemotaktyczne błony śluzowej, jajowodu i macicy danego gatunku. Chemicznie nie została wyosobniona substancja chemotaktycznie czynna.

Energja ruchów plemników może być zwiększona przez oddziaływanie na plemniki substancyj, wydzielonych przez jaja, t. zn., że w obecności jaj własnego gatunku, albo niektórych obcych gatunków wzrasta żywość ruchu plemników (aktywacja ruchów, Lillie).

Inną cechą charakterystyczną plemników jest zdolność skupiania się. Właściwość ta jest najwięcej rozpowszechnioną u bakteryj, a objawia się tak, że twory, które były odosobnione, zbijają się przy wzajemnem zbliżeniu (agregacja), przyczem często zlepiają się w bryłki, grupki, rodzaj kłaczków (aglutynacja). Patrząc na taki obraz pod mikroskopem, stwierdza się zupełne przeistoczenie wyglądu i jakby zatrąę ruchów i samodzielności indywidualnej oddzielnych elementów. Z badań Dungerna (02) wynika, że plemniki pod wpływem pewnych substancyj, wydzielonych przez jaja, mają zdolność aglutynacji. Właściwość aglutynowania plemników jest więc reakcją plemników na oddziaływanie jaj, czy to tego samego, czy innego gatunku zwierząt. Związek między aglutynacją ze strony jaj, a możliwością zapłodnienia ich przez plemniki omówimy później.

Wytrzymałość plemników i trwałość ich biologicznych właściwości zależy ogromnie od badanego gatunku, a prócz tego od warunków zewnętrznych. Plemniki, wydalone przez zwierzęta nazewnątrz, do środowiska płynnego, np. u jeźowców i robaków, utrzymują swe właściwości życiowe niejednokrotnie przez kilkanaście godzin i dłużej, zależnie od temperatury otoczenia. J. Bury wykazała, że im niższa temperatura, tem dłużej utrzymuje się żywotność plemników.

U ssaków spotkać się można z gatunkami, które w odpowiednich warunkach utrzymują przez całą zimę żywotność swych plemników. Wiadomo np., że u nietoperza zaplemnienie samicy następuje jesienią, a plemniki, wprowadzone wtenczas do dróg rodnych żeńskich, utrzymują swoją żywotność i zdolność zapłodnienia do wiosny następnego roku. Samica nietoperza wtedy dopiero produkuje jajo, które będzie zapłodnione przez plemniki jesienne, przechowane w drogach rodnych.

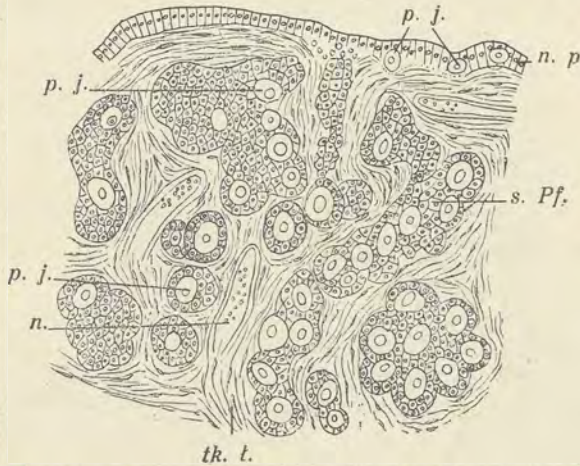
U człowieka zachowują się też plemniki, wprowadzone do dróg rodnych żeńskich, przez długi czas w stanie żywotności. Dürsen znalazł żywe, ruszające się w trąbce plemniki przy operacji kobiety, która od 9 dni była w klinice, a podawała, że spółkowanie ostatnie odbyło się przed 3 $\frac{1}{2}$  tygodniami. Wynika stąd, że plemniki człowieka napewno przez 9 dni, a być może, że do 3 tygodni utrzymać mogą swoją żywotność, o ile znajdują się w odpowiednich warunkach, np. wśród dróg rodnych żeńskich. Według Iwanowa obniżenie temperatury nie upośledza żywotności plemników zwierząt ssących.

Ważną też sprawą w biologii plemników jest stwierdzenie, czy plemniki uszkodzone, ale jeszcze żywe i zdolne do zapłodnienia, są w stanie przenieść na potomstwo właściwości dziedziczne. Z szeregu doświadczeń, które w tym kierunku przeprowadził Herbst, wynika, że, jak długo plemniki mogą zapładniać, tak długo mają moc przeniesienia na potomstwo cech, właściwych organizmowi, który je wyprodukował. Stwierdzenie tego

faktu ważnym jest też ze względu na problemat płci. Od czasu do czasu pojawiają się w literaturze wzmianki o uzależnieniu płci potomstwa od większej lub mniejszej świeżości żeńskich i męskich elementów płciowych. Przypuszczenie to jest, jak widzimy, bezpodstawne.

## 6) Tworzenie jaj, ich budowa morfologiczna.

Jajka zwierząt kręgowych powstają w gruczołach płciowych żeńskich, czyli w jajnikach w okresie ich rozwoju embrjonalnego<sup>1)</sup>. Proces tworzenia jajek w jajnikach nosi nazwę oogenezy, która polega na rozmnażaniu elementów twórczych w gonadzie oraz na przeistaczaniu ich ostatniego pokolenia w komórki specjalnie zróżnicowane, t. j. w jaja. Komórki twórcze jajnika są elementami pochodzenia nabłonkowego: jest to

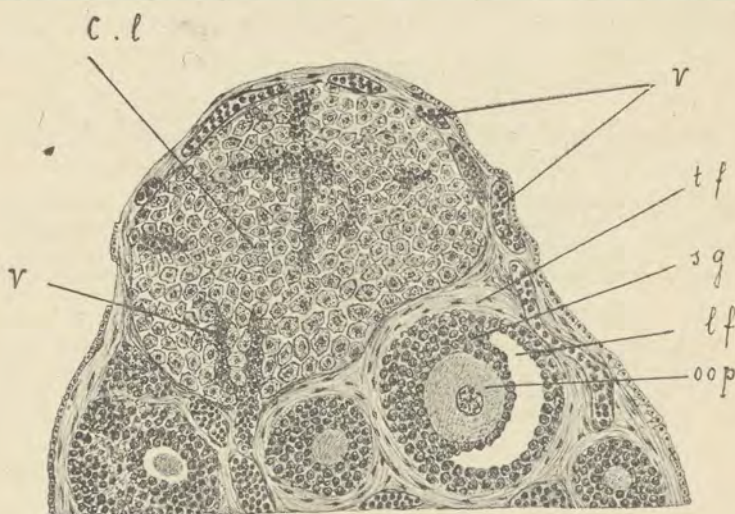


Ryc. 38. Odcinek skrawka przez jajnik noworodka ludzkiego: *n* — naczynie, *np* — nabłonek płciowy, *pj* — prajajka, *sPf* — sznury Pflügera, złożone z nabłonka i prajajek, *tk. t.* — tkanka łączna, oddzielająca sznury Pflügera. Według *Waldeyera*.

tak zwany nabłonek płciowy rozrodczy. Elementy komórkowe, zgromadzone początkowo przy powierzchni jajnika, rozmnażają się i wędrują w głąb, pod jego powierzchnię. Komórki te rozmnażają się drogą karjokinetyczną, a generacje tego podziału stanowią szeregi elementów macierzystych dla komórek płciowych: są to w oogenetycznym cyklu rozwojowym tak zwane o o g o n j e. Ostatnią ich generacją będą komórki, które, rozsiane wśród materiału nabłonkowego jajnika, wyróżniają się z pomiędzy masy nabłonkowych komórek tegoż, zarówno rozmiarami, jak dużym pęcherzykowatym jądrem, zawierającym jąderko. Są to t. zw. oocyty I rzędu.

<sup>1)</sup> Przyjmujemy, że budowa jajnika znana jest z anatomji i histologii.

Ilość takich komórek, predysponowanych do utworzenia jajek, czyli t. zw. prajajek, jest w zasadzie większa, aniżeli wymaga tego sama produkcja jaj. I tak obliczono, że w każdym jajniku płodu ludzkiego znajduje się ich około 50.000. Prajajka te w znacznej ilości ulegają rozpadowi, licznemu zwłaszcza w wieku 17–18 lat życia. Henle oblicza ilość elementów jajotwórczych u kobiety 18-letniej na 34.000. Jeżeli zwrócimy uwagę na to, że kobieta w całym okresie życia płciowego produkuje około 200 jaj (Hensen), a nawet do 350, to widać z tego, że jajnik jest w zawiązki bardzo bogaty w stosunku do zapotrzebowania istotnego elementów płciowych. Drugi wniosek, jaki się da stąd wyprowadzić, jest, że istnieje olbrzymia stosunkowo przewaga ilościowa elementów płcio-



Ryc. 39. Przekrój przez odcinek jajnika myszy z ciałkiem żółtym. *Cl* — ciałko żółte (*corpus luteum*), *lf* — płyn pęcherzyka (*liquor folliculi*), *oop* — ooplazma oocytu I rzędu, czyli prajajka, *sg* — warstwa ziarnista nabłonkowa (*stratum granulosum*), *tf* — osłonka pęcherzyka (*teca folliculi*), *v* — naczynia krwionośne. Wedł. prep. zakł. biol.-embr. Un. Jag.

wych męskich nad żeńskimi; widzieliśmy bowiem, że ilość plemników w jednym ejakulacie męczyzny dochodzić może do 200,000,000, co przeliczone na cały okres życia płciowego daje wprost olbrzymie liczby, niewspółmierne z ilością wyprodukowanych jajek.

Prajajka, jak powyżej zostało wspomniane, leżą rozsiiane wśród masy elementów nabłonkowych, stanowiących t. zw. sznury Pflügera, które wyglądają, jak długie pasma komórek nabłonkowych (Ryc. 38). Dookoła każdego prajajka gromadzi się i coraz wyraźniej wyodrębnia dość duża grupa elementów komórkowych nabłonkowych, które później obrasta tkanka

łączna, wyosabiając w ten sposób grupy komórek nabłonka, otaczającego prajajka. Wskutek tego tworzą się oddzielne pęcherzyki t. zw. pęcherzyki Graafa. W budowie każdego pęcherzyka Graafa (Ryc. 39 i 40) da się wyróżnić zewnętrzną dwuwarstwową osłonę z tkanki łącznej t. zw. osłonka pęcherzyka (*teca folliculi*) (Ryc. 38 i 40 *t f*). Wewnątrz tej osłonki mieszczą się komórki pęcherzyka utkania nabłonkowego. Komórki, leżące przy osłonce pęcherzyka, ugrupowane są w kilku warstwach, stanowiąc razem tak zwaną warstwę ziarnistą (*stratum granulosum*) (Ryc. 39 i 40 *s. g*). Komórki, układające się bezpośrednio na powierzchni jaja, stanowią t. zw. osłonkę promienistą (*corona radiata*) (Ryc. 44 *cr*). Wśród komórek pęcherzyka, między warstwą ziarnistą, a warstwą promienistą mieści się jamka pęcherzyka (*antrum folliculi*), wypełniona cieczą pęcherzyka (*liquor folliculi*) (Ryc. 39 *l f*).

Samo prajajko, czyli jajo niedojrzałe, mieszczące się wśród komórek pęcherzyka, otoczone przez przezroczystą osłonką (*zona pellucida*) (Ryc. 44), leży nieco excentrycznie wśród pęcherzyka Graafa.

Elementy wzrastają w objętość i otaczają się błoną. Wśród plazmy ich zaczynają się tworzyć materiały, mające za zadanie odżywić zarodek, rozwijający się z jaja. Tworzenie żółtka odbywa się w plazmie samego prajaja, a materiały do tego są doprowadzane z zewnątrz i dostają się pospolicie z krwią i limfą do rozwijającego się oocytu. Odbywa się to albo bezpośrednio, albo też gromadzą się one wprzód w komórkach, otaczających oocyt i oddających mu te materiały. Widać wtedy w plazmie tych komórek, otaczających oocyt, nagromadzenie drobnych ziarenek materiału żółtka twórczego. Tworzenie żółtka w prajaju odbywa się, albo na jego powierzchni, albo też jest ono umiejscowione wewnątrz oocytu i wtedy można zauważyć pojawienie się wewnątrz rosnącego oocytu zbitej grudy plazmatycznej, barwiącej się nieco odmiennie: jest to t. zw. ciało żółtkowe (*corps vitellin*). Żółtko gromadzi się w postaci ziaren lub kulek najrozmaitszych rozmiarów. Wielokrotnie stwierdzono (Korschelt, van der Stricht, van Durme, van Bambeke), że jądro oocytu bierze udział w tworzeniu żółtka, gdyż w tym okresie życia komórki można zauważyć nieraz daleko idące zmiany w budowie i organizacji jądra. Uzupełnienia budowy jaja dokonywują w niektórych typach zwierzęcych elementy komórkowe, wchodzące w skład dróg odprowadzających, tam mianowicie, gdzie jajo uzyskać musi błony ochraniające zarówno jaja, jak też rozwijające się z nich zarodki.

Okresem tworzenia oocytów jest okres życia embrjonalnego. Według Waldeyera do chwili urodzenia są już wytworzone wszystkie oocyty, które są zużywane przez całe życie. Konsekwencją tego jest, że te komórki mogą w ustroju żyć blisko 50 lat. Ebner jest zdania, że aż do

chwili dojrzewania płciowego dziewczęcia mogą się tworzyć nowe pęcherzyki i powstawać nowe oocyty. Jeżeli nawet ta hipoteza jest prawdziwa, to produkcja, która ma miejsce po narodzeniu, ma już niewielkie znaczenie.

Zanim przejdziemy do szczegółowego opisu jaja, należy poświęcić parę uwag wydobywaniu się jaja z pęcherzyka Graafa i wogóle z jajnika.

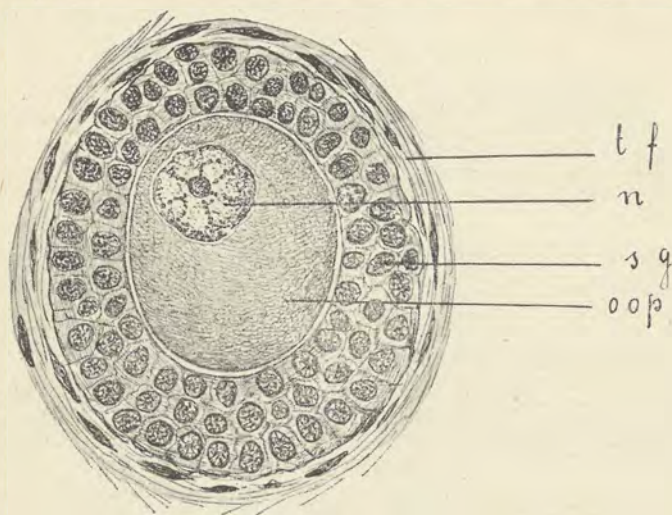
Zjawisko wydobywania się jaja z jajnika nosi nazwę owulacji. U zwierząt kręgowych odbywać się ona może przez bezpośrednie wydalanie jaj tam, gdzie jajniki cewkowate przechodzą w jajowody, np. u płazów, natomiast u wyższych kręgowców proces ten jest bardziej skomplikowany. Jajnik u ssaków np. jest zupełnie wyodrębniony od jajowodu, leży wśród jamy otrzewnowej, umocowany na własnych wiązadłach. Ujście jajowodu leży w sąsiedztwie jajnika. Otóż przy owulacji jajko musi wydobyć się z jajnika, a wejść do światła jajowodu, a w tym celu dokonać się musi otwarcie zupełnie zamkniętego pęcherzyka. To otwarcie dokonywuje się nie przez nagłe pęknięcie ścianki, ale według wszelkiego prawdopodobieństwa przez jej powolne ścięczenie. Wzmoczenie się wewnętrznego ciśnienia w pęcherzyku, wskutek wezbrania ilości płynu pęcherzyka, powoduje jego otwarcie. Jajo wypływa wtenczas razem z płynem pęcherzyka, nazewnątrz, a jeżeli otrzewnowe ujście trąbki znajduje się w bezpośrednim sąsiedztwie jajnika, to prąd cieczy, wywołany ruchem migawkowym rzęsek nabłonka, wyścielającego trąbkę, wpędza jajo do światła trąbki przez jej otwór brzuszny.

W miejscu, w którym się mieścił poprzednio pęcherzyk Graafa, powstaje twór, który nosi nazwę ciała żółtego (*corpus luteum*), które było wielokrotnie omawiane w literaturze nowszej, tak ze względu na swe powstawanie, jak też na fizjologiczne znaczenie.

Tworzenie się ciała żółtego zaczyna się bezpośrednio po otwarciu i opróżnieniu treści pęcherzyka Graafa. Zaraz potem napływa do światła opróżnionego pęcherzyka krew i rozpoczyna się bujanie komórek, pozostałych po dawnym pęcherzyku. Komórki te razem z pozostałościami wynaczynionej krwi tworzą ciało żółte (Ryc. 39). Głównym składnikiem ciała żółtego są t. zw. komórki luteinowe, t. j. elementy okrągławe, lub wieloboczne, o wybitnym jądrze. Zawierają one wśród protoplazmy żółty barwnik. Większość autorów (Sobotta, Waldeyer, Stratz, Honore i inni) przyjmuje, że komórki luteinowe ciała żółtego powstają z elementów nabłonkowych dawnego pęcherzyka Graafa, — według innych autorów elementy te mają powstawać z komórek, stanowiących wewnętrzną warstwę osłonki pęcherzyka Graafa (*tunica interna thecae folliculi*), ewentualnie z pewnym udziałem komórek zewnętrznej warstwy osłonki pęcherzyka Graafa, (*tunica ext. folliculi*).



Pomiędzy komórki luteinowe wrastają pasma tkanki łącznej, dzieląc je niejako przegrodami na oddzielne promienisto ułożone pasma (Ryc. 41), nadto między komórkami można spotkać kryształki, płytki, łuski i ziarna rozpadającego się barwnika krwi. Wśród ciała żółtego odbywają się niebawem procesy rozpadowe, którym przypisać należy pojawianie się komórek zdegenerowanych, głównie w stadium zwyrodnienia tłuszczowego.



Ryc. 40. Jeden niedojrzały pęcherzyk Graafa: *n* jądro prajajka, *oop* ooplazma prajajka, *sg* warstwa ziarnista komórek (*str. granulosum*), *tf* osłonka pęcherzyka z tkanki łącznej (*theca folliculi*). Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

Losy dalsze ciała żółtego zależą od tego, czy jajo, które się wydo-  
było z pęcherzyka Graafa, zostało zapłodnione, czy nie. W pierwszym  
przypadku rozwija się mocno ciało żółte, dochodzi do bardzo znacznych  
rozmiarów i utrzymuje się w tym stanie niemal przez trzy miesiące. Takie  
ciało żółte nosi nazwę ciała żółtego prawdziwego (*corpus luteum verum*), w  
przeciwieństwie do ciała żółtego wrzekomego (*corpus luteum spurium*),  
powstającego na miejscu pęcherzyka, którego jajo nie uległo zapłodnieniu.  
To ostatnie ciało rozwija się nieporównanie słabiej i zanika po kilku  
dniach od chwili owulacji. Oba typy ciałek żółtych różnią się od siebie  
głównie rozmiarami, a nadto pod względem jakości elementów i wogóle  
budowy drobnowidowej.

W fizjologii narządu płciowego ciało żółte odgrywa ważną rolę,  
przedewszystkiem jako organ o wewnętrznym wydzielaniu. Znaczenie hor-

monów<sup>1)</sup> ciała żółtego wchodzi w grę głównie przy tworzeniu łożyska macicznego, — niektórzy autorowie przypisują też pewną rolę tym hormonom w procesie menstruacji i jej zatrzymania w okresie ciąży.

Morfologiczna budowa jaja zwierzęcego wykazuje wybitny charakter komórkowy, co widać u wielu gatunków już na pierwszy rzut oka. Kto patrzy np. na jajko człowieka, lub innego ssaka, nie ma najmniejszej wątpliwości, że ma przed sobą komórkę. Inaczej nieco ma się rzecz z takimi jajkami zwierzęcymi, w których nagromadzona jest duża



Ryc. 41. Ciało żółte człowieka, 4-ty miesiąc ciąży. Z zewnątrz ziarnisto oddana pochewka z przeciętymi naczyniami, pod tem włóknista osłonka z tkanki łącznej, która w postaci przegród wnika między komórki luteinowe. Według preparatu, będącego darem Doc. Zubrzyckiego dla zakładu biol.-embrj. Uniw. Jag.

ilość substancyj zapasowych. Takie jajko, jak n. p. jajko ptaka, które mieści w sobie ogromne ilości tych substancyj, nie robi napozór wrażenia pojedynczej komórki i dopiero badania zwłaszcza genezy jaja stwierdzają niezbitnie charakter jednokomórkowy także tego typu jajek.

Komórki, jak wiemy, występują wśród żywej przyrody w trojakiej wartościowości. Mogą one stanowić cały organizm, jak to jest np. u pierwotniaków, u których całe ciało stanowi jeden element komórkowy, pełniący wszystkie funkcje fizjologiczne i twórcze ustroju. Komórka może być składnikiem zróżnicowanego ustroju, wchodzi wtedy w skład organu,

<sup>1)</sup> Przez hormony rozumiemy, jak wiadomo, produkty gruczołów, nie posiadających przewodów, t. zn. gruczołów o wydzielaniu wewnętrznym.

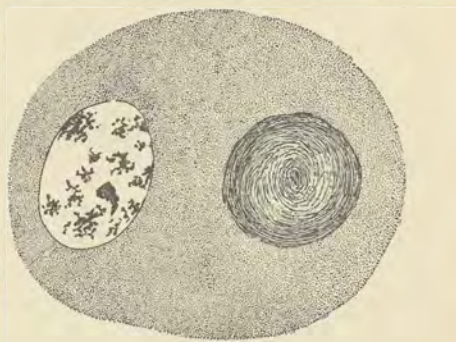
czy danej tkanki i jest przystosowana do wypełniania ściśle określonej czynności, służącej całemu ustrojowi. Taka komórka zatracza zdolność wypełniania innych czynności fizjologicznych, nieraz też szerzej pojętych czynności twórczych i staje się wyłącznie składnikiem — jednym z wielu tysięcy składników — całości organizmu. Wreszcie komórka może być organizmem »in potentia«, t.j. kryć w sobie niejako cały przyszły, czasem bardzo złożony, organizm; sama pozornie nieodróżnicowana jest zawiązkiem mnóstwa różnorodnych właściwości, które się ujawnią w biegu życia tego organizmu, biorącego z niej swój początek. Wtedy szereg generacji komórkowych, o najróżnorodniejszej budowie wewnętrznej, powstanie z tego materialnego zawiązku, którym jest taka komórka.

Do tej właśnie trzeciej kategorii elementów komórkowych, do komórek, wyposażonych w wielką moc twórczą, kryjących w cząsteczkach swoich zawiązki najrozmaitszych właściwości, które się później ujawniać będą w miarę postępu rozwoju, należy komórka, nazwana jajkiem.

W jajku, tak jak w każdej komórce, wyróżnić można dwa zasadnicze składniki: protoplazmę i jądro. Nadto w większości jaj zwierzęcych na powierzchni leży błona. Plazma jaja, t. zw. ooplazma, podobna głównymi właściwościami do plazmy innych komórek, nie jest jednorodna, lecz wśród niej dają się wyróżnić dwa jej typy, a mianowicie: protoplazma i deutoplazma.

Protoplazma jest to część plazmy, kierująca właściwie czynnościami życia, z którą związane są istotne funkcje przemiany materji, ewentualnie ruchu i podziału komórkowego; ona też jest prawdziwie życiowo czynną częścią plazmatycznej materji jaja.

Deutoplazma czyli żółtko jajowe, mieści się wśród protoplazmy. Jak zaraz przy opisie różnych jaj zobaczymy, deutoplazma nagromadzona jest w jajach w różnej ilości i, zależnie od badanego gatunku, rozmaicie w nich rozmieszczona. Pod względem chemicznym również istnieją różnice pomiędzy protoplazmą jaja a żółtkiem. Protoplazma jest głównie substancją białkową, deutoplazma natomiast, która stanowi materiał zapasowy dla rozwijającego się zarodka, składa się z białka, substancyj tłuszczowych, węglowodanów i soli mineralnych. Oczywiście w skład obu gatunków ooplazmy wchodzi też woda w znacznej ilości. Deutoplazma-



Ryc. 42. Oocyt pająka (*Tegeneria domestica*) z jądrem żółtkowem, o budowie koncentrycznej. Według preparatu, będącego darem Prof. Maziarskiego dla zakładu biol. embr. Uniw. Jagiell.

tyczny materiał u niektórych bezkręgowców np. u pajaków, ale także u ssaków może być zebrany w postaci t. zw. jądra żółtkowego (Ryc. 42) które może wykazywać budowę koncentryczną o jaśniejszym środkowym polu. Jądra te mają znaczenie przy tworzeniu żółtka.

Wśród ooplazmy leży centralnie, albo ekscentrycznie jądro<sup>1)</sup> jaja. Wyróżnia się ono rozmiarami z pośród jąder innych komórek. Jądro ogranicza odcinająca się nieraz ostro błona jądrowa. W jaju niedojrzałym, t. zw. prajajku, które — nie zapominajmy — jest w istocie rzeczy oocytym pierwszordnym, mieści się duża ilość soku jądrowego, co oczywiście mocno zwiększa rozmiary jądra. Wśród soku jądrowego rozpostarta jest sieć zrębu lininowego, utwierdzona na błonie jądrowej. Składnikiem pierwszorzędnej wagi samego jądra jest chromatyna, która, nagromadzona w nitkach, grudkach, ziarnach najrozmaitszego kształtu, rodzaju i wielkości, utrzymuje się na nitkach zrębu lininowego. Pętli chromatynowych, wyodrębnionych nie widać w jądrze jaja, czasem dają się tam jednak spostrzec twory rozgałęzione, drzewkowate, barwiące się jak chromatyna, które później, w czasie karjokinezy, występują w postaci chromosomów.

W jądrze jaja niedojrzałego występuje najczęściej jedno jąderko, czasem pojawia się ich kilka. Widać je jednak tylko w okresie spoczynku jaja; w czasie karjokinezy jąderka wędrują do ooplazmy i tam rozpuszczają się. Składniki jąderka dostają się do ooplazmy i choć jego organizacja morfologiczna zanika, ale substancje w nim zawarte pozostają nadal w ooplazmie.

Biologiczne znaczenie jąderek było rozmaicie objaśniane, a rozbieżne w tym kierunku pojęcia ujmuje Häecker w trzy hipotezy. Według jednych autorów jąderka są materiałem przenośnym. Mieszczą one substancje oddzielone od chromosomów, które przy następnej mitozie mają być oddane chromosomom. Inni autorowie (Strasburger) widzą w nich substancje rezerwowe, z których plazma czerpie potrzebne składniki. Trzecia grupa autorów (reprezentowana przez Häeckera) mniema, że jąderka są produktem wydzielniczym chromosomów. Powstają one przez odszczepienie od zrębu chromatynowego a potem rozpuszczają się wśród ooplazmy. Ta ostatnia hipoteza została wielokrotnie popartą przez nowszą literaturę.

---

<sup>1)</sup> Dawną nazwę jądra jaja »pęcherzyk zarodkowy« (*vesicula germinativa*) należy odrzucić wobec stwierdzenia charakteru komórkowego jaja. Może ona bowiem doprowadzić do nieporozumień, gdyż dziś wiemy, że zarodek rozwija się nie z samego jądra, ale z całej komórki jaja. W nowszych też czasach nazwę pęcherzyka zarodkowego rezerwuje się do oznaczania zarodka w stadium wytworzonych już listków zarodkowych, otaczających najczęściej dawną jamę blastuli.

U niektórych, zwłaszcza bezkręgowych zwierząt, n. p. u pszczoł opisywano wśród ooplazmy twory, zwane jądrami dodatkowymi. Co do ich genezy, to podawano (Buchner 1918), że powstają one przez pączkowanie jądra właściwego, przyczem do tych pączków nie dostają się materiały, potrzebne do utworzenia chromosomów. Jądra te mają mieć znaczenie przy tworzeniu żółtka. Ulegają one zwyrodnieniu przed t. zw. podziałami redukcyjnymi, o których później będzie mowa.

Jaja rzadko pozostają zupełnie nagie, pospolicie otacza je osłonka, najczęściej nawet bywa ich kilka. Nagie zupełnie jaja spotykamy u zwierząt, należących do grupy jamochłonów, u kręgowców tworzy się zawsze conajmniej jedna błona.

Zależnie od sposobu powstawania odróżniamy: 1) błony pierwszorzędne, które tworzy na swej powierzchni ooplazma, 2) błony drugorzędne, powstające również jeszcze w jajniku, ale utworzone przez komórki nabłonka, sąsiadującego z jajem, wewnątrz pęcherzyków Graafa, 3) błony trzeciorzędne, które powstają wewnątrz jajowodu, a więc już po wydobyciu się jaja z jajnika, w czasie jego wędrówki przez jajowód. Błony te są wytworem wydzielniczym komórek, wyścielających światło jajowodu.

Błony pierwszorzędne powstają albo w obrębie jajnika, jako wydzielina jaj, albo też może je później i poza jajnikiem wytworzyć ooplazma, już po wniknięciu plemnika do jaja. Co do budowy, błona może być bezpostaciowa, przejrzysta (*zona pellucida*), albo też ma charakter promienisty (*zona radiata*). W jednym i drugim razie materiał, z którego błona jest zbudowana, jest wydzieliną jaja. W błonie przejrzystej znać budowę prawie zupełnie jednorodną, natomiast w błonie promienistej widać szereg drobnouchnych promienisto ugrupowanych kanalików. Temi kanalikami mają wchodzić do środka ooplazmy wypustki komórek nabłonkowych, otaczających jajo.

Błony drugorzędne są wydzieliną komórek nabłonkowych, otaczających oocyt w jajniku. Tak jak nabłonek innych narządów może produkować substancje, z których tworzą się kolce, wyrostki, błony chitynowe, tu nabłonek jajnika tworzyć może wydzielinę, stanowiącą bezpostaciową błonę, otaczającą jajo.

Błony trzeciorzędne, produkowane przez nabłonek, wyścielający jajowód, mogą być galaretowate, rogowe, wapienne i t. p. U ryb, płazów, gadów, ptaków jaja, tworzone w jajnikach, otaczane są w czasie wędrówki przez jajowód błoną wydzielaną przez komórki, wyścielające ścianę jajowodu. Często powstaje kilka takich trzeciorzędnych błon w różnych odcinkach jajowodu. Do tworzenia niektórych typów błon, zwłaszcza kokonów, służą najczęściej oddzielne grupy gruczołów.

Zadanie biologiczne systemu błon trzeciorzędnych jest wielorakie. Służą one w pierwszym rzędzie, jako aparat ochrony dla jaja i rozwijającego się zarodka, zapewniają mu utrzymanie odpowiedniego stopnia wilgotności, pośredniczą czasem w pobieraniu wody z otoczenia; galaretowate błony trzeciorzędne ułatwiają po napęcznieniu galarety wodą utrzymanie się jaj na powierzchni wody, wreszcie, dzięki swej lepkości, przymocowują jaja, czy to do nóg rodziców, jak to bywa u żaby pętotwki (*Alytes obstetricans*), czy to na roślinach wodnych, kamieniach itp. Błony trzeciorzędne bywają dla rozwijającego się zarodka materiałem odżywczym, który może być zużytkowany w ciągu embrjonalnego rozwoju (białko w jajach ptasich, galareta jajek żabich, zjadane przez wykłute larwy).

### 7) Różne typy jaj zwierzęcych.

Z opisu ogólnej budowy jaja zwierzęcego wynika, że jaja są komórkami, zawierającymi materiał budowlany do utworzenia ciała embrjonalnego, materiały zapasowe do odżywiania zarodków, a w błonach, otaczających jajo, mają przygotowaną ochronę rozwijającego się zarodka od szkodliwych wpływów zewnętrznego świata. W budowie jaja widać więc odrazu przystosowanie do funkcji, którą ono ma spełnić.

Rozmiary i kształt jaja zależą ogromnie od stosunków ilościowych i jakościowych między proto- i deutoplazmą. Zwłaszcza rozmieszczenie deutoplazmy reguluje w znacznym stopniu wielkość jaja, a także i typ rozwojowy zarodka. Jaja cechuje budowa, w której składniki ooplazmatyczne są ugrupowane i zorjentowane w pewien, właściwy dla danego gatunku, sposób. Jest to t. zw. organizacja morfologiczna jaja, wyrażająca się tem, że różne warstwy ooplazmy, które dadzą się od siebie odróżnić, czy to przez zawartość barwnika, czy ziarn grubszych deutoplazmatycznych, czy też wodniczek, ułożone są w formie pokładów, zorjentowanych odpowiednio w stosunku do osi jaja. W organizacji jaja wytwarza się pewna symetria lub umiarowość w uporządkowaniu wewnętrznym materiału ooplazmatycznego.

Ta organizacja jest w ogromnej większości przypadków biegunową, czyli polarną, t. zn. że zorganizowane warstwowo cząstki układają się symetrycznie do t. zw. osi jaja np. w warstwy, stojące do osi prostopadle (Ryc. 59, na str. 73), lub pod pewnym kątem. Czasami da się też wykazać pewną symetrię w budowie jaj, ujawniającą się, zwłaszcza w początkowych fazach rozpoczynającego się podziału tego elementu. Badając organizację jaja, śledząc los poszczególnych jego cząstek, można stwier-

dzic czasem związek, jaki istnieje między tą organizacją jaja, a późniejszą budową embrjonalnego ustroju. W tym przypadku budowa organizacyjna jaja wyznacza do pewnego stopnia morfologję zarodka. Stąd budowę organizacyjną jaja oznaczano terminem promorfologii zarodka.

Zależnie od ilości nagromadzonego w jaju żółtka, rozróżniamy jaja ubogie w żółtko, czyli oligolecytalne i bogate w deutoplazmę — polilecytalne. Substancja żółtkowa może być w jaju rozmieszczona równomiernie i wtedy mówi się o homo- albo izolecytalnych jajach, albo też nagromadzona jest nierównomiernie w różnych terytorjach jaja: w tym razie mamy do czynienia z jajami anizolecytalnymi. Te anizolecytalne jaja mogą mieć nagromadzone żółtko na jednym biegunie, wtedy mówi się o jaju telolecytalnym, — albo w środku jaja: jajo centrolecytalne.

Zapoznamy się obecnie z kilku najważniejszymi typami jaj zwierząt kręgowych, podając ich opis kolejno, według zwiększającej się ilości deutoplazmy. Typem budowy jaj oligo- i izolecytalnych są jaja zwierząt ssących i człowieka. Jajo ludzkie jest bardzo małe: średnica jego sięga zaledwie 0,2 mm. Powstaje ono w pęcherzyku Graafa, który mieści w sobie najczęściej jedno tylko jajo, czasem jednak, np. u pancerników, spotyka się wielojajkowe pęcherzyki (Rosner), których genezę tłumaczymy zlewaniem się dwóch sąsiednich pęcherzyków (Ryc. 43). Jajo ludzkie ma ooplazmę ziarnistą (Ryc. 44), wśród której znajdują się prawie równomiernie rozmieszczone grube kulki deutoplazmy, gęściej zbite w centrum jaja, dookoła dużego, ostro błoną ograniczonego jądra. W jądrze widać zwykle jedno duże i parę mniejszych jąder.

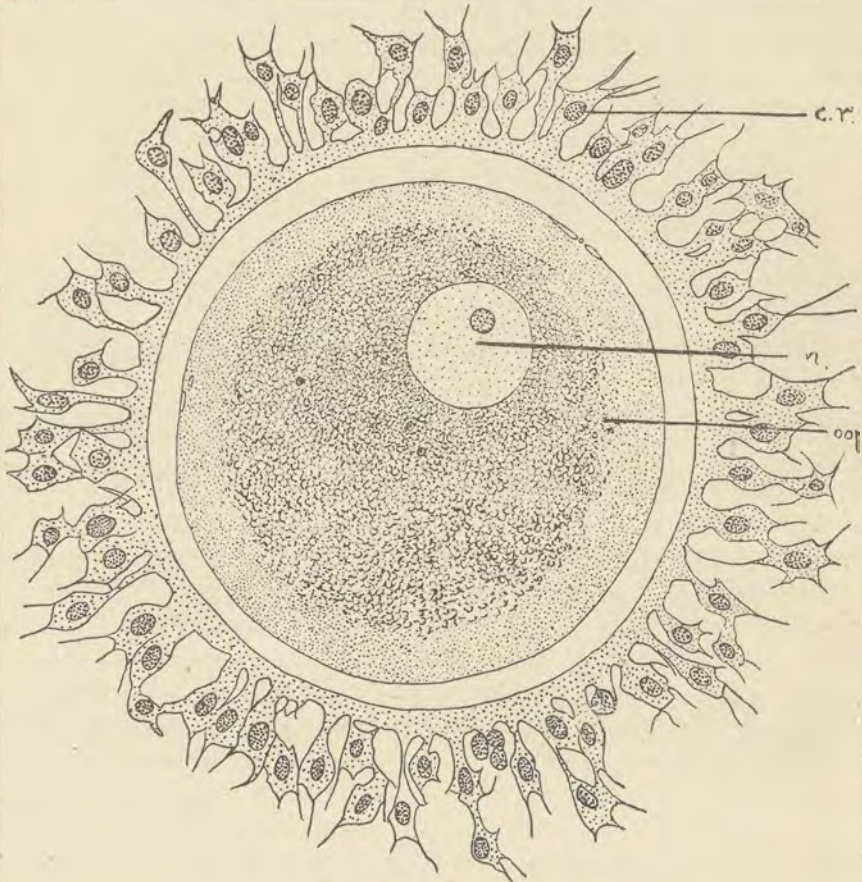
Jajo otacza dookoła błona jajowa przejrzysta (*zona pellucida*) (Ryc. 44) utworzona przez plazmę jaja: jest to więc błona pierwszorzędna. Pod bardzo dużym powiększeniem stwierdzono w niej promienisto ułożone cienkie kanaliki, będące przewodami, przez które przechodzą wypustki komórek, opierających się o błonę przejrzystą. Komórki te wysokie, walcowate, ściśle do siebie przylegające, tworzą jakby koronę promienistą dookoła jaja (*corona radiata*, (Ryc. 44 cr).

Podobną budowę, z małymi różnicami, mają jajka innych zwierząt ssących. Wielkość jaj waha się między 0,06 mm. średnicy, jak np. u myszy, lub jeża, a 0,9, jak u świnki morskiej.



Ryc. 43. Dwujajkowy pęcherzyk Graafa — pancernika (*Dasypus*). Według Rosnera.

Szczególnie duże i odmiennie zbudowane są jaja stekowców n. p. dzióbaka (*Ornitorynchus*) 2·5 mm, kolczatki (*Echidna*) 3-4 mm. Jaja te są bezporównania bogatsze w substancje żółtkowe i otoczone dokola błoną pergaminową, przypominającą osłonki na jajach gadów. Jaja stekowców,



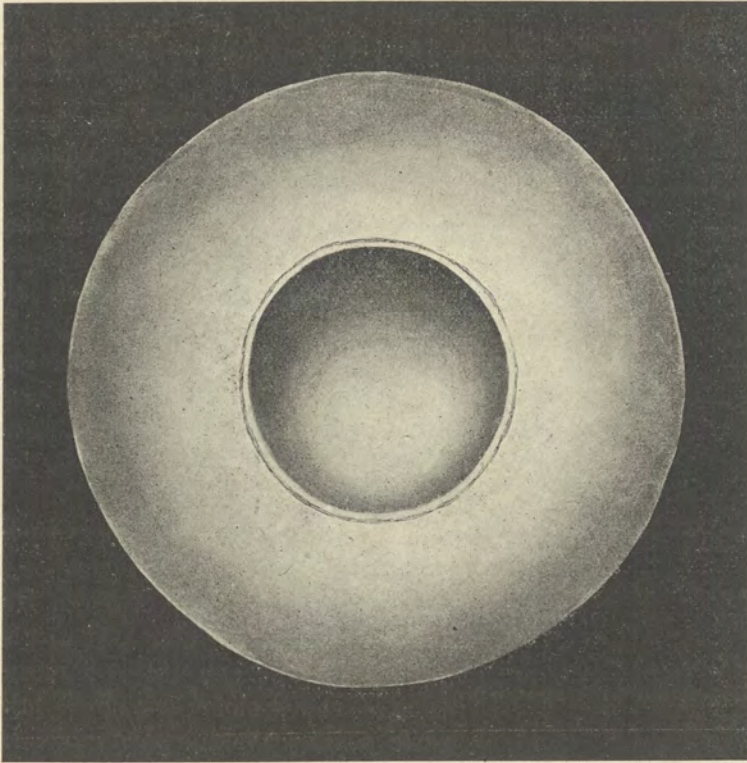
Ryc. 44. Jajo niedojrzałe (ocyt I rzędu) człowieka: *cr* warstwa promienista komórek, otaczających jajo (*corona radiata*), *n* jądro, *oop* ooplazma, otoczona jasnym pasmem czyli błoną przejrzystą (*zona pellucida*). Według *Waldeyera*.

tych najniższych ssaków, które stanowią przejście od ssaków do ptaków, są ogniwem łączącym typ jaj oligolecytalnych z typem polilecytalnych żeńskich elementów płciowych.

Polilecytalne jaja o budowie biegunowo zróżnicowanej poznamy, opisując budowę jaj płazów i ptaków.



Jaja płazów (*Amphibia*) dochodzą u niektórych gatunków do 2 mm. średnicy, np. u żaby (*Rana temporaria*). Zawierają one na powierzchni jaja, zwłaszcza po stronie bieguna animalnego znaczną ilość czarnego lub bardzo ciemnego barwnika, który, nagromadzony tamże, rozpościera się aż po równik. Natomiast biegun wegetatywny jest prawie zupełnie pozbawiony



Ryc. 45. Jajo żaby (*Rana fusca*). Dokola jaja osłonka z podwójnej warstwy złożona. Nazewnątrz od niej galareta, będąca produktem wydzielniczym komórek jajowodu. Rysowane z żywego materiału.

barwnika. Jądro jaja jest bardzo słabo zarysowane, a w chromatynę zdaje się być ubogie.

Jaja płazów otacza kilka błon. Bezpośrednio na powierzchni jaja leży błona, powstająca jeszcze w jajniku. Jest ona utworzona przez komórki nabłonka, otaczającego jajo w pęcherzyku Graafa. Według niektórych zapatrywań pod tą drugorzędną błoną ma się też znajdować błona pierwszorzędna, utworzona przez warstwę korową jaja. Ta błonka podnosi się bezpośrednio po zapłodnieniu. W czasie, gdy jajo przesuwa się przez

jajowód, komórki, wysielające ten kanał, wydzielają na powierzchni jaja trzy trzeciorzędne blonki, które się na niej układają warstwami. Górna warstwa tej błony zewnętrznej trzeciorzędnej ma zdolność łatwego chłonięcia wody. Samica żaby składa całe mnóstwo jaj do wody. Stykają się one swymi blonkami, a gdy w wodzie masa galaretowata, stanowiąca zewnętrzną osłonkę każdego jaja, mocno napęcznieje, wtenczas utworzy się prawie jednolita galaretowata bryła, wśród której rozrzucone są jaja. Jestto t. zw. skrzek żabi.



Ryc. 46. Jajo żarłacza (*Scylium*). Jajo właściwe owalnego kształtu przyświeca przez osłonę rogową. Po obu stronach wąsy, służące do umocowania jaja. Według prep. zakł. biol.-embr. Un. J.

Jaja mogą obracać się wewnątrz galarety, a że ich biegun wegetatywny jest gatunkowo cięższy, przeto jest stale zwrócony ku dołowi, podczas gdy biegun animalny, charakterystyczny przez ciemny barwnik, leży na górnej półkuli jaja. Żeby to wszystko stwierdzić, najlepiej jest ułożyć skrzek żabi na płytce szklanej. Patrząc na nią z góry, widzi się jaja czarne, patrząc zaś od dołu, przez szkło, można przekonać się, że biegun wegetatywny jest zupełnie jasny.

Jaja ryb spoudustych (*Selachia*) należą do jaj bardzo bogatych w żółtko. Jaja te są owalne lub okrągłe. Duża ilość żółtka zepchnęła jądro pod powierzchnię jaja. Jajo, otoczone już w jajniku cienką osłonką, zapłodnione zostaje w jajowodzie, gdzie później zyskuje parę trzeciorzędnych osłonek. Jedna z nich jest to białko, w którym zanurzone jest właściwe jajo. Zewnętrzna osłona, utworzona również w jajowodzie, jest rogowa, przezrysta, opatrzona dłuższymi wąsami do umocowania się na roślinach, np. na ogonkach listnych (Ryc. 46).

Jaja gadów (*Reptilia*) są po jajach ptaków największymi w przyrodzie komórkami. Jajo gadów (Ryc. 47) ma organizację biegunową: jest ono telolecytalne. Duża masa żółtkowa robi wrażenie ugrupowanej w warstwach koncentrycznych, w których warstwy jaśniejszego i ciemniejszego żółtka są naprzemian na sobie ułożone. Jądro otacza jaśniejsza warstwa plazmy.

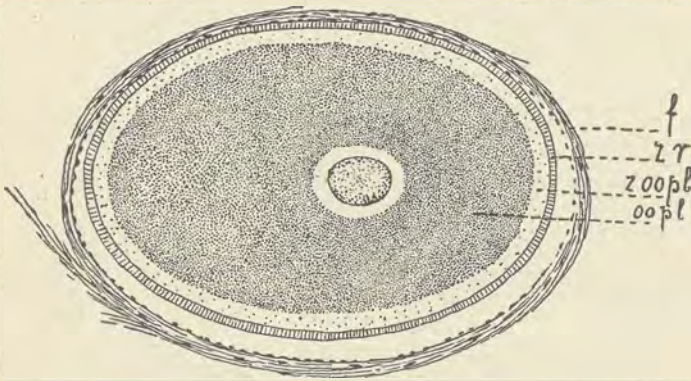
Białko tylko u niektórych gatunków płazów jest opisywane, jako od-

dzielna warstwa, — najczęściej białko, wydzielone przez komórki ściany odprowadzających dróg rodnych, zostaje przez jajo wchłonięte.

Jedna osłona otacza jajo już w jajniku, inne tworzą się przy przesuwaniu się jaja przez jajowód. Charakterystyczną dla gadów jest trzeciorzędna osłona włóknista, pergaminowata. Warstewki powierzchniowe tej błony bywają nieco impregnowane wapnem.

Jaja ptaków (*Aves*) są komórkami ogromnych rozmiarów: największą np. znaną komórką w przyrodzie jest jajo strusia. Organizacja jaj ptasich jest biegunowa: są to jaja poli- i telolecytalne, t. zn. że żółtko ugrupowane jest na jednym biegunie.

W jajniku ptaka tworzy się właściwe jego jajo, t. j. ta część (np.

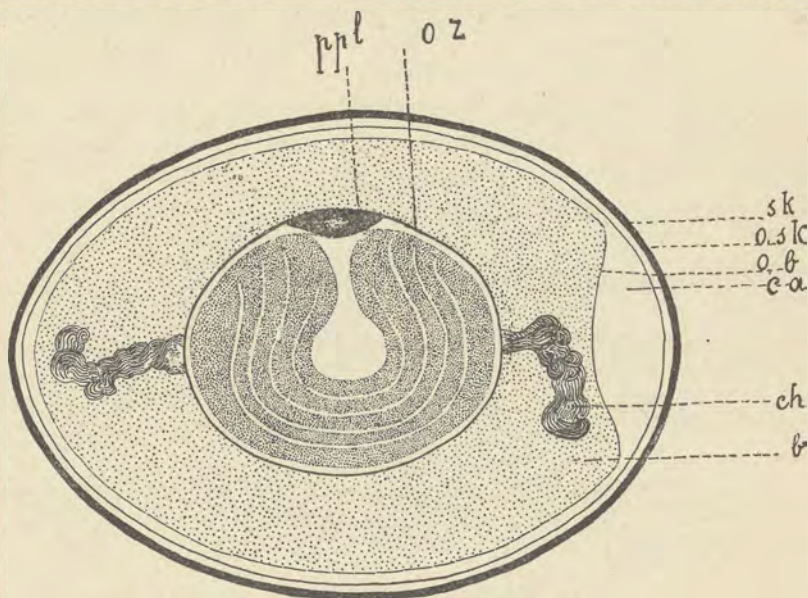


Ryc. 47. Młode jajko gada *Hatteria punctata* w pęcherzyku Graafa: *f* ściana pęcherzyka, *oopl* ooplazma, wśród niej jądro, *zoopl* zewnętrzna jasna warstwa ooplazmy *zr* błona promienista (*zona radiata*). Według *Osawy*.

jaja kurzego), którą w życiu potocznym nazywamy żółtkiem. Jajo ptaka zawiera bardzo pokazną ilość substancji żółtkowych, tak, że protoplazma w stosunku do deutoplazmy małą tylko zajmuje objętość i układa się w postaci krążka na powierzchni masy żółtkowej. Już w jajniku otacza się jajo ptaka delikatną osłonką, która jest tak zbudowana, że przez nią plemnik może się przedostać do środka jaja. (Ryc. 48 o. ż.).

W ten sposób organizuje się jajo w jajniku, następnie zaś dostaje się w czasie owulacji do jajowodu. W pierwszym jego odcinku może ulec zapłodnieniu, a potem posuwa się dalej, wzdłuż jajowodu, którego komórki tworzą na powierzchni jaja coraz dalsze trzeciorzędne osłony. Najpierw więc zostaje wzmocniona ta osłonka, która się utworzyła jeszcze w jajniku, (Ryc. 48 o. ż.), następnie komórki jajowodu produkują grubą warstwę białka (Ryc. 48 b). Genetycznie biorąc jest więc białko trzeciorzędną osłonką.

Ta warstwa białka zostaje w dalszym odcinku otoczona cieniutką podwójną błoną, z których jedna pokrywa białko (Ryc. 48 *o. b.*), druga (Ryc. 48 *o. sk.*) wyściela skorupę wapienną. Widać to najlepiej na grubszym końcu jaja, gdzie obie te cienkie osłonki, między białkiem a skorupą leżące, rozstępują się, zostawiając szparę podłużną, t. zw. komorę powietrzną (*camera aërea*) (Ryc. 48 *c. a.*). Jajo razem z opisanymi dotąd osłonkami trzeciorzędni, zostaje objęte przez skorupę wapienną (Ryc.



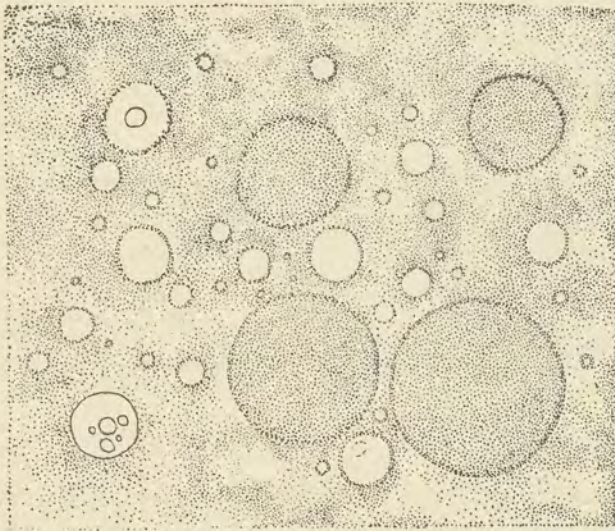
Ryc. 48. Schemat budowy jaja kury: *b* białko, *ca* komora powietrzna, *ch* chalazon, *ob* osłona, pokrywająca białko, *osk* osłona, wyścielająca skorupę, *oz* osłonka żółtka, *ppl* protoplazma z jądrem ułożona na powierzchni kuli żółtka. Żółtko ciemne, poprzegradzane jest warstwami jasnego żółtka, *sk* skorupa wapienna.

48 *sk.*), która jest również wytworem komórek jajowodu w odcinku środkowym. Ostatni odcinek jajowodu, t. zw. macicę przechodzi jajo bez zmian.

W dotychczasowych uwagach o jajach ptaków została podana charakterystyka tworzenia jaja w ustroju samicy, z czego wypada, że twór ten, który nazywamy jajem ptaka, jest wynikiem twórczej współpracy jajnika i jajowodu.

Obecnie musimy dokładniej nieco poznać budowę poszczególnych składników jaja. Jak już wynika z genetycznego rysu tworzenia jaja, element płciowy żeński spotyka się z plemnikiem zaraz na początku dróg odprowadzających rodnych, a zapłodnienie, które się tu dokonało, jest równocześnie wyzwoleniem procesu rozwojowego. W czasie wędrówki przez

jajowód rozwój postępuje tak, że gdy tak zwane jajo zostaje złożone, to jest to już raczej embrjon, nie jajo. Pojęcie »jajo« mieści w sobie jednokomórkowy element, tymczasem — jak się z opisu rozwoju zarodków ptaka przekonamy, — to, co zapłodniona samica składa, jest raczej stosem komórek, które się rozwinęły z jaja przez wielokrotny podział. To stadium embrjonalne nazywać będziemy morułą. Chcąc więc mieć prawdziwy obraz jaja, należy wziąć pod uwagę jajo, składane przez samice, która przez dłuższy czas była oddzielona od samca, a której jaja niezaplodnione nie zaczęły się jeszcze rozwijać.



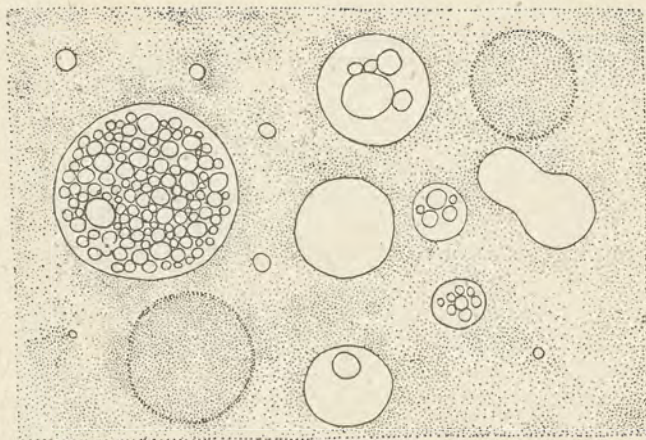
Ryc. 49. Obraz mikroskopowy jasnego żółtka jaja kury: duże kule o treści ziarnistej. Niewielka ilość jasnych kul jest domieszką żółtka ciemnego. Rysowane z materiału świeżego.

Część, zwana w codziennem życiu żółtkiem, jest właściwą komórką jajową. Na jej powierzchni widać jaśniejszy krążek, zawierający jądro, umieszczone wśród warstwy protoplazmy. Krążek ten stanowi t. zw. tarczę zarodkową. Ponieważ protoplazma jest gatunkowo lżejsza, aniżeli deutoplazma, przeto żółtko układa się wśród białka zawsze tak, że tarcza zarodkowa leży na górnym biegunie jaja, co jest umożliwiające przez zdolność swobodnych obrotów kuli żółtkowej wraz z tarczą wśród białka, bez względu na położenie jaja.

W masie żółtka można wyróżnić dwa jego typy: żółtko jasne i ciemne. Patrząc na przekrój jaja kurzego, widać, nawet po ścięciu żółtka przez gotowanie, że żółtko jasne tworzy jakby kubek, leżący pod tarczą

zarodkową, a ponadto jego cienkie warstwy, ułożone współśrodkowo, (Ryc. 48) oddzielają od siebie grube pokłady ciemnego żółtka. Żółtko, badane pod mikroskopem, wykazuje różnice, zależnie od tego, czy badamy żółtko jasne, czy ciemne. Jasne żółtko zawiera kule o wewnętrznej ziarnistej treści (Ryc. 49), natomiast w żółtku ciemnym widać drobne kulki, mieszczące czasem w sobie jeszcze mniejsze drugorzędne kuleczki (Ryc. 50).

Pod względem biologicznym żółtko jest materiałem zapasowym, z którego zarodek czerpie w ciągu rozwoju substancje odżywcze. Analiza che-



Ryc. 50. Obraz mikroskopowy ciemnego żółtka jaja kury: kule jasne, zawierające drobne kulki, są charakterystycznymi jego tworami. Kule ziarniste są domieszką żółtka jasnego. Rysowane z materiału świeżego.

miczna wykazuje zawartość potrzebnych do rozwoju składników, zarówno mineralnych, jak i organicznych.

Kula żółtkowa, wraz z tarczą zarodkową, otoczona jest, jak powyżej podano, przez błonę, utworzoną w jajniku, wzmocnioną przez wydzielinę komórek, wyścielających światło jajowodu. Poza tą osłoną leży białko, wydzielina również komórek jajowodu, stanowiąca dalszy materiał zapasowy dla zarodka. Przez warstwę białka przeciągają, jak gdyby więzadła, t. zw. skrętki białkowe (*chalazon*); są to pasma białka o budowie włóknistej, skręcone śrubowato i nie dochodzące do skorupy wapiennej. Biologiczne znaczenie ich nie jest pewne. Przypuszczać można, że chronią one jajko przed mocniejszymi wstrząśnieniami. Spiralne skręty, widoczne na tych pasmach, objaśnia się tem, że w czasie tworzenia się białka i jego skrętek jajo obracało się wśród jajowodu.

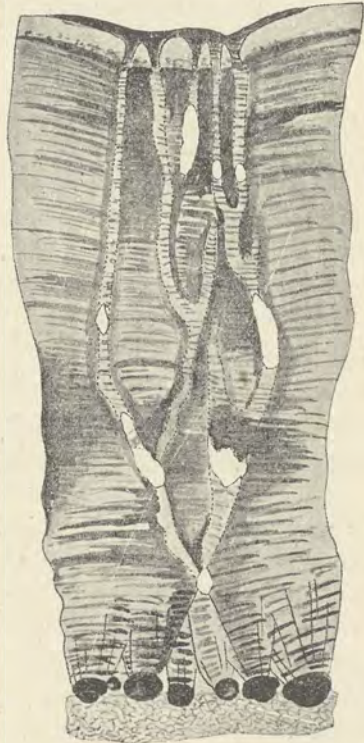
Skorupa zewnętrzna jaja jest wytworem gruczołów ścian jajowodu, składa się z soli wapniowych, a, jak szlify wskazują (Ryc. 51), zbudowana jest z trzech warstw: zewnętrznej, jednolitej płytki z drobnymi kanalikami, przechodzącymi w poprzek skorupy, środkowej, bardziej zbitej, o strukturze warstwowej, lecz również skanalizowanej, i – wewnętrznej, złożonej z piramidalnych słupków, zwróconych wierzchołkami ku stronie białka. Porowatość skorupy zapewnia jaju możliwość dostępu powietrza z zewnątrz.

Zarys opisu jaj, podany dotąd, obejmuje przykłady kilku głównych ich typów. Prawie wszystkie jaja kręgowców dadzą się podciągnąć pod któryś z powyższych typów i dlatego szczegółowego opisu jaj wszystkich grup zwierzęcych podawać tu nie będziemy. Jeszcze raz tylko pragniemy zaznaczyć, że nasze opisy charakteryzowały budowę t. zw. jaj niedojrzałych, czyli oocytów. Są to wszystko elementy, które muszą przygotować się odpowiednio do rozpoczęcia zapłodnienia. Z przebiegiem tego przygotowania do rozpoczęcia rozwoju, czyli ze zjawiskiem dojrzewania elementów płciowych musimy się obecnie bliżej zapoznać.

### 8) Dojrzewanie elementów płciowych.

Ażeby jajo mogło rozpocząć rozwój, musi ono przejść pewne wewnętrzne przemiany, które nazywamy dojrzewaniem. Szereg cytologicznych, a niewątpliwie także i chemicznych przemian, które toczą się w czasie tworzenia się elementów płciowych i to zarówno męskich jak żeńskich, był przedmiotem tak licznych prac naukowych, że ten dział embriologii ma dziś ogromną już literaturę naukową i to zarówno z zakresu dojrzewania, jak też strony fizjologicznej i biologicznej.

W zjawisku dojrzewania można wyróżnić kilka równoległe obok siebie biegnących procesów. Pierwszy, któremu embriologowie nadali miano redukcji chromatyny, odnosi się do jądra komórki w czasie two-



Ryc. 51. Szlif przez skorupę wapienną jaja kury. Zewnętrzna cienka warstwa jest jednolita, środkowa – warstwowana, skanalizowana, wewnętrzna – złożona z piramidalnych słupków. Według *O. Hertwiga*.

rzenia się elementów płciowych. Drugi odnosi się do protoplazmy i jest niewątpliwie następstwem wymiany składników między plazmą a jądrem. Dojrzewa więc nie tylko jądro, ale równocześnie przebiegają pewne zmiany zasadnicze w plazmie, która przez dojrzewanie staje się zdolna do przyjęcia plemnika, a następnie do rozwoju.

Potrzebę redukcji chromosomów przed zapłodnieniem da się łatwo udowodnić, jeżeli tylko przyjmiemy jako założenie, że ilość chromosomów jest we wszystkich komórkach ciała ilością stałą. Jeżeliby zarówno jaja, jak plemniki, zawierały tę samą ilość chromosomów, jaką miały komórki somatyczne tego ustroju, to po kopulacji jąder elementów płciowych, która się dokonywa w czasie zapłodnienia, jajo zapłodnione zawierałoby dwa razy więcej chromosomów, niż każda somatyczna komórka tego ustroju, który stworzył jajo lub plemnik.

Gdyby np. w ustroju, mającym w somatycznych komórkach po 24 chromosomy w jajach i plemnikach, znajdowała się ta sama ich liczba, to po kopulacji jajo zapłodnione musiałoby mieć 48 chromosomów. To jajo zapłodnione przekazywałoby całkowitą swą ilość chromosomów komórkom potomnym i wobec tego w tem drugim pokoleniu każda komórka, wchodząca w skład tego zarodka, musiałaby mieć również tę samą ilość chromosomów (48). Zapłodnienie tej generacji stanowiłoby moment następnego zdwojenia chromosomów, gdyż 48-mio-chromosomowe jajo, zapłodnione 48-mio-chromosomowym plemnikiem, miałoby po zapłodnieniu chromosomów 96 itd. Tą drogą z pokolenia na pokolenie zdwajałaby się liczba chromosomów. Jeżeli jednak stwierdzimy, że pokolenia następne nie różnią się od poprzednich ilością chromosomów, to jest to wynikiem istniejącego w naturze procesu redukcji chromatyny i redukcji liczby chromosomów w okresie przygotowania elementów płciowych do zapłodnienia. Okres ten nazywamy dojrzewaniem elementów rozrodczych męskich i żeńskich.

Dojrzewanie elementów spermatogenetycznych, wśród których dokonywa się także wspomniana redukcja, odbywa się wewnątrz gruczołu płciowego męskiego. Elementy oogenetyczne dojrzewają u jednych zwierząt w jajniku, u innych poza jajnikiem. O ile plemniki wydobywają się z jądra stale w dojrzałej formie, to u wielu zwierząt jaja wydobywają się z jajnika w postaci niedojrzałej, jako oocyty I rzędu. Dojrzewanie ich odbywa się wtedy albo w jajowodzie, albo poza organizmem matki, i to w bardzo wielu przypadkach dopiero po wnikięciu plemnika do jaja, a więc w okresie zaczynającego się zapłodnienia. U zwierząt ssących, a prawdopodobnie i u człowieka, dojrzewanie odbywa się w jajowodzie po wnikięciu plemnika.

Istotą procesu dojrzewania są zmiany w jądrze i zmiany w plazmie



jaja. Zmiany w jądrze polegają na pewnych modyfikacjach karjokine-  
tycznych podziałów w komórkach i doprowadzają do redukcji chroma-  
matyny. Zmiany, które sprowadza dojrzewanie w plazmie, są wynikiem  
wymiany składników między jądrem a plazmą i doprowadzają do prze-  
miany właściwości fizjologicznych plazmy, które dają możliwość zapłodnie-  
nia jaja. Opiszemy tu najpierw dojrzewanie w obrębie jąder czyli re-  
dukcję chromatyny.

Mechanizmem redukcji chromatyny i chromosomów są, jak wspom-  
nieliśmy, modyfikacje podziałów karjokinezy w okresie tworzenia  
elementów płciowych. Te zmodyfikowane podziały nazywamy karjokine-  
zami redukcyjnymi.

Żeby zrozumieć istotę różnicy między zwykłą karjokinezą a podzia-  
łem redukcyjnym, trzeba oczywiście znać zasady zwykłej mitozy. Szcze-  
gółów przebiegu karjokinezy nie będziemy tu podawać, musi to być znane  
każdemu z zasad ogólnych histologii; pragniemy jednak przypomnieć te  
główne wytyczne, o które chodzić nam będzie przy opisie podziału reduk-  
cyjnego komórki.

Przy zwykłej karjokinezie po stadium kłębka macierzystego, nastę-  
puje stadium gwiazdy macierzystej. Chromosomy, ułożone w równiku ko-  
mórki, rozszczepiają się podłużnie tak, że z każdego chromosomu powstają  
dwa. I teraz następuje taki moment w życiu komórki, w którym ma ona  
chwilowo podwójną liczbę chromosomów. Widać to najlepiej, gdy wytwo-  
rzone przez podział chromosomy potomne przesunęły się ku przeciwle-  
głym biegunom komórki: jedna połowa chromosomów do jednego, druga do  
drugiego bieguna. Stadium to nazywamy gwiazdą potomną (*diaster*). W tem  
stadium komórka, któraby np. w początku podziału liczyła 8 chromoso-  
mów, ma ich chwilowo 16. Teraz dzieli się cała komórka: po utworzeniu  
płaszczyzny podziału, która spłowiła ciało komórkowe, wytworzyły się  
dwie komórki potomne, a w każdej z nich znalazła się ta ilość chromo-  
somów, która w początku mitozy była w komórce macierzystej (w na-  
szym przypadku 8).

Pierwszym więc zasadniczym momentem przy każdej karjokinezie  
jest podział chromosomów w stadium gwiazdy macierzystej. Podział ten  
gwarantuje każdej z komórek potomnych otrzymanie tej liczby chromo-  
somów, która cechowała komórkę macierzystą. Gdyby np. przeszedł podział  
komórki bez podziału chromosomów, gdyby w stadium gwiazdy macierzy-  
stej chromosomy się nie dzieliły, ale połowa chromosomów, ustawionych  
w równiku komórki, szła do jednego, druga połowa do drugiego bieguna,  
wtedy otrzymalibyśmy komórki potomne, z których każda miałaby po-  
łowę tych chromosomów, które były w komórce macierzystej.

Drugim zasadniczym dla nas punktem jest znaczenie stadium spo-

czynkowego. Chromosomy, które się znalazły w każdej z gwiazd potomnych w komórce, powstały z podziału chromosomów macierzystych. Jest rzeczą zupełnie naturalną, że te chromosomy są uboższe w chromatynę, są one bowiem o połowę cieńsze, niż chromosomy w gwieździe macierzystej przed podziałem. Otóż z gwiazdy potomnej przechodzą te chromosomy, jak wiadomo, w stadium kłębka potomnego, a potem w jądro komórki spoczynkowej. W tym okresie spoczynkowym dokonywa się regeneracja chromatyny. Chromosomy rosną na koszt materiałów, które czerpią z otaczającej protoplazmy i dochodzą w ten sposób do pierwotnych rozmiarów. Gdyby nie było stadium spoczynkowego, to nie dokonałaby się regeneracja chromatyny, a zasób jej w chromosomach pozostałby ten sam, jaki był poprzednio.

Znaczenie tych dwóch momentów: 1) podziału chromosomów, jako warunku, żeby następne pokolenie komórkowe otrzymało tę samą (nie zredukowaną) liczbę chromosomów, i 2) stadium spoczynkowego, jako warunku odtwarzania, zwiększania masy chromatynowej — musimy mieć w pamięci, żeby należycie zrozumieć zasady podziałów redukcyjnych.

Opis redukcji chromosomów podamy najpierw dla spermatogenezy w zasadach ogólnych, schematycznie. Modyfikacje są liczne, ale zrozumieć je nietrudno, gdy się zna główne zasady przebiegu całego zjawiska.

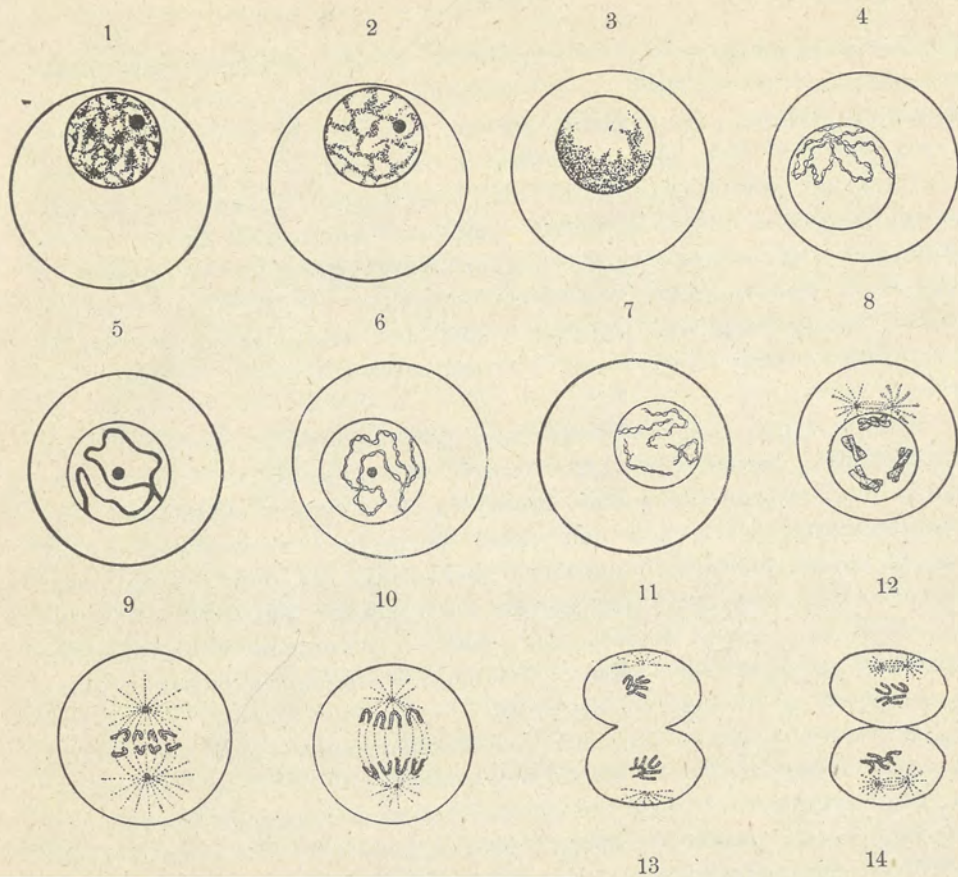
a) **Redukcja chromatyny przy spermatogenezie.** Spermatogeneza przebiega, jak wiadomo, w jądrze męskim, a zaczyna się od okresu rozmnażania elementów spermatogenetycznych. U niektórych kręgowców, np. u salamandry plamistej dadzą się w jądrze męskim wrzecionowatemu wyróżnić oddzielne strefy, w których wszystkie elementy znajdujemy mniej więcej w tem samym stadium spermatogenetycznym.

Z uwag, podanych poprzednio o genezie elementów płciowych, wiemy, że w świetle kanalików nasiennych mieszczą się komórki macierzyste plemników, t. zw. spermatogonje. Są one elementami potomnymi komórek, stanowiących ścianę kanalików spermatogenetycznych. Spermatogonje w okresie wzrostu mnożą się (Ryc. 60), a ilość komórek plemnikotwórczych wzrasta.

Z podziału ostatniej generacji spermatogonij tworzy się pokolenie t. zw. **spermatocytów I rzędu** (Ryc. 60), które różnią się zwykle tem od spermatyd, że ilość plazmy jest tu większa, a cała komórka robi wrażenie elementu, który pozostaje przez pewien czas w stadium spoczynku.

Podział spermatocyta I rzędu rozpoczyna okres redukcji chromosomów. Jako schematyczny przykład bierzemy zwierzę, u którego wśród komórek somatycznych mamy wszędzie 8 chromosomów. Tę samą liczbę można było stwierdzić we wszystkich generacjach spermatogonij, ta sama liczba weszła w skład jądra spermatocyta I rzędu.

Gdy się spermatocyt I rzędu (Ryc. 52, 1) przygotowuje do podziału redukcyjnego, dokonywują się w jego jądrze pewne prze-



Ryc. 52. Schematyczny obraz redukcji chromosom. przy spermatogenezie zwierzęcia, u którego w elementach somatycznych mieści się w jądrach 8 chromosomów. — 1. Spermato cyt I rzędu w spoczynku. — 2. Rozluźnienie zębów chromatynowego, okres przygotowania do mitozy. 3-6. Stadjum sinapsis: 3. chromaty na nagromadzona po jednej stronie jądra, 4. nitka chromatynowa podwójna, 5. nitka chromatynowa pojedyncza (kopulacja chromatyny męskiej i żeńskiej), 6. nitka podwójna (po wymieszaniu obu gatunków chromatyny), 7. obraz okresu segmentacji poprzecznej, której wynikiem jest utworzenie 4 par chromosomalnych. Ciągłe jest jeszcze 8 chromosomów łącznie. — 8. Skracanie długości chromosomów, które stają się grubsze. — 9. Cztery pary chromosomów w równiku gwiazdy macierzystej. — 10. Okres, w którym 4 chromosomy, t. j. po jednym z każdej pary, przesu wają się ku jednemu biegunowi, 4 ku drugiemu. Ten moment przygotowuje redukcję. — 11. Tworzenie 2-ch spermato cytów II rzędu, jądro każdego zawiera po 4 chromosomy. Redukcja dokonana. — 12. Przygotowanie do podziału spermato cytu II rzędu na 2 spermato ydy. — 13. Gwiazda potomna w spermato cycie II rzędu. — 14. Po wstawanie 4-ch spermato yd, każda o 4-ch chromosomach.

mieszczenia składników jądrowych. Widać wtedy najpierw rozluźnienie zřębu chromatynowego (Ryc. 52 2), następnie stwierdzić można, że cząstki chromatyny układają się po jednej stronie, a po drugiej gromadzi się zwykle sok jądrowy (Ryc. 52, 3). Ta ostatnia strona jądra pozostaje jaśniejsza. Okres ten, jak powyżej mówiliśmy, nosi nazwę *synapsis*. Chromatyna spermatocyту I rzędu w okresie *synapsis*, — który ściśle biorąc, reprezentuje pod względem karjokinetycznym stadium kłębka macierzystego — ugrupowana jest w postaci podwójnej nitki (Ryc. 52, 4). W późniejszych okresach ma się wrażenie, że nitki leżące obok zespalają się ze sobą na pewien okres czasu (Ryc. 55, 5), poczem znowu ujawnia się podwójny kontur (Ryc. 52, 6).

Występowanie najpierw podwójnej, potem pojedynczej, potem znów podwójnej nitki tłumaczy się hipotetycznie w ten sposób, że w okresie zespalaania nitki w jednolite pasmo dokonywa się wymiana składników między chromatyną, którą w swoim czasie do procesu zapłodnienia wniósł ojciec w jądrze plemnika i matka w jądrze jaja. Te dwa rodzaje chromatyny miały przez cały bieg procesu rozwojowego utrzymać swoją zupełną odrębność i teraz dopiero, gdy chodzi o stworzenie elementu płciowego, chwilowo łączą się z sobą, wymieniają wzajemnie składniki i układają się potem w dwie równoległe nitki.

Ta podwójna, nieco skręcona nie chromatynowa ulega segmentacji poprzecznej (Ryc 52, 7). Drogą tej segmentacji powstają pary chromosomów, gdyż segmentacji ulega nie chromatynowa parzysta. Ilość tych par, które się tworzą przez poprzeczny podział podwójnej nitki chromatynowej, równa się połowie liczby chromosomów, którą widać było czy to w somatycznych komórkach, czy w spermatogonjach. W dowolnie wybranym przez nas przykładzie zwierzę miało w komórkach somatycznych po 8 chromosomów. Ilość więc par chromosomów, które powstały przez poprzeczną segmentację nitki chromatynowej, będzie 4 (Ryc. 52, 7).

Taka para stanowi chromosom dwuwartościowy. Tych dwuwartościowych chromosomów jest tu cztery, czyli, że elementów jednowartościowych jest dotąd 8, a więc aż do tego czasu redukcja chromosomów jeszcze nie nastąpiła. Zanim chromosomy wejdą w figurę mitotyczną, zwykle się nieco skracają i grubieją (Ryc. 52, 8).

Stadium gwiazdy macierzystej, które organizuje się z kolei, zbiera chromosomy w równiku komórki. Charakterystycznym jest, że chromosomy ustawiają się teraz w dwóch rzędach — w naszym przykładzie mamy 2 rzędy, każdy z 4 chromosomów złożony (Ryc. 52, 9). Bez podziału, rozszczepiającego poszczególne chromosomy, połowa ich przesuwana się do jednego bieguna, druga połowa do drugiego (Ryc. 52, 10). Wiemy o tem, że w zwykłych warunkach podział komórki poprzedza

podział chromosomów. Jest to moment, w którym zwykła komórka, ma na chwilę podwójną liczbę chromosomów. Podział komórki sprowadza tę liczbę napowrót do normy. Tu przy podziale tak zwanym redukcyjnym spermatocyty I rzędu tego nie ma. Ponieważ nie było zdwojenia chromosomów, wobec tego, gdy się spermatocyt I rzędu podzieli, to komórka potomna, t. zn. spermatocyt II rzędu mieć będzie połowę tej liczby chromosomów, którą mają komórki somatyczne, względnie tej, która przy powstawaniu spermatocyty I rz. weszła w organizację jego jądra. W naszym więc przykładzie przy każdym biegunie spermatocyty II-rzędne leży chromosomów 4 (Ryc. 52, 10). Ta sama liczba chromosomów utrzymuje się w spermatocytach II rzędu, t. j. w komórkach, które powstają przez podział spermatocytów I rzędu (Ryc. 52, 11).

Stwierdzenie tego, że w spermatocycie II-rzędnym w jądrze jest 4, a nie 8 chromosomów, dowodzi, że w okresie tworzenia spermatocytów II rzędu dokonała się redukcja chromosomów. Musiało to nastąpić w biegu podziału spermatocyty I rzędu na dwa spermatocyty II-rzędne, a mechanizmem dokonania tej redukcji było przeprowadzenie karjokinezy bez podziału chromosomów.

Spermatocyty II rzędu charakteryzuje brak stadjum spoczynkowego. Jądra ich zatem, wyszedłszy ze stadjum kłębka potomnego poprzedniej karjokinezy, przechodzą w następną (Ryc. 52, 11). Karjokineza ta jest zwykłą, a nie redukcyjną mitozą. W stadjum gwiazdy macierzystej, jak w każdej innej karjokinezie, dzielą się chromosomy: każdy na dwa potomne (Ryc. 52, 12), poczem jak zwykle jeden przesuwają się do jednego, drugi do drugiego bieguna (Ryc. 52, 13). Dwie nowo powstające komórki potomne noszą nazwę spermatydów (Ryc. 52, 14). Sposób ich przeobrażenia, znany nam jest już z poprzednio podanych opisów.

Każda spermatyda zawiera tę samą ilość chromosomów, którą widzieliśmy w spermatocycie II rzędu. Jest to więc ilość zredukowana (w przykładzie 4, Ryc. 52, 14).

Jeżeli się teraz zapytamy, jaka jest ilość masy chromatynowej, która wchodzi w skład jądra spermatydy, a tem samem główki plemnika, to odpowiedź będzie, że ilość chromatyny jest również do połowy zredukowana. Ściśle biorąc, ta redukcja masy chromatynowej nastąpiła równocześnie z redukcją chromosomów. Skoro chromosomów jest tylko połowa, a rozmiary ich pozostały te same, to naturalnie ogólna ilość chromatyny była o połowę mniejsza niż zwykle. Ale gdyby w spermatocycie II rzędu nastąpiło stadjum spoczynkowe, to ilość chromatyny musiałaby się powiększyć. Jednakże stadjum spoczynkowego spermatocyt II-rzędny nie ma i ten brak okresu spoczynkowego w spermatocycie II rz.

ma znaczenie utrwalenia dokonanej poprzednio redukcji masy chromatynowej.

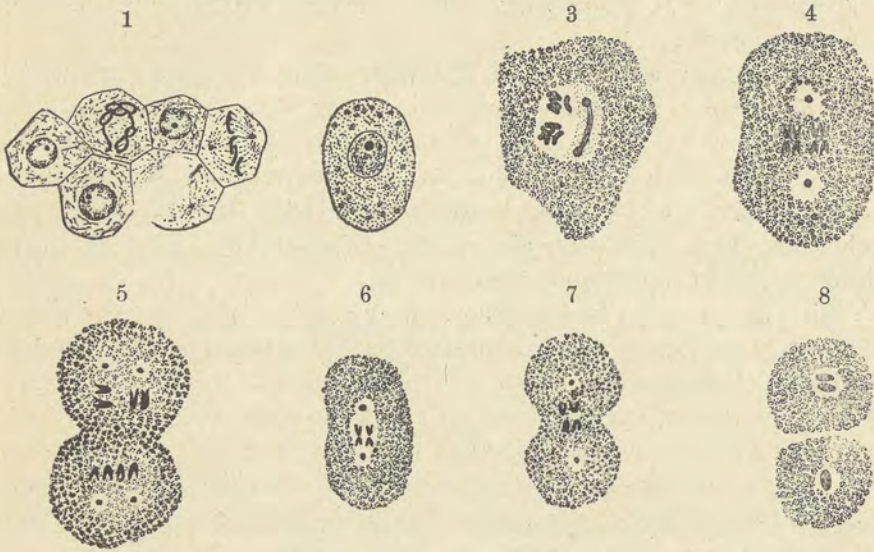
Jeżeli więc przejdziemy w myśli bieg całej sprawy, to stwierdzić należy, że wskutek karjokinez redukcyjnych, które się odbywają w czasie spermatogenezy, dokonywa się redukcja liczby chromosomów i ilości chromatyny, czego wynikiem jest, że jądro spermatydy ma połowę chromosomów i połowę tej masy chromatynowej, która cechuje każdą komórkę somatyczną i spermatogonje. Ponieważ jądro spermatydy przechodzi wprost w główkę plemnika, więc jest ona pod względem zawartości chromatyny tworem zupełnie równoważącym z jądrem spermatydy. Kiedy zatem plemnik wniknie do jaja, to ze swą główką wprowadzi zredukowaną ilość chromatyny i chromosomów.

Zapoznawszy się z redukcją chromosomów u plemników w schemacie ogólnym, podamy jeszcze parę uwag, co do pewnych modyfikacji, które się w biegu procesu redukcyjnego obserwuje. Klasycznym przykładem przebiegu zmodyfikowanego podziału redukcyjnego jest zjawisko redukcji chromatyny w spermatogenezie robaka, należącego do grupy nicieni *Ascaris megalocephala*. Rozróżniają ich dwie odmiany, mianowicie: *Ascaris megalocephala univalens*, która ma w komórkach somatycznych i spermatogonjach po dwa chromosomy i *Ascaris megalocephala bivalens*, której komórki cechają 4 chromosomy. Zajmiemy się tu spermatogenezą tego ostatniego robaka.

Jądro *Ascaris megalocephala biv.* ma kształt cewkowaty; każda taka cewka ma trzy strefy. W najgłębszej — strefie zawiązków, komórek spermatogenetycznych powstają i rozmnażają się spermatogonje. Spermatogonje *Ascaris* są to małe komórki (Ryc. 53, 1), rozmnażające się bardzo szybko, a przy podziale każdej z nich widać, jak w jej równiku układają się 4 chromosomy, dzielące się przez podział podłużny. Gdy ilość tych komórek odpowiednio się zwiększy, to elementy te przesuwają się do t. zw. strefy wzrostu, t. j. dalszego odcinka cewkowatego gruczołu płciowego. Ostatnią generację, która powstała z podziału spermatogonij, nazywamy spermatocytym (Ryc. 53, 2). Spermatocyt I rzędu jest komórką większą od spermatogonji, z dużym pęcherzykowatym jądrem, komórką, która przez dłuższy czas zostaje w spoczynku i mocno wzrasta, potem przesuwa się dalej w obrębie gruczołu, do t. zw. strefy dojrzewania.

Mówiliśmy, że każde jądro spermatogonji zawierało 4 chromosomy. W organizację jąder, które wyszły z ostatniej generacji spermatogonij, wchodzi ta sama liczba chromosomów, innymi słowy, jądro spermatocytu I rzędu otrzymało 4 chromosomy. Zaczyna się obecnie zjawisko redukcji. Jądro wchodzi w okres karjokinezy. Powinny się teraz, w stadium kłębka

wyróżnicować 4 chromosomy. Tak się istotnie dzieje, ale każdy z tych chromosomów odrazu, t. j. prawie w stadium kłębka, dzieli się na dwa chromosomy. Ze stadium kłębka do gwiazdy macierzystej przechodzi więc 8 chromosomów i to ułożonych charakterystycznie w dwie grupy, każda po 4 chromosomy. Są to zatem dwie grupy czworacze (tetrazy Ryc. 3, 3).



Ryc. 53. 1—8. Spermatogeneza *Ascaris megaloccephala*: 1. Spermatogonje, niektóre w podziale. — 2. Spermatocyt I rzędu w spoczynku. — 3. Spermatocyt I rzędu w przygotowaniu do podziału, dwie grupy czworacze chromosomów, po prawej stronie wrzecionko karjokinetyczne. — 4. Spermatocyt I rzędu w gwieździe macierzystej. — 5. Dwa spermatocyty II rz. w przygotowaniu do podziału. 6. i 7. Spermatocyt II rz. w stanie gwiazdy macierzystej. — 8. Spermatydy, każda o 2 chromosomach, w jednej formowanie jądra. Według preparatów zakładu biolog.-embr. Uniw. Jagiell.

W stadium gwiazdy macierzystej ustawia się tych 8 chromosomów w 2 rzędy (Ryc. 53, 4), każdy rząd po 4 chromosomy. Podział chromosomów, który dokonywa się zwykle w stadium gwiazdy macierzystej, tu się wcale nie odbywa, gdyż właściwie odbył się on już wprzód, w stadium kłębka. Chromosomy, ustawione w 2 rzędy, rozsuwają się teraz do przeciwległych biegunów, które zaznaczają się obecnością centrosomów. Przy każdym biegunie zatem znajdują się teraz po 4 chromosomy. Spermatocyt I rzędu dzieli się, powstają zeń 2 spermatocyty II rzędu, a każdy zawiera po 4 chromosomy (Ryc. 53, 5).

Jeżeli przypomnimy sobie, że każda komórka somatyczna tego zwierzęcia ma 4 chromosomy, to trzeba stwierdzić, że aż do wczesnego stadium generacji spermatocyty II-rzędne, nie dokonała się redukcja ilości

chromosomów, ale każdy chromosom jest o połowę mniejszy, jak zwykle chromosomy, które wchodzi do komórki potomnej. Gdyby teraz nastąpiło stadium spoczynkowe, każdy chromosom zregenerowałby brakującą mu ilość chromatyny. Tak się jednak nie dzieje, gdyż do stadium spoczynkowego w spermatocycie II rzędu zgoła się nie dochodzi. Zanim się jądro spermatocyta II rzędu zorganizuje, zaczyna się karjokineza, która ma dać spermatydy.

Do karjokinezy spermatocyta II rzędu wchodzi więc 4 chromosomy (Ryc. 53, 5). Te 4 chromosomy ustawiają się w równiku wrzecionka karjokinetycznego w 2 rzędach po 2 chromosomy (Ryc. 53 6). Podziału chromosomów tu niema, a tylko rozsuniecie się ku przeciwnym biegunom po 2 chromosomy. Tak więc do każdej spermatydy (Ryc. 53, 7) wchodzi po 2 chromosomy i organizują się w jądro spermatydy, które się potem przeobrazi w główkę plemnika (Ryc. 53, 8).

Jeżeli zważymy, że w komórce somatycznej tego zwierzęcia były 4 chromosomy, a tu mamy 2, to naturalnie jest to wynikiem dokonanej redukcji liczby chromosomów.

Kiedy przy tym typie dojrzewania dokonała się redukcja? Podział spermatocyta I rzędu nie był podziałem redukcyjnym; jakkolwiek bowiem nie było podziału chromosomów, ustawionych w stadium gwiazdy macierzystej, ale ten podział chromosomów odbył się wprzód i dlatego dopiero podział spermatocyta II rz. można nazwać podziałem redukcyjnym. Tu chromosomy nie dzieliły się ani w czasie gwiazdy macierzystej, ani wprzód, a tylko dokonało się przesunięcie całych chromosomów ku przeciwnym biegunom.

Redukcja chromatyny dokonała się również w stadium spermatocyta II rzędu, bo generacja komórkowa nie miała stadium spoczynku.

**b) Redukcja chromatyny przy oogenezie.** Tworzenie komórek oogenezy zaczyna się w jajniku, jednakże w wielu przypadkach, w przeciwieństwie do spermatogenezy, przebiegają w jajniku tylko pierwsze okresy oogenezy, t. zn. tworzenie szeregu pokoleń oogonij, aż do utworzenia oocyta I rzędu. Zawiazki macierzystych komórek oogonij są już zróżnicowane w życiu embrjonalnym, a w okresie rozwoju pozaembrjonalnego następuje dalsze kształtowanie elementów, mających utworzyć jajo. Oogonje powstają z podziału komórek nabłonkowych, mianowicie t. zw. nabłonka płciowego, który jest składnikiem jajnika embrjonalnego. Rozmnażają się one w życiu embrjonalnym, w okresie t. zw. wzrostu; ostatnią generacją, która z tego podziału powstaje, jest oocyt I rzędu. O ile oogonje były komórkami, dzielącymi się raz po raz, to oocyt I rz. jest komórką, która długi czas pozostaje w spoczynku, rosnąc, rozwijając mocno zarówno swe ciało plazmatyczne, jak też zwiększając do zna-



cznych rozmiarów swe pęcherzykowate jądro. Oocyty, leżąc wśród nabłonka jajnika, wyróżniają się od reszty komórek nabłonkowych znacznymi rozmiarami, kulistą lub owalną postacią oraz pęcherzykowatym, dużym jądrem.

Dojrzewanie elementów płciowych żeńskich, objawiające się redukcją chromatyny, rozpoczyna się przy podziale oocytów I rzędu. Co do warunków, w których się dojrzewanie zaczyna, to są one zależne od badanego gatunku i w tym względzie możliwe są trzy ewentualności:

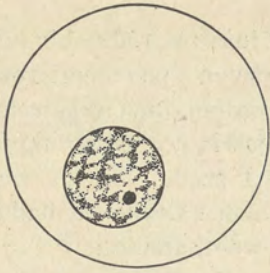
1) Dojrzewanie może przebiegać w jajniku. Spotykamy to np. u jeźowców, a moment, w którym zaczyna się dojrzewanie, zależny jest od stanu rozwoju osobnika, nadto od pewnych okresów sezonowych, które zwierzęta przechodzą.

2) Dojrzewanie poza jajnikiem, wśród wody morskiej, widać np. u rozgwiazd. Samice oddają jaja do wody morskiej, a zjawisko dojrzewania odbywa się przed zapłodnieniem. Do tego, ażeby się dojrzewanie, a tem samem redukcja chromatyny odbyła w oocytach I-rzędnych, które opuściły ustrój i np. dostały się do wody morskiej, potrzeba spełnienia pewnych zewnętrznych warunków. W pracy nad dojrzewaniem jaj rozgwiazdy wykazał J. Loeb, że dojrzewanie możliwe jest w wodzie morskiej, w której są wolne jony hydroksylowe i do której ma dostęp tlen. Rozpoczęcie dojrzewania można zahamować, zakwaszając wodę morską w celu zneutralizowania zawartych w niej jonów hydroksylowych, albo przepuszczając ponad nią strumień wodoru, aby usunąć tlen, albo wreszcie dodając do niej KCN w celu uniemożliwienia jajom użytkowania tlenu.

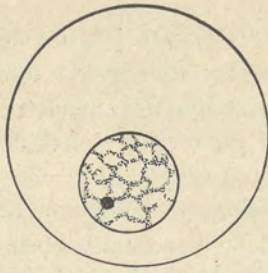
3) Trzeci typ jaj stanowią takie, w których dojrzewanie przebiega również poza jajnikiem, ale zostaje wyzwolone dopiero przez wnikięcie plemników do oocytu. Taki plemnik pozostaje w plazmie oocytu, który tymczasem przebywa fazy dojrzewania. Może to mieć miejsce np. w jajowodzie, jak u ssaków lub ptaków, gdzie oocyt wprost z jajnika dostaje się do jajowodu, spotyka się tam z plemnikiem i zaraz po jego wnikięciu wchodzi w fazę dojrzewania i redukcji chromatyny. U innych zwierząt ustrój wydała na zewnątrz oocyty, które pozostaną niedojrzałymi, nawet w wodzie morskiej alkalicznej i zawierającej tlen, dokąd plemnik do nich nie wnuknie. W tym razie wypełnia plemnik podwójną rolę, gdyż nietylko daje podniętę do rozwoju jaja, ale wprzód jeszcze do procesu dojrzewania.

Obrazy, jakie daje obserwacja przemian wśród jądra oocytu I rzędu, kiedy komórka ta przebywa podziały redukcyjne, są zupełnie podobne do tego, co poznaliśmy przy tworzeniu się plemników, to też podamy tylko krótki ich opis. Odmiennie natomiast przebiega podział ciała komórkowego; oocyt dzieli się mianowicie na dwie nierówne komórki, jest to więc zjawisko, którego przy spermatogenezie nie spotykamy.

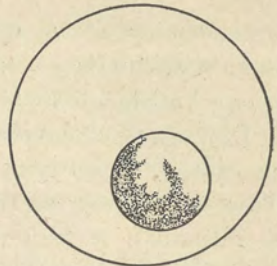
1



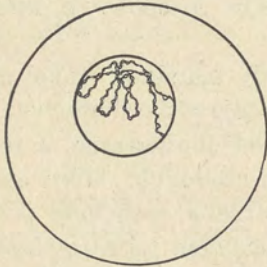
2



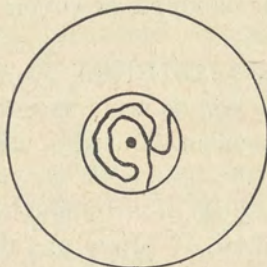
3



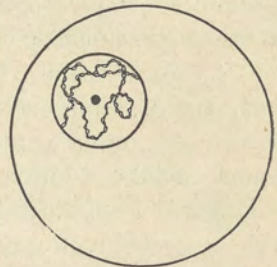
4



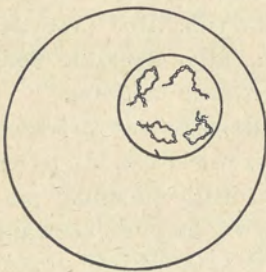
5



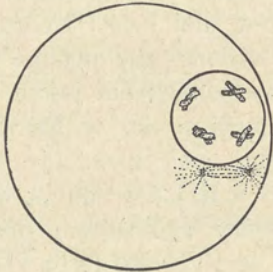
6



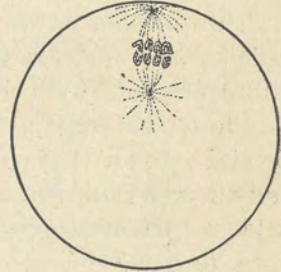
7



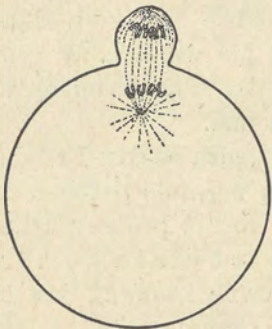
8



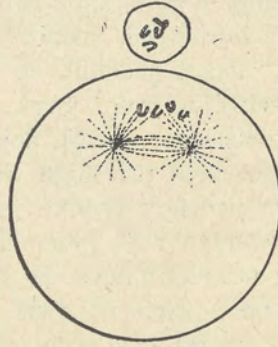
9



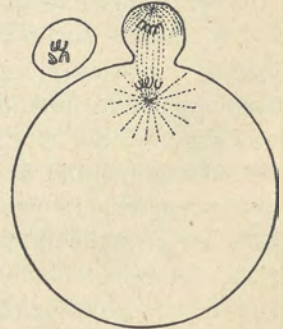
10



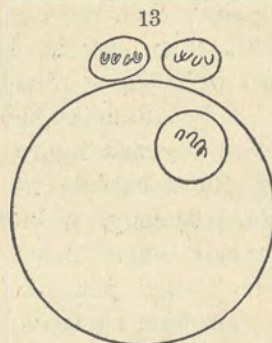
11



12



Ryc. 54. Schematyczny obraz redukcji chromosomów w oogenezie zwierzęcia, u którego w komórkach somatycznych mieści się 8 chromosomów. — 1. Oocyt I rzędu w spoczynku. — 2. Rozluźnienie zrzębu chromatynowego, przygotowanie do mitozy. — 3–6. Stadjum sinapsis: 3. chromatyna nagromadzona po jednej stronie jądra, 4. nitka chromatynowa podwójna, 5. nitka chromatynowa pojedyncza (kopulacja chromatyny męskiej i żeńskiej), 6. podwójna nitka (po wymieszaniu obu gatunków chromatyny). — 7. Okres poprzecznej segmentacji, której wynikiem jest utworzenie 4-ch par chromosomalnych. — 8. Skracanie długości chromosomów, które stają się grubsze. — 9. Cztery pary chromosomów w równiku wrzecionka gwiazdy macierzystej. — 10. Tworzenie I-go ciała wrzecionkowego, do którego wchodzi 4 chromosomy, po jednym z każdej pary. — 11. Pierwsze ciało z 4-ma chromosomami oddzielone od oocytu II rzędu, którego jądro bez stanu spoczynkowego wchodzi w mitozę. — 12. Tworzenie II-go ciała kierunkowego. — 13. II-gie ciało kierunkowe oddzielone, w jajiu dojrzałym zostały 4 chromosomy.



Gdy oocyt I-go rzędu przygotowuje się do podziału, to chromatyna, rozłożona dotąd równomiernie w jądrze (Ryc. 54, 1), rozluźnia swój zrzęb (Ryc. 54, 2), gromadzi się po jednej stronie jądra (Ryc. 54, 3), druga natomiast pozostaje jasną, tam bowiem zebrany jest wyłącznie sok jądrowy. Chromatyna układa się niebawem w podwójną nić chromatynową (Ryc. 54, 4), która potem staje się pojedynczą (Ryc. 54, 5), a następnie znów podwójną (Ryc. 54, 6). Te przemiany i tu także dały podstawę do tłumaczenia, że w tym okresie, który nazywamy stadjum sinapsis, dokonywa się kopulacja dwóch rodzajów chromatyny, mianowicie chromatyny męskiej i żeńskiej. Przez cały długi szereg pokoleń komórkowych zachowały one zupełną swoją odrębność, a obecnie ma nastąpić wzajemna wymiana ich składników. Ścisłe biorąc, dowodów, stwierdzających prawdziwość tego objaśnienia, nie mamy tak, że uważać je trzeba za hipotetyczne.

Nitka chromatynowa, która, jak mówiliśmy, jest w stadjum kłębka macierzystego podwójną, ulega poprzecznej segmentacji (Ryc. 54, 7), która doprowadza do utworzenia oddzielnych chromosomów, ugrupowanych w pary. Liczba tych par jest równa połowie chromosomów, spotykanych w komórkach somatycznych. Jeżeli więc w komórkach somatycznych było 8 chromosomów, to w stadjum, w którym poprzeczna segmentacja tej podwójnej nitki już się dokonała, mamy zamiast niej 4 pary chromosomów. Wobec zatem faktu, że razem jest 8 chromosomów pojedynczych, stwierdzić należy, że w oocycie I rz. do tej chwili, t. j. do końca stadjum kłębka macierzystego, redukcja się jeszcze nie dokonała. Chromosomy te skracają się i grubieją (Ryc. 54, 8).

Obecnie powstaje w oocycie I rzędu wrzecionko achromatyczne, a w jego równik wsuwają się wspomniane pary chromosomalne i układają się w 2 ch rzędach w równiku komórki (Ryc. 54, 9). W naszym przypadku, u zwierzęcia, które w komórkach somatycznych ma 8 chromosomów, wchodzi w równik komórki 4 pary chromosomalne.

Gdy składniki jądrowe przechodzą opisane tu zmiany, przesuwa się cała mitotyczna figura redukcyjnego ze środka jaja na jego obwód. Równocześnie na powierzchni jaja wytwarza się mały pączek protoplazmatyczny, w który wsuwa się potem część wrzecionka karjokinetycznego razem z jednym centrosomem (Ryc. 54, 10). Rzeczą pierwszorzędnej wagi jest tu fakt, że po ułożeniu się chromosomów w równiku nie następuje rozszczepienie żadnego z nich tak, jak to ma miejsce w karjokinezach komórek somatycznych; natomiast chromosomy, ułożone w 2-ch rzędach w równiku, rozchodzą się do przeciwległych biegunów. W ten sposób w naszym przypadku będziemy mieli 4 chromosomy przy jednym biegunie i 4 przy drugim. Połowa chromosomów przewędrowała zatem do środka pączka plazmatycznego. Teraz następuje podział ciała plazmatycznego tej komórki i to podział na dwie, całkiem różne co do wielkości komórki: jedna z nich duża, jest to oocyt II rzędu, druga mała, t. zw. pierwsze ciało kierunkowe (Ryc. 54, 11), powstające z małego pączka plazmatycznego, który widzieliśmy wznoszący się na powierzchni oocytu. Ciało kierunkowe jest komórką siostrzaną oocytu II rzędu, komórką poronną, która po pewnym czasie ulega zanikowi. Oocyt II-rzędny jest komórką, która wcale w stan spoczynku nie wchodzi, gdyż substancja chromatynowa, zebrana w 4 chromosomy, wchodzi ze stadium kłębka potomnego w następną mitozę (Ryc. 54, 11). Tworzy się więc znów wrzecionko karjokinetyczne, w jego równiku układają się chromosomy, a gdy każdy z nich podzieli się na dwa chromosomy potomne, mamy ukończone przygotowanie do zwykłej (nie redukcyjnej) mitozy. Figura karjokinetyczna w oocycie II rzędu przesuwa się ku obwodowi komórki w okolicę, gdzie leżało I ciało kierunkowe (Ryc. 54, 12). Obok niego podnosi się znów na obwodzie jaja pączek protoplazmatyczny, do którego się wsuwa częściowo figura karjokinetyczna. W ten sposób obok pierwszego wytworzyło się drugie ciało kierunkowe, a do niego przechodzą chromosomy, które powstały z podziału chromosomów oocytu II-rzędnego. Wynikiem zatem podziału oocytu II rzędu są dwie komórki: jedna z nich większa stanowi jajo dojrzałe, druga, mała — to drugie ciało kierunkowe, komórka poronna, która również ulegnie zanikowi (Ryc. 53, 13).

Wskutek opisanych tu podziałów komórkowych dokonała się w czasie oogenezy redukcja liczby chromosomów, oraz ilości chromatyny. Istotą redukcji chromosomów było ominięcie aktu podziału chromosomów w sta-

djum gwiazdy macierzystej oocytu I-rzędowego. Ponieważ liczba chromosomów w tym okresie się nie zdwoiła, a połowa liczby chromosomów, istniejących w oocycie I rzędu, dostała się do oocytu II rz., przeto mamy w nim liczbę chromosomów zredukowaną. Ponieważ dalej generacja oocytu II rz. nie ma stadium spoczynkowego, a przez to nie może zwiększyć się ilość chromatyny, stąd więc wynikać musi utrzymanie stanu zredukowanej ilości chromatyny także i w następnym pokoleniu, t. j. w jajach dojrzale.

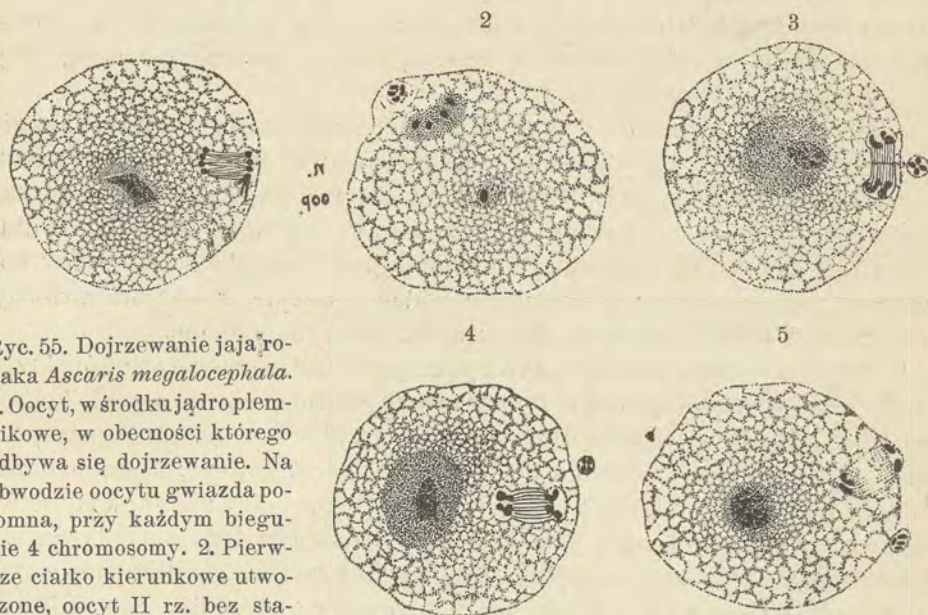
Ten schematyczny przebieg redukcji chromatyny w elementach żeńskich jest zmodyfikowany u niektórych zwierząt. Podobnie jak przy opisie spermatogenezy podamy, jako przykład takiej modyfikacji, oogenezę *Ascaris megalocephala bivalens*, u którego to robaka w jajnikach cewkowatych ułożone są komórki w strefy za sobą leżące, zawierające mniej więcej jednakowe okresy oogenetyczne.

W strefie zawiązkowej leżą t. zw. oogonje, które, rozmnażając się drogą podziału przez kilkanaście generacji, zwiększają liczbę przyszłych zawiązków elementów jajotwórczych. W obrębie oogonij widać przy następujących po sobie mitozach 4 chromosomy w postaci stosunkowo długich i cienkich pętli. Karjokinezy przebiegają w oogonjach tak jak w komórkach somatycznych: w oogonjach widać wszędzie w stadium gwiazdy macierzystej podział każdego chromosomu na dwa potomne.

Ostatnia generacja oogonij tworzy przez podział pokolenie oocytów I rzędu. W skład jąder tych komórek wchodzi przy ostatniej mitozie oogonij 4 chromosomy. Oocyt I rzędu przez długi czas pozostaje w spoczynku. W początku mitozy, według zasad prawidłowego podziału komórkowego, należało oczekiwać, że ze stadium kłębka macierzystego wyróżnią się 4 chromosomy. Otóż modyfikacja tego podziału komórkowego w oocycie I rzędu objawia się w *Ascaris* tem, że każdy z tych 4 wyróżnionych chromosomów jest podzielony na dwa. W równiku komórki w okresie gwiazdy macierzystej ustawiają się te chromosomy w 2-ch parach, każdy podzielony na dwa, tworząc dwie t. zw. czworaczne grupy (tetrady). Oocyt I rzędu ma więc w tym momencie 8 chromosomów. Jest to obraz taki, jak i przy zwykłej karjokinezie, w której tylko podział chromosomów został przyspieszony. Chromosomy różnią się tu już kształtem od chromosomów oogonij: są krótsze, grubsze, ma się wrażenie, że część chromatyny przeniknęła do plazmy, a poza tem, że chromosom się skurczył.

Figura karjokinetyczna przesuwają się pod powierzchnią (Ryc. 55, 1), poczem wsuwa się do wzniesienia plazmatycznego, gdy tenże utworzy się w oocycie. Chromosomy układają się w dwa rzędy. Połowa całkowitej liczby chromosomów przesuwają się do jednego, druga połowa do drugiego bieguna. Z tego podziału powstają dwie nierówne komórki: jedna to oocyt II rzędu, druga to pierwsze ciało kierunkowe, które ma oczywiście wartość także drugorzędowego oocytu, ale jest komórką poronną (Ryc. 55, 2).

Bez przechodzenia w stadium spoczynkowe oocyt II rzędu wchodzi w stadium karjokinezy. Stają do niej 4 chromosomy, które układają się w dwa rzędy: w stadium gwiazdy macierzystej chromosomy nie dzielą się, ale połowa ich wędruje do jednego, połowa do drugiego bieguna. Tworzy się figura gwiazdy potomnej (Ryc. 55 3), która potem ustawia się prostopadle do powierzchni jaja (Ryc. 55, 4), wsuwa połowę, t. j. dwa chromosomy do II ciała kierunkowego, podczas gdy druga połowa pozostaje w jaju dojrzałym. Tak więc jajo dojrzałe zawiera dwa chromosomy (Ryc. 55, 5), a zatem mamy tu liczbę chromosomów zredukowaną.



Ryc. 55. Dojrzewanie jaja robaka *Ascaris megalocephala*.

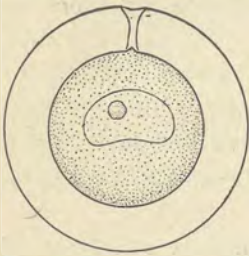
1. Oocyt, w środku jądro plemnikowe, w obecności którego odbywa się dojrzewanie. Na obwodzie oocytu gwiazda potomna, przy każdym biegunie 4 chromosomy. 2. Pierwsze ciało kierunkowe utworzone, oocyt II rz. bez stadium spoczynkowego przygotowuje się do karjokinezy. W środku oocytu główka plemnika. — 3 i 4. Gwiazda potomna oocytu II rzędu, poza obwodem widać jedno ciało kierunkowe. — 5. Tworzenie II ciała kierunkowego, w jaju dojrzałym zostają 2 chromosomy. Według preparatów zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

— 5. Tworzenie II ciała kierunkowego, w jaju dojrzałym zostają 2 chromosomy. Według preparatów zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Za podział redukcyjny w tej formie dojrzewania należy więc uważać podział oocytu II rzędu, czego rezultatem jest utworzenie dojrzałego jaja i drugiego ciała kierunkowego.

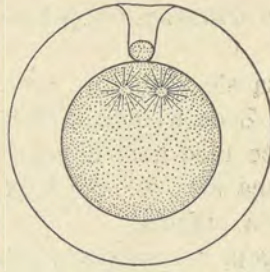
c) **Zjawiska dojrzewania w plazmie jaja.** Na samym wstępie prawie, mówiąc o zjawiskach dojrzewania, zwróciliśmy uwagę na to, że przemiany, które zachodzą wśród jaj komórek oogenetycznych, i które tu były opisane, nie wyczerpują całości przemian, dokonywujących się w elementach płciowych żeńskich. W tym czasie mają miejsce także zmiany

wśród protoplazmy jaja (por. str. 58). Wyrazem tych zmian właściwości protoplazmy jaja są przekształcenia jego organizacji morfologicznej. Prace Boveriego wykazały np., że u jeżowca *Paracentrotus lividus* w oocyty I rzędu jest w protoplazmie barwnik pomarańczowy, rozrzucony równomiernie prawie po całej komórce (Ryc. 56—58). W biegu dojrzewania, kiedy tworzą się ciała kierunkowe (Ryc. 57—58), barwnik, rozsiany poprzednio równo-



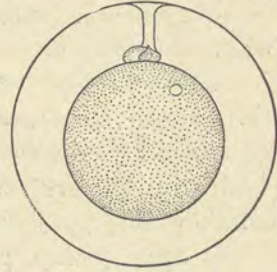
Rycina 56. Oocyt I rzędu jeżowca *Paracentrotus lividus*, otoczony osłonką. Na górnej stronie widać w osłonce kanał, którym wydalone zostaną ciała kierunkowe. W ooplazmie jest równomiernie rozmieszczony pomarańczowy barwnik.

Według Boveriego.



Ryc. 57. Oocyt II rz. jeżowca *Paracentrotus lividus*: I-sze ciała kierunkowe. Barwnik rozmieszczony równomiernie. Karjokineza przygotowująca tworzenie II ciała kierunkowego.

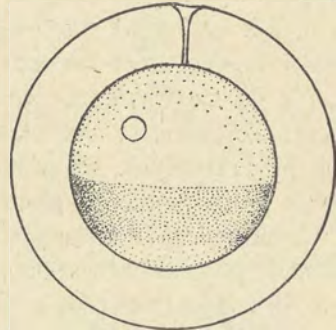
Według Boveriego.



Ryc. 58. Oocyt II-go rzędu jeżowca *Paracentrotus lividus* w końcowym okresie tworzenia II-go ciała kierunkowego. Według Boveriego.

miernie, układa się w warstwę jednolitą (Ryc. 59) podczas gdy reszta protoplazmy staje się zupełnie od niego wolna. To przeobrażenie ugrupowania organizacji protoplazmatycznej świadczy, że w tym okresie dokonywały się ruchy wewnątrz plazmy. Wynikiem tych przemieszczeń w plazmie jest stworzenie nowej organizacji w jaju dojrzale (porówn. str. 48).

Że w czasie dojrzewania zmieniają się właściwości jaja, wynika także z prac eksperymentalnych, w szczególności Delage'a i Wilsona. Z prac, które przeprowadzili O. i R. Hertwigowie, Boveri i Delage, było wiadomem, że nie tylko całe jaja jeżowców mogą ulec zapłodnie-



Ryc. 59. Jajo dojrzałe jeżowca *Paracentrotus lividus*. — Ławica barwnikowa, ułożona w warstwie plazmy, prostopadle do osi jaja, wskazuje na jego biegunowo zorientowaną budowę. Wedł. Boveriego

niu, ale także do odłamków jaj mogą wnikać plemniki. Czy to krając jaja, czy wywołując ich rozpad na części przez mocne wstrząsanie w wodzie morskiej, można uzyskać odłamki, które dadzą się zapłodnić. De la ge robił swe doświadczenia na jajach rozgwiazdy, których dojrzewanie ma miejsce w wodzie morskiej przed zapłodnieniem. Doświadczenia tego autora udowodniły, że bezjądrowe odłamki jaj rozgwiazdy mogą ulec zapłodnieniu tylko wtedy, gdy pochodzą z jaj dojrzałych. Wynika to stąd, że w protoplazmie w czasie dojrzewania dokonały się zmiany, które umożliwiają zapłodnienie.

Podobne wnioski dadzą się wysnuć z prac Wilsona, robionych na jajach robaka *Cerebratulus*. Z doświadczeń Wilsona wynika, że plazma oocytu tego zwierzęcia może ulec zapłodnieniu dopiero od chwili, w której jądro tej komórki zatracą swą osłonkę i gdy się rozpoczyna wymiana składników między jądrem a plazmą.

Na czym jednak polegają przemiany wśród ooplazmy w okresie dojrzewania elementów płciowych? Odpowiedź na to pytanie daje obserwacja zmian reakcji na barwniki w różnych stadiach dojrzewania oraz pomiary jądra oocytu i jaja dojrzałego.

Z całego szeregu prac nad dojrzewaniem i zapłodnieniem wynika (Schaxel, Goldschmidt, Jörgensen i inni), że w czasie okresu dojrzewania cząstki chromatyny przenikają do protoplazmy i w niej się gromadzą. W miarę, jak postępuje dojrzewanie, reakcje barwnikowe wykazują coraz większe nagromadzenie w ooplazmie cząsteczek, barwiących się tak jak substancje jądrowe.

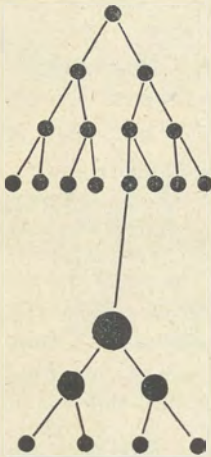
Z pomiarów, przeprowadzonych na różnych dojrzewających elementach płciowych żeńskich, a które uwzględniały zarówno objętość jądra oocytu, jak ciałek kierunkowych i jaj dojrzałych (Godlewski) wynika, że zmniejszenie objętości jądra, które ujawnia się w budowie jaja dojrzałego, nie da się wytłomaczyć przez samo utworzenie jąder ciałek kierunkowych. Te jądra są tak małe, tak dostosowane do znikomych rozmiarów ciałek kierunkowych, że w nich nie mogły się pomieścić materiały, które ubyły z jądra elementu płciowego w okresie dojrzewania. Nie ulega żadnej wątpliwości, że materiały te ze zorganizowanego jądra oocytu I rzędu w okresie podziałów redukcyjnych przedostały się do ooplazmy. Twierdzenie to znajduje poparcie w powyżej podanych spostrzeżeniach cytologicznych, a nadto w badaniach embriologicznych i chemicznych (Masing), o których jeszcze później będzie mowa.

Tak więc dochodzimy do stwierdzenia, że w czasie dojrzewania jaja zachodzi nie tylko redukcja chromatyny, ale prócz tego mają miejsce zmiany właściwości ooplazmy. Ich wyrazem jest stworzenie odmiennej morfologicznej organizacji plazmy jaja, a nadto ujawnienie zdolności zapłodnie-



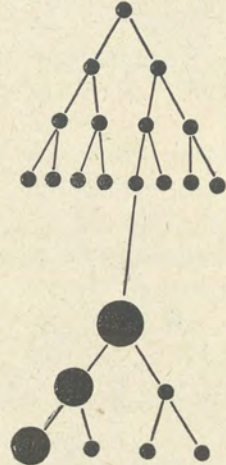
nia. Podstawą tych przemian jest wymiana składników między jądrem a plazmą dojrzewających elementów.

d) **Porównanie dojrzewania plemników i jaj.** W zjawiskach dojrzewania obu kategorii elementów płciowych istnieją liczne analogie, ale też i pewne różnice — dlatego podam tu rys porównawczy spermato- i oogenezy. Jak widać z zestawionych schematów (Ryc. 60, 61) w obu procesach dadzą się wykazać analogiczne okresy i analogiczne generacje. Pierwszy okres rozmnażania zawiązkowego obejmuje generacje spermato- i ogonij. (W schematach Ryc. 60 i 61 grupa 4-ch pierwszych szeregów). Ich znaczna ilość przygotowuje materiał twórczy na elementy płciowe męskie i żeńskie. Różnica istnieje tu jednak w tem, że rozmnażanie się ogonij odbywa się w okresie embrjonalnym życia samicy, podczas gdy tworzenie się spermatogonij ma miejsce w okresie pozaembrjonalnym, u człowieka np. przez długi szereg lat.



Ryc. 60. Schemat następstwa pokoleń komórkowych w spermatogenezie. (Obj. w tek.).

Z podziału ostatniego pokolenia spermatogonij powstają spermatocyty I rz., z podziału oocytów I rz. (W se em. duże czarne kolo). Oocyt u bardzo wielu gatunków zwierzęcych tworzy w okresie spoczynku. żółtko, czyli deutoplazmę, czego niema w spermatocytach. Wartość twórcza spermatocytu i oocytu I rz. jest co do ilości przyszłych podziałów ta sama. Zarówno w męsk. jak żeńskiej płci, 2 generacje komórek mają powstać ze spermatocytu, wzgl. oocytu I rzędu, jednakże ilość elementów płciowych będzie inna w obu przypadkach. Każdy spermatocyt da w pierwszym podziale dwa spermatocyty

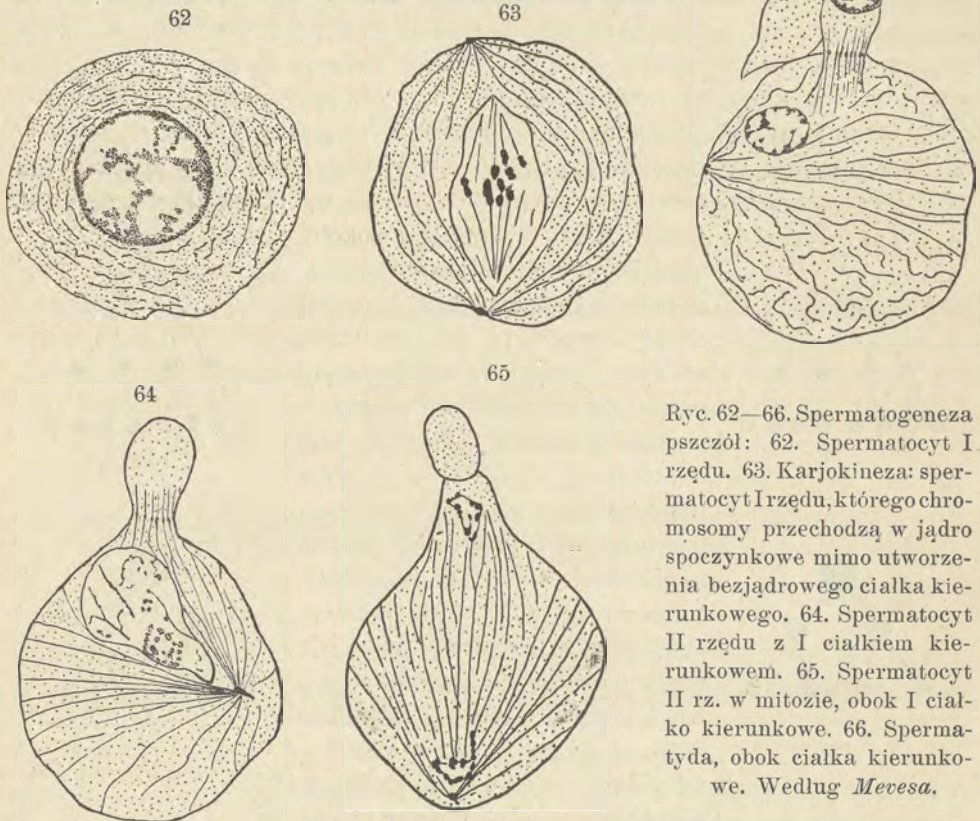


Ryc. 61. Schemat następstwa pokoleń komórkowych w oogenezie. (Obj. w tekście).

II rzędu, a z każdego z nich powstaną dwie spermatydy, wzgl. plemniki. W ten sposób z każdego spermatocytu I rzędu wytworzą się po 2-ch podziałach 4 plemniki. (W ryc. 60 dolny szereg) Inny jest wynik podziałów w komórkach żeńskich. Wprawdzie i tu podział następuje dwukrotnie, ale powstaje tylko jeden funkcjonujący element płciowy, t. j. jedno tylko jajo dojrzałe, zdolne do zapłodnienia. Reszta komórek to ciała kierunkowe, o których słyszeliśmy, że są komórkami poronnymi, niezdolnymi w zasadzie do dłuższego życia. Wyjątkowo tylko I ciało kierunkowe ulega podziałowi, ale chociaż się to stanie, to przez to zwiększa się tylko ilość

komórek poronnych, a nie funkcjonujących elementów płciowych. Przez taki podział ciała kierunkowych pociągnięta jest jeszcze dalej analogja (Ryc. 61) między biegiem spermat- i oogenezy.

Ta analogja znajduje też wyraz w dalej jeszcze posuniętem podobieństwie spermatogenezy do oogenezy tam, gdzie przy spermatogenezie po-



Ryc. 62—66. Spermatogeneza pszczół: 62. Spermatocyt I rzędu. 63. Karjokineza: spermatocyt I rzędu, którego chromosomy przechodzą w jądro spoczynkowe mimo utworzenia bezjądrowego ciała kierunkowego. 64. Spermatocyt II rzędu z I ciałkiem kierunkowym. 65. Spermatocyt II rz. w mitozie, obok I ciałko kierunkowe. 66. Spermata, obok ciała kierunkowe. Według *Mevesa*.

wstają twory podobne nieco do ciała kierunkowych. Proces taki opisał *Meves*: wykazał on mianowicie, że przy spermatogenezie u pszczoły tworzy się przy podziale spermatocytu I rzędu (Ryc. 62 i 63) spermatocyt II rzędu i poronne bezjądrowe ciało kierunkowe (Ryc. 64 i 65). Spermatocyt I rz. bowiem, utworzywszy sam na swej powierzchni wznósek plazmatyczny, wchodzi w karjokinezę, która jednak przebiega w ten sposób, że wszystkie chromosomy (u trutnia jest ich 16) pozostają w komórce macierzystej, nie rozdzielając się, jak zwykle, między dwie komórki. W ten sposób oddzielający się wznósek plazmatyczny tworzy ciało kierunkowe bez aparatu jądrowego (Ryc. 64). Chromosomy wchodzi chwilowo z figury ka-

rjokinetycznej napowrót w stan spoczynku, w jedno duże jądro spermato-cytu II rzędu (Ryc. 64). Ta komórka bezzwłocznie ulega podziałowi (Ryc. 64) na dwie zupełnie nierówne spermatydy. Mniejsza spermatyda ma rozmiary ciała kierunkowego, które się układa obok pierwszego ciała bezjądrowego (Ryc. 66).

Co do losu tych komórek, podaje Meves, że duża spermatyda przestacza się w plemnik, a w drugim ciałku kierunkowym zaczynają się również podobne zmiany, jednakże proces zatrzymuje się, czyli nie dochodzi do sformowania plemnika. Pierwsze, bezjądrowe ciało kierunkowe zanika.

Utworzenie się pierwszego ciała kierunkowego było też widziane przy spermatogenezie osy (Meves, Duesberg, Mark i Capeland); jest ono tu także bezjądrowe, natomiast spermato-cyt II-go rzędu tworzy dwie równoważnościowe spermatydy, które przeistaczają się w plemniki. W tym przypadku z jednego spermato-cytu I. rz. powstają nie jak u innych zwierząt 4 plemniki, ale dwa. Natomiast u trutnia z jednego spermato-cytu I rzędu powstanie tylko jeden plemnik tak jak u innych zwierząt przy oogenezie z jednego oocytu I rzędu utworzy się tylko jedno jajo dojrzałe.

Doprowadzając do końca porównanie spermato- i owogenezy, chcemy zwrócić uwagę na sposób definitywnego przystosowania elementów obu płci do ich zadania. Żeński element płciowy, który ma pełnić funkcję raczej bierną, gromadzi wśród swego ciała plazmatycznego materiały zapasowe dla mającego się rozwinąć zarodka. To nagromadzenie materiałów zapasowych czyli żółtka albo deutoplazmy dokonywuje się w okresie spoczynkowym oocytu I rzędu i od tego momentu to przystosowanie do przyszłej funkcji jest dokonane. Plemnik jako element o roli więcej czynnej, przystosowuje się tak, żeby mógł wykonywać swobodne ruchy. Cała komórka ulega całemu przeobrażeniu, a te daleko idące przekształcenia przebiegają w spermatydzie już po skończonym dojrzywaniu.

Stwierdziliśmy wreszcie, że w jajach dokonywa się dojrzwianie cytoplazmatyczne, zmieniające właściwości morfologiczne i fizjologiczne elementu żeńskiego. Co do spermatogenezy, to dotąd nie jest wiadomem, czy i w tym względzie jaka analogja istnieje.

## 9) Zaplemnienie i zapłodnienie.

Elementy płciowe, które w biegu swego rozwoju uległy dojrzwaniu, są zdolne do zapłodnienia, które mianowicie polega na złączeniu i zlaniu się ich w jednolitą całość. Biologiczne znaczenie zapłodnienia jest podwójne: z jednej strony dokonywa się w niem wyzwolenie energii roz-

wojowej, która ujawnia się w zapłodnieniu, z drugiej strony przez zespolenie cząstek żywej materji, wyodrębnionej z 2-ch ustrojów rodzicielskich, właściwości, charakteryzujące rodziców, zlewają się na potomstwo, które bierze początek z zapłodnionego jaja. Moment zapłodnienia jest więc momentem pobudki rozwojowej, a zarazem momentem przeniesienia na potomstwo dziedzicznych cech rodzicielskich.

Ażeby zjawisko zapłodnienia, przy którym dwie komórki płciowe zlewają się w jednolitą całość, mogło nastąpić, muszą się elementy płciowe zbliżyć do siebie. Rola czynna przypada tu plemnikowi, który jest przystosowany do ruchu, — jajo zaś pozostaje u ogromnej większości zwierząt nieruchome. Samo zbliżenie plemnika do jaj nosi nazwę **zaplemnienia** elementów żeńskich.

Przebieg zaplemnienia zależy od budowy i fizjologicznych właściwości narządów rodnych różnych gatunków zwierząt. Dwa są zasadnicze typy zaplemnienia — zewnętrzny, gdy elementy płciowe, wydalone z obu ustrojów, spotykają się nazewnątrz organizmów i — wewnętrzny, gdy samiec wprowadza do organizmu żeńskiego swoje plemniki, a spotkanie elementów obu płci dokonywa się wśród organizmu samicy. Zwierzęta niższe bezkręgowce również według tych dwóch typów dokonywują zaplemnienia. Wiele zwierząt z rzędu jamochłonów, szkarłupni, mięczaków i robaków wydalają ze swych ustrojów jaja dojrzałe lub oocyty, a równocześnie i plemniki do wody, stanowiącej ich środowisko życia. Niesione przez fale, niejednokrotnie zdaleka od organizmów rodzicielskich, spotykają się plemniki z jajami i tam dokonywa się zapłodnienie. Wśród zwierząt bezkręgowych można jednak spotkać wiele gatunków, które dla dokonania zaplemnienia zbliżają się do siebie, łączą z sobą chwilowo swe organy kopulacyjne, przyczem samce wprowadzają do organizmu samicy plemniki. Nawet formy zwierzęce obojnacze (hermafrodytyczne) kopulują ze sobą, zwłaszcza te, u których samo zapłodnienie nigdy się nie odbywa mimo równoczesnego posiadania narządu płciowego męskiego i żeńskiego. Wiadomo np. z prac Langa i Meisenhaimera, że ślimak winniczek (*Helix pomatia*) sam siebie nigdy nie zapładnia. Zaplemnienie odbywa się w ten sposób, że jeden osobnik obojnaczy funkcjonuje jako samiec, drugi jako samica i każde zwierzę zostaje zapłodnione spermą drugiego, a nie własną. Natomiast np. u robaków tasiemcowatych kopulować czasem mogą dwa człony obojnaczego tego samego osobnika.

U kręgowców, stale w wodzie żyjących, np. u największej liczby gatunków ryb, odbywa się zapłodnienie zewnętrzne. Jednakże u niektórych spodoustych (*Scylium*) stwierdzono też inny rodzaj kopulacji. Samiec rekina owija się w czasie niej niejako dokoła samicy, wsuwa jedną zmodyfikowaną do tego celu pletwę w zewnętrzny otwór płciowy samicy,

przyczem otwory płciowe obu zwierząt układają się na sobie w ten sposób, że przy wytrysku nasienie trafia do żeńskich dróg rodnych, do czego dopomaga wsunięta tam pletwa samca, która tworzy rodzaj rynienki.

U kostnoszkieletowych (*Glaridichtys januaris*) samiec przylepia plemniki, zbite w t. zw. spermatofoxy, w okolicy otworu rodnego samicy, przez który przy odpowiednich ruchach jej mięśni dostają się do dróg rodnych żeńskich.

Płazy (*Amphibia*) nie mają organów kopulacyjnych, — u większości też zaplemnienie jest zewnętrzne. Mimo to odbywa się akt kopulacji między samcem i samicą. W okresie rozrodczym (u żab np. sezon rozrodczy przypada na miesiące wiosenne) samiec usadawia się na grzbiecie samicy, obejmuje jej ciało odnóżami przednimi i w ten sposób przebywają przez pewien czas. Długość tego okresu zależy od temperatury, czasem dochodzi do 2—3 tygodni. W tym okresie u samicy przesuują się jaja do jajowodu, u samca jądra znacznie nabrzmiwają, poczem sperma gromadzi się w pęcherzykach nasiennych. W momencie, gdy jaja przesuują się u samicy przez kloakę, następuje u samca wytrysk nasienia. Jaja, polane spermą, są w ten sposób zaplemnione.

U salamander zaplemnienie odbywa się albo w wodzie, albo na lądzie. W pierwszym przypadku samiec składa spermę w postaci spermatorów na dnie wody, a samica wprowadza czynnie, wargami sromnemi, spermatofoxy do dróg żeńskich. Przy zaplemnieniu na lądzie samiec wprowadza bezpośrednio do dróg rodnych samicy spermatorę przez zetknięcie otworów płciowych przy odpowiednim przekręceniu ciała obu zwierząt.

U gadów ma miejsce zaplemnienie wewnętrzne: i tak samiec u węży np. wprowadza prącie w formie rynienki do dróg rodnych żeńskich. U żółwi samiec sadowi się na grzbiecie samicy i wprowadza prącie do kloaki. U krokodyli samica leży w czasie spółkowania na grzbiecie i zaplemnienie jest wewnętrzne.

Ptaki kopulują przez zetknięcie wzajemne steków, przyczem ze steku samca dokonywa się wytrysk nasienia do steku samicy. Niektóre ptaki, mające, jak np. struś, rozwinięte prącie, wprowadzają je do steku samicy.

Ssaki i człowiek przeprowadzają zaplemnienie przez wprowadzenie prącia do pochwy samicy (*inmissio penis*).

Okres, w którym zaplemnienie może być owocne, zależy od gatunku: u niektórych możliwość zaplemnienia istnieje przez cały rok (np. człowiek, świnka morska), u innych przez ściśle określony czas, trwający parę tygodni lub miesięcy. Bardzo ciekawe w tym względzie stosunki są u niektórych owadożernych. U kreta np. odbywa się zstępowanie jąder do worka

mosznowego tylko na sezon godowy. U myszy w okresie poza sezonem rozrodczym (*oestrum*) ściany pochwy są zupełnie zlepione, tak, że kopulacja staje się wtedy niemożliwa. Osobliwym jest u gryzoniów wytwarzanie przez samca czopa w pochwie samicy, który po dokonanej kopulacji zamyka ujście pochwy. Taki czop (Ryc. 67) tworzy się z wydzieliny kanalików nasiennych, a potem zostaje wzmocniony wydzieliną gruczołów pochwowych. Zatyka on ujście pochwy, przylegając ściśle do jej ścian, co ułatwia utrzymanie spermy w drogach żeńskich, dopóki plemniki nie posuną się ku jajowodom. Czop zostaje wydalony w 20—30 godzin po spółkowaniu.



Ryc. 67. Czop, zatykający pochwę po zaplemnieniu u gryzoniów. Wedł. *Latesta*.

U drapieżnych, w szczególności u rodziny psów, zwierzęta, które ze sobą spółkowały, pozostają przez pewien czas, nieraz przez parę godzin złączone wskutek tego, że żołądź prącia obrzęka w czasie kopulacji, a obrzęk ten nie ustępuje odrazu po skończonym akcie kopulacji.

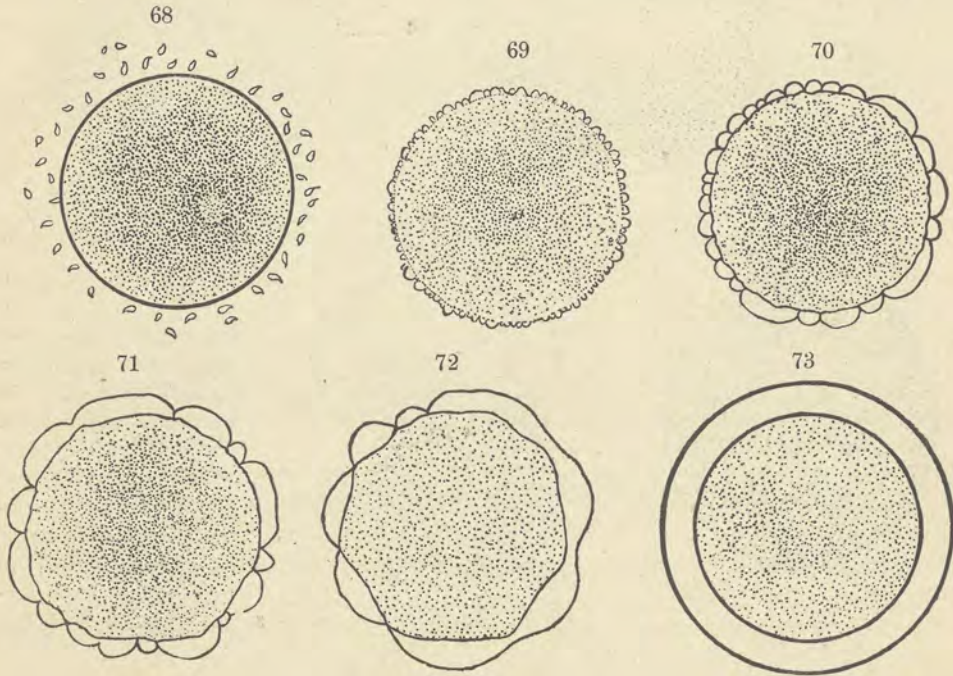
U kóz samiec wprowadza przysadkę prącia, która dochodzi aż do ust macicznych samicy, — niemniej jednak nasienie wstrzyknięte do pochwy wystarcza do przeprowadzenia zapłodnienia.

Długość trwania samego aktu spółkowania zależy w znacznym stopniu od obecności lub braku woreczków nasiennych w organizmie męskim. Tam, gdzie jest taki woreczek, gromadzi się w nim sperma i może być wstrzyknięta w czasie spółkowania; gdzie zaś tych zbiorników niema (pies, kot) akt ten trwa znacznie dłużej.

**Proces zapłodnienia** polega na złączeniu się elementów płciowych w jedną całość morfologiczną tak, że dwie komórki stapiają się niejako w jedną. Przebieg zapłodnienia poznano najdokładniej od chwili, gdy z badań O. i R. Hertwigów w przekonano się, że można go przeprowadzić sztucznie i śledzić w kulturze, na materiale żywym lub utrwalonym, cały jego przebieg, badając nawet wszystkie szczegóły cytologiczne. Klasycznym materiałem do tych badań są elementy płciowe szkarłupni, przede wszystkim jeżowców i rozgwiazd. Przejrzystość tych elementów pozwala zbadać cały szereg zmian, które się tam wtedy ujawniają nawet na żywym materiale. Najdogodniejsze są do tych badań jaja jeżowców także dlatego, że one należą do grupy tych, które wprawdzie tylko w dojrzałym stanie mogą ulec zapłodnieniu, ale dojrzewają w jajniku tak, że wydobyte stamtąd w sezonie dojrzałości płciowej, mogą odrazu być zapłodnione.

Z przeciętej w linii równikowej samicy wyjmuje się do miseczki szklanej, napełnionej wodą morską, żeńskie gruczoły płciowe, — do drugiej miseczki wkłada się męskie gonady, wycięte w ten sam sposób z samca. Przez wstrząsanie w małej ilości wody morskiej wydobywa się z gonad jaja i plemniki, które, wprowadzone do jednego naczynia, natychmiast łączą się z sobą, czyli następuje zapłodnienie.

Proces zapłodnienia, badany na żywym materiale, wykazuje, że do jajka dostaje się plemnik, a gdy się to stanie, zaraz na powierzchni

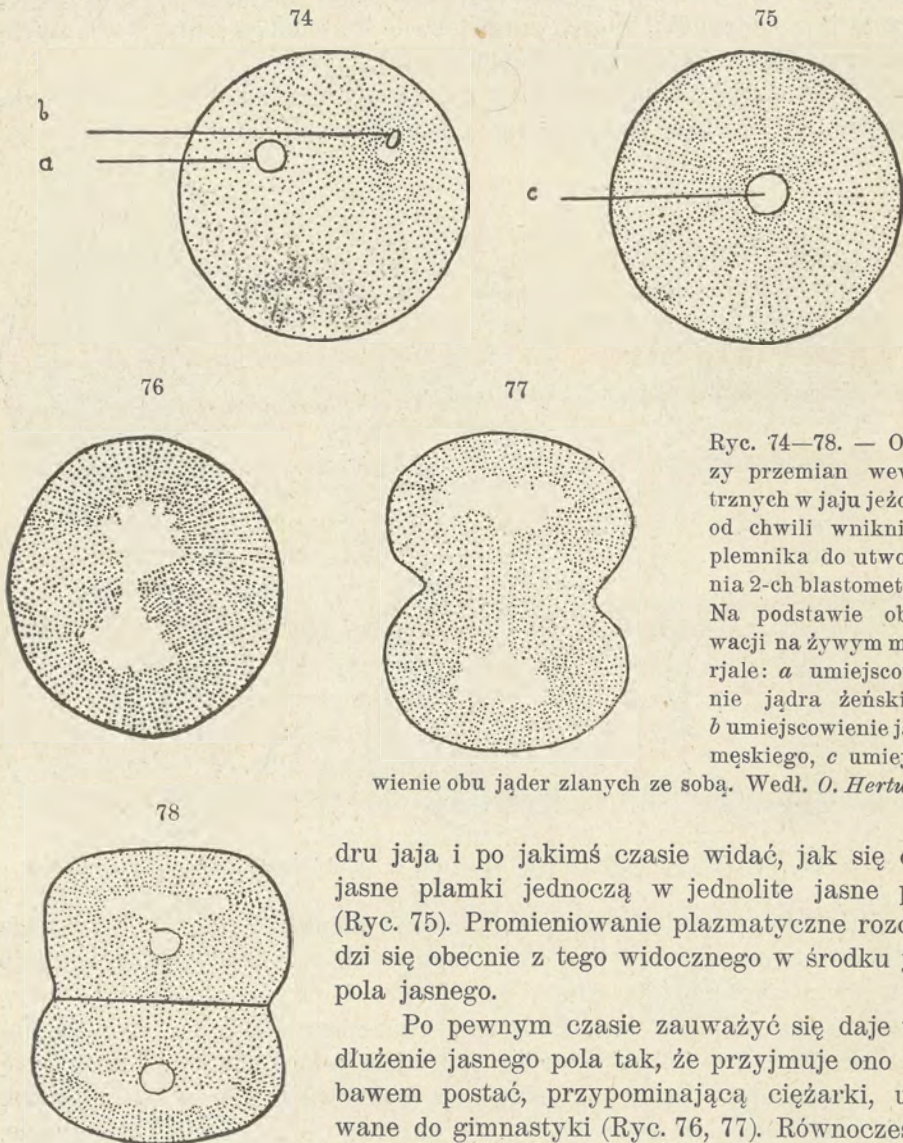


Ryc. 68—74. Tworzenie błony po zapłodnieniu w jaju jeżowca. Według *J. Loeba*.

jaja (Ryc. 68) podnosi się ostro zarysowana błonka (Ryc. 73). Tworzenie się błonki na powierzchni jajka tłumaczymy sobie wydzielaniem przez jajo płynu przyżółtkowego (perivitelin), który podnosił na powierzchni jajka błonę, wznoszącą się najpierw jako fałdy powierzchniowe oddzielne (Ryc. 69), łączące się (Ryc. 70—73) w jednolitą nad jajem osłonę. Zwykle już w parę minut po dodaniu spermy wszystkie jaja pokrywa t. zw. błona żółtkowa. To zjawisko ma, jak zobaczymy, pierwszorzędne znaczenie biologiczne, a zarazem jest pierwszym zewnętrznym objawem dokonanego zapłodnienia.

Badania na żywym materiale wykazują dalej istnienie w obrębie jajka 2-ch plamek jasnych (Ryc. 74), które się ostro rysują wśród ziarnistej protoplazmy. Odpowiadają one jądru jajka i główce plemnika. Wśród oopla-

zmy widać wyraźnie układanie się ziarenek plazmatycznych promienisto i to w ten sposób, że miejscem, z którego się promieniste ugrupowanie ziarn plazmatycznych rozchodzi, jest mniejsza jasna plamka, odpowiadająca jądro męskiemu (Ryc. 74). Główka plemnika zbliża się wnet ku ją-



Ryc. 74—78. — Obrazy przemian wewnętrznych w jaju jeżowca od chwili wniknięcia plemnika do utworzenia 2-ch blastometrów. Na podstawie obserwacji na żywym materiale: *a* umiejscowienie jądra żeńskiego, *b* umiejscowienie jądra męskiego, *c* umiejscowienie obu jąder zlanych ze sobą. Wedł. *O. Hertwiga*.

wienie obu jąder zlanych ze sobą. Wedł. *O. Hertwiga*.

dru jaja i po jakimś czasie widać, jak się obie jasne plamki jednoczą w jednolite jasne pole (Ryc. 75). Promieniowanie plazmatyczne rozchodzi się obecnie z tego widocznego w środku jaja pola jasnego.

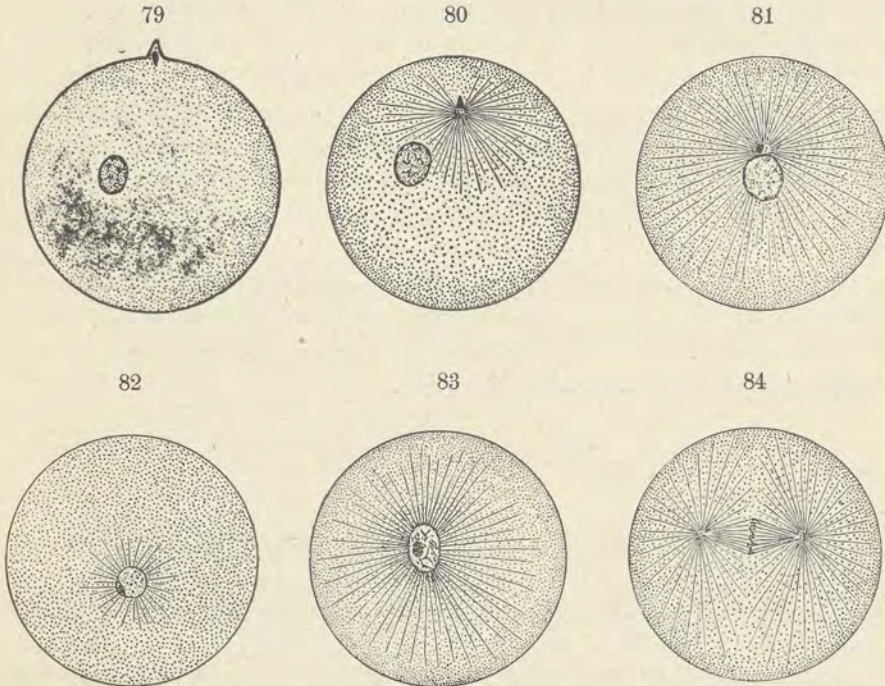
Po pewnym czasie zauważyć się daje wydłużenie jasnego pola tak, że przyjmuje ono niebawem postać, przypominającą ciężarkę, używane do gimnastyki (Ryc. 76, 77). Równocześnie promieniowanie rozdziela się na dwa systemy,

które układają się jakby przy dwóch biegunach komórki. Mniej więcej w 5 kwadransów od momentu zaplemnienia w równiku jaja pojawia się wcię-



cie, t. zw. brózda (Ryc. 77), która potem rozdziela jajo na dwie komórki potomne (Ryc. 78), pierwsze komórki embrjonalne, t. zw. blastomery.

Wszystko to, co z przebiegu zapłodnienia zostało opisane powyżej, widać na żywym materiale, o ile jajo jest tak przejrzyste, jak np. u jeżowca. Ale nawet i tu, jeżeli chodzi o subtelne cytologiczne zmiany, to dopiero preparaty skrawkowe dadzą zupełnie wyczerpujące tłumaczenie obrazów, widzianych na żywym materiale. Ażeby uzyskać takie prepa-



Ryc. 79— 84. Obrazy mikroskopowe zapłodnienia jaj jeżowca na podstawie preparatów utrwalonych: 79 — wnikanie plemnika; 80, 81 — wędrówka główki plemnika przez plazmę jaja; 82, 83 — karjogamja; 84 — pierwsza karjokineza po stopieniu jąder rodzicielskich. Według *Kostaneckiego*.

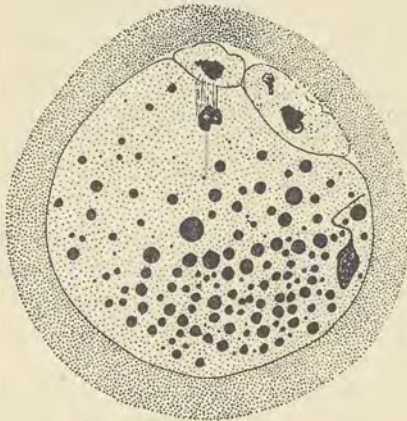
raty, przenosi się co kilkanaście minut z naczynia, w którym dokonano zapłodnienia, próbkę jaj zapłodnionych do płynu utrwalającego i z tego materiału robi się potem preparaty. W ten sposób mamy zebrany materiał, stadjum za stadjum, do badania mikroskopowego w preparatach skrawkowych.

Badania tą metodą prowadzone wykazują, że gdy plemnik dotknie powierzchni jaja, tworzy się na niej wyniosłość plazmatyczna, t. zw. wznórek przyjęcia (Ryc. 79), do którego dostaje się plemnik. Witki najczęściej na preparatach nie widać, natomiast wyraźnie zarysowuje się główka

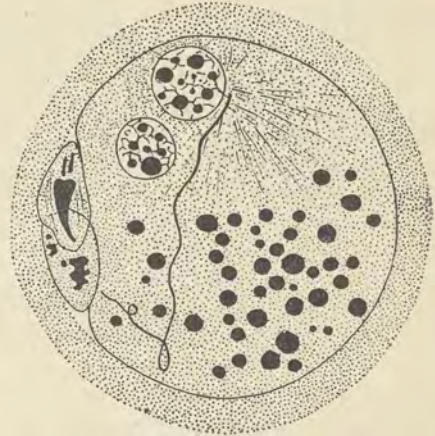
plemnika, zbita, ciemno się barwiąca. Co do witki, to badania późniejsze (Riess, Danton) przemawiają przeciw dawnym zapatrywaniom, że ona pozostaje nazewnątrz jaja. W preparatach, w których starano się zabarwić witkę, wykazano ją wewnątrz plazmy jaja. Główna plemnika po wejściu do jaja wykonywa zwrot, przy którym szyjka plemnika zwraca się w kierunku jądra żeńskiego (Ryc. 80). W tej części plemnika leży jego centrosom, który się obecnie daje łatwo zabarwić, a występujące wyraźnie promieniowanie plazmatyczne grupuje się w jaju w ten sposób, że centrosom plemnika staje się punktem zbieżności wszystkich tych promieni (Ryc. 80). Razem z promieniami posuwa się teraz główka plemnika w kierunku jądra jaja (Ryc. 81), zbliża się do niego i widać w tym stadium (Ryc. 82), jak oba jądra: męskie i żeńskie układają się na sobie, a potem zupełnie ze sobą zlewają (Ryc. 83). Promienie plazmatyczne obecnie bardzo mocne rozchodzą się z miejsca, gdzie leży centrosom plemnika obok jąder obu komórek płciowych, po całej protoplazmie jaja.

W tym momencie, gdy jądra zlały się ze sobą (Ryc. 83), gdy zatem dokonała się t. zw. karjogamja, rozpoczyna się karjokineza, która jest pierwszym krokiem procesu rozwojowego, wyzwolonego przez zapłodnienie, dające pobudkę rozwojową (Ryc. 84).

85



86



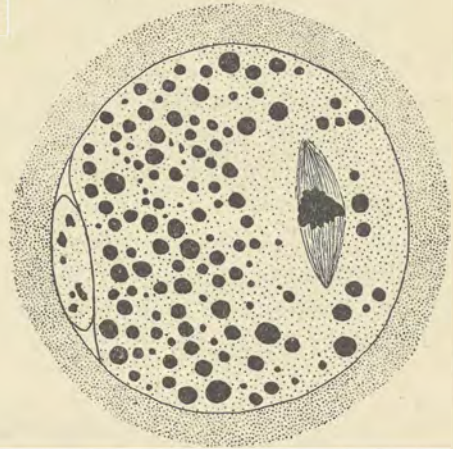
Drugi typ zapłodnienia spotykamy u zwierząt, u których plemnik wnika nie do dojrzałego jaja, ale do oocytu I rzędu. Całe zjawisko dojrzewania przebiega wtedy w obecności plemnika. Znamy ten typ dojrzewania i zapłodnienia u wielu robaków, np. u znanego nam *Ascaris megalocephala*, u mięczaków, u płazów, gadów, ptaków i zwierząt ssących. Przebieg zapłodnienia u świnki morskiej pokazują ryciny 85 do 88, re-

produkowane z pracy Lamsa. Z obrazów tych widać, że przy wnikaniu plemnika do oocytu razem z główką wchodzi także i witka plemnika

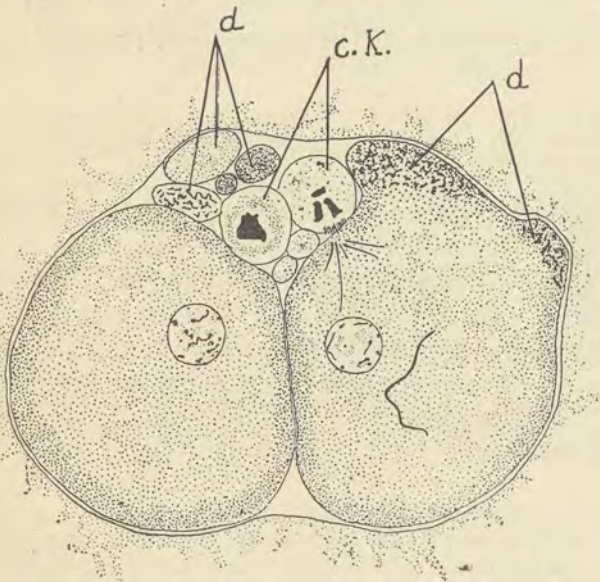
87



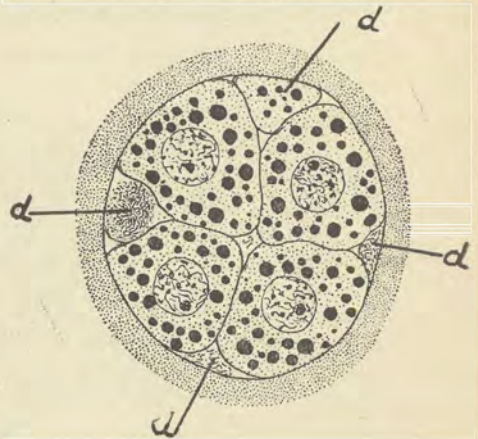
88



89



90



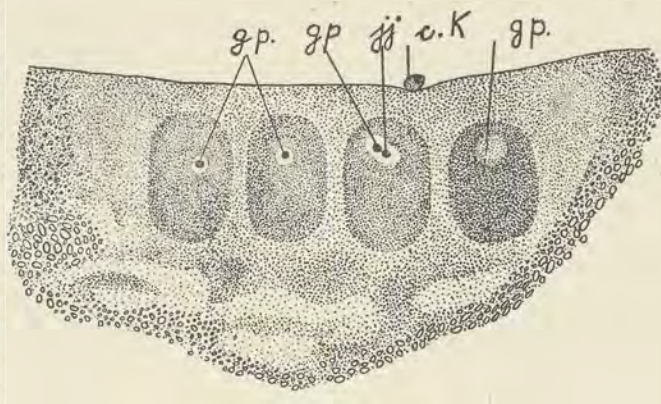
Ryc. 85—90. Zapłodnienie, dojrzewanie i pierwsze podziały jaja świnki morskiej (*Cavia cobsaia*). 85. Jajo bezpośrednio po wydzieleniu dwóch ciałek kierunkowych. Po

prawej stronie plemnik (główka z kawałkiem witki). 86. Jądro męskie, mocno napeężniałe. Długa witka, promieniowanie, odchodzące z miejsca, gdzie leżał centrosom plemnika. 87 i 88. Pierwsza karjokineza. 89. Stadjum 2-ch blastomerów, *ck* ciała kierunkowe, *d* odcinki deutoplazmy, wydalone z zarodka. 90. Stadjum 4-ch blastomerów: każdy zawiera jądro; na obwodzie między blastomerami bryłki wydalonej deutoplazmy (*d*). Według H. Lamsa.

(Ryc. 85). Z tejże ryciny widzimy, że w obecności plemnika odbywa się dojrzewanie w jajach, widzimy bowiem tworzenie się obu ciałek kierunkowych. Główna plemnika, początkowo stożkowatego kształtu i zbity, pęczniej nabierając z protoplazmy płynu, który, jako sok jądrowy, zwiększa jej objętość (Ryc. 86). W miejscu, gdzie leżał centrosom plemnika, zbierają się promienie plazmatyczne. Ryc. 87 wyobraża początek karjokinezy: mamy tu zebrane chromosomy, wprowadzone przez jądra obu płci, widać wśród plazmy kawałek witki. Karjokineza biegnie dalej, — na ryc. 88 widzimy wrzecionko karjokinetyczne, umieszczone po przeciwnej stronie niż ciała kierunkowe (na tym przekroju trafione jest tylko jedno ciało kierunkowe). Wynikiem karjokinezy jest wytworzenie 2 blastomerów (Ryc. 89), tych najpierwszych somatycznych elementów embrjonalnych, a więc i początek rozwoju. Z tych dwóch komórek powstają przez dalszy podział 4 blastomery (Ryc. 90).

### 10) Polispermja.

Już z opisu zapłodnienia można wywnioskować, że w bardzo znacznej liczbie przypadków wnika do jaja jeden tylko plemnik i jądro jego kopuluje z jądrem żeńskim. Po wnikięciu tego plemnika jajo traci zdol-



Ryc. 91. Polispermja fizjologiczna ryb spodoustych (*Pristiurus*). W odcinku jaja widać kopulujące jądro męskie i żeńskie (*gp* i *jj*). *gp* główka plemnika, *jj* jądro jaja. Wedł. Rückerta.

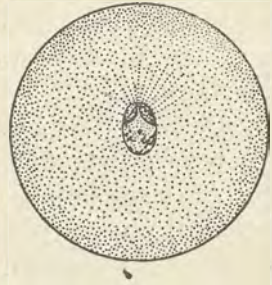
ność ponownego zapłodnienia. Jednakże nawet w warunkach fizjologicznych zapłodnienia widać u tych zwierząt, które cechuje produkcja jaj polilecytalnych, wnikanie kilku lub kilkunastu plemników, czyli t. zw. polispermję fizjologiczną. Pierwszy opisał ją Rückert u ryb spodoustych.

Badania późniejsze potwierdziły te spostrzeżenia, a nadto przekonano się, że polispermja występuje także u gadów i ptaków, jako proces fizjologiczny.

Kiedy do jaja wniknie kilkanaście plemników, to dookoła każdego ich jądra zbija się gruda protoplazmy ziarnistej, tworząc jakby wyodrębnione terytorjum (Ryc. 91). Z tych wszystkich jąder jedno tylko kopuluje z jądrem żeńskim, zostaje w obrębie tarczy zarodkowej i staje się punktem wyjścia podziałów komórkowych. Wszystkie inne główki plemników, czyli jądra męskie nie tylko nigdy z sobą nie kopulują, ale odpychają się wzajemnie i po jakimś czasie wydobywają się poza terytorjum tarczy zarodkowej, dostają się w obręb masy deutoplazmatycznej, ale udziału w organizacji ciała zarodkowego nie biorą.

Prócz wyżej opisanej polispermji fizjologicznej możliwa jest polispermja patologiczna, która występuje wtedy, gdy równocześnie dwa plemniki dostają się do jaja. W tych anormalnych przypadkach zapłodnienia plemniki nie działają na siebie odpychająco, obie główki plemników zbliżają się do jądra jaja, obie z nim kopulują (Ryc. 92). Że to zjawisko polispermji jest anormalnem, świadczy o tem fakt, że rozwój biegnie dalej anormalnie i to od samego początku. Prawie zawsze widać wtedy deformacje w różnych okresach rozwoju i w rezultacie zarodek obumiera w stosunkowo wczesnych okresach. Jeżeli z polispermicznie zapłodnionego jaja rozwinię się wyjątkowo larwa, to jest ona nieprawidłowo zbudowana, nosi różne cechy potworności (B o v e r i). Przyczyny tego szukać należy w tem, że jajo zapłodnione dwoma plemnikami nie dzieli się dwubiegunową, lecz wielobiegunową karjokinezą. Rozdział chromosomów między poszczególne centra mitozy jest wtedy równomierny, zależny niemal od przypadku. Wynikiem tego jest odmienny pod względem zawiązków skład jąder komórki, bo dobór chromosomów w poszczególnych jądrach zarodków dispermicznych jest różny ilościowo i jakościowo od składu jąder zarodków monospermicznych. (T. B o v e r i).

Ścisłe biorąc, przyczyny, zapobiegającej definitywnie polispermji, nie znamy dokładnie. Przypuszczano, że błona, która powstaje na powierzchni jaja, po wniknięciu pierwotnego plemnika, przeszkadza wnikaniu następujących. Doświadczalnie jednak stwierdzono, że całkiem świeżo utworzoną błonę można usunąć przez wstrząsanie obłonionych jajek w probówce, w wodzie morskiej. Mimo to do jaja inne plemniki nie wnikają, — muszą więc być inne przeszkody, które do polispermji nie dopuszczają.



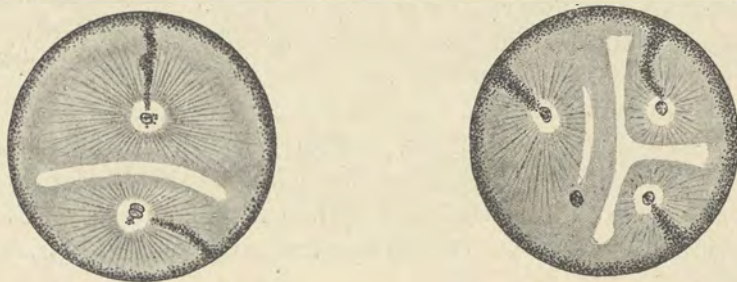
Ryc. 92. Jajko jeżowca zapłodnione polispermicznie przez dwa plemniki, stadium karjogamji. Według zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Badania doświadczalne Wilsona nad zachowaniem się jaja robaka *Cerebratulus* wykazały, że do odłamków plazmy jaja niedojrzałego nie wchodzi plemniki, które zapłodnić mogą cząstki dojrzałego jaja. Prowadząc jednak te same doświadczenia nad jajami zapłodnionymi, stwierdzamy, że do odłamków plazmy jaja dojrzałego, ale zapłodnionego, plemniki nie wejść.

Wilson z doświadczeń swych wyprowadził wnioski, że jajo przechodzi w swem życiu dwa momenty krytyczne: jeden, to chwila dojrzewania, od której począwszy jajo staje się zdolne do zapłodnienia, drugi, to chwila zapłodnienia, w której plazma traci zdolność zapłodnienia ponownego.

Najprawdopodobniej więc zapłodnienie wywołuje w samej plazmie pewne zmiany, które są podstawą zatury zdolności ponownego zapłodnienia. Prace J. Loeba dowodzą, że nieprzenikliwym dla plemników staje się jajo zapłodnione wskutek zmian dokonanych na powierzchni plazmy i że ta warstwa powierzchniowa zmieniona nie dopuszcza innych plemników.

Ciekawe są nowsze spostrzeżenia Bracheta nad sztucznie wywołaną polispermją. Autor ten wykazuje, że gdy dwa lub trzy plemniki wnika jednocześnie do jaja, to każdy z nich stwarza koło siebie własne terytorjum plazmatyczne (Ryc. 93, 94), pewien system, działający odpychająco, repulsywnie. Tem się tłumaczy, że dwie główki plemników, które przy polispermicznym zapłodnieniu wniknęły jednocześnie do jaja, nie zlewają się nigdy ze sobą wśród plazmy jego.



Ryc. 93—94. Polispermiczne (di-ni trispermiczne) zapłodnienie jaja żaby. Wstęgi barwnikowe, idące za plemnikami, stanowią t. zw. tor kopulacyjny. Według *Herlanta*.

Takiej repulsywnej właściwości nie ma jądro żeńskie. Jego centrosom nie oddziałuje tak, jak centrosom plemnika, na plazmę jaja, to też brak tych właściwości odpychania ze strony jądra żeńskiego umożliwia kopulację jego z jądrem męskim.

Na rycinie 93 widać zapłodnienie przez dwa plemniki. Przy wnikanii plemników do jaj żaby widoczny jest ślad wędrówki plemnika przez plazmę jaja w postaci wstęgi barwnikowej, tworzącej t. zw. tor kopulacyjny. Na naszej rycinie 93 znajdują się takie dwa tory. Po górnej stronie jądro plemnika objęło swą energidą także jądro żeńskie, z którym właśnie kopuluje. Ryc. 94 daje obraz polispermji, wywołanej trzema plemnikami, z 3-ma torami kopulacyjnymi i rozdziałem jaja na 3 energidy. Jądro żeńskie, do którego zbliży się główka plemnika, leży w energidzie po prawej stronie, jądra męskie wywierają na siebie wpływ odpychający repulsywny, czego nie wykazuje jądro żeńskie w stosunku do główki plemnika.

Z prac Herlanta wynika, że polispermicznie zapłodnione jaja żaby mogą czasem rozwinąć się w larwy prawidłowe, choć po większej części są one nienormalne.

## 11) Dzieworództwo (Partenogeneza).

Z poprzednich rozdziałów wiemy, że jajo jest zdolne do rozwoju dopiero po dokonaniu zapłodnienia, przy którym następuje karjogamja, wzgl. połączenie elementów płciowych w jedną całość morfologiczną. Zapłodnienie wniosło do jaja pobudkę rozwojową. U niektórych gatunków zwierząt bezkręgowych możliwe jest przejście jaja w stan czynny i rozpoczęcie zupełnie prawidłowego rozwoju bez zapłodnienia. To zjawisko nosi nazwę dzieworództwa czyli partenogenezy.

Pierwsze pytanie, które się nasuwa przy rozważaniu tej sprawy, odnosi się do rozstrzygnięcia stosunku wzajemnego między temi dwoma zjawiskami, rozpoczynającymi rozwój, t. j. zapłodnieniem i partenogenezą. Większość zoologów podziela zapatrywanie, że pierwotną formą podniety rozwojowej jest zjawisko zapłodnienia, natomiast partenogeneza powstała wtórnie. Tej ściśle filogenetycznej sprawy nie będziemy tu bliżej dyskutować, — ze względów ontogenetycznych wystarcza dla nas stwierdzenie, że partenogeneza, t. j. uruchomienie stanu twórczego w jaju bez zapłodnienia, może być również punktem wyjścia prawidłowego rozwoju.

Rozróżniamy kilka typów partenogenezy:

1) Dzieworództwo wyjątkowe, wzgl. przygodne pojawia się u zwierząt, u których zwykle dopiero zapłodnienie daje pobudkę do rozwoju. U motyli — np. jedwabników — rozwój zasadniczo zaczyna się od zapłodnienia, ale badania, prowadzone nad temi zwierzętami (Siebold, Barthelémy, Mailet, Nusbaum), wykazały, że około 2% jaj rozwijać się zaczyna bez zapłodnienia; najczęściej rozwój ten nie jest prawidłowy i zatrzymuje się stosunkowo wcześnie.

T. zw. przygodna postać dzieworódtwa stwierdzona była przez polskiego przyrodnika Dzierżona u pszczół. U owadów tych, ze względu na budowę narządów rozrodczych, można wyróżnić trzy postacie, mające odmienny wygląd zewnętrzny: królowa, t. j. samica z zupełnie rozwiniętymi organami rodnymi, która może ulec zapłodnieniu, robotnica, t. j. samica z niedorozwiniętym systemem rodnym, a pod względem płciowym jałowa i truteń, t. j. samiec z rozwiniętym narządem męskim. Rzut oka na rycinę 95 wykazuje także morfologiczne różnice między temi formami.



Ryc. 95. Pszczoły: a truteń, b królowa, c robotnica. Według Brandta i Ratzenburga.

Badania Dzierżona wykazały, że samce, t. j. trutnie rozwijają się stale z jaj partenogenetycznych, samice, t. j. robotnice i królowe z jaj zapłodnionych.

Królowa jest matką roju całego. W locie godowym, który się raz w życiu odbywa, ulega ona zaplemnieniu przez jednego z trutni. Spernę uzyskaną wtedy przechowuje samica w zbiorniku nasiennym (*receptaculum seminis*) i nasienie to może przez parę lat zapładniać jaja, które się przesuwają przez drogi rodne samicy. Jaja te mogą, ale nie muszą być zapłodnione, gdyż jajo może przejść przez drogi rodne, a nie zapłodnić się pomimo to, że samica została zaplemniona. Najprawdopodobniejsze jest przypuszczenie (Lenhossek), że samica płciowo czynna produkuje dwa typy jaj, różniących się właściwościami fizjologicznymi: jedne zdolne są do zapłodnienia i do nich wnikać mogą plemniki, drugą kategorię stanowią te jaja, które, zdolne do dzieworódtwa, nie dopuszczają plemników do wnikięcia, zachowując się tak, jak np. jajo niedojrzałe lub jajo, które poprzednio było zapłodnione.

Długa polemika, prowadzona między Dickelem a Petrunkiewiczem na temat partenogenezy u pszczół skończyła się utrzymaniem w mocy twierdzeń Dzierżona, że u pszczół istnieje dzieworódtwo, a wynikiem jego rozwoju jest wytworzenie samców.

Przypuszczenie natomiast, że u wyższych zwierząt, np. u ptaków, możliwy jest rozwój dzieworodny, okazały się w świetle badań Barfur-



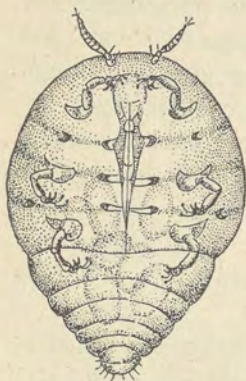
tha bezpodstawne. Natomiast z pracy Boguckiego wynika, że jaja płazów, np. żaby wykazują jednak pewną skłonność do partenogenezy. Pewien procent jaj, mimo że zapłodnienie nie nastąpiło, może zacząć się dzielić. Bródkowanie to, zresztą nieprawidłowe; niebawem się zatrzymuje.

2) Dzieworództwo stałe występuje tam, gdzie gatunek jest reprezentowany wyłącznie przez samice, a gdzie samców zupełnie niema, albo też nie dochodzą do dojrzałości płciowej. Wśród owadów znaną jest forma *Adoxus vitis*, gdzie samce istnieją wprawdzie, ale nigdy nie są dojrzałe płciowo, — także u robaków, u niektórych gatunków nicieni, samce nie biorą żadnego udziału w akcji rozrodczej: cały rozród w tych przypadkach jest partenogenezą.

3) Dzieworództwo cykliczne, stwierdzone przez Weismana, u niektórych wioślarek (*Cladocera*), np. u rozwielitki (*Daphnia*), charakteryzuje się okresowem tworzeniem jaj, które zdolne są do rozwoju dzieworodnego. U rozwielitek powstają w biegu generacji pokolenia, które mogą tworzyć tylko partenogenetyczne jaja. Zwierzęta te produkują dwa typy jaj: t. zw. zimowe, zasobne w żółtko, opatrzone w grube błony ochronne, a zdolne do rozwoju tylko po zapłodnieniu, oraz jaja letnie, z cienką osłonką, z małą ilością deutoplazmy, zdolne do rozwoju na drodze dzieworództwa. Jedna i ta sama samica nie produkuje tu dwóch gatunków jaj, ale każdą ich kategorię tworzy inna generacja samic. Równocześnie z pojawieniem się samic, które składają jaja, wymagające zapłodnienia, pojawiają się samce, produkujące plemniki. Cykl partenogenetyczny jest różnej długości: zależnie od gatunków i warunków życia ma większą lub mniejszą ilość pokoleń.

U owadów znaną i w nowszych czasach gruntownie badaną była partenogeneza cykliczna mszyc, u których również sezonowo występują pokolenia, zdolne do tworzenia jaj dzieworodnych. W budowie całego zwierzęcia, ale w szczególności narządów rodnych, widać znaczne różnice między generacją, składającą jaja wymagające zapłodnienia, a pokoleniem, które tworzy elementa dzieworodne. Z badań francuskich autorów (Balbiani, Henneguy), którzy dokładnie opracowali cykl rozwojowy mszycy *Phylloxera vastatrix* wynika, że mszyca tworzy szereg pokoleń, zdolnych wyłącznie do rozwoju partenogenetycznego, a reprezentowanych przez bezskrzydłe samice (Ryc. 96). Te samice składają jaja o gładkiej powierzchni (Ryc. 97), z których rozwija się potomstwo, podobne do matki, bez poprzedniego zapłodnienia, a więc partenogenetycznie. W pokoleniach, następujących po sobie, można stwierdzić, że z pokolenia na pokolenie jajniki takich samic ulegają bardzo wyraźnej redukcji (Ryc. 98 a—d), a w miesiącach letnich powstaje z rozwoju partenogenetycznego owad uskrzydłony (Ryc. 99), który składa tylko jedno lub dwa jaja, pokryte

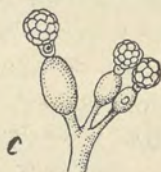
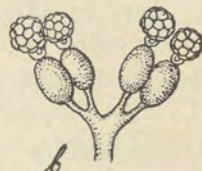
96



97



98



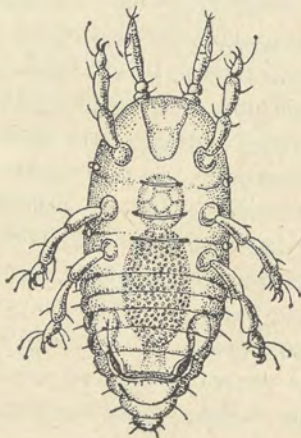
99



100



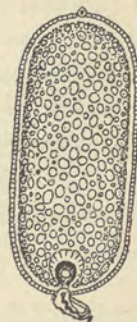
102



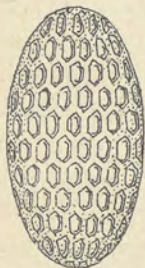
103



104



101



Ryc. 96—104. Cykl rozwoju owadu *Phyloxera vastatrix*: Ryc. 96. Samica bezskrzydła. Ryc. 97. Jajo, złożone przez bezskrzydłą samicę, zdolne do dzieworództwa. Ryc. 89. Redukcja jajników w następujących po sobie pokoleniach samiec bezskrzydłych. Ryc. 99. Samica uskrzydłona. Ryc. 100. Jajo, złożone przez uskrzydloną samicę, zdolne do stworzenia samicy drogą dzieworództwa. Ryc. 101. Jajo, złożone przez uskrzydloną samicę, zdolne do stworzenia samca drogą dzieworództwa. Ryc. 102. Samica zdolna do produkcji jaj, wymagających zapłodnienia. Ryc. 103. Samiec-potomek uskrzydłonej samicy. Ryc. 104. Jajo t. zw. zimowe: na górnej stronie — mikropyle, na dolnej — szypulka do umocowania. Według *Henneguy*.

bloną, o rysunku wielościanów na powierzchni — i to albo małe (Ryc. 100), przeznaczone na samice, albo duże (Ryc. 101), z którego rozwinię się samiec. W ten sposób powstaje generacja t. zw. pleciowa (Ryc. 102, 103), która jest zdolna do produkcji jaj i plemników. Jaja, wyprodukowane przez samicę (Ryc. 102) tej generacji t. zw. zimowe (Ryc. 104), przebywają po zapłodnieniu okres spoczynkowy i rozwijają się w znaną nam generację macierzystą, zamykając cykl (Ryc. 96).

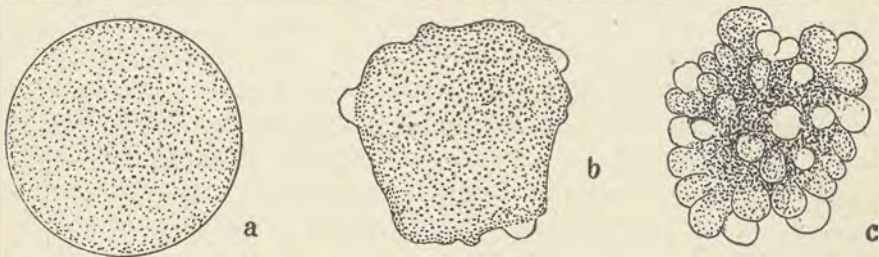
Pewną odmianę formy dzieworództwa stanowi t. zw. pedogeneza (Wagner, Baehr), czyli progeneza (Giard). Ta postać dzieworództwa tem się charakteryzuje, że produkcja jaj, zdolnych do rozwoju partenogenetycznego, dokonywa się nie u definitywnie ukształtowanych zwierząt, ale w okresie poczwarki. Formę tę opisywano u owadów *Cecidomyia* i robaków (np. *Fasciola hepatica*).

4) Dzieworództwo sztuczne, czyli sztuczna partenogeneza polega na wywołaniu zjawiska rozwojowego środkami sztucznymi, bez zapłodnienia, w jajach, które w zwykłych warunkach rozwijają się wyłącznie po zapłodnieniu.

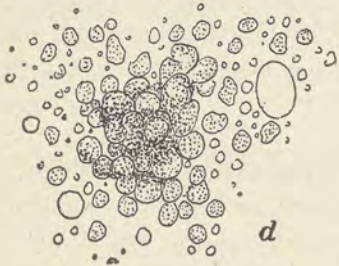
Prace nad sztuczną partenogenezą, zwłaszcza zaś prace ostatnich 2-ch dziesiątków lat, mają pierwszorzędne biologiczne znaczenie nie tylko ze względu na sam problemat dzieworództwa, ale także dlatego, że one rzucają światło na istotę podniety rozwojowej, że pozwalają wnioskować pośrednio także o istocie zapłodnienia.

Już dawniejsze prace, np. Tichomirowa, który przez pocieranie mechaniczne lub zanurzanie w kwasie siarkowym jaj jedwabnika wywoływał zwiększenie się procentu jaj, rozwijających się partenogenetycznie, — O. i R. Hertwigów nad działaniem strychniny na jaja jeżowców, — Morgana, który roztworem skoncentrowanej wody morskiej lub dodatkiem do niej soli kuchennej pobudzał jaja jeżowców i osłonic do początkowych okresów rozwoju, wskazywały, że zewnętrzne czynniki otoczenia mogą bez zapłodnienia dawać pobudkę rozwojową. Dopiero jednak Jacques Loeb przez swe epokowego znaczenia prace wykazał, jak wielką biologiczną doniosłość ma sprawa sztucznej partenogenezy. Pierwsze prace

Loeba zdawały się prowadzić do wniosku, że, zwłaszcza czasowo podniesione ciśnienie osmotyczne otaczającego środowiska wywołuje działalność rozwojową. Jaja, włożone do wody o zwiększonym ciśnieniu osmotycznym, t. zn. do wody, zawierającej więcej niż prawidłowa woda morską, cząsteczek rozpuszczonych, wchodziły w okres rozwojowy. Było to możliwe tylko, jeśli w tej hipertonicznej wodzie morskiej nie leżały za długo. W tym ostatnim razie ulegały rozpadowi, t. zw. cytolizie (Ryc. 105).



Ryc. 105. Obraz rozpadu jaja, t. zw. czarna cytoliza. Według *J. Loeba*.



Przebieg rozwoju, wywołanego przez krótkotrwałą ekspozycję jaj jeżowca w płynach hipertonicznych, nie szedł prawidłowo. Podziały jaja były nierównomierne, zarodki nie pływały wśród wody, lecz raczej toczyły się po dnie, śmiertelność ich była przedwczesna i ogromna. Poza tem uderzało odmienne zachowanie się jaj, co do tworzenia się błony żółtkowej. Słyszeliśmy poprzednio, że jajo zapłodnione jeżowca można odróżnić od niezapłodnionego po tem, że na powierzchni jaja zapłodnionego podnosi się błona (Ryc. 68—73). Jaja, pobudzone sztucznie do rozwoju dzieworodnego, błony nie tworzyły. To wszystko naprowadzało na myśl, że działalność płynów hipertonicznych nie stanowi całego zespołu czynników, potrzebnych do zupełnie wystarczającej podniety rozwojowej; to też rozwój, wywołany tą drogą, nie jest wiernem naśladownictwem takiego typu rozwoju, któremu biologiczną pobudkę daje zapłodnienie.

Metoda *J. Loeba*, opublikowana w r. 1906, usunęła w znacznym stopniu niedokładności, istniejące w wywołaniu prawidłowego rozwoju płynami o zwiększonym ciśnieniu osmotycznym.

Przez eksponowanie na okres bardzo krótki (1—3 minut) jaj jeżowca w wodzie morskiej z dodatkiem małej ilości kwasów tłuszczowych jednozasadowych (na 100 cm.<sup>3</sup> wody morskiej — 5 c. cm.  $\frac{1}{10}$  normalnego kwasu

octowego, propionowego itp.) pobudzano je do wytworzenia błon, które powstawały po przeniesieniu jaj z tej mieszaniny do czystej wody morskiej. Jaja takie, pozostawione później w niskiej temperaturze, rozpoczynają rozwój, który jednak zatrzymuje się w wczesnych okresach. Jeśli temperatura otoczenia jest wyższa (około 15–18°), to widać wprawdzie powstające w jaju promieniowania, czasem też dzieli się jądro wśród protoplazmy, ale najczęściej nawet do pierwszego podziału jaja nie dochodzi, i po krótkim czasie ulega ono opisanemu poprzednio rozpadowi. Loeb objaśnia to zjawisko w ten sposób, że podnieta do rozwoju została tutaj dana, że jednakowoż jajo weszło równocześnie w stan patologiczny, który jest podstawą zmian rozpadowych. Odbywa się więc zapoczątkowany sztucznie rozwój, ale równocześnie rozpoczyna się rozpad, który sprowadza śmierć.

Badania Loeba wykazały, że proces wywołania błony ma pewne cechy wspólne z cytolizą komórkową. Pokazało się mianowicie, że nie tylko kwasy tłuszczowe, ale także środki, rozpuszczające tłuszcz (xylol, benzol, eter itd.), dodane do wody morskiej, wywołują wytworzenie błony. Także surowice obcego gatunku i wogóle wszystkie substancje, działające hemolitycznie, mają tę samą właściwość.

Dalsze badania wykryły metody wydobycia ze stanu patologicznego jaja, które uzyskało podniętą rozwojową. Są na to dwa sposoby:

1) Jaja, które zostały pobudzone do utworzenia sztucznej błony, umieszcza się w środowisku, w którym jest niemożliwa oxydacja, a więc albo w wodzie morskiej, przez którą przepuszcza się wodór, albo w wodzie morskiej z dodatkiem cjanku potasowego. Pozostawienie jaja w tych warunkach przez parę godzin wystarcza, żeby po przeniesieniu do wody morskiej zwykłej rozpoczął się prawidłowy rozwój. Loeb uważa, że jeżeli rozpad jaja wywołują szkodliwe dla niego cytolityczne substancje, to przez działanie wyżej wspomnianych czynników uwalnia się jajo od tych substancyj i przywraca przez to stan prawidłowy.

2) Dużo łatwiejszym zabiegiem jest ekspozycja jaja, u którego poprzednio wywołano sztucznie błonę, zostawiając je na pewien czas (20–50 minut) w płynie hipertonicznym (np. 100 c. cm. wody morskiej + 15 c. cm. 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> n. roztworu NaCl). Działanie tego płynu hipertonicznego w obecności tlenu, który tu jest niezbędny, wystarcza, ażeby jajo, przeniesione do zwykłej wody morskiej, rozwijało się prawidłowo.

Czy zastosuje się jedną czy drugą metodę, w celu chronienia sztucznie obłonionego jaja od rozpadu, zawsze tą drogą da się uzyskać prawie że wierną imitację rozwoju, wywołanego przez zapłodnienie: jajo dzieli się prawidłowo, zarodki pływają normalnie, śmiertelność jest bezporównania mniejsza niż przy dzieworódtwie bez sztucznego obłonienia i rozwój mo-

żna doprowadzić do stadium larwy (*pluteus*), t. j. tak daleko, jak w zwykłych kulturach jeżowca doprowadza się po zapłodnieniu (Ryc. 106).

Jeśli wyniki tych badań ujmemy ze stanowiska zagadnienia istoty pobudki rozwojowej, to główny wynik ich można streścić w następujący sposób: Zabiegi, które wystarczają do wywołania błony na powierzchni jaja, są też dostateczną pobudką, ażeby zapoczątkować działalność rozwojową. Zabieg ten jednak wprawia jajo w stan patologiczny i jeśli jajo w tym stanie zaczyna się rozwijać, to wkrótce ginie przy objawach cytolizy. Ażeby je uwolnić od tego szkodliwego działania czynników, wywołujących błonę, wystarczy kilkogodzinna ekspozycja w wodzie bez dostępu powietrza, albo w płynie hipertonicznym przy równoczesnym działaniu tlenu. Działanie tych czynników polega na rektyfikacji procesów utleniania, których wynikiem jest dokonywująca się w biegu rozwoju transformacja substancji plazmatycznej w substancję jądrową.



Ryc. 106. Larwa jeżowca. Szkielet wyrysowany czarno, wewnątrz widać przewód pokarmowy. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

Równocześnie prawie z pracami J. Loeba osiągnął ważne wyniki Delage, który pracował również nad sztuczną partenogenezą jeżowców. Metoda Delage'a polegała na wkładaniu jaj do roztworów, będących pewną mieszaniną soli, które się zwykle w wodzie morskiej znajdują, albo roztworów cukru i soli w różnych koncentracjach z dodatkiem pewnej ilości kwasu garbnikowego i amoniaku.

Wynikiem działania tych czynników na jajo był rozwój, który przeszedł nawet okres metamorfozy. Zwłaszcza gdy embrjonom podawano (Shearer i Lloyd), jako pokarm, kultury okrzemków, mógł rozwój postępować daleko.

Doświadczenia ze sztucznym dzieworództwem robione były z dodatnim wynikiem nad wielu klasami zwierząt bezkręgowych i kręgowych. Prócz jeżowców można także i inne szkarłupnie (rozwiazdy) pobudzić do partenogenezy. Badania, prowadzone na jajach robaków (Lillie, Loeb, Allyn i in.), mięczaków (Kostanecki, Loeb), zwierząt kręgowych, przedewszystkiem płazów i ryb (Bataillon, Loeb, Bancroft, Bogucki i in.) wykazały, że jaja tych zwierząt zdolne są do sztucznej partenogenezy.

Na uwagę z ogólnie biologicznego stanowiska zasługuje metoda Bataillon'a, który zwłaszcza w swoich doświadczeniach na płazach (różne

gatunki żab) uzyskiwał rezultaty pierwszorzędnej wagi. Bataillon nakłuwał jaja żab igłą platynową lub szklaną tak, że się tworzyły t. zw. extraowaty (małe kropelki ooplazmy, wypływające z jaja). Jaja tak uszkodzone rozpoczynały rozwój, który szedł bardzo różnie, ale pewien procent jaj w rozwoju osiągał nawet metamorfozy. Bataillon jest zdania, że rozwój następuje prawidłowo w tych jajach, w których elementy komórkowe (wędrujące leukocyty, czerwone ciała krwi), znajdujące się przypadkowo w galarecie, zostały mechanicznie wszczepione do ranki, zadanej jajom. Zanurzenie we krwi jaj nakłutych podnosi procent rozwijających się dalej jaj żabich.

Analizując partenogenetyczną podniechę rozwojową, dochodzi Bataillon do wniosku, że w pobudce rozwojowej dają się wyróżnić dwie fazy. Pierwsza z nich, t. j. faza z a k t y w o w a n i a, polega na wywołaniu stanu czynnego, który jednak nie jest prawidłowym dla życia jaja. Stan ten wywołany jest przez nakłucie jaja, co powoduje zmiany w przenikliwości jego plazmy, a zarazem eliminację z jaja pewnych substancji, hamujących jego rozwój. Ażeby jednak rozwój postępował prawidłowo, konieczne jest pewne uzupełnienie danej podniechy rozwojowej. Dzieje się to w drugiej fazie rozwoju, t. zw. k a r j o k a t a l i z i e, która polega na



Ryc. 107. Przekrój przez jajnik żaby, rozwiniętej drogą dzieworództwa. Według *J. Loeba i Bancrofta*.



Ryc. 108. Żaba — osobnik zupełnie ukształtowany, rozwinięty drogą dzieworództwa. Według *J. Loeba i Bancrofta*.

wszczepieniu w jajo zorganizowanego materiału, jakim mogą być komórki krwi lub limfy.

Hipoteza Bataillon'a różni się od pojmowania tego problemu przez Loeba, jednakże mimo różnic istnieją pewne zgodne zasady, np. roz-

działu na dwie fazy, z których pierwsza daje podniętą rozwojową, druga uzupełnienie, wzgl. rektyfikację poprzednio stworzonego stanu.

Jakiegokolwiek zatem są różnice w objaśnieniu zjawiska, stwierdzić możemy, że metodą Bataillona uzyskano kompletny rozwój. Bancroft i Loeb wyhodowali metodą Bataillona zwierzę, u którego dało się po metamorfozie wyróżnić pleć, jak wskazuje obraz gruczolu płciowego (Ryc. 107). W ten sposób mogły się rozwinąć zarówno samice, jak i samce.

Prace Loeba doprowadziły rozwój partenogenetyczny żab do zupełnie ukształtowanego organizmu (Ryc. 108). Badania ilości chromosomów wykazały, że ilość ta jest pełna, a więc taka sama, jak u zwierząt, które zawdzięczają swe pochodzenie zapłodnionemu jaj.

## 12) Problem podnięty rozwojowej w czasie zapłodnienia.

Zjawisko zapłodnienia ma pod względem biologicznym podwójne znaczenie: z jednej strony daje wprowadzenie plemnika do jaja podniętą rozwojową, która uruchamia moc twórczą elementu płciowego, z drugiej strony zespolenie w jedną morfologiczną całość elementów płciowych jest zjednoczeniem w zawiązku przyszłego pokolenia materialnych części, przenoszących na potomstwo właściwości dziedziczne rodziców.

Analiza obu tych procesów jest związana ze zjawiskiem zapłodnienia. Na tem miejscu musimy omówić istotę podnięty rozwojowej, jako problemat należący ściśle do embriologii. Z obserwacji morfologicznego przebiegu zapłodnienia wynika, że t. zw. karjogamja, czyli kopulacja jąder jest zjawiskiem najbardziej może charakterystycznym w całym procesie zapłodnienia; to też analiza momentów przyczynowych stara się przede wszystkim rozstrzygnąć, czy właściwie w karjogamji nie leży istota podnięty rozwojowej. Badania eksperymentalne O. i R. Hertwigów wykazywały, że u zwierząt możliwe jest zapłodnienie odłamka jaja, do którego wnika plemnik; Boveri, a potem Delage udowodnili, że także do bezjądrowych odłamków protoplazmy mogą wnikać plemniki i zapoczątkować rozwój. To zjawisko genezy embrjona z odłamka, z części (*μερος*) jaja nosi nazwę merogonji. Fakt, że odłamek bezjądrowy może być pobudzony do utworzenia zarodka dowodzi, że pobudka rozwojowa może być dana bez karjogamji tak, że wobec tego nie możemy w zjawisku kopulacji jąder upatrywać istoty podnięty rozwojowej.

Późniejsze prace nad przebiegiem zapłodnienia wskazywały na poważną rolę centrosomu plemnika. Ruch promienisty cząstek protoplazmy, który jest jednym z pierwszych objawów dokonanego zapłodnienia, wskazuje, że promienie te zogniskowują się w centrosomie, wprowadzonym



przez plemnik. Patrząc na cały ten obraz ruchów, ma się wrażenie, że to promieniowanie, które w wędrowce swej poprzedza główkę plemnika, zostało wywołane w plazmie jaja przez plemnik w szczególności przez jego centrosom. Szereg prac cytologicznych, które w tym dziale opublikował Boveri, doprowadziły go do postawienia hipotezy, mającej objaśnić podniecie rozwojową, która jest istotą zapłodnienia. Według Boveriego jajo jest komórką, która ma wszystkie części składowe, potrzebne do podziału komórkowego, z wyjątkiem centrosomu, który po ostatnich podziałach w okresie tworzenia ciałek kierunkowych uległ degeneracji. Przyjmując, że centrosom może powstać tylko z centrosomu, można dojść do wniosku, że jajo, wskutek braku centrosomu czynnego, jest komórką tak długo zostającą w spoczynku, dokąd się ten brak nie uzupełni. To uzupełnienie dokonywa się w czasie zapłodnienia przez wprowadzenie z plemnikiem centrosomu czynnego. Centrosom ten pobudza jajo do akcji czynnej: dookoła niego zaczyna się ruch plazmy jaja, wyrazem czego są promienie plazmatyczne, które ogniskują się w centrosomie plemnika, a które stwierdzić można zawsze tam, gdzie ma się zacząć podział komórkowy.

Ta hipoteza niesłychanie prosta ma podłoże ściśle morfologiczne. Jako założenie przyjmuje się, że centrosomy mogą powstawać tylko z centrosomów, oraz, że bez centrosomu podział jaja jest niemożliwy. Skoro w jaju centrosom uległ degeneracji, podział jest możliwy tylko po uzupełnieniu jaja przez wprowadzenie centrosomu plemnika.

Założenie to jednak nie utrzymało się z biegiem postępu naszej wiedzy. Odkrycie przez Loeba t. zw. sztucznej partenogenezy było punktem wyjścia także dla cytologicznych studjów w tym kierunku. Prace Wilsona wykazały powstawanie centrosomów »*de novo*« wśród plazmy jaja. Przypuszczenie zatem, że czynniki, wywołujące sztuczną partenogenezę, reaktywują zmarniały centrosom jaja, nie utrzymuje się wobec badań cytologicznych; te bowiem stwierdziły, że centrosomów może powstać równocześnie większa liczba, że powstają one wśród plazmy jaja, że genezą ich nie jest podział istniejącego centrosomu, a tworzą się one nawet wtenczas, gdy czynniki, wywołujące partenogenezę, działają na odłamek bezjądrowy plazmy. Bardzo wyraźnie wynika to też z prac Yatsu. Do doświadczeń nad dzieworódtwem sztucznem robaków używał Yatsu, jako materiału eksperymentalnego, także takich odłamków jaj, które powstały przez przecięcie całych jaj w okresie tworzenia ciałek kierunkowych. Centrosom jaja uczestniczył wtedy w tworzeniu figury karjokinetycznej ciała kierunkowego tak, że go niewątpliwie nie było w plazmie odłamka jaja, który poddawano działaniu czynników partenogenetycznych. Mimo to jednak centrosomy pojawiały się wyraźnie.

Te doświadczenia odbierają podstawę hipotezie o niezbędności cen-

trosomu plemnika do rozpoczęcia rozwoju, gdyż centrosomy mogą powstawać wśród plazmy bez udziału centrosomu rodzicielskiego.

Zwolna też przy postępach analizy dzieworódtwa sztucznego przesuwala się sprawa poznania istoty podniety rozwojowej na teren zjawisk fizyczno-chemicznych, które toczą się w jajach w czasie zapłodnienia. Hipoteza Fischera i Ostwalda, według której podnieta rozwojowa pozostaje w związku z przemianami stanu skupienia substancji koloidalnych, tworzących jajko, nie wytrzymała krytyki; być może, że to jest część zjawiska, ale nie całość zjawisk, będących istotą podniety rozwoju.

To też dopiero dokładniejsza analiza sztucznego dzieworódtwa, przeprowadzona przez Loeba, dała podstawę do wyjaśnienia także tej podniety rozwoju, którą wprowadza plemnik. W rozumowaniu tu przyjętem, wychodzimy z założenia, że skoro przy pomocy czynników sztucznych, zależnych od nas, jesteśmy w stanie odtworzyć taki sam bieg rozwoju, jaki występuje po zapłodnieniu, to analiza przyczyn, pobudzających do rozwoju, wykazuje, że są one w obu przypadkach te same lub analogiczne.

Z prac Loeba nad sztuczną partenogenezą wynika, że w całym zjawisku wyróżnić można dwie fazy. W pierwszej, w której objawem zewnętrznym było wywołanie sztuczne błony na powierzchni jajka, dokonuje się rozpad powierzchniowy ooplazmy, t. zw. cytoliza. Ta cytoliza powierzchniowa jest równocześnie podniętą do energiczniejszej akcji utleniania. Badania nad oznaczeniem natężenia zjawisk utleniania (Warburg, Loeb i Westoney) wykazały, że procesy utleniania idą istotnie żywiej w jajach, na powierzchni których utworzyła się błona. Plemnik wprowadza do jajka specyficzną substancję, którą Loeb nazwał lizyną, a Robertson zdołał ją nawet wyosobnić z plemników. Ta substancja wywołuje powierzchniową cytolizę, a równocześnie pobudza oxydację energiczniejszą w jajach, które uzyskują tę pierwszą podniętą do rozwoju.

W drugiej fazie sztucznego dzieworodnego podniecenia jaj do rozwoju (expozycja w atmosferze beztlenowej lub płynach hipertonicznych) dokonywa się pewnego rodzaju rektyfikacja rozpoczętego procesu utleniania, jak gdyby wprowadzenie go na właściwe tory. Gdy podniętą rozwojową wywołuje sam plemnik, wprowadza on prócz lizyny także drugą substancję, której zadaniem jest uregulowanie akcji utleniania. Ta zrektifikowana oxydacja doprowadza w biegu rozwoju do przeróbki substancji plazmatycznej w substancję jądrową. Jak wielki przyrost substancji jądrowej nastąpił, widać z porównania ilości substancji jądrowej w jajach z ilością tej substancji zorganizowanej we wszystkich jądrach zarodka z późniejszych okresów (np. blastuli).

Dalsze badania zjawisk, związanych z istotą podniety rozwojowej, powinny bliżej wyjaśnić naturę tych substancji. Droga do tego byłaby

praca nad wyosobnieniem tych substancyj, potrzebnych do wywołania poszczególnych faz zjawiska rozwoju.

### 13) Oddziaływanie jaj na plemnik.

Przy opisie właściwości fizjologicznych plemników mówiliśmy, że w niektórych ustrojach, zwłaszcza roślinnych, substancje, wydzielone najprawdopodobniej przez jaja, oddziałują na plemniki i nadają im ruchowi pewien kierunek. U zwierząt, jak podane było poprzednio, te wpływy chemotaktyczne ze strony żeńskich elementów płciowych nie dały się dotąd wykazać. Z doświadczeń jednak, prowadzonych przez amerykańskich badaczy (F. R. Lillie, E. E. Just, J. Loeb) wynika, że jaja też mogą oddziaływać na plemniki, wywoływać wśród nich zjawiska, które podzielono na trzy kategorie: 1) aktywacja, 2) agregacja, 3) aglutynacja.

Pod wpływem działania jaj, a w szczególności substancyj, wydzielanych przez jaja, a przechodzących z jaj do otaczającego je środowiska, powstawać mogą objawy pobudzania plemników do energiczniejszych ruchów, czyli t. zw. aktywacja plemników. Woda morską, w której jaja leżały przez pewien czas, oddziaływała na plemniki tak, jak same jaja. Pod tym wpływem plemniki zbierają się po pewnym czasie w grupy, wyglądające jak obłoczki: jest to zjawisko agregacji, a dalszym jego stopniem jest zlepianie się główek plemników ze sobą, to jest t. zw. aglutynacja

Co do aktywacji, to w literaturze obecnej mechaniki rozwoju toczy się dyskusja nad tem, czy istnieje specyficzność gatunkowa wywołania podniecia ruchowej dla plemników. Być może, że stopień tej specyficzności wchodzi w rachubę przy motywach, dlaczego obce plemniki w bardzo znacznym procencie nie mogą wywołać zapłodnienia w jajach innego gatunku.

Agregacja różni się od aglutynacji: gdy zbite w kłębki wskutek agregacji plemniki potrząsać w wodzie morskiej, wtedy rozpierzną się natychmiast, podczas gdy zaglutynowane plemniki są wprost pozlepiane ze sobą i nie mogą się rozłączyć. Zresztą aglutynacja trwać może również nieraz przez krótki czas. Zjawisko aglutynacji jest bardzo pospolite u bakteryj, a co się tyczy plemników, to dopiero ostatnie lata przysporzyły w tym kierunku wiadomości. Dziś wiemy, że aglutynacja jest bezpośrednio następstwem działania aglutyniny. Aglutynacja występuje albo bezpośrednio przy zetknięciu plemników z jajem, albo też jest ona wywołana przez działanie takiej wody morskiej, w której jaja danego gatunku leżały i niewątpliwie wydzieliły do niej aglutyninę. Aglutynacja może być zja-

wiskiem odwracalnym, a wywołuje ją w zasadzie działanie specyficznego aglutyniny, t. zn. aglutyniny tego samego gatunku zwierzęcego. Według niektórych autorów (F. R. Lillie) aglutynacja i aktywacja są następstwem działania tej samej substancji. Sprawa ta jednak dotąd jest niepewną (J. Loeb).

#### 14) Zapłodnienie krzyżowe i heterogeniczne.

Zapłodnienie jest, jak to wynika z poprzednich rozdziałów, zjawiskiem, które polega na łączeniu się ze sobą elementów płciowych tego samego gatunku. Wiadomo, że krzyżowanie, t. j. zapłodnienie spermą jednego gatunku jaj drugiego gatunku zwierząt, albo jest wogóle nie do przeprowadzenia, albo też udaje się bardzo trudno, w niewielkim procencie. Niejednokrotnie pozostaje to w związku już z trudnościami zaplemnienia, zwłaszcza, gdy organy kopulacyjne różnią się wymiarami tak znacznie od siebie, że kopulacja samca z samicą jest niedopuszczalna. Kiedy indziej jednak, nawet gdy się elementy płciowe, np. przy zewnętrznym zaplemnieniu, spotkają ze sobą, plemnik nie jest w stanie zapłodnić jaja obcego gatunku. Zbadanie przyczyny tej odporności jest niezmiernie trudne, dotąd też wytłumaczenia tego zjawiska nie mamy. Indywidualność jaj i plemników odgrywa tu ogromną rolę, bo widać nieraz, że na kilkaset jaj czasem tylko kilka da się zapłodnić plemnikami obcego gatunku, a inne pozostają odporne i nie wpuszczają obcych plemników do środka ooplazmy.

W wielu przypadkach, gdy się nawet uda zapłodnienie krzyżowe, to rozwój idzie niedługo, lub czasowo się przerywa. Nieraz zarodki żyją czas jakiś w tem samym stadium, nie posuwając się dalej w rozwoju, a potem ulegają rozpadowi. Czasem bastardy, które powstały przez skrzyżowanie, rozwijają się prawidłowo dalej, wydają potomstwo, lub też pozostają jałowe.

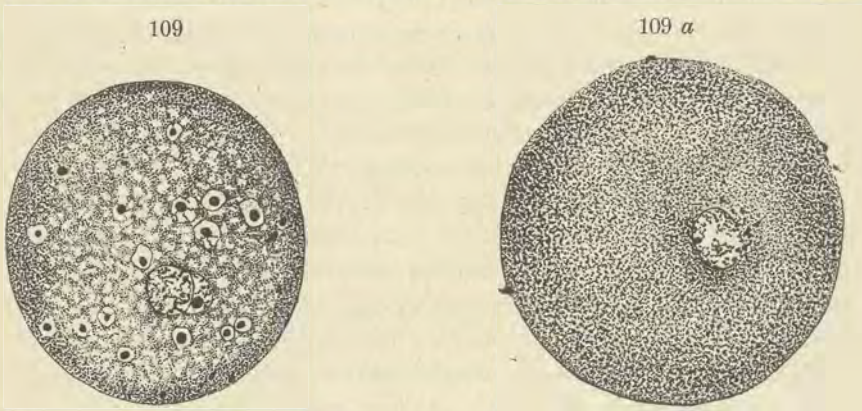
Odleglejsze od siebie formy, a więc różne rodzaje, rodziny, klasy, trudno jest oczywiście doprowadzić do zapłodnienia. Badania D u n g e r n a nad skrzyżowaniem jaj jeżowca z plemnikami rozgwiazdy wskazywały na toksyczne oddziaływanie substancji, wydzielanych przez jaja, na plemniki obcych rodzin. Jest to jednak zjawisko wyjątkowe, które nie objaśnia wszystkich przypadków. Często tego oddziaływania toksycznego niema, a i tak skrzyżowanie jest niemożliwe. Czasem udaje się kombinacja skrzyżowania 2-ch rodzajów, a odwrócenie tej kombinacji nie da się skutecznie, lub z wielką trudnością; tak np. stwierdzono, że zupełnie inne rezultaty otrzyma się przy skrzyżowaniu jeżowców samicy *Echinus*, a samca *Paracentrotus*, niż gdy *Paracentrotus* występuje jako matka, a *Echinus* jako ojciec.

Doświadczenia, prowadzone przez J. L o e b a, wykazały, że niejedno-

krotnie zapłodnienie między dwiema gromadami zwierząt da się przeprowadzić, gdy się zmieni skład chemiczny otaczającego środowiska. Loeb udowodnił, że np. podniesienie alkalescencji otaczającego środowiska ma dla krzyżowego zapłodnienia zasadnicze znaczenie. Dodanie niewielkiej ilości lugu sodowego do wody morskiej stwarza warunki, w których udaje się zapłodnienie między filogenetycznie odległymi formami. Jest to tak zwane heterogeniczne zapłodnienie. W środowiskach, w których jaja zapładniały się obcą spermą, nie udawało się zapłodnienie nasieniem tego samego gatunku.

Metodą, podaną przez J. Loeba, przeprowadzono skrzyżowanie różnych grup zwierzęcych, w których odbywa się zaplemnienie wewnętrzne. Loeb sam skrzyżował jeżowca z rozgwiazdami, Godlewski przeprowadził zapłodnienie jaj jeżowców nasieniem liliowców (*Antedon rosacea*), a później pobudził do rozwoju jaja jeżowców nasieniem robaka (*Chaetopterus*), Kupelwieser zapładniał jeżowce nasieniem mięczaka (*Mytilus*).

Przy wszystkich tych kombinacjach tworzyła się błona i rozpoczął się rozwój. Należy jednak stwierdzić, że pobudka rozwojowa w różnych kombinacjach zapłodnienia heterogenicznego miała różne natężenie, a także samo zapłodnienie przebiegało niejednakowo nawet pod względem morfologicznym. W niektórych kombinacjach, np. jaj jeżowców z plemnikami liliowców następowało istotne zapłodnienie z trwałą karjogamją.



Ryc. 109. Jajo jeżowca *Paracentrotus* zapłodnione polispermicznie plemnikami mięczaka *Dentalium*. 109 a. Eliminacja chromosomów obcych z jądra kopulacyjnego. — Według Godlewskiego.

Gdzie indziej, np. przy heterogenicznym zapłodnieniu jaj jeżowców plemnikami robaka (*Chaetopterus*), jądra elementów płciowych kopulowały ze sobą, czasem występowała polispermja (Ryc. 109), ale potem jądro jaja wyrzucało obce chromosomy (Ryc. 109 a). Przy zapłodnieniu jaj jeżowca

sperma mięczaków tworzyła się błona, ale rozwój nie postępował, o ile nie wkładano jaj na pewien okres czasu do hipertonicznej wody morskiej. W tym zatem przypadku zjawisko rozwojowe sklasyfikowaćby można, jako pewnego rodzaju sztuczną partenogenezę, gdyż plemnik wywoływał tylko pierwszą fazę podniety rozwoju, a uzupełnienie jej następowało przez działanie płynów hipertonicznych. W tej działalności obcych plemników mamy też pewne uzasadnienie poprzednio podanego podziału zjawiska na dwie różne fazy: podniety do oksydacji i wdrożenia jej we właściwe tory.

Sprawy dziedziczności wskazywały również na charakter partenogenetyczny rozwoju, t. j. na znaczenie plemnika raczej jako czynnika pobudki rozwojowej, nie zaś jako grupy materialnych cząstek, które mają wpływ morfogenetyczny na rozwijające się pokolenie. Charakterystyczne jest w tym względzie zachowanie się chromatyny męskiej. Nie odmawiając protoplazmie komórek rozrodczych pewnego wpływu na proces przenoszenia cech dziedzicznych na potomstwo, uważać musimy w myśl badań, zarówno mechaniki rozwoju, jak wyników prac nad krzyżowaniem gatunków, chromosomy jako substancję, biorącą udział przedewszystkiem w przenoszeniu cech dziedzicznych. Otóż w przypadkach zapłodnienia heterogenicznego tam, gdzie niewykonalne jest stworzenie elementu, kojarzącego tak bardzo sprzeczne tendencje rozwojowe, chromatyna męska albo wogóle nie wchodzi w jądro kopulacyjne i ulega degeneracji w plazmie, albo jest eliminowana po kopulacji i nie bierze udziału nawet w utworzeniu figury karjokinetycznej (Ryc. 109 a). Są jednak kombinacje krzyżowe, gdzie chromosomy męskie dadzą się prześledzić jeszcze w biegu rozwoju bastarda, który powstał ze skrzyżowania. Widać to np. w połączeniach różnych rodzajów jeżowców *Sphaerechinus granularis* i *Echinus microtuberculatus*, albo w heterogenicznym rozwoju *Echinus* ♀ - *Antedon* ♂. Wtenczas ma się jednak wrażenie, że kultura taka, po dojściu do pewnego momentu rozwoju wygląda jakby zatruta. Jakiś czas rozwój dalej nie postępuje, embrjony żyją, ale nie posuwają się ani na krok poza pewne stadjum krytyczne, a po paru dniach, nie postąpiwszy nic w rozwoju, ulegają rozpadowi.

Dodatkowo chciałem tu wspomnieć o doświadczeniach nad sztucznym krzyżowym zapłodnieniem u owadów, robionych przez Pr z i b r a m a, który przeprowadzał sztuczne zaplemnienie między dwoma rodzajami owadów *Mantis religiosa* i *Sphodromantis bioculata* w ten sposób, że spermatofofy *Mantis* wprowadzał do kloaki *Sphodromantis*. Wylączne tu ujawnianie się cech matki doprowadza do wniosku, że rola plemnika ogranicza się jedynie do dania podniety rozwojowej.

I w a n o f f pracował nad sztucznym zaplemnianiem u ssaków przez nasienie zwierząt należących do innych rodzin lub rzędów. Zaplemnienie

przeprowadzano przez wstrzyknięcie do pochwy samicy nasienia, uzyskanego sztucznie u samca innego gatunku. Zaplemnienie w wielu przypadkach było owocne. Sprawa ta jednak wymaga dokładniejszej rewizji ze stanowiska biologicznego.

### **15) Antagonistyczne działanie spermy, pochodzącej z samców, należących do filogenetycznie odległych form, przy wywołaniu podniety rozwojowej.**

Z poprzednich rozdziałów wiemy, że jaja zwierząt, które z łatwością dadzą się zapłodnić spermą własnego gatunku, można też pobudzić do rozwoju nieraz, przy zastosowaniu pewnych zmienionych warunków zewnętrznych, nasieniem obcych gatunków, niejednokrotnie filogenetycznie odległych. Nasuwało się przeto pytanie, w jaki sposób działać będzie na jaja danego gatunku mieszanina nasienia własnego z obcą spermą, zdolną do wywołania zapłodnienia heterogenicznego. Stwierdzono np., że jaja jeżowców, które łatwo jest sztucznie zapłodnić nasieniem własnego gatunku, można zapłodnić spermą robaka *Chaetopterus* lub mięczaka *Dentalium*. Te same jaja poddawano też (Godlewski) działaniu mieszaniny spermy danego gatunku, t. j. *Sphaerechinus* i spermy robaka *Chaetopterus*. Stwierdzono przytem, że o ile te dwa gatunki nasienia oddziaływały na siebie wzajemnie około kwadransa czasu, to mieszanina ta pozostaje bez wpływu na jaja. Żadne z nich nie zostaje oblonione, a plemniki, które mają zdolność zapłodnienia jaj, gdy każdy gatunek działa oddzielnie, tutaj zatracają zdolność wywołania podniety rozwojowej. W zjawisku tem ujawnia się antagonistyczne działanie obcej spermy. Nasienie jednego gatunku przeszkadza spermie drugiego w zaktywowaniu swych właściwości wzbudzania podniety rozwojowej.

Dalsze badania (Godlewski) wykazały, że nie tylko nasienie obcego gatunku oddziaływa antagonistycznie, ale że dodanie pewnej ilości krwi mięczaka *Dentalium* do nasienia jeżowca *Sphaerechinus* znosi u niego zdolność zapłodnienia jaj własnego gatunku. Zarówno jednak przy mieszaniu nasienia ze spermą obcą, jak z krwią obcych gatunków, musi się pozostawić pewien czas na wywołanie tych zmian, które się objawiają przez zahamowanie zdolności wzbudzenia podniety rozwojowej.

Bliższego wytłumaczenia tych antagonistycznych działań obcych sperm szukać należy może w wynikach badań serologicznych, gdzie zaobserwowano analogiczne zjawisko, dotychczas jednak uzasadnionego ich wyjaśnienia nie mamy.

## II.

# BRÓZDKOWANIE (*Segmentatio*).

### 1) Pojęcie brózdowania, ogólne uwagi o typach przebiegu brózdowania.

Jajo, które otrzymało przez zapłodnienie, lub też samo wytworzyło na drodze dzieworództwa podnieję do rozwoju, wchodzi w okres przemian morfologicznych, co w komórce jajowej ujawnia się przede wszystkim jako podział: cząstka żywej materji, zorganizowana początkowo w jednolitą całość, rozdziela się na komórki potomne, t. zw. blastomery, stanowiące materiał budowlany do utworzenia ustroju zarodka.

Zjawisko podziału jaja, a potem jego komórek potomnych, nosi nazwę brózdowania. Nazwa przyjęta pochodzi stąd, że na powierzchni zarodka widać w tym okresie rozwoju zarysowujące się brózdy, które są zewnętrznymi brzegami płaszczyzn podziałów komórkowych. Płaszczyzny te ograniczają elementy komórkowe, stanowiące pokolenia potomne zapłodnionego jaja, czyli blastomery.

Brózdy, zarówno jak i płaszczyzny, rozdzielające blastomery, zorientowane są w pewien sposób w stosunku do osi jaja, t. j. do linii, łączącej z sobą dwa bieguny jaja: twórczy (czyli animalny) i odżywczy (czyli wegetatywny). Do oznaczenia kierunku przebiegu brózd używamy terminów, zapożyczonych z geografji — mówimy o brózdach południkowych, jeśli płaszczyzny podziału przechodzą przez oś jaja i oba bieguny; równoleżnikowe są brózdy, idące prostopadle do osi jaja, z pomiędzy zaś brózd równoleżnikowych biegnącą w równym oddaleniu od obu biegunów jaja nazywamy brózdą równikową. Jeżeli wreszcie płaszczyzny podziału wcale się nazewnętrz nie zaznaczyły, a biegnąc równolegle do powierzchni jaja, wzgl. zarodka, odcinają warstwę powierzchną od głębszych komórek, wtedy mówimy o płaszczyznach stycznych, czyli tangencyalnych.



Stwierdzonem zostało, że płaszczyzny podziału biegną z pewną prawidłowością, różną, zależnie od rozwoju oddzielnych gatunków, jednak zarówno tempo podziału, jak i kierunek płaszczyzn, przecinających zarodek, oraz kolejność, z jaką płaszczyzny różnego kierunku następują po sobie, są stałe dla poszczególnych tych gatunków.

Początek procesu brózdowania ujawnia się przez wystąpienie pierwszego podziału karjokinetycznego w jaju zapłodnionem, przyczem jednolity dotychczas twór komórkowy rozpada się na dwa blastomery. Od tego czasu mamy do czynienia już nie z jajem, ale z zarodkiem. Termin »jajo« musi być zarezerwowany dla jednokomórkowego zawiązka przyszłego ustroju, to też odkąd nastąpił pierwszy podział, używanie nazwy »jajo« jest niedopuszczalne; mamy bowiem wtedy do czynienia z zarodkiem 2, 4, 8, 16 itd. blastomerowym. Kiedy następnie w zarodku wytworzy się bardzo znaczna ilość komórek blastomerowych, mówimy o stadjum moruli (nazwa pochodzi z podobieństwa zarodka takiego do owocu morwy). Przez rozstępy elementów komórkowych powstaje wśród nich charakterystyczna dla tego okresu rozwoju, okrągła lub szczelinowata jama, t. zw. *blastocoel*. To stadjum jest ostatniem z okresu brózdowania; w embriologii nosi nazwę *blastuli*. Na niem kończy się główny okres rozdrabniania materiału budowlanego, przeznaczonego na tworzenie ustroju, a rozpoczyna się nowa faza przemian morfogenetycznych, którą nazywamy tworzeniem listków zarodkowych. Rozwój w okresie brózdowania sprowadza nie tylko ilościowe zmiany w liczbie komórek, składających się na ustrój zarodkowy, ale wywołuje też różnice w charakterze jakościowym; różnice te między składnikami zarodka mogą się z postępem brózdowania potęgować. Blastomery lub ich grupy mogą się wtedy różnić między sobą tak, jak później poszczególne narządy. Zróznicowanie między blastomerami niejednokrotnie nie da się nawet wykazać przez morfologiczne mikroskopowe badanie, wyniki badań eksperymentalnych wykazują bardzo wyraźnie zaznaczające się różnice w zdolnościach twórczych i w wewnętrznych właściwościach fizjologicznych blastomerów.

Przebieg i kształtowanie się brózdowania zależy w wysokim stopniu od budowy jaja, jego rozmiarów, oraz wewnętrznej jego organizacji. Wiemy, że jaja różnią się od siebie zawartością różnych ilości deutoplazmy i różnym rozmieszczeniem wśród protoplazmy tych materiałów zapasowych (por. str. 48 i nast). Od ilości nagromadzonej deutoplazmy, a także od jej rozmieszczenia wśród jaj zależne jest tempo podziału, oraz rozciągłość i ułożenie płaszczyzn podziałowych.

Jaja oligolecytalne ulegają podziałowi w ten sposób, że brózda zarysowuje się nie tylko na powierzchni jaja, ale i przechodzi całkowitą płaszczyzną podziału przez całe jajo, rozdzielając je na dwa blastomery, zu-

pełnie od siebie wyodrębnione. To samo dzieje się przy podziale blastomerów: cały blastomer rozpada się na dwie potomne komórki.

Ten typ brózdtkowania, występujący u jaj oligo- i mezolecytalnych, typ, w którym jajo zostaje całkiem podzielone, nosi nazwę brózdtkowania całkowitego (*segmentatio totalis, vel holoblastica*). Natomiast takie jaja, w których jest duża ilość deutoplazmy (jaja polilecycytalne) wykazują wyraźnie objęcie, jako terenu podziałów, tylko pewnej warstwy ooplazmy, pospolicie tej, która mieści w sobie przeważnie protoplazmę. Brózdy, rozdzielające jajo, nie przenikają daleko do terenu zajętego wyłącznie przez deutoplazmę. Wynikiem tego jest t. zw. cząstkowe, albo meroblastyczne brózdtkowanie (*segmentatio partialis, vel meroblastica*). Zależnie od ugrupowania protoplazmy w stosunku do deutoplazmy, brózdtkowania ulega albo krążek protoplazmy, zgromadzonej na biegunie twórczym jaja, albo też podziały obejmują warstwę protoplazmy, osłaniającą kulę żółtka na całej powierzchni. W obu ostatnich przypadkach masa deutoplazmatyczna pozostaje niepodzielona: stąd też pochodzi nazwa brózdtkowania »cząstkowego«.

Zanim przejdziemy do szczegółowego omawiania obu wspomnianych typów brózdtkowania, a więc całkowitego i cząstkowego, trzeba poświęcić jeszcze parę uwag t. zw. regułom brózdtkowania.

## 2) Reguły brózdtkowania.

Mówiliśmy poprzednio o tem, że brózdtkowanie przebiega z pewną, właściwą każdemu gatunkowi prawidłowością, która jest wynikiem wewnętrznej organizacji jaj różnych typów zwierzęcych, a przede wszystkim rozmieszczenia deutoplazmy i ustosunkowania jej do protoplazmy w jaju. Przypatrując się tej prawidłowości zjawisk brózdtkowania, zależnej od rozmieszczenia deutoplazmy w jajach różnych zwierząt, widzimy, że deutoplazma stanowi niejako balast przy podziale, że to jest do pewnego stopnia materiał bierny, który ma być dzielony, podczas gdy protoplazmie przypada rola czynna. Przyjmując ten fakt pod uwagę, oraz pamiętając, że brózdtkowanie nie jest niczem innym, jak podziałem karjokinetycznym komórki, będziemy mogli z łatwością zrozumieć wszystkie reguły brózdtkowania.

Ponieważ główne zasady podziału komórkowego mają i tu zastosowanie, przeto pierwsza reguła brózdtkowania, wypływająca właściwie z praw podziału komórkowego, nie potrzebuje oddzielnego uzasadnienia. Reguła ta da się ująć w sposób następujący:

- 1) Płaszczyzna podziału (wzgl. brózda) przechodzi pro-

stopadle do wrzecionka karjokinetycznego. Ze względu na to, że płaszczyna podziału przechodzi przez równik wrzecionka karjokinetycznego, położenie jądra w jajku jest miarodajne co do umiejscowienia płaszczyny podziału jaja, wzgl. blastomeru.

2) Wśród ooplazmy układa się jądro, a także oś wrzecionka karjokinetycznego w środku największego nagromadzenia protoplazmy i w kierunku osi głównej masy plazmatycznej. Jeżeli protoplazma nagromadzona jest głównie na biegunie animalnym, ale i półkula jaja wegetatywna nie jest jej zupełnie pozbawiona (jajo żaby), wtedy jądro ułoży się nie w środku jaja, ale będzie leżeć bliżej bieguna twórczego. Wrzecionko ustawia się prostopadle do osi jaja, a wynikiem tego będzie w myśl pierwszej reguły brózdowania to, że dwie pierwsze brózdy przejdą południkowo.

Jeżeli natomiast protoplazma ułoży się w postaci tarczy na powierzchni żółtka (np. jajo ptaków), to jądro jaja leży wśród tej tarczy i wtedy oś wrzecionka układa się niejako równolegle do powierzchni jaja, a prostopadle do jego osi. Wtenczas to oczekiwać należy występowania południkowych bród, dzielących jajo, względnie nagromadzoną na powierzchni żółtka protoplazmę.

3) Tempo podziału jest wprost proporcjonalne do ilości nagromadzonej w danym odcinku jaja protoplazmy, a odwrotnie proporcjonalnie do ilości deutoplazmy tamże zebranej. Reguła ta będzie jasną, jeśli pamiętać będziemy, że deutoplazma jest materiałem biernym, że czynność podziału przeprowadza protoplazma, to też im jej jest więcej, tem łatwiej odbywa się podział. Przez taki stosunek proto- do deutoplazmy w wyznaczeniu tempa podziału objaśnić można np. występowanie przy brózdowaniu jaj płazów (u żaby) stadium 12 blastomerów. Gdyby na obu półkulach zarodka tempo podziału biegło równomiernie, jajo dzieliłoby się w ten sposób, że po stadium 2-ich blastomerów mielibyśmy 4, potem 8, a następnie 16 komórek. Tymczasem, gdy zarodek podzieli się na 8 blastomerów, mamy na jednej półkuli zarodka 4 blastomery bogatsze w protoplazmę, aniżeli 4 blastomery, ułożone na biegunie wegetatywnym. W myśl trzeciej reguły brózdowania pierwsza grupa blastomerów podzieli się wcześniej od drugiej, bogatszej w deutoplazmę. Tak więc nastąpi chwila, gdy po stronie bieguna animalnego będziemy mieli już 8, a po stronie wegetatywnej jeszcze 4 blastomery, czyli że zarodek będzie złożony z 12 blastomerów.

Jako zatem wynik tej trzeciej reguły trzeba przyjąć następującą czwartą regułę brózdowania:

4) Wielkość blastomerów jest odwrotnie proporcjonalna do ilości nagromadzonej protoplazmy, a wprost propor-

cyjonalna do ilości deutoplazmy, zawartej w danym odcinku jaja. Ponieważ przy większym skupieniu protoplazmy tempó podziału jest szybsze, przeto wynika stąd, że odcinek o dużej ilości protoplazmy będzie bardziej rozdrobniony na oddzielne komórki, aniżeli odcinek, bogaty w deutoplazmę. Jeżeli wskutek organizacji jaja cała protoplazma nagromadzona jest na jednym biegunie, a cała deutoplazma na drugim odżywczym, to jasną jest rzeczą, że ten ostatni biegun wcale się nie podzieli, podczas gdy animalny biegun pokryty jest już drobnociuchnemi blastomerami. Jaja telolecytalne (porówn. str. 49), które mają wyłącznie prawie po jednej stronie nagromadzoną protoplazmę, a po drugiej deutoplazmę, jak np. jaja gadów lub ptaków, wykazują brózdowanie cząstkowe (meroblastyczne). W takich jajach biegun wegetatywny zostanie niepodzielony, podczas gdy na animalnym wytwarza się tarcza, złożona z drobnych komórek.

Zależność typu brózdowania od rozmieszczenia deutoplazmy została udowodniona przez badanie eksperymentalne nad brózdowaniem. Doświadczenia, robione przez O. Hertwiga i B. Konopacką wykazały, że przez poddanie działaniu siły odśrodkowej, przy użyciu centryfugi, da się zmienić typ budowy niektórych jajek. Jaja płazów np., których deutoplazma nagromadzona jest wprawdzie więcej po stronie wegetatywnej, ale także i na animalnej, można przez wirowanie zmienić w jaja telolecytalne, a wtedy ich typ brózdowania holoblastyczny przechodzi w meroblastyczny. Ponieważ jednak protoplazma jest gatunkowo cięższa, przeto przy centryfugowaniu następuje jej przegrupowanie z protoplazmą: cała deutoplazma przechodzi wtedy do bieguna wegetatywnego, a gatunkowo lżejsza protoplazma zbiera się na biegunie animalnym. Wynikiem tego będzie zmiana typu brózdowania. Jeżeli działaniu siły odśrodkowej poddawano jajo, albo zarodek w stadjum 2 lub 4 blastomerów, a więc przed utworzeniem brózdki równoleżnikowej (Konopacka), wtedy brózdowanie jaj płazów ma charakter cząstkowego (meroblastycznego), t. j. takiego, jak w jaju ptaków.

### 3) Szczegółowe omówienie typu brózdowania.

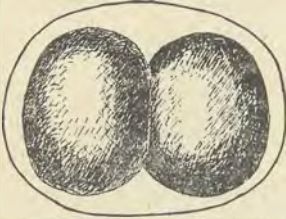
Poznawszy w ten sposób reguły brózdowania, możemy przejść do szczegółowego opisu typów tego okresu rozwoju. Dla pewnego zeschematyzowania będziemy musieli w niektórych razach wciągnąć do rozważań zwierzęta bezkręgowce, — poza tem zaś będziemy wyłącznie omawiać brózdowanie kręgowców.

W brózdowaniu, jak już poprzednio wspominaliśmy, wyróżniamy dwa główne typy: brózdowanie całkowite i cząstkowe.

a) **Brózdowanie całkowite.** (*Segmentatio totalis, vel holoblastica*). Brózd-

kowanie całkowite może przebiegać w ten sposób, że wskutek następujących po sobie podziałów w jaju powstają blastomery równe — będzie to a) brózdowanie całkowite równomierne (*segmentatio holobla-*

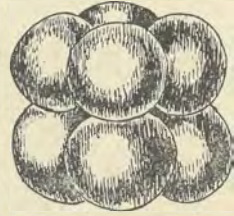
110



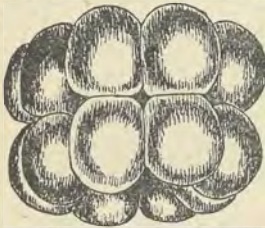
111



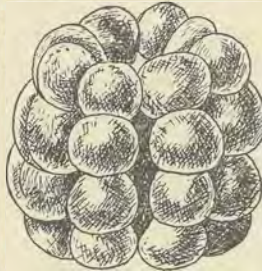
112



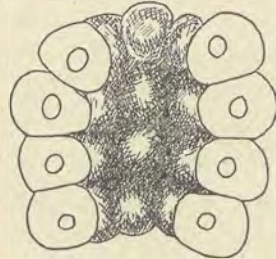
113



114

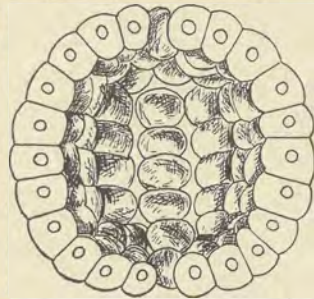


115



Ryc. 110—116. Brózdowanie całkowite, równomierne szkarłupnia-strzykwy *Synapta*: Ryc. 110, stadium 2ch blastomerów. Ryc. 111, stadium 4ch blastomerów. Ryc. 112 — 8miu blastomerów, Ryc. 113 — 16tu blastomerów. Ryc. 114 — 32ch blastomerów (w całości). Ryc. 115, to samo w przekroju. Ryc. 116, stadium 128miu blast. w przekroju, z jamą blastuli. Według *Selenki z Korschelta i Heidera*.

116



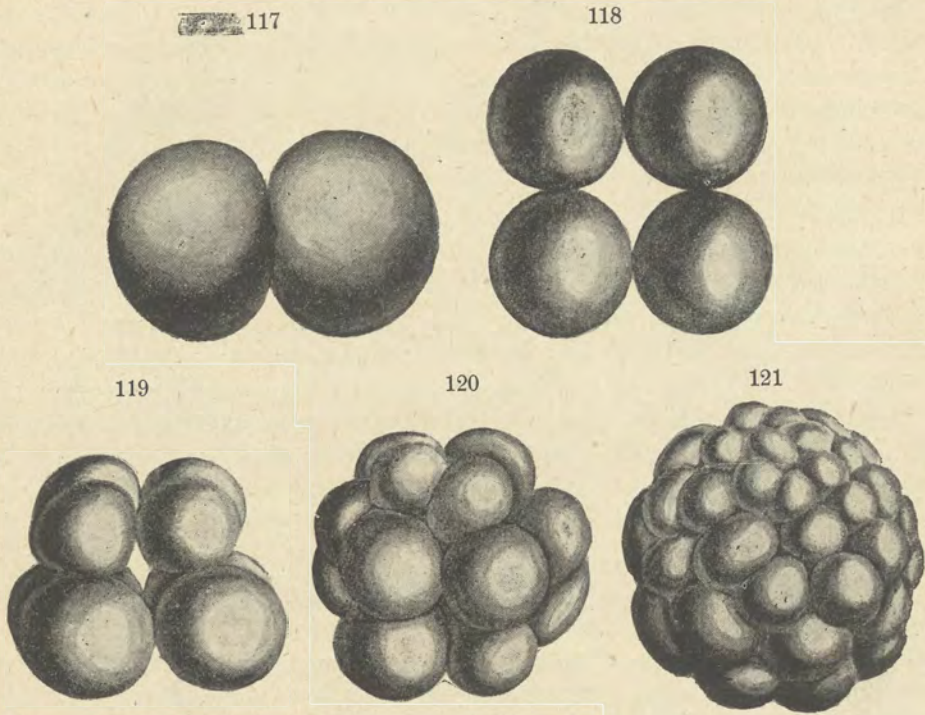
*stica aequalis*). Bardzo jest mało zwierząt, u których brózdowanie przebiega ściśle według typu równomierności, a między kręgowcami niema ich wcale. Ten typ brózdowania objaśnić możemy np. na rozwoju jaja zwierzęcia z rzędu szkarłupni: *Synapta* (gromada: strzykwy). Jajo oligolecytalne tego zwierzęcia dzieli się w ten sposób, że każda następująca brózdka ustawia się prostopadłe do poprzedzającej. Pierwsza brózdka przechodzi południkowo i rozdziela jajo na dwa blastomery (Ryc. 110), a brózdy, powstające w każdym z dwóch świeżo utworzonych blastomerów, biegają

znowu południkowo, tworząc stadjum 4-ch blastomerów (Ryc. 111). Teraz karjokinezy, rozpoczynające się w tym okresie równocześnie we wszystkich 4-ch blastomerach, stworzą płaszczyzny, które przetną komórki w równiku. Płaszczyzny te ustawiają się zatem prostopadle do płaszczyzn podziału poprzedniej generacji komórkowej, a fakt, że znajdują się one w połowie komórki, a więc w jej równiku (nie w równoleźniku) jest gwarancją, że blastomery, które powstaną tą drogą podziału, będą sobie równe. Po tym dokonanym podziale zarodek złożony jest już z 8-miu blastomerów (Ryc. 112) — następne stadjum 16-blastomerów (Ryc. 113) powstaje przez wytworzenie się południkowych płaszczyzn podziału, i w ten sposób brózdowanie postępuje dalej, tworząc zarodek z 32 (Ryc. 114), 64 (Ryc. 116) itd. elementów blastomerycznych.

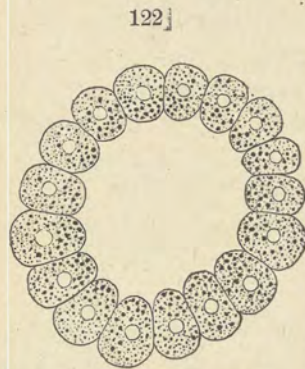
Już w okresie 32 komórek widać (Ryc. 115), że między nimi pojawia się szczelina, a komórki mają dążność do zajęcia położenia jak najbardziej obwodowego. Komórki blastomeryczne tych późniejszych okresów brózdowania wydzielają ciecz, która wypełnia tworzącą się między nimi jamkę. W okresie 128 blastomerów, które to stadjum znajduje się w przekroju na ryc. 116, widać, że jamka ta ma dość znaczne rozmiary. To stadjum rozwoju nosi nazwę blastuli, a jamę, zawartą w niej, nazywamy jamą blastuli, albo blastocoelem. Stadjum, zwane blastulą, stanowi zakończenie okresu brózdowania, jakkolwiek jeszcze przez cały czas trwania blastuli komórki, stanowiące jej ścianę, dzielą się intensywnie. Wynikiem tego jest, że ścianka blastuli zbudowana jest z coraz drobniejszych komórek. Na tem kończy się okres brózdowania.

Brózdowanie prawie równomierne (*segmentatio holoblastica adaequalis*) jest typem brózdowania najbardziej zbliżonym do brózdowania równomiernego. Stadjum 2-ch blastomerów (Ryc. 117) i 4-ch blastomerów (Ryc. 118) nie różni się niczem od obrazu brózdowania całkowitego równomiernego. Różnica ujawnia się dopiero w okresie 8 blastomerów. Brózdowanie prawie równomierne spotykamy u zwierząt, których jaja są oligo- i mezolecytalne. Wśród prototypu kręgowych ten typ brózdowania występuje u przedkręgowców (*praechordata*), np. u lancetnika (*Amphioxus lanceolatus*). Jajo tego zwierzęcia można zapładniać sztucznie i obserwować na niem bieg zjawisk rozwojowych. Po wydzieleniu ciałek kierunkowych, które tworzą się dopiero po zaplemnieniu, pojawia się w jakiś czas potem pierwsza brózda, biegnąca południkowo i rozdzielająca jajo na dwa blastomery (Ryc. 117). Drugi system brózd biegnie również południkowo, a rozdzieliwszy każdy blastomer na dwa blastomery potomne, tworzy zarodek 4-roblastomerowy (Ryc. 118). Każdy z 4-ch blastomerów dzieli brózda, biegnąca równoleźnikowo, i to tak, że każda z tych 4-ch brózd przechodzi bliżej bieguna twórczego, aniżeli odżywczego. Powstaje obecnie 8 blastomerów (Ryc. 119),

ułożonych w dwóch warstwach nad sobą, a różniących się rozmiarami. Blastomery, leżące po stronie bieguna twórczego, są nieco mniejsze i dlatego noszą nazwę mikromerów; natomiast blastomery, położone po stronie



Ryc. 117—122. Brózdowanie całkowite, prawie równomierne, jaja lancetnika (*Amphioxus lanceolatus*). Ryc. 117, stadium 2-ch blastomerów. Ryc. 118, stadium 4-ch blastomerów. Ryc. 119, stadium 8-miu blastomerów z wyraźnie zaznaczoną różnicą wielkości makro- i mikromerów. Ryc. 120, stadium 32-ch blastomerów (*morula*). Ryc. 121, stadium blastuli widocznej od zewnątrz. Ryc. 122, stadium blastuli w przekroju. Według preparatów zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.



odżywczej, są większe — zwiemy je makromerami. Czwarty system brózd biegnie znów południkowo i rozdziela materiał zarodkowy na 16 komórek; późniejsze brózdy tworzą stadium 32 blastomerów (Ryc. 120), które są ułożone w 4-ch nad sobą leżących kręgach. Krąg, zbliżony najbardziej do bieguna odżywczego, jest złożony z największych blastomerów. W następnym okresie brózdowania dzieli się znowu blastomery

brózdami, biegnącymi południkowo. Wtedy to stwierdzić można, że gdy 3 górne kręgi bieguna twórczego już się podzielią, to na biegunie odżywczym pozostaje nadal 8 blastomerów niezmienionych. W tym okresie rozwoju zarodek składa się z 4-ch kręgów komórkowych, z czego 3 mają po 16 mikromerów, a czwarty, u bieguna odżywczego leżący, liczy 8 mikromerów. Tak więc pomiędzy stadjum 32 a 64 blastomerów mamy okres 56 blastomerów. W zarodkach lancetnika, począwszy od okresu 32 blastomerów, zarysowuje się wśród komórek wybitna dążność do przesuwania się ku obwodowi tak, że między blastomerami zaznacza się wyraźna jama, która w miarę, jak brózdowanie postępuje, staje się coraz widoczniejsza i coraz bardziej zwiększa swą pojemność. Stadjum blastuli, które widzimy na przekroju na ryc. 122, charakteryzuje się tem, że komórki, leżące po stronie wegetatywnej, są wybitnie większe, niż po stronie bieguna twórczego. Kształt komórek jest w przekroju klinowaty, przyczem szerszą stroną klina komórki są zwrócone nazewnątrz, węższą w kierunku światła jamy blastuli. Blastocoel, czyli jamę blastuli wypełnia płyn, który jest produktem wydzielniczym komórek, stanowiących ściankę blastuli. Powierzchnię blastuli pokrywają rzęsy, dzięki czemu larwa może się poruszać w wodzie.

Ten typ brózdowania prawie równomiernego, który poznaliśmy w rozwoju u lancetnika, może ulegać u innych zwierząt pewnym modyfikacjom. Wrzecionka podziałowe mogą się ustawiać nieco ukośnie. W tym typie brózdowania pod mikromerami leżą makromery nie w tej samej osi komórek, ale nieco przesunięte w bok, przez co płaszczyzny podziału biegną po linii śrubowej: — typ brózdowania śrubowaty.

U innych zwierząt w stadjum 8 blastomerów wytworzy się na biegunie odżywczym podłużna szczelina wskutek wzajemnego odchylenia się 2 par blastomerów. Ta szczelina nadaje zarodkowi charakter dwuwymiarowości, czyli dwusymetrii: typ brózdowania dwuosiowy.

Brózdowanie całkowite nierównomierne (*divisio holoblastica inaequalis*) występuje w jajach mezolecytalnych. Jako przykład tego typu brózdowania opisać możemy podział jaja płazów, np. żaby (*Rana fusca*) lub axolotla. Na wiosnę, gdy u tych zwierząt nastaje okres godowy, wchodzą żaby do wody, łączą się w pary, samiec sadowi się na grzbiecie samicy, a po pewnym okresie czasu samica i samiec wydalają elementy płciowe i następuje zapłodnienie (porówn. str. 79 i nast.). Po upływie dwu do trzech godzin jaja zapłodnione rozpoczynają brózdowanie. Przebieg brózdowania łatwo określić, o ile się pamięta, że w jaju żaby rozłożenie deutoplazmy jest nierównomierne, że gromadzi się jej więcej przy biegunie odżywczym, niż twórczym. Ten ostatni biegun otacza czarny barwnik, biegun wegetatywny jest jasny. Linja, łącząca oba bie-



guny, stanowi oś jaja. Jajo, zorganizowane w ten sposób, otoczone jest, jak wiemy, galaretą, stanowiącą trzeciorzędą osłonę jaja, w środku której jajo może się obracać swobodnie. Łatwo to można stwierdzić, gdyż przy nachyleniu płytki, na której się bada jaja, obraca się każde jajo wewnątrz galarety stale biegunem twórczym, ciemnym ku górze.

Pierwsza brózda zarysowuje się najpierw na biegunie twórczym: obserwując ten proces na żywym materjale, widać, jak brózda zagłębia się się coraz mocniej, obejmuje coraz szerzej obwód jaja, aż dojdzie do bieguna odżywczego (Ryc. 123). Ta brózda, przechodząca przez oba bieguny, przechodzi i przez oś jaja, po obwodzie więc jaja biegnie południkowo. W każdym z dwóch blastomerów zaczyna się teraz karjokineza. Drugi system brózd ustawia się prostopadle do pierwszej płaszczyzny podziału, t. zn., że ma również przebieg południkowy: w ten sposób tworzą się 4 wzajemnie równe blastomery (Ryc. 124).

Następny system brózd przechodzi równoleżnikowo (Ryc. 125) i to równocześnie u wszystkich czterech blastomerów. Jeżeli u lancetnika mogliśmy stwierdzić w tym okresie przesunięcie brózdy ku stronie bieguna twórczego, to w jajach płazów widać to jeszcze wyraźniej — różnica zatem między makro- i mikromerami zaznacza się jeszcze wybitniej.

Czwarty system brózd ma podzielić zarodek 8-blastomerowy tak, aby przeszedł w okres 16 blastomerów. Dokonywa się to przez brózdy południkowe, które pojawiają się wprzód na półkuli animalnej, a potem dopiero na wegetatywnej. Kiedy 4 blastomery, leżące przy biegunie twórczym, podzielią się tak, że ta część zarodka składa się z 8 komórek, natomiast komórki przy biegunie odżywczym pozostają niepodzielone, wtedy zarodek wchodzi w okres, w którym składa się z 12-tu blastomerów. To stadium trwa krótko: niebawem makromery podzielią się również przez brózdy południkowe i w ten sposób stadium 12-tu przechodzi w 16 blastomerów (Ryc. 126). Przy tworzeniu brózd, przeprowadzających zarodek ze stadium 8-miu w 16 blastomerów zauważyć się daje często nieprawidłowy przebieg brózd. Widać mianowicie, że brózdy te omijają bieguny, nie dochodząc do punktu przecięcia pierwszej i drugiej brózdy, przez co kształt komórek ulega pewnym zmianom; ta nieprawidłowość zaciera się jednak z biegiem postępu brózdowania.

Dalszy system brózd biegnie równoleżnikowo. Najpierw brózda przecina komórki mikromeryczne, potem makromeryczne. Powstaje więc stadium 24 i 42 blastomerów, a elementy te są ułożone wtenczas w czterech nad sobą leżących kręgach, z których każdy składa się z 8 blastomerów.

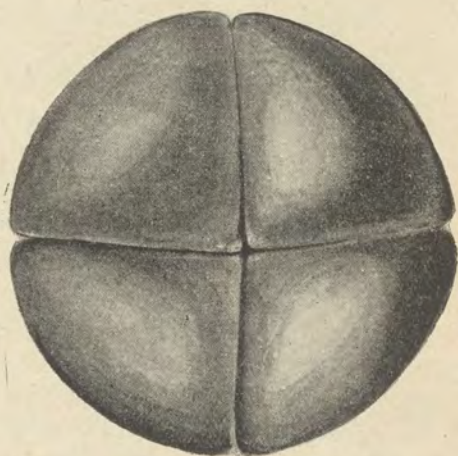
Podziały komórkowe, następujące po sobie, wytwarzają coraz dalej idące rozdrobnienie materjału, z którego zbudowany jest zarodek. Przebiegają one stale według zasad brózdowania, a zatem: szybciej dzielą

się mikromery, a później dopiero makromery, ułożone na biegunie odżywcym. Wynikiem tych podziałów jest stworzenie moruli, t. j. grupy ele-

123

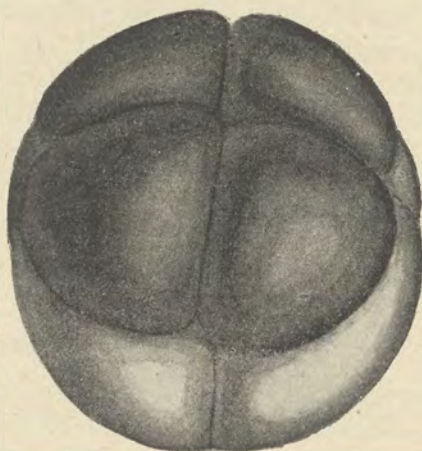


124



mentów komórkowych (Ryc. 127), tak ułożonych, że część ich — po stronie bieguna twórczego jest pokryta warstwą czarnego barwnika i składa się z dro-

125



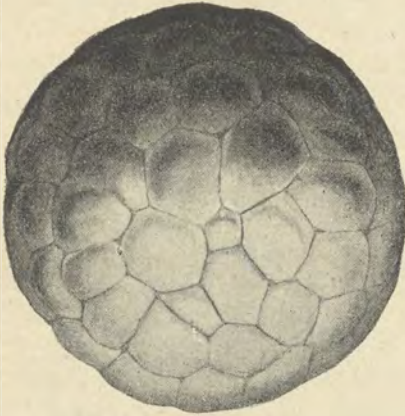
126



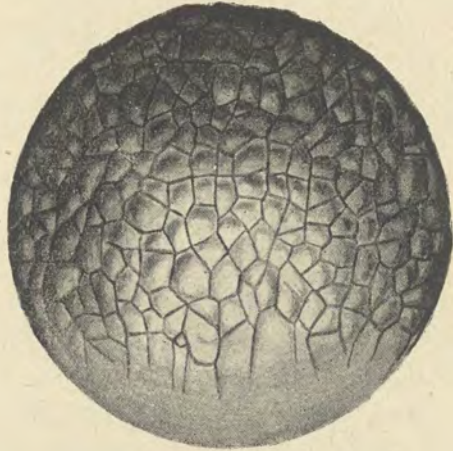
bniutek komórek, natomiast po stronie odżywczej (biegun jasny) układają się elementy znacznie większe. To rozdrobnienie komórek postępuje dalej, dochodzimy w ten sposób do stadium blastuli (Ryc. 128). Przekrój przez taki zarodek z końcowego okresu brózdki wykazuje, że wewnątrz,

między elementami komórkowymi, powstała jamka, t. zw. blastocoel (Ryc. 129).

127

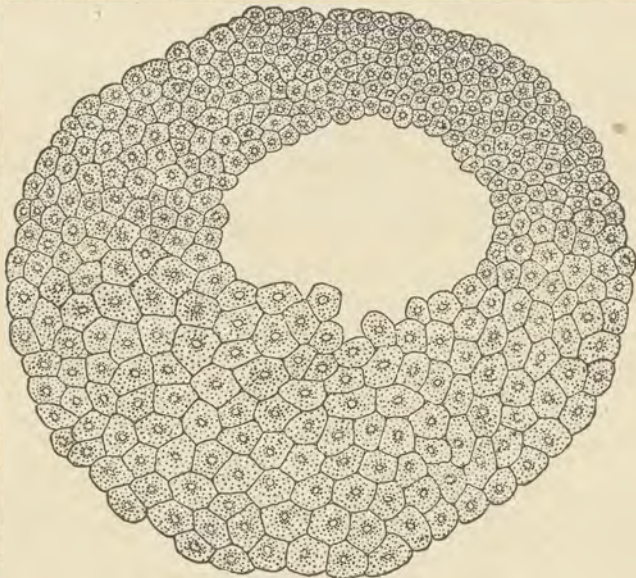


128



Charakterystyczną rzeczą dla jaj płazów i wogóle dla typu brózdowania nierównomiernego jest, że jama blastuli układa się nie w środku

129



Ryc. 123–129. Brózdowanie jaja żaby (*Rana temporaria*). Ryc. 123, stadium 2-ch blastomerów. Ryc. 124 — stadium 4-ch blastomerów. Ryc. 125, stadium 8-miu blastomerów. Ryc. 126, stadium 16-tu blastomerów. — Ryc. 127, morula. Ryc. 128, blastula widziana od zewnątrz. — Ryc. 129, blastula w przekroju. Według preparatów zakł. biol.-embr. Uniw. Jagiell.

zarodka, jak to widzieliśmy np. u lancetnika, ale bliżej bieguna twórczego. Wskutek tego jest zupełnie inna grubość warstwy, stanowiącej pod-

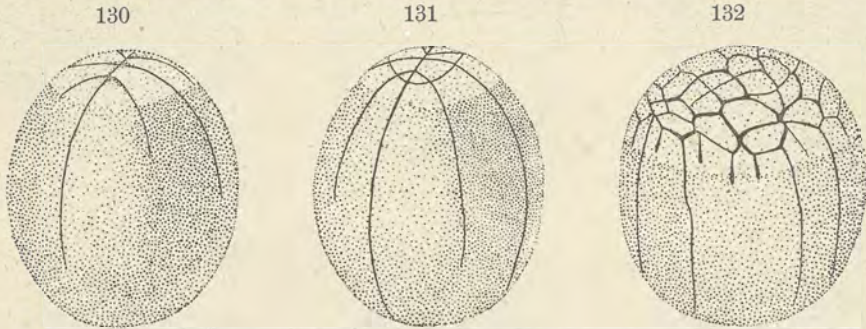
stawę, inna zaś warstwy, będącej pokrywą jamy blastuli. Na przekroju przez blastulę widać (Ryc. 129), że na dnie blastocoelu leży gruba i z dużych komórek złożona warstwa. Pokrycie górne jamy stanowi stosunkowo cienka, z mikromerów złożona warstwa elementów komórkowych.

Typ brózdowania całkowitego nierównomiernego widać także w znacznych modyfikacjach, np. u płazów ogoniastych. Włączenie obrazów brózdowania salamandry do typu brózdowania meroblastycznego nie wytrzymało krytyki; jest to niewątpliwie brózdowanie całkowite mimo dość daleko idących modyfikacji, których narazie nie będziemy omawiać.

Także zjawiska brózdowania u ryb kregoustych (*Cyclostoma*) właściwie należy do typu holoblastycznego nierównomiernego. Brózdowanie jaj minoga zaczyna się w sposób opisany powyżej u żaby, ale że u smoczkoustych ilość deutoplazmy jest większa, więc też i różnice między przebiegiem brózdowania na półkuli bieguna twórczego i odżywczego zarysowują się jeszcze wyraźniej. Różnice w tempie podziału na obu biegunach są tak znaczne, że gdy po stronie bieguna twórczego mamy 64 blastomery, to po stronie bieguna odżywczego jest ich dopiero 16. W dalszym ciągu widać ustawianie się brózd nie tylko południkowe i równoleżnikowe, ale wśród blastomerów większych po stronie bieguna odżywczego pojawiają się także brózdy, które należałoby nazwać odcinkowemi, ponieważ oddzielają odcinki jaja, lecz w embriologii przyjęła się dla nich nazwa brózd stycznych (tangencjalnych). Biegna one równolegle do płaszczyzn stycznych, do powierzchni zewnętrznej jaja i są następstwem podziałów karjokinetycznych, których wrzecionka ustawiały się wzdłuż promieni, łączących środek jaja z jego powierzchnią obwodową. Jakkolwiek nieco inną drogą proces rozwoju doprowadza tu jednak do podobnego ukształtowania blastuli, jakie poznaliśmy u płazów. Bardzo szybki bieg rozmnażania komórek po stronie bieguna twórczego daje obrazy, które Max Schulze, a za nim inni autorowie objaśniali obrastaniem (*epibolia*) makromerów przez mikromery. Kupfer objaśniał te obrazy przemianą kształtów komórek, leżących na powierzchni, jednak pozostaje faktem, że przebieg brózdowania u tych ryb różni się wybitnie od tego, co widzieliśmy u żab i innych płazów, a modyfikacje, które się tu ujawniają, należy sprowadzić do większej zawartości żółtka.

Jeszcze wyraźniej zmienia się typ brózdowania nierównomiernego u ryb kostoluskich (*Ganoidea*), u których ilość żółtka jest jeszcze większa. U tych zwierząt, np. u *Amia calva*, dwie pierwsze brózdy ustawiają się pod kątem prostym na biegunie twórczym i przecinają jajo aż do bieguna wegetatywnego; trzeci system brózd nie biegnie równoleżnikowo, lecz są to tak zwane wierzchołkowe płaszczyzny podziału, t. zn. brózdy południkowe, jak i poprzednie, ale tem się różniące, że u bieguna twór-

czego nie dochodzą do miejsca krzyżowania się dwóch brózd poprzednich i zaczynają się w pewnej odległości od tego miejsca (Ryc. 130). Dopiero czwarty system brózd biegnie równoleżnikowo (Ryc. 131) i odcina przy biegnięciu twórczym 8 mikromerów wierzchołkowych. Brózdy południkowe przebiegają aż do bieguna odżywczego, posuwają się jednakże ku niemu bardzo wolno i to zaledwie pierwsze brózdy doń dochodzą. Gdy brózdowanie postępuje dalej, to głównie okolica bieguna twórczego ulega podziałowi, natomiast półkula bieguna odżywczego zostaje poprzecinana przez



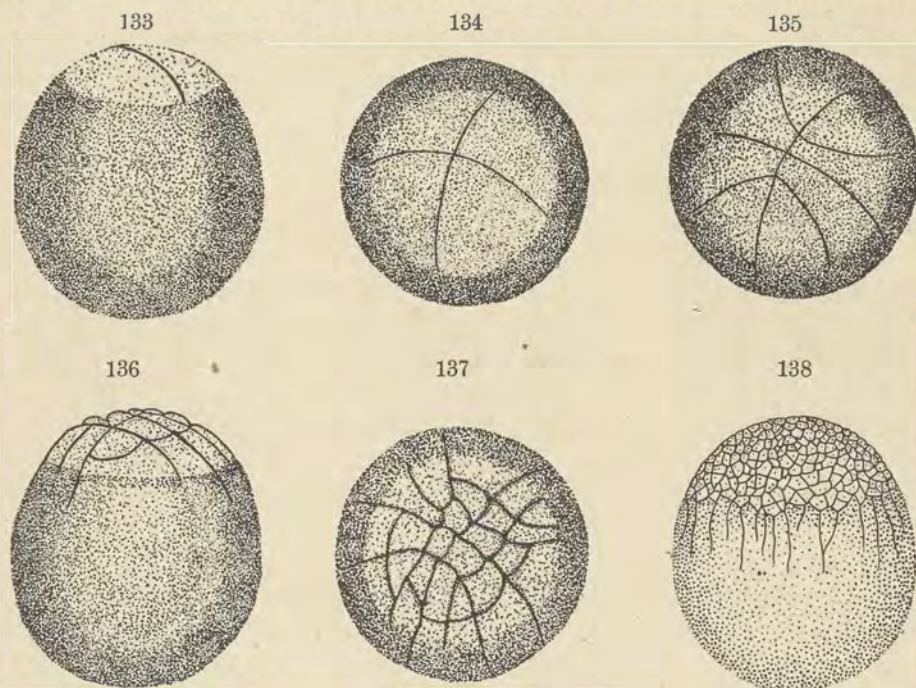
Ryc. 130—132. Brózdowanie ryb *Ganoidea* w gatunku *Amia calva*. Ryc. 130, stadium 8-miu blastomerów. Ryc. 131, stadium 16-tu blastomerów. Ryc. 132, morula. Według *Eycleshymmera*.

początkowe brózdy na podłużne klinowate wielkie komórki (Ryc. 131). Patrząc na późniejsze stadium zarodka, który uległ pobrózdowaniu, ma się wrażenie, że na masie deutoplazmy ułożona jest tarcza z bardzo licznych mikromerów (Ryc. 132), podczas gdy część odżywcza jest podzielona zaledwie na małą ilość makromerów. Brózdy południkowe, zaczynające się na tarczy od strony bieguna twórczego, giną wśród deutoplazmy, nie doszedłszy najczęściej do równika jaja.

Te cechy charakterystyczne zmienionego brózdowania występują jeszcze wybitniej u ryby *Lepidosteus osseus*, należącej do tejże grupy *Ganoidea*. Przebieg brózdowania opisał tu *Eycleshymmer*. Ryc. 133 do 138 dają obraz podziału jaja. Płaszczyzny podziału na 2 i 4 blastomery (Ryc. 133—134) nie dochodzą tu do bieguna odżywczego, ale giną w drodze ku równikowi. Trzeci system brózd biegnie południkowo, nie dochodząc do miejsca spotkania dwóch pierwszych brózd (Ryc. 135), a wynikiem dalszych podziałów (Ryc. 137—138) jest tworzenie tarczy zarodkowej, złożonej z małych komórek (Ryc. 138), leżących na kuli niepodzielonego żółtka.

Przekroje, poprowadzone przez zarodek w różnych okresach brózdowania, pouczają o ustawieniu wrzecionek karjokinetycznych, oraz o sposobie tworzenia się jamy blastuli.

Co do pierwszego punktu widać z przekrojów przez tarczę zarodkową, że oprócz wrzecionek, których osi ustawione są równolegle, lub prostopadle do osi jaja, spotyka się też takie, które się ustawiają wzdłuż promieni, łączących środek jaja z jego powierzchnią zewnętrzną. Ten kie-



Ryc. 133—138. Brózdtkowanie ryby kostno-szkieletowej *Lepidosteus osseus*. Ryc. 133, 134, 135: stadja 2, 4, 8 blastomerów. Ryc. 136, stadium 16 blastomerów. Ryc. 137, 138, morula. Według *Eycleshymmera*.

runek ustawienia wrzecionka ma ważne znaczenie, gdyż decyduje on o kierunku brózdki, która się tu wytworzy. Płaszczyzny podziału, będące wynikiem takiego ustawienia wrzecionek, przebiegają równolegle do powierzchni zewnętrznej jaja — będą to więc t. zw. płaszczyzny styczne, czyli tangencjalne.

Początkowo przy podziale komórek, stanowiących tarczę zarodkową zwierzęcia, powstaje szczelina na pograniczu między mikro- i makromerami, która ma znaczenie jamy blastuli. Przy dalszym podziale mikromerów i przesuwaniu się wzajemnem zaciska się ta jamka. Komórki tarczy nie stanowią jednak jednolitego zbitego zwału, powstają między nimi pewne luki, pewne wolne przestrzenie, których zespół uważaćby można jako rozdzielony na kilka części blastocoel.

Cały przebieg brózdtkowania ryb kostoluskich stanowi przejście mię-

dzy brózdowaniem holoblastycznym i meroblastycznym. Przy opisie brózdowania całkowitego, nierównomiernego, podnosiliśmy, że u *Amia* po stronie bieguna twórczego leżą komórki mniejsze (mikromery), po stronie odżywczej większe (makromery). Tu zaledwie mała ilość brózd południkowych dosięgała bieguna odżywczej, dzieląc deutoplazmę na wielkie makromery. U ryby *Lepidosteus* biegun odżywczy zupełnie się nie dzielił.

Przechodzimy teraz do typu zwierząt, które mają jeszcze większą ilość deutoplazmy, a u których typ brózdowania jest niemal zupełnie podobny do poznanego u ryby *Lepidosteus*.

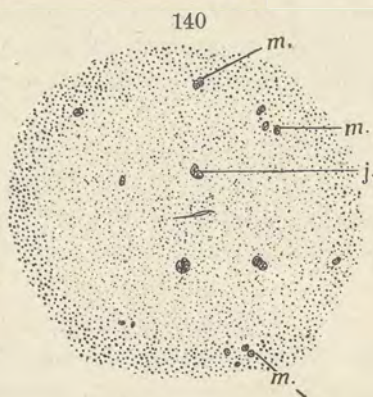
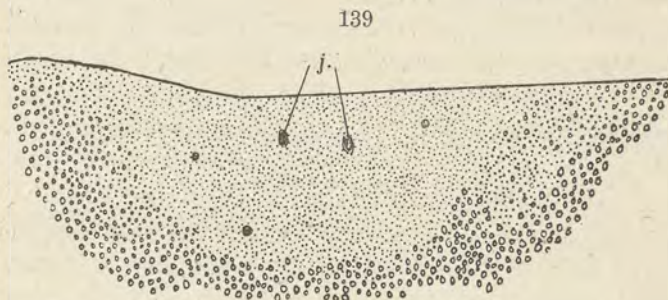
b) **Brózdowanie cząstkowe.** (*Segmentatio meroblastica*) jest podziałem jaj polilecytalnych, u których duża ilość deutoplazmy stanowi balast trudny do opanowania przez stosunkowo niewielką masę protoplazmatyczną. Wobec tego albo znaczna część jaja po stronie bieguna odżywczej pozostaje niepodzielona albo podział ogranicza się do powierzchni jaja, zostawiając wewnątrz niepodzieloną masę żółtkową; brózdowanie ogranicza się tu tylko do części jaja, stąd nazwa brózdowania cząstkowego czyli meroblastycznego ( $\mu\epsilon\rho\omicron\varsigma$  — część). Spotykamy je u tych ryb, które, jak np. spodoste, produkują jaja bardzo bogate w żółtko, dalej u gadów i ptaków, które wszystkie mają w jajach bardzo dużą ilość masy deutoplazmatycznej. Nadto typ ten znamionuje rozwój wielu zwierząt bezkręgowych, np. owadów, których jaja polilecytalne zbudowane są w ten sposób, że masę deutoplazmatyczną pokrywa warstwa protoplazmy, a pod jej cienką stosunkowo powłoką gromadzi się w dużą kulę zbita masa deutoplazmatyczna. Brózdowanie meroblastyczne przebiegać więc może w dwóch typach jaj polilecytalnych: w tak zwanych jajach telolecytalnych, w których na biegunie twórczym leży protoplazma, na biegunie odżywczym deutoplazma, albo w jajach centrolecytalnych, w których protoplazma otacza jednolitą warstwą kulę żółtkową (por. str. 49). W związku z tem rozróżniamy dwa rodzaje brózdowania meroblastycznego, mianowicie brózdowanie cząstkowe tarczowe, gdy podziałowi ulega protoplazma, zebrana w formie krążka na powierzchni deutoplazmy i brózdowanie cząstkowe powierzchniowe, gdy cała powierzchnia jaja pokrywa się warstwą komórkową, a deutoplazma, leżąca w środku, pozostaje niepodzielona.

Brózdowanie cząstkowe tarczowe (*segmentatio meroblastica discoidalis*) spotykamy u ryb spodoustych (*Selachia*), u gadów (*Reptilia*) i ptaków (*Aves*). Przebieg brózdowania u ryb z jednej, a u gadów i ptaków z drugiej strony, różni się dość znacznie w szczegółach i dlatego musimy go oddzielnie omówić dla każdej z tych dwóch grup.

Brózdowanie jaj ryb spodoustych, poznane dzięki pracom Balfoura, Samassy, a przede wszystkim gruntownym studjom Rückerta, jest zjawiskiem bardzo ciekawem ze względu na nadzwyczaj da-

leko idące odstępstwa od zwykłego biegu brózdowania, ale także od typu zwykłych podziałów komórkowych. Terenem podziału jest tarcza protoplazmatyczna, leżąca na powierzchni grubej kuli gruboziarnistego żółtka. Ta tarcza protoplazmy oddzielona jest od gruboziarnistej masy deutoplazmy przez wał drobnoziarnistego żółtka. Jądro jaja zapłodnionego powstało z zespolenia jądra z główką jednego z plemników, które doń wniknęły. Z opisu procesu zapłodnienia jaj ryb spodoustych wiemy (por. str. 86), że jest ono z reguły zapłodnieniem polispermicznym, to też w tarczy plazmatycznej tych jaj widać stale większą liczbę jąder, które są główkami plemników. Z główek plemników, które do jaja wniknęły, doszła tylko jedna do połączenia się z jądrem żeńskim, inne natomiast pozostały rozrzucone narazie wśród tarczy protoplazmatycznej. Te jądra, pochodzące z główek plemników, noszą nazwę merocytów i zatrzymują przez pewien przeciąg czasu zdolność do rozmnażania się w plazmie jaja.

Ryc. 139—140. Przekrój przez tarczę zarodkową drętwy *Torpedo*, stadjum dwóch jąder (Ryc. 139) i tarcza zarodkowa z góry widziana (Ryc. 140), stadjum 8 jąder, *j*, jądra z podziału jądra karjogameycznego, *m*, merocyty.



W określonym czasie po zapłodnieniu rozpoczyna się podział jąder, przy czym najpierw dzieli się jądro, które powstało z zespolenia jądra żeńskiego z męskim, a potem dopiero dzielą się merocyty i to tem później, im bardziej excentrycznie są położone. Patrząc na tę kolejność podziału, ma się wrażenie, że podnieta do podziału jądra wychodzi z centrum, którem jest jądro żeńskie, zespolone z główką jednego plemnika i przenosi się na coraz dalszy obwód.

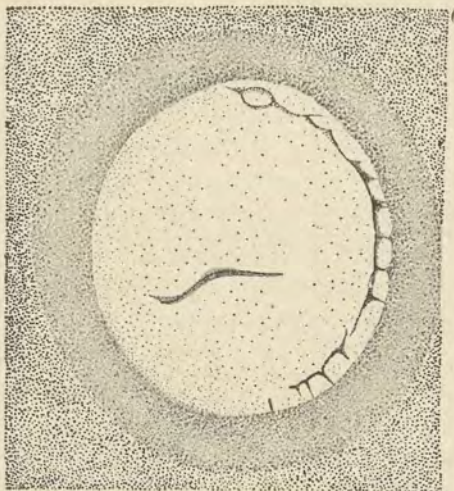
Nadzwyczajnie charakterystycznym jest, że podziałowi nie towarzyszy początkowo podział protoplazmy. Rycina 139 wyobraża przekrój tarczy zarodkowej drętwy. Na przekroju tym widać dwa jądra, które powstały przez podział zapłodnionego jądra żeńskiego (Ryc. 139).



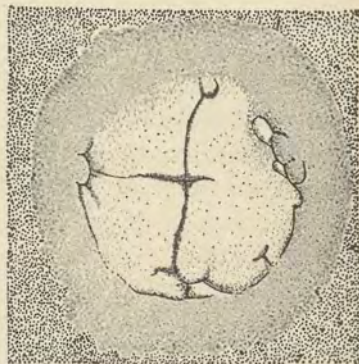
ku obwodowi rozsiane są merocyty (*m*). Masa plazmatyczna jest dotąd niepodzielona. Powstanie brózd, dzielących od siebie blastomery, odbywa się znacznie później. Już wtenczas, gdy się dzieli jądro, które powstało ze złączenia jądra męskiego z żeńskim, dzielą się także merocyty, t. j. jądra powstałe z główek plemników. W ten sposób ilość ogólna jąder staje się coraz większa, ale mimo tego plazma stanowi dla całego tego aparatu jądrowego zupełnie jednolite terytorjum. Potem jednak daje się stwierdzić wyparcie merocytów nazewnątrz tarczy tak, że gromadzą się one na pograniczu tejże i masy żółtkowej i to jeszcze wprzód, zanim rozpocznie się tworzenie brózd. Pierwsza brózda powstaje na tarczy zarodkowej wtenczas, gdy podział jądra, które powstało z kopulacji jądra męskiego i żeńskiego, doszedł do wytworzenia 4 lub 8 jąder potomnych (Ryc. 140 i 141). Z dotychczas przedstawionych obrazów brózdowania u różnych zwierząt wiemy, że w innych przypadkach w momencie, gdy mamy 8 jąder potomnych, zarodek złożony jest z 8 oddzielnych blastomerów. Tu tymczasem jest inaczej. Zarodek, np. u dętki (*Torpedo*), ma już 8 jąder (Ryc. 140), kiedy się dopiero pojawia pierwsza brózda (Ryc. 141), która rozdziela całe terytorjum plazmatyczne w ten sposób, że część jąder pozostaje po jednej, druga część po drugiej stronie brózdy. Z uwagi na to, że dwa pierwsze jądra znajdują się czasem po tej samej stronie pierwszej brózdy, można uważać w tych przypadkach, że pierwsza brózda, pojawiająca się w jajach ryb spodoustych, odpowiada drugiej brózdzie innych typów zwierzęcych. Czasem brózda ta zostawia po jednej stronie 3, po drugiej 5 jąder. Następują teraz dalsze podziały tarczy zarodkowej, a tworzące się brózdy, widziane od góry (Ryc. 142, 143), dają obraz nieregularnego podziału. Drugi i trzeci system brózd biegnie południkowo, jednakże nie przecinają się one w jednym punkcie, kierunek ich również nie jest zupełnie promienisty, częstokroć niektóre przyjmują bieg niemal równoległy do brózd poprzednich podziałów. Wreszcie stwierdzić należy, że nie wszystkie blastomery dzielą się równocześnie, a płaszczyzny podziałowe ustawiają się niekiedy nie prostopadle do zewnętrznej powierzchni zarodka, ale nieco skośnie. Na ryc. 143 widzimy stadium 7 blastomerów, do czego dojszyby nie mogło, gdyby komórki dzieliły się równocześnie, wtedy bowiem po okresie 4-ch odrazu powstałoby stadium 8 blastomerów. Po raz pierwszy dalej spotykamy się tu z tem, że brózdy zagłębiają się dość płytko, tak że nawet nie dochodzą do dna warstwy plazmatycznej. Wynikiem tego jest, że mamy wtenczas do czynienia z niezupełnie od siebie oddzielonemi blastomerami; pod brózdą utrzymuje się komunikacja między plazmą dwu sąsiadujących z sobą, a oddzielonych brózdą elementów. Płaszczyzny podziału, biegnące równoleżnikowo, tworzą z 8-miu 16 blastomerów; wszystkie one ułożone są na jednej płaszczyźnie.

Zanim przejdziemy do opisu dalszego losu komórek blastomerycznych, należy słów kilka poświęcić losowi merocytów, o których była mowa, że się rozmieściły na granicy tarczy zarodkowej i masy żółtkowej. Otóż już wtedy jądra powstałe z kopolacji jąder męskiego i żeńskiego,

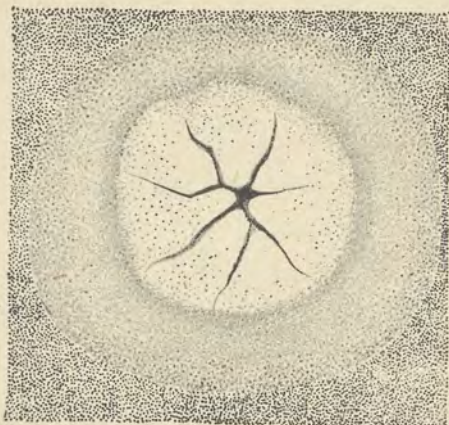
141



142



143



utworzyły wśród masy plazmatycznej 8 jąder potomnych, a gdy na powierzchni tarczy zarysowała się pierwsza brózda, pojawia się na linii obwodowej tarczy, odpowiadającej miejscom rozmieszczenia merocytów, wieniec maleńkich komórek (Ryc. 141), niezupełnie dokładnie odgrodzonych. Elementy te powstały przez wyodrębnienie pewnej ilości protoplazmy dookoła jąder merocytowych, które, zebrawszy się na obwodzie granicznym między tarczą zarodkową a masą żółtkową, rozmnażają się energicznie drogą karjokinetyczną, pozostając stale na obwodzie tarczy zarodkowej. Odgrodzenie tych komórek nie jest jednak trwale. Czasem porównywuując stadja następne z poprzednimi, np. okres 4 lub 8 blastomerów z okre-

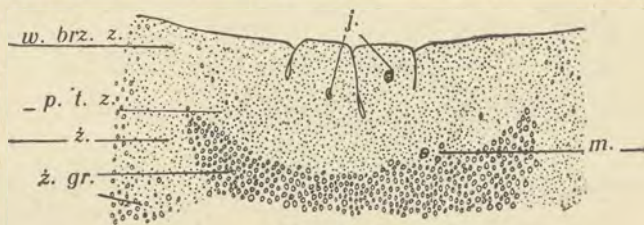
Ryc. 141—143. Tarcza drętwy widziana z góry: zarodek 8-jądrowy z jedną brózdą, na prawym brzegu tarczy są czasowo wyodrębnione terytoria plazmatyczne dookoła merocytów. Ryc. 142. Tarcza zarodkowa drętwy z góry widziana, 8-jądrowa, z 4 brózdami. Ryc. 143. Tarcza zarodkowa drętwy 8-jądrowa z 7 blastomerami.

sem 2 blastomerów (Ryc. 142, 143 z Ryc. 140), widać, że w biegu rozwoju zanikły poprzednio zupełnie wyraźne granice tych komórek. Widać stąd, że niejednokrotnie mamy do czynienia z pewnego rodzaju czasowym wyodrębnieniem terytorjów komórkowych, które jest następstwem oddziaływania na plazmę merocytów, rozrzuconych wśród niej. Jądra te jednak nie biorą definitywnego udziału w budowie komórkowej ciała embrjona i ulegają z biegiem czasu rozpadowi na granicy między tarczą zarodkową a żółtkiem.

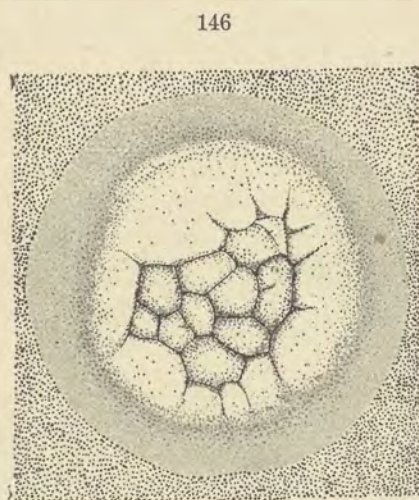
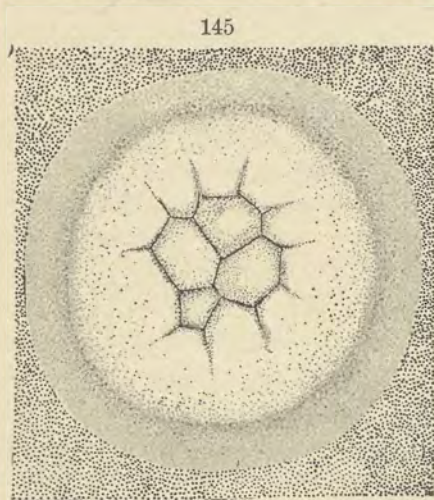
W tymże czasie na pograniczu żółtka blastomery dzielą się dalej. Wiemy, że przy podziale 8-miu blastomerów brózdami równoleżnikowymi powstaje 16 blastome-

rów; wszystkie one ułożone są jeszcze w jednej płaszczyźnie (Ryc. 144, 145). Ale — jak R ü c k e r t wykazał — jest to ostatnie stadium takiego ugrupowania elementów komórkowych. Następująca teraz płasz-

czyzna podziału ma kierunek styczny do powierzchni. Biegnie ona poziomo i rozdziela każdą komórkę na dwa blastomery, leżące nad sobą.



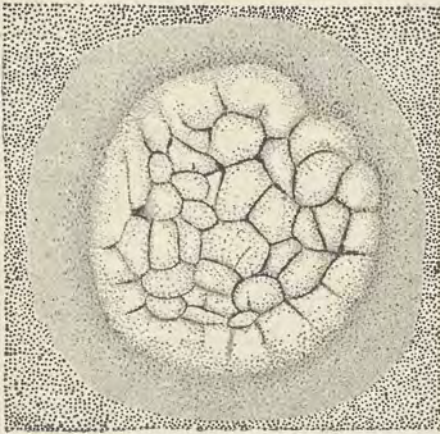
Ryc. 144. Przekrój 16-jądrowej tarczy zarodkowej dretwy: *j*, jądro, *m* merocyty, *ptz* podstawa tarczy zarodkowej, *w. brz. z.* wał brzośny tarczy zarodkowej, *ż.* żółtko, *ż. gr.* żółtko gruboziarniste.



Utworzenie więc dwóch warstw blastomerów w tarczy zarodkowej dokonało się przy przejściu stadium 16 blastomerów w 32. Ryc. 146

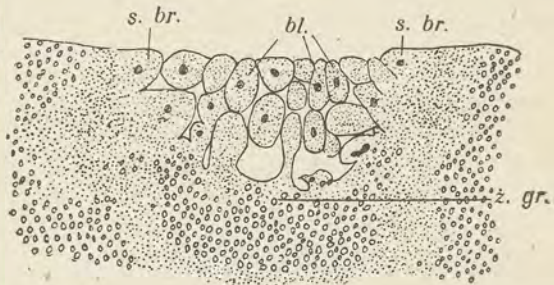
wyobraża widziany od zewnątrz zarodek w stadium 32 blastomerów, ryc. 147 — tarczę zarodkową z 64 blastometrów. Przy liczeniu komórek, rozmieszczonych na tarczy, dostajemy liczby mniejsze od podanych powyżej, gdyż część blastomerów leży pod warstwą powierzchniową w głębi. Potem powstaje jeszcze większa ilość tych pod sobą leżących warstw. Widać to np. na ryc. 148, na której podany jest przekrój stadium 128 jąder zarodka żarłacza. Warstwa górna to komórki zupełnie wyodrębnione, warstwa dolna natomiast, to elementy, przechodzące częściowo w masę żółtkową (Ryc. 148ż). Te ostatnie komórki tkwią niejako w żółtku, a terytorja ich komunikują się

147

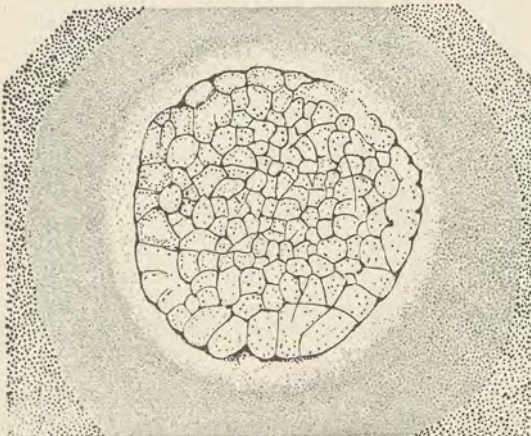


Ryc. 145. Tarcza zarodkowa drętwy 16-jądr. z 14 blast. Ryc. 146, stadium 32 blastomerów, zarodek żarłacza *Scylium*. Ryc. 147, stadium 64 blast. Ryc. 148, przekrój przez tarczę żarłacza z 128 jądr.: *bl.* blastomery, *s. br.* syncytium brzeżne, *ż. gr.* żółtko gruboziarn. Ryc. 149, tarcza zarodkowa żarłacza (*Scylium*) widziana od zewnątrz.

148



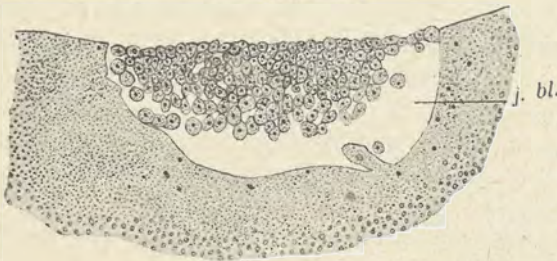
149



z sobą przez jego pośrednictwo. Dalsze podziały komórkowe prowadzą rozdrobnienie materiału komórkowego (Ryc. 149) i tworzenie coraz to nowych pokładów blastomerycznych wśród tarczy zarodkowej (Ryc. 150 i 151). Gdy tarcza zarodkowa składa się z wielkiego stosu komórek, pojawia się szczelina, która stanowi jamę blastuli, ułożoną na pograniczu masy żółtka (Ryc. 150, 151) i tarczy zarodkowej. Poniżej tej

jamy widnieją jeszcze przez pewien czas merocyty, rozsiane wśród deutoplazmy (Ryc. 150, 151), które jak wiemy, ulegają później degeneracji (Ryc. 152). Tak więc zarodek ryb spodoustych w stadium blastuli wygląda jak tarcza, leżąca na dużej kuli żółtka i złożona z licznych komórek, podminowana sierpowatą, a po jednej stronie mocno rozszerzoną jamą. Jest rzeczą charakterystyczną i dla rozwoju dalszego bardzo ważną, że jest po jednej stronie powala tej jamy znacznie cieńsza, niż po drugiej (Ryc. 151, 152). Ten odcinek który jest pokryty znacznie cieńszą warstewką, odpowiada tylnemu odcinkowi przyszłego zarodka.

151



150



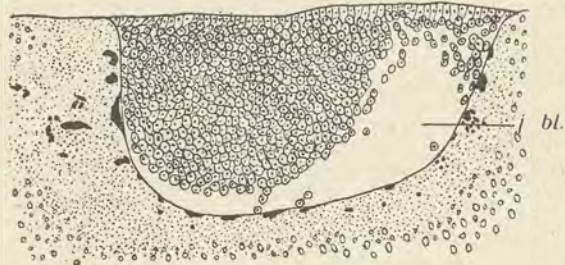
Brózdowanie jaj u gadów i ptaków (*Reptilia Aves*) jest tak jak u ryb spodoustych brózdowaniem cząstkowym tarczowym (*segmentatio meroblastica discoidalis*). —

Przebieg brózdowania u obu wymienionych wielkich klas zwierzęcych omawiać możemy łącznie, ponieważ jest on u nich niezmiernie do siebie zbliżony

Zasadą przebiegu brózdowania w tym typie podziału jest, że nie obejmuje ono całego jaja, ale się ogranicza do pewnej części tegoż, w której nagromadzona jest protoplazma. Brózdowanie obejmuje tu więc tylko t. zw. tarczę zarodkową, pozostawiając niepodzieloną masę żółtkową.

Budowę jaj gadów i ptaków znamy już z poprzednich rozdziałów (por. str. 52 i nast.). Proces zapłodnienia dokonywa się w pierwszym odcinku jajowodu samicy. Jaja otoczone są wtedy zaledwie

152

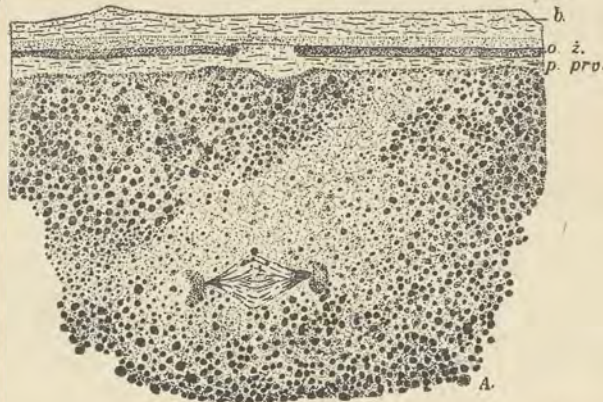


Ryc. 150—152. Blastula dretwy (*Torpedo*) w przekroju, *jbl.* jama blastuli. Ryc. 151, 152. Przekroje blastuli *Pristiurus*, *jbl.* jama blastuli. Na ryc. 152 jama blastuli doszła do największych rozmiarów. Według *Rückerta*.

w pierwszym odcinku jajowodu samicy. Jaja otoczone są wtedy zaledwie

cieniutką błoną, przez którą z łatwością przedostać się mogą plemniki. U tych zwierząt tak samo, jak u ryb spodoustych, zapłodnienie dokonywane się polispermicznie, a polispermja ta uważana być musi za proces fizjologiczny. Główki tych plemników, odpychając się wzajemnie, nie dochodzą do żadnego z sobą zbliżenia; z jądrem jaja kopuluje tylko jedna główka plemnika, reszta ulega rozpadowi i nie odgrywa żadnej roli w tworzeniu ciała zarodka.

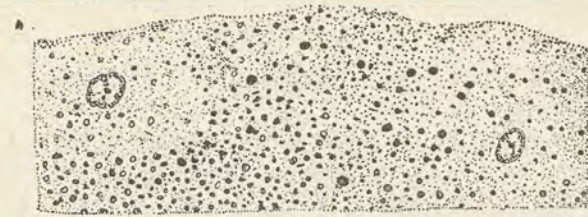
Proces brózdtkowania odbywa się w okresie wędrówki jaja zapłodnionego poprzez drogi rodne żeńskie. Jajo zostaje w tym czasie otoczone trzeciorzędziami błonami jajowemi, które wydzielają komórki jajowodu, układając je warstwowo na powierzchni jaja. Już więc w czasie brózdtkowania zarodek kurzy zostaje pokryty warstwą białka, osłonkami leżącymi nad białkiem, a wreszcie skorupą wapienną. To, co w potocznym języku nazywamy jajem, jest niem tylko wtedy, jeżeli kura była przez dłuższy czas oddzielona od koguta i znosiła jaja niezapłodnione. Jeżeli jajo uległo zapłodnieniu, wtedy w czasie wędrówki przez jajowód przeszło okres brózdtkowania i zostaje urodzone (zniesione — jak się mówi w życiu codziennym), jako zarodek. Jajo jest tworem jednokomórkowym, a w zarodku sama tarcza zarodkowa mieści w sobie niejednokrotnie setki elementów.



Ryc. 153. Podział jądra w zapłodnionym jajku kurzy. Stadjum gwiazdy potomnej. Oś wrzecionka karjokinetycznego ułożona równolegle do powierzchni. *b.*—białko, *o. ż.*—osłonka żółtka, *p. prv.*—płyn perivitelinowy. Według van Durme.

Brózdtkowanie u gadów i ptaków rozpoczyna się od podziału jądra, które powstało ze zlania się główki plemnika z jądrem żeńskim jaja. Figurę karjokinetyczną zbadał van Durme (1914) u kurzy i stwierdził, że oś tego wrzecionka ustawia się równolegle do powierzchni jaja (Ryc. 153). Z tej mitozy powstają dwa jądra (Ryc. 154). Czy bezzwłocznie po

utworzeniu dwóch jąder blastomerowych tworzy się pierwsza brózda (Ryc. 155), czy też podobnie, jak u ryb spodoustych brózda ta powstaje później, nie zostało dotąd napewno stwierdzone. Jeżeli jednak podział jądra poprzedza utworzenie wyodrębnionych terytorjów blastomerycznych, to, zdaje się, nie o wiele. Brózda pierwsza, oraz system<sup>1)</sup> drugich i trzecich brózd układają się południkowo. Pierwsza brózda i drugi



Ryc. 154. Przekrój tarczy zarodkowej wróbla. Stadjum dwóch blastomerów. Brózda jest dotąd niewidoczna. — Według *van Durme*.

system brózd przecinają się pod kątem prostym, tworząc w ten sposób krzyż (Ryc. 156). Brózda wcina się tu dość głęboko, ale w plazmę, nie



Ryc. 155. Stadjum 2 blastomerów jaskółki, widziane z zewnątrz, z zaczątkiem drugiej brózdki. — Według *van Durme*.

w żółtko, rozdzielając jądro, co widać zwłaszcza z przekrojów (Ryc. 157). Trzeci system brózd układu się tak, że, biegnąc południkowo, brózdki nie dochodzą do miejsca przecięcia dwu poprzednich, ale idą prawie równoległe do pierwszej brózdki (Ryc. 158). Wskutek tych trzech po sobie następujących podziałów tworzy się 8 blastomerów, które nie są jednak w zupełności od siebie oddzielone. Brózdki,



Ryc. 156. Stadjum 4 blastomerów wróbla: tarcza widziana z góry, na brzegu tarczy początki wyodrębnienia terytorjów plazmatycznych dookoła merocytów (jak u ryb spodoustych, porówn. ryc. 141, 142). — Wedl. *van Durme*.

które się tu zarysowały, nie obejmują absolutnie całego jaja. Przechodzą one tylko po powierzchni tarczy, a przebieg ich jest krótki: omijając zakończenie tych brózd, można przedostać się z jednego

Ryc. 157. Ten sam preparat tarczy zarodkowej wróbla z 4 blastomerami w przekroju południkowym. Wedl. *van Durme*.



<sup>1)</sup> Ponieważ podział się odbywa, nie w jednym, ale w 2, 4, 8 blastomerach równocześnie, a w każdym oddzielnie, przeto mówimy o systemach brózd.

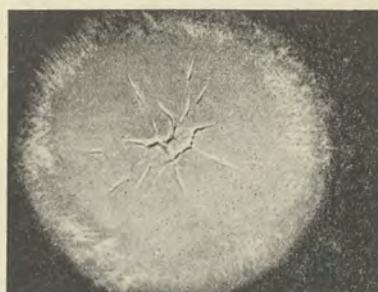
blastomeru do drugiego. Tak samo należy zaznaczyć, że brózdy te mają nie tylko powierzchniowo ograniczony przebieg, ale tak samo posuwają się w głąb, rozdzielając wyłącznie masę proto- — nie zaś deutoplazmatyczną.

Nadchodzi z kolei okres czwarty serji podziałów komórkowych. Wrzescionka podziałowe układają się równolegle do powierzchni, a zwrócone są jednym biegunem w kierunku przecinających się płaszczyzn, drugim zaś w kierunku niepodzielonej masy żółtkowej. Następują podziały: wynikiem ich jest utworzenie brózd, ułożonych równoleżnikowo, przy czym z 8-miu powstaje 16 blastomerów. Połowa tych blastomerów leży centralnie, oddzielona od obwodowych ściankami poprzecznymi. Komórki obwodowe natomiast przechodzą ciałem swym w masę żółtkową tak, że na powierzchni nie widać żadnego odgraniczenia od niepodzielonej masy żółtkowej. Ta zasada utrzymuje się i w późniejszych okresach brózdowania zarówno ptaków jak gadów. Widzimy to wyraźnie np. na tarczy zarodkowej jaszczurki z późniejszego nieco okresu (Ryc. 159). Tylko centralnie ułożone



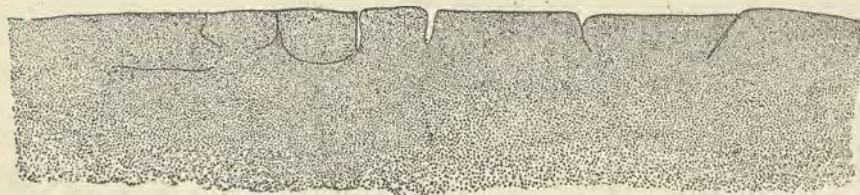
Ryc. 158. Stadjum 8 blastomerów jaskółki. Według *van Durme*.

blastomery są odgraniczone w zupełności, inne przechodzą w deutoplazmę bez wyraźnego od niej odgraniczenia. Ale zarówno obwodowo, jak i centralnie ułożone komórki przechodzą w głąb w deutoplazmę. Brózdy południkowe, a tak samo równoleżnikowe, zagłę-



Ryc. 159. Stadjum około 30 blastomerów jaszczurki. Wedł. fot. prof. *Tura*.

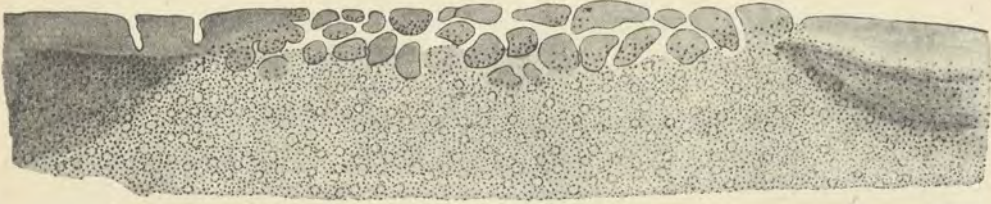
bione płytko, pozostawiają pod spodem każdej płaszczyzny podziału komunikację między blastomerami. Ta sytuacja utrzymuje się aż do utworzenia brózd, t. zw. odcinkowych (zwanych stycznymi), t. zn. płaszczyzn podzia-



Ryc. 159 a. Brózdowanie jaszczurki (*Lacerta*), widziane na przekroju tarczy zarodkowej. Na rycinie widać pierwsze brózdy »styczne«, biegnące równolegle do powierzchni. Według preparatu prof. *Tura*.



łów, które biegną równoległe do powierzchni jaja, względnie obecnie powierzchni zarodka (Ryc. 159 a). Utworzenie tego typu podziału spowodza



Ryc. 159 b. Brózdowanie zarodka jaszczurki *Platydactylus* z okresu późniejszego, Według preparatu prof. Tura.

poraz pierwszy dwuwarstwowe ugrupowanie elementów komórkowych (Ryc. 159 b). Do tego doszło w ten sposób, że w okresie 16 blastomerów w zarod-

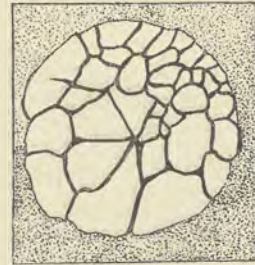
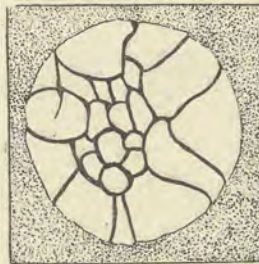


Ryc. 160. Przekrój przez tarczę zarodkową jaszczurki w późnym okresie brózdowania.

gle do tej powierzchni, tworząc t.zw. płaszczyzny odcińkowe (styczne). W ten sposób z 16 blastomerów powstało ich 32. Blastomery te ułożone są w dwóch warstwach. Górna warstwa, złożona z 16 blastomerów, zawiera komórki zupełnie wyodrębnione, otoczone ze

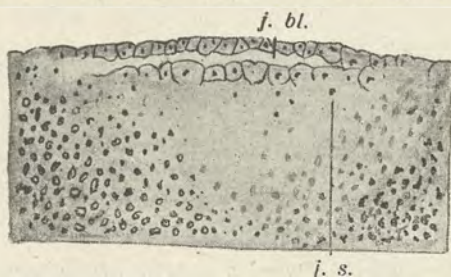
wszystkich stron płaszczyznami granicznymi. Natomiast niezupełnie wyodrębnione pozostają komórki warstwy powierzchniowej, leżące na obwodzie. Komórki te bowiem, choć oddzielone od podstawy, t. j. od żółtka, utrzymują swe połączenie z masą deutoplazmy od

kach gadów i ptaków wrzecionka karjokinetyczne ustawiają się osiową prostopadle do powierzchni zarodka. Płaszczyzny podziałów, idąc znowu prostopadle do osi wrzecionek, ustawiają się równole-



Ryc. 161, 162. Tarcza zarodkowa gołębia (późniejsze okresy), widziana z góry. Według *van Durme*.

strony obwodu tarczy zarodkowej. Komórki zaś całej głębszej warstwy, również z 16 blastomerów złożonej, przechodzą ciałem plazmatycznym w żółtko



Ryc. 163. Blastula kury w przekroju: *jbl.* — jama blastuli, *js.* — jądra syncytium.

Według *Duvala*.

(Ryc. 160). Płaszczyzny podziału, stanowiące granice między sąsiednimi blastomerami tej głębszej warstwy, są płytkie i schodzą niegłęboko w żółtko tak, że ściśle biorąc, nie mamy tu szeregu komórek, ale tak zw. syncytium komórkowe.

To stadium 32-ch blastomerów przechodzi w następny okres rozwoju wskutek dalszego zwiększania się ilości elementów komórkowych. Zarówno w powierzchniowej, jak

i w głębszej warstwie, elementy komórkowe dzielą się, a gdy ilość ich wzrasta, stają się coraz drobniejsze (Ryc. 161, 162) i coraz więcej obrastają



Ryc. 164. Początkowy okres blastulacji zarodka gołębia. Według *Mary Blount*.

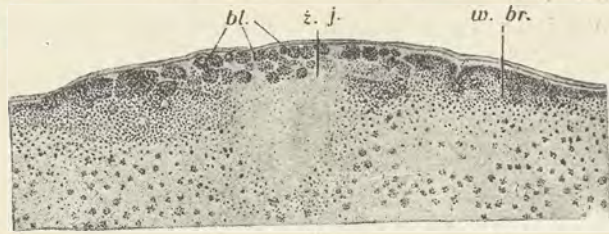
powierzchnię kuli żółtkowej. Między warstwą powierzchnią a głębszą, o charakterze syncytium, powstaje wąska szczelinka (Ryc. 163). Według nowszych zapatrywań dalsze podziały dokonywują się w obrębie górnej



Ryc. 165. Blastula jaszczurki (*Lacerta viridis*). Według preparatu prof. *Tura*.

warstwy. Zamiast tej jednej warstwy powierzchniowej powstaje cały stos elementów (Ryc. 164, 165). Pod temi elementami leży początkowo warstwa syncytjalna, przechodząca już w masę żółtkową. Szczelina, którą widzieliśmy pod warstwą powierzchnią blastomerów, w stadium 32 ele-

mentów, zostaje niejako zepchnięta na dół. W miarę jak grubieje stos komórek, tworzących tarczę zarodkową, wyjaśnia się masa deutoplazmatyczna (Ryc. 164 i 166), leżąca pod nią, a gdy się pewna ilość żółtka rozplynie, powstaje pod tarczą elementów jasna przestrzeń — jama blastuli (Ryc. 165). Genezę tej jamy należy tłumaczyć sobie pewnego rodzaju »strawieniem« żółtka, dokonywanem przez elementy tarczy zarodkowej, które, zbijając się mocniej ponad jamą, tworzą jakby sklepienie.



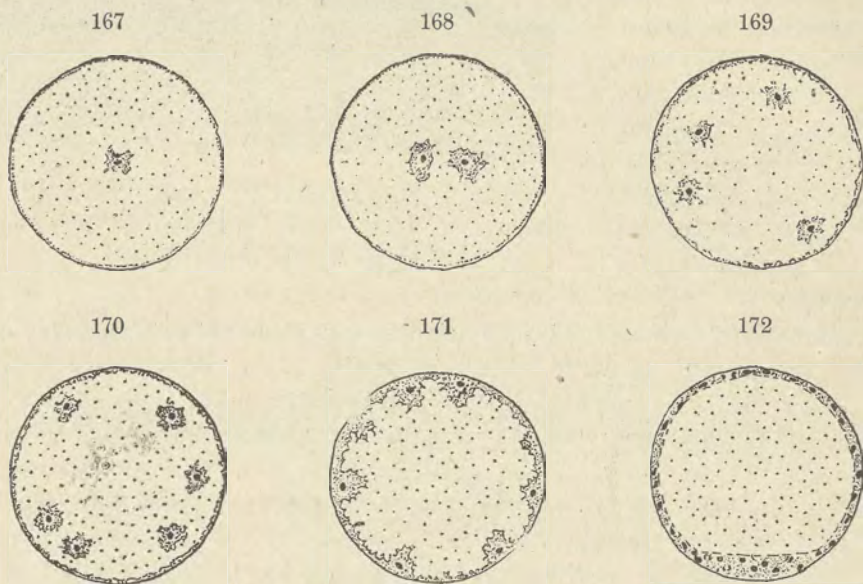
Ryc. 166. Blastula gołębia: *bl.*—blastomery, *w. br.*—wał brzeżny, *ż. j.*—żółtko, rozplývające się pod tarczą zarodkową. Według *Mary Blount*.

Możliwym jest jednak po rozdrobieniu elementów blastomerycznej tarczy zarodkowej, ułożenie ich nie w zwartą płytę, ale w związek luźny (Ryc. 165) tak, że jama blastali jakby przenika między te elementy, stanowiące poniżej tarczy szczelinę między nią a masą żółtkową. Dawniejsze prace wykazywały, że na dnie tej jamy istnieje t. zw. syncytium, które widzieliśmy wtedy, gdy się utworzyły pierwsze dwie warstwy blastomerów. Nowsze badania stwierdziły jednak, że w późniejszych okresach tego syncytium centralnego, które się tak wyraźnie zarysowuje w zarodkach ryb spodoustych, niema u gadów i ptaków. Komórki, leżące tu na dnie pierwotnej szczeliny, niekompletnie wyodrębnione, przechodzące w masę żółtkową, uległy t. zw. resorbcji, jako właściwe składniki niedokładnie rozdzielonego żółtka, a na ich miejscu, łącznie z częścią głębszych pokładów deutoplazmy, powstała jama blastuli.

Brózdowanie cząstkowe powierzchniowe (*segmentatio meroblastica superficialis*) występuje w jajach, zawierających większą ilość deutoplazmy w środku jaja ułożonej. Protoplazma leży w tych jajach centrolecytalnych na ich powierzchni, jądro mieści się w środku jaja. Jaja o tym typie budowy i brózdowaniu powierzchniowem produkują członkonogi.

Podział zapłodnionego jaja zaczyna się od podziału jądra, któremu początkowo nie towarzyszy podział protoplazmy. Jądra potomne gromadzą się najpierw w centrum jaja (Ryc. 167 i 168), wśród masy plazmatycznej. Kiedy się ilość jąder zwiększy, wędrują one ku obwodowi (Ryc. 168) i układają się pod powierzchnią ciała plazmatycznego (Ryc. 170). Dookoła każdego jądra wyodrębnia się pewne terytorjum plazmatyczne (Ryc. 171, 172), pozostawiając środek jaja niepodzielonym.

To, co tu podaliśmy, stanowi tylko ogólne zasady brózdowania powierzchniowego; przeglądając rozwój różnych typów członkonogich, napotkać można mnóstwo biologicznie bardzo interesujących modyfikacji przebiegu tego brózdowania. Ze względu na to, że u żadnego ze zwierząt kręgowych brózdowania powierzchniowego się nie spotyka, nie będziemy tu wchodzić w bliższe omówienie tego typu.



Ryc. 167—172. Brózdowanie powierzchniowe prymitywnej formy owadu *Campodea staphylinus*. Według *Uzla*, z *Korschelta* i *Heidera*.

#### Brózdowanie jaj o zredukowanej ilości deutoplazmy. (Zwierzęta ssące).

Zwierzęta ssące w rozwoju szczepowym uważane są jako pochodne gadów. Jaja najniższych ssaków, mianowicie stekowców, są, bezpośrednio po utworzeniu ich w jajniku, dość duże w porównaniu do jaj innych ssaków, lecz znacznie drobniejsze w stosunku do jaj gadów lub ptaków. Pomiarów jaj tych (*Ca l d w e l l*) wykazywały średnicę jaja w jajniku około 2,5—3 mm. Charakterystycznym jest, że jaja tych zwierząt, dostawszy się do macicy, rosną na koszt materjałów, pobranych z błony śluzowej, dochodząc do średnicy 12—15 mm. Typ brózdowania jest u tych najniższych ssaków cząstkowy i tarczowy, a więc w każdym razie przypominający brózdowanie gadów lub ptaków. Brózdy trzech początkowych stadij przebiegają południkowo, dalej idą równoleżnikowe i południkowe brózdy; aż do stadium 24 blastomerów komórki są ułożone w jednej płaszczyźnie, dopiero

później w dwóch warstwach; pęcherzyk żółtkowy odcina się ostro od komórek blastomerycznych.

Z tego opisu widać odrazu, że u najniższych ssaków mamy w budowie jaja — choć objętość jego jest mniejsza — i w procesie brózdowania analogię z gadami lub ptakami.

Redukcja ilości deutoplazmy posuwa się jeszcze dalej w innych grupach ssaków. Nas tu zajmować będzie przebieg brózdowania ssaków łożyskowych (*placentalia*). Jaja tych zwierząt są bardzo drobne (np. sarna 70—100  $\mu$ , kot 16—18  $\mu$ , człowiek 10—16  $\mu$ ), a ta redukcja wielkości odpowiada bardzo zmniejszonej ilości deutoplazmy.

W związku z tem zmniejszeniem ilości deutoplazmy występuje u tych zwierząt bardzo znaczna różnica w przebiegu brózdowania w porównaniu z najniższymi ssakami i ptakami. Brózdowanie przebiega tu mianowicie według typu brózdowania holoblastycznego, t. zn., że dzieli się całe jajo, a także i dalsze podziały blastomerów przebiegają w ten sposób, że płaszczyzna podziału przechodzi przez całe ciało plazmatyczne.

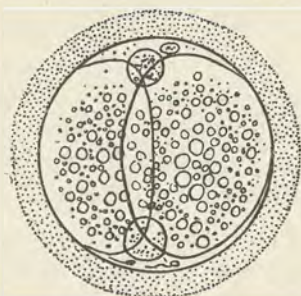
Uzyskanie materiału do badań pierwszych okresów rozwoju embrjonalnego zwierząt ssących napotyka na bardzo znaczne trudności. Zapłodnienie, jak wiadomo, przebiega wewnątrz i dokonywa się ono w pierwszym odcinku jajowodu. Jajo zapłodnione posuwa się dalej wzdłuż światła jajowodu, popychane naprzód ruchem migawkowym nabłonka, wyściełającego światło jajowodu. Ruch ten ma kierunek od strony jajnika ku macicy. Proces brózdowania przebiega właśnie w czasie przesuwania się, lub u niektórych ssaków po usadowieniu się jaja wewnątrz macicy. Ażeby materiał tych pierwszych okresów uzyskać, trzeba zabić w odpowiednim czasie matkę, a w pokrajanej mikrotomem macicy odnaleźć zarodek w okresie brózdowania. Cała trudność leży jednak w oznaczeniu zgóry czasu, w którym trzeba wydobyć macicę, ażeby otrzymać zarodek tych wczesnych stadiów. Nie wystarczy do tego znać moment spółkowania między samcem a samicą, bo choć nasienie zostaje wprowadzone do ustroju żeńskiego, to jednak niewiadomo, czy była możliwość spotkania się plemnika z jajem. Wiadomo, że u samic zwierząt ssących jaja są wydalone okresowo, a nawet, jeżeli prócz t. zw. owulacji dokonywa się też u samicy menstruacja, objawiająca się krwawieniami macicznymi, to nie znamy wzajemnego stosunku czasów obu tych procesów, a więc wtedy nie możemy nawet określić dokładniej, kiedy się odbyła owulacja. U niektórych zwierząt jednak, np. u myszy, stwierdzono pewne ustosunkowanie czasu porodu i owulacji i to ułatwiło oznaczenie momentu, w którym należy zabić samicę, ażeby uzyskać materiał embrjonalny dla zbadania okresów brózdowania.

Jeżeli są tak znaczne trudności w zdobyciu materiału embrjonalnego zwierząt ssących z okresu brózdtkowania, to trudności te, z łatwo zrozumiałych powodów, są nie do przewyciężenia, gdy chodzi o materiał embrjonalny ludzki. Chyba tylko jakiś sprzyjający przypadek mógłby oddać do rąk embrjologa taki materiał. Dotychczas nikt brózdtkowania jaja ludzkiego nie widział, a wszystko, co o tem da się powiedzieć, trzeba wysnuć z analogji, istniejącej między rozwojem człowieka, a rozwojem innych zwierząt ssących.

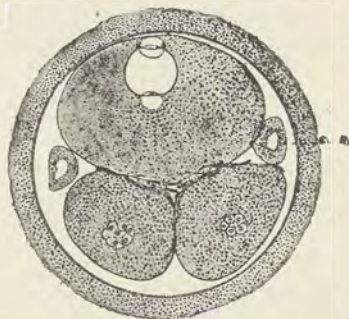
Badaniom belgijskiego uczonego Van Benedena zawdzięczamy pierwsze wiadomości o brózdtkowaniu ssaków. Potem prace Duvala, Heape'a, Asshetona, Soboty, Lamsa i innych ustaliły obraz rozwoju ssaków łożyskowych w tych początkowych fazach życia embrjonalnego.

Jajo zapłodnione posuwa się wzdłuż jajowodu, otoczone dookoła błoną, wśród której odbywa się też brózdtkowanie. Typ brózdtkowania jest całkowity (*s. holoblastica*), ale co do rozmiarów blastomerów, co do tempa podziału poszczególnych elementów istnieje pewna odrębność od opisanych tu typów kręgowców. Ujawnia się ta odrębność od samego początku. Pierwsza płaszczyna podziału, przechodząca południkowo, rozdziela jajo na dwa blastomery (Ryc. 173). Niektórzy autorowie podawali w opisach brózdtkowania, że te dwa pierwsze blastomery są sobie równe, inni wykazywali różnice ich rozmiarów. Ostatecznie pokazało się, (Sobota), że ta sprzeczność pochodzi stąd, że blastomery obserwowano raz bezpo-

173



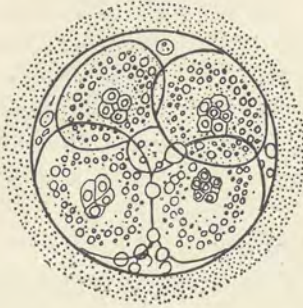
174



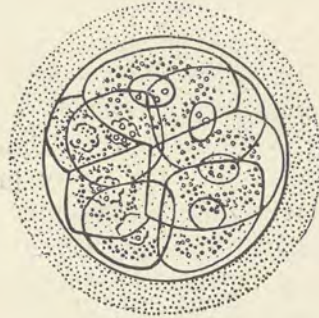
średnio, kiedy indziej w pewien czas po dokonany podziale. Otóż bezzwłocznie po podziale jaja rozpoczyna się wzrost blastomerów, który jest nierównomierny dla nich obu: jeden rośnie prędzej niż drugi. Wynikiem tego jest, że ci, którzy badali stadjum dwóch blastomerów w późniejszym okresie, nie bezpośrednio po podziale jaja, stwierdzają wspomnianą różnicę w rozmiarach obu komórek.

Jak mówiliśmy przy opisie pierwszej karjokinezy (por. str. 85), wyodrębnia się, równocześnie z podziałem kilka bryłek deutoplazmatycznych, które widać dłuższy czas obok blastomerów (Ryc. 89 *d*, 90 *d*, 173, 174).

175

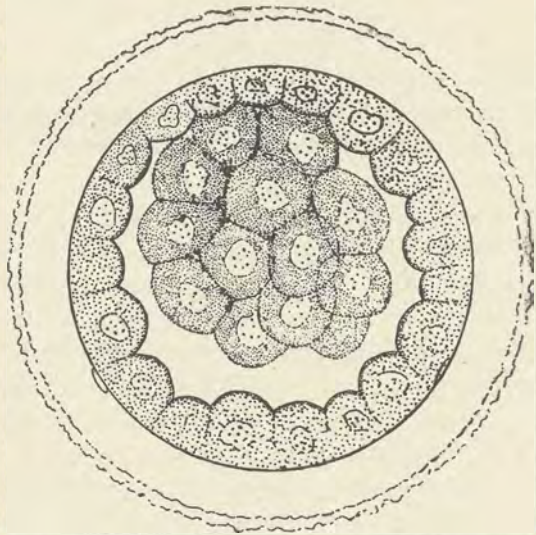


176



Podział każdego z dwóch blastomerów przebiega nierównocześnie i jest wynikiem odmiennie ustawionych wrzecionek podziałów karjokinetycznych. Najpierw dzieli się blastomer większy, podczas gdy mniejszy narazie zostaje nie podzielony, wskutek czego powstaje stadium 3-ch blastomerów (Ryc. 174). Jest to jednak okres przejściowy: w krótkim czasie następuje także podział drugiego blastomeru tak, że zarodek przechodzi w stadium czterech blastomerów (Ryc. 175 i 90). Bardzo charakterystycznym jest ustawienie osi wrzecionek podziałowych, a co zatem idzie także płaszczyzn podziałowych. Osi wrzecionek ustawiają się prostopadłe do siebie, a ponieważ płaszczyzna podziału komórkowego ustawia się prostopadłe do osi wrzecionka i przechodzi przez jego równik, wobec tego także

177



Ryc. 173—177. Brózdtkowanie nietoperza; Ryc. 173. Stadium dwóch blastomerów. Ryc. 174. Stadium trzech blastomerów, *ck.* — ciała kierunkowe. Ryc. 175 Stadium 4-ch blastomerów. Ryc. 176. Stadium 8-u blastomerów. Ryc. 177. Stadium blastuli. Według *van Benedena*.

i płaszczyzny podziałów obu blastomerów ustawiają się prostopadle względem siebie. W tym okresie rozwoju, t. j. w stadium 4-ch blastomerów, 3 komórki leżą w jednej płaszczyźnie, jedna natomiast w drugiej. To ułożenie blastomerów w stadium 4-ch komórek u zwierząt ssących przypomina nam sposób układania kul armatnich, gdzie w jednej płaszczyźnie leżą trzy kule, a na nich wspiera się czwarta, stanowiąca niejako drugą warstwę. Tak więc różnica z typem całkowitego brózdowania, poznanym u innych zwierząt, polega na tem, że np. u lancetnika lub u płazów w stadium dwóch blastomerów komórki były sobie równe, a tu różnią się wymiarami od siebie, dalej, że płaszczyzny podziałów obu blastomerów były np. u lancetnika lub płazów równoległe, a u ssaków układają się prostopadle do siebie.

Ta nierównoczesność podziałów, nierówny wzrost blastomerów i odmienny typ układania się płaszczyzn podziałowych znamionują także dalszy przebieg brózdowania. Jest to częściowo niewątpliwie wynikiem wzrostu blastomerów i to wzrostu nierównomiernego. Różnica między mikro- i makromerami zaznacza się wyraźnie już w stadium 8 blastomerów (Ryc. 176). Ponieważ zarodek odżywia się w macicy, lecz nierównomiernie w poszczególnych partjach, więc i wzrost i podział komórek jest przez dłuższy czas nierównoczesny. Te elementy, które są pochodniami większego, mocniej odżywionego blastomeru, rozmnażają się szybciej i obrastają elementy, które powstały przez podział drugiego, w tym razie mniejszego blastomeru. W ten sposób mamy grupę komórek, leżących w środku, obrośniętych przez warstwę elementów, ułożonych powierzchniowo. Ta zewnętrzna warstwa rozrasta się powierzchniowo tak, że odsuwa się od węzła komórek, leżących w środku (Ryc. 177); powstaje więc wtenczas jamka, do której się zwiesza czop komórkowy. To stadium odpowiada stadium blastuli. Zapatrywania pierwotne, że mamy tu do czynienia już ze stadium t. zw. gastruli, w którym komórki embrjonalne leżą w dwóch warstwach, okazało się mylne — dziś wiemy, że gastrula zwierząt ssących wygląda zupełnie inaczej.

Tak więc zarodek w okresie blastuli ma wygląd pęcherzyka, którego ściankę stanowi jedna warstwa elementów komórkowych, a do światła tego pęcherzyka zwiesza się czop, złożony z komórek. Blastulę otacza ciągle jeszcze błona, którą się widziało na powierzchni jaja i w okresie brózdowania.

Pierwsze więc okresy rozwojowe zwierząt ssących wyglądają nieco odmiennie, aniżeli by tego oczekiwać należało, uwzględniając ich stanowisko w drzewie genealogicznem zwierząt. Pokrewieństwo rodowe z ptakami, które zostało udowodnione także przez zachowanie się zarodka najniższych zwierząt ssących, uzasadniło przypuszczenie, że tu również bę-



dziemy mieli do czynienia z brózdowaniem cząstkowym. Tymczasem typ brózdowania holoblastycznego jest charakterystyczną cechą zwierząt ssących łożyskowych. Ta różnica wywołana jest niewątpliwie przez modyfikację w budowie ich jaja: bardzo znaczne zmniejszenie ilości deutoplazmy w jaju zwierząt ssących jest z pewnością wynikiem odmiennych warunków ich życia płodowego. Wskutek wytworzenia się między płodem, a matką związku troficznego, przy którym płód przez cały czas życia embrjonalnego czerpie pokarm, dostarczany przez matkę, materiały zapasowe w jaju stają się zbędne, ilość ich też zostaje zredukowana drogą przystosowania do warunków życia. Wiemy z uwag ogólnych o brózdowaniu, jak wydatny wpływ na typ brózdowania ma deutoplazma, nagromadzona w jaju. Brózdowanie cząstkowe (meroblastyczne) powstaje tam, gdzie plazma nie może opanować tego wielkiego zasobu deutoplazmy. Jasną jest więc rzeczą, że redukcja deutoplazmy doprowadzić musi do powrotu do holoblastycznego typu podziałów, które jednak wskutek odmiennej organizacji jaja przebiegają z pewnymi nieraz znacznymi modyfikacjami od poznanych poprzednio typów brózdowania całkowitego.

#### **4) Stosunek jądra do plazmy i jego zmiany w biegu rozwoju od początku dojrzewania elementów płciowych do końca brózdowania.**

Sledząc zjawiska rozwoju od początku tworzenia się elementów rozrodczych przez cały okres brózdowania, poznaliśmy szereg przemian, widocznych zzewnątrz, i charakteryzujących się zmianą ilości i ugrupowania elementów blastomerycznych. Równocześnie jednak dokonywują się też przemiany i śródkomórkowe, zarówno natury jakościowej, jak i ilościowego ustosunkowania składników komórkowych. Metody analityczne badań nie są jeszcze dostatecznie udoskonalone, ażeby można było poznać wszystkie przemiany, odbywające się wśród rozwijającej się żywej materji, ale w każdym razie część ich jest już znana. Znamy mianowicie przemiany stosunków plazmojądrowych w czasie rozwoju, a nadto wiemy jakie — choćby tylko zasadnicze — przeistoczenia chemiczne dokonywują się w tych okresach

Z prac Gerasimowa, Boveriego, R. Hertwiga i całej jego szkoły wiemy, że, zarówno w komórkach roślinnych, jak i zwierzęcych, wielkość masy plazmatycznej i jądrowej jest w danym gatunku i komórkach danych tkanek stała. Stwierdzono następnie, że stosunek plazmojądrowy jest również we wspomnianych warunkach stały, ale ze względu na bieg zjawisk rozwojowych należało zbadać, jak się zachowuje ten sto-

sunek plazmy do jądra wśród przeistoczeń komórkowych, toczących się w zarodku. Badania, prowadzone w tym kierunku (Godlewski, Marcus, Koehler), odnoszą się do okresu dojrzewania, do jaj dojrzałych, zapłodnionych, oraz stadjów brózdki. W badaniach tych starano się uwzględnić, zarówno w poszczególnych komórkach zarodka, jak też i w jego całości, ustosunkowanie masy plazmatycznej do masy jądrowej, a cała ta sprawa ważna także była i z tego względu, że, jak z badań J. Loeba (por. str. 96, 100) wiadomo, istotą zjawiska rozwoju jest przeistoczenie (transformacja) substancji plazmatycznej w substancję jądrową.

O zachowaniu się jądra w okresie dojrzewania wspominaliśmy dotychczas tylko ogólnikowo: była mowa o tem, że w biegu dojrzewania ilość chromatyny się zmniejsza, a ilość chromosomów ulega redukcji (por. str. 61—72), oraz poznaliśmy mechanizm tych podziałów komórkowych redukcyjnych. Z tego jednak rozdziału o dojrzewaniu nie dowiedzieliśmy się, jak znacznem jest zmniejszenie masy jądrowej w czasie dojrzewania, ani też, czy całe to zmniejszenie można odnieść do tworzenia się ciałek kierunkowych, względnie do modyfikacji podziałów karjokinetycznych przy mitozach redukcyjnych.

Pomiary, dokonane na jajach jeżowców i rozgwiad, wykazały, że zmniejszenie objętości jądra w jaju niedojrzałym jest w ciągu dojrzewania bardzo znaczne. Widać to od razu z porównania wielkości jądra owocytu I. rzędu z wielkością jądra jaja dojrzałego. Wyraźnie to wykazuje np. zestawienie liczb, wyrażających wielkość plazmy i jądra w niedojrzale i dojrzałym jaju jeżowca:

	Masa plazmy	Masa jądra	Powierzchnia jądra	Stosunek masy plazmy do masy jądra
Jajo jeżowca niedojrzałe (= owocyt I. rz.) . .	273 $\mu^3$	42 $\mu$	58 $\mu^2$	7:1
Jajo jeżowca dojrzałe .	432 »	1:1 »	5 »	392:1

Bardzo podobne wyniki dały pomiary jaj niedojrzałych i dojrzałych u rozgwiady.

Z powyżej podanych liczb widać, że: 1) przez czas dojrzewania wzrasta masa protoplazmatyczna żeńskiego elementu rozrodczego, 2) objętość jądra staje się nieporównanie, bo przeszło 40 razy mniejsza, 3) powierzchnia jądra maleje bardzo znacznie, bo aż 11 razy, a wreszcie 4) stosunek masy plazmatycznej do masy jądra przesuwa się bardzo wydatnie na korzyść protoplazmy.

Bliższa analiza momentów przyczynowych tych zjawisk wykazała, że przez tworzenie się wydalaných ciałek kierunkowych nie da się wytłumaczyć całe zmniejszenie masy jądrowej. Ciałka kierunkowe są bar-

dzo małe; ich nikle jądra nie mogłyby pomieścić tej masy substancji jądrowej, której ubyło w okresie dojrzewania. Tak więc prócz materiałów jądrowych, wydalonych nazewnątrz z jaja, musiała część substancji jądrowej wydostać się z aparatu jądrowego — i to niewątpliwie do plazmy. To przypuszczenie potwierdza nie tylko fakt wzrostu objętości plazmy w okresie dojrzewania — bo to dokonywa się także na innej drodze — ale przede wszystkim spostrzeżenia cytologiczne.

Badania wielu autorów (Schaxel, Jenkinson, Kostanecki, Lillie i inni) wykazywały przechodzenie w czasie dojrzewania składników jądrowych do protoplazmy i to zarówno chromatyny, jak jąderka (Kostanecki) i soku jądrowego. Substancja chromatynowa, przechodząc do ooplazmy, nadaje jej nawet pewne dotąd tam nie występujące właściwości intensywniejszego barwienia się takimi barwnikami, jak hematoxylina.

Na podstawie tych obserwacji i pomiarów dochodzimy do wniosku, że w okresie dojrzewania następuje między plazmą a jądrem wybitna wymiana składników, co zmienia wydatnie właściwości tych ostatnich, ale zarazem i właściwości całości komórki jajowej: mała tylko część substancji jądrowej została wydalona nazewnątrz z ciałkami kierunkowemi, zmniejszenie jednak objętości jądra jaja w okresie jego dojrzewania odnieść należy przeważnie do przemieszczenia w obręb protoplazmy substancji, nagromadzonych w jądrze, a więc chromatyny i soku jądrowego. Te substancje jądrowe przepajają obecnie ooplazmę i będą stanowić materiał przeznaczony do utworzenia w zarodku aparatu jądrowego, który powstaje w okresie brózdowania.

Przypatrzmy się teraz tworzeniu się substancji jądrowej i stosunkowi plazmo-jądrowemu w biegu brózdowania. Pomiarów jąder, dokonywane w następujących po sobie okresach brózdowania (Godlewski, Koehler) wykazały, że w okresie 2-ch blastomerów jądro każdej z dwóch komórek jest mniejsze, niż jądro jaja zapłodnionego. Jądra obydwóch pierwszych blastomerów razem mają zaledwie cośkolwiek większą objętość od jądra jaja zapłodnionego. Wynika stąd bezsprzecznie, że wzrost istotny substancji jądrowej nie zaczyna się z pierwszym podziałem, ale nieco później. Rzeczywiście też pomiary jąder w późniejszych okresach brózdowania, a więc w stadium 4, 8, 16, 32, 64, 128 blastomerów wykazują znaczny wzrost masy jądrowej w zarodku. Wzrost ten charakteryzuje się tem, że dzielące się jądro nie dochodzi w komórce potomnej do swych pierwotnych rozmiarów; jeżeli mówimy, że ilość masy jądrowej wzrasta, to jest to następstwem zwiększania się ilości jąder i przyrostu, wyrażonego przez to, że jądra potomne przechodzą rozmiarami swemi objętość połowy jądra macierzystego.

Ten przyrost trwa jednak nie przez cały okres brózdkiwania. Im późniejsze stadja badamy, tem przyrost jest mniejszy, a okres między 128 a 256 komórkami jest prawie-że kresem przyrostu. Widać to stąd, że suma objętości jąder zarodka z okresu 256 komórek i suma objętości jąder z okresu blastuli, która się składa blisko z 1200 elementów, prawie nie różnią się od siebie.

Tak więc okres brózdkiwania podzielić możemy na 2 podokresy: w pierwszym ma miejsce przybytek, przyrost substancji jądrowej, który się kończy mniej więcej w stadjum około 200 elementów; w drugim podokresie materiał, utworzony poprzednio już prawie nie przyrasta, ale rozdrabnia się na większą ilość jąder. To rozdrobnienie ma ważne znaczenie dla przemian wewnętrznych, które sobie możemy uprzytomnić, jeśli pamiętamy, że podziały jąder idą drogą karjokinezy, przyczem ilość chromosomów każdego jądra jest stale ta sama. Im więcej tworzy się jąder, tem więcej chromosomów powstaje, a choćby one stawały się w miarę postępu rozwoju mniejsze (Erdmanówna), tem niemniej pozostaje faktem, że się przez to aparat jądrowy zarodka wzbogaca w chromatynę.

Drugim bardzo ważnym skutkiem zwiększenia ilości jąder jest zwiększenie ogólnej powierzchni aparatu jądrowego. W okresie owocytu I-go rzędu powierzchnia ta wynosiła  $58 \mu^2$ , jądro jaja dojrzałego  $5 \mu^2$ , suma powierzchni jąder w stadjum 2 blastomerów była  $9 \mu^2$ , 4-ch bl. —  $13 \mu^2$ , 32 bl. —  $100 \mu^2$ , 64-ch bl. —  $179 \mu^2$ , w stadjum blastuli (1200 blastomerów)  $550 \mu^2$ . To zwiększenie powierzchni aparatu jądrowego ma dla procesów rozwojowych doniosłe znaczenie. Wiadomo, że podstawą ich i istotą jest przemiana materji w komórkach, przy której stale dokonywuje się między plazmą a jądrem wymiana składników; jeżeli zaś z liczb wyżej podanych wynika, że powierzchnia zetknięcia plazmy z jądrem zwiększyła się przeszło 100 razy w okresie między stadjum jaja dojrzałego, a stadjum blastuli, to jasną jest rzeczą, że przemiana materji może stać się znacznie żywszą, a tem samem energia rozwojowa wzrasta.

Przy porównaniu objętości jądra owocytu z sumą objętości jąder z okresu blastuli (objętość jądra owocytu =  $42 \mu^3$  jaja dojrzałego  $1 \mu^3$ , aparatu jądrowego całego zarodka w stadjum blastuli  $35.3 \mu^3$ ), uderza nas odrazu wielkie zbliżenie liczb, wyrażających wielkość jądra i aparatu jądrowego ze stadjum blastuli. Ponieważ widzieliśmy, że składniki substancji jądrowej przemieściły się w czasie dojrzewania do ooplazmy, podczas gdy jądro się zmniejszało, przeto później, w okresie wzrostu aparatu jądrowego, w ciągu brózdkiwania, materiał ten, złożony w plazmie, zużywa się niewątpliwie na wytworzenie jąder zarodka. W tym więc okresie brózdkiwania substancja jądrowa nie tworzy się na drodze syntezy, ale przez zużywanie materiałów, nagromadzonych czasowo w protopla-

zmie. Synteza chromatyny w znaczeniu chemicznym, uważana przez J. Loeba za istotę rozwoju, zaczynać się musi nieco później, po okresie brózdowania. Że tak jest istotnie, przekonywują nas o tem nietylko pomiary jąder i plazmy, o których tu dotąd mówiliśmy, ale widać to także wprost z badań chemicznych. Praca Masinga (1910) ma tu pierwszorzędne znaczenie. Autor ten, wychodząc z założenia, że ilość nukleiny może być miarodajną pod względem chemicznym, co do absolutnej ilości chromatyny, oznaczał ilość materiałów nukleinowych w jajach i blastuli i przekonał się, że są one niemal równe. Ten fakt potwierdza drogą chemiczną wyniki opisanych tu badań morfologicznych, wskazujących na to, że synteza chromatyny musi się rozpocząć dopiero później, po ukończonym brózdowaniu. W czasie brózdowania natomiast dokonywuje się przerabianie materiałów, złożonych w okresie dojrzewania na substancję jądrową, innymi słowy, organizowanie aparatu jądrowego w zarodku z plazmy jaja, względnie z plazmy blastomerów, wzbogacenie jąder w chromatynę, czerpaną również z plazmy, oraz zwiększanie powierzchni aparatu jądrowego. To ostatnie pociąga za sobą zwiększenie powierzchni zetknięcia jąder z plazmą, a przez to ułatwia się wymiana składników między plazmą i jądrami, będąca podstawą przemiany materji w zarodku.

Ta analiza zjawisk brózdowania rzuca więc trochę odmienne światło na teorię zapłodnienia, względnie istotę podniety rozwojowej. W myśl zapatrywań J. Loeba uważano za istotę rozwoju momenty, powodujące syntezę substancji jądrowej z materiałów, zawartych w substancji plazmatycznej (por. str. 96). Na podstawie powyżej podanej analizy zjawisk brózdowania wprowadzić tu należy tę modyfikację, że podnieta rozwojowa jest podstawą nie »s y n t e z y« substancji jądrowej ze składników elementarnych, ale organizacji materiałów, które dostały się w czasie dojrzewania do plazmy, w zespół jąder zarodka, niezbędnych przy zwiększaniu się ilości elementów komórkowych.

---

### III.

## **TWORZENIE LISTKÓW ZARODKOWYCH I ORGANÓW PIERWOTNYCH. MEZENCHYMA.**

W dotychczas podanych rozdziałach omówiliśmy powstawanie materiału, z którego tworzy się zarodek. Poznaliśmy mianowicie powstawanie w ustroju rodzicielskim komórek rozrodczych, będących zawiązkiem następnego pokolenia, poznaliśmy przebieg zapłodnienia, które jest uruchomieniem zdolności twórczych tych komórek, a wreszcie okres brózdtkowania, w którym dzieli się jajo, tworząc stos elementów komórkowych, stanowiących materiał budowlany do utworzenia ciała zarodka. Materiał ten, jak widzieliśmy, układa się różnie — zależnie od badanego gatunku — ale niemal wszędzie wśród stosu komórek blastomerycznych znajdowała się jamka, wypełniona płynem, charakterystyczna dla obrazu tego ostatniego stadium brózdtkowania, t. zw. blastuli.

To stadium blastuli jest punktem wyjścia dla następnych okresów rozwoju i dlatego, chcąc rozumieć bieg dalszych zjawisk rozwojowych, musimy znać dokładnie organizację blastuli danego gatunku.

Zjawiska rozwojowe w zarodku, po ukończonym okresie brózdtkowania, zdążają do utworzenia warstw komórek embrjonalnych, które, tworząc w tych okresach, jakby lawice elementów o charakterze nabłonkowym, kształtują t. zw. listki zarodkowe. będące z kolei zawiązkiem do tworzenia organów pierwotnych. Listek zarodkowy jest to więc warstwa komórek embrjonalnych, które mają morfologiczny charakter nabłonka, a których zadanie twórcze jest mniej lub więcej ściśle wyznaczone w prawidłowym biegu rozwoju.

Różnicowanie listków zarodkowych zaczyna się w stadium blastuli, a badania szeregu ostatnich lat wykazują, że mechanizm tworzenia tych

listków nie jest taki sam u wszystkich gromad kręgowców: ustrój zwierzęcy dochodzi nieraz różnymi drogami do zupełnie podobnie zbudowanego twor. Okres tworzenia listków zarodkowych nosi nazwę okresu gastrulacji.

Pierwszą fazą tego okresu jest wytworzenie dwóch pierwszych listków, które noszą nazwę listka zewnętrznego, czyli ektodermy i wewnętrznego — entodermy. W drugiej fazie gastrulacji tworzy się trzeci listek, t. zw. listek środkowy, czyli mezoderma. Listek środkowy niekoniecznie stanowi jeden pokład komórek embrjonalnych. Czasem kilka lub kilkanaście takich pokładów komórkowych spaja się w jednolitą ławicę, jakby w kilkowarstwowy nabłonek, który stanowi jeden listek zarodkowy. Gdzie indziej da się wykazać, że listek zarodkowy, złożony początkowo z jednego pokładu komórek, mnoży swe elementy, tworząc wielowarstwowe listki. Widać stąd, że rozdrabnianie materiału twórczego, tak ważne dla organizacji zarodka, nie ustaje w okresie, kończącym brózdowanie, ale trwa jeszcze dalej w ciągu procesu rozwojowego.

Dyskusja nad obrazami, jakie u różnych grup zwierzęcych daje okres gastrulacji, odegrała znaczną rolę w historii nauk biologicznych. Stwierdzono mianowicie, zbadawszy niemal cały świat zwierzęcy, że wszystkie zwierzęta przechodzą okres, w którym ustrój jest złożony z dwóch, a potem z trzech listków zarodkowych.

Ten fakt, opracowany dokładnie przez Häckla, stał się treścią t. zw. teorii *gastreii*, którą podawano, jako jeden z dowodów *descendencji*, czyli wspólności pochodzenia gatunków. Chcąc temu dowodzeniu nadać tem większe znaczenie, starano się udowodnić, że geneza tego stadium embrjonalnego, innemi słowy przejście z okresu blastuli do gastruli jest u wszystkich gatunków podobna. Starano się np. u zwierząt kręgowych sprowadzić tworzenie się gastruli do procesu wpuklenia. Tak samo rozwój listków zarodkowych starano się przedstawić, jako stale jednaki u wszystkich tych zwierząt. Czytając dawniejsze podręczniki, ma się wrażenie, że komórki danego listka zarodkowego mają u wszystkich typów zwierzęcych zupełnie jednaką moc twórczą, t. zn. że one mogą wyprodukować tylko wyłącznie ściśle określone narządy ustroju. Ale te zbyt daleko idące uogólnienia nie wytrzymują krytyki. W świetle badań morfogenetycznych ostatnich trzydziestu lat, oraz w świetle badań eksperymentalnych wyrosły nieco odmienne poglądy na teorię listków zarodkowych. Badania tworzenia się tych listków u różnych zwierząt wykazują, że często bieg kształtowania jest zależny od budowy zarodka z okresu blastuli. Podobnie, jak organizacja blastuli, różnym może być i mechanizm dalszego jej przekształcania, t. zn. utworzenie gastruli. Zobaczymy,

że u jednych zwierząt powstaje ona przez wpuklenie, u innych tworzyć się może przez pewne uszeregowanie się komórek. W zjawiskach regeneracji widać np., że gdy zbraknie elementów, utworzonych przez dany listek zarodkowy, to komórki innego listka mogą wykonać tę samą działalność twórczą. Powstawanie organów prymitywnych w biegu rozwoju embrjonalnego odbywa się u różnych zwierząt niezawsze z tego samego listka zarodkowego.

Jakkolwiek jednak, porównyując różne gromady zwierząt, nie możemy stosować zbyt daleko idących schematów, jakkolwiek czynności regulacyjne ustroju znamionuje niejednokrotnie ponadprogramowa praca twórcza, tem niemniej u jednego i tego samego gatunku zadanie twórcze danego listka jest w prawidłowym rozwoju to samo.

Stwierdziwszy, że ani pochodzenie, ani los listków zarodkowych nie dadzą się sprowadzić u wszystkich typów zwierzęcych, a nawet u wszystkich kręgowców do jednego schematu i że warunki rozwoju odgrywają tu znaczną rolę, możemy utrzymać teorię gastrei Häckla tylko wtedy, gdy przyjmiemy ściśle morfologiczne pojęcie listków zarodkowych, oraz ich zadanie twórcze, odnośnie do prawidłowego rozwoju i do danego gatunku.

Zapoznawszy się ogólnie z pojęciem listków zarodkowych, przejdziemy obecnie do szczegółowego omawiania, jak one powstają u różnych gromad zwierząt kręgowych, jak wygląda zarodek tych zwierząt po utworzeniu listków i w jaki sposób powstają organy pierwotne z listków zarodkowych.

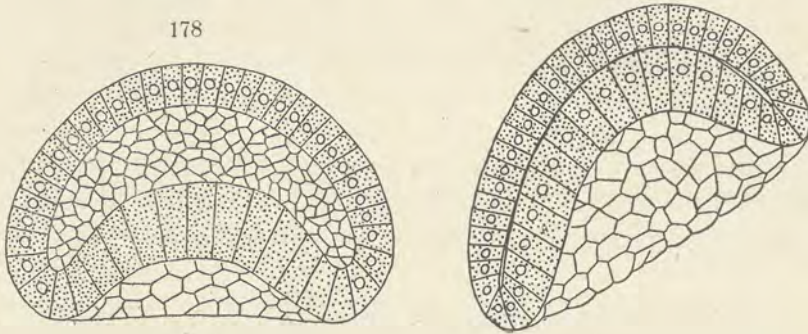
### 1) Listki zarodkowe i organy pierwotne lancetnika. (*Amphioxus lanceolatus*).

Opis tworzenia listków zarodkowych musimy zacząć od przypomnienia, jak wygląda blastula, która jest punktem wyjścia tworzenia listków zarodkowych. Mówiliśmy (por. str. 113), że blastula lancetnika jest to pęcherzyk (Ryc. 121), którego ściana składa się z jednej warstwy komórek o charakterze nabłonkowym (Ryc. 122). Komórki te są nierównej wielkości: po stronie bieguna twórczego są one nieco mniejsze, po stronie bieguna odżywczego nieco większe. Te większe komórki zajmują mniej więcej jedną trzecią część obwodu pęcherzyka blastuli.

Mechanizm tworzenia stadjum dwóch listków zarodkowych polega na tem, że spłaszczający się nieco odcinek odżywczy ścianki blastuli wpukla się w głąb jamy blastuli, czyli blastocbelu (Ryc. 178). Wynikiem tego jest zanik kulistego kształtu zarodka i stopniowe zaciskanie blasto-

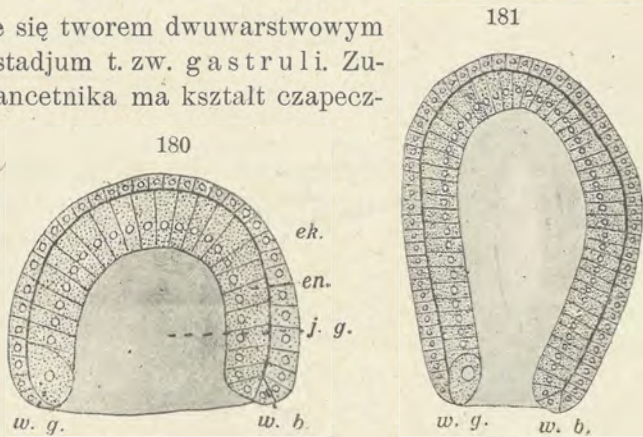


coelu, którego pojemność zmniejsza się w miarę, jak postępuje wpuklenie ścianki od strony wegetatywnej: plyn, wypełniający blastocoel, ulega wessaniu. Część ścianki wpuklająca się zbliża się do przeciwległej ścianki pęcherzyka. Po pewnym czasie obie ścianki oddziela tylko wąska szczelina, która później



Ryc. 178—181. Przebieg gastrulacji lancetnika: *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *fg*—jama gastruli, *wb*.—warga brzuszna, *wg*.—warga grzbietowa. Ryc. 178. Wpuklenie ścianki blastuli od strony bieguna wegetatywnego. Ryc. 179. Najwcześniejsze stadium gastruli z szeroko rozwartą prągębą. Ryc. 180, 181. Zamykanie prągęby, gastrula przybiera kształt kubka. Według Hatscheka.

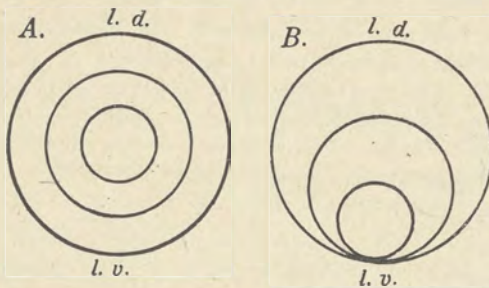
zanika, a zarodek staje się tworem dwuwarstwowym (Ryc. 179). Jest to już stadium t. zw. gastruli. Zupelnie młoda gastrula lancetnika ma kształt czapeczkowaty. Zewnętrzna warstwa komórek takiej czapeczki nosi nazwę ektodermy, wewnętrzna — entodermy. Na brzegach czapeczki ektoderma przechodzi w entodermę. Ta linia przejścia ektodermy w entodermę nosi nazwę warg. Przestrzeń między wargami stanowi początkowo szeroki otwór, który prowadzi do obszernej wklęsłości, otoczonej przez entodermę. Otwór ten nazywamy prągębą (*prostoma*), wspomniana wklęsłość, objęta przez entodermę, to jest jama gastruli (*gastrocoel*).



Zarodek lancetnika w dalszym rozwoju zmienia swój kształt czapeczkowaty na kubkowaty (Ryc. 180). Do tej zmiany kształtu dochodzi

przez zaciskanie się światła otworu, który nazwaliśmy prągębą (*prostoma*). Brzegi tego otworu, t. j. wargi (*labia*) prągęby zbliżają się do siebie (Ryc. 181) i w ten sposób otwór, wiodący do jamy gastruli, staje się coraz węższy. Ścianki kubkowatego tworów, którym obecnie jest zarodek, różnią się o tyle, że jedna z nich jest płytką płaską, druga jest mocno wypukła. Tę ściankę, która ma kształt płaski, nazywamy grzbietową, natomiast wypukła ścianka zarodka jest to ścianka brzuszna gastruli. W związku z tem wargę, ograniczającą od strony prągęby ściankę płaską zarodka, nazywamy wargą grzbietową (*labium dorsale*) (Ryc. 181 w. g.), a naprzeciw niej leżącą wargę, w której entoderma przechodzi w ektoderme nazywamy wargą brzuszną (*labium ventrale*) (Ryc. 181 w. b.).

Mechanizm zaciskania się prągęby był przedmiotem dyskusji w literaturze embriologicznej. Według jednych zapatrywań, które reprezentował przede wszystkim rosyjski zoolog Kowalewski, zaciskanie prągęby



Ryc. 182 A. Rzuty otworu prągęby przy zamykaniu współśrodkowym. Przesuwanie krawędzi i wargi brzusznej i grzbietowej. B. Rzuty otworu prągęby przy zamykaniu mimośrodkowym otworu. Krawędź wargi brzusznej (*lv*) pozostaje na miejscu, brzeg wargi grzbietowej (*ld*) przesuwają się.

odbywać się ma równomiernie, t. zn., że światło prągęby zwęża się jednako szybko we wszystkich kierunkach, a obwód warg skracają się równocześnie na całej długości. Gdybyśmy zrobili rzuty obwodu prągęby w następujących po sobie okresach jej zaciskania się, otrzymalibyśmy szereg kół współśrodkowych (Ryc. 182 A), przyczem, jak wiadomo, środki tych kół znajdują się w jednym punkcie. Ten sposób zwężania się prągęby nosi nazwę koncentrycznego.

Inaczej pojmował bieg zwężania się prągęby wiedeński zoolog Hatschek. Według niego zaciskanie się prągęby nie odbywa się równomiernie. Hatschek doszedł na podstawie swoich spostrzeżeń do wniosku, że zaciskanie prągęby polega na znacznie szybszym skracaniu się wargi grzbietowej, niż wargi brzusznej. W myśl tych zapatrywań mechanizm zaciskania się prągęby polega na zrastaniu się brzegów wargi grzbietowej w ten sposób, że po stronie grzbietowej zarodka tworzy się ma, jak gdyby szew, wzdłuż którego zrastają się brzegi wargi grzbietowej. Gdybyśmy zrobili rzuty otworu prągęby w następujących po sobie okresach zwężania jej, otrzymalibyśmy koła, leżące względem siebie ekscentrycznie (Ryc. 182 B), to znaczy, że środki tych kół nie leżą w tym samym punkcie. To zaciskanie otworu prągęby jest więc następstwem

zrastania się brzegów wargi grzbietowej, zjawiska, które w embriologii nosi nazwę konkrescencji. Oczywiście, że przyjmując ekscentryczne zamknięcie się prągeby, przyjmujemy także pewnego rodzaju zmianę orientacji składników zarodka w stosunku do osi ciała, która jest linią, przechodzącą wzdłuż zarodka i przez środek otworu prągeby<sup>1)</sup>.

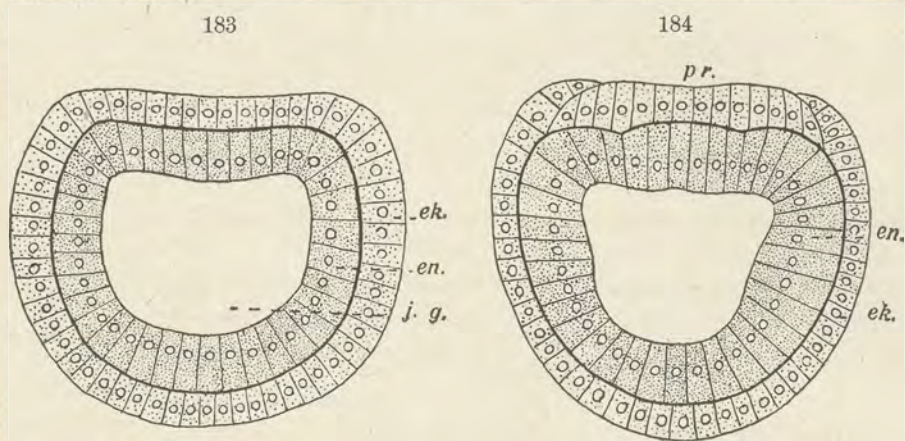
Późniejsze prace, prowadzone, zarówno na tym samym materiale, a więc lancetniku, jak też na innych zwierzętach, u których po wpukleniu entodermy odbywa się zwięźlenie prągeby, przemawiają jednak więcej za ekscentrycznym, niż koncentrycznym zaciskaniem otworu.

Poznawszy w ten sposób powstawanie entodermy w pierwszej fazie gastruli, przechodzimy teraz do opisu tworzenia się t. zw. trzeciego listka zarodkowego.

Musimy tu wyjść z poprzecznego przekroju gastruli. Na ryc. 183 widać z zewnątrz ektodermy, pod którą leży entoderma, wyścielająca światło jamy gastruli. Z ektodermy, leżącej po stronie grzbietowej, wyodrębnia się rodzaj płyty nablonkowej, która się oddziela nieco od reszty ektodermy i jak gdyby zapada trochę wgląb (Ryc. 184 pr.). Entoderma natomiast rośnie szybciej, aniżeli ektoderma. Komórki jej, nie mogąc się pomieścić na przestrzeni, której rozmiary wyznacza niejako pojemność ektodermy, rozrastają się w dwa fałdy, przekształcające się potem w dwa woreczki. Woreczki te rosną początkowo ku stronie grzbietowej (Ryc. 185—

<sup>1)</sup> Dokładniejsze zrozumienie bardzo wielu procesów, odbywających się w zarodku, ułatwia niezmiernie posługiwanie się modelowaniem. Nie wymaga ono żadnego specjalnego uzdolnienia, a wykonywanie odpowiednich modeli przy uczeniu się embriologii jest niezmiernie pożyteczne. Najlepszym materiałem do modelowania jest plastylina, a w braku tejże glina lub dobrze ugnieciony chleb. W obecnym przypadku modelujemy rodzaj czapeczki, o szerokim otworze, naśladującym prągebę. Czapeczka ta będzie więc mieć postać naszej ryciny 179. Jeżeli brzegi otworu, wiodącego do jamy gastruli, będziemy zaciskali zupełnie równomiernie, wtedy naśladujemy zaciskanie się koncentryczne. Zaciskanie ekscentryczne odtwarzamy w inny sposób: najpierw na naszym modelu oznaczymy na brzegu prągeby połowę obwodu, jako wargę grzbietową, drugą połowę, jako wargę brzuszную. Punkt, leżący w środku wargi grzbietowej będzie miejscem wyjścia konkrescencji. Brzeg, leżący na prawo od tego punktu, zbliżamy do przeciwnieległego lewego brzegu wargi grzbietowej, naśladując w ten sposób jej zrastanie. To zrastanie postępuje coraz dalej ku tyłowi i obecna warga grzbietowa coraz więcej się zbliża do wargi brzusznej. Prągeba staje się coraz węższą, coraz ciasniejszy otwór prowadzi do jamy gastruli. Z naszego modelu widać też odrazu, że na grzbietowej ścianie zarodka tworzy się szew, biegnący wzdłuż zrostu brzegów wargi grzbietowej. Jeżeli do modelu włożymy drut, czy pręcik, który przechodzi przez środek prągeby i biegnie wzdłuż ciała, to ten drucik imituje nam oś zarodka. Przeprowadzając naśladownictwo zaciskania ekscentrycznego, utrzymujemy ten drucik stale tak, żeby przechodził przez centrum prągeby, a ponieważ ono się ciągle przesuwają, więc widać tu także zmianę orientacji składników zarodka względem osi.

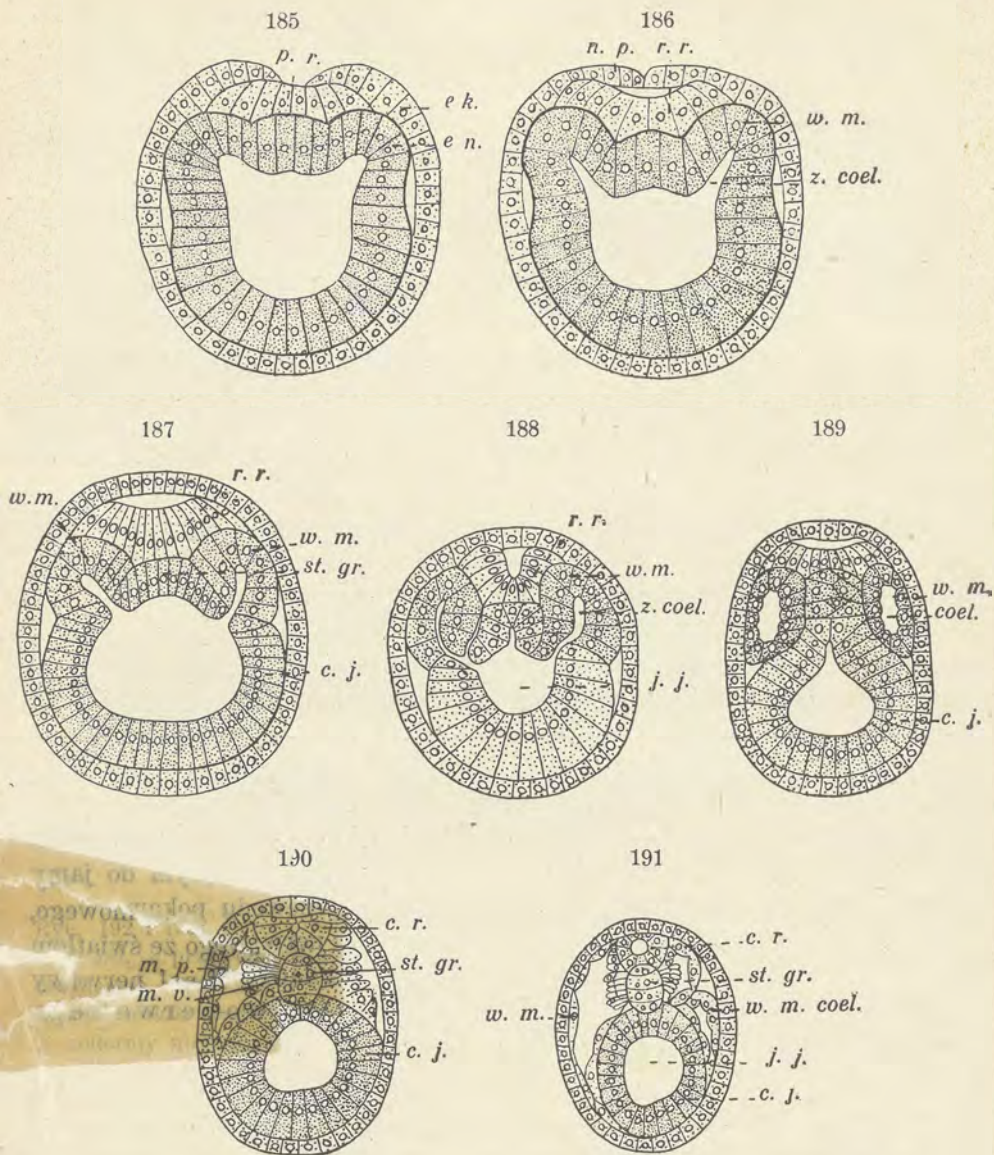
188), potem jednak wsuwają się między ekto- i entodermę (Ryc. 188, 189), zwracając się raczej ku stronie brzusznej zarodka (Ryc. 189, 190). Te dwa woreczki właśnie, ułożone między ekto- i entodermą, noszą nazwę trzeciego listka zarodkowego, czyli mezodermy. Z podanego poniżej opisu wynika, że mezoderma tworzy się u lancetnika z entodermy. Światło, które widzimy w obu woreczkach mezodermalnych, jest, jak rzut oka na ryc. 186—188 wskazuje, niejako przedłużeniem jamy gastruli. Mamy wrażenie, jak gdyby się światło gastruli wpuklało w obręb woreczków mezodermalnych.



Ryc. 183—191. Przekroje poprzeczne przez następujące po sobie okresy gastrulacji i tworzenie organów pierwotnych u lancetnika (*Amphioxus lanceolatus*): *cj.* — cewka jelitowa, *coel.* — coeloma, *cr.* — cewka rdzeniowa, *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *jj.* — jama gastruli, *jj.* — jama jelita, *mp.* — otrzewna ościenna, *mv.* — otrzewna trzewiowa, *np.* — nabłonek, pokrywający płytę, rynienkę, potem cewkę rdzeniową, *pr.* — płyta rdzeniowa, *r. r.* — rynienka rdzeniowa, *st. gr.* — struna grzbietowa, *wm.* — woreczki mezodermalne, *wm. coel.* — woreczek mezodermalny coelomatyczny, *z. coel.* — zawiązek jamy ciała (coeloma).

Poznawszy genezę wszystkich trzech listków zarodkowych: ekto-, ento- i mezodermy, ukończyliśmy opis obu faz gastrulacji u lancetnika. Obecnie należy zastanowić się nad losem utworzonych w opisany sposób listków zarodkowych, które ulegają przeróżnicowaniu przy tworzeniu t. zw. organów pierwotnych.

Różnicowanie zewnętrznego listka zarodkowego ektodermy. Całe ciało zarodka, jak mówiliśmy, jest pokryte listkiem ektodermalnym. Już we wczesnych okresach komórki jego tworzą rzeski, a ektoderma przyjmuje na powierzchni ciała charakter nabłonka skórniego. Tylko na linii środkowej płaszczyzny grzbietowej ciała widać

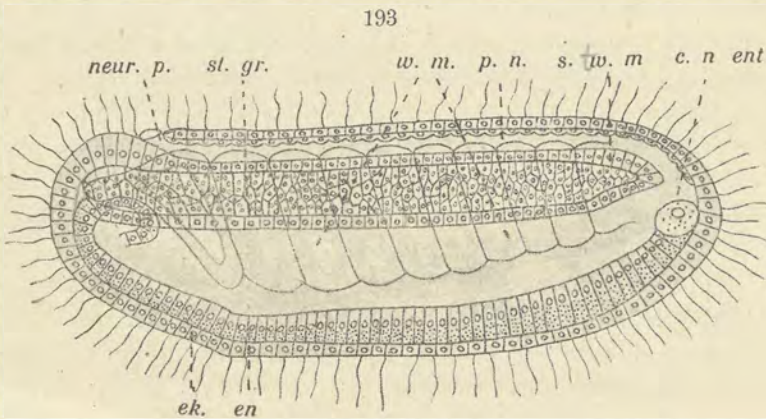
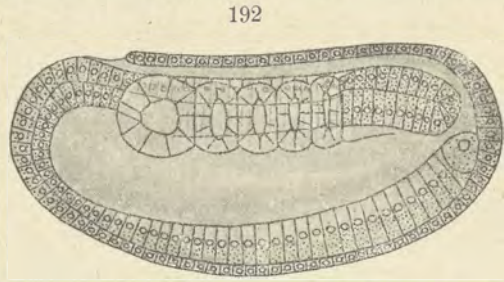


Ryc. 183. Przekrój poprzeczny przez zarodek w okresie późnej gastruli. Ryc. 184 i 185. Wyodrębnienie płyty pierwotnej z nabłonka ektodermalnego części grzbietowej zarodka. Ryc. 186—188. Przekroje zarodka w okresie tworzenia rynienki rdzeniowej i woreczków mezodermalnych. Ryc. 189—190. Wyodrębnienie woreczków mezodermalnych. Zamykanie rynienki rdzeniowej. Ryc. 191. Cewka rdzeniowa, struna grzbietowa i cewka jelitowa utworzone. Po lewej stronie woreczek mezodermalny jednolity w stadium wcześniejszym, po prawej, rozdzielony na część grzbietową (*miomer*) i brzuszną, woreczek coelomatyczny, zamykający jamę ciała (*coeloma*). Według *Hatscheka*.

zmiany, wpadające w oczy. Wzdłuż całego zarodka nabłonek, leżący na ścianie grzbietowej, zapada się wgłąb, tworząc t. zw. płytę rdzeniową, idącą od przyszłego odcinka głowowego, w kierunku prągeby. Ta płyta rdzeniowa jest wyodrębniona (Ryc. 184, 185) z reszty nabłonka, pokrywającego ciało. W następnym okresie płyta wygina się nieco, tworząc rodzaj rynienki, otwartej ku stronie grzbietowej, a nabłonek powierzchniowy obrasta tę rynienkę (Ryc. 186). Po stronie grzbietowej zarodka widać więc t. zw. rynienkę rdzeniową, która jest zamknięta prowizorycznie przez nabłonek. Po pewnym czasie rozpoczyna się pod nabłonkiem wierzchnim przemiana rynienki w cewkę rdzeniową, która jest zawiązkiem centralnego systemu nerwowego. Przemiana odbywa się w ten sposób, że brzegi cewki rdzeniowej podnoszą się (Ryc. 187, 188), zbliżają do siebie, światło rynienki zostaje zamknięte, a rynienka zamienia się w cewkę, biegnącą wzdłuż ciała zarodka (Ryc. 191). Zjawisko to zaczyna się w przednim odcinku ciała, lecz fałdy rdzeniowe, zamykające rynienkę, podnoszą się później także w części środkowej i tylnej zarodka — przemiana zatem rynienki w cewkę rdzeniową postępuje od strony głowowej ku stronie ogonowej. Ten kanał rdzeniowy otwiera się w obrębie odcinka przedniego zarodka otworem, który nosi nazwę otworka nerwowego (*neuroporus*) (Ryc. 192, 193). W miarę, jak fałdy rdzeniowe zrastają się ku tyłowi, kanał staje się coraz dłuższy; fałdy zaś, posuwając się coraz dalej ku tyłowi, dochodzą do okolicy prągeby. W tym stadium otwór ten jest już bardzo znacznie zaciśnięty i mały. Doszedłszy do prągeby, fałdy rdzeniowe układają się po obu jej stronach, a następnie zrastają się ze sobą, obejmują otwór prągeby, a jego światło łączy się ni jako ze światłem kanału rdzeniowego. Ponieważ prągeba jest otworem, wiodącym do jamy gastruli, czyli, innymi słowy, do embrjonalnego przewodu pokarmowego, przeto następuje tu połączenie centralnego kanału nerwowego z przewodem pokarmowym. Ta część światła, która łączy się z kanałem pokarmowym, nosi nazwę przewodu jelitowego (*canalis neurentericus*) (Ryc. 192, 193 c. n. ent.)<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> W celu dokładniejszego uzmysłowienia sobie, jak powstaje połączenie między systemem nerwowym a pokarmowym, możemy zrobić następujący model: Odtwarzamy z plastyliny kształt zarodka w stadium najpóźniejszej gastruli (por. ryc. 181). Będzie to twór podłużny, wewnątrz wydrążony, a wydrążenie jego odpowiada jamie gastruli. Jama ta ma od tylnej strony zarodka otwór, który nazywamy prągebą. Strona grzbietowa zarodka jest mocno spłaszczona, brzuszna natomiast wypukła. Prągeba, otwierająca się na tylnym końcu zarodka, podchodzi pod brzeg grzbietowy. Model układamy przed sobą na jego brzusznej ścianie. Następnie zginamy drut haczykowany: krótsze ramie tego drutu wkładamy przez prągebę do jamy gastruli, dłuższe układamy na ścianie grzbietowej zarodka w środku płaszczyzny płyty rdzeniowej. Wzdłuż drutu, leżącego

Różnicowanie listka zarodkowego wewnętrznego, czyli entodermy. Z poprzednich uwag wiemy już, że listek zarodkowy wewnętrzny, czyli entoderma, łączy się z ektoderma na obwodzie t. zw. warg, otaczających prąbę. Ażeby poznać przebieg różnicowania, będziemy badać zarodek na przekrojach poprzecznych. Ryc. 186—188 wyobrażają taki przekrój zarodka lancetnika z drugiej fazy gastrulacji. Widzimy tu znane nam już tworzenie środkowego listka zarodkowego, czyli mezodermy, która wypukła się w postaci dwóch woreczków, wrastających później



Ryc. 192 i 193. Przekroje strzałkowe zarodka lancetnika (*Amphioxus lanceolatus*): c. n. ent. — przewód jelitowo-nerwowy (*canalis neurentericus*), ek. — ektoderma, en. — entoderma, neur. p. — otworek nerwowy (*neuroporus*), pn. — centralny przewód nerwowy (*canalis centralis*), st. gr. — struna grzbietowa, s. w. m. — stre'a twórcza mezodermy nieposegmentowana, w. m. woreczki mezodermalne. Według *Hatscheka*.

na ścianie grzbietowej odtworzonego zarodka, układamy po obu stronach paski plastyliny, które dochodzą do brzegów prąbę. Część drutu, ułożona na płycie rdzeniowej naśladować ma centralny kanał nerwowy. Paski plastyliny oddają postać fałdów rdzeniowych. Obecnie ponad drutem, leżącym przy odcinku głowowym zarodka, zbliżamy paski ku sobie, zlepimy je tak, że drut leży otoczony temi paskami, jakby w kanale rdzeniowym. To zamykanie fałdów posuwamy coraz bardziej w tył, aż w okolicę prąbę. Kiedy paski plastyliny zamkniemy tuż ponad prąbę, przez którą do jamy gastruli wchodzi ramię drutu, wtedy widzimy, że drut, wyobrażający kanał nerwowy centralny, jest zupełnie zamknięty fałdami, czyli, że kanał nerwowy łączy się z przewodem pokarmowym. Zgięcie kolankowate drutu leży na granicy między

między ekto- i entoderme. Wytworzenie listków mezodermalnych rozdzieliło entoderme na dwa odcinki: stosunkowo węższe pasmo, leżące między woreczkami mezodermy, i brzuszne, znacznie szersze (Ryc. 187—188). Pasma grzbietowe entodermy, biegnące między obu woreczkami mezodermalnymi, stanowi rynienkę, otwartą ku stronie brzusznej. Leży ona bezpośrednio pod rynienką nerwową, ale jest otwarta w przeciwną stronę niż rynienka nerwowa. Rynienka ta, leżąca po stronie grzbietowej entodermy, stanowi materiał do utworzenia szkieletu pierwotnego, mianowicie tak zwanej struny grzbietowej (*chorda dorsalis*). Brzegi tej rynienki łączą się początkowo z mezoderma. W biegu rozwoju następuje oddzielenie się mezodermy od entodermy po obu stronach rynienki. Brzegi rynienki zbliżają się do siebie, po pewnym czasie łączą się z sobą, zaciskając zupełnie jej światło. W ten sposób rynienka zamienia się w litą cewkę, położoną pod cewką nerwową, biegnącą wzdłuż ciała i przedłużoną aż do tylnego odcinka zarodka. Struna grzbietowa (*chorda dorsalis*) stanowi u lancetnika część osiową szkieletu, która więc u tego zwierzęcia zawdzięcza swój początek listkowi entodermalnemu.

Równocześnie brzuszna część entodermy, leżąca poza woreczkami mezodermalnymi, zdąża do utworzenia definitywnego przewodu pokarmowego. Brzegi entodermy, które oddzielają się obecnie od mezodermy, zbliżają się ku sobie (Ryc. 189) i zespolenie ich następuje pod struną grzbietową (Ryc. 190). Początkowo cewka przewodu pokarmowego jest dość nieforemna, wykazuje pewne wypuklenie światła ku stronie grzbietowej (Ryc. 189), później jednak wyrównywa się kształt światła jelita embrjonalnego: staje się on okrągłym na przekroju poprzecznym (Ryc. 190 i 191), zaś przestrzennie jest prawie walcowaty. Jelito zarodka jest początkowo zupełnie zamknięte ku przodowi, ku tyłowi zaś otwiera się do prągni, która przechodzi w przewód nerwowo-jelitowy. Ponieważ przewód ten jest w związku z kanałem nerwowym, który się kończy otworem nerwowym (*neuroporus*), wobec tego w tym okresie ma on łączność ze światem zewnętrznym tylko za pośrednictwem przewodu nerwowego przez tenże otworek nerwowy, leżący na przedniej stronie zarodka.

Ten stan, w którym przewód pokarmowy nie ma własnej bezpośredniej łączności ze światem zewnętrznym, nie trwa długo i niebawem dokonuje się wytworzenie otworu odchodowego. Ryc. 196 wyobraża tylny odcinek zarodka lancetnika z późniejszego nieco okresu. Widzimy, że

---

kanalem nerwowym centralnym, a przejściem tegoż do przewodu pokarmowego. Ten właśnie odcinek drutu odpowiada przewodowi nerwowo-pokarmowemu (*canalis neuroentericus*). Z pośród fałdów rdzeniowych wydobywa się nazewnątrz drut w przednim odcinku ciała. Otwór, w którym ten przewód (w naszym modelu drut) łączy się ze światem zewnętrznym, nosi u zarodka nazwę otworka nerwowego (*neuroporus*).



struna grzbietowa (*st. gr.*) kończy się przed haczykowato zagiętym przewodem pokarmowym (Ryc. 196 *c. j.*), to jest odcinkiem, który nazwaliśmy *canalis neurentericus (c. neur.)* Poza tem zgięciem wytworzyła się wybujałość nablonkowa, idąca jeszcze mocniej ku tyłowi, stanowiąca pletwę ogonową (Ryc. 196 *pl. og.*). Na rysunku widać, że ciągłość przewodu pokarmowego uległa przerwaniu, a natomiast po stronie brzusznej entoderma, złączywszy się z ektoderma na małej przestrzeni, pękła, tworząc otwór odchodowy. Otwór ustny powstaje dopiero później u zarodka.

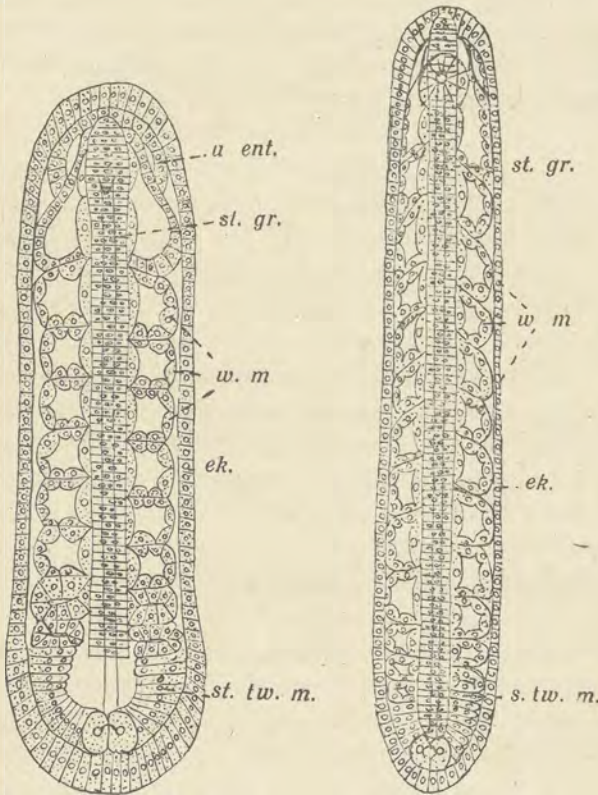
Różnicowanie środkowego listka zarodkowego, czyli mezodermy. Widzieliśmy na przekroju poprzecznym (Ryc. 187—189), że entoderma wypukła się w postaci woreczków, ułożonych parzyście, które wsuwają się między ekto- i entoderma. Jeżeli ten przekrój poprzeczny skombinujemy z przekrojem strzałkowym (Ryc. 192—193), albo czołowym (Ryc. 194, 195), to widać odrazu, że mezoderma nie stanowi jednolitej długiej kieszeni, ale tworzy się tam cały szereg kieszonek, leżących jedna za drugą. Ten układ wytworzył się przez wielokrotne przewężanie jednolitej początkowo kieszeni mezodermalnej. Im późniejszy okres rozwoju badamy, tem ilość tych kieszonek jest większa. Bardzo wyraźnie ujawnia się tu układ, z którym spotkamy się jeszcze wielokrotnie w embriologii, układ t. zw. u członkowania, czyli metamerji. Mezoderma jest pierwszym materiałem twórczym, który już w okresie powstawania ujawnia układ metameryczny. Najstarsze człony mezodermy czyli segmenty, metamery leżą w odcinku przednim; im dalej posuwamy się ku tyłowi, tem młodsze spotykamy segmenty. W tylnym odcinku ciała leży więc pewnego rodzaju strefa twórcza, w której odbywa się powstawanie nowych członów ciała zarodkowego (Ryc. 192—195).

Badając późniejsze okresy na przekrojach poprzecznych, widać, że jednolite światło w poszczególnych woreczkach mezodermalnych nie utrzymuje się długo. Porównanie Ryc. 190 i lewej strony 191 z Ryc. 191 po stronie prawej wykazuje, że, w biegu rozwoju, kieszonka, która przechodziła początkowo jednolicie od strony grzbietowej ku brzusznej, teraz uległa przewężeniu poprzecznemu w ten sposób, że rozdzieliła się na dwie części. Jedna z nich, leżąca po stronie grzbietowej, rozciąga się między ektoderma z jednej strony, a cewką nerwową i struną grzbietową z drugiej. Grzbietową część mezodermy nazywamy miomerem, lub somitem ciała. Druga część mezodermy układa się między ektoderma a ścianą cewki jelitowej. Jest to t. zw. woreczek mezodermalny otrzewnowy, którego ścianka zewnętrzna styka się z ektoderma, a ścianka wewnętrzna z entoderma zarodka.

Miomery, które, przeświecając przez ektodermę (Ryc. 193), nadają ustrojowi wyraźny charakter metameryczny, zaciskają niebawem mocno swe światło i stają się tworami litemi. Zawierają one komórki, które będą materialem do utworzenia w otoczeniu struny grzbietowej składników szkieletowych; główna jednak część materiału komórkowego, zawartego w nich, będzie stanowić składniki systemu mięsnego, a wreszcie mieszczą się tam komórki, które, ułożywszy się pod ektodermą, dadzą podkład dla nabłonka ektodermalnego skóry.

W obrębie miomerów utrzymuje się u lancetnika układ metameryczny przez całe życie.

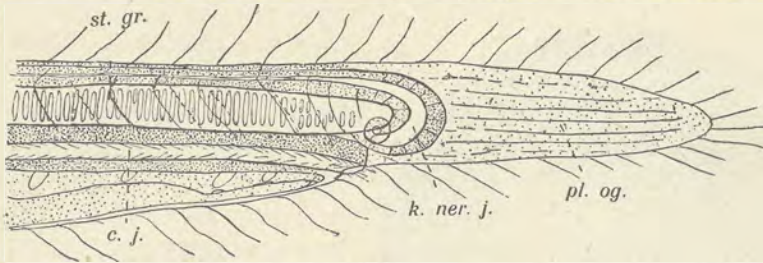
Mezodermalne woreczki otrzewnowe leżą, jak wspominaliśmy, obok jelita (Ryc. 191). Początkowo widać i tu układ metameryczny, jednakże w późniejszych nieco okresach zaciera się on przez zespolenie, zrost woreczków, leżących poza sobą. Światło ich łączy się ze sobą i zamiast całego szeregu kieszonek powstaje po jakimś



Ryc. 194 i 195. Przekroje czołowe przez zarodki lancetnika. *ek.* — ektoderma, *st. gr.* — struna grzbietowa, *st. tw. m.* — strefa twórcza mezodermi, *u. ent.* — uchylek przedni entodermi, *w. m.* — woreczki mezodermalne. — Według Hatscheka.

czasie po każdej stronie jelita długą, nieprzerwaną kieszeń; szczelinowate światło, biegnące wzdłuż niej, nosi nazwę jamy ciała (*coeloma*). Dwie blaszki mezodermi, które nazywamy otrzewnemi, ograniczają jamę ciała: jedna z nich, przytykająca do ektodermi, nazywa się otrzewną ościenną (*somatopleura*), druga, stykająca się z entodermą, jest to otrzewna wewnętrzna (*splanchnopleura*).

Jama ciała — coeloma — pozostaje w związku genetycznym z jamą jelitową, gdyż, jak wiemy, woreczki mezodermy wypukliły się z entodermy, a światło ich było niejako wypukleniem jamy jelitowej.



Ryc. 196. *c. j.* — cewka jelitowa, *k. ner. j.* — kanał nerwowo-jelitowy, *pl. og.* — pletwa ogonowa, *st. gr.* — struna grzbietowa. Według Hatscheka.

Poznaliśmy zatem w tym rozdziale tworzenie się trzech listków zarodkowych u lancetnika, a, rozważając losy tych listków, omówiliśmy i powstawanie t. zw. organów pierwotnych, będących zawiązkami niemal wszystkich narządów rozwijającego się ustroju.

## 2) Listki zarodkowe i organy pierwotne płazów (*Amphibia*).

Przy opisie ostatnich okresów bródkowania płazów poznaliśmy budowę blastuli żaby (Ryc. 129) i obecnie, przy omawianiu tworzenia listków zarodkowych u płazów, ten sam materiał będzie nam służył przede wszystkim jako punkt wyjścia morfogenetycznych zjawisk tworzenia tychże listków. Wiemy już, że blastula żaby, jestto pęcherzyk, którego ścianka otacza zawartą wewnątrz jamę (*blastocoel*). Patrząc z zewnątrz, wyróżnić można w tym okresie rozwoju zarodka, dwie półkule: jedna z nich, pokryta barwnikiem ciemnym, zwrócona jest stale ku górze, jako gatunkowo lżejsza, gdyż zawiera jamkę blastuli; druga jest jasna, barwnika na jej powierzchni niema, i złożona jest z elementów stosunkowo większych, bogatszych w żółtko. Poza tem materiał, nagromadzony w niej, jest gatunkowo cięższy, to też ta półkula zarodkowa zwrócona jest stale ku dołowi.

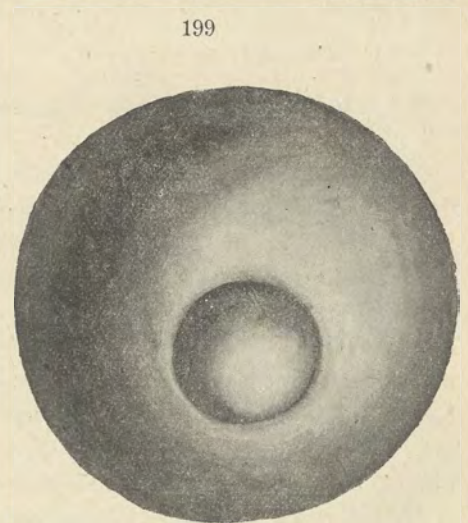
Przebieg gastrulacji badać najłatwiej, ustawivszy zarodek w t. zw. położenie przymusowe, t. zn. ułożywszy go między dwoma szkiełkami i ścisnąwszy między niemi.

Pierwszym objawem rozpoczynającej się gastrulacji jest pojawienie się sierpowatego zagłębienia (Ryc. 197), mniej więcej na pograniczu między ciemną i jasną półkulą zarodka. Zagłębienie to jest, jak zobaczymy, pierw-

szym zarysem tworzącej się prągeby, a mianowicie jej wargi grzbietowej. Obserwacja od zewnątrz wykazuje, że brzegi tego rynienkowatego zagłębienia coraz się wydłużają. Widać



wtenczas, że sierpowate zagłębienie, rozszerzając się, przybiera postać podkowiastą (Ryc. 198). Równocześnie z wydłużeniem ramion prągeby ku stronie przeciwległej widać, że całe to zagłębienie podkowiaste, które początkowo leżało w połowie zarodka, zrasta niejako ku dołowi (Ryc. 198). To też w miarę, jak się ono rozszerza, z sierpowatego staje się podkwiastem, a potem coraz bardziej przybiera kształt pierścienia, widać je coraz bliżej bieguna odżywczego. Najlepiej stwierdzić to można, trzymając zarodek



Ryc. 197—199. Proces gastrulacji żaby (*Rana fusca*), widziany od zewnątrz. Ryc. 197. Stadjum prągeby, zaznaczającej się w postaci sierpa. Ryc. 198. Prągeba przesunięta ku biegunowi odżywczemu w postaci podkwy. Ryc. 199. Prągeba gastruli w postaci pierścienia, otaczającego czop Rusconiego. Według prep. zakł. biol.-embr. Uniw. Jagiell.

w położeniu przymusowem między dwoma szkiełkami i znacząc położenie wpuklenia sierpowatego zapomocą delikatnej kreski na szkiełku nakrywko-

wem. Widać wtedy wyraźnie przesuwanie się tego brzegu zagłębienia stale ku biegunowi wegetatywnemu. Kiedy otwór prągeby przybiera zarys pierścienia (Ryc. 199), widocznego od strony bieguna wegetatywnego, wtedy ukazują się także sterczący z niego czop, złożony z komórek żółtkowych. Od nazwiska autora, który go opisał, nazywamy ten twór czopem Rusconiego. Jeżeli wpuklenie rynienkowate, które się tu utworzyło i które widzieliśmy początkowo w postaci sierpa na granicy obu półkul zarodka, uznaliśmy, jako brzeg prągeby, jako wargę grzbietową, to obecnie, kiedy sierp ten zamienił się w pierścień, mamy przed sobą sformowaną prągebę o kształcie okrągłym. Miejsce, w którym ramiona zagłębienia pierwotnego złączyły się z sobą, odpowiada wardze brzusznej prągeby.

To wszystko, co mówiliśmy dotychczas o tworzeniu się gastruli, podane było na podstawie obserwacji zarodka z zewnątrz, która oczywiście nie daje wglądu w przemiany, toczące się wewnątrz niego. Dopiero preparaty skrawkowe pozwalają na dokładniejsze zrozumienie całego biegu tworzenia. Badania preparatów, zrobionych z zarodka w okresie zarysowującego się sierpa na pograniczu półkuli ciemnej i jasnej, wykazują, że mamy tu do czynienia z wpukleniem, idącym od zewnątrz włąb i to w kierunku bieguna twórczego (Ryc. 200). Preparaty skrawko-



Ryc. 200. Przekrój przez zarodek żaby (*Rana fusca*) w stadium gastruli. Od strony górnej widać jamę blastuli, od strony bieguna odżywczego wciną się jama gastruli.

we, robione z zarodków w stadiach późniejszych, kiedy już zagłębienie sierpowate rozszerzyło się i przybrało kształt podkowiasty, wykazują, że zagłębienie to posuwa się coraz bardziej włąb, w kierunku blastocoelu. Na ryc. 201. widać, że tylko zupełnie wąski pasek komórkowy oddziela światło tego wgłębienia od jamy blastuli. Ścianka, dzieląca dwie jamki (Ryc. 201), pęka, jamy łączą się z sobą i w ten sposób jama blastuli zostaje włączona do jamy gastruli. Z tych to powodów jamę blastuli w stadium gastrulacji nazywają także jamą uzupełniającą gastruli.

Taką głęboką jamkę stwierdzamy jednak tylko po stronie grzbietowej zarodka w przekroju, przechodzącym przez sam środek tego zagłębienia. a zarazem przez os jaja. Badając natomiast boczne przekroje, napotykamy na zagłębienia płytsze. Na przekrojach też możemy stwierdzić fakt, znany

nam z obserwacji zewnętrznej, że im późniejsze stadium, tem niżej leży wejście do jamy gastruli. W tem stadium, gdy prągęba ma już kształt pierścienia, otwiera się pod wargą grzbietową bardzo głęboka szczelina, która równocześnie po stronie przeciwległej jest zupełnie płytka. Między obiema wargami sterczy czop żółtkowy Rusconiego.



Ryc 201. Przekrój przez zarodek żaby z późniejszego okresu gastruli. U góry jama blastuli (*j. bl.*), po lewej stronie jama gastruli (*j. g.*), oddzielona cienką warstwą komórek od jamy blastuli. Na dolnej stronie prostoma z dwiema swemi wargami, między którymi leży czop Rusconiego (*c. R.*), wargę grzbietową (*l. d.*), wargę brzuszną (*l. v.*). Według prep. zakł. biol.-embr. Uniw. Jagiell.

mie czopa przez prągębę, otrzymalibyśmy wtenczas obraz gastruli u żaby.

Dyskusja nad mechanizmem tworzenia się gastruli u płazów, prowadzona była nieraz w literaturze embriologicznej. Pierwsze przypuszczenie, jakie się tu nasuwa, jest, że jama gastruli i entoderma powstają przez wpuklenie, a więc w ten sam sposób, jak widzieliśmy u lancetnika. Sam ten fakt, że budowę zarodka u żaby daje się w pewnym stopniu sprowadzić do obrazu, poznanego u lancetnika, zdawałby się przemawiać za tem przypuszczeniem. Ale doświadczenie ostatnich dziesiątków lat pouczyło nas, że takie same obrazy wytwarzać się mogą niejednokrotnie inną drogą, dlatego też sprawa ta wymagała gruntowniejszej analizy.

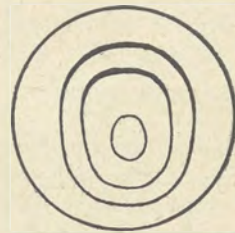
Obecnie, gdy jama gastruli jest sformowana, możemy już mówić o dwóch listkach zarodkowych: jeden z nich, pokrywający cały zarodek od zewnątrz, jest to zewnętrzny listek zarodkowy, czyli ektoderma; drugi — to listek, wyściełający jamę gastruli i włączoną do niej jamę blastuli. Ten listek nazywa się entoderma, czyli listkiem wewnętrznym.

Porównywując gastrulę lancetnika z gastrulą żaby, stwierdzić musimy, że różnicę zasadniczą między niemistanowimasa żółtkowa, porozdzielana między komórki. Gdybyśmy pomyśleli grupę komórek o dużej ilości żółtka, włożoną do jamy gastruli lancetnika w ten sposób, że jej podstawowe komórki opierają się o ścianę brzuszną zarodka, a pewna ich część wysuwa się w formie

Badania robione w tym kierunku, wykazały, że choć gastrulacja zaczyna się od wpuklenia, to jednak później warga grzbietowa, która początkowo pojawia się mniej więcej w równiku zarodka, zsuwa się w dół i obrasta jasną półkulę. Tą drogą jama zostaje pogłębiona, bo ścianka, ograniczająca ją (warga grzbietowa), wydłuża się w kierunku dolnym, a więc ku biegunowi wegetatywnemu. Żółtko więc jest w ten sposób obrastane coraz bardziej przez wargę grzbietową. Zjawisku obrastania żółtka towarzyszy jednak to, że prągęba rozszerza wprawdzie początkowo swe wargi, ale potem rosnąc ku dołowi obejmuje tem kompletniej koło, im bliżej przesuwa się ku biegunowi. To zwężanie się prągęby przy obrastaniu jest analogiczne do tegoż zjawiska poznanego u lancetnika. Ryc. 202 wyobraża rzuty prągęby żaby w okresach, następujących po sobie. Widzimy tu kilka kół mimośrodkowych, jednakże widać z tego, że nietylko brzeg wargi grzbietowej, ale i brzusznej ulega przesunięciu. Wargi są brzegami ścian jamy gastruli; ich przesuwanie się stoi w związku z przedłużaniem się ścian gastruli i pogłębianiem się jamy gastrulacyjnej.

Jednakże nietylko samo wpuklenie, oraz wydłużenie wargi grzbietowej składa się na utworzenie jamy gastruli. Głębokość jej powiększa się także wskutek rozstępowania się komórek wewnątrz zarodka, które postępuje w kierunku blastocoelu i doprowadza do przerwania ścianki, oddzielającej jamę gastruli od jamy blastuli.

Zastanawiając się teraz nad tem, z jakiego materiału utworzyła się u żaby entoderma, dochodzimy do wniosku, że materiał ten niezupełnie jest analogiczny do zużywanego na to przez lancetnika. Tam poprostu ścianka blastuli wpukliła się i utworzyła entodermę: cała entoderma powstała tylko z tej wpuklonej ścianki. Tutaj również mamy do czynienia z wpukleniem, t. j. z wrastaniem komórek ze ścianki zewnętrznej w głąb, ale dzieje się to tylko częściowo. Reszta entodermę wytworzyła się z elementów, które leżały wewnątrz zarodka, a które, rozstępując się, szeregowały się niejako w przedłużeniu wpuklonej jamy gastruli<sup>1)</sup>.



Ryc. 202. Rzuty prągęby zarodka płazów w następujących po sobie okresach.

<sup>1)</sup> Tworzenie gastruli u płazów można odtworzyć w następujący sposób: Układamy przed sobą kulę plastylinową, która ma wyobrażać blastulę żaby. Nieco poniżej równika wciskamy w ścianę zarodka wgłębienie, zdążające ku biegunowi twórczemu. Przez ucisk palcami lewej ręki staramy się pogłębić to wpuklenie, a zarazem prawą ręką nasuwamy plastylinę od góry ku dołowi na palce ręki lewej, którą równocześnie rozszerzamy wejście do naszego wgłębienia tem więcej, im niżej się ono znajduje. Widać więc, że jamka, odtwarzająca jamę gastruli, pogłębia się w dwojaki sposób:

Powstawanie mezodermy u płazów obejmuje okres t. zw. drugiej fazy gastrulacji. Ta faza zaczyna się, zanim się jeszcze skończyła pierwsza, t. zn. że zaczyna się tworzyć już w okresie powstawania entodermy i jamy gastruli; w tym czasie mianowicie, kiedy wargę grzbietową rośnie ku dołowi i widać, że ona nieco grubieje. Badanie na skrawkach wykazuje, że między dwa pierwotne listki zarodkowe, t. zn. między ekto- i entodermę wrastają komórki, które wytwarzają między obu temi listkami trzecią warstwę mezodermalną (Ryc. 201). Twórczym terenem dla mezodermy jest granica przejścia ektodermy w entodermę w obrębie wargi grzbietowej. Tutaj komórki, rozmnażające się intensywnie, tworzą warstwę mezodermalną. Warstwa ta, układająca się między ekto- i entodermą, zdaje się być z obu temi listkami związana genetycznie. Przy badaniu ułożenia tej warstwy można dokładnie oznaczyć przejście komórek ekto- i entodermy w mezodermę.

Słyszeliśmy już powyżej, że wargę grzbietową rozszerza się w biegu rozwoju, a wskutek tego zwiększa się także wejście do prągebę. Równo-

a) dlatego, że wpuklenie postępuje wgląd przez wciskanie się do wnętrza, b) ponieważ brzeg górny tego zagłębienia, naśladowujący wargę grzbietową, rośnie w dół, a przez to przedłuża ścianę jamy gastruli.

Obsuwając ku dołowi tę ściankę, rozszerzamy jej brzeg coraz bardziej na boki. W ten sposób im bliżej bieguna odżywczego, tem bardziej rozszerza się wejście do jamy gastruli i z sierpowatego staje się podkowiaste. W modelu jednakże, który odpowiada późniejszej gastruli, musimy odtworzyć wejście do jamy gastruli już nie podkowiaste, ale okrągłe. Jama zaś musi być zrobiona w ten sposób, że po stronie, po której zaczęła się zagłębieniem sierpowatym, będzie się wciskała silnie wgląd, po przeciwnej stronie natomiast pozostaje zupełnie płytka.

Następnie należy zrobić model, któryby odpowiadał zarodkowi z okresu gastruli, rozciętemu strzałkowo (Ryc. 200). Przekrój ten przechodziłby przez prągebę w płaszczynie, na której leżał środek sierpowatego wgłębienia, a więc przez środek wargi grzbietowej, przez oś zarodka, oraz przez środek wargi brzusznej. Model robimy w sposób następujący: odrabiamy najpierw z plastyliny półkulę, która odtwarza przekrój zarodka, a po stronie, odpowiadającej biegunowi twórczemu, wykrawamy jamkę, naśladowującą jamę blastuli. Od strony wargi grzbietowej wydrążamy jamę długą, szczelinowatą, podminowującą ścianę grzbietową zarodka. Po stronie brzusznej jamka ta ma być płytka (por. ryc. 201). Im bardziej przesuwamy się od strony brzusznej ku grzbietowej, tem głębszą robimy jamkę, otaczającą czop, odpowiadający komórkom żółtkowym, który u zarodka z okresu gastruli tworzy znany nam czop Rusconiego. Od strony grzbietowej jama gastruli wchodzi tak głęboko, że dostaje się w bezpośrednie sąsiedztwo jamy blastuli. Musimy to odtworzyć w ten sposób, aby tylko cienka ścianka oddzielała od siebie te dwie jamy. Potem i tę ściankę przerywamy, a obie jamy łączą się w jedną całość.

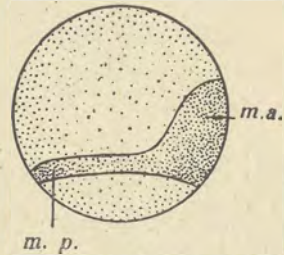
Patrzając na ten model, mamy wrażenie, że do jamy kubkowatej został włożony czop masy żółtkowej. Opiera się on o brzuszną ścianę zarodka, a od ściany grzbietowej jest oddzielony długą jamą szczelinowatą i sterczy przez prągebę nazewnątrż; odpowiada on czopowi Rusconiego.



cześniej z rozszerzeniem brzegu otworu prągeby, powiększa się pokład mezodermalny i otacza już nie sierpowatą, ale, jakby podkowiastą warstwą a wkońcu pasmem pierścieniowem brzeg otworu prągeby.

Przypomnijmy sobie teraz, że warga grzbietowa rośnie w kierunku bieguna wegetatywnego. Jeżeli brzeg wargi prągeby jest miejscem tworzenia mezodermy, to warga grzbietowa posuwa się wdół zarodka, pozostawiając za sobą pasmo wytworzonej mezodermy, leżące wzdłuż osi zarodka, po jego grzbietowej ścianie między ekto- i entodermą. Zaczyna się ono nieco powyżej płaszczyzny, w której się pojawiło po raz pierwszy zagłębienie sierpowate otworu prągeby, a kończy przy brzegu wargi, tworzącej tę mezoderme.

Z powyżej wyłożonego widać, że w mezodermie można wyróżnić dwie części. Jedna z nich leży bezpośrednio w otoczeniu prągeby i stanowi pasmo, które swym kształtem odpowiada mniej więcej postaci brzegów prągeby. Podobnie zatem, jak otwór prągeby, ma ono początkowo kształt sierpa, potem podkowy, wreszcie pierścienia. Ze względu na swoje położenie to pasmo mezodermy nosi nazwę listka środkowego przygębowego (*mesoderma peristomalis*). Druga część mezodermy płazów jest to pasmo, biegnące w ścianie grzbietowej jamy gastruli i wzdłuż osi zarodka, a nosi nazwę mezodermy osiowej (*mesoderma axialis*) (Ryc. 203).



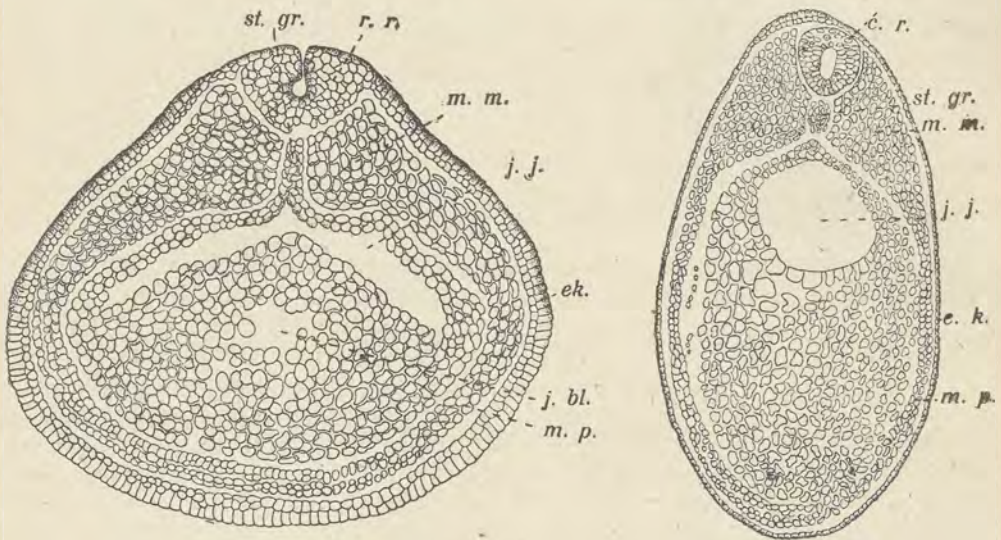
Ryc. 203. Schemat ułożenia mezodermy w zarodku płazów. *m. a.* Mezoderma osiowa (*mesoderma axialis*). *m. p.* — Mezoderma przygębowa (*mesoderma peristomalis*).

Zarodek, w którym wyodrębniły się listki zarodkowe, wytwarza z nich w dalszym rozwoju organy pierwotne, które są zaczątkiem narządów, funkcjonujących w ustroju rozwiniętym; proces ten musimy obecnie omówić dokładniej.

Różnicowanie zewnętrznego listka zarodkowego, czyli ektodermy. Komórki ektodermy, ugrupowane po stronie grzbietowej zarodka, rozrastają się, przybierają postać elementów walcowatych, a wyodrębniwszy się nieco od reszty komórek nabłonka, tworzą t. zw. płytę rdzeniową. Płyta rdzeniowa zaznacza się najpierw w przednim odcinku ciała, potem widać ją wyróżniającą się coraz więcej ku tyłowi. Komórki płyty rdzeniowej przeznaczone są do utworzenia zawiązka systemu nerwowego, którego tworzenie zaznacza się najpierw zakłębieniem rynienkowatą płytą rdzeniową (Ryc. 204). To zakłębienie pogłębia się przez utworzenie na brzegach rynienki dwóch fałdów rdzeniowych, które podnoszą się, zbliżają ku sobie, a łącząc się ponad światłem rynienki, zamieniają ją w cewkę rdzeniową (Ryc. 205). W cewce rdzenio-

wej widać drobne światło — jest to t. zw. centralny kanał nerwowy (*canalis centralis*). Stadjum, w którym występuje tworzenie płyty rdzeniowej, rynienki i cewki rdzeniowej, jest dla zarodków płazów bardzo charakterystyczne. Stadjum to nazywają neurulą (Ryc. 210). Reszta ektodermy, pokrywającej ciało zarodka, tworzy nabłonek, leżący na całej powierzchni embrjona.

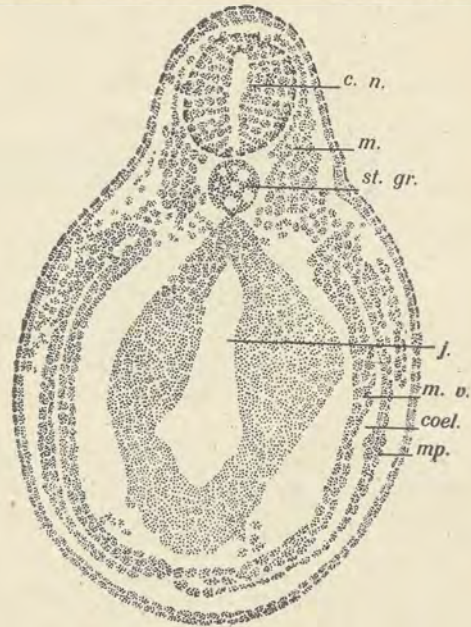
Różnicowanie wewnętrznego listka zarodkowego, czyli entodermy. Entoderma, jak mówiliśmy, wyściela jamę gastruli. Gdy



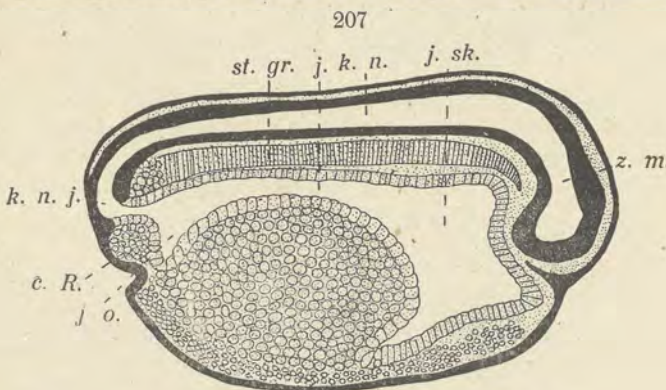
Ryc. 204, 205. Przekrój przez zarodek traszki: *cn.* cewka nerwowa pod nią pasmo elementów stanowiących zawiązek struny grzbietowej (*st. gr.*), *ek.* ektoderma, *j. bl.* pozostałość jamy blastuli, *j. j.* jama jelitowa *m. m.* mezoderma, która wytworzy miomer, *m. p.* mezoderma, przeznaczona do utworzenia otrzewnej, *r. r.* rynienka rdzeniowa. Według preparatów zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

rozwój postępuje, zarodek się wydłuża, cała jama gastruli staje się dłuższą, węższą i coraz bardziej przyjmuje kształt cewkowaty. Porównanie ryc. 201 i 207 daje obraz tego postępu. Jako punkt orientacyjny przyjmijmy czop Rusconiego (*c. R.*), leżący w prągnięciu gastruli (Ryc. 201), objęty wargami. Widzimy go też na ryc. 207, choć rozmiary jego są znacznie mniejsze. W późniejszym okresie rozwoju, począwszy od wargi grzbietowej (Ryc. 201), ścianę zarodka, leżącą na rysunku po stronie lewej, objęła w linii osiowej cewka nerwowa (Ryc. 207 *c. n.*). Światło jamy gastruli staje się światłem jelita zarodkowego, które jest otoczone entoderumą. Wejściem do jamy jelita jest przez pewien okres czasu tylko prągnięcie (*prostoma*), jakkolwiek więc prągnięcie jest nieco zaciśnięte czopem, sterzą-

cym z niej, ale bądź co bądź przez światło, otaczające czop, utrzymuje ona komunikację jelita ze światem zewnętrznym. Zczasem jednak i ta komunikacja staje się niedrobną: kiedy mianowicie fałdy rdzeniowe zamykają się coraz dalej ku tyłowi, następuje także ich zamknięcie ponad prągę. W ten sposób system nerwowy wchodzi w łączność z jamą jelitową, a kanał, który łączy obydwie te przewody, nosi nazwę przewodu jelitowo-nerwowego (*canalis neurentericus*) (Ryc. 207, *k. n. j.*). Pierwotny przewód pokarmowy rozszerza się bardzo znacznie w obrębie przedniego odcinka ciała i tworzy dużą przestrzeń skrzelową (przelykową) (Ryc. 207, *j. sk.*), która następnie jeszcze rozszerza się w odcinku głowowym, a później wytwarza otwór ustny zarodka. Przewód jelitowo-nerwowy utrzymuje się u płazów stosunkowo długo; jednakże w okresie, gdy zarodek wydłużył się nieco mocniej, a cewka nerwowa została na całej długości zamknięta, widać wpuknięcie jelita (Ryc. 207, *j. o.*), le-



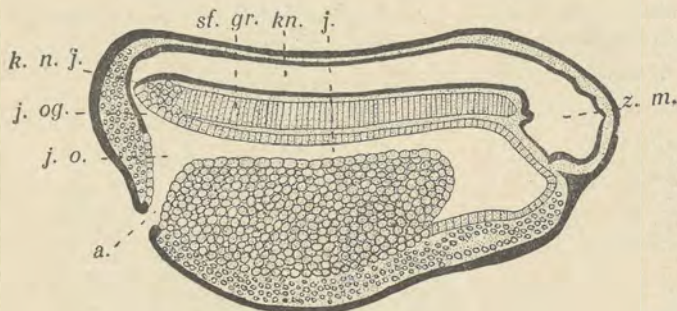
Ryc. 206. Przekrój przez zarodek traszki z utworzonymi organami i pierwotnymi: *coel.* jama ciała, *c. n.* cewka nerwowa, *j.* światło jelita, *m.* miomery, *m. p.* mezoderma ościenna, *m. v.* mezoderma trzewiowa, *st. gr.* struna grzbietowa. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.



żące w tylnym odcinku przewodu pokarmowego, nieco przed przewodem jelitowo-nerwowym po stronie brzusznej, które zbliża się coraz bardziej do ektodermy. To wpuknięcie jest zawiązkiem jelita odchodowego (Ryc. 208, 209 *j. o.*), a gdy entoderma zrośnie się z ektoderma, wtedy blaszka ta, złożona z dwóch listków, pęknie i w tem miejscu powstanie otwór odcho-

dowy zarodka (Ryc. 208, 209, *a*). W ten sposób przewód pokarmowy, który miał ujście jedynie do kanału nerwowego, zyskuje połączenie ze światem zewnętrznym.

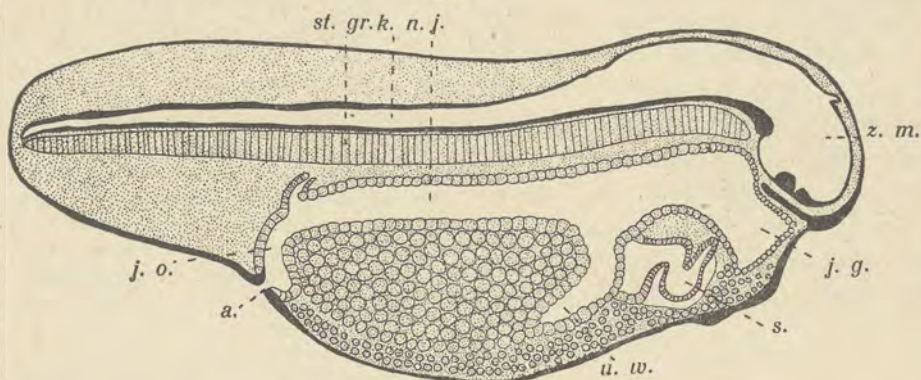
208



Różnicowanie środkowego listka z zarodkowego, czyli mezodermy. Opisując tworzenie się mezodermy, mówiliśmy, że można w niej wyróżnić dwie części: jedna otacza pierścieniem otwór pra-

gęby, druga biegnie szerokim pasmem w ścianie grzbietowej zarodka. Linja, wzdłuż której po obu jej stronach mezoderma osiowa układa się, jest to szew

209



Ryc. 207—209. Przekroje strzałkowe zarodków żaby: *a*. otwór odchodowy, *c*. R. czop Rusconiego, *j*. jelito, *j. g.* jelito głowowe, *j. o.* jelito odchodowe, *j. og.* jelito ogonowe, *j. sk.* jelito skrzelowe, *k. n. j.* kanał nerwowy, *k. n. j.* kanał nerwowo-jelitowy, *s.* zawiązek serca, *sf. gr.* struna grzbietowa, *u. w.* uchylek wątrobowy jelita, *z. m.* zawiązek mózgu. Według *Morgana*.

zrostu brzegów wargi grzbietowej. W tem miejscu odbywa się także dalsze tworzenie listka mezodermalnego. W miarę, jak tworzenie się mezodermy postępuje, wciska się ona coraz głębiej między ekto- i entoderma. Ryc. 204. wyobraża przekrój zarodka z utworzoną mezoderma. Widzimy z niego, że mezoderma, leżąc pod ekto-, a nad entoderma, obejmuje szerokim pasmem ciało zarodka.

Różnicowanie mezodermy rozpoczyna się po stronie grzbietowej zarodka w jego odcinku przednim, a dopiero później posuwa się ku tyłowi w okolicę prągeby. W obrębie płyty grzbietowej wyodrębnia się pasmo mezodermy osiowej zarodka, biegnące wzdłuż osi embrjona. To pasmo leży więc bezpośrednio pod cewką nerwową i biegnie jako lity sznur komórek (Ryc. 204, 205). Reszta mezodermy natomiast po wyodrębnieniu tego sznura środkowego elementów mezodermalnych pozostaje w postaci dwóch płyt wygiętych, biegnących wzdłuż ciała między ekto- i entoderma. Ten środkowy sznur elementów mezodermalnych, który przebiega pod cewką nerwową wzdłuż embrjona, stanowi materiał do utworzenia struny grzbietowej (*chorda dorsalis* Ryc. 206—209 *st. gr.*). Struna grzbietowa złożona jest z komórek, które mają charakter elementów nabłonkowych.

Obok struny grzbietowej leżą oddzielone od niej płyty boczne mezodermy. W grupach tych elementów, wsuwających się między ekto- i mezoderme, mamy materiał, przeznaczony do utworzenia miomerów (Ryc. 204 *m. m.*), czyli somitów ciała, oraz otrzewnej (*m. p.*), otaczającej cewkę jelitową. Część mezodermy, leżąca przy strunie grzbietowej (Ryc. 204 *m. m.*), ma charakter metameryczny, t. zn. że jest złożona z oddzielnych członów, idących jeden za drugim. Badając zarodek, zarówno w przekroju czołowym, jak i strzałkowym, widać te człony, ułożone wzdłuż struny grzbietowej; przy rozpatrywaniu zarodka w całości od zewnątrz (Ryc. 210, 211) można również zauważyć w kierunku od struny grzbietowej uczłonkowanie zarodka. Ilość tych metamerów zależna jest od wieku zarodka: im późniejsze stadium, tem więcej takich członków występuje. W komórkach, ugrupowanych w miomery, mamy przygotowany materiał do uzupełnienia kręgosłupa, którego pierwszym zawiązkiem jest struna grzbietowa, miomery, mieszczące materiał do utworzenia systemu mięsnego, oraz komórki, które mają stworzyć podścielisko dla nabłonka skóry.

Reszta mezodermy, leżąca w jej bocznych płytach, nie wykazuje układu metamerycznego. Te płyty idą jednolicie po obu stronach, rosnąc coraz dalej ku linii środkowej brzucha. Wsuwając się między ekto- i entoderme, warstwa mezodermalna otacza cewkę jelitową jednolitym kilkowarstwowym pokładem komórek. Wśród każdej z tych płyt bocznych powstaje przez rozstąpienie się komórek, szczelina, wskutek czego płyta jednolita przechodzi w woreczek, którego jedna ścianka przylega do ekto- druga do entodermy (Ryc. 206). Szczelinowate światło tego woreczka otaczają blaszki mezodermy: przytykająca do ektodermy jest to blaszka ościenna (*mesoderma parietalis sive somatopleura*) (Ryc. 206 *m. p.*), natomiast blaszkę, leżącą obok entodermy, nazywamy blaszką trzewiową (*mesoderma visceralis sive splanchnopleura*) (Ryc. 206 *m. v.*). Szczelinowate

światło, znajdujące się między temi dwiema blaszkami, tworzy jamę ciała czyli jamę otrzewnową (*coeloma*).

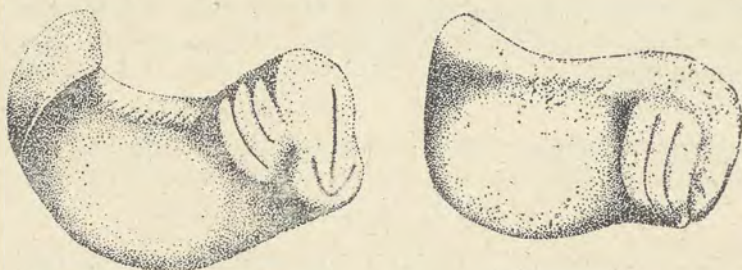
Każdy woreczek mezodermalny pozostawał początkowo w morfologicznym związku z miomerem czyli somitem, potem ten związek się rozluźnia, ale w wielu segmentach da się wykazać pasemko, które łączy część grzbietową z częścią brzuszną mezodermy. Pasemko to odgrywa ważną rolę przy tworzeniu aparatu moczowego.

Jama ciała (*coeloma*), która tu powstała, utworzyła się odmiennie, aniżeli to widzieliśmy u lancetnika. Tam widać było wyraźnie związek z jamą jelitową: jama ciała powstała jako wypuklenie, które wytworzyło się ze światła jelita toteż nosi nazwę jamy ciała jelitowej (*enterocoel*). Dążność do schematyzacji, sprowadzania procesów twórczych do pewnego jednolitego mechanizmu spowodowała, że badacze dopatrywali się także u płazów tworzenia się jamy ciała drogą wypuklenia od światła jelitowego. Przekroje poprzeczne, poprowadzone przez zarodek w bezpośrodku sąsiedztwie prągnięby dawały obrazy, które przy bardzo znacznej dążności do sprowadzenia tych zjawisk twórczych do typu, obserwowanego u lancetnika, pozwalały na takie właśnie objaśnienie tego procesu. Oceniając jednak rzecz całą zupełnie bez uprzedzeń, dojść musimy do przekonania, że u płazów tworzenie jamy ciała odbywa się bez związku z jamą jelitową, bez wyraźnych objawów »wypuklenia«. O wypukleniu można mówić wtedy, jeśli komórki zmieniają swe położenie i przesuwają się tak, że wchodzi w sąsiedztwo zupełnie innych elementów. Takiego typowego wypuklenia nie można wykazać u płazów. Szczelina, którą widać wewnątrz pasma mezodermalnego, ma charakter jamy, powstającej przez rozstępienie elementów i nie stojącej w związku genetycznym z jamą jelitową. Jamę tego typu nazywać będziemy *schizocoel* i przeciwstawiamy ją typowi, poznanemu u lancetnika i nazwanemu *enterocoel*, jako związanemu genetycznie z jamą jelitową.

Poznaliśmy dotąd powstawanie głównych organów pierwotnych, a więc cewki nerwowej, struny grzbietowej, miomerów, jelita z otworem odchodowym, woreczków otrzewnowych z jamą ciała. Obecnie należy zająć się ogólnym kształtowaniem się zarodka w najbliższych okresach rozwojowych, oraz zasadniczymi przemianami w organach pierwotnych, pozostawiając embriologii szczegółowej dokładniejsze omówienie kształtowania i różnicowania oddzielnych organów.

Badanie zarodków od zewnątrz wykazuje (Ryc. 210, 211) że zarodek ma kształt podłużny, stronę grzbietową charakteryzuje wybitnie wklęsły kontur, podczas gdy strona brzuszna jest wypukła. Ciało zarodka jest w odcinku grzbietowym znacznie węższe, niż w brzuszonym. Na brzegu grzbietowym zarysowuje się tworzenie cewki nerwowej i ucłunkowanie

miomerów. Po stronie brzusznej, która odpowiada biegunowi wegetatywnemu mamy nagromadzoną pod jelitem masę komórek, zawierających znaczną ilość żółtka. Odcinek ciała głowowy jest zaokrąglony, odcinek ogonowy więcej ostry. Boczne ściany zarodka mają w części głowowej wcięcia i wyniosłości, które odpowiadają tworzącym się łukom i szczelinom skrzelowym.



Ryc. 210 i 211. Zarodki żaby przed wykluciem z galarety. Rysowano z żywych okazów.

Bardzo pouczające obrazy dają przekroje strzałkowe, zwłaszcza poprowadzone w płaszczyźnie osiowej embrjona. Na przekroju zarodka, który wyobraża ryc. 207—209, widzimy pod nabłonkiem zewnętrznym zarys systemu nerwowego. W przednim odcinku światło przewodu nerwowego rozszerza się mocno (Ryc. 208, 209), co występuje tem wybitniej, im późniejsze stadium badamy. Jest to zawiązek komór mózgowych. Przewód systemu nerwowego pozostaje w połączeniu w tylnych odcinkach ciała z przewodem pokarmowym przez pośrednictwo przewodu jelitowo-nerwowego (Ryc. 207 *k. n. j.*). Pod cewką grzbietową widać strunę grzbietową, a pod nią przewód pokarmowy. Cewka systemu pokarmowego rozszerza się wydatnie w odcinku głowowym. Widać tam powstawanie szerszej jamki, która przesuwa się mocno zwłaszcza ku ektodermie, pokrywającej powierzchnię brzuszną zarodka (Ryc. 209). W tem miejscu powstanie otwór ustny. Odcinek głowowy światła jelitowego wytwarza też kieszonkowane boczne wypuklenia-zawiązki szczelin skrzelowych, widzialnych także od zewnątrz (Ryc. 210 i 211), o których będzie obszerniej mowa w embriologii szczegółowej. W środkowym i tylnym odcinku ciała masa komórek żółtkowych objęta jest niejako przewodem pokarmowym (Ryc. 208, 209). Odcinek tylny jelita przechodzi, jak wiemy, w przewód jelitowo-nerwowy; przed dojściem do tego przewodu światło jelitowe wpukla się, zbliżając ektodermę do entodermy; w tem miejscu powstanie otwór odchodowy. Odcinek jelita, który leży między jego ujściem do otworu odchodowego, a początkiem przewodu jelitowo-nerwowego, stanowi t. zw. jelito początkowe albo ogonowe (Ryc. 208 *j. og.*) (*intestinum postanale*).

U zarodków starszych, u których zanika przewód jelitowo-nerwowy, jelito pozaodbytowe staje się również niedrożne a później zarasta zupełnie.

Porównyując zarodki młodsze (Ryc. 207) ze starszemi (Ryc. 209), widzimy, że w odcinku tylnym część, leżąca poza kanałem jelitowo-nerwowym wzrasta w biegu rozwoju. Badając rzecz bliżej pod mikroskopem, możemy stwierdzić, że wzrost ten odpowiada przedewszystkiem zwiększaniu się ilości tkanki mezodermalnej, lub elementów z niej utworzonych. Organ, który tu powstaje, jest to ogon zarodka (Ryc. 211). Kiedy przewód nerwowo-jelitowy zarosnie, wtedy do ogona wrastają także organy osiowe, a więc struna grzbietowa, system nerwowy, dalej widać organizowanie się mezodermy w organy ugrupowania metamerycznego: tworzą się tam bowiem także miomery.

### 3) Listki zarodkowe i organy pierwotne ryb spodoustych (*Selachia*).

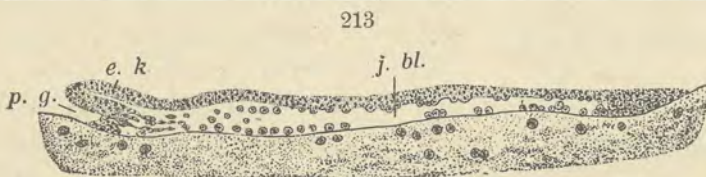
Omawiając przebieg brózdkiowania ryb spodoustych opisaliśmy, jak wygląda zarodek w okresie blastuli, która naturalnie tak, jak i u innych typów zwierzęcych stanowić będzie punkt wyjścia do zbadania tworzenia się listków zarodkowych. Przypomnijmy sobie, że jajo tych zwierząt zawierało bardzo znaczną ilość deutoplazmy, że brózdkiowanie przebiegało tarczowo, a w stadjum blastuli mieliśmy na powierzchni masy żółtkowej tarczę, złożoną z drobnych komórek, nakrywającą jamę blastuli. Charakterystyczną cechą blastuli u ryb spodoustych jest nierównomierna pojemność jamy blastuli (Ryc. 151, 152). Po jednej stronie jama ta jest dość przestronna, po drugiej wąska, szczelinowata. Odmiennie też nieco zbudowane są części tarczy, pokrywające jedną i drugą stronę tej jamy. Ponad obszerną częścią jamy mamy cienką warstwę komórek, po przeciwnej stronie natomiast gruby pokład elementów komórkowych spycha tę jamę aż ku masie żółtkowej. Dno jamy blastuli wytwarza żółtko. Wiemy, że masa żółtka jest niepodzielona, a tylko t. zw. merocyty (por. str. 122 i 123) widoczne są pod jego powierzchnią.

Przy tej budowie blastuli zarysowuje się już w tem wczesnem stadjum charakter symetrii i biegunowości zarodka. Obserwacja mianowicie dalszego rozwoju wykaże, że ta strona, gdzie ściana blastuli jest najcieńsza, odpowiada odcinkowi ogonowemu zarodka; po stronie przeciwległej będzie odcinek głowowy. Linja, łącząca te punkty, stanowi oś zarodka, a po obu stronach tej osi widać pola tarczy zarodkowej, które odpowiadają prawej i lewej połowie embrjona.

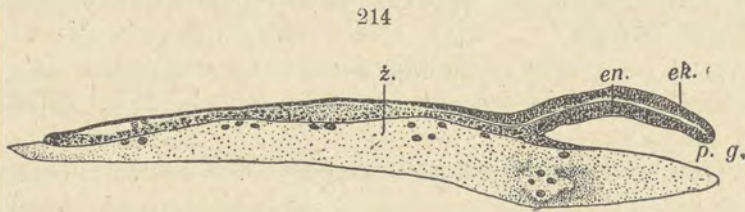
Gastrulacja ryb spodoustych zaczyna się na tylnym odcinku zarodka i tam to zarysowuje się pierwsze wpuklenie na brzegu tarczy zarodkowej.



W tem miejscu, gdzie tarcza zarodkowa styka się na tylnym brzegu z żółtkiem, mamy wrażenie, jakby zawinięcia brzegu tejże tarczy zarodkowej (Ryc. 212 i 213 po lewej stronie rycin) z równoczesnem wpukleniem komórek. Przez to wpuklenie i pewnego rodzaju podwinięcie brzegu wytwarza się jama, zagłębiająca się niejako pod tarczą zarodkową. Wejście do jamy stanowi t. zw. prągębę (*prostoma*) (Ryc. 213 *p. g.*); pogłębiając się, jama przedostaje się pod jamę blastuli. Elementy komórkowe, wpuklające się i powstające przez rozmnażanie, układają się na powierzchni żółtka, podrastając niejako pod jamę blastuli.



W ten sposób pod zewnętrznym pokładem komórek powstaje druga warstwa elementów, układająca się pod blastocoelem (Ryc. 213, 214).



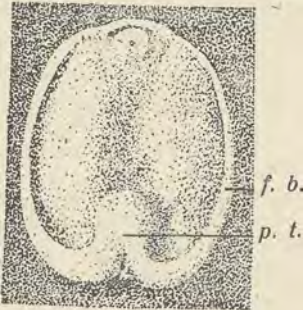
Ryc. 212—214. Przekroje przez tarczę zarodkową dętki (*Torpedo ocellata*) w okresie gastrulacji. *ek.* ektoderma, *en.* entoderma, *j. bl.* jama blastuli, *p. g.* prągęba, *ż.* żółtko. Według Zieglera.

Mamy więc obecnie przed sobą stadjum, złożone z dwóch listków zarodkowych, a zatem gastrulę. Warstwa komórek, leżąca z zewnątrz, stanowi t. zw. zewnętrzny listek zarodkowy (*ektoderma*), natomiast listek, który wrósł pod ektoderme i oddzielony jest od niej szczelinowatą jamą blastuli, jest to listek zarodkowy wewnętrzny, czyli entoderma (Ryc. 214 *en.*).

Między ekto- i entoderma utrzymuje się przez dłuższy czas szczelina, która wprawdzie zaciska się coraz mocniej, ale jest widoczna przez dłuższy czas po stronie przedniej zarodka. Ta szczelina między obu listkami zarodkowymi jest to reszta jamy blastuli (Ryc. 212, 213, 216 *j. bl.*).

Patrząc na zarodek od góry i oglądając go z zewnątrz (Ryc. 215), możemy wyróżnić na tarczy zarodkowej pole twórcze zarodka (Ryc. 215 *p. t.*), leżące w tylnej części tarczy, nadto na brzegach tarczy widać t. zw. fałdy brzeżne (Ryc. 215 *f. b.*), ograniczające tarczę po bokach. Widać przytem, że tarcza, początkowo okrągła, wydłuża się i to głównie ku stronie tylnej.

Chcąc bliżej poznać budowę zarodka w tym okresie, musimy przypatrzeć się, jak wyglądają przekroje poprzeczne, przeprowadzone w różnych płaszczyznach tarczy zarodkowej. Przekroje, leżące bliżej brzegu tylnego tarczy zarodkowej, a więc bliżej miejsca, w którym objawy gastrulacji się zaczęły, dają obrazy starszych stadij rozwojowych, niż przekroje, poprowadzone w płaszczyznach, bliższych brzegu przedniego. We wszystkich przekrojach widać leżącą na masie żółtkowej entoderme, którą od niej oddziela jama szczelinowata, jama gastruli. Największą pojemność ma ona w części osiowej, a dużo płytsza jest w części obwodowej. Ryc. 216. wyobraża przekrój, przechodzący przez przednią część tarczy zarodkowej; jest to więc stadium stosunkowo wczesne, w którym jama gastruli jest niemal wyłącznie rozwinięta w osiowej części zarodka (Ryc. 216 *j. g.*).



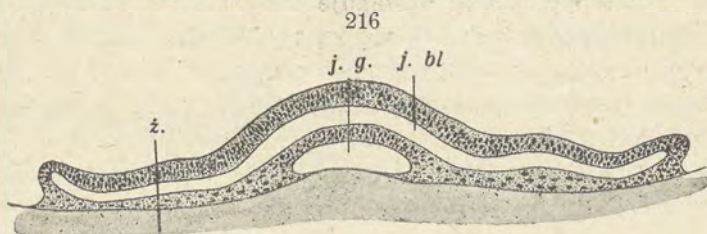
Ryc. 215. Tarcza zarodkowa dęptwy (*Torpedo*) *f. b.* fałdy brzeżne, *p. t.* pole twórcze zarodka. Według *Zieglera*.

Przekrój, wyrysowany na ryc. 217, odpowiada przecięciu mniej więcej jednej trzeciej od brzegu tylnego tarczy. Z tego obrazu widzimy rozszerzenie jamy gastruli na boki tak, że tutaj wyraźnie już zarysowuje się część obwodowa jamy gastruli. Przekrój ten poucza nas również o pierwszych początkach tworzenia środkowego listka zarodkowego, czyli mezodermy. Ten trzeci listek zarodkowy u ryb spodoustych tworzy się z entodermy, której komórki, rozmnażając się, tworzą nową warstwę elementów, układającą się między ekto- i entoderma. Część osiowa entodermy, oraz miejsca, gdzie entoderma przechodzi w ektoderme, są ogniskami twórczymi dla mezodermy (Ryc. 217 *m.*). W części osiowej w tym miejscu, gdzie jest przejście z osiowej do obwodowej części mezodermy, leżą po obu stronach ogniska tworzenia pasm mezodermy (Ryc. 217 *m. os.*), która rośnie na dwie strony w kierunku obwodowym. Z drugiej strony, po obu bokach obwodu (Ryc. 217 *m. ob.*), widać wyrastające skrzydelka mezodermalne, które znów rosną w kierunku osiowym. Obydwa te związki, rosnąc ku sobie, trzymają się bliżej listka entodermalnego i, zbli-

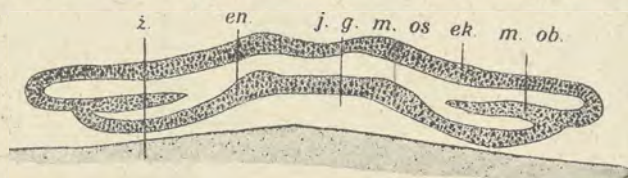
żywszy się ze sobą (Ryc. 218), zrastają się. Powstaje w ten sposób jednolity pokład komórek mezodermalnych, który w swoich ogniskach twórczych utrzymuje nadal związek z entodermalnym listkiem zarodkowym.

Z opisu powyższego widać, że pod względem genetycznym możemy podzielić mezodermę na osiową i obwodową.

Poznaawszy genezę listków zarodkowych u ryb spodoustych, możemy obecnie przejść do opisu wytwarzania się z nich organów pierwotnych.



217



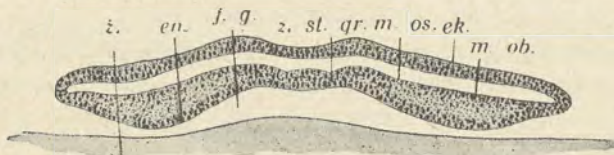
Różnicowanie zewnętrznego listka zarodkowego, czyli ektodermy. Badając od zewnątrz dalszy rozwój zarodka ryb spodoustych, widzimy, że w osiowej części ektodermy po-

wstaje przez rozmnażanie komórek płyta wielowarstwowa, która góruje ponad resztą tarczy zarodkowej. Jest to tak zwana płyta rdzeniowa,

zawierająca nagromadzony materiał do wytworzenia zawiązka systemu nerwowego. Środkowa część tej płyty zapada się tak, że płyta przemienia się w rynnienkę rdzeniową,

której brzezi boczne wznoszą się w fałdy rdzeniowe (Ryc. 219). W przednim odcinku ciała, w okolicy, odpowiadającej przyszej okolicy karkowej zarodka, zbliżają się te fałdy najpierw ku sobie i zrastają brzegami, zamykając w ten sposób między sobą światło przewodu systemu nerwowego. To zamykanie postępuje ku tyłowi coraz dalej, tworząc cewkę rdzeniową.

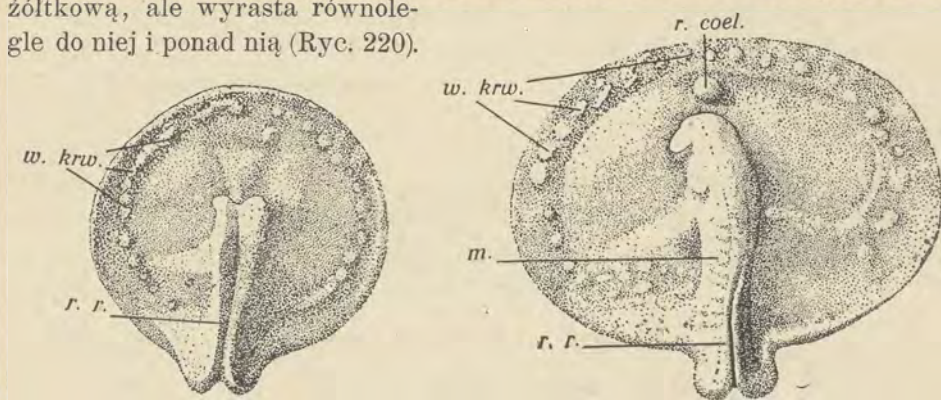
218



Ryc. 216, 217, 218. Przekroje poprowadzone przez tarczę zarodkową drętwy (*Torpedo*). *ek.* ektoderma, *en.* entoderma, *j. bl.* jama blastuli, *j. g.* jama gastruli, *m. ob.* mezoderma obwodowa, *m. os.* mezoderma osiowa, *z. st. gr.* zawiązek struny grzbietowej, *ż.* żółtko. — Według Zieglera.

Charakterystycznym dla rozwoju ryb spodoustych jest zachowanie się tylnych brzegów fałdów rdzeniowych: wyrastają one w tył, poza tarczę zarodkową, tworząc t. zw. płaty ogonowe (Ryc. 219). Początkowo jest to twór parzysty, potem następuje zrost płatów, który się zaczyna po stronie głowowej, potem posuwa się ku tyłowi (Ryc. 220), dochodzi do obwodowego odcinka ogona, a na koniec obejmuje i stronę brzuszną płatów. W ten sposób powstaje ogon zarodka, zaginający się potem ku stronie brzusznej (Ryc. 224).

Przez zrost fałdów rdzeniowych, wytwarza się przedłużenie cewki rdzeniowej, które z tułowia zarodka przechodzi w obręb ogona. Już z badania od zewnątrz widać, że ogon zarodka nie pozostaje w związku z masą żółtkową, ale wyrasta równoległe do niej i ponad nią (Ryc. 220).



Ryc. 219, 220. Tarcza zarodkowa dretwy (*Torpedo*): *m.* miomery, *r. coel.* rozszerzenie guzkowate jamy ciała, *r. r.* rynienka rdzeniowa, *w. krw.* wyspy krwiotwórcze. Według Zieglera.

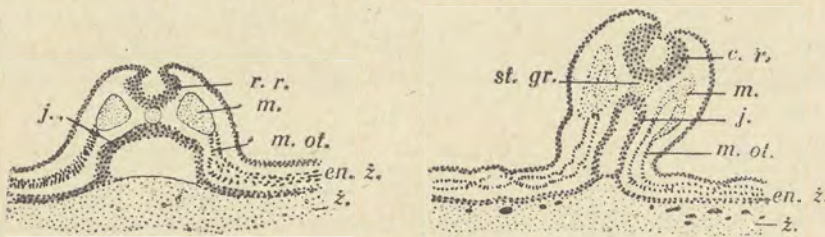
Centralny przewód nerwowy, zamykając się ku tyłowi, dochodzi w pewnym momencie do otworu, prowadzącego do jamy prajelita, czyli prażęby. Kiedy nad nim dokona się zamknięcie fałdów rdzeniowych, mamy wtedy utworzony przewód jelitowo-nerwowy.

Wszystko, co mówiliśmy dotąd o różnicowaniu ektodermy, odnosiło się do pasma jej, biegnącego w linii osiowej ciała, gdzie utworzyła się płyta rdzeniowa, a z niej późniejsza cewka nerwowa. Poza tą częścią osiową, która się różnicuje w system nerwowy, ektoderma tworzy nabłonek, pokrywający ciało zarodka. Nabłonek ten przechodzi następnie z samego zarodka na powierzchnię pęcherzyka żółtkowego, który, o czym będzie później mowa, odzepia się coraz wyraźniej od ciała zarodka. Nabłonek pochodzenia ektodermalnego obrasta coraz bardziej pęcherzyk żółtkowy, posuwając się równocześnie ku biegunowi wegetatywnemu.

Różnicowanie wewnętrznego listka zarodkowego czyli entodermy. Z opisu pierwszej fazy gastrulacji wiemy, że entoderma ułożyła się na powierzchni masy żółtkowej, że wyróżnić w niej można część osiową i części boczne czyli obwodowe. Część osiowa entodermy leży bezpośrednio ponad osiową częścią jamy gastruli, część obwodowa entodermy po obu bokach pasma środkowego. Osiowa część entodermy zawiera materiał do utworzenia struny grzbietowej. Powstawanie tego organu pierwotnego odbywa się w ten sposób, że pasmo to entodermalne wyodrębnia się z reszty entodermy (Ryc. 221. *st. gr.*), tworząc lity sznur



Ryc. 221. Przekrój przez połowę tarczy zarodkowej dętki (*Torpedo*). *ek.* ektoderma, *en.* entoderma, *m.* miomer, *m. p.* mezoderma ościenna, *m. v.* mezoderma trzewiowa; między obiema temi blaszkami szczelinowata jama ciała; *p. r.* płyta rdzeniowa, *st. gr.* struna grzbietowa, *ż.* żółtko. Według Zieglera.

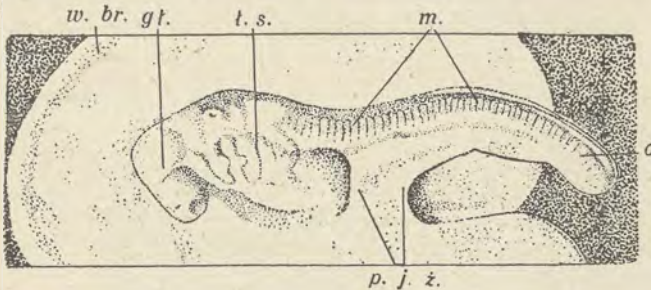


Ryc. 222 i 223. Przekroje przez tarczę zarodkową zarodka dętki (*Torpedo*) w okresie tworzenia organów pierwotnych. *c. r.* cewka rdzeniowa, *en. ż.* entoderma, pokrywająca masę żółtkową, *j.* część entodermy, tworzącej cewkę jelita, *m.* miomery, *m. of.* mezoderma, tworząca otrzewną, *r. r.* rynienka rdzeniowa, *st. gr.* struna grzbietowa, *ż.* żółtko, w niem rozsiane jądra. Według Zieglera.

komórkowy. Ten sznur komórkowy, biegnący wzdłuż ciała zarodka, ułożony jest pod cewką nerwową, przechodzi w ciele embrjona równoległe do niej i stanowi zawiązek szkieletu, zwany struną grzbietową (*chorda dorsalis*).

Równocześnie podnosi się entoderma, stanowiąca materiał do wytworzenia jelita, i pod struną grzbietową powstaje rynienka entodermalna, stanowiąca zawiązek jelita embrjonalnego (Ryc. 222). Ta rynienka, później o charakterze podłużnej szczeliny (Ryc. 223), o szerokim świetle, oddziela się coraz wyraźniej od masy żółtkowej w przednim i tylnym odcinku,

a zarazem coraz wyraźniej odczepia się od żółtka sam zarodek, a więc i jego jelito. Jelito tworzy wyraźną cewkę, biegnącą wzdłuż osi zarodka, żółtko pozostaje w obrębie t. zw. pęcherzyka żółtkowego. Między jelitem, a pęcherzykiem żółtkowym utrzymuje się komunikacja, która stanowi przewód żółtkowo-jelitowy (*ductus intestino-vitellinus*) (Ryc. 224).



Ryc. 224. Zarodek dętki (*Torpedo*) na powierzchni odcinka kuli żółtkowej; *gł.* głowa zarodka, *t. s.* łuki skrzelowe, *m.* miomery, *o.* ogon zarodka, *p. j. ż.* przewód jelitowo-żółtkowy, *w. br.* wał brzośny tarczy zarodkowej. Wedł. Zieglera.

Jelito jest początkowo zupełnie ślepo zamknięte ku przodowi, w części zaś środkowej łączy się przez wspomniany powyżej, najpierw szeroki, potem coraz węższy przewód z pęcherzykiem żółtkowym; ku tyłowi natomiast światło jelitowe wchodzi w łączność z kanałem sy-

stemu nerwowego. Przewód, łączący obydwa te systemy, nosi nazwę przewodu jelitowo-nerwowego (*canalis neurentericus*). Zmiany w okolicy ogonowej podobne są do tych, które poznaliśmy u innych grup zwierzęcych. Przednia ściana jelita zarodka wypukła się i zbliża ku ektodermie. Mezoderma, która oddzielała na całej długości ektodermę od entodermy, tutaj się cofa: entoderma układa się wprost na ektodermie, oba te listki zarodkowe zrastają się ze sobą, tworząc t. zw. błonę odbytową. Po pewnym czasie błona ta pęka i wytwarza się otwór, prowadzący do światła jelita, — otwór odchodowy.

Znacznie później powstaje otwór ustny w przednim odcinku jelita wskutek wpuklenia, idącego od zewnątrz. Ektoderma tworzy rodzaj kieszonki, wpuklającej się od strony brzusznej w odcinku głowowym zarodka w kierunku odcinka jelitowego. Ekto- i entoderma układają się na sobie, a przez zanik błonki, utworzonej w ten sposób, jelito zyskuje w przednim swym odcinku połączenie ze światem zewnętrznym.

Wszystko, co mówiliśmy o różnicowaniu entodermy, odnosi się wyłącznie do tej jej części, która leży w obrębie właściwego ciała zarodkowego. Wiemy jednak o tem, że poza tą okolicą zarodka, różnicującą się w osiowej części tarczy zarodkowej, entoderma, wytworzona w czasie gastrulacji, obrasta żółtko, stanowiąc wewnętrzną ścianę pęcherzyka żółtkowego. To obrastanie żółtka przez entodermę idzie równomiernie z obra-

staniem go przez ektodermę i oba te listki tworzą, łącznie z wrastającą tam później mezodermą, ścianę pęcherzyka żółtkowego.

Różnicowanie listka zarodkowego środkowego czyli mezodermy. Opisując powstawanie mezodermy, podnosiliśmy, że pochodzi ona u ryb spodoustych z dwóch ognisk twórczych: jedno jest na granicy między entodermą osiową i obwodową, drugie stanowi przejście między ekto- i entodermą. Pokłady mezodermy, wyrastające z obu tych źródeł naprzeciw siebie, zbliżają się, zrastają ze sobą i tworzą jednolity pokład mezodermy. W miarę, jak tarcza zarodkowa się rozrasta, warstwa mezodermy staje się szersza i teraz możemy wyróżnić wyraźnie wśród mezodermy część osiową i obwodową. Do wytworzenia narządów wewnątrz samego zarodka zużyta zostaje mezoderma osiowa: pozostała część mezodermy, znajdująca się na obwodzie zarodka, służy do wytworzenia naczyń krwionośnych i krwi na polach t. zw. pozaembrjonalnych, a więc przede wszystkim na powierzchni pęcherzyka żółtkowego.

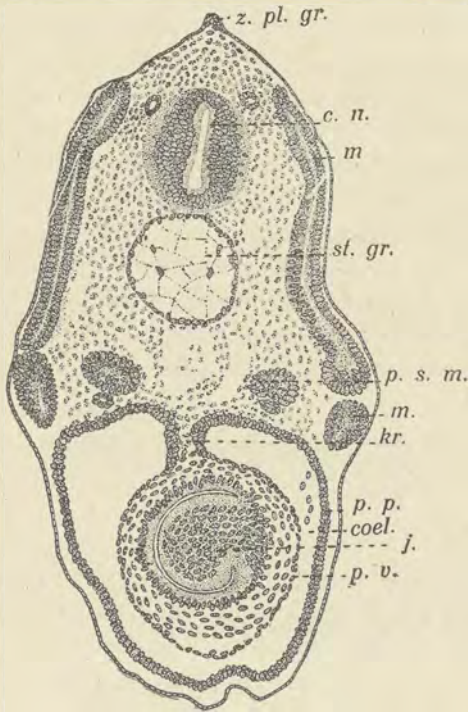
Mezoderma osiowa przebiega, jak wiadomo, szerokimi pasmami wzdłuż struny grzbietowej. W tej części każdego z tych dwóch pasm, które leży w bezpośrednim sąsiedztwie struny grzbietowej, daje się zauważyć już we wczesnych okresach rozwoju układ metameryczny. Takie uczłonkowanie jest następstwem tego, że w mezodermie, przytykającej do struny grzbietowej, pojawiają się poprzeczne wręby, wskutek czego pasmo wygląda jak pokarbowane. Wręby te przechodzą nawet nieco na mezoderme od strony brzusznej.

Część mezodermy, rozczłonkowana wyraźnie, jest materiałem, służącym do stworzenia t. zw. miomerów, czyli somitów ciała. Pierwsze takie somity wyróżniają się z reszty mezodermy w środkowym odcinku zarodka co jest widoczne i przy zewnętrznym oglądaniu zarodka (Ryc. 220). Potem te człony mięsne (Ryc. 224) zajmują coraz dłuższą przestrzeń. Miomery są zawiązkiem systemu mięsnego, ale nadto zawierają one materiał do uzupełnienia szkieletu osiowego, oraz na podkład skóry, stanowiący podstawę dla nabłonka ektodermalnego.

Mezoderma, nie stykająca się ze struną grzbietową i leżąca między cewką jelitową a ektodermą, jest materiałem do utworzenia otrzewnej (Ryc. 221 *m. o.*). Wśród płyty mezodermalnej, przytykającej do entodermy, z której powstaje jelito, zarysowuje się początkowo wąska szczelina (Ryc. 222), która się potem rozszerza i tworzy bardzo wyraźną jamę otrzewnową. To światło szczelinowate powstało przez rozstępy elementów komórkowych. W ten sposób jednolita płyta mezodermy, przytykająca do listka ektodermalnego, tworzącego cewkę jelitową, rozszczepiła się na dwie blaszki: zewnętrzna pozostaje w zetknięciu z ektodermą, jest to t. zw. otrzewna ościenna (*mesoderma parietalis*) (Ryc. 221 *m. p.*), druga wewnętrzna,

pokrywająca bezpośrednio entodermę, stanowi otrzewną trzewiową (*mesoderma visceralis*) (Ryc. 221 *m. v.*). Jama szczelinowata, leżąca między niemi, jest to t. zw. jama ciała, albo jama otrzewiowa (*coeloma*). Wytworzyła się ona przez rozstęp komórek, a przesuwa się wybitnie ku stronie grzbietowej i wnika w miomer.

Skoro poznaliśmy sposób tworzenia organów pierwotnych ryb spodoustych, możemy się teraz przypatrzeć jaka jest budowa ich zarodka



Ryc. 225. Przekrój przez zarodek ryby spodoustej (*Pristiurus*). *c. n.* cewka nerwowa, *coel.* jama ciała, *j.* jelito, *kr.* kreska, *m.* miomer, *m.* dalszy odcinek miomeru, *p. p.*, otrzewna ościenna, *p. s. m.* pierwotny system moczowy, *p. v.* otrzewna trzewiowa, *st. gr.* struna grzbietowa, *z. pl. gr.* zawiązek plewy grzbietowej.

z wytworzonymi narządami pierwotnymi. Ryc. 225 wyobraża przekrój zarodka żarłacza (*Pristiurus*), oczywiście bez uwzględnienia masy żółtka. Pod warstwą ektodermy widzimy wśród komórek mezenchymatycznych przekrój cewki rdzeniowej, struny grzbietowej, pod którą leży główna tętnica. Po obu stronach tych dwóch organów centralnych widać miomery, których cechą charakterystyczną jest wyraźne światło szczelinowate. Pod wspomnianymi organami osiowymi leży jelito zarodkowe, umocowane na kresce, otoczone dookoła otrzewną. Otrzewna, jak widzimy z ryc. 225, otacza jedną warstwą jelito, druga blaszka, t. zw. ościenna przytyka do ściany brzusznej, a między oboma blaszkami leży jama ciała (*coeloma*).

Badanie podłużnych przekrojów w czołowych wykazuje, że mezoderma, ugrupowana w miomery po stronie grzbietowej, jest zupełnie wyraźnie uczłonkowana, a między poszczególne miomery wciskają się rozdzielające je przegrody. Te przegrody wsuwają się częściowo od

strony grzbietowej w otrzewną, powodując jej rozczłonkowanie, jednak tylko od strony grzbietowej. Przypominamy sobie takie uczłonkowanie listków otrzewnowych u lancetnika w całej głębokości otrzewnej (por. str. 155 i 156). Tu u ryb spodoustych jest czasowo uczłonkowana strona grzbietowa



jamy ciała, podczas gdy część leżąca więcej po stronie brzusznej stanowi od początku jamę jednolitą, bez tego podziału na oddzielne szeregiem ułożone kieszonki <sup>1)</sup>).

Pozostaje nam jeszcze poświęcić słów kilka pasmu łączącemu miomery z woreczkami otrzewnej. W tej części mezodermy mamy złożony materiał do wytworzenia zawiązka systemu moczowego. Jest to rodzaj wąskiego przewodu, nieco skręconego, który łączy światło jamy ciała ze światłem szczelinowatym miomeru. Ścianka tego przewodu stanowi materiał do utworzenia pierwotnego organu wydzielniczego względnie jego kanału odprowadzającego. Ten kanalik, łączący miomer z woreczkiem otrzewnowym, stanowi t. zw. nefrotom, który jest zawiązkiem pierwotnych organów nerkowych. Widać więc stąd, że także narząd wydzielniczy ma w początkach swego powstawania układ metameryczny.

#### 4) Listki zarodkowe i organy pierwotne gadów (*Reptilia*).

Omawiając przebieg bródkowania gadów, zwracaliśmy uwagę na wielkie podobieństwo tego procesu do rozwoju u ptaków i to posunięte tak daleko, że mogliśmy rozważać to zjawisko łącznie u obu tych gromad zwierząt, lecz przy tworzeniu się listków zarodkowych ujawniają się tak wybitne różnice, że musimy ten okres rozwoju omawiać oddzielnie. Natomiast po wytworzeniu się listków zarodkowych organy pierwotne powstają u ptaków i gadów niemal w identyczny sposób.

Wiemy już, że u gadów wskutek nagromadzenia olbrzymich ilości żółtka, którego nie byłaby w stanie opanować protoplazma, bródkowanie ogranicza się do warstwy protoplazmy, nagromadzonej w postaci krążka. Jest to więc bródkowanie t. zw. cząstkowe, tarczowe, po którym następuje stadium blastuli, w okresie której na kuli żółtkowej widać tarczę zarodkową, złożoną z drobnych komórek. To stadium jest punktem wyjścia dla przebiegu gastrulacji.

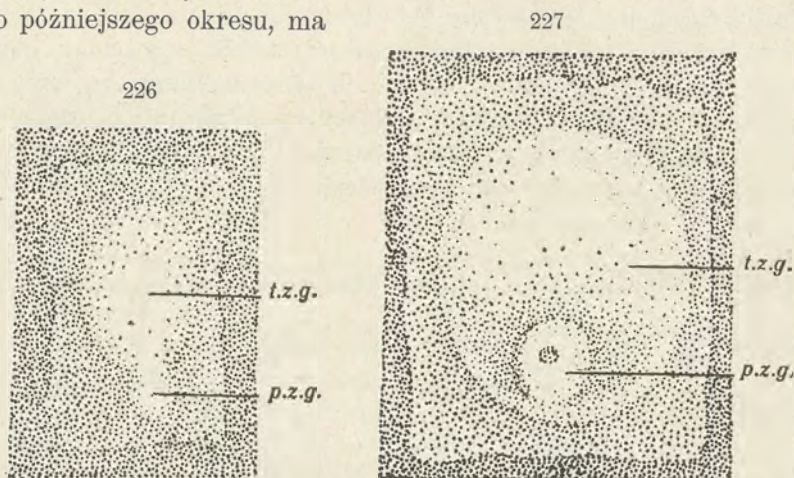
Proces gastrulacji u gadów znamy dzięki pracom Kupffera, Schauinslanda, Willa, O. Hertwiga, van Benedena, Tura, Wenkenbacha, Mitsukuriego i innych. Ażeby sobie dokładnie wyobrazić, jak przebiega tworzenie się listków zarodkowych, musimy zestawiać obrazy, uzyskane przez badanie od zewnątrz, z obrazami preparatów skrawkowych przy cięciach, poprowadzonych w rozmaitych płaszczyznach.

Badanie zarodka od zewnątrz w przejściu ze stadium blastuli do gastruli wykazuje tarczę zarodkową, którą, dla odróżnienia od tarczy

<sup>1)</sup> Odcinki najbardziej wysuniętej grzbietowej części mezodermy otrzewnowej nazwał Rückert gonotomami.

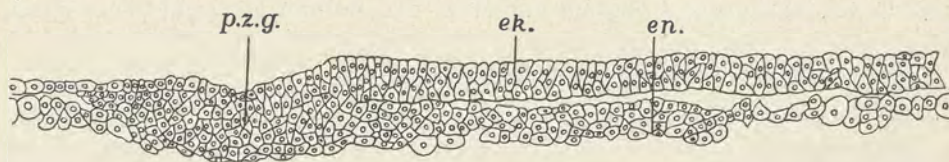
z okresu blastuli, nazywać będziemy tarczą zarodkową gastrulacyjną (Ryc. 226). Wyróżnia się ona od otoczenia tem, że jest mniej przezroczysta, początkowo nieco eliptyczna, a potem wzrastając staje się okrągłą. W tyle poza tarczą zarodkową gastrulacyjną widać zupełnie niewielkie pole okrągłe, które Tur (1916) nazywa płytką gastrulacyjną (Ryc. 226).

Badając od zewnątrz zarodki z nieco późniejszego okresu, ma



Ryc. 226, 227. Tarcza zarodkowa jaszczurki (*Lacerta agilis*), widziana od zewnątrz: p. z. g. płyta zarodkowa gastrulacyjna, t. z. g. tarcza zarodkowa gastrulacyjna. Według Willa.

się wrażenie, że tarcza zarodkowa gastrulacyjna urosła i znacznie się rozszerzyła, a w jej obrębie niejako znalazła się płyta gastrulacyjna (Ryc. 227). W środku tej płytki pojawia się wybitne zagłębienie.



Ryc. 228. Przekrój strzałkowy przez tarczę zarodkową jaszczurki (*Lacerta muralis*): p. z. g. miejsce odpowiadające płycie zarodkowej gastrulacyjnej. Według Weldona.

Dopiero preparaty skrawkowe mogą nam dać wyjaśnienie, dlaczego to te dwa tereny, a więc tarcza zarodkowa i płyta gastrulacyjna odznaczają się na tle żółtka. Można wtenczas stwierdzić, że, gdy cała część pobródzkowanej masy protoplazmatycznej jest złożona z komórek, które

są raczej płaskie, w obrębie tarczy zarodkowej widzimy komórki wysokie, walcowate (Ryc. 228). To jest powodem, dlaczego wśród pola zarodkowego wyróżnia się tarcza zarodkowa gastrulacyjna.

Opisując tarczę zarodkową na podstawie obserwacji zewnętrznej, zwracaliśmy uwagę na to, że w tarczy zarodkowej gadów wyróżnia się t. zw. płyta gastrulacyjna. To wyróżnianie się płyty gastrulacyjnej tłumaczymy sobie stłoczeniem miejscowem komórek (Ryc. 228), które ją czyni tutaj mniej przejrzystą.

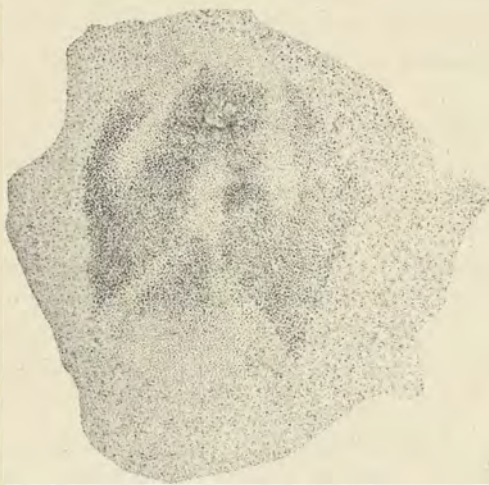
Płyta gastrulacyjna leży na tylnej stronie tarczy, ale produkowane przez nią elementy przesuwiają się do przodu, układają się pod tarczą zarodkową i tworzą w ten sposób nową warstwę komórek, to znaczy listek wewnętrzny, czyli entodermę. Przy opisie gastrulacji lancetnika mówiliśmy, że entoderma powstaje przez wpuklenie; u gadów natomiast ma miejsce nie wpuklenie, a uwarstwowanie komórek, czyli t. zw. delaminacja. Należy tu zapamiętać, że materiału do utworzenia drugiej warstwy dostarczało ognisko twórcze elementów, zgrupowanych w tyle poza tarczą, w obrębie znanej nam już płyty gastrulacyjnej.

W ten sposób mamy już zarodek, złożony z dwóch listków zarodkowych: zewnętrzny, czyli ektoderma, zajmuje zewnętrzną powierzchnię zarodka, wewnętrzny, czyli entoderma, styka się już bezpośrednio z deutoplazmą. Oprócz listków zarodkowych charakterystycznym dla zarodków gadów jest istnienie wśród żółtka, pod entoderma, sznurów urywanych, złożonych z komórek. Tu i ówdzie sznury te łączą się z entoderma, rozgałęziają się i tworzą czasem, jakby sieć komórkową. Stanowią one resztę materiału embrjonalnego, przygotowanego w czasie bródkowania, który się jednak nie zdażył zgrupować w listki zarodkowe.

Tworzenie trzeciego, czyli środkowego listka zarodkowego, albo mezodermy, odbywa się po utworzeniu dwóch pierwszych listków w okresie, który niektórzy autorowie (R. Hertwig) zowią drugą fazą gastrulacji. Gruntowna praca japońskiego zoologa Mitsukuriego jest w tym dziale podstawową; w literaturze polskiej Tur przebadał gruntownie tworzenie się mezodermy u *Chalcides lineatus*. Badając od zewnątrz tarczę zarodkową we wczesnych okresach gastruli, widzimy na płycie gastrulacyjnej pojawiające się wgłębienie, które ma początkowo wygląd szparki poprzecznej, potem otworu półksiężycowatego (Ryc. 229). Badania skrawków, otrzymanych przy przekrojach podłużnych, przechodzących strzałkowo przez tarczę zarodkową i płytę gastrulacyjną w kierunku przednio-tylnym, wykazują, że miejsce, gdzie się to wgłębienie pojawiło, jest miejscem wpuklenia ektodermy. To wpuklenie daje obraz woreczka, który, tak jak palec od rękawiczki, wsuwa się pod ektodermę, a ponad entodermę (Ryc. 230 i 231). Ściana tego woreczka to zawiązek środkowego

listka zarodkowego czyli mezodermy. Woreczek ten nazywać będziemy pierwotnym woreczkiem mezodermalnym. Pomyślmy sobie teraz, że oba boczne brzegi woreczka mezodermalnego rozrastają się na obie strony. W ten sposób z bocznych ścian woreczka tworzą się boczne skrzydelka mezodermalne, które również wsuwają się między ekto- a entoderme. Ryc. 234. wyobraża poprzeczny przekrój przez tarczę zarodkową. Widać na tej rycinie światło woreczka, którego boczne ścianki przechodzą w boczne skrzydelka mezodermy. Wiemy, że otwór, wiodący do tego woreczka, leży na płytce gastrulacyjnej i otwór ten odpowiada, jak zobaczymy niebawem, prągnięciu (*prostoma* Ryc. 229, 230—233).

Widzimy z powyższego opisu przedewszystkiem, że materiał do wy-



Ryc. 229. Tarcza zarodkowa jaszczurki w okresie gastrulacji, widziana z góry. Na tarczy gastrulacyjnej widać otwór, prowadzący do woreczka mezodermalnego. Jest to prągnięcie (*prostoma*) zarodka. — Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

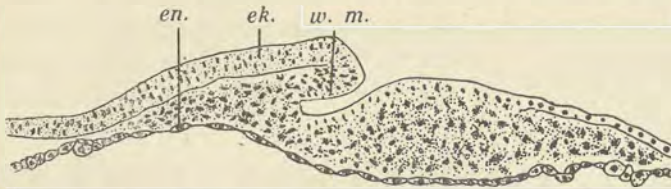
230 i 231). Dno tego woreczka zrasta się z entoderma, a kiedy się to stanie, pęka ta podwójna blaszka. Ryc. 232, na której widzimy podłużny przekrój strzałkowy przez zarodek jaszczurki, uwidacznia to przerwanie dna woreczka mezodermalnego. Ponieważ woreczek mezodermalny opierał się o entoderme, więc po przerwaniu dna, złożonego z mezo- i entodermy ma się bezpośrednią łączność światła woreczka z żółtkiem. Widać to z ryc. 233, na której całe dno już uległo zanikowi. Wszedłszy przez otwór woreczka, odrazu dostajemy się niejako pod entoderme, czyli do

przypomnimy, że u lancetnika mezoderma powstawała przez wypuklenie entodermy, że u ryb spodoustych mezoderma była również pochodzenia entodermalnego, że u płazów tworzyła się z komórek, stanowiących przejście między obu pierwszymi listkami zarodkowymi, to widzimy, że odnośnie do tej sprawy gady cechuje zupełnie odrębny typ rozwoju.

Mezoderma, utworzona w ten sposób, ulega przemianom w części osiowej zarodka. Widzieliśmy mianowicie, że pod ektoderma ułożył się woreczek mezodermalny, którego górne sklepienie styka się z ektoderma, podczas gdy dno jego na całej długości przytyka do entodermy (Ryc.

prajelita, albo inaczej do jamy gastruli. Teraz staje się jasne, dlaczego nazwaliśmy wejście do woreczka mezodermalnego prągbą (*prostoma*); wiemy bowiem, że u zwierząt, których rozwój dotychczas omawialiśmy, wchodziło się do jamy gastruli czyli prajelita przez prągbę.

230

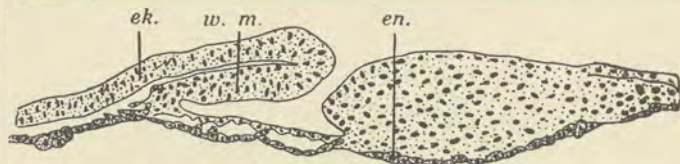


Zachowanie się dna woreczka mezodermalnego możemy też zbadać na przekrojach poprzecznych. Ryc. 234 wyobraża przekrój poprzeczny

przed pęknięciem dna woreczka, ryc. 235 po jego pęknięciu. Z tej ostatniej ryciny widzimy, że wprost ze światła woreczka przechodzi się w obręb żółtka<sup>1)</sup>.

Zmianę, jaka się po pęknięciu dna woreczka mezodermalnego wytworzyła w budowie zarodka, wyobraża najlepiej przekrój poprzeczny tarczy zarodkowej (Ryc. 235), na którym widzimy z zewnątrz

231



Ryc. 230 i 231. Przekroje strzałkowe przez tarczę zarodkową jaszczurki w okresie tworzenia woreczka mezodermalnego: *ek.* ektoderm, *en.* entoderm, *w. m.* woreczek mezodermalny. Według *Wenkebacha*.

warstwę ektodermalną, pod nią mezodermę, która w części osiowej, w miejscu dawnego woreczka, ma kształt rynienki otwartej ku dołowi, po bokach

<sup>1)</sup> Powstawanie i dalsze kształtowanie mezodermy u gadów, możemy uwidocznić w sposób pouczający na modelu plastylinowym. Układamy jedną na drugiej dwie płytki eliptyczne, a następnie kładziemy je na kuli, wyobrażającej kulę żółtka. Płyta górna odpowiadać ma ekto-, dolna entodermie. W tylnej części płyty ektodermalnej wycinamy otwór, wielkości odeisku palca, który naśladuje wejście do woreczka mezodermalnego. Następnie urabiamy z cienkiej blaszki plastylinowej woreczek, podobny z wielkości i kształtu do palca od rękawiczki. Woreczek ten układamy między płytką ekto- i entodermalną w ten sposób, żeby otwór, prowadzący do woreczka, dopasować do otworu wyciętego w płytce górnej, i żeby dno stykało się ściśle z płytką, naśladującą entodermę. Chcąc odtworzyć mezodermę zupełnie dokładnie, robimy z plastyliny jeszcze dwie okrągłe płytki, a przyklepiwszy je do bocznych brzegów woreczka mezodermalnego między ekto- i entodermę uzupełniliśmy przez boczne skrzydełka model listka mezodermalnego u gadów.

Po zlepianiu dna woreczka plastylinowego (mezodermą) z płytką, odpowiadającą entodermie, przebijamy palcem całe to dno i w ten sposób przeszedłszy przez otwór,

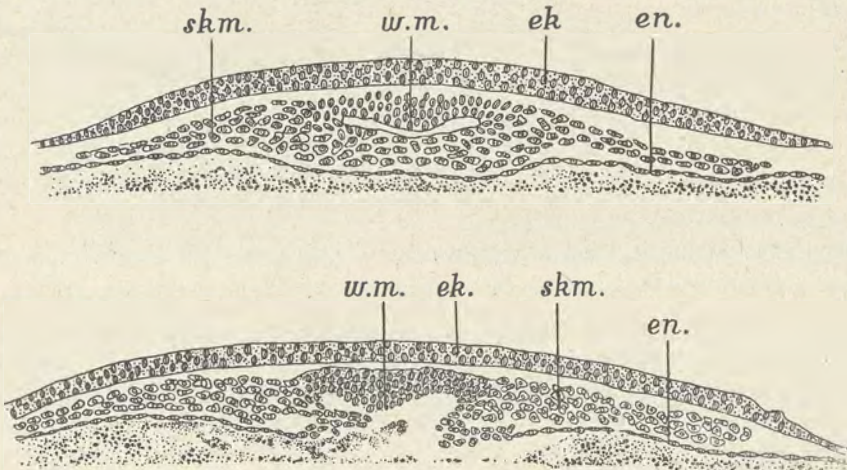


Ryc. 232. Przekrój strzałkowy przez tarczę zarodkową jaszczurki w okresie pęknięcia woreczka mezodermalnego: *ek.* ektoderma, *en.* entoderma, *d.w.m.* pozostałość dna woreczka mezodermalnego. Według Wenkenbacha.



Ryc. 233. Przekrój strzałkowy przez tarczę zarodkową jaszczurki po dokonaniu pęknięcia dna woreczka mezodermalnego: *ek.* ektoderma, *m.* mezoderma, *en.* entoderma, od zewnątrz wejście do prągnięty. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

234



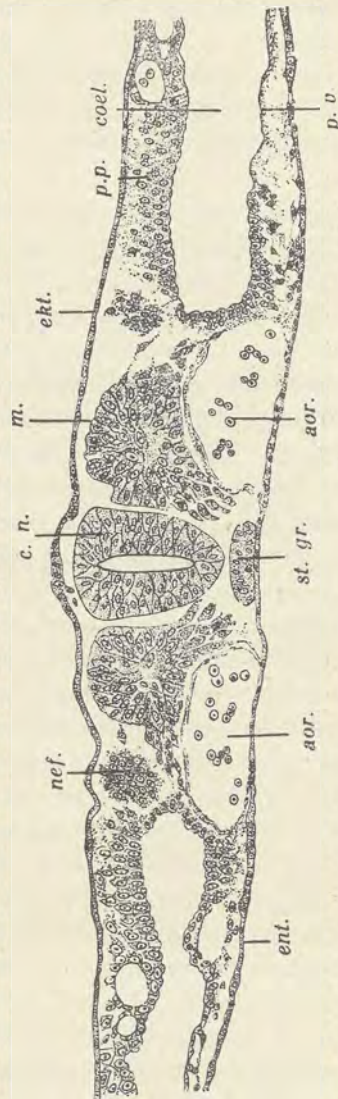
Ryc. 234 i 235. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową jaszczurki w okresie tworzenia ektodermy: *ek.* ektoderma, *en.* entoderma, *w.m.* woreczek mezodermalny, *skm.* skrzydełka mezodermalne. Według O. Hertwiga.

odpowiadający prągnięciu, natrafimy odrazu na położenie masy żółtkowej. Boczne ściany natomiast i sklepienie woreczka mezodermalnego zostaje utrzymane bez zmiany. Po przerwaniu dna woreczka sklejamy brzegi nadszarpanej entodermy z brzegami woreczka mezodermalnego, które przechodzą dalej między ekto- i entoderma jako skrzydełka boczne mezodermalne.

zaś jej są skrzydelka mezodermalne, które się wsuwają ku obwodowi tarczy zarodkowej, między ekto- i entodermę. Wreszcie pod mezoderma widać listek entodermalny. Listek ten pokrywa masę żółtka, a brzegami swemi od strony osiowej łączy się z brzegami rynienki, pozostałej po woreczku mezodermalnym. Pod entoderma widać już wśród żółtka resztki pasm komórkowych, niby sznurów złożonych z komórek embrjonalnych, które zawdzięczają swe powstanie również entodermie.

Wszystkie listki zarodkowe, ułożone na powierzchni kuli żółtkowej, rozprzestrzeniają się na niej i coraz bardziej obrastają samą kulę żółtkową. Ekto- i entoderma postępuje w tym rozroście niemal równomiernie, mezoderma rośnie trochę wolniej. Równoległe z wzrostem postępuje też różnicowanie listków zarodkowych, które obecnie omówić musimy.

Różnicowanie zewnętrznego listka zarodkowego czyli ektodermy. Tak jak wogóle u zwierząt, rozwijających się z jaj o dużej ilości deutoplazmy, można wyróżnić i u gadów część osiową i części obwodowe ektodermy. Z jej części osiowej powstaje zawiązek systemu nerwowego (Ryc. 236). Widać wtenczas, że pasmo osiowe ektodermalne wytwarza po stronie grzbietowej płytę podłużną, t. zw. płytę rdzeniową, która zapada się, wytwarzając w ten sposób na grzbiecie zarodka rynienkę rdzeniową, biegnącą wzdłuż ciała. Po obu jej brzegach podnoszą się fałdy rdzeniowe,



Ryc. 236. Przekrój poprzeczny przez zarodek jaszczurki w okresie utworzonych narządów pierwotnych: aor. tętnica główna, en. cewka nerwowa, coel. jama ciała, m. miomer, nef. nefrotom, pp. otrzewna osienna, pe. otrzewna trzewiowa. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

które łączą się z sobą i zamykają w ten sposób centralny kanał nerwowy (*canalis centralis*) w cewce nerwowej rdzeniowej. W odcinku przednim centralny kanał nerwowy otwiera się t. zw. otworkiem nerwowym (*neuroporus*). Ku tyłowi fałdy te zamykają się coraz dalej i dochodzą do okolicy prągeby. Kiedy ponad prągebą nastąpi ich zamknięcie, wytwarza się komunikacja między przewodem pokarmowym i nerwowym t. zw. przewód jelitowo-nerwowy (*canalis neurentericus*).

Tylko grzbietowa, osiowa część ektodermy zużywa się w celu utworzenia zawiązka systemu nerwowego, reszta ektodermy wytwarza nabłonek, który pokrywa całe ciało zarodka. Mając do czynienia z zarodkami zwierząt, rozwijającymi się z jaj, bardzo bogatych w żółtko, musimy wyróżnić części właściwe zarodkowe i t. zw. pozazarodkowe. Tą częścią pozazarodkową jest przedewszystkiem pęcherzyk żółtkowy. Otóż ektoderma, pokrywająca embrjona, przechodzi potem także i na pęcherzyk żółtkowy, który zostaje też pokryty ektodermą od zewnątrz.

Różnicowanie wewnętrznego listka zarodkowego czyli entodermy. Entoderma, pokrywająca żółtko, ma przez pewien czas w linii osiowej jakby podłużną przerwę, która powstała w wiadomy nam już sposób przez przedarcie dna w linii osiowej woreczka mezodermalnego. Kiedy nastąpi złączenie się brzegów rynienki mezodermalnej, której sklepienie tworzy strunę grzbietową, wtedy zbliżą się do siebie brzegi podłużnej szczeliny, utworzonej w entodermie i złączą ze sobą. W części osiowej entoderma, która uzyskała na nowo poprzednią jednolitość, podnosi się nieco ponad masę żółtka, tworzy rynienkę, otwartą początkowo do żółtka. Ta rynienka zbliża coraz wyraźniej swe dolne brzegi ku sobie i tworzy zupełnie zamkniętą cewkę, zwłaszcza w obrębie przedniego i tylnego odcinka zarodka. W części środkowej cewka ta utrzymuje połączenie z woreczkiem żółtkowym przez pośrednictwo przewodu, który zwiemy przewodem jelitowo-żółtkowym (*ductus intestino-vitellinus*). Jelito w tylnej części utrzymuje połączenie z kanałem nerwowym przez przewód jelitowo-nerwowy (*canalis neurentericus*). W tyle, poza tym przewodem następuje miejscowe zbliżenie entodermy z ektodermą: blaszki te łączą się z sobą, tworząc błonę odbytową, a po jej pęknięciu otwór odchodowy. Entoderma, która nie została włączona do ściany cewki jelitowej, leżała nie w linii osiowej, ale poza terytorjum właściwego zarodka, obrasta masę żółtka i wraz z ektodermą i mezodermą obwodową tworzy ściankę pęcherzyka żółtkowego.

Różnicowanie środkowego listka zarodkowego czyli mezodermy. Z uwag o powstawaniu listka środkowego wiemy, że mezoderma grupuje się u zarodka gadów wzdłuż całego ciała w postaci



pasma, które zaczynając się, w płaszczyźnie osiowej, rozszerza się na dwie strony w postaci dwóch skrzydełek i otacza coraz większą przestrzeń kuli żółtka. Mezoderma, leżąca w osi zarodka, powstała, jako sklepienie woreczka mezodermalnego i to jest właściwa część osiowa mezodermy; po obu bokach dawnego woreczka leżą parzysto ugrupowane pasma boczne mezodermy.

Część osiowa mezodermy stanowi materiał do utworzenia struny grzbietowej. Komórki mezodermalne osiowe tworzą rynienkę otwartą od strony, po której jest nagromadzone żółtko. Brzegi tej rynienki zbliżają się do siebie, łączą się ze sobą, i tworzą lity sznur komórek, biegnący równoległe do cewki nerwowej, t. zw. strunę grzbietową (*chorda dorsalis*, Ryc. 236 *st. gr.*). Struna grzbietowa biegnie ku tylnemu odcinkowi jelita, aż w okolicę prągeby i kończy się przed kanałem jelitowo-nerwowym.

Dwa boczne pasy mezodermy, idące równoległe od struny grzbietowej, stanowią materiał do wytwarzania miomerów otrzewnej, oraz zawiązków systemu moczowego. W części mezodermy, która przytyka bezpośrednio do struny grzbietowej, wytwarza się układ metameryczny. Ten układ widać przedewszystkiem w odcinku przednim ustroju, a zarysowuje się przez powstanie wrębów poprzecznych, oddzielających od siebie odcinki mezodermy, t. zw. miomery. Te miomery, albo inaczej somity, różnicują się najpierw w przednich, a później i w coraz bardziej tylnych odcinkach ciała. Materiał komórkowy, zawarty w tych miomerach, jest zawiązkiem systemu mięsnego, podkładu dla skóry, oraz głównych składników systemu szkieletowego, którego osią i pierwszym zawiązkiem jest struna grzbietowa.

Poza tą częścią mezodermy, ugrupowaną metamerycznie, rozprzestrzeniają się po obu bokach ciała dalsze jej pasma, tworząc jednolite (nie segmentowane) płyty mezodermalne między entoderwą i ektoderwą. Biegną one w samym zarodku i wychodzą poza właściwe terytorjum zarodka na zewnętrzną powierzchnię kuli żółtkowej, a obrastając masę żółtka, dopomagają do utworzenia ściany pęcherzyka żółtkowego. W obrębie obu tych bocznych płyt pojawiają się szczeliny podłużne, które rozszczepiają każdą z nich na dwie blaszki. Blaszka zewnętrzna pozostaje w zetknięciu z ektoderwą i nosi nazwę otrzewnej ościennej (*mesoderma parietalis sive somatopleura*), blaszka wewnętrzna przytyka do entodermy, a nazywamy ją otrzewną trzewiową (*mesoderma visceralis, sive splanchnopleura*) (Ryc. 236 *pp., pv.*). Światło szczelinowate, wytworzone między obu temi blaszkami, stanowi jamę otrzewnową, albo jamę ciała (*coeloma*) (Ryc. 236 *coel.*). Mówiąc ogólnie o jamach otrzewnowych, wyróżniliśmy na podstawie ich genezy dwa typy: enterocoel i schizocoel. Typ pierwszy zawdzięcza swe powstanie wypukleniu z jamy jelita, typ drugi rozszcze-

pieniu listka mezodermalnego na dwie blaszki. W zarodkach gadów jama otrzewnowa nie pozostawała nigdy w związku genetycznym z jamą jelita, gdyż żadnej komunikacji między obu temi jamami nigdy nie było. To też u gadów jamę otrzewnową musimy uważać ściśle za typ schizocoelu. Prócz tego podziału genetycznego wprowadzić musimy drugi topograficzny: jama ciała leży częścią wśród właściwego ciała zarodka, częścią w otoczeniu pęcherzyka żółtkowego. Według tego rozróżniamy jamę ciała śródzardkową (*coeloma intraembryonale*) i jamę ciała pozazardkową (*coeloma extraembryonale*). Pierwsza leży w bezpośrednim otoczeniu cewki jelitowej, druga stanowi szczelinę w ścianie pęcherzyka żółtkowego.

Poznaliśmy w ten sposób powstawanie u gadów organów pierwotnych przez różnicowanie listków zarodkowych. W dalszym biegu rozwoju oddziela się bardzo wybitnie u tych bogatych w deutoplazmę embrjonów gadów część ściśle embrjonalna od masy żółtkowej. Przez odcinanie się zarodka od żółtka zarówno zapomocą bocznych wrębów, jak przez odszczepianie się od strony przedniej i tylnej, wyodrębnia się zarodek od pęcherzyka żółtkowego. Łączność między temi dwiema częściami zarodka utrzymuje przewód jelitowo-żółtkowy, który, wysłany wewnątrz entoderma, ma w składzie ścian swoich wszystkie listki zarodkowe (a zatem ektoderme i obie blaszki mezodermy).

### 5) Listki zarodkowe i organy pierwotne ptaków (*Aves*).

Podobieństwo początkowych okresów rozwoju gadów i ptaków ma swe uzasadnienie w podobieństwie budowy jaja tych dwóch gromad kręgowców. W okresie bródkowania bieg przemian morfologicznych był istotnie tak zbliżony, że mogliśmy obie te gromady omawiać wspólnie. Blastula u ptaków, stanowiąca, jak zwykle, punkt wyjścia opisu tworzenia się listków zarodkowych, ma budowę podobną do budowy blastuli gadów. Na dużej masie żółtka, zebranego w kulę żółtkową, pod blonami, otaczającymi dawniej jajo, a utrzymanymi jeszcze w stadjum blastuli, leży nagromadzony stos elementów komórkowych, stanowiących tarczę zarodkową (por. ryc. 163—165). Ten materiał, jako lżejszy, leży zawsze na górnej stronie zarodka.

Bródkowanie zaczyna się zaraz po zapłodnieniu, które ma miejsce przy wejściu jaja do pierwszego odcinka jajowodu, więc odbywa się ono w czasie wędrówki jaja, wzgl. zarodka przez jajowód. Zarówno blastula jak też pierwsze fazy gastrulacji przebiegają jeszcze wewnątrz ustroju matczynego: przed urodzeniem zarodka, lub, jak się mówi w życiu potocznym, przed zniesieniem jaja. Ze względu na to, że wędrówka przez ja-

jowód trwa niejednakowo długo u różnych osobników, nawet tego samego gatunku, nie wszystkie »zniesione jaja« są w tem samym stadjum rozwoju<sup>1)</sup>.

Badania tarczy zarodkowej ptaków najlepiej przeprowadzać na materiale utrwalonym wraz z całą kulą żółtkową. W tym celu utrwała się całe t. zw. żółtko po oddzieleniu od białka, a następnie dopiero ścina się zeń tarczę zarodkową. Można też tarczę, odciętą od nieutrwalonego żółtka przylepić na zewnętrznej stronie dna szkiełka zegarkowego i przenieść na niem do płynu utrwalającego.

Na żywym jeszcze materiale, po otwarciu skorupy i oddzieleniu białka, widać, nawet gołym okiem, tarczę zarodkową, odróżniającą się od powierzchni żółtka. Ma ona nieco ponad 3 mm średnicy, jest biała, o jaśniejszem polu środkowem. Dawni embrjologowie nazywali część jaśniejszą tarczy zarodkowej ptaków polem jasnym (*area pellucida*) w przeciwstawieniu do ciemniejszego pola (*area opaca*). W samym środku pola jasnego można widzieć nieprzejrzystą, białą grudkę, t. zw. jądro P andera.

Już w bardzo wczesnem stadjum rozwojowem ptaków da się wyróżnić pewna predeterminacja, biegunowość, (polarność), oraz symetria zarodka. Jeżeli jajo ptaka zniesione położymy przed sobą na stole tak, aby po stronie prawej był tępy koniec jaja, po stronie lewej ostry, to ta część tarczy zarodkowej, która jest zwrócona ku nam, zawiera materiał do utworzenia części ogonowej zarodka; natomiast ta część tarczy zarodka, która leży po przeciwległej stronie zarodka, wytworzy w biegu rozwoju odcinek głowowy ciała embrjonalnego.

Badanie na skrawkach tarczy zarodkowej z okresu blastuli wykazywało stos komórek, leżących na masie żółtka. Brzegi tej tarczy zajmuje t. zw. syncytjum brzeżne, bardziej ku środkowi widzimy komórki, które powstały drogą brózdowania, a w środku pod tarczą leży jasne żółtko, odpowiadające jamie blastuli.

Wytwarzanie gastruli, a więc stadjum dwóch listków zarodkowych, sprowadzano dawniej do procesu wpuklania wgłąb komórek z brzegu tarczy. Później O. Hertwig opisywał pierwszą fazę gastrulacji, t. j. tworzenie wyróżnionej ekto- i entodermy, jako szeregowanie się komórek, nagromadzonych w tarczy zarodkowej w dwie warstwy, leżące pod sobą i to tak, że warstwę wierzchnią tworzą komórki wysokie, walcowate, spodnią natomiast komórki więcej płaskie. To szeregowanie komórek doko-

<sup>1)</sup> Trzeba też zwrócić uwagę na to, że »jajo zniesione«, jakkolwiek nie ogrzewane przez samicę lub termostat, będzie się rozwijało w temperaturze pokojowej, chociaż powoli. Wobec tego »jaja złożone dawniej« będą bardziej posunięte w rozwoju od tych, które świeżo opuścili ustró samicy.

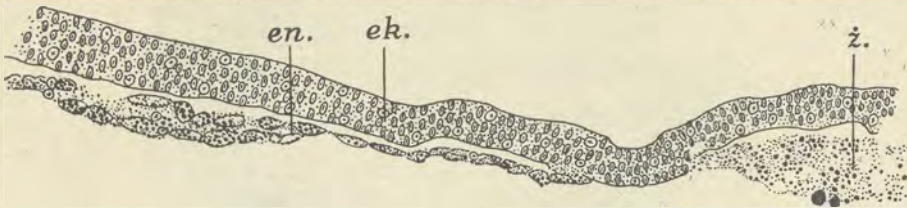


Ryc. 237. Przekrój tarczowy przez tarczę zarodkową gołębia z początkowego okresu gastrulacji (34 godziny po zapłodnieniu, 7 godzin po złożeniu jajka). *bj.* — osłonka żółtka, *ek.* — ektoderma, *bl.* — otwór prągeby (*blastoporus*), *ld.* — wargę grzbietową, której komórki przechodzą w ektodermę, *k.stl.* — komórki słoczone po wpukleniu tylnego brzegu tarczy zarodkowej, *fg.* — jama gastruli, *z.* — żółtka, *a.* — przedni odcinek tarczy, *p.* — tylny odcinek tarczy. Według *Pattersona*.

nywa się u ptaków, albo bezpośrednio przed, albo też zaraz po zniesieniu jaja. Stadjum to odpowiada gastruli, mamy w niem bowiem dwa listki zarodkowe: ektodermę, czyli zewnętrzny listek zarodkowy i entodermę — wewnętrzny listek. Szeregowanie się komórek, doprowadzające do utworzenia dwóch listków zarodkowych ma mieć jako punkt wyjścia tylną granicę między jasnym, a ciemnym polem zarodkowym.

Późniejsze jednak studia, o charakterze więcej eksperymentalnym, wskazują na to, że gastrulacja u ptaków nie obchodzi się bez wpuklenia. Amerykański autor *Patterson* uszkadzał tylny brzeg tarczy zarodkowej gołębia i badał, gdzie w biegu rozwoju przemieszcza się uszkodzona tkanka. Tą metodą badania *Patterson* dochodzi do odmiennych od *O. Hertwiga* pojęć o przebiegu gastrulacji u ptaków. Zjawisko to zaczyna się mianowicie od wpuklenia komórek, leżących na tylnym brzegu tarczy zarodkowej z okresu blastuli. Tylny wolny brzeg tarczy zagina się i wtlacza swe komórki w głąb samej tarczy. Wskutek tego między warstwą zewnętrzną, a pokładem wpuklonych komórek grupują się bardzo słoczone komórki (Ryc. 237 *k. stl.*). Dalszym następstwem tego wpuklenia jest przerwanie ciągłości warstwy powierzchniowej komórek tarczy zarodkowej. W miejscu przerwania tej ciągłości leży prągeba (*prostoma*, Ryc. 237 *bl.*). Prowadzi ona do jamy gastruli (Ryc. 238 *fg.*). Leżąca nad tą jamą warstwa komórek, zbliżonych do prągeby, sta-

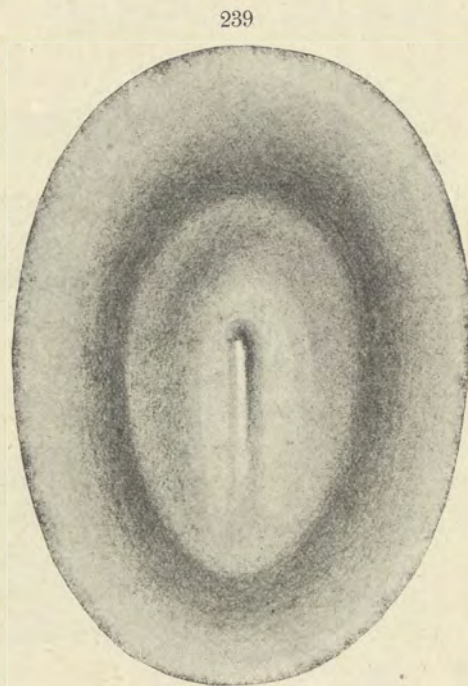
nowi wargę grzbietową (Ryc. 237 *ld.*), która przechodzi dalej w entodermę. Od tej chwili wyróżnić można na tarczy listek zarodkowy zewnętrzny (Ryc. 237 *ekt.*), czyli ektodermę i wewnętrzny, czyli entodermę. Z bieżem rozwoju cała warstwa komórek stłoczonych, leżących



Ryc. 238. Przekrój przez tarczę zarodkową gołębia w późnym okresie gastrulacji. Znaczenie literami to samo, co dla ryc. 237. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

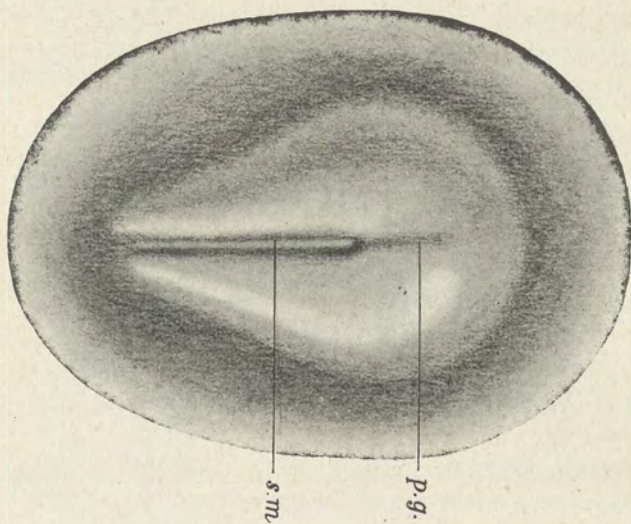
nad jamą gastruli, staje się coraz cieńszą, aż redukcja jej grubości dochodzi do tego, że mamy z zewnątrz leżącą ektodermę, a pod nią leży druga coraz bardziej spłaszczająca się warstwa komórek — to jest entoderma (Ryc. 238). Tak więc entoderma, która ma utworzyć jelito, powstała przez wpuklenie, a reszta entodermy, która pokrywa żółtko, tworzy się przez rozmnażanie entodermy pierwotnej i uwarstwowienie elementów, ułożonych poprzednio w tarczę. Ten eksperymentalnie przez Pattersona udowodniony pogląd zbliżony jest do dawniejszych zapatrywań na przebieg gastrulacji. O. Hertwig brał niewątpliwie za podstawę objaśnienia gastrulacji nie początkowe, ale późniejsze obrazy budowy tarczy zarodkowej (odpowiadające rycinie 238).

Bardzo charakterystyczne obrazy daje zjawisko tworzenia środkowego listka zarodkowego czyli mezodermy. Zaraz w pierwszej dobie wylęgania rozpoczyna się okres, który O. Hertwig nazywa drugą fazą gastrulacji, a w której odbywa się tworzenie mezodermy. Patrząc w tym okresie od zewnątrz na tarczę zarodkową, widzimy

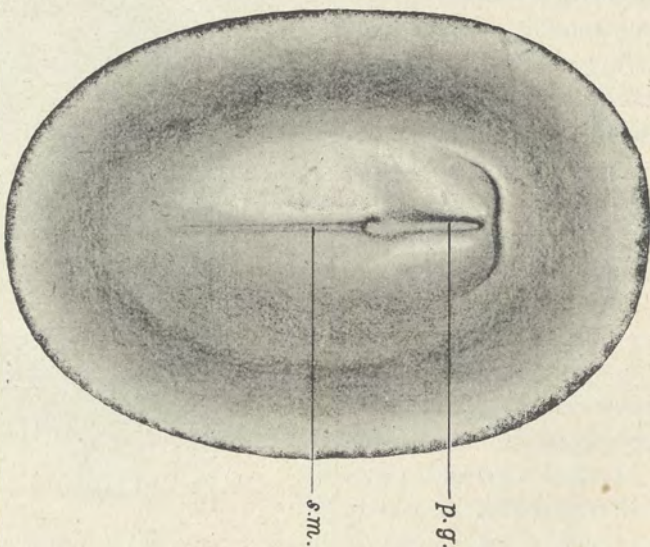


Bardzo charakterystyczne obrazy daje zjawisko tworzenia środkowego listka zarodkowego czyli mezodermy. Zaraz w pierwszej dobie wylęgania rozpoczyna się okres, który O. Hertwig nazywa drugą fazą gastrulacji, a w której odbywa się tworzenie mezodermy. Patrząc w tym okresie od zewnątrz na tarczę zarodkową, widzimy

240



241



Ryc. 239, 240, 241. Tarcza zarodkowa kureczęcia, widziana od góry. Powstawanie smugi pierwotnej (Ryc. 239, 240, 241 s. m.) przedłużenia głowowego (Ryc. 240, 241 *pg.*), oraz węzła Hensena na pograniczu między niemi (Ryc. 241). Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

zarysowującą się na jej powierzchni t. zw. smugę pierwotną (Ryc. 239). To ciemniejsze pasmo widać w linii osiowej tarczy zarodkowej, zaczynające się nieco szerszą podstawą na pograniczu między polem ciemnym a jasnym i dochodzące prawie do połowy długości pola jasnego. Tam właśnie mniej więcej w środku jego smuga pierwotna tworzy szersze zgrubienie węzłowe, które nosi nazwę węzła Hensena. W kilku ostatnich godzinach pierwszej doby wylęgania pojawia się w bardziej wysuniętym naprzód odcinku tarczy zarodkowej, przed węzłem Hensena jak gdyby dalszy ciąg smugi pierwotnej. Tę część pasma, widocznego w części osiowej tarczy zarodkowej nazywamy przedłużeniem głowowym (Ryc. 240, 241 p.g.).

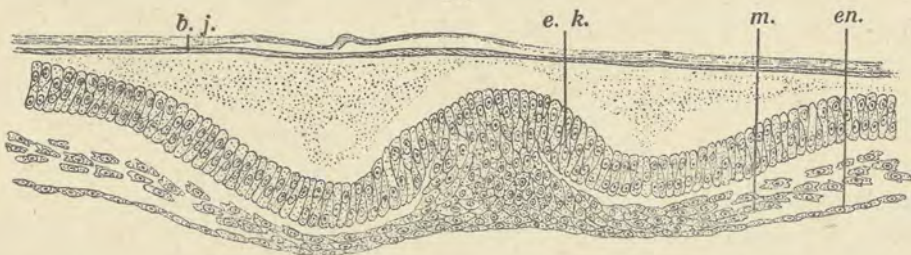
Chcąc odpowiedzieć na pytanie, dlaczego smuga pierwotna, węzeł *Hensena*, oraz przedłużenie głowowe zarysowują się na tarczy zarodkowej przy badaniu jej od zewnątrz, musimy zwrócić się do badania przekrojów, przeprowadzonych przez dane okolice tarczy zarodkowych. Przekrój poprzeczny, przeprowadzony przez tarczę zarodkową w jej polu, przez które przechodzi smuga pierwotna wykazuje, że wzdłuż tej linii mamy mocne zgrubienie listka ektodermalnego (Ryc. 242). Ponieważ wśród komórek, ułożonych w tem zgrubieniu, widać dość liczne komórki w stadium mitozy, niema przeto wątpliwości, że to zgrubienie jest wywołane przez roz-

242



mnażanie się obfite komórek ektodermalnych wzdłuż tej linii. To rozmnażanie komórek prowadzi do utworzenia między ektodermą a entodermą dwóch skrzydełek, które posuwają się od linii osiowej tarczy zarodkowej

243



na dwie strony ku jej obwodowi (Ryc. 242). Te dwa skrzydełka, wytworzone w linii, odpowiadającej smudze pierwotnej, stanowią listek środkowy, czyli mezodermę. Smuga pierwotna jest to więc zgrubienie w linii

osiowej tarczy zarodkowej, wywołane przez energiczne rozmnażanie się komórek ektodermalnych w celu wytworzenia mezodermy. Pasma ektodermy, położone wzdłuż smugi pierwotnej, jest zatem wśród ektodermy ogniskiem twórczym do wyprodukowania skrzydełek mezodermy. Środkowy



Ryc. 242, 243, 244. Przekroje poprzeczne przez tarczę zarodkową kurczęcia, a mianowicie: ryc. 242 przez smugę pierwotną, ryc. 243 przez węzeł Hensena, 244 przez przedłużenie głowowe. Według preparatów zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

listek zarodkowy, jak widać z poprzecznego przekroju tarczy zarodkowej w okolicy smugi pierwotnej, wykazuje więc wyraźny związek między ekto- i mezoderma. Natomiast entoderma jest na tej przestrzeni zupełnie odosobniona od wyżej wspomnianych listków zarodkowych.

Tworzenie mezodermy odbywa się nie tylko w obrębie smugi pierwotnej, choć tu jest jej pierwsze ognisko twórcze, ale nadto mezoderma, wytworzona w smudze pierwotnej, rośnie ku przodowi i na oba boki ciała, utrzymując się stale w pewnej odległości od entodermy. Ten wzrost jest to zwykle rozmnażanie się komórek w obrębie mezodermy.

Przekrój, poprowadzony przez węzeł Hensena, daje obraz odmiennego już nieco ugrupowania listków zarodkowych. Jak z ryc. 243 od razu widać, wszystkie trzy listki zarodkowe są ze sobą złączone w obrębie węzła Hensena. W przednim odcinku tarczy zarodkowej, a więc tam, gdzie ją przecina przedłużenie głowowe, przekrój poprzeczny (Ryc. 244) wykazuje rozluźnienie zupełne związku między ekto- a mezoderma, natomiast związek między mezo- i entoderma, który widzieliśmy już wytworzony w węźle Hensena jest nadal utrzymany w przedłużeniu głowowym. Pasma to więc, które nazywamy przedłużeniem głowowym, ujawnia się nazewnątrz wskutek zgrubienia liniowego listków zarodkowych przy wytworzeniu związku między mezoderma i entoderma. Ryc. 245 wyobraża przekrój strzałkowy przez tarczę zarodkową kurczęcia. Przecięte przedłużenie głowowe wykazuje i tu oddzielenie ektodermy od mezodermy, która jakby po powierzchni entodermy wrasta w przednią część tarczy. Odcinek smugi pierwotnej ma ekto- i mezoderma złączoną ze sobą. W okolicy węzła widać otwór prągeby (jamka pierwotna) i złączenia trzech listków zarodkowych.



Z obrazów, które daje nam obserwacja zewnętrzna tarczy zarodkowej, oraz badanie jej przekrojów poprzecznych, możemy odtworzyć sobie obraz powstawania mezodermy u ptaków. Mezodermę w tej gromadzie zwierząt tworzy ektoderma. Ogniskiem twórczym jest pasmo ektodermy, leżące w osi tarczy zarodkowej, na linii t. zw. smugi pierwotnej. Komórki wytworzone grupują się w dwóch bocznych skrzydełkach mezodermalnych, które wsuwają się między ekto- i entodermę. W tylnym odcinku tarczy zarodkowej mezoderma jest oddzielona od entodermy. W środkowej części tarczy zarodkowej tam, gdzie leży węzeł Hensena, trzy listki zarodkowe łączą się ze sobą. Tutaj więc odbywa się tworzenie mezodermy jeszcze intensywniej, a komórki wytworzone nie tylko przesuwają się na boki, ale dążą wgląd i łączą się z entodermą. Od przodu, a więc na przestrzeni, przez którą przechodzi przedłużenie głowowe, ektoderma nie bierze już udziału w tworzeniu mezodermy. Widać to stąd, że między temi dwoma listkami zarodkowymi niema związku morfologicznego. W tym jednak razie nasuwa się pytanie, skąd w tym przednim odcinku tarczy zarodkowej bierze się mezoderma, którą widzimy na przekrojach przez tę część tarczy zarodkowej. Niema wątpliwości, że komórki mezodermy wrosły z odcinka tylnego tarczy w odcinek przedni. Musimy cały przebieg zjawiska wyobrazić sobie w ten sposób, że płyta mezodermalna, która utworzona została w powyżej opisany sposób na długości smugi pierwotnej i węzła Hensena, rośnie przed węzłem Hensena sama do przodu i wsuwa się między ekto- i entodermę, utrzymując związek morfologiczny z wewnętrznym listkiem zarodkowym.

Mając taki obraz tworzenia się mezodermy u ptaków i znając sposób jej powstawania u gadów, możemy porównać obydwie gromady zwierząt. U gadów ognisko twórcze było bardziej ograniczone, bo woreczek mezodermalny tworzył się na płycie gastrulacyjnej i widać było wrastanie wpuklenia ektodermalnego między dwa listki zarodkowe. Mieliśmy tam do czynienia z wpukleniem woreczkowatym, w któ-



Ryc. 245. Przekrój strzałkowy przez tarczę zarodkową kurczęcia w okresie tworzenia mezodermy. *Pg.* — przedłużenie głowowe, *Sp.* — smuga pierwotna, *ekt.* — ektoderma, *ent.* — entoderma, *m.* — mezoderma, *bl.* — otwór prągowy, czyli jamka pierwotna. Według *Bonneta*.

rem dało się jasno wyróżnić światło. U ptaków ognisko tworzenia mezodermy jest również w ektodermie, ale rozszerzone jest na większą przestrzeń, na całą długość smugi pierwotnej, aż po węzeł Hensena. Gdybyśmy więc pomyśleli sobie, że w tarczy zarodkowej gadów, w okresie tworzenia mezodermy, zamiast woreczka mezodermy, biegnącego wzdłuż osi tarczy, mamy lity zespół komórek, to obraz ten odpowiadałby temu, co widzimy u ptaków. U obu tych gromad zwierzęcych można też wyróżnić skrzydełka mezodermalne, rozchodzące się na boki ciała.

Płyce gastrulacyjnej gadów odpowiada zatem u ptaków smuga pierwotna. Za tem przemawia też spostrzeżenie Tura, że u jaszczurki (*Lacerta ocellata*) płyta gastrulacyjna jest wydłużona prawie do rozmiarów smugi pierwotnej (Ryc. 246). To też zarówno płyta gastrulacyjna gadów, jak smuga pierwotna ptaków, miałyby pod względem zdolności tworzenia mezodermy to samo znaczenie, jakie u płazów ma brzeg otworu szczelinowatego prągeby, który również tworzył mezodermę (*mesoderma peristomalis*) płazów.

Miejscem, które ma szczególnie wyraźne cechy prągeby jest okolica węzła Hensena. Od samego początku gastrulacji zarysowuje się w tem miejscu zagłębienie. Widzieliśmy je w chwili szeregowania się komórek w dwie warstwy jako jamkę, wsuwającą się między tarczę zarodkową, a żółtko (Ryc. 237). To miejsce odpowiada przyszłemu węzłowi Hensena. W tym węźle i w późniejszych stadjach widać od zewnątrz zagłębienie jamkowate, z którego u wielu ptaków wznosi się bardzo wyraźny czop komórek, który analogizują z czopem żółtkowym Rusconiego. Jakkolwiek jest to może dalsza analogja, ale usprawiedliwiona tem, że morfologicznie obrazy te są dość zbliżone do siebie.

Jeszcze więcej argumentów dostarczają przekroje przez okolice węzła Hensena. Słyszeliśmy już o tem poprzednio, że w otoczeniu prągeby schodzą się ze sobą wszystkie trzy listki zarodkowe. Tak samo na całej długości tarczy zarodkowej otoczenie jamki pierwotnej, leżącej wśród węzła Hensena, jest jedynem miejscem, gdzie wszystkie trzy listki schodzą się ze sobą (Ryc. 243, 245). Pomimo, że tu wspominamy o tej nieraz przez embriologów cytowanej analogji, to jednak musimy sobie uprzytomnić, że w tej gromadzie zwierząt prągeba jest tworem zupełnie poronnym, bo nie dochodzi nawet do jamy jelita. Gdyby od jamki pierwotnej zaczynał się kanał, który wchodzi pod entodermę do przestrzeni, wypełnionej przez żółtko, mielibyśmy wtedy obraz istotnej prągeby, u ptaków jednak musimy ją uważać za organ szczątkowy.

Poznawszy w ten sposób tworzenie się listków zarodkowych u ptaków, opiszemy teraz ich różnicowanie w organy pierwotne.

Różnicowanie zewnętrznego listka zarodkowego czyli ektodermy. Nabłonek ektodermy, leżący wzdłuż przedłużenia głowowego, przybiera kształt walcowaty, tworzy jednolitą płytę, t. zw. płytę rdzeniową. Płyta ta zapada się w linii osiowej, podczas gdy po bokach jej podnoszą się fałdy rdzeniowe, obejmując między sobą rynienkę rdzeniową, która zawiera materiał do wytworzenia centralnego systemu nerwowego. Fałdy rdzeniowe zbliżają się do siebie, światło rynienki coraz wyraźniej się zamyka (Ryc. 246) i zmienia w centralny kanał nerwowy (*canalis centralis*). Zamykanie się fałdów widać przy obserwacji od zewnątrz tarczy zarodkowej (Ryc. 249): ma ono miejsce najpierw w środkowym odcinku ciała zarodka, potem zaś to tworzenie cewki

rdzeniowej z rynienki postępuje ku przodowi i ku tyłowi. Od strony przedniej, czyli głowowej cewka nerwowa otwiera się przez t. zw. otworek nerwowy (*neuroporus*). Ku stronie ogonowej zarodka następuje natomiast zamknięcie systemu nerwowego wzdłuż przedłużenia głowowego, aż po węzeł Hensena. Dalej wygląda jakby to przedłużenie głowowe rosło ku stronie ogonowej, niejako na niekorzyść smugi pierwotnej z równoczesnym przesunięciem ku stronie ogonowej jamki, którą poznaliśmy na powierzchni węzła Hensena. A więc w miarę, jak postępuje rozwój, przedłużenie głowowe staje się coraz dłuższym, a smuga pierwotna coraz krótszą (Ryc. 239, 241). Badając różnicowanie centralnego systemu nerwowego na skrawkach (Ryc. 246 i 247), można się przekonać, że nabłonek ektodermalny przerasta później ponad cewką zamkniętą i pokrywa ją tak, jak wszystkie organy pierwotne.

To zamykanie się fałdów rdzeniowych postępuje coraz dalej w kierunku ogonowym. Gdy dojdzie ono w okolicę węzła Hensena, na którym otwiera się jamka pierwotna (Ryc. 249), wiodąca do jamy jelita, wtedy wytwarza się komunikacja między kanałem nerwowym a jelitowym, czyli kanał jelitowo-nerwowy (*canalis neurentericus*). Nie u wszystkich pta-



Ryc. 246. Tarcza zarodkowa jaszczurki *Lacerta ocellata*, u której płyta gastrulacyjna (na rycinie widoczna jako podłużne wypuklenie tarczy gastrulacyjnej) ma kształt podłużny, zbliżony do smugi pierwotnej ptaków. Według fotografii Prof. Tura.

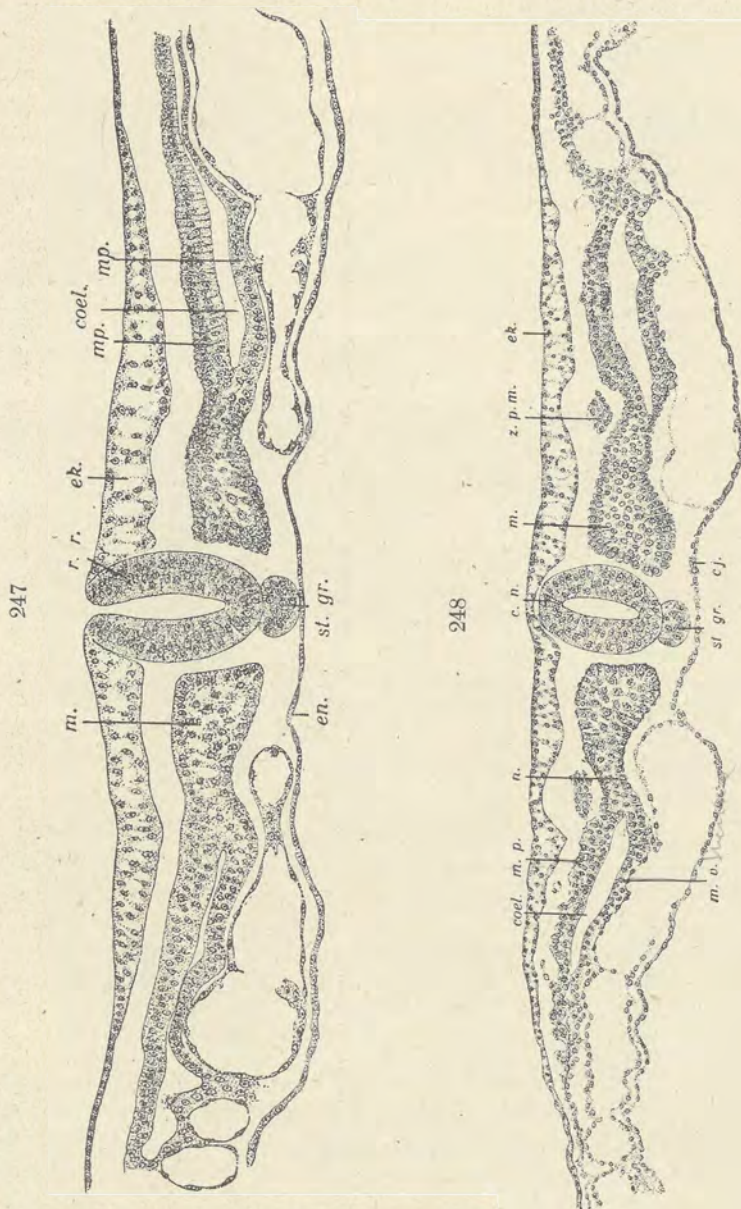
ków daje się wykazać na preparatach ten kanał jelitowo-nerwowy w każdym jednak razie u wielu jest on wyraźny. Podobnie jak u innych gromad zwierzęcych, których rozwój poznaliśmy, struna grzbietowa u ptaków leży pod cewką nerwową. Na preparatach, robionych z zarodków gęsi lub kaczki, widać w tylnym odcinku, w okolicy, odpowiadającej kanałowi jelitowo-nerwowemu rozszczępienie struny grzbietowej na dwie części. Ponieważ ponad struną leży cewka nerwowa, pod struną cewka jelitowa, więc komunikacja między światłem obu tych narządów pierwotnych, czyli kanał jelitowo-nerwowy przechodzi przez strunę grzbietową. Zarodek rośnie przedewszystkiem ku tylnej stronie, więc też i kanał jelitowo-nerwowy posuwa się w czasie tego wzrostu w tył. Odbywa się to w ten sposób, że, gdy brzegi tego kanału zrastają się częściowo od strony przedniej, to równocześnie światło jego posuwa się w tył, ku stronie ogonowej. Struna grzbietowa towarzyszy w swem rozszczępianiu przesuwaniu się kanału jelitowo-nerwowego.

Ektoderma, pokrywająca całą powierzchnię zarodka, tworzy nabłonek skórny. Ten nabłonek przechodzi z właściwego ciała zarodka na powierzchnię pęcherzyka żółtkowego, tworząc zewnętrzną warstwę ścianki, osłaniającej masę żółtkową.

Różnicowanie wewnętrznego listka zarodkowego czyli entodermy odbywa się u ptaków w sposób podobny jak u gadów. Część osiowa entodermy podnosi się ponad żółtkiem w postaci rynienki, otwartej ku żółtku. Rynienka wyodrębnia się coraz wyraźniej od żółtka, zwłaszcza w przednim i tylnym odcinku ciała, gdzie odczepia się zupełnie od powierzchni żółtka i tworzy cewkę jelitową całkiem zamkniętą, kończącą się ślepo ku stronie przedniej i tylnej. Część środkowa cewki jelitowej utrzymuje związek z pęcherzykiem żółtkowym. Przewód, który tę łączność między żółtkiem a jelitem utrzymuje, nosi nazwę przewodu jelitowo-żółtkowego (*ductus intestino vitellinus*).

W tylnym odcinku cewki jelitowej entoderma wytwarza wypuklenie ku stronie brzusznej zarodka, będące zawiązkiem końcowej części jelita odchodowego, w którym ma się wytworzyć otwór odchodowy. Wypuklenie to, posuwając się ku stronie brzusznej, zbliża się ku ektodermie, ale przez pewien czas mezoderma oddziela entodermalny listek uchylka odchodowego od ektodermy. Potem jednak mezoderma się cofa, ektoderma i entoderma stykają się z sobą i powstaje t. zw. błona, albo listwa odbytowa, a gdy błona pęknie, wytworzy się w tem miejscu otwór odchodowy (*anus*). Ta komunikacja tylnego odcinka ze światem zewnętrznym tworzy się u ptaków stosunkowo późno, bo mniej więcej koło 15-go dnia wylęgania (cały okres trwa 21 dni). Część jelita, idąca od uchylka odbytowego ku tyłowi, która przechodzi dalej w przewód jelitowo-nerwowy,

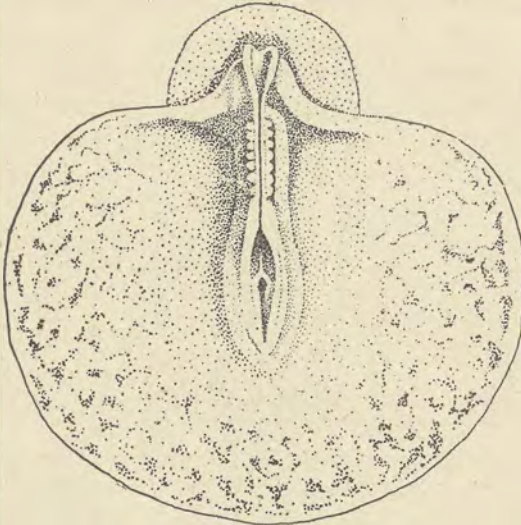
stanowi tak zwane jelito ogonowe (*intestinum postanale*). Ulega ono później zanikowi wraz z przewodem, który łączył przewód pokarmowy z systemem nerwowym.



Ryc. 247 i 248. Przekroje poprzeczne przez zarodek kureczęcia w okresie tworzenia narządów pierwotnych: *c. n.* — cewka nerwowa, *coel.* — jama ciała, *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *m.* — miomer, *mp.* — mezoderma ościenna, *nc.* — mezoderma trzewiowa, *n.* — nefrotom, *st. gr.* — struna grzbietowa, *r. r.* — rzytnienka rdzeniowa, *z. p. m.* — zawiązek przewodu moczowego. Według prep. zakł. biol.-embr. Un.w. Jag.

Cała część zarodka, leżąca w tyle poza przewodem jelitowo-nerwowym, jest to zawiązek ogona embrjonalnego, w którym rozrasta się pó-

źniej przede wszystkim tkanka mezodermalna i tworzą się narządy, zawiązujące jej właśnie swe powstanie.



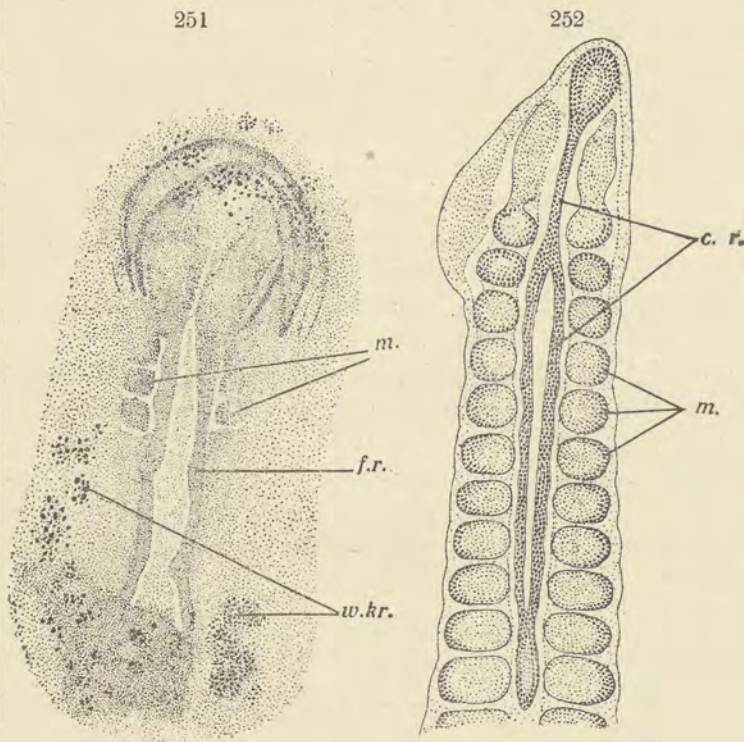
Ryc. 249. Tarcza zarodkowa albatrosa (*Diomedea*) w okresie tworzenia narządów pierwotnych: w osi zarodka – rynienka pierwotna z zamykającymi się fałdami rdzeniowymi. Po obu bokach fałdów 7 miomerów, w tylnej części między fałdami widać połączenie z jelitem – kanał nerwojelitowy (*canalis neurentericus*). Według *Schawinslanda*.

Różnicowanie środkowego listka zarodkowego czyli mezodermy. W mezodermie, która powstała, jak mówiliśmy, przez wędrowanie komórek ektodermalnych, da się wyróżnić: część osiową, leżącą bezpośrednio pod cewką nerwową i boczne skrzydełka mezodermy, wsuwające się ku obwodowi między ektodermę i entodermę. Część osiowa mezodermy stanowi materiał do utworzenia struny grzbietowej. Ten komórkowy materiał mezodermalny pozostawał w obrębie przedłużenia głowowego w morfologicznej łączności z entodermą (Ryc. 244). Obecnie wyodrębnia się to pasmo tak, że komórki tworzą sznur lity (Ryc. 250 *z. st. gr.*), stanowiący zawiązek osiowy systemu szkieletowego, czyli strunę grzbietową (*chorda dorsalis*).



Ryc. 250. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową kurecząt w okresie przejścia listków zarodkowych w narządy pierwotne: *ek.* – ektoderma, *m.* – mezoderma w okresie różnicowania w miomer, *m. ot.* – mezoderma, stanowiąca zawiązek otrzewnej, *z. st. gr.* – zawiązek struny grzbietowej. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

Płyty mezodermalne, leżące po obu bokach struny grzbietowej, wzgl. cewki nerwowej, wykazują obecnie w bezpośrednim sąsiedztwie tych organów układ metameryczny (Ryc. 249, 251, 252 *m.*). Widać to przedewszystkiem w odcinku osiowym ciała, gdzie po obu stronach struny mezodermę roz-



Ryc. 251. Tarcza zarodkowa kurczęcia w okresie tworzenia narządów pierwotnych (widziana z góry): *f. r.* — faldy rdzeniowe, *m.* — miomery, *w. kr.* — wyspy krwiotwórcze.

Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

Ryc. 252. Przekrój czołowy przez zarodek kurczęcia: *c. r.* — cewka rdzeniowa, *m.* — miomery. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

członkują poprzecznie ugrupowane karby na dwa szeregi równoległe członów, czyli powstają t. zw. miomery, albo somity (Ryc. 249, 252). Te miomery są to zawiązki systemu mięsnego, w nich też mieści się materiał do uzupełnienia budowy szkieletu osiowego, w którym już przez całe życie utrzymuje się układ metameryczny. Wreszcie wśród miomerów mieszczą się komórki, które ułożą się pod nabłonkiem ektodermalnym, aby wytworzyć podścielisko skórne. Wszystkie wyliczone tu organy powstają z przyosiowej części mezodermy. Ryc. 250—252 dają obraz wytwarzania i ugrupowania tych miomerów.

Odcinki obwodowe skrzydełek mezodermalnych, wsuwając się między ekto- i mezoderme, wytwarzają w biegu rozwoju otrzewną (Ryc. 250 *m. ot.*) W płytkach mezodermy powstaje światło szczelinowate: szczelina rozszczepia płytkę mezodermalną na dwie blaszki (Ryc. 247 i 248 *m. p., m. v.*): jedna z nich to otrzewna ościenna (*mesoderma parietalis sive somatopleura*), która przytyka do ektodermy; druga — wewnętrzna, pokrywa entoderme od zewnątrz — jest to t. zw. otrzewna trzewiowa (*mesoderma visceralis sive splanchnopleura*). Szczelina, widoczna między obu blaszkami mezodermy, stanowi jamę otrzewnową, albo jamę ciała (*coeloma*) (Ryc. 247 i 248 *coel.*). Ten typ jamy otrzewnowej, jaki widzimy u ptaków, który zawdzięcza powstanie swe rozszczepieniu, nosi nazwę, jak slyszeliśmy powyżej (por. str. 168) schizocoel. I tu tak samo, jak u gadów mezoderma przechodzi z właściwego zarodka na teren pęcherzyka żółtkowego, który obrasta. Razem z mezoderma wsuwa się tam także jama ciała. Wobec tego topograficznie biorąc, podzielić możemy jamę ciała na jamę śródembrjonalną (*coeloma intraembryonale*) i pozaembrjonalną (*coeloma extraembryonale*). Obie te jamy łączą swe światła w okolicy pępka zarodka.

Pomiędzy miomerami, które charakteryzuje układ metameryczny, i płytami bocznymi mezodermy, mającymi zupełnie jednolity układ, widać pasemka (Ryc. 248 *n.*), będące jakby przedłużeniem miomerów, a więc odznaczające się również ułożeniem metamerycznym. Ta część mezodermy rozczłonkowana, ułożona między miomerami, a płytami bocznymi mezodermy, stanowi szereg t. zw. nefrotomów, które są zawiązkami systemu wydzielniczego ustroju.

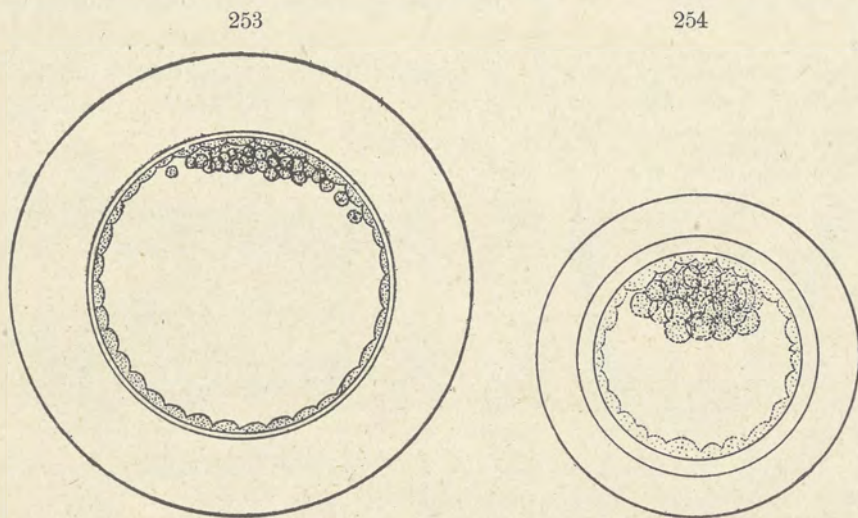
## 6) Listki zarodkowe i organy pierwotne ssaków (*Mammalia*).

W tym rozdziale pragniemy omówić powstawanie listków zarodkowych tylko u takich ssaków, u których otoczenie błonami płodowymi listków zarodkowych następuje dopiero po wytworzeniu tych ostatnich. Ssaki, u których listki zarodkowe tworzą się równocześnie z błonami płodowymi, albo dopiero po ich powstaniu, uwzględnimy przy ogólnym opisie błon płodowych. Tworzenie listków zarodkowych królika, myszy i częściowo psa, było przedmiotem licznych badań. Bischof, von Baehr, van Beneden, Duval, Assheton, Kölliker, Hubrecht, Sobotka, Selenka, Heape, Bonnet i inni zajmowali się tym niezmiernie dla embriologii ważnym, a bardzo interesującym działem. Trudności badania są tu bardzo znaczne: zdobycie materiału, który przez cały ciąg życia embrjonalnego rozwija się w macicy, wymaga poświęcenia samicy.



Poza tm trudnem jest zdobycie najodpowiedniejszego wnie stadjum. Niepodobna nieraz oznaczy pocztku rozwoju, bo cho znamy moment kopulacji samca z samic, to i tak niewiadomo, czy jajo bylo wydzielone z jajnika, a take kiedy nastpio poczenie midzy obu elementami pciowemi, dajce pocztek zjawisku rozwoju.

Prace van Benedena, ktre w tym dziale s klasyczne, wykazay, e stadjum blastuli, bdce punktem wyjcia przy tworzeniu listkw zarodkowych, wyglda u krlika np. jak okrgly pczerzyk, do ktrego jamy wewnrnej zwiesza si czop komrek (Ryc. 177 na str. 137 i 253).



Ryc. 253 i 254. Pczerzyk zarodkowy krlika w przejciu z okresu blastuli do gastruli. Według van Benedena.

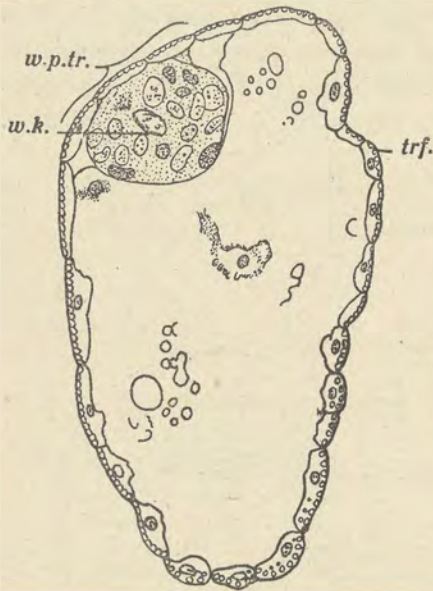
Pierwsz przemian, ktra si daje zauway w samym pocztku tworzenia listkw zarodkowych, jest przesunicie si komrek (*delaminatio*), zgrupowanych w tym czopie w ten sposb, e ukladaj si one pod zewnrzn sciank pczerzyka, tworzc wewnrzn warstw elementw (Ryc. 254). Pod warstw zatem zewnrzn na pewnej, na razie ograniczonej dugoci, uoone s w postaci tarczy komrki, stanowice materia do utworzenia ciaa zarodka. Pod temi komrkami, wewnrz pczerzyka, gromadzi si ciecz, ktra si tam dostaje wskutek resorpcji z zewnrz pynu, wydzielanego przez gruczy bony sluzowej macicy. Cay ten zarodek pokrywa od zewnrz bona niezorganizowana morfologicznie, bdca pozostaosi bony przejrzystej (*zona pellucida*, por. str. 49).

W tem stadjum organizacji moemy sklasyfikowa zarodek, jak gastrul. Mamy tu dwa listki zarodkowe: ektoderma otacza cay ten twr

pęcherzykowaty od zewnątrz, a komórki, ułożone w postaci tarczy pod ektoderma, stanowią zawiązek do utworzenia entodermy. Duża jama, którą tu widzimy tworzy jamę gastruli. U gadów i ptaków jamę gastruli wypełnia masa żółtkowa, tu zaś mamy ciecz, pochodzącą nie z jaja, ale

ciecz, która dostała się do pęcherzyka wtórnie w biegu rozwoju i zajęła to miejsce, które w poprzednio opisanych gromadach zwierzęcych zajmowało żółtko. Charakterystycznym jest, że u ssaków dawna jama blastuli przeszła wprost w jamę gastruli i obecnie odpowiada znanemu nam z embriologii ptaków i gadów pęcherzykowi żółtkowemu.

Dalsze zjawiska twórcze rozgrywają się na powierzchni tego odcinka zarodka, w którym komórki, ugrupo-



Ryc. 255. Pęcherzyk zarodkowy sarny (stadium, odpowiadające blastuli): *trf.* — trofoblast, *w. k.* — węzeł komórek embrjonalnych, pokryty przez warstwę pokrywową trofoblastu (*w. p. t. r.*). Dolna warstwa węzła zawiera komórki, stanowiące materiał do utworzenia entodermy. Według *Bonneta*.



Ryc. 256. Embrjoecysta: węzeł komórek embrjonalnych pęcherzyka zarodkowego sarny, zmieniony przez rozstęp komórek w t. zw. cystę. Z węzła wyodrębniona dolna warstwa elementów w utworzyła entoderme. Według *Bonneta*.

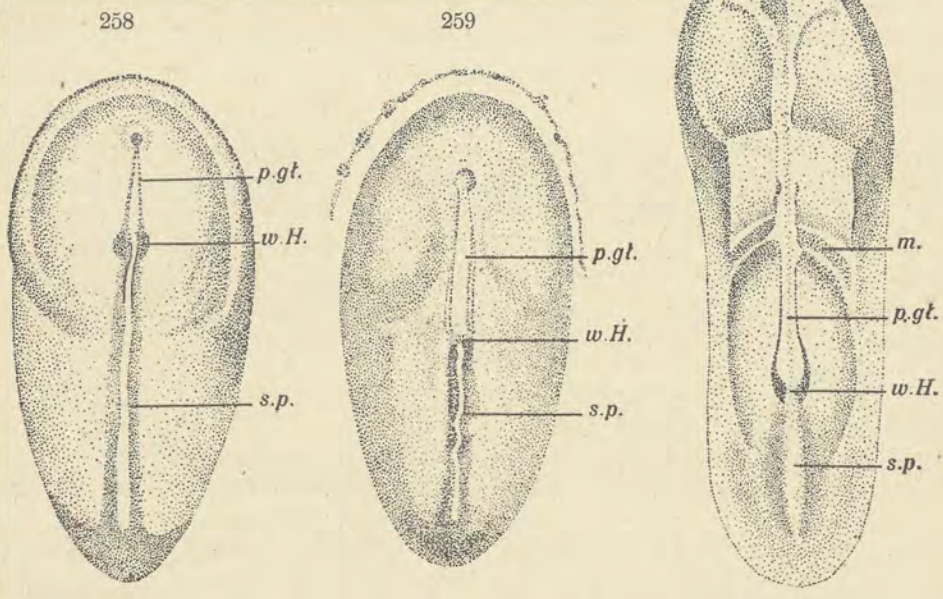


Ryc. 257. Tarcza zarodkowa sarny utworzona przez rozplaszczanie pękniętej cysty zarodkowej. Entoderma zupełnie już wyodrębniona. Według *Bonneta*.

wane w dwie warstwy, stanowią tarczę zarodkową. W opisanym u królika przypadku doszło do utworzenia entodermy przez uszeregowanie (*de-*

*laminatio*) elementów, nagromadzonych poprzednio w obrębie węzła komórek, zwieszającego się do jamy blastuli.

Nieco inny typ spotykamy np. u sarny. Tu pęcherzyk zarodkowy, odpowiadający blastuli, charakteryzuje się również zawartością czopa komórkowego, zwieszającego się do światła pęcherzyka (Ryc. 255). Czop ten pokrywa pokład elementów komórkowych, który przechodzi jednociegle w warstwę, stanowiącą ściankę pęcherzyka zarodkowego, czyli blastuli. Jest to t. zw. trofoblast, którego znaczenie polega na utrzymaniu związku między zarodkiem, a błoną śluzową macicy. Ryc. 255 wyobraża zarodek w opisanym powyżej stadium blastuli. W obrębie wspomnianego wę-



Ryc. 258—260. Tarcze zarodkowe królika, widziane od góry, w następujących po sobie okresach tworzenia mezodermy: *m.* — miomery, *s. p.* — smuga pierwotna, *p. gt.* — przedłużenie głowowe, *w. H.* — węzeł Hensena. Według *Benedena*.

zła wyodrębnia się dolna warstwa komórek, przygotowując materiał na entoderme. W węzle tym powstaje przez rozstęp elementów komórkowych światło, które zamienia ten lity węzeł w t. zw. cystę zarodkową (Ryc. 256). Górna ścianka tej cysty pęka, rozplaszcza się (Ryc. 257), tworząc tarczę zarodkową. Komórki tej tarczy rozmnażają się, a dolna ich warstwa, rosnąc od wewnętrznej strony trofoblastu, tworzy entoderme zarodka.

Niezależnie od tego, czy tarcza taka powstała tak, jak u królika, czy tak jak u sarny — widoczną jest ona od zewnątrz jako plamka

biaława. Kształt tej tarczy zarodkowej zwierząt ssących, początkowo okrągły, przypomina potem kształt nasienia fasoli, później staje się bardziej wydłużony (Ryc. 258), czasem zaś w okresie jeszcze dalszego rozwoju przypomina kształt podeszwy (Ryc. 260).

Na powierzchni tarczy zarodkowej zaznacza się niebawem (Ryc. 258) linja ciemniejsza, która zarysowuje się od tylnej strony tarczy, a w połowie grubieje nieco palkowato. Jest to znana nam już z opisu tarczy zarodkowej ptaków smuga pierwotna. Rozszerzenie węzłowe tej smugi w odcinku, wysuniętym narazie najbardziej ku przodowi, tworzy węzeł Hensena (Ryc. 258—260 *w. H.*). Nieco późniejszy okres wykazuje biegnące ku przodowi przedłużenie smugi — jest to przedłużenie głowowe (Ryc. 258—260 *p. gł.*). U psa np. przedłużenie głowowe wydłuża się bardzo mocno. W obrębie węzła Hensena pojawia się jamka, wnika jąca wgłąb — jest to t, zw. jamka pierwotna. W jeszcze późniejszych okresach widać, że przedłużenie głowowe rozrasta się jakby na niekorzyść smugi pierwotnej, wchodząc na jej terytorjum. Porównanie ryc. 258 i 260 ilustruje to zjawisko bardzo wybitnie. Równocześnie pojawiają się po obu stronach linii osiowej zarodka wręby, biegnące poprzecznie, znamionując początek tworzenia się miomerów. Zawiązek pierwszego miomeru mniej więcej w połowie tarczy, uwidacznia ryc. 260. Wszystko to zobaczyć można przy oglądaniu od zewnątrz zarodka zwierząt ssących: żeby jednak zrozumieć bieg przemian morfogenetycznych, które się toczą wewnątrz zarodka, trzeba przeprowadzić badania na skrawkach, zrobionych z tarczy zarodkowej.

Preparaty skrawkowe z tarczy zarodkowej, przeciętej w tylnym jej odcinku, a zatem tam, gdzie biegnie smuga pierwotna, wykazują, że na



Ryc. 261. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową królika w odcinku smugi pierwotnej w okresie wytworzonego zagłębienia szczelinowatego i wysunięcia czopa: *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *m.* — mezoderma. Według — Cariusa z *O. Hertwiga.*

całej szerokości ektoderma jest wyraźnie oddzielona od entodermy. Na linii, która odpowiada smudze pierwotnej, widać, że komórki ektodermalne znajdują się w okresie energetycznej akcji rozrodczej. Dziełąc się, wywędrowują te komórki z ektodermy (Ryc. 261), układają się między nią, a listkiem entodermalnym i tworzą

po obu bokach skrzydelka, stanowiące zawiązek środkowego listka zarodkowego, czyli mezodermy. Stąd pochodzi, że w linii środkowej tarczy tworzy się zgrubienie, zarysowujące się na tarczy jako smuga pierwotna. Obraz przekroju przez smugę pierwotną u ssaków jest

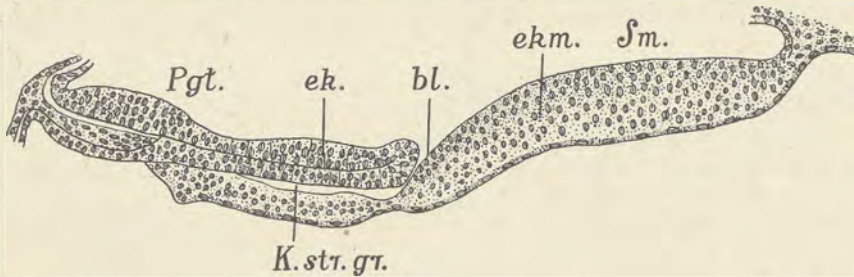
więc zupełnie podobny do przekroju poprzecznego przez smugę pierwotną ptaków. Wybitnie też występuje na tych przekrojach u niektórych ssaków dość głębokie nieraz wcięcie, t. zw. szczelina pierwotna, z której wysuwa się jakby cienki, listwowaty czop komórkowy (Ryc. 262). Przypomina on



Ryc. 262. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową królika w odcinku smugi pierwotnej w okresie utworzonego szczelinowatego zagłębienia i wysunięcia czopa: ek. — ektoderma, en. — entoderma, m. — mezoderma, w środku rysunku czop, imitujący czop żółtkowy. Według Cariusa z O. Hertwiga.

analogiczny twór, opisywany u płazów, jakkolwiek oczywiście tego zapasu żółtka tu niema wcale.

Na przekroju strzałkowym, przechodzącym przez węzeł Hensena, (Ryc. 263), widać jamkę (Ryc. 263 bl), wciskającą się wydatnie wgłęb ciała i stanowiącą początek długiego kanału biegnącego wzdłuż przedłużenia głowowego



Ryc. 263. Przekrój strzałkowy przez tarczę zarodkową nietoperza (*Vespertilio murinus* Sm. — odcinek smugi pierwotnej, Pgt. — odcinek przedłużenia głowowego, ek. — ektoderma, ekm. — ekto- i mezoderma, k. str. gr. — kanał struny grzbietowej, bl. — otwór kanału struny grzbietowej, późniejsza prągęba. Według van Benedena.

(Ryc. 263 K.str.gr.). Ponieważ w tym odcinku ciała wytworzy się struna grzbietowa i kanał ten znajdzie się w jej obrębie, przeto nosi on nazwę kanału struny grzbietowej. Na przekroju poprzecznym przez tarczę zarodkową w okolicy, gdzie na niej leży węzeł Hensena, przed lub poza jamką pierwotną, widać wyraźnie łączność, zachodzącą między wszystkimi trzema listkami zarodkowymi. Mezoderma schodzi się tu z innymi listkami, mniej więcej na pograniczu między ekto- i entodermą (Ryc. 264).

Idąc ku przodowi tarczy zarodkowej na przekroju poprzecznym, poprowadzonym przez odcinek tarczy, na którym zarysowuje się przedłużenie głowowe, widać zespół komórek mezodermalnych, leżący pod ektodermą (Ryc. 265), a w środku jego pojawia się później światło szczelinowate (Ryc. 266). Ta szczelinka, widoczna wśród mezodermy w przedłuże-



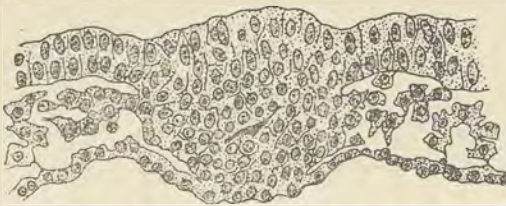
Ryc. 264. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową królika w okolicy węzła Hensena. Widoczne zespolenie trzech listków zarodkowych. Według *Rabla*.



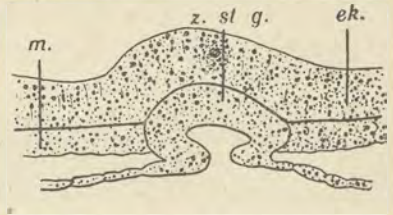
Ryc. 265. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową królika w okolicy przedłużenia głowowego, w okresie wczesnym przed utworzeniem kanału struny grzbietowej.

niu głowowym, stanowi wspomniany kanał struny grzbietowej (*canalis chordalis*). Przewód ten, jak wspominaliśmy, otwiera się jamką pierwotną na powierzchni węzła Hensena.

Wyniki badania opisanych tu przekrojów poprzecznych przez tarczę zarodkową należy skombinować z obrazem (Ryc. 263) przekroju strzałko-



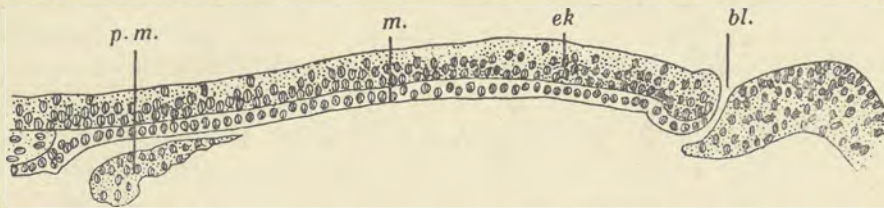
Ryc. 266. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową królika w okolicy przedłużenia głowowego w okresie tworzenia się kanału struny grzbietowej: część środkowa mezodermy zawiera szczelinowaty kanał struny grzbietowej. Po obu bokach osiowej części mezodermy są jej boczne skrzydelka. — Według *Carius* z *O. Hertwiga*.



Ryc. 267. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową świnki morskiej w tym samym miejscu, co na ryc. 266, ale w późniejszym stadium: dno kanału struny grzbietowej pęknięte: *ek.* ektoderma, *m.* mezoderma, *z. st. g.* zawiązek struny grzbietowej ponad pękniętym kanałem. Wedl. *Lieberkühna*.

wego. Na tym przekroju widać: 1) w tylnym odcinku (Ryc. 263 *S. p.*) tarczy łączność ścisłą między ekto- i mezodermą, 2) w przednim (Ryc. 263 *Pgl.*), pod ektodermą pasmo mezodermalne wydrążone kanałem struny grzbietowej. Od pasma tego na oba boki rozrasta się mezoderma, tworząc boczne skrzydelka (Ryc. 265, 266). Mamy więc u ssaków w tej części

mezodermy obraz przypominający woreczek mezodermalny gadów, w którym na boki od woreczka rozrastają się boczne skrzydełka mezodermy. Ta analogia utrzymuje się i w dalszym okresie rozwoju. Słyszeliśmy (por. str. 183, 184), że u gadów dno woreczka mezodermalnego wraz z leżącą pod



Ryc. 268. Przekrój strzałkowy przez zarodek nietoperza w okresie pęknięcia dna kanału struny grzbietowej: *ek.* — ektoderma, *bl.* — otwór, prowadzący z jamki pierwotnej na węzła Hensena do kanału struny grzbietowej, *pm.* — pozostałości resztek mezodermy osiowej i entodermy, leżących na dnie kanału struny grzbietowej. Wydlug *van Benedena.*

niem entoderma przerywa się, u ssaków widać także pęknięcie dna kanału struny grzbietowej (Ryc. 267) razem z leżącą pod nią entoderma. Ryc. 268, na której widać strzałkowy przekrój przez zarodek ssącego zwierzęcia w tym okresie, wykazuje, że mezoderma i entoderma na dnie tego kanału uległa zanikowi. Resztką tylko z tej tkanki pozostała. Wynikiem zaniku dna kanału struny grzbietowej jest, że górna warstwa mezodermy (powala kanału struny grzbietowej) ogranicza od góry w linii osiowej jamę pęcherzyka żółtkowego.

Z kombinacji przekrojów poprzecznych z przekrojem strzałkowym da się odczytać geneza listka mezodermalnego ssaków; geneza ta jest inna w odcinku tylnym i przednim tarczy zarodkowej. W tylnym mamy typ zbliżony do sposobu tworzenia mezodermy ptaków, w przednim ujawnia się raczej typ znany z embriologii gadów. Tak więc w odcinku tylnym na którym zaznacza się smuga pierwotna, powstaje mezoderma przez rozmnażanie się komórek ektodermy i wędrowywanie ich między ekto- i entoderma. W przednim natomiast odcinku tarczy (teren przedłużenia głowowego) widać, jak od strony węzła Hensena wciskają się pod ektoderma komórki, wyprodukowane przez nią, wrastają między ekto- i entoderma, tworząc potem przez rozstęp przewód szczelinowaty. Mamy wtedy do czynienia, jakby z woreczkiem mezodermalnym o bardzo wąskim świetle. Przez pęknięcie dna tego woreczka powstawała komunikacja z jamą gastruli, czyli i w tym przypadku z pęcherzykiem żółtkowym. U ssaków przewód struny grzbietowej odpowiada światłu pęcherzyka mezodermalnego gadów.

Streszczając zatem opis tworzenia się środkowego listka zarodkowego, możemy powiedzieć: w tylnym odcinku tarczy zarodkowej powstaje mezoderma przez wywędrowanie komórek z ektodermy w postaci dwóch skrzydełek tak, jak się to dzieje u ptaków, w przednim odcinku mezoderma powstaje częścią przez rodzaj wypuklenia ektodermalnego, w sposób zbliżony do tworzenia mezodermy u gadów, częścią zaś przez wyrastanie ku przodowi płyty mezodermalnej, utworzonej w tylnym odcinku tarczy.

Listki zarodkowe, wytworzone w ten sposób, rozrastają się, zaczynając od okolicy osiowej, obejmując coraz szerszą przestrzeń części t. zw. pozaembrjonalnej, to znaczy tej, która stanowi część zarodka, odpowiadającą pęcherzykowi żółtkowemu. Listki zarodkowe stanowią materiał do utworzenia narządów pierwotnych, których powstawanie obecnie omówimy.

Różnicowanie zewnętrznego listka zarodkowego, czyli ektodermy. Część osiowa zarodka jest także i u zwierząt ssących widownią przemian, zdążających do wytworzenia systemu nerwowego środkowego. Nabłonek ektodermalny, leżący wzdłuż przedłużenia głowowego, zapada się nieco, jego komórki stają się wybitnie walcowate i z tej osio-



Ryc. 269. Przekrój poprzeczny przez tarczę zarodkową nietoperza w okresie początku różnicowania listków zarodkowych: *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *m.* — mezoderma, Według *van Benedena*.

wej części ektodermy powstaje t. zw. płyta rdzeniowa (Ryc. 267 *pl. r.*). Po obu brzegach płyty rdzeniowej tworzą się fałdy nabłonkowe i w ten sposób powstaje tu t. zw. rynienka rdzeniowa (Ryc. 270 *r. r.*), objęta temi fałdami. Od strony, po której później utworzy się głowa zarodka, w kierunku przyszłego ogona, zbliżają się ku sobie fałdy rdzeniowe, łączą się, tworząc w ten sposób cewkę rdzeniową, zamykającą wewnątrz centralny kanał nerwowy (*canalis centralis*). Przewód nerwowy otwiera się przez pewien czas w odcinku przednim zarodka na powierzchni ciała przez t. zw. otworek nerwowy (*neuroporus*). Fałdy rdzeniowe zamykają się na całej długości przedłużenia głowowego, aż do miejsca, gdzie



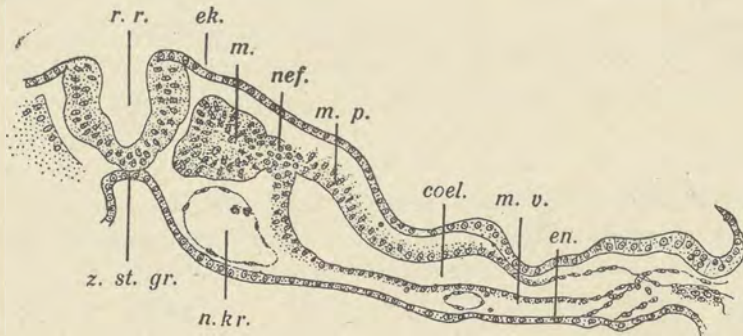
na pograniczu przedłużenia głowowego i smugi pierwotnej leży węzeł Hensena. Tu, jak wiemy, otwiera się jamka pierwotna, a przez nią kanał struny grzbietowej (Ryc. 269). Ponieważ dno tego kanału jest przetrwane, wchodzi się przez nie do przyszłej jamy jelitowej; w tem miejscu leży połączenie między centralnym systemem nerwowym, a przewodem jelitowym. Tu więc tworzy się kanał, łączący oba te systemy. Nazywamy go kanałem jelitowo-nerwowym (*canalis neurentericus*).

Z powyższego opisu widać, że system nerwowy otwiera się ku przodowi przez otworek nerwowy (*neuroporus*), ku tyłowi zaś przechodzi w przewód jelitowo-nerwowy (*canalis neurentericus*), którym się łączy z przewodem pokarmowym. Z biegiem rozwoju zamykają się fałdy rdzeniowe także dalej ku przodowi tak, że przewód nerwowy kończy się ślepo, a rozrasta mocno, tworząc zawiązek mózgu. Przewód jelitowo-nerwowy natomiast przesuwają się ku tyłowi. Już zewnętrzna obserwacja poucza, że w miarę, jak postępuje rozwój, wzrasta przedłużenie głowowe, względnie rozwijająca się na nim rynienka rdzeniowa na niekorzyść smugi pierwotnej, która się staje coraz krótszą (por. ryc. 258 z 260). Jamka pierwotna leżąca na węźle Hensena, a stanowiąca pragębę później przewód jelitowo-nerwowy, wędruje po smudze pierwotnej ku stronie ogonowej zarodka, w miarę jak rozrasta się zawiązek systemu nerwowego. Reszta ektodermy pokrywa w postaci nablonka ciała cały ustrój od zewnątrz i przechodzi potem na powierzchnię pęcherzyka żółtkowego.

Różnicowanie wewnętrznego listka zarodkowego, czyli entodermy. Część osiowa entodermy wytwarza rynienkę, otwartą szeroko ku dołowi i wznoszącą się ponad przestrzenią jamy pęcherzyka żółtkowego (Ryc. 270). Rynienka ta wcześniej lub później odsznurowuje się po stronie przedniej i tylnej pęcherzyka żółtkowego<sup>1)</sup>, tworząc cewkę, złączoną z pęcherzykiem żółtkowym zapomocą t. zw. przewodu jelitowo-żółtkowego. Jelito, utworzone w ten sposób, kończy się ślepo w odcinku głowowym — w części środkowej zostaje w łączności z pęcherzykiem żółtkowym, w części ogonowej łączy się przewodem jelitowo-nerwowym z centralnym kanałem nerwowym. W embriologii szczegółowej omówimy dokładnie tworzenie się otworu ustnego w odcinku głowowym jelita, oraz otworu odchodowego w miejscu dawnej smugi pierwotnej. Zasada powstawania tych otworów jest ta sama co u ptaków (por. str. 198) a więc:

<sup>1)</sup> To odsznurowanie łatwo pokazać na modelu plastylinowym. Na powierzchni kuli plastylinowej układa się walek plastylinowy, który zlepiamy z powierzchnią kuli. Kula ma wyobrażać pęcherzyk żółtkowy, walek rynienkę jelitową. Na pograniczu z kulą walek otacza się sznurkiem, którego pętla zaciska się. Teraz połączenie walek z kulą żółtka przewęża się od przodu i od tyłu, a łączność utrzymuje się tylko w środkowym odcinku: tu leżałby przewód jelitowo-żółtkowy.

Po zrośnięciu się trzech listków zarodkowych w miejscu, gdzie mają powstać te otwory, następuje cofnięcie się mezodermy z pewnej malej płaszczyzny, a listki zewnętrzny i wewnętrzny, zrósłszy się, tworzą błonę



Ryc. 270. Przekrój poprzeczny przez tarczę pierwotną psa w późnym okresie tworzenia narządów pierwotnych: *coel.* — jama ciała, *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *m.* — miomer, *mp.* — otrzewna ościenna, *mv.* — otrzewna trzewiowa, *nef.* — nefrotom, *r. r.* — rynienka rdzeniowa, *z. st. gr.* — zawiązek struny grzbietowej, *n. kr.* — naczynie krwionośne. Według *Bonneta*.

(ustną względnie odbytową), która potem pękając wytwarza łączność między światłem zewnętrznym, a światłem przewodu pokarmowego.

Różnicowanie środkowego listka zarodkowego, czyli mezodermy. Jak już w opisie tworzenia mezodermy mówiliśmy, część jej osiowa stanowi materiał do wytworzenia struny grzbietowej (*chorda dorsalis*). Osiowa część mezodermy ma widoczny, wewnątrz wąski, szczelinowaty przewód (Ryc. 266), którego znaczenie, analogiczne do światła woreczka mezodermalnego, omawialiśmy już poprzednio. Kiedy dno tego przewodu pierwotnej struny grzbietowej zaniknie (Ryc. 267), reszta materiału mezodermy osiowej organizuje się w celu utworzenia definitywnej struny grzbietowej, która jest zawiązkiem osiowym systemu szkieletowego (Ryc. 267—270).

Części mezodermy, leżące najbliżej struny grzbietowej po obu jej bokach, które nazywaliśmy bocznymi skrzydełkami, stanowią początkowo dwie równoległe do struny grzbietowej biegnące płyty z komórek mezodermalnych. Płyty te wykazują już we wczesnych okresach rozwoju układ metameryczny. Najpierw w odcinku przednim, potem coraz dalej ku tyłowi, tworzą się oddzielne człony, t. zw. miomery. Oddzielają je wręby poprzeczne, które nie wchodzą do obwodowej części mezodermy, ułożonej po obu stronach nadal w formie jednolitych płyt. Miomery (Ryc. 270 *m.*) są zawiązkiem przyszłego systemu mięsnego, a nadto w nich złożony jest materiał do utworzenia szkieletu osiowego, łącznie ze struną grzbietową,

i materiał na podściółkę pod nabłonek skórny. Miomery różnicują się od strony głowowej ku ogonowej zarodka. Im zarodek starszy, tem większa jest ilość jego miomerów: stadium rozwojowe w tym właśnie okresie oznaczamy według liczby miomerów. Ze względu na to, że w zarodku najstarsze miomery leżą po stronie głowowej, najmłodsze w odcinku ogonowym, możemy na podłużnych, zwłaszcza przeprowadzonych czolowo przekrojach, obserwować cały rozwój miomerów, mając tem młodsze stadium im bardziej posuwamy się ku ogonowej stronie zarodka.

Na zewnątrz, to jest w kierunku obwodowym od miomerów rozciąga się płyta mezodermalna, która leży również między ekto- i entoderma, ale nie wykazuje nigdy rozczłonkowania. Ta płyta stanowi zawiązek otrzewnej. Wśród tego stosunkowo grubego pokładu komórek mezodermalnych pojawia się szczelina, która rozszczepia mezodermę na dwie blaszki. Zewnętrzna przytyka do ektodermy i stanowi t. zw. somatopleurę, czyli otrzewną ościenną (*peritoneum parietale*) i wewnętrzna, pokrywająca entodermę, t. zw. splanchopleurę, czyli otrzewną trzewiową (*peritoneum viscerale sive splanchopleura*). Między blaszkami mezodermy widoczna szczelina stanowi jamę otrzewną, albo jamę ciała (*coeloma*), która powstała tu przez rozstąpienie się elementów komórkowych. Jest to t. zw. schizocoel. Zarówno mezoderma jak i coeloma przechodzą poza właściwe terytorjum zarodka, w otoczenie pęcherzyka żółtkowego. I tu wyróżnić możemy śródzarodkową (*coeloma intraembryonale*) i pozazarodkową jamę ciała (*coeloma extraembryonale*).

Poznaliśmy w dotychczasowym opisie powstawanie wszystkich pierwotnych narządów embrjonalnych u zwierząt ssących, a narządy, utworzone w ten sposób, widziano także na najmłodszych znanych nam zarodkach ludzkich. Przy ich opisie będziemy słyszeli, że budowa tych narządów różni się niezmiernie mało od budowy narządów pierwotnych innych ssaków. Wszystko więc za tem prze nawia, że również analogiczna jest geneza tych organów.

## 7) Tkanka mezenchymatyczna i jej powstawanie.

W rozdziale poprzednim omówiliśmy powstawanie listków zarodkowych poszczególnych gromad zwierząt kręgowych. Słyszeliśmy, że przez listki zarodkowe rozumieć należy zwarty zespół elementów komórkowych o charakterze nabłonkowym. Te embrjonalne komórki przystają ściśle do siebie, nie zostawiając zupełnie wolnych przestworów w obrębie takiego pasma łańcuchowego, względnie jednolitej zwartej płyty. Badając jednakże ciało zarodka w przekrojach, stwierdzamy, że między warstwami komó-

rek nabłonkowych wytwarzają się szczeliny, które wkrótce wypełniają się tkanką odmienną budowy i odmiennych właściwości, aniżeli je mają listki zarodkowe. Ma ona mianowicie charakter zupełnie nie nabłonkowy, ale raczej taki, który w ukształtowanym ustroju jest cechą tkanki łącznej. Ta właśnie tkanka embrjonalna, o której teraz będzie mowa, nosi nazwę *mezenchymy*.

Pod nazwą *mezenchymy* rozumiemy zbiorowisko komórek, nie zespolonych w jakiś łańcuch lub zwartą warstwę, ale pooddzielanych od siebie zupełnie i leżących wśród istoty międzykomórkowej, będącej produktem tychże komórek. Kształt tych elementów różni je również od komórek embrjonalnych, znanych nam z opisu listków zarodkowych. Tam



Ryc. 271. Tkanka mezenchymatyczna. Według preparatu zakładu biol.-embr. Un. Jag.

były to komórki walcowate lub płaskie, tutaj w *mezenchymie* mamy do czynienia z elementami gwiaździstymi lub wrzecionowatymi. Ciało komórkowe charakteryzują wypustki i anastomozy, któremi komórki mogą się łączyć ze sobą. Takie anastomozy elementów, porozrzucanych wśród istoty międzykomórkowej, tworzą sieć, której szerokie zwykle oczka widoczne są wyraźnie na jaśniejszym tle substancji podstawowej.

Komórkom *mezenchymatycznym* przypisujemy zdolność ruchów pelzakowych. Na preparatach z okresów, w których odbywa się tworzenie tych elementów, komórki, wydobywające się z zespołu elementów mezodermalnych, mają zmienne kształty, które najwyraźniej świadczą o ich ruchach czynnych. Komórki *mezenchymatyczne* mają dużą zdolność rozrodczą. Ilość ich coraz bardziej wzrasta, a karjokinezy, często wśród nich spotykane, służą jako dowód, że są to nie tylko elementy świeżo wysunięte z zespołu listków zarodkowych, ale też komórki, które powstały przez podział mitotyczny już poprzednio utworzonych komórek *mezenchymatycznych*.

Pochodzenie *mezenchymatycznej* tkanki embrjonalnej związane jest jak najściślej z mezoderma. Badania Rabla, Maurera, Williamsa, Swaena, Maximowa, Bracheta i innych wykazują, że w ustroju zarodkowym szczególnie kilka okolic ciała jest ogniskiem tworzenia *mezenchymy*. Dla wszystkich tych ognisk da się wykazać związek genetyczny z organami pierwotnymi pochodzenia mezodermalnego.

Źródła powstawania mezenchymy dadzą się może najłatwiej zaobserwować na zarodkach ryb spodoustych. Ryc. 225 wyobraża przekrój poprzeczny zarodka żarłacza i tu w grzbietowej okolicy ciała widzimy wydobywanie się komórek mezenchymatycznych z miomerów, mianowicie z blaszki mezodermy, zwróconej ku organom osiowym, a więc ku strunie grzbietowej i cewce rdzeniowej. Elementy mezodermalne tego listka opuszczają pojedynczo zespół komórkowy, wysuwają się w okolice struny grzbietowej, a równocześnie produkują substancję międzykomórkową. Całą część osiową zarodka, na całej długości w otoczeniu struny grzbietowej i systemu nerwowego wypełnia tkanka mezenchymatyczna, tworząc t. zw. sklerotom: jest to jak gdyby słup, złożony z tkanki mezenchymatycznej i początkowo wyraźnie uczłonkowany, w którym w biegu rozwoju zaciera się w znacznym stopniu układ metameryczny. Ta tkanka mezenchymatyczna tworzy tu wszystkie składniki, które budowane są z tkanki łącznej. I tak w bezpośrednim otoczeniu cewki nerwowej tworzą się z tkanki mezenchymatycznej osłonki centralnego systemu nerwowego, a więc opony rdzeniowe i mózgowie. W dalszym otoczeniu, zarówno cewki rdzeniowej jak struny grzbietowej powstaje z mezenchymy cały szkielet osiowy: trzony kręgowy, łuki kostne kręgow, wyrostki kręgowy. Ten materiał mezenchymatyczny, służący do tworzenia organów szkieletowych nosi w embriologii szczegółowej nazwę sklerotomu.

Ale nie tylko blaszka miomerów, zwrócona ku organom osiowym zarodka, tworzy mezenchymę, tak samo i blaszka obwodowa, zwrócona ku ektodermie jest w późniejszych okresach rozwoju, źródłem jej powstawania<sup>1)</sup>. Stamtąd wywędrowują komórki w ogromnej ilości pod ektodermę i układają się w pokład tkanki łącznej, służącej do tworzenia skóry. Czy w tkance łącznej skóry da się wykazać układ metameryczny jest to dotąd rzeczą sporną; stwierdzono jednak, że o ile tam jest, to trzeba go uważać jako stan przejściowy, który się od razu zaciera. Cała blaszka zewnętrzna miomeru, t. zw. blaszka skórna (Maurer), ztraca z biegiem rozwoju swą organizację, ponieważ wszystkie elementy komórkowe rozchodzą się i układają w jednolitą płytę pod nabłonkiem.

Dalszym źródłem tworzenia mezenchymy jest mezoderma, otaczająca jamę ciała. Otrzewnowa jej blaszka (Ryc. 225) produkuje komórki, które wydobywają się z zespołu komórkowego. Komórki mezenchymatyczne, które wytworzyła blaszka otrzewna mezodermy, są materialem na samą otrzewną (podkład tkanki łącznej), a nadto będzie to materiał do utworzenia systemu mięśni gładkich, wchodzących w skład ściany jelitowej. Ale także

<sup>1)</sup> Ponieważ ryc 225 wyobraża przekrój wcześniejszego stadium, dlatego nie widać na niej tego procesu.

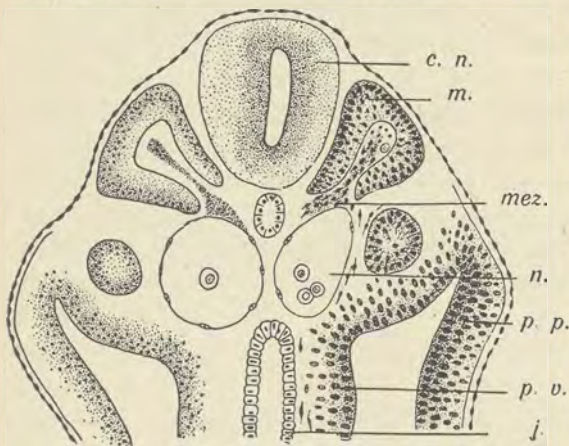
i ta część błony śluzowej, która utworzona jest z tkanki łącznej, zawdzięcza swe powstanie tejże tkance mezenchymatycznej. Później nieco rozpoczyna swe działanie ościenna blaszka. Elementy z niej wytworzone tworzą najpierw pokład tkanki łącznej pod nabłonkiem otrzewnej. Niema jednak wątpliwości, że wytworzona tu mezenchyma bierze udział również w organizacji narządów, zbudowanych z tkanki łącznej, jak powięzi mięśniowych, podkładu skórnoego.

Ilość tkanki mezenchymatycznej wzrasta coraz bardziej z biegiem rozwoju. Ten wzrost ilości komórek mezenchymatycznych jest niewątpliwie w związku z dalszą ich produkcją w obrębie wyżej opisanych ognisk, lecz kiedy organizm rośnie, a jego budowa komplikuje się coraz bardziej, gdy w miarę tego powstają coraz nowe szczeliny i potrzebny jest pewnego rodzaju szkielet bierny, czy zrąb tworzących się narządów, — wtedy wytworzone poprzednio komórki mezenchymy mnożą się energicznie, wrastają nie tylko w wolne przestrzenie między organami, ale też do wewnątrz narządów, pomiędzy komórki.

W embriologii szczegółowej będziemy nieraz widzieli, jak tkanka mezenchymatyczna, wrastając w narządy, rozdziela tkankę funkcjonującą

na płyty i zraziki, nadając narządom charakter budowy zrazikowej.

Tworzenie tkanki mezenchymatycznej u ptaków, gadów i zwierząt ssących odbywa się w tych samych narządach, co u ryb, chociaż z pewnymi zmianami. Jako przykład opiszemy tworzenie mezenchymy u człowieka. Głównym źródłem jej powstania są miomery. Z uwag o ich budowie wiemy, że wewnątrz miomeru mamy miocoel — jamę dość szczupłą, otoczoną przez komórki mezodermalne miomeru (Ryc. 272).



Ryc. 272. Przekrój poprzeczny przez trzytygodniowy zarodek człowieka: *c. n.* cewka nerwowa, *j.* jelito, *m.* miomer, *mez.* mezenchyma, *n.* naczynia, *p. p.* otrzewna ościenna, *p. v.* otrzewna trzewiowa.

Według *Kollmanna*.

W zarodkach ludzkich z końca trzeciego tygodnia rozwoju miocoel wypełniają komórki, które są produktem podziału mezodermy miotomu. Wewnętrzna ścianka jego otwiera się, a komórki te, stanowiące zawiązek mezenchymy, wywędrowują otaczając system organów osiowych i tworzą

t. zw. skłerotomy będące materiałem organizacyjnym narządu szkieletowego, osiowego, oraz opon mózgo-rdzeniowych. Komórki, które wywędrowały w kierunku organów osiowych, przesuują się także na obwód zarodka i układają pod nablonkiem. Podścielisko skóry, zbudowane z tkanki łącznej, zawdzięcza swe pochodzenie (Bardeen) w znacznym stopniu tej t. zw. mezenchymie osiowej. Niewątpliwie także komórki, które wywędrowują z blaszki zewnętrznej miotomu, uczestniczą w tworzeniu podścieliska skóry.

Nietylko miotomy biorą udział w tworzeniu mezenchymy kręgowców wyższych: również blaszka ościenna i trzewiowa mezodermy wyodrębniają z zespołu komórek mezodermalnych elementy, które są później materiałem twórczym do utworzenia niektórych części szkieletu tkanki łącznej tułowia i odnóży oraz podścieliska z tkanki łącznej w otrzewnej. Z tych komórek wreszcie powstają mięśnie gładkie jelita i podścielisko błony śluzowej całego przewodu pokarmowego.

Wobec tego, że miotomy sięgają tylko do okolicy usznej w odcinku głowowym ciała, musi mezenchyma, służąca do tworzenia części przedniej głowy, powstawać w tylnym odcinku głowowym. Komórki tu wytworzone wędrują do przedniego odcinka głowy, gdzie rozmieszczają się wśród wytworzonej przez nie substancji międzykomórkowej. Mezenchyma głowowa jest materiałem do utworzenia szkieletu czaszki, opon mózgowych i wogóle tworów, powstających z modyfikacyj tkanki łącznej.

Jak u niższych kręgowców (ryby spodouste, gady), tak samo i u człowieka tworzą się między komórkami mezenchymatycznymi jamki pęcherzykowate, które są tworami przejściowymi i znaczenia istotnego nie mają. (Zimmermann).

---

W dotychczasowych opisach podaliśmy genezę listków zarodkowych, z których wytwarzają się części funkcjonujące narządów ustroju, a także powstawanie mezenchymy, stanowiącej materiał zrębowy, więc szkielet ustroju i ogólny zrąb poszczególnych narządów. Żeby zakończyć omawianie organizacji embrjonalnych materiałów twórczych, musimy się jeszcze zastanowić nad genezą naczyń krwionośnych i krwi.

---

#### IV.

## POWSTAWANIE NACZYŃ KRWIONOŚNYCH I KRWI ZARODKÓW. ZAWIĄZEK SERCA.

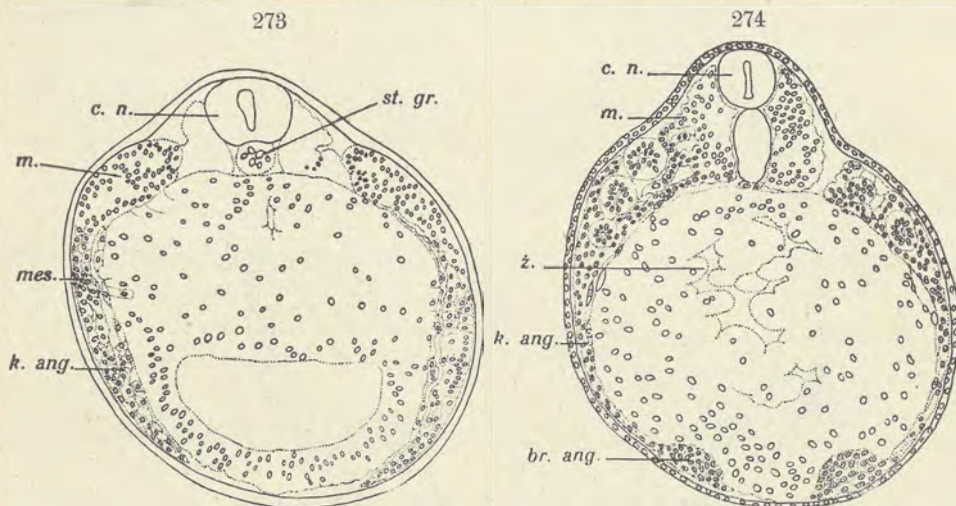
Aby zrozumieć tworzenie się naczyń krwionośnych i krwi, pamiętać należy, że w mechanizmie rozwoju embrjonalnego znaczną komplikację stanowi pęcherzyk żółtkowy. U zwierząt, u których pęcherzyk żółtkowy wyodrębnia się, jako oddzielny organ, występują w biegu rozwoju pewne zmiany topograficzne w powstawaniu systemu krwionośnego i krwi. Dlatego opis powstawania krwi i systemu krwionośnego przeprowadzimy oddzielnie dla tych dwóch grup kręgowców.

### 1) Powstawanie układu krwionośnego ryb kręgowstych (*Cyclostoma*), dwudysznych (*Dipneusta*) i płazów (*Amphibia*).

Powstawanie naczyń krwionośnych odbywa się na koszt elementów komórkowych, zgrupowanych w t. zw. angioblast. Te komórki twórcze systemu krwionośnego powstają na pograniczu między mezoderma a entoderma, względnie komórkami żółtkowemi. Początek tworzenia naczyń krwionośnych u płazów sięga stosunkowo wczesnych okresów rozwoju, gdy mianowicie powstały u zarodka narządy pierwotne osiowe (struna grzbietowa i cewka rdzeniowa), a mezoderma utworzyła 10—12 miotomów (Mollier). Pochodzenie angioblastu było bardzo obszernie dyskutowane w nauce. Ponieważ pierwsze komórki twórcze systemu krwionośnego pojawiają się na pograniczu między ento- i mezoderma (Ryc. 273), stąd spór, z którego z tych dwóch listków zarodkowych powstaje angioblast u płazów. Geneza entodermalna zdaje się nie ulegać wątpliwości, a chodzi tylko o to, czy komórki, które tu obejmują akcję twórczą, a są pocho-



dzenia entodermalnego, wyodrębniają się wprzód z grupy tych komórek żółtkowych, dołączają do mezodermy i już w zespole mezodermalnym biorą udział w tworzeniu naczyń (Brachet), czy też to tworzenie naczyń krwionośnych odbywa się wcześniej, gdy jeszcze przynależność tych elementów do entodermy, zawierającej żółtko, nie da się kwestjonować (Mollier). Jakkolwiek bądź się ta rzecz przedstawia, nie ulega wątpliwości, że w ostatniej instancji komórki te pochodzą z masy elementów żółtkowych.

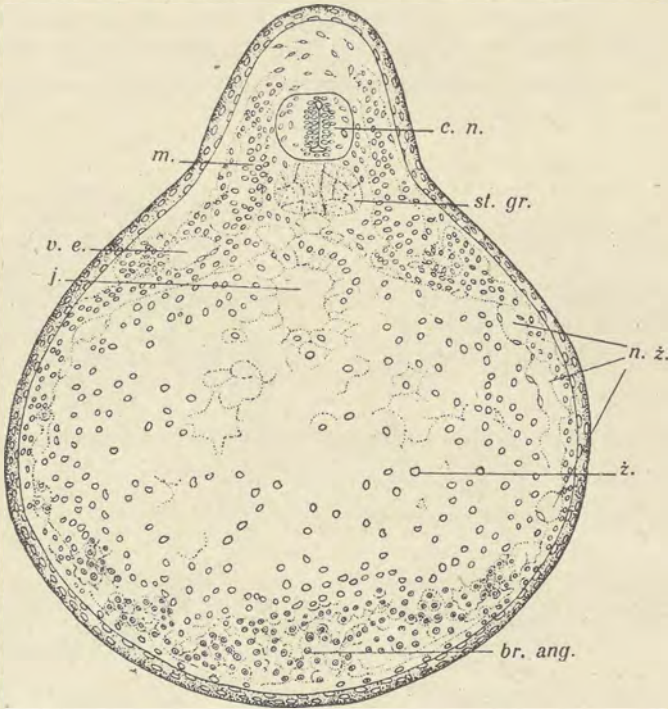


Ryc. 273. Przekrój poprzeczny przez zarodek traszki: *c. n.* — cewka nerwowa, *m.* — miomer, *mes.* — mezoderma, otaczająca żółtko, *k. ang.* — komórki naczyniotwórcze, (*angioblast*), *st. gr.* — struna grzbietowa. Według *Molliera*.

Ryc. 274. Przekrój poprzeczny przez zarodek traszki: *c. n.* — cewka nerwowa, *m.* — miomer, *ż.* — komórki żółtkowe, *k. ang.* — komórki naczyniotwórcze, *br. ang.* — brzeg warstwy naczyniotwórczej, rosnący ku linii środkowej zarodka, jako twór parzysty. Według *Molliera*.

Umiejscowienia pierwszych zawiązków naczyń szukać należy po stronie brzusznej zarodka, w jego odcinku głowowym. Z opisu różnicowania listków zarodkowych pamiętamy, że mezoderma rośnie z obu stron od strony grzbietowej ku linii środkowej, brzusznej embrjona. Odcinek tylny ma już mezodermę zamkniętą w pierścień, gdy w odcinku głowowym brzegi płyt mezodermalnych jeszcze nie doszły do linii środkowej ciała, a więc są jeszcze rozdzielone. Właśnie na tych brzegach płyt mezodermalnych, rosnących ku linii środkowej ciała, stwierdzić można grupy elementów pochodzenia entodermalnego, które dołączywszy się do dolnych brzegów mezodermy, wywołały ich zgrubienia boczne (Ryc. 274).

Zawiązki te układu naczyniowego rosną, jako twór parzysty, przynależny już zupełnie do mezodermy i one to dadzą początek głównym pniom naczyniowym żylnym, zwłaszcza żyłom żółtkowym i sercu.



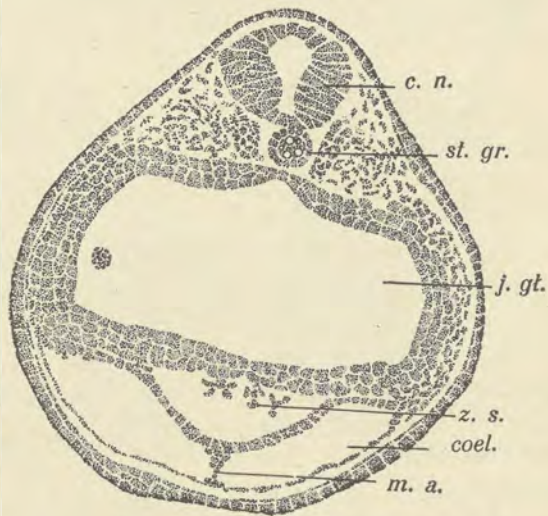
Ryc. 275. Przekrój poprzeczny przez zarodek ropuchy: *c. n.* — cewka nerwowa, *j.* — jelito, *m.* — miomery. *br. ang.* — brzeg warstwy naczyniotwórczej, utworzonej przez zespolenie tworu parzystego (por. ryc. 275), *n. ż.* — naczynia żółtkowe, *st. gr.* — struna grzbietowa, *v. c.* — żyły główne (*venae cardinales*), *ż.* — komórki żółtkowe. — Według *Molliera*.

Ale nie tylko w linii środkowej, brzusznej pojawia się angioblast. W późniejszych stadiach, na wewnętrznej stronie całej mezodermy, na pograniczu z entodermą widać wybujalności komórek, tworzące angioblast w postaci t. zw. wysp krwiotwórczych. Te wyspy krwionośne, rozprzestrzeniające się po całym pęcherzyku żółtkowym, stanowią materiał do utworzenia całkowitej sieci naczyń żółtkowych (Ryc. 275).

W tym materiale angioblastycznym, ugrupowanym w wyspy krwiotwórcze, odbywa się dalsze różnicowanie. W obrębie poszczególnych wysp krwiotwórczych, które stanowiły zbite sznury komórkowe, daje się zau-

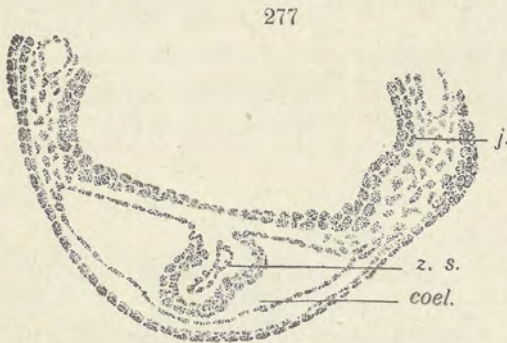
ważyc pewne rozluźnienie tej zawartości komórek; między komórkami pojawia się płyn surowiczy, a przypatrując się kształtom, które przyjmują w tych wyspach elementy komórkowe, zauważyć można wydłużanie i spłaszczanie się komórek, leżących w obwodowych częściach każdej wyspy. Komórki obwodowe będą zawiązkiem śródbłonka naczyniowego, w środku zaś wyspy leżące elementy, o kształtach zaokrąglonych, stanowią zawiązek ciałek krwi. Co do topografii różnicowania wysp krwiotwórczych, to, pierwsze ślady tworzenia płynu surowiczego, w którym się ciałka krwi nuzają, oraz różnicowanie ścianek nabłonkowych naczyń pojawia się najpierw na przestrzeni między zawiązkiem wątroby, t. j. mniej więcej w połowie długości zarodka, a otworem oddechowym. Tak więc tylny odcinek ciała tworzy krew wprzód, aniżeli przedni.

W czasie, kiedy się to dzieje w tylnym odcinku ciała, rozpoczynają się także zmiany i w odcinku przednim. Występują one od przodu przed zawiązkiem wątroby, w okolicy głowowej, a mianowicie poniżej t. zw. błony polykowej, t. zn. dna jelita głowowego (Ryc. 208). Mezoderma tworzy tam ku stronie brzusznej widoczne wypuklenie, ponad którym widać początkowo lity, potem z rozluźnionych komórek złożony węzeł komórkowy (Ryc. 276). Grupa tych elementów komórkowych stanowi zawiązek serca. Leży on między ento- i mezoderma, w każdym razie pod tą ostatnią. Wypuklenie mezodermy (Ryc. 276) jest złączone od strony brzusznej listwą komórkową z mezoderma ościenną, wysielającą ektoderma; listwa ta stanowi kreskę przednią (*mesenterium anterius*). Ale ta część kreski utrzymuje się przez czas krótki tylko, potem zanika, a wtedy jama ciała strony prawej i lewej łączą się w jednolitą jamę, do której się wypukla zawiązek serca. Ta część jamy otrzewnowej stanowi początek jamy osierdzia. Słyszeliśmy, że zawiązek serca stanowi począt-



Ryc. 276. Przekrój poprzeczny przez głowowy odcinek zarodka żaby w okresie tworzenia serca, *c. n.* — cewka nerwowa, *coel.* — jama ciała, *j. gł.* — jelito głowowe, *m. a.* — kreska brzuszna, *st. gr.* — struna grzbietowa, *z. s.* — zawiązek serca. — Wzdług preparatu zakł. biol.-embr. Un. Jag.

kowo jakby wypuklenie na powierzchni mezodermy, otaczającej brzuszną stronę jelita. Potem jednak zaczyna się on od niego odczepiać. Porówna-

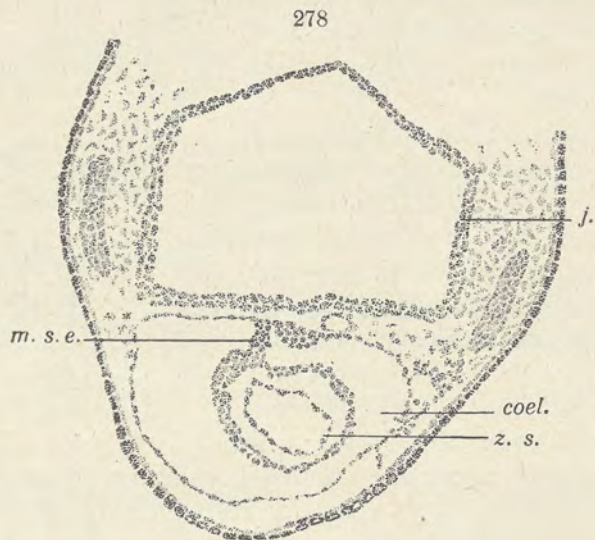


nie ryc. 277 i 278 z ryc. 279 wykazuje, że woreczek sercowy utworzył sobie rodzaj własnej krezki grzbietowej (*mesocardium dorsale*). Ta krezka grzbietowa, której w poprzednich stadjach nie było (Ryc. 278), powstała wtenczas, gdy już krezka brzuszna, widoczna na ryc. 276, zanikła.

Podczas gdy te przeobrażenia dokonywują się w otoczeniu zawiązka serca, to i w samym zawiązku zachodzą daleko idące zmiany. Zespół komórek, początkowo lity, rozluźnia się tak, jak to miało

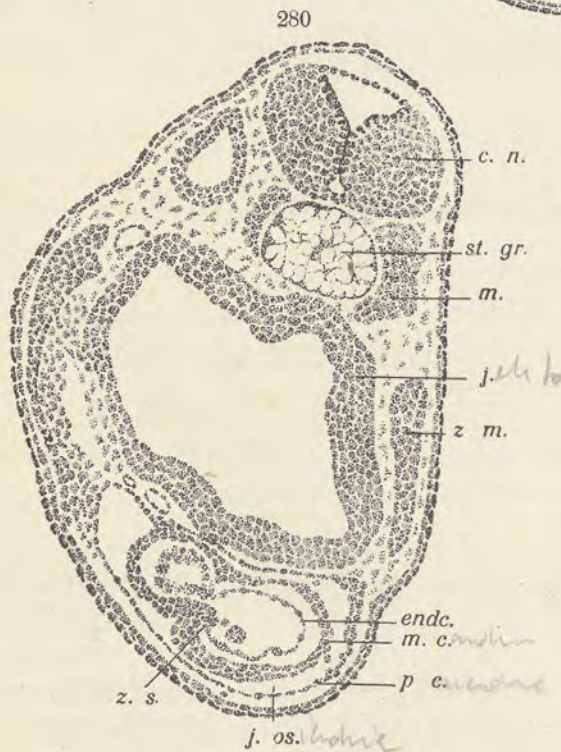
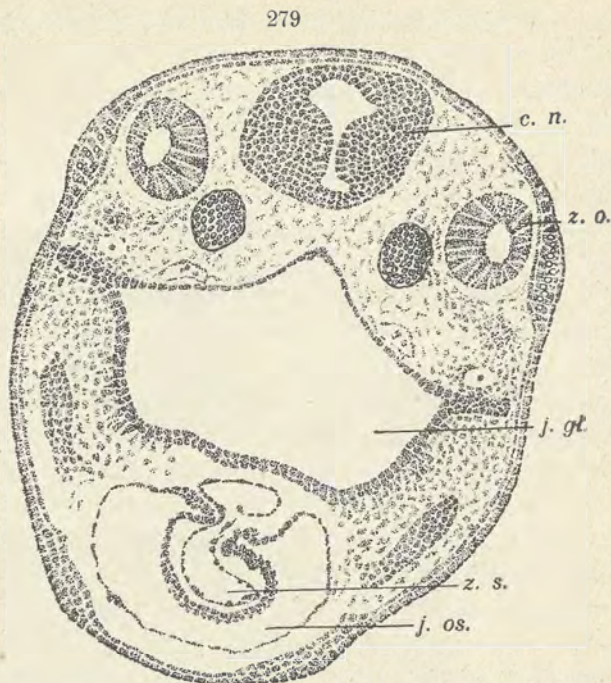
miejsce przy różnicowaniu wysp krwiotwórczych. Między dotychczas ściśle przylegającymi komórkami pojawiają się szczeliny, luki, komórki przesuwają się coraz dalej ku obwodowi i tworzą woreczek o obszernem świetle, początkowo wielokrotnem potem jednolitem (Ryc. 278, 279). Światło to wysłane jest komórkami, które się spłaszczają coraz bardziej. Jest to śródbłonek serca. Komórki, leżące nazewnątrz od niego, są właściwie dalszym ciągiem krezki; rozmnażają się one i wytwarzają z czasem kilka warstw.

Elementy, leżące najbliżej śródbłonna, złączą się w syncytium i utworzą zawiązek mięśnia sercowego, komórki zaś leżące najbardziej nazewnątrz utworzą blaszkę wewnętrznego osierdzia.



Ryc. 277, 278. Przekroje poprzeczne przez brzuszną część odcinka głowowego zarodka traszki: *j.* — ściana jelita głowowego, *z. s.* zawiązek serca, *coel.* — odcinek jamy ciała, który da początek jamie osierdziowej. *m. s. e.* — mesocardium. Według preparatu zakł. Uniw. Jag.

Ryc. 279. Przekrój przez odcinek głowowy zarodka żaby: *cn.* — centralny system nerwowy, *j. gł.* — jelito głowowe, *j. os.* — jama osierdziowa, *z. o.* — zawiązek oka, *z. s.* — zawiązek serca. — Według preparatu zakł. biol.-embrjol. Uniw. Jag.



Ryc. 280. Przekrój przez odcinek głowowy zarodka żaby. *c. n.* — centralny system nerwowy, *endc.* — śródsierdzie (endocardium), *j.* — jelito, *j. os.* — jama osierdzia, *m.* — miomer, *m. c.* — zawiązek warstwy mięsnej serca (miocardium), *p. c.* — osierdzie (pericardium), *st. gr.* — struna grzbietowa, *z. m.* — zawiązek mięśni, *z. o.* — zawiązek oka, *z. s.* — zawiązek serca. Według preparatu zakł. biolog.-embrjologicznego Uniw. Jagiell.

Zawiązek serca, który powstaje w powyżej opisany sposób, po stronie brzusznej odcinka głowowego, z komórek mezodermalnych, ma postać podłużnej, woreczkowato rozszerzonej rurki, która jest przedłużeniem naczynia krwionośnego żylnego, biegnącego od strony ogonowej. Ku stronie głowowej wydłuża się woreczek głowowy w naczynia tętnicze. Jest to zawiązek tętnicy głównej, czyli aorty, która w części grzbietowej zarodka powstaje z komórek mezodermalnych, względnie mezenchymy, zgrupowanej w sklerotom.

Najwcześniejszy układ krwionośny płazów można więc scharakteryzować w sposób następujący: nieparzysty zawiązek serca zarodka leży po stronie brzusznej w odcinku głowowym (Ryc. 209). Z serca, w kierunku głowowym, wychodzi główna tętnica, czyli aorta, oddająca boczne gałązki, przechodząca dalej na stronę grzbietową i dzieląca się tu w naczynie parzyste. Prócz gałęzi, które odchodzą od aorty do tworzącego się ciała zarodka, mamy dużo gałęzi, biegnących po powierzchni komórek żółtkowych i wchodzących pomiędzy komórki żółtkowe. Jest to sieć tętnic żółtkowych. Krew w tych naczyniach, przepychana przez serce, wchodzi z tętnic do układu żylnego, w którym wyróżnić możemy żyły właściwe ciała zarodka i żyły żółtkowe (Ryc. 275). W samym zarodku mamy dwie żyły główne przednie (*venae cardinales anteriores sive iugulares*) — idące od strony głowowej i dwie żyły główne tylne (*venae cardinales posteriores*). Żyły główne zarodka powstają bardzo wyraźnie jeszcze przed utworzeniem aorty. W przebiegu swym ku sercu łączą się one po prawej i lewej stronie w t. zw. przewody Cuviera (*ductus Cuvieri*), wpadające do serca.

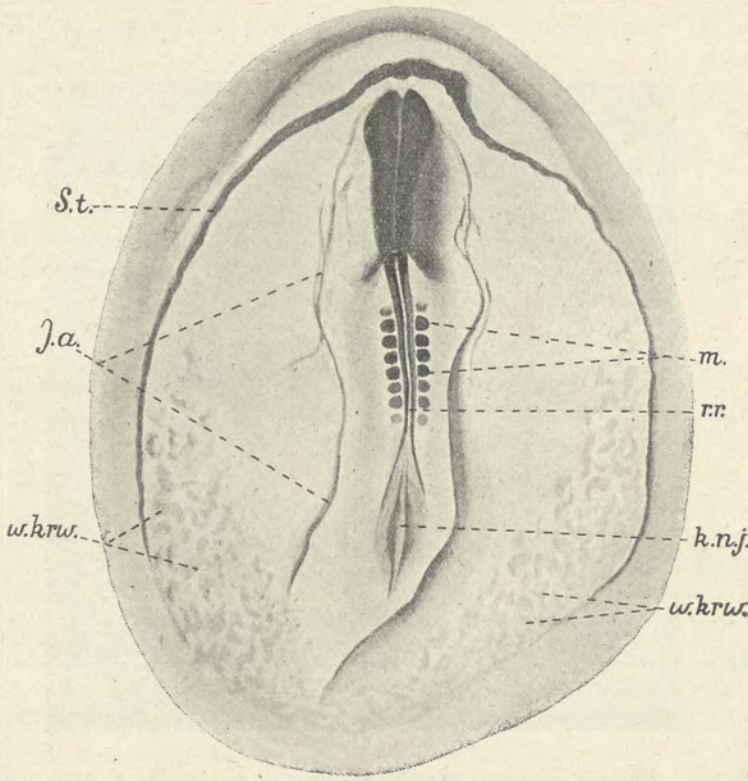
Żyły żółtkowe łączą się w duży pień żylny, biegnący po stronie brzusznej zarodka, jako żyła żółtkowa (*vena vitellina*), która łączy się z żyłami głównymi w przewodzie Cuviera.

Opis, podany tu dla zarodków żaby, odnosi się także, z pewnymi nieistotnymi modyfikacjami, do zarodków ryb kręgowych i dwudysznych.

## 2) Powstawanie układu krwionośnego u gadów (*Reptilia*), ptaków (*Aves*) i zwierząt ssących (*Mammalia*).

U podanych powyżej grup zwierzęcych można stwierdzić w tworzeniu się naczyń krwionośnych pewne różnice od typu opisanego u płazów. Pozostaje to w związku z dalej idącym wyodrębnieniem pęcherzyka żółtkowego od reszty ustroju. Z opisu powstawania listków zarodkowych wiemy, że u ptaków i gadów część tylko jaja ulega podziałowi komórkowemu, a duża ilość masy żółtka zostaje niepodzielona. Na powierzchni

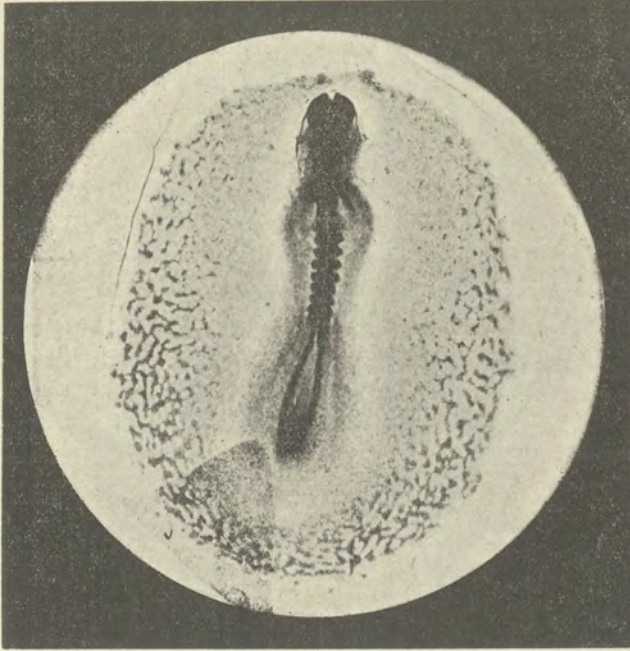
kuli żółtkowej rozciąga się tarcza zarodkowa, która coraz bardziej obrasta kulę żółtka. Na tarczy wyodrębnia się właściwe ciało zarodka i później oddziela przez przewężenie od żółtka. W obrębie ustroju zarodkowego gadów, ptaków, a także zwierząt ssących, które, mają pęche-



Ryc. 281. Tarcza zarodkowa kurczęcia widziana zgóry. Zawiazki wysp krwiotwórczych widoczne w tylnej części tarczy: *f. a.* — faldy boczne błon płodowych (*amnionu i chorionu*), *k. n. j.* — otwór kanału nerwowo-jelitowego, *m.* — miomery, *S. t.* — zatoka brzeźna (*sinus terminalis*), *w. krw.* — wyspy krwiotwórcze. Według preparatu zakładu biol-embr. Uniw. Jag.

rzyk żółtkowy, tworzący się później, możemy wyróżnić trzy terytoria: 1) zarodka właściwego, zaznaczające się początkowo smugą pierwotną, przedłużeniem głowowym, a potem organami pierwotnymi osiowymi, miotomami, cewką jelitową i t. d., 2) teren tarczy zarodkowej, z obrastającymi żółtko listkami zarodkowymi i rozszerzeniami brzusznej jamy ciała, i 3) masę żółtka, jeszcze przez tarczę zarodkową nie obrośniętą.

Powstawanie angioblastu, t. j. komórek, które są pierwszym zawiązkiem naczyń krwionośnych, odbywa się na tarczy zarodkowej w pewnej odległości od ciała zarodka. Tarcza zarodkowa pozwala w tych wczesnych okresach rozwojowych (u kurczęcia, zanim się jeszcze zaznaczyły pierwsze miotomy) wyróżnić jasną, wewnętrzną okolicę, otaczającą sam zarodek, i ciemniejszą, zewnętrzną, sięgającą aż do granicy tarczy za-



Ryc. 282. Tarcza zarodkowa skowronka. Stadjum późniejsze niż wyrysowane na ryc. 281. Pole naczyniowe zajęte przez gęstszą już grupę naczyń, które posunęły się też do przedniej części tarczy. Fotograf prof. *Tura*.

rodkowej. Pierwsze pole, leżące bezpośrednio przy zarodku, nazywamy polem jasnym (*area pellucida*), leżące nazewnątrz zwiemy polem ciemnym (*area opaca*). W odcinku tylnym tarczy zarodkowej, mianowicie w tyle poza smugą pierwotną tam, gdzie pole ciemne styka się z polem jasnym, pojawiają się na polu ciemnym pierwsze wyspy krwiotwórcze (Rys. 282, 283). Gęsto rozsiiane tworzą się pasma, łączące się wzajemnie tak, że po paru dniach rozwoju, gdy ilość ich się zwiększy, mamy wyraźną sieć angioblastu, zajmującą coraz większą przestrzeń, otaczającą dookoła pole jasne tarczy zarodkowej. Ta sieć angioblastyczna obejmuje także dość daleko sięgającą nazewnątrz powierzchnię pola

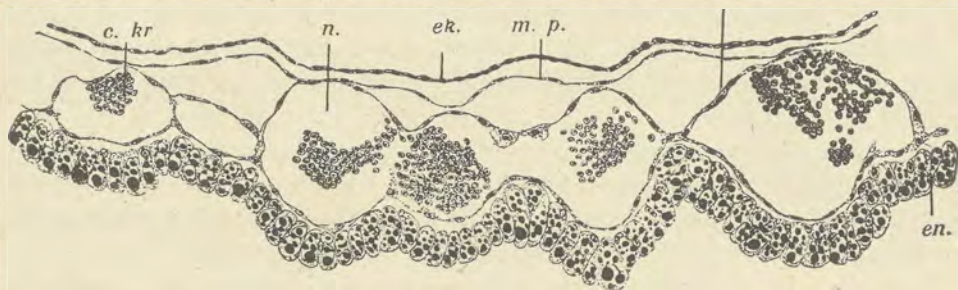
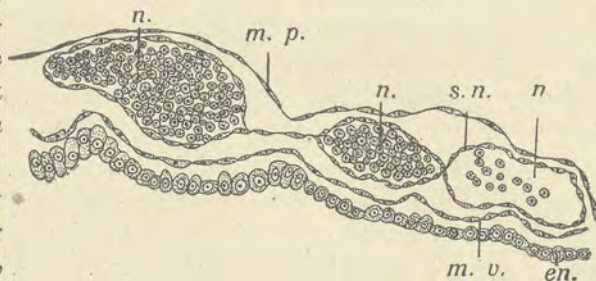


ciemnego i rozciąga się na powierzchni kuli żółtkowej, którą coraz dalej obrastają listki zarodkowe. Wobec tego na polu ciemnym, w chwili rozwiniętego już angioblastu, można wyróżnić dwa tereny: jeden, stykający się z polem jasnym, zajęty przez naczynia krwionośne — jest to pole naczyńiowe (*area vasculosa*); drugi, zewnętrzny, wolny od naczyń, pokrywający żółtko wyłącznie listkami zarodkowymi — jest to pole żółtkowe (*area vitellina*).

Zjawiska, opisane dotychczas z zakresu powstawania naczyń krwionośnych, można zobaczyć przy zwykłej zewnętrznej obserwacji, nie posługując się zupełnie badaniem skrawków.

W okresie, kiedy przy obserwacji zewnętrznej pojawiają się wyspy krwiotwórcze, widać na skrawkach mocne zgrubienie warstwy mezoder-

283



Ryc. 283, 284. Przekrój poprzeczny przez boczną część tarczy zarodkowej kurczęcia dla ilustracji tworzenia naczyń krwionośnych. Na ryc. 283 dwa naczynia *n.* — wypełnione szczelnie ciałkami krwi i jedno naczynie w przekroju z dużą już ilością osocza. Na ryc. 284 naczynia z osoczem i ciałkami krwi w grupy zbitymi (*c. kr.*). *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *mp.* — mezoderma ościenna (*mes. parietalis*), *mv.* — mezoderma trzewiowa (*mes. visceralis*), *sn.* — ściana naczynia. Według preparatów zakł. biol.-embr. Un. Jag.

malnej i to na pograniczu między mezo- i entoderma (Ryc. 284). Te zgrubienia występują nie jednociągłe, gdyż na preparatach skrawkowych widzimy, jak gdyby węzły w przebiegu tego pasma. Sąsiadujące ze sobą węzły łączą się cieńszymi pasmami ze sobą. Te pasma węzłów, widoczne na przekrojach, odpowiadają szeregom wysp krwiotwórczych. Co się tyczy pochodzenia angioblastu w stosunku do listków zarodkowych, musimy zaznaczyć, że w literaturze embrjologicznej mało jest tak spornych kwe-

styj, jak właśnie sprawa pochodzenia zawiązka naczyń krwionośnych u tych zwierząt. Zapatrywania odnośnie idą tu w dwóch kierunkach. Jedni autorowie uważają, że angioblast wytwarza się wyłącznie z mezodermy, inni natomiast są zdania, że także entoderma bierze udział w tworzeniu materiału do budowy naczyń krwionośnych. Trudności w rozstrzygnięciu tego pytania wiążą się z topografią ułożenia zawiązków naczyń krwionośnych, które leżą ściśle na pograniczu mezo- i entodermy. Obecnie jednak coraz bardziej utrwała się pierwszy pogląd, t. zn., że warstwa naczyniotwórcza u gadów i ptaków jest genetycznie związana wyłącznie z mezoderma. Przy tworzeniu krwi najważniejszym jednak terytorjum jest t. zw. wał zawiązkowy krwiotwórczy, to jest zakończenie obwodowe mezodermy, obrastającej żółtko. W wale tym nagromadza się największa ilość tkanki, zawierającej elementy twórcze naczyń. Interesującym i teoretycznie ważnym jest związek między umiejscowieniem ognisk naczyniotwórczych i rozszerzeniem się nazewnątrz jamy ciała. Wyspy krwiotwórcze, a potem najmłodsze naczynia ułożone są na powierzchni entodermy, która wpukla się odpowiednio w masę żółtkową. Ta masa żółtkowa tworzy pewnego rodzaju wgłębione łożyska dla naczyń krwionośnych. Od strony ektodermy widzimy ponad wyspami krwionośnymi szczelinę, zarysowującą się bardzo wyraźnie przez podniesienie mezodermy ościennej ponad mezoderma trzewiową. Jest to tworząca się jama ciała — coeloma, która powstaje tutaj właśnie nad całym angioblastem. Im dalej posuwa się tworzenie pola naczyniowego (*area vasculosa*), tem daley widać obie blaszki mezodermy, oddzielone od siebie. Tak więc tworzenie naczyń krwionośnych i krwi, oraz jamy ciała pozostają w ścisłym ze sobą topograficznym związku.

Ogniskami tworzenia naczyń krwionośnych i krwi są, jak mówiliśmy wyspy krwiotwórcze, które wyglądają na przekroju, jak szereg litych węzłów komórkowych, złączonych cienkimi pasmami (Ryc. 282). Te szeregi wysp zmieniają się potem w sieć naczyń krwionośnych w ten sposób, że komórki obwodowe wysp i łączących je pasemek spłaszczają się, zespalają ze sobą, tworząc ściankę śródblonkową naczyń, złożoną z elementów płaskich. Odtąd wyspy krwiotwórcze nie są więcej litemi węzłami, ale zmieniają się w pęcherzyki względnie cewki o cieniutkich śródblonkowych ściankach. Część naczyń pozostaje przez dłuższy czas próżna, w innych natomiast zwiesza się od górnej ścianki naczyniowej węzeł elementów komórkowych (Ryc. 284). Przez dłuższy czas można obserwować obrazy ułożonych w ten sposób przyszłych elementów krwi. Gdy zespół takiego węzła rozluźnia się, równocześnie wydzielają te elementy płyn, gromadzący się między nimi, a potem w korycie krwionośnem.

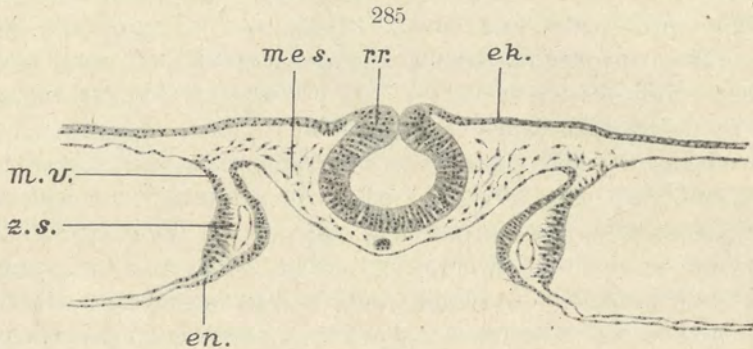
Poszczególne elementy dostają się z węzłów śródnacyniowych do płynu surowiczego i potem widzimy je w krwiobiegu ustroju zarodka.

Powyżej opisana sieć nacyniowa powstała wyłącznie na terenie pola ciemnego, tworząc pole nacyniowe (*area vasculosa*). Splot naczyń włosowatych, leżący na samym obwodzie zewnętrznym pola nacyniowego, jednoczy się w naczynia o dużej pojemności, t. zw. zatokę brzeźną (*sinus terminalis*), która stanowi teraz granicę między polem nacyniowym, a polem żółtkowym terenu ciemnego. Jest to naczynie przez pewien czas próżne, które przy oglądaniu tarczy zarodkowej od zewnątrz wygląda, jak jasna taśma graniczna, zaznaczająca zarazem linię, do której sięga zawsze jama ciała (*coeloma*). Patrząc na przekrój, mamy wrażenie, że to naczynie żyłne zamyka jamę ciała zarodka.

Dotychczasowy opis obejmował tworzenie się naczyń krwionośnych w obrębie ciemnego pola tarczy zarodkowej; powstają one jednak także i na polu jasnym i w samym zarodku. Na jasnym polu tarczy zarodkowej naczynia krwionośne tworzą się później, niż naczynia pola ciemnego i są stale próżne. Tworzenie naczyń krwionośnych na tarczy zarodkowej odbywa się dośrodkowo. Ponieważ część centralną tarczy zajmuje zarodek, przeto stwierdzić można, że rozprzestrzenienie pola nacyniowego postępuje od zewnątrz ku zarodkowi. To zjawisko stało się podstawą teorii Hisa o wrastaniu naczyń krwionośnych z okolicy pozaembrjonalnej do zarodka. His uważał, że naczynia krwionośne w ścisłym znaczeniu tego słowa tworzą się poza zarodkiem na ciemnym polu tarczy zarodkowej. Stąd dopiero miałyby wrastać w pole jasne i do ciała zarodkowego w ten sposób, że istniejące już naczynia tworzyłyby jakby pączki, zdążające przez pole jasne ku zarodkowi. Ta hipoteza Hisa była długo w embriologii przedmiotem gorących dyskusyj i sporów i znajdowała poparcie w badaniach najdzielniejszych embriologów. Zczasem jednak, po długich sporach sam His zgodził się na odmienne ujęcie objaśnienia zbliżania się pola nacyniowego i naczyń krwionośnych do zarodka. Dziś ogólnie przyjmuje się, że naczynia krwionośne powstają nie tylko na polu ciemnym, ale także na polu jasnym i w obrębie samego embrjona, a jedynie różnicowanie angioblastu postępuje od strony zewnętrznej w kierunku dośrodkowym. Naczynia więc, które spotykamy w polu jasnym, to nie są pączki naczyń, utworzonych w polu ciemnym, które wrosły na pole jasne, lecz to są naczynia, które powstały w polu jasnym; a tylko proces różnicowania postępowal w ciągłości jednolitej od strony obwodowej dośrodkowo.

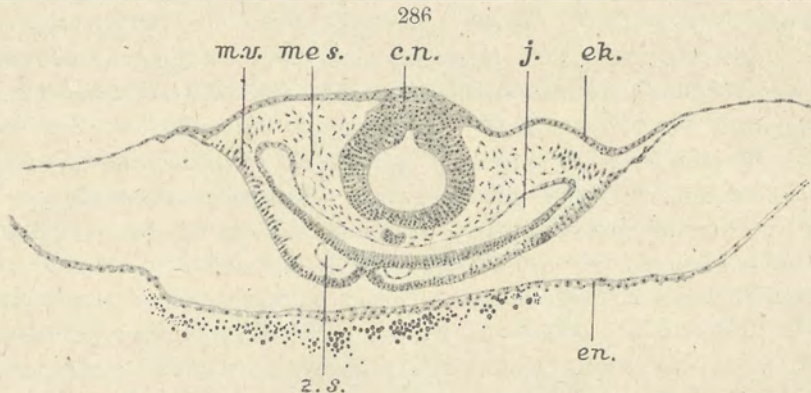
Przebieg różnicowania naczyń krwionośnych z angioblastu w jasnym polu tarczy zarodkowej jest nieco odmienny, niż w polu ciemnym: wysp krwiotwórczych w znaczeniu tworów opisanych w polu ciemnym tu niema,

a angioblast składa się z pasm komórkowych, powstających przez mnożenie się i szeregowanie elementów mezodermalnych, leżących w styczności z entodermą. Pojawiają się one najpierw koło pola ciemnego, rozszerzają ku środkowi, a równocześnie komórki tych pasm wydłużają się i łączą w łańcuchy. Szeregi takich elementów, ustawiając się równolegle, pozostawiają między sobą światło szczelinowate, potem okrągłe. W ten sposób z pasm angioblastu wytwarzają się ściany śródbłonkowe naczyń



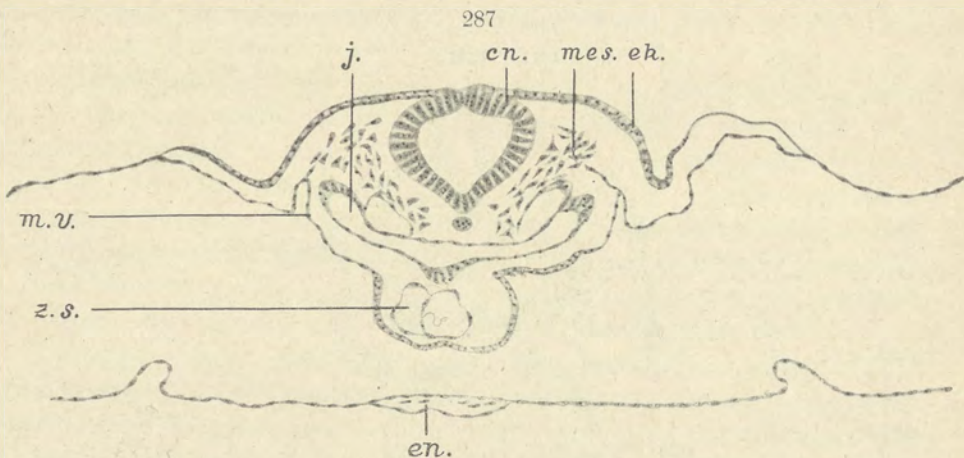
krwionośnych. Naczynia, utworzone tu, pozostają próżne, gdyż w polu jasnym ciała krwi się nie tworzą.

Powstawanie systemu naczyniowego w ciele zarodka poprzedzimy najpierw opisem rozwoju serca zarodka, a potem dopiero związanych z nim śródembrjonalnych naczyń krwionośnych.

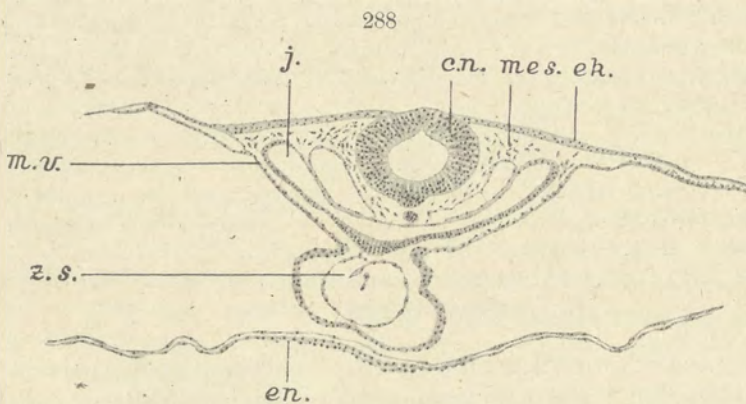


Zawiązek serca u gadów, ptaków i ssaków jest tworem parzystym. W zarodku kurczęcia pierwszy jego ślad da się stwierdzić w okresie wyróżnienia 3 - 4 miotomów; w tymże czasie w linii osiowej zarodka dokonuje się zorganizowanie się cewki jelitowej. Rynienka entodermi wznosi się ponad masę żółtka i coraz wyraźniej oddala się od niego. Połączenie

między jamą pęcherzyka żółtkowego, a rynienką jelitową jest coraz bardziej ograniczone: rynienka przemienia się w cewkę jelitową, którą łączy przewód żółtkowo-jelitowy z pęcherzykiem żółtkowym. W tym właśnie okresie zamykania rynienki entodermalnej pojawia się w bezpośrednim

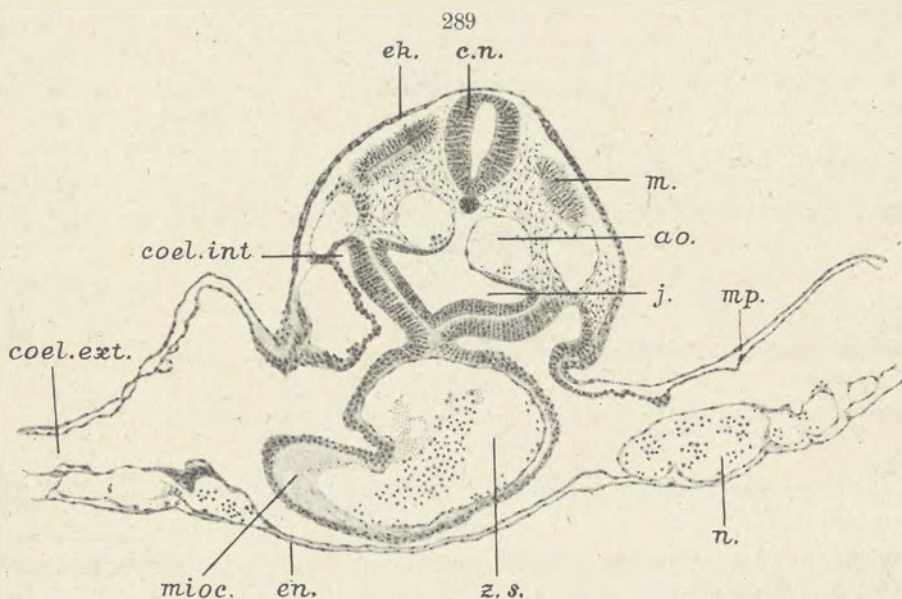


sąsiedztwie entodermi, w przednim odcinku ciała zarodka, parzysty zawiązek serca. Powstaje on (Ryc. 285, 286), w łączności genetycznej z mezoderma, pokrywającą listek entodermalny, między nią, czyli między splanchnopleurą a entoderma. Zawiązek serca u zwierząt o dużej ilości żółtka



w jaju złożony jest początkowo z dwóch grup komórek mezodermalnych luźno ze sobą złączonych, które spłaszczają się, tworząc dwa woreczki (Ryc. 285, 286), leżące po obu stronach zarodka, wśród mezodermi trzewiowej. W miarę jak postępuje zamykanie się rynienki jelitowej, zbliżają się do siebie zawiązki serca wzajemnie oddalone (Ryc. 286, 287) i układają się w linii

środkowej ciała pod jelitem. Kiedy nastąpi zupełne sformowanie cewki znajdujemy obydwie zawiązki serca w krezce brzusznej jelita (Ryc. 287) Początkowo krezka oddziela jeden zawiązek od drugiego (Ryc. 286), potem jednak obydwie woreczki parzystego zawiązka serca stykają się, a nawet



Ryc. 285, 286, 287, 288, 289. Przekroje poprzeczne przez tarczę zarodkową kurczęcia dla ilustracji zawiązków serca. — 285. Stadjum najwcześniejsze przed zamknięciem cewki jelitowej, zawiązek serca parzysty. — 286. Okres zamykania się cewki jelitowej. — 287 i 288. Po zamknięciu cewki jelitowej zlewanie się parzystego zawiązka serca w nieparzysty. — 289. Serce już nieparzyste w okresie rozrostu i różnicowania ścian, *ao.* — główna tętnica (*aorta*), *c.n.* — cewka nerwowa, *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, leżąca na żółtku, *j.* — jelito, *m.* — miomer, *coel.int.* — jama ciała śródembrjonalna, *coel.ext.* — jama ciała pozazarodkowa, *mes.* — mezenchyma, *m.p.* — mezoderma ościenna, *m.v.* — mezoderma trzewiowa, *mioc.* — miocardium, *n.* — naczynie krwionośne, *r.r.* — rynienka rdzeniowa, *z.s.* — zawiązek serca. Według preparatów zakł. biol-embr. Un. Jag.

zrastają ze sobą i łączą w jednolity woreczek o jednym bardzo pojemnym świetle (Ryc. 287—289). Połączenie zawiązków śródblonkowych serca w jednolity podłużny woreczek dokonywa się u kurczęcia, gdy jego zarodek ma 8—9 miotomów, jednakowoż wyłącznie w odcinku tylnym i środkowym, a odcinek przedni pozostaje parzysty, tworząc zawiązek parzystej tętnicy głównej (*aorty*). Od warstwy śródblonka sercowego odsuwa się bardzo wydatnie mezoderma, która otaczała ten śródblonek. Przestrzeń między mezoderma a śródblonkiem wypełniona jest najpierw przez substancję międzykomór-

kową, do której potem wędrują komórki mezodermalne o charakterze mezenchymy, z licznymi wypustkami kształtu gwiazdzistego. Komórki te stanowią zawiązek tkanki mięsnej serca (Ryc. 289 *mioc.*).

Warstwa wewnętrzna mezodermy, która była warstwą macierzystą tkanki mięsnej serca, utrzymuje się nadal i tworzy blaszkę trzewiową osierdzia. Cały ten zespół warstw leży wśród jamy ciała, a odcinek, otaczający serce, stanowi t. zw. jamę osierdziową. Jest ona pomieszczeniem nie tylko zawiązka serca, ale także przez pewien czas zawiązków płucnych tak, że nazwać ją można jamą osierdziową o-oplucnową (*ca-  
vum pleuro-pericardiacum*). Mocno rozszerzony przedni (dogłowy) odcinek serca wybiega ku przodowi w naczynie krwionośne tętnicze, a odcinek tylny (doogonowy) zawiązka serca przechodzi w naczynie żyłne. Początkowo naczynia te mają układ parzysty, jak parzystym był zawiązek serca. Łączą one serce z resztą systemu krwionośnego zarodka.

Dawniejsze zapatrywania wywodziły genezę śródbrzonalnego układu krwionośnego z naczyń, które z zewnętrznego pola tarczy zarodkowej wrastać miały do ciała zarodka (His), o czym poprzednio była mowa. Historyczne już tylko znaczenie ma dziś także hipoteza Rabla, według której tworzą się naczynia krwionośne przez pączkowanie z serca zarodka. Według nowszych badań pierwotne tworzenie naczyń w organizmie może się odbywać nie tylko w ściśle określonych kilku terenach zarodka, ale w każdym miejscu ciała embrjonalnego. Główne pnie tętnicze w odcinku przysercowym powstają równocześnie z zawiązkiem sercowym, jako przedłużenie woreczków sercowych. Tworzenie dalszego ciągu tętnic głównych oraz żył w ciele zarodka dokonywa się według dwóch zasadniczych typów. Naczynia powstają: 1) jako jednolite pnie, 2) jako sploty naczyń włosowatych.

W pierwszym wypadku materiał do powstawania np. tętnic głównych wywodzi się z mezodermy. Z pasma, łączącego miotomy z płytami bocznymi, wędrują komórki, układają się w dwóch pasmach równoległych obok jelita, a następnie różnicują się tak, że ostatecznym wynikiem przeistoczeń jest utworzenie jednolitej rurki naczyniowej. To jednolite później światło nie powstaje jednak odrazu: wśród sznura litego rozmieszczone elementy przybierają charakter mezenchymatycznych komórek, między nimi tworzą się odstępy, a w ten sposób wytwarza się jakby sieć elementów. Jest to t. zw. mezenchymatyczne stadium rozwoju aorty. Kiedy później komórki przesuwają się ku obwodowi, powstaje w środku pnia światło jednolite.

Drugi najczęściej spotykany sposób powstawania pni naczyniowych większych polega na zjednoczeniu splotu naczyniowego w jeden pień. Fürstig, Elze i i. opisują tworzenie pni naczyniowych w ten sposób, że splot leżących obok siebie cienkich naczyń włosowatych łączy się

przez zanik sąsiadujących ścianek w jedno naczynie o świetle dużej pojemności, przyczem ścianka zewnętrzna staje się grubszą. Wreszcie opisują też powstawanie pni naczyniowych z sieci w ten sposób, że część gałązek sieci zanika, reszta zaś utrzymuje się jako definitywne naczynia.

Główne tętnice powstają nie w osiowej części zarodka, ale nieco po bokach ciała. Dopiero w biegu rozwoju zbliżają się ku osi embrjona i układają w bezpośrednim sąsiedztwie struny grzbietowej. Po stronie brzusznej, w odcinku środkowym ciała widać w krezce trzewiowej biegnące pnie żył żółtkowych, zaś po stronie grzbietowej głównie pnie żyłne ciała (*venae cardinales et iugulares*). Naczynia te powstały jako sploty żyłne w sposób powyżej opisany.

Charakterystyczną jest autonomja twórcza angioblastu wzgl. systemu krwionośnego. W ustroju zarodka są okolice mocniej unaczynione i inne prawie, że pozbawione naczyń przez dłuższy czas. Potem dopiero dokonuje się wtórne unaczynienie tych okolic, a dzieje się to przez wrastanie gałązek naczyniowych z pewnego rodzaju ośrodków naczyniotwórczych z istniejącego już angioblastu. Drugim momentem, charakteryzującym autonomję przy tworzeniu systemu naczyniowego, jest to, że chociaż pierwotnie powstawanie naczyń z niezróżnicowanej tkanki naczyniotwórczej kończy się bardzo prędko w organizmie embrjonalnym (np. po powstaniu aorty i głównych pni żylnych dalsza produkcja z niezróżnicowanej tkanki naczyniotwórczej (*angioblast*) jest skończona), to jednak powstawanie bocznych gałęzi krwionośnych odbywa się w związku tylko z istniejącymi już pniami naczyń. Rabl wyraził to zdaniem: »śródbłonek naczyniowy może powstawać tylko z śródbłonka«. Tworzenie bocznych naczyń krwionośnych odbywa się przez wypuklenie najpierw gałązek bocznych włosowatych naczyń, które tworzą całą nieraz sieć, a jej poszczególne gałązki zespalać się mogą w jeden pień naczyniowy.

Niektórzy embriologowie, np. Maximow (1910) przyjmują, że także wśród szczelin mezenchymy, której komórki się szeregują, mogą powstawać naczynia włosowate.

Przemiany twórcze, opisane powyżej u zarodka kurczęcia, mają zastosowanie w głównych zarysach u ryb spodoustych, gadów i ptaków. Oczywiście, że zachodzą tu pewne drobne modyfikacje. I tak np. u ryb spodoustych, podobnie jak i u ptaków, wyróżnić możemy pole naczyniowe i żółtkowe, i tu także pojawiają się pierwsze naczynia na obwodowej części pola naczyniowego, a potem dopiero widać je w polu jasnym tarczy zarodkowej. Autorowie, którzy badali tworzenie się naczyń krwionośnych u zarodków ryb spodoustych, stwierdzają zgodnie, przy tworzeniu angioblastu, udział listka entodermalnego obok mezodermy.



U gadów, u których podobieństwo tworzenia naczyń krwionośnych jest z ptakami jeszcze większe, wywodzi R ü c k e r t genezę naczyń w tylnym odcinku ciała z mezodermy, podczas gdy w przednim ma brać wybitny udział entoderma. U ssaków, jak o tem jeszcze poniżej będzie mowa, rozmieszczenie naczyń żylnych i tętnicznych jest odmienne, aniżeli u ptaków, zwłaszcza na powierzchni tarczy zarodkowej.

### 3) Układ naczyń krwionośnych w okresie krążenia żółtkowego.

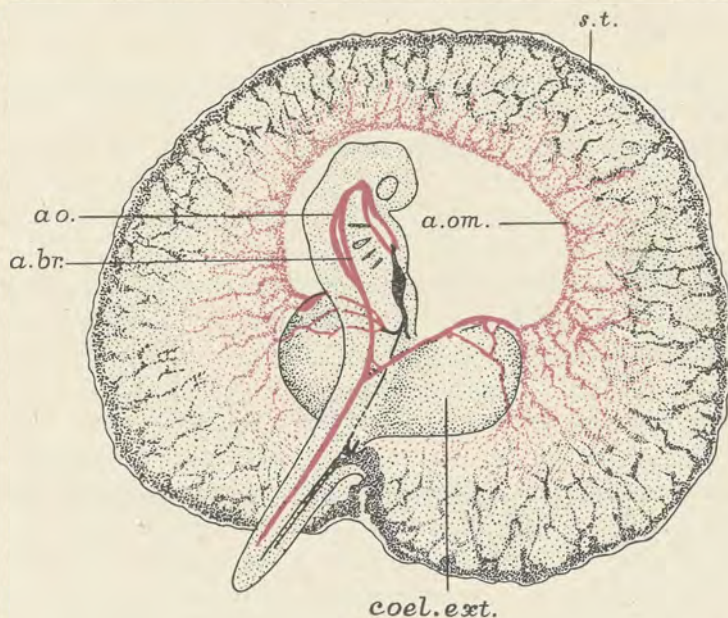
W poprzednich opisach poznaliśmy ogólne zasady tworzenia się naczyń krwionośnych w zarodkach i to zarówno na powierzchni tarczy zarodkowej, jak też w ciele zarodka właściwego. Obecnie musimy zapoznać się z układem i jakością wytworzonych naczyń.

Po utworzeniu serca i rozpoczęciu jego funkcji, co w zasadzie dokonuje się bardzo wczesnie, można w układzie krwionośnym, zarówno w samym zarodku, jak i na tarczy zarodkowej, wyróżnić części tętnicze i żyłne tegoż systemu. W obrębie zarodka widać odchodzącą od serca w kierunku głowowym tętnicę parzystą główną, czyli aortę. Ta tętnica, biegnąc początkowo w kierunku głowowym, odchyła się ku stronie grzbietowej i biegnie wzdłuż jelita, w sąsiedztwie struny grzbietowej. Aorty oddają boczne gałązki, idące ku stronie głowowej, ku skrzelom, organom wewnętrznym i t. d., a najmocniejsze pnie boczne zdążają ku powierzchni pęcherzyka żółtkowego. Są to tętnice pępkowo-krezkowe (*arteriae omphalomesentericae*). Po oddaniu tych naczyń tętnicze główne przebiegają w odcinku ogonowym ciała już jako cienkie gałązki, odchodzące od tętnic głównych i ich odgałęzień większych; przechodzą one w naczynia włosowate i łączą się potem w pnie żyłne, które biegną również po stronie grzbietowej ustroju zarodka. Odcinek głowowy zawiera dwie żyły szyjne pierwotnie parzyste (*venae iugulares sive venae cardinales anteriores*), zbierające krew głowy i górnej części ciała; w odcinku zaś ogonowym złączają się żyły zasadnicze (*venae cardinales*), które zdążają ku górze, zbierając krew naczyń włosowatych całego tułowia. Te obie pary pni naczyniowych żylnych, t. j. żyły szyjne i żyły zasadnicze schodzą się na poziomie nieco ponad sercem, spływają się w przewód żylny, t. zw. przewód Cuviera, który wpada do zbiornika żylnego (*sinus venosus reuniens*). W zbiorniku tym ma również ujście krew, zdążająca od pęcherzyka żółtkowego żyłami pępkowo-krezkowymi (*venae omphalomesentericae*).

Opisane tu krążenie śródembrjonalne pozostaje w związku z krążeniem pozaembrjonalnym, rozpostartem na tarczy zarodkowej pęcherzyka

żółtkowego. To krążenie opiszemy najpierw dla ryb spodoustych, potem łącznie dla gadów i ptaków, oddzielne zaś uwagi poświęcić trzeba ssakom, gdzie zachodzą znaczne różnice w układzie naczyń krwionośnych.

U ryb spodoustych (*Selachia*) układ krwionośny pęcherzyka żółtkowego jest początkowo cały żylny. Naczynia krwionośne, idące od zarodka, wszedłszy na powierzchnię tarczy zarodkowej, tworzą na niej dwa

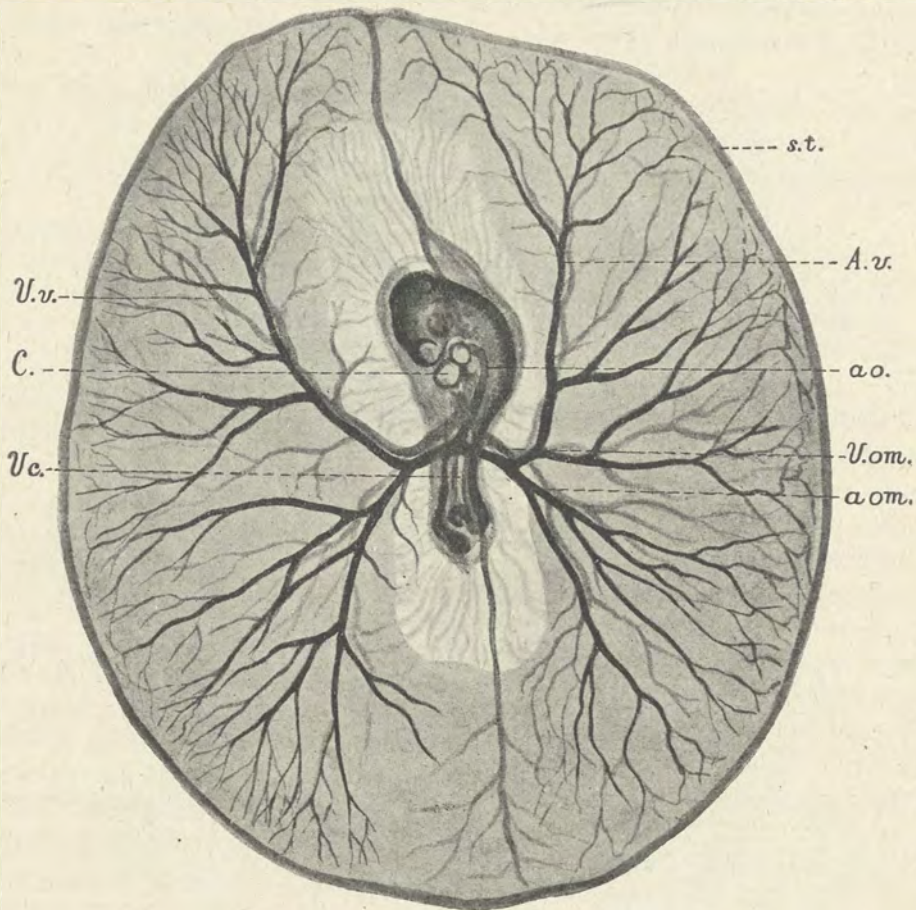


Ryc. 290. Tarcza zarodkowa ryb spodoustych z krążeniem żółtkowym. Układ tętniczy ułożony wewnątrz, układ żylny zewnątrz. *ao.* — tętnica główna, *a.br.* — łuki skrzelowe (*arcus bronchiales*), *a.om.* — tętnice pępkowo-krezkowe (*arteriae omphalo-mesentericae*), *coel.ext.* — jama ciała pozaembrjonalna (*coeloma extraembryonale*), *s.t.* — zatoka graniczna (*sinus terminalis*).

pierścienie naczyniowe żyłne: jeden wewnętrzny, drugi zewnętrzny, które łączą się gałązkami naczyń włosowatych. Że oba te pierścienie powstały, jako naczynia żyłne, to wynika ze sposobu ich powstawania, oraz stwierdzenia zawartości ciałek krwi i t. d. Potem jednak zmienia się sytuacja: wewnętrzny pierścień naczyniowy staje się tętnicznym (Ryc. 290), zewnętrzny pozostaje żylnym, a między obu temi pierścieniami, tj. wewnętrznym tętnicznym, opasującym pole jasne (*area pellucida*) i żylnym zewnętrznym (*sinus terminalis*), stanowiącym granicę zewnętrzną pola naczyniowego (*areavascularosa*), rozpościera się sieć naczyń żółtkowych włosowatych.

Obieg krwi ma więc w tym układzie przebieg następujący: Od serca odchodzą aorty, prowadzące krew do wszystkich okolic ciała zarodka. Po

przejsciu krążenia włosowatego śródzarodkowego część krwi wraca przez żyły szyjne i żyły główne do serca za pośrednictwem przewodu Cuviera i zbiornika żylnego. Druga część krwi od aorty wypływa przez tętnice



Ryc. 291. Zarodek kurczęcia z tarczą zarodkową i naczyniami krążenia żółtkowego. W środku tarczy widać zarodek otoczony polem jasnym (*area pellucida*). *ao.* — tętnica główna (*aorta*), *aom.* — tętnica pępkowo-krezkowa, *Av.* — tętnice żółtkowe (*arteriae vitellinae*), *c.* — serce (*cor*), *st.* — zatoka graniczna (*sinus terminalis*), *Vc.* — żyły główne (*v. cardinalis*), *Vom.* — żyły pępkowo-krezkowe (*venae omphalo-mesentericae*), *Vv.* — żyły żółtkowe (*venae vitellinae*) Według preparatu zakł. biol.-embr. Un. Jag.

pępkowo-krezkowe do krążenia żółtkowego. Zdaża ona do wewnętrznego naczynia żółtkowego pierścieniowego, stąd do krążenia żółtkowego włosowatego, a wreszcie do zatoki brzeżnej (*sinus terminalis*). Ta zatoka brzeżna łączy się w tylnej stronie zarodka z żyłami, biegnącymi u ryb

spodoustych pod jelitem, które się potem łączą z żyłami głównymi i wpadają ostatecznie także do zbiornika żylnego, prowadzącego krew do serca.

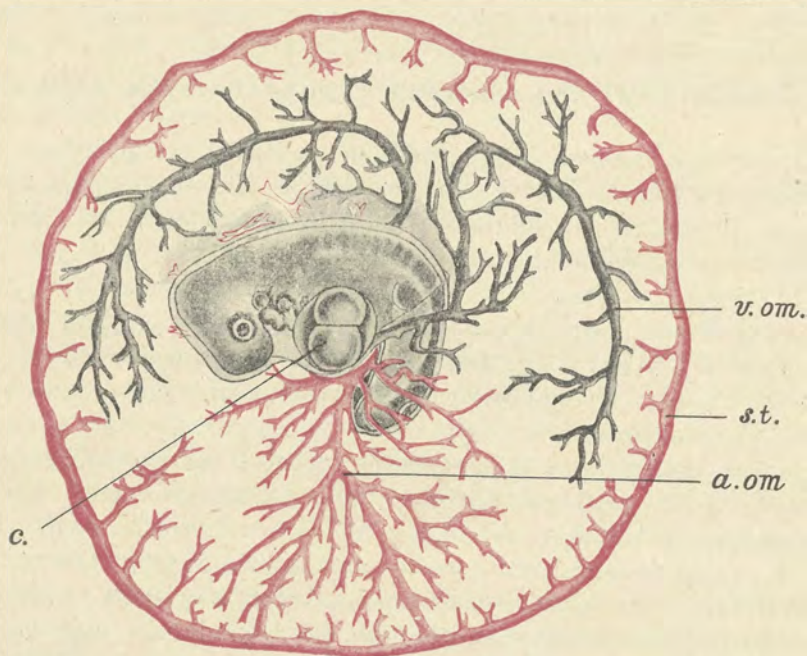
U gadów i ptaków układ krwionośny w czasie krążenia żółtkowego jest następujący (Ryc. 291): Od serca krew biegnie przez tętnice główne (*aortae*), oddając dwie tętnice pępkowo-krezkowe (*art. omphalo-mesentericae*), które wychodzą przez pępek na powierzchnię pęcherzyka żółtkowego. Reszta krwi w zarodku podlega krążeniu włosowatemu i wraca do serca przez żyły szyjne i zasadnicze (*venae iugulares et cardinales*), które łączą się w przewód Cuviera, przeprowadzając nim krew do zbiornika żylnego. Natomiast krew, która wydobyła się tętnicami pępkowo-krezkowymi na powierzchnię pęcherzyka żółtkowego, przechodzi temiż naczyniami przez pole jasne (*area pellucida*) na pole ciemne (*area opaca*). Tutaj w terenie pola naczyniowego rozdziela się do tętnic żółtkowych (*arteriae vitellinae*), które się rozpadają na gałęzie przednie, środkowe i tylne. Naczynia te przechodzą w krążenie włosowate, łączą się w żyły, które się spływają w zatokę brzeżną (*sinus terminalis*). Ta zatoka nie stanowi odrazu koła, zamkniętego w sobie, lecz w okolicy, leżącej przed głową, brzegi zatoki skręcają przez dłuższy czas w kierunku zarodka i biegną wprost ku jego stronie głowowej, potem dochodzą w jego okolicę pępkową i tu się łączą z tylnymi i środkowymi żyłami żółtkowymi. Żyły te, złączone razem, tworzą dwa pnie żył pępkowo-krezkowych, które wchodzi przez pępek do zarodka i wpadają do zbiornika żylnego.

Układ krwionośny zwierząt ssących w okresie krążenia żółtkowego jest wewnątrz ciała zarodka taki sam jak dopiero co opisany dla gadów i ptaków. Odmiennie natomiast kształtuje się krążenie na powierzchni tarczy zarodkowej (Ryc. 292). Tętnica pępkowo-krezkowa u ssaków jest pojedyncza, a nie parzysta. Dopiero biegnąc po powierzchni tarczy zarodkowej, oddaje boczne gałęzie, a potem rozdziela się na dwie tętnice. Dochodzą one do granicy pola naczyniowego (*area vasculosa*) i tutaj przechodzą w okrężne pierścieniowe naczynie tętnicze (*sinus terminalis arteriosus*). Podczas gdy u ptaków zatoka brzeżna była żyłą, to u ssaków jest ona naczyniem tętniczym. Zatoka ta jest kołem zupełnie w sobie zamkniętym przez cały okres rozwoju, co znów stanowi różnicę od tego, co widzieliśmy u ptaków, gdzie w początkowym okresie rozwoju pierścień ten był otwarty w odcinku przedgłowowym.

Od zatoki brzeżnej tętniczej idą cienkie gałązki do wnętrza tarczy. Tu na polu naczyniowym tworzy się krążenie włosowate. Naczynia te łączą się następnie w układ żylny, złożony z dwóch pni żylnych, biegnących okrężnie: są to żyły żółtkowe, które noszą nazwę żył pępkowo-krezkowych (*venae omphalo-mesentericae*) przy wejściu do ciała za-

rodka w okolicy pępka. Żyły te wpadają do zbiornika żylnego (*sinus venosus reuniens*), otwierającego się już wprost do serca.

Krażenie żółtkowe pozostaje w usługach oddychania i odżywiania zarodka. Naczynia krwionośne, rozpięte na powierzchni pęcherzyka żółtkowego, zaopatrują krew zarodka w tlen, a natomiast bezwodnik kwasu



Ryc. 292. Zarodek królika z tarczą zarodkową, na której widać naczynia krążenia żółtkowego. We środku zarodek. *a.om.* — tętnica pępkowo-krezkowa, *c.* — serce zarodka, *s.t.* — zatoka tętnicza graniczna (*sinus terminalis*), *v.om.* — żyły pępkowo-krezkowe (*venae omphalo-mesentericae*). Według van Benedena i Julina.

węglowego dyfunduje nazewnątrz. Krew, doprowadzona przez system tętnic do pęcherzyka żółtkowego, zawiera dużo  $CO_2$ , którego się tu pozbywa. Żyły natomiast, biegnące od pęcherzyka żółtkowego, prowadzą do zarodka krew utlenioną. Wykorzystanie stron dodatnich związanych z powiększeniem powierzchni rozpiętości pola naczyniowego wyraża się w obrastaniu coraz mocniejszym pęcherzyka żółtkowego. Zatoka brzeźna, która leży na pograniczu między polem naczyniowym i żółtkowym, oddala się coraz bardziej od zarodka.

Drugie zadanie krążenia żółtkowego ma charakter troficzny. Krew, płynąca z pęcherzyka żółtkowego do zarodka, sprowadza mu substancje

odżywcze, złożone w żółtku. Im większa powierzchnia, tem łatwiej idzie resorbcja. To powiększenie powierzchni dokonywuje się nietylko przez zwiększenie rozpiętości pola naczyniowego na żółtku, lecz później widać także wrastanie listw, złożonych z ento- i mezodermy, wraz z naczyniami żółtkowymi do masy żółtkowej, co bardzo podnosi możliwość resorbcji substancyj odżywczych z żółtka.

#### 4) Tworzenie krwi w zarodkach i na pęcherzyku żółtkowym.

Literatura powstawania i regeneracji krwi jest bardzo bogata, a problem ten był przedmiotem badań embriologii, jak też patologji. Ale właśnie może dlatego, że zarówno embriologowie, histologowie, jak i patolodzy starali się oświetlić tę sprawę z różnych punktów widzenia, przeto wprowadzono różną nomenklaturę, co się do wyświeślenia samej rzeczy nie przyczyniło. Prace, robione bardzo gruntownie i metodami precyzyjnymi przez Maximowa (1909, 1910), oraz jego uczniów, dalej prace Weidenreicha dają najlepsze obrazy powstawania ciałek krwi w okresie rozwoju zarodkowego.

Geneza ciałek krwi wiąże się najściślej z powstawaniem naczyń krwionośnych i to zarówno chronologicznie, jak topograficznie. Krew powstaje bardzo wcześnie w zarodku, a miejsca tworzenia naczyń krwionośnych są także ogniskami powstawania krwi. Wyspy krwiotwórcze, jak mówiliśmy przy opisie naczyń krwionośnych, zawierają materiał, zarówno do utworzenia ścian naczyniowych, jak i składników morfotycznych krwi. Obecnie interesuje nas właśnie geneza tych ostatnich. Komórkami macierzystymi do wytworzenia ciałek krwi są komórki wewnętrzne wysp krwiotwórczych. Pierwsze pytanie, które się przy rozważaniu tej sprawy nasuwa, jest: czy ciałka krwi czerwone i białe powstają w tem samym miejscu w zarodku i z tego samego materiału komórkowego, czy też powstają gdzieindziej i z czego innego. Dawniejsze przypuszczenia o difiletycznym pochodzeniu ciałek krwi białych i czerwonych (Bizozero i Torre (1881), Denys (1888), Ziegler (1889), według których czerwone ciałka mają powstawać w naczyniach, natomiast białe poza naczyniami okazały się w świetle nowszych badań niezgodne z rzeczywistością. Dziś geneza monofiletyczna nie ulega żadnej wątpliwości: zarówno białe, jak czerwone ciałka krwi pochodzą od tych samych komórek umiejscowionych w środku wysp krwiotwórczych. Zespół elementów, które miały początkowo charakter morfologiczny komórek mezodermalnych, rozluźnia się, gdy wśród naczyń zbierać się zaczyna ciecz, stanowiąca przyszłe osocze krwi. Rzadko tylko tworzą te komórki grupy zbite, —

pospolicie są one wyodrębnione, kształtu okrągłego, z dużym jądrem, bogatym w chromatynę, spotykanym często w stadium karjokinezy. W plazmie są drobne okrągłe wodniczki. Komórki w tym stadium nie zawierają hemoglobiny.

Opisane tu komórki niekoniecznie muszą wszystkie przekształcić się w czerwone ciała krwi. Są to komórki jeszcze nieodróżniane, a wytworzyć mogą zarówno ciała białe, jak i czerwone. Ilość tych komórek prymitywnych wzrasta nie tylko przez ich rozmnażanie mitotyczne, ale także wskutek produkcji komórek nowych przez elementy śródbłonkowe ścianek naczyńiowych.

Komórki macierzyste ciałek krwi ulegają różnicowaniu. Dwie są drogi tych przeistoczeń — wytworzyć się mogą z nich, albo erytroblasty prymitywne, lub definitywne albo limfocyty.

Różnicowanie w erytroblasty (Tabl. Fig. 2): Jądro staje się mniejsze, chromatyna nagromadzona jest nie w grudkach, ale w postaci delikatnego zrębu wewnątrz jądra, małe jąderko jedno, a czasem jest ich więcej. Plazma staje się jednorodną, a zabarwienie, odmienne niż w komórkach macierzystych, wskazuje na rozpoczęcie tworzenia hemoglobiny, której początkowo jest bardzo mało, a której ilość stopniowo wzrasta. Komórki te dzielą się energicznie drogą mitozy, zwykle dwu- czasem wielobiegunowej. Wynikiem tych podziałów jest utworzenie prymitywnych ciałek czerwonych krwi (erytoblastów prymitywnych). Część ich zatracą jądro i przekształca się w t. zw. erytrocyty definitywne.

Różnicowanie komórek macierzystych w limfocyty (Tabl. Fig. 1) przebiega odmiennie. Przedewszystkiem nie tworzy się w nich hemoglobina, jądro zachowuje strukturę pierwotną, w plazmie utrzymują się wodniczki, ale charakterystyczną cechą jest tu tworzenie wypustek pławo- wanych. Komórki przybierają wyraźny charakter amebowaty. Plazma zatrzymuje swą bazofilję. Komórki te noszą nazwę limfocytów.

Ilości powstających przez zróżnicowanie erytroblastów pierwotnych i limfocytów nie są równe. W pierwszych okresach tworzy się nieporównanie więcej erytroblastów, aniżeli limfocytów. Po pewnym czasie ten stosunek ilościowy w obrębie takiej wyspy, okazuje się zmienionym: widać wśród wyspy znacznie więcej limfocytów, niż erytroblastów. Polega to na tem, że limfocyty zostają na miejscu, a erytroblasty idą w obieg z osoczem. Ale erytroblasty prymitywne nie dochodzą w dalszym rozwoju do utworzenia definitywnych erytrocytów, czyli czerwonych ciałek krwi. Erytrocyty prymitywne ulegają w biegu rozwoju degeneracji, natomiast materiałem twórczym produkcji definitywnych ciałek krwi są limfocyty. Rozmnażają się one bardzo energicznie w wyspach krwiotwórczych, a gdy się ich ilość wydatnie zwiększy, wtedy część limfocytów ulega przemianie w kierunku tworzenia de-

finitywnych ciałek krwi czerwonych. Limfocyty tracą wtedy zdolność ruchu i wypustek plazmatycznych. Kształty tych komórek, które stanowią pierwsze stadium przejściowe od limfocytów do definitywnych ciałek krwi, a które Maximow nazwał megaloblastami (Tabl. Fig. 2) są kuliste. Jądro jest duże, chromatyna barwi się mocniej, niż w limfocytach, zebrana jest w bryłki większe, z rąb lininy wyraźny. Plazma stanowi cienki rąbek dookoła dużego jądra. W plazmie tej rozpoczyna się już tworzenie się hemoglobiny, której ilość jest początkowo bardzo nieznaczna, potem zaś wyraźnie się zwiększa.

Megaloblasty rozmnażają się obficie przez podział, wskutek czego zwiększa się ich ilość, a wtedy następuje dalsze różnicowanie. Z megaloblastów przez podział i zwiększenie ilości hemoglobiny powstaje generacja komórek, zwana normoblastami (Tabl. Fig. 2). Normoblasty odróżniają się od megaloblastów znacznie mniejszymi rozmiarami, dużym zasobem hemoglobiny w protoplazmie i małym, barwiącym się ciemno jądrem bez jąderka. Normoblasty przeistaczają się następnie w erytrocyty definitywne, czyli ciałka krwi czerwone. Istotą tej przemiany jest strata jądra z normoblastu. Mechanizm przemiany komórek jądrzastych w bezjądrowe był w literaturze embriologicznej dyskutowany obszernie. Zarysowały się wyraźnie dwa zapatrywania: według jednych autorów (Scott, Lobenhof, Schridde, Nägeli i i.) w normoblastach dokonywa się karjoliza śródkomórkowa, t. zn., że jądro rozpuszcza się wewnątrz plazmy normoblastu. Inni embriologowie natomiast (van der Stricht, Saxer, Weidenreich, Maximow i i.) udowadniają, że jądro wydobywa się z normoblastu (Tabl. Fig. 3). Według Maximowa, który w swej pracy podaje rysunki tego procesu, jądro normoblastu ulega skurczowi, następnie przesuwa się ku brzegowi komórki i opuszcza normoblast.

Taka komórka bezjądrowa utraciła zdolność dalszego rozmnażania się. Mamy tu już do czynienia z erytrocytem definitywnym, czyli czerwonym ciałkiem krwi. Duża zawartość hemoglobiny, przedewszystkiem zaś stan bezjądrowy charakteryzuje definitywne erytrocyty (Tabl. Fig. 3).

W zarodku mogą równocześnie istnieć erytrocyty prymitywne i definitywne. W miarę, gdy przybywa definitywnych, zanikają drogą zwyrodnienia erytrocyty prowizoryczne. Kiedy już powstała pierwsza serja erytrocytów definitywnych, to następne mogą się tworzyć dalej przez przeistaczanie coraz liczniejsze limfocytów, które są stale źródłem tworzenia megaloblastów i następujących po nich generacji.

W celu zilustrowania w najkrótszym zarysie sprawy tworzenia się ciałek krwi w zarodkach podajemy tu schemat według pracy Maximowa, uwidaczniający równoczesne tworzenie się erytroblastów prymitywnych i definitywnych, oraz twórczą rolę limfocytów:





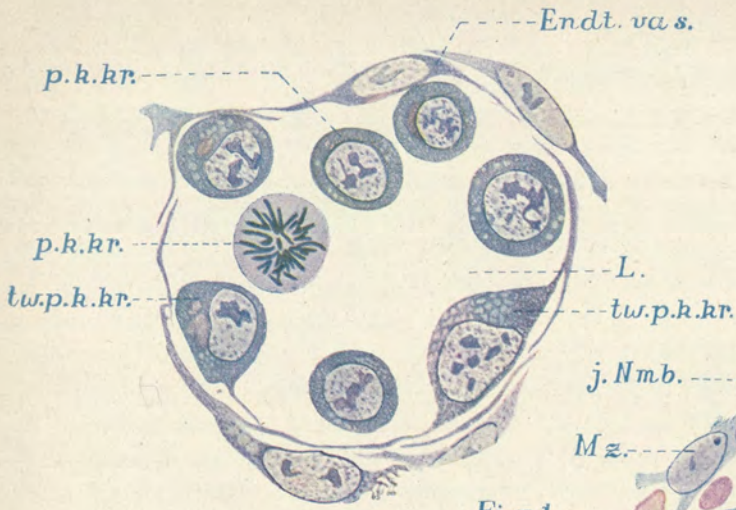


Fig. 1.

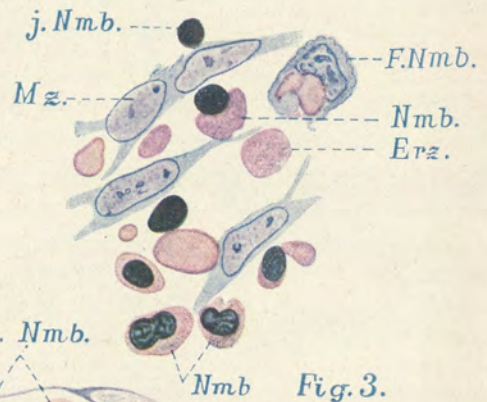


Fig. 3.

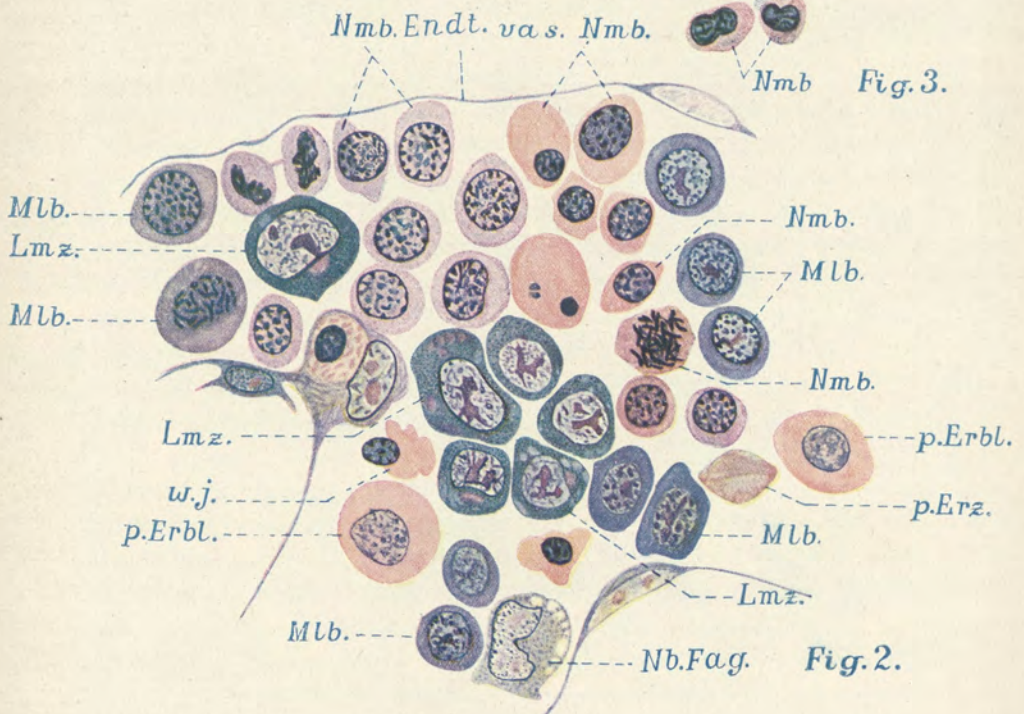
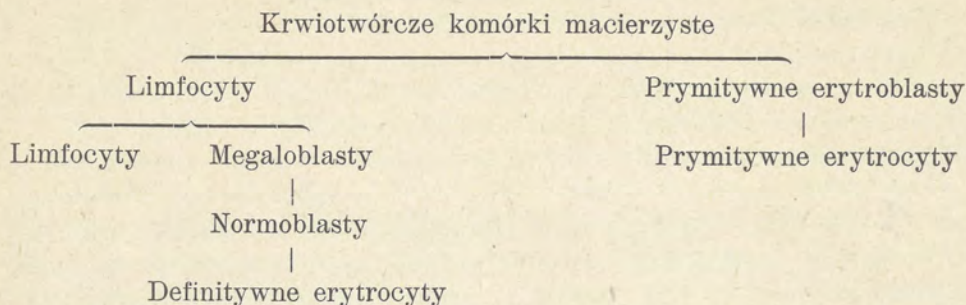


Fig. 2.

Rozwój embriologiczny ciałek krwi.



Tworzenie się ciałek krwi nie ogranicza się do okresu tworzenia na powierzchni pęcherzyka żółtkowego, ale ma ono miejsce także później, w organach zarodka właściwego: przedewszystkiem widać to np. w wątrobie, później w szpiku kostnym i t. d., o czym będziemy mówili dokładniej w embrjologii szczegółowej.

W czasie tworzenia ciałek krwi obserwowano też w różnych typach komórek krwiotwórczych zjawisko fagocytozy (Tabl. Fig. 2, 3).

### OBJAŚNIENIE DO ZAŁĄCZONEJ TABLICY.

#### TABLICA

ilustrująca rozwój embrjonalny ciałek krwi. Według M a x i m o w a.

Fig. 1. Przekrój przez wyspę krwiotwórczą ciemnego pola tarczy zarodkowej świnki morskiej. *Endt. vas.* śródbłonek naczyńniowy (endothelium vasorum), który powstaje z obwodowej warstwy komórek wyspy krwiotwórczej, *L.* światło tworzącego się z wyspy krwiotwórczej naczynia, *p. k. kr.* pierwotna komórka krwiotwórcza, *tw. p. k. kr.* tworzenie pierwotnej komórki krwiotwórczej ze śródbłonka.

Fig. 2. Tworzenie ciałek krwi w zarodku 13<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-dniowym królika. Przekrój poprzeczny przez naczynie krwionośne z pola naczyńniowego tarczy zarodkowej. *Endt. vas.* śródbłonek naczyńniowy, *Lmz.* limfocyt, *Mlb.* megaloblast, *Nb. fag.* komórka śródbłonka w okresie fagocytozy, *Nmb.* normoblast, *p. Erbl.* prymitywny erytroblast, *p. Erz.* prymitywny erytrocyt *w. j.* wywędrowywanie jądra z normoblastu.

Fig. 3. Grupa dojrzałych normoblastów 13<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-dniowego zarodka królika. *Erz.* erytrocyt, *f. Nmb.* normoblast w okresie fagocytozy, *j. Nmb.* jądro wydalone z normoblastu, *Nmb.* normoblast, *Mz.* komórka mezenchymatyczna.

## V.

# MECHANIKA ROZWOJU (ANALIZA BRÓZDKOWANIA, BLASTULACJI, GASTRULACJI).

### 1) Właściwości twórcze komórek embrjonalnych, czynniki rozwoju.

W rozdziałach poprzednich poznaliśmy przebieg przekształceń, które rozgrywają się w jaju zapłodnionem, oraz w zarodku, zarówno w okresie brózdowania, jak tworzenia listków zarodkowych. Ten obraz przeistoczeń morfologicznych, które roztacza przed nami zjawisko rozwoju, jest wyrazem działalności czynników twórczych, tkwiących wewnątrz tej żywej materji, a częściowo wynikiem wyzyskania przez żywą materję wpływów świata zewnętrznego. Przez zapoznanie się z prawidłowym biegiem rozwoju zarodka zyskaliśmy podstawy do zrozumienia analizy właściwości twórczych jaja i komórek embrjonalnych, oraz zapoznania się bliższego z czynnikami rozwojowemi.

Już we wstępnym rozdziale tej książki była mowa o tem, że nauką, która analizuje przyczyny rozwoju i dąży do rozwiązania pytania, dlaczego następują przekształcenia rozwojowe, jest mechanika rozwoju. Zadaniem jej więc jest analiza przyczynowości rozwoju, metoda, którą się posługuje, jest eksperyment zestawiony przez badacza, lub też obserwacja analityczna zjawisk, rozgrywających się czasami wśród żywej materji embrjonalnej w stanach patologicznych. Badania te muszą dać nam obraz wartościowości twórczej komórek poszczególnych stadjów rozwojowych, a więc, jaja każdego z dwóch blastomerów, a potem każdej komórki, która wchodzi w skład 4, 8, 16 i t. d. blastomerów. Dążyć do tego musimy, poznając los przyszłych poszczególnych cząsteczek żywej materji: a więc badając co wytworzy np. w ciele zarodka żywa materja, zgro-

madzona na biegunie odżywczym, co wytworzą cząsteczki, które się zgrupowały na biegunie twórczym, a także której części zarodka odpowiada blastomer, leżący np. po prawej stronie płaszczyzny pierwszego podziału i t. d. Ale to nie wyczerpuje zadania. Gdy już poznamy los danej cząstki żywej materji, oraz wykażemy plon jej właściwości twórczych, wtedy nasuwa się pytanie, czy ta działalność twórcza pewnej części zarodka w prawidłowym rozwoju wyczerpała się w zupełności przy wytworzeniu tego, co zostało stworzone, czy też w pewnych szczególnych warunkach ta cząstka może stworzyć więcej, niż tworzy przy zwykłej ontogenezie. Na przykładzie stanie się to jaśniejsze. Jeden blastomer w prawidłowym rozwoju tworzy np. połowę przyszłego organizmu. Zapytujemy, czy ten proces tworzenia tej połowy organizmu wyczerpał całą moc twórczą blastomeru, czy też w pewnych warunkach może on wytworzyć więcej niż połowę ustroju.

Badania, prowadzone w tym kierunku, zmierzają do poznania wewnętrznych właściwości twórczych poszczególnych cząstek materji embrjonalnej. Ale prócz tego mogą tu wchodzić w rachubę czynniki zewnętrzne, które mogłyby dostarczać podniet do zmian morfologicznych, innemi słowy mogłyby stać się przyczyną zjawisk morfogenetycznych. Czy i jaki wpływ mogą mieć różne momenty zewnętrzne na przebieg, przekształceń ustroju, to może wykazać tylko eksperyment, w którym wypróbujemy rozmaite momenty energetyczne, stosując je w różnych natężeniach.

Sam wygląd morfologiczny, a następnie wyniki badań nad właściwościami fizjologicznymi w rozmaitych okresach życia embrjonalnego wskazują na fakt, że w biegu rozwoju ujawniają się w ustroju właściwości, których się poprzednio stwierdzić nie dało. I teraz nasuwa się pytanie, czy to, co poprzednio nie dało się wykazać, czy te różnorodności które się ujawniają dopiero w biegu rozwoju, są istotnie czemś nowem czy też są ujawnieniem czegoś, co było w poprzednich okresach rozwoju niejako w stanie utajenia zawiązkowego. W tym przypadku trzeba uważać rozwój nie za tworzenie coraz nowych właściwości organizmu, ale za aktywowanie kolejne najrozmaitszych zawiązków, istniejących już w jaju w stanie utajenia. Jeżeli się jednak tak pojmuje rozwój, to także ocena organizacji wewnętrznej jaja, jako punktu wyjścia rozwoju przedstawia się inaczej, gdyż w tych pojęciach jajo musi być uznane za pewnego rodzaju konglomerat cząsteczek materjalnych, które reprezentują przyszłe właściwości organizmu.

Z powiedzianego dotąd widać, że w pojęciach o organizacji jaja, jako punktu wyjścia zjawisk rozwojowych, dadzą się ustalić dwa główne kierunki:

1) Jajo można pojmować, jako komórkę, stanowiącą zbiorowisko cząstek materialnych, które są determinowane do utworzenia pewnych ściśle określonych części zarodka, względnie przyszłego organizmu. Tę determinację określałaby budowa danych składników ustroju, ich chemizm, ich własności fizyczne i fizjologiczne, to wszystko stanowiłoby o przyszłych losach rozwijającego się ustroju. Zawiązki te byłyby podstawą właściwości rodzajowych, gatunkowych, rasowych i osobnikowych rozwijającej się żywej materji. Jeżeli z jaja salamandry rozwija się salamandra, z jaja chrabąszcza chrabąszcz, z jaja człowieka człowiek, jeżeli właściwości osobnikowe rodziców ujawniają się w pewien sposób w organizmie potomnym, którego rozwój rozważamy, to ta rzecz pozostaje w związku z temi właśnie cechami determinacyjnymi żywej materji, zawartej w jaju. Jajo, pojęte w ten sposób, jest komórką niesłychanie skomplikowaną. W obrębie jednego elementu mieści się niejako »in potentia«  
wszystko, co potem będzie stanowiło cały ustrój. Ta jedna tylko komórka jajowa kryje w sobie cały zasób różnorodności przyszłego organizmu. Stąd to uważano, że istnieje pewnego rodzaju preformacja ustroju zwierzęcego i całą tę hipotezę nazwano hipotezą preformacji. Ale nie trzeba przypuszczać, że ta preformacja wyrażała się istotnie w pewnego rodzaju odtworzeniu w miniaturze przyszłego ustroju w jaju tak, żeby on istniał tam niejako w zarysie (był delinearowany) we wszystkich swych przyszłych składnikach. Tak nie jest — chodzi tylko o zbiór cząsteczek, stanowiących materiał twórczy, przeznaczony do utworzenia oddzielnych składników ustroju. Ten materiał weźmie udział w akcji twórczej, gdy nastaną potrzebne do tego warunki wewnętrzne i zewnętrzne. Na poparcie tego przypuszczenia przytoczyć można, że nieraz wprost pod mikroskopem widać najrozmaitsze ugrupowanie cząsteczek, często różnych pod względem właściwości morfologicznych, pod względem powinowactwa do barwników, lub ciężaru gatunkowego. Czasem np. w jajach niektórych jeźowców widać jakby ławicę plazmy, zawierającej barwnik pomarańczowy. Ten barwnik, rozsiany poprzednio w całym jaju, tutaj zgromadził się w okresie dojrzewania cytoplazmatycznego (por. str. 72—74), w którym struktura właściwa jaja się ustala. U wielu zwierząt da się wykazać przez badanie mikroskopowe taką strukturę wewnętrzną. Tam jednak, gdzie badania cytologiczne nie mogą nawet jej wysledzić, nie można i tak uznać ooplazmy za materję jednorodną, mogą bowiem istnieć daleko posunięte różnice chemiczne między cząstkami odrębnych okolic jaja.

Przy tem pojmowaniu organizacji jaja, jako jednokomórkowego zawiązka przyszłego ustroju, razem z jego wszystkimi różnorodnymi właściwościami, musimy uważać rozwój organizmu nie za tworzenie czegoś, czego

nie było poprzednio, ale za zaktywowanie mocy twórczej zawiązków, które istniały już w obrębie jaja. W miarę jak postępuje rozwój, następuje ich segregacja: gdy z jaja wytworzyły się dwie komórki, część tych zawiązków przechodzi do jednego, część do drugiego blastomeru. Ten sam proces powtarza się przy każdym następnym kroku w postępie brózdowania, przy każdym dalszym stadium rozwojowym. Rozwój, pojęty w ten sposób, jest segregacją, a zarazem zaktywowaniem zawiązków, które istniały już w jaju. W porównaniu z jajem są komórki okresów późniejszych czemś mniej skomplikowanym. Doszło tu do pewnego podziału pracy twórczej, rozdzielenia materiału budowlanego, przeznaczonego do stworzenia ciała zarodka. Im późniejsze stadium, tem przeznaczenie twórcze poszczególnych elementów coraz się bardziej wyczerpuje, bo dana cząstka materji coraz bardziej się posunęła w spełnieniu zadania, które było jej przeznaczeniem.

Teraz jasną nam się stanie druga nazwa, nadawana tej hipotezie — zwanej poprzednio hipotezą preformacyjną — a mianowicie hipotez a ewolucji. Jeżeli się przyjmuje, że jajo jest zbiorowiskiem tkwiących w niem zawiązków, trzeba rozwój uważać za ujawnienie tego, co już istniało, ale było utajone: — w tworzącem się ciele zarodka rozwija się (*evolutio*) to, co było niejako zwinięte w jednym elemencie komórkowym, który stanowił jajo.

W świetle takiego pojmowania organizmu jaja i samego zjawiska rozwoju, jako ujawniania nazewnątrz utajonych w jaju jego przyszłych właściwości, rola czynników rozwojowych polega na wyzwaniu istniejących w jaju właściwości twórczych. Te czynniki rozwojowe — wszystko jedno, czy to są wpływy świata zewnętrznego, czy pewne warunki, które powstały wewnątrz rozwijającej się żywej materji — nie stwarzają nic nowego, a tylko wyzwalają twórczość zawiązków, istniejących już poprzednio w mającej się rozwijać substancji żywej.

2) Organizację wewnętrzną jaja można jednak pojmować zupełnie inaczej. Możemy uważać jajo za komórkę o budowie zupełnie jednorodnej. Przy tem pojmowaniu organizacji jaja są wszystkie drobne cząstki plazmy zupełnie równoważące: mówimy, że jajo ma strukturę izotropową. Jakkolwiek czasem znać pewne różnice w poszczególnych cząstkach ooplazmy, to różnice te mają raczej znaczenie cytologiczne, a nie są uwarunkowaniem odmiennych przyszłych losów poszczególnych partyj jaja. Jeżeli więc jajo jest komórką zbudowaną jednorodnie, to nie ma ono wśród różnych cząstek rozmaitych przeznaczeń utajonych; jajo jest komórką zupełnie nieskomplikowaną, prostą, a tylko obdarzoną właściwościami twórczymi, które w biegu rozwoju stwarzają coraz nowe momenty, mogące działać na bieg przekształceń morfologicznych. Każda

różnorodność, która się ujawnia w toku rozwoju, jest czymś całkiem nowym, czymś, czego nie było poprzednio, a co tworzy się jako nowa nieistniejąca w pierw cecha. W tych pojęciach o organizacji jaja rozwój nie jest ujawnianiem związków, tkwiących w jaju w stanie utajonym, ale jest to stwarzanie coraz nowych komplikacji wśród żywej materji; rozwój — to wyposażanie części, tworzących się w czasie różnicowania się komórek, w coraz nowe, poprzednio nieistniejące cechy i przystosowywanie się do czynności, których dawniej pełnić nie mogły. W miarę, jak tworzą się coraz nowe generacje komórek, ich budowa staje się coraz różnorodniejsza i coraz bardziej skomplikowana. Tak więc w przeciwieństwie do hipotezy ewolucyjnej jajo, w świetle tych poglądów, nie jest komórką najbardziej skomplikowaną, ale właśnie elementem najprostszym, a dopiero rozwój stwarza w organizacji coraz nowe cechy, nowe właściwości, których poprzednio nie było. Podstawą tej hipotezy zwanej epigenetyczną, jest pojęcie izotropowej budowy jaja. Istotą izotropji jest równowartościowość części, wchodzących w skład jaja.

Przy tem pojmowaniu spraw podścieliska rozwoju dużo większe pole jest zostawione działalności czynników twórczych, które nie mają wyzwalać tego, co już było w jaju, ale raczej stwarzać w biegu rozwoju to, czego nie było. Podnieta rozwojowa daje impuls do pewnych wewnętrznych reakcyj chemicznych, oraz wzajemnego chemicznego oddziaływania na siebie cząsteczek. Wytwarzać się muszą pewne wewnętrzne ruchy cząsteczek plazmy jaja, wzmożenie ilości niektórych składników, a wszystko razem doprowadza w rezultacie do podziału jaja na dwie komórki, na dwa blastomery. I oto wytworzyła się pierwsza, ujawniająca się nazewnątrz różnorodność w ciele zarodkowym: materja żywa, zebrana dotąd w jednej komórce, ugrupowała się w dwóch elementach. Komórki są mniejsze, ale stworzone zostały dwie odrębne indywidualności, w których życie toczy się oddzielnie. Każda z tych komórek ma biologicznie zorganizowane sąsiedztwo, co oczywiście uważać trzeba za nowy, dotąd nie istniejący czynnik rozwoju. Rozwój biegnie dalej tak samo: ilość komórek wzrasta, a w poszczególnych elementach przebieg przemiany materji może odbywać się niezupełnie jednakowo. Różnice te mogą być następstwem czy to odmiennych nieco warunków zewnętrznych, czy pewnych różnic chemicznych, które powstają w biegu rozwoju i w ten sposób przybywają znów nowe momenty różnic wewnętrznych. Im rozwój postępuje dalej, tem więcej podnoszą się te różnice. Wiemy, jak np. olbrzymie znaczenie ma dla życia żywej materji oddychanie. Warunki przebiegu tego zjawiska będą np. w stadjum moruli inne dla komórek powierzchniowych, inne dla tych, które leżą w głębi zarodka. Komórki powierzchniowe



stykają się bezpośrednio z środowiskiem zewnętrznym, które dla zarodka stanowi źródło tlenu; natomiast komórki, ułożone wewnątrz moruli, uzyskują ten tlen, który dyfunduje do nich przez pośrednictwo komórek zewnętrznych. To samo jest z wydalaniem bezwodnika kwasu węglowego: komórki powierzchniowe oddają go bezpośrednio, z warstw zaś głębszych musi on dyfundować za pośrednictwem elementów zewnętrznych. Ilek przez to stwarza się różnic w warunkach dla przemiany materji! Pod wpływem rozwoju powstaje mnóstwo takich momentów, a wszystkie one składają się na utworzenie coraz nowej różnorodności w układzie zarodka i stają się podstawą różnicowania poszczególnych jego składników.

## 2) Prospektywne znaczenie i prospektywna moc.

Wszystko dotychczas powiedziane w powyższym rozdziale stanowi apriorystyczną analizę właściwości twórczych żywej materji. Chcąc zyskać realne dane do rozstrzygnięcia problemu wartościowości twórczych żywej materji zarodkowej, trzeba oprzeć sąd na wynikach badań eksperymentalnych. Zdążają one do poznania losów poszczególnych odcinków jaja, albo też poszczególnych blastomerów, albo wreszcie pewnych grup blastomerycznych w rozwijającym się zarodku. Zbadanie jednak przeznaczenia tych składników żywej materji w rozwijającym się prawidłowo zarodku nie jest jeszcze rozwiązaniem całego problemu. Stwierdziwszy np., że jeden blastomer w stadium 2 komórek zarodkowych tworzy połowę ciała zarodkowego, nie możemy twierdzić, że cała zdolność twórcza tej komórki embrjonalnej została przez to wyczerpana; być może bowiem, że w odpowiednich warunkach ta część zarodka może wytworzyć więcej, niż z niej powstaje w rozwoju prawidłowym.

To, co zarodek tworzy rzeczywiście z danego odcinka żywej materji w prawidłowych warunkach rozwoju, określa t. zw. znaczenie prospektywne tego składnika; to zaś, co w pewnych warunkach wytworzyć się z tej części może, wyraża się pojęciem mocy prospektywnej danego odcinka.

I tak, będziemy np. widzieli, że u jeźowców w zwykłych warunkach każdy z dwóch blastomerów odpowiada w przyszłości połowie ustroju tego zwierzęcia, czyli znaczeniem prospektywnym każdego z dwóch blastomerów jest zdolność utworzenia połowy ciała organizmu. Ale gdy drugi blastomer zostanie usunięty, czyli gdy się dwa blastomery rozdzieli tak, że muszą się rozwijać zupełnie oddzielnie, wtedy każdy z nich tworzy cały ustrój. Otóż możemy powiedzieć, że moc prospektywna każde

komórki w stadium 2-ch blastomerów jest u tych zwierząt dwa razy większa, aniżeli prospektywne znaczenie danej komórki.

Zależnie od gatunku badanego, istnieją większe lub mniejsze różnice między znaczeniem prospektywnym, które określa realna, zwykła zdolność twórcza elementów, a mocą prospektywną, określającą pełne nałożenie właściwości twórczych tej cząstki żywej materji uruchomioną nieraz przez nadzwyczajne warunki życia. W komórkach embrjonalnych niektórych gatunków dwa te pojęcia mocy prospektywnej i znaczenia prospektywnego pokrywają się ze sobą zupełnie, t. zn., że znaczenie prospektywne wyczerpuje całą moc twórczą. W tych ostatnich przypadkach możemy, rozpatrując poszczególne narządy ustroju z późniejszych okresów rozwoju, przerzucić niejako ich genezę na pewne cząstki, ściśle umiejscowione w jajach, wzgl. w zarodku. Organizację jaja można porównywać z mozaiką, której poszczególne składniki odpowiadałyby ułożonym w jajach grupom cząsteczek żywej materji twórczej. Rozwój takiego jaja nazywamy rozwojem mozaikowym.

Rozwój w ten sposób ewolucyjnie pojęty byłby następstwem działania substancji twórczych (*formativ substance*), które są umiejscowione w jajach w stale oznaczonych jego odcinkach.

Przy prowadzeniu dyskusji nad zagadnieniem zdolności twórczych składników embrjona nie możemy go oddzielić od analizy zdolności regulacyjnych żywej materji. Dążność do utrzymania stanu prawidłowego, pewien charakter zachowawczy, odnośnie do właściwości organizacyjnych w harmonijnej całości ustroju, jest cechą charakterystyczną każdej żywej materji. Kiedy w organizacji takiej występują jakieś zaburzenia, gdy się wytworzą braki, powodujące zachwianie równowagi stworzonej, — wtedy ustroj dąży do uregulowania tych zaburzeń i przywrócenia pierwotnego stanu organizacyjnego i funkcjonalnego. I oto w tym momencie różnica między znaczeniem prospektywnym, a mocą prospektywną może się ujawnić wspaniale. Gdy np. zostanie zniszczoną część elementów zarodkowych, wtedy sąsiednie, lub inne, nawet dalej położone składniki obejmują ich zadanie twórcze. Muszą one teraz wykonywać nieporównanie więcej, niż to było zakreślone przez ich znaczenie prospektywne. To też aktywuje się obecnie cała nieraz moc prospektywna tych komórek w celu stworzenia harmonijnej całości, mimo istniejących ubytków. To zjawisko jest typowym zjawiskiem regulacyjnym.

Poznać i zbadać zagadnienie prospektywnych właściwości komórek embrjonalnych i ich zdolności regulacyjnych można tylko drogą doświadczeń. Nie wszystkie grupy zwierząt mają w swych elementach zarodkowych te same właściwości twórcze; chcąc zapoznać się bliżej z całym tem, biologicznie bardzo doniosłym, zagadnieniem, należy poznać wyniki

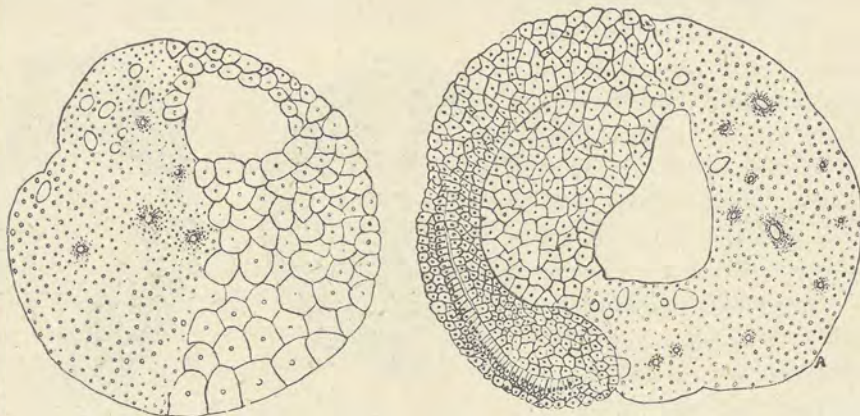
doświadczeń, przynajmniej nad kilkoma grupami, stanowiącymi najcharakterystyczniejsze typy twórczości i zdolności regulacyjnych elementów zarodkowych. Nie możemy ograniczać się wyłącznie do zwierząt kręgowych. W celu jasnego przedstawienia tematu musimy też omówić wyniki doświadczeń, wykonanych także nad niektórymi grupami bezkręgowców. W tym wykładzie łączyć będziemy grupy zwierząt, nie według ich pokrewieństwa rodowego, ale według zbliżonych właściwości twórczych ich komórek embrjonalnych.

### 3) Wyniki doświadczeń nad wartościowością twórczą komórek zarodkowych u zwierząt o rozwoju mozaikowym. Doświadczenia nad komórkami zarodkowymi płazów, żebroplawów, mięczaków.

Klasyczne prace nad zagadnieniem twórczości komórek zarodkowych zawdzięcza dzisiejsza biologia doświadczeniom Wilhelma Roux'a, który badaniami temi położył podwaliny mechaniki rozwoju. Materiałem do tej jego pracy były zarodki płazów. Jaja żaby dadzą się z łatwością za-

293

294



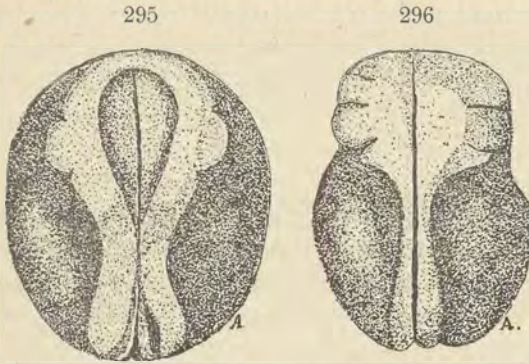
Ryc. 293. Blastula połowiczna żaby. Według Roux'a.

Ryc. 294. Gastrula połowiczna żaby. Według Roux'a.

plądnić sztucznie. W parę godzin po zapłodnieniu pojawia się pierwsza brózda, dzieląca od siebie dwa blastomery. W tem stadium niszczył Roux igłą rozpaloną jeden z blastomerów i obserwował dalszy przebieg rozwoju. Okazało się wtedy, że nieuszkodzony blastomer rozwijał się prawidłowo, zaś blastomer zniszczony oczywiście nie rozwijał się wcale. Pra-

widłowy rozwój nieuszkodzonego blastomeru doprowadzał do ukształtowania połowy zarodka.

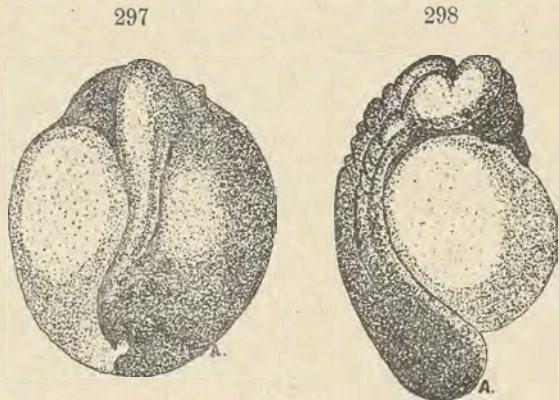
Ryc. 293 wyobraża przekrój połowicznej blastuli żaby. Strona prawa ciała tego zarodka jest prawidłowo pobrózdowana, z połowiczną jamą blastulacyjną. Strona lewa niepo-



Ryc. 295 i 296. Neurula w dwóch następujących po sobie stadiach. Według Roux'a.

brozdowana, tu i owdzie resztki substancji jądrowej. Na ryc. 294 widzimy połowiczną gastrulę z połowiczną wargą grzbietową i resztę jamy blastuli. Rozwój postępuje dalej tak, że tworzy się zarodek z zawiązkiem systemu nerwowego. Ryc. 295 i 296 wyobraża rozwijający się prawidłowo zarodek żaby w okresie neuruli, w której system nerwowy stanowi rynienkę rdzeniową z dwoma fałdami rdzeniowymi, dotąd nie zrosniętymi. Na ryc. 297 i 298 mamy przed sobą zarodek żaby, który powstał w ten sposób, że w stadium dwóch blastomerów

jeden z nich zniszczono rozpaloną igłą. Jest to t. zw. połowiczny zarodek boczny (*hemibryo lateris*). Lewa strona jest niezróznicowana: leży tam masa plazmatyczna, stanowiąca resztę zniszczonego blastomeru. Po stronie prawej widać zarodek połowicznie zróżnicowany. Ma on na stronie grzbietowej jeden fałd rdzeniowy rynienki nerwowej, rozszerzonej ku stronie przedniej, boczna i dolna część



Ryc. 297 i 298. Neurula połowiczna, widziana z góry (297) i z boku (298). Według Roux'a.

ciała tej połowy zarodka jest rozwinięta prawidłowo. Na ryc. 298 patrzemy na tenże zarodek od strony bocznej, uszkodzonej. Gdy w stadium 5 blastomerów zniszczymy 2, np. tylne blastomery, dostać możemy połowiczny przedni zarodek (Ryc. 299), w którym utrzymana jest część przednia.

W niektórych zaródkach połowicznych zatrzymywało się to ukształtowanie, u innych jednak czasem dopełniała się organizacja zarodka w ten sposób, że druga połowa ciała embrjonalnego ulegała odtworzeniu następowemu (*postregeneratio*). Roux wyobraża sobie to zjawisko, jako znukleizowanie wtórne resztek niezniszczonej plazmy w operowanym blastomerze. Być może, że wnikają tam komórki z sąsiedniego blastomeru, być może, że czasem jądro zostało niekompletnie zniszczone tak, że dochodzi do późniejszego odtworzenia wtórnego drugiej połowy zarodka. Sprawa ta nie jest dotąd całkiem wyjaśniona i niektórzy badacze całe zjawisko postregeneracji kwestionują.

Z wyników swych doświadczeń wnioskuje Roux, że rozwój zarodka żaby jest typowym samoistnym różnicowaniem komórek zarodkowych (*Selbstdifferenzierung-Roux*). Jeżeli więc blastomer, którego znaczenie prospektywne określało utworzenie połowy zarodka, nie wytworzył nic więcej także po zniszczeniu swego współtowarzysza, to możnaby, na podstawie tego doświadczenia powiedzieć, że w jajach żaby znaczenie prospektywne i moc prospektywna blastomerów pokrywają się zupełnie.

Doświadczenia, w których Roux niszczył jeden z czterech blastomerów dały analogiczne wyniki. Rezultatem pracy twórczej zarodka, operowanego w ten sposób w stadium 4-ch blastomerów, było wytworzenie  $\frac{3}{4}$  ciała zarodkowego. Widać było brak czwartej części zarodka. Objasnienie tego doświadczenia może być to samo, co w poprzednim eksperymencie.

Z obserwacji nad przebiegiem podziału komórkowego w zapłodnionym jaju żaby wyciągał też Roux wnioski, co do pierwszego zaznaczenia się płaszczyzny symetrii zarodka i kierunków orientacyjnych kształtowania. Linja łącząca biegun twórczy, pokryty ciemnym barwnikiem z biegunem wegetatywowym niepokrytym przez barwnik, wyznacza oś zasadniczą jaja. Ustala się ona jeszcze przez uwarstwienie substancji żółtkowych. Warstwy żółtka są ułożone według ciężaru gatunkowego poszczególnych cząstek. Zapłodnienie, przy którym wnika do jaja plemnik i wpukła z powierzchni jaja do jego wnętrza pasmo barwnikowe, wyznacza t. zw. tor kopolacyjny, który, jak wykazał Roux, jest też miejscem, przez które przechodzi płaszczyzna podziału, przecinająca również oś jaja. Znając więc miejsce wniknięcia plemnika i oś jaja, możemy wyznaczyć przebieg pierwszej brózdki. Roux stwierdził też to eksperymentalnie, umiejscawiając wniknięcie plemnika do jaja w ten sposób, że na powierzchni jaja kładł nitkę jedwabną, po której plemniki posuwały się ku jaju, aż do miejsca, gdzie nitka dotykała jaja. Okazywało się, że płaszczyzna podziału przechodziła stale przez miejsce wnikania plemnika, lub w bezpośrednim jego sąsiedztwie. Tak więc pierwsza płaszczyzna podziału, a tem

samem symetrią dwuboczną ciała przyszłego organizmu wyznaczona jest przez to miejsce wnikięcia plemnika. Stąd też pochodzi, że po zniszczeniu blastomeru tworzy się w zasadzie zarodek połowiczny, boczny (*hemimembryo lateralis*). Czasem zdarza się jednak, że pierwsza brózda dzieli nie dwie boczne połowy przyszłego zarodka, ale przednią od tylnej. Tem tłumaczy się, że czasem przy zniszczeniu jednego blastomeru wytwarza się z drugiego np. przednia część zarodka (*hemimembryo anterior*), co widzimy na ryc. 299, który też uzyskać można, niszcząc dwa blastomery w stadium 4 komórek.

Cały rozwój zarodka, poczynawszy od dwóch blastomerów, uważa Roux, jako »pracę mozaikową«, przyszłe części organizmu dadzą się więc łączyć genetycznie z odcinkami tych najwcześniejszych składników ciała zarodkowego.



Ryc. 299. Połowiczny zarodek przedni (*hemimembryo anterior*).  
Wedł. Roux'a.

Prace O. Hertwiga, który przeprowadzał również niszczenie poszczególnych blastomerów zarodkowych, zdawały się przeczyć wynikom tej klasycznej pracy Rouxa. O. Hertwigowi nie udało się otrzymać zarodków połowicznych. Produktem pracy twórczej zarodka, któremu O. Hertwig zniszczył jeden blastomer, był zarodek cały, ale zmniejszony co do rozmiarów. Jednakże według zapatrywań Hertwiga cały bieg rozwoju którego punktem wyjścia jest jeden blastomer odbywa się zupełnie tak samo, jak w prawidłowym rozwoju zarodka, który zaczyna się z całego jaja. Hertwig, przyjmując budowę izotropową jaja, jest zdania, że te same czynniki wchodzą w grę przy rozwoju jednego blastomeru,

ewentualnie może się odbyć pewna regulacja samoistna. Według Hertwiga, blastomer operowany nie pozostaje także bez wpływu na rozwój. Podobnie, jak komórki żółtkowe bieguna odżywczego mogą zasilać na biegunie twórczym elementy w substancje żółtkowe, tak samo reszta materiałów, złożonych w tym blastomerze uszkodzonym, może być użytkowana przez twórcze elementy komórkowe. O ile jądro blastomeru operowanego nie zostało zniszczone, to także cały blastomer może wziąć udział w rozwoju.

Jednakże wyników prac Roux'a bezwarunkowo niepodobna uznać za błędne, ani też niema wątpliwości, że takie połowiczne zarodki można uzyskać, postępując według metod przez niego wypracowanych, o czym zresztą miałem możność sam się przekonać, powtarzając doświadczenia Rouxa. Późniejsze prace, w szczególności doświadczenia wykonane przez Morgana i Bracheta, umożliwiają uzgodnienie wyników doświadczeń

nych Rouxa i O. Hertwiga. Morgan opierając się na faktach, że substancje, z których jest zbudowane jajo płazów, składa się z materiałów o różnym ciężarze gatunkowym, wskutek czego w organizacji wewnętrznej jaja widać uwarstwienie tych różnogatunkowych pod względem jakości żółtka, pokładów plazmy, przypuszczał, że na wynik zjawiska rozwojowego musi mieć pewien wpływ pozycja, w której się blastomer znajduje, względnie działanie siły ciężkości, mogącej przy odpowiednim ustawieniu zarodka spowodować pewne przemieszczenie cząsteczek, pewne przegrupowania w wewnętrznej organizacji blastomeru. Już sama rotacja zarodka, następująca po operacji wewnątrz galarety, powodować może takie wewnętrzne przegrupowania cząstek, stanowiących składniki jaja. Jakoż okazało się, że gdy jaja umieszczono w położeniu przymusowym<sup>1)</sup>, a następnie w stadium 2-ch blastomerów zniszczono jeden z nich i pozostawiono zarodek w nadanej mu prawidłowej pozycji, wtedy rozwinął się zarodek połowiczny: jeżeli natomiast, po zoperowaniu jaja, odwróci się płytkę, na której umieszczone jest jajo w ten sposób, że biegun twórczy (o barwniku czarnym) zwróćmy na dół, a biały, odżywecy ku górze, wtedy blastomer nieuszkodzony rozwinie się w cały zarodek. Pod wpływem siły ciężkości nastąpiło przegrupowanie cząstek plazmy, zmieniła się wewnętrzna organizacja komórki zarodkowej, przyczem dokonała się regulacja zarodka tak, że dała się stworzyć całość harmonijna.

Tak więc w doświadczeniach Roux'a przebiegał rozwój zapewne w zarodku o niezmienionej strukturze wewnętrznej, doświadczenia zaś Hertwiga stwarzały przypuszczalnie warunki do tych przemian wewnętrznych, które mogą wyzwać regulację.

Jajo płazów musi mieć zdolność regulacyjną, ale też i oddziaływać nań muszą czynniki, które wyzwalają zjawisko regulacji.

Do podobnego wniosku dochodzi Brachet, na podstawie doświadczeń, zestawionych w ten sposób, że zniszczenia jednego z dwóch blastomerów dokonywał on u zarodków, u których płaszczyzna pierwszego podziału wyjątkowo nie pokrywa się z płaszczyzną symetrii jaja, ale jest do niej ustawiona pod kątem. Mówiliśmy mianowicie poprzednio (por. str. 253), że najczęściej płaszczyzna pierwszego podziału przechodzi przez oba bieguny, czyli przez oś jaja. Jak jednakże później stwierdzono (Kopsch, Brachet), zdarzają się przypadki, że płaszczyzna ta nachylona jest np.

<sup>1)</sup> Jaja, pozostawione w wodzie w ten sposób, że jej dostęp jest zupełnie swobodny, podlegają dowolnym ruchom rotacyjnym wewnątrz napeczniałej przez wodę galarety. Jeżeli jednak ułożyć jaja na płytce szklanej i skropić je niezmiernie lekko wodą, zawierającą spermę (do tego nadają się rozpylacze, używane do perfum), wtedy galareta pęcznieje bardzo słabo, a jajo, ujęte mocno w obciśniętą dokoła niego galarete, pozostaje w przymusowym położeniu, nie zmieniając nadanej mu pozycji.

o  $45^\circ$  do płaszczyzny symetrii jaja. Brachet udowodnił, że w takim razie, po zniszczeniu jednego blastomeru, rozwijał się z drugiego embrjon, stanowiący mniej więcej  $\frac{3}{4}$  ciała prawidłowego zarodka. Brachet przypuszcza w doświadczeniach O. Hertwiga możliwość niszczenia blastomerów w zarodkach, w których ten kąt był większy jeszcze od  $45^\circ$ .

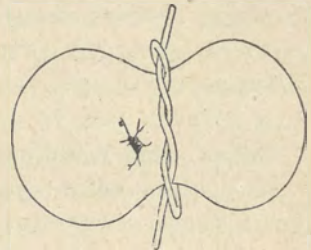
Wreszcie doświadczenia, w których nie niszczone, ale tylko oddzielano częściowo, lub całkowicie od siebie blastomery, rzuciły wiele światła na całą tę sprawę. Schultze, a potem Wetzel robili eksperymenty, w których zarodek, w okresie dwóch blastomerów, ściskany był między dwiema płytkami szklanymi i w ten sposób rozdzielano od siebie pierwsze komórki zarodkowe. Następnie odwracano cały preparat tak, że biegun



Ryc. 300. Podwójny zarodek żaby (*Rana fusca*), uzyskany przy rozwoju pod uciśkiem w okresie brózdowania. Według Roux'a.

vegetatywny zwrócony był ku górze i w tych dopiero warunkach odbywał się rozwój. Wynikiem tego rozwoju było powstanie częściowo ze sobą zrosniętych tworów bliźniaczych (Ryc. 300). Ich zrost dokonywał się w rozmaity sposób; Wetzel, opisując takie twory, podaje, że ma się wrażenie, jakby czasem jeden zarodek stanowił czop żółtkowy drugiego.

Jeszcze wyraźniej potwierdza się ten wynik w doświadczeniach Hertwiga, Spemann, Endersa i



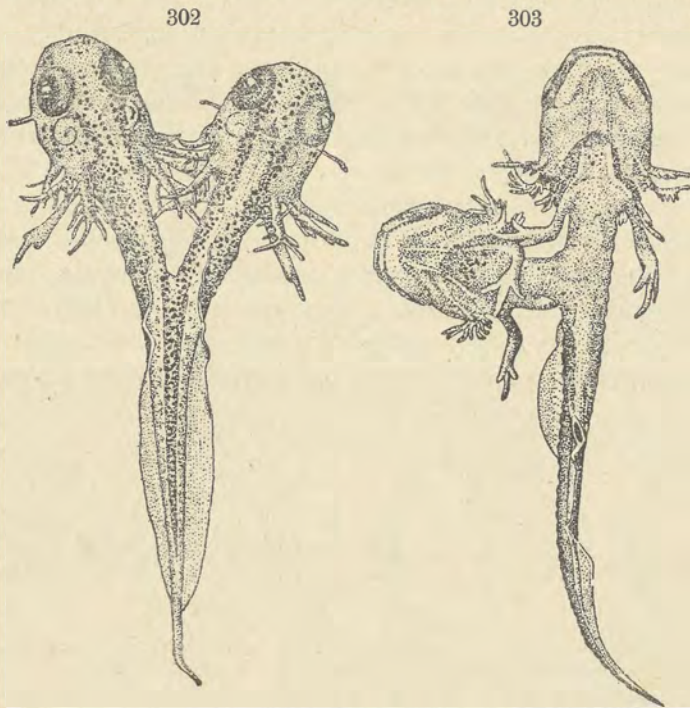
Ryc. 301. Zarodek traszki z okresu gastruli ujęty w pętlę z włosa. Według Spemann.

Hey'a. Zasadą tych doświadczeń było rozdzielanie blastomerów od siebie częściowe, lub zupełne. Gdy się już wytworzyła płaszczyzna podziału, podwiązywano włosem kobiecym, zwiniętym w pętlę, połączenie obu blastomerów, utrzymując je na pewnej przestrzeni, albo też oddzielając zupełnie jeden od drugiego. Zależnie od tego otrzymywano albo częściowo zrosnięte twory podwójne, albo też bliźnięta zupełnie od siebie oddzielone. W ostatnim przypadku każdy z dwóch blastomerów rozwijał się w cały zarodek. Nietylko jednak przewężenie w tak wczesnych stadiach daje twory podwójne; można je uzyskać, jak Spemann wykazał, np. przez przewężenie zarodka traszki w okresie gastruli. Pętla nie powinna być kompletnie dociągnięta (Ryc. 301), aby



komunikacja istniała, a rezultatem może być utworzenie podwójnej przedniej części zarodka (*duplicitas anterior*) co widzimy na rycinie 302 i 303.

Z doświadczeń tych widać, że jednak istnienie lub nieistnienie bezpośredniego sąsiedztwa obok komórki zarodkowej ma bardzo doniosły



Ryc. 302. Podwójny w przedniej części zarodek traszki, uzyskany przez przewężenie zarodka we wczesnych okresach rozwoju zapomocą pętli z włosa — widziany od strony grzbietowej, 303. — widziany od strony brzusznej. Według *Spemanna*.

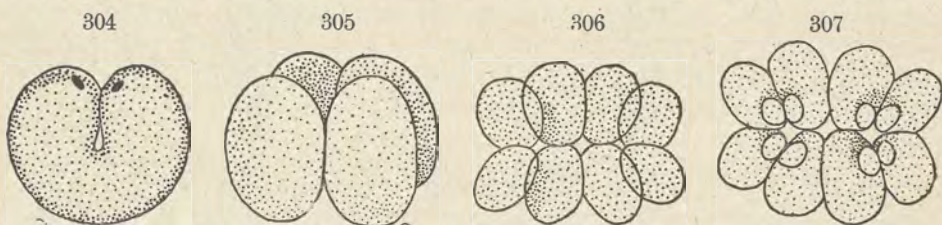
wpływ na wynik rozwoju i na ewentualne wyzwolenie procesów regulacyjnych. Widać to było także w tych doświadczeniach *Spemanna*, w których przewężano zarodek poprzecznie w okresie późniejszym, np. w stadium neuruli. Poza pętlą przewężającą tworzył zawiązek systemu nerwowego płytę mózgową, a także zawiązek aparatu słuchowego — wszystko to są organy, które w zwykłych warunkach w tem miejscu się nie tworzą. Komórki, które biorą udział w tym procesie twórczym, produkują więcej, niż było ich zadaniem, — ujawnia się wtedy różnica między znaczeniem prospektywnem, a mocą prospektywną.

Reasumując wyniki powyżej opisanych doświadczeń, wykonanych na zarodkach płazów, dochodzimy do wniosku, że jajo i pierwsze blastomery płazów mają ustaloną organizację, z którą związane są właściwości twór-

cze, — to ustalenie jednak nie jest bezwzględnie stałe i niezmiennie. Przy zmianie warunków rozwojowych wewnętrznych dopuszczalne jest zjawisko reorganizacji. O ile w zwykłych warunkach rozwojowych akcja twórcza jest obrazem pracy mozaikowej, to w warunkach zmienionych można stwierdzić zjawiska regulacji, wskutek których dany odcinek obejmuje większe zadanie do spełnienia, niż w rozwoju prawidłowym.

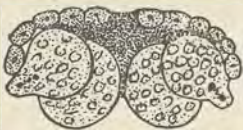
Widzimy więc, że jaja płazów nie dadzą się bezwarunkowo zaliczyć do grupy zwierząt, w których typ rozwoju ma charakter ściśle preformacyjny. Przejdziemy teraz do innych grup zwierzęcych, znamienych również przez rozwój mozaikowy.

Doświadczenia, przeprowadzone na jajach i zarodkach żebroplawów (*Ctenophora*), wykazują, że u zwierząt tych przebiega rozwój najzupełniej według typu mozaikowego. Zanim przejdziemy do opisu doświadczeń na tym materiale, zapoznać się musimy z zasadniczymi stadjami prawidłowego rozwoju żebroplawów. Rozwój prawidłowy bierze początek z jaja centrolecytalnego. Powierzchnowa warstwa jest zbudowana z pro-



Ryc. 304—307. Rozwój zarodka żebroplawu (*Ctenophora*) w schematycznym ujęciu. Okres brózdowania, stadjum 2, 4, 8, 16, blastomerów. Według *Korschelta* i *Heidera*.

toplazmy, prawie wolnej od żółtka. Jądro ułożone jest ekscentrycznie. Dwie pierwsze brózdki przebiegają południkowo i są do siebie prostopadle ustawione (Ryc. 304 i 305). Trzeci system brózd, również południkowy, dzieli każdy z czterech blastomerów na dwie nierówne komórki. Tworzy się ośm blastomerów, leżących w jednej, nieco wygiętej płaszczyźnie (Ryc. 306). Komórki układają się w dwóch znajdujących się obok siebie wygiętych w dół szeregach — każdy po 4 komórki. Elementy obwodowe są troszeczkę mniejsze, leżące zaś w centrum trochę większe (Ryc. 306). Następnym systemem płaszczyzn jest równoleżnikowy i oddziela od ośmiu opisanych blastomerów ośm komórek bardzo małych. Ryc. 307 uwidacznia to stadjum 16 blastomerów, w których na jednej płaszczyźnie leży ośm makro-, na drugiej 8 mikromerów.



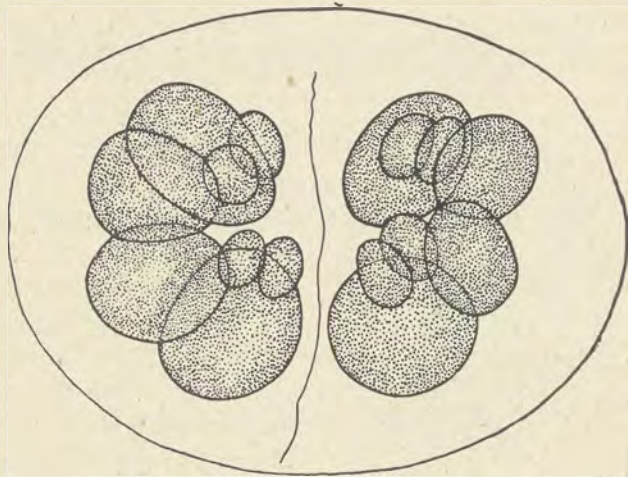
Ryc. 308. Stadjum gastruli epibolicznej żebroplawu. — Według *Korschelta* i *Heidera*.

— każdy po 4 komórki. Elementy obwodowe są troszeczkę mniejsze, leżące zaś w centrum trochę większe (Ryc. 306). Następnym systemem płaszczyzn jest równoleżnikowy i oddziela od ośmiu opisanych blastomerów ośm komórek bardzo małych. Ryc. 307 uwidacznia to stadjum 16 blastomerów, w których na jednej płaszczyźnie leży ośm makro-, na drugiej 8 mikromerów.

Znaczenie prospektywne mikromerów polega na utworzeniu ektodermy, podczas gdy z makromerów wytworzyć się ma mezoderma i entoderma zarodka. W dalszym rozwoju tworzy się przez obrastanie makromerów mikromerami gastrula (Ryc. 308). Larwę, rozwijającą się z gastruli, charakteryzuje wierzchołkowy organ zmysłowy oraz ośm pasm, złożonych z wioselek, ustawionych równoleżnikowo.

Na tym materiale zostały wykonane doświadczenia przez Chuna na żebroplawie *Bolina*, przez Driescha, Morgana, ale najgruntowniej wykończoną jest praca Fischela na *Beroe ovata*. Doświadczenia te polegały na rozdzielaniu blastomerów wewnątrz osłonki jajowej, w stadjum 2, 4, 8 i 16 blastomerów, czasem na równe (Ryc. 309), czasem na nierówne odcinki. Eksperymenty te wykazały niezbicie, że poddzielane od siebie blastomery rozwijają się dalej, ale wynikiem tego rozwoju jest wytworzenie częściowych larw. Widać to było przede wszystkim na powstawaniu pasm wiosekowych. Jedne larwy karłowate tworzyły 2, inne 3 pasma, czasem była larwa tylko o jednym pasmie, zależnie od tego, w którym stadjum dokonywano izolacji. Charakterystycznym było, że wszystkie larwy karłowate w obrębie jednej osłonki nie miały więcej razem ponad 8 pasm wiosekowych (Ryc. 310). Jak

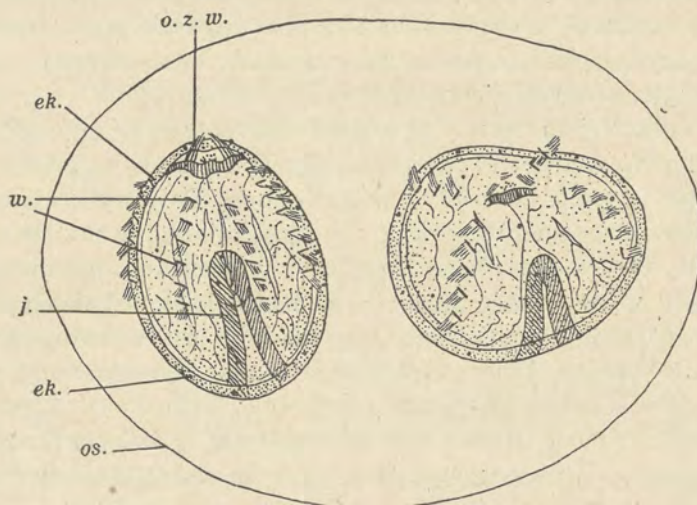
wiemy, jest to liczba, odpowiadająca ilości pasm u larwy zupełnej. Należało oczekiwać że wobec niekompletnego materiału twórczego jelito nie będzie tu cewką zamkniętą lecz rynienką. Tymczasem jednak jelita u tych larw były zamknięte. Pewna asymetria jelit larw wskazuje na to, że



Ryc. 309. Zarodek żebroplawu (*Beroe ovata*) w okresie 16 blastomerów, rozdzielony sztucznie na dwie grupy po 8 komórek (4 mikro- i 4 makromery) wewnątrz osłonki jajowej. Według Fischela.

chodziło tu nie o zastąpienie komórek innymi elementami, któreby w drodze regulacji objęły funkcje elementów brakujących, ale raczej o pewnego rodzaju zbliźnowacenie ubytku. Co się tyczy pasm wiosekowych, to z pracy Fischela wynika, że cały materiał do wytworzenia ich mieści się zupełnie i wyłącznie w obrę-

bie 8 mikromerów, które powstały przy przejściu ze stadjum 8 do 16 komórek. Niezależnie od tego, w którym miejscu się one znajdowały, niezależnie



Ryc. 310. Larwy żebroplawa (*Beroe ovata*), które rozwinęły się z dwóch grup komórek zarodkowych, wyrysowanych na ryc. 309. *ek.* ektoderma, *j.* jelito, *os.* osłonka zewnętrzna, *o. z. w.* organ zmysłowy wierzchołkowy, *w.* wiosełka. Według *Fischela*.



Ryc. 311. Larwa żebroplawa (*Beroe ovata*), która powstała z rozprzeczonych mikromerów. Cztery pasma wiosełek są prawidłowe, wiosełka innych pasm skupione razem, co jest następstwem przemieszczenia mikromerów. Według *Fischela*.

leżnie od sąsiedztwa, które zyskały, z ich rozwoju wynikało powstawanie ektodermy z pasmami wiosełek.

Związek między mikromerami a pasmami wiosełek poznać też można było z doświadczeń, w których *Fischel* przemieszczał mikromery, przesuując je poza pierwotne miejsca. Takiemu przemieszczeniu mikromerów odpowiada u larwy przemieszczenie pasm wiosełkowych; jeżeli przesunięto tylko część mikromerów, wtenczas pasmo — zwykle jednociągłe proste — staje się załamane lub przemieszczone (Ryc. 310). Nie jest to jednak bezwzględna preformacja. I tak, widzimy, że każda larwa, która powstała z grupy blastomerów, jako larwa cząstkowa, tworzy dla siebie oddzielny, oraz całkowity organ zmysłowy (Ryc. 309).

Przedstawione tu wyniki doświadczeń świadczą, że rozwój embrjonalny przebiega u żebro-

plawów z daleko idącym, bardzo wczesnie zaznaczonym rozmieszczeniem substancji twórczych, przeznaczonych do utworzenia organów przyszłych larwy. Zaznacza się to już w okresie dwóch i czterech blastomerów, jednakże charakterystyczną jest rzeczą, że zabiegi, wykonane na jajach przed jego podziałem, nie wykazały tej dobitnie umiejscowionej preformacji. Jakkolwiek pojawiają się wtedy ubytki, to nie pozwalają one jednak na tak ściśle odniesienie ich do zlokalizowanych materiałów twórczych, jak się to działo w czasie brózdowania.

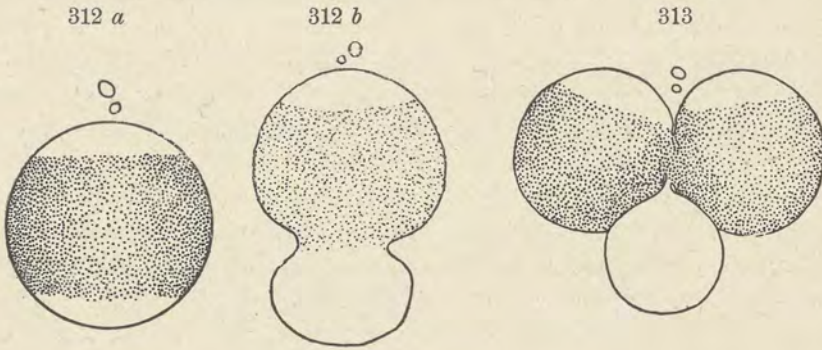
Obszernie dyskutowane wyniki doświadczeń, prowadzonych na żebroplawach, przez Chuna, Zieglera, Driescha, Fischla i innych, doprowadzają do wniosku, że u zwierząt tych, w bardzo wczesnych okresach rozpoczyna się zróżnicowanie terytoriów twórczych, z predestynacją do utworzenia pewnych określonych składników ustroju. Zdolności regulacyjnych trudno jest odmówić zupełnie tej żywej materji, niemniej jednak trzeba zaznaczyć, że są one niewielkie i biegną niezmiernie powoli, — tak wolno, że prędzej przebiega rozwój, niż regulacja. Zanim dokona się przemieszczenie regulacyjne, wprzód idzie rozwój i rezultatem jego jest układ mozaikowy pracy rozwojowej.

Jeszcze wyraźniej można było widzieć zaakcentowanie mozaikowej pracy rozwojowej, względnie określone rozmieszczenie cząsteczek składowych organizacji jaja, albo też pierwszych okresów rozwoju, z doświadczeń, robionych na mięczakach przez Cramptona (na *Ilyanasa*) i Wilsona (na *Dentalium*).

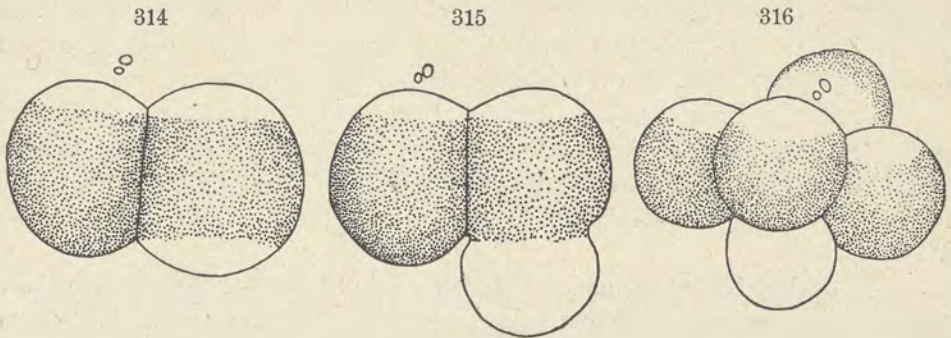
Brózdowanie u mięczaka *Dentalium* przebiega w ten sposób, że jajo, (Ryc. 312), w którego budowie widać wyraźne uwarstwienie, wytwarza przed samym podziałem na 2 blastomery (Ryc. 312a) płat żółtkowy, który zostaje początkowo w łączności z jednym z dwóch blastomerów (Ryc. 313), po ich utworzeniu zlewa się w jedną z tych komórek (Ryc. 314). Następnie przed dalszym podziałem znowu ten płat żółtkowy pojawia się (Ryc. 315) w łączności z jednym z blastomerów, a po utworzeniu 4-ch blastomerów (Ryc. 316) zlewa się z jednym z nich (Ryc. 317), ażeby się potem oddzielić przed następnym podziałem (Ryc. 318).

Komórka największa z biorących udział w brózdowaniu, ta, w którą włącza się po każdym podziale płat żółtkowy (Ryc. 319 d.), tworzy w prawidłowym rozwoju mezoderme. Po przejściu gastrulacji tworzy zarodek t. zw. trochofore (Ryc. 320), na której widać duży, pędzelkowaty organ wierzchołkowy, złożony z witek i mający po bokach po trzy szeregi takichże pędzelkowatych pęków witek. Ku tyłowi tworzy larwa stożkowate wydłużenie z małą kępą witek. Otóż Wilson odcinał zarodkowi brózdującemu wspomniany płat żółtkowy, albo w okresie 2-ch, albo 4-ch

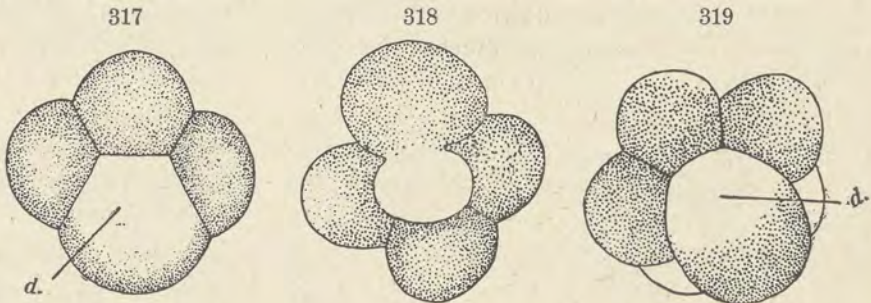
blastomerów. Po odcięciu płata żółtkowego pierwszego, a więc w okresie 2-ch blastomerów, okazuje się stały brak wierzchołkowego organu pędzel-



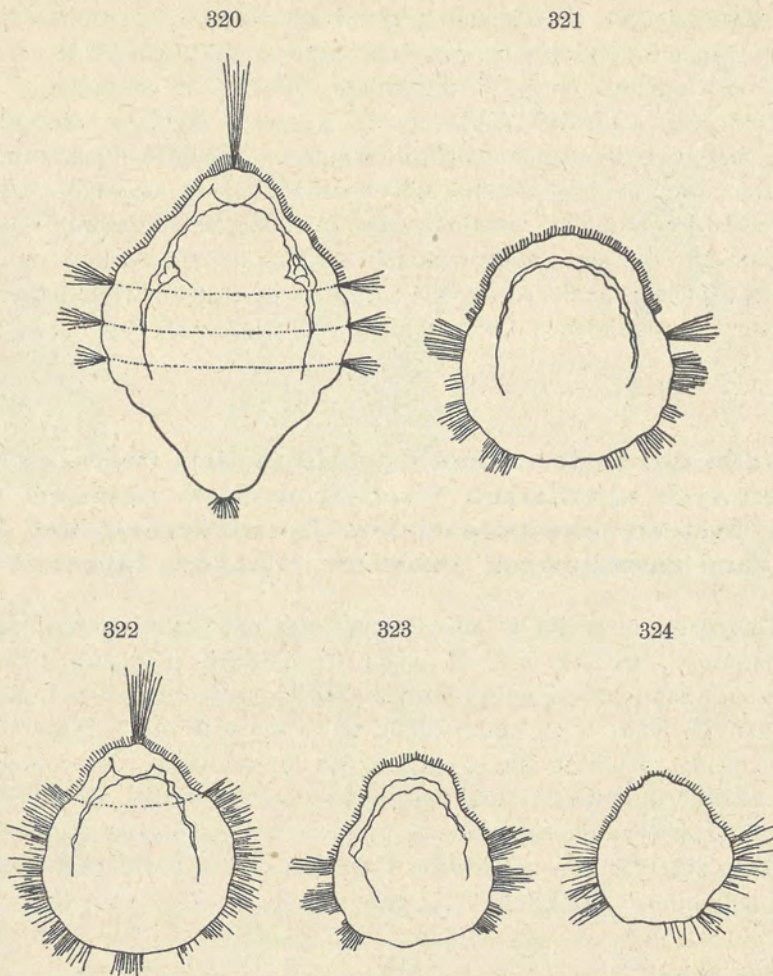
kowatego, oraz całej tylnej stożkowej części trochofory (Ryc. 321). Larwa, rozwijająca się z zarodka, któremu odcięto płat drugorzędny, a więc



w okresie 4-ch blastomerów, tworzy wprawdzie organ wierzchołkowy, ale nie tworzy tylnej stożkowej części larwy (Ryc. 322).



Blastomery, wyodrębnione ze związku z innymi, tworzą również nieprawidłowe larwy, które są zupełnie podobne do opisanych powyżej tro-



Ryc. 312—324. Jajo i zarodki mięczaka *Dentalium*. Ryc. 312a, jajo z uwarstwioną organizacją, 312b, jajo odwęzające płat żółtkowy, 313. Dwa blastomery: jeden z nich w łączności z płatem żółtkowym, 314. Dwa blastomery; większy zawiera materiał już poprzednio mieszczący się w płacie żółtkowym, 315. Dwa blastomery w okresie przygotowania do następnego podziału, 316. Cztery blastomery: jeden z nich w łączności z płatem wyodrębnionym, 317. Cztery blastomery: *d.* pole, odpowiadające żółtku pomieszczonemu poprzednio w płacie, 318. Cztery blastomery w okresie przygotowania się do następnego podziału, 319. Ośm blastomerów, *d.* komórka, która da początek mezodermie, 320. Larwa: trochofora prawidłowa, 321. Trochofora rozwinięta z zarodka, któremu w stadium 2 blastomerów odcięto płat żółtkowy, 322. Trochofora rozwinięta z zarodka, któremu w okresie 4 blastomerów odcięto płat żółtkowy, 323. Trochofora rozwinięta z blastomeru, wyizolowanego w okresie 2 komórek zarodkowych, 324. Trochofora rozwinięta z jednego blastomeru, wyizolowanego w okresie 4-ch komórek zarodkowych. Według *Wilsona*.

chofor, rozwiniętych po odcięciu płatu żółtkowego, tylko dołączają się tu jeszcze znacznie zmniejszone rozmiary larwy (Ryc. 323, 324).

Z doświadczeń powyżej opisanych, jak też z obserwacji rozwoju odłamków jaja, dochodzi Wilson do wniosku, że jajo mięczaków ma jeszcze przed rozpoczęciem brózdowaniem dokładnie porozmieszczone substancje twórcze specyficzne dla poszczególnych organów larwy. Ta organizacja jest zupełnie ustalona tak, że następne przeregulowanie organizacyjne nie da się przeprowadzić. Jaja tych mięczaków mają więc strukturę, ściśle zróżnicowaną, która jest podstawą rozwoju mozaikowego. U niektórych robaków, a także u osłonicy stwierdzono typ rozwoju mozaikowego.

#### 4) Wyniki doświadczeń nad wartościowością twórczą komórek zarodkowych u zwierząt, wyposażonych w zdolności regulacyjne. Systemy ekwipotencjalne. Doświadczenia nad komórkami zarodkowymi jeżowców, robaków, lancetnika.

Klasyczny materiał w doświadczeniach mechaniki rozwoju stanowią jaja jeżowców. Odkąd O. i R. Hertwigowie wykazali łatwość ich zapładniania sztucznego, odtąd we wszystkich prawie nadmorskich stacjach zoologicznych jeżowce są materiałem, używanym do eksperymentów.

Jeżowce rozwijają się z jaj, które dojrzewają w jajnikach. Jajo jeżowca zawiera niewielką ilość żółtka, a niektóre gatunki, np. *Paracentrotus lividus*, charakteryzuje specyficzna budowa warstwowa z pierścieniem (Ryc. 325), zajęтым przez barwnik pomarańczowy. Dwie pierwsze brózdy biegną południowo (Ryc. 326, 327), trzeci system brózd (Ryc. 328) rozdziela

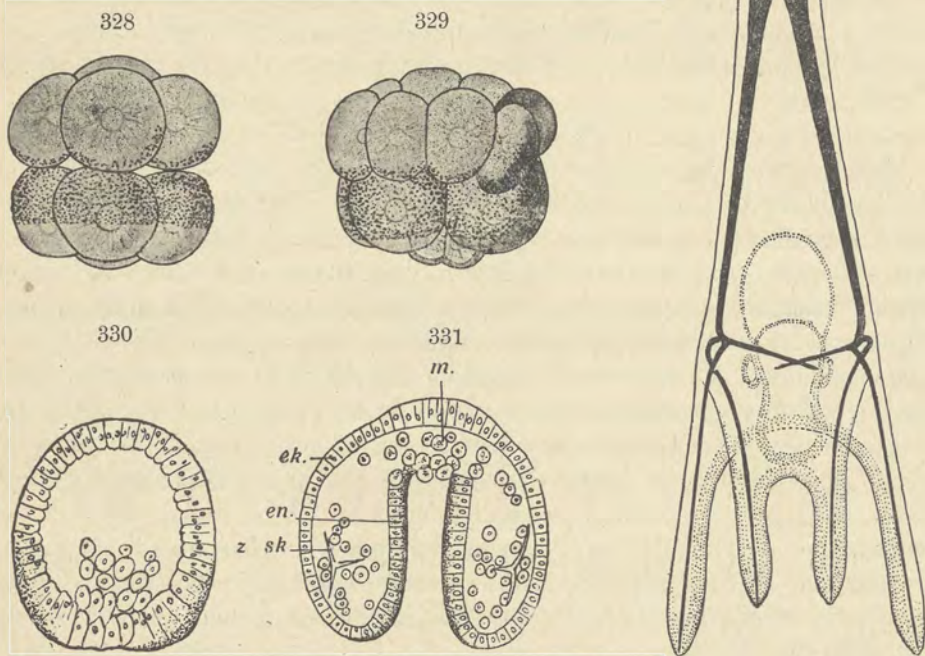


4 komórki nieco mniejsze (mikromery), leżące po stronie odżywczej i 4 elementy nieco większe (makromery) po stronie bieguna twórczego<sup>1)</sup>. Po

<sup>1)</sup> Aż do pracy Boveriego (1901) sądzono odwrotnie, t. zn., że mikromery leżą na biegunie animalnym, a makromery na wegetatywnym. Boveri udowodnił, że bez żadnej wątpliwości jest odwrotnie.



wytworzeniu szeregu pokoleń brózdkujących komórek (por. np. Ryc. 329), tworzy się morula, a kiedy liczba elementów przekracza 1000, tworzy się między nimi obszerna jama, otoczona jedną warstwą komórek (Ryc. 330). Z wewnętrznej strony ścianki blastuli przenosi się do blastocoelu kilkadziesiąt komórek (Ryc. 330), które



Ryc. 325—332. Rozwój jeżowca *Paracentrotus lividus*. Ryc. 325. Jajo, 326. stadium 2-ch blastomerów, 327. stadium 4-ch blastomerów, 328. stadium 8-miu blastomerów, 329. stadium 32 blastomerów, 330. blastula, 331. gastrula, 332. pluteus. W zarodku tym, kształtu piramidy, widać czarno wyrysowany szkielet z dużymi zgrubieniami palkowatymi przy wierzchołku, odgałęzienia szkieletowe wybiegają w ramiona pluteusa, których brzegi pokrywają listwy komórek z migawkami (listwy na rysunku po brzegach ramion, oznaczone kropkami). W środku zarodka przewód pokarmowy z dużym żołądkiem. Według *Boveriego*.

układają się w nim niebawem w dwóch grupach. Jest to t. zw. pierwotna mezenchyma, tkanka szkieleto-twórcza. Potem następuje wpuklenie od strony odżywczej, tworzy się jelito, wchodzące w obręb blastocoelu. Mamy tu do czynienia ze stadium gastruli (Ryc. 331). Następnie postać zarodka staje się przyzmatyczną, potem piramidalną, a wreszcie tworzy się larwa, zwana pluteusem. Larwa ma postać piramidy, jej wierzchołek wybiega ostro w górę, a podstawa przechodzi w cztery ramiona. Szkielet jest wyraźny, rozsze-

rzony w zgrubienia pałkowate przy wierzchołku, a wybiegający w obręb ramion w ostro zakończone przedłużenia. Wewnątrz larwy znajduje się przewód pokarmowy z rozszerzonym żołądkiem. Pluteus jest zwykłym kresem rozwoju w kulturach eksperymentalnych. Trzebaby specjalnie karmić takie larwy, ażeby rozwój mógł się dalej posunąć. Do doświadczeń z zakresu mechaniki rozwoju wystarcza jednak tu opisany okres życia larw.

Badania eksperymentalne nad wartościowością cząstek żywej materji jeźowców robione były zarówno na odłamkach jaja, jak też nad wyodrębnionymi blastomerami jeźowca. Doświadczenia O. i R. Hertwigów, potem doświadczenia Boveriego, wykonane były w ten sposób, że przed zapłodnieniem wstrząsano mocno jaja jeźowca w probówce, wskutek czego pewna ich liczba rozpadała się na odłamki. Kiedy do takich jaj dodano nasienia męskiego, okazało się, że, zarówno jaja, które się przy wstrząsaniu oparły rozpadowi i pozostały całe, jak i fragmenty jądrowe, a nawet bezjądrowe uległy zapłodnieniu i rozpoczęły brózdtkować. Powstawały zatem morule, blastule i gastrule a nawet z niektórych fragmentów miniaturowe pluteusy, w których wszystkie części składowe były utworzone prawidłowo. Czasem jednak, jak zwłaszcza z doświadczeń Boveriego wynika, można widzieć pewne nieprawidłowości w rozwoju larw, w których dadzą się stwierdzić ubytki organizacyjne, pewne potworności, i t. d. W każdym razie z doświadczeń tu opisanych, jak też i z prac Delage'a, który przekrawał jaja jeźowców i po zapłodnieniu odcinków badał ich rozwój, wynika, że odłamki jaj mają ogromną zdolność regulacyjną, tak, że odłamek jaja jest w stanie ewentualnie wytworzyć całą larwę prawidłową bez żadnych ubytków. Dlaczego jednak niezawsze da się to osiągnąć?

W tej sprawie rzuca pewne światło praca Boveriego nad przebiegiem rozwoju jeźowca *Paracentrotus lividus*. Obserwacja jaj tego jeźowca wykazuje (por. str. 73), że od chwili dojrzewania jajo ma wyraźnie zaznaczoną biegunowość. Można ją poznać, dzięki ułożeniu warstwy barwnika o odcieniu pomarańczowym, który zaznacza się nazewnątrz, jako pierścień, leżący poniżej równika. Tak więc w jajach jeźowca *Paracentrotus lividus*, które wyobraża ryc. 325, da się wyróżnić od strony bieguna odżywczego duży odcinek bezbarwnikowy, potem drugi, zajęty przez barwnik, wreszcie trzeci pod warstwą barwnikową. Linja, przechodząca przez środek jaja i oba bieguny, prostopadle do warstwy, zajętej przez barwnik pomarańczowy, stanowi oś jaja.

Z tego więc widać, że organizacja jaja ma biegunowość zorientowaną wzdłuż osi jaja warstwami, ułożonemi prostopadle do osi. Ale ponadto przypuszcza Boveri także pewną organizację sferyczną: na płaszczy-

znach sferycznych leżących w pewnej odległości od środka jaja rozmieszczone są równowartościowe cząsteczki.

Badanie rozwoju takiego jaja wykazuje, że bezbarwna część plazmy, leżąca na biegunie twórczym, (na naszej rycinie zwrócona najbardziej ku dołowi), wytwarza ektoderme, barwna część plazmy staje się z biegiem rozwoju materiałem do utworzenia jelita (Ryc. 331) i pochodnych zeń organów, część zaś plazmy bezbarwnikowej, która zebrała się w mikromerach (w naszej rycinie na górze) tworzy mezenchymę pierwotną, będącą materiałem na szkielet larwy. Tak więc, już wewnątrz jaja, jego poszczególne odcinki mają wyraźnie określone znaczenie prospektywne w stosunku do rozwoju.

Badania Boveriego zdążyły także do poznania mocy twórczej poszczególnych odcinków jaja, co się da zrobić przez obserwację ich rozwoju. Już z dawniejszych eksperymentów było znanem, że tylko pewien procent takich odłamków jaj przechodzi okres blastuli. Dokładniejsze studia wykazały, że największe szanse rozwoju mają te odłamki, w których mieszczą się zawiązki wszystkich trzech warstw, opisanych w jaju. Tak więc, jeżeli płaszczyna, rozdzielająca jajo na odcinki, przechodzi równolegle lub skośnie do osi, wtedy można mieć lepsze gwarancje rozwoju, niż gdy jest prostopadła do osi, gdzie oczywiście musi brakować jednej, czy dwóch warstw.

Problemat właściwości twórczych żywej materji pogłębiają znacznie wyniki badań nad zdolnością rozwojową rzeczywistą i fakultatywną blastomerów. Drieschowi zawdzięczamy klasyczne w tym kierunku prace. Posługiwał się on dwiema metodami: pierwsza serja badań polegała na obserwacji przekształceń morfogenetycznych blastomerów, które w różnych okresach rozwoju Driesch rozdzielał mechanicznie igielkami, a przeniósłszy do oddzielnych naczyń, obserwował rozwój kultury. Jaja i blastomery jeżowca są materiałem niezmiernie drobnym i delikatnym, to też technika Driescha jest bardzo trudną, a przytem łatwo o uszkodzenie blastomerów. Dużo pewniejsze są rezultaty, otrzymane przez oddzielanie od siebie blastomerów w różnych okresach rozwoju, metodą Herbsta. Autor ten, badając wpływ na rozwój jeżowców różnych chemicznych składników, znajdujących się w wodzie morskiej, stwierdził, że związek między blastomerami nie może się utrzymać, gdy się przeniesie zarodek do wody morskiej bez wapnia. Wtedy widać, jak komórki się rozchodzą i zatracą się ich zespół rozwojowy.

Na tej zasadzie oparto następujący sposób postępowania: jaja jeżowca, umieszczone w zwykłej wodzie morskiej, zostają zapłodnione. Następnie, w parę minut po zapłodnieniu, gdy błona się podniesie na powierzchni jaj, wstrząsa się je mocno i w ten sposób uwalnia je od błony, a potem prze-

nosi do wody morskiej bez Ca. Odrazu wtedy po podziale na 2 blastomery rozluźnia się związek między nimi. Każdy blastomer dzieli się zupełnie niezależnie od drugiego, a gdyby je nadal zostawić w takim płynie bezwapniowym, wtenczas znów elementy, które powstaną z podziału tych blastomerów, oddzielają się od siebie, i t. d. Jeżeli natomiast po rozdzieleniu się dwóch pierwszych blastomerów w wodzie morskiej bez Ca, przenieść je do wody morskiej o pełnej zawartości składników, wtenczas rozwój każdego z blastomerów będzie zupełnie prawidłowo, komórki, które powstają przez podział takiego blastomeru, utrzymują łączność wzajemną i oddziałują prawidłowo na siebie. W metodzie Herbsta mamy wyborny środek oddzielania blastomerów od siebie w dowolnym stadium rozwoju, a przez przeniesienie napowrót do wody morskiej, zawierającej Ca, możemy każdej chwili przywrócić blastomerowi zdolność utrzymania łączności między elementami, które powstaną przez podział tego blastomeru.

Metodą tą wykonał Driesch cały szereg doświadczeń, oddzielając blastomery jedne od drugich w stadium 2, 4, 8, 16, 32 i t. d. blastomerów i badając ich rozwój już w prawidłowym środowisku.

Przy stosowaniu obu omówionych powyżej metod stwierdził Driesch, że blastomery, rozdzielone w okresie dwóch komórek zarodkowych, ulegają dalszemu brózdkowaniu, początkowo jako twory połowiczne. Znaczy to, że podobnie jak każdy blastomer brózdkuje w zespole z drugim, tak samo dzieli się i w stanie wyizolowania. Tworzą się więc wtedy mikro- i makromery, potem morula, zbudowana w części wegetatywnej z mniejszych, w części animalnej z większych elementów komórkowych<sup>1)</sup>. Z tej moruli tworzy się narazie połowiczna blastula; brzegi tej blastuli otwartej zbliżają się wzajemnie, ma się wrażenie, że komórki przesuwają się ku sobie, zbliżają i w ten sposób zamyka się otwór tu wytworzony, a połowiczna blastula zamienia się w blastulę całkowitą. W tym okresie dokonywa się t. zw. przeróżnicowanie twórcze komórek. Rozumiemy, pod tem przemianę pierwotnego znaczenia prospektywnego w tym kierunku, aby elementy, leżące w tym zespole, mogły w swej pracy twórczej utworzyć harmonijną całość zarodka. Jakoż rzeczywiście blastula tworzy mezenchymę pierwotną — materiał do utworzenia szkieletu, potem odbywa się gastrulacja, gastrula przyjmuje kształt pryzmatyczny, a wreszcie powstaje pluteus, wprowadzie o połowę mniejszy, ale pozatem zupełnie prawidłowo zorganizowany. Że wytworzenie tej harmonijnej całości dokonało się na podstawie przeróżnicowania w stadium blastuli, że wogóle

<sup>1)</sup> Ten fakt, że na biegunie wegetatywnym leżą mniejsze, a na animalnym większe komórki — a nie przeciwnie — został udowodniony przez Boveriego.

taka przemiana organizacji twórczej systemu komórkowego w tem stadjum jest możliwa, tego dowodem są doświadczenia, w których przecinano blastule jeżowców. Driesch rozcinał cienkimi nożyczkami blastule, rozwinięte prawidłowo z całego jaja; takie połowiczne twory ulegały niebawem regulacji. Brzegi rany zbliżały się do siebie, zrastały ze sobą, tworzył się pęcherzyk, zaokrąglony jednolicie, a wynikiem dalszego rozwoju było powstanie gastruli, a potem pluteusa.

Jeżeli pomyślimy sobie, że w pierwotnej prawidłowej, całkowitej blastuli każda komórka miała swe przeznaczenie twórcze, każdy element miał określone znaczenie prospektywne, to gdy, mimo odcięcia połowy elementów, utworzyła się harmonijna całość zarodka, wtedy w akcji twórczej komórek dokonać się musiało pewne przeorganizowanie, pewna zmiana właściwości twórczych. W tym przypadku komórki pozostałe musiały wytworzyć więcej, niż określało ich znaczenie prospektywne, skoro przez swą produkcję twórczą zastąpiły także komórki odcięte. Prospektywna moc tych elementów została zaktywowana i zrealizowana i dzięki temu tylko, stało się możliwem powstanie całkowitego tworu prawidłowo zbudowanego.

Do zanalizowania dokładniejszego tych rezultatów, ważnych dla teorii mechaniki rozwoju, powrócimy jeszcze — obecnie przypatrzmy się wynikom badań nad właściwościami twórczymi blastomerów z okresu 4 komórek.

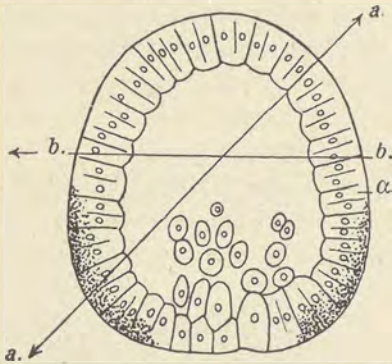
Cztery blastomery, wyizolowane metodą Herbsta, rozwijały się w sposób analogiczny do opisu rozwoju  $\frac{1}{2}$ -blastomerów. Brózdowanie odbywało się znów tak, jak brózdowanie danej części zarodka: tworzyły się w rezultacie  $\frac{1}{4}$ -blastule, ale się potem zamykały i można było uzyskać pluteusy, oczywiście bardzo drobne, ale zbudowane prawidłowo. Natomiast w okresie 8 komórek zarodkowych blastomery wyizolowane rozwijały się zwykle najdalej do gastruli, tworzyły co najwyżej szkielek szczątkowy, a po zastoju rozwojowym, trwającym pewien czas, zupełnie obumierały. Komórki, wyizolowane w okresie  $\frac{1}{16}$ -blastomerów, rozwijały się tylko do blastuli, a rzadko kiedy tworzyły gastrulę i to bez szczątkowego nawet szkieletu. Z  $\frac{1}{32}$ -blastomerów wyhodować się dawały najwyżej blastule, — wogóle można tu było stwierdzić, że, im dalej posuwać się w stadjach brózdowania, tem zdolność regulacyjna słabnie. Często też w tych warunkach powstaje istota zupełnie potworna, np. blastula o ścianach zgrubiałych po jednej stronie, o bardzo długich rżęsach; mimo tych rżęs twór taki jest zupełnie nieruchomy, a przedewszystkiem niezdolny do dalszego rozwoju.

Choć niema wątpliwości, że zdolność regulacyjna słabnie w biegu brózdowania, to jednak, gdy rozwój dojdzie do stadjum blastuli, widzimy znów możność rozszerzenia znaczenia prospektywnego komórek embrjo-

nalnych. Poprzednio była już mowa o tem, że Driesch rozcinał blastule w różnych kierunkach, a rozwój niektórych odcinków wykazywał uregulowanie dokonanych zaburzeń i dalszy prawidłowy przebieg. Wiemy też, że brzegi rany się zespały, że tworzyła się blastula całkowita i że przebieg rozwoju doprowadzał do utworzenia larwy prawidłowej. Nie działa się to we wszystkich przypadkach, ale bądź co bądź w wielu z nich można było stwierdzić zupełną regulację rozwojową. Te nadzwyczajne warunki, w których znalazły się w tym razie elementy komórkowe z okresu blastuli mogą więc w nich uruchomić większą moc twórczą, niż to odpowiada znaczeniu prospektywnemu. Elementy ciała zarodkowego mogą współpracować w ten sposób, że komórki, zależnie od miejsca, które zajmują w momencie pooperacyjnym, biorą na siebie każdą funkcję twórczą, żeby tylko z tej współpracy wynikła harmonijna całość w organizacji tworzącego się ustroju. Te fakty dały Drieschowi podstawę do ustalenia pojęcia t. zw. harmonijnych systemów ekwipotencjalnych. Postaramy się wyjaśnić to pojęcie.

Pomyślmy sobie kilkanaście blastul, które zostały poprzecinane w różnych kierunkach. W jednych egzemplarzach odcięto grupę komórek, które miały wytworzyć część szkieletu, w innych takie znowu komórki, którym prospektywne znaczenie zakreśla rolę utworzenia jelita i t. d. Pomimo to wszystko rozwój przebiegał w ten sposób, że wynikiem jego była harmonijna całość ustroju. Ażeby to mogło nastąpić, trzeba, aby np. elementy komórkowe, które były przeznaczone do wytworzenia ektodermi dały w danym przypadku początek jelita. Kiedy indziej te same elementy muszą wytworzyć części szkieletowe, a rolę ich w tym razie, różną od tej, jaką mają w rozwoju prawidłowym, czyli różną od tego, jaką zakreśla ich znaczenie prospektywne, wyznacza w każdym przypadku położenie, w którym znajdzie się komórka w momencie pooperacyjnym. Tak np. komórka blastuli, która leży w miejscu, oznaczonym na ryc. 332a literą *a*, znajdzie się w obrębie zespołu komórek gdzieindziej, gdy płaszczyzna cięcia przechodzi np. tak, jak wskazuje linja *aa*, a znowu gdzie indziej po dokonany przekroju w kierunku, wyznaczonym linią *bb*. Zależnie od miejsca, w którym znajdzie się ten element w ustroju pooperacyjnym, przypisać może każdej grupie komórek coraz inne zadanie. Jeżeli mimo tego powstaje harmonijna całość organizmu embrjonalnego, to jest to wynikiem zbornej współpracy elementów komórkowych i ich pełnej zdolności twórczej. Wszystkie takie komórki mają zatem równą moc twórczą — i taką grupę komórek o równej twórczej mocy nazwał Driesch systemem ekwipotencjalnym. Taki system ekwipotencjalny, który jest w stanie wytworzyć w swym zespole harmonijną całość, nosi nazwę harmonijnego systemu ekwipotencjalnego.

Do pojęcia systemów ekwipotencjalnych doszliśmy tu, rozważając właściwości twórcze poszczególnych odłamków jaja, wyizolowanych z zespołu blastomerów w stadium 2-ch i w stadium 4-ch komórek, wreszcie zdolności twórcze odcinków blastuli. Driesch doszedł do podobnych wniosków doświadczalnie, przez sztuczne przemieszczanie komórek embrjonalnych.



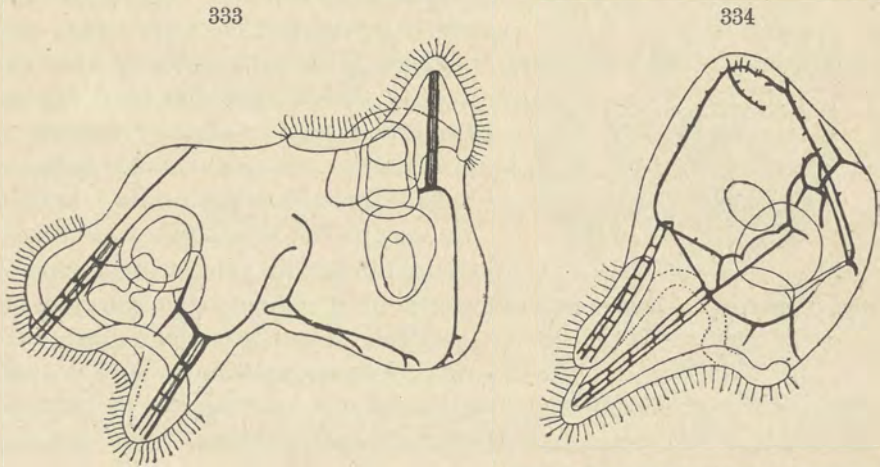
Ryc. 332a. Blastula jeżowca. Bliższe objaśnienie w tekście.

Wstrząsał on mocno zarodki jeżowca w różnych okresach brózdowania, powodując przez to, że komórki ze stadium 8-u, czy 16-tu blastomerów układały się wszystkie w jednej płaszczyźnie. W dalszym rozwoju komórki te dzieliły się tak, jak elementy w zespole komórkowym, ale mimo zupełnie nieprawidłowego ułożenia tworzyły się ostatecznie prawidłowe blastule i prawidłowe larwy. Ten wynik pracy twórczej nie byłby i tu możliwym bez przeróżnicowań wewnętrznych, bez zmian co do twórczej roli poszczególnych elementów. Ta rola twórcza zmieniała się zależnie od położenia danej komórki, które jej przy tem mechanicznem przemieszczeniu nadano. Ale mimo tego obejmując role twórcze, jakie przypadły komórkom z racji ich położenia każdorazowego, były one w stanie stworzyć całość harmonijną ustroju. Nie udało się to, gdyby każda komórka nie mogła stworzyć wszystkiego, żeby wszystkie nie miały równej, pełnej mocy twórczej, żeby nie stanowiły razem systemu ekwipotencjalnego harmonijnego.

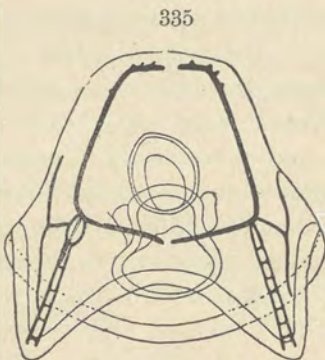
Omówione w dotychczasowych rozważaniach dowody istnienia systemów ekwipotencjalnych czerpalimy z doświadczeń nad rozwojem wyizolowanych składników zarodka, albo embrjonów z poprzestawianiami komórkami. W pewnych, nieraz trudnych do zanalizowania momentach, zlewają się z sobą zarodki jeżowców, czasem jeszcze w okresie brózdowania, czasem w okresie blastuli i tworzą wielowarstwowe twory. Nasuwa się wtedy pytanie, czy twory te zachowują indywidualność poszczególnych osobników, czy też rozwijać się będą, jako jednolita całość ustrojowa. Łatwo zrozumieć, że w jednym i drugim przypadku zupełnie inna będzie rola komórek, które wchodzą w skład takiego zarodka osobnikowo wielowartościowego.

Obserwację rozwoju takich tworów olbrzymich podjął Driesch. Rezultaty nie są tu stale te same. Może to zależeć od momentu zespolenia z sobą zarodków, może od wzajemnego stosunku (równoległości, lub skrzy-

żowania się) osi biegunowo zorganizowanych jaj, wzgl. embrjonów. W pewnej grupie przypadków zachowywała się w bardzo znacznym stopniu indywidualność osobnikowa zarodków: powstawały twory olbrzymie, w których na pierwszy rzut oka dawała się rozpoznawać przynależność poszczególnych składników do dwóch oddzielnych osobników (Ryc. 333). W drugim typie indywidualność ta także się utrzymała, ale w każdym razie widać było wyraźnie pewną przewagę jednego osobnika tak, że np. zanikały niektóre organy albo ich części, wytworzone przez jeden osobnik,



Ryc. 333—335. Larwy jeżowca, które rozwinęły się z jaj, zawdzięczających swe powstanie dwóm zlanym w jedną całość jajom. Ryc. 333. wykazuje odrębność organizacji dwóch tworów, ryc. 334. przewagę jednej organizacji, ryc. 335. budowa całości zarodka wykazuje całość harmonijną. Szkielet wyrysowany grubemi, czarnymi linjami, przewód pokarmowy wewnątrz zarodka cienkimi linjami jednociągłymi. Według *Driescha*.



i wobec tego dominującą rolę obejmowały pozostałe organy drugiego osobnika. Na ryc. 334 widzimy taki twór, gdzie na pierwszy plan wysuwa się szkielet jednego osobnika. Ze stanowiska zagadnienia, które nas interesuje, najdonioślejsze są jednak spostrzeżenia, odnoszące się do trzeciego typu: w biegu rozwoju dochodzi czasem w tych zespolonych zarodkach do zupełnego ujednostajnienia budowy tak, że powstaje tu twór zupełnie jednolity (Ryc. 335). Podwójna ilość komórek, które w czasie rozwoju stoją do dyspozycji, jako pochodne z dwóch jaj, składa się na utworzenie całości dwa razy większej, niemniej jednak w ten spo-



sób zorganizowanej, że wszystkie proporcje tworów prawidłowych są zachowane i całość jest zupełnie harmonijna.

I tu znowu wypada zaznaczyć, że nie byłoby możliwym stworzenie tej całości, gdyby komórki wypełniały swoją funkcję tylko według znaczenia prospektywnego, a nie więcej. Tutaj zdolność twórcza jednych komórek musi maleć, innych być zwiększoną, ale wszystkie elementy muszą mieć równą moc twórczą, muszą, innemi słowy, stanowić system ekwipotencjalny harmonijny.

Rezultaty prac Driescha nad wartościowością twórczą cząstek żywej materji znalazły rozszerzenie i pogłębienie w pracy Boveriego, w której tenże autor analizuje rozwój jaj jeżowca *Paracentrotus lividus*; materiał ten szczególnie dobrze nadaje się do takiej analizy, gdyż jaja tego gatunku mają wyraźną budowę warstwową, a zatem widać tam strukturę biegunową. Wyniki tej pracy odnośnie do zdolności twórczych odłamków jaja, już mieliśmy sposobność omawiać. Boveri analizował też zagadnienie rozwoju wyodrębnionych blastomerów, uzyskanych z dzielącego się jaja.

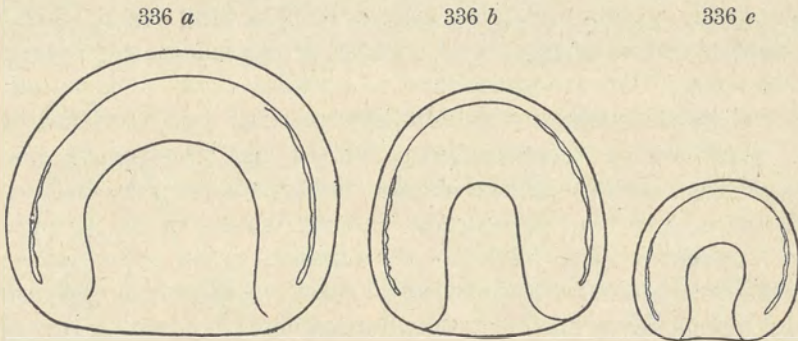
Z prac Driescha było wiadomem, że blastomery, wyodrębnione w okresie 2 i 4 komórek, rozwijają się w zasadzie w prawidłowe larwy, natomiast komórki, wyizolowane w okresie 8 blastomerów, a tem bardziej 16 blastomerów, znacznie wcześniej zatrzymują się w rozwoju. Driesch podawał, że ta różnica zależna jest od zmienionych zdolności regulacyjnych. Przez właściwość regulacji rozumiećby należało w naszym przypadku zdolność przywrócenia zarodkowi struktury biegunowej, t. j. takiej organizacji wewnętrznej, jaką widzieliśmy w jaju. Ale Boveri jest zdania że dużo łatwiej wytłumaczyć się daje ta różnica przyjęciem stanu istniejącego budowy wewnętrznej danej cząstki w momencie rozpoczęcia rozwoju. Blastomery, które wyizolowano w stadjum 2 lub 4 komórek (Ryc. 326, 327), powstałe przez dwa południkowe podziały jaja, zawierają wszystkie trzy jego twórcze warstwy: jedną, leżącą nad pierścieniem pomarańczowym, drugą warstwę z pomarańczowym barwnikiem i trzecią, bezbarwnikową, która leży pod tą ostatnią. Inaczej ma się rzecz, poczynszy od stadjum 8 komórek (Ryc. 328). To jest zarodek, przez który już przeszła równoleżnikowa płaszczyna podziału, oddzielająca mikromery od makromerów; obecnie niekażda komórka zawiera materiał wszystkich trzech stref. Jeżeli np. brak będzie w danej grupie komórek strefy barwnikowej, jeżeli w niej złożony jest np. materiał do utworzenia entodermy, to łatwo zrozumieć, że dla prawidłowego rozwoju wylaniają się tu poważne trudności. Z tych uwag wynika, że, na podstawie badań Boveriego, można było liczyć zgóry na zupełnie prawidłowy rozwój każdego z blastomerów, wyizolowanego z zarodka, w okresie 2 lub 4 blastomerów, bo każda

z tych komórek zawierała wszystkie 3 niezbędne do rozwoju warstwy twórcze, natomiast w późniejszych okresach, począwszy od 8 blastomerów, muszą się wywiązać trudności, bo niekażdy blastomer zawiera wszystkie 3 warstwy i stąd braki predestynowanego materiału nie dopuszczają do prawidłowego rozwoju, co stwierdził Driesch.

Ale z badań Boveriego nie można, zdaniem naszym, wyprowadzać wniosków, że jaja tych zwierząt nie mają zdolności regulacyjnej, ani że przyjmować jej wogóle nie potrzeba wtenczas, gdy mamy do czynienia ze wszystkimi warstwami, charakteryzującymi biegunową organizację jaja. Trzeba pamiętać, że prócz biegunowej organizacji istnieje niewątpliwie organizacja sferyczna (por. str. 266—267). Ta organizacja przy wyizolowaniu blastomerów zostaje dla całości zrujnowana, a jeżeli wytwarza się organizm prawidłowy, to musiała się dokonać regulacja.

Ze spostrzeżeń Boveriego da się wysnuć także objaśnienie wyników pracy Driescha nad zlewającymi się w jedną całość zarodkami. Różne typy rozwoju tych olbrzymich tworów objaśnia Boveri w ten sposób, że w przypadkach zachowania indywidualności niewątpliwie nastąpiły złączenia w zespół jaj o nierównoległych osiach. Natomiast w przypadkach utworzenia zharmonizowanej całości (por. str. 272 i ryc. 335), należy przypuścić takie złączenie zarodków, w którym osi jaj ustawiły się równolegle. Warstwy równoimienne przechodziły wtenczas w siebie wzajemnie, przez co organizacja tworów olbrzymich mogła stać się właściwie równomierną z organizacją jaj poszczególnych.

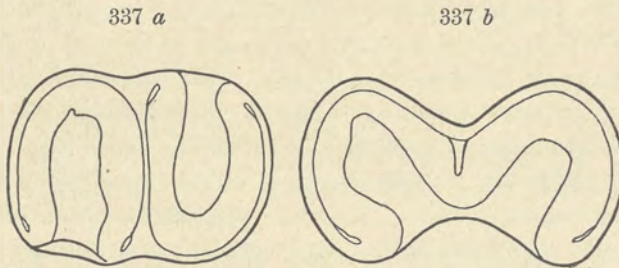
Prócz jeźowców mamy też inne grupy zwierząt, które tworzą jaja o dużych zdolnościach regulacyjnych. Do nich należą robaki. Z doświad-



Ryc. 336. Gastrula lancetnika: *a.* rozwinięta z całego jaja, *b.* z blastomeru, wyizolowanego w stadium 2-ch komórek, *c.* z blastomeru, wyizolowanego w stadium 4-ch komórek. Według *Wilsona*.

czeń, robionych nad rozwojem robaków *Cerebratulus lacteus* (Wilson) i *Cerebratulus marginatus* (Zeleny), wynika, że blastomery, wyizolowane

w okresie 2 i 4 komórek, rozwijają się zupełnie prawidłowo w małe larwy (*pilidia*). Nieprawidłowości brózdtkowania wyrównywały się w biegu rozwoju. Nawet odłamki blastuli mogły się rozwijać w prawidłową larwę.



Ryc. 337. Twory bliźniacze okresu gastruli lancetnika. Według *Wilsona*.

Ze zwierząt kręgowych niewiele gatunków badano w kierunku wartościowości twórczej komórek zarodkowych. Badania *Wilsona* nad lancetnikiem (*Amphioxus lanceolatus*) zasługują w pierwszym rzędzie na uwzględnienie. Blastomery w okresie 2 i 4 komórek rozdzielał *Wilson* przez wstrząsanie zarodków w probówkach. Porozdzielane komórki rozwijały się w całkowite zarodki. Dostawano wtedy blastule, gastrule całkowite (Ryc. 336), a nawet larwy z lukami skrzelowymi. Rozwój blastomerów z okresu 8 komórek nie tworzył już prawidłowych zarodków, choć jeszcze gastrula tworzyć się mogła.

Jeżeli przy wstrząsaniu nie nastąpiło rozdzielanie zupełne blastomerów, ale związek między nimi został rozluźniony, wtenczas wytwarzały się twory bliźniacze, ułożone w różnej pozycji względem siebie (Ryc. 337).

### 5) Ogólne wnioski z doświadczeń nad wartościowością twórczą jaj i utworzonych z nich blastomerów.

Na podstawie gruntownej analitycznej obserwacji rozwoju od samego jego początku, z uwzględnieniem organizacji jaja oraz na podstawie wyników doświadczeń, wykonanych na rozwijających się zarodkach, możemy dziś wyrobić sobie pewien pogląd na zjawisko rozwoju.

Niema wątpliwości, że każdy gatunek zwierząt ma w organizacji jaja predeterminowaną do pewnego stopnia przyszłość poszczególnych cząstek żywej materji. Wiadomo, że z jaja danego tylko zwierzę odpowiedniego gatunku rozwinąć się może, a co więcej, widzieliśmy np. z pracy *Boveriego*, że poszczególne cząstki mają pewne określone przeznaczenie rozwojowe, oraz swoje znaczenie prospektywne. Ale widzieliśmy też, że

rozwój w warunkach, stworzonych sztucznie np. po wyizolowaniu jednego z dwóch blastomerów, może wprowadzać elementy embrjonalne w sytuację odmienną, niż się to dzieje w rozwoju prawidłowym, co nie zostaje bez wpływu na cały przebieg rozwoju. Widzieliśmy np. że blastomer z okresu 2 komórek tworzy u jeźowca w rozwoju prawidłowym połowę zarodka, a ten sam blastomer wyizolowany tworzy cały zarodek. Słyszeliśmy, że po zniszczeniu jednego blastomeru w okresie 2 komórek zarodkowych żaby, powstawać może z pozostałego blastomeru, albo cały zarodek, albo jego połowa. Zależy to od położenia, w jakim się zarodek znajdował, a więc do pewnego stopnia od wpływu zewnętrznych czynników, które mogą ewentualnie wyzwolić pewne przeorganizowania wewnętrznej budowy zarodka. Widzieliśmy, że z zespolonych dwóch jaj powstawać może ewentualnie jednolita harmonijna organizacja z zatarciem indywidualności podwójnej genezy. W każdym bądź razie nie może w tych przypadkach powstać nic innego, jak tylko całość, czy część zarodka.

Z tego wszystkiego wypływa: 1) że rozwój stwarzać może pewne nowe komplikacje, nowe warunki wewnętrzne, 2) że materia żywa, wyposażona w własności twórcze, reaguje na te zmienione warunki odmiennym biegiem kształtowania, odmiennym tworzeniem różnorodności postaciowych, 3) że najdalszy szczebel, który w rozwoju takiej cząstki da się osiągnąć, jest uwarunkowany wewnętrzną predyspozycją materji, która wchodzi w okres rozwojowy. Ta predyspozycja jest bezsprzecznie w związku z organizacją elementu komórkowego, który stanowi punkt wyjścia rozwoju, a więc jaja czy blastomeru.

Te wnioski możemy powiązać z tereotycznymi systemami pojęć, o których na wstępie tego działu mówiliśmy (por. str. 246—247). O ile chodzi o to, że z jaja danego ta tylko postać, a nie żadna inna rozwinać się może, o ile chodzi o tę gwarancję, którą daje wewnętrzna budowa, czy też wewnętrzne właściwości danej cząstki, o te właściwości, które określają przyszły los tej żywej materji, — to rozwój jest zjawiskiem ewolucji, wypływającej z pewnej preformacji. Istota tej preformacji leży nie w odтворzeniu w jaju obrazu jego przyszłego losu, ale w wewnętrznej strukturze i wewnętrznych właściwościach tej żywej substancji, które gwarantują, że po wyzwoleniu rozwoju nie co innego, tyle, a nie więcej, w tem tempie, a nie w innem, wytworzyć się może. Ale to, że bieg życia rozwojowego stwarza nowe komplikacje, że ta żywa, rozwijająca się materia reaguje na te zmiany wewnętrznych warunków, to wszystko wchodzi już w dział epigenezy. Jeżeli blastomer z okresu dwóch komórek tworzy u jeźowca w zespole z drugim blastomerem pół zarodka, a po wyizolowaniu cały zarodek, to jest to objawem reakcji na stworzone w biegu

rozwoju odmienne wewnętrzne warunki. Że to się stać mogło, to jest wyrazem zjawiska epigenezy.

Tak więc ewolucja, czyli preformacja, i epigeneza, te dwie antytezy dawniej, dziś w świetle badań eksperymentalnych łączą się w jedno zjawisko. Rozwój jest, jak się wyrażał Driesch, ewolucją epigenetyczną. Jeżeli tak, to w jej kombinacji powinien przeważać czasem jeden, czasem drugi czynnik. I czyż tak nie jest? Widzimy to, studując każdy niemal gatunek w biegu jego ontogenezy, w czasie historii tworzenia się tego jestestwa. Widzimy to, gdy porównujemy właściwości twórcze i zdolność różnicowania, czy przeróżnicowywania w komórkach zarodkowych różnych gatunków zwierząt. Obecnie, znając już ten materiał, możemy się powoływać na omówione fakty. Widzieliśmy, że w jaju żółwca istnieje pewna struktura wewnętrzna, która niewątpliwie warunkuje np. proces brózdowania. Rozdzielone blastomery brózdkują nie jak całe jajo, ale jak jego część składowa. Tworzy się jakby połowa blastuli, jakby niedomknięty pęcherzyk, — wszystko to jest przecie następstwem wewnętrznej struktury jaj, wszystko to — to objaw preformacji. Ale oto później zamyka się ta blastula, powstaje twór zupełnie taki, jak w prawidłowym rozwoju całości jaja i odtąd zaczyna się rozwój, w którym nie można się dopatrzeć objawów ewolucji: to, co z części, bo z jednego blastomeru wyszło, rozwija się jak całość. Teraz więc przeważała epigeneza.

Tak samo u innych zwierząt, których rozwój analizowaliśmy powyżej, widzieliśmy, jak czasem więcej zaakcentuje się preformacja, czasem epigeneza. Jaja żaby, ze swoją, tak ładnie przez Roux'a zanalizowaną, mozaikową pracą rozwojową, jaja żebroplawów, mięczaków i t. d. — te wszystkie jaja, w których zjawisko rozwoju przebiega mozaikowo, są to typy, w których preformacja przeważa. Przeważa, powiedzieliśmy, ale nie dominuje. Choć po zniszczeniu jednego blastomeru żaby mogą powstawać hemiblastule, hemigastrule, hemiembrjony, to jednak wiemy, że w pewnych warunkach powstać mogą i całe zarodki. Choć u żebroplawów blastomery rozdzielone dają oddzielne larwy, choć ilość szeregów wiosłek u tych larw karłowatych nie przekracza w sumie ogółu szeregów wiosłkowych larwy, która się rozwinęła z całego jaja, to jednak już np. każda karłowata larwa tworzy sobie oddzielny biegunowy organ zmysłowy. W tych przypadkach przeważa typ ewolucji, którego wyrazem jest rozwój mozaikowy, ale i tak widać objawy epigenezy.

Postarajmy się na znanym nam materiale pojęcie to trochę bliżej zanalizować. Jeżeli przez epigenezę będziemy rozumieć zdolność reagowania na stworzone nowe warunki wewnętrzne, to to zjawisko epigenezy będzie w bliskim związku ze wspomnianem wielokrotnie pojęciem regulacji. Wszakże przy regulacji dokonywa się przywrócenie stanu pierw-

tnego, w którym rozwój odbywać się może także prawidłowo. Przy regulacji odtwarza się struktura wewnętrzna składników, które się mają rozwijać jak całość, — ta struktura przekształca się w biegu rozwoju tak, że część całości zyskuje organizację całości. Ale na te przeróżnicowania wewnętrzne trzeba czasu. Jeżeli rozwój idzie prędzej, niż przeróżnicowanie, wtedy nie może dokonać się regulacja, i część będzie się wtedy rozwijała jak część, a nie jak całość. To też, gdy widzimy, że regulacja się nie dokonała, to jeszcze nie znaczy, że zdolności regulacyjnej niema, — może to tylko znaczyć, że rozwój szedł szybciej, niż przeorganizowanie nastąpić tu mogło.

W pojęciach epigenetyki zawarta jest zdolność reagowania na wpływy wewnętrzne i zewnętrzne, a więc tkwi w tem także regulacja. Po tem, co powiedzieliśmy, widzimy, że skutek epigenetyki zależy także od właściwości materiału, na którym toczy się gra rozwojowa, a więc zagwarantowanego przez preformację ustalenia organizacji. Im to ustalenie, ta trwałość, niezmiennosc organizacji jest większa, im tempo możliwej reorganizacji wolniejsze, tem słabsze będą objawy zjawisk epigenetycznych.

### **6) Wartościowość blastomerów zarodków polispermicznie poczętych.**

Jako uzupełnienie rozdziałów, streszczonych powyżej, omówimy pokrótce wyniki badań nad rozwojem zarodków, poczętych polispermicznie; jakkolwiek są one odstępstwem od prawidłowego kształtowania rozwoju zarodka, ale analiza zjawisk rozwojowych tych zarodków rzuca ważne światło na problemat rozwoju prawidłowego.

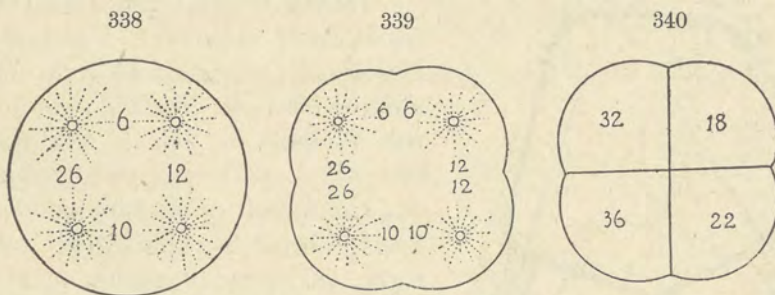
Omawiając zagadnienie wartościowości blastomerów przy prawidłowym rozwoju przyjmowaliśmy, jako regułę rozmnażanie komórek embrjonalnych drogą prawidłowej karjokinezy. Z ogólnych zasad histologii wiadomo, że każda z dwóch komórek potomnych, które powstają przez podział komórki macierzystej, dostaje z niej połowę plazmy, i połowę substancji chromatynowej, jednakże rozmieszczonej w pełnej liczbie chromosomów, właściwej danemu gatunkowi. Jeżeli więc jajo jeźowca, zapłodnione monospermicznie, zawierało np. chromatynę, ugrupowaną w 36 chromosomach, to w każdym blastomerze spotkamy również 36 chromosomów, które powstały przez podział każdego z chromosomów zapłodnionego jaja. Różnice, mogące się w biegu rozwoju ujawnić w wartościowości poszczególnych blastomerów, są następstwem różnorodności plazmy komórek, która nie była w jaju we wszystkich cząstkach równowartościowa; różnice te potęgowały się w biegu rozwoju. Nie są one następstwem różnorodności jąder, które

stale zawierają tę samą ilość chromosomów i powtarzającą się ich jakość. Inaczej ma się rzecz w zarodkach, zawdzięczających swe powstanie polispermii. Studja odnośnie przeprowadził T. Boveri w swej pracy znakomitej, omawiającej wyniki badań rozwoju jaj jeźowców, zapłodnionych polispermicznie.

Jeżeli do jaja wnikną równocześnie dwa lub trzy plemniki, to karjokineza przebiega zupełnie odmiennie. Boveri wykazał, że przy podwójnym zapłodnieniu następuje podział jaja nie, jak zwykle, na dwa, w następnym stadium na cztery blastomery, ale takie jajo dzieli się równocześnie na 3 albo na 4 komórki. Już z dawniejszej pracy Driescha było wiadomem, że zarodki poczęte polispermicznie mają bardzo słabe widoki rozwoju, który najczęściej nie przekracza blastuli. Umotywowanie tego zjawiska znalazł Boveri w gruntownym zbadaniu i zanalizowaniu przebiegu pierwszej karjokinezy takich dispermicznie zapłodnionych jaj jeźowca.

Centrosomy, wprowadzone z plemnika do jaja, dzielą się, między nimi rozpinają się wrzecionka karjokinetyczne i tworzy się w ten sposób wielobiegunowa, np. czterobiegunowa figura karjokinetyczna. Równocześnie jądra plemników kopulują z jądrem żeńskim w jednolite jądro. Karjokinetyczna figura układa się czasem w jednej płaszczyźnie, czasem w dwóch. W innych przypadkach jajo zawiera trójbiegunową figurę mitotyczną, co jest następstwem podziału jednego centrosomu na dwa potomne z współdziałaniem niepodzielonego centrosomu drugiego plemnika.

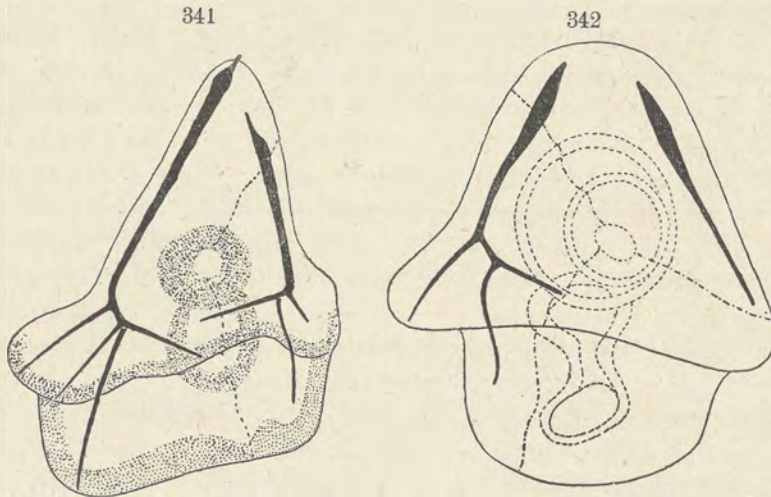
Jądro, które, jak była mowa, powstało z kopulacji jądra żeńskiego z dwoma jądrami męskimi, rozpada się na chromosomy, które rozmiesz-



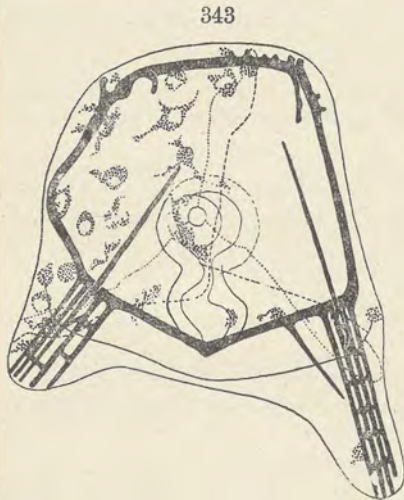
Ryc. 338–340. Schemat rozmieszczenia chromosomów w dispermicznie zapłodnionym jaju jeźowca w czasie pierwszego podziału równocześnie na cztery blastomery. Według Boveriego.

czają się w poszczególnych wrzecionkach (Ryc. 338). Rozmieszczenie samo jest sprawą wyłącznie przypadku. Każdy chromosom dzieli się na dwa chromosomy potomne, przesuwane się do przeciwległych centrów. Na rycinie 338 podane są liczby, wskazujące, ile chromosomów dostało

się do wrzecionka, a potem, ile weszło w sferę poszczególnych centrów (Ryc. 339). Chromosomy, zgrupowane przy centrach, pochodzące z sąsiednich wrzecionek, łączą się w jądra, które będą mieć nierówną ilość chromosomów (Ryc. 340). Równocześnie następuje podział jaja na 4 blastomery.



Ryc. 341—343. Pluteusy jeżowców rozwinięte z jaj dispermicznie zapłodnionych. Czarno wyrysowany szkielet, w którym uderza niewykończona symetria i wyraźne braki składników. W zarodku wyrysowany kreskami przewód pokarmowy i podział zarodka, odpowiadający terytorjum pierwszych blastomerów. Według *Boveri*ego.



Dalszy rozwój tych zarodków poli-spermicznie poczętych wykazał słabą żywotność. Śmiertelność była znaczna, ale pewna ilość doszła do stadium larwy. Pluteusy te jednak, jak wskazują ryc. 341—343, wykazywały duże nieprawidłowości organizacyjne, niejedno krotnie braki zupełne części szkieletowych, zaburzenia symetrii, nieprawidłowe rozmieszczenie komórek barwnikowych itd. Dokładniejsza analiza przyczyn tych nieprawidłowości wskazuje na to, że od samego początku wartościowość twórcza blastomerów była różna.

Wiemy z doświadczeń, opisanych w rozdziałach poprzednich, że zarodek zapłodniony monospermicznie, ma blastomery w początkowych okresach brózdowania równoważnościowe pod względem twórczym. Brózdki, bie-



gnące południkowo, dzielą plazmę jaj w ten sposób, że różnorodności plazmy tu być nie może: ponieważ jądra takich monospermicznie poczętych zarodków są we wszystkich blastomerach równowartościowe, więc niema powodu do przypuszczenia, żeby twory, rozwijające się z tych blastomerów, mogły się różnić od siebie. Istotnie obserwując larwy, które rozwinęły się z wyizolowanych blastomerów, nie widzimy między nimi różnic. Innego rezultatu oczekiwać należy z rozwoju polispermicznych jaj. Widzieliśmy, że z wiolobiegunowej karjokinezy wytwarzają się nierówne jądra. Mają one w swym składzie nierówną ilość chromosomów, a nadto chromosomy te pod względem jakościowym są rozmaicie dobrane. To też ta nierówność w ilości i jakości chromosomów jest podstawą nierównowartościowości tych jąder. Jeżeli plazma każdego z tych czterech blastomerów jest jeinaka, w takim razie różnice w jądrach muszą być podstawą różnic w wartościowości blastomerów. Że tak rzeczywiście jest, o tem się przekonał Boveri nie tylko obserwując larwy, które się wytworzyły z jaja polispermicznego, rozwijającego się jako całość, ale także izolując blastomery w okresie równoczesnego podziału jaja na cztery pierwsze komórki. Izolacji tej dokonał Boveri metodą Herbst'a (woda morska nie zawierająca wapnia — por. str. 267). Rozwój takich wyizolowanych blastomerów dawał bardzo różne wyniki: jeden blastomer rozwijał się w blastulę i w tym okresie zarodek obumierał, inny tworzył stos nieprawidłowo zorganizowanych komórek, trzeci dochodził do stadjum gastruli, czwarty dosięgał w rozwoju stadjum pluteusa.

Z tych doświadczeń wynika bezspornie, że wewnętrzne czynniki twórcze mają swe zawiązki niezawodnie w jądrze jaja. Jeżeli na tej zasadzie nie mamy prawa monopolizować dla jądra zlokalizowania w niem zawiązków kształtowania przyszłego ustroju i nie możemy wykluczyć w tem udziału plazmy w kształtowaniu, to jednak o wartościowości twórczej blastomerów decyduje także niewątpliwie skład jakościowy jądra i dobór jego chromosomów.

### **7) Wpływ czynników zewnętrznych na bieg kształtowania zarodka.**

Zjawiska rozwoju żywej materji przebiegają stale w pewnem ustosunkowaniu do wpływów świata zewnętrznego, który u zwierząt, zwłaszcza rozwijających się poza łonem matki, może bezpośrednio działać na rozwijającą się żywą materję. U zwierząt, rozwijających się wewnątrz organizmu matki, wpływ ten jest do pewnego stopnia ograniczony, a w nie-

których razach prawie niepodobna przypuścić, aby dane czynniki oddziaływały na zarodek w tych warunkach.

Czynniki, mogące mieć wpływ na rozwój, dadzą się podzielić według typów energii, a więc można mówić o czynnikach mechanicznych, do których należeć także będzie oddziaływanie siły ciężkości, chemicznych — tu należy omówić zmiany w składzie chemicznym otaczającego środowiska, — osmotycznych, cieplnych i świetlnych. Energia elektryczna i magnetyczna nie wchodzi w rachubę.

a) **Wpływ czynników z zakresu energii mechanicznej.** Już sama budowa niektórych jaj zwierzęcych zdawała się wskazywać na to, że siła ciężkości ma znaczenie przy organizacji jaj, a więc stąd nasuwało się przypuszczenie, czy ona ma także wpływ na zjawiska rozwoju. O znaczeniu jej dla organizacji świadczyło biegunowe zorientowanie ułożenia cząstek np. jaja żabiego, w którym na biegunie animalnym ułożone są cząstki najlżejsze, na biegunie odżywczym cząstki o największym ciężarze gatunkowym. Wiemy o tem, że biegun twórczy pokryty jest ciemnym barwnikiem, podczas gdy biegun odżywczy jest jasny. Pflüger, zwracając uwagę na fakt, że kierunek pierwszej brózdy jest prostopadły do poziomu, czyli jest ten sam, co kierunek działania siły ciężkości, przypuszczał, że siła ciężkości może mieć kształtujące znaczenie dla tworzącego się zarodka.

Ażeby bliżej zbadać, czy prawidłowe działanie siły ciężkości jest potrzebne dla normalnego rozwoju jaj płazów i stwierdzić, jaki jest wpływ tego czynnika, umieszczał Pflüger zapłodnione jaja żaby w przymusowym położeniu. Jak mówiliśmy poprzednio (por. str. 255), można to osiągnąć w ten sposób, że daje się tylko bardzo nieznaczny ilość wody, przeznaczonej do napęcznienia galarety. W ten sposób jaja pozostają w nadalnym im początkowo położeniu. Pflüger, nachylając pod większym lub mniejszym kątem płytkę, na której umieszczono jaja zapłodnione, stwierdził, że pierwsza brózda nie stosowała się wtenczas do kierunku osi jaja, wyznaczonego jego wewnętrzną organizacją, ale do kierunku działania siły ciężkości. Według Pflügera płaszczyzna podziału tworzyła wtedy kąt z osią jaja, o wielkości zależnej od nachylenia płytki. Jeżeli siła ciężkości wyznacza kierunek pierwszej brózdy, to także i ułożenie organów w zarodku jest od niej zależne. W ten sposób kierunek rozwoju zależałby od działania siły ciężkości, której przypisaćby należało wpływy kształtujące.

Doświadczenia O. Schultzego nad zarodkami żab, które były ustawiane w przymusowym położeniu i odwracane, zdawały się potwierdzać te przypuszczenia. Schultze stwierdzał mianowicie bardzo duży procent zarodków, rozwijających się nieprawidłowo, lub obumierających. Z doświadczeń

tych wyprowadzał Schultze wnioski o niezbędności siły ciężkości, jako czynnika rozwojowego, którego działaniem jest stwarzanie biegunowości jaja.

Jednakże późniejsze prace Roux'a, który, utwierdziwszy kulturę rozwijających się jaj żaby na obwodzie koła, obracał ją tak, że działalność siły ciężkości, wskutek ustawicznych zmian jej kierunku działania była unięściwiona, dalej doświadczenia Katharinaera, który przy pomocy prądu wody zmieniał ustawicznie pozycję jaja i tem samem zmieniał kierunek działania siły ciężkości, — przemawiają stanowczo przeciw zapatrywaniu, że siła ciężkości jest warunkiem rozwoju. Praca Borna wykazała dalej, że w jajach, którym nadano przymusowe położenie, właściwie ustaloną w swem położeniu jest tylko zewnętrzna warstwa korowa jaja. Pokłady żywej materji, leżące pod nią, nie są ustalone topograficznie tak, ażeby one nie mogły rotować pod tą warstwą korową. Otóż przy przemianie położenia jaja zmienia się też, choćby pod warstwą powierzchniową, jego organizacja wewnętrzna. To też to wewnętrzne przegrupowanie, ta wewnętrzna reorganizacja daje możność prawidłowego rozwoju. Doświadczenie Morgana i Moszkowskiego przemawiają również przeciw możliwości uznania siły ciężkości za czynnik niezbędny dla rozwoju, oraz za czynnik bezpośrednio kształtujący.

Jeżeli mogłaby być mowa wogóle o wpływie kształtującym, to tylko o wpływie pośrednim w tem znaczeniu, że siła ciężkości jest momentem, wpływającym na uorganizowanie się substancyj składowych jaja, a dopiero organizacja jaja warunkuje prawidłowość i kierunek rozwoju embrjonalnego. Czynniki więc wewnętrzne, nie zewnętrzne, są w pierwszej linii odpowiedzialne za bieg zjawisk rozwojowych.

Silniej niż siła ciężkości działa mechanicznie na rozwijające się jaja siła odśrodkowa. Pierwsze doświadczenia w tym kierunku zawdzięczamy O. Hertwigowi. Bezpośrednio lub w 3 godziny po zapłodnieniu jaja żabie umieszczono na centryfudze, normując natężenie działania siły ciężkości przez zwiększanie lub zmniejszanie długości promienia wirownicy. Jaja, poddane wirowaniu bezpośrednio po zapłodnieniu, wykazywały większą wrażliwość niż wirowane później (bezpośrednio przed pierwszą brózdą). Przy zbyt dużem działaniu siły odśrodkowej zarodki obumierały, jeżeli jednak natężenie nie przekraczało pewnych granic, wtedy zmieniał się typ bródkowania. Z doświadczeń O. Hertwiga wynika, że można tą drogą uzyskać obrazy wszystkich przejść od bródkowania całkowitego do cząstkowego, jakim jest, jak wiemy, bródkowanie gadów i ptaków. Widać więc przy słabszem działaniu częściowe tylko pobródkowanie bieguna odżywczego, w doświadczeniach natomiast z dużem natężeniem siły odśrodkowej widać typ zupełnie tarczowego bródkowania, więc nie-

pobrózdowną półkulę odżywczą, a na biegunie twórczym tarczę zarodkową ewentualnie ze szczelinowatą jakby spłaszczoną jamą blastuli. Charakterystyczną cechą dalszego rozwoju było utworzenie gastruli o bardzo dużym czopie żółtkowym.

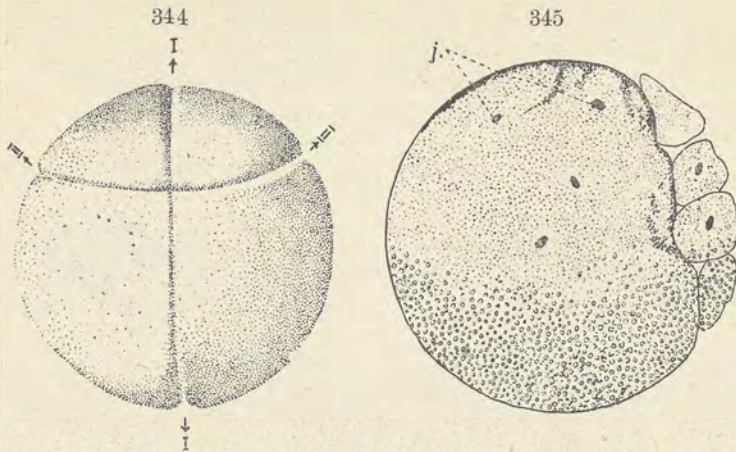
Siła odśrodkowa, działając mocniej, niż siła ciężkości, jest w stanie dużo gruntowniej przeprowadzić warstwowe rozsegregowanie materiału, z którego zbudowane jest jajo. Gdy organizacja jego szła tylko pod działaniem siły ciężkości, to, oprócz przeważnej ilości deutoplazmy, była na biegunie odżywczym także i protoplazma, która, choć wolniej niż na biegunie twórczym, była w stanie prowadzić podział materiałów na biegunie odżywczym. Natomiast tu przy działaniu siły ciężkości dokonało się zupełne przesunięcie deutoplazmy na biegun odżywczy. Deutoplazma sama się nie dzieli, tylko podział jej jest przeprowadzony przez protoplazmę. Gdy ta cała protoplazma została stamtąd odsunięta (ku biegunowi twórczemu), to niema już aktywnej substancji żywej i wtedy ta część jaja pozostaje niepodzielona.

Praca Morgana potwierdziła rezultaty O. Hertwiga i równocześnie wykazała, jak różne potworności mogą powstawać pod wpływem działania siły odśrodkowej (połowiczne zarodki, zarodki ze *spina bifida* itd.), oraz omawia argumenty, które przemawiają za tem, że działanie siły odśrodkowej uszkadza biegun wegetatywny.

Z tych prac eksperymentalnych wynikało także stwierdzenie zdolności reorganizacyjnej budowy jaja, co na podstawie badań mikroskopowych materiału centryfugowego wykazał Gurwitsch.

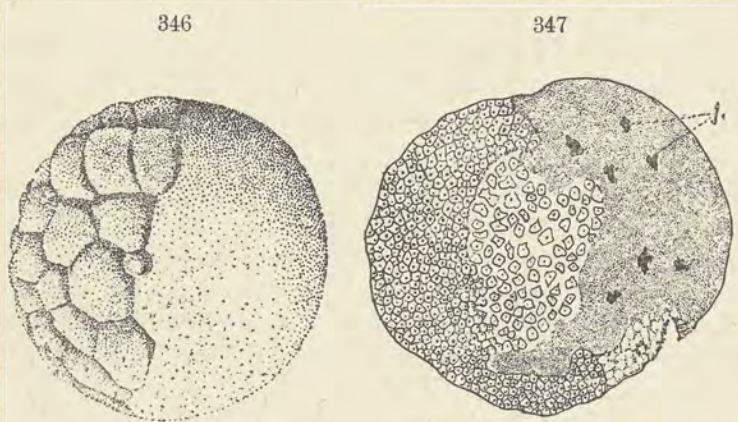
Wyniki doświadczeń nad wpływem działania siły odśrodkowej na przebieg rozwoju znalazły istotne pogłębienie w pracy B. Konopackiej. Autorka badała w zakładzie embr.-biolog. Uniw. Jagiell. wpływ działania wirownicy na poszczególne stadja brózdkowania, uwzględniając przytem ewentualne zjawiska regulacyjne. Ponieważ czas trwania poszczególnych stadiów brózdkowania jest zbyt krótki, ażeby spodziewać się można było wpływu wirowania przez ten okres, przeto bieg brózdkowania przedłużała Konopacka przez oziębienie kultury lodem.

Badania Konopackiej potwierdziły dotychczasowe nasze wiadomości o wpływie siły odśrodkowej na jaja w okresie przed pierwszą brózdą. Zarodki, poddane wirowaniu w okresie 2 blastomerów, wykazywały przesunięcie boczne drugiego systemu brózd (Ryc. 344), a w późniejszych okresach połowiczne (Ryc. 345) lub cząstkowe brózdkowanie, czasem wytworzenie połowicznych zarodków, a więc powstały hemiblastule (Ryc. 346) i hemigastrule (Ryc. 347). Konopacka stwierdziła, jako całkiem nowy fakt, że w efekcie działania siły odśrodkowej na zarodka jest stadium 8 blastomerów stadium krytycznym. Wtedy, jak wiemy, tworzy się



Ryc. 344. Zarodek żaby, rozwinięty z jaja, które po podziale na 2 blastomery było wirowane przez pięć godzin. Mamy przed sobą stadium 4 blastomerów, z których dwa są mniejsze, dwa większe. I. pierwsza brózda, II. drugi system brózd; strzałka, wzniesiona w górę, oznacza stronę bieguna twórczego, strzałka, zwrócona w dół, stronę bieguna odżywczego. Według *Br. Konopackiej*.

Ryc. 345. Zarodek w późnym okresie brózdowania. Rozwój wyszedł z jaja, cytryfugowanego w 2 godziny po zapłodnieniu. Brózdowanie toczy się tylko w części zarodka. Część niepodzielona zawiera jądra (*j*) z niewyodrębnionymi terytorjami plazmatycznymi. Według *Br. Konopackiej*.

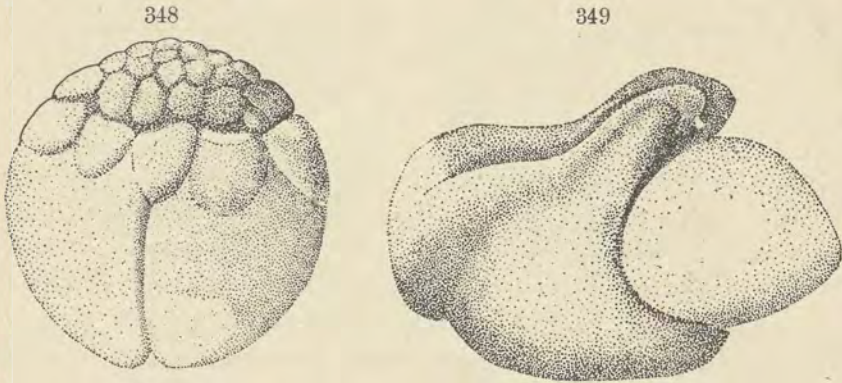


Ryc. 346. Połowiczna blastula. Rozwój wyszedł z jaja, cytryfugowanego w 2 godziny po zapłodnieniu. Według *Br. Konopackiej*.

Ryc. 347. Połowiczna gastrula. Materiał, jak w ryc. 346. Według *Br. Konopackiej*.

brózda równoleżnikowa, oddzielająca komórki części animalnej od wegetatywnej. Jeżeli ta płaszczyzna podziału jest istotnie ścianą, więc realną przegrodą między obu temi częściami zarodka, w takim razie po-

winno nastąpić oddzielne organizowanie jednej i drugiej części zarodka. Jeżeli jednak obie części są w taki sposób rzeczywiście wyodrębnione, wtedy siła odśrodkowa powinna wywołać przegrupowanie materiałów plazmatycznych w zarodku jako w całości. Gruntownie przeprowadzone



Ryc. 348. Brózdowanie zarodka żaby, obejmujące odcinek ponad pierwszą horyzontalną brózdą. Rozwój wyszedł z zarodka centryfugowanego w okresie 8 blastomerów. Według *Br. Konopackiej*.

Ryc. 349. Zarodek żaby, stadium neuruli, z zaburzeniami, wywołanymi wirowaniem. Ogromny nieobróśnięty czop żółtkowy. Według *Br. Konopackiej*.

studjum cytologiczne materiału eksperymentalnego, które wykonała B. Konopacka, wykazało słusność pierwszego zapatrywania: od chwili pierwszej brózdki równoleżnikowej zarodek nie stanowi jednolitej organizacyjnie całości. Przegrupowanie cząstek odbywa się zupełnie oddzielnie ponad i pod tą horyzontalną brózdą. Ponad równoleżnikową brózdą dzielić się będą komórki stanowiąc jakby całość, pod nią zaś dzielią się elementy najpierw przy samej brózdzie (Ryc. 348), potem podział obejmuje tereny coraz bardziej do odżywczego bieguna zbliżone. Czasem jednak podział ten nie obejmuje dokładnie wegetatywnego odcinka. Widać wtedy nieraz już w neuruli duży czop żółtka (Ryc. 349), którego opanować nie mogą komórki, schodzące z okolic bieguna twórczego.

Zaburzenia, wywołane wirowaniem, może zarodek w biegu rozwoju w wielu przypadkach uregulować tak, że wynikiem rozwoju będzie prawidłowo zbudowany ustrój. Analiza zjawiska regulacji, przeprowadzona przez Konopacką po zaburzeniach, wywołanych wirowaniem, przemawia za tem, że regulacja ta nie jest zjawiskiem ściśle fizycznym, ale że dokonywa się ona z biegiem i z postępem rozwoju zarodka. Opóźnienie tempa rozwoju (obniżenie temperatury otoczenia) powoduje równocześnie opóźnienie regulacji.

Wszystko, co mówiliśmy dotąd o znaczeniu siły ciężkości i odśrodkowej na rozwój, odnosiło się do jaj i zarodków płazów, mających niezbyt wielkie zasoby deutoplazmy, które w zwykłych warunkach mogą być opinane przez protoplazmę. Interesującym jest stwierdzenie tego problemu dla jaj i zarodków bardzo bogatych w deutoplazmę, jakimi są jaja ptaków. U tych zwierząt w jaju widać organizację biegunową ze zgrupowaniem całej protoplazmy w tarczę, leżącą na powierzchni żółtka. Protoplazma jest lżejsza, to też jakkolwiek bądź położy się jajo, tarcza zarodkowa znajdzie się zawsze na jego górnej powierzchni.

Badania nad wpływem siły ciężkości na rozwój, oraz siły odśrodkowej, przeprowadził K. Hessek w zakładzie biolog.-embrjolog. Uniw. Jag. na jajach kury. Techniczne trudności wynikały tu: z konieczności prowadzenia doświadczeń w temperaturze 37°, z trudności kontroli zarodków, zamkniętych w skorupie, ale przede wszystkim z trudności ustalenia położenia zarodka wewnątrz skorupy. Wszystkie te trudności pokonał Hessek: doświadczenia robione były w pokoju, zamienionym całkowicie na termostat, w którym stale utrzymywano 37°; w skorupę wapienną wstawiał Hessek okienko z miki, wmurowanej gipsem w skorupę. Ustalenie jaja robione było przez przebicie całego jaja dwoma sztyletami tak, żeby kula żółtkowa ze swą tarczą zarodkową nie mogła obracać się wewnątrz osłon, względnie białka, otaczającego żółtka dookoła.

Hessek badał rozwój jaja kury w położeniu przymusowym, na klinostacie i na wirownicy.

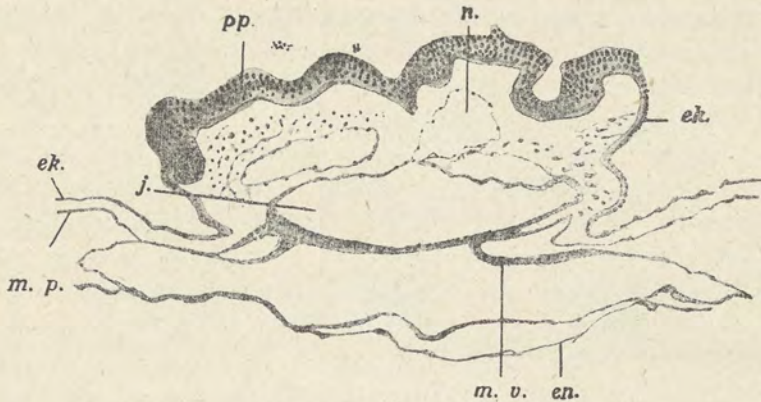
Rozwój zarodka kury w położeniu przymusowym z ustawieniem tarczy zarodkowej pochylonej o 30—90° nie wykazuje żadnych znamion; jeżeli się



Ryc. 350. Tarcza zarodkowa kurczęcia z okresu organów pierwotnych. Cewka nerwowa niezamknięta. Pod nią struna grzbietowa. Rozwój wyszedł z jaja, które rozwijało się 48 godzin w przymusowym położeniu, odwrócone o 180°. Według K. Hesseka.

jednak odwróci jajo o 180° tak, że tarcza zarodkowa znajduje się na dolnej stronie, wtenczas występują poważne zmiany w organizacji zarodka. Widać wtedy zahamowanie w zamykaniu się rynienki rdzeniowej (Ryc. 350), albo też widać, że płyta rdzeniowa rozrasta się mocno, ale nawet rynienki utworzyć nie może (Ryc. 351). Czasem się ta płyta fałduje, ale nieregularnie, nie tworząc właściwych fałdów rdzeniowych. Nasuwało się

pytanie, czy te zmiany są rzeczywiście następstwem zmienionego kierunku działania siły ciężkości, czy też ucisku, który musi wywierać żółtko na tarczę zarodkową, gdy ta ostatnia leży pod kulą żółtka, przycięciona jej ciężarem. To ostatnie przypuszczenie okazało się słuszne.



Ryc. 351. Tarcza zarodkowa kurczęcia z okresu tworzenia organów pierwotnych w położeniu przymusowym zarodka przy odwróceniu o 180° przez 48 godzin. *ek.* — ekto-derma, *en.* — entoderma, *j.* — jelito, *mp.* — mezoderma ościenna, *mv.* — mezoderma trzewiowia, *n.* — naczynie krwionośne, *pp.* — płyta pierwotna. Według *Hesseka*.

Podstawę do takiego osądzenia stanowią wyniki badań *Hesseka* nad zachowaniem się zarodków kury, rozwijających się na klinostacie. Klinostatem nazywamy przyrząd, w którym oś, ustawiona poziomo, wykonywać może powolny, pełny ruch obrotowy. Jeśli na tarczy, umocowanej na tej osi, ustawiamy materiał, służący do badań, to przy obrocie osi zmieniać on będzie ustawicznie swe położenie w stosunku do działania siły ciężkości. Te ciągle zmiany kierunku działania siły ciężkości zniweczą właściwie całkowicie jej wpływ. Spostrzeżenia *Hesseka* wykazały, że między rozwojem na klinostacie, a rozwojem w zwykłych warunkach niema żadnej różnicy a że działanie siły ciężkości, zmieniającej w każdym następnym momencie kierunek działania jest równoważne z brakiem działania tejże siły, zatem określona działalność siły ciężkości bynajmniej nie jest kształtującym czynnikiem rozwoju.

Wreszcie doświadczenia nad zarodkiem ptaków, rozwijającym się na wirownicy, wykazały identyczne prawie zmiany z powyżej opisanymi, wynikającymi z rozwoju w przymusowym położeniu z odwróconą w dół tarczą. Ponieważ przy mocnym wirowaniu jaj w położeniu przymusowym, z tarczą odwróconą w przeciwnym kierunku niż oś centryfugi, żółtko musi wywie-



rać ucisk na tarczę zarodkową, przeto mamy tu ten sam moment przyczynowy, który poznaliśmy przy opisie zarodka odwróconego o  $180^{\circ}$ .

Tak więc i u tej grupy zwierząt siła ciężkości nie jest ani warunkiem rozwoju, ani czynnikiem, kształtującym w biegu rozwoju.

**b) Wpływ temperatury na zjawiska rozwoju.** Wiemy z zasad biologii ogólnej, że warunkiem utrzymania życia jest nieprzekraczalność zasadniczych punktów natężenia energii, oddziaływującej na żywą materję. Przekroczenie tych zasadniczych punktów musi wywołać zaburzenia prawidłowych funkcij życia, zaburzenia w organizacji żywej materji, zatrzymać albo zmienić bieg rozwoju, lub ostatecznie sprowadzić śmierć.

Dla zwierząt o zmiennej temperaturze ciała (zwierzęta poikilotermiczne) są te punkty zasadnicze, a więc punkt minimum i maksimum znacznie dalej od siebie odsunięte, aniżeli dla zwierząt o stałej temperaturze ciała (zwierzęta homojotermiczne). U tych ostatnich, zwłaszcza dla zarodka, temperatura musi być zachowana ściślej i zmiany, zwłaszcza znaczniejsze, dopuszczalne są chyba na stosunkowo krótki okres czasu. Rozwój zarodków żaby ma np. swe minimum przy mniej więcej  $0^{\circ}$  do  $2^{\circ}$ , optimum od  $22^{\circ}$ — $24^{\circ}$ , a maximum  $24^{\circ}$ . Dla zarodków kureczęcia podają minimum przy  $24^{\circ}$ , optimum przy  $38^{\circ}$ , maximum przy  $32^{\circ}$ . U ryb, żyjących w wodach górskich: pstrąga, łososia, najwyższa temperatura, którą zarodki przenieść mogą, jest  $12^{\circ}$ , podczas gdy ryby o lęgu letnim mają maximum temperatury wyższe.

Z badań dawniejszych O. Hertwiga wynikało, że temperatura ma duży wpływ na tempo rozwoju. Wykazał on, że w granicach optymalnych temperatury tempo rozwoju jest tem szybsze, im wyższą jest temperatura. Ścisłe oznaczenie tego wpływu podjęto dopiero jako próbę zastosowania prawa van't Hoffa do zjawisk rozwojowych. Treścią tego prawa jest określenie stosunku temperatury do tempa reakcyj chemicznych, których przebieg jest dwa do trzech razy szybszy przy podniesieniu temperatury otoczenia o  $10^{\circ}$ . Ponieważ podstawą, na której rozgrywają się zjawiska biologiczne, są w wielu razach reakcje chemiczne, przeto rozpoczęto prace w celu sprawdzenia, jakie zjawiska biologiczne stosują się do prawa van't Hoffa. Badano też pomiędzy innymi tempo rozwoju. Praca Petera robiona była na jeżowcach i z badań tego autora wynika, że w granicach temperatur, najkorzystniejszych dla rozwoju, tempo jego stosuje się ściśle do prawa van't Hoffa. Na  $10^{\circ}$  różnicy temperatur otoczenia jest współczynnik przyspieszenia tempa rozwojowego  $Q_{10} = 2.75$  dla jeżowca *Sphaerechinus*,  $2.13$  dla jeżowca *Echinus*. Peter użył też cyfry, podane dawniej przez Hertwiga, dla rozwoju żaby. Z przeliczeń tych wynika, że współczynnik  $Q_{10}$  dla żaby jest wyższy: wynosi on przeciętnie  $2.86$ .

Przekroczenie pewnej optymalnej temperatury powoduje zmianę wartości tego współczynnika. Pochodzi to z uszkodzenia organizacyjnego substancji żywej pod wpływem podniesionej temperatury.

Kiedy podnosząc lub obniżając temperaturę zbliżamy się do punktów zasadniczych życia, wtenczas zmienia się nie tylko tempo zjawisk rozwojowych, ale równocześnie stwierdzić możemy zmiany morfologiczne w przebiegu rozwoju. Doświadczenia Driescha, prowadzone na jajach jeźowców, wykazały, że jaja, wystawiane na działanie wyższej temperatury przed zapłodnieniem, ujawniają zmiany już w przebiegu zapłodnienia. Można stwierdzić np. opóźnienie w kopulacji jąder, czasem polispermiczne zapłodnienie. Przy jeszcze znaczniejszem podniesieniu temperatury porażenie plazmy jaja jest tak znaczne, że ona nie reaguje nawet na wniknięcie polispermiczne plemników. Główki ich pozostają w warstwie korowej jaja, koło ich centrosomów nie tworzą się gwiazdy promieni plazmatycznych i, ściśle biorąc, nie dochodzi wcale do rozwoju.

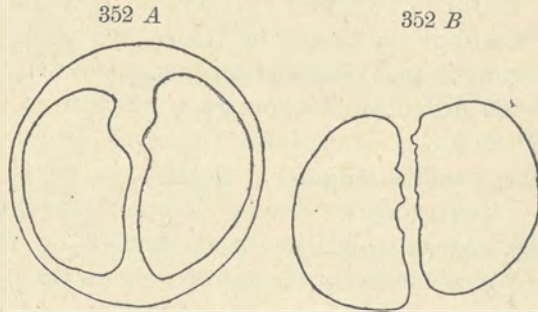
Wystawienie jaj jeźowców na działanie wyższej temperatury po zapłodnieniu wywołuje poważne zaburzenia w przebiegu brózdowania (Driesch). Temperatura 26—31°, działająca na jaja przez 10 minut, powoduje, że już w stadium 2 blastomerów widać zupełnie inne wzajemne ustosunkowanie obu komórek. W zwykłych warunkach, choć komórki oddzielią się od siebie, to jednak utrzymuje się między nimi wyraźny związek, tylko powierzchnie zetknięcia są nieco przyplaszczone. Po oddziaływaniu podniesionej temperatury stwierdził Driesch, że dwa blastomery niedługo po utworzeniu pierwszej brózdki zupełnie się od siebie oddzielają. Widać wtedy, że ich powierzchnie są jakby odłamane od siebie, jakby poszczerbione (Ryc. 352). W późniejszych okresach brózdowania wrzcionka karjokinetyczne układają się inaczej niż zwykle, tak, że płaszczyzny podziału komórkowego nie przechodzą prawidłowo i cała orientacja komórek jest odmienna niż zwykle. I tu widać, że zespół elementów jest po części zbyt luźny. Wreszcie można było stwierdzić zaburzenia w wymiarach komórek, co znów pozostaje w związku z ułożeniem wrzecionek karjokinetycznych.

Badania Driescha wykazują też bardzo charakterystyczny wpływ podniesionej temperatury na zjawisko gastrulacji. Wiemy, że w zwykłych warunkach po wytworzeniu jamy blastuli następuje u jeźowców wpuklenie ścianki do środka blastocoelu i tworzy się przez to wewnętrzny listek zarodkowy (*entoderma*) (Ryc. 331), który jest materiałem do utworzenia jelita. W późniejszym okresie widać, jak dwa przewężenia jelita wyznaczają podział jego na trzy odcinki (Ryc. 332).

Otóż u zarodków, które Driesch poddawał przez pewien czas działaniu wyższej temperatury, wypuklenie entodermy następowało naze-

wnątrz, a nie do blastocoelu. Wynikiem tego było tworzenie t. zw. exogastruli (Ryc. 353). W dalszym ciągu rozwoju jelito zewnętrzne zarodka ulegało różnicowaniu tak, że zaznaczał się na niej podział na opisane w prawidłowym rozwoju części. Czasem jelito to utrzymywało się dalej, aż do stadium pluteusa (Ryc. 354). W innych przypadkach jelito takie, leżące nazewnątrz larwy, ulegało potem zwyrodnieniu i wreszcie zupełnie zanikało. Charakterystycznym jest, że mimo tego rozwój larwy postępował dalej prawidłowo i tworzyły się pluteusy, tylko bezjelitowe. To zboczenie rozwojowe nazywa Driesch anenterją.

Badania O. Hertwiga nad wpływem wyższej temperatury na rozwój zarodków żaby wykazywały przy mocniejszym podniesieniu temperatury zastoje rozwoju i wyraźne uszkodzenia niejednolite na obu biegunach. Mianowicie

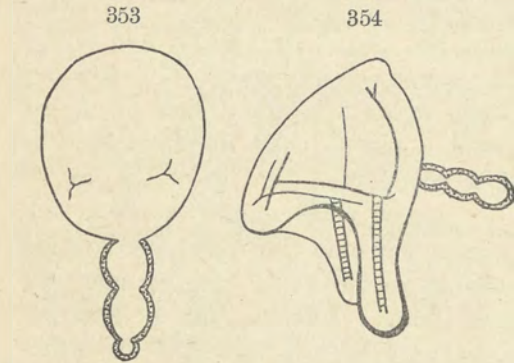


Ryc. 352. A i B. Stadjum 2-ch blastomerów jeżowca, wytworzone w rozwoju, biegnącym przy mocno podniesionej temperaturze. Wedł. Driescha.

biegun odżywczy jest wrażliwszy, to też zmiany wybitniejsze pojawiają się na tej części zarodka, która się wytwarza z półkuli odżywczej jaja.

c) **Wpływ światła na zjawiska rozwoju.** Badania, czy światło oddziaływa na rozwój zarodków, robione zarówno na jeżowcach, jak i zarodkach żaby, dały na całej linii wyniki negatywne. Pokazało się, że ani na tempo rozwoju, ani na jego przebieg światło nie działa.

Działanie promieni Röntgena i ciał promieniotwórczych, badane gruntownie w nowszych



Ryc. 353. Exogastrula jeżowca, wytworzona pod wpływem podniesionej temperatury otoczenia. Wedł. Driescha.

Ryc. 354. Pluteus jeżowca, rozwinięty z exogastruli, otrzymanej, jak w rycinie 353. — Wedł. Driescha.

czasach, wykazało szereg potworności i zboczeń w rozwoju — tu jednak, gdzie nam chodzi o czynniki zewnętrzne prawidłowego rozwoju, nie będziemy tych rzeczy omawiać.

d) **Wpływ chemicznych składników środowiska na rozwój zarodków.** Roz-

wój zarodkowy ogromnej ilości zwierząt przebiega w środowisku ciekłym. W cieczach rozwijają się zarodki zwierząt, żyjących w wodzie czy słodkiej, czy morskiej, w cieczach, wyprodukowanych wewnątrz zbiorników w utworzonych błonach płodowych, rozwijają się zarodki zwierząt lądowych i to takich, które składają jaja nazewnątrz, albo rozwijają się w łonie matki. Zawartość składników, rozpuszczonych w cieczy, stanowiącej środowisko dla zarodków, może być bardzo ważnym czynnikiem rozwojowym. Z tego środowiska może zarodek czerpać substancje, potrzebne mu do organizacji tworzącego się ustroju, materje, rozpuszczone w tem środowisku, mogą oddziaływać na składniki ustroju, przez co przyspieszają, hamują tempo lub kierują rozwojem.

Zwłaszcza zwierzęta, których zarodki rozwijają się w wodzie morskiej, pozostają pod wpływem czynników chemicznych. Sporządzając sztuczną wodę morską, do której przenosimy zarodki i wprowadzając zmiany składników chemicznych w ten sposób, by eliminować kolejno to jeden, to drugi pierwiastek, zastępując jeden pierwiastek drugim, wprowadzając wreszcie w skład roztworu, stanowiącego środowisko rozwojowe, pierwiastki, których zwykle niema w takich płynach, możemy badać wpływy tych zmian na zjawisko rozwoju. Ale przekształcając jakościowo skład cieczy, baczyć należy na to, ażeby ciśnienie osmotyczne pozostało niezmiennione.

Klasyyczną pracą w tym kierunku jest praca Herbsta nad wpływem składu chemicznego środowiska na rozwój jeżowców. W pracy tej stwierdził Herbst, że do prawidłowego rozwoju i utrzymania życia zarodków jeżowca jest niezbędnie potrzebna pewna stała kombinacja substancyj, które muszą się znajdować w roztworze. Dla jeżowców jest to kombinacja sodu, potasu, magnezu, wapnia w połączeniu z kwasem solnym, siarkowym i węglowym, przyczem powinna być pewna przewaga jonów hydroksylowych (OH) nad jonami wodorowemi. Zastąpienie  $SO_4$  przez  $S_2O_3$ , zastąpienie chloru bromem, potasu rubinem lub cesem, pozwala wprawdzie na dość znacznie posunięty rozwój, jednakże ukształtowanie larw wykazuje znaczne nieprawidłowości.

Zwiększenie ponad normę ilości K, Mg, Ca,  $SO_4$  i OH wywołuje przyspieszenie rozwoju embrjonalnego i zwiększenie rozmiarów larw.

Herbst przeprowadził szczegółowe zbadanie wpływów różnych pierwiastków, wzgl. ich grup na rozwój zarodków. Z badań tych wynika, że niektóre pierwiastki albo ich grupy są potrzebne tylko jako środek dla zarodka przy pewnej specjalnej funkcji morfogenetycznej, inne niezbędne są przez cały czas trwania rozwoju. Podamy tu kilka przykładów na podstawie wyników badań Herbsta.

Chlor jest przez cały czas trwania rozwoju pierwiastkiem niezbęd-

dnym dla zarodka. Nie znaczy to jednak, żeby pierwiastek ten brał udział bezpośrednio jako materiał budowlany przy każdym procesie morfogenetycznym. Możliwe jest, że służy on do pewnego stopnia jako dobry środek transportowy dla katjonów.

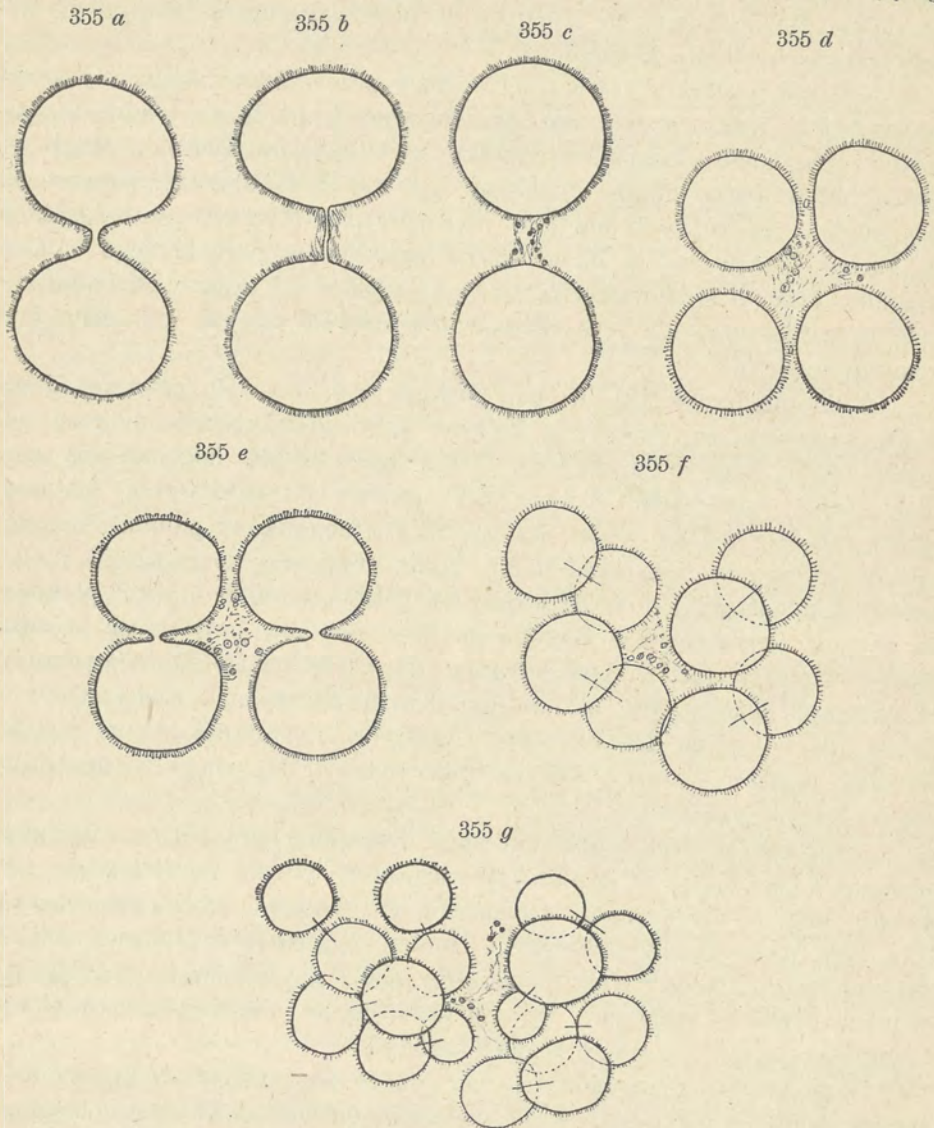
Grupa hydroxylova (OH) musi przewyższać zawartość jonów wodorowych, jeżeli rozwój ma się odbywać prawidłowo. Jednakże zarówno w ogólnym niezbędnym zapotrzebowaniu jonów hydroxylowych widać ogromne indywidualne wahania, jak też i to zapotrzebowanie nie jest równe dla różnych stadiów rozwojowych. Herbst stwierdzał, że są gatunki jeżowców, a nawet różne osobniki w obrębie tego samego gatunku, którym środowisko, pozbawione prawie tej przewyżki, albo mającej ją minimalną, nie przeszkadza do przebycia danych zmian morfogenetycznych.

Minimum przewyżki OH nad jonami H zmienia się zależnie od stadium badanego; są okresy, w których już oddziaływanie obojętne, lub nawet słabo kwaśne wystarcza. I tak zapłodnienie dokonać się może przy ściśle oznaczonej koncentracji jonów hydroxylowych, minimum jonów OH leży jednak wyżej dla jaj, niż dla plemników; plemniki też osiągają wcześniej, niż jaja, maksymalny punkt krytyczny koncentracji. Wpływ niższej koncentracji jonów OH więcej jest potrzebny do wniknięcia plemnika do jaja, niż do podniesienia się na niem błony żółtkowej. W czasie bródkowania wystarcza niższa koncentracja OH, niż w czasie zapłodnienia i niż w okresach późniejszych od stadium blastuli począwszy. Zwiększenie ilości jonów OH powoduje powiększenie rozmiarów rozwijającego się zarodka. Według opinii Herbst'a główna rola jonów OH polega na neutralizowaniu kwasu węglowego.

Sód ma w niektórych okresach znaczenie czynnika antagonistycznego w stosunku do szkodliwego działania innych pierwiastków. Ale i sam sód, w nieobecności zwłaszcza dwuwartościowych pierwiastków (Ca, Mg), może działać szkodliwie. Oprócz tej raczej negatywnej roli Na spełnia też rolę pozytywną: w mieszaninach, nie zawierających Na, rozwój nie może się odbywać: zmiany znaczą już w bródkowaniu, w okresie blastul następował zupełny rozpad zarodków.

Rola potasu zaznacza się od samego początku rozwoju, gdyż już bródkowanie zatrzymuje się w mieszaninach, nie zawierających potasu. Zawartość tego składnika w środowisku rozwojowym oddziałuje także na wzrost zarodków i to zarówno objętościowy, jak powierzchniowy. U niektórych gatunków brak potasu odbija się przez zahamowanie ruchu rzęskowego (*Echinus*, *Sphaerechinus*) lub w nieumiarowej budowie tworzącego się szkieletu.

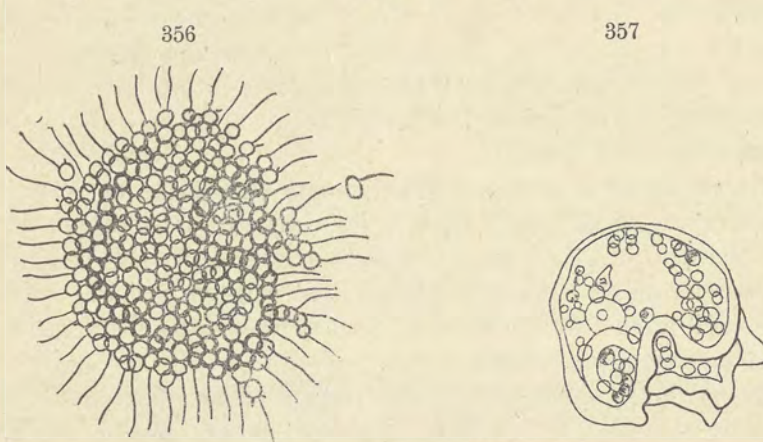
Od zawartości wapnia wśród składników środowiska rozwojowego zależy utrzymanie związku wzajemnego między komórkami rozwijającego



Ryc. 355 a-g. Rozwój jaja jeżowca w wodzie morskiej bez Ca do stadium 16 blastomerów. Brak Ca powoduje rozchodzenie się komórek. Według *Herbsta*.

się zarodka. W wodzie morskiej, nie zawierającej zupełnie Ca, rozchodzą się komórki, zarówno w okresie brózdowania (Ryc. 355), jak i w późniejszych stadiach (Ryc. 356) tak, że rozwój jest zupełnie niemożliwy (str. 267—268);

takie jednak komórki zarodków, przeniesione do roztworów, zawierających Ca, schodzą się napowrót w całość zorganizowaną. W roztworze, który zawiera niedostateczną ilość wapnia, tworzą się larwy pofaldowane (Ryc. 357) wewnątrz zarodka oraz na jego powierzchni. Do utworzenia szkie-



Ryc. 356. Larwa jeżowca w wodzie morskiej bezwapiennej. Widać również rozluźnienie związku między komórkami. Według *Herbsta*.

Ryc. 357. Larwa jeżowca, rozwijająca się w wodzie morskiej, zawierającej niedostateczną ilość wapnia. Widoczne pofaldowanie ścian ciała. Według *Herbsta*.

letu wapiennego jest Ca, jako jego główny składnik, bezwzględnie potrzebny. W roztworach bezwapiennych tworzą się pasma rzęskowe zarodków nieprawidłowo, albo mają nieprawidłowy przebieg rozwoju.

Znaczenie siarkanów zaznacza się dopiero w późniejszych okresach rozwoju. Początkowo stadja przebiegają niemal jednakowo, bez względu na to, czy siarkany są w roztworze, czy ich tam brak. Ale w okresie tworzenia jelita widać wyraźnie działanie grupy  $SO_4$ . Jakkolwiek w wodzie, nie zawierającej  $SO_4$ , tworzy się zawiązek jelita, ale już od początku znać opóźnienie rozwoju, a nadto całe jelito tworzy się jako organ szczątkowy, histologicznie niezupełnie zróżnicowany i z nieregularnie przeprowadzonym rozczłonkowaniem. Brak grupy  $SO_4$  oddziałuje też w okresie tworzenia dwumiarowości larwy, co zaznacza się zarówno w ukształtowaniu zawiązków szkieletowych, jak i pasm rzęsowych. Sam materiał szkieletowy jest również w braku siarkanów nieprawidłowo przygotowany.

Węglany odgrywają ważną rolę jako składnik środowiska rozwojowego przy tworzeniu szkieletu.

Znaczenie magnu uwidacznia się bardzo wcześnie, gdyż w razie jego nieobecności zapłodnienie nie da się przeprowadzić. Składnik ten potrzebny jest także do wytworzenia prawidłowego jelita i szkieletu larwy. Bez

Mg nie może się obywać w środowisku ruch migawkowy nabłonka zarodków.

Ze wszystkich swoich spostrzeżeń wysnuwa Herbst wniosek ogólny, że niektóre składniki stanowią istotny warunek rozwoju i życia zarodków, podczas gdy inne spełniają tylko w rozwoju pewną ściśle określoną rolę. Te dwie kategorie o tyle mogą się czasem łączyć wzajemnie, że bez wypełnienia danego zadania rozwojowego, bez przeprowadzenia pewnego procesu morfogenetycznego nie jest możliwym dalszy rozwój, do którego tamten stanowił krok wstępny.

e) **Wpływ zmian w ciśnieniu osmotycznym środowiska na rozwój zarodków.** Z ogólnych zasad fizyki wiemy, że wpływy, zawierające w tej samej objętości pewną ilość cząsteczek, noszą nazwę płynów izotonicznych. Roztwór, zawierający większą, niż drugi ilość cząstek, jest względem niego hipertoniczny, a ten drugi roztwór, o mniejszej zawartości cząstek jest względem pierwszego hipotonicznym.

Znaczna ilość zarodków zwierzęcych, zależnie od gatunku, rozwija się w wodzie rzecznej czy wodach stawów i jezior, albo w wodzie morskiej, która jest oczywiście w stosunku do wód słodkich płynem hipertonicznym. Wiele jednak gatunków rozwija się w wodach płodowych (ptaki, gady, ssaki) i wtedy środowisko rozwojowe jest wytworzone przez sam zarodek. Chcąc ocenić warunki osmotyczne rozwoju, pamiętać należy, że prawie wszystkie rozwijające się jaja, i to zarówno żyjące w wodzie słodkiej, czy morskiej, jak i jaja z błon płodowych, wytwarzają pod błoną zewnętrzną, która się nad jajem podnosi, płyn okołożółtkowy. Mamy w takim razie niejako przed sobą dwa systemy osmotyczne, jakby w siebie wsunięte: w jednym błona jaja oddziela środowisko zewnętrzne od płynu okołożółtkowego, w drugim odbywa się osmoza między płynem okołożółtkowym a plazmą jaja. Systemy te mogą wzajemnie na siebie oddziaływać.

Wiemy o tem, że pobieranie wody przez komórki pozostaje w zależności od ich ciśnienia osmotycznego, że prąd wody z otoczenia komórki, przenikając do jej wnętrza, zdąża do wyrównania ciśnień osmotycznych po obu stronach ściany komórki. Jeżeli komórkę zanurzymy w roztworze o koncentracji niższej od koncentracji plazmatycznych soków komórki, wtedy woda przechodzi do niej z roztworu. W jednym z późniejszych rozdziałów będziemy słyszeli, że wzrost embrjonalnych elementów komórkowych zależy od pobierania wody z otoczenia, co zwłaszcza w młodszych zarodkach je się łatwo wykazać. Wpływ zmian osmotycznych środowiska rozwojowego musi więc mieć bardzo ważny wpływ na tempo rozwoju i objawy kształtowania zarodka.

J. Loeb przeprowadzał studia nad wpływem płynów hipertonicznych (w stosunku do wody morskiej) na rozwój jeżowców. Do-



dając do wody morskiej chlorku potasu, lub chlorku sodu i podnosząc w ten sposób jej ciśnienie osmotyczne, stwierdził on, że jaja niezapłodnione, włożone do takiego płynu, ulegają sztucznej partenogenezie, co omówiliśmy dokładniej w poprzednich rozdziałach (por. str. 94—95). Jaja zapłodnione albo zarodki w okresie brózdowania wykazują w tym płynie zwolnienie tempa rozwojowego. Podziałowi jądra nie towarzyszy w tych warunkach podział protoplazmy. Powstaje więc twór wielojądrowy. Jako takie, przeniesione następnie do zwykłej wody morskiej, rozpada się od razu na ilość blastomerów, odpowiadającą ilości jąder. Spostrzeżenia te zostały potwierdzone przez Normanna. Zdawałoby to wskazywać na odmienną wrażliwość jądra i protoplazmy. Przy dłuższej ekspozycji następuje stałe i zupełne zahamowanie podziału.

Doświadczenia O. Hertwiga, który oddziaływał na rozwijające się zarodki żaby roztworami chlorku sodu, wykazały różne zboczenia rozwojowe, które należy sprowadzić do wpływu ciśnienia osmotycznego.

Wpływ zwiększonego ciśnienia osmotycznego odbijał się więcej na półkuli żółtkowej, niż na elementach, ułożonych po stronie bieguna twórczego. Przy 0·8—1% roztworach NaCl brózdowanie odbywało się tylko na biegunie twórczym, podczas gdy biegun wegetatywny nie dzielił się, albo też dzieliły się w obrębie tej półkuli tylko jądra bez podziału plazmy. W słabszych roztworach (0·6%) NaCl rozwój idzie dalej niż w obrębie brózdowania, jednakże nieprawidłowo: i tu można stwierdzić pewien niedowład podziałowy komórek, zawierających żółtko. To też i obrastanie jego w okresie gastrulacji jest niezupełne. Pozostaje duży niezakryty czop żółtkowy.

Prace Jenkinsona potwierdzają wyniki Hertwiga, a nadto wykazują że jaja płazów nie reagują jednako na roztwory różnych substancji o tem samym ciśnieniu osmotycznym. Widać w niektórych roztworach wczesne obumieranie zarodków nieraz już w czasie brózdowania ( $\text{NH}_4\text{S}$ ), albo w okresie gastrulacji ( $\text{LiI}$ ,  $\text{CaCl}_2$ ), podczas gdy inne dopuszczają do wytworzenia gastruli ( $\text{NaI}$ ). Gdzie indziej znów postępuje rozwój, ale albo nie zamyka się prągęba i nazewnątrz sterczy duży czop żółtkowy, albo pozostają otwarte fałdy rdzeniowe.

W roztworach cukru i mocznika postępował rozwój jeszcze dalej i prawie że prawidłowo.

Niema wątpliwości, że wiele zależy od przepuszczalności różnej plazmy wobec różnych substancji. Praca Bataillon, który badał zachowanie się zarodków robaków (*Ascaris*), ryb (*Petromyzon Planeri*, *Phoxinus laevis*) i płazów (*Rana esculenta*) wykazały bardzo znaczne różnice we wrażliwości różnych gatunków. Dalej stwierdza Bataillon, że płyny hipertoniczne działają hamująco na rozwój, odciągając wodę zarodkowi.

U ryb zarodki pod wpływem podniesienia ciśnienia osmotycznego rozdzielają swe blastomery (*blastotomie originelle, spontanée*), czego wynikiem może być utworzenie tworów bliźniaczych (Ryc. 358).

M. Konopacki badał w nowszych czasach wpływ obniżonego ciśnienia osmotycznego na rozwój jeźwoców. Autor rozcieńczał wodę morską, wodą destylowaną, tworząc w ten sposób środowisko dla rozwoju o niższym osmotycznym ciśnieniu. Okazało się, że w roztworach, złożonych z 70 części wody morskiej, a 30 wody słodkiej, rozwój dojść może aż do larw. Jednakże już nawet słabsze obniżenie ciśnienia osmotycznego (80 na 20) wywołuje zwolnienie tempa rozwojowego i pewne zmiany morfologiczne. I tak można stwierdzić wcześniejsze wytwarzanie się mikromerów. Badania cytologiczne wykazywały w komórkach napęcznienie chromosomów, zbijanie się chromatyny w bryłki. Chromatyna męzka z plemnika pochodząca wykazuje większe zmiany, niż chromatyna jaja.



Ryc. 358. Twór bliźniaczy minoga (*Petromyzon Planeri*), otrzymany przez działanie płynu hipertonicznego, odpowiadającego ciśnieniu osmotycznemu 1% NaCl. — Według *Bataillona*.

Granice obniżenia ciśnienia osmotycznego są dla zapłodnienia szersze niż dla dalszego rozwoju, t. zn., że zapłodnienie odbyć się może w tak rozcieńczonej cieczy, że ona rozwój dalszy bardzo silnieby upośledzała.

Interesujące jest odmienne reagowanie jaj zapłodnionych i niezapłodnionych na zmianę ciśnienia osmotycznego, co świadczy oczywiście o zmianie właściwości półprzepuszczalności w czasie zapłodnienia.

W r. 1923 opublikował A. Dalec pracę nad wpływem zmienionego ciśnienia osmotycznego na dojrzewanie jaj rozgwiazdy. Z pracy tej bardzo gruntownie zanalizowanej wynika, że zmiana ciśnienia osmotycznego wywołuje zmiany w przepuszczalności plazmy dla wody. Dalej widać z tych doświadczeń, że sprawa przewędrowywania jądra ku obwodowi oocytów jest również zależna od ciśnienia osmotycznego. To ciśnienie reguluje dalej wielkość wrzecionek karjokinetycznych, a niema wątpliwości, że płyny hiper- i hipotoniczne hamują zjawiska podziału komórkowego.

W rozdziałach dotychczasowych omawialiśmy wewnętrzne i zewnętrzne czynniki przyczynowe rozwoju ze szczególnem uwzględnieniem okresów początkowych, t. j. okresu brózdowania. Obecnie dla uzupełnienia tego działu musimy poświęcić parę słów mechanizmowi blastulacji.

### 8) Mechanizm blastulacji.

Z morfologicznych opisów tworzenia blastuli wiemy, że jej charakterystyką jest wytworzenie jamy pomiędzy komórkami, które powstały drogą brózdowania. Zarodek przybiera wtedy albo kształt pęcherzykowaty (lancetnik, jeżowce, rozgwiazdy), albo też postać, jaką miał po ukończeniu brózdowania, nie zmienia się zupełnie, a tylko pod warstwą komórek blastomerycznych, a nad masą żółtka, powstaje jama szczelinkowata.

Bardzo skąpe są wiadomości nasze co do mechanizmu tworzenia blastocoelu. Badania, prowadzone nad tworzeniem blastocoelu w zarodkach jeżowców, wykazują, że jama powstaje w rozwoju prawidłowym wskutek: 1) rozstępowania się i przesuwania nazewnątrz elementów komórkowych, 2) wydzielania przez komórki płynu, gromadzącego się pomiędzy nimi i zbierającego się potem w obrębie jamy blastuli, 3) pobierania wody.

Rozstępowanie się komórek i gromadzenie płynu wspomnianego dokonują się równocześnie, a ruch elementów komórkowych nazewnątrz — to niejako wzajemne odsuwanie się elementów od siebie, czyli zjawisko negatywnego cytotropizmu<sup>1)</sup> — może być ono reakcją na produkowane przez te komórki substancje chemiczne.

Wydzielanie w czasie blastulacji pewnych cieczy, gromadzących się w blastocoelu, odbywa się na koszt zużytej substancji plazmatycznej. Obliczenia ilości plazmy w jajach, a potem w zarodku w okresie blastuli wykazały (Godlewski) ubytek plazmy. Niewątpliwie część jej uległa transformacji w substancję jądrową, druga część jednak zużyła się jako materiał, wydzielany do blastocoelu. W niektórych przypadkach zużycie plazmy na płyn blastocoelu jest bardzo znaczne. Zarodki jeżowców, rozwijające się w wodzie morskiej, zawierającej znaczną ilość CO<sub>2</sub>, nie tworzą przez dłuższy czas jamy blastuli. Część środkowa zarodka ulega jednak z biegiem czasu zupełnemu rozplynięciu (*colliquatio*) i w ten sposób zbiera się płyn, wypełniający powstającą w tym miejscu jamę.

Mocne jednakże zwiększenie objętości w okresie blastuli da się objaśnić przedewszystkiem znacznym pobraniem wody z otoczenia. Niema zatem wątpliwości, że przemiana materji w okresach końcowych brózdowania doprowadza do wytworzenia w komórkach, ale głównie w cieczy przez nie wydalanej, znacznej ilości ciał osmotycznie czynnych, co musi spowodować w następstwie energiczniejsze pobranie wody ze środowiska, w którym się rozwój odbywa.

<sup>1)</sup> Przez cytotropizm (*Roux*) rozumie się przesuwanie się komórek wśród zespołu elementów.

### 9) Mechanizm gastrulacji.

Opis morfologii gastrulacji u zwierząt kręgowych dał nam poznać kilka typów tego zjawiska rozwojowego. Słyszeliśmy o gastrulacji przez wpuklenie (*invaginatio*), przez uwarstwienie (*delaminatio*), słyszeliśmy o obrastaniu jednej półkuli komórkami innej, a opisane u kręgowców typy nie wyczerpują jeszcze wszystkich sposobów gastrulacji, które przy badaniu w ustrojach bezkręgowców są znane. Obecnie zastanowimy się nad momentami przyczynowymi całego tego zjawiska.

Mechanizm gastrulacji przez wpuklenie był przedmiotem badań R. Humbera, opartych częścią na odtwarzeniu modeli przebiegu gastrulacji, częścią na rozważaniach teoretycznych, opartych na wynikach studjów morfologicznych i eksperymentalnych innych autorów.

R. Humber wychodzi z analizy obrazu blastuli lancetnika. Wiadomo, że blastula jest tu punktem wyjścia, z którego rozwija się gastrula. Przyglądając się komórkom, stanowiącym ścianę blastuli, widzimy, że są one podobne do klinów, których podstawy zwrócone są nazewnątrz (Ryc. 359), a szczyty ku blastocoelowi. Patrząc na te same komórki, ułożone od strony bieguna odżywczego w okresie gastrulacji, widzimy, że wygląd tego klina się zmienia, że staje się on szerszy od strony blastocoelu, a szczyt klina zwraca się obecnie nazewnątrz (Ryc. 360). W postaci, w organizacji komórki zaszły więc pewne zmiany, które być może pozostają w związku z mechanizmem gastrulacji. Przeprowadzając teoretycznie analizę tego, co się tu stało, musimy sprowadzić całe zjawisko przemiany kształtu tych komórek, a pośrednio i wpuklenie entodermy do blastocoelu do jednej z trzech możliwości:

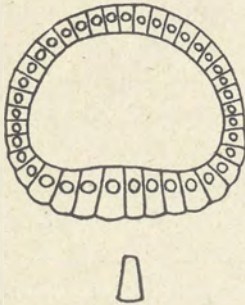
1) W obrębie zarodka dokonało się bierne zróżnicowanie entodermy, zróżnicowanie, wywołane działaniem sił, leżących poza entoderma, a więc np. działaniem komórek ektodermy, które z tą płytą ektodermalną bezpośrednio się stykają, na nią oddziałują i ją do jamy blastuli wpuklają.

2) Wpuklenie entodermy do jamy blastuli dokonywa się wskutek sił, działających wewnątrz entodermy. Zmiany w entodermie — choćby to przepostaciowanie komórek, zwracających podstawę klina ku blastocoelowi — są następstwem samoistnego zróżnicowania (*Selbstdifferenzierung* — Roux) tych elementów, a cały dalszy przebieg gastrulacji jest wyrazem tych przemian, które się dokonały wewnątrz komórek.

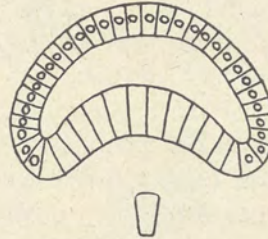
3) Wpuklenie entodermy jest następstwem kombinacji obu grup czynników, to znaczy sił, działających z zewnątrz i samoistnego różnicowania elementów entodermalnych.

Przeprowadzając bliższą analizę pierwszej możliwości, t. j. biernego wpuklenia entodermy, wykazywał *Rhumbler*, że wszystkie przypuszczalne czynniki, wynikające z działania z zewnątrz płyty entodermalnej, nie byłyby w stanie tego przeprowadzić. Jak z modeli i obserwacji na

359



360



Ryc. 359. Schemat budowy blastuli u zwierząt, u których gastrulacja odbywa się drogą wpuklenia. Komórki, przeznaczone na entodermę poniżej oddzielnie wyrysowane, mają tu w przekroju postać klina, którego podstawa zwrócona jest nazewnątrz zarodka. Według *Rhumblera*.

Ryc. 360. Schemat budowy gastruli, której entoderma powstała przez wpuklenie. Komórki entodermy poniżej oddzielnie wyrysowane mają kształt klina, którego podstawa zwrócona jest do wnętrza zarodka. Według *Rhumblera*.

żywym materiale wynika, wzrost o różnym natężeniu różnych odcinków blastuli wywołałby raczej wypuklenie nazewnątrz, niż wypuklenie do jamy blastuli. Zmniejszenie ilości płynu w jamie blastuli zmieniałoby kształt pęcherzykowaty blastuli na podłużny, jeżeliby zaś miało nastąpić wskutek tego wpuklenie, to nigdy od strony bieguna odżywczego, gdzie są komórki mocniejsze, większe, grubsze, aniżeli po stronie bieguna twórczego. Dalej trzeba zwrócić uwagę na to, że zwłaszcza wśród zwierząt bezkręgowych tworzą się gastrule z wpukleniem wtedy, gdy niema prawie zupełnie jamy blastuli w poprzedzającym stadium. Wreszcie według spostrzeżeń *Morgana* odbywać się może u lancetnika gastrulacja blastul, które wykazują po jednej stronie wyraźny otworek. Gdyby gastrula pozostawała w związku z pewnego rodzaju akcją ssącą, wynikłą z wchłaniania przez otaczające komórki płynu, wypełniającego jamę blastuli, to nie byłoby to możliwe w zarodku, którego ściany nie są zbudowane jednocześnie.

Także wpływ ucisku błony, otaczającej zarodek, nie da się utrzymać jako moment przyczynowy wpuklenia. *Goette* postawił hipotezę, że wpuklenie entodermy następuje wskutek tego, że elementy ektoder-

malne rozmnażając się silniej, zwiększają płytę ektodermalną, wyginają entodermę i wciskają ją w blastocoel. Jednakże taki wzrost ektodermy spowodowałby raczej rozciągnięcie zarodka, spłaszczenie pęcherzyka, ale nie wpuklenie ścianki do jamy blastuli.

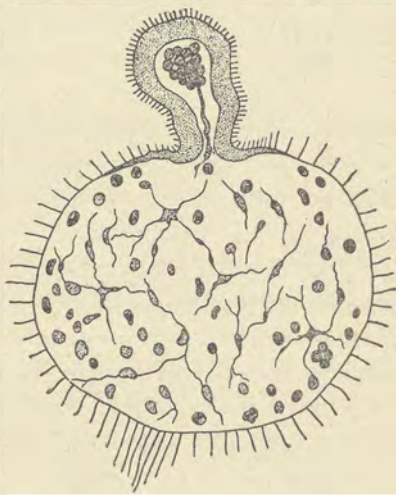
Wszystkie te argumenty zdają się więc wykluczać pierwszą możliwość, t. j. wpuklenie entodermy bez jej udziału czynnego. Jak wspominaliśmy, pierwszym krokiem, który prowadzi do wpuklenia ścianki blastuli, jest zmiana kształtu komórek entodermy tak, że podstawa klina zwraca się teraz w stronę blastocoelu. Jeżeli wpuklenie entodermy jest zjawiskiem, wypływającym z czynnej roli komórek entodermalnych, to przedewszystkiem objaśnić trzeba, jak doszło do zmiany postaci komórek. Obracanie ich o  $180^\circ$  nie da się pomyśleć, bo najpierw obserwacja tego nie wykazuje, powtórne sam nakład pracy na taki zwrot komórek, będących w zespole, jest zupełnie nieprawdopodobny. Musi się więc tam odbywać wewnętrzne przegrupowanie cząstek protoplazmy. Mechanizm tego przegrupowania wewnętrznej organizacji plazmy wyobrazić sobie możemy, przyjąwszy zmiany w wewnętrznym napięciu, zarówno w jamie blastuli, jak w samych elementach, które z tą jamą się stykają. Każda komórka ma swój kształt, uwarunkowany w wysokim stopniu przez napięcie powierzchniowe. Zależy ono zarówno od właściwości wewnętrznych protoplazmy, jak i od natury cieczy, leżącej nazewnątrz komórki. Elementy entodermalne mają dwie powierzchnie, którymi stykają się z cieczą, zebraną w ich sąsiedztwie. Jedna powierzchnia, zwrócona nazewnątrz, styka się z środowiskiem zewnętrznym zarodka, druga wolna powierzchnia entodermalna styka się z cieczą, wypełniającą blastocoel; otóż zmiana składu chemicznego cieczy wewnątrz pęcherzyka blastuli powoduje równocześnie zmiany napięcia powierzchniowego wewnątrz komórki. Przypuścić należy, że tą drogą, a więc przez zmiany składu chemicznego cieczy, wypełniającej blastocoel, odbywa się obniżenie napięcia powierzchniowego powierzchni ścianki komórek, zwróconej ku blastocoelowi. Jeżeli na protoplazmę, stanowiącą treść komórki, wywiera powierzchnia zewnętrzna większe ciśnienie, to masa plazmy przesuwa się wewnątrz ciała plazmatycznego w stronę przeciwną czyli ku powierzchni, zwróconej w stronę jamy blastuli. Odcinek komórki, zwrócony w tę stronę, staje się więc grubszy, czyli że klin, jaki stanowi komórka ścianki blastuli, zwrócony jest po tem przegrupowaniu wewnętrznym masy plazmatycznej ku blastocoelowi (por. Ryc. 360).

Kiedy to przegrupowanie w komórkach entodermalnych już się dokonało, wtedy komórki uzyskały fizyczną możliwość wpuklenia. Istotnie rozpoczynają one wsuwać się energicznie do środka blastocoelu. Analiza bliższa tego zjawiska doprowadza do wniosku, że to się odbyć może na pod-

stawie wewnętrznych ruchów komórkowych, które są reakcją na wpływy chemiczne substancyj, wydzielonych przez inne elementy. Równocześnie odbywa się wchłanianie płynu, wypełniającego jamę blastuli, którego ilość oczywiście musi się zmniejszać w miarę, jak wypuklenie entodermy postępuje. Razem z wchłanianiem płynu dostają się też różne cząstki do środka komórek, które mogą też oddziaływać chemotaktycznie i dopomagać do kierowania ruchem elementów komórkowych.

Jeżeli jednak taki jest mechanizm wypuklenia entodermy, to jak pogodzić z tem tworzenie się exogastruli (Ryc. 353), które obserwował Driesch u jeźowców, gdy zarodki rozwijały się w środowisku o podniesionej temperaturze (por. str. 291 i ryc. 353), Mass u gąbek *Oscarelli*, jako pewnego rodzaju nieprawidłowość rozwojową, Herbst po dodaniu soli litowych do wody morskiej, w której rozwijały się zarodki jeźowców (Ryc. 361). Rumbler jest zdania, że wszystkie te czynniki, które wywołały utworzenie exogastruli, działać musiały, wywołując odmienne, niż zwykle ustosunkowanie ciśnienia powierzchniowego po stronie zewnętrznej i wewnętrznej zarodka. Jeżeli w prawidłowym rozwoju następuje wypuklenie do wewnątrz jamy blastuli w następstwie obniżenia ciśnienia powierzchniowego od strony blastocoelu, to w przypadkach, w których dokonywa się wypuklenie nazewnątrz ścianki, musiało to ciśnienie powierzchniowe być mniejsze po stronie zewnętrznej. Tak więc motywem wytworzenia exogastruli musi być podniesienie wskutek danych czynników ciśnienia powierzchniowego w komórkach entodermalnych od strony blastocoelu lub obniżenie od strony środowiska zewnętrznego.

To wszystko, o czem w tym rozdziale była mowa, odnosi się do gastrulacji przez wypuklenie. Brak nam w dotychczasowej literaturze danych, objaśniających np. zjawisko gastrulacji delaminacyjnej. Jakkolwiek możemy to sprawdzić dla ruchów komórkowych, których różne kategorie wyróżniał Roux w mechanice rozwoju, to jeszcze przez to nie mamy przyczynowego wyjaśnienia zjawiska.



Ryc. 361. Exogastrule jeźowca, otrzymane przez działanie środowiska, zawierającego lit. Według *Herbsta*.

## 10) Wzrost zarodków.

W uzupełnieniu naszych wywodów z zakresu mechaniki rozwoju poświęcić należy parę uwag ogólnym pojęciom wzrostu. Chodzi nam narażenie o początkowe okresy rozwoju, a więc do chwili wytworzenia organów pierwotnych. Przez wzrost rozumiemy w zoologii trwałe powiększenie objętości zarodka w jego rozwoju postępowym. Z dawnych prac J. Loeba, który badał problemat wzrostu czy regeneracji polipa *Tubularii*, wynikało, że pobieranie wody odgrywa pierwszorzędą rolę przy wzroście. Badanie rozwoju embrjonalnego doprowadziło również do stwierdzenia, że wzrost zarodka odbywa się wskutek pobierania wody.

Nie będziemy tu podawali wyników badań według chronologii publikowania prac odnośnych, ale według biegu stadiów rozwojowych. Badania nad najwcześniejszymi stadiami rozwoju żab robił w zakładzie embrj. Uniw. Jag. K. Białaszewicz, oznaczając objętość jaja, względnie zarodka żaby od początku jego rozwoju. Z badań tych wynika, że w pierwszej godzinie po zapłodnieniu następuje zmniejszenie objętości jaja, które jednak wyrównywa się w ciągu następnej godziny, jeszcze przed pierwszą brózdą, co jest następstwem produkcji płynu okołozółtkowego (*perivitellin*) przez jajo, wskutek czego jajo traci znaczną ilość wody, stanowiącą główny składnik tego płynu. Według Białaszewicza wydzielanie tego płynu ma znaczenie dla sprawy dalszego pobierania wody. W płynie tym znajdują się ciała osmotycznie czynne, które powodują, że płyn ten pobiera z zewnątrz wodę, to też przestrzeń zajęta przez niego staje się coraz większa. Te same wyniki uzyskał Białaszewicz, badając rozwój jeżowca *Paracentrotus* w okresie tworzenia płynu okołozółtkowego.

Bardzo ważnym jest, że zmniejszenie objętości da się wykazać tylko po zapłodnieniu, w jajach niezapłodnionych ono nie występuje. Pobieranie wody już nie tylko przez substancje okołozółtkowe, ale i przez cały zarodek, przebiega najintensywniej w początkowych okresach rozwoju, przede wszystkim w okresie bródkowania, blastulacji i gastrulacji. Pomiarów, wykonanych przez Białaszewicza, wykazują, że przyrosty te są ilościami stałymi dla poszczególnych okresów rozwoju, a z porównania masy żywej z masą suchą wynika, że przyrost cały odnieść należy do pobierania wody.

Tak więc wzrost zarodków zaczyna się zaraz po zapłodnieniu. Istotą jego jest pobieranie wody z otoczenia przez jajo, wzgl. zarodek. W pierwszych momentach woda zużywa się na tworzenie płynu okołozółtkowego, potem na powiększenie objętości zarodka. Ponieważ ilość tej pobranej wody jest ilością stałą dla poszczególnych stadiów rozwojowych, więc wynika



stąd, że w początkach rozwoju »procesom kształtowania odpowiada stała ilość wody, pobranej z otoczenia« (Białaszewicz).

Badania wzrostu w okresach, następujących po ukończeniu gastrulacji, zawdzięczamy Davenportowi, Schaperowi i Białaszewiczowi. Pomiarzy żywych zarodków i oznaczenia ich suchej masy przez czas 84 dni przekonały Davenporta, że czynnikiem głównym wzrostu jest pobieranie wody. Okres bardzo mocnego zwiększania objętości embrjonów w niedługim czasie po wykluciu zarodka analogizuje Davenport z perjodem wielkiego wzrostu organizmów roślinnych. Schaper, który badał także wcześniejsze okresy przed wykluciem, zwrócił uwagę na jeden jeszcze bardzo ważny fakt, a mianowicie, że z punktu widzenia umiejscowienia wzrostu wyróżnić należy wzrost wewnątrz- i międzykomórkowy. Organizm zwiększa trwale swoją objętość, a więc rośnie nie tylko dlatego, że zwiększać się mogą poszczególne elementy komórkowe, a przede wszystkim, że ich ilość wzrasta, ale wchodzi tu w rachubę także gromadzenie się substancji międzykomórkowych. Już płyn, wypełniający jamę blastuli, jest taką właśnie substancją; przy tworzeniu mezenchymy musi być zaliczana do tej kategorii materiałów substancja międzykomórkowa, która, rozdzielając komórki w niej pomieszczone, powoduje zwiększenie objętości danego organu. Schaper pierwszy ocenił też wysokie znaczenie jam, tworzących się w zarodku dla problemu wzrostu (jama ciała, jama mózgowa itp.).

Badania Białaszewicza starały się gruntownie wyjaśnić zjawisko pobierania wody przez zarodki rosnące. Autor zestawiał cyfry, uzyskane ze swych pomiarów z wynikami badań nad przemianą materji i doszedł do przekonania, że obydwa te zjawiska pozostają w ścisłej zależności. Jak z prac Hasselbalcha i Bohra wynika, produkcja kwasu węglowego przy oddychaniu zarodków zależy od ich wagi i to tak dalece, że z intensywności produkcji tego gazu można określić wagę zarodków. Z drugiej strony słyszeliśmy, że wzrost wagi zależy od ilości pobranej wody, że ta ostatnia jest dla ukształtowania danego stadium ilością stałą. Ten związek między postępowaniem wzrostu, a przemianą materji tłumaczymy sobie produkcją ciał osmotycznie czynnych, które regulują bezpośrednio, na mocy praw osmotycznych, intensywność pobierania wody.

Bardzo interesującym w świetle ostatnich rozważań jest badanie sprawy zależności wzrostu od temperatury otoczenia. Wiemy z ogólnych zasad biologji, że temperatura warunkuje tempo przemiany materji w myśl prawa van't Hoffa, to znaczy, że przy podniesieniu temperatury o  $10^{\circ}$  tempo przyspiesza się trzykrotnie. Z drugiej strony przepuszczalność plazmy dla wody zależy również od temperatury, która oddziałuje tu jeszcze energiczniej, jak to wykazał dla komórek roślinnych Krabbe

i Rysselberge. Białaszewicz badał pobieranie wody przez niezapłodnione jajo żaby i stwierdził, że przy podniesieniu temperatury o  $10^{\circ}$  (a mianowicie od  $10$  do  $20^{\circ}$ ) szybkość pobierania wody wzrasta 5—8 razy.

Badania natomiast zależności pobierania wody od temperatury otoczenia przez rozwijające się zarodki żaby wykazały, że ilość pobranej wody w okresie rozwoju od stadjum dwóch blastomerów do stadjum gastruli jest ilością stałą bez względu na to, czy okres ten skrócimy, czy przedłużymy przez podniesienie temperatury. Tak więc Białaszewicz dochodzi do wniosku bardzo ważnego, że ilość pobranej wody, a więc i wzrost, zależy nie od długości czasu, przez który odbywał się ten proces, ale od stadjum rozwojowego, czyli że podniesienie temperatury przyspiesza zjawiska wzrostu, wzgl. pobierania wody przez zarodki, rosnące w tym stopniu, co i procesy kształtowania. Ale jeżeli te wyniki zestawimy z wynikami oznaczenia przepuszczalności plazmy w jaju niezapłodnionem, to widać, że pobieranie wody przez rozwijające się zarodki zależy nie od samych fizycznych właściwości błony plazmatycznej, ale normowane jest biegiem rozwoju i warunkami produkcji ciał osmotycznie czynnych, tworzących się na drodze przemiany materji.

## VI.

# BŁONY PŁODOWE, PEŁCZERZYK ŻÓŁTKOWY, NAJMŁODSZE LUDZKIE ZARODKI, ŁOŻYSKO.

### 1) Ogólne pojęcie błon płodowych i ich biologiczne znaczenie.

Warunki rozwoju zwierząt w okresie embrjonalnym są różne, zależnie od tego, czy zarodek rozwija się w zewnętrznym środowisku płynnym od samego początku, jak np. zarodki ryb lub płazów, czy też na lądzie w łonie matki lub poza jej ustrojem (gady, ptaki, ssaki). W pierwszym razie wystarcza otoczenie błoną, którą ma jajo, a która stanowi przez pewien czas ochronę dla zarodka; w drugim przypadku widzimy, że zarodki tworzą sobie błony, które funkcjonują także jako zbiorniki, gromadzące t. zw. wody płodowe, tworzone przez ten sam zarodek. Z tego co powiedziano wynika, że błony płodowe są tworem przejściowym, otaczającym zarodek na okres trwania życia embrjonalnego.

Embrjon wytwarza sam dla siebie środowisko płynne przez wydzielenie wód płodowych do worka, którego ścianami są błony płodowe. W takim środowisku płynnym zwierzęta lądowe przepędzają okres życia embrjonalnego, mając zupełną swobodę dla rozrostu niczem mechanicznie nieuciśnionych tkanek. Błony płodowe, które tworzy zarodek, pełnią prócz funkcji ścian zbiornika oczywiście też rolę ochronną, stanowiąc osłonę dla zarodka. Dalsze zadanie błon płodowych polega na tem, że błony te mogą pośredniczyć w akcji odżywiania zarodka i oddychania płodu.

Pokarm może być czerpany z zewnątrz: zarodek ptaka np. otacza gruba warstwa białka, stanowiąca dla zarodka materiał odżywczy. Gdy

na powierzchni wód płodowych rozrosną się naczynia krwionośne i w ten sposób zetkną się z białkiem, wtedy przez ich pośrednictwo dochodzić mogą do ustroju zarodka substancje odżywcze, dyfundujące z białka. Tak samo wymiana gazów, niezbędna w czynnościach oddychania, może się dokonywać za pośrednictwem naczyń, rozgałęzionych na powierzchni błon płodowych o dużej rozpiętości.

U zwierząt ssących, które się rozwijają w łonie matki, błony płodowe, stykające się z błoną śluzową macicy, mogą czerpać przez naczynia krwionośne substancje, służące do odżywiania, oraz przeprowadzać wymianę gazów między krwią matki, a krwią płodu.

Błony płodowe mają też znaczenie przy sprawach wydalania substancyj, zbędnych organizmowi embrjonalnemu. Zarodek tworzy jedną z błon, która, pełniąc także inne funkcje w życiu zarodka, stanowi dla niego zbiornik, w którym gromadzą się na okres trwania życia zarodkowego wydaliny embrjona. Jest to organ o dużej pojemności, który spełnia w zarodku takie zadanie, jak w ustroju rozwiniętym, np. pęcherz moczowy.

W pewnym związku z błonami płodowymi pozostaje także znany nam już z dotychczasowych opisów pęcherzyk żółtkowy. Stanowi on również jakby dodatkowy twór, złączony na okres życia embrjonalnego z zarodkiem, o charakterze wybitnie przejściowym i o funkcji odżywczo-respiracyjnej. Z błonami płodowymi związany on jest także morfologicznie, co zwłaszcza w niektórych grupach zwierzęcych (ssaki), niezmiernie wyraźnie się zaznacza.

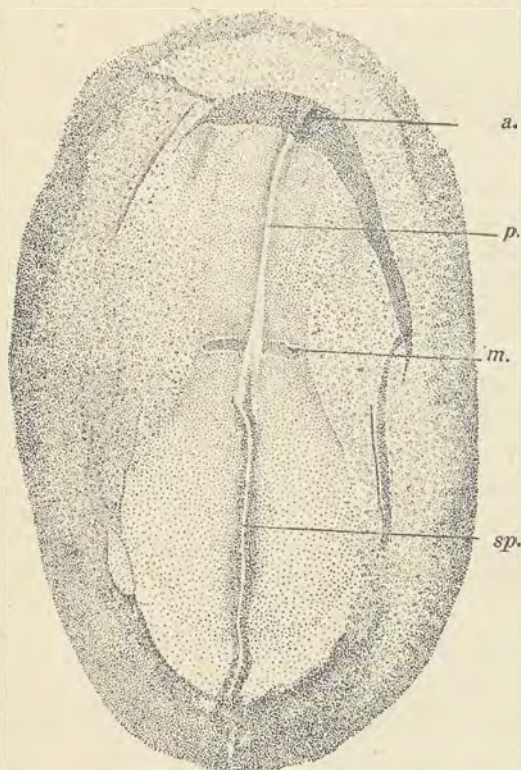
Powstawanie błon płodowych jest u zwierząt ssących skomplikowane wskutek tworzenia się specjalnego organu, zwanego łożyskiem. Pod tą nazwą rozumiemy organ, który powstaje częścią z zewnętrznych błon płodowych, częścią z przylegającej do nich śluzowej błony macicy. Organ ten ma duże znaczenie w życiu embrjona przy żywieniu i oddychaniu, to też z wytwarzaniem się jego, z budową i znaczeniem fizjologicznym musimy się dokładnie zapoznać.

## 2) Powstawanie błon płodowych u gadów i ptaków.

Błony płodowe u gadów i ptaków powstają pod osłonkami jajowemi w okresie końcowym tworzenia i w czasie różnicowania listków zarodkowych. Błony te są: o wodnia, czyli błona jagnięca (*amion*, ἀμνιον — błona jagnięca), kosmówka (*chorion*, χόριον — błona kosmata) i omocznia (*allantois*, ἀλλαντοειδής — podobny do kielbasy<sup>1)</sup>).

<sup>1)</sup> Nazwa powstała prawdopodobnie wskutek podobieństwa jaja płodowego owcy lub świni do kielbasy.

Owodnia zaczyna się tworzyć w zarodkach gadów i ptaków w okresie, gdy smuga pierwotna i przedłużenie głowowe już istnieją. Widać wtedy wznoszenie się ku przodowi przed przedłużeniem głowowym fałdu listków zarodkowych (Ryc. 362). Nieco później podobne fałdy pojawiają się wzdłuż obu boków zarodka (Ryc. 282), na końcu i poza zarodkiem. Patrząc na przedni odcinek zarodka wtedy, gdy fałd głowowy owodni zaczyna się wznosić, ma się wrażenie, że ciało zarodka wpada w głąb, a głowa zostaje jakby okryta kapturem (Ryc. 363). Fałd głowowy i fałdy boczne, wznosząc się coraz mocniej, otulają z wolna embrjona i schodzą się ponad zarodkiem w linii, idącej równoległe do osi ciała, a stanowiącej jakby szew, łączący fałdy przeciwległe (Ryc. 364). Ponieważ fałd tylny rośnie najwolniej, przeto odcinek ogonowy pozostaje najdłużej nieokryty przez owodnię (Ryc. 364).



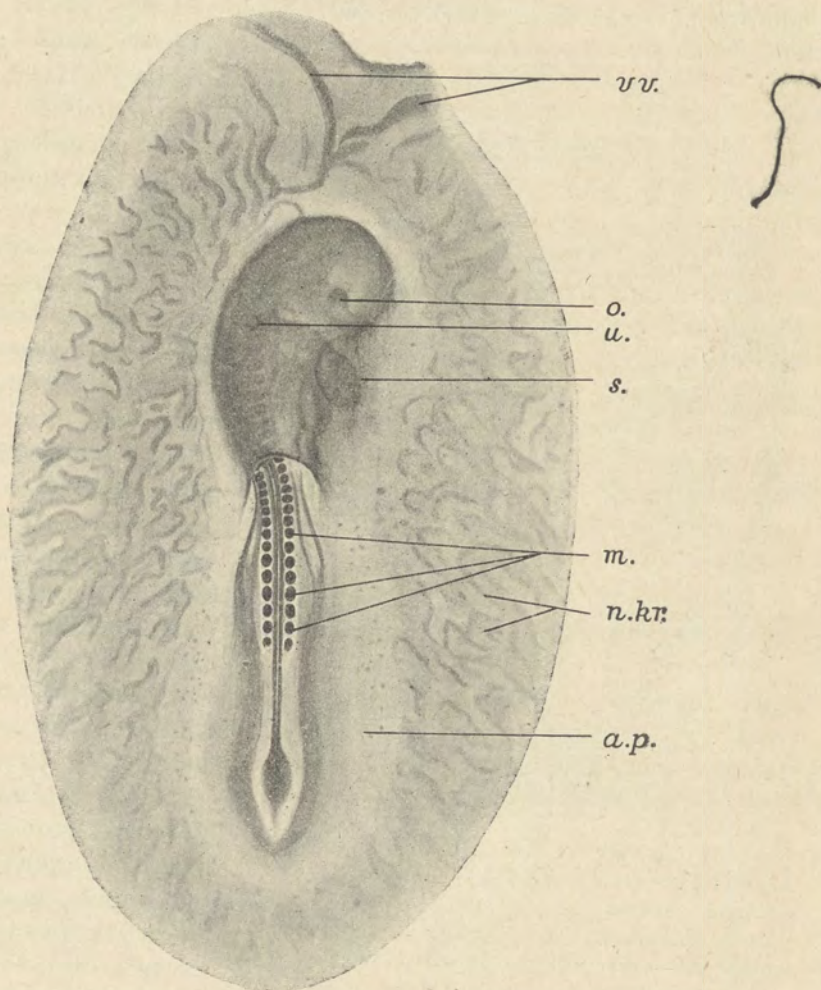
Ryc. 362. Zarodek kurczęcia. Początek podnoszenia się fałdów dla utworzenia błon płodowych. *a.* — początek wznoszenia się fałdu amnionu, *m.* — pierwszy somit czyli miomer, *sp.* — smuga pierwotna, *p.* — przedłużenie głowowe. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

stanowi powstawanie fałdu głowowego. Przed głową zarodka widać mianowicie podnoszenie się listka ektodermalnego w ten sposób, że stanowi on jakby zaczątek kaptura, osłaniającego od przodu główkę zarodka. Ten fałd złożony jest początkowo wyłącznie z ektodermy (w tym okresie nazywają go *proamnion*), potem wsuwa się do niego także mezoderma.

Nieco później po obu bokach zarodka powstają fałdy boczne, które się wznoszą również ponad zarodek; początek biorą z ektodermy i ościennej mezodermy. Badając na skrawkach powstawanie tych fałdów (Ryc.

Ażeby zrozumieć, w jakim stosunku pozostaje budowa błon płodowych do listków zarodkowych, musimy przebadać na skrawkach powstawanie tych błon. Początkową fazę tworzenia błon płodowych

365), stwierdzamy najpierw w przestrzeniach poza właściwym terytorjum zarodkowym wzajemne oddalenie obu blaszek mezodermy. Fałdy boczne



Ryc. 363. Zarodek kurczęcia. Głowa i przedni odcinek ciała otulone błonami płodowymi (kosmówką i owodnią). *ap.* — pole jasne (*area pellucida*), *m.* — miomery, *n.kr.* — wyspy i naczynia krwionośne, *o.* — zawiązek oka, *s.* — serce, *u.* — zawiązek ucha, *vv.* — *venae vitellinae*. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jag.

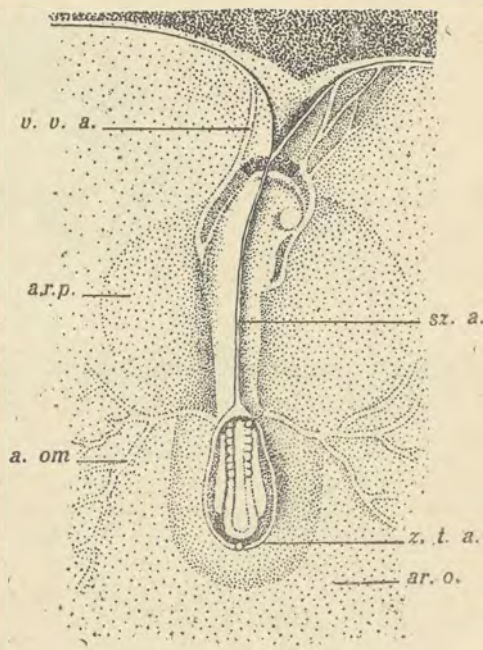
są więc złożone z dwóch listków zarodkowych: z ektodermy i mezodermy ościennej. Fałdy te, które się początkowo podnosiły obok zarodka, zbliżają się potem ku sobie ponad zarodkiem (Ryc. 366) i zaczynają się ze sobą

sklejać (Ryc. 367). Spotkanie się fałdów bocznych rozpoczyna się poza częścią głowową zarodka.

Kiedy się to dzieje z boku embrjona, fałd głowowy rośnie ponad głową zarodka ku tyłowi. Złożony początkowo wyłącznie z ektodermy, zostaje potem wzmocniony przez mezoderme ościenną, która do niego wra-  
sta tak, że od tej chwili niema różnicy w składzie fałdów bocznych i fałdów przedniego i tylnego.

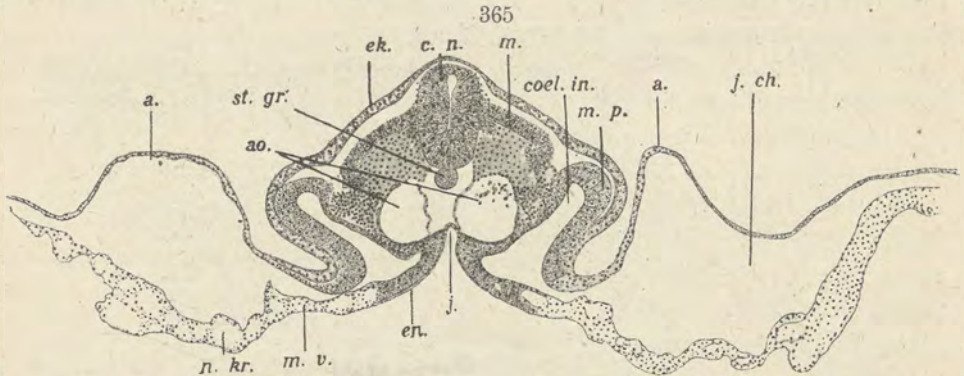
Gdy mezoderma ościenna, wcho-  
dząc w skład fałdów amnionu, pod-  
niosła się, oddalając się od mezo-  
dermy trzewiowej, wtedy rozsze-  
rzyła się odpowiednio miejscowa  
pojemność pozazarodkowej jamy  
ciała. Fałdy, podnosząc się ponad  
powierzchnię ciała zarodka, powo-  
dują rozszerzanie się jamy ciała  
aż ponad zarodek (Ryc. 366 i 367).  
Na przekrojach widać dalej, że po-  
nad zarodkiem łączą się wtedy —  
jak wspominaliśmy powyżej — fał-  
dy listków zarodkowych i to tak,  
że ektoderma fałdu strony prawej  
przechodzi w ektoderme lewego fał-  
du, ektoderma przedniego fałdu  
w ektoderme tylnego. Tak samo  
mezoderma ościenna zrasta się z me-  
zoderma strony przeciwległej (Ryc.  
366). W ten sposób mamy uwido-  
cznione powstawanie dwóch błon  
płodowych i jam dookołaembrjona-  
lnych. Błony tworzą się z zewne-  
trznej i wewnętrznej blaszki fałdów.

Idąc od strony zarodka, napotykamy najpierw błonę, noszącą nazwę  
owodni (*amnion*). Błona ta powstaje z tej blaszki fałdów, która była  
zwrócona ku zarodkowi. Powierzchnię owodni, zwróconą ku zarodkowi,  
stanowi ektoderma, powierzchnię zewnętrzną owodni stanowi mezoderma  
ościenna. Między zarodkiem a amnionem leży jama, zwana jamą amnionu.  
Wypełnia ją płyn, będący przesączem z krwi naczyń krwionośnych, roz-  
rastających się powierzchni owodni.



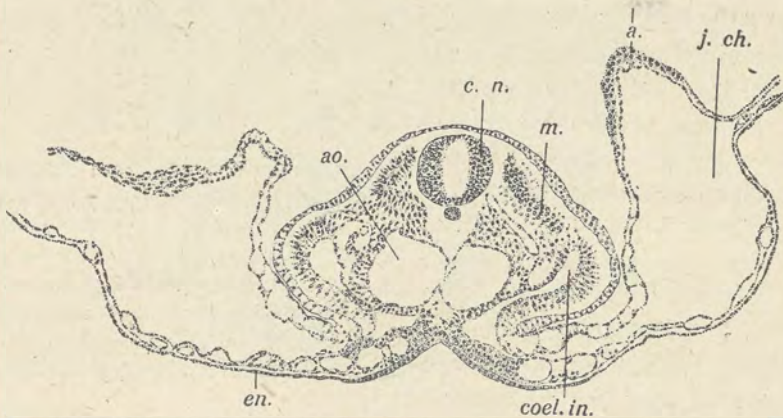
Ryc. 364. Zarodek albatrosa (*Diomedea immutabilis*), widziany z góry. *arp.* — pole jasne (*area pellucida*) wewnątrz rozszerzenie coeloma, *aom.* — (*arteria omphalo-mesenterica*) tętnica pępkowo krezkowa, *vca.* — żyły przednie żółtkowe, *zta.* — zawiązek tylny amnionu, *aro.* — pole ciemne (*area opaca*), *sza.* — szew owodni. Według *Schauinslanda*.

Druga błona, która powstała równocześnie z owodnią, leży nazewnątrz od amnionu i nosi nazwę kosmówki<sup>1)</sup> (*chorion*), a pochodzi z zewnętrznej blaszki faldu, tworzącego błony płodowe; blaszka ta składa się od zewnątrz z ektodermy, od wewnątrz, t. j. od strony, zwró-



conej ku amnionowi, z mezodermy ościennej. Obie błony płodowe tu opisane łączy pasemko (*mesamnion*, Ryc. 367), które wygląda jak kreska jelitowa. U kurczęcia błony te są wytworzone w trzecim dniu wylęgania.

366

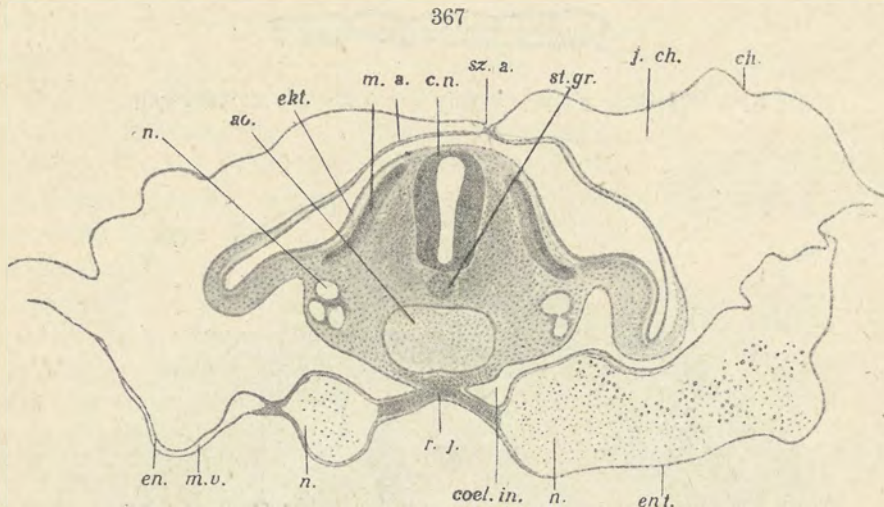


Przestrzeń, leżąca pod błoną płodową, zwaną kosmówką, jest rozszerzeniem jamy ciała pozaembrjonalnej. Kiedy zaniknie pod chorionem pasmo, łączące przez pewien czas kosmówkę z owodnią, wytwarza się połączenie jamy ciała prawej i lewej strony. Jamę tę zaciska częściowo amnion wraz z zarodkiem.

<sup>1)</sup> Nazwa kosmówki pochodzi stąd, że u zwierząt ssących błona ta tworzy na powierzchni kosmki.



Poznawszy powstawanie obu błon amnionu i chorionu, przypatrzmy się teraz ich cytologicznej budowie:



Ryc. 365, 366, 367, Przekroje poprzeczne przez zarodki kurczenia w okresie podnoszenia się i zamykania fałdów, tworzących błony płodowe. *ao* tętnica główna, *n* lub *nkr* naczynie krwionośne, *m* miomery, *cn* cewka nerwowa, *st gr* struna grzbietowa, *sz a* szew amnionu, *j ch* jelito, *jch* jama chorionu, czyli jama ciała pozaembrjonalna, *ch* chorion, *en* entoderma, *mp* mezoderma ościenna, *mv* mezoderma trzewiowa, *coel in* jama ciała śródembrjonalna (*coeloma intraembryonale*), *ekt* ektoderma, *a* owodnia, *r j* rynienka jelitowa. Według preparatów zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

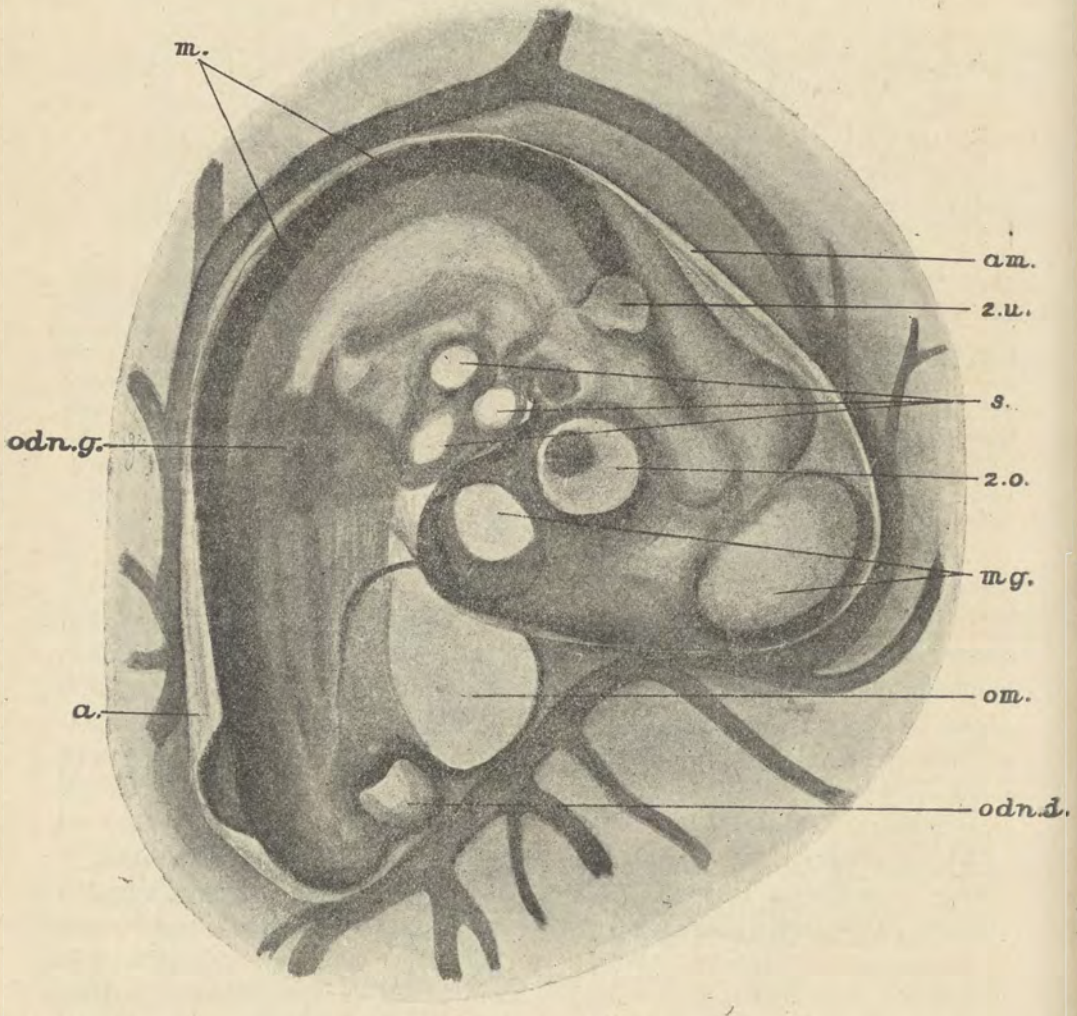
W zewnętrznej warstwie amnionu, która, jak słyszeliśmy, jest pochodzenia mezodermalnego, wyróżnicowują się włókna mięsne gładkie, biegnące przeważnie okrężnie. Włókna te, kurcząc się, powodują ruch płynu owodni, a tem samem kołysanie zarodka. W piątym dniu wylęgania mięśnie są już w obrębie owodni zupełnie dobrze rozwinięte i wtedy widać pewnego rodzaju pulsowanie w obrębie amnionu, przyczem zarodek jest kołysany w wodach owodni. W obręb owodni wrastają, począwszy od 11-go dnia wylęgu, naczynia krwionośne od strony brzusznej zarodka.

K o s m ó w k a składa się, jak z opisu jej powstawania wynika, z dwóch warstw: zewnętrznej, pochodzenia ektodermalnego i wewnętrznej — mezodermalnego. Komórki warstwy zewnętrznej ulegają przekształceniu w płaskie, ale grube, nieco dachówkowato ugrupowane elementy (Ryc. 368). Tę zewnętrzną warstwę nazwał Hubrecht trofoblastem. Komórki te stykają się z białkiem i z niego mogą resorbować substancje odżywcze dla zarodka. Komórki, ułożone tu, można uważać (Schauius-

l a n d) jako pierwszy prototyp kosmków, które u zwierząt ssących występują na powierzchni chorionu.



Ryc. 368. Przekrój poprzeczny przez kosmówkę kurczęcia.

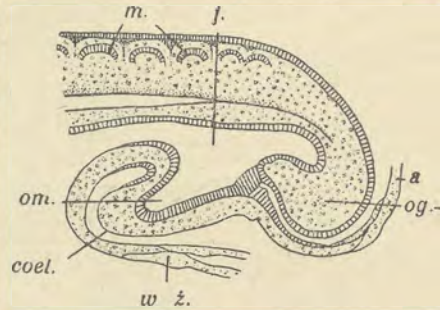


Ryc. 369. Zarodek kurczęcia. *a, a. m.* — owodnia, *m.* — miomery, *s.* — serce, *mg.* — mózg, *om.* — omocznia, *odn.g.* — zawiązek odnóza górnego, *odn.d.* — odnóże dolne, *zo.* — zawiązek oka, *zu.* — zawiązek ucha. Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Omocznia (*allantois*) tworzy się niemal równocześnie z dwiema błonami powyżej opisanymi. Mianowicie: w końcu drugiego dnia wylęgania pojawia się po stronie brzusznej ogonowego odcinka jelita wypuklenie (Ryc. 369 *om.*), w którym biorą udział dwa listki zarodkowe: entoderma i mezoderma trzewiowa (*splanchnopleura*) (Ryc. 371). Wiemy, że jelito jest umieszczone w jamie brzusznej (*coeloma*), to też wypuklenie powyżej wspomniane dokonywa się właśnie do jamy brzusznej tak, że w ten sposób powstaje do przodu przed dolnym odcinkiem jelita woreczek ślepy, jako wypuklenie jelitowe, leżące śródembrjonalnie wewnątrz worka otrzewnego (Ryc. 370). Wiemy, że jama brzuszna

pozwała wyróżnić w okresie embrjonalnym część śródzarodkową od pozaembrjonalnej, która, jak słyszeliśmy, przechodzi w jamę chorionu. Komunikację między obu temi częściami jamy brzusznej stanowi otwór pępkowy zarodka, leżący w miejscu, w którym listki zarodkowe, stanowiące ściany ciała embrjonalnego, przechodzą potem w błony płodowe (*amnion* i *chorion*). Otóż tym otworem przeciska się ten pęcherzyk, stanowiący wypuklenie jelita z wewnątrz-zarodkowej jamy ciała do jamy pozaembrjonalnej (*coeloma extraembrionale*). Jest to już jama chorionu. Powyżej opisany pęcherzyk, którego ścianę stanowi od wewnątrz entoderma, od zewnątrz mezoderma trzewiowa, nosi nazwę omocznia (*allantois*). Omocznia, trzymając się stale prawej strony zarodka, wrasta między owodnię, kosmówkę i pęcherzyk żółtkowy (Ryc. 372), a w miarę, jak rozwój postępuje, rozpiętość jej coraz bardziej wzrasta. Równocześnie zatracą swój kształt pęcherzykowaty, mocno się spłaszcza, przystosowując się do miejsca, które może zająć. Wtedy to wyróżnić można w błonie omocznia dwie warstwy (Ryc. 371, 372), z których zewnętrzna układa się na wewnętrznej powierzchni kosmówki, zrasta się z nią tak, że obie błony tworzą razem jakby jedną grubszą błonę (*allantochorion*), zawierającą cztery blaszki: 1) na wewnątrz entoderme, 2) na niej leżącą mezoderme trzewiową, 3) mezoderme ościenną, stanowiącą składnik chorionu i 4) ektoderme, która pokrywa od zewnątrz ten chorion.

W obrębie tej zewnętrznej ściany allantoidy rozrastają się bogato

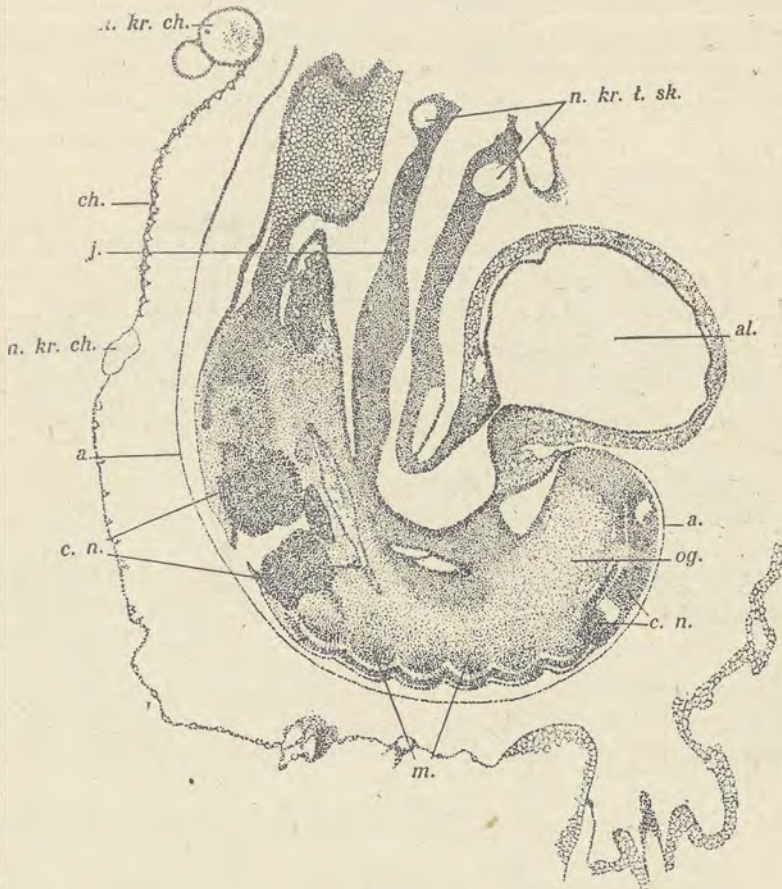


Ryc. 370. Przekrój strzałkowy przez tylny odcinek zarodka kurczęcia. *a* amnion, *m* miomery, *j* jelito, *om* wypuklenie jelita w kierunku jamy ciała dla utworzenia omocznia, *og* zawizek ogona, *coel* jama ciała, *w ż.* ściana woreczka żółtkowego.

Wedł. *Schawinslanda*.

naczynia krwionośne, biegnące od zarodka po powierzchni omoczni i kosmówki i biorą wybitny udział w akcji oddychania.

Dalsze różnicowanie omoczni ujawnia się w tem, że zewnętrzna warstwa jej wytwarza z komórek mezodermalnych włókienka mięśni

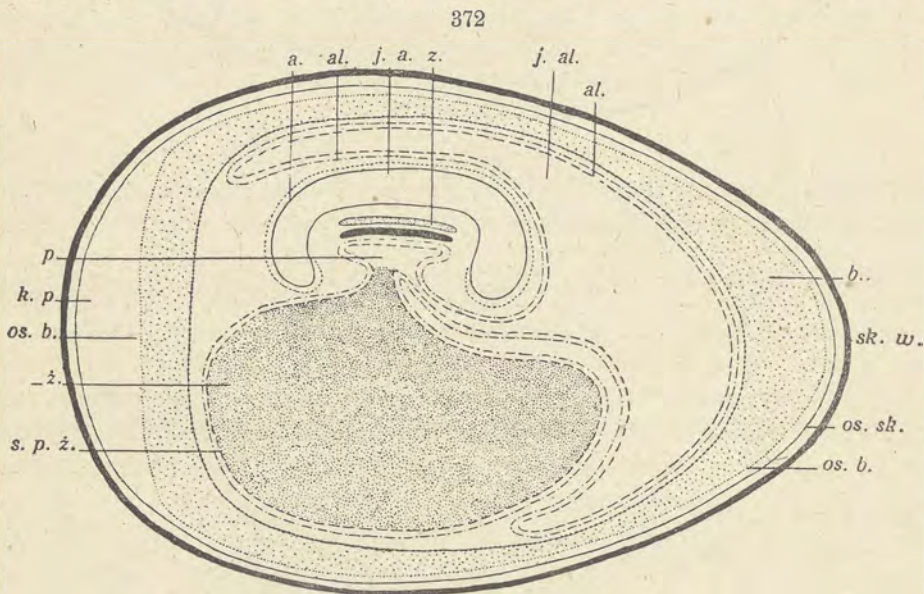


Ryc. 371. Przekrój strzałkowy przez ogonowy odcinek zarodka kureczęcia. *n. kr. ł. sk.* — naczynie krwionośne łuków skrzelowych, *a.* — owodnia (amnion), *al.* — omocznia wypuklająca się do jamy ciała z przedniej strony jelita, *og.* — ogon, *m.* — miomery, *c. n.* — cewka nerwowa, przecięta ukośnie, *n. kr. ch.* — naczynie krwionośne chorionu, *ch.* — chorion, *j.* — jelito. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jagiell.

gładkich, których układ bywa bardzo różny, natomiast pokład entodermalnych komórek zachowuje wygląd dawniejszy. Błazka zewnętrzna omoczni zrasta się z sąsiednimi błonami, a więc najpierw z amnionem, następnie zaś ze ścianą pęcherzyka żółtkowego. Ponieważ zewnętrzna warstwka komórek ściany amnionu wytwarza także włókna mięsne gład-

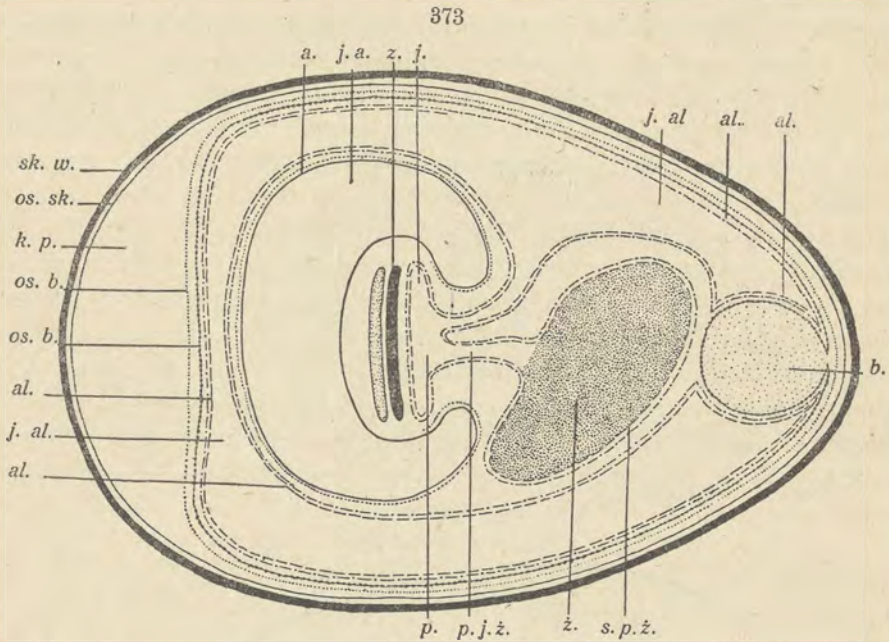
kie ze swych komórek mezodermalnych, przeto dwie zrastające się warstwy mezodermy, mianowicie owodni i omoczni, zawierają mniej więcej od 7-go dnia wylęgu dość mocną warstwę mięsną. Dalszy ciąg blaszki zewnętrznej omocznej, przechodzący w sąsiedztwie pęcherzyka żółtkowego, zrasta się z jego ścianką.

Omocznia rozrasta się bardzo mocno (Ryc. 371, 372, 373). Wsuwając się między chorion, amnion i pęcherzyk żółtkowy od strony prawej, wypełnia całą przestrzeń po tej stronie, potem zaś obrószony worek owodniowy dookoła, obrasta też lewą stronę zarodka, wypełniając tak samo przestrzeń między kosmówką, owodnią i pęcherzykiem żółtkowym (Ryc. 372 *al.*); w omoczni zaś zbiera się płyn w coraz większej ilości. Ponieważ służy ona zarodkowi jako zbiornik wydaliny, więc oczywiście z postępem rozwoju coraz większa ilość tych wydaliny gromadzi się w worku omoczni. Ucisk, wywierany na chorion przez zwiększającą się pojemność omoczni, przenosi się na otaczające go białko; ponieważ zaś ilość jego zmniejsza się wskutek znacznie posuniętej resorpcji, przeto białko wycofuje się ku ostremu końcowi jaja (Ryc. 372), tworząc jak gdyby worek między pęcherzykiem żółtkowym a dwoma płatami zsuwającej się z dwóch stron omoczni.



Na ścianie omoczni rozgłębiają się dwie tętnice i jedna żyła pępkowa (*arteria umbilicalis dextra et sinistra, vena umbilicalis*). Obie tętnice odchodzą od aorty zarodka, przechodzą po ścianie omoczni do części pozaembrjonalnej allontoidy i każda z tych tętnic rozgłębia się

na dwa ramiona, idące w kierunku głowowym i ogonowym zarodka do przeciwległych odcinków omoczni. Tętnica pępkowa lewa jest znacznie silniejsza niż prawa. Zaopatruje ona blaszkę wewnętrzną omoczni, natomiast znacznie słabsza prawa tętnica pępkowa dochodzi do ścianki, gra-



Ryc. 372, 373. Schematy ułożenia błon płodowych zarodka kurczęcia. 372. Stadjum wcześniejsze. 373. Stadjum późniejsze, *a.* — owodnia, *al.* — ścianka wewnętrzna i zewnętrzna alantoidy, *b.* — białko, *ja.* — jama amnionu, *jal.* — jama alantoidy, *k.p.* — komora powietrzna, *osb.* — osłonka ciała wewnętrzna i zewnętrzna, *ossk.* — osłonka skorupy wapiennej, *p.* — pępek, *pjż.* — przewód jelitowo-żółtkowy, *skw.* — skorupka wapienna, *spż.* — ścianka pęcherzyka żółtkowego, *z.* — zarodek, *ż.* — żółtko.

niczącej z kosmówką. Żyła pępkowa biegnie jako naczynie pojedyncze, rozdziela się później na znaczną ilość drobnych gałązek, biegnących po zewnętrznej blaszce w ten sposób, że gałązka żylna biegnie między dwiema tętnicami. Wewnętrzną blaszkę omoczni pokrywa sieć naczyń włosowatych, przyczem zauważyć należy, że między naczyniami omoczni a naczyniami owodni i ścian pęcherzyka żółtkowego widzimy liczne anastomozy. Oczywiście że naczynia zewnętrznej i wewnętrznej blaszki omoczni również przechodzą jedne w drugie.

Pęcherzyk żółtkowy jest organem, który zarówno topograficznie jak funkcjonalnie ma pewne wspólne cechy z błonami płodowymi. Jest to twór o typowo embrjonalnym charakterze, ograniczony co do swej

trwałości również tylko do życia płodowego, a znamienne funkcjami związanymi z odżywianiem i oddychaniem zarodka. Pochodzenie woreczka żółtkowego poznaliśmy w opisach poprzednich. Wiemy, że zawartość jego stanowi żółtko, które było składnikiem jaja, jako t. zw. deutoplazma. To żółtko obrastają w biegu rozwoju listki zarodkowe, rozpościerające się na powierzchni masy żółtkowej. Bezpośrednio na żółtku układa się entoderma, którą z kolei otacza mezoderma trzewiowa. Te dwie warstwy stanowią właściwą ścianę pęcherzyka żółtkowego. Zawartość pęcherzyka stanowi materiał odżywczy dla zarodka. Embrjon resorbuje żółtko, a substancje stąd zaczerpnięte zużywa na własny rachunek. Funkcję resorpcji przeprowadza entoderma. Elementy entodermalne rozrastają się coraz bardziej nie tylko na powierzchni żółtka, ale ścianka pęcherzyka żółtkowego tworzy fałdy, listwy, rozgałęzienia drzewkowate, wsuwające się w samą masę żółtkową. W ten sposób zwiększa się powierzchnia resorbacyjna ściany pęcherzyka żółtkowego, a wykorzystanie substancyj, zawartych w pęcherzyku, może tem wydatniej postępować.

Na powierzchni pęcherzyka żółtkowego rozrastają się naczynia krwionośne. Naczynia te — tętnice i żyły pępkowo-krezkowe (*arteriae et venae omphalo-mesentericae*) poznaliśmy już przy opisie krążenia żółtkowego (por. str. 238) razem z ich rozgałęzieniami na powierzchni żółtka. Tutaj pragniemy tylko jeszcze zwrócić uwagę, że to krążenie żółtkowe ma znaczenie nie tylko w czynnościach oddechowych, ale przypada mu też niewątpliwie doniosła rola troficzna. Substancje odżywcze, wchłonięte z żółtka, dyfundują przez komórki entodermalne do naczyń krwionośnych i z krwią krążenia żółtkowego przedostają się do ciała zarodka. Substancje te przeprowadzane są poza to także inną drogą. Słyszeliśmy, że do ściany pęcherzyka żółtkowego przylega omocznia, w ścianach której rozgałęziają się obficie naczynia pępkowe. Gałązki tych naczyń anastomozują z naczyniami pęcherzyka żółtkowego tak, że zarówno wskutek zetknięcia się ściany pęcherzyka żółtkowego z omocznia, jak i wskutek połączeń obu układów naczyniowych, substancje zaczerpnięte z żółtka mogą być doprowadzone do zarodka także przez pośrednictwo naczyń pępkowych.

### 3) Czynności i przebieg dalszego rozwoju błon płodowych u ptaków i gadów.

Błony płodowe, których powstawanie już znamy, pozostają w usługach zarodka przez cały okres trwania życia embrjonalnego. Zadanie fizjologiczne, które pełnią błony, zarysowaliśmy pokrótce już powyżej (por. str. 307—308), obecnie uzupełnimy to omówieniem nieco dokładniejszym czynności poszczególnych błon.

Owodnia jest błoną, otaczającą zarodek. Stanowi ona zbiornik cieczy, wśród której zarodek pływa i porusza się swobodnie. Skurcze rytmiczne, które wykonują mięśnie w ścianie owodni, przeszkadzają stagnacji tej cieczy. Zarodek styka się z coraz innymi jej cząstkami, a kołysanie wśród niej organizmu embrjonalnego nie dopuszcza do utworzenia zlepek czy zrostów między zarodkiem a owodnią. Ilość cieczy, która wydzielila się z krwi naczyń, biegnących w ścianie owodni, jest największa mniej więcej w połowie okresu wylęgowego.

K o s m ó w k a, leżąca najbardziej nazewnątrz w jaju płodowym, ma przede wszystkim zadanie ochronne. Rola jej u zwierząt, u których istnieją dawne osłonki jajowe (np. u ptaków skorupa, błony miękkie trzeciorzędne, warstwa białkowa itd.) ma charakter raczej uzupełniający, ale prócz tego zadanie chorionu jest także troficzne. Otoczona bezpośrednio przez masę białkową, ma kosmówka sposobność wchłaniania tego znakomitego materiału odżywczego. Powierzchnowy pokład komórek, t. zw. trofoblast jest tu warstwą resorbującą białko. Troficzną swoją rolę dzieli kosmówka w późniejszym okresie rozwoju z omocznia, której topograficzne położenie poprzednio poznaliśmy. Wiemy o tem, że białko, ustępujące pod naporem gromadzącej się w coraz większej ilości cieczy śród-omocznowej, tłoczącej na kosmówkę, cofa się z całej powierzchni jaja na ostry jego koniec. Po pewnym czasie (mniej więcej od dnia 16-ego wylęgu) tworzy się na ostrym końcu jaja t. zw. woreczek białkowy (Ryc. 373 b). Jak wiemy, białko leżało nazewnątrz chorionu: ten stosunek utrzymuje się i nadal. Jednakże błona kosmówki zostaje przez nagromadzoną tu masę białka wpuklona i odrazu tworzy ona aparat, przeznaczony do resorbcji białka. Na tej powierzchni kosmówki, która się styka z białkiem, wytwarzają się listwy drzewkowate, wrastające w masę białkową. Powierzchnia resorbcyjna zwiększa się, a że wśród tych kosmków rozrastają się naczynia krwionośne, powstaje więc w ten sposób aparat, który przypomina łożysko zwierząt ssących, o którym będziemy później dokładniej mówili. Omocznia może też pośredniczyć przy resorbcji substancyj, zawartych w pęcherzyku żółtkowym. Wprawdzie sprowadzają je do zarodka przede wszystkim naczynia pępkowo-krezkowe, jednakże stykająca się z pęcherzykiem żółtkowym mocno unaczyniona blaszka omoczni niewątpliwie także bierze w tem udział.

Dalszem przeznaczeniem omoczni jest funkcja oddechowa. Naczynia krwionośne, rozpięte na powierzchni ścianki omoczni i przechodzące częściowo na kosmówkę, absorbują tlen, a oddają CO<sub>2</sub> przez pory skorupy wapiennej.

Wreszcie jak mówiliśmy poprzednio, omocznia jest zbiornikiem w y d a l i n u s t r o j u zarodkowego.



Omówiwszy fizjologiczne zadanie błon, zapoznajmy się teraz z ich losem w biegu życia embrjonalnego:

Owodnia, która początkowo leżała w bezpośrednim sąsiedztwie ciała zarodka, odsuwa się od niego w miarę, jak ilość wód płodowych wzrasta. W drugiej połowie okresu wylęgania zmniejsza się ilość wód amnionu wskutek wyparowania, oraz częściowego zużytkowania tego płynu na zaspokojenie potrzeb samego zarodka, który wody amnionu pochłania (Preyer). Amnion zbliża się wtedy znów do ciała zarodka, a w ostatnich chwilach życia embrjonalnego embrjon przedziera dziobem błonę owodnią wraz z omocznia i wydobywa się nazewnątrz.

Omocznia, która w środkowym okresie życia zarodkowego rozrasta się tak, że obejmuje zupełnie zarodek i żółtko, traci zwolna w późniejszym okresie wylęgu swą zawartość, gdy z płynu tu nagromadzonego wyparowuje woda. Wewnątrz worka allantoidy pozostają resztki wykrystalizowanych soli, które są składnikami wydalin zarodka. Wtedy to omocznia, zrosnięta z owodnią i ścianką pečerzyka żółtkowego, coraz ściślej przylega do zarodka. Naczynia są jeszcze silnie rozwinięte, ale gdy embrjon zdąża do wydobycia się ze skorupy, przebija najpierw błony, otulające go od zewnątrz i wprowadza dziób do przestrzeni powietrznej, a naczynia, które dotąd miały pewne znaczenie przy czynności oddechowej, ulegają zanikowi. Omocznia dzieli los owodni, t. zn., że obie błony obsychają, czas jakiś widać je wiszące u pępka noworodka, wreszcie zupełnie odpadają.

Kosmówka zmienia się tylko nieznacznie w biegu życia zarodkowego z wyjątkiem okolicy woreczka białkowego, gdzie, jak mówiliśmy, tworzą się listwowate wyniosłości. Potem zrasta się kosmówka z zewnętrzną blaszką omoczni i wraz z nią zostaje przerwana w końcowym okresie rozwoju przez zarodek, a wreszcie zupełnie obsycha.

Pečerzyk żółtkowy, którego budowę poznaliśmy powyżej, zmniejsza coraz bardziej swą objętość. Ilość żółtka, zawartego w pečerzyku, zmniejsza się w miarę, jak postępuje resorbcja. Przez pośrednictwo przewodu jelitowo-żółtkowego utrzymuje się komunikacja z przewodem pokarmowym. Rozwój zarodka postępuje najczęściej prędzej, aniżeli resorbcja żółtka. To też zarodek wylęga się, zanim żółtko zostaje zupełnie przez zarodek zużytkowane. Po wykluciu się zarodka widać niedomknięcie się otworu pępkowego. Przez ten otwór, drogą przewodu jelitowo-żółtkowego, zostaje masa żółtkowa wciągnięta do przewodu pokarmowego. Pečerzyk przybiera w okresie tego wciągnięcia kształt klepsydry, zostaje w okolicy pępka przewężony w ten sposób, że jedna jego część wystaje nazewnątrz, podczas gdy druga jest wciągnięta do środka prze-

wodu pokarmowego, dokąd z biegiem czasu, w parę dni po wykluciu, cały pęcherzyk zostaje wciągnięty.

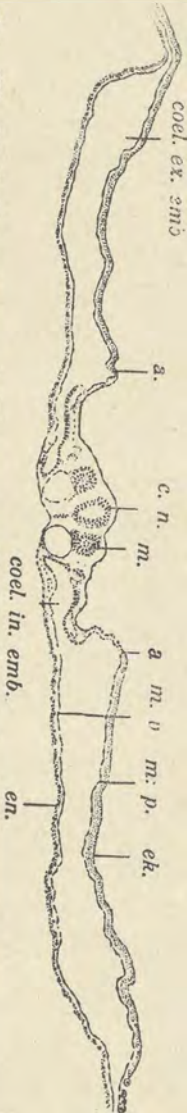
#### 4) Błony płodowe zwierząt ssących.

##### a) Tworzenie owodni i kosmówki.

U zwierząt ssących w okresie embrjonalnym powstają błony płodowe mimo, że okres życia zarodkowego przebiega wewnątrz organizmu matki. Błony płodowe wytwarzają tu zbiornik dla cieczy (wody płodowe), umożliwiającej swobodę rozwoju w środowisku płynnym, a nadto obejmują rolę pośrednictwa między płodem a matką, co jest podstawą bardzo ważnych modyfikacji organizacyjnych. Sposób tworzenia błon płodowych jest zależny od badanych gatunków zwierzęcych, jakkolwiek nieraz ostateczna organizacja jest u tychże zupełnie jednakowa. Do tej samej organizacji błon dojść więc można kilku drogami zasadniczo różnymi.

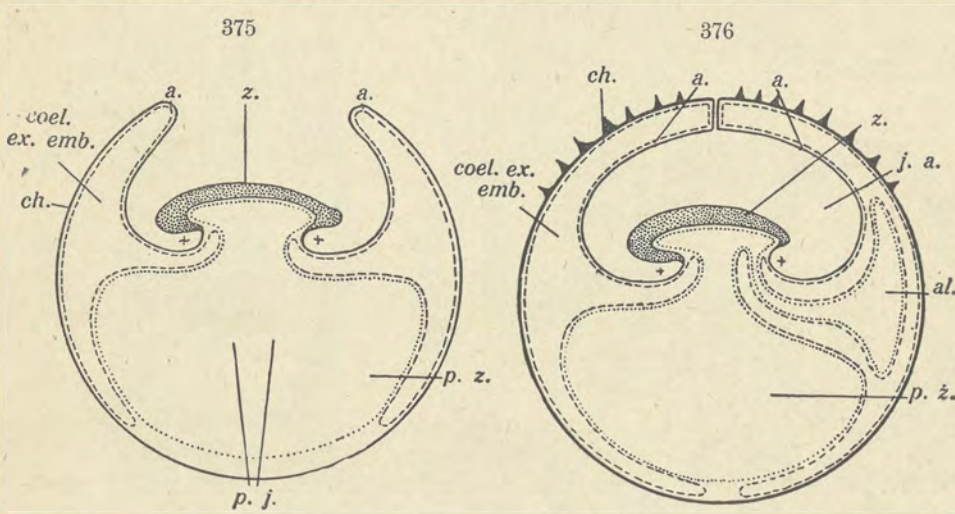
1) Tworzenie błon płodowych przez fałdowanie przebiega w sposób prawie zupełnie podobny do opisanego u gadów i ptaków. Kiedy u zarodka wytworzą się listki zarodkowe, część zarodkowa właściwa i pęcherzyk żółtkowy się wyodrębnia, wtedy to zaczynają się tworzyć związki błon płodowych. Powstawanie błon płodowych odbywa się tu pod osłonką, która jest pozostałością błony jajowej. Ta osłonka stanowi tymczasową błonę, t. zw. *prochorion*. Pierwszym objawem tworzenia błon płodowych jest wznoszenie się do przodu przed właściwym zarodkiem fałdu ektodermalnego, nosi on nazwę *proamnionu*. Po obu bokach zarodka powstają również fałdy (Ryc. 374), które składają się z listka zewnętrznego (*ektoderma*) i środkowego ościennego (*mesoderma parietalis, sive splanchnopleura*). Fałdy te, podobnie jak w zarodkach kurczęcia, podnoszą się w górę (Ryc. 375), zbli-

Ryc. 374. Przekrój poprzeczny 9-dniowego zarodka krowki w okresie tworzenia fałdów amnionu. *ek.* — ektoderma, *m. p.* — mezoderma ościenna, *m. v.* — mezoderma trzewiowa, *en.* — entoderma, *a.* — fałdy amnionu, *m.* — miomyery, *c. n.* — cewka nerwowa, *coel. ex. emb.* — jama ciała pozazarodkowa, *coel. in. emb.* — jama ciała śródzarodkowa. Według *Grossera*.



żają następnie do siebie, zrastają się ponad zarodkiem (Ryc. 376), a wynikiem tego jest powstanie dwóch błon, z których zewnętrzna przytyka do

prochoronu, a wewnętrzna leży w niewielkiej odległości od zarodka. Wewnętrzna ścianka tego fałdu wytworzyła więc t. zw. kosmówkę (*chorion*), to jest błonę, złożoną od zewnątrz z ektodermy, od wewnątrz z mezodermy, natomiast z wewnętrznej ścianki tego fałdu powstaje t. zw. błona jagnięca czyli owodnia (*amnion*). Błona ta składa się z tych samych listków zarodkowych co kosmówka, tylko ułożonych przeciwnie: od zewnątrz leży tu mezoderma, od wewnątrz natomiast ektoderma.

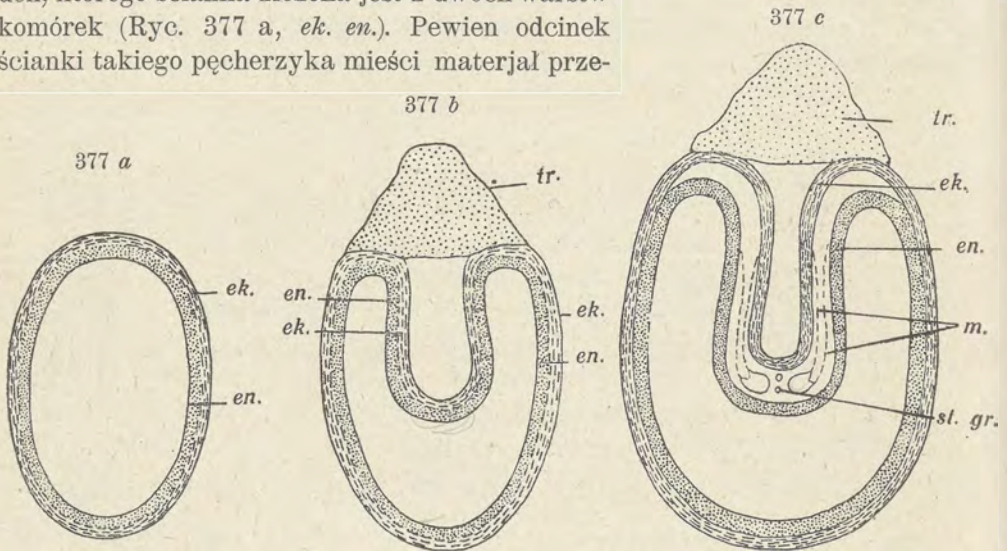


Ryc. 375, 376. Schematyczne przedstawienie tworzenia błon płodowych u ssaków drogą faldowania. *a.* — fałdy amnionu, *coel. ex. emb.* — jama ciała pozazarodkowa, *p. ż.* — pęcherzyk żółtkowy, *p. j.* — kreski, których przedłużenia wskazują światło otworu pępka jelitowego, krzyżyki + oznaczają ograniczenie pępka skórny, *al.* — omocznia, *ch.* — chorion, *j. a.* — jama amnionu, *z.* — ciało zarodka. Według Bonnet a.

Przestrzeń między zarodkiem a owodnią wypełnia niebawem ciecz, która jest przesączem z naczyń krwionośnych. Pod kosmówką natomiast widać jamę, która jest przedłużeniem jamy ciała i pozostaje z nią w łączności. Ta jama to jama chorionu, czyli t. zw. pozaembrjonalna jama ciała (*exocoeloma*). W tym miejscu, gdzie zagina się brzeg powłoki ciała, przechodząc w błonę amnionu, leży otwór pępkowy. Możemy wyróżnić pępek skórny i jelitowy (Ryc. 375, 376), zależnie od tego, czy bierzemy pod uwagę przestrzeń między zagięciami skóry, czy też brzegi przewodu jelitowo-żółtkowego. Przez ten właśnie otwór między pępkiem skórny a jelitowy śródembrjonalna jama ciała łączy się z jamą ciała pozaembrjonalną.

2) Powstawanie błon płodowych, poprzedzone przez odwrócenie listków zarodkowych (*inversio*) stwierdzono u myszy i świnki mor-

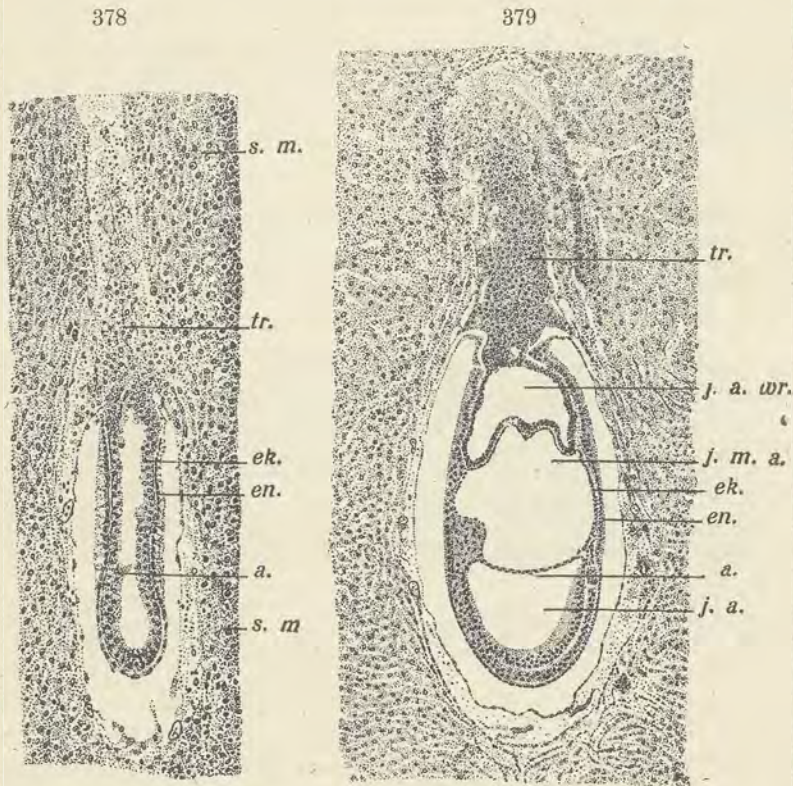
skiej. Wiemy z opisu listków zarodkowych, że blastula zarodka wygląda jak pęcherzyk, wypełniony cieczą o zwieszającym się do tej jamy czopem komórek (Ryc. 177). Komórki tego czopa rozpościerają się następnie po wewnętrznej powierzchni ścianki pęcherzyka i wtedy wytwarza się zarodek, którego ścianka złożona jest z dwóch warstw komórek (Ryc. 377 a, *ek. en.*). Pewien odcinek ścianki takiego pęcherzyka mięsni materiał prze-



Ryc. 377. Schemat tworzenia odwrócenia listków zarodkowych. A. — Pęcherzyk zarodkowy, złożony z ekto- i entodermy, B. — Pęcherzyk zarodkowy, do którego wpukliła się ścianka w postaci kubka. Ścianki tego kubka mają odwrócone listki. C. — Tenże pęcherzyk, w którym na dnie wpuklonego kubka tworzy się mezoderma i organy pierwotne, *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *m.* — mezoderma, *st. gr.* — struna grzbietowa, *tr.* — trzon.

znaczony na wytworzenie właściwego zarodka, i ta właśnie część odcinka zapada się wgląd jamy (377 b) tak, że powstaje w jamie gastruli jakby kubek (Ryc. 377 b). Przypatrując się ściankom tego kubka, stwierdzamy, że od wewnątrz wyłożony jest przez ektodermę, na zewnątrz otacza go entoderma (Ryc. 377 b, c, 378), a zatem mamy obraz odwrócenia (*inversio*) listków zarodkowych. Znaczenie twórcze ma przedewszystkiem grupa komórek, leżąca na dnie tego kubka. Elementy te zawierają materiał, służący do budowy mezodermy (ryc. 377 c) i narządów pierwotnych zarodka, ale oprócz tego z komórek wewnętrznych opisanego kubka wytwarza się ściana amnionu. Wystarczy, gdy przestrzeń, leżąca ponad właściwym zarodkiem, zamknie się, a mamy już utworzoną jamkę, odpowiadającą jamie amnionu. Górny otwór kubka zamknięty jest przez trzon (Ryc. 378, 379) złożony z komórek; w obrębie jego tworzy się również jamka, którą nazywają jamą owodni wrzekomą. Między temi dwiema jamami, t. j. rzeczywistą

jamą owodni, a jamą owodni wrzekomą wyodrębnia się (Ryc. 379) trzecia jama — międzyowodniowa (*cavum interamnionale*). Od wszystkich tych trzech jam nazewnątrz leży jama pęcherzyka żółtkowego, do której miało miejsce to pierwotne wpuklenie listków zarodkowych.



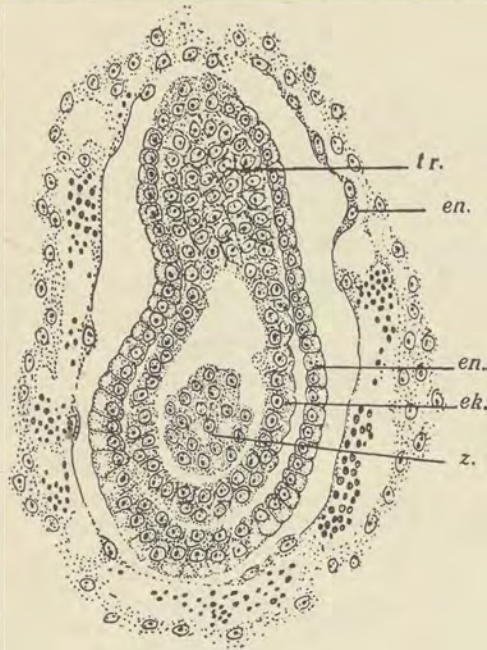
Ryc. 378. Zarodek białego szczura w 8-mym dniu rozwoju w macicy, *tr.* — trzon, *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *a.* — zaczątki fałdów amnionu, *s. m.* — ściana macicy. Według Grossera.

Ryc. 379. Zarodek białego szczura w 9-tym dniu rozwoju w macicy. *ek.* — ektoderma, *en.* — entoderma, *a.* — amnion, *j. a.* — jama amnionu, *j. m. a.* — jama międzyowodniowa, *j. a. wr.* — jama amnionu wrzekoma, *tr.* — trzon. Według Grossera.

U innych zwierząt, np. u świnki morskiej (Ryc. 380), po utworzeniu odwróconych listków zarodkowych i sformowaniu trzona wyodrębnia się na dnie kubka grupa komórek ektodermalnych (Ryc. 380 *z*), które służą jako materiał na zawiązek właściwego zarodka i ścianki rzeczywistej jamy amnionu. Reszta opisanych jam wytwarza się ponad tą jamą owodni.

Jamę owodni, która powstała przy tworzeniu się błon płodowych

przez odwrócenie się listków zarodkowych, ponad okolicą twórczą ciała embrjonalnego, otacza początkowo ściana wyłącznie ektodermalna. Gdy w biegu rozwoju wyróżnicuje się mezoderma w zarodku, to jej blaszka ościenna posuwa się śladem ektodermy, przylegając do niej jak najściślej. Mezoderma ościenna wraca wtedy również ponad zarodek, a idąc wzdłuż ektodermy wyściela od zewnątrz ektodermalną ściankę amnionu (Ryc.



Ryc. 380. Zarodek świnki morskiej z odwróconymi listkami zarodkowymi. *tr.* — trzon, *en.* — entoderma, *ek.*, *en.* — odwrócone listki zarodkowe ekto- i entodermi, *z.* — grupa ektodermalnych wyodrębnionych komórek, stanowiąca zawiązek właściwego zarodka i amnionu. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

materiał twórczy, służący do wytworzenia ciała zarodka. Pod osiowymi i bocznymi zawiązkami zarodka leży pęcherzyk żółtkowy. Od warstwy powierzchniowej pierwotnego pęcherzyka odczepić się musi warstwa, różniująca się jako kosmówka.

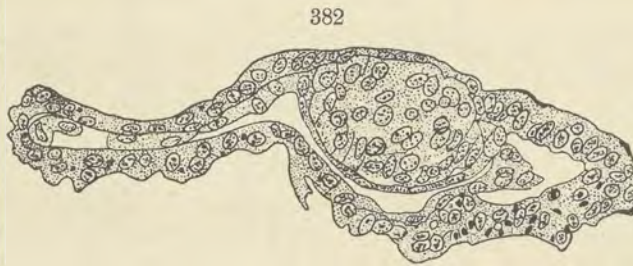
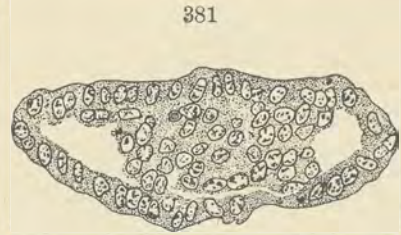
U człowieka tworzenie błon płodowych w ich najwcześniejszym okresie nie jest znane, ale na podstawie analogji ze zwierzętami ssącymi (nietoperz, małpy antropoidalne) wnosić należy, że powstają one w podobny jak u tych zwierząt sposób. Zarodek nietoperza np. przez podział

377 c), otrzewna warstwa natomiast, towarzysząc entodermie, wzmacnia ściankę pęcherzyka żółtkowego. Kosmówka może tu tworzyć się tylko z zewnętrznej warstwy ścianki pęcherzyka żółtkowego i trzonu komórkowego przez rozszczepienie.

3) Powstanie jam płodowych przez rozstępnienie (*dehiscencia*) elementów komórkowych jest procesem, opisanym po raz pierwszy przez belgijskiego embriologa van Benedena u nietoperza. Punktem wyjścia dla tworzenia błon płodowych jest okres blastuli, w którym komórki zarodkowe są ugrupowane w postaci eliptycznego pęcherzyka; do środka jamy sterczy początkowo lity węzeł z komórek zarodkowych (Ryc. 381, 382). W węźle tym pojawia się jedna lub więcej jamek (Ryc. 383), które w zasadzie łączą się w jedną jamę owodni (Ryc. 384). Komórki, leżące na dnie tej jamy, stanowią

blastomerów wyodrębnia twór kulisty, lity, złożony z licznych komórek o charakterze embrjonalnym — jest to stadium moruli. Obwodowe komórki moruli zbliżają się do typu elementów t. zw. trofoblastycznych, które niszczą komórki ściany macicy, otaczające cały zarodek i czerpią stąd dla niego substancje odżywcze. Tymczasem wewnątrz tego dotąd litego tworu powstają wskutek wydzielania płynu jamki, (Ryc. 383 *j. a*), które łączą się potem w jednolitą jamę (Ryc. 384 *j. a*). Jest to jama amnionu, poniżej której leży tarcza zarodkowa, z materiałem na wytworzenie ciała zarodka.

U innych ssaków (małpy) po stadium moruli (Rys. 385 A) węzeł komórek zwieszających się do jamy blastuli (Rys. 385 B) organizuje się bar-



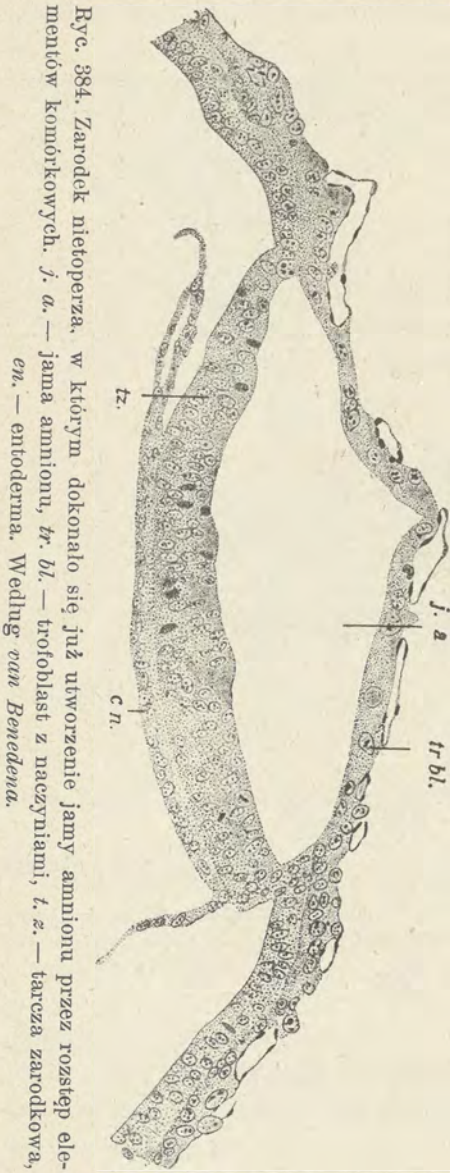
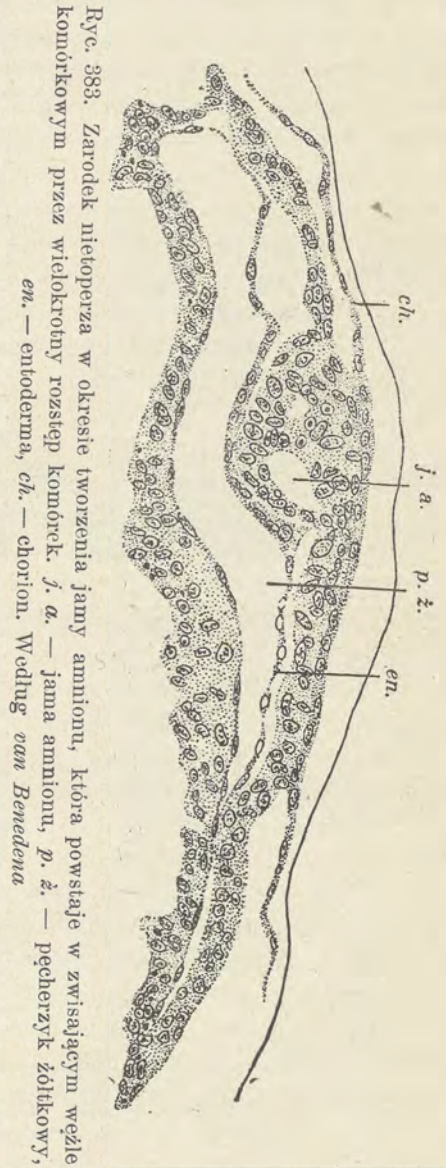
Ryc. 381, 382, Zarodek nietoperza w okresie pęcherzyka zarodkowego, ze zwieszającym się węzłem komórek. Według *van Benedena*.

dzo szybko w dwie grupy elementów (Ryc. 385 B), leżące ponad sobą. Jedna i druga grupa tworzą przez rozstępnienie komórek jamki (Ryc. 385 C): pierwsza z nich (w naszym rysunku górna) stanowi jamkę amnionu, druga, (w naszym rysunku dolna) jamkę pęcherzyka żółtkowego.

Teraz już możemy zanalizować organizację całego zarodka. Trofoblast zewnętrzny stanowi warstwę zewnętrzną kosmówki, którą później wzmocni listek mezodermalny. Przestrzeń wolna wśród trofoblastu to jama chorionu. Ponieważ trofoblast i jama blastulacyjna powstają najwcześniej, przeto możemy powiedzieć słusznie, że ścianka blastuli jest zarazem związkiem kosmówki. Wśród jamy chorionu widzieliśmy dwa pęcherzyki. Na dnie górnego pęcherzyka leżą komórki, które mają organizować ciało zarodka; reszta ściany pęcherzyka to błona owodnia (*amnion*).

Dolny pęcherzyk jest to pęcherzyk żółtkowy. Komórki jego ściany stanowią entodermę zarodka. Dotąd jeszcze mezodermę niema zupełnie. Bierze ona początek w twórczym terenie zarodka, położonym na dnie

jamy amnionu, gdzie rozpoczyna się różnicowanie ciała zarodka. Powierzchnowa warstwa komórek, t. zn. ektoderma, tworzy w znany nam sposób cewkę nerwową zarodka (por. str. 210). Pod ektodermą różnicuje się me-

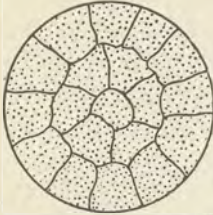


zoderma w dwóch swoich blaszkach. Zewnętrzna blaszka towarzyszy ektodermie, układając się na jej powierzchni. Wraz z ektodermą tworzy ona ściankę jamy owodnej. Tak więc ta zewnętrzna blaszka mezodermy sta-



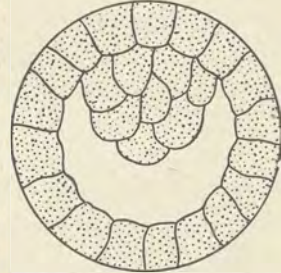
nowi, łącznie z ektodermą, amnion zarodka. Blaszką wewnętrzną mezodermy towarzyszy entodermie: obrasta więc ona pęcherzyk żółtkowy, w którym wewnętrzną ściankę blaszki tworzą komórki entodermalne. Ścianka pęcherzyka żółtkowego jest zatem zbudowana od zewnątrz z me-

385 A



zodermy trzewiowej, od wewnątrz z entodermy. Cała przestrzeń między kosmówką a pęcherzykiem żółtkowym, rozszerza się coraz bardziej. Wyściela ją mezoderma, która, wyrastając z właściwego ciała zarodka, obrasta z jednej strony

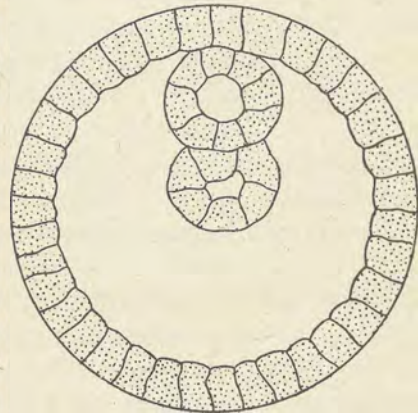
385 B



ektodermalną część owodni, z drugiej entodermalną część ścianki pęcherzyka żółtkowego. Jama kosmówki, leżąca między obiema blaszkami mezodermalnymi, wyrastającymi z zarodka, łączy się bezpośrednio z jamą ciała (*coeloma*). Ta jama chorionu stanowi t. zw. jamę ciała pozaembrjonalną (*coeloma extra-embryonale*).

Owodnia, której powstawanie z górnego pęcherzyka opisano powyżej pozostaje początkowo na znacznej przestrzeni w łączności z kosmówką. Później jednak, gdy między amnion i chorion wrosła mezoderma, gdy jej blaszka ościenna otoczyła owodnię i wysłała od strony wewnętrznej kosmówkę, następuje coraz wyraźniejsze odszczepienie owodni od kosmówki. To odszczepienie postępuje tak daleko, że ostatecznie na małej tylko przestrzeni po tylnej stronie zarodka owodnia pozostaje złączona z kosmówką stosunkowo cienkim pasmem t. zw. szypułą brzuszną. Trzecia błona płodowa, t. j. omocznia dochodzi wzdłuż tego pasma od zarodka do zetknięcia z chorionem.

385 C



Ryc. 385. Schemat i powstawanie błon płodowych u człowieka.

### b) Tworzenie omocznia i pęcherzyka żółtkowego.

Omocznia u zwierząt ssących tworzy się w sposób podobny jak u ptaków i gadów, a więc przez wypuklenie do jamy ciała (*coeloma*)

przedniej ściany dolnego odcinka jelitowego. Ścianę jelita tworzą dwie warstwy komórek: od wewnątrz entoderma, od zewnątrz mezoderma trzewiowa. W wypukleniu przedniej ściany jelita biorą udział obie wspomniane blaszki. To pęcherzykowate wypuklenie jelita wsuwa się przedewszystkiem do jamy ciała śródembrjonalnej (*coeloma intraembryonale*). Zależnie od gatunku zwierzęcia ssącego, spotykamy słabszy lub mocniejszy rozrost omocznia. Najslabiej rozwinięte omocznie mogą się pomieścić w obrębie jamy ciała, a co najwyżej wysyłają jakiś przewód w kierunku kosmówki (człowiek); u innych zwierząt omocznia, nie mogąc się pomieścić wśród ciała zarodka, wydobywa się przez otwór pępkowy (Ryc. 376), t. j. w miejscu, gdzie rozchylone obie blaszki mezodermy przeginają się z jednej strony na amnion, z drugiej na pęcherzyk żółtkowy. Przeszedłszy przez pępek, dostaje się omocznia do pozazarodkowej jamy ciała (*coeloma extraembryonale*). Tutaj rozrost omocznia zależy znowu od badanego gatunku: u świni, u konia i t. d. wciska się omocznia we wszystkie szczelinki między owodnią i kosmówką, z którą się zrasta, tworząc tzw. *allantochorion*. Dużą szeroko rozpostartą owodnię mamy u świni, u zwierząt drapieżnych; u owcy i krowy ta duża owodnia ma kształt półksiężycowaty. U człowieka omocznia jest niezmiernie zredukowana. Szczegóły bliższe w tym zakresie poznamy w rozdziale specjalnym o człowieku

Na powierzchni omocznia ssących, tak samo jak u gadów i ptaków rozrastają się naczynia krwionośne, które, posuwając się wzdłuż tej błony, dochodzą do kosmówki i przez jej pośrednictwo stykają się z błoną śluzową matki, czerpiąc stamtąd gazy potrzebne zarodkowi do oddychania i substancję odżywcze. Allantois jest także i u zwierząt ssących zbiornikiem wydaliny ustroju embrjonalnego.

Pęcherzyk żółtkowy u zwierząt ssących poznaliśmy już pod względem genetycznym. Wiemy, że u większości ssaków stanowi on główną część pęcherzyka zarodkowego i dopiero pewne terytorjum ścianki pęcherzyka staje się widownią tworzenia ciała zarodka. Natomiast u innych ssaków, np. u człowieka pęcherzyk żółtkowy wyróżnicowuje się z dolnej części węzła komórkowego (Rys. 385 C), zwieszającego się do światła pęcherzyka zarodkowego czyli blastuli. Zasadniczym składnikiem ścianki pęcherzyka żółtkowego jest entoderma. Do entodermy dołącza się w zasadzie także listek mezodermalny, mianowicie mezoderma trzewiowa (*splanchnopleura*), która, wyszedłszy z terytorjum ściśle embrjonalnego, obrasta coraz szerzej pęcherzyk żółtkowy. Rośnie więc mezoderma po powierzchni pęcherzyka żółtkowego ku jego przeciwległemu biegunowi, ale nie u wszystkich gatunków (torbacze, królik, wiewiórka, kret i inne) dosięga tego bieguna i wtedy na ścianie pęcherzyka żółtkowego dadzą się wyróżnić dwa terytorja: jedno z nich, złożone z entodermy i mezodermy, drugie chara-

kteryzuje wyłącznie entodermalna ścianka pęcherzyka. U innych zwierząt (np. drapieźne), gdzie rozrasta się nawet mocno pęcherzyk żółtkowy, widzimy na całym obwodzie ściankę, zbudowaną z dwóch listków: z entoi mezodermy.

Pęcherzyk żółtkowy u zwierząt, u których blony płodowe tworzyły się przez fałdowanie, styka się z wewnętrzną ścianką kosmówki i to początkowo na znacznej powierzchni. Potem dopiero, gdy pęcherzyk żółtkowy ulega redukcji, odsuwa się od ścianki chorionu.

Rozrost pęcherzyka żółtkowego jest największy niewątpliwie u stejkowców (*monotremata*). Jest to, jak wiadomo, grupa zwierząt ssących najbliższej spokrewnionych z ptakami; duże jaja tego zwierzęcia są otoczone przez listki zarodkowe. Ale i u innych ssaków, np. u drapieźnych, pęcherzyk żółtkowy dochodzi do dużych rozmiarów.

Drugą grupę stanowią zwierzęta, u których pęcherzyk żółtkowy rozrasta się początkowo intensywnie, potem jednak zatrzymuje się w rozwoju. Widać to np. u konia, gdzie przez pęcherzyk żółtkowy, jak zobaczymy później, przechodzą nawet przez pewien czas naczynia krwionośne, biorące udział w pośredniczeniu między płodem a matką. Wreszcie spotykamy zupełnie słaby rozrost pęcherzyka żółtkowego, np. u małpozwierzy, małp i człowieka, gdzie on nigdy do dużych rozmiarów nie dochodzi. Charakterystyczną cechą jest u wielu zwierząt, między innymi u człowieka, tworzenie szypuły, wiodącej do pęcherzyka żółtkowego. Już z opisu powstawania pęcherzyka żółtkowego wynika ścisły morfologiczny i genetyczny związek między pęcherzykiem żółtkowym a jelitem. Przewód żółtkowo-jelitowy (*ductus vitello-intestinalis*) stanowi połączenie między obu temi narządami. Czasem przewód rozrasta się niezmiernie i jest rzeczą charakterystyczną, że właśnie przy małych pęcherzykach żółtkowych tworzyć się mogą bardzo długie szypuły. Wszakże u człowieka mamy przy zupełnie małym pęcherzyku szypułę do 60 cm. długą.

Treść pęcherzyka żółtkowego uważana jest jako substancja zaczerpnięta z otoczenia zarodka, a więc przede wszystkim z blony śluzowej macicy. Niemniej pozostaje faktem, że udział w dostarczeniu tych materiałów biorą także elementy, otaczające bezpośrednio jamę pęcherzyka żółtkowego, które mają ciecż tę wydzielać do środka pęcherzyka.

Bądź co bądź jednak troficzna rola pęcherzyka żółtkowego u ssaków, jako magazynu materiałów zapasowych, jest w tych warunkach bardzo nikła, ponieważ pęcherzyk nie ma własnych materiałów zapasowych, gdyż mu ich matka w jajach nie przekazała. Natomiast większe znaczenie ma tak zwane krążenie żółtkowe, rozprzestrzenione po powierzchni ścianki pęcherzyka żółtkowego. W jajach płodowym lisa i konia widać w początkowych fazach rozwoju na powierzchni bardzo dużego pęcherzyka

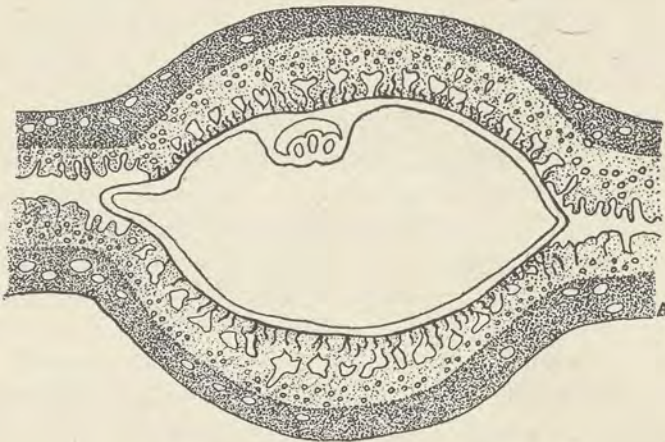
żółtkowego rozrastające się naczynia krwionośne, które stykają się z błoną śluzową matki, tworząc część t. zw. »łożyska pępkowego«, o czym później obszerniej będzie mowa.

### 5) Różnicowanie kosmówki, jej stosunek do błony śluzowej macicy. Ogólne uwagi o łożysku.

W dotychczasowych uwagach opisaliśmy powstawanie błon płodowych, a częściowo ich różnicowanie. Umyślnie pozostawiliśmy jeszcze do szczegółowego omówienia różnicowanie kosmówki, gdyż ten proces, łącznie z modyfikacjami, którym ulega błona śluzowa macicy, stanowi oddzielny rozdział. Uwzględnimy w nim także pewne zmiany, widoczne w biegu rozwoju, również w innych błonach i pęcherzyku żółtkowym.

Zarodek, łącznie z pęcherzykiem żółtkowym i błonami płodowymi, nosi nazwę jaja płodowego. Najbardziej na zewnątrz leży błona, którą nazwaliśmy kosmówką. Kiedy zarodek ssaków rozwija się, kosmówka musi wchodzić w pewien związek z błoną śluzową macicy, a związek ten zależy w dużym stopniu od tego, jakie położenie w macicy przyjmuje jajo płodowe.

Umieszczenie jaja płodowego w macicy zależy zarówno od właściwości kosmówki, jak od organizacji błony śluzowej macicy.



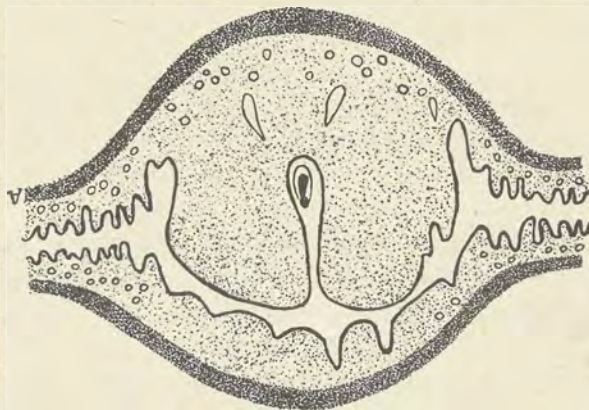
Ryc. 386. Schemat centralnego ułożenia płodu w macicy psa. Według *Bonneta*.

Bonnet wyróżnia trzy typy umiejscowienia jaja płodowego, mianowicie: środkowe, mimośrodkowe i śródmiąższowe.

Umieszczenie środkowe polega na umieszczeniu jaja płodowego w świetle macicy. Zarodek psa (Ryc. 386), świni, krowy wykazuje

umiejscowienie środkowe, przy którym kosmówka jaja płodowego styka się na dużej przestrzeni z błoną śluzową macicy.

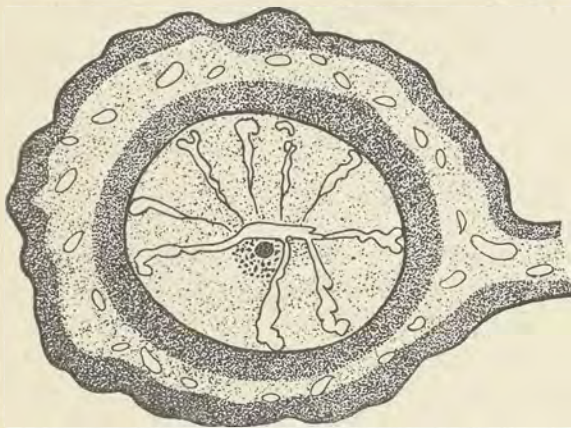
Umiejscowienie mimośrodkowe spotykamy np. u myszy lub jeża, a charakteryzuje się tem, że jajo płodowe dostaje się między fałdy błony śluzowej (Ryc. 387). Można tu mianowicie zauważyć, że rozpulchniona błona śluzowa tworzy liczne fałdy, między którymi leżą głębokie nieraz uchyłki. Do takich uchyłków między fałdy błony śluzowej dostaje się jajo płodowe (Ryc. 388), a powierzchnia kosmówki styka się wtedy i z powierzchnią fałdów błony śluzowej.



Ryc. 387. Schemat mimośrodkowego ułożenia płodu w macicy myszy. Według *Bonneta*.

Umiejscowienie śródmiąższowe (*implantatio interstitialis*) stwierdzono u świnki morskiej (Ryc. 388), susła, a wreszcie zdaje się być

udowodnione przez *Petersa*, że i u człowieka mamy do czynienia z tym właśnie typem umiejscowienia zarodka w okresie życia embrjonalnego. Jajo płodowe dostaje się w tych przypadkach na powierzchnię błony śluzowej macicy i wżera się w jej miąższ (Ryc. 388). Nabłonek błony śluzowej, jak można stwierdzić, zostaje nadżarty, najprawdopodobniej wskutek odpowiedniego oddziaływania



Ryc. 388. Schemat śródmiąższowego ułożenia płodu w macicy świnki morskiej. Według *Bonneta*.

nań komórek kosmówki, a jajo dostaje się pod nabłonek. Otworek, przez który dostało się jajo, bywa czasem zatkany czopem z krwi skrzepłej

(Peters). Jajo płodowe rozrasta się w głębi błony śluzowej, rozpychając coraz mocniej jej miąższ. Tak więc okazuje się, że kosmówka w tym przypadku nie styka się z powierzchnią błony śluzowej macicy, ale się rozrasta w jej miąższu wewnętrznym.

Jajo płodowe, umiejscowione w macicy według jednego z tych trzech typów, wchodzi z błoną śluzową w mniej lub więcej ścisły morfologiczny związek, a co zatem idzie także w związek fizjologiczny, zwłaszcza co do czynności odżywczych i oddechowych. Zależnie od tego, czy związek ten ogranicza się tylko do luźnego zetknięcia czy też zupełnego zrostu kosmówki z błoną śluzową, wyróżniamy zwierzęta bezłożyskowe (*aplacentalia*) i łożyskowe (*placentalia*).

Przedstawicielem pierwszej grupy, a więc bezłożyskowych są torbaczce (*Marsupialia*). Kosmówka tych zwierząt nie tworzy prawie wyniosłości. Jest to błona prawie zupełnie gładka, a tylko o nabłonku miejscami dość znacznie zgrubiałym, ma więc zupełnie charakter błony surowiczej. Umiejscowione w świetle jamy macicznej jajo płodowe styka się za pośrednictwem kosmówki z błoną śluzową matki, stosunek jednak między obu temi błonami jest bardzo luźny, t. zn., że jajo płodowe może być wydalone bez naruszenia ciągłości błony śluzowej macicy. Mimo tego luźnego związku z błoną śluzową macicy kosmówka, w której rozgałęziają się obficie naczynia krwionośne zarodka, może czerpać dla niego z błony śluzowej macicy substancje odżywcze.

Tak samo to zetknięcie błon pozwala na wymianę gazów między krwią zarodka a krwią matki bez bezpośredniej komunikacji między systemami krążenia. Odbywa się to drogą dyfuzji przez błony, w których naczynia się rozgałęziają. Wskutek braku ściślejszego związku między obiema błonami może się oczywiście odbyć poród bez uszkodzenia błony śluzowej matki.

Drugą dużą grupę stanowią zwierzęta ssące łożyskowe. Zwierzęta te cechuje tworzenie narządu, zwanego łożyskiem (*placenta*, πλακούς = placek), który powstaje z dwóch składowych części, a mianowicie ze zmodyfikowanej kosmówki i ze zmodyfikowanej błony śluzowej, która się z tą kosmówką styka.

Zasadnicze zmiany w kosmówce, gdy ona sama lub pewna jej część wchodzi w skład łożyska, polegają na zwiększaniu powierzchni kosmówki, najczęściej przez wytworzenie wyniosłości czyli kosmków, a następnie stworzenie bardzo obfitego unaczynienia naczyniami płodu.

Zasadą modyfikacji błony śluzowej macicy jest rozpulchnienie błony śluzowej, zwiększenie ilości naczyń krwionośnych, ilości gruczolów i ich wzrost pokaźny.

Tak więc w każdym łożysku wyróżnić można część płodową

(*pars foetalis*) i część matczyną (*pars materna*). Związek między błoną płodową, kosmówką (*chorion*), a błoną śluzową macicy polega, jak mówiliśmy, albo na słabem ich zespoleniu, albo też jest on bardzo ścisły jako wynik kompletnego zrostu chorionu z błoną śluzową. W pierwszym przypadku słabego złączenia obu błon wydobywa się przy porodzie jajo płodowe nazewnątr bez uszkodzenia błony śluzowej. Ten typ łożyska nosi nazwę łożyska wrzekomego (*semiplacenta*). Drugi typ stanowią łożyska zorganizowane w ten sposób, że związek między błoną śluzową, a kosmówką jest zupełnie ścisły; obie te błony są zrosnięte ze sobą i wydobyć się jaja płodowego nazewnątr nie może się odbyć bez uszkodzenia błony śluzowej. To też przy porodzie zostają przedarte naczynia krwionośne i dlatego porodowi towarzyszy krwotok. Ten typ łożyska nazywamy łożyskiem właściwym (*placenta vera*).

Zadaniem łożyska jest pośredniczenie między płodem a matką. Tam odbywa się przedewszystkiem wymiana gazów ustroju zarodkowego. Krew, doprowadzona z zarodka, pozbywa się w łożysku kwasu węglowego, a zaopatruje się w tlen. Tam także dostają się przez dyfuzję do naczyń krwionośnych zarodka substancje, które są materiałem odżywczym dla niego. Naczynia krwionośne zarodka muszą w tym celu dojść do łożyska, to też w organizacji życia zarodkowego widać zużytkowane do tego dwojakie urządzenia. U jednych zwierząt naczynia zarodka rozgałęziają się po powierzchni pečherzyka żółtkowego, który się styka z kosmówką, dostają się więc do niej i przez jej pośrednictwo wchodzą w styczność z błoną śluzową. Takie zatem łożysko, do którego wnikają naczynia krwionośne przez pośrednictwo pečherzyka żółtkowego, nosi nazwę łożyska żółtkowego (*omphaloplacenta*). Ale to są stosunkowo rzadkie przypadki. Dotychczas stwierdzono to np. u *Dasyurus* z grupy torbaczy.

Drugi typ łożyska stanowi łożysko omoczniove (*allontoplacenta*). W tym razie naczynia krwionośne zdążają od zarodka do łożyska po powierzchni omoczni, która albo sama styka się bezpośrednio z kosmówką, lub przynajmniej doprowadza pnie naczyniowe do pasma z tkanki łącznej, po której dobiegają do teźże błony. Do grupy zwierząt z łożyskiem omoczniove należy ogromna większość ssaków, a między innymi i człowiek.

Czasem spotyka się kombinacje obu typów łożyska, a mianowicie w pierwszym okresie życia embrjonalnego mamy do czynienia z łożyskiem żółtkowem. t. zn., że naczynia krwionośne dochodzą od zarodka do kosmówki po powierzchni pečherzyka żółtkowego, natomiast w drugiej fazie życia śródmacicznego rozwija się mocniej omocznia i obejmuje te funk-

cje. Innemi słowy w miejsce łożyska żółtkowego rozwija się stopniowo łożysko omoczniove. Taki obraz widzieć można np. u klaczy.

U zwierząt, tworzących łożysko właściwe (*placenta vera*) gdzie kosmówka zrasta się mocno z błoną śluzową, ta ostatnia zostaje uszkodzoną przy porodzie i to niejednokrotnie na większej powierzchni, aniżeli to odpowiada płaszczyźnie zetknięcia z kosmówką. Błona śluzowa, ulegająca po porodzie zniszczeniu, nosi nazwę błony doczesnej (*decidua*). Zwierzęta, których organizacja powoduje to uszkodzenie błony śluzowej zaliczamy do grupy *deciduata*.

Po tych ogólnych uwagach przystępujemy do rozpatrzenia poszczególnych typów łożyska. Zaczniemy od łożyska wrzekomego.

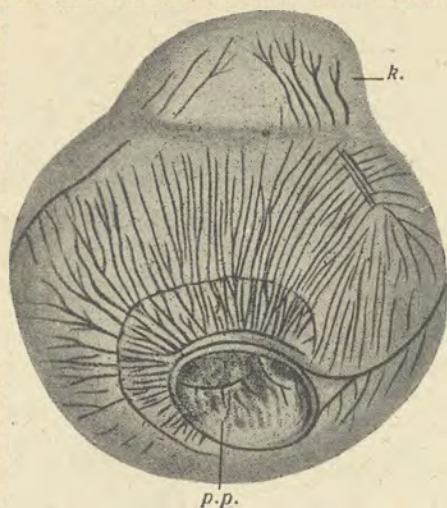
### 6) Typy łożyska wrzekomego:

Łożysko wrzekome (*semiplacenta, sive placenta apposita*) cechuje, jak podaliśmy powyżej, związek między błoną surowiczą zarodka (kosmówka), a błoną śluzową matki tak luźny, że poród może się odbyć bez przerwania ciągłości błony śluzowej macicy. Podział na kilka typów, które możemy wyróżnić, przyglądając się budowie łożyska u różnych gatunków zwierząt ssących, opiera się na rozmieszczeniu i budowie wyniosłości, widocznych na powierzchni kosmówki, oraz na zachowaniu się błony śluzowej w stosunku do samej kosmówki.

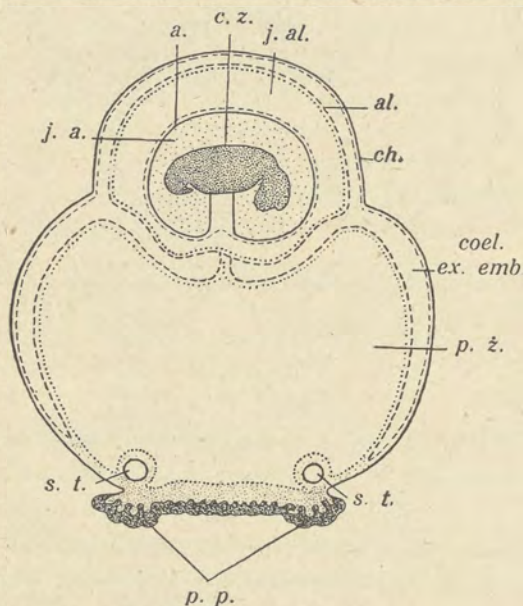
Łożysko rozproszone (*semiplacenta diffusa*) jest łożyskiem, w którym na całej powierzchni kosmówki są rozsiane t. zw. kosmki t. j. nitkowate lub palcowate na powierzchni kosmówki wznoszące się wyniosłości. Ten typ opiszemy na podstawie obrazów, które daje ciąża klaczy. U koni ciąża trwa przez 12 miesięcy księżycowych. Bardzo wczesne, bo liczące 21 dni od chwili kopulacji, jaja płodowe widziano otoczone masą galaretowatą, będącą najprawdopodobniej produktem wydzielniczym komórek ściany jajowodu. Jajo płodowe w tym okresie stanowi rodzaj pęcherzyka zarodkowego (por. str. 138) o kształcie okrągłym lub eliptycznym. W dalszym ciągu rozwoju objętość jaja płodowego zwiększa się mocno wskutek rozrostu pęcherzyka żółtkowego, a gdy wód owodni przybywa, widać też ponad pęcherzykiem żółtkowym wzniesioną część kopulowatą (Ryc. 389), w której mieści się zarodek właściwy, pływający w wodach amnionu, otoczony dookoła owodnią i rozrastającą się nad nią omoczną (Ryc. 390). Całe jajo płodowe, a więc zarodek wraz z owodnią, omoczną i ich wodami, oraz pęcherzyk żółtkowy otacza kosmówka (*chorion*).

Na powierzchni pęcherzyka żółtkowego rozpościera się sieć naczyń krwionośnych krążenia żółtkowego (*arteriae et venae omphalomesentericae* —



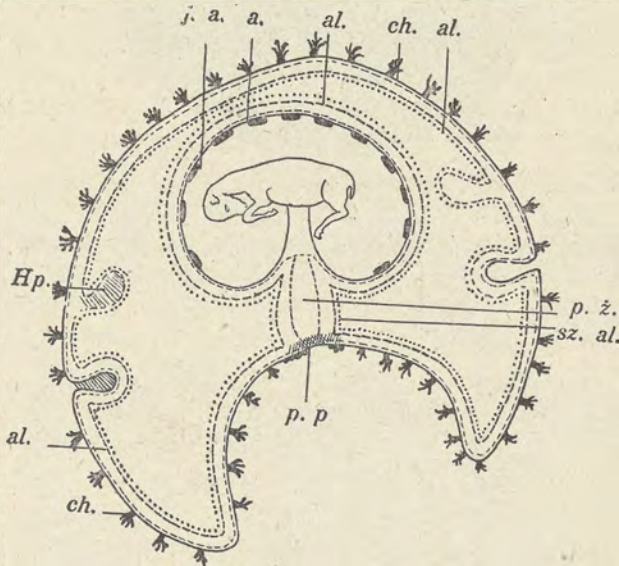


Ryc. 389. Jajo płodowe klaczy widziane od zewnątrz. Na powierzchni rozgałęzienia naczyń krwionośnych. *k.* — kopułowate wysklepienie, w którym leży ciało zarodka w wodach amnionu (por. schematyczny przekrój ryc. 390), *pp.* — pole pępkowe. Według Bonnetta.



Ryc. 390. Przekrój schematyczny przez jajo płodowe klaczy z 28 dnia ciąży, *a.* — amnion, *al.* — allantois, *c. z.* — ciało zarodka, *ch.* — chorion, *coel. ex. embr.* — jama ciała pozazarodkowa, *j. a.* — jama amnionu, *j. al.* — jama allantois, *p. ż.* — pęcherzyk żółtkowy, *s. t.* — zatoki krwionośne brzeżne (*sinus terminalis*), *p. p.* — pole pępkowe. Według Bonnetta.

Ryc. 389), które jednak nie dochodzą do przeciwległego zarodkowi bieguna pęcherzyka żółtkowego, ale w pewnej odległości od tego bieguna tworzą pierścieniowe naczynie, t. zw. zatoki krwionośne brzeżne o charakterze tętniczym (*sinus terminalis*, — ryc. 390). Pole eliptyczne na tej ścianie pęcherzyka żółtkowego, która leży naprzeciw embrjona, objęte tym pierścieniem naczyniowym, zrasta się z kosmówką, tworząc pole bliźnowate (Ryc. 386, 390). Jest to t. zw. pole pępkowe. Przez pośrednictwo zatem pęcherzyka żółtkowego dochodzą naczynia krwionośne zarodka do kosmówki, rozrastają się na niej, a że kosmówka przytyka do



Ryc. 391. Schemat przekroju jaja płodowego klaczy (stadjum późniejsze, niż ryc. 389). *a.* — amnion, *al.* — allantois, *ch.* — chorion, *p. ż.* — pęcherzyk żółtkowy, *p. p.* — pole pępkowe, *Hp.* — hypomanes, *j. a.* — jama amnionu, *sz. al.* — szypuła omocznia. Według *Bonneta*.

błony śluzowej macicy, przeto w ten sposób powstaje łożysko prowizoryczne typu żółtkowego (*omphaloplacenta*), które przez pewien czas funkcjonuje, dopóki się nie rozwinie drugi typ doprowadzania naczyń krwionośnych do kosmówki. Przy badaniu następujących po sobie stadiów rozwoju jaja płodowego można mianowicie wykazać, że omocznia, która obejmowała początkowo owodnię zarodka i mieściła się w wywyższeniu kopulastem ponad pęcherzykiem żółtkowym, zaczyna ten pęcherzyk obrastać. Na ryc. 390 widać kierunek tego obrastania. Omocznia wrasta wtedy w przestrzeń między kosmówką a pęcherzyk żółtkowy. Wzrastająca wybitnie

ilość wód płodowych zarówno w owodni, jak przedewszystkiem w omoczni, odsuwa błony płodowe od zarodka, a przytem bardzo powiększa rozmiary jaja płodowego. To jajo, mające kształt rogala (Ryc. 388), wypełnia niebawem całą jamę macicy. Bliznowate pole pečherzyka żółtkowego (Ryc. 391 *pp.*) utrzymuje się i przymocowuje środkową część kosmówki od strony brzusznej zarodka do ściany pečherzyka żółtkowego. Gdy materiały, zawarte w pečherzyku, się wyczerpią, następuje jego daleko idąca redukcja, zwężenie w woreczek zupełnie podłużny (Ryc. 391), który potem przechodzi w podłużny sznur. Omocznia, rozwijając się bardzo mocno, przylega do ścianki kosmówki, poczem dokonywa się zrost obu tych błon w jednościenneą błonę omocznio-kosmówkową (*allantochorion*). Mocny rozrost powierzchniowy tej błony wytwarza na jej powierzchni wybujalności, zdążające przedewszystkiem ku wnętrzu, ale też i nazewnątrz błony Wybujalności, zdążające ku światłu jamy omoczniowej, są to szypułowate twory<sup>1)</sup> dochodzące do 15 cm długości, a sądząc z budowy histologicznej są one fałdami zwyrodniałemi omoczni. Znane one były jeszcze w starożytności jako t. zw. *hippomanes* (*ἵππομανής*, swawolny, rozpustny, rwący się do ogiera). Na ścianie omoczni rozrastają się naczynia krwionośne: tętnice pępkowe (*arteriae umbilicales*) i żyła pępkowa (*vena umbilicalis*). Naczynia te po zrośnięciu się omoczni z kosmówką przechodzą do tej ostatniej i zaopatrują ją obficie.

W trzecim miesiącu życia śródmacicznego pojawiają się rozsiane po powierzchni kosmówki wyniosłości, rozkrzewiające się drzewkowato (Ryc. 391). Są to jej kosmki, złożone od zewnątrz z tkanki nabłonkowej, w środku z rusztowania z tkanki łącznej. W tej ostatniej biegną gałązki pępkowych naczyń krwionośnych (*art. et venae umbilicales*).

Kosmówka przytyka ściśle do błony śluzowej macicy. Kiedy powierzchnię kosmówki pokryją kosmki, zaczynają one rosnać i wtłaczać się w błonę śluzową macicy. Błona ta nie przerywa się pod tym naciskiem, ale tworzą się uchylki (krypty) błony śluzowej, odpowiadające kosmkom. W tych uchylkach otwierają się kanały gruczołów śluzowych produkujących ciecż, mającą niewątpliwie znaczenie odżywcze (troficzne) dla zarodka. Bonnet nazwał tę substancję embrjotrofem.

W miarę jak wytwarzają się zmiany w kosmówce i omoczni, rozrastają się na powierzchni tej ostatniej błony coraz mocniej pępkowe naczynia krwionośne, które, przeszedłszy na kosmówkę, wysyłają obficie swe gałązki do kosmków tejże błony, kosmówka zyskuje więc wybitne unaczynienie, a stykając się z błoną śluzową macicy, tworzy wraz z nią or-

<sup>1)</sup> Tym szypułowatym tworem przypisywano właściwości podniecenia płciowego i przetworów ich używano w lecznictwie jako aphrodisiacum.

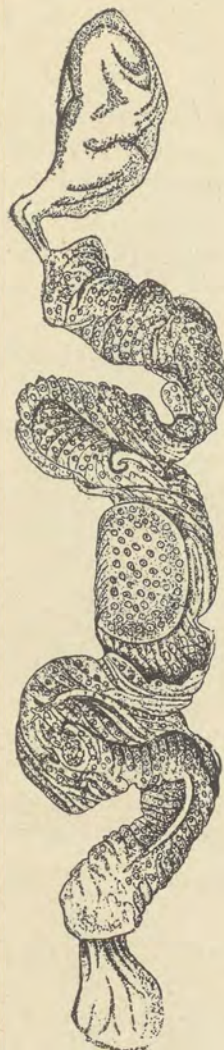
gan, który nazywamy łożyskiem omoczniozem (*allantoplacenta*). Wtedy też ustaje funkcja łożyska żółtkowego, a naczynia doprowadzane tamtędy, po pęcherzyku żółtkowym, zaopatrują tylko nieznaczoną część jednej z powierzchni kosmówki. Znaczenie kosmków, rozsianych po powierzchni kosmówki, jest bardzo doniosłe. One to zwiększają powierzchnię kosmówki, w nich przechodzą naczynia, wchodzące razem z kosmkami do zagłębień (krypt) w błonie śluzowej macicy. Jeżeli naczynia zetkną się przez pośrednictwo ścian kosmków z błoną śluzową, która również jest bogato unaczyniona, to przez to stwarza się sposobność korzystania z dyfuzji substancyj odżywczych i gazów, doprowadzonych przez naczynia matki. Widać zatem, że zaopatrzenie płodu w materiał odżywczy przeprowadza matka w trojaki sposób: 1) przez pęcherzyk żółtkowy, który rozrasta się na koszt materiałów, dostarczanych przez matkę. Ten materiał dostaje się do ustroju zarodka z pęcherzyka żółtkowego, albo wprost przez przewód jelitowo-żółtkowy, albo przez naczynia płodu, rozrastające się po ścianie pęcherzyka żółtkowego, 2) przez mleko maciczne (embrjotrof), które jest produktem wydzielniczym gruczołów błony śluzowej. To mleko maciczne resorbuje kosmówka i jej kosmki bezpośrednio przy zetknięciu z błoną śluzową macicy lub przez pośrednictwo naczyń pępkowych, 3) przez krew matczyną, z której dyfundują te substancje przez ścianki naczyń matki, oraz błonę śluzową, rozgradzającą oba systemy krążenia (t. zn. układ krwionośny embrjona i matki) do krwi zarodka.

Łożysko centkowane (*semiplacenta areolata*) charakteryzuje się wyniosłościami centkowanymi na powierzchni kosmówki, którym odpowiadają zagłębienia na błonie śluzowej.

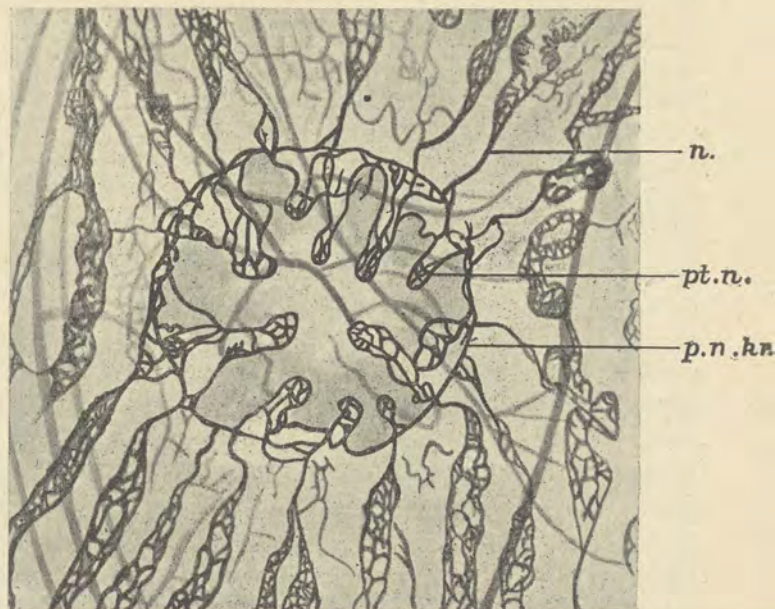
Przykładem tego układu łożyskowego jest obraz rozwoju jaja płodowego świni. Ciąża u tego zwierzęcia trwa 4 miesiące, poczem rodzi się 8—14 prosiąt.

Gdy z blastuli wytworzy się dwulistkowe stadjum gastruli, przybiera ono niebawem postać podłużnego woreczka, którego długość powiększa się z nadzwyczajną szybkością tak, że według Bonnet'a w 17-tym dniu rozwoju dochodzi do długości 1'4 m. Ze względu na mniejsze rozmiary światła macicy pęcherzyki zarodkowe układają się zwinięte wewnątrz jamy macicznej. Na powierzchni każdego pęcherzyka da się wykazać tarcza zarodkowa, która zawiera komórki, tworzące właściwe ciało zarodka. W obrębie pęcherzyka zarodkowego wyodrębnia się pęcherzyk żółtkowy. Błony płodowe tworzą się przez faldowanie. Nad zarodkiem zamyka się owodnia, a kosmówka odszczepiona jako zewnętrzna warstwa jaja płodowego, stanowi jego pokrycie, złożone z ektodermy i mezodermy ościennej. W obrębie jaja płodowego wydłużony pęcherzyk żółtkowy ulega

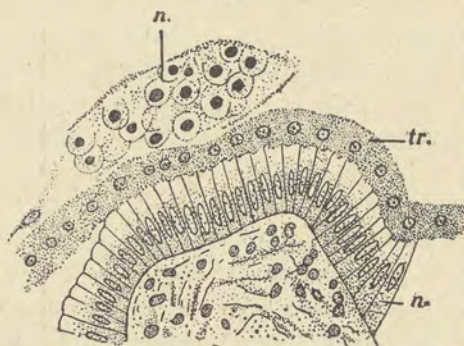
392



393



394



Ryc. 392. Jajo płodowe świni. W części środkowej pomieszczenie płodu. Powierzchnia kosmówki pokryta centkami (*areolae*), z wyjątkiem dwóch bocznych doczepek allantoidalnych gładkich. Według *Bonnetta*.

Ryc. 393. Nastrzykany centek (*areola*) chorionu świni. Dookoła centka naczynie pierścieniowe (*p. n. kr.*) mające dopływy z naczyń (*n.*), dochodzących promienisto. Od naczyń pierścieniowego widać pętle naczyniowe (*pt. n.*), wchodzące w kosmki. Według *Bonnetta*.

Ryc. 394. Przekrój trofoblastu świni z kawałkiem błony śluzowej, *n.* (górne) — naczynie krwionośne płodu, *tr.* — trofoblast, *n.* (dolne) — nabłonek błony śluzowej macicy. Według *Asshetona*.

znacznej redukcji tak, że później stanowi tylko cienkie pasmo. W przestrzeni między owodnią, kosmówką i pęcherzykiem żółtkowym rozrasta się tymczasem bardzo intensywnie omocznia (*allantois*). Początkowo zajmuje ona tylko część jamy kosmówki, potem jednak bardzo się rozrasta tak, że zapelnia całą wolną przestrzeń, przylegając do kosmówki i zrasta się z nią. Rozrost omocznia nie idzie jednak tak daleko, aby otoczyć całość jaja płodowego; to też po obu stronach pozostają brzegi kosmówki bez udziału omocznia. Unaczynienie kosmówki pochodzi z naczyń omocznia, jednakże końcowe odcinki kosmówki, których omocznia nie dosięgła, pozostają nieunaczynione i jako nieodżywione ulegają degeneracji. Odcinki te w jaju płodowym odrazu się odróżniają.

Przyglądając się kosmówce od zewnątrz (Ryc. 392), widać na niej przedewszystkiem liczne fałdy, zaś na powierzchni kosmówki rozsiane centki (*areolae* — ryc. 392), stanowiące miejscowe jej wywyższenia. Te centki czyli pola kosmówkowe są nieco jaśniejsze niż reszta tła tej błony. Dookoła nich grupują się promienisto szeregi kosmków, które nadają kosmówce wygląd aksamitu i otaczają pierścieniem naczynia krwionośne (Ryc. 392). Dopływ do tego pierścienia naczyniowego stanowią pasma naczyń krwionośnych, które biegną w splotach w obrębie fałdów kosmówki Gałązki, odchodzące palcowato od pierścienia, tworzą sploty wewnątrz kosmków, sterząc promienisto dookoła brzegów pola kosmkowego (Ryc. 393). Zewnętrzna warstwa kosmówki tem się między innymi charakteryzuje, że komórki zlewają się w syncytium bez granic komórkowych (Ryc. 394). Tuż pod syncytium leżą płodowe naczynia krwionośne. Ich jądrzaste ciała krwi znamionują embrjonalne ich pochodzenie. Tak zmieniona kosmówka nosi nazwę trofoblastu; układa się on na powierzchni nabłonka błony śluzowej macicy (Ryc. 394 n), który częściowo potem niszczy.

Centkom kosmówki odpowiadają zagłębienia błony śluzowej macicy. W tych zagłębieniach otwierają się gruczolny błony śluzowej, które się w tym okresie mocno rozrastają. Powierzchnię błony śluzowej macicy pokrywa jednowarstwowy nabłonek. Produktem gruczolów, które otwierają się w jamkach błony śluzowej pod centkami kosmówki, jest t. zw. mleko maciczne, czyli embrjotrof. Według Kolstera zawiera mleko maciczne kryształy białka, ziarna tłuszczu, glikogen, oraz liczne elementy komórkowe, znajdujące się w rozpadzie, a więc komórki złuszczonego nabłonka i tkanki łącznej. limfocyty i erytrocyty. W budowie centków zajść mogą zmiany, polegające na tworzeniu pęcherzyków kosmówkowych. W późniejszych okresach ciąży może mianowicie wypuklić się nabłonek kosmówki w obrębie centków w kierunku jej jamy, tworząc pęcherzyki kosmówkowe.

W przestrzeni między polem kosmkowym a błoną śluzową macicy nurzają się kosmki w mleku macicznym, produkowanem przez gruczoly błony śluzowej macicy i tutaj odbywa się intensywna resorbcja mleka macicznego przez pośrednictwo kosmków; naczynia, biegnące przez nie, przeprowadzają do zarodka zresorbowaną ciecz.

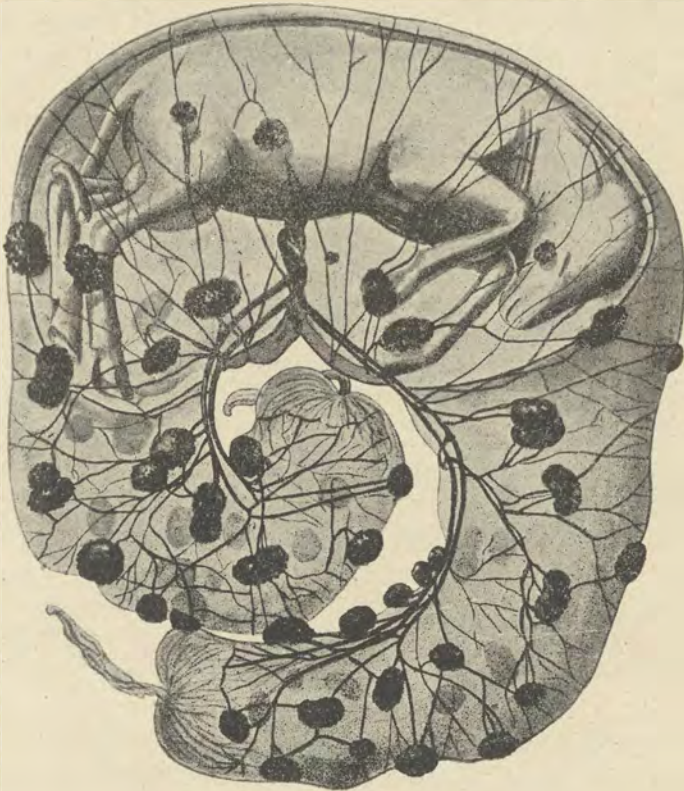
W obrębie macicy leży, jak słyszeliśmy powyżej, większa ilość jaj płodowych, gdyż równocześnie rozwija się w jamie macicznej kilka płodów. Te jaja płodowe, stykając się ze sobą brzegami kosmówek, mogą się zrastać jedne z drugimi. Między jajami płodowymi można nieraz stwierdzić masę brudną, złożoną z rozpadłych tkanek.

Łożysko wielokrotne (*semiplacenta multiplex*) charakteryzuje się tem, że związek między błonami płodowymi a błoną śluzową macicy nie ujawnia się równomiernie na całej powierzchni jaja płodowego, ale jest on umiejscowiony w obrębie oddzielnych t. zw. kęp kosmków, którym odpowiadają grupy zagłębień w błonie śluzowej macicy.

Ta postać łożyska występuje u przeżuwaczy. Przykładem może być owca (ciąża 5 miesięcy), lub krowa (ciąża 10 miesięcy). Tworzenie jaja płodowego u owcy i krowy niewiele różni się od tego, które opisaliśmy w poprzednim rozdziale u świni. Pečherzyk zarodkowy rozwija się w macicy, dokąd dostaje się około 12-go dnia. Rozrasta się tu bardzo mocno tak, że, jak u owcy stwierdził Bonnet, pečherzyk zarodkowy, złożony tylko z dwóch listków, dochodził od 50—60 cm. długości. W czasie organizacji ciała zarodka i zamykania się fałdów owodni wyodrębnia się pečherzyk żółtkowy, a kosmówka, odszczepiona od powierzchni jaja płodowego, tworzy obszerną jamę. Wtedy to między owodnię i kosmówkę wrasta omocznia. Wydobyła się ona przez pępek ze śródembrjonalnej jamy ciała do jamy kosmówki, a przytykając do niej w późniejszym okresie, zrasta się z nią w jednolitą błonę: omoczniową kosmówkę (*allantochorion*). Naczynia krwionośne omocznia przebiegają w tej jednolitej błonie, tworząc duże wyróżniające się pasma. Końce kosmówki pozostają nieunaczynione, bo do nich nie wrasta omocznia, dlatego tak samo jak w jajach płodowych świni ulegają zwyrodnieniu.

Bardzo interesujący jest obraz, jaki daje powierzchnia kosmówki (Ryc. 395 i 444). Na pierwszy rzut oka widzimy, że kosmki nie zajmują całej powierzchni kosmówki, ale gromadzą się w grupy tak, że tylko w niektórych miejscach widać sterczące kępy kosmków, wgłębiające się w błonę śluzową macicy. W błonie śluzowej powstają odpowiednie zagłębienia, w których się mieści taka kępa kosmków. Tak więc ten typ łożyska charakteryzuje organizacja wielokrotnego systemu: łożysko jest złożone z wielu części oddzielnych t. zw. placentomatów (*placentoma*). Każdy placentom (Ryc. 396) zawiera jak każde łożysko część matczyną

i część płodową. Część płodową tworzy kępa kosmków, albo t. zw. liścień (*cotyledo*), któremu w błonie śluzowej macicy odpowiada brodawka maciczna (*caruncula*). Ilość placentomatów jest różna, zależnie od badanego gatunku. Owca nosi około 100 liścieni na powierzchni jaja płodowego, krowa 80—120, znacznie mniej jest ich u sarny, bo 3—5, a u lani 10—12. Czasem widać dwa typy placentomatów: jedne duże



Ryc. 395. Jajo płodowe owcy. Od zarodka odchodzą naczynia pępkowe, które rozgaleniają się po powierzchni kosmków. Zarodek jest bezpośrednio otoczony przez owodnię. Na powierzchni chorionu kępy kosmków (*cotyledo*). Końce jaja płodowego niepokryte kosmkami w okresie zwyrodnienia. Według *Schultzego*.

do 10 cm. średnicy a 5 cm. grubości, inne, dodatkowe, znacznie mniejsze.

Jak z uwag ogólnych wiemy, związek między częścią maczyną a płodową, jest u łożysk wrzekomych bardzo luźny. To też, gdy mamy przed sobą macicę ciężarną przeżuwacza, możemy z wielką łatwością wydobyć liścień z brodawki macicznej (Ryc. 396). Także przy porodzie składniki te mogą się rozdzielać bez krwotoku. U niektórych jednak przeżuwaczy



np. u owcy w drugiej połowie ciąży tworzy się znacznie ściślejszy związek między liścieniem a brodawką. Badania Asshetona wykazują mianowicie, że to łożysko wrzekome przedstawia już jakby przejście do typu łożyska rzeczywistego. Widać to po zachowaniu się błony śluzowej względem powierzchniowej warstwy kosmówki, t. zw. trofoblastu.

Żeby dokładniej zrozumieć, jak się kształtują te stosunki między matką i płodem, musimy zwrócić uwagę na okres przygotowania do ciąży płodowej. Otóż w tym okresie można zauważyć znaczne rozpulchnienie błony



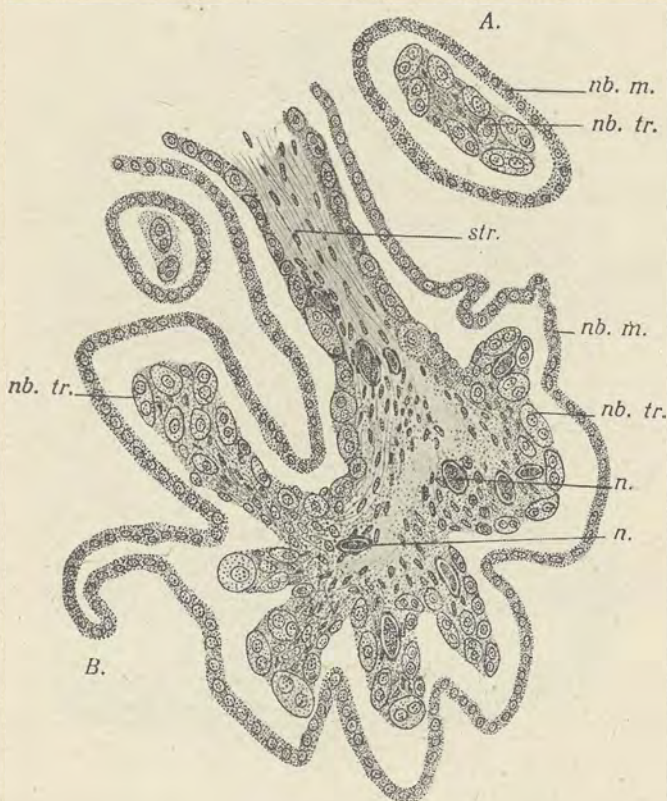
Ryc. 396. Kępa łożyskowa lani, po stronie dolnej część płodowa, liścień (*cotyledo*) po stronie górnej brodawka maciczna (*caruncula*).

śluzowej macicy. Liczne leukocyty wnikają między komórki nabłonka błony śluzowej. Gruczoły rozrastają się, ich przewody stają się kręte, a produkcja wydzielnicza się wzmacnia. Naczynia błony śluzowej wyglądają jak nastrożone.

Na tak przygotowaną błonę śluzową dostaje się jajo płodowe. Według Asshetona (1906) u owcy dzieje się to 13 dnia po spółkowaniu; wtedy to pęcherzyk zarodkowy wszczepia się w błonę śluzową macicy.

W 9 dni później, gdy prochorion, t. j. dawna błona jaja pęka, wchodzi zewnętrzna warstwa pečherzyka bezpośrednio w łączność z błoną śluzową macicy. Ponieważ zarodek może z większą łatwością teraz czerpać substancje odżywcze, przeto i wzrost pečherzyka staje się dużo intensywniejszy.

Ale stosunek między tą powierzchnią warstwą kosmówki, którą zwiemy trofoblastem, a błoną śluzową macicy odbija się też na stanie tej ostatniej. Assheton wykazał, że nabłonek błony śluzowej ulega naj-



Ryc. 397. Przekroje przez kosmki chorjonu krowy: *A* — poprzeczny, *B* — podłużny *n.* — naczynie krwionośne, *nb. m.* — nabłonek błony śluzowej macicy w okresie syncytium, *nb. tr.* — nabłonek trofoblastu tj. chorjonu z dwujądrowymi elementami, *str.* — zrąb tkanki łącznej (*stroma*) z kosmka. Według preparatu zakł. biol.-embr. U. J.

pierw zamianie w syncytium (Ryc. 397), potem degeneracji na znacznej przestrzeni. Tymczasem na powierzchni kosmówki, której powierzchnia nieco zmodyfikowana warstwa stanowi t. zw. trofoblast, tworzą się drzewkowate wyrostki (kosmki), które, wpuklając się w błonę śluzową, powo-

dują wielokrotne nieraz jej uszkodzenie. Te kosmki pokrywa nabłonek rozpięty na rusztowaniu, wytworzonym z mezodermalnej tkanki łącznej. W tym zrębie tkanki łącznej biegną naczynia krwionośne pępkowe płodu (gałązki *art. umbilicales et v. umbilicales*). Nabłonek, pokrywający kosmki, ulega rozpadowi, ale potem odtwarza się; wynikiem zaś tej regeneracji są komórki charakteryzujące się zawartością dwu jąder (Ryc. 397). Kosmki te o układzie drzewkowatym, mieszczą się więc w zagłębieniach błony śluzowej. Te zagłębienia brodawki (*caruncula*) noszą nazwę krypt (*criptae*) i są od siebie oddzielone kolumnowymi przegrodami. W tych przegródkach kolumnowych biegną gałązki naczyń macicy, które wielokrotnie pękają, krew wylewa się do krypt tak, że kosmki są częstokroć w tej krwi zanurzone i czerpią z niej substancje odżywcze.

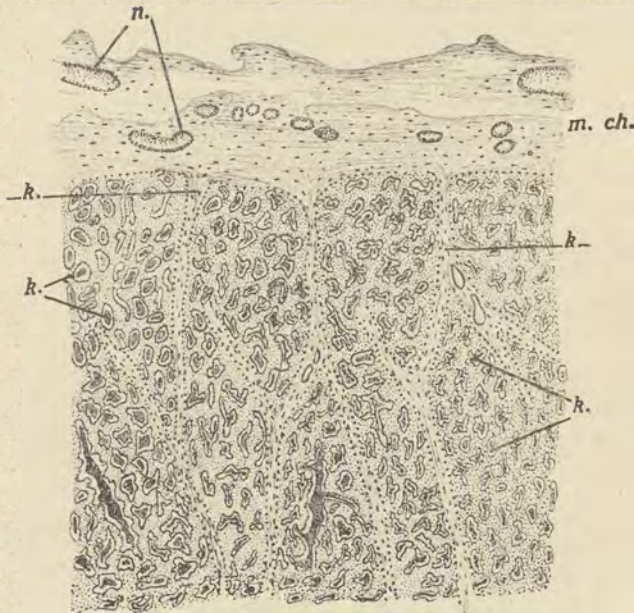
Poznawszy organizację placentomatu, nie trudno nam będzie zrozumieć obraz jego przekroju poprzecznego, który widzimy na ryc. 398. Taki przekrój przez placentom podobny jest do przekroju plastra pszczelego, którego ścianki przegródek to kolumnowe przegrody między kryptami, a w nich widnieją przekroje kosmków. Krypty błony śluzowej macicy są wysłane nabłonkiem walcowatym, jednowarstwowym, osadzonym na podłożu z tkanki łącznej. W otworach obramowanych w ten sposób widać kosmki, które mają



Ryc. 398. Przekrój poprzeczny przez placentom krowy: *k.* — przekroje kosmków., *p. br.* — przegrody kolumnowe poprzecznie przeciętej brodawki macicznej. — Według preparatu zakładu biol.-embr. U. J.

na powierzchni dwujądrowe komórki. Ryc. 399 wyobraża przekrój placentomatu krowy, widziany pod małym powiększeniem. Od strony błony kosmówki (*membrana chorii* — *m. ch.*) ciągną się w dół pasma — to kosmki chorionu. Ponieważ te kosmki rozgałęziają się drzewkowato, widać więc przekroje kosmków, tkwiące w otworach między przegrodami brodawki macicznej. Na dnie krypt brodawki macicznej otwierają się też gruczoly błony śluzowej, których produktem jest mleko maciczne. Skład tego podaliśmy poprzednio; tu wspomnieć trzeba, że mleko to jest resorbowane wprost przez komórki błon płodowych, przedewszyst-

kiem przez trofoblast i jego kosmki. Przypatrując się przekrojom, poprowadzonym przez placentom i badając zawartość komórek nabłonkowych trofoblastu widać (Ryc. 400), że napęlniają się one ziarnkami tłuszczu i pałeczkowatymi słupkami białka. Równocześnie widać degenerację nabłonka błony śluzowej macicy (Ryc. 400).



Ryc. 399. Przekrój podłużny przez łożysko krwi: *m. ch.* — błona chorionu (*membrana chorii*), *k.* — kosmki przecięte podłużnie, oraz kosmki w poprzecznym przekroju, *n.* — naczynia krwionośne. Według preparatu zakładu biol.-embr. Un. Jag.

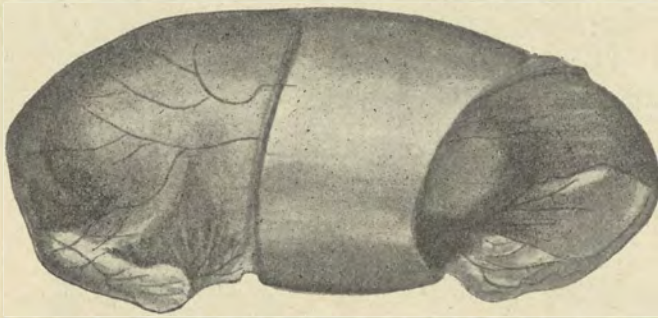


Ryc. 400. Odcinek chorionu (trofoblast) z kawałkiem błony śluzowej macicy owcy: *tr.* — trofoblast, w którym widać liczne pałeczki białkowe, ziarnka tłuszczu i t. d., pobrane z błony śluzowej macicy (*b. m.*). (*nb. m.*) — nabłonek błony śluzowej w rozpadzie. Wedł. Asshetona.

Tak więc odżywienie płodu przy tym typie łożyska odbywa się za pośrednictwem kosmków, które resorbują substancje odżywcze: 1) z wynaczynionej do zatok wśród krypt krwi matki, 2) z mleka macicznego, wydzielanego przez gruczoły błony śluzowej, do którego domieszane są obficie produkty degeneracji błony śluzowej, 3) z komórek błony śluzowej macicy, które według Asshetona wchodzą w bezpośrednią styczność z komórkami, wzgl. syncytium trofoblastu kosmówki.

### 7) Łożysko właściwe.

Łożysko właściwe (*placenta vera*) występuje u zwierząt ssących w dwóch głównych postaciach: jako łożysko poprzęgowe, czyli pierścieniowe (*placenta zonaria*) i łożysko krążkowe (*placenta discoidalis*). Jak wiemy, łożysko właściwe charakteryzuje bardzo ścisły związek między błoną śluzową matki a kosmówki i to tak ścisły, że od-



Ryc. 401. Jajo płodowe kota, widziane od zewnątrz z łożyskiem poprzęgowym.

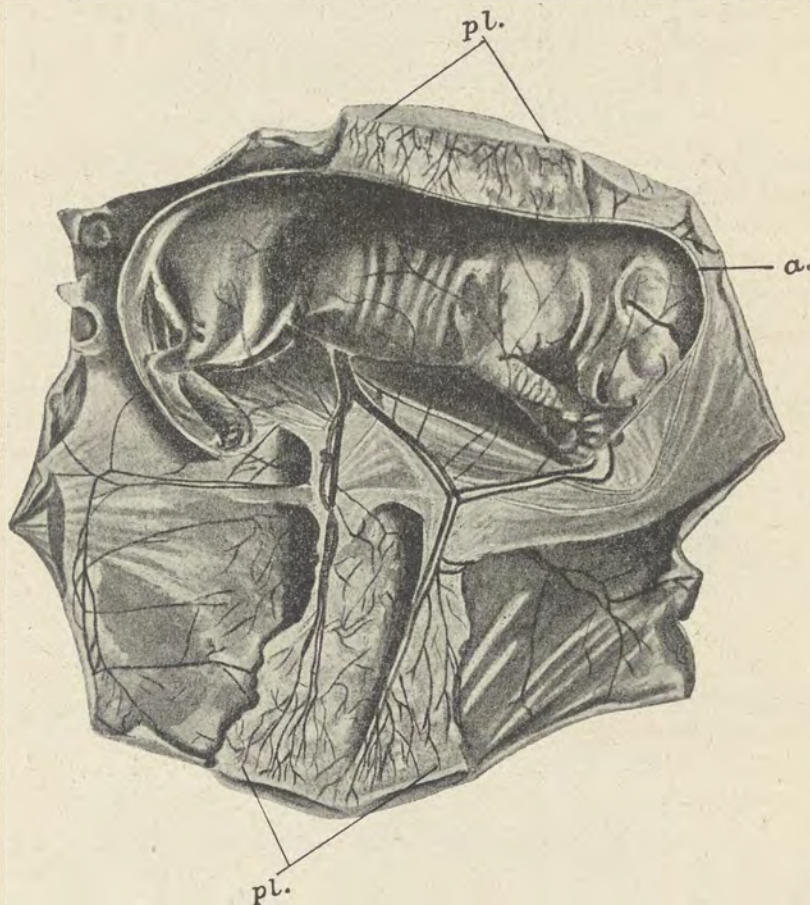
klejenie tych dwóch składników bez uszkodzenia błony śluzowej macicy jest niemożliwe.

1) Opiszemy najpierw powstawanie i budowę łożyska poprzęgowego (*placenta zonaria*), które wytwarza się u zwierząt drapieżnych. Wygląd łożyska poprzęgowego określa już jego nazwa. Patrząc na jaja płodowe psa lub kota z późniejszego okresu rozwoju (Ryc. 401) widzimy, że jest ono ujęte jakby w poprzęg czy gorset, obejmujący je dokoła. Przeciwnie ścianę jaja płodowego i spoglądając na wewnętrzną powierzchnię błon (Ryc. 402) otaczających zarodek, widzimy tenże poprzęg o budowie zrazikowatej. Przebieg tworzenia łożyska zbadano u kota, psa i lisa. Łożysko, opisywane u słonia, ma także cechy łożyska poprzęgowego, ale z dodatkiem takich liścieni, jakie opisaliśmy u przeżuwaczy.

Kot domowy przechodzi okres rui (*oestrum* por. str. 18) najczęściej 2 albo 3 razy w roku i to w lutym, w czerwcu i ewentualnie w październiku.

niku. Ciąża trwa około 63 dni. U psa mamy dwa okresy oestralne w ciągu roku, każdy co 6 miesięcy, na wiosnę i w jesieni. U lisa jest tylko jeden okres oestralny, który zaczyna się w końcu stycznia lub początku lutego.

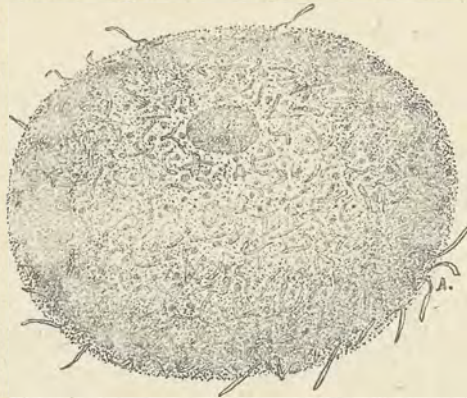
W tych okresach następuje zapłodnienie, poczem jajo zapłodnione, względnie zarodek zaczyna dość długo trwającą wędrówkę przez jajowód.



Ryc. 402. Jajo płodowe psa, otwarte niedługo przed pomiotem: *pl.* łożysko poprzęgowe, *a.* owodnia. Według *Bonneta*.

Przez ten czas odbywa się proces brózdowania, którego ostatecznym wynikiem będzie utworzenie blastuli, a następnie pęcherzyka zarodkowego, tj. tworzy o 2-ch, potem 3-ch listkach zarodkowych. Taki właśnie pęcherzyk zarodkowy dostaje się na powierzchnię błony śluzowej macicy w okresie rui (*oestrum*). Otóż w tym czasie błona śluzowa jest dość wyraźnie zmieniona, co się dokonało w okresie poprzedzającym ruję (*prooestrum*). Zmiany

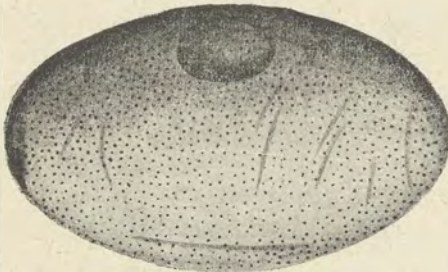
które się w tym przygotowawczym okresie odbywają, opisane u wielu drapieźnych <sup>1)</sup>, polegają przedewszystkiem na mocnym rozwoju tkanki



Ryc. 403. Jajo płodowe psa w prochorionie (dawna blona jaja czyli *oolemna*) na powierzchni którego widać pasma śluzu, będącego wydzieliną gruczołów. Czarny krążek odpowiada tarczy zarodkowej. Według *Bonnet'a*.

podśluzowej tak, że przez to blona śluzowa staje się grubsza, miększa i podatniejsza. Coraz mocniej teraz bujają tam naczynia i gruczoły błony śluzowej, które występują w dwójakiej postaci. Jedne są krótkie i więcej

404



405



Ryc. 404. Pęcherzyk zarodkowy psa po wyluszczeniu z prochorionu. Czarny krążek wyobraża tarczę zarodkową. Na całej powierzchni kosmówki zawiązki kosmków. Według *Bonnet'a*.

Ryc. 405. Trzytygodniowe jajo płodowe kota.

powierzchnowe, drugie mocno wydłużone sięgają aż do warstwy mięsnej w macicy. Gruczoły, drażące powierzchownie, rozszerzają się i tworzą t. zw. krypty, zaś gruczoły, sięgające głęboko w miąższ błony śluzowej,

<sup>1)</sup> Zestawienie tej literatury podaje *Marshall* w dziele: »The physiology of reproduction«.

tworzą już prawie przy zetknięciu z warstwą mięsną macicy poprzecznie rozszerzone szczeliny o ścianach nieco zazębionych, biegnących falisto. Przewody tych gruczołów biegną kręto, korkociągowato.

W błonie śluzowej macicy ciężarnej są naczynia krwionośne mocno rozszerzone.

Na tak przygotowaną błonę śluzową macicy dostaje się jajo płodowe. Ma ono kształt owalny; początkowo rozwija się w błonie, która była osłonką jajka. Na powierzchni tej osłonki (*oolemma*) wydzielili gruczoły śluzowe macicy śluz w postaci drobnych pasemek (Ryc. 403), które dają pozór kosmków, a w rzeczywistości są tylko wydzieliną śluzową tak sformowaną. Ta błonka cała, stanowiąca twór prowizoryczny (*prochorion*) odpada, a wtedy widać bezpośrednio jajo płodowe, otoczone kosmówką z wyraźną tarczą zarodkową (Ryc. 404). Na powierzchni kosmówki zaznaczają się drobnouchne wyniosłości — są to zawiązki kosmków. W stadium późniejszym widać wyraźnie już makroskopowo, że kosmki nie rozwijają się na całej powierzchni (Ryc. 405). Dwa przeciwległe brzegi jaja płodowego pozostają gładkie, a całe jajo płodowe, otoczone bardzo szerokim popręgowatym zgrubieniem, ma wygląd podobny do cytryny.

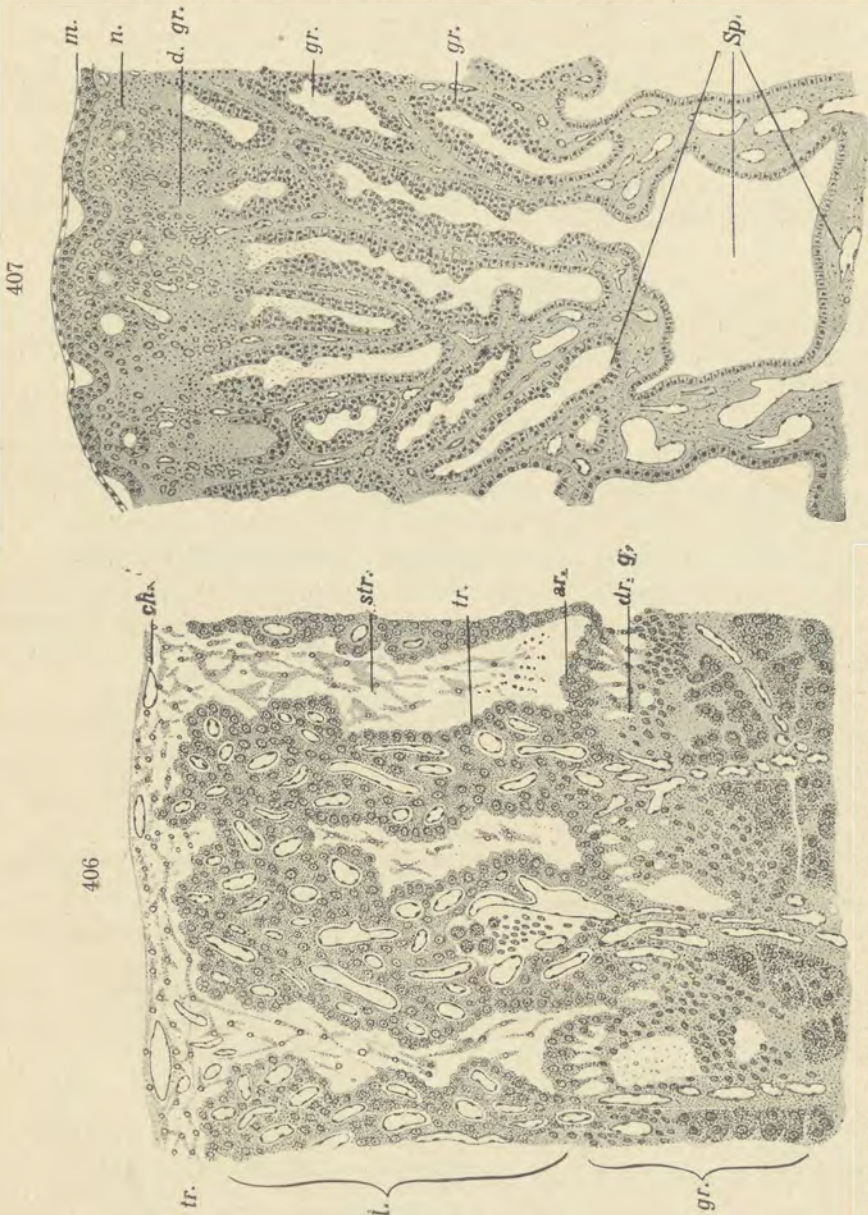
Zmiany, które dokonały się na zgrubiałej części kosmówki, polegają na zmianie właściwości fizjologicznych i morfologicznych. Pod względem fizjologicznym nabierają warstwy powierzchniowe kosmówki zdolności niszczenia komórek sąsiedztwa, co się przedewszystkiem odbija na nabłonku błony śluzowej macicy, z którym kosmówka się zetknie. Kosmówka zmienia się też morfologicznie, przystosowując się do funkcji resorbcyjnej (*trofoblast*). Morfologiczne zmiany wyrażają się w zatarciu granic komórkowych tak, że trofoblast pokryty jest głównie przez syncytium nabłonkowe. Na powierzchni kosmówki, objętej strefą łożyskową, powstaje coraz większa liczba kosmków. Te kosmki, tworzące się na powierzchni kosmówki zarodka zwierząt drapieżnych, różnią się zasadniczo od kosmków, któreśmy poznali u świni lub przeżuwaczy. Tam były to palcowate wyrostki okrągławe, tutaj mają one kształt listwowaty. Takie długie listki, wyrastając z powierzchni kosmówki (Ryc. 406) wciskają się w stykającą się z kosmówką błonę śluzową macicy, a razem z niemi wrastają także naczynia krwionośne płodowe.

Listwowate kosmki kosmówki tworzą wgłębi błony śluzowej macicy wyrostki w postaci stempli, które wrastają w światła gruczołów śluzówki, dochodząc tą drogą do rozszerzonych przestrzeni gruczołowych.

Tymczasem w błonie śluzowej macicy ciężarnej dokonywują się dalsze zmiany. Nabłonek powierzchniowy błony śluzowej, oraz ściany tych gruczołów, które się stykają z syncytium nabłonkowym kosmówki, wykazują zatarcie granic komórkowych (Ryc. 407 *d. gr.*). Tutaj więc powstaje



tw. zespół plazmatyczny nabłonka matki (*Synplasma epitheliale maternum*), który zamyka ujście gruczołów i krypt, leżących w mięszu



Ryc. 406 i 407. Dwa przekroje przez łożysko psa z 23 i 30 dnia ciąży: tr. trofoblast, chl. chorion z naczyniami, l. labirynt, gr. warstwa gruczołowa, str. zrab kosmków, ar. arkady dolne kosmków, d. g. dgr. zwyrodniałe gruczoły, m. błona chorionu, n. naczynia, Sp. warstwa gąbczasta. Według Dweala.

błony śluzowej (Ryc. 407). Jest to pierwszy okres zwyrodnienia nabłonka. Zwyrodnienie to postępuje dalej i rozszerza się także na komórki gruczołowe i cały ten materiał, który powstał ze zwyrodnienia nabłonka błony

śluzowej, zostaje później wchłonięty przez elementy trofoblastu t. j. nabłonek kosmówki (Ryc. 407 *tr.*).

Poznawszy poprzednio przebieg zmian w błonie śluzowej macicy i w kosmówce, wchodzącej w związek z błoną śluzową w okresie tworzenia łożyska, przyjrzymy się obecnie, jak wygląda przekrój przez łożysko kota mniej więcej z połowy ciąży. Na przekroju (Ryc. 406, 407) dadzą się wyróżnić cztery warstwy: jedna pochodzenia ściśle płodowego — jest to t. zw. błona kosmówki, druga zawiera elementy płodowe, pomieszane z maczynami, dwie dalsze są właściwie warstwami błony śluzowej. Przejdziemy teraz do szczegółowego omówienia wszystkich czterech warstw:

1) Idąc od strony płodu, widzimy najpierw błonę kosmówkową (*membrana chorii*). Zrąb jej utworzony jest z tkanki łącznej, na której leżą komórki nabłonkowe, złane częściowo ze sobą w syncytium (trofoblast Ryc. 406 i 407),

2) Z błony kosmówkowej wychodzą kosmki w kierunku błony śluzowej matki (Ryc. 406). Wchodzą one jako składniki drugiej warstwy, którą nazywamy labiryntem (Ryc. 406 *l.*), w której twory płodowe pomieszane są z pozostałościami błony śluzowej matki. Ta strefa odpowiada przestrzeni, w której do błony śluzowej wrosły kosmki kosmówki. W tej warstwie widać więc kosmki, które stanowią listwy z tkanki łącznej, mieszczące w sobie naczynia płodowe (*art. et venae umbilicales*), pokryte trofoblastycznym syncytialnym nabłonkiem (Ryc. 406). Prócz kosmków kosmówki widać w tej warstwie tkankę łączną błony śluzowej macicy, czasem resztki zdegenerowanego nabłonka tejże (*symplasma*). Wśród tkanki macicznej pojawiają się naczynia krwionośne matki; są to rozgałęzienia macicznej tętnicy i żyły (*art. et vena uterina*).

Już tu zaznaczyć należy, że naczynia krwionośne płodu i matki nigdy w sobie bezpośrednio nie przechodzą, a wymiana składników między krwią płodu i matki dokonywa się tylko na drodze osmozy.

3) Pod warstwą labiryntu leży t. zw. warstwa gruczolowa łożyska (Ryc. 406, 408 *gr.*). Ta warstwa powstała z błony śluzowej w ten sposób, że światło gruczolów mocno się rozszerzyło. Kosmki kosmówki, któreśmy widzieli w labiryncie jako listwy, tutaj nie dochodzą, ale wysyłają wyrostki już nie listwowate ale w postaci stempli, wrastających do gruczolów, których trofoblastyczny nabłonek niszczy wysłanie nabłonkowe gruczolów. Te stemplowate wyrostki kosmków przytwierdzają się do tkanki łącznej błony śluzowej. Przy niszczeniu tkanki, należącej do błony śluzowej macicy przez trofoblast płodu mogą ulec nadżarciu naczynia krwionośne matki. Krwężyna wypłukuje kosmki, a potem ulega rozpadowi, stąd w łożysku zwierząt drapieżnych dadzą się zauważyć bardzo charakterystyczne plamy zielonej barwy, które np. u psa występują stale na brzegach łożyska.

4) Ostatnia warstwa łożyska, najgłębsza, gąbczasta (Ryc. 407 *Sp.*) zawiera szczelinowate gruczoły głębokiej warstwy błony śluzowej. W tej jedynie warstwie nie ulega zniszczeniu nabłonek, należący do błony śluzowej macicy, gdyż tu nie dosięgają kosmki kosmówki razem ze swym destrukcyjnym nabłonkiem trofoblastycznym.

Przy porodzie zostaje wyrwana cała część błony śluzowej, leżąca na tej granicy, do której dochodzą kosmki. Z nabłonka, znajdującego się w gąbczastej warstwie na dnie komór gruczołowych, oraz z głębokich gruczołów regeneruje się w czasie położu błona śluzowa macicy.

Czynności biologiczne łożyska popręgowego cechują je jako organ oddechowy i odżywczy. Oddychanie odbywa się w ten sposób, że naczynia krwionośne pępkowe płodu (*art. et venae umbilicales*), doprowadzone po powierzchni owodni do kosmówki, wchodząc do kosmków, zyskują możliwość dokonania wymiany gazów między krwią płodu a krwią matki, dopływającą do łożyska przez tętnice maciczne (*art. uterinae*). Zetknięcia bezpośredniego między krwią matki, a krwią płodu niema, a tylko dokonywa się dyfuzja gazów przez ścianki obu systemów naczyń krwionośnych, oraz przez tkanki, oddzielające te systemy krwionośne. Dostarczenie substancyj odżywczych ma miejsce również wśród łożyska. Substancje te czerpią kosmki płodu; komórkami chłonnymi są elementy trofoblastu i naczynia krwionośne zarodka. Kosmki, nurzające się wśród łożyska matczynego, resorbują substancje odżywcze, złożone głównie w symplazmie. Trofoblast oddaje te substancje odżywcze do naczyń. Przy zetknięciu kosmków np. z wynaczynioną krwią matczyną w łożysku przechodzą składniki odżywcze z krwi matki do krwi płodu, przyczem dokonywa się wchłanianie materiałów odżywczych przez ustrój zarodkowy.

2) Łożysko krążkowe (*placenta discoidalis*) stanowi drugi typ łożyska rzeczywistego. Ten rodzaj łożyska spotykamy u gryzoniów, u małp i człowieka. Jako przykład powstawania i organizacji łożyska krążkowego weźmiemy łożysko kobiety.

## 8. Łożysko kobiety, ludzkie jajo płodowe.

### a. Błona śluzowa macicy w okresach przygotowawczych do ciąży.

#### Owulacja, menstruacja, wszczepianie jaja płodowego.

Tak, jak w rozdziałach poprzednich, możemy i tu zrozumieć organizację łożyska dopiero po poznaniu jego powstawania. Zacząć musimy od opisu przygotowania błony śluzowej macicy do utworzenia łożyska.

Błona śluzowa kobiety zmienia w biegu życia swój wygląd i organizację. Przedewszystkiem okres dojrzewania wprowadza tu zasadnicze zmiany, gdyż od tego momentu wchodzi ona w fazę ustawicznych prze-

kształceń o charakterze cyklicznym. Dojrzewanie płciowe ustroju kobiecego zależy w dużym stopniu od rasy, do której osobnik należy. Kobiety ludów północnych dojrzewają znacznie później, aniżeli kobiety ras, zamieszkujących kraje południowe. U nas np. między kobietami aryjskimi, a żydówkami widać w tym kierunku różnice, sięgające nieraz do dwóch lat, t. zn. że żydówki dojrzewają wcześniej. Kryterjum dojrzałości organizmu kobiecego jest rozpoczęcie produkcji jaj, które dokonywa się periodycznie w jajniku w dość ściśle ustalonych odstępach czasu. Zjawisko

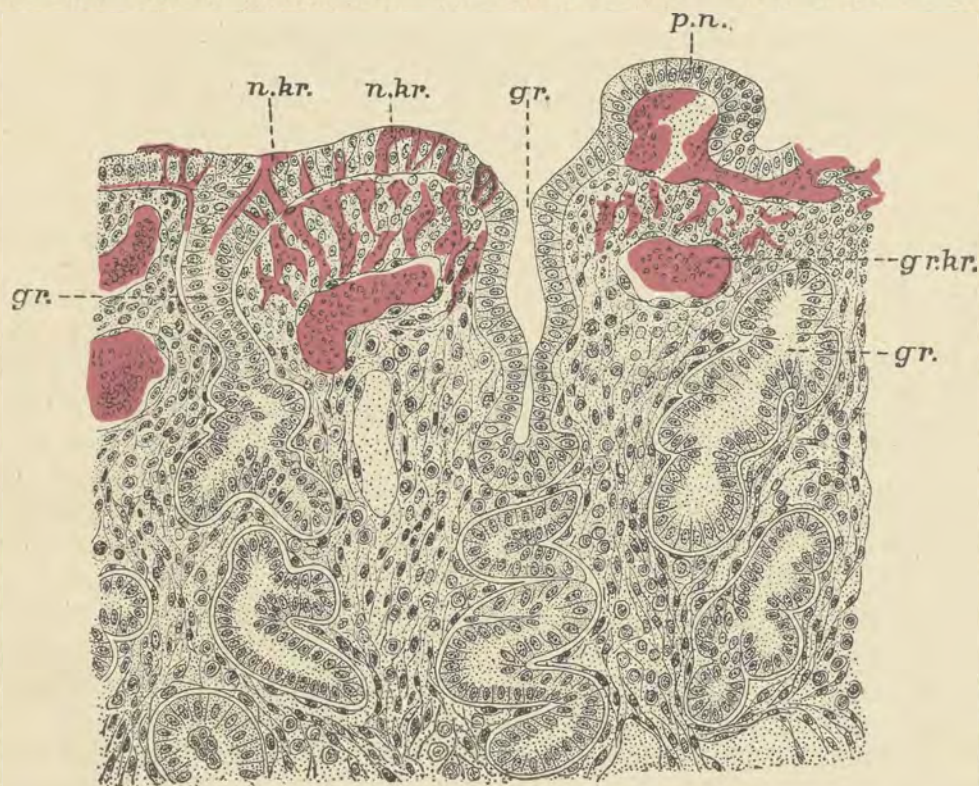


Ryc. 408. Przekrój poprzeczny przez błonę śluzową kobiety w okresie spoczynkowym: *b. śl.* błona śluzowa, w której widać przekroje podłużne, ukośne i poprzeczne gruczołów śluzowych, *m.* warstwa mięsna. — Według *Bumma*.

Ustrój, który wydała jaja wyprodukowane, czyli odbywa owulację, przechodzi charakterystyczne przekształcenia cykliczne w budowie błony śluzowej macicy, których najwyższym natężeniem jest proces miesięczkowania (ménstruacji). Zmiany te przebiegają cyklicznie. Każdy cykl zmian składa się z 4 faz: 1) Okres spoczynkowy (*stadium intermenstruale*) obejmuje mniej więcej połowę trwania jednego cyklu przemian periodycznych błony śluzowej. Błona śluzowa dorosłej kobiety (Ryc. 408) jest w tej fazie może najbardziej zbliżona do obrazu dziewczęcej błony ślu-

wydalania jaj z jajnika nosi nazwę owulacji. Słyszeliśmy, że organizacja jajnika jest tego rodzaju, że jeszcze w życiu płodowym wytworzyły się elementy płciowe żeńskie w ilości odpowiadającej zapotrzebowaniu całego życia. W odstępach mniej więcej miesiąca księżycowego dokonywa się wydalanie stale po jednym lub dwa jaja z jajnika. Odbywa się to przez pęknięcie pęcherzyków Graafa (por. str. 41, 42) na powierzchni jajnika, przyczem wydalone jajo dostaje się w największej liczbie przypadków do jajowodu przez brzuszny otwór tego przewodu (*ostium abdominalae tubae*).

zowej w macicy. Gruczoly są proste, o skąpej wydzielinie śluzowej, naczynia krwionośne wąskie, nabłonek walcowaty migawkowy, tkankę łączną, widoczną między gruczolami, cechują drobne komórki z wypustkami.  
 2) Okres, poprzedzający miesiączkę (*stadium praemenstruale*) trwa 6—7 dni; charakterystycznym zjawiskiem jest w tym okresie mocny



Ryc. 409. Przekrój poprzeczny przez błonę śluzową kobiety w początku okresu właściwego miesiączkowania (trzeci okres cyklu): *nb.* nabłonek błony śluzowej macicy, *gr.* gruczoly śluzowe w przekroju poprzecznym i podłużnym, *p. n.* podminowanie nabłonka przez krew, *gr. kr.* przewód gruczolowy, wypełniony krwią, *n. kr.* krew, przemieszczająca się między komórkami nabłonka. Według *Bumma*.

rozrost gruczolów błony śluzowej macicy, mocne jej rozpulchnienie i obrzęk. Gruczoly przybierają kształt korkociągowaty, rozgałęziają się widelkowato, ich komórki produkują śluz. Naczynia krwionośne stają się nastrzykane, mocno rozszerzone, stąd barwa błony śluzowej przybiera ton różowy. Wśród masy tkanki łącznej pojawiają się grupy komórek, które mają jasne wejrznie, zatracają wypustki, tworzą czasem całe łańcuchy ko-

mórek, które przybierają wygląd tkanki nabłonkowej. Miąższ błony śluzowej przepaja się płynem surowicznym. 3) Okres miesiączki (*stadium menstruationis*) trwa 3—4 dni. W tej fazie zmiany, które się już w poprzednim okresie zaczęły, dochodzą do szczytu natężenia (Ryc. 409). Gruczolony nie tylko się wydłużają, ale także się pokaźnie rozszerzają. W ich świetle gromadzi się wydzielina śluzowata. Między pasmami gruczolów, których ścianki zwolna ulegają zwyrodnieniu, pojawiają się już teraz zupełnie wyraźne zarysowane łańcuchy komórek o wyglądzie tkanki nabłonkowej. Są to znane nam już komórki doczesnej (*cellulae decidualae*). Ale najwidoczniejsze zmiany wykazują naczynia krwionośne. Ich pojemność bardzo mocna wzrasta, przepelnia je krew, której ciałka przedostają się także do miąższu błony śluzowej. To przechodzenie może polegać na przeczolgiwaniu się czerwonych ciałek krwi pomiędzy komórkami śród-błonka naczyniowego (*per diapodesim*), albo na przerywaniu naczyń krwionośnych (*per raxim*). Krew, która się już z naczyń krwionośnych wydobyła, gromadzi się przeważnie pod powierzchnią nabłonka, podminowuje go tak, że nabłonek złuszcza się dużymi płatami (*decidua menstrualis*). W ten sposób powstają w błonie śluzowej większe ubytki, tworząc dość rozległą powierzchnię raną. Wydzielina z szyi macicznej jest śluzowato-krwawą. 4) Okres cofania się zmian (*stadium postmenstruale*) trwa około 4 dni i w tym okresie błona śluzowa dochodzi zwolna do pierwotnego stanu. Nabłonek tej nowej błony śluzowej odtwarza się, a punktem wyjścia do tej akcji twórczej są elementy nabłonkowe gruczolów. Okres regeneracji błony śluzowej trwa w zasadzie około 4 dni. Gruczolony w tym okresie stają się cieńsze. Komórki produkują mniej śluzu, nabłonek powierzchniowy odtwarza się. Tkanka łączna staje się jędrniejsza i więcej zbita. Naczynia zwężają się i dochodzą do rozmiarów, jakie poznaliśmy w okresie spoczynkowym.

Biologiczne znaczenie zjawiska menstruacji pozostaje niewątpliwie w związku z przygotowaniem do ciąży. Wskutek tego, że błona śluzowa ulega rozpułchnieniu, że jest przepojona krwią, że część tkanki ulega zwyrodnieniu, zostaje dla jaja płodowego przygotowane podłoże, wśród którego możliwe jest odżywienie jaja przez nagromadzone w ten sposób materiały. Niewątpliwie, że usadowienie się jaja płodowego w miąższu tkanki łącznej błony śluzowej staje się w tych warunkach także łatwiejsze, jakkolwiek wobec zdolności trofoblastu nadżerania obcych tkanek wszczęcie jaja jest możliwe w miejscu, w którym nabłonek błony śluzowej został utrzymany.

Po poznaniu przebiegu powyżej opisanych zjawisk owulacji i menstruacji postawić sobie musimy pytanie, jaki związek zachodzi między obu temi procesami. Mironoff udowodnił, że więcej niż  $\frac{1}{3}$  przypadków cechuje niezborność czasowa owulacji i menstruacji, Ancel i Vilamin

(1907) przyjmują, że owulacja wyprzedza przeciętnie o 12 dni menstruację. Ze względu na wyznaczenie wieku zarodka sprawa ta jest pierwszorzędnej wagi. Gdyby, jak dawniej przypuszczano, oba te zjawiska przebiegały równocześnie, to u kobiety, noszącej w jajowodzie plemniki, od momentu rozpoczęcia menstruacji, względnie od terminu, w którym ona odbyć się miała, możnaby liczyć rozpoczęcie rozwoju jaja zapłodnionego, wiemy że to jest inaczej.

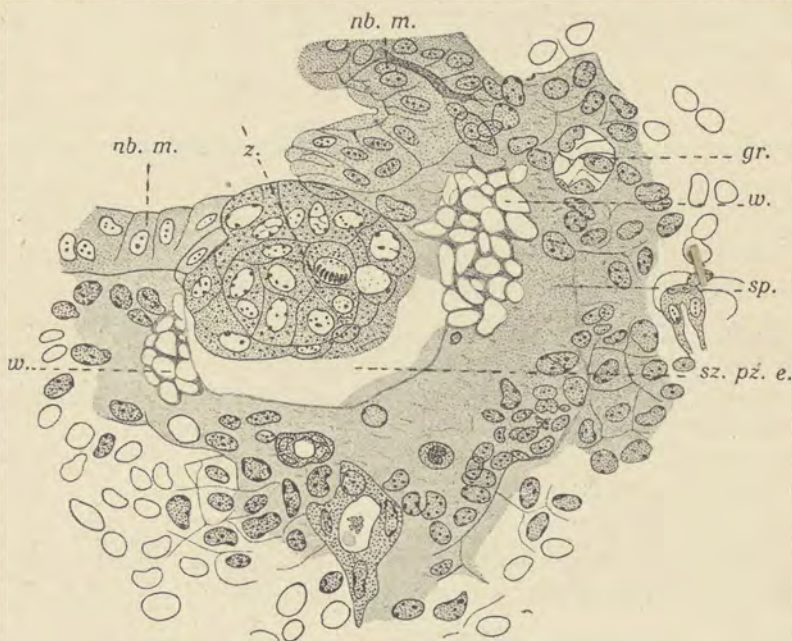
### **b. Wszczepianie jaja płodowego w błonę śluzową macicy.**

Zastanowimy się teraz nad tem, jak dochodzi do wytworzenia związku między jajem płodowym a macicą. Wiadomości nasze pochodzą niestety nie z bezpośredniej obserwacji samego momentu zjawiska wszczepiania jaja u człowieka, ale obraz cały odtwarzamy sobie, kombinując spostrzeżenia z danego okresu, zebrane z rozwoju zwierząt, z obrazami stadiów późniejszych z rozwoju człowieka. Z obserwacyj na zwierzętach mają znaczenie obrazy, uzyskane z badań nad wszczepieniem jaja płodowego u świnki morskiej. Spee w swej pracy nad świnką morską opisuje zarodek z dwunastego dnia życia śródmacicznego w okresie, gdy tenże dostaje się wgląd błony śluzowej (Ryc. 410). Ten zarodek to bryłka elementów komórkowych, otoczona warstwą komórek, zwaną płaszczem zarodka. Przedostaje się on stopniowo na powierzchnię błony śluzowej, nagryza ją, tworzy sobie w niej t. zw. łożysko jaja płodowego i rozpuszcza coraz dalej otaczającą tkankę. Ryc. 410 wyobraża właśnie wgryzanie się zarodka w miąższ błony śluzowej macicy. Widać tu częściowy ubytek powierzchniowego nabłonka błony śluzowej, a dalej, poza zarodkiem powstała już jasna dość przestronna szczelina, wypełniona płynem, który utworzył się ze zdegenerowanych komórek błony śluzowej macicy. Także dalej leżąca obwodowo tkanka łączna błony śluzowej oddziałuje na sąsiedztwo jaja płodowego. Komórki te częściowo zlewają się jakby w jednolitą masę (*symplasma*), częściowo tworzą ziarnistą substancję, leżącą w pewnej odległości od łożyska.

U człowieka obrazy pierwszorzędnej wagi pochodzą z preparatów bardzo młodego jaja płodowego, opisanego przez Petersa. Ryc. 414 wyobraża przekrój, zrobiony przez błonę śluzową macicy, w której rozrasta się jajo płodowe człowieka. Całe to jajo płodowe pogrążone w miąższu błony śluzowej, leży pod jej nabłonkiem. Na powierzchni nabłonka widać twór grzybowaty drobnoziarnisty (Ryc. 414 *snc.*); jest to, jak się przekonano, skrzep krwi, zatykający otwór, przez który się jajko dostało do środka miąższu błony śluzowej. Całe otoczenie jaja płodowego zajęte jest

przez syncytium (Ryc. 414 *snc.*), o genezie którego będziemy poniżej mówili obszerniej.

Na podstawie obrazów, odnoszących się bezpośrednio do zjawiska wszczepiania się jaja u gryzoniów i obrazu jaja płodowego, leżącego już



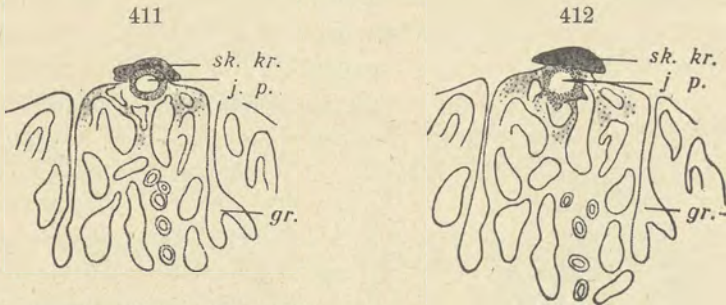
Ryc. 410. Przekrój przez błonę śluzową macicy świnki morskiej, do której wszczepia się zarodek: *gr.* gruczoł błony śluzowej macicy, *nb. m.* nabłonek błony śluzowej macicy, *sp.* symplazma błony śluzowej macicy, t. j. obraz jednego z okresów zwyrodnienia tkanki łącznej błony śluzowej macicy, *sz. pż. e.* szczelina pozaembrjonalna, wypełniona płynem, który powstał ze zlania się wodniczków, będących objawem dalszego zwyrodnienia błony śluzowej, *w.* wodniczki, *z.* zarodek. Według *Grossera*.

w łożysku macicy kobiecej, Peters hipotetycznie odtworzył historję jaja płodowego przed implantacją i przebieg wszczepiania go w błonę śluzową macicy:

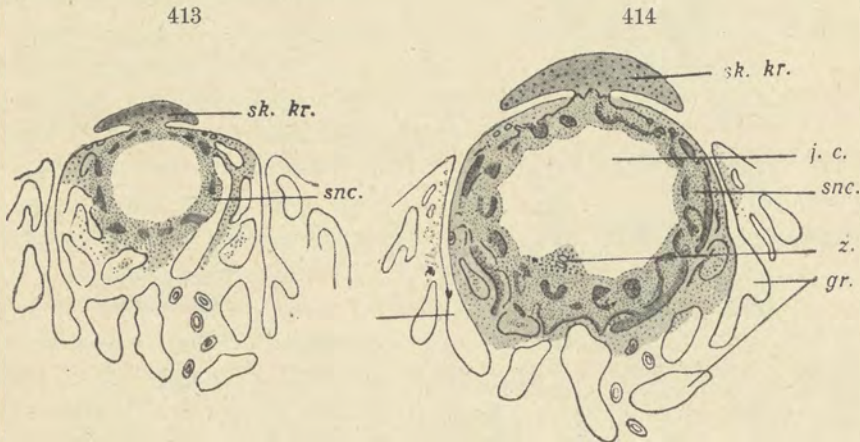
Jajo, wydalone przy owulacji, dostaje się do jajowodu i w pierwszym jego odcinku ulega zapłodnieniu. Przez wniknięcie plemnika jajo uzyskało podnieťę do dojrzewania, a zarazem w zapłodnieniu leży dlań pobudka do rozwoju. Wyzwolenie rozwoju wyraża się więc w rozpoczęciu bródkowania jaja, które odbywa w czasie jego wędrówki przez jajowód. Ruch migawek nablonka, wyścielającego światło jajowodu, przesuwa zarodek w kierunku macicy. Wędrówka ta trwa około 8—10 dni. To obliczenie



robione jest przez zestawienie trwania wędrówki u zwierząt<sup>1)</sup> i długości jajowodu. Przez czas wędrówki odżywia się jajo płodowe substancjami wydzielnicznymi gruczołów błony śluzowej i czerpie także tlen z bezpo-



dniego otoczenia. W ten sposób dochodzi zarodek do światła macicy, wszczepia się w jej mięsz (Ryc. 411—414), co ma być momentem hamującym dla menstruacji, która się odbyć miała. Ile czasu potrzeba na to, nie wiemy,



Ryc. 411—414. Schematyczne przedstawienie wszczepiania jaja płodowego w błonę śluzową macicy: *sk. kr.* skrzep krwi, *j. p.* jajo płodowe, *snc.* syncytium, *gr.* gruczoły, *z.* zarodek, *j. ch.* jama chorjonu. Według *Petersa*.

ale wszystko przemawia za tem, że parę dni musi upłynąć, aby wszczępienie jaja płodowego oddziało na ustrój drogą zahamowania menstruacji.

Zarodek, wszczępiony w błonę śluzową, rozwija się dalej. Po ukończeniu bródkowania, oraz utworzenia blastuli przychodzi kolej na po-

<sup>1)</sup> *Grosser* podaje długość trwania wędrówki jaj przez jajowód na podstawie danych z literatury: u myszy 5—6 dni (*Sobota, Jenkinson*), u świnki morskiej 7 dni (*Spee*), u królika 7—8 dni (*Schönfeld*), u kota, psa, świni i owcy 8—10 dni (*Bonnet*).

wstawanie listków zarodkowych, z których składa się pęcherzyk zarodkowy. Zewnętrzna ściankę tego pęcherzyka stanowi kosmówka, a później dopiero rozwinię się owodnia, oraz właściwe ciało zarodka i pęcherzyk żółtkowy. Zjawiska te opisaliśmy poprzednio (por. str. 329 i ryc. 385). W tym okresie możemy mówić o jaju płodowym, którego składnikami są: błona, owodnia i kosmówka. Na całej powierzchni kosmówki rozwijają się



Ryc. 415. Otwarta ciążarna macica kobiety. Wypuklenie błony śluzowej do światła macicy przez rozwijające się w niej jajo płodowe.

kosmki. Ryc. 411, 412 i 413 ilustrują schematycznie to wszczepianie się w błonę śluzową między gruczoły śluzowe jaja płodowego. Jajo płodowe rośnie teraz szybko, resorbując substancje z otoczenia. Ponieważ ten wzrost odbywa się wśród mięszu błony śluzowej macicy, dlatego w miarę, jak on postępuje, jajo płodowe rozpycha i wypukla otaczające je tkanki maciczne. Wynikiem tego jest mocne wypuklenie błony śluzowej do światła macicy (Ryc. 415) i to tem mocniejsze, im dawniej rozpoczął się rozwój. To też badając macicę kobiecą w czasie ciąży, widzimy wysklepiony do jamy macicznej twór okrągły, pokryty błoną śluzową macicy (Ryc. 415). Jest to jajo płodowe. W dotychczasowych rozważaniach poznaliśmy genezę jaja płodowego, najogólniejszą jego organizację i otoczenie, t. zn. topografię błony śluzowej macicy, w której odbywa się rozwój. Obecnie rozpatrzemy bardziej szczegółowo budowę jaja płodowego i błony śluzowej macicy.

### c. Najmłodsze zarodki ludzkie, ich części dodatkowe i błony płodowe.

Chcąc zapoznać się z organizacją młodych jaj płodowych, musimy zacząć od najważniejszego składnika, t. j. zarodka. Młode ludzkie zarodki

jest niezmiernie trudno uzyskać do badań naukowych. Pochodzą one z dwóch głównych źródeł: z poronień i materiału sekcyjnego. Poronienia naturalne zdarzają się często, jeszcze częściej wywoływane są sztucznie, czy to w warunkach dopuszczalnych na podstawie lekarskich przepisów, czy to jeszcze częściej przy spędzaniu płodów. Ale materiał, jakiby stąd był do dyspozycji, jest odrazu niszczone z łatwo zrozumiałych względów, albo też niezmiernie często ulega zmacerowaniu jeszcze w macicy, zanim dojdzie do rąk lekarza. Tylko niewielka część tego materiału, można powiedzieć, że w przypadkach zupełnie wyjątkowych, dostaje się do rąk kompetentnych.

Materiał sekcyjny pochodzi najczęściej ze zwłok kobiet, które stwierdziwszy, że zaszły w ciążę, odbierają sobie życie. Zwłoki jednak takie także najczęściej dochodzą do sekcji już, gdy płód został zmacerowany w łonie matki tak, że dużej korzyści z tego niema, a jeszcze częściej w tych wczesnych okresach rozwojowych, zwłaszcza na zwłokach, trudno dopatrzeć się na błonie śluzowej macicy śladu, że w jej mięszu wszczepione jest jajo płodowe.

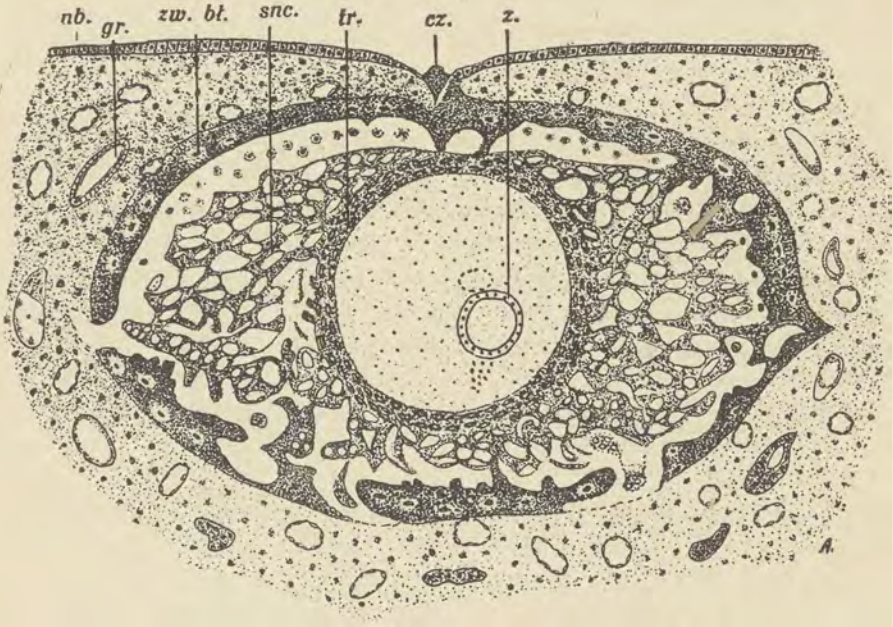
Nie możemy tu oczywiście wyliczać wszystkich zarodków ludzkich młodszych, o których wzmianki spotykamy w literaturze, opiszemy tylko kilka jako przykładów, na których można się poorjentować co do budowy zarodka i organizacji młodego jaja płodowego.

Angielscy autorowie Bryce, Teacher i Kerr opisali jedno z najmłodszych jaj płodowych, którego wiek ocenia się na 13 — 14 dni życia. Jajo pochodziło z poronienia, które nastąpiło w 16½ dnia po akcie spółkowania płodnego. Średnica jaja wynosiła trochę więcej nad 2 mm.

Jajo płodowe, o którym mowa (Ryc. 416), leży w błonie śluzowej dość głęboko. Nabłonek błony śluzowej utrzymuje się, z wyjątkiem małej powierzchni, która zapadła nieco wgłąb. W tem miejscu tkwi czop włóknikowy (Ryc. 416 *cz.*). Niema wątpliwości, że to jest miejsce, w którym się dokonało wszczepienie jaja. Ściankę jaja płodowego stanowi zawiązek kosmówki. Wytwarza go w tem stadium nabłonek, którego komórki w warstwie zewnętrznej nie są już dokładnie od siebie odgraniczone. Ten nabłonek (nabłonek Langhansa) będzie więc przejściem tkanki w syncytium w ścisłym znaczeniu tego słowa. Jest to trofoblast komórkowy (Ryc. 416 *tr.*). Nazewnątrz od ścianki jaja płodowego, zbudowanej ze zbitej tkanki, widać utkanie siatkowate. Tkanka, tworząca ścianki tej sieci, złożona jest z syncytium o zupełnie zatartych granicach komórkowych (Ryc. 416 *suc.*). Ta sieć jest to twór tkanki płodowej ektodermalnej, pochodny trofoblastu, który jednak w bezpośredniej styczności z tkanką matki zmienił swe utkanie, zatracił zupełnie granice komórkowe i przybrał wygląd syncy-

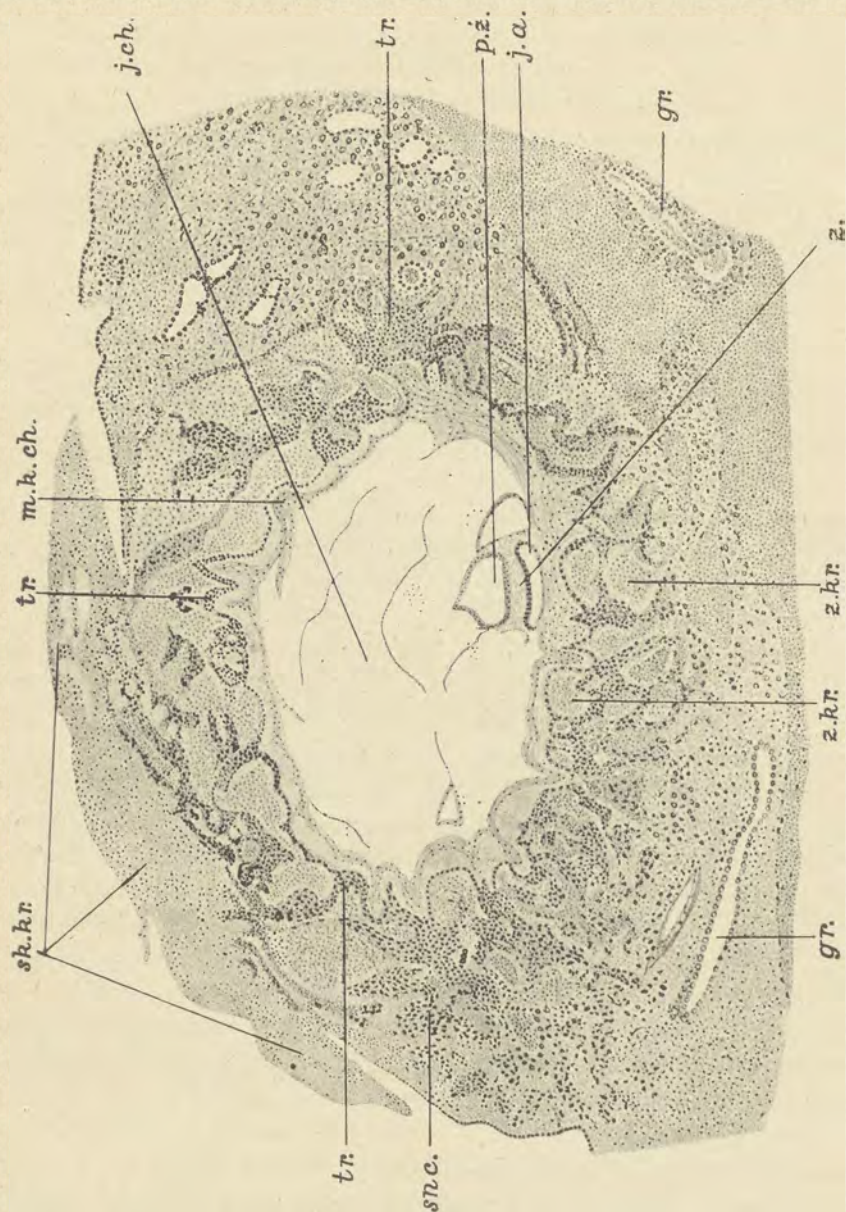
tjalny. W oczkach tej sieci znajduje się krew matki, która napłynęła tu z otwartych przez trofoblast naczyń macicy.

Wewnątrz ścianki jaja płodowego, pokrytej trofoblastem, leży luźna tkanka o charakterze mezenchymatycznym, pochodzenia mezodermalnego. Jest to lita masa komórkowa w której później wytwarza się przez odpo-



Ryc 416. Przekrój przez jedno z najmłodszych znanych ludzkich jaj płodowych w błonie śluzowej macicy: *nb.* nabłonek błony śluzowej macicy, *gr.* gruczoły śluzowe, *zw. bł.* część błony śluzowej, zwyrodniała pod wpływem trofoblastu, *snc.* syncytjalna część trofoblastu (*plasmoditrofoblast*), luki w tej sieci wypełni potem krew matki, *tr.* trofoblast o utrzymanych częściowo granicach komórkowych (*cytotrofoblast*), *cz.* czop włóknikowy, *z.* zarodek, otoczony dookoła tkanką mezenchymatyczną. Według *Bryce* i *Teachera*.

wiedni rozstęp komórek pozaembrjonalna jama ciała (*coeloma extraembryonale*) czyli jama kosmówkowa. W tkance mezenchymatycznej, wypełniającej pęcherzyk jaja płodowego, widać zawiązek zarodka (Ryc. 416 *z.*). W danym preparacie zawiązek ten jest oddzielony od ścianki jaja płodowego. W skład jego wchodzi dwa pęcherzyki: jeden trochę większy, będący zawiązkiem jamy owodni, drugi mniejszy stanowi początek pęcherzyka żółtkowego. Ścianka owodni (*amnion*) złożona jest z komórek walcowatych, ścianka pęcherzyka żółtkowego z elementów płaskich. Ciało właściwe zarodka wytworzy się na pograniczu między obu temi pęcherzykami.



Ryc. 417. Przekrój przez jedno z najmłodszych jaj płodowych ludzkich wszczepionych w błonę śluzową macicy: *sk. kr.* skrzep krwi, *tr.* trofoblast, *m. k. ch.* mezodermalna część kosmków chorionu, *j. ch.* jama chorionu, *p. ż.* pęcherzyk żółtkowy, *j. a.* jama amnionu, *gr.* gruczoły błony śluzowej macicy, *z. kr.* zatoki krwionośne, *snc.* syncytjum trofoblastu, *z.* zarodek w pozycji odwróconej. Według *Petersa*.

Jajo płodowe, opisane przez Petersa, jest nieco starsze. Wprawdzie Peters ocenia wiek tego zarodka na 4 dni, ale wszyscy embriologowie zgadzają się na to, że przy obliczeniu zrobiony był ten błąd, że nie uwzględniono okresu wędrówki zarodka przez jajowód przed wszczęciem go w błonę śluzową macicy, wobec czego zarodek ten trzeba oceniać, jako liczący mniej więcej 14—16 dni.

Ściankę zewnętrzną jaja płodowego stanowi tutaj trofoblast<sup>1)</sup> (Ryc. 317 *tr.*), w którym widać zbitą warstwę, stanowiącą właściwe otoczenie jamy jaja płodowego i leżącą bardziej nazewnętrz gąbczastą warstwę, zbudowaną z masy syncytialnej (*plasmodiotrofoblast*). Pod trofoblastem leży warstwa mezodermalna (Ryc. 317 *m. k. ch.*). Jest to podścielisko zwykle kosmówki, wywodzące swój początek z tkanki mezenchymatycznej, która w zarodku poprzednio opisanym wypełniała jednolicie całą pojemność jaja płodowego. Ta tkanka mezodermalna tworzy wyniosłości, wysuwające się jak ząbki nazewnętrz jaja płodowego. Są to zawiązki kosmówek, które potem pokrywają całą kosmówkę. Jamę pęcherzyka zarodkowego, czyli jamę kosmówki (Ryc. 417 *j. ch.*) przecinają tu i ówdzie pasma tkanki mezenchymatycznej; są to również pozostałości tkanki mezenchymatycznej, opisanej w świetle jaja płodowego.

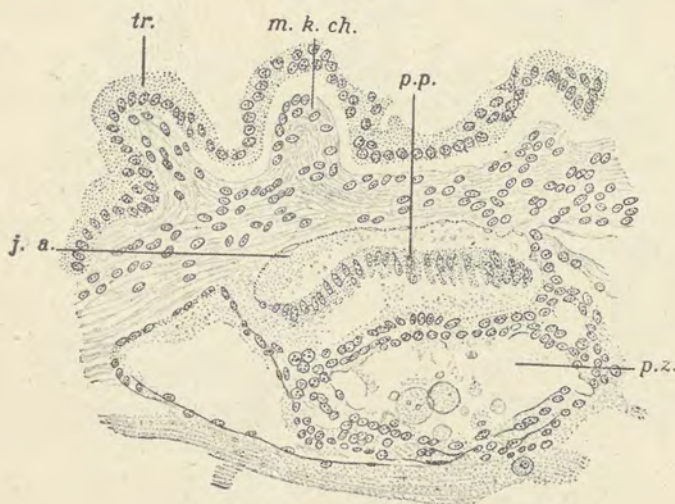
Zarodek właściwy (Ryc. 417 *z.* i 418) robi również wrażenie starszego embrjona, niż opisany przez Bryce, Teacher i Kerra. Przyrośnięty jest on do wewnętrznej ścianki kosmówki (Ryc. 417 *l.*, 418) i to całą długością owodni. W zarodku tym możemy wyróżnić wyraźnie jedną dość szeroką, podłużną jamkę, którą uważać należy za jamę amnionu (owodni — Ryc. 417 i 418 *j. a.*). Ściankę tej jamki stanowi cienka warstwa elementów komórkowych, dno — płytka, złożona z wysokich komórek walcowatych. Ta płytka stanowi tarczę zarodkową embrjona, a z materiału tutaj złożonego będą się różnicować pierwotne narządy osiowe zarodka. Płyta zarodkowa leży na powierzchni zawiązka pęcherzyka żółtkowego (Ryc. 417 *p. ż.*). Zewnętrzną warstwę ścianki pęcherzyka stanowią komórki mezodermalne, od wewnątrz pokrywają go elementy entodermalne. Bardzo wyraźnie znać warstewkę mezodermalną między pęcherzykiem żółtkowym, a tarczą zarodkową.

Cały zarodek przymocowany jest do wewnętrznej ścianki kosmówki przy pomocy owodni, która właśnie zrost ten utrzymuje.

Zarodek, opisany przez Spee, pochodził ze świeżego poronienia.

<sup>1)</sup> Trofoblast, w którym dadzą się wykazać granice komórkowe, nazywa się cytotrofoblastem; tam, gdzie przybiera on utkanie zupełnie syncytjalne, nazywają go plasmodiotrofoblastem (Keibel i Mall) albo plasmodiotroblastem (Hubrecht). Tak więc zbita ścianka jaja płodowego tworzy cytotrofoblast; gąbczasta, zewnętrzna jest zbudowana z plasmodiotrofoblastu.

Wiek tego embrjona ocenia się na 19—20 dni, jest to więc prawie trzytygodniowy embrjon. Cała kosmówka pokryta kosmkami (Ryc. 419 i 420) i złożona od wewnątrz z warstwy tkanki łącznej, a od zewnątrz z trofoblastu. Zarodek sam otoczony jest zupełnie zamkniętą owodnią. Ta ostatnia nie jest już zrosnięta całą swą długością z kosmówką, ale to połączenie utrzymuje się tylko w tylnym odcinku zarodka. Widać z tego, że w biegu życia zarodkowego dokonywa się odszczepienie owodni od kosmówki i to tak dalece, że potem (stadium opisanego tutaj zarodka) tylko pasmo sto-

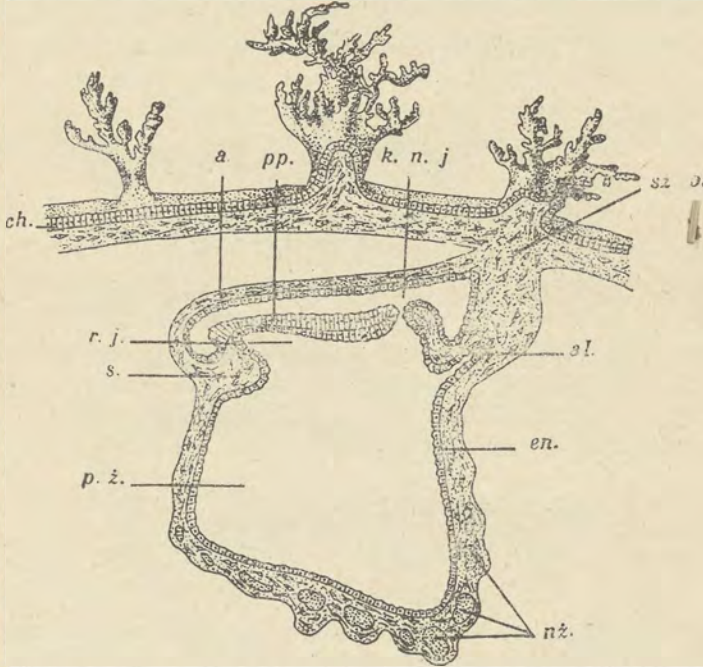


Ryc. 418. Zarodek tego samego jaja płodowego pod większym powiększeniem: *j. a.* jama amnionu, *m. k. ch.* mezoderma kosmków chorionu, *p. p.* płyta pierwotna (związek systemu centralnego nerwowego), *p. z.* pęcherzyk żółtkowy, *tr.* trofoblast. Według *Petersa.*

sunkowo cienkie łączy z sobą obydwie te błony. Pasma to, jak zobaczymy niebawem, ma pierwszorzędne znaczenie. Nosi ono nazwę szypuły brzusznej i jest związkiem sznura pępkowego, który utrzymuje związek między zarodkiem, a jego kosmówką i doprowadza do tej ostatniej naczynia krwionośne płodu.

W budowie zarodka wyróżnić można odrazu tarczę zarodkową i pęcherzyk żółtkowy, który przylega na długiej powierzchni do ciała zarodka. Patrząc od strony grzbietowej na zarodek (Ryc. 420) widać, że smuga pierwotna utrzymała się tylko na małym odcinku, leżącym w tyle zarodka, natomiast główną część długości w osiowej linii zarodka zajmuje rynienka rdzeniowa (Ryc. 420). Wiemy o tem, że rynienka ta jest związkiem systemu nerwowego osiowego. W tylnym końcu rynienki widać zagłębienie.

(Ryc. 420), a jak z przekroju podłużnego można zauważyć (Ryc. 419), służy ona do komunikacji z jelitem. Niema wątpliwości, że mamy tu przed sobą kanał nerwowo-jelitowy (*canalis neurentericus* Ryc. 419, 420 *k. n. j.*). Pod tą rynienką rdzeniową leży rynienka jelitowa (Ryc. 419 *r. j.*). Bardzo długim szczelinowatym otworem łączy się rynienka jelitowa ze światłem pęcherzyka żółtkowego. Otwór ten to zawiązek światła dla kanału jelitowo-



Ryc. 419. Przekrój zarodka ludzkiego: *ch.* chorion z kosmkami, *a.* amnion, *p. p.* płyta pierwotna nerwowa, pod którą leży struna grzbietowa, *k. n. j.* kanał nerwowo-jelitowy, (*canalis neurentericus*), *al.* allantois, *s.* okolica serca zarodka, *r. j.* rynienka jelitowa, *p. ż.* pęcherzyk żółtkowy, *en.* entoderma, *sz. b.* szypuła brzuszna, łącząca kosmówkę z owodnią, *n. ż.* naczynie pęcherzyka żółtkowego (tętnice i żyły pępkowo-krezkowe).

Według *Spee*.

żółtkowego, biegnącego później w przewodzie tej samej nazwy. W tylnej części rynienki jelitowej widać wypuklenie, idące w głąb szypuły brzusznej. Jest to przewód omoczniowy (Ryc. 419 *al.*), który tam się wsuwa, a z nim razem wejda pępkowe naczynia krwionośne.

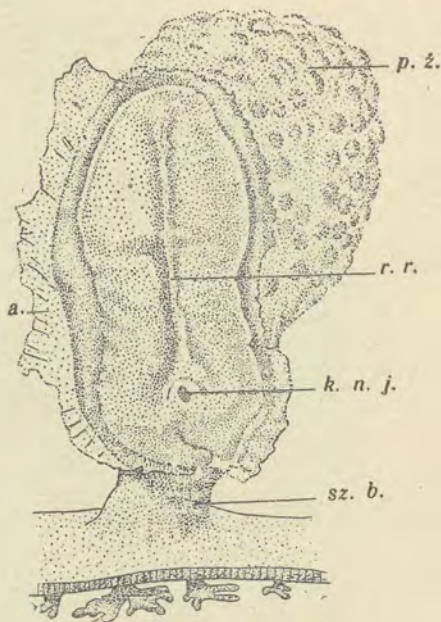
Pęcherzyk żółtkowy ma stosunkowo dużą pojemność. Ścianka pęcherzyka zbudowana jest od wewnątrz z entodermy do zewnątrz z mezodermalnego listka zarodkowego. W tej ostatniej warstwie widać liczne naczynia krwionośne (Ryc. 419 *n. ż.*), są to przekroje żył i tętnic pępkowo-krezkowych.



Nieco starszy od opisanego wyżej zarodka musi być embrjon, opisany przez Coste. Jajo płodowe całe pokryte kosmkami, których podstawy przeświecają od wewnątrz na kosmówce (Ryc. 421), nadając jej centkowaty wygląd. Zarodek sam otoczony jest owodnią. Bardzo wyraźnie zaznacza się szypuła brzuszna (Ryc. 421), która w porównaniu z obrazem, podanym przez Spee'go w opisanem przez niego jaju płodowym, znacznie jest dłuższa i mocniej zorganizowana. Embrjon jest też w rozwoju bardziej posunięty, ma się wrażenie, że wszystkie narządy pierwotne są już sformowane. Pęcherzyk żółtkowy duży i jeszcze od ciała zarodka nie odsadzony, jakkolwiek komunikacja między jelitem embrjonalnym, a pęcherzykiem żółtkowym już mniej obszerna, aniżeliśmy widzieli w zarodku opisanym przez Spee'go.

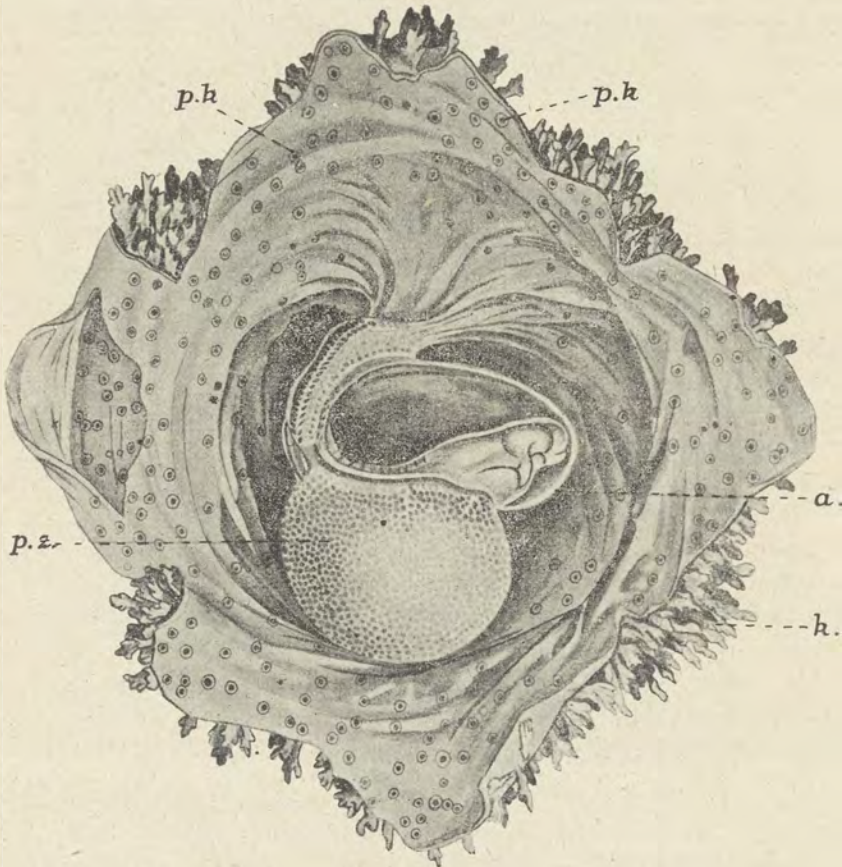
Z powyższych opisów poznaliśmy budowę kilku zarodków od najmłodszych znanych stadjów, aż do sformowania organów pierwotnych. Opisy budowy starszych zarodków zajmować nas będą w embrjologii szczegółowej. W celu jednak zaznaczenia różnic między stadjami wcześniejszemi, a późniejszymi musimy opisać jeszcze zarodek z drugiego miesiąca życia embrjonalnego.

Na ryc. 422 widzimy otwarte jajo płodowe. Z zewnątrz widać kosmki kosmówki, które jak kożuszek barankowy pokrywają jajo płodowe. Owodnia mieści obszerną jamę, przylegającą do kosmówki. Zarodek złączony jest z błonami płodowemi sznurem pępkowym, który się wytworzył z szypuły brzusznej. Pęcherzyk żółtkowy został mocno od zarodka odsadzony. W dotychczas opisanych embrjonach zarodki złączone były bezpośrednio z pęcherzykiem żółtkowym. Miało się wrażenie, że zarodek leży niejako na pęcherzyku żółtkowym (Ryc. 420, 421), a przekrój strzałkowy wykazywał, że go z nim łączy długi szczelinowaty otwór (Ryc. 419). Tymczasem w zarodkach starszych ten otwór komunikacyjny stał się zupełnie wąski a nadto widać (Rys. 422), że



Ryc. 420. Zarodek (wyobrażony w przekroju na ryc. 419), widziany od góry po zdjęciu owodni: *p. ż.* pęcherzyk żółtkowy, *r. r.* rynienka rdzeniowa, *k. n. j.* kanał nerwowo jelitowy, *sz. b.* szypuła brzuszna, *a.* resztki odciętego amnionu.

pęcherzyk żółtkowy oddala się mocno od ciała zarodka, z którym go łączy długi, a wąski przewód (*ductus intestino vitellinus*). Pęcherzyk żółtkowy zostaje coraz bardziej oddalony, a szypułowaty przewód się wydłuża, wreszcie pęcherzyk przybiera kształt kolbkowaty (Ryc. 422).

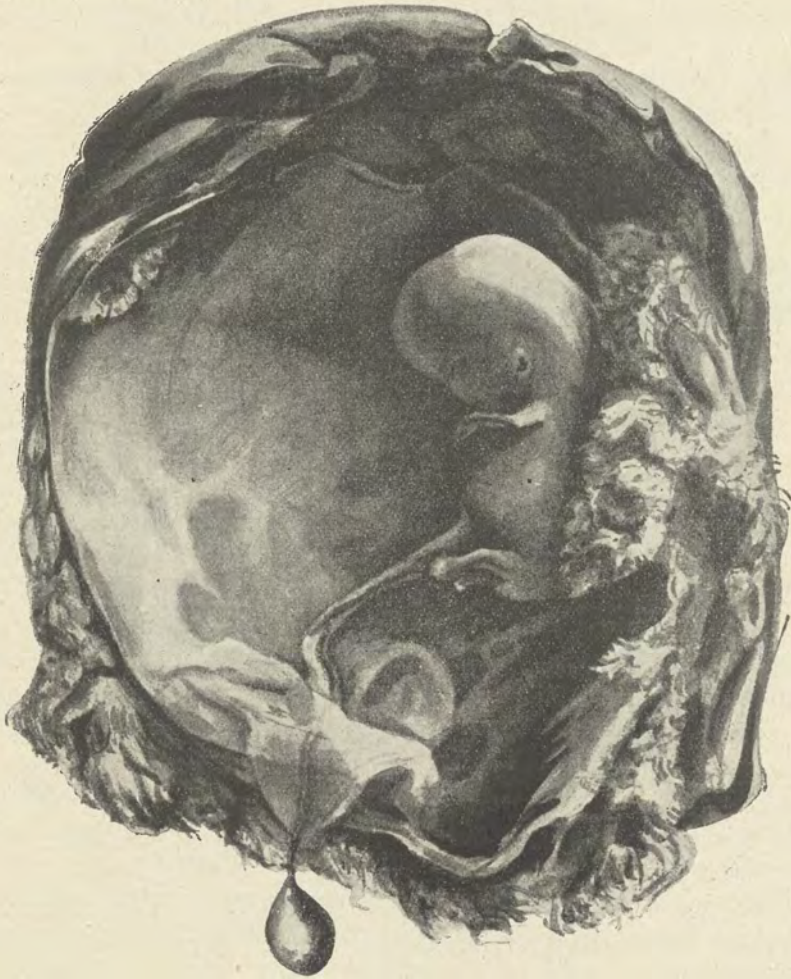


Ryc. 421. Jajo płodowe ludzkie otwarte, z 18 dnia życia płodowego. Zarodek otoczony ostrym konturem owodni (*a*), poza którą w tyle poza zarodkiem widać szypułkę brzuszną, łączącą zarodek z wewnętrzną powierzchnią kosmówki; pod zarodkiem duży pęcherzyk żółtkowy (*p. ż.*), *p. k.* podstawy kosmków chorionu, *k.* kosmki chorionu. Według *Coste*.

#### d. Owodnia zarodka ludzkiego.

Powstawanie owodni (*amnion*) w jaju płodowym człowieka, poznaliśmy już w rozdziałach poprzednich (por. str. 327—329). Wiemy więc, że w pęcherzyku zarodkowym, w węźle komórkowym, leżącym pod zewnętrzną jego ścianką znajduje się materiał do utworzenia ścianki owodni, której jama powstaje przez odpowiedni rozstęp elementów komórkowych. Ścianka

owodni składa się od zewnątrz z włóknistego pokładu tkanki łącznej, którą od wewnątrz pokrywa nabłonek walcowaty, bogaty w ziarna tłuszczu. Nabłonek ten w niektórych miejscach tworzy mocne zgrubienia, które nazywamy kosmkami owodni. W zarodkach krowy, owcy te zgrubienia



Ryc. 422. Jajo płodowe ludzkie otwarte, z początku 2-go miesiąca. Kosmki nazewnierz kosmówki. Owodnia przylega do kosmówki. Ku dołowi zwiesza się pęcherzyk żółtkowy na długim przewodzie żółtkowo-jelitowym. Według preparatu zakładu biolog.-embr. Uniw. Jag.

zbierają się w grupy, jakby lusek, które mogą ulegać zrogowaceniu i ewentualnie złuszczeniu.

Wewnątrz jamy owodni gromadzi się coraz więcej wód płodowych owodni. W miarę jak tych wód przybywa, owodnia zajmuje coraz większą

przestrzeń w jamie kosmówki. Po jakimś czasie dochodzi do tego, że jama owodni zajmuje całą jamę kosmówki, przytykając do tej błony na całej powierzchni. Wtedy to następuje zrost obu tych błon. Mamy tu do czynienia z zespoleniem warstwy włóknistej (zewnątrznej) owodni z tak samo zbudowaną warstwą wewnętrzną kosmówki. Zrost jest tak dokładny, że odrywając jedną warstwę od drugiej wydiera się także część włókien z kosmówki; zrost ten następuje już z końcem drugiego miesiąca życia śródmacicznego.

Objętość jamy owodni powiększa się coraz bardziej wskutek zwiększenia ilości wód płodowych. Początkowo owodnia rośnie nawet szybciej, aniżeli kosmówka. Ilość wód dochodzi w 6-stym miesiącu do 1 litra. Płyn owodni jest wydzieliną nabłonka, wchodzącego w skład jej ścianki. Płyn ten zawiera 1% części stałych, wśród których spotyka się cukier, mocznik i białko. Z pomiędzy składników morfotycznych spotyka się w tym płynie złuszczone komórki nabłonka, prócz tego włoski meszku (*lanugo*), zrzuconego przez zarodek w drugiej połowie ciąży. Przy końcu ciąży ilość wód płodowych w obrębie jamy owodni zmniejsza się, co pochodzi stąd, że przestrzeń główną zajmuje sam zarodek, a płyn owodni został częścią zresorbowany przez zarodek.

W stanach patologicznych może ilość płynu owodni bardzo znacznie wzrastać. T. zw. hydramnion albo polyhydramnion jest stanem, w którym ilość płynu może dojść do 30 litrów. Jest to najczęściej następstwem pewnych zaburzeń w krążeniu zarodka lub matki. Możliwe są jednak i zmiany idące w przeciwnym kierunku, a polegające na wytworzeniu niedostatecznej ilości płynu owodni. W przypadku t. zw. oligohydramnionu, gdy ilość płynu jest mała, zarodek nie ma ochrony przeciw uciskowi zewnętrznemu i to może być podstawą zaburzeń rozwojowych. Mogą też wtedy powstać zrosty między zarodkiem, a owodnią, albo potworzyć się nitki ostre, biegnące w jamie amnionu, które mogą nawet zarodek poważnie uszkodzić.

Fizjologiczna funkcja płynu owodni polega na zapewnieniu zarodkowi swobodnego rozwoju w środowisku płynnym. Nie jest wykluczonem, choć mało prawdopodobnem, że także swobodna orientacja w stosunku do działania siły ciężkości nie jest bez znaczenia. Ale najważniejszym warunkiem rozwoju jest ochrona przed uciskiem zewnętrznym i to zarówno zarodka, jak też sznura pępkowego, który doprowadza do embrjona naczynia krwionośne. Ucisk sznura musiałby wywołać zaburzenia w krążeniu, gdyby prąd krwi, idącej do łożyska, został zahamowany. Sprawa rozszerzenia pewnego dróg rodnych żeńskich przez pęcherz, napelniony wodami, ma również wpływ na przebieg porodu po ukończonej ciąży.

### e. Pęcherzyk żółtkowy.

Pęcherzyk żółtkowy powstaje równocześnie z owodnią zarodka. Początek swój zawdzięcza pęcherzyk żółtkowy (por. str. 329) grupie elementów komórkowych, leżących w sąsiedztwie owodni i w bezpośrednim zetknięciu z materiałem, przeznaczonym na utworzenie ciała zarodka. Rozstąpienie się komórek daje początek jamie pęcherzyka żółtkowego, o ścianie, złożonej początkowo z komórek płaskich, które zaliczyć musimy do pochodnych listka entodermalnego. Do tej warstwy dołącza się potem druga, która układa się nazewnątrz od pierwszej (Ryc 419); warstwę tę tworzą komórki mezenchymatyczne. Pochodzenie tych komórek związane jest z mezenchymą, która wypełnia jajo płodowe, a więc leżała wewnątrz jamy kosmówki. W tej tkance powstawały szczeliny, które, zlewając się z sobą, utworzyły pozazarodkową jamę ciała. Część tkanki ułożyła się na ścianie wewnętrznej kosmówki druga część pokryła zarodek, jego owodnię i powierzchnię pęcherzyka żółtkowego. W tej warstwie zatem, która odpowiada mezodermie trzewiowej (*splanchnopleura*), biegną naczynia krwionośne pęcherzyka żółtkowego (*art. et venae omphalomesentericae* — Ryc. 419 n. 2.). Pęcherzyk żółtkowy, jak mówiliśmy poprzednio, styka się początkowo dużą powierzchnią z ciałem zarodka. Później jednak (począwszy od 2-go miesiąca życia śródmacicznego) odsuwa się od embrjona i już w drugim miesiącu daje się stwierdzić wyraźnie szypuła, która łączy zarodek z pęcherzykiem żółtkowym, a w niej da się przez pewien czas wykazać światło przewodu jelitowo-żółtkowego (*ductus intestino-vitellinus*), przez cały zaś czas trwania rozwoju można wykazać w ścianie tej szypuły naczynia żółtkowo-kreżkowe. Ten przewód zatracą później światło i zmienia się w nitkowate pasmo, biegnące w obrębie sznura pępkowego. Przewód, idący od jelita zarodka, dochodzi w każdym razie do pępka, jako przewód drożny. Ta drożność utrzymuje się potem także czasem jako anomalja w ustroju dorosłym, jako uchylek, idący od końcowego jelita biodrowego, i nosi nazwę uchylka Meckelia (*diverticulum Meckelii*).

Pęcherzyk żółtkowy układa się w późniejszych okresach ciąży między owodnią, a kosmówką w tej części kosmówki, która bierze udział w tworzeniu łożyska i tam można go odnaleźć obok fałdu owodni, zwanego fałdem Schultzego.

### f. Omocznia.

Powstawanie omoczni (*allantois*) w zarodku ludzkim, omówione powyżej (por. str. 368), jako wypuklenie z tylnego odcinka jelita (Ryc. 419), doprowadza do wytworzenia woreczka, leżącego w jamie ciała embrjonalnego po stronie brzusznej jelita. W skład ściany tego woreczka wchodzi entoderma i mezo-

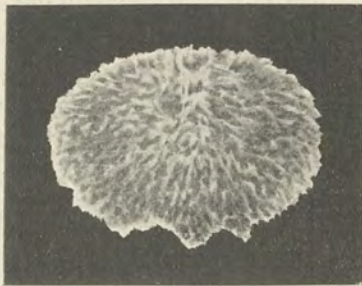
derma trzewiowa (*splanchnopleura*). Na ścianie omocznii bieżą naczynia krwionośne, idące od tętnicy głównej; naczynia te noszą nazwę tętnic pępkowych i żyły pępkowej (*arteriae umbilicales et vena umbilicalis*).

Omocznia u człowieka, nie wydobywa się poza ustrój zarodkowy, jako pęcherz obszerniejszy, a tylko wąski przewód wysuwa się poza pępek i wchodzi do tak zw. szypuły brzusznej (por. str. 368, Ryc. 419). Przewód ten można wykazać w sznurze pępkowym aż do drugiego miesiąca życia embrjonalnego, poczem ulega on zanikowi. Znaczenie przewodu omocznioowego polega na tem, że przeprowadza on do sznura pępkowego naczynia omocznii, a tętnice i żyła pępkowa bieżą później w obrębie sznura pępkowego do łożyska.

W embriologii szczegółowej będziemy słyseć, że omocznia stanowi główny materiał, służący do wytworzenia pęcherza moczowego.

### g. Kosmówka.

Ścianka zewnętrzna jaja płodowego jest zawiązkiem kosmówki zarodka (*chorion*), która jest błoną płodową, utrzymującą przez bezpośrednie zetknięcie związek z błoną śluzową matki. Kosmówkę człowieka z najwcześniejszych okresów życia zarodka ludzkiego stanowi błona (*membrana chorii*), pokryta wyrostkami drzewiastymi, które zowiemy kosmkami (*villi*). Twory te złożone są (Ryc. 418, 419) z listka mezodermalnego, pokrytego nabłonkiem ektodermalnym, który znamy jako trofoblast. W tkance łącznej kosmków widać naczynia krwionośne, pochodzące z sieci gałązek, które się rozrosły z naczyń krwionośnych, pochodzących z tętnic i żył pępkowych, doprowadzonych do kosmówki przez szypułę brzuszną, względnie tworzący się z niej sznur pępkowy.

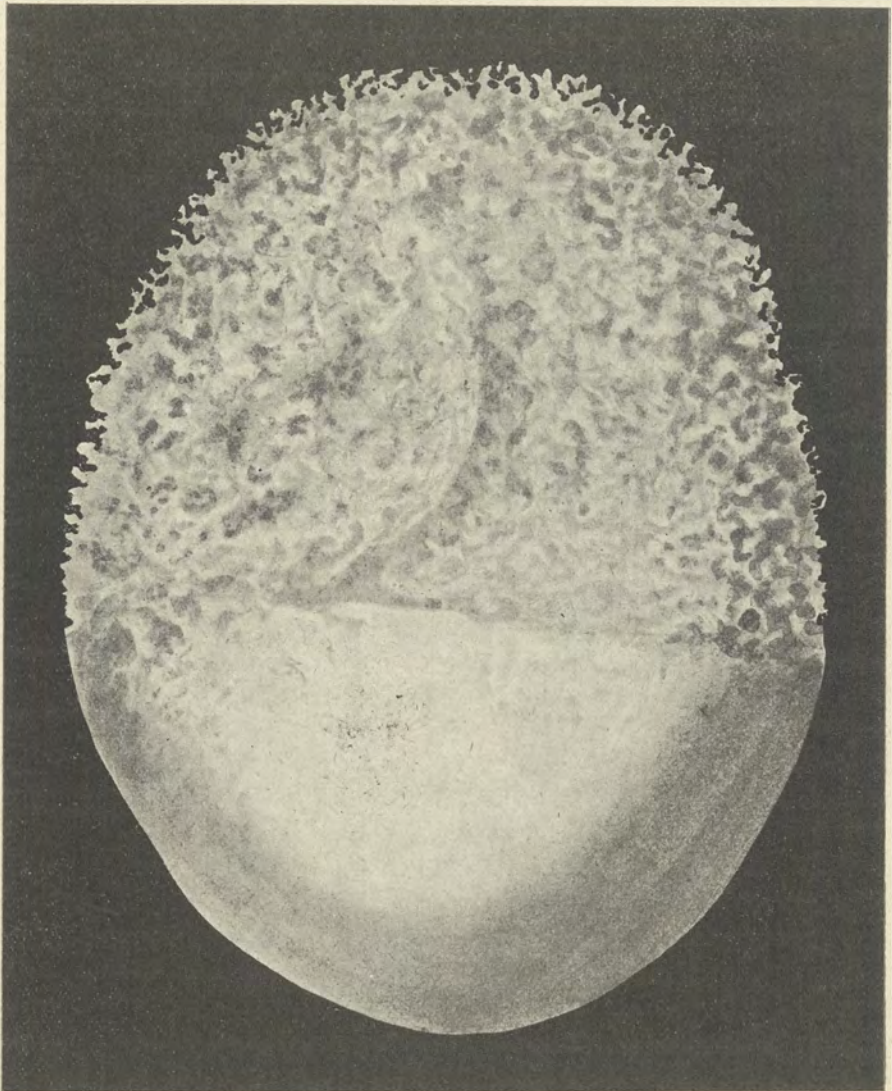


Ryc. 423. Jajo płodowe ludzkie z drugiego miesiąca. Kosmówka pokryta całą kosmkami. Według preparatu zakładu embr.-biol. Un.

Jag. (2 razy powiększone.)

W tym okresie, gdy część kosmówki staje się gładką, a druga część utrzymuje kosmki, rozróżnić możemy kosmówkę gładką (*chorion laeve*) od kosmówki kosmatej (*chorion frondosum*). Pierwsza ma kosmki szczątkowe, druga natomiast coraz bardziej się rozrastające, t. j. tworzące drzewiaste rozkrzewienia boczne, których budowę i zachowanie się względem błony śluzowej macicy opisujemy przy omawianiu łożyska ludzkiego.

Tak więc w budowie kosmówki wyróżnić się dadzą dwa zasadnicze składniki: błona kosmówki (*membrana chorii*) i kosmki (*villi*), które



Ryc. 424. Jajo płodowe ludzkie z początku 3-go miesiąca — jedna część pokryta przez chorion, gładka, druga przez kosmówkę kudłatą. Według preparatu zakł. biol-embr. Uniw. Jagiell.

na powierzchni, wchodzącej w skład łożyska, rozrastają się mocno, a wszędzie indziej stanowią twory szczytkowe.

## h. Tworzenie błon opadowych śluzówki macicznej u kobiety.

Jajo płodowe ludzkie, jak mówiliśmy w rozdziale o wszczepianiu jaja w macicy, dostaje się do mięszu błony śluzowej, wgrzyza się mocniej wgłąb, a gdy potem zacznie się rozrastać, rozpycha coraz bardziej błonę śluzową. Przypatrując się wtedy błonie śluzowej macicy, możemy wyraźnie stwierdzić wypuklenie tej błony w kierunku światła macicy (Ryc. 415). Dawniej przypuszczano (Reichert), że mamy do czynienia z pewnego rodzaju obejmowaniem jaja płodowego przez dwa fałdy błony śluzowej. Dziś wiemy, dzięki badaniom Petersa, że jajo płodowe nie obejmuje fałdy błony śluzowej tak, ażeby jej nabłonek stykał się z trofoblastem kosmówki, ale że to jajo dostało się pod powierzchnię błony śluzowej, która zostaje wypuklona ku światłu macicy (por. str. 360—362).

W czasie, gdy się to dzieje, cała błona śluzowa zmienia się zasadniczo, przechodzi przeobrażenia, przystosowujące ją do nawiązania związku z jajem płodowym. Tę zmienioną błonę śluzową nazywamy doczesną albo opadową (*decidua*), ponieważ w czasie porodu błona ta zostaje zrzucona, czyli opada, a potem dopiero w czasie porodu następuje jej regeneracja.

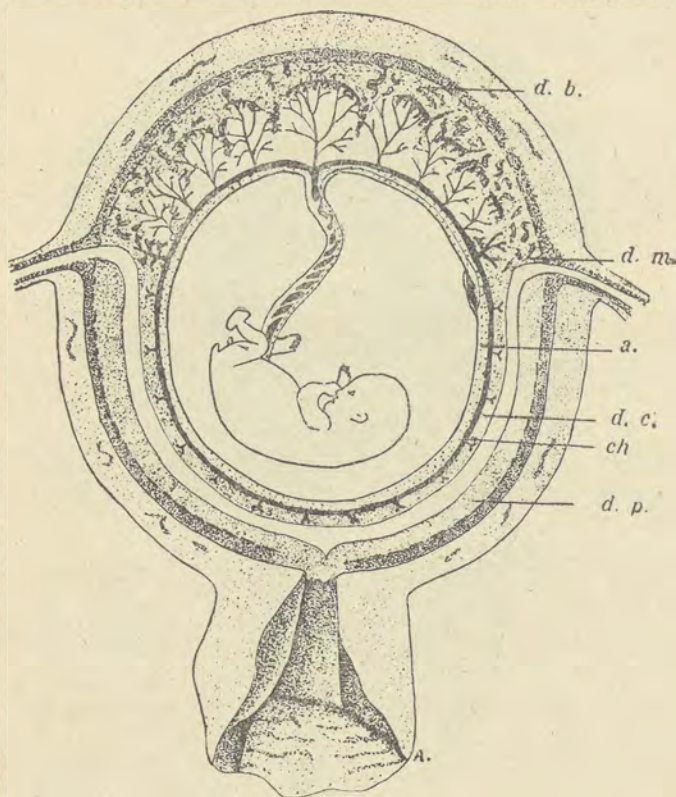
Według topograficznego ułożenia błony śluzowej macicy rozróżniamy kilka jej odcinków: 1) błonę śluzową macicy, otaczającą dookoła jajo płodowe, nazywamy doczesną pokrywową (*decidua capsularis*), dawniej zwano ją zwisającą (*decidua reflexa* — Ryc. 424 A d. c.), 2) błonę wyścielającą ścianę macicy, nosi nazwę doczesnej ościennej (*decidua parietalis*, dawniej *decidua vera* — Ryc. 424 A d. p.), 3) tę zaś część błony, która wszedłszy w związek z kosmówką, bierze udział w tworzeniu łożyska, nazywamy doczesną podstawową (*decidua basalis* — Ryc. 424 A d. b.), łączy się ona przez 4) doczesną brzeżną (*decidua marginalis*) z doczesną ościenną (Ryc. 424 A d. m.).

Przemiany błony śluzowej w doczesną odbywają się w sposób, przypominający nieco przemiany menstruacyjne. Nabłonek, leżący na powierzchni błony śluzowej, spłaszcza się, zatracając migawki, potem granice komórkowe tak, że w końcu drugiego miesiąca ciąży tworzy się z niego symplazma, a począwszy od trzeciego miesiąca, cały nabłonek ulega zwyrodnieniu.

Co do mięszu błony śluzowej, to charakterystyczną cechą jest tu przede wszystkim bardzo wybitny rozrost gruczołów błony śluzowej. Gruczoły te wrastają wgłąb rozpuszczalnej się coraz bardziej błony śluzowej, która przepojona przesączyną z krwi, staje się coraz grubsza. Gruczoły te rosną kręto, przybierając kształt korkociągo-



waty. W głębszych warstwach rozrastają się na boki, tworząc rodzaj nisz, układających się piętrowo nad sobą. Ten charakterystyczny układ światła gruczołów (Ryc. 425, 426) daje podstawę do wyróżnienia w błonie śluzowej macicy ciężarnej, już od drugiego tygodnia rozwoju w niej płodu dwóch warstw: powierzchniowej, zbitej (*stratum compactum*) i głębokiej gąbczastej (*stratum spongiosum*).

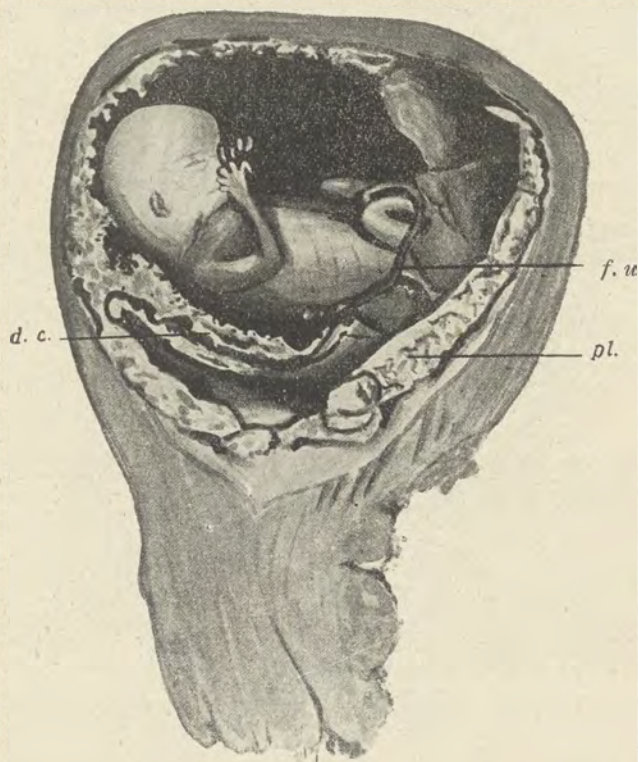


Ryc. 424 A. Przekrój schematyczny przez macicę z płodem z okresu 4 go miesiąca ciąży, *a* amnion, *ch* chorion, *d b* doczesna podstawowa (*decidua basalis*), *d c* doczesna pokrywowa (*decidua capsularis*), *d m* doczesna brzeżna (*decidua marginalis*), *d p* doczesna ościenna (*decidua parietalis*). Według *Bonneta*.

Drugą charakterystyczną cechą błony śluzowej w macicy ciężarnej jest rozszerzenie naczyń krwionośnych. Stają się one mocno nastrzykane, ale rozszerzenia wpadają w oko przedewszystkiem w naczyniach włosowatych.

Dalszą zmianą jest pojawienie się komórek doczesnych (*cellulae decidualae*). Komórki te są z pochodzenia swego komórkami tkanki łącznej,

wyglądem natomiast przypominają elementy nabłonkowe. Różnicowanie polega na tem, że komórki tkanki łącznej zatracają swe wypustki, rozrastają się, szeregują i tworzą duże pasma, leżące przedewszystkiem wśród zbitej warstwy błony śluzowej, a także układają się wśród warstwy gąbczastej. Komórki te występują w 2-ch typach, jako małe i duże. Widać w nich czasem po dwa jądra, a cechą charakterystyczną dla nich są amitotyczne podziały komórkowe. Wśród elementów tych widać bardzo rozpowsze-



Ryc. 424 B. Przekrój przez macicę ciążarną z 4-go miesiąca. *d. c.* doczesna pokrywowa, *f. u.* sznur pępkowy (*funiculus umbilicalis*), *pl.* łożysko. — Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

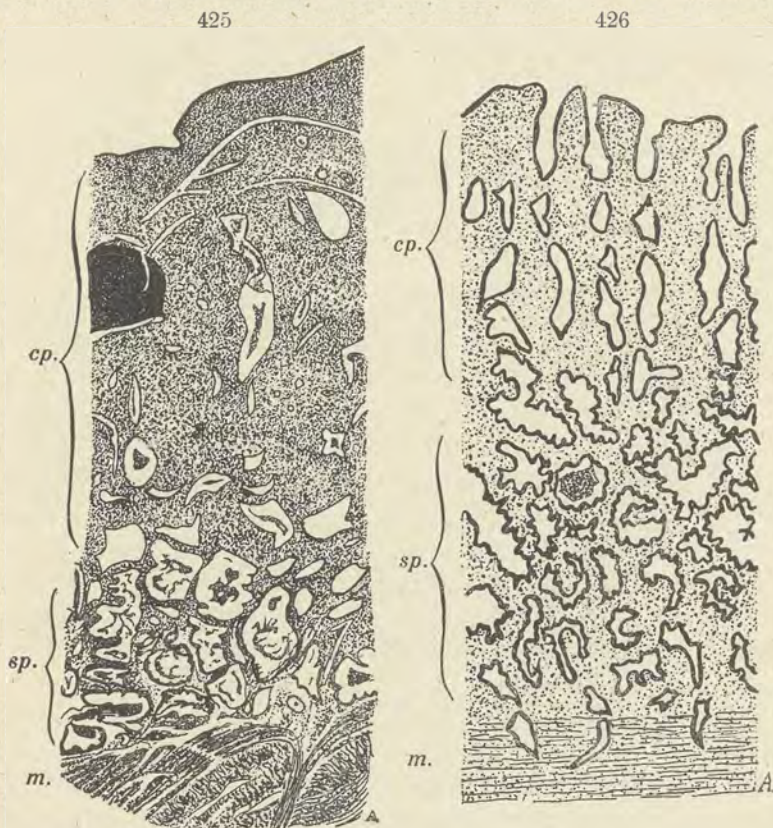
chnione objawy zwyrodnień, zwłaszcza zaś w drugiej połowie ciąży zwyrodnienia te są częstsze.

Embrjologowie uważają komórki doczesnej za magazyn dla glikogenu. Przypisywaną im rolę ochronną przed akcją trofoblastu uważamy za nieuzasadnioną.

Do składników błony doczesnej liczą też wędrowne komórki nabłonkowe. Pochodzą one ze ścianek przewodów gruczołowych zbitej

warstwy błony śluzowej. Komórki te, przenosząc się z miejsca na miejsce, zlewają się z sobą w wielojądrowe twory wśród rusztowania łącznotkankowego błony śluzowej.

Zachowanie się gruczołów błony śluzowej w jej głębokiej gąbczastej warstwie charakteryzuje kręty przebieg, brodawkowate wyrostki nabłonka, sterzące do światła gruczołu, walcowate komórki, wyścielające światło.



Ryc. 425, 426. Przekroje przez błonę opadową (*decidua*) w początkowych miesiącach ciąży. *cp* warstwa zbita (*stratum compactum*), *sp* warstwa gąbczasta (*stratum spongiosum*), *m* warstwa mięsna macicy. Według *Keibla* i *Bonneta*.

Samo światło, początkowo dość szerokie, wypełnia wydzielina gruczołowa. Z postępem ciąży wyciąga się błona śluzowa, a przez to zmienia się kształt światła gruczołowego, które staje się wąskie, szczelinowate. Potem i komórki, wyścielające światło gruczołów, stają się płaskie.

Podany tu opis doczesnej ościennej odnosi się z uwzględnieniem niewielkich modyfikacyj do doczesnej pokrywowej (*dec. capsularis*).

Tu jednak szybciej postępuje rozciągnięcie błony śluzowej, to też objawy jej zwyrodnień tem szybciej się ujawniają. Gdy więc jajo płodowe tak mocno się rozwinęło, że z końcem trzeciego miesiąca ciąży zaciska się całkowicie przestrzeń między doczesną pokrywą i ościenną (Ryc. 424 A.), a obie te błony zrastają się definitywnie ze sobą, wtedy błona pokrywowa jest dużo bardziej zwyrodniała, aniżeli ościenna.

W drugiej połowie ciąży ucisk, wywierany na błony śluzowe macicy przez coraz większą ilość wód płodowych, gromadzących się w owodni, powoduje spłaszczenie całej błony śluzowej i coraz dalej idące zwyrodnienia.

Pozostaje obecnie do opisania doczesna podstawowa (*decidua basalis*). Ta właśnie część błony śluzowej macicy bierze udział w wytworzeniu łożyska, to też przy opisie tego organu będziemy mieli sposobność dokładniej poznać także i doczesną podstawową.

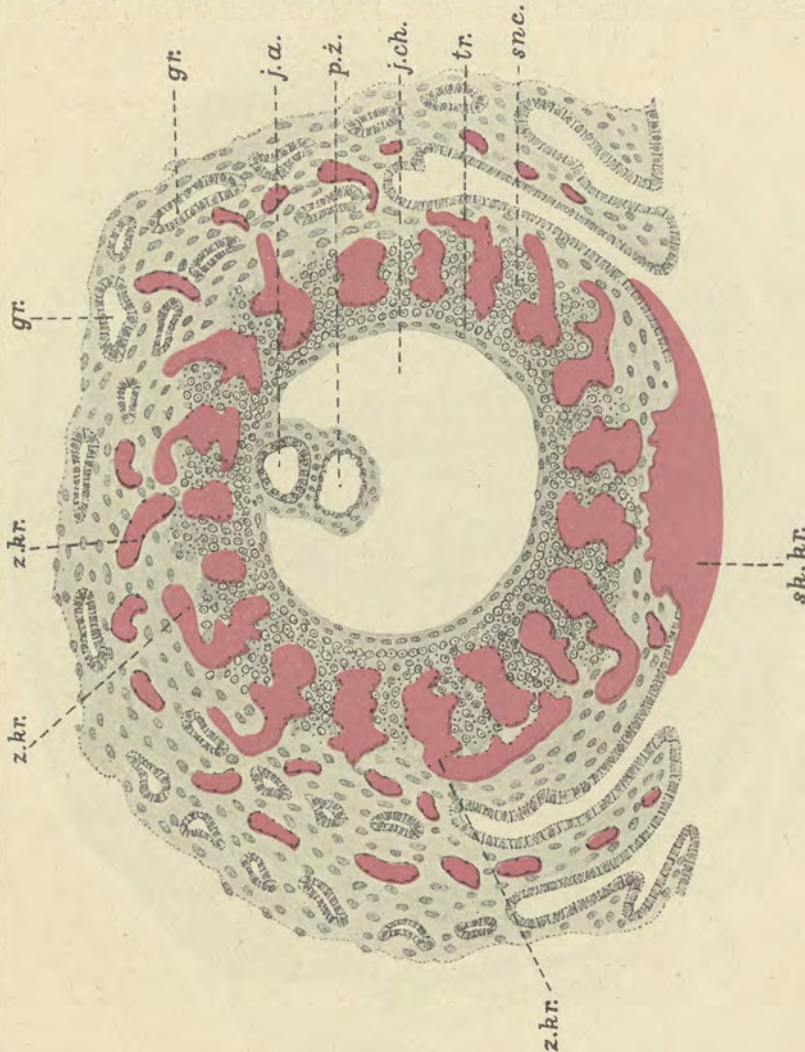
### i. Powstawanie i budowa łożyska ludzkiego.

Organem, który stanowi połączenie między matką a płodem, jest łożysko, w tworzeniu którego bierze udział błona śluzowa matki (*decidua basalis*) i część kosmówki (*chorion frondosum*). Zależnie od tego wyróżnia się w łożysku człowieka część matczyzna (*pars materna*) i część płodowa (*pars foetalis*). Tworzenie łożyska polega na coraz silniejszym utrwaleniu związku między obu temi częściami składowymi. Czynną rolę obejmuje tu tkanka płodu, a więc elementy kosmówki. Nabłonek, pokrywający kosmki, t. zw. trofoblast, wywołuje przy wrastaniu kosmków do błony śluzowej daleko idące zwyrodnienia w jej tkankach, ale przy tem wgłębianiu się kosmówki w błonę śluzową macicy wzmacnia się związek między obu temi składnikami, budującymi łożysko.

Słyszeliśmy, że rozrastające się kosmki chorionu mają własność niszczenia tkanki, do której wrosły, zachowując się wśród tkanki matczynej tak jak elementy nowotworowe. Otóż kosmki całego jaja płodowego niszczą tkankę błony śluzowej macicy, z którą się zetknęły. W ten sposób następuje zwyrodnienie tej tkanki, a masa, powstała z tego procesu zwyrodnienia (embrjotrof), zostaje zresorbowana przez kosmki, stajowi ona bowiem pierwotny karm dla zarodka. W ten sposób powstają pomiędzy kosmkami przestrzenie swobodne, t. zw. przestrzenie międzykosmkowe (*spatia intervillosa*). Kiedy następnie kosmki uszkodzą naczynia krwionośne matki, rozgałęziające się wśród błony śluzowej macicy, wtedy krew matki wylewa się do przestworów międzykosmkowych (Ryc. 427), oplukuje je, a kosmki mają sposobność czerpać z niej substancje odżywcze.

Wiemy o tem, że w styczności z doczesną pokrywą (*decidua capsularis*) kosmki giną, kosmówka przybiera wejrzenie gładkie (*chorion laeve*),

a wtedy zostaną zaciśnięte także przestwory międzykosmkowe. Natomiast utrzymują się one i rozprzestrzeniają mocno w obrębie doczesnej podstawowej, czyli w łożysku matczynym.

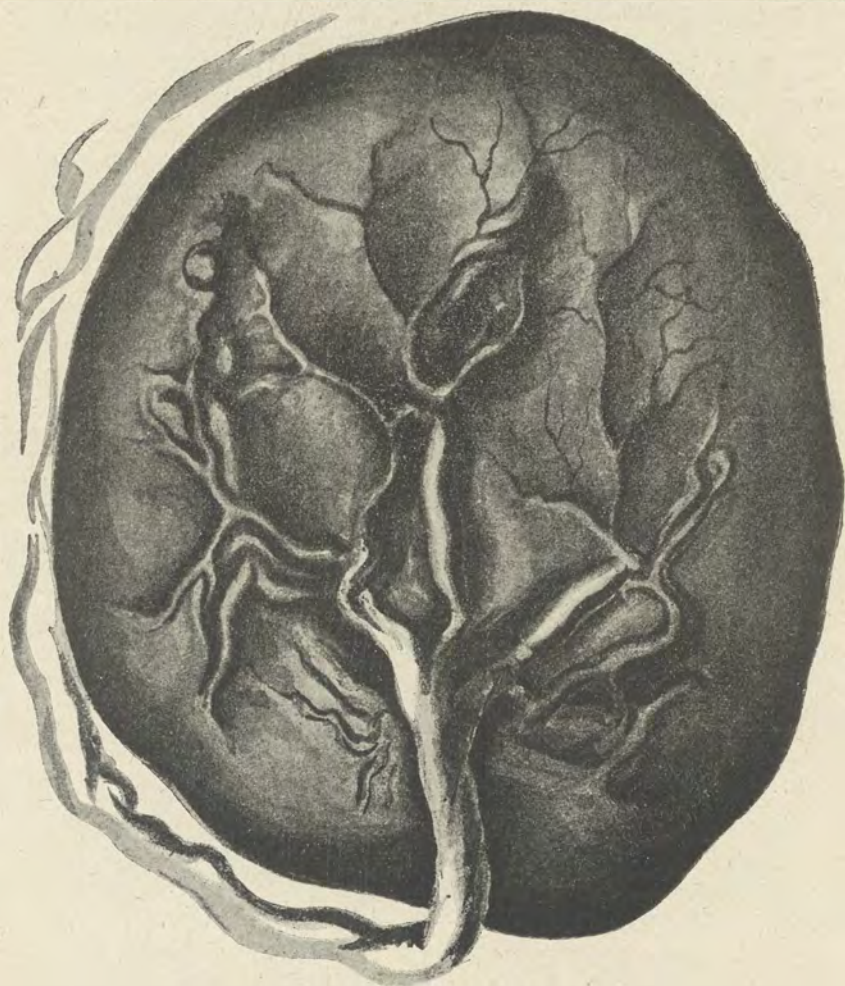


Ryc. 427. Jajo płodowe człowieka w hipotetycznym przedstawieniu w przekroju w błonie śluzowej macicy. *ja* jama amnionu, *p.ż.* pęcherzyk żółtkowy, *j.ch.* jama chorionu, czyli jama ciała pozaembrjonalna, *tr.* trofoblast komórkowy, *snc.* trofoblast syncytialny, *gr.* gruczoly błony śluzowej macicy, *z.kr.* zatoki w trofoblastcie płodu, wypełnione krwią matki, *sk.kr.* skrzep krwi w miejscu implantacji. Według *Marshalla* i *Bryce'a*.

Z tego szkicu tworzenia łożyska widać, że w łożysku ukształtowanym napotkamy kosmki płodu z ich naczyńmi krwionośnymi oraz składniki

różne błony śluzowej matki z gruczołami, przestworami międzykosmkowemi, które są wypełnione krwią matki.

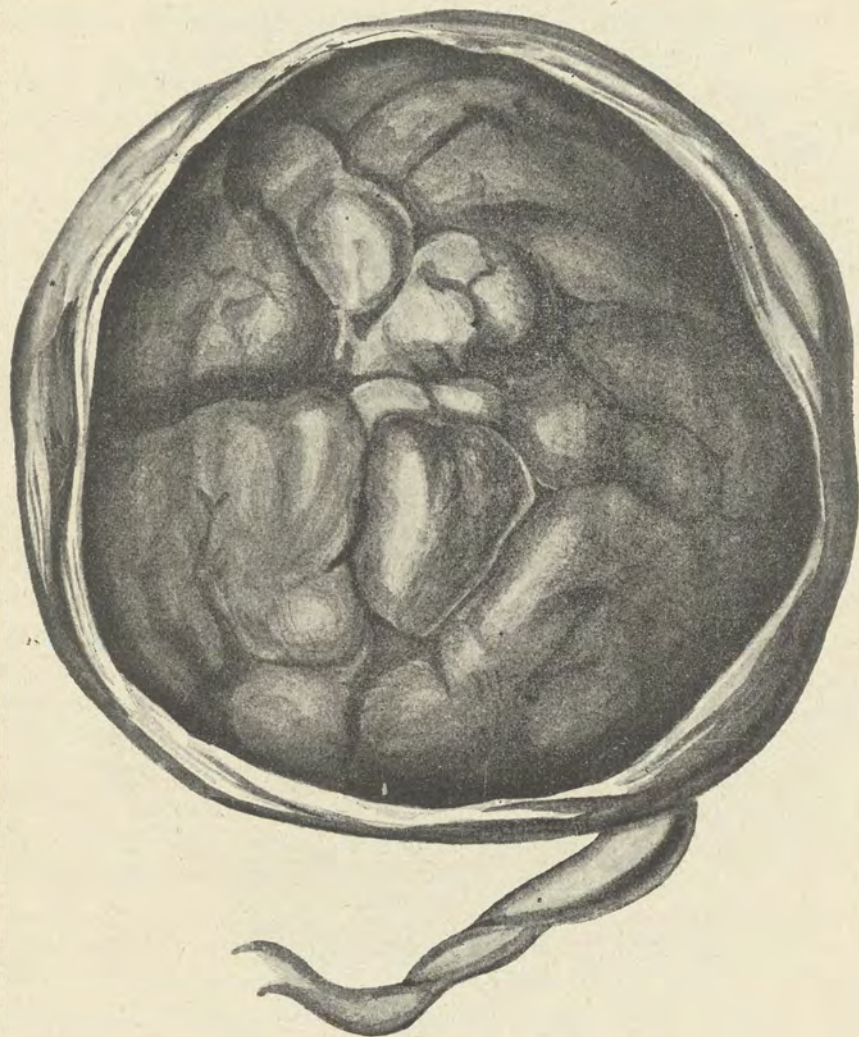
Dojrzałe łożysko człowieka (Ryc. 428, 429) ma kształt krążka o średnicy 15—20 cm, grubości 1·5—3 cm, przyczem krążek jest najgrubszy



Ryc. 428. Łożysko ze sznurem pępkowym, widziane od strony płodu. Rysunek z natury.

w środku, natomiast znacznie cieńszy ku brzegowi. Waga łożyska wynosi około 500 gr. Powierzchnia łożyska, zwrócona do jaja płodowego (Ryc. 428) jest gładka i lśniąca; przez błonę, pokrywającą powierzchnię, przeświecają grube pnie naczyń krwionośnych, rozgałęziających się w łożysku. Są to naczynia krwionośne płodu, które doprowadza do łożyska sznur

pepkowy. Prócz wyraźnie widocznych naczyń krwionośnych płodu da się od-  
szukać w największej liczbie przypadków pečherzyk żółtkowy, leżący przy  
brzegu łożyska z przewodem, zdążającym ku sznurowi pepkowemu. Powierz-



Ryc. 429. Łożysko ludzkie ze sznurem pepkowym, widziane od strony, po której jest ono przymocowane do macicy. Rysunek z natury.

chnia łożyska, zwrócona do ściany macicy (Ryc. 429), jest zrazikowata, poprze-  
rywana zagłębieniami w postaci brózd, które oddzielają poszczególne płyty ło-  
żyska jedne od drugich. Ta powierzchnia o jasno-czerwonej barwie, jest gąbcza-  
sta, przepojona krwią. Na powierzchni widać znaczną ilość skrzepów krwi.

Przekrój przez łożysko wykazuje konzystencję ciastowatą całego jego mięszu, a na brzegu widać dużą zatokę żylną jest to t. zw. zatoka brzeżna (*sinus marginalis*).

Na samym brzegu łożysko przechodzi w błonę, zwieszającą się z niego, złożoną ze zrosniętych błon płodowych z błonami śluzowymi opadowymi.

W skład tej grubej osłony, która stanowiła ścianę jaja płodowego, wchodzi następujące zrosnięte ze sobą błony: Idąc od strony wewnętrznej (Ryc. 424 A), napotyka się najpierw owodnię (Ryc. 424 A a), potem kosmówkę (*chorion laeve* — Ryc. 424 A ch), następnie błonę opadową pokrywową (*decidua capsularis* — Ryc. 424 A d c) i opadową ościenną (*decidua parietalis*), która od trzeciego miesiąca życia płodowego zrasta się z błoną opadową pokrywową. Wszystkie te błony, w których jednak dość wyraźnie dopatrzeć się można śladów zwyrodnienia, zrosnięte są w drugiej połowie ciąży w jedną błonę dość znacznej grubości.

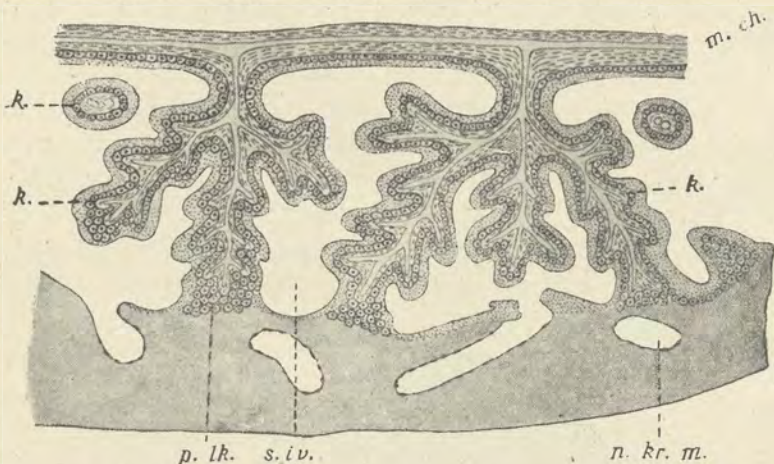
Chcąc omówić wyniki badań mikroskopowych nad łożyskiem, opiszemy obie części, a więc część płodową i część maczyną. Zaczynamy od opisu części płodowej, t. j. przystosowanej do udziału w łożysku kosmówki. Podstawę tej części łożyska stanowi błona kosmówki (*membrana chorii*), od której odchodzą kosmki. W obu tych składnikach wyróżnić możemy dwie kategorie tkanek: zrąb (*stroma*) z tkanki łącznej i pokrycie nabłonkowe. Zrąb jest, zarówno wśród błony jak w kosmkach kosmówki, złożony z tkanki łącznej mezodermalnej, która zwłaszcza w błonie ma wyraźny włóknisty wygląd. W zrębie kosmków widać przebiegające naczynia krwionośne, a wykazywano też i limfatyczne. Naczynia krwionośne są gałązkami tętnic pępkowych i w każdym kosmku dadzą się wykazać dwie tętniczki i dwie żyły, które łączą się z delikatną siecią włosowatą, rozpostartą pod powierzchnią zrębu kosmkowego.

Nabłonek, pokrywający zrąb błony i kosmków kosmówki, składa się z dwóch warstw: bezpośrednio na powierzchni zrębu leży wysoki walcowaty nabłonek Langhansa (Ryc. 430, 431). Na tym nabłonku, o wyodrębnionych terytorjach komórkowych leży warstwa t. zw. syncytjum, w którym nie można wykazać granic komórkowych, natomiast widać, że tu w jednociągłej masie protoplazmatycznej porozrzucone są jądra. To syncytjum wtłacza się nieraz pomiędzy poszczególne elementy nabłonka Langhansa tak, że komórki leżą w niem jak wmurowane.

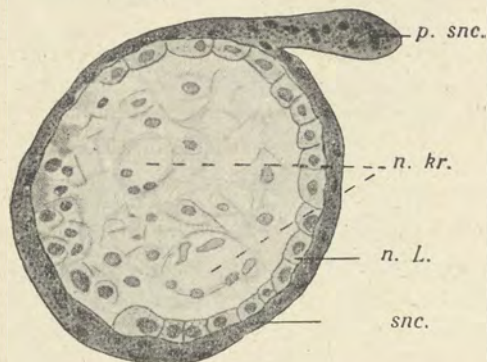
W obrębie syncytjum spotyka się ziarna tłuszczu (Ryc. 432) i różne cząstki plazmatyczne obcej tkanki, jako wyraz resorpcji, dokonywanej przez syncytjum, zwłaszcza odnośnie do tkanek maczynych. Syncytjum tworzy w niektórych miejscach pączki: są to zgrubienia, wywyższenia na powierzchni kosmków (Ryc. 431 p sm), co dało podstawę do przypuszczenia, że syncytjum ma własności ruchu amebowatego u człowieka.



Geneza syncytjum wiąże się w myśl dzisiejszych zapatrywań z nabłonkiem, utworzonym przez płód. Dawniejsze zapatrywania, wywodzące syncytjum z błony śluzowej matki, nie wytrzymują krytyki.



Ryc. 430. Schemat budowy rozwijającego się łożyska płodowego (*placenta foetalis*) t. zn. chorionu zarodka ludzkiego. *m ch* błona chorionu, w której widać, idąc od górnej strony rysunku: 1) zrąb z tkanki łącznej, 2) nabłonek Langhansa, 3) syncytjum nabłonkowe trofoblastu, *k* kosmki, w nich te same trzy warstwy, a w środku kosmka naczynia krwionośne, *p lk* przyczepy kosmków do łożyska matki, *n kr m* naczynia krwionośne matki, *s iv* przestrzeń międzykosmkowa. Wedł. T. Bryce'a i Marshalla.



Ryc. 431. Przekrój poprzeczny przez kosmek łożyska ludzkiego: *n kr* naczynia krwionośne kosmków, *n L* nabłonek Langhansa, *snc* syncytium, *p snc* pęczek syncytialny. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Ale te dwie warstwy, t. j. nabłonek Langhansa i syncytjum dają się wyraźnie wyróżnić tylko w zupełnie młodych łożyskach; już koło

czwartego miesiąca ciąży jest zrąb kosmków pokryty wprost przez syncytjum, natomiast nabłonek Langhansa rozciąga się i splaszczcza, zwłaszcza gdy przy wzroście kosmków ta sama ilość komórek (mitozy tam nie są spotykane) musi pokryć dłuższą powierzchnię. Prócz tego zużywa się część tego nabłonka na utworzenie syncytjum.

W późniejszych okresach ciąży widać pewne odcinki zrębu kosmków, czy błony kosmówkowej, niepokryte przez syncytjum. Wtedy to w tych właśnie miejscach, gdzie brak syncytjum, pojawia się włóknik. Pochodzenie tych warstw włóknikowych jest bardziej sporne niż syncytjum. Ze względu na własności niszczyielskie kosmków trofoblastu, embriologowie przypuszczają, że włóknik, znajdujący się tu, jest produktem zwyrodnienia błony śluzowej macicy pod wpływem działania kosmków.



Ryc. 432. Przekrój przez kosmek ludzkiego łożyska z ziarnkami tłuszczu w syncytjum, między komórkami nabłonka i w zrębie, głównie w jego naczyniach krwionośnych. — Według Hofbauera i Marshalla.

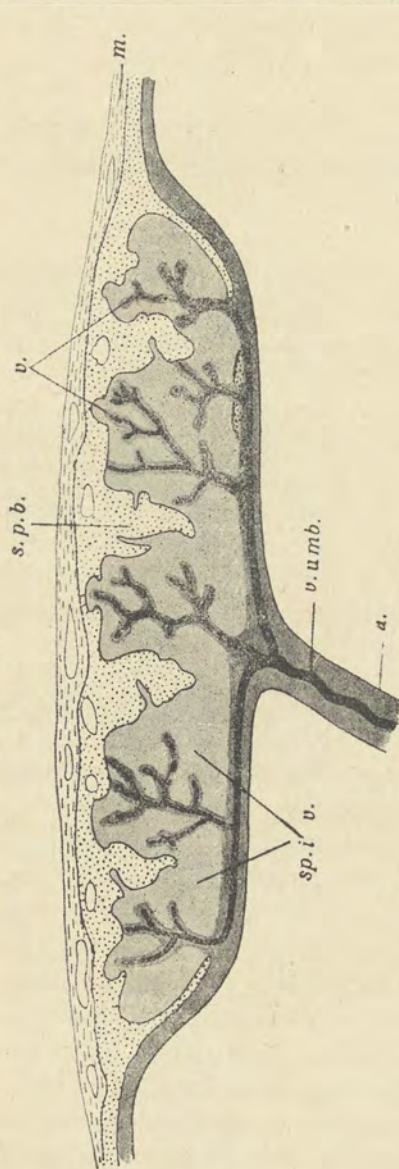
Stanowiłby on wtedy odgraniczenie niezwyrodniałej części matczynej łożyska od przestrzeni międzykomórkowych. Jednakże badania np. Grossera zdają się wskazywać także na udział tkanek płodowych w produkcji włóknika. Według tego autora mamy tu do czynienia z procesem, który jest czemś pośrednim między zjawiskiem zwyrodnienia, a tworzeniem istoty międzykomórkowej w tkance łącznej. Taka istota międzykomórkowa powstaje częścią jako produkt wydzielniczy komórek, częścią jako przekształcenie powierzchniowych warstw komórkowych w substancję międzykomórkową. Oprócz tego powstawać może włóknik (t. zw. włóknik skanalizowany) przez krzepnięcie krwi matki.

Z tego zatem, cośmy powiedzieli, wypada, że tworzenie włóknika odbywałoby się: 1) przez kosmki płodowe, mianowicie przez nabłonek

Langhansa, 2) wskutek zwyrodnienia sąsiadujących z kosmkami części błony śluzowej macicy, 3) przez krzepnięcie krwi matki.

Kosmki, wznoszące się z błony kosmówkowej, otoczone są, jak mówiliśmy (str. 380), przez przestrzenie międzykosmkowe, wypełnione krwią matki. Przestrzenie te ogranicza łożysko maciczne (*placenta materna*). Tą częścią, która bezpośrednio zamyka system przestworów międzykosmkowych, jest warstwa zbita (*stratum compactum*) łożyska macicznego, która stanowi jakby płytę, a od niej wrastają w kierunku części płodowej łożyska przegrody łożyskowe (*septa placentae* — Ryc. 433) między poszczególne grupy kosmków. Są to listwowe twory, wyrastające z płyty łożyska macicznego. Należy je uważać jako składniki łożyska macicznego, z którymi mogą się zrastać dłuższe, t. zw. korzeniowe kosmki płodu. To też badając przekrój takiej listwowatej przegrody, możemy stwierdzić, że mieszczą się tam komórki pochodzące z tkanki łącznej błony śluzowej, dalej pozostały z kosmków płodu trofoblast, a tu i owdzie widać kosmek, skierowany z brzegiem tej listwy i choćby częściowo z nią złączony (Ryc. 434). Złogi fibrinoidu są stałym składnikiem zarówno płyty, jak też przegród łożyskowych.

W obrębie przegród przechodzą też naczynia krwionośne matki, które się otwierają na wierzchołkach lub brzegach przegród łożyskowych. Przystwory międzykosmkowe [są więc poroździelane przez te przegrody



Ryc. 433. Schemat wzajemnego stosunku łożyska płodu do łożyska matki, m. — część mięsna macicy, s. p. b. — przegrody łożyska (*septa placentae*), s. p. i. v. — przestrzenie międzykosmkowe, v. umb. — naczynia pępkowe (*vasa umbilicalia*), a. — pochwewka amnionu na sznurze pępkowym. — Według Koeliker'a Schützego.

łożyskowe na niezupełnie oddzielne komory, w których krew matki opływa zanurzone w niej grupy kosmków płodowych (Ryc. 433).

Bezpośrednią łączność między przegrodami łożyskowymi a kosmkami powoduje przejście naczyń krwionośnych płodu z kosmówki na teren błony śluzowej matki. Są to naczynia, zwane *vasa choriondecidualia*, które, przechodząc z kosmówki na błonę śluzową matki, mogą unaczyniać jakiś jej odcinek (W. Wołska).

Z przestworów międzykosmkowych odchodzą żyły, które stąd biegną do macicy i łączą swój odpływ z dużym naczyniem żylnym, idącym określennie po brzegu łożyska, jako zatoka brzeżna (*sinus marginalis*).

Poza zbitą warstwą łożyska macicznego już na pograniczu z warstwą mięśni macicy leży warstwa gąbczasta (*stratum spongiosum*). W warstwie tej leżały duże krypty poroszerzanych gruczołów błony śluzowej. Światło tych gruczołów przybrało potem postać szczelinowatą, a później zostało prawie zupełnie zaciśnięte. W najgłębszych warstwach tych mianowicie gruczołów, które się stykają z warstwą mięsną, utrzymuje się nabłonek i stanowi z czasem w okresie połogowym materiał do rozpoczęcia pracy nad utworzeniem i zreorganizowaniem błony śluzowej w macicy.

W łożysku olbrzymią rolę odgrywają naczynia krwionośne, przez które przepływa krew, krążąca w łożysku i to zarówno krew płodu, jak krew matki. Musimy teraz zapoznać się z budową dwóch tych układów krwionośnych.

### k. Krążenie krwi w łożysku kobiety.

Z opisu budowy łożyska ludzkiego wynika jasno, że krążenia krwi matki i płodu, które pod względem fizjologicznym stanowią jednolitą całość, są pod względem morfologicznym zupełnie od siebie rozdzielone. Schemat podany na ryciuię 433 ilustruje te stosunki.

Krążenie łożyska płodu polega na tem, że serce zarodka wypycha krew do tętnicy głównej, stąd do tętnic obwodowych. Prócz naczyń śródembrjonalnych obwodowych odchodzą od tętnicy głównej dwie tętnice pępkowe (*arteriae umbilicales*), które biegną w kierunku pępka, potem wchodzą do sznura pępkowego (*funiculus umbilicalis*) i tą drogą dochodzą do łożyska. Naczynia te, jak wiemy z opisu budowy łożyska, rozgałęziają się najpierw na powierzchni łożyska, potem wchodzą wgłąb jego, a gałązki ich wnikają do kosmków i przechodzą w nich w krążenie włosowate. W tych naczyniach włosowatych kosmków krew oddaje w łożysku bezwodnik kwasu węglowego, natomiast chłonie tlen oraz te substancje, które z krwi matki przechodzą drogą dyfuzji do krwi płodu. Naczyniaka włoskowate płodu przechodzą w drobne żyły, które się łączą

w coraz większe żyły. Do sznura pępkowego wchodzi początkowo dwie, a potem w późniejszym rozwoju już tylko jedna żyła, która biegnie napowrót do płodu, prowadząc krew nasyconą tlenem, a pozbawioną już bezwodnika kwasu węglowego. Odnośnie więc do stosunków naczyniowych płodu widzimy to samo, co w układzie krwionośnym wogóle w obrębie organów oddechowych, t. zn., że naczynie o charakterze tętniczym doprowadza krew do systemu oddechowego (w tym przypadku jest nim łożysko), a natomiast naczynie krwionośne, odprowadzające krew od organu oddechowego do serca, ma charakter naczynia żylnego. Krew wraca do zarodka przez żyłę pępkową (*vena umbilicalis*). W ten sposób system krwionośny płodu w łożysku jest zupełnie zamknięty w sobie; koryta systemu krwionośnego płodu nie przechodzą nigdzie w naczynia matki, które znów stanowią w sobie zamkniętą całość.

Krążenie krwi matki w łożysku ma ściśle wyznaczone koryto. Tętnica maciczna (*art. uterina*) doprowadza gałązkami swemi krew do błony śluzowej macicy. Naczynia krwionośne błony śluzowej są w okresie ciąży, jak wiemy, mocno rozszerzone, a już najbardziej widać to w naczyniach tej części błony śluzowej, która bierze udział w tworzeniu łożyska, jako łożysko maciczne (*placenta materna*).

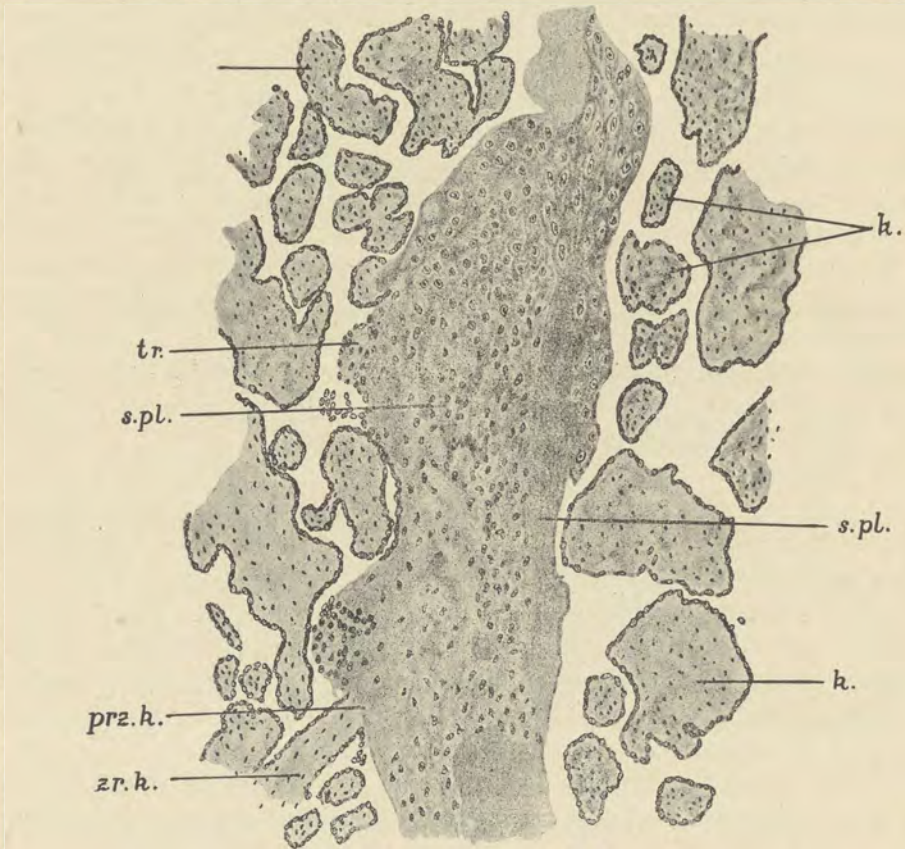
W obrębie tej właśnie części łożyska tworzą naczynia krwionośne matki wielkie zatoki (Ryc. 433). Są to t. zw. przestrzenie międzykosmkowe (*spatia intervillosa*), które wypełnia krew matki. Te duże przestrzenie czyli zatoki mają komunikację ze światłem tętnic i żył macicznych.

Zatoki te nie stanowią jednolitej przestrzeni, ale pewien układ zatok, porozdzielanych (Ryc. 433) niezupełnie przegrodami łożyskowymi (*septa placentae*). Ponieważ wysokość tych przegród nie odpowiada głębokości zatok, więc mamy tu do czynienia z częściowym rozdziałem zatok. Krew, wypełniająca zatoki, przesuwac się może ponad przegrodami z jednej zatoki do drugiej.

W przegrodach tych zatok biegną naczynia tętnicze matki (Ryc. 433), które się otwierają albo na szczycie, albo na brzegach przegrody. Na dnie zatok widać ujścia, prowadzące do żył. Otwory te są węższe, aniżeli ujścia tętnic i to jest podstawą pewnej stagnacji w krążeniu krwi w łożysku. Krew wypełnia zatoki, a gdy się w nich nagromadzi, odpływa częścią przez układ drobnych żył, otwierających się na dnie zatok, częścią przez duże naczynia żyłne brzeżne (*sinus marginalis*), uchodzące do żyły macicznej.

Charakter naczyniowy tych zatok krwionośnych w łożysku macicznym jest niedość ściśle dotychczas określony. Zatoki żyłne uważać można albo za zmodyfikowane i rozszerzone naczynia włosowate, albo też są to szczeliny między częścią łożyska matki i zarodka. W pierwszym przypadku przypuszczaby należało, że zatoki łożyskowe powstawały wskutek coraz mocniej-

szego rozszerzania się naczyń włosowatych, co doprowadziło je do przemiany w wielkie zatoki, łączące tętnice z żyłami macicznymi. Na poparcie tej hipotezy przytaczano, że, jeśli zatoki te nie były zmienionymi naczyniami włosowatymi, to między systemem tętniczym a żylnym musiałyby gdzieś odnaleźć naczynia krwionośne włosowate, tymczasem takich



Ryc. 434. Fragment łożyska ludzkiego z pierwszej połowy ciąży. *k* cosmki, *prz k* przyścpek kosmka, *s pl* przegroda łożyska (*septum placentae*). *tr* trofoblast, *zr k* zrąb kosmka. zrastającego się z przegrodą łożyska. Według preparatu zakł. biol.-embr. Uniw. Jag.

naczyń niema. Nasuwa się więc przypuszczenie, że tych właśnie naczyń włosowatych szukać należy w samych zatokach żylnych, które były olbrzymio rozszerzonymi kapilarami. Byłaby to analogja do zatok, spotykanych w ciałach jamistych organów rozrodczych. Gdyby jednak tak istotnie było, to należałoby spodziewać się, że zatoki te wyściela nabłonek płaski tak, jak śródbłonek naczyń włosowatych. Takiego jednak śród-

blonka nie dało się odszukać na ścianie wewnętrznej zatok żylnych. Poza tem okresów przejściowych tego rozszerzenia się naczyń włosowatych aż do stadjów zatok o dużej pojemności dotąd nie udało się wykazać.

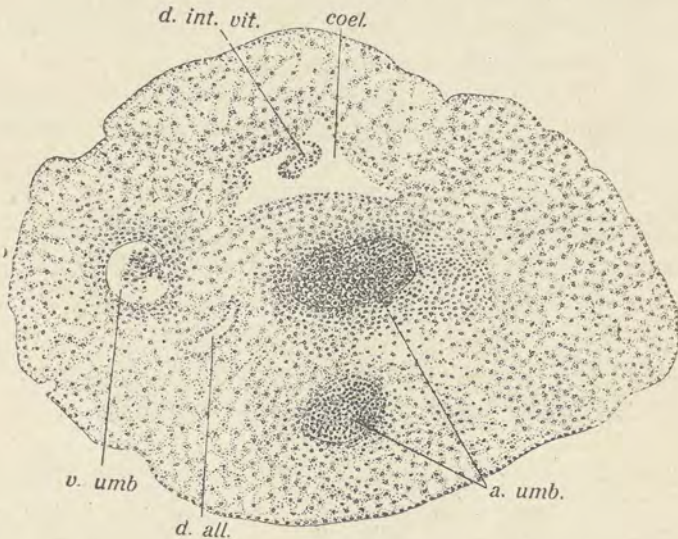
To też prawdopodobniej brzmi druga hipoteza, że zatoki w łożysku matczynem powstały jako szczeliny między łożyskiem matki i zarodka. Początek tych zatok sięga wczesnych okresów rozwoju, gdy pod działaniem trofoblastu tworzą się między kosmkami przestrzenie, które krew wypełnia (Ryc. 430 s. *iv*). Pierwotne umiejscowienie tych przestrzeni omówiliśmy na str. 380. Potem zyskują one komunikację ze szczelinami, tworzącymi się w błonie opadowej, w której dokonywują się rozszczepienia błony i w te właśnie szczeliny wlewa się później krew matki, która już poprzednio wypełniała przestrzenie między kosmkami (Ryc. 434). To zapatrywanie, łączące poglądy Petersa o powstawaniu zatok krwionośnych z poglądami Hofmeiera na późniejsze stadja budowy tych zatok, zyskują na poparciu w miarę postępu badań embriologicznych. Szczeliny te, utworzone wśród błony opadowej, mają pozostawać w związku z przestrzeniami rozszerzonych gruczolów wśród błony śluzowej.

Znaczenie biologiczne krążenia łożyskowego jest bardzo doniosłe. Łożysko jest organem, mającym dla zarodka znaczenie odżywcze i oddechow. Kosmki, nurzające się w krwi matki, doprowadzają do łożyska krew płodu. Przez ścianę kosmka odbywa się dyfuzja. Z krwi zarodka przechodzi do krwi matki kwas węglowy, natomiast tlen i substancje odżywcze zarodka wchodzi z krwi matki do krwi płodu. Cała ta wymiana jednak odbywa się nie bezpośrednio, ale drogą dyfuzji przez ściankę kosmka.

## I. Sznur pępkowy (*Funiculus umbilicalis*).

Powstawanie sznura pępkowego omówiliśmy już w poprzednich rozdziałach (por. str. 367). Wiemy stąd, że sznur pępkowy zawdzięcza swe powstanie pasmu, łączącemu kosmówkę z owodnią (Ryc. 419, 420, 421), które się utrzymuje w tylnym odcinku zarodka. W to pasmo wrasta końcowa część omoczni (Ryc. 419 *al.*), jednakże nie jako worek omoczni, ale tylko jako cienki przewód, wiodący naczynie krwionośne pępkowe (*art. et venae umbilicales*). Przyczep tego pasma do zarodka przesuwają się ku stronie środkowej brzucha i miejsce to oznaczamy jako pępek. Równocześnie przy zwiększeniu ilości wód owodni, gdy po przedniej i tylnej stronie zarodka odbywa się wypuklenie pęcherza tejże, przesuwają się ku środkowi także obwodowy odcinek sznura pępkowego. Żeby to zrozumieć, spojrzmy jeszcze raz na rycinę 421. Widzimy tam poza jamą owodni z tyłu zarodka szypułę brzuszną. Pomyślny, że jama owodni rozszerza się bardzo mocno do przodu i tyłu zarodka tak,

że go niejako coraz bardziej obejmuje. Zrozumiemy, że rozszerzając się ku tyłowi, popycha przed siebie szypulkę brzuszną, aż ją przesunie w sąsiedztwo pečherzyka żółtkowego. Ponieważ w tym samym czasie wzrasta w długość przewód, łączący pečherzyk żółtkowy z jelitem i przez to przyjmuje wygląd długiej szypuły, a pečherzyk żółtkowy odsuwa się w ten sposób silnie od zarodka, przeto wtedy przewód ten dochodzi w bezpośrednie sąsiedztwo sznura pępkowego. Oba twory obejmuje pochewka, złożona ze ścian owodni, a gdy w tej przestrzeni rozrośnie się tkanka mezenchymatyczna, tworząc t. zw. galaretę Wharthona, to wtedy zostaną w nią ujęte wszystkie biegnące tu pasma: naczynia krwionośne pępkowe, wprowadzone po przewodzie omoczniovym (*urachus*), przewód jelitowo-żółtkowy razem z naczyniami po nim biegnącymi (*art. et venae omphalomesentericae*) i tam wreszcie widać w początkowych miesiącach życia śródmacicznego szczelinę, stanowiącą przedłużenie jamy ciała (*coeloma*).



Ryc. 435. Przekrój poprzeczny przez sznur pępkowy człowieka (pierwsza połowa ciąży). *d int vit* przewód jelitowo-żółtkowy z naczyniami pępkowo-krezkowymi, *coel* przedłużenie jamy ciała, *a umb* tętnice pępkowe (*art. umbilicales*), *v umb* żyły pępkowe (*venae umbilicales*), *d all* przewód omoczniovym (*ductus allantoideus vel urachus*). Według preparatu zakładu biol.-embr. Uniw. Jagiell.

Przewód omoczniovym (*ductus allantoideus sive urachus*) zanika już w 3-cim miesiącu życia śródmacicznego. Zaciśnięcie szczeliny jamy ciała dokonywa się nieco później. W trzecim miesiącu życia śródmacicznego w skład sznura pępkowego (Ryc. 435) wchodzi następujące składniki: 1) dwie tętnice pępkowe (*art. umbilicales*), 2) jedna żyła pępkowa (*vena*

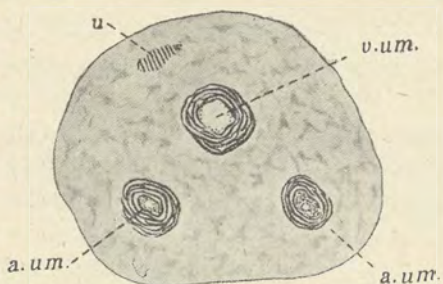


*umbilicalis*) o cieńszych niż u tętnic ściankach, ułożona między obu tętnicami, 3) szczelina jamy ciała, a w niej: 4) przewód jelitowo-żółtkowy (pepkowo-jelitowy — *ductus intestino-vitellinus sive ductus omphalo-entericus*), wraz z towarzyszącymi mu 5) naczyniami pepkowo-krezwkowymi (*vasa omphalo-mesenterica*), 6) przewód, stanowiący przedłużenie omoczni, czyli przewód omoczniowy (*ductus allantoideus vel urachus*).

W okresie przedporodowym obraz przekroju sznura pepkowego zmienia się: zanika mianowicie szczelina jamy

ciała, a nadto stwierdzić można, że ściany naczyń krwio-

nośnych pepkowych bardzo znacznie grubieją (Ryc. 436). — Długość sznura pepkowego wzra-



Ryc. 436. Przekrój poprzeczny przez sznur pepkowy zarodka ludzkiego. *a. umb.* tętnice pepkowe (*art. umbilicales*), *u.* urachus, *v. umb.* żyły pepkowe (*venae umbilicales*), dookoła galareta Warthona. Według *Minota*.



Ryc. 437. Sznur pepkowy z węzłami wrzekowymi.



Ryc. 438. Imitacja węzła prawdziwego na sznurze pepkowym.

sta w czasie ciąży tak, że dochodzi do 50 cm długości. Patrząc na jego przebieg, mamy wrażenie, że jest on skręcony i to w kierunku obrotu wskazówek zegara. Późostaje to w związku z rozrostem naczyń krwionośnych, przewyższającym długość samego pasma, które im nie może nadażyć. Niejednokrotnie nierównomierny rozrost naczyń krwionośnych, zawartych w sznurze pepkowym i samego pasma, które stanowi ujęcie tych naczyń, ma jeszcze inny wpływ

na ukształtowanie stosunków wewnętrznych w sznurze pepkowym: wytwarzają się mianowicie boczne spłoty naczyń krwionośnych (Ryc. 437),

które, otoczone grubym pokładem galarety Warthona, stanowią t. zw. wrzekome węzły, leżące wzdłuż przebiegu sznura. Węzły te odróżniamy od węzłów prawdziwych, które powstawać mogą przez zapętlenie sznura pępkowego. Zwłaszcza, gdy ilość wód płodowych w owodni jest znaczna, a płód, pływając w tej dużej przestrzeni, przesunie się przez pętlę sznura pępkowego, wtedy powstaje po zaciśnięciu tego zapętlenia prawdziwy węzeł (Ryc. 438) sznura pępkowego, przy którym możliwe jest zaciśnięcie tak mocne, że naczynia krwionośne stają się niedrożne, krew przestaje płynąć korytem naczyń sznura pępkowego, co pociągnąć musi zaduszenie zarodka.

Miejscem przyczepu sznura pępkowego do łożyska może być albo środkowa część łożyska (*insertio centralis*), albo sznur może się umocowywać poza środkiem (*insertio excentrica*) lub na brzegu łożyska (*insertio marginalis*), albo wreszcie poza łożyskiem (*insertio velamentosa*), wtedy przyczep następuje do owodni, a naczynia krwionośne, biegnąc po tej błonie, dochodzą do łożyska. Najczęstszy (54% przypadków) jest przyczep do łożyska, ale poza jego środkiem (*insertio excentrica*).

## 9. Bliźnięta.

U wielu zwierząt z reguły przy jednym porodzie rodzi się naraz większa ilość płodów; u człowieka porody bliźniacze występują mniej często, w każdym razie jednak mniej więcej jeden na 80 porodów jest porodem bliźniaczym. Według Hellina poród trojaczy ma miejsce raz na 80<sup>2</sup> porodów, t. j. raz na 6400, czworaczy raz na 80<sup>3</sup>, czyli raz na 512.000 porodów.

Pierwsze pytanie, które interesuje embrjologa w zagadnieniu ciąży wielokrotnej, odnosi się do genezy bliźniąt. Stwierdzono, że w największej liczbie przypadków z jajnika wydała się tyle jaj, ile ich potrzeba do utworzenia odpowiedniej ilości zarodków. Każdy zarodek powstaje w tym przypadku z oddzielnego jaja, które zapładnia oddzielny plemnik.

Jaja, które dają punkt wyjścia dla rozwoju bliźniąt u człowieka, czy u innego zwierzęcia, mogą pochodzić z dwóch jajników, w których równocześnie, czy prawie równocześnie pękają pęcherzyki Graafa, a jaja, które dostały się do jajowodów, ulegają zapłodnieniu przez znajdujące się tam plemniki. Zarodki, które przesunęły się do macicy, wszczepiają się w nią równocześnie lub prawie równocześnie. Że tak jest, przekonać się można przy zbadaniu ciała żółtego, które, jak wiadomo, tworzy się w miejscu opróżnionego pęcherzyka Graafa.

Posługując się tą samą metodą, można stwierdzić, że bliźnięta mogą też zawdzięczać swą genezę jajom, pochodzącym z tego samego jajnika. Położnicy wiedzą, że kobiety, którym wycięto poprzednio jeden jajnik, mogą mimo tego rodzić bliźnięta. W tym przypadku pochodzenie dwu jaj

z jednego jajnika nie może ulegać najmniejszej wątpliwości. Lillie (1923) wykazał, że u bydła przy ciąży bliźniaczej jeden jajnik miał dwa ciała żółte, drugi nie miał żadnego.

Możliwym jest wytworzenie się bliźniąt nawet po wytworzeniu jednego tylko pečherzyka Graafa. Wiadomo z badań Rosnera, że zarówno u innych ssaków, jak u człowieka, spotyka się wielojądrowe pečherzyki Graafa. Rosner w swojej pracy nad budową jajnika pancernika (*Dasypus*) wykazał, że takie pečherzyki wielojajkowe powstają ze zlania się dwóch lub więcej pečherzyków Graafa, leżących obok siebie. Ryc. 43 wyobraża tworzenie tych wielojajkowych pečherzyków. Jajnik kota, u którego regulą jest poród wielokrotny, zawiera stale takie wielojajkowe pečherzyki. Także w jajniku człowieka widywano również podobne stosunki.

Streszczając to, co powiedzieliśmy dotąd, stwierdzamy, że bliźnięta powstawać mogą z oddzielnych jaj, zapłodnionych oddzielnymi plemnikami, i to z jaj, które pochodzić mogą: 1) z dwóch jajników, 2) z jednego jajnika a dwóch pečherzyków, 3) z jednego jajnika i jednego pečherzyka wielojajkowego.

Ale prócz tej genezy bliźniąt opisują embriologowie także powstawanie 2, 3, 4, 5 itd. zarodków z jednego, jednym plemnikiem zapłodnionego jaja. Za możliwością tej genezy przemawiają wyniki prac z zakresu mechaniki rozwoju. Tam mianowicie roztrząsano pytanie, czy jedno jajo ma moc twórczą, ograniczoną do stworzenia jednego tylko tworu, czy też w pewnych warunkach może ich wyprodukować więcej. Z badań eksperymentalnych nad zdolnościami twórczymi jaj i pierwszych komórek zarodka (por. str. 264—275) wynika, że to jest możliwe. Wykazaliśmy, że u bardzo wielu gatunków moc twórcza jest większa niż znaczenie perspektywne. Wystarczy rozluźnić związek morfologiczny między dwoma pierwszymi blastomerami, sztucznie przewęzić zarodek nawet z późniejszych okresów, żeby uzyskać twory bliźniacze.

Czy tak się istotnie dzieje, czy jakieś zewnętrzne czynniki są w stanie doprowadzić do wyodrębnienia blastomerów lub części zapłodnionego jaja, nie wiemy, ale że to jest zupełnie możliwe, nie ulega wątpliwości.

Pozostaje jednak faktem, że wewnątrz zapłodnionego jaja, albo w organizacji wewnętrznej zarodka zająć mogą wyodrębnienia wewnętrzne, które prowadzą do stworzenia dwóch lub więcej płodów. Już oddawna wiadomo było, że bliźnięta rodzić się mogą jako twory, mające oddzielne błony płodowe, a więc owodnię i kosmówkę, albo też mogą one rozwijać się we wspólnej kosmówce. Pierwszorzędnego znaczenia jest fakt, że zarodki te, które mają wspólną kosmówkę, charakteryzuje stale ta sama płeć. Położnicy oddawna podnosili, że bliźnięta, które

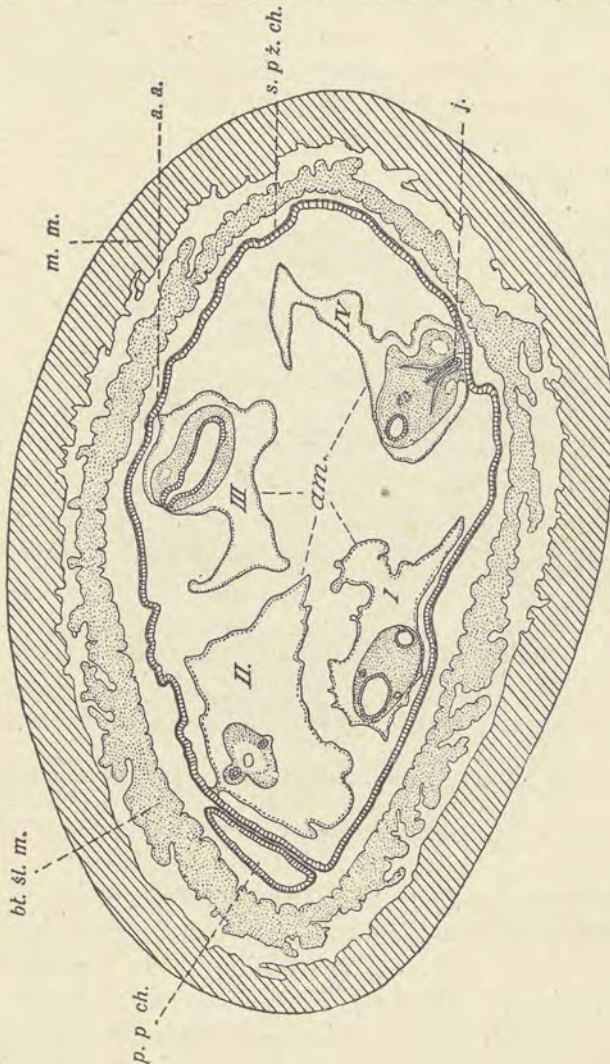
przebyły rozwój we wspólnej kosmówce i wykazują tę samą płć, powstały z jednego jaja. Badania ostatnich lat 20 potwierdziły w zupełności tę hipotezę.

Najlepszym materiałem do badań nad t. zw. jednojajkową ciążą są embrjony bezzębnych (*Edentata*), u których stale rodzi się równocześnie kilkanaście młodych, rozwijających się zawsze we wspólnej kosmówce i będących stale tej samej płci. Badania Cuénota, Fernandez a, Newmanna, Pattersona udowodniły ponad wszelką wątpliwość, że z jednego pęcherzyka zarodkowego powstawać może kilka organizmów zarodkowych. Rycina 439 wyobraża właśnie wytwarzanie się czterech zarodków pod powierzchnią pęcherzyka zarodkowego. Wiemy, że taki pęcherzyk zarodkowy, którego ściana stanowi materiał do wytworzenia ciała zarodka, tworzy w zwykłych warunkach przez odwrócenie listków lub dehiscencję (por. str. 323 i 326) błonę owodni i ciało embrjonalne. Tu tworzy się kilka takich błon i kilka zawiązków embrjonów, czyli, że przy wielokrotnej ciąży mamy, np. u pancernika, do czynienia z jednym pęcherzykiem żółtkowym wspólnym dla kilku zarodków. Ściana pęcherzyka żółtkowego staje się równocześnie kosmówką, wchodząc w styczność z błoną śluzową macicy. Ściana chorionu ma połączenie z amnionem (Ryc. 439). Z ryciny 440 widzimy, że w przypadku takiej wielokrotnej ciąży przewody pępkowe kończą się we wspólnej ścianie pęcherzyka, a nawet oddzielne zresztą jamy owodni mają przewody, schodzące się we wspólnym pęcherzyku, stanowiącym dodatkową wspólną jamę owodni (Ryc. 440 *w. j. a.*). Tak więc niema wątpliwości, że kilka zarodków powstało z jednego pęcherzyka zarodkowego.

Dzisiejsze zapatrywania na genę płci zarodków stwierdzają zgodnie jej predyspozycję już w jaju. Jeżeli okaże się, że wszystkie zarodki, zrodzone równocześnie u jednych zwierząt, są tej samej płci, to wobec zapatrywania predeterminacji płci w zapłodnionym elemencie płciowym mamy jawną zgodność z przyjęciem jednojajowej geny embrjonów bliźniaczych.

Mówiąc o pochodzeniu bliźniąt, wypada poświęcić parę słów zagadnieniu t. zw. *superfoetacji*. Przyjmowano mianowicie, że już w czasie trwającej ciąży mogą pękać dalsze pęcherzyki Graafa, a jaja z nich pochodzące ulecby mogły zapłodnieniu, zarodki mogłyby się później wszczepiać w błonę śluzową macicy obok rozwijającego się płodu lub płodów. Zdarzająca się czasem nierównoczesność porodu obu bliźniąt miałyby za tem przemawiać. Przy ocenie tego zjawiska musi się postępować krytycznie. Pamiętać przedewszystkiem musimy, że rozwijające się na miejscu wypróżnionego pęcherzyka Graafa, ciałko żółte hamuje swym wpływem dojrzewanie innych pęcherzyków, względnie dojrzewające w czasie ciąży doprowadza do zwyrodnienia. Marshall przytacza wprawdzie przypadki, w których u kłaczy i u kotki dojrzewanie pęche-

rzyków jajnika postępuje mimo rozrostu ciała żółtego, ale coś podobnego zdarzać się może chyba zupełnie wyjątkowo. U człowieka zjawisko superfoetacji jest prawie nie do pomyślenia. Rozwijające się jajo płodowe w macicy powoduje zmobilizowanie całej jej błony śluzowej do tworzenia

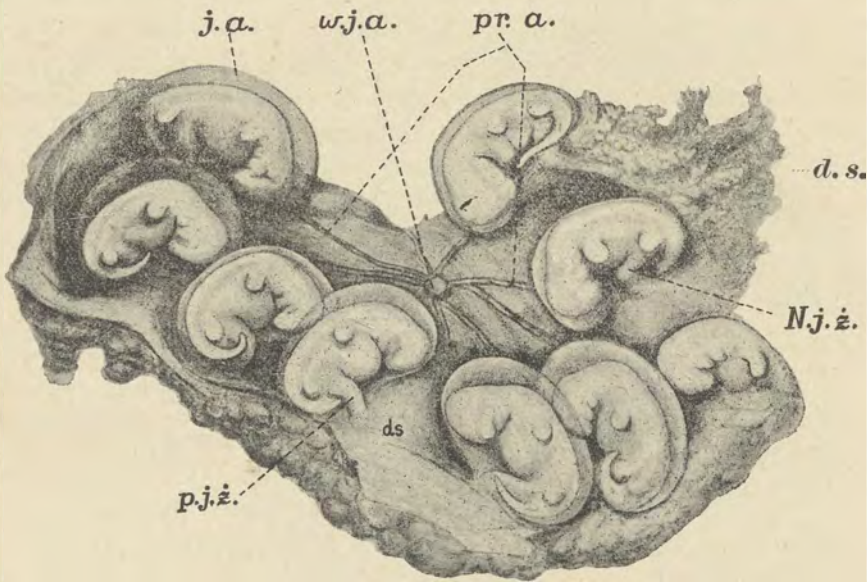


Ryc. 439. Przekrój przez macicę ciężarną pancernika Armadillo z czterema płodami. Wewnątrz macicy (jej warstwa mięsna — *m. m.*, jej błona śluzowa — *bł. śl. m.*) jajo płodowe, ograniczone ścianą pecherzyka żółtkowego, który funkcjonuje tu jako chorion. Ściana ta wchodzi w łączność z amnionem (*a. m.*) poszczególnych zarodków, a potem z ich jelitem (*j.*) w punktach *aa*, *sp* — ściana pecherzyka żółtkowego, stykająca się jako chorion z błoną śluzową macicy. Błony owodni rosną ku sobie rodzajem przewodów. *pp ch* pecherzyk pozachorionowy. Według *Newmanna* i *Pattersona*.

błon doczesnych, a to wszystko nie dopuści do wszczęcia innego płodu w późniejszym okresie rozwoju pierwszego zarodka.

Ażeby skończyć opis genezy zarodków bliźniaczych, wspomnieć należy o udziale plemników w powstawaniu płodów. Jak już powyżej była mowa, w przypadkach wielojajkowej ciąży, gdy każdy zarodek tworzy

się z innego jaja, te jaja są zapładniane przez oddzielne plemniki. Czy plemniki te pochodzą od różnych ojców? Niewątpliwie tak. W swoim podręczniku położnictwa wspomina B u m m (nie podając zresztą nazwiska badacza), że robiono spostrzeżenia na sukach, które w okresie jednej i tej samej rui zapłodnione zostały przez psy różnych ras. Te suki w jednym i tym samym pomocie wydawały na świat młode, które przez swe właściwości morfologiczne zdradzały przynależność rasową do dwóch ras odpowiednich dwom ojcom.



Ryc. 440. Część jaja płodowego pancernika z 9 zarodkami. *ja* jama amnionu, *pra* — przewód amnionu, prowadzący do wspólnej jamki pęcherzykowej (*wja*). Zarodki z pęcherzykiem żółtkowym (*ds*) złączone są z przewodami jelitowo-żółtkowymi (*pjż*).

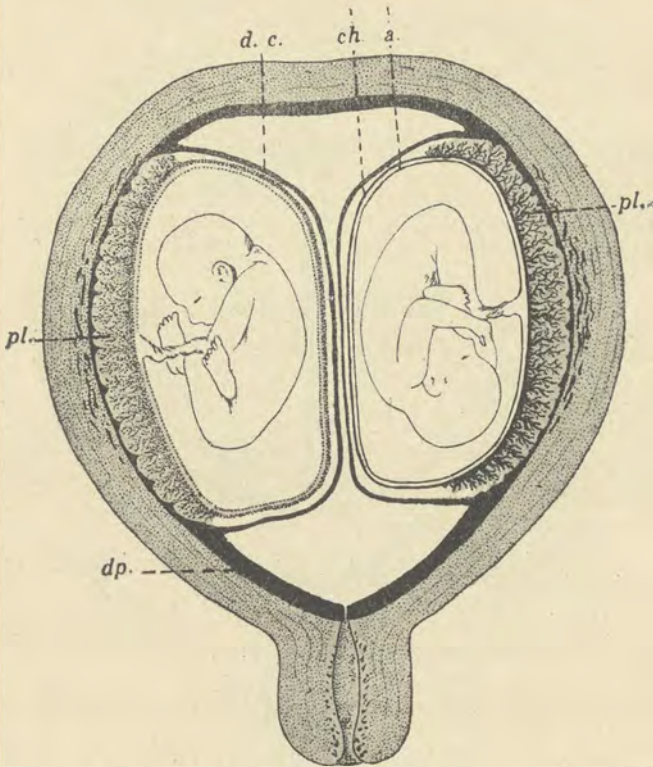
Znacznie dokładniejsze i metodycznie przeprowadzone są doświadczenia K o p c i a z r. 1922 na królikach. Samica rasy rosyjskiej została w jednej i tej samej rui pokryta przez dwa samce: jeden z nich tej samej rosyjskiej rasy, drugi rasy srebrnej. W potomstwie, wyhodowanym przez K o p c i a, mógł autor stwierdzić wyraźnie przynależność genetyczną jednych osobników do jednego, drugich do drugiego ojca.

Teoretycznie biorąc jest rzeczą zupełnie możliwą, ażeby kobieta biała, która miała stosunek płciowy z murzynem i białym mężczyzną, urodziła jedno bliźnię białe, a drugiego mulata.

Zastanówmy się teraz nad tworzeniem i organizacją błon płodowych i łożysk u bliźniąt.

Przy tworzeniu błon płodowych i łożysk musimy oddzielnie omówić bliźnięta jedno- i dwujajowe.

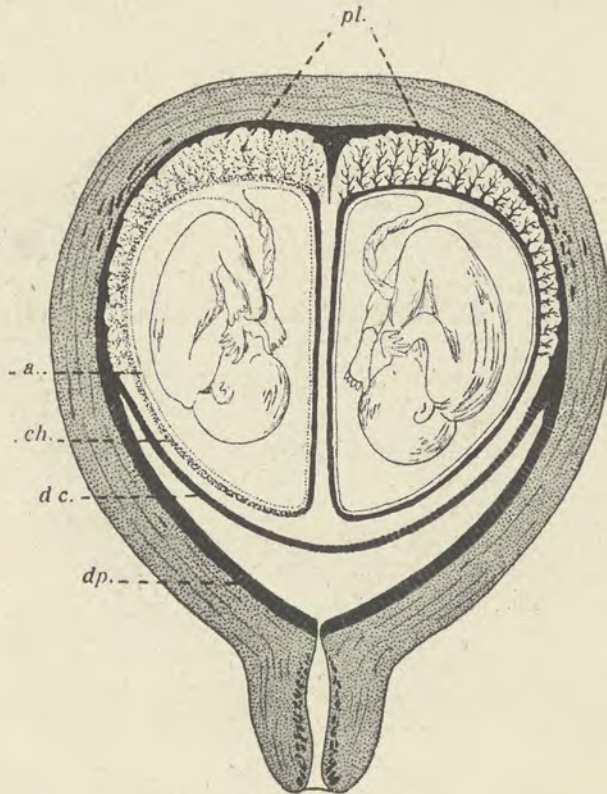
Bliźnięta dwujajowe tworzą zupełnie odrębny dla każdego z bliźniąt aparat dodatkowy, a więc błony płodowe i łożysko. Już ze sposobu tworzenia błon płodowych należało oczekiwać tej rzeczy. Wiemy mianowicie, że kosmówka tworzy się właściwie wprzód nim powstaje za-



Ryc. 441. Schemat ułożenia łożysk i błon płodowych macicy w dwujajkowej ciąży człowieka. Płody wszczepione zdaleka od siebie. *d p* decidua parietalis, *d c* decidua capsularis, *pl* łożysko, *ch* chorion, *a* amion. Według *Bumma*.

wiązek ciała zarodkowego. Ponieważ każde jajo przekształca się w oddzielny pęcherzyk zarodkowy, więc oczywiście każdy embrjon wytwarza własną owodnię, omocznę i własną kosmówkę. Co do błony opadowej, to jest ona albo oddzielna, albo wspólna. Jest to zależne od miejsca usadowania się i wszczepienia jaj płodowych w błonę śluzową macicy. Jeżeli jaja te usadowiły się np. na przeciwległych ścianach macicy, wtedy każde jajo płodowe mieć będzie oddzielną błonę opadową zwisającą i oddzielne łożysko (Ryc. 441). Ale zdarza się, że oba jaja płodowe wszcze-

piają się w bezpośrednim sąsiedztwie. Wtedy tworzy macica dla jaj płodowych wspólną opadową zwisającą (Ryc. 442), a łożyska sąsiadują z sobą tak, że robi to czasem wrażenie wspólnego łożyska. Przy dokładniejszym zbadaniu jednak można wykazać, że mamy tam zawsze oddzielne łożyska, które bez uszkodzenia tkanki łożysk dadzą się od siebie oddzielić.



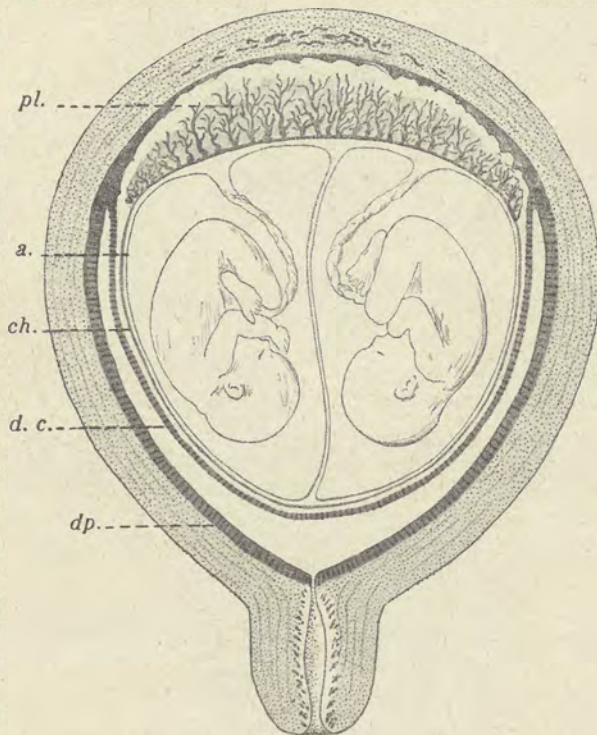
Ryc. 442. Schemat ułożenia łożysk i błon płodowych w macicy przy ciąży dwujajowej, gdy zarodki zostały wszczepione w bezpośrednim sąsiedztwie. Te same objaśnienia, co dla ryc. 441. Według *Bumma*.

Bliźnięta jednojajowe są, jak powyżej wspominaliśmy, stale tej samej płci. Genezę swą zawdzięczają te bliźnięta jednemu jaj. Z tego jaja powstaje potem, jak wiemy, pęcherzyk zarodkowy, którego ścianka, złożona z dwóch warstw, tworzy zawiązek kosmówki. W tym pęcherzyku pod ścianką zewnętrzną leży węzeł elementów komórkowych, zawiera on materiał do utworzenia ciała zarodka i owodni. Otóż w tych przypadkach dokonywa się podział tego materiału na dwie partje, przeznaczone do utworzenia dwóch zarodków. Tak więc pod wspólną kosmówką wy-



tworzą się dwa zarodki, a każdy z nich wytwarza dla siebie owodnię (Ryc. 443).

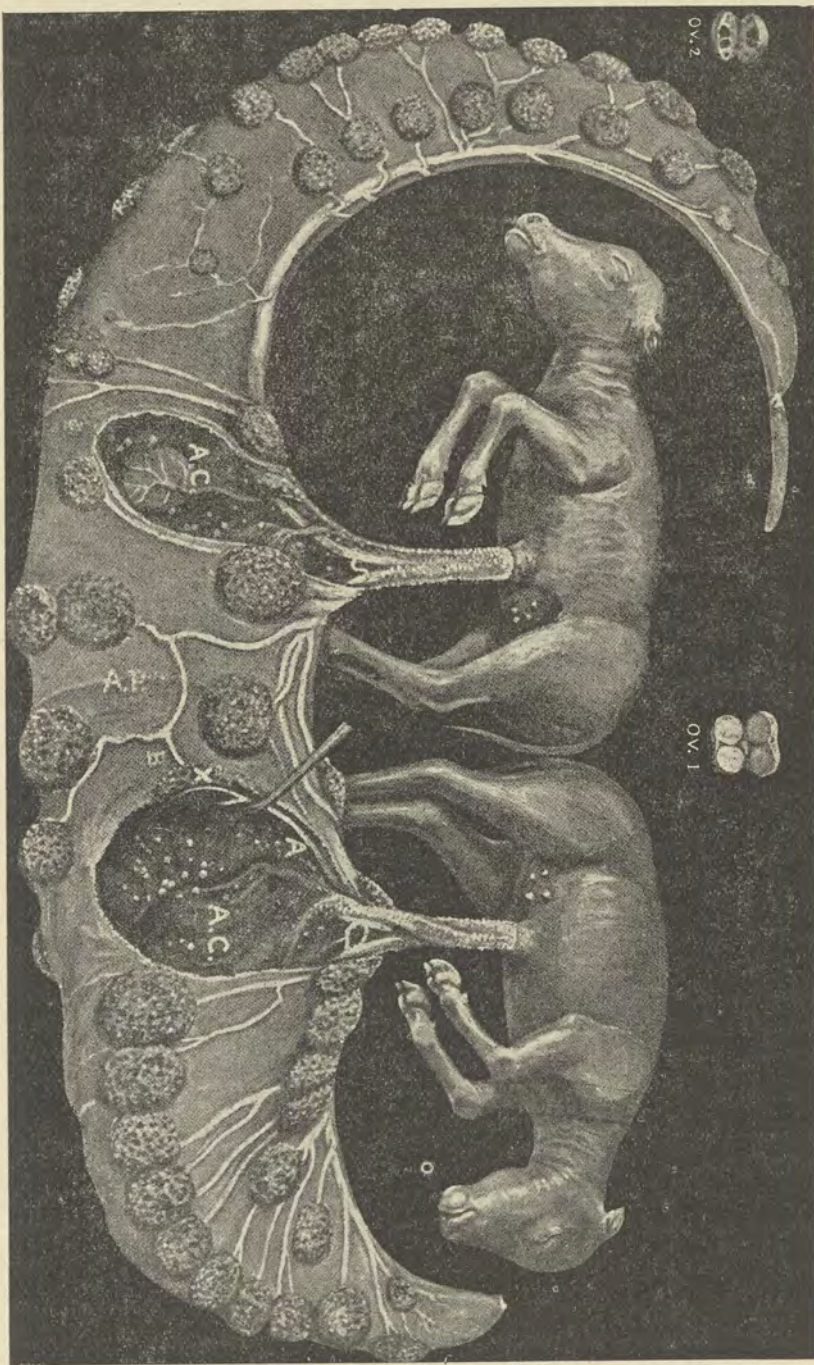
Łożysko jednojajkowych zarodków bliźniaczych jest wspólne. Dwa sznury pępkowe przyczepiają się w pewnej od siebie odległości, a idące od nich naczynia krwionośne rozgałęziają się w zasadzie odrębnie na oddzielnych terytorjach wspólnego łożyska. Zdarza się jednak, że naczynia



Ryc. 443. Schematyczny obraz ułożenia bliźniąt i ich błon płodowych przy ludzkiej jednojajkowej ciąży monochorialnej. Wspólne łożysko, wspólna opadowa, zwisająca wspólna kosmówka, oddzielne owodnie. Oznaczenia jak na ryc. 441. — Według Buma.

krwionośne jednego płodu zrastają się z naczyniami drugiego. Jeżeli sobie pomyślimy, że np. gałązki tętnic pępkowych jednego płodu przechodzą w gałązki drugiego, wtenczas serce jednego płodu, wypychając krew do naczyń pępkowych, wypycha ją nie tylko do łożyska, ale przez te anastomozy wpompuje do krwioobiegu drugiego płodu. Ta praca przeciw działalności serca drugiego płodu oddziaływa szkodliwie na to serce i powodować może daleko idące zmiany.

Ryc. 444. Macica krowy z bliźniaczą ciążą jednoróżną. Zarodki rozwinięły się z dwóch jaj, pochodzących z jednego jajnika, co widać stąd, że jajnik I (oz. I) ma dwa ciała żółte, jajnik II (oz. II) ani jednego. Między sznurami pępkowymi obu płodów anastomozują naczyniowe. AP linja rozgraniczająca owodnię obu płodów, A C jama amnionu. Według F. R. Lillie.



Także u zwierząt stwierdzono podobne komunikacje między naczyniami dwóch jaj płodowych. Lillie w r. 1923 wykazał to np. na bliźniętach dwujajkowych krowy (Ryc. 444). Dwa ciała żółte w jednym jajniku świadczą, że oba jaja służące do wytworzenia bliźniąt, pochodzą z jednego jajnika. Owodnie płodów są oddzielne, ale naczynia jednego płodu przechodzą w sznur pępkowy drugiego.

---



## SKOROWIDZ ALFABETYCZNY.

- Aglutynacja plemników 38, 101  
Aglutynina 101  
Agregacja plemników 38, 101  
Aksolotl neoteniczny 16  
Aktywacja plemników 101  
Allantois p. omocznia  
Allantochorion przeżuwaczy 343  
Allantoplacenta 336  
    »    konia 340  
Alytes, neotenia 17  
Amblystoma neoteniczna 16—17  
    »    spermatofory 31  
Amia calva, brózdowanie 118  
Amnion p. owodnia  
Amphibia p. płazy  
Amphioxus p. lancetnik  
Angioblast p. 218, 234  
Anizolecytalne jaja 49  
Anoestrum 19  
Antagonizm plemników 105  
Antedon rosacea, krzyżowanie z jeźowcem 103  
Antrum folliculi 41  
Anus p. otwór odchodowy  
Aorta, powstawanie 232  
Aplacentalia 334  
Area opaca 189  
    »    pellucida 189  
    »    vasculosa 227, 236  
    »    vitellina 227  
Areola 340—343  
Arteriae omphalo-mesentericae, p. tętnice pepkowo-krezkowe  
Arteriae umbilicales p. tętnice pepkowe  
Arteria uterina w łożysku ludzkim 389  
Ascaris megalcephala, oogeneza 71  
    »    »    spermatogeneza 64  
    »    »    zapłodnienie 84  
Aves, budowa, jaja 53  
**Barwnik w spermie 34**  
    »    w organizacji jaja jeźowca 73, 246, 266  
Beroe p. żebroplawy  
Bezłożyskowe ssaki 334  
Białko jaja ptasiego 53  
Blastocoel (jama blastuli) 107, 117, 133, 138  
Blastomer, pojęcie 106  
    »    różnych zwierząt p. brózdowanie  
    »    wartościowość u lancetnika 275  
    »    »    u mięczaków 261—264  
Blastomer, wartościowość twórcza 251—281  
    »    u żebroplawów 258—261  
Blastomery jeźowca wyizolowane, ich rozwój 267—270  
Blastotomja 298  
Blastula 107, 113, 117, 133, 138  
Blastulacja, jej mechanizm 299  
Blastule połowiczne 251—252  
Bliźnięta 394—403  
    »    dwujajowe 399  
    »    ich błony płodowe i łożysko 399—403  
Bliźnięta, ich pleć 396.  
    »    jednojajowe 400  
Błona doczesna (decidua), pojęcie 36  
    »    promienista 53  
    »    śluzowa macicy ludzkiej, jej zmiany okresowe 356—359  
Błony opadowe śluzówki ludzkiej 376—380  
    »    płodowe 307—394

- Blony płodowe bliźniąt 399—403  
   »    »    gadów i ptaków 308—322  
   »    »    pojęcie 307—308  
 Bolinae p. żebroplawy  
 Brodawka maciczna 344  
 Brózdowanie 106—143.  
   »    całkowite 108, 110—120  
   »    cząstkowe 121—134  
   »    nierównomierne 114  
   »    powierzchniowe 133—134  
   »    prawie równomierne 112  
   »    reguły 108—110  
   »    równomierne 111  
   »    śrubowe 114  
   »    ssaki 134—139  
   »    stekowce 134  
   »    stosunek plazmy do jądra  
   139—143  
 Brózdowanie tarczowe 121—133  
   »    tempo 109  
   »    typy, podział 108  
   »    zależność od ilości deuto-  
   plazmy 109  
 Brózdy, rodzaje 106  
 Bryce, zarodek ludzki 363  
  
**Canalis centralis** p. kanał nerwowy  
**Canalis chordalis** 208  
**Canalis neurentericus** p. przewód jelitowo-  
   nerwowy  
**Camera aerea** 54  
**Caruncula** 344  
**Cavum interamnionale** 325  
   pleuropericardiacum 233  
**Chaetopterus**, krzyżowanie z jeźowcem 103  
**Chalazon** 56  
**Chalcides**, gastrulacja 181  
**Chemiczne składniki środowiska**, oddziały-  
   wanie na rozwój 2—296  
**Chemotaxis** plemników 36  
**Chlor**, znaczenie jako składnika środowiska  
   rozwojowego 293  
**Chorda dorsalis** p. struna grzbietowa  
**Chorion** p. kosmówka  
**Chromatyna**, redukcja przy oogenezie 66—72  
**Chromatyna**, redukcja przy spermatogene-  
   zie 60—66  
**Chromatyna**, synteza 143  
   »    wzrost przy brózdowaniu 141—143  
  
**Centrolecytalne jaja** 49  
**Centrosom** przy spermatogenezie 24, 27  
   »    »    zapłodnieniu 84  
**Cerebratulus**, dojrzewanie plazmatyczne 74  
   »    wartościowość blastomerów 274  
   »    zapłodnienie fragmentów jaja 88  
**Cewka jelitowa** gadów 186  
   »    »    lancetnika 154  
   »    »    plazów 167  
   »    »    ptaków 198  
   »    »    ryb spodoustych 176  
   »    »    ssaków 211  
**Cewka rdzeniowa** gadów 186  
   »    »    lancetnika 152  
   »    »    plazów 163  
   »    »    ptaków 197  
   »    »    ryb spodoustych 185  
   »    »    ssaków 210  
**Ciałka kierunkowe** 70, 75  
   »    »    przy spermatogenezie 76  
   »    lecytynowe 33  
   »    mosznowe 32  
   »    skrobiowe 33  
**Ciałko żółte** 40—44  
**Ciśnienie osmotyczne**, jego wpływ na roz-  
   wój 296—298  
**Ciśnienie osmotyczne**, płyny hipertoniczne  
   296—298  
**Cladocera**, cykl rozwojowy 91  
**Coeloma** p. jama ciała  
**Corona radiata** 41  
**Corpus luteum** 40—44  
**Coste**, zarodek ludzki 369—370  
**Cotyledo** 344  
**Ctenophora** p. żebroplawy  
**Cząstkowe brózdowanie** 121—134  
**Czop pochwowy gryzoniów** 80  
   »    Rusconiego 160  
**Czworacze grupy** 65  
  
**Daphnia**, dzieworództwo 91  
**Dasypus**, bliźnięta 395  
**Dentalium**, krzyżowanie heterogeniczne  
   z jeźowcem 105  
**Dentalium**, wartościowość blastomerów  
   261—264  
**Decidua** p. błona doczesna  
**Deciduae** człowieka 376—380  
**Deciduata** 336

- Delaminacja u ssaków 203  
 Deutoplazma jaja 45  
 Dioestrum 19  
 Dipneusta p. dwudyszne ryby  
 Diverticulum Meckelii 373  
 Dojrzewanie elementów płciowych 57  
   » jaja 67  
   » plazmatyczne 72—74  
   » plemników 75—77  
 Drapieżne zwierzęta, zaplemnienie (kopulacja) 80  
 Dřętwą, brózdowanie 122—126  
   » gastrulacja 171  
 Ductus allantoideus w sznurze pępkowym ludzkim 392, 393  
 Ductus Carieri 224  
   » intestino vitellinus p. przewód żółtkowo-jelitowy  
 Duplicitas anterior 257  
 Dwudyszne ryby, układ krwionośny 218 do 224  
 Dzieworódtwo 89—98  
   » sztuczne 93  
   » » metody Loeba 94—96
- Echidna, jaja 50**  
 Echinus, krzyżowanie 104  
 Edentata, bliźnięta 396  
 Ektoderma, pojęcie 145  
   » różnicowanie u gadów 185—186  
   » » u lancetnika 150—152  
   » » u płazów 163—164  
   » » u ptaków 197—198  
   » » u ryb spodoustych 173—174  
 Ektoderma, różnicowanie u ssaków 210—211  
 Ekwipotencjalny system harmonijny 270  
 Embrjocystis p. cysta zarodkowa  
 Embrjotrof świni 342  
 Enterocoel płazów 168  
 Entoderma, pojęcie 145  
   » różnicowanie u gadów 186  
   » » u lancetnika 153—155  
   » » u płazów 164—166  
   » » u ptaków 198—200  
   » » u ryb spodoustych 171  
   » » u ssaków 211—212  
   » tworzenie u gadów 181  
   » » u lancetnika 146—149
- Entoderma, tworzenie u płazów 159  
   » » u ptaków 190  
   » » u ryb spodoustych 171  
   » » u ssaków 203—204  
 Epibolia 118  
 Epigenetyczna ewolucja 277  
   » hipoteza 248  
 Erytroblasty 241  
 Erytrocyty 241—243  
 Ewolucja, hipoteza 247  
   » a epigeneza 275—278  
 Exogastrula jeźowców 291, 303
- Faldowanie listków zarodkowych przy tworzeniu błon płodowych u gadów i ptaków 309—311**  
**Faldowanie listków zarodkowych przy tworzeniu błon płodowych u ssaków 322—329**  
 Fibrinoid w łożysku 387  
 Filum axiale 29  
 Filum spirale 29  
 Fizjologiczne warunki czynności płciowych 15—20  
 Fizjologiczne właściwości plemników 34—38  
 Folikuly Graafa 41  
 Folliculi Graafi 41  
 Funiculus umbicalis p. sznur pępkowy
- Gąbczasta warstwa błon opadowych kobiety 378**  
**Gąbczasta warstwa łożyska kobiety 388**  
   » » » popręgowego 355  
 Gady, blastula 133  
   » brózdowanie 127—133  
   » błony płodowe 308—322  
   » cewka rdzeniowa 186  
   » ektoderma, różnicowanie 185—186  
   » entoderma, różnicowanie 181, 186  
   » gastrulacja 180—181  
   » jajo 52  
   » jama ciała 187—188  
   » kanał nerwowy centralny 186  
   » krążenie żółtkowe 238  
   » listki zarodkowe, tworzenie 179—188  
   » mezoderma — różnicowanie 186—188  
   » » — tworzenie 181—185  
   » miomery 187  
   » otrzewna 187  
   » owodnia — powstawanie 309—311

- Gady, owodnia — zadanie jej i losy 320—321
- » płyta gastrulacyjna 180
  - » » rdzeniowa 185
  - » prągęba 182
  - » przewód jelitowo-nerwowy 186
  - » » » -żółtkowy 186
  - » rynienka rdzeniowa 185
  - » skrzydelka mezodermalne 185
  - » struna grzbietowa 187
  - » tarcza zarodkowa gastrulacyjna 180
  - » układ krwionośny — powstawanie 224—235
- Gady, woreczek mezodermalny 182
- » zaplemnienie 79
  - » związek serca 230—233
- Galareta Wharthona 392
- Ganoidea, p. kostoluskie
- Gastrea, teoria 145
- Gastrocoel 147
- Gastrula lancetnika 147
- » plazów 160
  - » pojęcie 145
  - » polowiczne 252
  - » ptaków 190
- Gastrulacja gadów 180—181
- » jej mechanizm 300—303
  - » plazów 157—160
  - » ptaków 189—190
  - » ryb spodoustych 170—171
  - » ssaków 203—204
- Gemula 12
- Główka plemnika 27
- Gonady 13
- Gruźolowa warstwa łożyska popręgowego 354
- Grupy czworacze 65
- H**ensena węzeł p. węzeł
- Hatteria, budowa jaja 53
- Hemiblastule 252—253
- Hemiembryo lateralis 252
- Hialinowe ciała 32
- Hippomanes 339
- Helix pomatia, niemożliwość samozapłodnienia 78
- Hermafrodytyzm 15
- Heterogeniczne zapłodnienie 103—105
- Heterogonja 103—105
- Holoblastyczne bródkowanie 110—121
- Hydrarnion 372
- Hydroxyłowa grupa, jej znaczenie jako środowiska rozwojowego 293
- Idjosom 23
- Ilyanasa p. mięczaki
- Implantacja jaja płodowego 359—362
- Inmissio penis 79
- Insertiones funiculi umbilicalis 394
- Interseksualizm 15
- Intestinum postanale 169
- Inwersja listków zarodkowych 323—326
- Izolecytalne jaja 49
- Izotropowa struktura jaja 247
- J**ądro dodatkowe 47
- Jądro jaja 46
- Jądro Pandera 189
- Jądro żółtkowe jaja 45—46
- Jąderko jaja 46
- Jajo, analiza organizacji materiałów twórczych 246—249
- Jajo, blony 47
- » budowa morfologiczna 48—57
  - » deutoplazma 45
  - » gadów 52
  - » jądro żółtkowe 45—46
  - » jąderko 46
  - » oddziaływanie na plemnik 101—102
  - » organizacja morfologiczna 48
  - » pojęcie 13
  - » plazów 51
  - » płodowe konia 336—340
  - » » ssaków, jego umiejscowienie w macicy 332—336
- Jajo płodowe, zaszczipione w błonę słuzową 359—362
- Jajo, protoplazma 45
- » ptaków 53
  - » ryb spodoustych 52
  - » skorupa 57
  - » stekowców 50
  - » typy jaj zwierzęcych 48—54
  - » żaby 51
  - » żółtko 53
- Jaja centrolecytalne, izolecytalne, oligolecytalne, polilecytalne, telolecytalne 49
- Jama ciała, jej przedłużenie w sznurze pepłkowym 392



- Jama ciała, gadów 187—188
- » » lancetnika 156, 157
  - » » płazów 168
  - » » ptaków 202
  - » » ssaków 213
  - » gastruli lancetnika 147
  - » międzyamniotyczna 325
  - » osierdziowo-opłucnowa 233
- Jamka pierwotna ssaków 206
- Jaszczurka, bródkowanie 130—133
- » gastrulacja 180
- Jelito embrjonalne lancetnika 154
- » ogonowe płazów 169
- Jeżowce, chemiczne czynniki, ich oddziaływanie na rozwój 292—296
- Jeżowce, exogastrula 291, 303
- » krzyżowania 102—105
  - » larwy olbrzymie 272
  - » rys rozwoju, wartościowość blastomerów 264—275
- Jeżowce, wartościowość blastomerów polispermicznie poczętych 278—281
- Jeżowce, wpływ temperatury na rozwój 289—291
- Jeżowce, zapłodnienie 80—84
- Kanał nerwowy płazów 164
- » » centralny gadów 186
  - » » » ssaków 210
  - » nerwowo-jelitowy ptaków 197—198
  - » » » ssaków 211
  - » struny grzbietowej u ssaków 208
- Karjogamja 84
- Karjokataliza 97
- Kępa kosmków 344
- Klacz, łożysko 336—340
- Klinostat, przebieg rozwoju ptaka 288
- Komora powietrzna 54
- Komórki doczesnej (cellulae deceduales) 358
- Konkrescencja 149
- Koń, łożysko 336—340
- Kopulacja 78—80
- Kopulacja jąder elementów płciowych, p. Karjogamja
- Korelacja cech płciowych 14
- Kosmki kosmówki człowieka 374
- » w łożysku rozprószonym 336
  - » » wielokrotnem 346—348
- Kosmówka gładka (chorion laeve) 374
- Kosmówka kosmata (chorion frondosum) 374
- » ludzka 374—5
  - » omoczniowa przeżuwaczy 343
  - » powstawanie jej, zadanie i losy u gadów i ptaków 312—4
- Kostoluskie ryby, bródkowanie 118
- Kozy, zaplemnienie i spółkowanie 80
- Krażenie krwi w łożysku kobiety 388—391
- » » po omocznii u gadów i ptaków 317—8
- Krażenie żółtkowe 235—240
- Krew, powstawanie 240—3
- Kręgousto ryby, bródkowanie 118
- » » układ krwionośny 218—224
  - » » zawiązek serca 220—224
- Krowa, łożysko 343—349
- Królowa pszczół 90
- Krypty w łożysku wielokrotnem 347
- Krzyżowanie 102—105
- Labirynt w łożysku popręgowem 354
- Labium p. warga
- Lacerta p. Jaszczurka
- Lancetnik, blastula 114
- » bródkowanie 112—114
  - » cewka rdzeniowa 152
  - » jelito embrjonalne 154
  - » listki zarodkowe, organy pierwotne 147—157
- Lancetnik, otrzewna 156
- » otworek nerwowy 152
  - » płyta rdzeniowa 152
  - » przewód jelitowo-nerwowy 152
  - » różnicowanie ektodermy 150—2
  - » » mezodermy 155—7
  - » rynienka rdzeniowa 152
  - » wartościowość blastomerów, rozwój wyizolowanych 275
- Langhansa nabłonek 384
- Lecytynowe ciała 33
- Lepidosteus 119
- Limfocyty 241
- Listek środkowy p. mezoderma
- » wewnętrzny p. entoderma
  - » zewnętrzny p. oktoderma
- Listki zarodkowe 144—213
- » » pojęcie 144—146
  - » » gadów, różnicowanie ich 185—188

- Listki zarodkowe płazów, różnicowanie ich 163—170
- Listki zarodkowe ptaków, różnicowanie ich 197—202
- Listki zarodkowe ryb spodoustych, różnicowanie ich 173—179
- Listki zarodkowe gadów, tworzenie 179—185
- » » płazów, tworzenie 157—163
- » » ptaków, tworzenie 188—196
- » » ryb spodoustych, tworzenie 170—3
- Listki zarodkowe ssaków, tworzenie 202—210
- Liquor folliculi 40—41
- Lymandria 15
- Łożysko centkowane 340—343
- » kobiety, krążenie krwi 388—90
- » » pojęcie 355
- » » powstanie, budowa 380—391
- » krążkowe 355—394
- » omoczniove 336
- » » konia 340
- » pepkowe konia 338
- » pojęcie 334
- » popręgowe 349—355
- » prawdziwe 335
- » rozproszone 336—340
- » wielokrotne 343—349
- » właściwe, omówienie różnych jego typów 349—394
- Łożysko wrzekome, pojęcie 335
- » » typy 336—349
- » żółtkowe 336
- Łożyskowe ssaki 334
- Makromery jeżowca 264
- Mantis, krzyżowanie ze Sphodromantis 104
- Matczyna część łożyska 336, 380, 484
- Mechaniczne czynniki, oddziaływanie na rozwój 282—289
- Mechanika rozwoju embrjonalnego 244—306
- Megaloblasty 242
- Membrana chorii ludzka 374
- » » w łożysku popręgowem 354
- » » » wielokrotnem 347—348
- Menstruacja 358
- Meroblastyczne bródkowanie 121—134
- Merocyty 122
- Mesoderma axialis 163
- » peristomalis 163
- Metamerja p. uczłonkowanie
- Metamery lancetnika 155
- Metoda Herbsta izolacji blastomerów jeżowca 269, 294—5
- Metamerja, pojęcie 155
- Metoestrum 19
- Mezenchyma jeżowca 265
- » powstawanie, budowa tkanki 213—7
- Mezoderma gadów, powstawanie 181—185
- » lancetnika, powstawanie 149 do 150
- Mezoderma płazów, powstawanie 162—3
- » ptaków, powstawanie 191
- » ssaków, » 206—10
- » pojęcie 145
- » gadów, różnicowanie 186—188
- » lancetnika » 155—7
- » płazów, » 166—8
- » ptaków, » 200—2
- » ssaków, » 212—3
- Miesiączka 358
- Mięczaki, wartościowość ich blastomerów 261—264
- Mikromery jeżowca 264
- Miomer 155—6
- Miomery gadów 187
- » ptaków 201
- » ryb spodoustych 177
- » ssaków 212—3
- Mleko maciczne konia 340
- » » świni 342
- Monooestralne zwierzęta 19
- Morula 107, 116
- Mosznowe ciała 32
- Mozaikowy rozwój 250, 258, 264, 277
- Mytilus, krzyżowanie z jeżowcem 103
- Nabłonek Langhansa 384
- Naczynie krwionośne, powstawanie ich 218—35
- Narządy pierwotne 144—213
- Nasienie człowieka 31—32
- » obraz mikroskopowy 32—4
- Nefrotom ptaków 202
- Neotenia 15
- Neuroporus p. otworek nerwowy

- Neurula 164  
 Nodus anterior spermatozoi 29  
   » posterior spermatozoi 29  
 Normoblasty 242  
  
**Obojactwo** 15  
   » a samozapłodnienie 78  
 Odtworzenie następowe (postregeneratio) 253  
 Odwrócenie listków zarodkowych 323—326  
 Oestrum 18  
 Ogon zarodka ryb spodoustych 174  
 Okresy rozwoju 1—3  
 Okresy zmian w błonie śluzowej macicy 356—359  
 Okresowość działalności płciowej 18—20  
 Olbrzymie larwy jeżowców 272  
 Oligohydramnion 372  
 Oligolecytalne jaja 49  
 Omocznia gadów i ptaków, powstawanie, zadanie, losy 315—8, 320—1  
 Omocznia ludzka 373—4  
   » ssaków 329—30  
 Omphaloplacenta 336  
   » konia 338  
 Oocyt 39  
   » I rzędu w procesie redukcji 66  
   » II » » » 70  
 Oogeneza, *Ascaris megalcephala* 71  
   » redukcja chromatyny 66—72  
 Oogonja 39  
 Oolemma 352  
 Organy pierwotne 144—213  
   » » płazów 163—170  
   » » ptaków 197—202  
   » » ryb spodoustych 173—179  
 Ornitorynchus, jaja 50  
 Osiove włókno 25  
 Osłonki jaja 47  
 Osłonka przezroczysta 41  
 Osmotyczne ciśnienie, jego wpływ na rozwój 296—298  
 Ostrze plemnika 28  
 Otrzewna gadów 187  
   » lancetnika 156  
   » płazów 167  
   » ptaków 202  
   » ssaków 213  
 Otworek nerwow lancetnika 152, 154  
   » » ptaków 197  
  
 Otworek nerwowy ssaków 210  
 Owodnia, tworzenie u gadów i ptaków 309—311  
 Owodnia, tworzenie u ssaków 322—329  
   » zarodka ludzkiego 370—372  
 Owca, łożysko 343—349  
 Owulacja, pojęcie 14  
   » stosunek do menstruacji 358—9  
 Ovotestis 15  
  
**Pandera** jądro 189  
 Paracentrotus p. jeżowce  
   » lividus, pierścień barwnikowy, dojrzewanie plazmatyczne 73, 74  
 Paracentrotus zapłodnienie heterogeniczne 102  
 Partogeneza 89—98  
   » sztuczna 93—98  
 Pasemko łączące plemnika 29  
 Pączki zimowe 12  
 Pączkowanie 11  
 Pedogeneza 93  
 Peritoneum płazów 167  
   » ssaków 213  
 Perivitellin 81  
   » znaczenie dla pobierania wody 304  
 Petersa poglądy na implantację 359—361  
   » » » powstawanie zatok krwionośnych w łożysku 391  
 Petersa, zarodek ludzki 366  
 Pęcherzyk żółtkowy konia 340  
   » » ludzki 373  
   » » ptaków 318  
   » » ssaków 326—331  
   » zarodkowy 46  
   » » ssaków 203  
 Pęcherzyki Graafa 41  
   » » wielojajkowe 395  
 Pęcherzyka Graafa jamka 41  
 Pępkowe pole 338  
 Pflügera sznury 40  
 Phyloxera vastatrix, cykl rozwojowy i partenogeneza 91—93  
 Pierścieniowe łożysko 349—55  
 Plemniki 13, 20—38  
   » aglutynacja 38, 101  
   » agregacja 39, 101  
   » aktywacja 101  
   » chemotaxis 36

- Plemniki gadów 30  
   » ludzkie 26  
   » myszy 30  
   » plazów 30  
   » ruch 34  
   » ryb 30  
   » ssaków 30  
   » szybkość ruchu 34  
   » tigmotaxis 36  
   » typy 27—30  
   » właściwości fizjologiczne 34—38  
   » wpływ jaj na nie 101—102  
   » wolu 30  
   » wytrzymałość 38  
 Placenta p. Łożysko  
   » discoidalis 355—394  
   » zonaria 349—355  
 Placentalia 334  
 Placenton 343  
 Plasmodioblast 366  
 Plasmodiotrofoblast 364—366  
 Plazmatyczne dojrzewanie 72—74  
 Plazmojądrówy stosunek 139—143  
 Plaszczyna I brózdkiowania 253—4  
 Plazy, blastula 117  
   » brózdkiowanie 114—8  
   » budowa jaja 51  
   » coeloma 168  
   » entodermy różnicowanie 164—6  
   » entodermy tworzenie 159  
   » gastrula 157—160  
   » gastrulacja 157—163  
   » jaja 51  
   » kanał nerwowy 164  
   » kopulacja 79  
   » listki zarodkowe, tworzenie 157—163  
   » mezodermy różnicowanie 166—168  
   » otrzewna 167  
   » partenogeneza sztuczna 97, 98  
   » płyta rdzeniowa 163  
   » prągęba 161  
   » przewód jelitowo-nerwowy 165  
   » ryńienka rdzeniowa 163  
   » struna grzbietowa 167  
   » układ krwionośny 218—224  
   » wpływ siły odśrodkowej na rozwój 283—286  
 Plazy, wpływ temperatury na rozwój 289  
   » zaplemienie 79  
 Plazy, zawiązek serca 220—224  
   » znaczenie siły ciężkości dla rozwoju 282—283  
 Pleć bliźniąt 39  
   » pojęcie 13  
 Pleciowe cechy 13—14  
   » sezony 18—20  
 Płodowa część łożyska ludzkiego 335, 384—8  
 Płyn okołozółtkowy, znaczenie dla pobierania wody 304  
 Płyn przyżółtkowy 81  
 Płyta gastrulacyjna gadów 180  
   » rdzeniowa gadów 185  
   »   » lancetnika 152  
   »   » plazów 163  
   »   » ptaków 197  
   »   » ryb spodoustych 173  
   »   » ssaków 210  
 Podnieta rozwojowa w czasie zapłodnienia 98—100  
 Podwójność przednia zarodka (duplicitas anterior) 257  
 Podział jako rozród 7—10  
 Polihydramnion 372  
 Polilecytalne jaja 49  
 Polispermia 86—89  
   » fizjologiczna 86  
   » patologiczna 87  
   » plazów 88  
   » wartościowość blastomerów w polispermicznie poczętych zarodkach 278—281  
 Polioestralne zwierzęta 19  
 Pole ciemne, a powstawanie naczyń krwionośnych 226  
 Pole jasne, a powstawanie naczyń krwionośnych 226  
 Pole naczyniowe 227  
   » pępkowe konia 338  
   » żółtkowe 227  
 Położenie jaja płodowego ssaków w macicy 332—6  
 Połowiczne blastule żaby 251—2  
   » gastrule 252  
   » zarodki żaby 252  
 Postregeneratio 253  
 Potas, jego znaczenie, jako składnika środowiska rozwojowego 293  
 Powierzchniowe brózdkiowanie 133—4

- Prągęba gadów 182  
 » lancetnika 147  
 » płazów 161  
 » ptaków 190, 193  
 » ryb spodoustych 171  
 » zamykanie otworu 148—9
- Prajajka 40
- Preformacja, a epigeneza 275—8
- Prespermatydy 21
- Pristiurus, przekrój przez zarodek 178  
 » zapłodnienie 86
- Proamnion gadów i ptaków 109
- Prochorion 322, 352
- Progenezza 93
- Promorfologia zarodka 49
- Prooestrum 18
- Prospektywna moc, pojęcie 249
- Prospektywne znaczenie, pojęcie 249—51
- Prostoma p. prągęba
- Protoplazma, jaja 45
- Przedłużenia głowowe ptaków 193  
 » » ssaków 206
- Przewód Cuviera 224  
 » » gadów, ptaków, płazów 235  
 » » » » ptaków 198  
 » » » » ssaków 331  
 » » » » w sznurze pępkowym ludzkim 392
- Przewód omocziowy 392  
 » jelitowo-nerwowy gadów 186  
 » » » » lancetnika 152, 155  
 » » » » płazów 165  
 » » » » ptaków 198  
 » » » » ssaków 211
- Przegrody łożyska 387, 389
- Przestrzenie międzykosmkowe 380, 381
- Przyżółtkowy płyn 81
- Przygodne dzieworództwo 89
- Pszczoły, królowa 90  
 » robotnice 90  
 » spermatogeneza 76—77  
 » trutnie 90
- Ptaki, blastula 133  
 » błony płodowe 308—322  
 » brózdowanie 127—133  
 » budowa jaja 53  
 » cewka rdzeniowa 197
- Ptaki, coeloma 202
- Ptaki, kanał jelitowo-nerwowy 197—8  
 » krążenie żółtkowe 238  
 » mezodermi różnicowanie 200—2  
 » miomery 201  
 » organy pierwotne 197—202  
 » otrzewna 202  
 » otwór oddechowy-tworzenie 98  
 » otworek rdzeniowy 197  
 » owodnia-powstawanie 309—311  
 » » -zadanie i losy 320—1  
 » płyta rdzeniowa 197  
 » pole ciemne, pole jasne 189  
 » powstawanie układu krwionośnego 224—235
- Ptaki, przedłużenie głowowe 193  
 » przewód żółtkowo-jelitowy 198  
 » różnicowanie entodermi 198—200  
 » » listków zarodkowych 197—202
- Ptaki, rynienka rdzeniowa 197  
 » schizocoel 202  
 » smuga pierwotna 193  
 » somity 201  
 » tworzenie listków zarodkowych 188 do 196
- Ptaki, węzeł Hensena 193—196  
 » wpływ siły odśrodkowej na rozwój 287—8  
 » zaplemnienie 79  
 » zawiązek serca 230—3
- Rana p. żaba
- Redukcja chromatyny 57—72  
 » » » przy spermatogenezie 60—66
- Regulacja 250, 255, 266, 278
- Robotnice pszczoł 90
- Rozdzielność płciowa 13, 15
- Rozmnażanie, p. Rozród
- Rozród płciowy 13 i nast.
- Rozród, pojęcie 5, typy 6, -wegetatywny 7—12, -przez podział 7—11, -przez pączki 11, -przez zarodniki 11
- Rozstąpienie (dehiscencja) komórek przy tworzeniu błon płodowych i pęcherzyka żółtkowego u ssaków 326—9
- Rozwielitki, ich dzieworództwo 91
- Rozwój, mechanika rozwoju, 3, 244—306  
 » pojęcie, podział na okresy 1—4

- Różnicowanie samoistne komórek (Selbstdifferenzierung-Roux) 253
- Ryby dwudyszne, zawiązek serca 220—224
- » spodouste, jajo 52
- Rynienka rdzeniowa lancetnika 152
- » » gadów 185
  - » » plazów 163
  - » » ptaków 197
  - » » ryb spodoustych 173
  - » » ssaków 210
- Salamandra, zaplemnienie 79
- Samozapłodnienie a obojnaństwo 78
- » u tasiemców 78
- Schizocoel gadów 187—8
- » ptaków 202
  - » ssaków 213
- Scyllium, jajo 52
- Segmentatio, p. Brózdowanie
- Selachia, jajo 52
- Semiplacenta areolata 340—3
- » diffusa (apposita) 336—340
  - » multiplex 343—349
  - » pojęcie 335
- Septa placentae 387, 389
- Serce, zawiązek u gadów, ptaków, ssaków 230—233
- Serce, zawiązek u plazów, ryb kregonstych, dwudysznych 220—224
- Sezony płciowe 18—20
- Siarkany, ich znaczenie jako składników środowiska rozwojowego 295
- Siła ciężkości, wpływ na rozwój 282—283
- Siła odśrodkowa, wpływ na rozwój 283—287
- Sinus marginalis 384, 388
- » terminalis, p. zatoka brzeżna
  - » venosus reuniens 235
- Sklerotomy 216
- Skorupa jaja 57
- Skrećki białkowe 56
- Skróbowe ciałka 33
- Skrzydółka mezodermalne gadów 185
- Smuga pierwotna ptaków 193
- » » ssaków 206
- Somatopleura p. otrzewna ościenna
- Somit 155
- Somity ptaków 201
- Sód, jego znaczenie jako składnika środowiska rozwojowego 293
- Spatia intervillosa 380, 389
- Spee'go zarodek ludzki 366—368
- Sperma 31
- » człowieka 31
- Spermatocyt w procesie redukcji 60
- » II rzędu w okresie redukcji 63
- Spermatocyty 21
- Spermatofory 31
- Spermatogeneza 20—25
- » Ascaris megalocephala 65
  - » pszczół 76—77
  - » redukcja chromatyny 60—6
- Spermatogonje 20
- Spermatydy w okresie redukcji 63
- » 22, przeistaczanie w spermatydę 24
- Sphaerechinus, krzyżowanie 104
- Sphodromantis, krzyżowanie z Mantis 104
- Splanchnopleura p. otrzewna wewnętrzna
- Spodouste ryby, brózdowanie 121—7
- » » kopulacja 78
  - » » zapłodnienie polispermiczne 86—7
- Spodouste ryby cewka rdzeniowa 173, coeloma 178
- Spodouste ryby, entoderma—tworzenie 171
- » » » —różnicowanie 175
  - » » gastrulacja 170—1
  - » » jama ciała 178
  - » » listki zarodkowe, tworzenie 170—3
- Spodouste ryby, mezoderma różnicowanie 177
- Spodouste ryby, mezoderma tworzenie 172—3
- Spodouste ryby, nefrotom 179
- » » ogon 174
  - » » organy pierwotne 173—179
  - » » otrzewna 177
  - » » płyta rdzeniowa 173
  - » » przewód jelitowo-nerwowy 176
- Spodouste ryby, przewód żółtkowo-jelitowy 176
- Spodouste ryby, rynienka rdzeniowa 173
- Spółkowanie 78—80
- Ssaki, blastula 138
- » brózdowanie 134—139
  - » cewka nerwowa 210
  - » coeloma 213
  - » cysta zarodkowa 204—5

- Ssaki, entoderma, różnicowanie 211—2
- » » tworzenie 203—4
  - » gastrula 203—4
  - » jamka pierwotna 206
  - » kanał nerwowo-jelitowy 211
  - » » struny grzbietowej 208
  - » krążenie żółtkowe 238
  - » listki zarodkowe, ich tworzenie 202—210
- Ssaki mezoderma, różnicowanie 212—213
- » miomery 212—3
  - » otworek nerwowy 210
  - » otrzewna 213
  - » peritoneum 213
  - » pęcherzyk zarodkowy 203
  - » płyta nerwowa 210
  - » powstawanie układu krwionośnego 224—235
- Ssaki, przedłużenie głowowe 206
- » różnicowanie ektodermy 210—11
  - » rynienka nerwowa 210
  - » schizocoel 213
  - » smuga pierwotna 206
  - » węzeł Hensena 206
  - » zaplemnienie 79
  - » zapłodnienie 85—6
  - » zawiązek serca 230—233
- Statoblasty 12
- Stekowce, brózdowanie 134
- » jaja 50
- Stratum compactum w doczesnej człowieka 377, 387
- Stratum granulosum 41
- » spongiosum w doczesnej i łożysku człowieka 377, 388
- Strefa wzrostu przy spermatogenezie 64
- » zawiązków » » 64
- Stroma villi 384
- Struna grzbietowa gadów 187
- » » lancetnika 152
  - » » płazów 167
  - » » ptaków 200
  - » » ryb spodoustych 175
  - » » ssaków 212
- Symplazma epitheliale 353
- Synapsis przy ogonezie 69
- » przy spermatogenezie 62
- Syncytium brzeżne 189
- » w łożysku ludzkim 384—385
- Syncytium w łożysku świni 342
- » » » wielokrotnem 346
  - » u ptaków, brózdowanie 133
- Synteza chromatyny 143
- System ekwipotencjalny harmonijny 270
- Szybkość ruchu plemników 34
- Szyjka plemnika 27
- Szypulka brzuszna 329
- Sznur pępkowy ludzki 391—4
- » » jego przyczep do łożyska 394
- Sznury Pflügera 40
- Ślimak winniczek, niemożliwość samoza-  
plodnienia 78
- Śrubowe brózdowanie 114
- Świnia łożysko 340—343
- Tarcza zarodkowa gastrulacyjna gadów 180
- Tarczowe brózdowanie 121—133
- Tasiemce, samozapłodnienie 78
- Teca folliculi 41
- Telolecytalne jaja 49
- Teorja gastrei 145
- Temperatura, wpływ na rozwój 289—291
- » a wzrost 305
- Tętnica główna, powstawanie 232
- » maciczna w łożysku ludzkim 389
- Tętnice pępkowe w sznurze pępkowym 391—2
- Tętnice pępkowo-kreżkowe 235
- Tigmotaxis plemników 36
- Tłuszcz w spermie 34
- Torpedo p. Drętwa
- Trofoblast gadów, ptaków 313
- » jaja płodowego ludzkiego 364—6
  - » ssaków 205
- Truteń, spermatogeneza 76—7
- Trutnie, pszczoły 90
- Twórcze substancje w jajach 250
- Uchylek Meckela 373
- Ucisk na rozwijający się zarodek 256
- Uczłonkowanie (metamerja) 155
- Układ krwionośny, powstawanie u gadów,  
ptaków, ssaków 224—235
- Układ metameryczny 155
- Układ naczyń krwionośnych w krążeniu  
żółtkowem 235—240
- Umieszczenie jaja płodowego ssaków  
w macicy 332—336

- Unaczynienie omocznia gadów i ptaków 317—8
- Unaczynienie pęcherzyka żółtkowego gadów i ptaków 319
- Urachus 392, 393
- Wapń**, jego znaczenie jako składnika środowiska rozwojowego 294—5
- Warga brzuszna gastruli lancetnika 148
- » grzbietowa » » 148
- Wartościowość blastomerów lancetnika 275
- » » mięczaków 261—4
- » » robaka Cerebratulus 274
- Wartościowość blastomerów zarodków jeżowca polispermicznie poczętych 278—81
- Wartościowość blastomerów żebroplawów 258—261
- Wartościowość twórcza blastomerów 251—81
- Węglany, ich znaczenie jako składników środowiska rozwojowego 295—6
- Węzeł Hensena u ptaków 193—6
- » » u ssaków 206
- » plemnika 29
- Węzły sznura pępkowego ludzkiego 394
- Wielobiegunowe karjokinezy po polispermicznym poczęciu 281
- Wioślarki, dzieworództwo 91
- Witka przy zapłodnieniu 85
- » plemnika 29
- Włókienko spiralne 29
- Włóknik w łożysku ludzkim 386
- Włókno osiowe 25
- Woda, jej pobieranie a wzrost 304—5
- Woreczek mezodermalny gadów 182
- Wstawka plemnika 27
- Wszczepianie jaja płodowego 358—62
- Wyspy krwiotwórcze 220
- » » gadów, ptaków i ssaków 226
- Wyspy krwiotwórcze ryb kregoustych dwudysznych, płazów 220
- Wyspy krwiotwórcze w okresie różnicowania ciałek krwi 240—1
- Wytrzymałość plemników 38
- Wzgórek przyjęcia przy zapłodnieniu 83
- Wzrost zarodków 304—6
- Vasa choriodecidualia** 388
- Venae cardinales p. Żyły główne
- Venae ingulares p. Żyły główne przednie
- » omphalo-mesentericae p. Żyły pępkowo-krezwkowe
- Venae umbilicales p. Żyły pępkowe
- » vitellinae p. Żyły żółtkowe
- Vesicula germinativa 46 (uw.)
- Villi p. Kosmki
- Zaplemnienie 78—80
- » płazów 79
- Zapłodnienie 80—86
- » Ascaris megaloccephala 84
- » heterogeniczne 102—105
- » jeżowców 80—84
- » krzyżowe 102—105
- » a podnieta rozwoju 98—100
- Zarodki ludzkie najmłodsze 362—370
- Zarodkowe listki p. Listki zarodkowe
- Zarodniki 11
- Zatoka brzeżna 229, 238
- » » łożyska 384, 388
- Zbiornik żylny 235
- » » ssaków 239
- Zewnętrzne czynniki, wpływ na rozwój 281—298
- Zespół plazmatyczny (symplasma epitheliale) 353
- Ziarna barwnika 34
- » tłuszczu 34
- Zona pelucida 41
- » radiata 53
- Zrąb kosmka 384
- Żaba**, brózdowanie 114—8
- » jaja 51
- » partenogeneza sztuczna 97
- » polispermiczne zapłodnienie 88, 89
- Żarłacz, jajo 52
- Żebroplawy, wartościowość blastomerów 258—261
- Żółtko jaja 53, 55
- Żyły główne gadów, ptaków, ssaków 234
- Żyły główne przednie 224
- Żyły główne tylne 224
- » pępkowe 347, 374, 391—2
- » pępkowo-krezwkowe 236, 238, 393
- » » » w sznurze pępkowym 392
- Żyły zasadnicze gadów, płazów i ptaków 235
- » żółtkowe 224





POLSKA AKADEMIA NAUK  
BIBLIOTEKA  
Instytutu im. M. Nenckiego

391