

PRZYCZYNEK
do kwestyi powstawania śródbłonków
i ciałek krwi w zarodkach kręgowców.

Przez
Józefa Nusbauma.

~~~~~  
Z trzema tablicami.  
~~~~~

Rzecz przedstawiona na posiedzeniu wydz. matem.-przyr. dnia 4 grudnia 1893 r.;
ref. członek Wierzejski.

W S T Ę P.

W ostatnich latach kwestya rozwoju śródbłonków serca i naczyń krwionośnych oraz ciałek krwi w zarodkach zwierząt kręgowych jest jedną z najbardziej palących w embryologii i histologii. Trudność rozwiązania kwestyi: jakie jest pochodzenie tych elementów morfologicznych w odrębnych przypadkach, stała się powodem, iż ogólne, teoretyczne zapatrywania na ten przedmiot są nader różnorodne, i że do dziś dnia nie udało się jeszcze dojść pod tym względem do ściśle określonego poglądu. Wszelako, dzięki usiłowaniom całego szeregu wytrwałych badaczy, pogląd ogólny na wzmiankowaną kwestyę coraz wyraźniej krystalizuje się i wyłania z zamętu zdań sprzecznych i nieokreślonych. Ostateczne jej rozwiązanie zależy jednak od możliwie licznych, a ścisłych, ponownych obserwacyj, dotyczących się różnych przedstawicieli zwierząt kręgowych. Każdy nowy przyczynek w tej mierze nabiera

przeło szczególniejszej wagi, wiążąc się bowiem z innymi spostrzeżeniami, ułatwia wysnucie teoretycznego wniosku w tej tak trudnej, a doniosłej kwestyi morfologicznej.

Pierwotny cel, jaki sobie założyłem, polegał tylko na zbadaniu powstawania najpierwszych naczyń w zawiązku wątroby u płazów, gdyż pod tym względem wiadomości nasze są dotąd nader skąpe i powierzchowne. Zdawało mi się, że powstawanie śródbłonek serca i większych pni naczyń krwionośnych, oraz pochodzenie najpierwszych ciałek krwi w zarodkach płazów jest już rozwiązane wskutek doskonałych poszukiwań Schwinka ³⁾. Wszelako, gdy zaczął dokładniej przeglądać na swoich preparatach serye skrawków ze stadyum formowania się śródbłonek i ciałek krwi, spostrzegłem w wielu szczegółach różnice pomiędzy moimi preparatami, a rysunkami i opisami, podanymi przez Schwinka. W trakcie zaś pracy mojej pojawiły się rozprawy Rudniewa ⁴⁾ i Houssaya ⁵⁾, w których znów znajdujemy w szczegółach pewne ważne różnice w porównaniu z badaniami Schwinka, przyczem zachodzą także różnice dosyć ważne pomiędzy spostrzeżeniami obu wyżej wymienionych badaczy. Jakkolwiek więc ogólne wyniki poszukiwań Schwinka stwierdzone zostały przez późniejszych badaczy, w szczegółach jednak zdania się rozchodzą, a nawet i co do niektórych zasadniczych punktów nie zgadzają się z sobą. Zniewoliło mię to do ponownego, skrupulatnego rozpatrzenia zasadniczych punktów powstawania śródbłonek i ciałek krwi, a tym sposobem pierwotny mój temat rozszerzył się i zaokrąglił. Było to zresztą niezbędne i z tego względu, iż rozwój pierwszych naczyń wątroby jest jak najbardziej zależny od rozwoju niektórych głównych pni naczyniowych.

Poszukiwania swoje przeprowadziłem wyłącznie na zarodkach żaby płowej (*Rana temporaria*).

Co się tyczy technicznej strony badania, nadmienię, że doskonałe rezultaty osiągnąłem przez zatapianie zarodków w fotoksylinie, a następnie bloczków fotoksylinowych, zawierających zarodki, w parafinie. Skrawki, otrzymane z zatopionych w ten sposób preparatów, są znacznie lepsze w porównaniu z tymi, które pochodzą z zarodków, zatopionych w samej tylko parafinie nawet za użyciem wszelkich środków ostrożności, (t. j. przy bardzo stopniowem przeprowadzaniu preparatów z jednych płynów do drugich). Zauważyłem mianowicie, że zarodki żabie, zwłaszcza we wcześniejszych stadyach rozwoju, leżąc przez kilkanaście godzin w ksylolu i następnie w płynnej parafinie, kurczą się dość znacznie, wskutek czego może tu i owdzie zdarzyć się pewne przemieszczenie elementów komórkowych, zwłaszcza komórek swobodnie spoczywających,

jakiemi są właśnie pierwiastki, z których powstają naczynia i ciałka krwi; prócz tego zaś same komórki kurczą się nieco i zbijają razem, a granice między nimi, w niektórych zwłaszcza okolicach zarodka, stają się dosyć niewyraźne. Natomiast zarodki i larwy zatopione uprzednio w fotoksylinie, a następnie wraz z bloczkami fotoksylinowymi w parafinie, zachowują pierwotną objętość oraz mają nieco większe i wyraźniej odgraniczone komórki. Do utrwalania zarodków okazał się najpraktyczniejszy 3% roztwór kwasu azotowego. Jakkolwiek używałem przeważnie tego środka, porównywałem jednak preparaty tak utrwalone z zachowanymi w sposób odmienny, a mianowicie w cieczy Kleinenberga, w sublimacie i kwasie chromowym. Barwiłem zarodki przeważnie w całości zapomocą karminu boraksowego. Metoda fotoksylinowo-parafinowa ma, jak wiadomo, tę także wielką korzyść, iż pozwala dokładnie określić kierunek skrawków, albowiem przezroczyste (a więc pozwalające nam widzieć położenie zarodków) bloczki fotoksylinowe możemy w dowolnym kierunku wycinać i zatapiać w parafinie.

I. Rozwój śródbłonka (*endothelium*).

A. Własne poszukiwania.

Pierwsze ślady t. z. komórek naczyniowych (Gefässzellen), z których powstaje śródbłonek nader wczesnie pojawiających się żył żółtkowych (Dottervenen) oraz serca, występuje w zarodku, mającym około 2 mm. długości. Komórki te rozwijają się na spodniej stronie ściany entodermi w miejscu, w którym jednowarstwowa, ograniczająca światło przełyku i z walcowatych komórek złożona ścianka wewnętrznego listka zarodkowego przechodzi w wielowarstwową masę tej ostatniej, czyli wyrażając się słowami Schwinka, gdzie „entoblast jelitny“ przechodzi w „entoblast żółtkowy“ („Darmentoblast“, „Dotterentoblast“). Powstają one z tego materiału komórkowego, który w przeważnej części tworzy zawiązek wątroby i mają pochodzenie poczęści parzyste.

Co się tyczy tego, czy komórki naczyniowe powstają z „entoblastu jelitnego“, czy też z „żółtkowego“, to, mojem zdaniem, pytanie to nie daje się rozstrzygnąć w tak stanowczy sposób, jak to twierdzi Schwink, który za wyłączne źródło tych elementów uważa „entoblast żółtkowy“, t. j. masę niewyróżnionego jeszcze i obfitującego w żółtko materiału entodermalnego, jaki znajduje się w tyle poza przełykiem, ograniczonym przez jednowarstwową „entodermę jelitną“. A mianowicie, według moich badań komórki naczyniowe powstają na granicy

obu rodzajów entodermy, w pasie granicznym, który bardzo stopniowo przechodzi z jednej strony w walcowaty, jednowarstwowy nabłonek przełyku, z drugiej zaś w masę entodermy żółtkowej.

Następujące skrawki, poprzeczne i podłużne, przekonywają nas, że komórki naczyniowe rozwijają się z tej pogranicznej okolicy endotermy.

Na przekroju poprzecznym przez zarodek 2 mm. długi w okolicy przyssawki brzusznej widzimy, że rurka nerwowa tylko co się zamknęła (na skrawkach bardziej tylnych tejże seryi w przedniej części ciała rurka nerwowa jest jeszcze niezupełnie zamknięta, wąską szczeliną ze światem zewnętrznym komunikująca). Ścianka przełyku składa się z jednej warstwy wysokich komórek walcowatych; ku dołowi jama przełyku jest silnie zwężona; część ta jest prawdopodobnie zawiązkiem gruczołu tarczowego (*gl. thyreoidea*). Pomiędzy ektoderma i entoderma znajdujemy w dolnej części opisywanego skrawka rozrzucone komórki mezodermy; ta ostatnia zatem nie tworzy w tem miejscu dwu warstw wyraźnych, ograniczających jamę ciała (*coelom*). W tej okolicy zarodka nie znajdujemy jeszcze śladu komórek naczyniowych.

Na skrawkach tejże seryi, tuż poza przyssawkami brzuszniemi, a więc w okolicy przyszłego serca, rurka nerwowa jest jeszcze otwarta na zewnątrz za pośrednictwem wąskiej szczeliny, a entoderma, ograniczająca przełyk, ma w dolnej swej części tę ważną właściwość, że posiada charakter przejściowy od „entodermy jelitnej“ do „żółtkowej“. Rozpatrzmy bliżej dolną część takiego skrawka z okolicy tuż poza przyssawką brzuszną (p. Fig. 1). Listek zarodkowy zewnętrzny (*ec*) składa się tu z dwóch warstw komórek, miejscami zaś nawet z trzech. Celomatyczne worki mezodermy (*m*) nie zetknęły się jeszcze z sobą w tem miejscu na linii środkowej brzucha, wskutek czego istnieje jeszcze tutaj dosyć znaczna część pierwotnej jamy ciała. Tak trzewiowy, jak i ścienny listek mezodermy składa się z jednej warstwy komórek, przy czem w warstwie ściennej komórki są znacznie niższe niż w trzewiowej. Grubość obu warstw nie jest zresztą wszędzie jednakowa; tak w warstwie ściennej, jakoteż w trzewiowej, znajdujemy tu i owdzie zgrubienia od strony wewnętrznej (t. j. na powierzchniach, ograniczających wtórną jamę ciała), miejscami zaś zgrubienia obu warstw łączą się z sobą, tworząc czasowo istniejące mostki, spoidła pomiędzy obiema warstwami. Pomiędzy warstwą trzewiową mezodermy i ścianką entodermalną znajduje się dosyć znaczna przestrzeń — szczelina, zarówno jak i pomiędzy warstwą ścienną i ektoderma. Górna i środkowa część ścianki entodermalnej (*en*) składa się na opisywanym skrawku z jednej warstwy wy-

sokich, walcowatych komórek, których jądra spoczywają na różnych poziomach; granice pomiędzy sąsiednimi komórkami są dosyć wyraźne, zwłaszcza od strony wewnętrznej, t. j. od strony światła przełyku. Dolna, brzuszna część ścianki entodermalnej, wyobrażona na opisywanej Fig. 1-ej, jest początkiem pasu pogranicznego pomiędzy jednowarstwową a wielowarstwową częścią entodermi i tu właśnie oddzielają się od niej najpierwsze komórki naczyniowe. Skrawek, wyobrażony na Fig. 1 nie przeszedł zupełnie prostodadle do długiej osi zarodka, lecz nieco ukośnie i dlatego też po obu stronach obraz wygląda nieco odmiennie. Po lewej stronie, jak widzimy, dolna część ścianki entodermalnej składa się tu i owdzie z dwu, a nawet z trzech warstw komórek, tworzących całość jednorodną. Po prawej zaś stronie znajdujemy nieregularne grupy komórek, miejscami oddzielone już od warstwy walcowatych komórek entodermi, miejscami zaś związane jeszcze z niemi. Z tych grup elementów entodermalnych (*kn*) powstają komórki naczyniowe, które bądźto pojedynczo, bądźto niewielkimi grupkami oddzielają się od nich; na Fig. 1 widzimy po prawej stronie u góry grupę komórek naczyniowych, zupełnie prawie oddzielonych od reszty, po lewej jedną z nich zupełnie już swobodną. Komórki naczyniowe oddzielają się przeważnie po prawej i lewej stronie dolnej ścianki entodermi w miejscu, znajdującem się, jak powiedzieliśmy, na pograniczu jednowarstwowego i wielowarstwowego oddziału entodermi. W dolnej części ścianki tej okolicy entodermi znajdujemy bardzo często jądra w stadium karyokinetycznego dzielenia się, co pokazuje, że proliferacya komórek odbywa się tu dosyć energicznie. Na Fig. 2 widzimy n. p. część tej ścianki, a w jednej z komórek jądro w stadium diaster.

Tworzenie się komórek naczyniowych odbywa się, jak powiedzieliśmy, na granicy „entodermi jelitnej“ i „żółtkowej“, t. j. w okolicy formowania się zawiązka wątroby, co można widzieć dokładnie na szeregu skrawków strzałkowych, t. j. podłużnych, grzbieto-brzusznych.

Otóż zawiązek wątroby wygląda pierwotnie jako wypuklina ścianki jednowarstwowowej entodermi (t. j. jelitnej), skierowana ślepym swym końcem ku dołowi i nieco ku tyłowi, jak to widać na Fig. 3. Figura ta wyobraża część średnią i brzusznią skrawka strzałkowego przez zarodek, mający około 2 mm. długości. Jak widzimy, ścianka przełyku składa się tu z warstwy walcowatego nabłonka; od strony tylnej, t. j. od strony endodermi żółtkowej (*eż*) nie zupełnie wyróżniona jest warstwa komórek walcowatych, a mianowicie bez wyraźnej granicy przechodzi w masę entodermi żółtkowej, jakkolwiek od strony światła przełyku widoczne są granice sąsiednich komórek walcowatych. Zawiązek wą-

troby (*h*) jest wypukliną workowatą, skierowaną, jak powiedzieliśmy, ślepym końcem w tył i ku dołowi; przednia ścianka tego zawiązka utworzona jest, jak widzimy, z wysokiego nabłonka walcowatego. Zwracamy uwagę na to, że na środku tej ścianki komórki są najwyższe i miejscami tworzą tu nawet dwie warstwy. Jeśli teraz porównamy ten skrawek, pochodzący z linii środkowej ciała zarodka, ze skrawkami bardziej bocznymi, to zauważymy, że wypuklina wątroby jest ku obwodowi coraz krótsza, a wreszcie w częściach, bliższych brzegu ciała, wcale już jej nie znajdujemy. Wyżej wzmiankowane zgrubienie, które widzimy z przodu na środku ścianki zawiązka wątroby, staje się coraz wyraźniejsze, im bliżej bocznych części zarodka, gdzie wreszcie przechodzi w miejsca, w których odbywa się proliferacja komórek entodermy, produkujących komórki naczyniowe. Dla wyjaśnienia tych stosunków zwracamy uwagę czytelnika na fig. 4 i 5, pochodzące z tejże seryj co i fig. 3, ale z okolic bardziej skrajnych. A mianowicie, na fig. 4 widzimy, że wypuklina, będąca zawiązkiem wątroby (*h*), jest krótsza niż na fig. 3 i światło jej jest węższe; przednia jej ścianka jest na środku nieco więcej zgrubiała; znajdujemy w niej dwie do trzech warstw komórek. Na tejże figurze, jak i na poprzedniej, widzimy prócz tego ścienną i trzewiową warstwę mezodermy (*p. m.*, *v. m.*). Pomiędzy warstwą trzewiową mezodermy (*v. m.*), a wzmiankowaną zgrubiałą częścią entodermalnej ścianki zawiązka wątroby znajdujemy grupę komórek *k. n.*, które, jak się okazuje z porównania tych skrawków z bardziej skrajnymi, są komórkami naczyniowymi. Na fig. 5 widzimy, że wypuklina wątroby wcale prawie nie istnieje; zamiast głębokiej kieszeni znajdujemy tu tylko lejkowate zagłębienie, ograniczone od dołu i od tyłu „entoblastem żółtkowym“. Otóż pomiędzy trzewiową warstwę mezodermy, a entoblastem, ograniczającym od przodu owo zagłębienie lejkowate widzimy komórki naczyniowe (*k. n.*), oddzielające się od ścianki entodermalnej. Tu jest właśnie z każdej strony główne krytyczne miejsce oddzielania się komórek naczyniowych. Miejsce to rozpatrzmy szczegółowiej pod znacznie szerszymi powiększeniami na fig. 6 i 7 odrysowanych z części skrawków strzałkowych z dwu rozmaitych seryj przecięć przez zarodki, z których jeden (fig. 6) jest cokolwiek młodszy, drugi (fig. 7) cokolwiek starszy aniżeli zarodek, z którego pochodzą skrawki, odrysowane na wyżej rozpatrzonych fig. 3, 4 i 5.

Na fig. 6 znajdujemy, co następuje. Ścianka entodermalna przełyku utworzona jest z warstwy wysokich, walcowatych komórek (*en.*). W miejscu, gdzie dolna część tej ścianki przechodzi w entoblast żółtkowy, składa się ona z dwu do trzech warstw komórek; jest to właśnie pas pograniczny pomiędzy entoblastem jelitnym i żółtkowym. W miejscu

tem widzimy, że na stronie spodniej, zwróconej ku szczelinie pomiędzy entoderma i trzewiową warstwą mezodermy, znajdują się drobniejsze komórki wielokątne, i od nich to właśnie oddzielają się mniej lub więcej luźne grupy komórek naczyniowych (*k. n.*), wrastające ku przodowi we wzmiankowaną szczelinę. Tuż przy entodermie komórki te są bardziej skupione, im zaś dalej ku przodowi, tem luźniej i nieregularniej są nagromadzone. Warstwa trzewiowa (*v. m.*) mezodermy składa się tu z wysokich walcowatych komórek, regularnie ułożonych. Ku tyłowi warstwa ta staje się mniej regularną i zwykle tak szczelnie przylega do entoblastu (żółtkowego), że nie można zauważyć pomiędzy niemi wyraźnej granicy. Warstwa ścienna (*p. m.*) mezodermy, utworzona z komórek spłaszczonych, odstaje znacznie od trzewiowej w części przedniej zarodka, ku tyłowi zaś szczelnie przylega do tej ostatniej, tak że zwykle w tem miejscu nie można w tem stadium rozwoju odróżnić granicy pomiędzy obiema warstwami mezodermy, jakoteż pomiędzy mezoderma i entoderma. Komórki naczyniowe oddzielają się jednak, jak widzimy na opisywanej fig. 6, z przodu, oraz powyżej miejsca, w którym granica pomiędzy wspomnianymi warstwami staje się niewidoczna, wobec czego entodermalne pochodzenie tych komórek nie ulega najmniejszej wątpliwości.

Na fig. 7, wyobrażającej części przekroju strzałkowego przez zarodek nieco starszy i przytem z okolicy nieco bliższej brzegu, jeszcze lepiej widzieć możemy formowanie się komórek naczyniowych. Ścianka przełyku składa się tu z warstwy wysokich walcowatych komórek. Ku tyłowi grubieje ona, staje się dwu i trzywarstwową i przechodzi w masę komórek „entoblastu żółtkowego“; otóż na granicy pomiędzy obu rodzajami entoblastu widzimy formowanie się komórek naczyniowych. W miejscu tem oddzielają się od entoblastu komórki naczyniowe (*k. n.*) pojedynczo lub grupami i wstępują do obszernej jamy pomiędzy entoderma i trzewiową warstwą mezodermy. Widzimy tu niektóre komórki oddzielone wyraźnym konturem od reszty i prawie swobodne, inne są oddzielone od sąsiednich bocznych, ale od wewnętrznych jeszcze nie są odgraniczone. W jądrach komórkowych tej okolicy entoblastu znajdujemy często figury karyokinetyczne, przyczem układ ich pokazuje, że komórki dzielą się tu nie tylko w kierunku długości ścianki entodermalnej, ale również i w kierunku jej grubości. Bardzo często, jak to również można widzieć na opisywanej figurze, oddzielają się niewielkie grupy niewyróżnionych jeszcze komórek naczyniowych, a przynajmniej nie wykazujących wyraźnych granic; dopiero po zupełnem oddzieleniu się od entodermy, grupy te rozpadają się na pojedyncze komórki. Grupy te zawierają zwykle po dwa, trzy jądra; zanim oddzielają się od ento-

dermy, odgraniczone są jedne od drugich wskutek tego, że na ich obwodzie gromadzą się delikatne ziarnka barwikowe; w miarę jednak tego, jak stają się swobodne, znika w nich barwik w mniejszym lub większym stopniu. Granice pomiędzy walcowatymi komórkami entodermy są również widoczne dla tego, że na obwodzie komórek, a mianowicie głównie w bliskości ich nasad i wierzchołków nagromadzony jest barwik drobnoziarnisty. Co się tyczy mezodermy, to warstwa jej trzewiowa składa się na opisywanym skrawku z wysokich komórek walcowatych u nasady wyraźnie odgraniczonych przez barwik; warstwa zaś ścienna składa się z komórek znacznie niższych, przypłaszczonej; ku tyłowi obie te warstwy nie wyraźnie się oddzielają od siebie. Na znacznej przestrzeni w tyle po za miejscem formowania się komórek naczyniowych odróżnić można szczelinę, odgraniczającą entodermę od mezodermy.

Dla poznania źródła komórek naczyniowych, nadzwyczaj jest pożyteczne rozpatrzenie szeregu skrawków poprzecznych przez zarodki nieco starszego wieku, aniżeli przedstawiony na fig. 8, a mianowicie przez zarodki, dosięgające 2, 5 do 4, 5 mm. długości. Na skrawkach tych widać nie tylko oddzielanie się komórek naczyniowych od entodermy, ale także przemiany, jakimi one podlegają w okolicach położonych coraz bardziej ku przodowi zarodka, dokąd przenikają po oddzieleniu się od entodermy, dla formowania śródbłonna naczyń żółtkowych i serca.

I tak, w tylnej części przelyku, na granicy z entoblastem żółtkowym, gdzie brzuszna ścianka przelyku okazuje wielowarstwowe skupienie entodermy, widzimy na wielką skalę odbywające się formowanie komórek naczyniowych. Wyobraża nam to mianowicie fig. 8. Ta ostatnia pochodzi z dolnej części skrawka poprzecznego w okolicy formowania się komórek naczyniowych. Listek zarodkowy zewnętrzny składa się tu ze znanych dwu warstw komórek, z których zewnętrzne są sześciennie, wewnętrzne przypłaszczone i rzadziej ułożone. Celomatyczne worki mezodermy stykają się z sobą w linii środkowej brzucha, lecz jamy ich nie są zlane, a w miejscu zetknięcia się ścianek obu worków istnieje wyraźna granica. Warstwa trzewiowa mezodermy jest znacznie grubsza aniżeli ścienna; pierwsza przewyższa miejscami do trzech razy grubość ostatniej. Szczelina (*coel.*) zawarta pomiędzy obiema temi warstwami, czyli wtórna jama ciała nie jest wszędzie jednakowo obszerna, ponieważ i grubość samych ścianek mezodermy jest w różnych miejscach rozmaita. W częściach bocznych listek trzewiowy mezodermy przylega dosyć szczelnie do entodermy, na brzusznej zaś stronie dzieje się zupełnie co innego. A mianowicie, jak to widać na fig. 8, listek

trzewiowy mezodermy odstaje tu silnie od entodermy, tak że tworzy się pomiędzy nimi dosyć obszerna jama. W tę ostatnią wstępują komórki naczyniowe, oddzielające się od brzusznej ściany entodermy w wyżej wzmiankowanej okolicy. Jama ta jest bardzo wyraźnie ograniczona, do czego przyczynia się okoliczność, iż w komórkach entodermy barwik jest najczęściej zebrany w opisywanem stadyum rozwoju przeważnie na powierzchni zewnętrznej, w komórkach zaś listka trzewiowego na wewnętrznej, t. j. zwróconej ku entodermie. Pozwala to między innymi doskonale odróżnić granice pomiędzy entoderma i mezoderma w częściach bocznych ciała zarodka, jak również i pomiędzy komórkami naczyniowymi, nagromadzonymi w wspomnianej jamie a ścianką trzewiową mezodermy na brzusznej stronie ciała. Ścianka entodermy, utworzona w swych częściach bocznych z jednej warstwy wysokich komórek, przechodzi ku dołowi w ściankę wielowarstwową, a z tej ostatniej, przenikającej w postaci jakby tępego klina do wnętrza wspomnianej jamy, powstają na jej spodniej i zewnętrznej powierzchni komórki naczyniowe (*k. n.*). A mianowicie, jak widzimy na rysunku, dolna zewnętrzna powierzchnia ścianki entodermalnej nie jest ograniczona równym konturem, lecz przechodzi bezpośrednio w nieregularne skupienie komórkowe, tworzące rodzaj sieci jednostajnej, a to w skutek tego, iż granice pomiędzy oddzielnymi komórkami nie są widzialne. Sieć tę tworzą komórki naczyniowe. Oddzielanie się komórek naczyniowych odbywa się głównie po bokach wzmiankowanej brzusznej ścianki entodermy, w środku oddziela się znacznie mniej komórek, tak że gdy po bokach występuje wspomniana jakby sieć komórek naczyniowych, to na samej linii środkowej wcale prawie nie widzimy jej, tutaj bowiem komórki naczyniowe przylegają do ścianki entodermy w miarę, jak się od niej oddzielają.

Nadzwyczaj ciekawy obraz widzimy na skrawku z tejże seryi, ale z okolicy nieco bliższej przodu, aniżeli skrawek ostatnio omówiony. Widzimy tutaj (p. fig. 9), że celomatyczne worki mezodermy zlały się z sobą całkowicie, tak że wtórna jama ciała jest jednociągłą szczeliną. Przestrzeń, zawarta pomiędzy entoderma i trzewiową warstwą mezodermy na brzusznej stronie ciała, jest tu stosunkowo bardzo obszerna, mniej więcej na przekroju czworokątna. Ścianka entodermalna utworzona jest tu na stronie brzusznej, podobnie jak i z boków, przez jedną warstwę wysokich, walcowatych komórek. Barwik skupiony jest w tych komórkach przeważnie na dolnej, zewnętrznej ich powierzchni, t. j. na zwróconej ku wzmiankowanej przestrzeni, wskutek czego ścianka entodermalna odgraniczona jest nader wyraźnym, ciemnym konturem od komórek naczyniowych, mieszczących się w powyższej przestrzeni. Na skrawku tym siatkowaty układ komórek naczyniowych jest doskonale

widoczny. Komórki naczyniowe (*k. n.*) posiadają liczne wyrostki, którymi łączą się wzajemnie, przyczem granice pomiędzy oddzielnymi komórkami tak są niewyraźne, iż po większej części całe to skupienie sprawia wrażenie jednociągłej sieci plazmatycznej z pogrążonemi w niej jądrami.

Nie przedstawiamy na rysunkach kilku innych interesujących skrawków z tejże seryi, z okolicy jeszcze bardziej ku przodowi położonej, a zaznaczymy tylko, że na skrawkach tych można zauważyć stopniowe rozstępowanie się komórek sieci i zlewanie się mniejszych, nieregularnych przestrzeni, ograniczonych przez komórki te—w większe jamy, tak że wreszcie na skrawkach jeszcze bliższych przodu, a mianowicie z okolicy tuż po za granicą przyssawek brzusznych, znajdujemy dwa obszerne światła naczyniowe, ograniczone przez warstwę komórek, niezupełnie regularnie z sobą połączonych, a będących śródbłonkową ścianką tych naczyń. Naczynia, o których mowa, będące najwcześniej zjawiającymi się pniami naczyniowymi, są tak zwanemi przez Goettego „żyłami żółtkowemi“.

Zawiązki owych naczyń widzimy na fig. 10, wyobrażającej dolną część skrawka tejże seryi z okolicy tuż po za tylną przyssawką brzuszną. Na skrawku tym entoderma brzusznej strony jest mocno zgrubiała, złożona po większej części z trzech warstw komórek; pomiędzy ścienną i trzewiową warstwą mezodermy istnieje dosyć znaczna przestrzeń. W jamie, zawartej pomiędzy brzuszną ścianką przełyku i trzewiową warstwą mezodermy, znajdujemy światła dwu żył żółtkowych (*d. v.*), mniej więcej o postaci okrągło-owalnej; ścianka tych żył składa się z warstwy sześciennie-splaszczonych komórek śródbłonka. W środku między ściankami naczyniowemi znajdujemy jeszcze w tem stadyum skupienie łączących je komórek, jako szczątek jednociągłej sieci naczyniowej, którą widzieliśmy na skrawkach tejże seryi, lecz w okolicy bardziej ku tyłowi położonej; w nieco późniejszych stadyach oba zawiązki żył żółtkowych rozbiegają się i oddalają od siebie aż do samej nasady.

Rozpatrując przekroje z okolic jeszcze bliższych przodu aniżeli na skrawku, odrysowanym na fig. 10, znajdujemy stopniowe rozstępowanie się komórek w części środkowej, łączącej z sobą oba zawiązki żył żółtkowych i wreszcie na wysokości przyssawki brzusznej znajdujemy na przekroju jeden tylko woreczek śródbłonkowy, będący zawiązkiem zatoki żyłnej (*sinus venosus*), a bardziej ku przodowi zawiązkiem śródbłonkowej ściany samego serca. Stosunki te wyobrażone są na fig. 11, 12 i 13, gdzie w konturze odrysowana jest na przekroju poprzecznym jama, zawierająca przyszłe serce, a wewnątrz śródbłonkowe ścianki, utworzone z komórek naczyniowych; figury te wyobrażają części skraw-

ków z okolic coraz bardziej ku przodowi położonych. Na fig. 11 widzimy dwa światła żył żółtkowych (*d. v.*), a pośrodku pomiędzy nimi wskutek rozstąpienia się komórek małe światło nieregularne zatoki żylniej (*s. v.*). Na fig. 12 znajdujemy jeszcze wyraźniejsze trzy światła oddzielone od siebie dwiema niezupełnemi przegródkami, wreszcie na fig. 13 widzimy już jedną rurkę śródbłonkową, spłaszczoną w kierunku grzbieto-brzusznym i ograniczoną przez jedną warstwę nieregularnych komórek; jest to już śródbłonkowa ścianka serca.

Rozpatrzony wyżej szereg skrawków poprzecznych, oraz inne pośrednie nie odrysowane pokazują, że tylna ścianka zatoki żylniej, t. j. tylnego oddziału serca, do którego uchodzą żyły żółtkowe, jest z początku ku tyłowi nieco wypukłona i przypada cokolwiek poza nasadą obu żył żółtkowych, pomiędzy temi ostatnimi. Najważniejszy jednak wynik z porównania szeregu wspomnianych skrawków jest ten, że formowanie się śródbłonka żył żółtkowych wyprzedza nieco tworzenie się endotelialnej ścianki serca i że tę ostatnią można uważać jako powstającą ze zlewania się przednich końców obu żył żółtkowych.

Jakkolwiek komórki naczyniowe rozwijają się głównie z tej części entodermy, która znajduje się na pograniczu oddziału jednowarstwowego, ograniczającego jamę przełyku (czyli „entoblastu jelitnego“) i wielowarstwowego, bogatego w żółtko odżywcze (czyli „entoblastu żółtkowego“), niemniej przeto mam pewne dane, wskazujące, że prawdopodobnie i w jednowarstwowym oddziale entodermy rozwijają się w części komórki naczyniowe, a mianowicie komórki, formujące zapewne śródbłonek naczyń, znajdujących się z przodu zawiązka sercowego, a więc np. naczyń łuków skrzelowych, a przynajmniej przyczyniające się do rozrostu tych naczyń. Tworzenie się tych komórek widzieć można u zarodków, dosięgających około 2 mm. długości, na środkowej linii brzusznej ścianki przełyku w okolicy tylnej części przyssawki brzusznej, a zwłaszcza nieco w tyle po za nią.

Począwszy od 25 skrawka od przodu (grubość skrawków 0.015 mm.) obserwować można mniej więcej na przestrzeni 6—8 skrawków proliferację wzmiankowanych komórek na ścianie przełyku. Fig. 15 wyobraża część jednego z tych skrawków. Na linii środkowej pomiędzy ektoderma i ścianką przełyku nie znajdujemy mezodermy, widać ją tylko z boków, gdzie nie tworzy przytem wyraźnych i regularnych dwu warstw, lecz składa się z komórek nieregularnie nagromadzonych. Jak widzimy na rysunku, entodermalna ścianka przełyku, która w częściach bocznych utworzona jest z jednej warstwy komórek, zgrubiała jest na środkowej linii brzusznej swej powierzchni; w miejscu tem entoderma składa się z 2—3 warstw komórek. W obwodowych częściach

tych komórek barwik nagromadzony jest w większej ilości aniżeli wewnątrz, co pozwala mniej lub więcej wyraźnie odróżniać granice pojedynczych komórek. Po lewej stronie widzimy na rysunku dwie entodermalne komórki zaokrąglone, jakby wolne zupełnie, lecz ściśle przylegające do reszty. W jednej z komórek ścianki entodermalnej widzimy wrzeciono jądrowe, którego kierunek pokazuje, że podział komórki odbywa się nie w kierunku stycznej, lecz w kierunku grubości ścianki. Komórki, oddzielające się od ścianki przełyku, dają niewątpliwie materiały śródbłonom naczyń przedniej okolicy zarodka.

Nauczające są także pod tym względem skrawki z okolicy tuż po za przyssawką tylną, np. skrawek, przedstawiony na fig. 16, pochodzący z tejże seryi, co i wyobrażony na figurze poprzedzającej. Na fig. 16 widać co następuje. Pomiedzy ektodermą i entodermą istnieje tutaj na środkowej linii brzusznej części zarodka listek środkowy, składający się z warstwy ściennej i trzewiowej. Entoderma w częściach obwodowych brzusznej ściany (podobnie jak z boku i na grzbiecie) przełyku utworzona jest z jednej warstwy komórek walcowatych, na linii zaś środkowej brzucha jest zgrubiała i złożona z 2—3 warstw komórek o nieregularnym układzie. I tu także barwik, nagromadzony przeważnie w częściach obwodowych komórek, pozwala nam zauważyć granice pomiędzy nimi, lub pomiędzy ich grupami. Niektóre z komórek na zewnętrznej powierzchni entodermi tworzą nieregularne występy protoplazmatyczne w kierunku na zewnątrz, jak to widzimy z lewej strony opisywanego rysunku. Obecność owych występów, oraz swobodnych komórek (p. fig. 16) w sąsiedztwie zgrubienia, a także koryokinezy niektórych jąder (na skrawku, wyobrażonym na fig. 16, nie są one widoczne) w zgrubieniu ścianki przełykowej dowodzą, że prawdopodobnie oddzielają się tu komórki naczyniowe. W inny sposób trudno wytłumaczyć sobie powyższe obrazy; wątpliwe jest bardzo, aby owe zgrubienie miało związek z związkiem gruczołu tarczowego (*gl. thyreoidea*), który powstaje przecie u płazów nie jako zgrubienie, lecz jako rowek na środkowej linii brzusznej ściany przełyku, jak to wiemy z badań W. Müllera¹⁾ i Goettgego²⁾. Zresztą w stadium nieco późniejszym we wzmiankowanej okolicy przełyku znajdujemy znowu jedną tylko warstwę komórek walcowatych, a w przestrzeni pomiędzy entodermą i mezodermą—komórki naczyniowe, pozostające w związku z komórkami bardziej tylnymi, formującymi śródbłonek serca. Jest więc bardzo prawdopodobne, że komórki, oddzielające się od ścianki przełyku w wzmiankowanej okolicy, dostarczają materiały do formowania się lub przynajmniej rozrastania się śródbłonna naczyń łuków skrzelowych.

B. Porównanie własnych poszukiwań ze spostrzeżeniami innych autorów.

Nad rozwojem śródbłonka serca i naczyń u płazów pracowało dosyć wielu uczonych, a jakkolwiek wyniki ogólne są zgodne o tyle, że wszyscy prawie przyjmują entodermalne pochodzenie śródbłonków, to jednak pod wieloma względami nie małej wagi — nie zgadzają się ze sobą.

A. Goette⁶⁾ w pracy swojej z r. 1869 nad rozwojem *Bombinator igneus* dochodzi do wniosku, z którym w części zgadzają się nasze poszukiwania, a mianowicie, że żyły żółtkowe wyprzedzają w swem powstawaniu tworzenie się śródbłonka sercowego i że powstają w okolicy przyszłej wątroby z entodermy żółtkowej. Błędem jednak jest twierdzenie Goettego, że żyły te są z początku pełne, t. j. wypełnione przyszłemi ciałkami i krwi, czyli zmodyfikowanemi komórkami żółtkowemi i że dopiero później stają się jamiste, t. j. przeobrażają się w rurki o własnych ściankach. Ze zrastania się tych rurek na przodzie tworzy się na linii środkowej pod brzuszną ścianką przetyku rurka sercowa.

Następnie w roku 1875 w słynnej i wielkiej swojej monografii o rozwoju *Bombinator igneus* Goette opisuje znów powstawanie śródbłonków, przyczem nie wyłącza możliwości współdziałania trzewiowej warstwy mezodermy w tworzeniu się komórek naczyńiowych. Na fig. 133 tab. VII wielkiego swego atlasu Goette przedstawia dwie płytki komórkowe, oddzielające się z brzusznej części entodermalnej ścianki przetyku; płytki te mają służyć, według niego, za materiał do uformowania śródbłonka serca. Jest to jedyny rysunek w atlasie Goettego, na którym autor niemiecki przedstawia związek śródbłonka serca z entodermą, ale rysunek ten jest tak silnie schematyzowany — na co już był zwrócił słuszną uwagę C. Rabl⁷⁾, że nie może służyć bynajmniej za dowód przekonywujący. Zresztą żaden z późniejszych badaczy nie obserwował faktycznie takiej pary płytek entodermalnych, formujących jakoby śródbłonek serca.

Na str. 747 czytamy u Goettego ustęp, z którego wynika, że autor uważa błędnie śródbłonkową ściankę żył żółtkowo-jelitnych za pochodzącą z listka trzewiowego mezodermy.

Pomijamy pracę Oellachera⁸⁾, który wywodzi śródbłonek serca z masy komórkowej, spoczywającej w miejscu przyszłej jamy sercowej, lecz nie określa bliżej pochodzenia tej masy ze względu na listki zarodkowe. Nieco szczegółowiej zatrzymamy zaś nad badaniami Rabla⁷⁾,

który opisał powstawanie śródbłonka serca u płazów ogoniastych, a mianowicie u salamandry.

Rabl twierdzi, nie z zupełną atoli pewnością, że śródbłonek serca u zarodków salamandry tworzy się samodzielnie z nabłonka brzusznej ścianki jelita przedniego, wskutek oddzielania się od tego nabłonka trójkątnej (na przecięciu poprzecznym) grupy komórek.

Na fig. 6 (tab. XV) pracy swojej Rabl rysuje ową grupę komórek, będących zawiązkiem śródbłonka serca i oświadcza (str. 258), że pomimo wielu usiłowań nie udało mu się z zupełną pewnością określić źródła tych komórek.

Co się tyczy żył żółtkowych, to Rabl twierdzi, że ich śródbłonek pochodzi bezpośrednio ze śródbłonka woreczka sercowego, który tym sposobem poprzedza co do czasu rozwoju śródbłonek żył żółtkowych.

Niepewność co do źródła śródbłonka sercowego znajdujemy też w późniejszej pracy Rabla⁹⁾ z r. 1889. W pierwszej swej pracy Rabl tylko z pewnym stopniem prawdopodobieństwa wywodzi komórki naczyniowe z entodermy, nie wyłączając możliwości współdziałania mezodermy, w ostatniej zaś pracy wywodzi je z trzewiowej warstwy mezodermy, nie wyłączając znów możliwości współdziałania elementów żółtkowych, a więc entodermalnych! Zobaczmy niżej, że inni badacze o wiele szczęśliwiej rozwiązali kwestyę pochodzenia śródbłonka komórek naczyniowych u płazów i ryb spoudustych.

Co się tyczy płazów, to najdokładniejsze z dotąd istniejących są poszukiwania Schwinka³⁾. Schwink badał rozwój wzmiankowanych tworów tak u płazów ogoniastych, jak i u bezogonowych. Wyniki, do których ja doszedłem, zgadzają się w ogólności z rezultatami, osiągniętymi przez Schwinka, w licznych szczegółach jednak mogłem tu i owdzie dopełnić spostrzeżenia tego autora, a co ważniejsza, przekonałem się, że rezultaty, osiągnięte przeze mnie, bardziej się zgadzają co do niektórych szczegółów z tem, co podaje Schwink, aniżeli z danymi, które znajdujemy w pracy Rudniewa⁴⁾, ogłoszonej w dwa lata później, aniżeli rozprawa Schwinka. Dla tych więc powodów muszę się nieco bliżej zatrzymać nad wynikami badań dwóch ostatnio wymienionych uczonych, aby w ten sposób mógł je porównać z własnymi, wyżej podanymi rezultatami.

Przytoczywszy szereg powodów, dla których nie można przypisywać u płazów mezodermie udziału w wytwarzaniu komórek naczyniowych, Schwink rozpatruje bliżej stosunki pomiędzy komórkami naczyniowymi i etnobląstem. Przedewszystkiem zaś zaznacza różnicę pomiędzy etnobląstem jednowarstwowym, o charakterze nabłonka, tworzącym ścianę przelyku i wielowarstwowym, niewyróżnionym, będącym niejako mate-

ryałem odżywczym. Dwa te rodzaje entoblastu Schwink oznacza mianem „Darmentoblast“ i „Dotterentoblast“, jak to już mieliśmy sposobność wyżej przytoczyć.

Wyłączając w zupełności udział mezodermy i entodermy jelitnej w tworzeniu komórek naczyniowych, Schwink znajduje jedyne źródło dla nich w entodermie żółtkowej; dowody bezpośrednie, przytoczone przez autora, są następujące.

Schwink zwraca uwagę na to, że entoblast żółtkowy utworzony jest z „wielu pokładów komórek uwarstwionych“, przyczem w najzewnętrznijszym pasie tego entoblastu—jądra, a wraz z nimi i komórki, występują wskutek energiczniejszego dzielenia się w większej ilości, aniżeli w środku masy żółtkowej. „Komórki naczyniowe mogą przeto wprost powstawać w taki sposób, iż najzewnętrznijšie komórki entoblastu żółtkowego oddzielają się od dotychczasowego skupienia komórkowego i zaczynają się poruszać samodzielnie. Za takim procesem przemawiają faktycznie liczne wyrostki opatrzone jądrami, które pozostają w mniej lub więcej luźnym związku z entoblastem żółtkowym. Na związek przyczynowy pomiędzy komórkami naczyniowymi i entoblastem żółtkowym wskazują te wyrostki osobiwie dlatego, iż nadzwyczaj często pozostają w związku z wyrostkami niewątpliwych komórek naczyniowych“. Za pochodzeniem komórek naczyniowych z entoblastu żółtkowego przemawia dalej, według Schwinka, obecność zatok i nacięć na obwodzie entoblastu żółtkowego, w skutek rozluźniania się jego elementów komórkowych. Za ważny dowód poczytuje też Schwink obecność figur dzielenia się w jądrach komórek żółtkowych. Osobiwie ważnem pod tym względem są te, rzadkie wprawdzie przypadki, zaobserwowane przez Schwinka, w których jednakowe fazy podziału zachodzą w jądrze, spoczywającym w żółtku, oraz w jądrze sąsiedniej, wolnej komórki.

Spostrzeżenia Schwinka i moje zgadzają się z sobą co do głównego punktu, a mianowicie co do tego, że obaj wywodziemy komórki naczyniowe z wewnętrznego listka zarodkowego, gdy jednak Schwink przyjmuje, że komórki te tworzą się wyłącznie z entoblastu żółtkowego, to moje poszukiwania, wyżej przytoczone, pokazują, że powstają one w miejscu pogranicznym, nie mającym ani charakteru typowego entoblastu jelitnego, ani też entoblastu żółtkowego, a mianowicie tworzą się z boków tej okolicy brzusznej części entodermy, z której następnie pochodzi woreczek wątroby. Prócz tego zaś poszukiwania moje doprowadzają mię do wniosku, że nawet w okolicy typowego entoblastu jelitnego, a mianowicie na brzusznej stronie przetyku odbywa się proliferacja komórek, które według wszelkiego prawdopodobieństwa przyczyniają się

do rozrostu śródbłonna naczyń na przodzie zawiązka sercowego. Pod tym względem badania moje nad rozwojem żaby, różniąc się od poszukiwań Schwinka nad rozwojem trytona alpejskiego, salamandry czarnej, *Rana fusca* i *Bufo vulgaris*, są zgodne ze spostrzeżeniami embryologa francuskiego Fryderyka Houssay'a⁵⁾. Uczony ten w pracy swojej z r. 1893 nad rozwojem axolotla przyjmuje udział tak „Dotterentoblastu“, jak i „Darmentoblastu“ w rozwoju naczyń krwionośnych i słusznie bardzo twierdzi, że wogóle bezzasadnym jest upatrywanie tak wielkiej różnicy morfologicznej pomiędzy obu tymi rodzajami entodermi, jak to przyjmuje Schwink. Spostrzeżenia bezpośrednie doprowadziły Houssay'a do wniosku, że „cały układ krwionośny głowy rozwija się z entoblastu jelitnego, zupełnie tak samo, jak układ krwionośny tułowia rozwija się z entoblastu żółtkowego“.

Co się jednak tyczy sposobu formowania się ścianki śródbłonkowej z komórek naczyniowych, to ani Schwink u płazów ogoniastych i bezogonowych, ani ja u żaby nie mogliśmy zauważyć stosunków, jakie pod tym względem Houssay podaje dla axlotla, a mianowicie, uczony francuski twierdzi, że z entodermi odosobniają się pierwotnie pełne sznurki komórkowe, w których następnie obwodowa warstwa komórek wyróżnia się i tworzy śródbłonek naczyniowy, gdy tymczasem komórki osiowe rozluźniając się, zamieniają się na ciała krwi. U form, zbadanych przez Schwinka, jakoteż u żaby, według moich spostrzeżeń, powstawanie naczyń wyprzedza rozwój ciałek krwi i pierwsze są przez pewien czas pustymi rurkami śródbłonkowymi. Do przedmiotu tego powrócimy jeszcze zresztą w dalszych częściach pracy niniejszej, a teraz musimy jeszcze omówić poszukiwania Rudniewa. Rudniew⁴⁾ dochodzi w ogólności do takich samych rezultatów jak i Schwink, praca jego jednak zawiera rysunki napół schematyczne i co do niektórych punktów jest niejasna.

Główna różnica wyników, do których dochodzi Rudniew, w porównaniu z rezultatami, osiągniętymi przez Schwinka, daje się sprowadzić do tego, że autor ten odróżnia w entodermie nie dwie części, a mianowicie, „Dotterentoblast“ i „Darmentoblast“, które nazywa on entodermą pierwotną i wtórną, ale prócz tego jakieś specjalne „sznury“ entodermalne, ciągnące się w okolicy przyszłego serca, począwszy od zawiązka wątroby ku przodowi. Sznury te oznacza on na rysunkach barwą fioletową dla odróżnienia od pozostałej entodermi, przedstawionej barwą niebieską. W objaśnieniu rysunków znajdujemy u Rudniewa niekonsekwencye. W objaśnieniu tem powiada on, że barwą niebieską oznacza wtórną entodermę, fioletową zaś — pierwotną. Ale dosyć spojrzeć np. na Fig. 13 w jego pracy lub 12, oraz na niektóre inne,

aby dojść do wniosku, że autor ten co innego przedstawia na rysunku, a co innego daje w objaśnieniach, albo też że w różnych częściach pracy swej co innego pojmuje pod jedną i tą samą nazwą. Na Fig. 13 autor przedstawia na brzusznej stronie zarodka (przecięcie strzałkowe przez zarodek, mający $2\frac{1}{2}$ mm.) masę entodermę pierwotną, oprócz wyraźnej warstwy entodermę wtórnej, wyścielającej światło przewodzącego pokarmowego, pomimo to tak entodermę wtórna, jak i pierwotna narysowane są niebiesko, a tylko pod wypukliną, przedstawiającą zawiązek wątroby, narysowany jest pas fioletowy, przechodzący z jednej strony w entodermę pierwotną (barwy niebieskiej), z drugiej w mezodermę (barwy czerwonej). Otóż, moim zdaniem, granice, oddzielające owe „sznury“ fioletowe entodermę pierwotnej, są zupełnie dowolnie przedstawione na większej części rysunków Rudniewa. Zupełnie np. dowolną jest granica barwy fioletowej na Fig. 16 lub 17, przy przejściu entodermę (fioletowej) z jednej strony w mezodermę, z drugiej w entodermę pierwotną. Na rysunkach, które przedstawia Rudniew, nie znajdujemy ani jednego, który odpowiadałby stosunkom, wyobrażonym u mnie na fig. 9, które to obrazy w niezbity sposób dowodzą pochodzenia komórek naczyniowych z entodermę, podczas gdy rysunki w rodzaju tych, jak na fig. 15 lub 16 i 17 u Rudniewa w zupełnie jednakowej mierze przemawiać by mogły na mezodermalnem, jako też za entodermalnem pochodzeniem komórek naczyniowych, albowiem oznaczenie na rysunku jednych części barwą fioletową, drugich czerwoną, wówczas gdy pomiędzy temi częściami niema żadnej granicy i gdy te części nie różnią się swą budową, lecz bezpośrednio przechodzą jedne w drugie — jest najzupełniej dowolne. Gdyby nie fioletowa barwa na fig. 16 lub 17 w pracy Rudniewa każdy przyjąłby „sznury“ za twory mezodermalne, sznury zaś te mają być materiałem dla komórek naczyniowych. Dowodzenie Rudniewa jest więc najzupełniej nieprzekonywające i gdyby nie poprzednie badania Schwinka, sam Rudniew na podstawie własnych swoich preparatów, na powyższych rysunkach wyobrażonych, nie byłby z pewnością doszedł do wniosku, że komórki naczyniowe powstają ostatecznie z entodermę, autor ten bowiem nie przedstawia nam nigdzie genetycznego związku swoich sznurów z entodermą. Zdaje mi się, że wogóle wprowadzenie przez Rudniewa pojęcia specjalnych „sznurów“ i „uwarstwień“ (napłastowanij) entodermę pierwotnej jest najzupełniej chybione i bezpodstawne. Wreszcie jeszcze jedna uwaga. Rudniew nazywa „Dotterentoblast“ i Darmentoblast“ Schwinka entodermą pierwotną i wtórna. Otóż, zdaniem moim, nie jest to słuszne.

Entodermą pierwotną nazywać należy, zdaniem moim, tylko entodermę na stadyum gastruli, t. j. wewnętrzny listek zarodkowy, ograni-

czający pierwotną jamę pokarmową (mesenteron), zanim się on jeszcze wyróżnił na mezoderme i entoderme wtórną. Specyjalnie u kręgowców entoderma jest tak długo pierwotna, dopóki nie wyróżnia się z niej mezoderma i struna grzbietowa; od tej chwili pozostała część wewnętrznego listka zarodkowego, ograniczająca jamę pokarmową, nosi nazwę entodermy wtórnej. Dlatego też wydaje mi się zupełnie nieodpowiednie i niestosowne nazywanie na późniejszych stadyach rozwoju części entodermy, oznaczanej przez Schwinka mianem „Dotterentoblastu“ — entoderma pierwotną. I „Darmentoblast“ i „Dotterentoblast“ są już wówczas entoderma wtórną, lecz tylko w dwu różnych fazach jej rozwoju, albowiem ostatecznie w miejsce „Dotterentoblastu“ zjawia się wszędzie wskutek szeregu jego przemian „Darmentoblast“, jako nabłonkowe wysłanie przewodu pokarmowego.

Wreszcie jeszcze kilka uwag co do niektórych z otrzymanych przeze mnie preparatów.

Otóż, preparaty w rodzaju tych, jakie przedstawiam na fig. 8, 6, 5 i t. p., posiadał oczywiście i Schwink, jak to widzimy na fig. 13, 14, 15, 17 i t. p. jego pracy, lecz, jak wiemy, tłumaczył je sobie nieco odmiennie. Ja otrzymałem wiele bardzo preparatów, na których pomiędzy entoderma i trzewiową warstwą mezodermy znajduje się obszerna przestrzeń, wypełniona siecią komórek naczyniowych, oddzielających się od entodermy. Związku tych komórek z mezoderma niema absolutnie żadnego, przyczem na większości preparatów moich (dokładną kopią jednego z nich przedstawia fig. 8) listek trzewiowy mezodermy ograniczony jest od strony jamy, zawierającej komórki naczyniowe, bardzo wyraźnym i grubym konturem, powstałym przez nagromadzone w tem miejscu czarno-brunatny barwik. Schwink widział również takie preparaty, jakkolwiek podobnego wielce charakterystycznego rozmieszczenia barwika na rysunkach swoich nie przedstawia. Że jednak obserwował taki rozkład barwika, możemy to wnosić z poniższego ustępu jego pracy: „Mezoblast jest jednowarstwowy (u embryonów żaby 3, 5 m. m. dł.); komórki naczyniowe przylegają doń wprawdzie szczelnie, lecz po większej części można wyraźnie przeprowadzić granicę pomiędzy nimi. Jest to niewątpliwie wyrażone szczególnie w tedy, gdy warstwa trzewiowa mezodermy odgraniczona jest od entoblastu przez obwódkę barwиковą“. Stosunek taki należy jednak według Schwinka do wyjątków.

Nie mogę się jednak zgodzić z Schwinkiem na to, aby taki rozkład barwika, jaki przedstawiłem np. na swojej fig. 8, należał do wyjątkowych, albowiem po większej części spotykałem taki właśnie rozkład, bez względu na sposób traktowania zarodków (NO_3H , płyn Kleinenberga,

kwas chromowy, sublimat). Winienem przytem zauważyć, że na materiale świeżym, t. j. takim, który bardzo krótko (kilka dób) przeleżał w alkoholu po utrwaleniu, rozkład barwika w postaci grubej obwódki na wewnętrznej (ku entodermie zwróconej) stronie warstwy trzewiowej bywa nader częsty, prawie powszechny; przeciwnie zaś, na materiale starszym rzadziej występuje, albo też wcale zauważyć się nie daje, co przypisać należy, zdaje mi się, temu, iż wogóle na starszym materiale zarodków żabich barwik w znacznej mierze zanika i staje się niewyraźnym, ulegając zapewne rozkładowi pod wpływem długotrwałego działania światła. Zresztą wogóle zarodki żaby płowej różnią się pomiędzy sobą ilością barwika, od ilości zaś tego ostatniego zależy także sposób rozmieszczenia jego w komórkach, co najlepiej zauważyć można podczas karyokinetycznego dzielenia się komórek, jak to w innem miejscu starałem¹⁰⁾ się wykazać.

Na szczególną uwagę zasługuje, zdaje mi się, stwierdzony przeze mnie fakt siatkowatego układu elementów naczyńotwórczych, co mniej wyraźnie przedstawia Schwink (p. np. fig. 16, 17 w pracy tego autora), a co dokładniej spostrzegł Rudniew i przedstawił na fig. 19 swojej pracy. Również ciekawy i ważny pod względem morfologicznym jest fakt, że światła żył żółtkowych pochodzą, jak wykazaliśmy, ze zlewania się jam i szczelin, ograniczonych przez komórki owej sieci naczyniowej, co wynika z porównania fig. 8, 9, 10, 11, 12 i 13 naszej pracy. Takiejże natury jest również jama serca, która powstaje ku przodowi, jako produkt zlewania się obu żył żółtkowych.

II. Powstawanie pierwszych ciałek krwi.

A. Własne poszukiwania.

Widzieliśmy, że komórki naczyniowe, oddzielające się na granicy entoblastu jelitnego i żółtkowego, tworzą ostatecznie tuż z przodu zawiązka wątroby śródbłonkowe jamiste zawiązki dwu żył żółtkowych, które łączą się z sobą ku przodowi w część nieparzystą, t. j. w tylny oddział serca, nazwany przez Goettego zatoką żylną (*sinus venosus*).

Na skrawkach poziomych przez zarodki 3·5 mm. długie, na wysokości zawiązka wątroby, zanim jeszcze zaczyna się formowanie ciałek krwi, znajdujemy następujący obraz. Pomiedzy przednią ścianką entodermalnego zawiązka wątroby, a trzewiową warstwą mezodermy widzimy z przodu tego zawiązka dosyć znaczną przestrzeń mniej więcej trójkątną; jama ta jest jamą zatoki żyłnej i bywa wysłana z przodu, oraz z boków

przez warstwę śródbłonkowych komórek, tworzących niezupełnie regularną ściankę; od strony tylnej zaś jama ta jest ograniczona przez przednią ściankę zawiązka wątroby. Z obu stron ku tyłowi jama zatoki żyłnej przechodzi w zawiązki pni obu żył żółtkowych. Preparaty, jakie pod tym względem otrzymałem u *Rana temporaria* są bardzo podobne do fig. 16 b, na tab. XVIII w pracy Schwinka (l. c.), która to figura wyobraża część skrawka poziomego przez zarodek ropuchy, około 3·5 mm. Rysunku tego preparatu nie podaję, gdyż wzmiankowana figura w pracy Schwinka zupełnie wiernie i dokładnie ilustruje te stosunki. Wkrótce rozpoczyna się formowanie pierwszych ciałek krwi w tyle pni żył żółtkowych, a mianowicie dwie najpierwsze kępy powstających ciałek krwi występują w dwu miejscach na przodzie ciała, z prawej i lewej strony zawiązka wątroby, bezpośrednio na jego granicy z entoblastem żółtkowym.

Jakkolwiek już Goette²⁾, a następnie Schwink³⁾ podają to parzyste źródło formowania się ciałek krwi na przodzie entoblastu żółtkowego (t. z. Blutinsel), to jednak u żadnego z tych autorów nie znajdujemy ani na rysunkach, ani w tekście dokładniejszych szczegółów, co do położenia owych parzystych miejsc formowania się ciałek krwi, oraz stosunku tych kęp do zawiązka wątroby, a także wogóle co do sposobu, w jaki ciałka krwi, powstające w tych miejscach, przechodzą do żył żółtkowych. Dlatego też nieco szczegółowiej rozpatrzmy niektóre skrawki ilustrujące te stosunki.

Rozpatrzmy dwa szeregi skrawków, a mianowicie szereg przecięć poziomych przez zarodek mniej więcej 4·5 mm. długi, kiedy ciałek krwi niema jeszcze w zatoce żyłnej, a w żyłach żółtkowych zaczynają się pojawiać najpierwsze ich zawiązki, oraz szereg skrawków strzałkowych przez zarodek cokolwieczek starszy, albowiem posiadający już ślady krwi i w zatoce żyłnej.

Co się tyczy pierwszej ze wspomnianych seryj skrawków, to najważniejsze są dla nas skrawki z dolnej okolicy zarodka, jak np. ten, którego część wyobrażona jest na fig. 14.

Aby czytelnik należycie mógł rozumieć ten skrawek, musimy na-przód rozpatrzeć jeszcze pokrótce dwa inne, pochodzące z tejże seryj i narysowane przy mniejszem powiększeniu i nieco schematycznie (t. j. głównie tylko konturami) na fig. 17 a i b. Na fig. 17 a, (pochodzącej mniej więcej z okolicy środka ciała zarodka) widzimy, że z przodu entodermy trzewiowa ścianka mezodermy tworzy znaczny wypstę, mniej więcej trójkątny, ku przodowi się zwężający, który w dalszym ciągu ku przodowi znów się rozszerza i przechodzi w obszerniejszy oddział. Wnętrze tylnego, trójkątnego oddziału, jak i przedniego, wysłane jest

warstwą śródbłonka. Oddział tylny jest zawiązkiem zatoki żyłnej (*sinus venosus*), przedni — pozostałej części serca (*c*). Zatoka żylna (*s. v.*) przechodzi ku tyłowi po prawej i lewej stronie w dwie odnogi, t. j. żyły żółtkowe, które przebiegają w kierunku ku tyłowi na dół, wskutek czego na przekroju poprzecznym widać tylko bardzo nieznaczne części każdej z nich. Jeśli teraz rozpatrzemy z tejże seryi inny skrawek, a mianowicie, pochodzący z okolicy bliżej spodu ciała fig. 17*b*, to obraz o tyle się zmieni, iż na skrawku nie znajdziemy już komunikacji pomiędzy jamą właściwego serca i jamą zatoki żyłnej, albowiem na granicy obu tych oddziałów tak mezodermalna, jakoteż i śródbłonkowa ścianka spodnia serca tworzy fałd ku górze, odgraniczający obie części. Na tymże skrawku, podobnie jak i na poprzedzającym, widzimy, że ścianka śródbłonkowa, ograniczająca od tyłu zatokę żylną, przylega do przedniej powierzchni entodermy, jakkolwiek tutaj komórki śródbłonka są rzadziej i mniej regularnie ułożone.

Przechodzimy teraz do fig. 14, wyobrażającej skrawek jeszcze bliższy brzusznej powierzchni zarodka, aniżeli ostatnio opisany. Ponieważ na skrawku tym znajdujemy już kępy, z których powstają ciałka krwi, przeto zatrzymamy się nad nim nieco szczegółowiej.

Otóż, jak widzimy na wzmiankowanej figurze, ektoderma składa się ze zwykłych dwu warstw komórek; jądra warstwy wewnętrznej są rzadziej ułożone i bardziej owalne, zewnętrznej zaś — bardziej kuliste. Barwik nagromadzony, jest w znacznej ilości w zewnętrznej części ektodermy, gdzie tworzy ciemną obwódkę zewnętrzną i odznacza dosyć wyraźnie granice sąsiednich komórek, zwłaszcza od strony zewnętrznej. W pozostałych częściach komórek ektodermy znajdujemy również ziarenka barwikowe, lecz w znacznie mniejszej ilości. Zasługuje też na uwagę, że na wielu preparatach tego stadyum owalne jądra warstwy wewnętrznej otoczone są ściśle do nich przylegającą powłoką z ziarenek barwikowych, przez co kontury ich wyraźnie się uwydatniają.

Co się tyczy entodermy, to na środku z przodu znajdujemy w przecięciu wypuklinę zawiązka wątroby. Przednia ścianka tej wypukliny utworzona jest z dwu, a miejscami z trzech warstw komórek, których granice są mniej lub więcej wyraźnie uwydatnione dlatego, iż ziarenka barwikowe zajmują przeważnie miejsce na obwodzie komórek; prócz tego barwik nagromadzony jest w większej ilości na zewnętrznych końcach obwodowej warstwy komórek, przez co tworzy się ciemna obwódka, ograniczająca od przodu ostrym konturem ściankę zawiązka wątroby. Po prawej i lewej stronie entoderma, tworząca przednią ścianę zawiązka wątroby i mająca charakter entoblastu jelitnego (ze względu na wyraźne kontury komórek, jakkolwiek te ostatnie nie tworzą jednej

warstwy), przechodzi bardzo nieznacznie w entoblast żółtkowy, gdzie granice komórek nie są widzialne, a barwika jest znacznie mniej; nie znajdujemy go prawie wcale w najbardziej przednich częściach entoblastu żółtkowego, przylegających po prawej i lewej stronie do wypukliny wątroby. Powiedzieliśmy wyżej, że na zewnętrznej powierzchni zawiązka wątroby znajduje się z przodu i z boków obwódka barwikowa; otóż po obu stronach ku tyłowi obwódka ta gubi się i znika, w miarę jak entoblast jelitny przechodzi w żółtkowy, tak że boczne ściany zawiązka wątroby przechodzą stopniowo w masę entoblastu żółtkowego.

W miejscach, gdzie ścianka zawiązka wątroby przechodzi w entoblast żółtkowy, a więc z obu stron wymienionego zawiązka znajdujemy w entoblastcie żółtkowym kępy wytwarzające ciała krwi (*k. k.*); mianowicie w miejscach tych obserwować można rozluźnianie się masy entoblastu i oddzielanie się pojedynczych komórek, jako wolnych ciałek krwi. Na opisywanej fig. 14 widzimy szczególnie wyraźnie po lewej stronie, jak kępa entoblastu jest dosyć rozluźniona, w znacznej części na pojedyncze, kuliste komórki rozpadnięta; jedne z ciałek krwi są już zupełnie oddzielone i wolne, inne znajdują się jeszcze w części w związku z całą kępą. Oddzielające się i uwalniające komórki krwi powodują powstawanie szczególnych zatok i zagłębień w masie entoblastu żółtkowego; zatoki takie znajdujemy na rozpatrywanej figurze po prawej i lewej stronie. Na niektórych preparatach znajdowałem tu i owdzie karyokinezy w dzielących się jądrach komórkowych kępy ciałek krwi.

Na fig. 17 widzieliśmy, że z przodu zawiązka wątroby znajduje się zatoka żylna (*sinus venosus*) i że przechodzi on na boki i ku tyłowi w dwie odnogi, t. j. żyły żółtkowe; widzieliśmy także, że śródbłonek pokrywa przednią powierzchnią ściany zawiązka wątroby, wdzierającego się jakby w jamę zatoki żylniej. Otóż na fig. 14, pochodzącej, jak nam wiadomo, z okolicy bliższej spodu ciała, spotykamy z przodu zawiązka wątroby przeważnie same już tylko żyły żółtkowe (*d. v.*), albowiem te ostatnie biegną z zatoki żylniej w kierunku ku tyłowi i na dół. Obie te żyły, łączące się z sobą za pośrednictwem zatoki żylniej, oplukują przednią ścianę zawiązka wątroby, przechodząc po jego bokach ku tyłowi. Zewnętrzna ściana żył żółtkowych przedstawia jednociągłą warstewkę śródbłonkową, przylegającą do trzewiowej warstwy mezodermy, wewnętrzna zaś — warstewkę śródbłonkową, przylegającą w części do powierzchni zawiązka wątroby; jednakże tylne części żył żółtkowych są przez dłuższy czas otwarte, śródbłonkiem nie wysłane, w skutek czego jama każdej z żył tych ograniczona jest od wnętrza przez entoblast żółtkowy, a mianowicie kępy ciałek krwi bezpośrednio się wdzierają do

światła tych żył. Ta ostatnia okoliczność jest wielkiej wagi, albowiem ciałka krwi, oddzielające się od kęp, bezpośrednio wpadają do światła żył żółtkowych, jak to właśnie widzimy na fig. 14 po obu stronach w miejscach *k. k.*

Przenikanie ciałek krwi z kęp do żył żółtkowych można także obserwować na przekrojach strzałkowych. Z całej seryi odpowiednich skrawków wybieram dwa dla uwydatnienia wzmiankowanych stosunków; skrawki te, których części wyobrażone są na fig. 18 i 19, pochodzą z bocznych okolic zarodka.

Skrawek na fig. 18 pochodzi z okolicy przypadającej tuż z boku zawiązka wątroby, gdzie właśnie odbywa się najenergiczniejsze formowanie się ciałek krwi w entoblastie żółtkowym. W tem miejscu, podobnie jak to widzieliśmy na skrawkach poziomych, entoblast żółtkowy składa się, jak wogóle, z komórek niewyraźnie oddzielonych od siebie, a przedstawiających raczej jakby zlaną masę żółtkową. Na części skrawka przedstawionej na tej figurze widzimy, że przednia część entoblastu żółtkowego (*en*) stanowi wewnętrzne ograniczenie światła żyły (*d. v.*) żółtkowej (lewej); zewnętrzną ścianę tej żyły stanowi warstewka komórek śródbłonkowych (*end.*), dość rzadko ułożonych i przylegających do trzewiowej warstwy mezodermy (*m*), która ogranicza od zewnątrz żyły żółtkowe. Od strony tylnej, a także do pewnego stopnia z góry i z gołu światło żyły żółtkowej ograniczone jest, jak widzimy, przez sam entoblast żółtkowy, a u góry nawet po części przez nabłonkową ścianę przełyku czyli entoblast jelitny (*d. e.*). Tuż ponad żyłą żółtkową, ten ostatni składa się z komórek walcowatych, ułożonych w dwie lub trzy warstwy; ziarenka barwikowe oznaczają dosyć wyraźnie granice pomiędzy sąsiednimi komórkami nabłonkowymi. W entoblastie żółtkowym, w który ku tyłowi stopniowo przechodzi ścianka przełyku, ilość barwinkowych ziarenek jest bardzo mała i granice pomiędzy sąsiednimi komórkami nie są wcale przez nie zarysowane. Entoblast żółtkowy ma tu postać nader charakterystyczną i ciekawą.

Jak widzimy na rysunku, masa jego nie jest regularnie ograniczona, lecz zewnętrzna jego powierzchnia ma na przodzie liczne zatoki i zagłębienia. Zwłaszcza w górnej części, tuż na pograniczu ze ścianką przełyku, spotykamy głębokie zatoki i występy, a we wszystkich tych miejscach odbywa się energiczne oddzielanie ciałek krwi (*c. k.*) od entoblastu żółtkowego. Ciałka krwi tworzą się tu w sposób, jaki w ogólności przyjmuje dla płazów Schwink. A mianowicie, części protoplazmy, bogate w liczne blaszki i ziarenka żółtkowe, otrzymują do koła jąder mniej lub więcej wyraźny zarys, oddzielający je od sąsiednich części entoblastu

żółtkowego i wreszcie zaokrąglają się w postaci komórek kulistych, które stopniowo rozluźniają się, oddzielają się od siebie, zupełnie się uwalniają i tworzą ciała krwi postaci kulistej; obfitują one w blaszki żółtkowe, podobnie jak i reszta entoblastu żółtkowego, ubogie zaś są w barwik, po większej części nawet zupełnie go nie mają. Zwykle z danego miejsca entoblastu żółtkowego oddzielają się nie pojedyncze komórki, lecz całe ich grupy; bardzo często tworzą się przeto jakby zatoki, wypełnione rozluźniającymi się stopniowo ciałkami krwi, z których to zatok komórki powoli występują, pozostawiając po sobie wolne zagłębienia, otwarte na zewnątrz, t. j. w stronę światła żyły żółtkowej. Miejscami tworzą się dwie lub trzy zatoki obok siebie, oddzielone wzajemnie przez występy entoblastu żółtkowego, jak gdyby półwyspy, wdzierające się swobodnie do światła żyły żółtkowej. Na wierzchołkach tych występów zaczynają się zwykle również formować ciała krwi. Wierzchołek utworzony początkowo ze zbitej, jednociągłej masy żółtkowej z zawartymi w niej jądrami, zaczyna się zrazu rozpadać na oddzielne komórki i otrzymuje zwykle wygląd groniasty, albowiem kuliste komórki lub ich grupki (zanim jeszcze rozpadają się na oddzielne elementy) odgraniczone już wzajemnie od strony zewnętrznej, zlane są jeszcze przez pewien czas w jedną masę wewnątrz swymi częściami. Podobny obraz znajdujemy właśnie na opisywanej figurze 18, gdzie występ entoblastu, o postaci groniastej na wierzchołku, wchodzi do wnętrza jamy żyły żółtkowej. Niektóre z komórek, zanim się oddzielią od reszty, są połączone z masą entoblastu zapomocą cienkiej części, która się przewęża i powoduje oderwanie się komórki. W jądrach entoblastu, w miejscach energicznego formowania się ciałek krwi, znajdujemy liczne karyokinezy. W wielu razach można widzieć karyokinezy w jądrach komórek krwi, tylko co uformowanych, z czego wynika, iż liczne z nowoutworzonych ciałek krwi rozmnażają się i drogą pośredniego dzielenia tworzą inne, co, jak wiadomo, stwierdzono i w wielu innych przypadkach u zwierząt kręgowych.

Na innym skrawku z tej samej seryi, a mianowicie pochodzącym również z okolicy bocznej, ale nieco bliższej linii środkowej ciała, znajdujemy stosunki, odrysowane na fig. 19. Tutaj widzimy na przekroju strzałkowym boczną ścianę zawiązka wątroby (*h*). Z przodu i na spodzie pokryta jest ona przez warstwę mezodermy, szczelnie do niej przylegającą i utworzoną z jednej warstwy komórek. Od warstwy mezodermy oddziela się entoderma konturem bardzo wyraźnym, a nader często (jak to właśnie widzimy na opisywanej figurze) cienka i ostro zarysowana obwódka barwikowa zajmuje zewnętrzną powierzchnię za-

wiązka wątroby. W przedniej jego części widzimy dosyć wyraźne granice pomiędzy sąsiednimi komórkami w skutek tego, iż ziarnka barwikowe ułożone są na ich obwodzie. W górnej części przedniej powierzchni zawiązka wątroby warstwa mezodermy nie przylega do tej ostatniej, lecz mocno odstaje, tworząc mezodermalne ograniczenie części żyły żółtkowej i zatoki żylniej. Na wewnętrznej powierzchni tej mezodermalnej ściany widzimy dobrze rozwiniętą ściankę śródbłonkową, utworzoną z jednej warstwy przypłaszczonych komórek. W tem miejscu, jako pochodzącym z okolicy bliższej już nieco linii środkowej ciała, nie znajdujemy prawie wcale kęp przyszłych ciałek krwi; tylko w górnym końcu, blisko granicy ze ścianą przelyku widzimy jeszcze na opisywanym skrawku w jednym punkcie oddzielające się ciałka krwi. Na skrawkach strzałkowych tejże seryi, jeszcze bliższych linii środkowej, nie znajdujemy już na tem stadyum ani śladu tworzenia się ciałek krwi, a w zawiązku wątroby napotykamy jego jamę, komunikującą z jamą przewodu pokarmowego, a ograniczoną i od przodu i od dołu przez kilkuwarstwową ścianę entodermalną z wyraźnymi granicami komórek. Z przodu zawiązka wątroby znajdujemy na tych skrawkach śródbłonkową ściankę zatoki żylniej i serca, ograniczoną od zewnątrz przez warstwę trzewiową mezodermy; w jamie zatoki tej ani też w jamie właściwego serca niema jeszcze na tem stadyum ciałek krwi; te ostatnie, jak widzieliśmy, znajdują się w tej fazie rozwoju wyłącznie tylko w tylnych częściach żył żółtkowych w sąsiedztwie kęp, z których powstają.

W nieco późniejszym stadyum rozwoju, a mianowicie wtedy, gdy w zatoce żylniej i wogóle w jamie serca znajdują się już ciałka krwi, można dostrzegać tworzenie się ich w brzusznej kępie entodermalnej, gdzie zaczynają się one tworzyć nieco później, aniżeli w kępach wyżej opisanych. Parzyste, wyżej opisane kępy mieszczą się, jak widzieliśmy, na samym przodzie entoblastu żółtkowego po prawej i lewej stronie zawiązka wątroby tuż w jego sąsiedztwie. Kępy te biegną skośnie ku tyłowi i ku brzusznej stronie ciała po prawej i lewej stronie wypukliny wątroby i w tyle tuż poza jej zawiązkiem, w miejscu, gdzie on graniczy z entoblastem żółtkowym, spotykają się i zlewają w jedną szeroką kępę nieparzystą, która rozpościera się szerokim pasem wzdłuż na linii środkowej brzusznej powierzchni entoblastu żółtkowego, aż do tylnego jego końca.

Na przekrojach poprzecznych przez zarodki odpowiedniego stadyum aż do tylnej granicy zawiązka wątroby znajdujemy na stronie brzusznej entoblastu żółtkowego, lecz nieco po bokach parzyste kępy, w których

odbywa się formowanie ciałek krwi w taki sam sposób, jak na przodzie. Te parzyste miejsca formowania się elementów krwi na brzusznej stronie entoblastu żółtkowego rysuje Schwink ze skrawków poprzecznych, dlatego też odpowiedniego rysunku przytaczać nie będę. Dam natomiast (fig. 20) jeden ze skrawków strzałkowych, na którym znajdziemy w przedniej części naczynia żółtkowe, w tylnej nieparzystą kępę brzusznią, w której odbywa się nader energicznie formowanie ciałek krwi. Ażeby obraz, przedstawiony na fig. 20, był zupełnie zrozumiały dla czytelnika, muszę jeszcze naprzód powiedzieć kilka słów o losie tylnych końców obu żył żółtkowych.

Otóż widzieliśmy wyżej, że żyły żółtkowe w bardzo wczesnem stadium rozwoju ograniczone są od strony wewnętrznej bezpośrednio przez entoblast żółtkowy (por. fig. 18, 19), a także, że w tym ostatnim w miarę formowania się ciałek krwi tworzą się zatoki i zagłębienia w postaci ślepo zamkniętych, krótkich przewodów, otwartych od strony światła żyły żółtkowej. W miarę dalszego rozwoju, tylne końce żył żółtkowych, rosnąc ku tyłowi i ku dołowi, dzielą się na nieznaczną ilość odnóg, rozrastających się w powierzchniowej warstwie entoblastu, w miarę jak ta ostatnia rozluźnia się w kępach dla tworzenia ciałek krwi. W miarę jak się one uwalniają z coraz tylniejszych części kęp, przenikają do owych odnóg żył żółtkowych, a stąd ku przodowi do głównych pni żył tych, oraz do zatoki żyłnej.

Rozluźnianie się zbitej masy entoblastu żółtkowego dla formowania elementów krwi nie odbywa się w kępach równomiernie we wszystkich miejscach, lecz, jak widzieliśmy, w jednych punktach prędzej, w drugich później, w jednych energiczniej, w drugich słabiej. Otóż, owe odnogi żył żółtkowych wybierają sobie w swym rozroście miejsca najmniejszego oporu, okolice, w których elementy entoblastu najbardziej są rozluźnione i w miarę jak wrastają w te miejsca, zabierają z nich ciałka krwi, w krótkce się tutaj formujące. Można by przeprowadzić porównanie z wezbranym potokiem, który rozlewa się na odnogi, szukające sobie miejsc o najmniejszym oporze i rzeźbiące sobie nowe koryta w pokładach, które najłatwiej dają się skruszyć i splukać. Porównanie to jest o tyle nie właściwe, iż kierunek, w którym odnogi naczyń żółtkowych żłobią sobie drogę i kierunek, w którym następnie przepływa przez nie prąd osocza z nowoutworzonymi i zawieszonymi w niem ciałkami krwi, są wprost przeciwne: naczynia rozrastają się od przodu ku tyłowi, krew zaś przepływa przez nie od okolic tylnych naprzód ku zatoce żyłnej.

Zwróćmy się teraz do fig. 20, wyobrażającej część skrawka strzałkowego przez zarodek nieco starszy, aniżeli wyobrażony na fig. 18 i 19,

a mianowicie: część brzuszna tego skrawka na dosyć znacznej przestrzeni. Zaznaczymy przytem, że skrawek przeszedł nie zupełnie równolegle do linii środkowej ciała, lecz nieco skośnie: od przodu i od wewnątrz ku tyłowi i do wewnątrz.

Na przodzie znajdujemy w przecięciu jedną z żył żółtkowych (lewą) (*d. v.*), która wysłana jest warstwą mocno spłaszczonych komórek śródbłonna (*end.*) i od przodu ograniczona jest przez trzewiową warstwę mezodermy (*m.*), od tyłu — przez entoblast żółtkowy; wewnątrz jamy żyły żółtkowej znajdujemy pewną ilość ciałek krwi (*c. k.*). Dalej ku tyłowi nie widzimy już pojedynczej żyły żółtkowej, lecz pewną ilość tylnych jej rozgałęzień, czyli odnóg, o których wyżej wspominaliśmy. Na opisywanym skrawku widzimy w przekroju światła dwóch odnóg (*d. v.*), jedno w przecięciu poprzecznym, drugie w bardziej podłużnym; na innych skrawkach tejże seryi, lub na skrawkach innych seryj tegoż stadyum znajdujemy po trzy, cztery lub więcej odnóg naczyń żółtkowych w przecięciu. Na opisywanej fig. 20 w tylnej z dwóch odnóg naczyńowych znajdujemy niezupełną ściankę śródbłonkową, a mianowicie od tyłu światło naczynia graniczy bezpośrednio z rozluźniającemi się komórkami entoblastu żółtkowego, które mają się niebawem przeobrazić w ciałka krwi. Formowanie się ich odbywa się na wielką skalę dalej ku tyłowi aż do samego końca skrawka, który nie został odrysowany w całej swej długości. Jest to nieparzysta brzuszna kępa powstających ciałek krwi. Jak widzimy na rysunku, nie we wszystkich punktach tej kępy tworzą się ciałka krwi w sposób równomierny; gdy w jednych punktach znajdujemy jeszcze mało zmieniony entoblast żółtkowy i rozluźnianie się masy żółtkowej, oraz rozpadanie się jej na oddzielne komórki tylko co się zaczęło, to w innych, przeciwnie, znajdujemy już bardzo głębokie zatoki i zagłębienia od strony brzusznej, wypełnione już zupełnie wolnemi i gotowemi ciałkami krwi. Można znaleźć wszelkie możliwe przejścia od ciałek krwi zupełnie już gotowych do niewyróżnionej jeszcze masy entoblastu żółtkowego, a mianowicie wszelkie stadya jego rozluźniania się, wyróżniania się oddzielnych komórek i uwalniania się ich pod postacią gotowych ciałek krwi; liczne karyokinezy tak w jądrach entoblastu żółtkowego w pobliżu kęp, jakoteż w samych ciałkach krwi świeżo utworzonych świadczą o energii całego procesu. Oddzielające się ciałka krwi przenikają do przestrzeni, zawartych z jednej strony pomiędzy entoblastem żółtkowym, z drugiej pomiędzy trzewiową warstwą mezodermy; z tych przestrzeni przedostają się one do otwartych końców rozgałęzień żył żółtkowych i przez te ostatnie do zatoki żyłnej serca.

B. Porównanie własnych poszukiwań ze spostrzeżeniami innych autorów.

A. Goette²⁾ w wielkiej swej monografii rozwoju *Bombinator igneus* podaje spostrzeżenia nad formowaniem się ciałek krwi u tego płaza (str. 499).

Spostrzeżenia nasze zgadzają się z obserwacjami Goettego co do tego, iż 1) ciała krwi powstają z entoblastu żółtkowego, oraz 2) ze specjalnych kęp. Goette nie podaje jednak żadnych dokładniejszych wskazówek co do położenia tych kęp, a obserwacje jego co do dróg, jakimi ciała krwi przedostają się do serca i co do udziału mezodermi (tkanki twórczej listka trzewiowego) w procesie formowania sieci naczyń żółtkowych, są zupełnie chybione.

W r. 1884 M. r. Davidoff¹⁾ ogłasza w wiadomości tymczasowej (obszerna i dokładniejsza praca tego autora, o ile mi wiadomo, dotąd się nie zjawiała) rezultaty poszukiwań swoich nad powstawaniem ciałek krwi u płazów, a mianowicie u salamandry plamistej. Praca tego autora ma jednak bardzo małą wartość naukową, ponieważ wywodzi on ciała krwi nie z komórek żółtkowych, lecz z blaszek żółtka (Dotterplättchen), które są, jak wiadomo, tylko materiałem pokarmowym. Z tych to blaszek powstają jakoby „ciałka parablastera“ („Parablastkörper“), a w tych ostatnich na drodze jakoby swobodnego rozrodu tworzą się jądra. Z elementów komórkowych, w ten sposób utworzonych, mają powstawać ciała krwi.

Najważniejszą pracą w kwestyi powstawania ciałek krwi u płazów jest rozprawa Schwinka²⁾. Oto ogólne wyniki, do których dochodzi ten autor na podstawie zbadania kilku gatunków tak płazów ogoniastych (traszka, salamandra czarna), jak i bezogonowych (*Rana fusca*, ropucha):

Ciała krwi powstają nieco później, aniżeli komórki śródbłonkowe (naczyniowe), a mianowicie występuje dopiero wtedy, gdy rozwój komórek naczyniowych u wszystkich czterech form (zbadanych przez Schwinka) jest już do pewnego stopnia ukończony, gdy rurka śródbłonkowa serca jest już zupełnie utworzona, a zarówno także, gdy przednie naczynie główne posiada już na znacznej przestrzeni zamkniętą cewkę śródbłonkową, ku tyłowi zaś biegnące naczynie tworzy zupełną rurkę śródbłonkową, która dzieli się na dwie odnogi, biegnące ku tyłowi po bokach żółtka (żyły żółtkowe). Rurka śródbłonkowa aorty nie istnieje jeszcze wówczas, gdy występują pierwsze ciała krwi. Dopiero stosunkowo znacznie później ciała krwi dostają się do aorty, gdzie się jednak nie tworzą pierwotnie. Ze względu na miejsce powstawania, wszystkie cztery

gatunki płazów zgadzają się z sobą co do tego, iż ciała krwi występują pierwotnie w kępach parzystych, po bokach umieszczonych, a dalej ku tyłowi w nieparzystej, leżącej na samej brzusznej powierzchni. Parzyste kępy znajdują się zawsze w tyle miejsca powstawania komórek naczyniowych. Tak nieparzyste, jak i parzyste mieszczą się w zagłębieniach entoblastu żółtkowego i ograniczone są z jednej strony przez ten ostatni, z drugiej przez mezoblast. Z miejsca swego powstawania dostają się ciała krwi do prądu soków i wskutek tego przechodzą po woli ku przodowi, do serca, a stosunkowo późno i do aorty.

Pomimo wyżej podanych pozytywnych rezultatów, Schwink waha się jednak jeszcze co do pytania najgłówniejszego, zasadniczego, a mianowicie co do tego, z jakiego listka zarodkowego: z entodermy, czy z mezodermy pochodzą w ostateczności ciała krwi płazów. Wątpliwości nasunęły się Schwinkowi dla tego, że dwa razy znalazł on u zarodków salamandry w mezoblaście wrzeciona, których oś podłużna była prostopadła do mezoblastu; w obu razach wrzeciono znajdowało się w miejscu, gdzie istniała kępa, tak że najprostsze objaśnienie tego zjawiska może być, według Schwinka, tylko to, że jeden z produktów podziału zostaje oddawany kępie, t. j. że mezoblast bierze udział w tworzeniu się ciałek krwi. Dla innych atoli płazów Schwink stwierdza pochodzenie ciałek krwi z entoblastu żółtkowego.

Niepodobna przypuścić, aby twory, noszące tak skryształowane i tak określone piętno morfologiczne jak ciała krwi, powstawać miały z dwóch zasadniczo różnych i niehomologicznych listków zarodków. Ponieważ zaś entodermalne pochodzenie ciałek krwi u płazów najmniejszej nie ulega wątpliwości wobec danych faktycznych, przytoczonych przez Schwinka i przeze mnie, musimy przeto przyjąć, że powyższe spostrzeżenia Schwinka, dotyczące się dzielenia jąder w warstwie trzewiowej mezodermy u salamandry, nie mają żadnego związku ze sprawą formowania się ciałek krwi i że mamy tu przed sobą wprost tylko objawy grubienia warstwy mezodermalnej.

Przystępując do szczegółów, zaznamy, że Schwink nie mówi w swej pracy o częściach kęp, położonych tuż na granicy ściany zawiązka wątroby i entoblastu żółtkowego, na samym przodzie ostatnio wymienionej części; nie podaje też tych okolic kęp na żadnym rysunku. Widzieliśmy zaś, że okolice te, powyżej przez nas dokładnie opisane i przedstawione na rysunkach, są miejscami nader energicznego formowania się elementów krwi. Schwink przyjmuje wprawdzie z przodu parzyste kępy (które ku tyłowi przechodzą w kępę nieparzystą, na samej powierzchni brzusznej „rein ventral“ leżącą), ale rysuje te ostatnie na brzusznej stronie ciała, nieco z boków, gdy tymczasem opisane przez nas

parzyste kępy (wyobrażone na fig. 14 i 18) spoczywają na przedniej powierzchni entoblastu żółtkowego po bokach wypukliny wątroby. Skrawki przedstawione przez Schwinka na fig. 21 jego rozprawy, pochodzą oczywiście z okolicy położonej z tyłu tej, gdzie odbywa się na wielką skalę tworzenie się krwi, t. j. z tyłu przednich kęp, powyżej opisanych. Przechodzą one bowiem wkrótce, jak to zaznaczyliśmy w swoim miejscu, w pasma, tworzące ciałka krwi, biegnące ku tyłowi i na dół, gdzie na środkowej linii brzusznej strony entoblastu żółtkowego łączą się w nieparzyste, szerokie brzuszne pasmo czyli w kępę nieparzystą; otóż skrawki, wyobrażone n. p. na fig. 21 w pracy Schwinka, pochodzą z okolicy tuż przed miejscem połączenia się pasm brzusznych parzystych w jedno nieparzyste.

Co się tyczy specjalnie płazów bezogonowych (*Rana fusca*, Bufo), to Schwink rysuje na swojej fig. 26 przecięcie poprzeczne przez zarodek ropuchy, mający 4 mm. długości, na którym widać z boku jedną z żył żółtkowych wraz z jej rozgałęzieniami; w tem stadyum, powiada on, można widzieć najpierwsze zawiązki kępy. Na rysunku tym nie widać jej jednak wcale, lecz na fig. 27, wyobrażającej część przecięcia poprzecznego przez zarodek żaby, również 4 mm. długi, rysuje autor na stronie brzusznej szeroki pas nieparzystej kępy, twierdząc, że jest to „das erste Erscheinen einer Blutinsel“. Cały ten pas odznacza się, według Schwinka, wielką obfitością ciemnego barwika, czego jednak potwierdzić nie mogę dla *Rana temporaria*. Nie mogę się również zgodzić ze Schwinkiem, aby nieparzyste pasmo brzuszne stanowiło najpierwszy zwiasek kęp. Przeciwnie, poszukiwania moje pokazują, że przedewszystkiem kępy te zjawiają się na samym przodzie entoblastu żółtkowego tuż w sąsiedztwie występu wątroby i dopiero nieco później przedłużają się ku tyłowi na stronę brzuszną jako zawiązki parzyste, zlewające się w dalszym ciągu w pas nieparzysty.

Fryderyk Houssay ⁶⁾ badał w r. b. powstawanie narządów krążenia i krwi u axolotla. Rezultaty, osiągnięte przez zoologa francuskiego, są zgodne z poszukiwaniami Schwinka i mojemi o tyle, że uczony ten wywodzi ścianki śródbłonkowe naczyń oraz ciałka krwi z entodermny. Specjalnie z mojemi poszukiwaniami zgodne są one i co do tego także, że obaj nie upatrujemy różnicy zasadniczej pomiędzy entoblastem jelitowym i żółtkowym, wbrew twierdzeniu Schwinka; ale z drugiej strony rezultaty, zdobyte przez Houssay'a, różnią się od moich i Schwinka co do tego, że według nas tworzenie się ścian śródbłonkowych poprzedza powstawanie ciałek krwi, według zaś Houssaya, oba te elementy układu naczyniowego mają zawiązki jednoczesne i wspólne. Houssay wywodzi

żyłą podjelitną z entodermy. Na fig. 9 (tab. II) pracy swojej rysuje na obwodzie entodermy zawiązek tego naczynia (vsi), jako grupę komórek entodermalnych, różniących się wyglądem swoim od pozostałych elementów entodermy. „Komórki, stanowiące zawiązek żyły, mówi badacz francuski, zajmują miejsce elementów entodermalnych lub żółtkowych, które utworzywszy je znikły; inaczej mówiąc, grupa złożona z czterech lub pięciu komórek entodermy dzieli się na miejscu na szesnaście lub dwadzieścia komórek mniejszych.“ Że zawiązek tej żyły nie może pochodzić z mezodermy, wynika to, jak twierdzi Houssay, z tej prostej okoliczności, iż w epoce, w której zawiązek ten jest już bardzo dobrze widoczny, mezoplast, umieszczony początkowo w części grzbietowej, nie posunął się jeszcze na stronę brzuszną aż do miejsca, w którym tworzy się zawiązek w mowie będący. O zawiązku tym Houssay wyraża się dalej w sposób następujący: „Opisuję stadyum, w którym niewyróżniony zawiązek żyły podjelitowej nie pozwala jeszcze odróżnić ani śródbłonka, ani ciałek krwi. Wszystkie, składające go komórki, są podobne, a mianowicie są wrzecionowate, mniejsze niż komórki żółtkowe, lecz większe niż mezodermalne. Później można widzieć, że komórki obwodowe spoistego zawiązka organizują się w śródbłonek; zachowują one swój wygląd wrzecionowaty lub nawet stają się jeszcze bardziej wrzecionowate, przez co wyróżniają się od komórek wewnętrznych, które otaczają.“ Komórki wewnętrzne zawiązka naczyniowego tworzą ciała krwi. To samo, co autor stwierdził dla zawiązka żyły podjelitnej, przyjmuje również dla zawiązka aorty i innych naczyń. Atoli w obec faktów, podanych przezemnie, uważam to spostrzeżenie Houssay'a za nieprawdopodobne; zapewne i u axolotla, cewki śródbłonkowe najpierwszych naczyń wyprzedzają powstawanie ciałek krwi.

III. Powstawanie pierwszych naczyń wątroby.

A. Własne poszukiwania.

Ażeby przedstawić sposób powstawania najpierwszych naczyń krwionośnych w wątrobie, musimy naprzód rozpatrzyć rozwój samej wątroby, a przynajmniej uwydatnić wczesne stany rozwoju aż do chwili, w której występują zawiązki naczyń.

Co się tyczy pierwszych etapów rozwoju wątroby u żaby, to dość dokładnie zbadał je i opisał A. Goette w kilkakrotnie już przez nas przytoczonej monografii o rozwoju *Bombinator igneus*; ponieważ jednak co do niektórych szczegółów moje poszukiwania się różnią i ponieważ

z drugiej strony sama kwestya rozwoju pierwszych naczyń w gruczole tym wiąże się bezpośrednio z powstawaniem samego gruczołu, poświęcę przeto nieco więcej miejsca samej kwestyi powstawania wątroby. Otóż, najpierwszy zawiązek wątroby występuje w postaci wypukliny, woreczka ślepo zamkniętego na końcu i ograniczonego ścianką, złożoną z komórek entodermalnych charakteru nabłonkowego. Woreczek wątroby, jak go będziemy odtąd nazywali, skierowany jest ślepym swym końcem na dół i ku tyłowi; przednia, spodnia i w części boczne jego ścianki utworzone są z jednej warstwy komórek walcowatych, przyczem w środku przedniej ścianki nabłonek jest najgrubszy. Goette rysuje błędnie nabłonek woreczka wątroby wszędzie jednakowo gruby. Z boków nabłonek ten staje się bardziej ku tyłowi wielowarstwowy, przechodząc wreszcie w masę entoblastu żółtkowego. Od strony tylnej jama woreczka wątroby ograniczona jest początkowo przez warstwę nabłonkową niezupełnie jeszcze wyróżnioną i przechodzącą nieznacznie w masę entoblastu żółtkowego, która znajduje się w tyle poza zawiązkiem wątroby. Na fig. 3 i 4 widzimy woreczki wątrobowe (*h*) w przecięciu strzałkowym; widzimy tu także, że światło woreczka komunikuje bezpośrednio z jamą przełyku, ograniczoną również przez ściankę nabłonka.

Ścianka woreczka wątroby nie pozostaje długo jednowarstwową nawet w przedniej swojej części, lecz grubieje, staje się kilkuwarstwową przyczem komórki nie są regularnie uwarstwione, lecz stoją w różnych wysokościach i przybierają wielokątną postać. Na fig. 14 widzimy np., że przednia część ściany woreczka składa się z dwu do trzech warstw komórek; części boczne są grubsze i utworzone z trzech, a miejscami z czterech lub nawet pięciu warstw komórek. I pod tym względem rysunki u Goettego są niedokładne, albowiem w stadyach odpowiedniego wieku, a nawet jeszcze nieco późniejszego, rysuje on w ścianie zawiązka wątroby tylko jedną warstwę nader regularnych komórek walcowatych.

W miarę jak ściana woreczka wątroby grubieje, zaczyna się ona tu i owdzie wypuklać, a pierwotna jama przedłuża się do przewodów wypuklin. Światło tych wypuklin wątroby jest z początku bardzo wyraźne; w miarę jednak jak ścianki wypuklin grubieją, rurkowate ich jamy przeobrażają się w nader cienkie i częstokroć na skrawkach zauważyć się nawet niedające kanaliki, które są przyszłemi kanalikami żółciowemi wątroby. Grubienie ścianki woreczka wątroby odbywa się głównie w kierunku do wnętrza jego jamy, wskutek czego w miarę jak ścianka grubieje, ogólna, pierwotna jama woreczka zmniejsza się stopniowo i wreszcie zupełnie zanika, a pozostają tylko liczne wspomniane kanaliki, będące bezpośredniem przedłużeniem jamy pier-

wotnej. Wypukliny woreczka wątroby tworzą dalsze rozgałęzienia, formują nowe wypukliny i w ten sposób otrzymujemy rozgałęzioną postać złożonego gruczołu rurkowatego, tak jak to się dzieje i w wielu innych przypadkach. Wszelako formowanie się wątroby żabiej nie odbywa się w sposób tak prosty, lecz komplikuje się dość znacznie dzięki następującym okolicznościom: 1) Ścianki wypuklin wątroby podlegają nierównomiernemu grubieniu, zwłaszcza zaś wierzchołki tych wypuklin tworzą często znacznie rozwinięte kolbiaste zgrubienia. 2) Dzięki grubieniu tych ścianek światła rurkowatych wypuklin stają się coraz cieńsze, a miejscami wcale zauważyć się nie dają i wypukliny sprawiają w tych miejscach wrażenie pełnych skupień komórkowych. 3) Grubiejące ścianki sąsiednich wypuklin zrastają się z sobą wzajemnie w wielu miejscach zapomocą wyrostków, mostków lub wprost przez wzajemne stykanie się ich powierzchni zewnętrznych, wskutek czego powstaje sieć przewodów, kanalików i szczelin, które możemy nazwać zewnątrz wątrobnymi dla odróżnienia od systemu kanalików, będących przedłużeniem pierwotnej jamy wewnętrznej woreczka wątroby, a które będziemy nazywali wewnątrz wątrobnymi czyli żółciowemi. 4) W częściach bocznych mocno zgrubiałej ściany woreczka wątroby tworzą się szczeliny i przewody zewnątrzwątrobne wskutek lokalnego powstawania zatok, zagłębień i przewodów, w miarę jak rozluźniają się tutaj komórki ściany wątroby dla tworzenia naczyń krwionośnych; w przedniej i dolnej części ściany wątroby odbywa się lokalne rozluźnianie komórek, ograniczających przewody zewnątrzwątrobne również dla formowania naczyń krwionośnych.

Nie będziemy tu wchodzić w szczegóły rozwoju wątroby, omówimy jednak kilka preparatów, które posłużą do zrozumienia tego, co mówiliśmy wyżej o przemianach, jakim ulega pierwotny woreczek wątroby.

Na fig. 21 przedstawiamy przecięcie strzałkowe przez woreczek wątroby w stadium formowania się wypuklin ścianki. Na przodzie znajdujemy jedną z wypuklin (*w*), której ścianka składa się miejscami z jednej, miejscami zaś z dwu warstw komórek; wewnątrz wypukliny ciągnie się przewód — jeden z przyszłych kanalików żółciowych (*k. ż.*), otwierający się bezpośrednio do pierwotnej jamy woreczka wątroby. Pomędzy wzmiankowaną wypukliną, a sąsiednią (*w'*), bardziej ku tyłowi położoną, znajdujemy szczelinę (*p. z.*), t. j. jeden z przewodów zewnątrzwątrobnych; ten ostatni otwarty jest od dołu, uchodząc tu do jamy będącej przedłużeniem jednej z żył żółtkowych (*d. v.*). Ostatnio wymieniona wyklina (*w'*) nie zawiera wewnątrz widocznego kanalika żółciowego, skrawek bowiem przeszedł obok niego; na jednym z sąsiednich

skrawków widać jednak w tej wypuklinie kanalik uchodzący do jamy woreczka wątroby, ale znacznie węższy aniżeli wspomniany kanalik w wypuklinie przedniej (*w*). Pomiędzy wypukliną (*w''*) a tylną z kolei (*w'''*) widzimy znów szczelinę (*p. z.*), która nie jest jednak otwarta u spodu, lecz zamknięta wskutek tego, iż obie wypukliny (*w''* i *w'''*), kolbiasto zgrubiałe u spodu, szczelnie do siebie przylegają; wypukliny te nie zrosły się jednak dotąd wzajemnie, tak iż można pomiędzy nimi zauważyć granicę w postaci wyraźnego, cienkiego zarysu. Za to pomiędzy wypukliną (*w'''*) a następną z kolei (ku tyłowi) nie można już dostrzedz granicy; tutaj nastąpiło już zupełne zrośnięcie, a tylko po zagłębieniu od strony dolnej (na granicy obu wypuklin) poznać można miejsce zrośnięcia się obu wypuklin. Nieco wyżej znajdujemy znów pomiędzy ostatnio wymienionymi wypuklinami jamkę (*p. z.*), będącą również jednym z przewodów zewnątrzwątrobnych.

Na fig. 23, wyobrażającej część nieznaczną przecięcia strzałkowego przez zawiązek wątroby tego samego stadyum, znajdujemy kilka ciekawych szczegółów rozwoju tego organu. Mamy na przekroju jedną z wypuklin, z nader cienkim, miejscami ledwie dostrzegalnym kanalkiem, uchodzącym w miejscu (*a*) do jamy woreczka wątroby; u dołu kanalik ten rozszerza się (*k. z.*) w jamkę dosyć obszerną, ograniczoną walcowatymi komórkami promienisto ułożonymi i mającymi szersze podstawy i zwężone wierzchołki. Takie rozszerzenia kanalików żółciowych w dolnych częściach wypuklin są nader częste i charakterystyczne; właściwie mówiąc, nie są to miejsca rozszerzone, lecz części przewodu żółciowego, które zachowały pierwotną szerokość i nie uległy późniejszemu, znacznemu zwężeniu. Jakie jest znaczenie tych rozszerzonych części przewodów dla rozwoju samej wątroby, tego bliżej nie badałem, nie dotyczy się to bowiem bezpośrednio tematu pracy niniejszej; zdaje mi się jednak, że mają one znaczenie tymczasowe, i że wkrótce wszystkie przewody żółciowe włoskowate (*Gallenkapilaren*) stają się mniej więcej jednakowo grube, jak to znajdujemy w wątrobie żabiej zupełnie rozwiniętej. Dla nas ważnem jest zaznaczenie obecności tych rozszerzeń w opisywanem stadyum rozwoju; zwracamy uwagę na charakterystyczną ich postać na przecięciu, pozwalającą odróżnić je od przewodów zewnątrzwątrobnych, które nie są zwykle ograniczone tak regularnie ułożonymi komórkami promiennymi. Na tym samym rysunku (fig. 23) znajdujemy po bokach wzmiankowanej wypukliny dwie jamy, z których jedna (*p'. z'*) jest mniejsza, druga (*p. z.*) znacznie obszerniejsza, są to przewody zewnątrzwątroczne, znajdujące się na granicy wzmiankowanej wypukliny oraz dwu sąsiednich, które zrosły się z nią w swych częściach obwodowych zupełnie, tak iż granice pomiędzy nimi są cał-

kiem niewidzialne. Na fig. 22, wyobrażającej również część skrawka strzałkowego przez zawiązek wątroby w temże stadyum rozwoju, znajdujemy w przekroju jeden z szerokich przewodów żółciowych (*k. ż.*) oraz przewody zewnątrzwątrobowe, z których jeden (po lewej stronie) otwarty jest od spodu, drugi zaś, znacznie obszerniejszy, zamknięty ze wszystkich stron (*p. z.*).

Zmiany, jakim ulega zawiązek wątroby, wskutek formowania się naczyń krwionośnych, rozpatrzmy nieco niżej, a uprzednio zaznaczymy jeszcze, że w miarę dalszego rozwoju zawiązka i w miarę rozrastania się i rozgałęziania kanalików żółciowych, zostają one ograniczone wszędzie przez jedną tylko warstwę charakterystycznych komórek, jak to właśnie znajdujemy w wątrobie żaby dorosłej, w przestrzeniach zaś pomiędzy kanalikami, jak wiadomo, występuje sieć naczyń włoskowatych krwionośnych, ograniczonych przez warstewkę śródbłonka, powlekającego od strony zewnętrznej ściany kanalików. Zachodzi teraz pytanie, jak rozwijają się pierwsze naczynia w zawiązku wątroby? Otóż możliwe są tutaj dwie ewentualności. Widzieliśmy, że woreczek wątroby formuje wypukliny, które tu i owdzie w wielu miejscach stykają się zewnętrznymi swymi powierzchniami i zrastają się, w skutek czego powstaje szczególna sieć przewodów i szczelin, które nazwaliśmy zewnątrzwątrobnymi. Otóż, przypomnijmy sobie, że obwodowe części tych przewodów otwierają się do jam żył żółtkowych (a mianowicie do przednich ich oddziałów, graniczących z zatoką żylną, do której, jak wiadomo, pnie żyłne uchodzą na przodzie), na które rozrastający się zawiązek coraz bardziej napiera. Tym sposobem sieć przewodów zewnątrzwątrobowych pozostaje w bezpośredniej komunikacji z żyłami żółtkowymi. Otóż możemy przypuścić (jak to twierdzi rzeczywiście Goette; p. niżej), że sieć tych przewodów, przeobrażająca się później w sieć naczyń krwionośnych wątroby, otrzymuje ścianki śródbłonkowe oraz ciała krwi od żył żółtkowych, z którymi komunikuje i że w ten sposób, podobnie jak i w pierwszym przypadku, tkanka zawiązka wątrobnego nie bierze żadnego czynnego udziału w formowaniu śródbłonków, oraz ciałek krwi naczyń wątroby. 2) Możemy przyjąć, że ścianki przewodów zewnątrzwątrobowych, przeobrażających się w światła naczyń krwionośnych, biorą czynny udział w tworzeniu ich morfologicznych składników i że wogóle tkanka entodermalna wątroby bierze udział w tworzeniu się systemu naczyniowego wątroby, podobnie jak z tkanki nabłonkowej przelyku oraz z entoblastu żółtkowego powstają komórki naczyniowe lub ciała krwi w innych okolicach ciała zarodkowego u płazów (Rabl, Houssay, Schwink, nasze badania).

Otóż spostrzeżenia moje doprowadzają mię do wniosku, że rzeczywicie tkanka entodermalna zawiązka wątroby bierze czynny udział w formowaniu tak śródbłonków, jakoteż ciałek krwi pierwszych naczyń wątroby, że jednak do pewnego stopnia i żyły żółtkowe, z którymi naczynia te bezpośrednio komunikują przyczyniają się do tworzenia morfologicznych składników naczyń wątroby, przyczem przewody zewnątrzwątrobowe stają się światłami większej części najpierwszych naczyń wątroby.

Najwcześniej zaczynają występować naczynia w bocznych, obwodowych częściach zawiązka wątroby, a mianowicie w miejscach, bezpośrednio graniczących z okolicami, w których mieściły się przednie kępy, tworzące ciałka krwi. Przypomnijmy sobie fig. 14, na której na wewnątrz od kępy znajdujemy mocno zgrubiałą ścianę wielowarstwową woreczka wątroby. W tej to bocznej ścianie woreczka pojawiają się najwcześniej zawiązki naczyń, tworzące się tu według tego samego typu, co i w kępie. Dla ogólnego zroryentowania się, przytoczymy przede wszystkim w słabem powiększeniu części przednie trzech skrawków strzałkowych (z jednej seryi) przez zarodek 4,5 mm. długości. Skrawek odrysowany na fig. 24, pochodzi z okolicy blizkiej linii środkowej. Znajdujemy tu zawiązek wątroby, (*h.*), której przednia ściana jest mocno zgrubiała; ponieważ rysunek wykonany jest w słabem bardzo powiększeniu i przytem cokolwiek schematycznie, nie uwydatnione są przeto fałdy i wypukliny ścianki wątroby. Przednia powierzchnia zawiązka wątroby graniczy w górnej swej części z jamą zatoki żyłnej (*s. v.*), przechodzącej w jamę serca (*c.*). Na spodniej stronie zawiązka wątroby oraz entoblastu żółtkowego, w który on ku tyłowi bezpośrednio przechodzi, znajdujemy światła rozgałęzień żyły żółtkowej, wypełnione już ciałkami krwi.

Skrawek, przedstawiony na fig. 25, pochodzi z tejże seryi, lecz z okolicy nieco bliższej boku ciała. Tutaj przypada na przecięciu jedna z żył żółtkowych (*d. v.*), a mianowicie widzimy ją na przodzie i na stronie brzusznej zawiązka wątroby (*h.*).

Wreszcie na skrawku z tejże seryi, ale już zupełnie z boku, a mianowicie jak to widzimy na fig. 26, w zawiązku wątroby zauważyć można od strony spodniej głębokie zatoki zajęte przez pierwsze naczynia krwionośne; prócz tego substancya zawiązka wątrobowego wygląda na przekroju tu i owdzie w postaci wysp oddzielonych od reszty przez naczynia krwionośne (rozpatrując serye skrawków, przekonujemy się naturalnie, że wyspy te w pewnych miejscach łączą się bezpośrednio

z ogólną masą ścianki zawiązka wątroby. Naczynia wątroby komunikują z żyłą żółtkową (*d. v.*) Ponieważ zatoka żylna, łącząca początek obu żył żółtkowych z jamą serca, znajduje się na linii środkowej, przeto w opisywanym skrawku, jako pochodzącym z bocznej okolicy ciała, nie widzimy już komunikacji żyły żółtkowej (*d. v.*) z sercem (*c.*).

Rozpatrzmy teraz nieco bliżej w znaczniejszem powiększeniu tę, to właśnie boczną okolicę zawiązka wątroby, w której odbywa się tworzenie pierwszych naczyń, komunikujących z żyłą żółtkową odpowiedniej strony.

Na fig. 21 widzieliśmy na przekroju strzałkowym zawiązek wątroby w okolicy blizkiej linii środkowej ciała; na przekroju tym widzieliśmy wypukliny wątroby, a w niektórych z nich przyszłe kanaliki żółciowe. Zaznaczyliśmy także w odpowiednim miejscu, że ściana zawiązka wątroby, będąca w tem stadyum wielowarstwową, jest najbardziej zgrubiała w swych częściach bocznych. W tych to miejscach, w skutek energiczniejszego rozmnażania się komórek i znaczniejszego przeto grubienia ścianek, nie tworzą się wypukliny, zawierające z początku kanał wewnętrzny, komunikujący z ogólną jamą woreczka wątroby, lecz w miejsce wypuklin powstają wyrostki — pełne od samego początku, kolbiasto zgrubiałe na wierzchołkach i o nieregularnych zarysach. Na fig. 29 wyobrażona jest część skawka strzałkowego, pochodzącego z tej samej seryi co i skrawek, wyobrażony na fig. 21, lecz z okolicy bocznej zarodka. Na skrawku tym znajdujemy właśnie owe pełne wyrostki mocno zgrubiałej w tem miejscu ścianki woreczka wątroby; wyrostki te oznaczone są literami *w*, *w'*, *w''*; są one naturalnie homologiczne z wypuklinami, które widzieliśmy na fig. 21. Pomiędzy wyrostkiem *w* i *w'* widzimy przestrzeń (*p. z.*), odpowiadającą przewodowi zewnątrzwątrobnym, które widzieliśmy na skrawku na fig. 21. Powierzchnia tych wyrostków nie jest gładka, lecz bardzo nierówna wskutek tego, że bądź pojedyncze komórki obwodowe, bądź też całe grupy komórek oddzielają się od pozostałej masy komórkowej i tworzą ciała krwi. Proces tworzenia się ich jest zupełnie taki sam, jak w kępach: następuje lokalne rozluźnianie się komórek, granice pomiędzy grupami komórek, lub też pomiędzy oddzielnymi komórkami stają się wyraźniejsze i ostrzejsze, pojedyncze komórki zaokrągłają się i wreszcie zupełnie się oddzielają jako samodzielne ciała krwi, przyczem tak w oddzielających się komórkach, jakoteż wewnątrz wyrostków napotkać można karyokinezy w jądrach. Uwalniające się ciała krwi wchodzi w znacznej części do jamy żółtkowej (*d. v.*), w części zaś pozostają na miejscu stając się ciałkami krwi pierwszych naczyń wątrobnych. A mianowicie wskutek tego, że miejs-

cami ciała te oddzielają się w większej ilości, powstają zatoki i szczeliny w masie pełnych wyrostków i te to jamy są tutaj światłami pierwszych naczyń, wypełniającemi się nowopowstającemi ciałkami krwi. Tworzenie się tych naczyń dostrzegałem w wielu preparatach; oglądając znaczną ich liczbę nabieramy przekonania, że naczynia te tworzą się przez lokalne rozluźnianie się tkanki samej ściany wątroby i jej zgrubiałych wyrostków. Stwierdzenie tego faktu jest dosyć trudne i wymaga rozpatrzenia licznych seryj preparatów, albowiem w różnych miejscach napotykałyśmy najrozmaitsze stadya tworzenia się naczyń i najrozmaiciej wyrażony proces ich powstawania. Nie mogę oddać na rysunkach wszystkich drobnych przemian, jakie obserwowałem podczas tworzenia się wspomnianych naczyń, powiększyłyby to bowiem znacznie liczbę rysunków, a z drugiej strony sam proces jest tak prosty, że ilustrowanie go zapomocą znacznej liczby rysunków byłoby zbyt bezcelnem. Przytoczę więc tylko kilka, że tak powiem, krańcowych stadyów; wybieram przytem do rysunku takie miejsca z preparatów, które pokazują najbardziej energiczne tworzenie się naczyń, a mianowicie jako zatok, nie z jednej tylko strony zagłębiających się w masę tkanki wątroby, lecz naraz z dwóch przeciwległych stron, na podobieństwo tunelu z dwóch stron jednocześnie przekopywanego. I tak zwróćmy się do fig. 27, wyobrażającej w znaczniejszem powiększeniu część obwodową przedniej ściany zawiązka wątroby z bocznej okolicy zarodka mniej więcej tego samego wieku co i ten, z którego skrawki przedstawiłyśmy na fig. 21 i 29. Na rysunku tym *m* oznacza trzewiową warstwę mezodermy, ograniczającą od przodu żyłę żółtkową (*d. v.*). Ta ostatnia wysłana jest warstewką śródbłonka (*end.*), w górnej części żyły tej regularniej rozwiniętą i bardziej jednociągłą, w dolnej zaś słabo bardzo wyrażoną; komórki śródbłonkowe, spłaszczone i na przecięciu wrzecionowate, pokrywają też tu i owdzie (*end'*) powierzchnię wyrostków wątroby, które wdzierają się, jak nam wiadomo, do światła żyły żółtkowej. Wyrostki wątroby (*h*) są pełne, utworzone z komórek wielokątnych o granicach mniej lub więcej wyraźnych, głównie wskutek tego, że nader delikatne ziarenka barwikowe zebrane są na obwodzie komórek. Pomiędzy przednim wyrostkiem wątroby, oznaczonym literą *h*, a znajdującemi się po za nim częściami zawiązka wątroby, widzimy z dwóch stron u góry i u dołu dwie zatoki, a w ich głębi (*x*) obserwować można doskonale rozluźnianie się i zaokrąglenie komórek; niektóre są już zupełnie kuliste i do embryonalnych ciałek krwi (*c. k.*) żyły żółtkowej zupełnie podobne; inne, a mianowicie głębiej umieszczone, są od strony zewnętrznej zaokrąglone, od wnętrza zaś niezupełnie jeszcze oddzielone, słowem cały ten proces możnaby jednym wyrazem określić tak, że komórki krwi

zostają jakby wykrawane z masy entoblastu, składającego substancję zawiązka wątroby. Porównyując z sobą różne miejsca na tym samym skrawku, jakoteż różne skrawki tej samej seryi, znajdujemy rozmaitej głębokości zatoki wypełnione ciałkami krwi. W miarę jak owe ciałka krwi oddzielają się zupełnie i unoszone zostają przez prąd osocza, na ich miejsce przybywają z głębi zatoki nowe, wskutek czego zatoka się pogłębia i przeobraża w przewód przyszłego naczynia. Gdy dwie zatoki tworzą się jednocześnie z dwóch stron, naprzeciw siebie, powstaje wówczas wskutek połączenia się ich, rodzaj tunelu, nawskróś przebijającego substancję zawiązka wątroby, a na przecięciu otrzymujemy wtedy mniejsze lub większe wyspy substancyi wątroby, pooddzielane od siebie kanałami będącymi właśnie światłem pierwszych naczyń włoskowatych wątroby. Taki obraz znajdujemy na fig. 28, wyobrażającej również część skrawka strzałkowego z tej samej seryi co i poprzednio rozpatrzony (fig. 27), lecz o trzy skrawki dalej ku brzegowi ciała zarodka. Tutaj widzimy pewną ilość jakby oddzielnych wysp, utworzonych z pełnych skupień wielokątnych komórek (*h*), pomiędzy niemi zaś sieć kanałów, t. j. światła naczyń z ciałkami krwi (*c. k.*). Tak na tej fig., jak i na poprzedzającej znajdujemy tu i owdzie na zewnętrznej powierzchni tych skupień śródbłonek (*end*). O jego pochodzeniu powiem teraz tylko tyle, że w części jest on produktem śródbłonek żył żółtkowych, z którym pozostaje miejscami od samego początku w bezpośredniej komunikacji, po części zaś jest wytworem tych samych komórek zawiązka wątroby, które rozluźniając się i oddzielając tworzą ciałka krwi i przyczyniają się do powstawania światła naczyń. Dowody na poparcie tego twierdzenia przytoczymy niżej. Tu zaś zwróćmy jeszcze uwagę na fig. 30, wyobrażającą skrawek strzałkowy z innej seryi, z zarodka mniej więcej tego samego wieku, lecz z okolicy nieco bliższej linii środkowej. Tutaj znajdujemy dwa wyrostki ściany wątroby (*h*, *h'*), wdzierające się do jamy żyły żółtkowej (*d. v.*). W górnym z tych wyrostków (*h*) widzimy wewnątrz szczelinę, jest to przyszły kanalik żółciowy; na granicy obu wyrostków w miejscu, oznaczonym przez *x* spostrzegamy większe rozluźnienie komórek; mają one postać bardziej kulistą i niektóre są już zupełnie prawie oddzielone od reszty jako wolne ciałka krwi. To samo znajdujemy w miejscach *x'* i *x''*, gdzie również dostrzegamy lokalne oddzielanie się ciałek krwi i tworzenie się światła naczyń, w miarę jak ciałka te oddzielają się i uwalniają. Nie będziemy pomnażali liczby podobnych rysunków, zaznaczamy tylko, że na różnych skrawkach w odpowiedniej okolicy i w odpowiednim wieku napotykałyśmy najrozmaitsze stadya w rodzaju tych, które odrysowaliśmy w trzech przytoczonych rysunkach.

W ten zatem sposób tworzą się naczynia i ich elementy morfologiczne w bocznych częściach zawiązka wątroby. Zobaczymy teraz, co się dzieje w jego częściach środkowych, t. j. w miejscach, gdzie istnieją dobrze rozwinięte wypukliny wątroby, zawierające światła przyszłych kanalików żółciowych, oraz t. zw. przewody zewnątrzwątrobowe, których pochodzenie rozpatrzyliśmy już wyżej.

Otóż, przypomnijmy sobie, że zwracaliśmy uwagę czytelnika na okoliczność, iż wewnątrz przyszłych kanalików żółciowych ma powierzchnię mniej więcej równą, albowiem komórki, ograniczające światło tych kanalików są regularnie ułożone. Zupełnie co innego da się powiedzieć o powierzchni przewodów zewnątrzwątrobowych. Ich powierzchnia jest najczęściej nierówna i nieregularna, a pozostaje to właśnie w związku z tą okolicznością, iż komórki entodermalne, ograniczające światło tych przewodów, biorą udział w tworzeniu morfologicznych składników przyszłych naczyń, których światła są właśnie przewodami zewnątrzwątrobnymi. Dla wyjaśnienia tego przyjrzyjmy się znów fig. 22 i 23, które już po części rozpatrzyliśmy wyżej.

Na fig. 22 znajdujemy mniej więcej w środku obszerną dosyć jamę t. j. jeden z przewodów zewnątrzwątrobowych (*p. z.*); u dołu jedna z komórek, ograniczających jamę tę, ma wyrostek, wdzierający się do wnętrza jamy; u góry jedna z komórek znajduje się w stadium dzielenia karyokinetycznego (*diaster*), przyczem jedna z potomnych komórek pozostaje jeszcze w związku ze ścianą przewodu, druga jest już prawie wolna; mamy tu przed sobą stadium tworzenia się ciała krwi; po prawej stronie spoczywa już jedno zupełnie gotowe, kuliste ciało krwi, przylegające do ścianki przewodu (*c. k.*). Podobne mniej więcej obrazy napotkać można i w wielu innych przewodach zewnątrzwątrobowych na różnych innych skrawkach rozpatrywanej seryi, co w niezbity sposób dowodzi, że komórki, ograniczające światło przewodów, formują morfologiczne składniki przyszłych naczyń wątrobowych. Zasługuje również na uwagę wewnątrz przewodu zewnątrzwątrobowego oznaczone literami *p. z.* na fig. 23. Tutaj widzimy niektóre komórki (zwłaszcza dwie po prawej stronie) oddzielone już w części od ścianki przewodu i luźno spoczywające w jego jamie, ale zachowujące jeszcze postać wielokątną, nieregularną czyli podobną do postaci komórek, ograniczających światło przewodu; inne komórki są bardziej spłaszczone, znajdują się jakby na drodze do przeobrażenia się w śródbłonek, wreszcie jedna jest zupełnie kulista, podobna do zwykłych w tem stadium ciałek krwi. Nie będę pomnażał liczby rysunków analogicznych, a zaznaczę tylko, że, przeglądając seryę skrawków, napotykamy liczne bardzo obrazy, podobne do odrysowanych na fig. 22 i 23, dowodzące niewątpliwie, że entoder-

malne ściany przewodów, które nazwaliśmy zewnątrzwątrobnymi, biorą czynny udział w powstawaniu elementów morfologicznych naczyń.

Pozostaje jeszcze powiedzieć kilka słów o pochodzeniu śródbłonka naczyń wątrobnych. Otóż liczne spostrzeżenia przekonywają mię, że w znacznej części komórki śródbłonkowe powstają z komórek, ograniczających światła przewodów zewnątrzwątrobnych, że mają zatem pochodzenie wspólne z ciałkami krwi. Główny dowód, utwierdzający mię w tem przekonaniu, widzę w tem, iż, przeglądając wiele seryj preparatów, napotkać można liczne przejściowe postaci od komórek wielokątnych lub zaokrąglonych do spłaszczonych. Na fig. 23 widzimy np. w jamie *p'* z przejściowe formy od komórek wielokątnych, podobnych do elementów, które ograniczają światło jamy, do komórek spłaszczonych, mających już charakter śródbłonkowy. W niektórych wypadkach obserwowałem, że w części najgłębszej, ślepo zamkniętej przewodu zewnątrzwątrobnego istnieją już pojedyncze komórki śródbłonkowe, podczas gdy w części obwodowej, otwierającej się do żyły żółtkowej, nie ma jeszcze ani śladu śródbłonka; otóż, gdyby w tym przypadku komórki śródbłonkowe były wytworem śródbłonka żyły żółtkowej, to przedewszystkiem zjawiałyby się powinny w części obwodowej naczynia, komunikującej z żyłą żółtkową; fakt zaś, iż występują w tym przypadku w okolicy najbardziej wewnętrznej danego naczynia, pokazuje, że rozwój ich jest tu niezależny od śródbłonka żyły żółtkowej, że zatem powstają one w miejscu, w którym je znajdujemy, że pochodzić mogą tylko od komórek, ograniczających światło przewodu, lub od powstających w tem miejscu ciałek krwi; słowem rozwijają się niezależnie od elementów żyły żółtkowej.

W znacznej mierze jednak śródbłonek naczyń wątrobnych jest produktem śródbłonka żył żółtkowych. Do części obwodowych tych naczyń, które otwierają się bezpośrednio do żył żółtkowych, wrasta śródbłonek z tych ostatnich; można to obserwować w wielu miejscach, przeglądając serye preparatów. Na fig. 27 widzimy np. u góry z prawej strony komórkę śródbłonkową *end'*, która znajduje się w związku jednociągłym ze śródbłonkiem żyły żółtkowej, pokrywającym powierzchnię wyrostków wątrobnych i która wrasta do zatoki z nowotworzającymi się ciałkami krwi, do zatoki, która, jak nam wiadomo, ma się przeobrażać w jedno z naczynek wątrobnych. Podobny obraz, wyrażony jeszcze lepiej, znajdujemy na fig. 30 również w miejscu, oznaczonem *end'*. Widzimy zatem, że śródbłonek naczyń wątrobnych po części powstaje z śródbłonka żył żółtkowych, a mianowicie z wewnętrznej ścianki śródbłonkowej żył tych.

Ogólne wyniki, do których doprowadzają nas poszukiwania nasze nad rozwojem pierwszych naczyń wątroby, są zatem następujące:

1. Przewody zewnątrzwątrobowe, t. j. przestrzenie ograniczone zewnątrzwnymi powierzchniami wypuklin i wyrostków ścianki woreczka wątroby są światłem przyszyłych naczyń.

2. W częściach bocznych wątrobnego woreczka, tam gdzie jego ścianka jest znacznie zgrubiała, światła naczyń powstają także w substancji wyrostków wątroby wskutek miejscowego rozluźnienia się komórek, przeobrażania się ich w ciała krwi i tworzenia się wskutek tego coraz głębszych zatok i przewodów, które stają się tu światłami nowopowstających naczyń.

3. Z wewnętrznych warstw komórek, wyścielających przewody zewnątrzwątrobowe, powstają wskutek rozluźniania się ich i uwalniania po części ciała krwi, a po części śródbłonki naczyń.

4. Śródbłonki naczyń wątrobnych powstają także w części jako produkt śródbłonków żył żółtkowych, z którymi to żyłami obwodowe części naczyń wątrobnych bezpośrednio komunikują.

Opisaną drogą powstają pierwsze naczynia wątroby. W miarę rozrastania się ich zawiązka, nowe gałązki naczyń powstają już jako bezpośrednie przedłużenia istniejących.

B. Porównanie własnych poszukiwań ze spostrzeżenia innych autorów.

Istnieje w literaturze bardzo niewiele danych co do rozwoju pierwszych naczyń krwionośnych w zawiązku wątroby u płazów. Głównie i prawie wyłącznie zawdzięczamy pod tym względem pewne spostrzeżenia A. Goettemu ²⁾ w jego monografii, traktującej o rozwoju *Bombinator igneus* (p. str. 766).

Autor ten zajmuje się bardzo powierzchownie całą tą kwestyą. Z opisu jego wynika, że nie przyjmuje on absolutnie żadnego udziału samej substancji wątroby w tworzeniu się morfologicznych składników systemu naczyniowego. Z nader niejasnego ustępu na str. 766 dzieła Goettego, wynika dalej, że wywodzi on słusznie światła naczyń z wątrobnych przewodów, nazwanych przez nas zewnątrzwątrobnymi. Co do tego punktu spostrzeżenia nasze różnią się jednak o tyle, że Goette widzi w tem jedyne źródło światła naczyniowych, według zaś moich spostrzeżeń obwodowe naczynia w b o c z n y c h częściach zawiązka wątroby powstają także przy udziale samej substancji wyrostków wątroby wskutek miejscowego przeobrażania się grup jej komórek w ciała krwi i tworzenia się w ten sposób zatok, oraz przewodów w masie tej substancji. Goette upatruje różnice w rozwoju wątroby żabiej, jako

gruczołu rozgałęzionego, w porównaniu z rozwojem innych takichże gruczołów w tej głównie okoliczności, że rozwój zawiązka wątroby związany jest u żaby z bardzo wczesnie występującym kształtowaniem się naczyń. Pod tym względem dzielę najzupełniej pogląd zasłużonego embryologa.

IV. Kilka uwag teoretycznych o ontogenii i filogenii układu naczyniowego.

Nie ma może we współczesnej morfologii zwierząt kręgowych pytania równie skomplikowanego, jak kwestya embryonalnego pochodzenia dwu najważniejszych morfologicznych składników układu naczyniowego: śródbłonek i ciałek krwi. Z kwestyą tą wiążą się bowiem jak najściślej niektóre ogólne nasze zapatrywania na pochodzenie tkanek i na znaczenie listków zarodkowych. W trzech rozprawkach teoretycznej treści miałem^{12 13 14)} sposobność omówić dokładniej poglądy różnych autorów na wzmiankowane pytania ogólnomorfologiczne i starałem się zaznaczyć swoje stanowisko. W ostatniej z tych rozprawek¹⁴⁾, ogłoszonej w początku r. b. w „Kosmosie“ wyraziłem warunkowy pogląd, iż uważam entodermalne pochodzenie śródbłonek i ciałek krwi u kręgowców za pierwotne i najprostsze tak pod względem ontogenetycznym jak filogenetycznym; obecnie zaś nie tylko własne moje badania, które wyłożyłem w trzech pierwszych rozdziałach pracy niniejszej, utwierdzają mię co do słuszności tego poglądu, ale także dwie nowe później ogłoszone prace, a mianowicie Houssaya⁵⁾ i C. K. Hoffmanna¹⁵⁾, w których obaj ci autorowie wywodzą wspomniane elementy morfologiczne z wewnętrznego listka zarodkowego, a mianowicie z wtórnej entodermy. Mezodermalne pochodzenie śródbłonek i ciałek krwi, właściwie wyższym grupom kręgowców, uważać należy, według mego zdania, za zjawisko wtórne, cenogenetyczne. O. Hertwig¹⁶⁾ w doskonałym swym podręczniku embryologii kręgowców streszcza w umiejętny sposób różne zapatrywania autorów na pochodzenie wspomnianych elementów, lecz wstrzymuje się od wypowiedzenia zdania, jakie ich źródło uważa za pierwotne. Trafnie charakteryzuje on trudność całej tej kwestyi w następujących wyrazach: „Die Frage nach dem Ursprung der Gefässendothelien und des Blutes ist eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Gerade die Forscher, welche in jüngster Zeit mit den zuverlässigsten Methoden den

Gegenstand aufzuklären versucht haben, stehen nicht an, die Unsicherheit in der Deutung der sich ihnen darbietenden Befunde hervorzuheben“.

Jak wiadomo, liczni nowsi autorowie przyjmują dla krwi, śródbłonek naczyń, oraz dla różnych form tkanek łącznych oddzielne źródło t. z. „Nebenkeim“, przeciwstawiany zawiązkowi pozostałych tkanek ustroju, czyli t. z. „Hauptkeim“. Ernest Mehnert¹⁷⁾ w doskonałej swojej rozprawie o gastrulacyi i o tworzeniu się listków zarodkowych u żółwia twierdzi, że wszystkie, istniejące dziś zapatrywania co do egzystencyi owych dwu różnych zawiązków ciała zarodkowego sprowadzić można do 6-ciu następujących teoryj, a właściwiej, mojem zdaniem, do 7:

1. Teorya archiblastu i parablastu²⁰⁾ His'a (1882). Teoryę tę, mającą w obecnej chwili znaczenie tylko historyczne, krytycznie przedstawiliśmy w jednej¹³⁾ ze wspomnianych naszych rozpraw, dokąd odsyłamy czytelnika.

2. Teorya archiblastu i parablastu Waldeyera²¹⁾ (1883), którą również przedstawiliśmy krytycznie we wspomnianej pracy¹³⁾.

3. Teorya parablastu według Rückerta^{18, 19)}.

4. Teorya desmohaemoblastu s. desmoblastu Raubera²²⁾.

5. Teorya akroblastu Kollmanna^{22, 23, 24)}, surowo skrytykowana przez Köllikera²⁶⁾, Strahla²⁷⁾ i innych.

6. Tu wspomnieć wypada także o teorii t. z. paradermy Kupffera¹⁷⁾, która w części zbliżała się do teorii Waldeyera.

7. Wreszcie wymienić tu musimy ważną, a powszechnie znaną teoryę mezenchymy Hertwigów, zwłaszcza teoryę tę zmodyfikowaną nieco przez O. Hertwiga¹⁶⁾ w jego podręczniku embryologii kręgowców. Wszyscy wyżej wymienieni autorowie upatrują dla tkanek łącznych, śródbłonek naczyń i krwi wspólne źródło (Nebenkeim). Co się tyczy tkanek łącznych, to kwestya ta dzięki świetnym pracom Rabla²⁸⁾, van Wyhego²⁹⁾, Maurera³⁰⁾ i innych została w ostatnich latach w zadowalający sposób rozwiązana. Dziś wiemy, że tkanki łączne powstają z mezenchymy, w znaczeniu braci Hertwigów, t. j. z luźnych, niepowiązanych z sobą grup komórek, oddzielających się pojedynczo z mezodermy, a mianowicie z obu jej warstw i z różnych określonych jej okolic. Bliżej streściłem¹⁴⁾ odpowiednie rezultaty badań lat ostatnich w jednej z rozprawek ogłoszonych r. z. w „Kosmosie.“ Co się tyczy ściślejszego źródła śródbłonek i ciałek krwi, to dotąd nie wiadomo, jakie jest wogóle pochodzenie tej części „Nebenkeimu“. A. v. Kölli-

ker ³¹⁾, Strahl ²⁷⁾, H. E. Ziegler i F. Ziegler ³²⁾ oraz inni uczeni widzą jedyne źródło tej części „Nebenkeimu“ w mezodermie i dotąd największa liczba embryologów przechyliła się w stronę poglądu tych uczonych i ich szkoły. Niedawno H. E. Ziegler ³³⁾ na zjeździe lekarzy i przyrodników w Berlinie tak na podstawie swoich własnych badań, jakoteż na zasadzie krytycznego zestawienia poszukiwań innych autorów starał się uzasadnić pogląd, że „pierwsze zawiązki krwi u kręgowców w należą pierwotnie do mezodermy“. Pogląd ten uważam za najzupełniej chybiony i postaram się przytoczyć szereg dowodów, pokazujących, że za pierwotne źródło krwi i śródbłonków musimy uważać listek wewnętrzny, czyli że ta część „Nebenkeimu“, która daje wspomniane elementy, zawdzięcza swe pierwotne pochodzenie entodermie, mezoderma zaś jest wtórnym źródłem tych morfologicznych składników ciała. Zobaczmy więc naprzód, na czem opiera swoje zapatrywania uczony freiburgski.

Ziegler przytacza naprzód rezultaty swoich badań nad rozwojem pierwszych naczyń i krwi u ptaków, a mianowicie u kaczki. Stwierdza on rezultaty poszukiwań Köllikera ³¹⁾, Dissego ³⁴⁾ i wielu innych badaczy nad rozwojem pierwszych naczyń, a mianowicie dochodzi do rezultatu, że są one produktem mezodermy. Ale oto powiada w końcu: „Ponieważ mezoderma przy powstawaniu swoim tak w wyrostku głowy (Kopffortsatz) jakoteż i na pasku pierwotnym (Primitivstreif), oraz na wale zarodkowym (Keimwall) zlna jest z entoderma, można przeto postawić teorię, iż zawiązki krwi były pierwotnie entodermalne i przesunęły się do mezodermy; nie mogę podzielić tego poglądu dla powodów, które na końcu rozpatrzę. Przeciwnie, jestem zdania, że zawiązki krwi wyróżniają się w zarodku kaczki jako części mezodermy i pierwotnie były też częściami mezodermy, a pod względem morfologicznym muszą być zaliczone do zawiązków mezenchymatycznych; uważam przeto mezodermalne powstawanie zawiązków krwi jako coś palingenetycznego.“

Z powyższego ustępu pracy Zieglera widzimy, że wprost tylko empirycznie nie daje się wyprowadzić pewny wniosek co do tego, czy w zarodku ptasim entoderma nie bierze udziału w tworzeniu się krwi. Sam Ziegler powiada, że na zasadzie dostrzeganych faktów możnaby postawić taką teorię, lecz że inne powody zniewalają nas do jej odrzucenia. Zresztą każdy, kto badał odpowiednio preparaty zarodków ptasich, wie o tem dobrze, jak trudno jest tu ściśle określić rzeczywiste źródło elementów krwi. Ale oto zobaczymy, jakie powody teoretyczne zniewalają Zieglera do uważania mezodermy za pierwotne źródło elementów krwi. Uczony freiburgski przytacza następujące punkty:

„U większości kręgowców, mówi Ziegler, a mianowicie u ryb spodoustych, kościstych, u ptaków, gadów i ssących wykazano mezodermalne pochodzenie pierwszych zawiązków układu krwionośnego; tylko płazy i minogi przytoczyć można na korzyść ich entodermalnego pochodzenia, lecz przyjąć musimy u nich przesunięcie się zawiązków z mezodermy do entodermy.“ Ten pierwszy punkt zapatrywania Zieglera nie wytrzymuje, mojem zdaniem, krytyki, a to z następujących, zdaje mi się, bardzo przekonujących względów.

Ze wszystkich zwierząt kręgowych najprostsze pod względem morfologicznym są: lancetnik, ryby kręgouste i spodouste. Wszelkie procesy ontogenetyczne odbywają się w sposób najprostszy i najpierwotniejszy u tych grup kręgowców; płazy zachowały także w ontogenii swojej pierwotniejsze stosunki; słowem, embryologia wymienionych grup jest najmniej zmieniona cenogenetycznie, a zachowała najwięcej pierwotnych, palingenetycznych stosunków. Segmentacja jaja jest całkowitą u lancetnika, minoga i u płazów; proces gastrulacji odbywa się w sposób najmniej zmieniony u lancetnika, minoga, u płazów i u ryb spodoustych. Tworzenie się mezodermy, które jest tak bardzo złożone i zmienione u gadów, ptaków i ssących, odbywa się w najpierwotniejszy sposób u wymienionych wyżej grup kręgowców. Wiadomo przecie, że gastrulacja i powstawanie mezodermy, a mianowicie celomatycznych jej worków, zostało zrozumiane należycie u gadów, ptaków i ssących dopiero wtedy, gdy poznaliśmy odpowiednie stosunki u niższych grup zwierząt kręgowych. To samo stosuje się do problemu wtórnej jamy ciała i kręgów pierwotnych. Strunę grzbietową uważaliśmy za twór mezodermalny na podstawie badań nad rozwojem gadów, ptaków i ssących, a dopiero porównanie z lancetnikiem, minogiem i płazami pozwoliło nam zrozumieć, że u wyższych kręgowców mamy przed sobą proces nieco zmieniony i że pierwotnym źródłem struny jest entoderma. To samo tyczy się także kanału neuroenterycznego — tworzu, który należycie oceniliśmy pod względem morfologicznym u wyższych kręgowców na podstawie o wiele pierwotniejszych stosunków u niższych grup tych zwierząt. Wreszcie i trudny problemat rozwoju obwodowego systemu nerwowego, oraz tkanek mezenchymatycznych u gadów, ptaków i ssących zdołaliśmy wyjaśnić sobie dopiero wówczas, gdy zbadaliśmy odpowiednie procesy u lancetnika, minoga, u ryb spodoustych i płazów. Kwestya metameryi głowy kręgowców, którą w ostatnich latach tak żywo się zajmowano, również nas nauczyła, że odpowiednie stosunki zachowały najbardziej palingenetyczny charakter u ryb spodoustych i płazów. Uwzględniając wszystkie te, tak ważne i doniosłe okoliczności, z wielkim stopniem prawdopodobieństwa możemy twierdzić, że skoro

wszystkie prawie procesy embryonalne zachowały bardziej pierwotny, palingenetyczny charakter u wymienionych grup kręgowców, to to samo tyczy się musi także i układu naczyniowego, a specjalnie pierwszych zawiązków krwi naczyń.

Otóż co się tyczy lancetnika, tej tak wielec starodawnej i na wskrós palingenetycznej formy, to niestety dotąd nie wiemy o rozwoju jej układu naczyniowego. W najbardziej szczegółowych monografiach rozwoju lancetnika nie znajdujemy żadnych wskazówek co do pochodzenia naczyń ani też ciałek krwi. Hatschek³⁵⁾ powiada, że naczynia krwionośne lancetnika są jedynym układem narządów, którego pochodzenia nie zdołał on wyjaśnić. Gdy co do lancetnika nie posiadamy zatem dotąd żadnych danych w interesującej nas kwestyi, to co do trzech innych wyżej wymienionych grup kręgowców: ryb kręgoustych, spodoustych i płazów, mamy wiadomości bardzo pewne i szczegółowe.

A. Goette³⁶⁾ w monografii swojej o rozwoju minoga rzeczno (*Petromyzon fluviatilis*) opisuje w sposób bardzo stanowczy powstawanie krwi z entodermy pierwotnej. U ryb spodoustych (*Selachii*), jak twierdzi Rückert^{18), 37), 38)}, naczynia krwionośne wraz z krwią, znajdujące się na powierzchni żółtka, pochodzą z „merocytów“. Naczynia zaś, występujące wewnątrz zarodka, powstają, według tego autora, niezależnie od żółtkowych i przytem z dwu źródeł: z nabłonkowej ściany jelita, t. j. z entodermy oraz z trzewiowej warstwy mezodermy. Później jednak H. E. Ziegler i F. Ziegler³²⁾ w pracy swej nad rozwojem *Torpedo* nietylko zaprzeczyli udziału merocytów w tworzeniu się naczyń żółtkowych, ale i co do naczyń wewnątrzzarodkowych nie potwierdzili obserwacji Rückerta, albowiem doszli do rezultatu, że naczynia te powstają jedynie z luźnych komórek mezodermy (jak to już przed nimi był twierdził Paul Mayer). Wszystkie te obserwacje były jednak nie dostatecznie ściśle i dokładne, i stąd sprzeczności. Dopiero w r. b. zjawiała się obszerna i wyczerpująca praca K. Hoffmanna¹⁵⁾, która pokazała po czyżej stronie prawdę. W pracy tej Hoffmann opisuje powstawanie śródbłonka serca i głównych pni naczyń u ryb spodoustych. Hoffmann badał zarodki żarłacza *Acanthias vulgaris*.

Co do rozwoju komórek krwi, nie przytacza on żadnych faktów, a ogranicza się tylko na uwagę, że bardzo prawdopodobnie ciałka krwi nietylko tworzą się z zewnątrz zarodka, w blastodermie, ale także wewnątrz zarodka, z hypoblastu. Rozwój serca oraz aorty rozpoczyna się od nagłych i znacznych przemian w hypoblastycznych komórkach ścianki jelita pierwotnego. W procesie tym występuje pomiędzy elementami, składającymi ścianę jelita pierwotnego, „walka o byt“, jak się wyraża Hoffmann, przyczem tylko niektóre komórki jelita, powołane

do przeobrażenia się w śródbłonek naczyń, zachowują się w tem miejscu, podczas gdy pozostałe, zbyteczne, zostają wypierane i wpadają do jamy jelita pierwotnego resp. do jamy serca i aorty, gdzie prawdopodobnie stają się pokarmem właściwych komórek naczyniowych, czyli t. zw. „*Hämenchymzellen*“, t. j. tych, które mają tworzyć śródbłonek, a w części może i ciała krwi. Postać komórek naczyniowych bywa bardzo rozmaita, najczęściej jednak jest silnie wydłużona, wrzecionowata; często komórki te są opatrzone wyrostkami.

Tak śródbłonek serca, jakoteż śródbłonek wielkich pni naczyń jest częścią ścianki jelita pierwotnego, złożoną z komórek naczyniowych (*Hämenchymzellen*) i oddzielającą się od reszty jelita przez przewężenie; śródbłonkowy woreczek serca jest parzystą wypukliną ścianki jelita, przyczem parzystość ta zależy od dwubocznego (parzystego) zawiązku *v. omphalo-mesentericae*. Odpowiadają one niewątpliwie żyłom żółtkowym u żaby. Praca Hoffmanna pokazuje nam zatem w sposób oczywisty, że entoderma wytwarza elementy naczyniowo-śródbłonkowe u ryb spodustych.

Co się tyczy płazów, to badania kilku autorów jako to: Goettego²⁾, Schwinka³⁾, Houssay'a⁵⁾, Rudniewa⁴⁾, oderwane spostrzeżenia Maurera³⁰⁾, jakoteż własne moje poszukiwania wykazują, że u różnych form tej gromady tak śródbłonki jakoteż ciała krwi mają pochodzenie entodermalne.

Tak więc co do trzech grup kręgowców: ryb kręgowstych, spodustych i płazów, u których tak liczne procesy embryonalne odbywają się w sposób prostszy i pierwotniejszy, elementy krwi oraz śródbłonkowe rozwijają się z wewnętrznego listka zarodkowego, co chyba oczywiście przemawia za tem, że entodermalne ich pochodzenie jest pierwotne, a nie następczo nabyte.

Co się tyczy ryb kościstych (*Teleostii*), to kwestya pochodzenia śródbłonek i ciałek krwi jest tu jeszcze dotąd bardzo sporna. Pytanie co do morfologicznego znaczenia oraz pochodzenia t. z. „intermediäre Schicht“ oraz „periblastu“, z którego Gensch^{39, 40)} i Goette²⁾ wywodzili ciała krwi, jest nader zawiąlane i dotąd niewyjaśnione należycie, a praca H. E. Zieglera⁴¹⁾, który widzi źródło krwi i komórek śródbłonkowych w mezodermie, wymaga jeszcze szczegółowego skontrolowania. Co do gadów, ważne jest spostrzeżenie Corninga⁴²⁾, który na podstawie badań własnych uważa „za prawdopodobne, iż kępy krwi pochodzą bezpośrednio z entodermy“, a zarówno też Hoffmann¹⁵⁾ wyprowadza u gadów pochodzenie ciałek krwi oraz śródbłonek z entodermy. Spostrzeżenia te nie są jednak, zdaniem naszym, przeprowadzone tak, aby były dostatecznie przekonujące.

Za daleko byśmy zaszli, gdybyśmy zechcieli w tem miejscu krytycznie rozbierać wszystkie lub nawet tylko ważniejsze prace, tyjące się pochodzenia krwi i śródbłonek u Amniota; literatura tego przedmiotu jest tak obszerna, że przytoczenie jej i rozebranie wymagałoby specjalnego, obszernego studyum. Wszystkie odpowiednie spostrzeżenia pokazują w każdym razie, że określenie, czy źródłem wspomnianych elementów jest listek wewnętrzny czy też środkowy, nastęrcza wielkie trudności. Ze spostrzeżeń tych wypada, że proces jest wysoce skomplikowany, że podlega licznym wahaniom u różnych grup i że, jeśli miejsce powstawania wzmiankowanych elementów znajduje się nawet w mezodermie, w takim razie występuje na powierzchni, zwróconej ku entodermie. Wszystko to dowodzi, że mamy przed sobą proces cenogenetyczny i że nastąpić mogło przesunięcie się kęp, tworzących ciała krwi, z jednego listka zarodkowego do drugiego. Że zaś u większości Anamnia, a przynajmniej u tych grup, które dokładnie zostały zbadane pod względem kwestyi, w mowie będącej, entodermalne powstawanie ciałek krwi i śródbłonek nie ulega żadnej wątpliwości, oczywiście zatem przyjąć musimy, że entodermalne pochodzenie wzmiankowanych elementów jest pierwotne i że u Amniota elementy naczyniowe oraz tworzące ciała krwi przesunęły się z entodermy do mezodermy, podobnie jak to niekiedy spostrzegamy i co do innych organów. Wszystkie przytoczone fakta i rozumowania wykazują, zdaje nam się, całą bezzasadność twierdzenia H. E. Zieglera „dass die ersten Blutanlagen der Wirbelthiere ursprünglich zum Mesoderm gehören“ i że u płazów oraz u minogów należy przyjąć „eine Verschiebung der Anlagen vom Mesoderm zum Entoderm“!

Inny szereg dowodów, które przytacza Ziegler (l. c.) na korzyść swego poglądu jest następujący:

Komórki, powstające w pierwszych zawiązkach krwi, otrzymują funkcyę i znamiona czerwonych ciałek krwi; narzędzia, z których tworzą się ciała czerwone w późniejszym okresie zarodkowym oraz u zwierzęcia dorosłego, wszystkie pochodzą z mezodermy. U ryb kościstych czerwone ciała powstają w lymfoidnej tkance nerki pierwotnej oraz w śledzionie (według Bizzozero i Torre i innych); oba te narzędzia są u ryb kościstych pochodzenia mezodermalnego (Ziegler, Laguesse). U ryb spodoustych czerwone ciała krwi powstają z pewnością w śledzionie, a mezodermalne jej pochodzenie opisane zostało przez Physalixa i Laguesse'a. U płazów bezogonnych i u wszystkich Amniota szpik kostny jest miejscem tworzenia się czerwonych ciałek krwi. U płazów ogoniastych i u młodych ssących wykazano, że śledziona produkuje czerwone ciała krwi; śledziona zaś jest u ssących wytwo-

rem mezodermy. Wreszcie u ssących w życiu płodowym tworzą się ciała krwi w wątrobie; lecz nie entodermalne komórki wytwarzają tu te elementa, ale rozwijają się one w naczyniach już istniejących (Martin, B. Schmidt i inni). Takie są w krótkości dowody Zieglera. Co do nas, to zdaje nam się, że przytoczony szereg dowodów nie ma żadnego prawie znaczenia. Przedewszystkiem bowiem powstawanie ciałek krwi w późnych stadiach rozwoju oraz u osobników dorosłych uważać należy za właściwość nie pierwotną, lecz następnie nabytą, uwarunkowaną przystosowaniem się fizyologicznem organizmu. Z chwilą gdy ustrój zaczyna samodzielnie oddychać, gdy czerwone ciała krwi otrzymują specyficzne swe właściwości fizyologiczne i gdy zaczynają pełnić rolę roznosicieli tlenu, wzrastanie ich ilościowe staje się fizyologiczną potrzebą organizmu, zwłaszcza że liczne ciała krwi ulegają też zanikowi. Fakt zatem, że różne organy stają się wtedy wytwórcami ciałek krwi, należy uważać za fizyologiczne przystosowanie się organizmu. Że tak jest w samej rzeczy, na to mamy dowód w fakcie, iż organy weale nie homologiczne, t. j. nie mające nic wspólnego pod względem morfologicznym, produkują wtedy ciała krwi, jak np. nerka pierwotna śledziona lub szpik kostny.

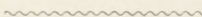
Zresztą co się tyczy pochodzenia narządzi, zajmujących się tak specjalnie wytwarzaniem ciałek krwi jak śledziona, to dalecy jeszcze jesteśmy od rozwiązania pytania, czy tkanka, wytwarzająca krew w śledzionie, jest rzeczywiście pochodzenia mezodermalnego, jak to przyjmuje H. E. Ziegler. Przeciwnie, spostrzeżenia Maurera⁴³⁾ przemawiają za tem, że tkanka ta rozwija się z entodermy. A mianowicie, autor ten badał rozwój śledziony u płazów i doszedł do wniosku, że z nabłonka żołądka wychodzą pojedyncze komórki i wędrują do mesogastrium, gdzie tworzą niewielkie, pełne skupienia w pobliżu żołądka, będące zawiązkiem tkanki śledziony. Laguesse⁴⁴⁾ natomiast wywodzi u ryb śledzionę z komórek mezodermy (mezenchymy). Co się tyczy innych grup kręgowców, nie wyłączając ssących, to nie posiadamy żadnych specjalnych i ściślejszych obserwacji w kwestyi pochodzenia pierwszego zawiązka wzmiankowanego organu. Ze wszystkiego, co przytoczyliśmy, wynika najoczywistej, że i ostatnio wspomniany szereg dowodów Zieglera nie wytrzymuje ścisłej krytyki.

Wreszcie Ziegler powołuje się na embryologię zwierząt bezkręgowych, twierdząc, że: u wszystkich zwierząt bezkręgowych, u których istnieje układ naczyniowy, naczynia należą do mezodermy, a i ciała krwi pochodzą również z tego listka zarodkowego, z czego wynika prawdopodobnie, że i u kręgowców krew i naczynia należały pierwotnie do mezodermy.

Otóż i co do tego punktu pogląd uczonego freiburskiego jest, zdaniem naszym, mylny, a przynajmniej nieuzasadniony. Ze wszystkich zwierząt bezkręgowych najściślejszą homologię zawiązków embryonalnych z takimiż zawiązkami u kręgowców pokazują, jak wiadomo, osłonice, chociażby już tylko jedynie przez obecność rurki nerwowej i struny grzbietowej. A oto właśnie u osłonice udało się wykazać Seelingerowi⁴⁶⁾, v. Benedenowi i Julinowi⁴⁷⁾, iż ścianka serca jest tworem entodermalnym, a mianowicie, iż pierwszy zawiązek serca jakoteż osierdzia zjawia się w postaci ślepego wyrostka entodermalnej ścianki jelita pomiędzy tylnym końcem endostylu a początkiem właściwego przełyku.

U innych zwierząt bezkręgowych również, zdaje się, w niektórych przypadkach elementy krwi i ścianki naczyń zawdzięczają swe pochodzenie entodermie. Tak np., według Schimkewitcha, u pajaków przez rozmnażanie się komórek żółtkowych powstają ciała krwi; według tegoż autora⁴⁸⁾ u głowonogów z tylnej części nabłonka żółtkowego oddzielają się pojedyncze komórki, przeobrażające się w ciała krwi; nabłonek zaś ten (Dotterepithel) należy z pewnością zaliczać do entodermi (p. Korschelt i Heider, *Lehrbuch der Vergl. Entwicklungsgeschichte*, III. Heft, str. 1132 i następane). W innych jednak przypadkach autorowie podają po większej części mezodermę jako źródło krwi i naczyń u różnych grup zwierząt bezkręgowych, jakkolwiek wogóle wiadomości nasze pod tym względem są niedostateczne i dotąd nie pewnego na nich budować nie można.

Na podstawie wszystkich powyższych rozważań łatwo, sędzę, dojść do wniosku, że żadne poważne względy nie przemawiają za tem, byśmy mezodermę uważać mieli za pierwotne źródło krwi u kręgowców, a z drugiej strony liczne fakty pierwszorzędgo znaczenia, a przede wszystkim entodermalne pochodzenie ciałek krwi i śródbłonek naczyń u *Cyclostomata*, *Selachii* i *Amphibia*, oraz entodermalne pochodzenie ścianki sercowej u osłonice przemawiają za tem, że w entodermie widzieć musimy filogenetycznie pierwotne źródło systemu naczyniowego, że u wyższych typów zachowały się tym sposobem ślady układu gastrovascularnego zwierząt jamochłonnych, na który to ostatni pogląd najzupełniej godzę się z zapatrywaniem C. K. Hoffmanna.



Uzupełnienie.

W czasie druku niniejszej rozprawy zjawilo się kilka prac, które muszę koniecznie omówić w krótkości.

Przeciwno rozpatrzonej przez nas rozprawie Prof. Hoffmanna, tycającej się rozwoju najwcześniejszych naczyń krwionośnych u ryb spodoustych (Selachii) wystąpił świeżo z surową krytyką Paul Mayer (*Ueber die ersten Stadien der Gefäße bei den Selachiern, Anatomischer Anzeiger IX B. Nr. 5 u. 6*). Mayer stara się obalić dowodzenia Hoffmanna, jakoby śródbłonek serca i naczyń pochodził z entodermy i twierdzi natomiast, że jest on wytworem środkowego listka zarodkowego. Co do mnie, to nie uważam dowodzeń Mayera za przekonywające, gdy tymczasem Hoffmann szczegółowo popiera swoje zapatrywanie, a liczne rysunki z jego preparatów nie przemawiają, zdaje mi się, za tem, aby badane przezeń zarodki miały być patologicznie zmienione lub źle zachowane, jak to przypuszcza Mayer. Zresztą wobec tak sprzecznych wyników cała ta kwestya wymaga jeszcze raz u ryb spodoustych bardzo gruntownego opracowania. Na str. 187 Mayer powiada: *Zur Entschuldigung von H. lässt sich anführen, dass gerade in der Leber während ihrer Entwicklung das Endothel der Gefäße nicht immer an allen Stellen scharf von den Leberkanälen abgesetzt erscheint, besonders wenn seine Kerne sehr weit von einander abstehen; aber daraus wird doch auch H. nicht etwa folgern wollen, dass die Gefäße in der Leber nicht überall geschlossen sein oder dass sie wohl gar vom Leberepithel abstammen?* Otóż, co do tego punktu, należałoby zwrócić nań specjalną uwagę, badając rozwój ryb spodoustych, ponieważ i u zarodków żaby najwcześniejsze naczynia w zawiązku wątroby nie mają wcale ścian śródbłonkowych, jak to wykazałem w pracy niniejszej. Z badań moich nad rozwojem wątroby żabiej nie wynika jednak bynajmniej, aby pierwiastki nabłonkowe embryonalnej wątroby już jako takie brały udział w formowaniu śródbłonek lub ciałek krwi. Ściana wątroby nie wszędzie wyróżnia się odrazu i jednocześnie, a jak to widzieliśmy na fig. 14, w częściach bocznych, na granicy z przednimi kępami, przez pewien czas bezpośrednio przechodzi ona w entoblast żółtkowy i nie ma jeszcze charakteru nabłonkowego, w tych zaś miejscach, jak widzieliśmy, odbywa się głównie tworzenie naczyń wątrobných i ich składników morfologicznych kosztem entoblastu.

Od chwili jednak, gdy przewody żółciowe ograniczone są wszędzie przez warstwę typowego nabłonka, czerwone ciała krwi tworzy się

mogą w wątrobie embryonalnej już tylko wyłącznie ze znajdujących się w jej naczyniach młodych, bezbarwnych jeszcze ciałek t. zw. erytroblastów (Löwitt), jak to wykazał u płazów niedawno O. Van der Stricht (*Nouv. recherches sur la genèse des globules du sang*“. *Archives de Biologie*. T. XII). Rysunek podany przez Van der Strichta na fig. 7 Tab. VIII jego pracy (przecięcie przez wątrobę kijanki *Alytes obstetricans*) wyobraża znacznie późniejsze stadyum rozwoju, aniżeli moje rysunki na fig. 21—30. W tak wczesnym wieku, jak ten, z którego pochodzą moje preparaty, odrysowane na fig. 21—30, nie można jeszcze stwierdzić w ciałkach krwi obecności hemoglobiny; reaktye, zapomocą których łatwo wyróżniają się na skrawkach dojrzałe czerwone ciałka krwi, nie nadają jeszcze w tem stadyum rozwoju żadnego specjalnego zabarwienia tym ciałkom, których plazma wypełniona jest licznymi kulkami żółtka odżywczego, podobnie jak plazma komórek entoblastu. Jak się niedawno przekonałem, dopiero u larw żabich, mających około 6 mm. długości, w ciałkach krwi, w których pierwiastki żółtkowe uległy już w znacznej mierze wessaniu, dają się wykryć ślady hemoglobiny i odtąd już zapomocą barwienia np. hemotoxyliną i wodnym roztworem eozyny plazma ciałek krwi przybiera charakterystyczną czerwono-miedzianą barwę. Z takiego stadyum rozwoju, albo z jeszcze późniejszego pochodzi oczywiście skrawek odrysowany na fig. 7 w pracy Van der Strichta, który — rzecz dziwna — w objaśnieniu tej figury oraz w tekście powiada wprost „*foie d'un têtard d'Alyte*“ nie podając nigdzie wieku lub wielkości larwy. Autor ten nie miał młodszych stadyów rozwoju i dlatego nie mógł widzieć wogóle tworzenia się najwcześniejszych ciałek krwi z pierwiastków entoblastu.

Wreszcie jeszcze słówko o nowej pracy H. E. Zieglera („*Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere*“ w „*Festschrift für August Weismann*“ 1894). Na postawie swych badań nad rozwojem naczyń u *Torpedo ocellata* autor ten dochodzi do wniosku, stwierdzającego pogląd dawniej już przezeń wypowiedziany, że mianowicie pierwiastki komórkowe zawarte w żółtku odżywczem u ryb spodoustych nie biorą żadnego udziału w tworzeniu pierwiastków krwi, lecz służą wyłącznie do zmiękczenia i przerabiania żółtka.

LITERATURA.

- ¹⁾ W. Müller. Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwiss. Bd. 6. 1871.
- ²⁾ Alexander Goette. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Tenze. Atlas zur Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- ³⁾ F. Schwink. Ueber die Entwicklung des Herzendothels der Amphibien. Anatomischer Anzeiger. Nr. 7. 1890.
Tenze. Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.
- ⁴⁾ B. G. Rudniew. O rozwitii endotelia serdca u amfibij z 1 tablica. Warszawa 1892.
- ⁵⁾ Houssay Frédéric. Etudes d'embryologie sur les Vertébrés. Archives de Zool. Expériment. et Générale, Paryż 1893. III. Serya. Tom. I.
- ⁶⁾ Al. Goette. Untersuchungen über die Entw. des Bombinator igneus. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. V. 1869.
- ⁷⁾ Rabl Carl. Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrbuch Bd. XII. 1886.
- ⁸⁾ J. Oellacher. Ueber die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cireneus. Archiv f. mik. Anat. Bd. VII. 1871.
- ⁹⁾ Rabl Carl. Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.
- ¹⁰⁾ J. Nusbaum. Ueber die Vertheilung des Pigments bei der Karyokinese. Anatomischer Anzeiger. 1893.
- ¹¹⁾ Davidoff M. Ueber die Entstehung der Blutkörperchen und des Parablasts von Salamandra atra. Zoologischer Anzeiger 1884.
- ¹²⁾ J. Nusbaum. O powstawaniu środkowej warstwy zarodkowej u zwierząt. Kosmos. Lwów 1882.
- ¹³⁾ J. Nusbaum. Najnowsze poglądy na genezę tkanek zwierzęcych. Kosmos. Lwów 1883.
- ¹⁴⁾ J. Nusbaum. O obecnem stanowisku kwestyi embryonalnego pochodzenia krwi i tkanek łącznych. Kosmos. Lwów 1893.
- ¹⁵⁾ C. K. Hoffmann. Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Ein Beitrag zur Kenntniss des unteren Keimblattes. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893.
- ¹⁶⁾ O. Hertwig. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. IV. Auflage. Jena 1893.
- ¹⁷⁾ Mehrnert Ernst. Gastrulation und Keimblätterbildung bei Emys taurica, w Schwalbe'go Morphologische Arbeiten, Bd. I. 1892.
- ¹⁸⁾ Rückert J. Zur Keimblätterbildung bei Selachiern. München 1885.
- ¹⁹⁾ Rückert J. Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anzeiger 1891.
- ²⁰⁾ His. Die Lehre vom Bindsbstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechungen einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Anatomische Abtheilung 1882.
- ²¹⁾ W. Waldeyer. Archiblast und Parablast. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XXII. 1883.

- ²²⁾ A. Rauber. Ueber den Ursprung des Blutes und der Binde-substanz. Sitzungsbericht der naturf. Gesellschaft zu Leipzig. 1877. Praca krótka, nie znana mi w oryginalnej, lecz z dosłownych cytata u Mehnerta ¹⁰⁾.
- ²³⁾ J. Kollmann. Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz mit 3 Taf. Archiv für Anat. und Physiol. v. His, Braune u. E. du Bois Reymond. Anat. Abtheilung 1884.
- ²⁴⁾ J. Kollmann. Das Mezoblast und die Entwicklung der Gewebe bei Wirbelthieren. Biolog. Centralblatt B. III. 1884.
- ²⁵⁾ J. Kollmann. Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. XLI. 1885.
- ²⁶⁾ A. v. Kölliker. J. Kollmanns Akroblast. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XLI. 1885.
- ²⁷⁾ H. Strahl. Die Dottersackwand und Parablast der Eidechse. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1887.
- ²⁸⁾ Rabl Carl. Theorie des Mesoderms. Morphologisches Jahrbuch. Band XV. 1889.
- ²⁹⁾ van Wyhe J. W. Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv f. mikr. Anat. B. 33. 1889.
- ³⁰⁾ Maurer F. Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morpholog. Jhrb. 1892. B. XVIII.
- ³¹⁾ A. v. Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.
- ³²⁾ H. E. Ziegler u. F. Ziegler. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Archiv für mikr. Anatomie. B. XXXIX. 1892.
- ³³⁾ H. E. Ziegler. Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft auf der zweiten Jahresversammlung zu Berlin. Leipzig 1892.
- ³⁴⁾ Disse. Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefäße im Hühnerei. Archiv für mikroskopische Anatomie. B. XVI. 1879.
- ³⁵⁾ B. Hatschek. Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien und Triest. B. IV. 1881.
- ³⁶⁾ A. Goette. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges 1890, w Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft. 5.
- ³⁷⁾ Rückert J. Ueber die Anlage des mittlerem Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anzeiger. 1887. Nr. 4.
- ³⁸⁾ Rückert J. Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. Biolog. Centralblatt Bd. 1888.
- ³⁹⁾ Gensch. Die Blutbildung auf dem Dottersack²⁾ bei Knochenfischen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. B. XIX. 1881.
- ⁴⁰⁾ Gensch. Das secundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Königsberg 1882 (rozprawa nie znana mi w oryginalnej).
- ⁴¹⁾ Ziegler H. E. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv f. mikrosk. Anatomie B. XXX. 1887.
- ⁴²⁾ Corning H. K. Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XXXVI.
- ⁴³⁾ Maurer. Die erste Anlage der Milz bei Amphibien. Morpholog. Jahrbuch Band XVI.
- ⁴⁴⁾ Languesse. Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journal de l'Anat. et Physiologie 1890.

- ⁴⁵⁾ Seeliger O. Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jen. Zeitschrift f. Naturwiss. Band XVIII. 1885.
- ⁴⁶⁾ E. v. Beneden et Ch. Julin. Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Archives de Biologie T. VI. 1887.
- ⁴⁷⁾ Schimkewitsch W. Note sur le développement des Cephalopodes. Zoologischer Anzeiger 1886.

Objaśnienie tablic.

Wszystkie rysunki mają za przedmiot zarodki żaby płowej (*Rana temporaria*) i wykonane zostały za pomocą przyrządu rysunkowego Abbé'go przy powiększeniach: Oc. 2. S. 3, Oc. 2. S. 6, Oc. 4. S. 6 mikroskopu Merkera i Ebellinga.

Oznaczenie liter.

<i>c</i> — serce	<i>j. h</i> jama wątroby.
<i>coel</i> — coelom.	<i>j. p</i> jama przewodu pokarmowego.
<i>chd</i> — struna grzbietowa.	<i>k. k</i> — Kępy, w których tworzą się ciałka krwi.
<i>e. k, ck</i> ciałka krwi.	<i>k. n</i> — komórki naczyniowe.
<i>d. e</i> — entoblast jelitny.	<i>k. ż, k. z</i> — przewody wewnątrzwątrobnne (żółciowe).
<i>d. v</i> — żyła żółtkowa.	<i>m</i> — mezoderma.
<i>d' v'</i> — rozgałęzienia żył żółtkowych.	<i>p. m</i> — ścienna warstwa mezodermy.
<i>e. n, en</i> — entoblast.	<i>pr</i> — przyssawka.
<i>ec</i> — ektoblast.	<i>p. z</i> — przewody zewnątrzwątrobnne.
<i>end. end'</i> — śródblonek.	<i>s. v</i> — sinus venosus.
<i>eż</i> — entoblast żółtkowy.	<i>v. m</i> — trzewiowa warstwa mezodermy.
<i>g</i> — mózg.	
<i>h</i> — wątroba.	

- Fig. 1—2 — Części brzuszne przecięć poprzecznych przez zarodek, 2 mm. długi, po za okolicą przyssawki.
- Fig. 3—5 — Części brzuszne przecięć strzałkowych przez zarodek, 2 mm. długi, w okolicy tworzenia się komórek naczyniowych.
- Fig. 6 — Część brzuszna przecięcia strzałkowego przez zarodek nieco młodszy niż na fig. 3—5; z tejsze okolicy.
- Fig. 7 — Część brzuszna przecięcia strzałkowego przez zarodek nieco starszy niż na fig. 3—5; z tejsze okolicy.
- Fig. 8—13 — Części brzuszne przecięć poprzecznych (z jednej seryi) przez zarodek 2, 5 do 3 mm. długi; fig. 8, 9 wyobrażają skrawki z okolicy bardziej tylnej, pozostałe — z okolic bliższych przodu.
- Fig. 14 — Część przecięcia poziomego przez zarodek 4, 5 mm. długi.
- Fig. 15—16 — Części przecięć poprzecznych przez brzuszną ścianę przetyku, z zarodka 2 mm. długiego.
- Fig. 17 — Części przecięć poziomych przez zarodek 4, 5 mm. długi (z tejsze seryi, co i fig. 14); półschematycznie.
- Fig. 18—20 — Części przecięć strzałkowych przez zarodek 4, 5 mm. długi.
- Fig. 21—30 — Części przecięć strzałkowych przez zawiązek ściany woreczka wątrobowego, z zarodków 4, 5 mm. do 5 mm. długości. Na fig. 24, 25, 26, narysowanych nieco schematycznie, przedstawiona jest cała przednia część ciała zarodka.

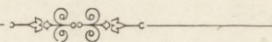




Fig. 1.

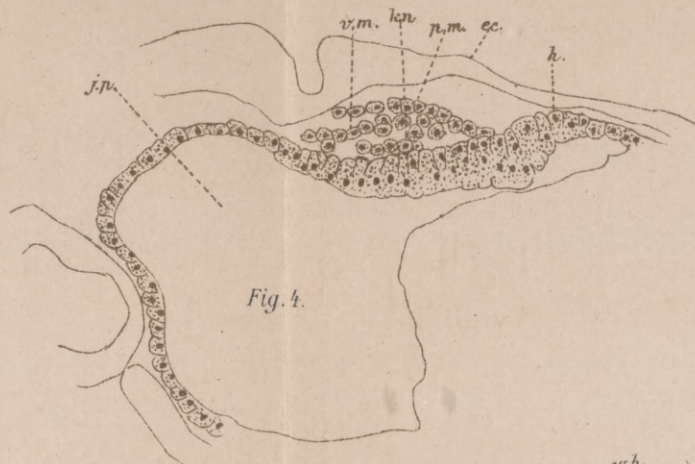


Fig. 4.

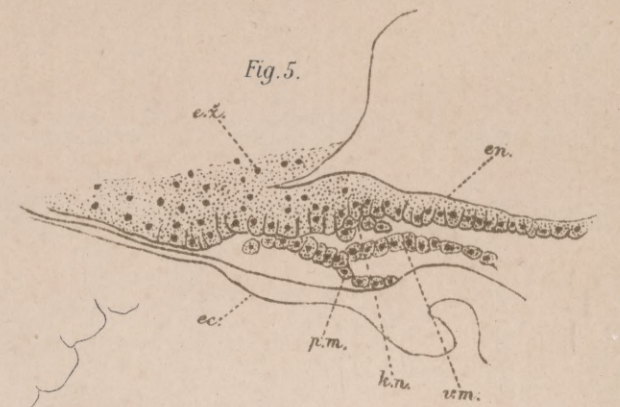


Fig. 5.



Fig. 3.



Fig. 7.



Fig. 6.

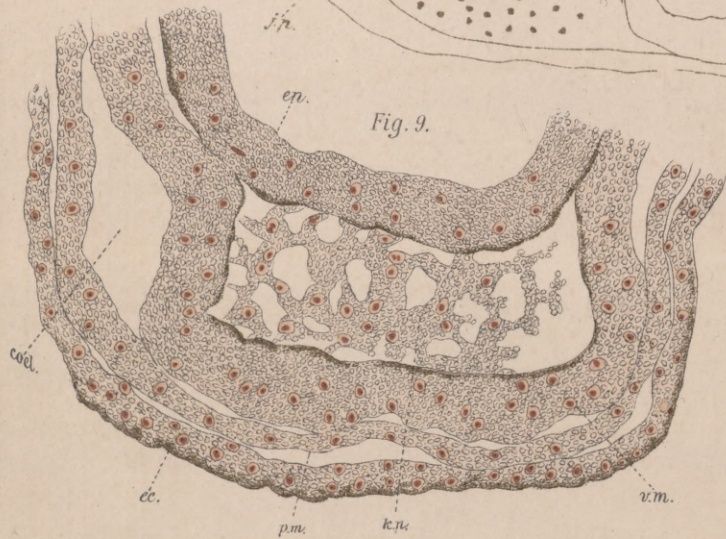


Fig. 9.

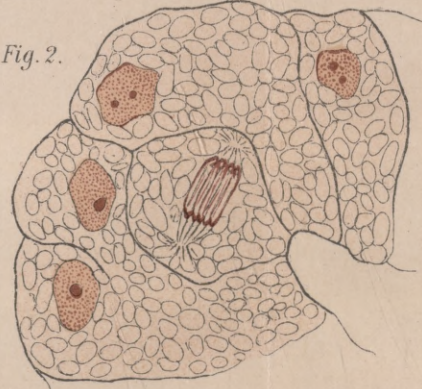


Fig. 2.



Fig. 8.





Ad nat. del. Dr. J. Nisb. aum.

