R. CICHOWSKI
Adwok. przysięgł.
KIELCE
ulica

Rozwój Świata Zwierzęcego

Tom II.

Embryologia Ogólna

Dr. Józef Nusbaum-Hilarowicz
Profesor Wszechnicy Lwowskiej

Rozwój Świata Zwierzęcego

Tom drugi

Embryologia Ogólna

Nakład Henryka Lindenfelda. Warszawa 1913
Skład główny w księgarni p. f. E. Wende i S-ka

58153/2

BIBLIOTEKA GŁÓWNA UWM
w OLSZTYNIE

429240

Czcionkami Drukarni Naukowej, Warszawa, Mazowiecka Nr. 8.

Niezwykła obfitość materyału faktycznego i teoretycznego, który usiłowałem zawrzeć w tym tomie, niech tłumaczy niezupełną równomierność w traktowaniu różnych zagadnień. Myślą przewodnią było mi wszakże, aby szerzej przedstawić sprawy znaczenia najogólniejszego, a już możliwie zwięźle i krótko rzeczy mniejszej doniosłości ogólnobiologicznej, jak np. organogenezę, a nadto—by więcej poświęcić miejsca prądom i kierunkom, najżywiej dziś zaprzątającym umysły biologów.

Tom ten wraz z poprzednim pozwolą, sądzę, czytelnikom moim ogarnąć chociażby w przybliżeniu bezmiar i głębię współczesnej nauki o dziejach rozwoju świata organizowanego, stanowiące najpiękniejszy wykwit nauki o życiu. Jeżeli udało mi się pociągnąć czytelnika ku tym wyżynom, skąd tak rozległe roztaczają się widnokręgi i zachęcić niejednego do głębszych studyów w tej pociągającej dziedzinie dociekań przyrodniczych, czułbym się nagrodzony za trudy i usiłowania moje.

Józef Nusbaum-Hilarowicz

Lwów
w styczniu 1913.

Treść.

Str.

Spis rysunków XII

ROZDZIAŁ I.

Brózdkowanie jaja. 1

Brózdkowanie. Jaja holoblastyczne. Brózdkowanie całkowite. Jaja meroblastyczne. Brózdkowanie częściowe.
I. Typy brózdkowania całkowitego.
II. Typy brózdkowania częściowego.
III. Pojęcie blastodermy, moruli, blastuli.

ROZDZIAŁ II.

Listki zarodkowe i ich rola twórcza. . . . 37

Pojęcie ogólne. Teorya listków zarodkowych.
Listek zarodkowy zewnętrzny i wewnętrzny.
Typy gastrulacyi. Losy praust gastruli.

ROZDZIAŁ III.

Listki zarodkowe (c. d.). Listek zarodkowy środkowy, czyli mezoderma. 61

Mezoderma. Teorya coelomu Hertwigów. Mezoblast i mezenchyma. Znaczenie teoryi coelomu. Typy powstawania mezodermy.

ROZDZIAŁ IV.

Zarys rozwoju najważniejszych narządów 92

Ogólny zarys powstawania narządów drogą wzrostu listków zarodkowych i różnicowania się komórek. Przegląd

Str.

ogólny narządów powstających z poszczególnych listków zarodkowych u kręgowców.
Zarys rozwoju układu nerwowego.
Zarys rozwoju narządów zmysłowych.
Zarys rozwoju narządów trawienia i oddychania.
Zarys rozwoju układu mięsnego i kostnego.
Zarys rozwoju układu naczyniowego.
Zarys rozwoju układu moczopłciowego.

ROZDZIAŁ V.

Odżywianie się płodu. Błony embryonalne 135

Rola deutoplazmy i koleje, jakie ona przechodzi. Ogólne kształtowanie się ciała zarodka. Pęcherz żółtkowy i krążenie pozazarodkowe. Błony zarodkowe: owodnia, błona surowicza, omocznia. Odżywianie się płodu a błony zarodkowe u ssaków. Rozwój i postacie łożyska u różnych ssaków. Poród.

ROZDZIAŁ VI.

Niektóre zjawiska fizyologiczne związane z płodzeniem u ssaków. 167

Okresowość czynności płciowych. Menstruacya i owulacya. Korelacya organów płciowych z innymi narządami ustroju. Teorya wewnętrznego wydzielania. Korelacya katamenii z czynnościami jajników. Menstruacya u człowieka a ruja u zwierząt.

ROZDZIAŁ VII.

Czynniki rozwoju. Zewnętrzne czynniki rozwojowe 174

Czynniki rozwojowe. Neopreformiści. C. Naegeli. Teorya plazmy zarodkowej Weismanna. Czynniki biologiczne. Znaczenie organizacyi. Samoróżnicowanie W. Roux. Zewnętrzne czynniki rozwojowe.
Wpływ ciepła na rozwój zarodka, na regeneracyę, na rozwój barwika, na powstawanie płci, jajorodność lub żyworodność.
Wpływ światła na rozwój zarodka, na rozwój barwika, na ustrój zwierzęcia, na regeneracyę.
Wpływ siły ciężkości i siły odśrodkowej na brózdkowanie jaja, wpływ siły ciężkości na wzrost.

Str.

Wpływ czynników chemicznych na rozwój zarodka.
Wpływ ciśnienia osmotycznego.
Działanie płodzenia, czyli inanicyi.
Wpływ czynników mechanicznych, elektrycznych, magnetycznych.
Działanie promieni radu.

ROZDZIAŁ VIII.

Wewnętrzne czynniki rozwojowe. Badania z dziedziny mechaniki rozwojowej. Zagadnienia determinacyi. 206

Zagadnienie rozmieszczenia zawiązków dziedzicznych. Zawiązki dziedziczne a mechanika rozwojowa. Znaczenie prospektywne. Moc prospektywna. Znaczenie i moc prospektywna komórek a rozwój zarodka. Badania z dziedziny mechaniki rozwojowej. Zagadnienie determinacyi. Zrosty jaj i zarodków. Zszeregowanie pewnych zjawisk rozwoju zarodkowego.

ROZDZIAŁ IX.

Rozwój pozarodkowy bezpośredni i pośredni. Wzrost. Dojrzałość płciowa. Przeobrażenia. Cykl życiowy. 230

Pojęcie ogólne o rozwoju pośrednim i bezpośrednim. Wzrost, zmiana kształtów a przeobrażenia. Szybkość i kres wzrostu. Dojrzałość płciowa. Progeneza. Neotenia. Dissogonia. Poecilogonia. Diontogonia. Przeobrażenia (metamorfoza). Tachygeneza. Przemiana pokoleń (metageneza). Heterogonia. Cykl życiowy. Długotrwałość życia.

ROZDZIAŁ X.

Rozmnażanie się bezpłciowe. 260

Podział a pączkowanie. Podział architomiczny i paratomiczny. Epitokia. Przejście do pączkowania. Strobilacya. Pączkowanie. Powstawanie kolonii. Pączki wewnętrzne. Pączkowanie stolonowe. Pączki zimowe. Szczeporództwo (schizogonia). Sporogonia.

Str.

ROZDZIAŁ XI.

Regeneracya i zjawiska pokrewne. 280

Zjawisko regeneracyi. Regeneracya jako sprawa życiowa w życiu jednostki. Regeneracya jako przedmiot genetyki. Regeneracya nieustrojowa. Regeneracya u roślin. Regeneracya zarodkowa. Postgeneracya. Regeneracya u pierwotniaków. Rozpowszechnienie regeneracyi pośród tkankowców. Przyczyny i warunki uzdolnienia do restytucyi. Przykłady restytucyi. Sprawy wewnętrzne towarzyszące regeneracyi. Regeneracya homogenetyczna i heterogenetyczna. Metaplazya.

ROZDZIAŁ XII.

Regeneracya i zjawiska pokrewne (c. d.). . . 317

Morfalaksya. Heteromorfoza. Regeneracya potwornościowa (teratologiczna). Supraregeneraty. Regeneracya embryomorficzna. Regeneracya atawistyczna.
Prawa regeneracyi: szybkość i kierunek wzrost regeneratu; regulacya kompensacyjna; biegunowość regeneracyi.
Zewnętrzne i wewnętrzne czynniki restytucyi. Podniety restytucyjne.

ROZDZIAŁ XIII.

Transplantacya, czyli przeszczepianie . . 340

Transplantacya jako zjawisko pokrewne regeneracyi. Transplantacya zarodkowa. Przykłady transplantacyi u zwierząt bezkręgowych i u kręgowców. Transplantacya parabiotyczna u ssaków. Przeszczepianie narządów u ssaków: skóry (rhinoplastyka), kości, oka, jajników, jaj. Transplantacya gruczołów płciowych u zwierząt bezkręgowych. Kastracya a drugorzędne znamiona płciowe. Przyczyny uzdolnienia do transplantacyi.
Przeżycie tkanek.

ROZDZIAŁ XIV.

Rozwój wsteczny, czyli inwolucya. 361

Rozpowszechnienie inwolucyi w świecie zwierzęcym. Inwolucya skutkiem przejścia zwierzęcia z życia swobodnego do pasorzytniczego albo do osiadłego lub skutkiem zmiany innych warunków życiowych. Inwolucya zarodkowa. Inwolucya towarzysząca regeneracyi. Inwolucya skutkiem głodzenia.

Str.

ROZDZIAŁ XV.

Rozwój osobnikowy a rodowy. 369

Ontogenia a filogenia. Prawo biogenetyczne ongi a dzisiaj. Jego znaczenie w biologii spółczesnej.

Literatura. 376

Alfabetyczny spis nazwisk. 393

Rzeczowy spis alfabetyczny. 397

Ważniejsze omyłki druku, które przed czytaniem poprawić należy:

Str.	*wiersz*	*zamiast*	*winno być*
4	10 od dołu	telelecitalne	telolecitalne
57	7 od góry	gaz	guz
101	w objaśn. rys. ostatni wiersz	pacierzowy. (Wedł. Michalkovica)	przedłużony. (Wedł. Mihalkovicsa)
103	1 i 2 od góry 2 „ „	z zewnętrznego wzrokowego).	z wewnętrznego ocznego oraz z soczewki)
122 i 401	5 od dołu 20 „ „	gnykożuchwia	gnykożuchwie
123	w objaśn. rys. w. 2 od dołu	skieletowe	skrzelowe
125	13 od góry	wsierdzia	wsierdzia, inaczej śródsierdzia
	14 od dołu	śródsierdzie	mięsosierdzie
126	10 „ „	śródsierdzia *(mesocardium)*	mięsosierdzia *(myocardium)*
204	12 od góry	Maggioriani	Maggiorani
215	16 od dołu	Enders	Endres
217	20 „ „	Speman	Spemann
218	5 od góry	Spemana	Spemanna
281	22 „ „	kosiarza	kosarza
377 i 395	3 od dołu 13 od góry	Lankaster	Lankester
403	8 „ „	kosiarz	kosarz
281 i d., 368	tomu I.	Marshall	Marchal

Spis rysunków.

Str

Rys. 1.—8. Typ brózdkowania całkowitego promienistego jaja strzykwy *Synapta digitata* 6. 7

„ 9.—12. Brózdkowanie jaja całkowite promieniste nierównomierne jaja jeżowca *Strongylocentrotus* 8

„ 13.—16. Brózdkowanie całkowite jednoumiarowe jaja lancetnika 9

„ 17.—20. Schemat brózdkowania jaja według typu promienistego i spiralnego 11

„ 21.—26. Schemat brózdkowania jaja według typu promienistego oraz spiralnego 13

„ 27. Pierwsze stadya brózdkowania jaja pierścienicy *Arenicola cristata* 15

„ 28. Dwa stadya brózdkowania jaja wstężnicy *Lineus ruber* . 18

„ 29.—31. Schemat podziału jaja żabiego 20. 21

„ 32. Jajo traszki w stadyum blastuli 22

„ 33. Brózdkujące jajo niedźwiadka *Euscorpius carpathicus* . 24

„ 34. Przekroje przez tarczkę zarodkową niedźwiadka *Euscorpius carpathicus* 25

„ 35. Przekroje przez tarczkę zarodkową ryb kostnoskieletowych 29

„ 36.—38. Brózdkowanie jaja maika *(Meloë)* 31

„ 39. Brózdkowanie jaja u owadu *Macrotoma vulgaris* . . . 32

„ 40. Blastula lancetnika 34

„ 41. Blastula strzałki 34

„ 42. Blastula-placula *Cynthia partita* 35

„ 43. 44. Dwa stadya rozwoju wstężnicy *Lineus ruber* . . . 41

„ 45. Schemat gastrulacyi epibolicznej 42

„ 46. Gastrulacya przez imigracyę jednobiegunową u meduzy *Aequorea* 43

„ 47. Dwa stadya rozwoju jaja meduzy *Geryonia* 44

„ 48. Gastrulacya drogą rozblaszkowania moruli 45

„ 49. Schemat porównywający gastrulacyę u płazów i ryb spodoustych 48

„ 50. Schemat rozkładu materyału embryonalnego oraz położenia jaja żabiego w stosunku do przyszłych osi ciała zwierzęcia 50

Str.

Rys. 51. Powierzchnia jaja żabiego od strony bieguna roślinnego 51
„ 52. 53. Tarczka zarodkowa ryby spodoustej *Torpedo* . . . 54
„ 54. Tarczka zarodkowa jaszczurki 55
„ 55. Część blastodermy jaja ptasiego z tarczką zarodkową . 55
„ 56. Jajo królika po brózdkowaniu 56
„ 57. Nieco późniejsze stadyum rozwoju jaja królika 57
„ 58. Tarczka zarodkowa jaja psa 57
„ 59. Przecięcie przez tarczkę zarodkową jaja królika . . . 58
„ 60. Schemat powstawania mezodermy w postaci worków coelomatycznych 64
„ 61. Strzałka *(Sagitta)* w całości i przekroju poprzecznym . 66
„ 62. Tworzenie się jamy ciała oraz mezodermy u strzałki . 68
„ 63. Przecięcie poprzeczne przez zarodek lancetnika 70
„ 64. Zarodek lancetnika z pięcioma parami worków coelomatycznych 71
„ 65. 66. Przecięcia poprzeczne przez zarodek lancetnika w późniejszych stadyach rozwoju 72
„ 67. 68. Przecięcia poprzeczne przez zarodek traszki 74
„ 69. Trzy przecięcia poprzeczne przez zarodek traszki w stadyum początkowego tworzenia się płytki rdzeniowej . 75
„ 70. Przecięcie poprzeczne przez zawiązek ciała zarodkowego ryby spodoustej *Pristiurus* 76
„ 71. Tarczka zarodkowa wraz ze smugą pierwotną jaja psiego 78
„ 72. Tarczka zarodkowa jaja królika wraz ze smugą pierwotną 79
„ 73. Tarczka zarodkowa jaja wróbla ze smugą pierwotną. . 79
„ 74. Przecięcie poprzeczne przez blastodermę zarodka piskląt 81
„ 75. Przecięcie poprzeczne przez zarodek kury 81
„ 76. Przekrój poprzeczny przez blastodermę zarodka królika 82
„ 77. Przekrój poprzeczny przez smugę i brózdę pierwotną zarodka królika 82
„ 78. Przecięcie poprzeczne przez zarodek kurczęcia 83
„ 79. Zarodek królika 84
„ 80. Rozwój mezodermy z telomezoblastów 87
„ 81. 82. Przekroje poprzeczne przez młodszy i starszy zarodek ryby spodoustej 90
„ 83. Część przekroju poprzecznego przez zarodek karaczana-prusaka 93
„ 84. Przecięcie poprzeczne przez środkową część zarodka kury 94
„ 85. 86. Schemat rozwoju mózgu (trzy pęcherze pierwotne i pięć wtórnych) 99
„ 87. Mózg zarodka króliczego 101
„ 88. Dwa schematy rozwoju oka 103
„ 89. Kielich oczny z soczewką i ciałem szklistem 103
„ 90. Głowa zarodka ludzkiego 105

Str.

Rys. 91. Rekonstrukcya głowy zarodka ludzkiego 106
„ 92. Zarodek ludzki z trzeciego tygodnia rozwoju 110
„ 93. Rozwój zębów u ssaków 111
„ 94. Schemat przekroju przez głowę ryby spodoustej . . . 113
„ 95. Zarodek ludzki ze środka piątego tygodnia 115
„ 96. 97. Przewód pokarmowy zarodka ludzkiego 116
„ 98. Zawiązki płuc u zarodka ludzkiego 117
„ 99. Zawiązek płuc u nieco starszego zarodka ludzkiego . . 118
„ 100. Przecięcie poprzeczne przez kręgosłup zarodka pstrąga. 120
„ 101. Przekrój podłużno-poziomy przez kręgosłup płodu ludzkiego 120
„ 102. 103. Zawiązki chrzęstnej praczaszki 121
„ 104. Schemat czaszki żarłacza i łuków trzewiowych 123
„ 105. Przecięcie poprzeczne przez zawiązek serca u zarodka jaszczura plamistego 124
„ 106. Przecięcie poprzeczne przez zawiązki serca u królika . 125
„ 107. Prawa połowa przekroju z rys. 106. 126
„ 108. Trzy schematy zlewania się parzystych zawiązków serca u zarodka kurczęcia 127
„ 109. Schemat rozwoju wielkich pni tętniczych u ssaków . . 128
„ 110. Przekroje poprzeczne przez młodszy i starszy zarodek ryby spodoustej 131
„ 111. Schemat pranercza u zarodka ryby spodoustej 132
„ 112.—117. Rozwój zewnętrznych części rodnych u człowieka 133
„ 118. Dwa stadya rozwoju jaja owadziego 136
„ 119. Dwa stadya rozwoju *Mysis chameleo* 137
„ 120. Zanikanie pęcherza żółtkowego u zarodka pstrąga . . . 140
„ 121. Schemat krążenia na pęcherzu żółtkowym zarodka kurczęcia 141
„ 122. Schemat zrastania się brzegów zdwojenia fałdzistego. . 143
„ 123. Schemat powstawania owodni i błony surowiczej. . . 144
„ 124.—127. Schematy przecięć przez zarodek kurczęcia . . . 145
„ 128. Schemat przecięcia podłużnego przez tylny koniec zarodka kurczęcia w czasie rozwoju pierwszego śladu omoczni 148
„ 129. Schemat przekroju przez zarodek ssaka wraz z błonami embryonalnemi 151
„ 130. Schematy przecięć przez zarodek ssaka, ilustrujące rozwój błon embryonalnych 153
„ 131. Zarodek psa w 25. dniu rozwoju 154
„ 132. Jajo owcy z zarodkiem 158
„ 133. Liścień maciczny z macicy krowy 159
„ 134. Jajo lisa, bardzo rozrośnięte 161
„ 135. Płód ludzki wieku od 15 do 18 dni 162
„ 136. Płód ludzki z czwartego tygodnia 162

Str.

Rys. 137. Przecięcie podłużne przez macicę ciężarną kobiety z piątego miesiąca. 163
„ 138. Schemat przecięcia przez łożysko ludzkie 165
„ 139. Schemat przekroju przez macicę ciężarnej kobiety z zawartym w niej płodem 166
„ 140. Jaja i zarodki żabie rozwijające się w różnych temperaturach 182
„ 141. Normalna gastrula *Echinus microtuberculatus*. Exogastrula jeżowca *Sphaerechinus granularis*. 198
„ 142. Zarodek kurczęcia naświetlanego promieniami radu . . 205
„ 143. Rozwój dwóch zarodków z jednego jaja traszki 216
„ 144. Gastrula normalna i gastrule częściowe lancetnika . . 219
„ 145. Cztery podwójne gastrule lancetnika 220
„ 146. Cztery larwy *Beroe ovata* powstałe z jednego jaja . . . 222
„ 147.—149. Pierwsze stadya rozwoju jaja *Dentalium* 223
„ 150. Dwa zarodki *Lineus ruber* w stadyum blastuli zespolone w jedną całość. 227
„ 151. Rozwój motylicy wątrobowej 236
„ 152. Zarodek *Ligia oceanica* w stadyum pływika 248
„ 153. Zarodek *Ligia oceanica* w stadyum późniejszem 249
„ 154. Gastrula wstężnicy. *Pilidium* 250
„ 155. Stadyum po gastruli w rozwoju *Lineus ruber* 251
„ 156. Cykl rozwoju *Aurelia aurita*. 253
„ 157. 158. *Angiostomum nigrovenosum* 254
„ 159. 160. *Araschnia levana*, postać zimowa i letnia. 256
„ 161.—163. *Drepanosiphum platanoides*, samiec, samica żyworodna i samica jajorodna 257
„ 164. Poprzeczny podział stułbi. 261
„ 165. Trzy stadya podziału podłużnego stułbi 262
„ 166. 167. Podział paratomiczny *Stenostomum Sieboldi* i *Microstomum lineare* 264
„ 168. *Myrianida fasciata* 265
„ 169. *Eunice viridis* (Palolo) 267
„ 170. *Bougainvillea ramosa* z pączkującymi polipami i meduzami. 269
„ 171. Powstawanie gemuli u *Ephydatia blembingia* 271
„ 172. Późniejsze stadya rozwoju gemuli u *Ephydatia blembingia* 272
„ 173. Ustrój *Clavellina lepadiformis* ze stolonami i pączkami . 274
„ 174. Cykl rozradzania się *Eimeria (Coccidium) Schubergi* . . 278
„ 175. Regulacya kształtu w kryształach hemoglobiny 284
„ 176. Sztuczny podział pełzaka. 288
„ 177. *Stentor* rozcięty na trzy części. 289
„ 178. *Planaria maculata* podzielona na części zapomocą cięć poprzecznych. 297

Str.

Rys. 179. *Planaria maculata*, z której ciała wykrojono wielokątne wycinki 298
„ 180. Rozgwiazdy *Asterias rubens* regenerujące stracone promienie 299
„ 181. Tylny koniec przekroju przez starszy zarodek pstrąga . 301
„ 182. Kilka ostatnich odcinków ciała *Nereis diversicolor* ze stożkiem regeneracyjnym 304
„ 183. Przecięcie strzałkowe przez tylny koniec stożka regeneracyjnego nereidy. 305
„ 184. Ustrój *Lineus lacteus* 308
„ 185. *Lineus lacteus*, który z przedniego odcinka ciała zregenerował część tylną 309
„ 186. Część przecięcia podłużnego poziomego przez regenerat *Lineus lacteus* 310
„ 187. Powstawanie nabłonka jelita z komórek wędrujących regeneratu *Lineus lacteus*.. 312
„ 188. Regeneracya wycinków ciała u stułbi 318
„ 189. Z regeneracyi *Palinurus vulgaris* 319
„ 190. Schemat regeneracyi zarodka pstrąga 321
„ 191. Heteromorfozy przy restytucyi wypławków. 323
„ 192. *Allolobophora subrubicunda*, supraregeneraty 324
„ 193. *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, supraregeneracya ogona . . . 325
„ 194. *Pelobates fuscus*, supraregeneracya odnóży 326
„ 195. *Rana esculenta*, supraregeneracya odnóży. 326
„ 196. Wąż z nadliczbowo zregenerowaną głową 326
„ 197. Potwory ryb 327
„ 198. Regeneracya wierzchołka ogona larwy żabiej 329
„ 199. *Tubularia mesembryanthemum* 332
„ 200. Larwa kumki, z obcą nogą przeszczepioną na głowę . . 342
„ 201. Schemat ilustrujący odwrotne przeszczepianie zawiązka pęcherza ocznego 343
„ 202. 203. Salamandry z przeszczepioną skórą 344
„ 204. Transplantacya poczwarek motyli 348
„ 205. Tylny odcinek larwy *Rana esculenta* przeszczepiony na brzuch innej larwy 350
„ 206. Połączenie dwóch larw *Rana esculenta* 350
„ 207. Sztucznie wytworzone larwy żab z odcinka larwy żaby leśnej oraz larwy żaby błotnej. 351

ROZDZIAŁ PIERWSZY.

Brózdkowanie jaja.

Zapłodnienie stanowi z reguły nieodzowny warunek rozwoju jaja, czyli powstawania z niego zarodka *(embryo)*, który, ulegając szeregowi kolejnych zmian oraz rosnąc, staje się nowym, młodym osobnikiem. Wiemy jednakże, że w wielu przypadkach jajo niezapłodnione również może się rozwijać, co stanowi dzieworództwo naturalne, oraz że rozwój jaja—zazwyczaj tylko do pewnego stadyum, a rzadziej zupełny—można niekiedy osiągnąć przez sztuczne dzieworództwo, działając na jajo podnietami, natury chemicznej lub mechanicznej (p. rozdz. XXII. w t. I.). Na tej, czy na owej drodze rozpoczynający się rozwój jaja przebiega naogół w sposób zasadniczo jednakowy, a najgłówniejszym jego przejawem jest podział jaja, odbywający się drogą mitozy (p. rozdz. VIII. t. I.) i podobny do podziału każdej mitotycznie dzielącej się komórki. Z komórki jajowej powstają zatem nasamprzód dwie komórki potomne, wskutek dzielenia się ostatnich—cztery, a z kolei przez dalszy podział tych komórek i ich potomnych występuje coraz więcej komórek budujących ciało zarodka. Otóż to dzielenie się, to rozmnażanie się jaja i produktów jego podziału nosi wogóle nazwę brózdkowania, lub przewężania *(Segmentation, Furchung)*, a to z tego powodu, że bardzo często na powierzchni jaja pojawiają się wówczas brózdy, które, drążąc coraz bardziej wgłąb, powodują rozpadanie się jaja na osobne komórki potomne. Produkty podziału jaja, czyli, powiedzmy już teraz, brózdkowania, noszą nazwę ko-

mórek przewężnych, lub brózdkowych, albo z grecka blastomer (*blasteo*=tworzę, rodzę, *meros*=część). Najistotniejszy przejaw brózdkowania zachodzi zawsze w sposób zasadniczo jednakowy, bo, jak rzekliśmy, drogą mitozy, której towarzyszą, jak wiemy, złożone przemiany w chromatynie jądrowej: występują znane nam figury — kłębek, gwiazda, dwugwiazda i t. d., zachodzi rozszczepienie się podłużne każdej pętli chromatynowej, czyli każdego chromozomu na dwie nitki, wędrujące z kolei ku obu przeciwległym biegunom komórki, gdzie znajdują się centrozomy, połączone z sobą wrzecionowatym pęczkiem subtelnych włókien (p. t. I., str. 115—118). Ale pomimo, że ogólny przebieg brózdkowania jest zawsze zasadniczo jednakowy, zachodzą jednak bardzo znaczne różnice drugorzędne w jego przejawach, zależne od różnic w budowie samego jaja, a ogromnie ważne dla kierunku całego rozwoju zarodkowego.

Różne typy brózdkowania zawisłe są, powiedzieliśmy, od budowy jaja. Oprócz protoplazmy i jądra zawiera ono także większą albo mniejszą ilość deutoplazmy, czyli materyału odżywczego, zwanego inaczej żółtkiem odżywczem, i oto, zależnie od ilości ostatniego oraz od sposobu jego rozmieszczenia w stosunku do protoplazmy, zachodzą różne typy brózdkowania. Pochodzi to stąd, że protoplazma jest czynną, żywotną częścią składową komórki jajowej, gdy tymczasem deutoplazma stanowi rezerwowy materyał odżywczy dla tkanek zarodka, zachowujący się całkiem biernie. A więc im więcej tego biernego, pokarmowego balastu w jaju, tem dzielenie się jaja zachodzi trudniej, wolniej, oporniej, a o ile materyał ten nie jest rozmieszczony w jaju równomiernie, lecz nagromadzony przeważnie lub wyłącznie tylko w pewnej jego okolicy, o tyle ta właśnie okolica jaja będzie więcej upośledzoną od innych ze względu na przebieg brózdkowania. Oto przyczyny, wywołujące różne odmiany w brózdkowaniu.

Jeżeli naogół deutoplazmy jest w jaju niewiele, a przytem rozmieszczenie jej w protoplazmie jest równomierne, całe jajo ulega brózdkowaniu; jaja takie noszą nazwę cało-

twórczych, czyli holoblastycznych (po grecku *holos* = cały), ponieważ z całej istoty jaja rozwijają się tkanki zarodka. Kiedy deutoplazmy jest w jaju więcej, a nadto gromadzi się ona w większej ilości bliżej jednego bieguna jaja, aniżeli drugiego, gdzie znów przeważa protoplazma, to i tutaj, wobec tego, że w całej treści jaja znajduje się protoplazma, z całego też jaja rozwija się zarodek. I tu więc mamy jajo całotwórcze. W pierwszym atoli przypadku, wobec zupełnie równomiernego rozmieszczenia deutoplazmy w jaju, ostatnie dzieli się na blastomery od samego początku jednakowej wielkości, podlega, jak mówimy, brózdkowaniu całkowitemu i równomiernemu, *(segmentatio totalis aequalis)* rozpada się zatem na dwie blastomery jednakowe, każda z nich znowu na dwie, i tak powstają dwie, cztery, osiem, szesnaście, trzydzieści dwie, sześćdziesiąt cztery i t. d. komórek jednakowej wielkości. W drugim natomiast przypadku, kiedy w okolicy jednego bieguna jaja jest więcej protoplazmy, w okolicy zaś drugiego więcej deutoplazmy — a zapamiętajmy sobie, że pierwszy zowie się zwierzęcym*, drugi roślinnym — jajo będzie wprawdzie brózdkowało w całości, ale w okolicy bieguna zwierzęcego dzielić się będzie szybciej, niż w okolicy roślinnego, ponieważ deutoplazma, jako materyał bierny, utrudnia i opóźnia tu brózdkowanie. Wynik takiego brózdkowania będzie ten, że w okolicy bieguna zwierzęcego więcej wystąpi blastomer, aniżeli w okolicy roślinnego, a tem samem w okolicy pierwszego komórki brózdkowe będą drobniejsze, w okolicy drugiego większe. Jeżeli powstają dwa rodzaje komórek brózdkowych, większe na jednym biegunie jaja, mniejsze na drugim, pierwsze nazywamy stale makromerami (*makros*—wielki), drugie mikromerami (*mikros*—mały). Ten rodzaj brózdkowania zowie się przeto całkowitym, ale nierównomiernym *(segmentatio totalis inaequalis)*.

* Nazwa „zwierzęcy" pochodzi stąd, że w okolicy tego bieguna pojawia się zawiązek układu nerwowego, najważniejszego systemu narządów t. zw. życia zwierzęcego, które przeciwstawiamy narządom życia roślinnego, właściwym i zwierzętom i roślinom.

W ogólności zatem jaja całotwórcze (holoblastyczne) ulegają brózdkowaniu całkowitemu, t. j. w całej swej treści dzielą się na komórki brózdkowe, ale zależnie od tego, czy deutoplazma jest w nich rozmieszczona równomiernie w całej treści protoplazmy, czy też skupiona jest głównie w okolicy jednego bieguna jaja (t. zw. roślinnego), brózdkowanie jest równomierne lub nierównomierne.

Kiedyindziej wszakże jajo może zawierać bardzo wiele deutoplazmy, tak wiele, że ilość jej nawet znacznie przewyższa ilość protoplazmy; w takich przypadkach deutoplazma jest zwykle topograficznie odgraniczona od protoplazmy. Jaja więc takie zawierają w pewnej okolicy tylko protoplazmę (w której zwykle znajduje się jądro), w innej wyłącznie deutoplazmę, a obie części oddzielone są od siebie bardzo wyraźnie. Ponieważ zaś tylko protoplazma jest istotą czynną i ona jedynie zużywa się na wytworzenie tkanek zarodka, a deutoplazma, jako istota bierna, stanowi jeno zapasowy materyał odżywczy dla tkanek i w czasie rozwoju zarodka ulega wessaniu, czyli resorbcyi, rzecz więc zrozumiała, że w jajach takich tylko z pewnej części jaja rozwinie się embryo, pozostała zaś zachowa się biernie i nie będzie wcale brózdkowała (albo też tylko wtórnie i w sposób pośredni, jak znajdujemy np. u owadów). Takie jaja zwą się przeto częściotwórczemi, czyli meroblastycznemi, a brózdkowanie ich jest nie całkowite, lecz częściowe, ile że tylko protoplazmatyczna część jaja brózdkuje, deutoplazmatyczna zaś wcale w tej sprawie nie bierze udziału. Ale jaja częściotwórcze bywają dwojakiego typu: jaja biegunowożółtkowe, czyli telelecitalne, w których deutoplazma skupia się wyłącznie na jednym biegunie, protoplazma zaś na drugim,—albo śródżółtkowe, czyli centrolecitalne, kiedy deutoplazma mieści się w środku jaja, a protoplazma na obwodzie, na powierzchni. Stosownie do dwuch typów jaj częściotwórczych, rozróżniamy też dwa typy ich brózdkowania.

W jajach biegunowożółtkowych protoplazma tworzy rodzaj czapeczki, tarczki, spoczywającej na zwierzęcym biegunie wielkiej kuli deutoplazmatycznej. Tu więc

tylko na tym biegunie zachodzi brózdkowanie; tarczka plazmatyczna (wraz z jądrem) dzieli się na dwie, cztery, osiem i t. d. blastomer, wreszcie powstaje tarczka, złożona z wielu komórek brózdkowych, które, niby czapeczka, pokrywają jeden biegun kuli deutoplazmatycznej; dopiero potem ta czapkowata tarczka, rozrastając się stopniowo swymi brzegami ku biegunowi przeciwnemu (roślinnemu), obrasta w końcu całą kulę deutoplazmatyczną. Ostatecznie powstaje warstwa komórek zarodkowych, otaczających zewsząd kulę środkową, złożoną z deutoplazmy, która brózdkowaniu nie uległa. Ponieważ początkowo komórki zarodkowe tworzą tu tarczkę na jednym biegunie jaja, brózdkowanie to zowie się tarczkowem, a że jest przytem częściowe, nosi miano brózdkowania częściowego tarczkowego *(segmentatio partialis discoidalis)*.

Jeżeli natomiast jajo jest śródżółtkowe, w którem protoplazma tworzy warstwę powlekającą zzewnątrz całą kulę środkową deutoplazmy, tedy na powierzchni nie brózdkującej kuli deutoplazmatycznej pojawia się warstwa komórek zarodka, jako wynik brózdkowania owej plazmy obwodowej.

Tego rodzaju brózdkowanie nazywamy częściowem powierzchniowem *(segmentatio partialis superficialis)*.

Następująca tabliczka daje nam przegląd różnych typów brózdkowania:

I. Jaja holoblastyczne—brózdkowanie całkowite { równomierne, nierównomierne.

II. Jaja meroblastyczne—brózdkowanie częściowe { tarczkowe, powierzchniowe.

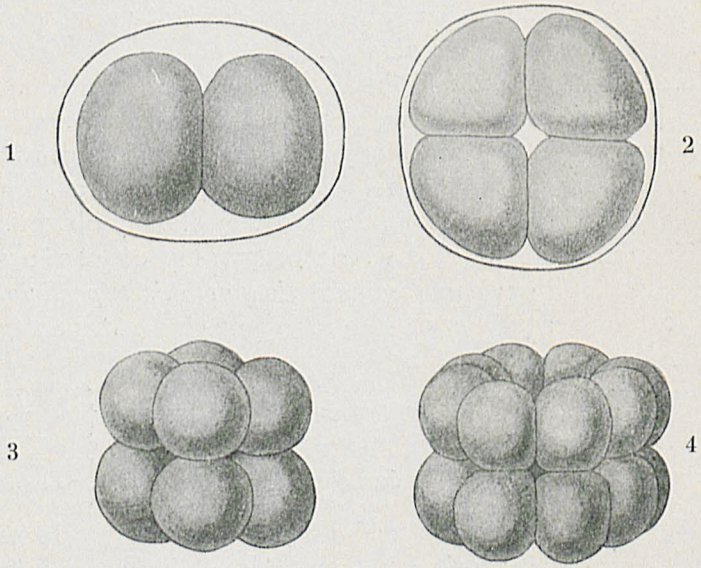
U różnych zwierząt zachodzą rozmaite typy brózdkowania, a wystarczy, gdy jako przykład całkowitego równomiernego przytoczymy ssaki, całkowitego nierównomiernego—żaby i inne płazy, częściowego tarczkowego—ryby, gady, powierzchniowego—owady. Oto różne typy brózdkowania według podziału ustanowionego przez starszą szkołę embryologów, przedewszystkiem przez E. Haeckla, A. Köllikera, Fr. M. Balfoura.

W nowszych wszelako czasach, na podstawie głębszej

analizy objawów brózdkowania w jajach różnych zwierząt, odróżniamy za przykładem E. B. Wilsona, E. Korschelta i K. Heidera dla jaj holoblastycznych — całkiem niezależnie od tego, czy brózdkowanie całkowite jest równomierne, czy nierównomierne — następujące typy brózdkowania: *a.* promienisty, *b.* dwuumiarowy (disymetryczny), *c.* dwuboczny (bilateralny), *d.* spiralny oraz przez nas tu dodany jako piąty typ brózdkowania całkowitego, *e.* przejściowy do częściowego tarczkowego.

I. Typy brózdkowania całkowitego.

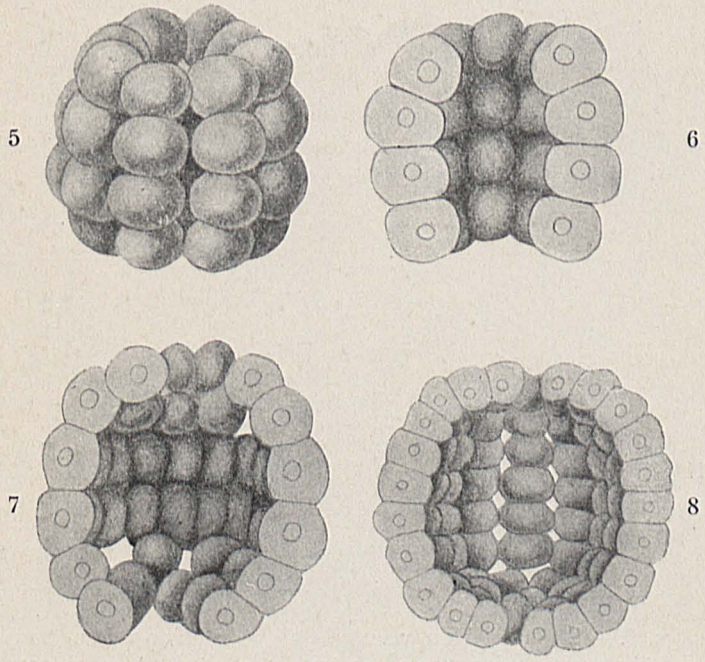
a. Typ promienisty (rys. 1.—8.) odznacza się następującym przebiegiem: nasamprzód jajo dzieli się w kie-



Rys. 1.—4. Typ brózdkowania całkowitego promienistego jaja strzykwy *Synapta digitata*. 1. — Jajo widziane z boku w stadyum dwóch blastomer, 2.— od strony bieguna w stadyum czterech blastomer, 3.—z boku w stadyum ośmiu blastomer, 4.—z boku w stadyum szesnastu blastomer. (Według Selenki)

runku płaszczyzny południkowej, przechodzącej przez oba bieguny, na dwie jednakowe komórki brózdkowe, następnie

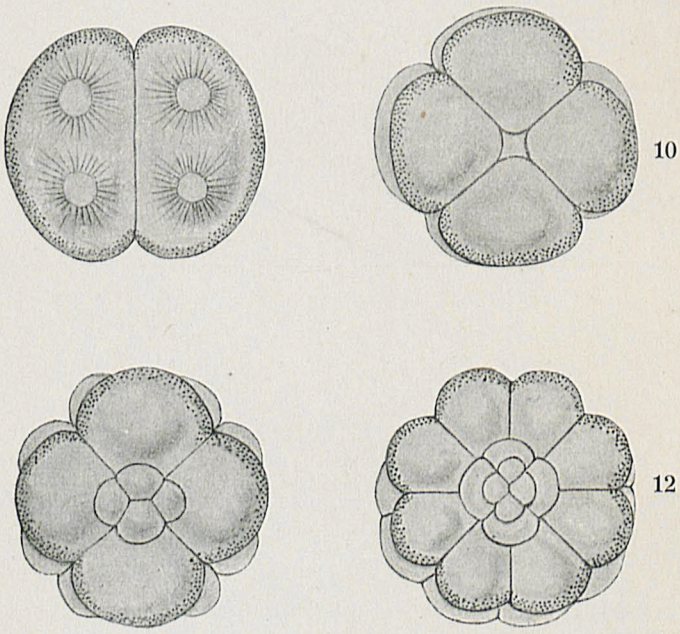
w kierunku drugiej płaszczyzny południkowej, prostopadłej do pierwszej — na cztery, z kolei w kierunku płaszczyzny równikowej, prostopadłej do tamtych dwóch—na osiem, potem w kierunku nowych płaszczyzn południkowych, występujących pomiędzy już istniejącemi, na 16, za pomocą dwóch nowych płaszczyzn równoległych do równikowej — na 32,



Rys. 5.—8. Typ brózdkowania całkowitego promienistego jaja strzykwy *Synapta digitata*. 5.—Jajo z boku w stadyum trzydziestu dwóch blastomer, 6.—to samo w przekroju; 7.—jajo w stadyum sześćdziesięciu czterech blastomer w przekroju, 8.—w stadyum stu dwudziestu ośmiu blastomer w przekroju. (Według Selenki)

dalej przez nowe południkowe — na 64 i t. d., przyczem wszystkie komórki brózdkowe są równe, a co najważniejsza, ułożone promienisto dokoła głównej osi jaja, łączącej oba bieguny; w ten sposób komórki brózdkowe grupują się niejako w kierunku promieni dokoła głównej osi jaja. Typ taki widzimy w brózdkowaniu jaj szkarłupni, gąbek, wielu parzydełkowców (rys. 1.—8.). Nawet kiedy na górnym, czyli

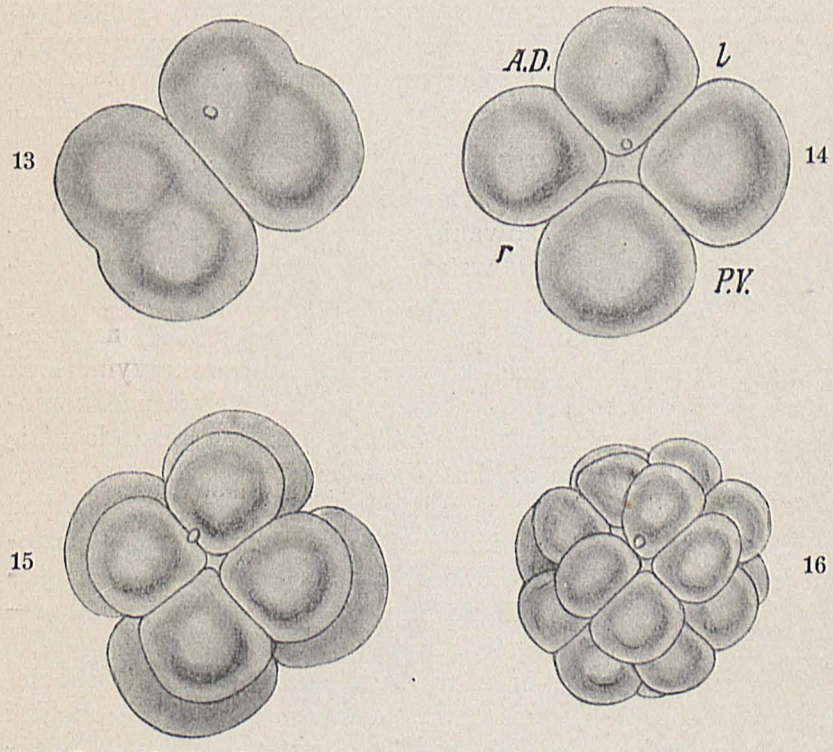
zwierzęcym, biegunie jaja występują komórki mniejsze (mikromery), a na dolnym, czyli roślinnym — większe (makromery), mamy typ promienisty, jeżeli wszystkie komórki brózdkowe są ułożone w kierunku ściśle promienistym dokoła osi głównej jaja, łączącej oba bieguny, jak widzimy np. u niektórych jeżowców (p. rys. 9.— 12.).



Rys. 9.—12. Brózdkowanie jaja całkowite promieniste nierównomierne jaja jeżowca *Strongylocentrotus*. 9.—Stadyum dwóch blastomer, widok z boku, 10.—stadyum ośmiu blastomer, widok od strony bieguna górnego, 11.—stadyum szesnastu blastomer, od strony bieguna górnego, 12.—stadyum trzydziestu dwóch blastomer, od strony bieguna górnego. (Wedł. Boveriego)

b. Typ dwuumiarowy. Brózdkowanie dwuumiarowe różni się od poprzedniego pod tym względem, że komórki brózdkowe tak są rozmieszczone dokoła głównej osi jaja, iż można przeprowadzić przez nią dwie płaszczyzny symetryi do siebie prostopadłe, z których każda dzieli ciało zarodka na dwie połowy równe i symetryczne, gdy tymczasem przez zarodek, którego jajo brózdkuje promienisto, można przeprowadzić wiele płaszczyzn symetryi.

c. Typ jednoumiarowy. Od dwuumiarowego tem się odróżnia brózdkowanie jednoumiarowe, czyli dwubocznie symetryczne, że już od pierwszej chwili podziału jaja, produkty jego układają się symetrycznie względem jednej tylko płaszczyzny, a nawet już w samem jaju przed rozpoczęciem się brózdkowania niektóre składni-



Rys. 13.—16. Brózdkowanie całkowite jednoumiarowe jaja lancetnika *(Amphioxus lanceolatus)*. 13.—Stadyum dwóch blastomer, 14.—stadyum czterech blastomer, 15.—stadyum ośmiu blastomer, 16.—stadyum szesnastu blastomer; wszystkie od strony bieguna zwierzęcego. (Wedł. Cerfontaine'a)

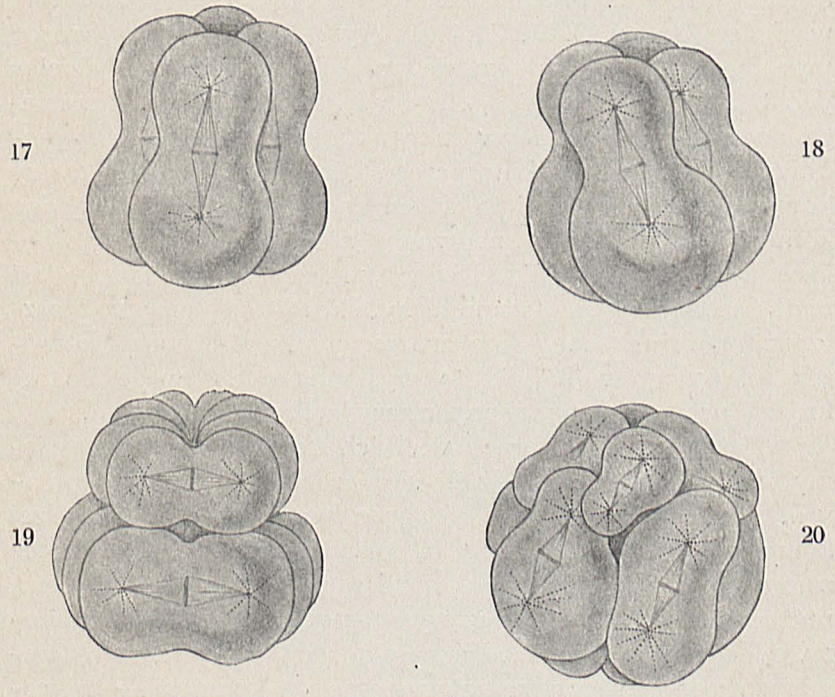
ki substancyi jajowej są ułożone symetrycznie względem tej płaszczyzny. W brózdkującem jaju lancetnika *(Amphioxus lanceolatus)* spostrzegamy stadya 2, 4, 8, 16 i t. d. komórek, a we wszystkich, jak widać na rys. 13.—16., tylko jedna płaszczyzna dzieli zarodek na dwie połowy równe i symetryczne

(na rys. 13.—16. płaszczyzna ta przechodzi wszędzie w kierunku ukośnym z lewej strony i z góry na prawo i ku dołowi). Już w stadyum dwóch komórek każda z nich ujawnia dążność (przewężenie) do podziału na dwie: przednią, mniejszą, zwróconą ku stronie grzbietowej, oraz tylną, większą, skierowaną wtył, ku stronie brzusznej, co później widać wyraźnie w stadyum czterokomórkowem; tu więc tylko jedna płaszczyzna dzieli zarodek na dwie połowy równe i symetryczne. Dwubocznie symetryczny sposób brózdkowania jaj napotykamy nietylko u lancetnika, lecz także mniej lub więcej wyraźnie u zwierząt kręgowych.

d. Typ spiralny. Bardzo rozpowszechniony a interesujący sposób brózdkowania jest spiralny, właściwy wielu wirkom *(Polyclada)*, wstężnicom *(Nemertini)*, wieloszczetom *(Polychaeta)*, licznym mięczakom. Widzieliśmy, iż w typie promienistym płaszczyzny podziału występują na przemian w kierunku południkowym i równoleżnikowym, czyli poziomym. Otóż jeżeli wyobrazimy sobie, że wieńce komórek, różnicujących się przez brózdy poziome, układają się w ten sposób, iż komórki każdego wieńca przenikają pomiędzy komórki wieńców sąsiednich, leżących nad nimi i pod nimi, innemi słowy, iż komórki sąsiednich wieńców poziomych układają się nie jedne dokładnie nad lub pod drugiemi (jak w brózdkowaniu promienistem), lecz na przemian— otrzymamy brózdkowanie spiralne.

Przy tym typie brózdkowania, skoro komórki, oddzielające się od siebie brózdami poziomemi, mają się układać nie bezpośrednio nad lub pod komórkami sąsiednich wieńców poziomych, lecz na przemian z niemi, wrzecionka dzielących się jąder komórkowych nie mogą przebiegać w kierunku pionowym, lecz biegną ukośnie, a wskutek tego nowoprzybywające komórki, odgraniczone od macierzystych brózdami poziomemi, układają się z ukosa, na przemian, względem leżących bezpośrednio nad lub pod niemi (por. rys. 17.—26., gdzie dla porównania przedstawiono obok siebie schemat brózdkowania promienistego i spiralnego). Gdy komórki któregoś z wieńców poziomych, wytworzone przez

te podziały ukośne, mają oddzielić od siebie nowe komórki, dzielą się one znowu ukośnie, lecz w przeciwnym kierunku, niż poprzednio, a dzięki temu produkty nowego podziału układają się na przemian z produktami poprzedniego, i tak dalej wciąż na przemian. Raz więc wrzecionka dzielących się komórek w sąsiednich okółkach poziomych biegną ukoś-



Rys. 17.—20. Schemat brózdkowania jaja według typu promienistego (17., 19.) i spiralnego (18., 20.), widok z boku; 17., 18.—przejście od stadyum czterokomórkowego do ośmiokomórkowego, 19., 20.—od stadyum ośmiokomórkowego do szesnastokomórkowego. (Wedł. Korschelta i Heidera).

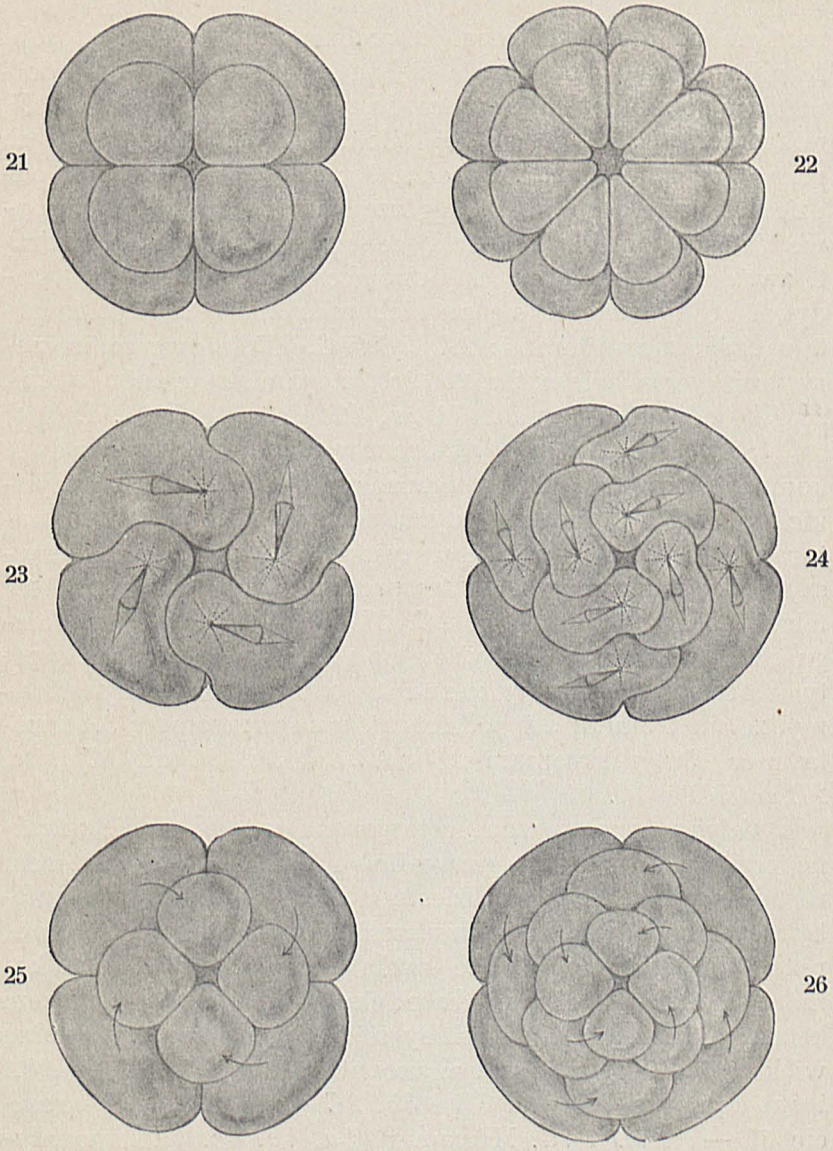
nie nieco na prawo, drugi raz odwrotnie — nieco na lewo, i tak ustawicznie na przemian. Te na przemian występujące podziały nazywamy prawozwrotnym *(dexiotrop)* i lewozwrotnym *(leiotrop)*; prawozwrotnym jest podział, kiedy nowo oddzielające się komórki sąsiedniego okółka poziomego, widziane z góry, przesunięte są mniej więcej o 45°

na prawo względem komórek macierzystych, to znaczy w kierunku ruchu wskazówki zegara; podział lewozwrotny — odbywa się w kierunku wprost odwrotnym, a więc w kierunku przeciwnym ruchowi wskazówki zegara.

Żeby wyjaśnić sobie ten rodzaj brózdkowania na konkretnym przykładzie, rozpatrzmy podział jaja u robaka pierścienicy *Arenicola piscatorum*, według klasycznych pod tym względem badań C. M. Childa (rys. 27.). Pierwsza brózda przebiega w kierunku ukośnie południkowym *I — I*, dzieląc jajo na komórkę mniejszą *AB* i większą *CD*, druga przebiega do niej prostopadle w kierunku również ukośnie południkowym *(II—II)*, wskutek czego jajo rozpada się na cztery komórki—blastomery, i to w ten sposób, że powstaje jedna komórka największa *D*, naprzeciw niej mniejsza *B*, a po bokach komórki *A* i *C*. Tutaj więc w szczególności podział jest nadto częściowo nierównomierny, skoro już pierwsza płaszczyzna podziału powoduje zróżnicowanie się dwóch komórek nierównej wielkości; po wystąpieniu zaś wspomnianej brózdy drugiej otrzymujemy cztery komórki nierówne.

Każda z tych czterech wielkich komórek, które zowiemy makromerami, dzieli się teraz ukośnie na prawo, oddzielając od siebie ku górze i na prawo po mniejszej komórce — mikromerze, a każda z czterech mikromer zajmuje położenie ponad i pomiędzy dwiema sąsiedniemi makromerami. Słowem, cztery większe komórki, makromery, oddzieliły od siebie od strony górnego (zwierzęcego) bieguna przyszłego zarodka cztery mniejsze komórki — mikromery. Te cztery pierwsze mikromery tworzą to, co w dzisiejszej terminologii embryologicznej oznacza się na ogół mianem pierwszego kwartetu mikromer. Jeżeli cztery pierwsze makromery oznaczyliśmy przez *A*, *B*, *C*, *D*, tedy owe osiem komórek zarodka oznaczmy literami *1A*, *1B*, *1C*, *1D*, *1a*, *1b*, *1c*, *1d*, pamiętając przytem, że *1A* i *1a* powstały przez podział *A*,—*1B* i *1b*—przez podział *B* i t. d.

Z kolei pojawia się stadyum szesnastu komórek, które powstają przez podział mniej więcej jednoczesny każdej z ośmiu komórek stadyum poprzedniego na lewo. Każda z komórek pierwszego kwartetu mikromer, dzieli się na lewo



Rys. 21.—26. Schemat brózdkowania jaja według typu promienistego (21., 22.) oraz spiralnego (23.—26.), widok od strony bieguna zwierzęcego; 21.—stadyum ośmiu komórek, 22.—szesnastu; 23.—stadyum przejściowe od czterech do ośmiu komórek, 24.—od ośmiu do szesnastu; 25.—stadyum ośmiu komórek, 26.—szesnastu komórek. (Wedł. Korschelta i Heidera).

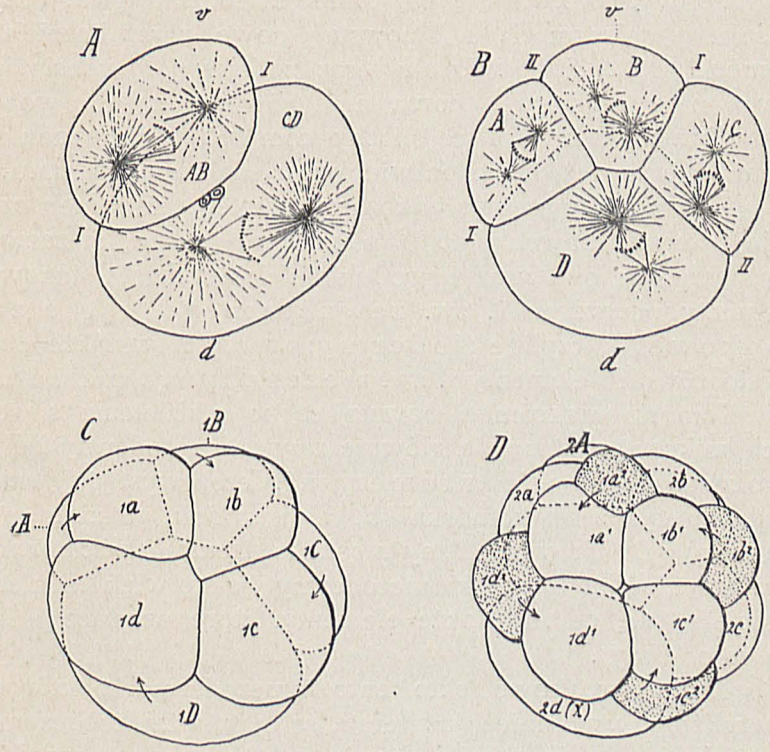
na komórkę górną i dolną, które oznaczamy w ten sposób, że mikromera *1a* podzielała się na lewo na górną $1a^1$ i dolną $1a^2$, podobnież mikromera *1b* na górną $1b^1$ i dolną $1b^2$, mikromera *1c* na górną $1c^1$ i dolną $1c^2$, mikromera *1d* na górną $1d^1$ i dolną $1d^2$. Każda zaś z czterech makromer oddziela znów na lewo i ku górze komórkę mniejszą; te nowe cztery komórki oddzielające się od makromer tworzą t. zw. drugi kwartet mikromer; makromery tego stadyum po oddzieleniu się od nich mikromer drugiego kwartetu oznaczamy literami: *2A*, *2B*, *2C*, *2D*, a owe mikromery drugiego kwartetu: *2a*, *2b*, *2c*, *2d*, pamiętając znów o tem, że *1A* podzieliła się na *2A* i *2a*, *1B* na *2B* i *2b* i t. d.

Stadyum następne, w którem występują trzydzieści dwie komórki, powstaje przez podział znów na prawo wszystkich szesnastu komórek stadyum poprzedniego, przyczem naturalnie dzielą się nietylko wszystkie mikromery obu pierwszych kwartetów, względnie produkty ich podziału, lecz także makromery *2A*, *2B*, *2C*, *2D* oddzielają znów ku biegunowi górnemu (i oczywiście na prawo) komórki mniejsze, tworzące mikromery trzeciego kwartetu; powiadamy, że makromera *2A* podzieliła się na makromerę *3A* i mikromerę *3a*, makromera *2B* na *3B* i *3b*, *2C* na *3C* i *3c*, *2D* na *3D* i *3d*.

Gdyby u przytoczonego tu robaka brózdkowanie spiralne przebiegało zupełnie prawidłowo, po stadyum, w którem zarodek składa się z trzydziestu dwóch komórek, wystąpićby powinno odrazu stadyum sześćdziesięciu czterech komórek, i to w ten sposób, że każda z trzydziestu dwóch komórek podzieliłaby się na dwie, ukośnie na lewo, przyczem każda makromera podzieliłaby się znów na komórkę dolną większą i górną mniejszą, mianowicie, komórka *3A*—na *4A* i *4a*, komórka *3B*—na *4B* i *4b*, *3C*—na *4C* i *4c*, i wreszcie *3D*—na *4D* i *4d*. Mikromery *4a*, *4b*, *4c*, *4d* stanowiłyby czwarty kwartet mikromer.

W naszym atoli konkretnym przykładzie nasamprzód dzieli się makromera *3D* na dwie, — *4D* i *4d*, z których ostatnia, w przeciwieństwie do tego, co zachodzi w innych, bardziej typowych przypadkach, jest znacznie większa od

4D; pomimo to, w celu zachowania jednolitości terminologii, nazywamy ją również mikromerą. Później dopiero makromery *3A*, *3B* i *3c* dzielą się, każda w wyżej wspomniany sposób, na mniejszą komórkę—mikromerę i większą makromerę, a więc, jak powiedzieliśmy, *3A* na *4A* i *4a* i t. d. Otóż



Rys. 27. Pierwsze stadya brózdkowania jaja pierścienicy (wieloszczeta) *Arenicola cristata* (od strony bieguna zwierzęcego). *A* — Stadyum dwukomórkowe, *B*—czterokomórkowe, *C*—ośmiokomórkowe, *D*—szesnastokomórkowe. W *C* i *D* makromery są zaznaczone liniami kropkowanemi. (Wedł. Childa).

tu możemy już odrazu powiedzieć, że owe *4A*, *4B*, *4C*, *4D*, czyli makromery, pozostające po oddzieleniu się od nich mikromer czwartego kwartetu, stanowią wraz z trzema mikromerami tego kwartetu *(4a*, *4b*, *4c)* komórki t. zw. wewnętrznego listka zarodkowego, czyli entoder-

my. Natomiast czwarta komórka czwartego kwartetu mikromer, czyli *4d*, która wyjątkowo jest większa, niż odpowiednia makromera *4D*, daje w dalszym biegu rozwoju zarodka głównie elementy t. zw. listka środkowego, czyli mezodermy.

Po wytworzeniu się 64 komórek podział trwa, oczywiście, w dalszym ciągu, i powstają nowe, coraz liczniejsze komórki: 128, 256 i t. d.; ale teraz podział odbywa się już coraz mniej regularnie i coraz mniej równomiernie, a wobec tak olbrzymio wzrastającej liczby komórek coraz trudniejszem staje się też ujęcie prawidłowości dalszego podziału.

Zazwyczaj występują tylko trzy kwartety mikromer, rzadziej cztery, a nawet pięć. W pierwszym przypadku zazwyczaj wszystkie one wraz z produktami ich podziału stanowią elementy przyszłego t. zw. zewnętrznego listka zarodkowego, czyli ektodermy; w części wszakże dają często również elementy t. zw. mezenchymy, o czem niżej. Komórki makromer, powstające po oddzieleniu się od nich mikromer, stanowią głównie zawiązki entodermy i dlatego zwane są na ogół entomerami. Jeżeli występują cztery kwartety, często komórka *4d*, czyli produkt podziału makromery *3D*, jak widzieliśmy u robaka *Arenicola piscatorum*, zawiera głównie zawiązki mezodermy (jakkolwiek niekiedy oddzielają się od niej także elementy, które przyłączają się do entodermy).

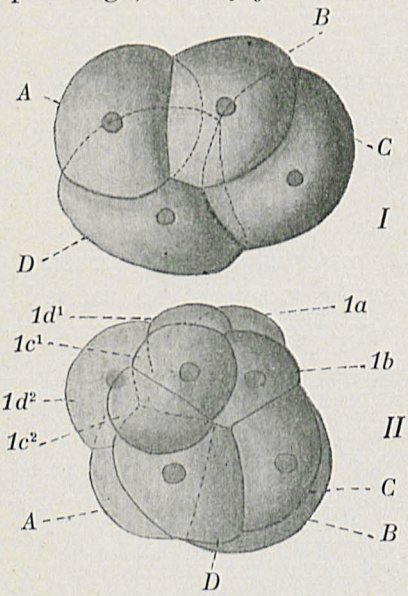
Listki zarodkowe, ekto, ento i mezoderma, o których musieliśmy wspomnieć już teraz, są, jak niżej zobaczymy, zawiązkami pewnych ściśle określonych tkanek lub narządów dorosłego ustroju: z ektodermy powstaje nabłonek skóry i tkanka nerwowa, z entodermy — wysłanie nabłonkowe przeważnej części przewodu pokarmowego oraz jego gruczołów, z mezodermy — muskulatura ciała, narządy płciowe, układ naczyniowy i t. d. Widzieliśmy właśnie wyżej, że jajo pierścienicy *Arenicola piscatorum* już za pośrednictwem pierwszej płaszczyzny dzieli się na dwie komórki, z których mniejszą nazwaliśmy *AB*, większą *CD*. Ostatnia rozpada się z kolei na *C* i *D*, a makromera *D*, po oddzieleniu od siebie mikromer *1d*, *2d*, *3d*, czyli mikromer pierwszego, drugiego

i trzeciego kwartetów, daje także mikromerę czwartego kwartetu, czyli komórkę *4d*, która jest zawiązkiem komórek mezodermy, a więc listka zarodkowego, z którego powstają określone narządy. Stąd wnioskujemy, że już pierwszy podział jaja, czyli już pierwsze dwie blastomery zawierają materyał dla odmiennych narządów ciała, bo w komórce *CD* tkwią między innemi zawiązki dla wszystkich tworów pochodzenia mezodermalnego, jak dla mięśni ciała, narządów rozrodczych, wydzielniczych, w komórce zaś *AB* niema tych zawiązków. Ponieważ musimy przyjąć, że w komórce jajowej tkwią wogóle pod jakąkolwiek postacią zawiązki dziedziczne dla ustroju, możemy wraz z A. Weismannem nazwać tego rodzaju podział jaja dziedzicznie nierównomiernym *(erbungleich)*. Wyrażamy przez to, iż już od pierwszej chwili podziału jaja zachodzi tu dziedzicznie nierównomierne rozmieszczanie się zawiązków różnych cech w blastomerach. Zobaczymy niżej, że w innych przypadkach dzieje się odwrotnie, że do wielu blastomer, stanowiących produkty pierwszych podziałów jaja, przenikają wszelkiego rodzaju zawiązki dziedziczne, rozmieszczające się w nich w sposób równomierny; ten rodzaj brózdkowania zowiemy przeto naogół dziedzicznie równomiernym *(erbgleich)*. Ważną tę sprawę rozpatrzymy jeszcze niżej w rozdziale o mechanice rozwojowej.

W poprzednio opisanym typowym przykładzie brózdkowania (u *Arenicola)* widzieliśmy, że coraz nowe krążki komórek, powstające zarówno z podziału makromer, jak i mikromer, układają się jedne nad drugimi i na przemian; możemy więc w tym razie mówić zawsze o komórkach górnych i dolnych, t. j. leżących bliżej bieguna zwierzęcego lub roślinnego. Ale zdarza się też nierzadko, zwłaszcza w nieco dalszych stadyach brózdkowania, iż wrzecionka dzielących się komórek układają się nie ukośnie w kierunku ku górze, lecz prawie zupełnie poziomo; komórki dzielą się wówczas niemal poziomo, i niepodobna orzec, która jest górna, która zaś dolna; z okółka czterech mikromer czwartego kwartetu otrzymujemy osiem komórek, leżących niemal w jednej płaszczyźnie poziomej. W przypadkach tych, rzecz prosta, śledze-

nie kolejnych pokoleń blastomer jest wielce utrudnione. Taką dążność do poziomego dzielenia się blastomer w brózdkowaniu spiralnem zauważyli np. J. Nusbaum i M. Oxner na jajach wstężnic *(Nemertini)*, u gatunku *Lineus ruber*.

A wreszcie, w celu dopełnienia obrazu brózdkowania spiralnego, muszę jeszcze zaznaczyć, że taki bardzo prawidłowy i równoczesny podział wszystkich blastomer, jak w przykładzie powyższym, gdzie występują stadya 4, 8, 16, 32, 64 komórek, zachodzi stosunkowo bardzo rzadko. W rzeczywistości zaś blastomery każdego stadyum nie dzielą się wszystkie jednocześnie, lecz jedne wcześniej, drugie później, wskutek czego występują wyprzedzenia i opóźnienia w brózdkowaniu poszczególnych blastomer lub pewnych ich okółków. W rozwoju wstężnicy *Lineus ruber* (rys. 28.), według badań M. Oxnera i moich, mamy stadya: 2, 4, 8, 10, 12, 16 i t. d. blastomer, co już wskazuje, że w stadyum 8 blastomer nie wszystkie dzielą się równocześnie, lecz podział jednych znacznie wyprzedza brózdkowanie innych, wskutek czego pomiędzy stadyum 8 a 16 komórek mamy właśnie jeszcze stadya pośrednie 10, 12. Naogół można uznać za regułę fakt, że komórki brózdkują tem szybciej, im są większe, o ile, oczywiście, większe ich rozmiary zależą tylko od większej obfitości protoplazmy, a nie deutoplazmy, która przeszkadzałaby brózdkowaniu i opóźniałaby je.



Rys. 28. Dwa stadya brózdkowania jaja wstężnicy *Lineus ruber*. *I* — Stadyum ośmiu blastomer, z góry, *II*—dziesięciu blastomer, z boku. (Oryg.)

e. Typ brózdkowania jaj całotwórczych, przejściowy do typu częściowego tarczkowego. Ten typ brózdkowania całkowitego jest bardzo charaktery-

styczny i występuje w sposób typowy u płazów *(Amphibia)*, a także u ryb dwudysznych *(Dipnoi)* i niektórych kostołuskich *(Ganoidei)*, a zatem, jak widzimy, właściwy jest wielu kręgowcom. Jego cechą znamienną jest to, iż pod wielu względami stanowi on pewnego rodzaju przejście do typu brózdkowania częściowego tarczkowego, właściwego jajom częściotwórczym biegunowożółtkowym (p. niżej).

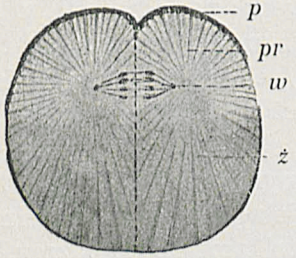
Weźmy pod uwagę jajo żaby. Otóż jest ono wprawdzie holoblastyczne, zawiera we wszystkich swych okolicach i protoplazmę, i deutoplazmę, ale wykazuje do pewnego stopnia typ budowy jaja biegunowożółtkowego: na jednym jego biegunie — górnym, zwierzęcym, lżejszym (i dlatego zwracającym się w wodzie zawsze do góry), ciemniejszym *, znajduje się głównie protoplazma (tutaj też mieści się jądro), a tylko bardzo mało jest deutoplazmy, na drugim natomiast—jaśniejszym, dolnym (cięższym), roślinnym przeważa deutoplazma, protoplazma zaś tworzy tylko jak gdyby sieć subtelnych pasemek, rozpostartych pomiędzy kulkami deutoplazmy, nagromadzonemi tu bardzo obficie. Ponieważ tedy na jednym biegunie jaja więcej jest protoplazmy, niż na drugim, a od jej ilości zależy prędkość brózdkowania, któremu przeszkadza znów obfitsze nagromadzenie deutoplazmy, łatwo zrozumieć, dlaczego na biegunie zwierzęcym brózdkowanie odbywa się szybciej i energiczniej, niż na roślinnym, wskutek czego na pierwszym występują niebawem bardzo liczne drobne komórki, na drugim zaś—mniejsza liczba komórek znacznie większych.

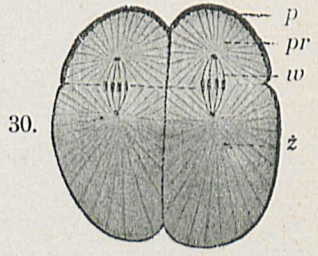
W szczególności brózdkowanie odbywa się tu w sposób następujący. Pierwsza płaszczyzna podziału, przejawiająca się w postaci brózdy okrężnej na jaju, przebiega w kierunku jednego z południków, przez biegun zwierzęcy i roślinny (rys. 29.); podczas tego podziału wrzeciono jądrowe ułożone jest poziomo w pobliżu bieguna zwierzęcego **. Ta pierwsza brózda południkowa

* Ten ciemniejszy, prawie brunatno-czarny kolor bieguna zwierzęcego pochodzi od nagromadzenia tu ciemnego barwika (pigmentu).

** Długa oś wrzeciona układa się zawsze przy podziale jaja, czy też wszelkiej innej komórki, w kierunku największego nagromadzenia

(rys. 31., 2) dzieli jajo na dwie blastomery, z których każda ma na biegunie zwierzęcym więcej protoplazmy, na roślinnym — więcej deutoplazmy. Druga płaszczyzna podziału (rys. 31., 4) przebiega prostopadle do pierwszej, również w kierunku południkowym, przez biegun zwierzęcy i roślinny. W ten sposób jajo zostaje podzielone na cztery równe ćwierci, czyli kwadranty, na cztery blastomery, z których każda zawiera również na biegunie górnym, zwierzęcym, więcej protoplazmy, na dolnym, roślinnym,





Rys. 29. Schemat podziału jaja żabiego, pierwsza płaszczyzna podziału; *p* — ciemny barwik (pigment) na biegunie zwierzęcym, *pr*—biegun jaja zasobny w protoplazmę, *w*—wrzeciono jądrowe, *ż* — zasobny w deutoplazmę biegun roślinny. (Wedł. O. Hertwiga)

Rys. 30. Schemat podziału jaja żabiego; trzecia, czyli pierwsza brózda pozioma, pojawiająca się bliżej bieguna zwierzęcego; znaczenie liter, jak na rys. 29. (Wedł. O. Hertwiga)

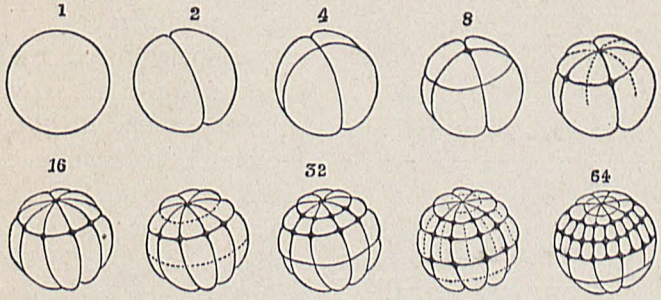
więcej deutoplazmy. Dotychczas zatem podział odbywa się zupełnie równomiernie.

Trzecia wszakże płaszczyzna (rys. 31., 8), prostopadła do dwóch poprzednich, przebiega już poziomo, ale bliżej bieguna zwierzęcego, niż roślinnego, a to wskutek właśnie większego nagromadzenia protoplazmy na pierwszym (por. rys. 30). Ta trzecia płaszczyzna brózdkowania dzieli już zatem jajo na osiem komórek nierównych: na

protoplazmy; łatwo tedy zrozumieć, dlaczego wrzeciono leży tutaj poziomo, a nie pionowo: w ostatnim razie na jeden koniec osi wrzeciona przypadłoby wiele protoplazmy, na drugi zaś — przeważnie deutoplazma.

cztery znacznie większe, obfitsze w deutoplazmę i umieszczone u bieguna roślinnego, oraz cztery mniejsze, obfitsze w protoplazmę, u bieguna zwierzęcego.

Z kolei występują znów brózdy południkowe pomiędzy już istniejącemi południkowemi, ale z powodu większej obfitości protoplazmy u bieguna zwierzęcego, brózdy te pojawiają się nasamprzód na biegunie zwierzęcym, a dopiero później przedłużają się i na roślinny; kiedy więc górna część jaja składa się już z ośmiu blastomer, na dolnej znajdujemy tylko cztery. Skoro brózdy te dojdą aż do bieguna roślinnego, jajo składać się będzie z 16 blastomer, 8 mniejszych u góry, 8 większych u dołu (rys. 31., 16). Po krótkiej pauzie znów występuje płaszczyzna pozioma — pomiędzy istniejącą już po-

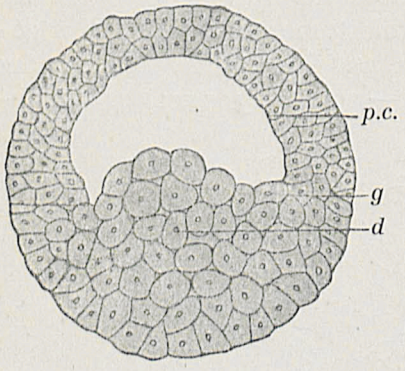


Rys. 31. Schemat brózdkowania jaja żabiego. (Wedł. Eckera)

ziomą a biegunem zwierzęcym; później dopiero pojawia się nowa podobna brózda pozioma, dzieląca osiem większych blastomer dolnych, skąd powstają 32 blastomery (rys. 31., 32). Następnie znowu pojawiają się brózdy południkowe, z początku również tylko na biegunie zwierzęcym, a później dopiero i na roślinnym; tym sposobem jajo dzieli się na 64 blastomery (rys. 31., 64). W dalszym ciągu brózdkowania podział na biegunie zwierzęcym odbywa się szybciej, niż na roślinnym: kiedy 32 komórki zwierzęcej połowy jaja rozpadły się już przez dwukrotny, następujący po sobie, podział na 128 komórek, 32 komórki roślinnej połowy dopiero zaczynają się dzielić. W podobny sposób odbywa się brózdkowanie i w dalszym ciągu, lecz wciąż szybciej i energiczniej

u bieguna zwierzęcego, aniżeli u roślinnego. Ostatecznie u bieguna zwierzęcego występuje bardzo wiele drobniutkich, uboższych w deutoplazmę komórek, u roślinnego natomiast znacznie mniej komórek większych, ale bardziej obfitujących w deutoplazmę.

Otóż pojawienie się jakby czapeczki, tarczki, złożonej z mnóstwa drobnych komóreczek, na jednym biegunie jaja (ciemnym) upodobnia do pewnego stopnia ten rodzaj brózdkowania nierównomiernego a całkowitego do częściowego tarczkowego, gdzie również na jednym biegunie występuje tarczka blastomer. Zasadnicza wszelako różnica polega na tem, że, gdy w pierwszym przypadku część jaja roślinna, obfitująca w deutoplazmę, także uległa brózdkowaniu (na blastomery stosunkowo mniej liczne, zasobne w deutoplazmę), to w ostatnim roślinna część jaja, jako zawierająca tylko deutoplazmę, nie brózdkuje wcale, a owa tarczka komórek na biegunie zwierzęcym obrasta jeno później, jak zobaczymy, całą niepodzielną masę deutoplazmy.



Rys. 32. Jajo traszki w stadyum blastuli, w przekroju; *p.c.* — prajama ciała (blastocoel), *g* — granica między drobnemi blastomerami w zwierzęcej połowie jaja a wielkiemi *(d)*, obfitującemi w deutoplazmę, w połowie roślinnej. (Wedł. O. Hertwiga)

Na jeszcze jedną wreszcie okoliczność musimy tu zwrócić uwagę. Już w stadyum ośmiu blastomer daje się zauważyć w środku jaja żabiego, a także przy innego typu brózdkowaniach u różnych zwierząt (p. niżej), mała jamka — pierwotna jama ciała, lub inaczej prajama ciała *(blastocoel)*. Jamka ta powiększa się stopniowo, w miarę jak postępuje brózdkowanie jaja, ale ze względu na to, iż ostatnie odbywa się u żaby nierównomiernie, jama ta mieści się nie w samym środku, lecz nieco ekscentrycznie, bliżej bieguna zwie-

rzęcego. Przeciąwszy zatem jajo po ukończonem brózdkowaniu w kierunku jednego z południków (przez oba bieguny), zauważymy (rys. 32.), że wewnętrz jaja znajduje się owa prajama ciała *(p.c.)* oraz że górna (zwierzęca) połowa jaja składa się z bardzo licznych a drobnych komórek, dolna natomiast (roślinna) ze znacznie mniej licznych, ale większych *(d)*. Postać zarodkowa, zawierająca pośrodku prajamę ciała *(blastocoel)* i stanowiąca u większości zwierząt wynik brózdkowania, nosi naogół nazwę blastula, o czem niżej.

II. Typy brózdkowania jaj częściotwórczych.

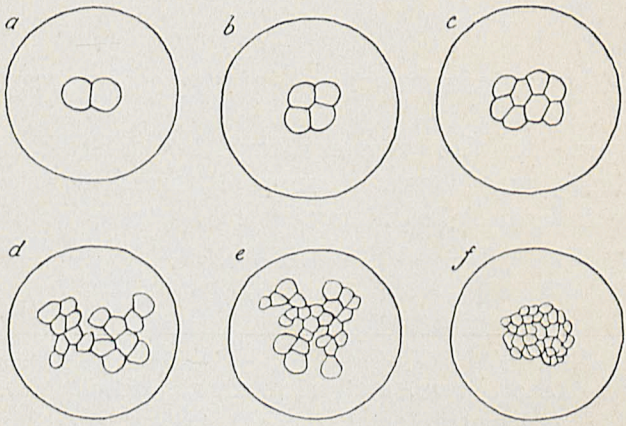
Poprzednio już zaznaczyliśmy, że, zależnie od ilości deutoplazmy w jaju oraz sposobu jej rozmieszczenia względem protoplazmy, odróżniamy jaja całotwórcze (holoblastyczne) i częściotwórcze (meroblastyczne), że w jednych i drugich brózdkowanie zachodzi w sposób odmienny, że bywa całkowite albo częściowe.

Różne typy brózdkowania całkowitego rozpatrzyliśmy już dosyć szczegółowo, o częściowem zaś dowiedzieliśmy się tylko tyle, że bywa ono tarczkowe lub powierzchniowe, zależnie od tego, czy zachodzi w jajach biegunowożółtkowych, czy śródżółtkowych. Otóż zajmiemy się teraz nieco bliżej rozpatrzeniem tych dwóch typów brózdkowania częściowego.

a. Brózdkowanie jaj częściotwórczych tarczkowe. Ten typ brózdkowania napotykamy w jajach biegunowożółtkowych: u nielicznych stawonogów *(Arthropoda)*, u głowonogów *(Cephalopoda)* oraz pośród bardzo wielu kręgowców (u większości ryb, gadów, ptaków). Wszędzie odznacza się ono tem, że na jednym biegunie jaja—zwierzęcym, gdzie znajduje się skupienie protoplazmy wraz z jądrem, powstaje nasamprzód tarczka komórek, która dopiero później obrasta stopniowo całą resztę jaja utworzoną z deutoplazmy, czyli, innemi słowy, obrasta dokoła całą kulę żółtkową.

W sposób bardzo typowy, a powiedziałbym, może najprostszy przebiega ten typ brózdkowania w jaju niedźwiadka *(Scorpio)*, według badań Brauera. Na jednym biegunie

jaja znajduje się tu (rys. 33. i 34.) okrągława płaska tarczka protoplazmy z jądrem, spoczywająca na wielkiej kuli deutoplazmy, z której składa się cała reszta jaja. Na tarczce tej pojawia się pierwsza brózdka, odpowiadająca południkowej, a dzieląca tarczkę na dwie pierwsze blastomery. Niebawem występuje druga brózdka, do tamtej prostopadła, odpowiadająca drugiej południkowej, wskutek czego tarczka rozpa-

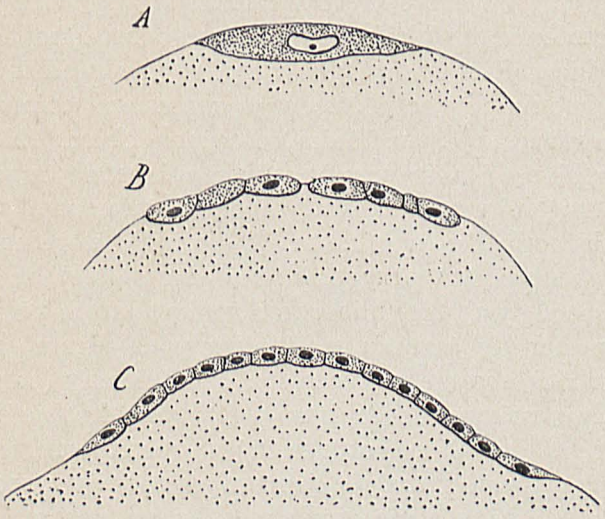


Rys. 33. Brózdkujące jajo niedźwiadka *Euscorpius carpathicus* w różnych stadyach; widok na tarczkę zarodkową od strony bieguna zwierzęcego (górnego); *a*—stadyum dwóch, *b*—czterech, *c*—ośmiu, *d*—szesnastu, *e*—dwudziestu czterech, *f*—więcej niż trzydziestu dwóch blastomer. (Wedł. A. Brauera)

da się na cztery blastomery. Z kolei występuje trzecia brózda, odpowiadająca poziomej, a dzieląca każdą z czterech blastomer na komórkę bardziej wewnętrzną, czyli przyśrodkową, i obwodową; powstaje osiem blastomer, dzięki zaś kolejnym brózdom dalszym, przebiegającym mniej lub więcej nieregularnie w różnych kierunkach, pojawia się coraz więcej komórek, tworzących ostatecznie tarczkę złożoną z jednej warstwy komórek, która, niby czapeczka, spoczywa na wielkiej kuli deutoplazmy.

Oto brózdkowanie typowo-tarczkowe, tu bowiem protoplazma od samego początku jest bardzo ściśle odgraniczo-

na od deutoplazmy, ostatnia zaś nie wykazuje ani śladu brózdkowania, stanowiąc jedynie materyał odżywczy. Zanim ten materyał żółtkowy zostanie odpowiednio przerobiony, a później wessany przez tkanki zarodka, ulega on pewnej przemianie: z tarczki komórek, wytworzonej w wyżej opisany sposób, oddzielają się niektóre komórki, wędrują do deutoplazmy, pod tarczkę, i jako t. zw. witellofagi (J. Nusbaum) trawią i przerabiają materyał żółtkowy, nie przy-



Rys. 34. Przekroje przez tarczkę zarodkową niedźwiadka *Euscorpius carpathicus*, *A*—przed brózdkowaniem, *B*—tarczka złożona z niewielkiej liczby komórek, *C* — tarczka zupełnie wykształcona. (Wedł. A. Brauera)

czyniając się do budowy tkanek zarodka; takie komórki żółtkowe, czyli witellofagi, zauważono także w jajach bardzo wielu innych zwierząt, obfitujących w deutoplazmę.

Brózdkowanie tarczkowe w jaju niedźwiadka uważamy za najprostsze, bo tarczka komórek, powstająca na biegunie zwierzęcym, jest tu od pierwszej chwili zupełnie oddzielona od deutoplazmy, która żadnego nie bierze udziału w brózdkowaniu.

W innych wszakże przypadkach rzecz wikła się wskutek tego, że protoplazma i powstająca z niej tarczka komórek pozostaje w ściślejszym związku z deutoplazmą, a sprawa staje się jeszcze bardziej złożoną, kiedy deutoplazma zaczyna nawet brać pewien udział w brózdkowaniu; otrzymujemy przez to różne stany, które przedstawiają interesujące przejścia do brózdkowania całkowitego nierównomiernego, jakie widzieliśmy w jaju żabiem. Żeby to jasno zrozumieć, wystarczy rozpatrzyć kilka rodzajów brózdkowania tarczkowego w obrębie zwierząt kręgowych.

Zaczniemy od jaja kurzego, którego brózdkowanie najbardziej się zbliża do brózdkowania w jaju niedźwiadka.

Przypomnijmy sobie, że w jaju ptasiem komórkę jajową stanowi kula t. zw. żółtka, otoczona „błoną żółtkową“, odpowiadającą błonie komórkowej; wszystkie inne części, jak „białko“, błona białkowa, skorupa wapienna, są to już osłony drugorzędne jaja (p. str. 76. tomu I.), które nas na razie nie obchodzą. A przypomnijmy sobie dalej, że na górnym (zwierzęcym) biegunie „kuli żółtka“, czyli kómórki jajowej, mieści się tarczka protoplazmy z jądrem, gdy cała reszta kuli składa się wyłącznie z deutoplazmy (odróżniamy w niej dwa rodzaje deutoplazmy, t. zw. żółtko białe i żółte, otaczające się spółśrodkowo). Otóż brózdkowaniu podlega owa tarczka protoplazmy z jądrem w sposób, przypominający stosunki w jaju niedźwiadka. A więc nasamprzód pojawia się pierwsza brózda—południkowa, potem prostopadła do niej—druga brózda południkowa; powstają cztery blastomery; ale te cztery blastomery, podobnie jak i dwa pierwsze, nie są w zupełności oddzielone od deutoplazmy, lecz tkwią w ostatniej swemi częściami szerszemi, obwodowemi.

Z kolei, pomiędzy już istniejącemi, ukazują się nowe brózdy południkowe; powstaje osiem blastomer, tkwiących swemi częściami obwodowemi, szerszemi nadal w deutoplazmie. Blastomery te, w liczbie ośmiu, odpowiadają niejako wycinkom koła, które ostrymi końcami przyśrodkowymi schodzą się z sobą w środku tarczki zarodkowej, szerokimi zaś zwrócone są ku obwodowi. Od każdego z wycinków oddziela się następnie za pośrednictwem brózdy, równoległej

do równika kuli jajowej, komórka, wskutek czego powstają ośrodkowe, czyli centralne komórki mniejsze i obwodowe większe. Kiedy potem występują znów nowe brózdy południkowe i równoleżnikowe (okrężne), tarczka zarodkowa rozpada się na mnóstwo komórek ułożonych w ten sposób, iż mniejsze znajdują się na środku tarczki, a więc bezpośrednio na biegunie zwierzęcym, większe zaś bardziej na obwodzie; najbardziej obwodowe, zwane brzeżnemi, nie są całkowicie oddzielone od deutoplazmy, lecz tkwią w niej i stopniowo w nią przechodzą, a wzajemnie odgraniczają się od siebie brózdami południkowemi. Liczba komórek brzeżnych zwiększa się wskutek występowania w nich coraz nowych brózd południkowych, a od ich końców przyśrodkowych oddzielają się drobne komórki, które przyczyniają się tedy do wzrostu środkowej części tarczki, złożonej z drobniejszych komórek i ograniczonej niejako na obwodzie wieńcem owych promienisto ustawionych komórek brzeżnych, które przez długi czas jeszcze pozostają w związku z deutoplazmą.

Komórki, leżące pośrodku tarczki, dzielą się także wpoprzek na górne i dolne; dzięki temu na środku tarczki powstaje wielowarstwowe nagromadzenie komórek oddzielonych od deutoplazmy, znajdującej się pod tarczką; niektóre z najgłębiej leżących, a przylegających bezpośrednio do deutoplazmy, oddzielają od siebie elementy (jądra), przenikające do deutoplazmy i tworzące pod tarczką t. zw. jądra żółtkowe. Jakkolwiek zatem w jaju ptaków właściwemu brózdkowaniu podlega tylko tarczka protoplazmy z jądrem, jednakże na brzegu tarczki zarodkowej widzimy jakby opóźnione brózdkowanie komórek brzeżnych, przechodzących bezpośrednio w deutoplazmę, oraz jądra żółtkowe w deutoplazmie pod tarczką zarodkową. Tu więc już w przeciwieństwie do tego, co widzieliśmy u niedźwiadka, deutoplazma bierze niejako pewien, aczkolwiek bardzo słaby, nader nieznaczny udział pośredni w brózdkowaniu pewnych części tarczki zarodkowej.

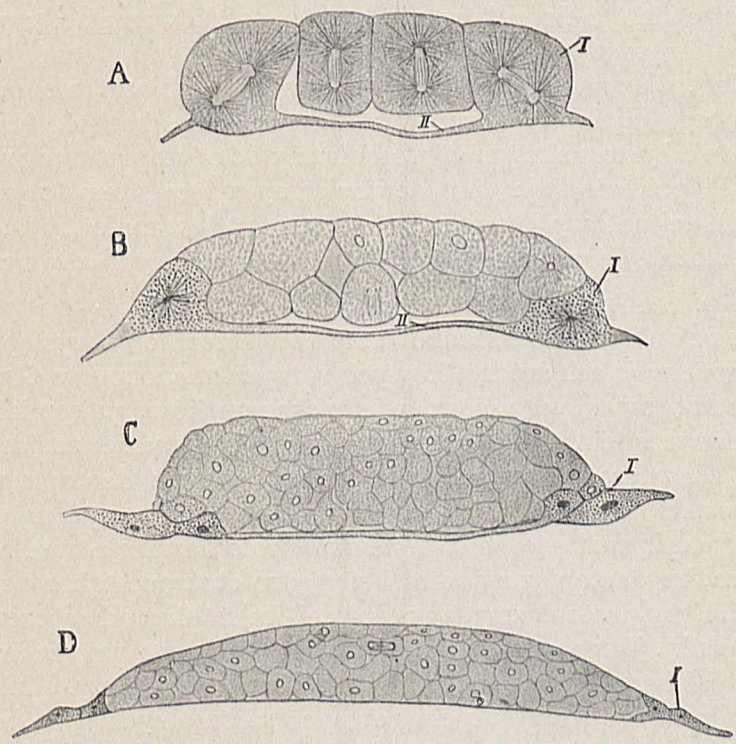
Jeszcze większy udział deutoplazmy w brózdkowaniu tarczkowem znajdujemy w jajach ryb kostnoskieletowych,

ile że u nich protoplazma jeszcze mniej ściśle jest odgraniczona od deutoplazmy: w ostatniej, bezpośrednio pod tarczką zarodkową, tkwi jeszcze nieznaczna ilość protoplazmy, przez co pod tarczką zachodzić tu jeszcze może w pewnym stopniu opóźnione brózdkowanie.

Okolica jaja, znajdująca się tuż pod tarczką zarodkową komórek, a wykazująca jeszcze do pewnego stopnia brózdkowanie, nosi nazwę warstwy pośredniej, bo pośredniczy niejako w połączeniu tarczki zarodkowej, która uległa zupełnemu i całkowitemu brózdkowaniu, z masą deutoplazmy głębszą, wcale nie brózdkującą. Tę okolicę jaja nazywamy także periblastem i odróżniamy periblast brzeżny, znajdujący się na brzegach, pod tarczką zarodkową, i środkowy—pod środkową częścią tarczki; pierwszy pojawia się w rozwoju wcześniej, niż ostatni. W periblaście znajdujemy komórki bardzo obfitujące w kuleczki deutoplazmy i tem się wybitnie różniące od komórek samej tarczki zarodkowej; albo też znajdujemy tu tylko jądra pogrążone w masie protoplazmy obfitującej w kuleczki deutoplazmy, ale nierozdzielonej na oddzielne komórki. Te wszystkie elementy periblastyczne nie uczestniczą w rozwoju tkanek zarodka, lecz służą zapewne głównie do przeróbki żółtka (deutoplazmy), które ulega później wessaniu przez tkanki embryonu. Na rys. 35. mamy tarczkę złożoną z kilku warstw komórek jako wynik brózdkowania tarczkowego jaja ryby kostnoskieletowej; kula deutoplazmatyczna, na której tarczka spoczywa, nie jest na rysunku wyobrażona; natomiast na brzegu tarczki widzimy elementy periblastu brzeżnego (I), jako też periblast podtarczkowy, czyli środkowy (II).

Nieco bardziej szczegółowo rozpatrzyliśmy różne postacie brózdkowania tarczkowego, aby wykazać, że istnieją przejścia od brózdkowania tarczkowego typowego, jak u niedźwiadka, gdzie protoplazma jest zupełnie odgraniczona od deutoplazmy, do takiego, jak u ptaków, gdzie brzeżne komórki tarczki pozostają w związku z deutoplazmą, a dalej jeszcze do takiego, jak u ryb, gdzie już pod tarczką protoplazmy znajduje się w deutoplazmie warstwa pośrednia, gdzie przeto w roślinnej połowie jaja występują znaczniejsze

ślady brózdkowania (periblast). A teraz, gdy wyobrazimy sobie, że protoplazma jeszcze mniej jest odgraniczona od deutoplazmy, że do całej kuli żółtkowej przenika pewna ilość protoplazmy, że wskutek tego cała roślinna, obfitująca w żółtko, połowa jaja ulega również brózdkowaniu, acz opóźnio-



Rys. 35. Przekroje przez tarczkę zarodkową ryb kostnoskieletowych, A — C u *Ctenolabrus* (wedł. Agassiza i Whitmana), D u *Belone acus* (wedł. Kopscha, z O. Hertwiga), *I* — komórki brzeżne, tworzące t. zw. periblast brzeżny, *II*—periblast podtarczkowy.

nemu i powolnemu (z powodu przeszkód, jakie sprawia deutoplazma), otrzymamy stosunki podobne do tych, jakie zachodzą w jaju żabiem, gdzie już c a ł e jajo brózdkuje, lecz na biegunie zwierzęcym szybko i energicznie, na roślinnym leniwie.

W ten sposób mamy przejścia od brózdkowania częścio-

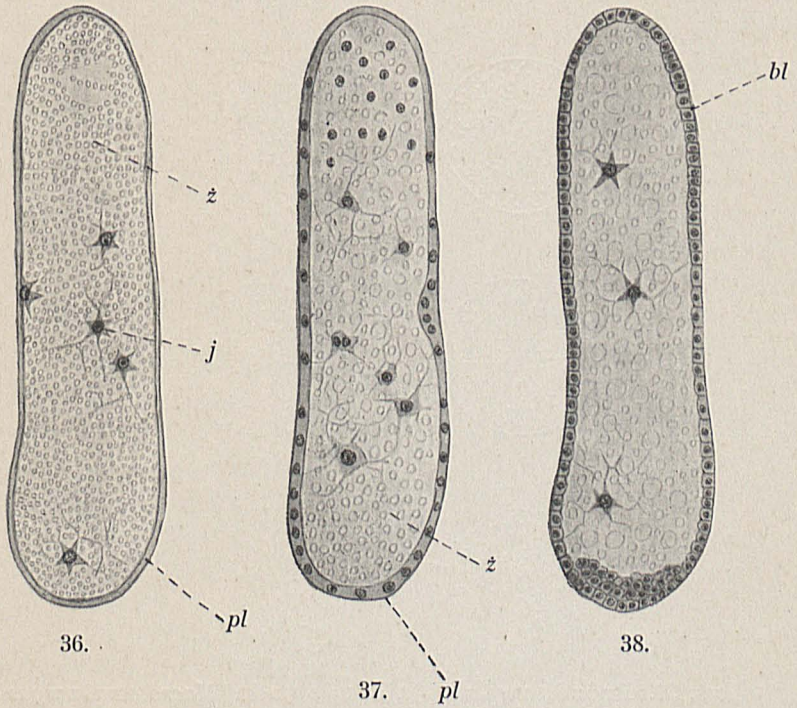
WYŻSZA SZKOŁA ROLNICZA W OLSZTYNIE

wego tarczkowego do całkowitego o typie tarczkowym, jakie znajdujemy właśnie w jaju płazów. Wszelako u płazów części brózdkujące roślinnej połowy jaja, obfitujące w deutoplazmę, biorą czynny udział w rozwoju zarodka, komórki bowiem roślinnej połowy jaja tworzą głównie t. zw. wewnętrzny listek zarodkowy, czyli entodermę (o czem niżej), w jajach zaś o brózdkowaniu czysto tarczkowem, np. u ryb, słabo brózdkujące części roślinnej połowy jaja, obfitującej w deutoplazmę (np. wyżej wspomniany periblast), nie mają czynnego udziału w formowaniu tkanek zarodka. Różnice te zależą od ustosunkowania protoplazmy do deutoplazmy w roślinnej połowie jaja; im deutoplazmy więcej, tem czynny udział tej połowy jaja w rozwoju zarodka jest mniejszy i tem przeważniej stanowi ona już tylko bierny materyał odżywczy.

b. Brózdkowanie jaj częściotwórczych powierzchniowe. Brózdkowanie powierzchniowe występuje głównie w jajach śródżółtkowych różnych stawonogów *(Arthropoda)*: owadów, wijów, wielu skorupiaków, pajęczaków. Jeżeli weźmiemy pod uwagę typowe jajo owadzie, znajdziemy, że w środku wypełnia je ogromna ilość deutoplazmy w postaci ziarn lub kulek; na samym obwodzie, czyli na powierzchni, znajduje się warstewka protoplazmy; a wreszcie pośrodku deutoplazmy mieści się jądro otoczone także pewną ilością protoplazmy, wysyłającej ku żółtku odżywczemu wypustki. Tak wygląda budowa jaja owadziego w przekroju przy słabszem powiększeniu mikroskopowem. Przy silniejszem wszakże i przy użyciu pewnych szczególnych sposobów barwienia, możemy się przekonać, że pomiędzy kulkami deutoplazmy ciągnie się wszędzie subtelna siateczka protoplazmy, łącząca warstwę obwodową z częścią centralną, która otacza jądro jajowe.

Brózdkowanie takiego jaja (rys. 36. — 38.) odbywa się w sposób następujący. Jądro ulega podziałowi na dwa, cztery, osiem, szesnaście i t. d. Dokoła każdego z tych jąder różnicuje się część plazmy, tak iż powstają jakby liczne komórki w deutoplazmie, które stopniowo oddalają się od środka, wędrują ku obwodowi jaja i przenikają do powierzchniowej

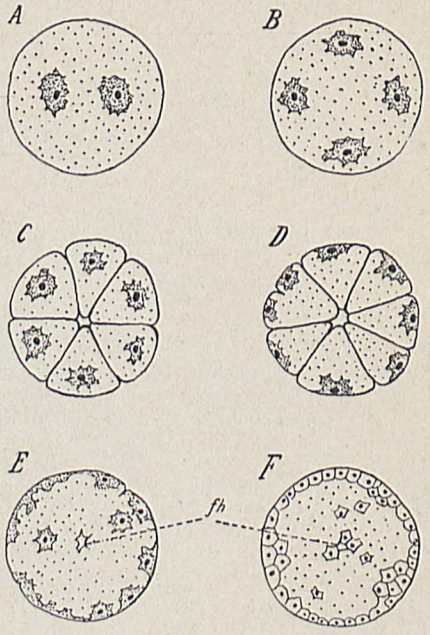
warstwy protoplazmy, która dokoła nich różnicuje się znów wyraźnie i odgranicza od części sąsiednich. W ten sposób powstaje na obwodzie jaja warstwa komórek zarodkowych jako wynik brózdkowania, całe zaś wnę-



Rys. 36.—38. Brózdkowanie jaja chrząszcza maika *(Meloë)*. 36.—stadyum, w którem jądra *(j)* otoczone plazmą tkwią w deutoplazmie *(ż)*, na obwodzie jaja znajduje się także warstwa plazmy *(pl)*, 37.—większość jąder przewędrowała już do warstwy plazmy obwodowej *(pl)*, 38.—warstwa plazmy obwodowej zróżnicowała się dokoła każdego jądra, przez co powstała warstwa komórek *(bl)*, otaczająca deutoplazmę, w której zachowała się jeszcze część komórek, jako witellofagi. (Rys. oryg.)

trze jaja jest wypełnione deutoplazmą. Jednakże nie wszystkie komórki wydostają się na powierzchnię, część ich pozostaje wewnątrz deutoplazmy jako witellofagi, czyli komórki, mające służyć do przeróbki i rozmiękczenia żółtka. Oto przebieg brózdkowania powierzchniowego w jaju owadziem. Po-

nieważ jednak protoplazma obwodowa, jak i otaczająca jądro pośrodku deutoplazmy, łączą się z sobą zapomocą sieci nitek protoplazmatycznych, przebiegających pomiędzy kulkami żółtka (deutoplazmy), możemy więc powiedzieć, że przy tem brózdkowaniu początkowo zachodzi tylko podział jąder,



Rys. 39. Brózdkowanie jaja u owadu *Macrotoma vulgaris*, w przecięciu, schemat; w *A* widać w jaju dwa jądra, w *B* — cztery, w *C* — jąder więcej, jajo uległo w całości podziałowi na blastomery, w *D*—stadyum późniejsze, w którem jądra przesunęły się ku powierzchni, w *E*, *F*—z jąder tych i plazmy powstała na powierzchni jaja warstwa komórek (blastoderma), a w środku zachowała się deutoplazma niepodzielona wraz z pewną liczbą jąder żółtkowych *(fh)*. (Wedł. Uzela)

plazma zaś tworzy ciągłą, nieprzerwaną, niezróżnicowaną na oddzielne komórki masę (t. zw. *syncytium)*, która rozpada się na nie dopiero z chwilą, kiedy prawie wszystkie jądra przesuną się już do obwodowej warstwy protoplazmy.

W niektórych przypadkach brózdkowanie powierzchniowe odbywa się w sposób nieco bardziej złożony; są to przypadki, kiedy cała treść jaja rozpada się na pewną ilość pro-

mienisto ułożonych blastomer (rys. 39., *C*, *D*), podobnie jak przy brózdkowaniu całkowitem. Blastomery te zawierają w częściach obwodowych więcej protoplazmy (tu znajdują się też jądra), w częściach przyśrodkowych — więcej deutoplazmy. Wkrótce atoli cała deutoplazma przechodzi do środka, protoplazma zaś ku obwodowi; części ośrodkowe, czysto deutoplazmatyczne, oddzielają się w zupełności od obwodowych, i w ten sposób tworzy się warstwa komórek na powierzchni jaja, a w środku pozostaje jednolita, niezróżnicowana masa deutoplazmy. Jajo takie przedstawia więc ostatecznie typ jaja o brózdkowaniu powierzchniowem, jakkolwiek cała treść jego brała tu udział w brózdkowaniu. Przejawy podobne występują u niektórych niższych owadów, u wielu skorupiaków i niektórych pajęczaków.

Pomiędzy obu rozważonemi tu modyfikacyami brózdkowania powierzchniowego znajdujemy najrozmaitsze przejścia. Interesujące stosunki widzimy także u raka rzecznego, gdzie po wywędrowaniu jąder na powierzchnię jaja cała deutoplazma rozpada się niejako na liczne piramidy, zwrócone wierzchołkami ku środkowi, a podstawami ku obwodowi; każdej piramidzie odpowiada jedno jądro wraz z plazmą na powierzchni jaja. Później piramidy te znikają, i mamy już bardziej jednolitą deutoplazmę, otoczoną na powierzchni warstwą komórek.

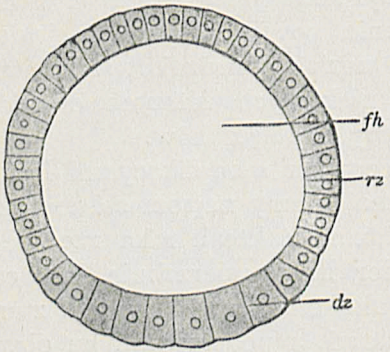
III. Pojęcie blastodermy, moruli, blastuli.

Bez względu na przebieg brózdkowania, wyniki jego można sprowadzić do kilku postaci ogólnych.

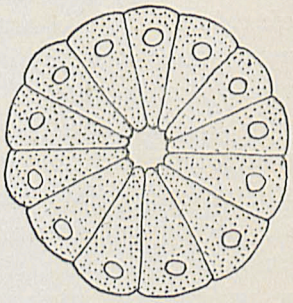
Jako wynik pierwszy, zawsze otrzymujemy pewną ilość komórek zarodkowych, albo mniej więcej jednakowych, albo też już od pierwszej chwili zróżnicowanych na dwa rodzaje: większe i obfitsze w deutoplazmę po stronie bieguna roślinnego, oraz mniejsze, uboższe w ostatnią po stronie zwierzęcego. Otóż zbiór komórek (blastomer) zarodkowych, stanowiących wynik brózdkowania, będziemy nazywali ogólnie b l a s t o d e r m ą, czyli z a r o d n i c ą*.

* rodniosłoną.

Układ wzajemny tych komórek bywa naogół dwojakiego rodzaju. W jednych przypadkach komórki te tworzą skupienia kuliste pełne, czyli spoiste, t. j. gromadzą się tak ściśle jedna obok drugiej, że pośrodku zarodka niema między niemi żadnej wolnej przestrzeni, żadnej jamy. Taki pełny, spoisty zarodek nosi nazwę m o r u l i, czyli m o r w i c y, bo przypomina wyglądem owoc morwy, którego oddzielne owocki, odpowiadające niby blastomerom, tworzą również skupienie



Rys. 40. Blastula lancetnika, w przekroju; *fh*—prajama ciała, *dz*—komórki roślinnej połowy jaja. (Wedł. Hatscheka)



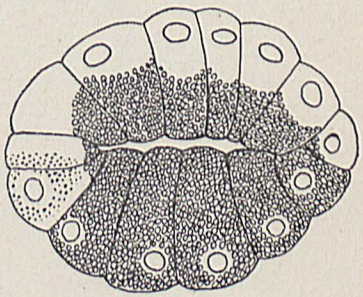
Rys. 41. Blastula strzałki *(Sagitta)* w przekroju. (Wedł. O. Hertwiga)

pełne, spoiste. Kiedyindziej, i to najczęściej już w stadyum czterech blastomer pojawia się w samym środku jaja, pomiędzy zwróconemi ku sobie wierzchołkami komórek przewężnych, drobna jamka, która stopniowo powiększa się coraz bardziej, w miarę wzrostu liczby blastomer do 8, 16, 32 i t. d., tak że wreszcie powstaje wielka jama środkowa, wypełniona zwykle płynem surowiczym, a ograniczona na obwodzie warstwą komórek blastodermy. Jama ta zwie się p r a j a m ą c i a ł a—*blastocoel*, a zarodek opatrzony taką jamą — b l a s t u l ą, p r a j a m n i c ą. Niekiedy zarodek jest z początku pełny, czyli przedstawia morulę, a dopiero później pojawia się w nim jama, przez co przekształca się on na blastulę. Najczęściej wszakże, jak zaznaczyliśmy, już w stadyum kilku

zaledwie blastomer występuje pośrodku zawiązek prajamy ciała.

Zapoznaliśmy się tedy z zasadniczemi formami zarodkowemi: blastodermą, morulą i blastulą. Wszelako w zależności od różnic w przebiegu samego brózdkowania formy te ulegają różnym modyfikacyom. Zwrócimy tu uwagę tylko na niektóre, najważniejsze postacie blastuli.

Blastula regularna—*coeloblastula adaequalis*—jest to kula ograniczona jedną warstwą komórek blastodermy, z wyraźną jamą wewnątrz; komórki blastodermy bywają sześcienne lub walcowate, wysokie, albo wszędzie jednakowe, albo też na biegunie roślinnym zwykle nieco wyższe i nieco szersze; widzimy to np. w blastuli lancetnika *(Amphioxus lanceolatus*, rys. 40.). Jeżeli komórki blastodermy są bardzo wysokie, a więc ścianka jej bardzo jest gruba, prajama ciała *(blastocoel)* dosięga małych rozmiarów, jak w blastuli robaka strzałki *(Sagitta*, rys. 41.).



Rys. 42. Blastula-placula *Cynthia partita* w przekroju. (Wedł. Conklina)

Blastula nieregularna—*coeloblastula inaequalis* — tem się różni od poprzedniej, że komórki zwierzęcej połowy jaja są znacznie mniejsze, niż roślinnej—jest to wynik brózdkowania nierównomiernego, np. u traszki (rys. 32.), gdzie, jak wiemy, blastoderma składa się tak na zwierzęcym, jak i na roślinnym biegunie jaja z wielu warstw komórek, drobnych na pierwszym, wielkich na ostatnim.

Blastula spłaszczona, czyli *placula* — blastula zwykła ulega silnemu spłaszczeniu w kierunku obu biegunów, przez co prajama ciała również jest spłaszczona i przybiera postać szczeliny; znajdujemy to w jajach niektórych obleńców, osłonic (rys. 42.).

Blastula pełna—*sterroblastula*—jama środkowa jest bardzo mała, niemal szczątkowa, tak iż całość sprawia wraże-

nie zarodka raczej spoistego; albo też jama bywa wypełniona całkowicie deutoplazmą, co jest wynikiem brózdkowania powierzchniowego, np. u owadów. Sterroblastula ostatniego rodzaju nosi także nazwę blastuli powierzchniowej, albo *periblastuli* (rys. 38.).

Wreszcie blastula tarczkowa, *discoblastula*—wynik brózdkowania tarczkowego. Pamiętamy, że jako rezultat tego rodzaju brózdkowania powstaje tarczka komórek blastodermy, spoczywająca na kuli deutoplazmy; otóż bardzo często (por. co powiedziano na str. 34.) pod tą tarczką, pomiędzy nią a deutoplazmą, występuje nadto mniejsza lub większa szczelina—szczątkowa prajama ciała *(blastocoel)*, odpowiadająca tej, jaka znajduje się pomiędzy zwierzęcą (górną), drobnokomórkową, a roślinną, obfitującą w deutoplazmę (dolną), połową jaja żabiego w stadyum blastuli. Zarodek z blastodermą tarczkową, leżącą na kuli deutoplazmy, nosi nazwę blastuli tarczkowej.

ROZDZIAŁ DRUGI.

Listki zarodkowe i ich rola twórcza.

Pojęcie listków zarodkowych odgrywa pierwszorzędną rolę w embryologii. We wstępie dziejowym do I. tomu tego dzieła widzieliśmy, jak powoli kształtowało się to pojęcie i jak wielkie miało ono znaczenie dla rozwoju naszej nauki.

R. 1877 w swej słynnej rozprawie p. t. Studien zur Gastraeatheorie (cz. IV.) nazwał E. Haeckel „narządami pierwotnymi“ *(Primitiv-Organe)* warstwy komórkowe w zarodku, czyli listki zarodkowe, które stanowić mają pierwsze zawiązki przyszłych organów. Pojęcie listków zarodkowych ustalili w biologii, jak wiadomo, liczni badacze, głównie zaś E. K. v. Baer, Reichert, R. Remak, H. T. Huxley, E. Haeckel, R. Lankester i Al. Kowalewski.

Listkami zarodkowymi nazywamy pewne określone warstwy komórkowe, które bardzo wcześnie pojawiają się w rozwoju embryonalnym—bezpośrednio po ukończeniu brózdkowania i służą za materyał do rozwoju określonych narządów ciała. Jak zobaczymy niżej, rozróżniamy dwa pierwotne listki zarodkowe: zewnętrzny i wewnętrzny, czyli ekto i entodermę pierwotną, oraz listek trzeci, wtórnego pochodzenia—środkowy, czyli mezodermę.

Zanim rozpatrzymy powstawanie, naturę i rolę rozwojową listków zarodkowych, zaznaczymy, że, jakkolwiek istnienie listków embryonalnych, spełniających określoną rolę twórczą w rozwoju zarodka, stanowi fakt nie ule-

gający żadnej wątpliwości, który na każdym kroku daje się sprawdzić, niemniej przeto, ze względu na złożone nieraz przejawy, na trudność określenia, co z jakiego listka powstaje i jaki jest stosunek genetyczny jednego listka do drugiego w rozwoju różnych zwierząt — fakta i poglądy dotyczące tych przejawów oznaczone zostały mianem „teoryi listków zarodkowych“ (*Keimblätterteorie* badaczy niemieckich). Otóż „teorya“ ta w ostatnich zwłaszcza latach, wybitnie cechujących się wielkim krytycyzmem naukowym, z różnych stron podlegała ostrej krytyce, a nie brakło nawet usiłowań obalenia jej. Przetrzymała jednak tę próbę w zupełności.

Nowsze badania o tyle jednak zmieniły dawniejsze poglądy nasze na listki zarodkowe, że, kiedy przedtem sądzono, iż pojawiają się one zawsze już jako warstwy, z wielu utworzone komórek, to dziś wiemy, że najwcześniejsze zawiązki pewnych listków zarodkowych mogą występować nawet jako pojedyńcze komórki, i właśnie już podczas brózdkowania jaja. Przypomnijmy sobie brózdkowanie u pierścienicy *Arenicola*, o którem mówiliśmy na str. 12. id. Widzieliśmy tam, że jako jeden z produktów podziału blastomery oznaczonej przez *D* pojawia się w czwartym kwartecie mikromer komórka, oznaczona przez *4d*, a będąca zawiązkiem elementów listka środkowego, czyli mezodermy; tutaj więc pierwszy zawiązek tego listka występuje wcześnie jako pojedyńcza komórka pośród blastomer brózdkującego jaja. Możnaby przytoczyć wiele innych podobnych przykładów bardzo wczesnego pojawiania się pojedyńczych komórek twórczych dla pewnych listków zarodkowych.

Najważniejszy wszakże zarzut stawiany dziś przez niektórych badaczy teoryi listków zarodkowych polega na następującem. Listek zarodkowy określamy nietylko ze względu na jego genezę, t. j. sposób powstawania, ale, co ważniejsza—także ze względu na jego rolę, jego dalsze losy w rozwoju, jego znaczenie twórcze. Jeżeli mówimy o listku zewnętrznym, czyli ektodermie, z pojęciem tem wiążemy zdolność tego listka do wytwarzania nabłonka skóry, układu nerwowego, komórek zmysłowych, słowem—tych wszystkich narządów,

które są typowymi narządami ektodermalnymi, t. j. stale są tegoż listka wytworami. Ale oto badania doświadczalne z dziedziny t. zw. mechaniki rozwojowej wykazują, że niekiedy, po usunięciu z zarodka pewnych blastomer, które normalnie dają początek ściśle określonemu listkowi zarodkowemu, a przeto określonym także narządom, pozostałe blastomery mogą również wytworzyć organa, powstające normalnie z owego listka. A więc listki zarodkowe mogą wytwarzać w pewnych warunkach również i takie narządy, których normalnie nie produkują, ich rola twórcza nie jest zatem tak ściśle określona i tak wyłączna, jak dotychczas przypuszczano. Hans Driesch wprowadził przeto pojęcie t. zw. prospektywnego znaczenia i prospektywnej potencyi, czyli mocy komórek embryonalnych, do czego jeszcze później powrócimy. Znaczenie prospektywne danej blastomery lub danego listka zarodkowego jest to rola twórcza, jaką one mają w zwykłym, niczem niezakłóconym biegu rozwoju embryonalnego, potencya zaś prospektywna danej blastomery lub danego listka zarodkowego oznacza to, co mogą one wytworzyć przy zakłóceniu normalnego biegu rozwoju.

Wyobraźmy sobie, że w zarodku złożonym z czterech blastomer *A*, *B*, *C*, *D*, przy normalnym biegu rozwoju, blastomera *D* pełni, między innemi, tę czynność, iż produkuje komórki mezodermy, z których powstają z kolei określone narządy, np. mięśnie; takie będzie zatem znaczenie twórcze, znaczenie prospektywne blastomery *D*; blastomery zaś *A*, *B*, *C* produkują tylko ekto i entodermę i mają przeto inne znaczenie prospektywne. Gdy jednak w stadyum czterokomórkowem przepołowimy zarodek na dwie części, z których jedna zawierać będzie blastomery *A*, *B*, druga *C*, *D*, może się okazać, że z każdej połówki rozwinie się znów cały osobnik i że wówczas blastomera *A* lub *B* będzie produkowała także komórki mezodermy, z których powstawać będą twory właściwe temu listkowi zarodkowemu. A więc znaczenie prospektywne blastomery, dajmy na to, *A* ogranicza się do wytwarzania narządów ekto i entodermalnych, potencya

jej atoli sięga dalej, może bowiem wytworzyć także elementy mezodermalne.

Otóż niektórzy biologowie uznali podobne przejawy za sprzeciwiające się teoryi listków zarodkowych. Wszelako jeśli powiemy, że pojęcie listków zarodkowych stosuje się tylko do normalnego przebiegu rozwoju, t. j. do takiego, w którym nie usuwamy sztucznie z zarodka żadnych jego składników, lecz w którym wszystkie normalne elementy morfologiczne zachowują się i ujawniają swą czynność twórczą, wówczas przy takiem ograniczeniu pojęcia listków zarodkowych pojęcie to zachowa w pełni moc swoją i wobec wspomnianej krytyki ostanie się najzupełniej.

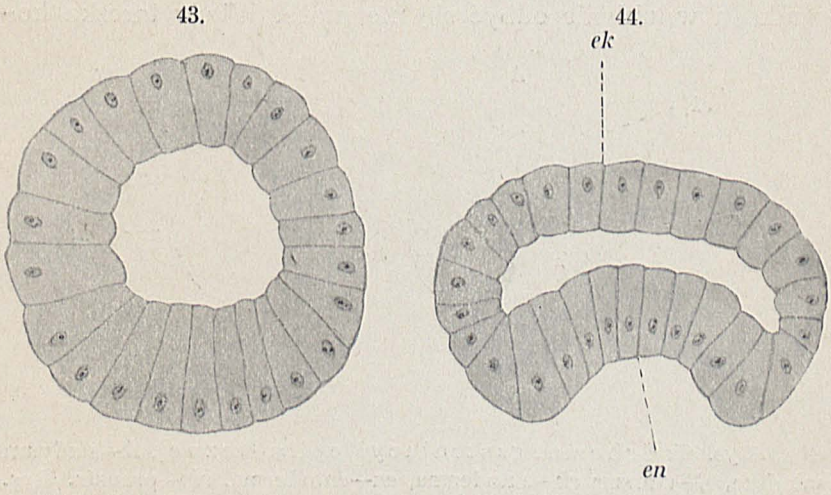
Dwa pierwotne listki zarodkowe: zewnętrzny i wewnętrzny.

Pierwsze dwa listki zarodkowe, występujące w rozwoju embryonalnym, noszą nazwy: 1) listka zewnętrznego, inaczej ektodermy, albo ektoblastu, oraz 2) wewnętrznego, inaczej entodermy, albo entoblastu, lub hypoblastu.

Różne są typy i sposoby powstawania tych dwóch listków pierwotnych, objęte ogólną nazwą gastrulacyi, ile że zarodek składający się z tych dwóch listków, tych dwóch pierwotnych warstw zarodkowych, nosi miano gastruli. Oto główne typy gastrulacyi, pomiędzy któremi istnieją różne postacie przejściowe.

Typ I. Gastrulacya przez wpuklenie, czyli t. zw. emboliczna. Występuje u postaci, których jajo podlega brózdkowaniu całkowitemu i równomiernemu lub prawie równomiernemu, u których zatem po skończonem brózdkowaniu występuje typowa blastula z jamą pośrodku, ograniczona komórkami zupełnie jednakowemi albo wyższemi na biegunie roślinnym, niż na zwierzęcym. W tych przypadkach jedna połowa kulistej ściany blastuli (a w razie, gdy jedna składa się z komórek wyższych, tedy ta właśnie po-

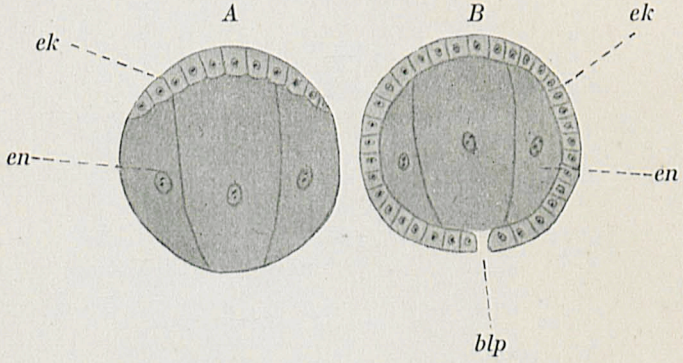
łowa — roślinna) wpukla się w drugą (rys. 43.—44.), niby w przedziurawionej piłce gumowej, której jedną połowę możemy wgnieść, czyli wpuklić w drugą. Wpuklona ścianka, w miarę wgłębiania się, coraz bardziej wypiera prajamę ciała i wreszcie styka się z wewnętrzną powierzchnią części niewpuklonej. Tym sposobem powstaje woreczkowaty zarodek o podwójnych ściankach: zewnętrznej, która odtąd nazywa się listkiem zarodkowym zewnętrznym, i wewnętrznej, zwanej listkiem zarodkowym we-



Rys. 43.—44. Dwa stadya rozwoju wstężnicy *Lineus ruber*; 43.—stadyum blastuli, w przecięciu, 44.—stadyum gastruli, w przecięciu; *bl* — ścianka blastuli, czyli blastoderma, *ek* — ektoderma, *en*—entoderma. (Rys. oryg.)

wnętrznym, albo entodermą pierwotną. Jama ograniczona entodermą pierwotną, ze względu iż stanowi w znacznej części jamę przyszłego przewodu pokarmowego, czyli jelita, nosi nazwę prajelita *(archenteron)*, otwór zaś do niej wiodący, czyli otwór gastruli — miano praust *(blastoporus, prostoma)*. Typ gastrulacyi embolicznej jest bardzo rozpowszechniony w świecie zwierzęcym; napotykamy go u szkarłupni, wielu jamochłonów, wielu robaków (u strzałki, wstężnic, pierścienic), u lancetnika i wielu kręgowców.

Typ II. Gastrulacya przez obrastanie, czyli epiboliczna. Przy pierwszym typie gastrulacyi, jeżeli jedna połowa ścianki blastuli ma się wpuklić w drugą, zarodek musi zawierać jamę. Gdy jednak jama ta jest bardzo mała, szczątkowa, gdy mamy przed sobą sterroblastulę, lub zwłaszcza, gdy wskutek całkowitego, lecz nierównomiernego brózdkowania jaja, zarodek składa się na biegunie zwierzęcym z komórek drobnych, na roślinnym zaś z wielkich, obfitujących w deutoplazmę, a prajamy ciała przytem wcale niema albo jest bardzo maleńka, we wszystkich tych przypadkach wpuklenie odbyć się nie może. Wtedy tarczka ko-

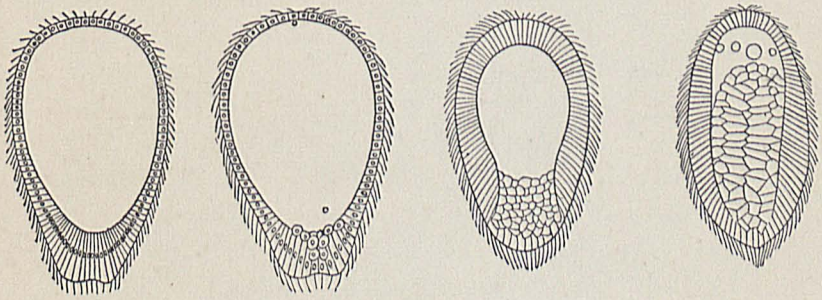


Rys. 45. Schemat gastrulacyi epibolicznej, *A*—stadyum młodsze, *B*—starsze; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *blp*—prausta. (Rys. oryg.)

mórek mniejszych—mikromer, znajdujących się na biegunie zwierzęcym, obrasta stopniowo większe—makromery, tak iż wreszcie ostatnie zostają ze wszystkich stron otoczone przez pierwsze (rys. 45.). Jest to gastrulacya przez obrastanie, czyli epibolia, a sam biegun roślinny, t. j. punkt najpóźniej obrośnięty przez mikromery, nosi nazwę praust, bo odpowiada temuż otworowi w gastruli embolicznej. I tutaj więc otrzymujemy zarodek dwuwarstwowy, gastrulę epiboliczną, w której warstwa zewnętrzna, z mniejszych utworzona komórek, stanowi ektodermę, komórki zaś wewnętrzne, obrośnięte przez tamte — tworzą entodermę pierwotną. W gastruli takiej przez długi czas niema jamy pra-

jelita *(archenteron);* zwykle powstaje ona dopiero znacznie później, wskutek rozstąpienia się pośrodku komórek entodermy pierwotnej i utworzenia jamy centralnej. Gastrula epiboliczna jest również bardzo rozpowszechniona w świecie zwierzęcym, występuje u wirków, wielu pierścienic i t. d.

Pomiędzy embolią a epibolią istnieją wszelako najrozmaitsze postacie przejściowe. Typ gastrulacyi zależy wogóle od wielkości prajamy ciała—która w pewnych przypadkach może być całkiem nieobecna, a niekiedy stanowi nieznacznej wielkości jamkę—i od stopnia, w jakim mikromery i makromery biorą czynny udział w procesie gastrulacyi, ile że,

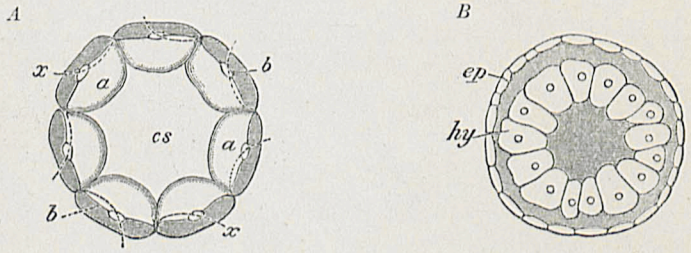


Rys. 46. Gastrulacya przez imigracyę jednobiegunową u meduzy *Aequorea;* na biegunie dolnym blastuli wytwarzają się komórki entodermy, które wędrują ku prajamie ciała, stopniowo, coraz bardziej ją wypełniając. (Wedł. C. Clausa)

obok czynnego obrastania grupy makromer przez mikromery, same makromery mogą również zachowywać się czynnie, wgłębiając się, czyli wpuklając, ku tarczy znajdujących się ponad niemi mikromer. A zachodzą nawet takie sposoby gastrulacyi, wobec których trudno orzec stanowczo, czy ma się przed sobą typ więcej zbliżony do wpuklenia, czy też do obrastania.

Typ III. Gastrulacya przez imigracyę jednobiegunową lub wielobiegunową. W gastrulacyi embolicznej cała roślinna połowa ścianki blastuli wpukla się ku zwierzęcej. Jednakże niekoniecznie cała ścianka musi się wpuklić; na biegunie roślinnym jaja mogą odrywać się od blastodermy również pojedyńcze komórki, które imi-

grują, czyli wędrują ku prajamie ciała i stopniowo ją wypierają aż do zupełnego wypełnienia wnętrza blastuli (rys. 46.). Powstaje tedy zarodek dwuwarstwowy: warstwa zewnętrzna stanowić będzie ektodermę, komórki zajmujące wnętrze zarodka—entodermę pierwotną. Sam biegun roślinny, na którym odbywa się owa imigracya, odpowiada niejako praustom, gdzie przy typie gastrulacyi embolicznej zachodzi odrazu wpuklenie całej ścianki. I tu także, podobnie jak w epibolii, niema początkowo prajelita, a jama jego powstaje wtórnie przez rozstąpienie się pośrodkowe komórek entodermy. Typ ten, napotykany u niektórych jamochłonów, wywodzi się łatwo od embolii.

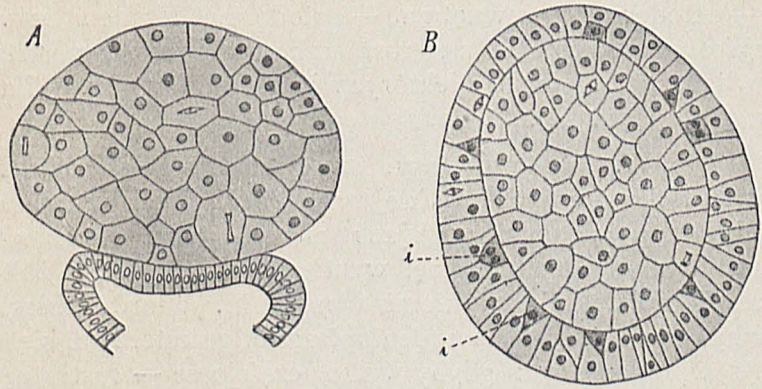


Rys. 47. Dwa stadya rozwoju jaja meduzy *Geryonia*, w przecięciu; tworzenie się entodermy drogą rozblaszkowania, czyli delaminacyi. *A* — blastula, w której *cs* stanowi prajamę ciała, *a* — wewnętrzną część plazmy każdej komórki blastodermy, *b* — jej część zewnętrzną; *B*—zarodek dwuwarstwowy, w którym *ep* oznacza ektodermę (powstałą z zewnętrznych części plazmy komórek blastodermy), *hy*— entodermę. (Wedł. H. Fola)

Od tej jednobiegunowej imigracyi bywają różne przejścia do t. zw. imigracyi wielobiegunowej. Wyobraźmy sobie, że wywędrowywanie komórek z blastodermy odbywa się nie w jednym punkcie, lecz w kilku, a wreszcie w bardzo wielu punktach na całej powierzchni zarodka i że przenikające do jego wnętrza komórki tworzą tu jedno ogólne skupienie — entodermę wtórną. Będzie to imigracya wielobiegunowa, którą, podobnie jak i jednobiegunową, napotykamy u niektórych meduz. A stąd już proste przejście do

Typu IV., gastrulacyi drogą rozblaszkowania, czyli delaminacyi. Typ ten, napotykany również

u meduz, np. w rodzaju *Geryonia*, wiąże się ściśle, jak powiedzieliśmy, z imigracyą wielobiegunową. Wyobraźmy sobie bowiem, że już nie w wielu punktach, lecz na całej powierzchni blastodermy odrywają się komórki, tworzące entodermę, i to w ten sposób, że każda komórka blastodermy dzieli się w kierunku stycznej na ko-



Rys. 48. Gastrulacya drogą rozblaszkowania moruli, w przecięciu. *A*—zarodek morula, spoczywający na ściance nabłonkowej, należącej do ustroju matki, *B* — morula zróżnicowana na listek zewnętrzny *(i)* oraz komórki listka wewnętrznego — w środku. (Wedł. K. Harma)

mórkę zewnętrzną—ektodermalną, i wewnętrzną—entodermalną. Ścianka blastuli zostaje tym sposobem „rozblaszkowana", jak gdyby rozszczepiona na dwie warstwy, na dwa listki: wewnętrzny i zewnętrzny (rys. 47.). Zasługuje przytem na uwagę, że już w stadyum pierwszych kilku blastomer w każdej z nich po nieco innym wyglądzie można rozróżnić część ośrodkową i część obwodową; protoplazmę w części centralnej możnaby nazwać endoplazmą *(a* na rys. 47. *A)*, w obwodowej — ektoplazmą *(b)*; części ośrodkowe każdej blastomery dają z kolei podczas rozblaszkowania entodermę, części obwodowe—ektodermę. Zasadniczo zbliżony do ostatnio opisanego jest

Typ V., gastrulacya drogą rozblaszkowania moruli. Wiemy, że morula stanowi zarodek zupełnie spo-

isty, czyli składa się z komórek (blastomer) jednakowych, tak skupionych, że niema między niemi żadnej jamy. Taki spoisty zarodek staje się dwuwarstwowym w ten sposób, że komórki zewnętrzne przybierają inną postać, niż wewnętrzne, stają się np. bardziej sześcienne lub walcowate, gdy wewnętrzne pozostają wieloboczne. Zachodzi tu więc wprost zróżnicowanie się komórek spoistego zarodka na zewnętrzne — ektodermę i wewnętrzne — entodermę, a zatem znowu niejako rozszczepienie się, rozblaszkowanie na dwa listki. Typ ten znajdujemy u niektórych jamochłonów, np. u *Clava squamata* (rys. 48.).

Typ VI. Gastrulacya tarczkowa *(discogastrula)*. Jest to tylko odmiana zwykłej gastrulacyi przez wpuklenie (embolii), a zachodzi w jajach meroblastycznych, bardzo obfitujących w deutoplazmę, w których wielka ilość żółtka przeszkadza właśnie zwykłemu wpukleniu. W tarczce blastodermy, spoczywającej na deutoplazmie, uskutecznia się tu więc wpuklenie jak gdyby tylko częściowe — gastrulacya tarczkowa. Nad tym typem zatrzymamy się nieco dłużej, występuje on bowiem u zwierząt kręgowych i przedstawia szczególny interes naukowy; dają się w nim wykazać wybitne prześcia od zwykłej embolii do typowej gastrulacyi tarczkowej, i to w ścisłym związku z coraz większą obfitością w jaju deutoplazmy i z coraz bardziej bierną rolą roślinnej połowy jaja w przebiegu brózdkowania (p. wyżej). Pamiętajmy wszakże, że, cośmy powiedzieli o gastrulacyi tarczkowej, stosuje się tylko do zwierząt kręgowych, nie zaś do bezkręgowych, np. do niedźwiadka, u którego wynikiem brózdkowania jest również blastoderma tarczkowa, lecz gdzie gastrulacya zachodzi w inny sposób, niż u kręgowców; ale w to już wchodzić nie będziemy.

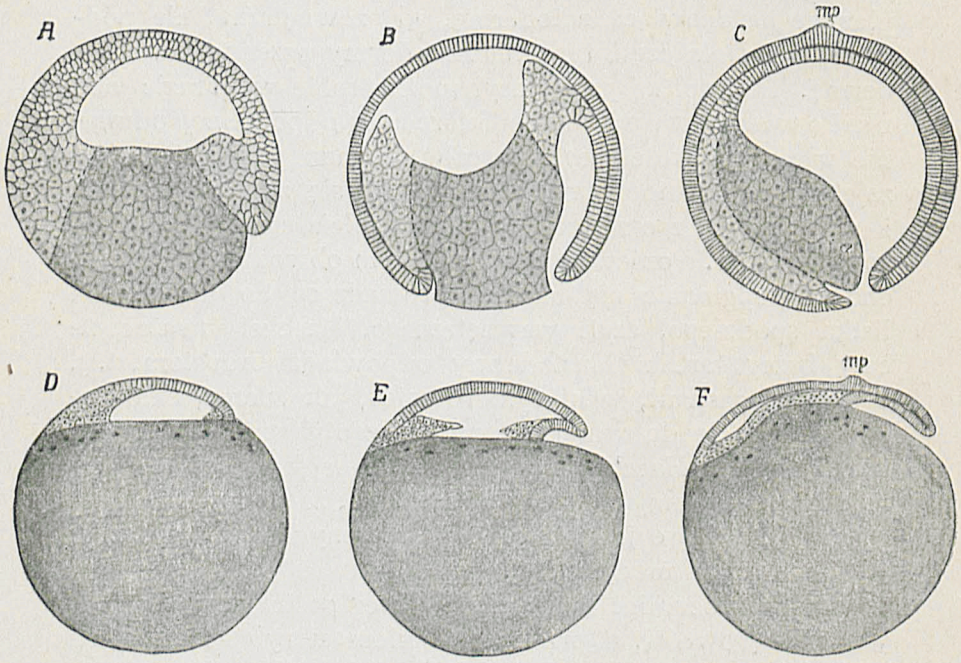
Gastrulacya tarczkowa występuje pośród kręgowców u tych wszystkich form, u których wynikiem brózdkowania jaj meroblastycznych jest blastoderma tarczkowa, spoczywająca, niby czapeczka, na kuli deutoplazmatycznej. Ostatnia zgoła nie ulega brózdkowaniu albo też ujawnia tylko jego ślady, jak widzieliśmy u ryb, gadów, ptaków.

Według dawniejszego poglądu E. Haeckla, tarczka blastodermy w jajach tych kręgowców staje się tworem dwuwarstwowym w sposób następujący: brzegi tarczki leżącej na deutoplazmie podginają się pod spód i do wnętrza, a rosnąc ku sobie, ku środkowi tarczki, tworzą wreszcie jednolitą warstwę spodnią, bezpośrednio leżącą na deutoplazmie i stanowiącą entodermę, gdy zewnętrzna, nie podgięta, pozostała część tarczki blastodermy przedstawia ektodermę. Taki rodzaj gastrulacyi można sobie wyobrazić jako usiłowane wpuklenie, które uległo podobnej odmianie właśnie wskutek tego, że cała roślinna połowa jaja jest zajęta przez deutoplazmę, zachowującą się zupełnie biernie i nie mogącą zgoła brać czynnego udziału w przejawach rozwojowych. Ponieważ tutaj na całym obwodzie tarczy zachodzi podginanie się brzegu, prowadzące do utworzenia listka spodniego, czyli wewnętrznego, Haeckel uważał, że cały brzeg tarczki blastodermy odpowiada praustom, t. j. otworowi gastruli, w którym również, jak wiemy, ektoderma zagina się do wnętrza, przechodząc w entodermę. Ten dawny pogląd Haeckla uległ wielostronnej krytyce; dziś jednak przekonywamy się, że w zasadzie, ze stanowiska najogólniejszego jest on zupełnie słuszny i trafny, a doznał tylko pewnych modyfikacyi.

Żeby zrozumieć należycie przebieg gastrulacyi tarczkowej u kręgowców, a przedewszystkiem u ryb spodoustych *(Selachii)*, u których najłatwiej daje się uchwycić związek ze zwykłą gastrulacyą emboliczną, musimy rozpatrzyć nasamprzód gastrulacyę u płazów, np. u żaby, gdzie występuje wprawdzie embolia, ale już do pewnego stopnia zmieniona wskutek obfitości deutoplazmy w roślinnej połowie jaja.

Już u lancetnika (rys. 40.) na roślinnym biegunie zarodka komórki są nieco większe, niż na zwierzęcym; jednakże roślinna połowa ścianki blastuli wpukla się w zwierzęcą przez zwykłą embolię. U żaby lub traszki roślinna połowa ścianki blastuli składa się, jak wiadomo, z komórek znacznie większych, niż w połowie zwierzęcej, i bardzo obfitujących w deutoplazmę (rys. 32). Moglibyśmy jednak i tu również oczekiwać zwykłego wpuklenia roślinnej połowy jaja ku

zwierzęcej. W rzeczywistości wszakże dzieje się inaczej, albowiem zbyt wielka obfitość deutoplazmy w wielkich komórkach roślinnych i zbyt wielka ich wskutek tego bierność nie pozwalają na wpuklenie się środkowej części roślinnej połowy jaja (rys. 49. *A*, część ciemniejsza), a wpuklają się



Rys. 49. Schemat, wyjaśniający porównanie gastrulacyi u płazów i ryb spodoustych, w przecięciu. *A*—*C*—Trzy kolejne stadya gastrulacyi w jaju żabiem. Część środkowa makromer, odpowiadająca niejako kuli żółtkowej w jaju żarłaczy, jest ciemniejsza. *D*—*F*—Odpowiednie stadya w jaju ryb spodoustych; *mp*—w *C* i *F* odpowiada przedniemu brzegowi t. zw. blaszki rdzeniowej w ektodermie, czyli zawiązka ośrodkowego układu nerwowego. (Wedł. Korschelta i Heidera)

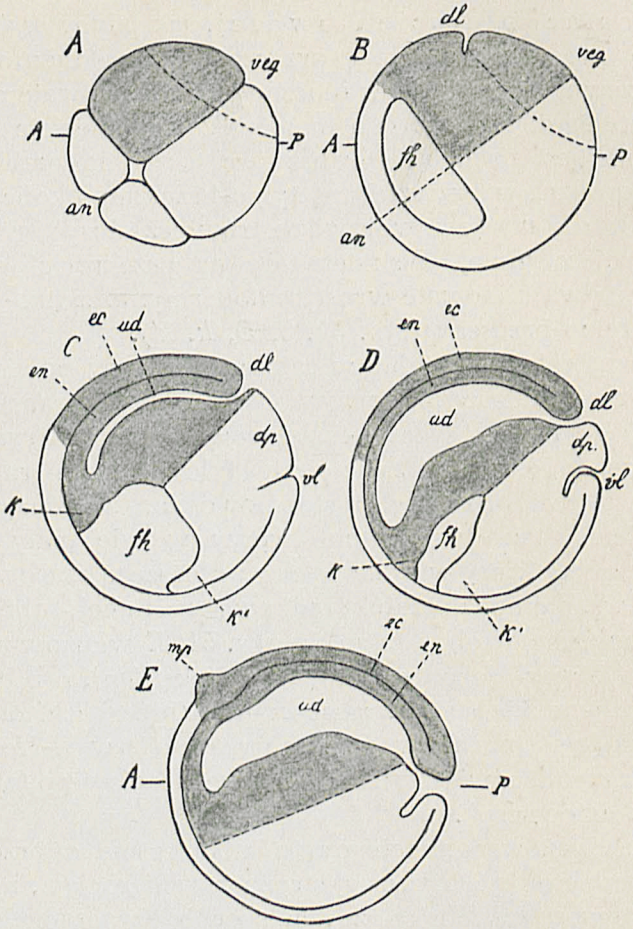
tylko jej części obwodowe (rys. 49. *B*), te właśnie, które znajdują się na pograniczu drobnokomórkowej i wielkokomórkowej okolicy blastodermy (w t.zw. pasie brzeżnym — *Randzone*), gdy tymczasem część centralna (rys. 49. *B*, część ciemniejsza) nie wpukla się wcale. Słowem, powstaje wpuk-

lenie postaci pierścieniowatej, jak gdyby wgłębiony fałd kolistego kształtu, przyczem część środkowa wystaje nazewnątrz, niby korek otoczony pierścieniowatem wgłębieniem. Pamiętać przytem należy, że to pierścieniowate wpuklenie jest najgłębsze w przyszłej przednio-grzbietowej części zarodka, w przyszłej zaś tylno-brzusznej okolicy (rys. 50. *C*, *D*, *dl*, *vl*) jest wprawdzie również dosyć głębokie, ale już nieco mniej. Wskutek tego na przekrojach jaja są widoczne dwa klinowate wrosty entodermy: przednio-grzbietowy i tylno-brzuszny (rys. 50. *C*, *D*, *k*, *k'*).

Rozpatrując jajo żabie w całości od strony powierzchni zewnętrznej, widzimy, że owo wpuklenie, czyli prausta, występuje początkowo jako półksiężycowa szczelina (rys. 51.), która następnie, przedłużając się ku tyłowi, przybiera postać półkola, raczej podkowy, i stopniowo zarasta, zamyka się w pierścień, tak iż nareszcie tworzy w tyle mały otwór okrężny, przez który właśnie w ciągu dłuższego czasu wystaje jeszcze wspomniana część środkowa roślinnej, obfitującej w deutoplazmę okolicy jaja. Na rys. 51. *E* widzimy w tyle ślad tego otworu jako podłużną szczelinkę *(bp)*, a z przodu, gdzie już wszelkie ślady praust zanikły (brzegi ich zarosły), widać na jaju *(mp)* t. zw. płytkę rdzeniową—*Medullarplatte*—przedni zawiązek układu mózgordzeniowego (powstającego z ektodermy).

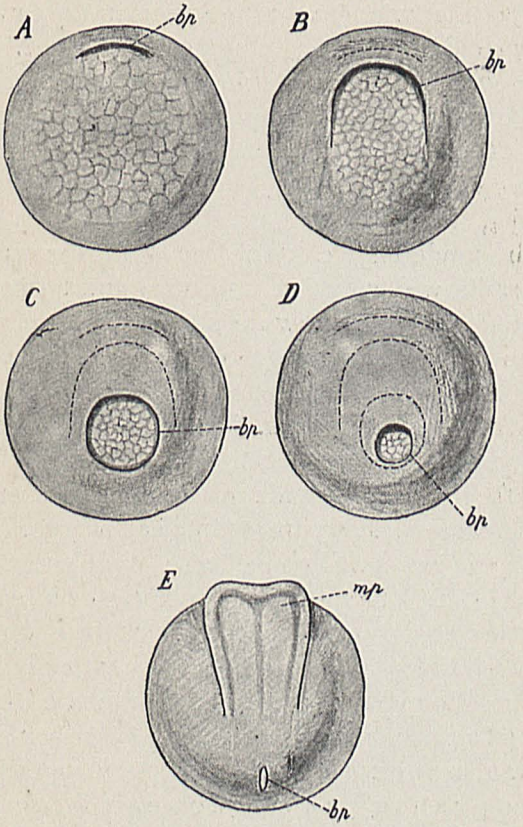
Ponieważ wspomnieliśmy tu kilkakrotnie o przedniej, tylnej, grzbietowej i brzusznej stronach żabiego jaja, musimy zwrócić uwagę czytelnika, że ten sposób oznaczania stosuje się do części ciała przyszłego ustroju, który z jaja powstaje. Wiemy wprawdzie, że biegun zwierzęcy (ciemny) jaja tego płazu jest lżejszy, roślinny—cięższy; w przyrodzie zatem jajo zwraca się w wodzie biegunem pierwszym do góry, drugim ku dołowi; lecz jeżeli mamy się zorjentować, jakie to właśnie części ciała dorosłego ustroju, grzbietowe, brzuszne, przednie czy tylne, mają powstać z poszczególnych części jaja, musimy to jajo odpowiednio sobie ustawić.

Już w stadyum ośmiu blastomer stosunek położenia jaja do przyszłych okolic ciała staje się wyraźny i jest właśnie taki, jak na rys. 50. *A*, gdzie *A* oznacza przód, *P*—tył,



Rys. 50. Schemat rozkładu materyału embryonalnego oraz położenia jaja żabiego w stosunku do przyszłych osi ciała zwierzęcia, w przecięciu. Odpowiadające sobie części materyału embryonalnego są zacieniowane jednakowo. *A*—stadyum ośmiu komórek, *B*—blastula w pierwszem stadyum powstawania praust *(dl)*, *C*, *D*, *E*—późniejsze stadya gastrulacyi; *an*—biegun zwierzęcy, *dl*—przednio-grzbietowa warga praust, *dp*—korek żółtkowy, *ec*—ektoderma, *en*—entoderma, *fh*—jama przewężna, czyli prajama ciała, *k*—klin przedniogrzbietowej połowy, *k'*—klin tylno-brzusznej połowy, *mp*—przedni brzeg płytki rdzeniowej, *ud*—jama prajelita, *veg*—biegun roślinny, *vl*—tylno-brzuszna warga praust, *A*—przód, *P*—tył przyszłej długiej osi ciała. (Wedł. Kopscha)

strona grzbietowa jest u góry, brzuszna u dołu. W stadyum blastuli położenie jest takie, jak na rys. 50. *B*, i tu właśnie kropkami zaznaczona jest brózda okrężna, gdzie niebawem



Rys. 51. Widok powierzchni jaja żabiego od strony bieguna roślinnego, w coraz późniejszych stadyach rozwoju. *bp*—Blastoporus, w *A*—jako sierpowata rynienka, w *B*—jako szczelina w kształcie podkowy, w *C* i *D*—jako pierścień zamknięty, w *E*—jako szczątek; linie kropkowane oznaczają dawny kształt praust; *mp*—zawiązek płytki rdzeniowej. (Napół schematycznie, wedł. Korschelta i Heidera)

zachodzi wpuklenie. Jak widzimy z tego schematu, deutoplazmy jest więcej po stronie brzuszno-tylnej, wskutek czego gastrulacya odbywa się silniej i prędzej na biegunie przed-

nio-grzbietowym, wolniej zaś i słabiej na tylno-brzusznym. To nam wyjaśnia, że klin przednio-grzbietowy entodermy *(k)* jest silniejszy i wcześniej pojawia się w nim światło przyszłego jelita *(ud)*; klin zaś tylno-brzuszny *(k')* jest słabszy, i długo nie widać w nim światła: tu przebieg gastrulacyi odbywa się z opóźnieniem. Otóż te różnice w przebiegu gastrulacyi na obu biegunach jaja, przednio-grzbietowym i tylno-brzusznym, oraz fakt, że w tyle najdłużej widać ślad praust, które wobec opóźniającej się gastrulacyi, najdłużej tu się zachowują i nie zamykają, tłumaczą nam przebieg gastrulacyi tarczkowej, np. u ryb spodoustych, gdzie na tylno-brzusznym końcu tarczki zarodkowej również najdłużej trwa proces wpuklania się entodermy i zachowuje się pozostałość praust.

Do dopełnienia ogólnego obrazu gastrulacyi jaja żabiego pozostaje nam jeszcze zaznaczyć, że, w miarę powiększania się światła prajelita (rys. 50. *ud.*) we wpuklonych częściach entodermy, prajama ciała stopniowo zanika. Na rys. 50. *C*, *D*, *fh* i 49. *A*, *B* widzimy jeszcze obszerną pozostałość prajamy, ale w stadyum późniejszym (rys. 50. *E* i 49. *C*) prajama ciała jest już zupełnie wyparta przez jamę prajelita, która od strony grzbietowej jest wysłana entodermą jednowarstwową o charakterze nabłonkowym, od strony zaś brzusznej wielkiemi komórkami entodermy, obfitującemi w deutoplazmę, przyczem część ich najbardziej środkowa przez pewien czas wystaje jeszcze z otworu praust, już zwężonego i zachowującego się jeszcze w tyle.

Zrozumiawszy ten cały, nieco złożony przebieg gastrulacyi u płazów, łatwo już pojmiemy gastrulacyę tarczkową u ryb spodoustych i innych kręgowców.

Jak wiemy, po ukończeniu brózdkowania jajo ryb spodoustych przedstawia tarczkę komórek zarodkowych — blastodermę, spoczywającą na kuli deutoplazmy, w której nadto tuż pod tarczką znajdują się rozproszone jądra żółtkowe (merocyty), nie biorące zresztą żadnego, zdaje się, udziału w dalszym biegu rozwoju, a stanowiące, jak i deutoplazma,

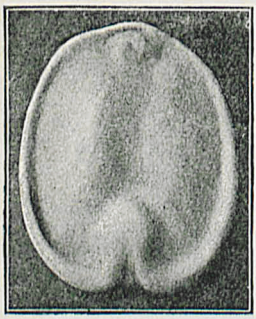
tylko bierny materyał odżywczy. W tarczce blastodermy komórki różnicują się w ten sposób, że najbardziej zewnętrzne przybierają postać nabłonka, gdy tymczasem głębsze zachowują kształt okrągły, przyczem nabłonek pojawia się nasamprzód na tylnym końcu tarczki. W tem właśnie miejscu, a więc na tylnym końcu tarczki blastodermy, owa warstwa nabłonkowa tworzy głębokie rynienkowate podgięcie. Ta część rynienkowata, podgięta pod spód stanowi zawiązek entodermy, czyli pierwotnego listka wewnętrznego, a nadto komórki okrągłe skupiają się na całym pozostałym brzegu tarczki zarodkowej, który również podgina się pod spód dzięki rozrostowi i rozmnażaniu się tych komórek (część ich przylega także bezpośrednio do powierzchni deutoplazmy pod środkową częścią tarczki); z tych podgiętych brzegów całej tarczki, rozrastających się ku środkowi, powstaje również entoderma, podobnie jak z rynienkowato podgiętej części tylnej. W rezultacie wytwarza się tarczka, złożona w całości z warstwy zewnętrznej — ektodermy i wewnętrznej — entodermy, spoczywającej na deutoplazmie.

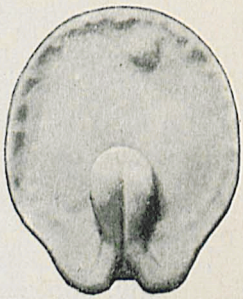
Wobec tego cały brzeg kolistej tarczki uważać należy za prausta *(blastoporus)*, odpowiadające okrężnym, pierścieniowatym praustom w jaju płazów. Za homologią i to również przemawia, że, podobnie jak u płazów, tak i u spodoustów, najdłużej zachowują się prausta na tylnym końcu zarodka (por. rys. 49. w stadyum *C* u żaby i w stadyum *F* u ryb spodoustych) oraz że prajelito *(archenteron)*, tak u żaby, jak u ryb, początkowo ograniczone jest warstwą komórek entodermy o charakterze nabłonkowym tylko od strony grzbietowej, a od strony brzusznej—u żaby zasobnemi w deutoplazmę komórkami, względnie zaś masą deutoplazmy (z jądrami-merocytami) w jaju rybiem. Częściom owej entodermy, podrastającej (przez podgięcie) z całego brzegu kolistej tarczy, odpowiadają wyżej wspomniane kliny w jaju żabiem, coraz głębiej wyrastające z praust. Według mego zapatrywania, które podzielają liczni, acz nie wszyscy embryologowie, praustami w tarcz-

ce zarodkowej u ryb spodoustych jest tedy cały brzeg tarczki wraz z najdłużej się zachowującą i rynienkowato pod spód podgiętą tylną jego częścią. Ostatnia rozrasta się ku przodowi kosztem prawego i lewego brzegów tarczki, zrastających się z sobą w tyle, sama zaś tarczka ulega tymczasem wydłużeniu. Widać to na rys. 52. i 53., gdzie owe brzegi tarczki, zrastając się w tyle, przechodzą w rynienkowatą część nieparzystą.

U innych kręgowców z jajami o brózdkowaniu tarczkowem, u ryb kostnoskieletowych, u gadów i ptaków, ga-

52.





53.

Rys. 52. Tarczka zarodkowa ryby spodoustej *Torpedo*, od strony spodniej. Widać okrężny brzeg tarczy, a w tyle rynienkowatą, ze zrostu jego pochodzącą część praust; część ta widoczna jest na rysunku u dołu. (Wedł. H. E. Zieglera)

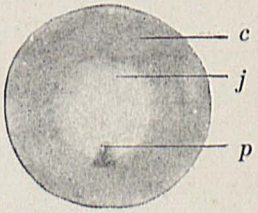
Rys. 53. Starsze stadyum rozwoju tarczy wyobrażonej na rys. 52. (Wedł. H. E. Zieglera)

strulacya jeszcze bardziej odbiega od typu, jakiśmy widzieli u płazów oraz u ryb spodoustych. U gadów, np. u jaszczurki, według badań Willa, w tarczce zarodkowej, spoczywającej na kuli żółtka, różnicuje się wkrótce tylna część tarczki (rys. 54.) t. zw. płytka pierwotna *(Primitivplatte)*, czyli węzeł pierwotny *(Primitivknoten)*, w którym komórki zewnętrzne tworzą warstwę nabłonkową—ektodermę, głębsze zaś—wewnętrzną—entodermę; ostatnia wkrótce rozrasta się również pod przednią szerszą część tarczki zarodkowej. Gdy zatem u ryb spodoustych rozwój entodermy idzie

od brzegów tarczy *(randständig*, O. Hertwig) zarodkowej ku środkowi, to u gadów entoderma od pierwszej chwili występuje w tyle i bardziej pośrodkowo *(mittelständig*, O. Hertwig). Oba te typy można atoli powiązać pewnemi formami przejściowemi.

W tarczce zarodkowej ptasiego jaja (rys. 55.) odróżniamy część środkową, t. zw. pole jaśniejsze *(area pellucida)* i część obwodową—pole ciemniejsze *(area opaca)*; na tylnym końcu tarczki, na granicy części jaśniejszej i ciemniejszej, widzimy zawiązek t. zw. smugi pierwotnej,

54.



55.

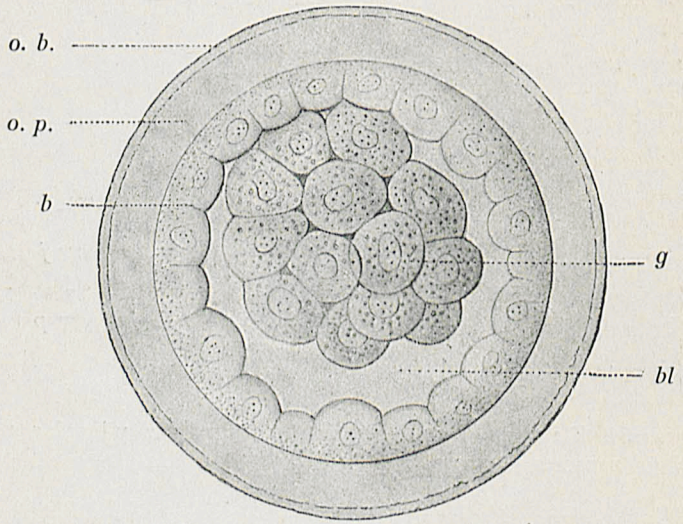
Rys. 54. Tarcza zarodkowa *(t)* wraz z płytką pierwotną *(p)* zarodka jaszczurki ściennej. (Wedł. Willa)

Rys. 55. Część blastodermy jaja ptasiego z polem jasnem *(j)* i ciemnem *(c)* tarczy zarodkowej oraz wczesnym śladem smugi pierwotnej *(p)*. (Według Schauinslanda)

o której będziemy mówili później przy rozpatrywaniu genezy listka środkowego (mezodermy). W polu środkowem, jasnem znajdujemy zewnętrzną warstwę komórek o charakterze nabłonkowym, a pod nią komórki zaokrąglone, bezładnie rozproszone; pomiędzy pierwszą a ostatniemi jest szczelina, odpowiadająca szczątkowej prajamie ciała; w części ciemniejszej oba rodzaje komórek tarczki nie są od siebie oddzielone. Otóż w tej fazie rozwoju cała tarczka znajduje się jeszcze w stadyum blastuli; niebawem wszakże na dnie wspomnianej szczeliny komórki okrągłe, głębsze, bezładnie dotąd rozproszone, skupiają się obok siebie i spłaszczają,

tworząc rodzaj błony. Tym sposobem różnicują się dwie warstwy, czyli dwa listki zarodkowe: ektoderma i entoderma (te dwa listki pojawiają się niekiedy w jaju ptasiem nawet jeszcze przed rozpoczęciem się okresu wylęgu). O różnych poglądach autorów, którzy sposób gastrulacyi u ptaków i gadów usiłowali sprowadzić do typu spostrzeganego u ryb spodoustych, mówić tu nie będziemy, zwłaszcza iż panuje tu jeszcze wiele sprzeczności co do szczegółów.

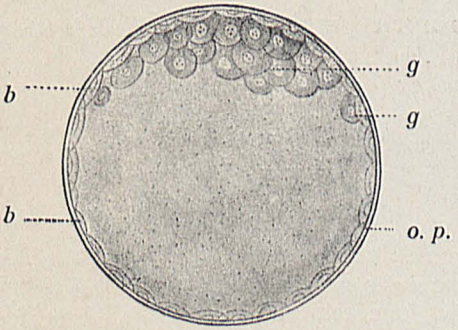
Co się tyczy ssaków, to i u nich gastrulacya jest tarcz-



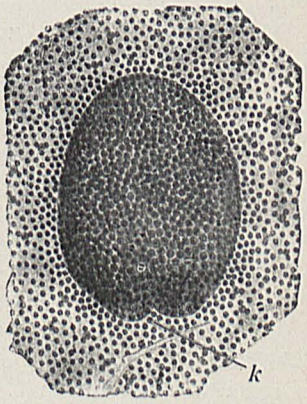
Rys. 56. Jajo królika po brózdkowaniu i wystąpieniu skupienia *(g)* komórkowego w związku z resztą blastodermy *(b)*; *bl*—prajama ciała *(blastocoel)*, *o. b*—osłonka białkowa, *o. p*—osłoną przezroczysta *(zona pellucida)* jaja. (Wedł. E. v. Benedena)

kowa i łatwo daje się sprowadzić do typu gastrulacyi u gadów i ptaków, jakkolwiek wykazuje pewne bardzo znamienne osobliwości. Jaja ssaków, zwierząt prawie wyłącznie żyworodnych, są drobne, holoblastyczne, z wyjatkiem form jajorodnych, czyli stekowców, których jaja są wielkie, meroblastyczne, podobne do gadzich. Owe drobne, holoblastyczne jaja podlegają brózdkowaniu całkowitemu, z czego powstaje ostatecznie pęcherzykowata blastula z wielką jamą pośrodku, wypełnioną płynem surowiczym. Wszelako ta bla-

stula tem się różni od napotykanych u innych zwierząt, że w pewnej okolicy jej ścianki grzbietowej blastoderma wykazuje znaczne nagromadzenie komórek (rys. 56.), niby guz wdzierający się ku jamie pęcherzyka, czyli prajamie ciała. Ścianka blastuli składa się tu zatem, jak widzimy np. w jaju królika, z warstwy mozajkowo ułożonych wielokątnych komórek, a we spomnianem miejscu tkwi ów gaz, powstający z nagromadzenia komórek bardziej zaokrąglonych i więcej ziarnistych. Z kolei komórki tego nagromadzenia spłaszczają się, tworząc tarczkowate (rys. 57.) skupienie ko-



Rys. 57. Nieco późniejsze (w porównaniu z rys. 56.) stadyum rozwoju jaja królika; znaczenie liter, jak na rys. 56. (Wedł. E. v. Benedena)



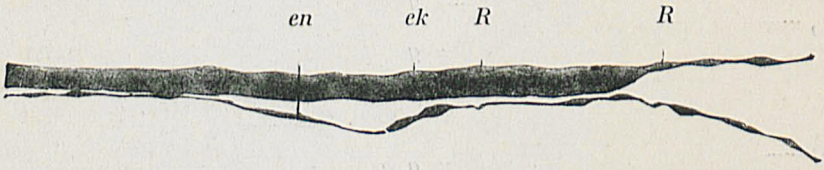
Rys. 58. Część blastodermy jaja psa wraz z tarczką zarodkową *(k)*, widok z góry. (Wedł. Bonneta)

mórkowe, pozostające w ścisłym związku z warstwą wielokątnych komórek na całej pozostałej powierzchni jaja, które tymczasem znacznie się powiększyło, dochodząc u królika do 1 mm. w średnicy.

Dotychczas jajo wciąż jeszcze jest w stadyum blastuli. Ale wkrótce w miejscu owego tarczkowatego zgrubienia blastodermy pojawia się na jaju biaława tarczka zarodkowa, z początku okrągła, potem owalna, wydłużona (rys. 58), w której komórki różnicują się na dwie warstwy: zewnętrzną, złożoną z komórek sześciennych lub walcowatych—ekto-

dermę, i wewnętrzną, z bardziej spłaszczonych—entodermę, (rys. 59). Ta jasna tarczka dwuwarstwowa odpowiada tarczce zarodkowej dwuwarstwowej w jaju zwierząt gadokształtnych (gadów i ptaków); u ssaków różnicuje się nadto bardzo wcześnie z ektodermy warstewka silnie przypłaszczonych, najbardziej zewnętrznych komóreczek (rys. 59., *R*), t. zw. warstwa pokrywająca (Rauber), która wkrótce zanika. Entoderma, znajdująca się pierwotnie tylko w obrębie tarczki zarodkowej, rozrasta się wkrótce brzegami swymi (gdzie komórki jej są luźniej ułożone) ku stronie brzusznej, na resztę powierzchni jaja.

Brózdkowanie jaj zwierząt ssących było przedmiotem bardzo wielu badań, i przez długi czas embryologowie nie umieli sobie wyjaśnić odnośnych przejawów. Najwięcej ba-



Rys. 59. Przecięcie przez tarczkę zarodkową jaja królika w 5 dni po rozpoczęciu się rozwoju; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *R*—warstewka t. zw. komórek pokrywających (komórek Raubera). (Wedł. A. Köllikera)

dań przeprowadzono nad jajami królika, myszy, nietoperza, jeża, kreta, psa, owcy, świni, zwierząt workowatych (torbaczy).

Spojrzawszy na blastulę ssaka w bardzo wczesnej fazie rozwoju i uwzględniając, że jajo jest tu holoblastyczne, a brózdkowanie całkowite i równomierne, moglibyśmy oczekiwać, że i tutaj, podobnie jak u lancetnika, nastąpi zwykłe wpuklenie, typowa gastrulacya emboliczna. Tymczasem w rzeczywistości widzimy coś innego: gastrulacya jest podobna do tarczkowej, zachodzącej u gadów, jakkolwiek jajo jest bardzo ubogie w deutoplazmę i brózdkuje całkowicie. Jestto fakt niezmiernie interesujący pod względem filogenetycznym, czyli ze stanowiska historyi rozwoju rodowego ssaków, albowiem dane anatomo-porównawcze przekony-

wują nas najwymowniej, iż przodkami ssaków były zwierzęta podobne do dzisiejszych gadów, a wiemy także, że najniższe ssaki, dziobak i kolczatka, są nawet jajorodne oraz że jaja ich, bardzo obfitujące w deutoplazmę, są podobne do gadzich i brózdkują meroblastycznie. Otóż teraz rozumiemy, dlaczego i u wyższych ssaków zachował się w rozwoju typ brózdkowania tarczkowego, właściwy jajom meroblastycznym, obfitującym w żółtko odżywcze.

Z kolei wykładu winnibyśmy zapoznać się z genezą t. zw. listka środkowego, czyli mezodermy, stanowiącej już listek wtórny, bo rozwijający się z dwóch pierwotnych, przedewszystkiem zaś, jak zobaczymy, z entodermy pierwotnej. Zanim jednak przystąpimy do tej trudnej sprawy, poświęcimy jeszcze słów kilka pytaniu, co do losu praust *(blastoporus)* gastruli.

Usta gastruli, czyli prausta, z początku mniej lub więcej obszerne, zwężają się stopniowo coraz bardziej i albo zamykają się zupełnie — przyczem gastrula przekształca się w zamknięty pęcherz dwuwarstwowy — albo też tylko częściowo, a wówczas ślad otworu zachowuje się i przeistacza na ostateczny otwór ustny *(os)*—u niektórych ukwiałów *(Actinidae)*, u wstężniaków *(Nemertini)*, wielu pierścienic *(Annelides)* i mięczaków *(Mollusca)*—albo na ostateczny otwór odbytowy *(anus)*—u większości szkarłupni *(Echinodermata)*, jelitodyszców *(Enteropneusti)* oraz u zwierząt kręgowych *(Vertebrata)*.

Sposób zamykania się lub zwężania praust bywa dwojaki. W jednych przypadkach brzegi okrągłego otworu rosną ku sobie ze wszystkich stron równomiernie, zwężając jego światło, czyli zamykają się spółśrodkowo — tak bywa np. u jamochłonów — w innych prausta, w miarę rozwoju zarodka, wydłużają się naprzód w kierunku głównej osi ciała, czyli w kierunku tylno-przednim. Takie wydłużone prausta zamykają się u kręgowców głównie przez zrastanie się bocznych brzegów otworu, czyli t. zw. warg bocznych, oraz brzegu przedniego (wargi przedniej), gdy tymczasem tylny brzeg wydłużonych praust — t. zw.

warga tylna, zachowuje położenie najbardziej niezmienne. Słowem, wydłużony blastoporus, znajdujący się w jajach kręgowców głównie na przyszłej grzbietowej stronie zarodka, zarasta u nich w kierunku od przodu ku tyłowi, a raczej od końca przednio-grzbietowego ku tylno-brzusznemu (por. str. 49. i d.). Proces ten nie wszędzie wprawdzie występuje jasno w rozwoju kręgowców, ale na podstawie tego, co wyraźnie odbywa się u lancetnika, a w części i u płazów, O. Hertwig, a wraz z nim w nowszych czasach także K. Heider i E. Korschelt oraz wielu innych zoologów uważają go dla zwierząt kręgowych za regułę ogólną, jakkolwiek co do niektórych grup, np. ryb kostnoskieletowych, możnaby to uogólnienie jeszcze kwestyonować. Pozostający u kręgowców w samym tyle szczątek praust przewęża się pośrodku i rozpada na dwa otworki, brzuszny i grzbietowy, z których pierwszy stanowi ostateczny odbyt, drugi zaś tworzy t. zw. przewód nerwo-jelitowy (kanał neuro-enteryczny), łączący tylny koniec kanału rdzenia nerwowego z jelitem odbytowem; przewód ten istnieje wszakże tylko czasowo i później zanika.

U pierścienic i mięczaków blastoporus, również wydłużony, zamyka się także przez zrost brzegów, ale, będąc przesunięty na brzuszną stronę zarodka, zamyka się w kierunku od tyłu ku przodowi; przedni jego koniec pozostaje otwarty i zachowuje się tu, jak powiedzieliśmy, jako ostateczny otwór ust. Wykazał to zwłaszcza dosadnie Wolltereck w niedawnych badaniach swoich nad rozwojem pierścienicy *Eupomatus*.

Widzimy zatem, że wogóle prausta w zupełności lub częściowo zarastają, a ślady ich zachowują się w szeregu różnych zwierząt bądź jako ostateczny otwór ustny, bądź jako otwór odbytowy.

ROZDZIAŁ TRZECI.

Listki zarodkowe (c. d.). Listek zarodkowy środkowy, czyli mezoderma.

O ile w sprawie powstawania listka wewnętrznego (entodermy) u różnych grup zwierząt oraz co do tego, że przedstawia on wszędzie twory, pod względem morfologicznym ściśle sobie odpowiadające, panuje zgodność w poglądach różnych autorów, o tyle geneza listka środkowego oraz jego znaczenie dla budowy różnych narządów od wielu lat budzi w nauce spory. Pochodzi to stąd, że listek środkowy u różnych grup zwierząt wykazuje istotnie rozmaity sposób powstawania, że nie wszędzie daje się tu zauważyć jakiś plan ogólny; owszem, uderza nas często wielka różnorodność i niezgodność przejawów. Niektórzy więc embryologowie (np. niegdyś Kleinenberg) usiłowali nawet utrzymać pojęcie tylko dwóch listków pierwotnych — ekto i entodermy, pojęcie zaś mezodermy, jako zbyt niejednolite, usunąć. Wszelako znaczna większość biologów jest innego zdania. Możemy stanowczo mówić o mezodermie jako o pewnym tworze embryonalnym, z którego powstają ściśle określone narządy. Zanalizujmy więc bliżej tę sprawę.

Ważne znaczenie historyczne ma dla nas t. zw. *Coelomteorie* ogłoszona r. 1881. przez braci O. i R. Hertwigów. Uczeni ci usiłowali dowieść, że środkowy listek zarodkowy (mezoderma) występuje albo pod postacią rzeczywistego listka, t. j. warstwy nabłonkowej, czyli warstwy utworzonej z komórek zespolonych w tkankę nabłonkową,

podobnie jak listek zewnętrzny lub wewnętrzny, albo też pod postacią komórek zupełnie luźnych, początkowo rozproszonych w szczelinach pomiędzy listkami właściwymi. Pierwszy rodzaj mezodermy nazwali oni mezoblastem, drugi mezenchymą. Mezoblast, czyli rzeczywisty listek zarodkowy środkowy, ma rozwijać się stale z entodermy pierwotnej, i to najczęściej jako parzyste wypukliny boczne entodermy (t. zw. worki coelomatyczne), których jamy stanowią przyszłą ostateczną jamę ciała *(coelom)* zwierzęcia. Mezenchyma natomiast, jak twierdzą ci badacze, powstaje w postaci luźno rozproszonych komórek, które mogą się oddzielać tak od ekto i entodermy, jako też i od mezoblastu, i wędrują do szczelin pomiędzy te listki; komórki mezenchymatyczne są luźne, najczęściej opatrzone prostymi lub rozgałęzionymi wyrostkami, a pojawiać się mogą w rozwoju embryonalnym już nawet w stadyum blastuli, rozwijając się wtedy z blastodermy i przenikając do prajamy ciała *(blastocoel)*.

Według Hertwigów, te dwa rodzaje mezodermy występują w ścisłym związku z powstawaniem jamy ciała, bo tam, gdzie mezoderma tworzy się jako parzyste wypukliny entodermy pierwotnej, przyszła jama ciała, jak rzekliśmy, stanowi wypukliny prajelita (ograniczonego entodermą pierwotną), tam zaś, gdzie występuje mezenchyma, przyszła jama ciała, o ile istnieje, jest raczej szczątkiem prajamy ciała, t. j. szczeliny pomiędzy ekto a entodermą gastruli, i stanowi zlewające się z sobą przestrzenie oraz szczelinki pomiędzy luźno rozproszonemi tam komórkami mezenchymatycznemi. Zwierzęta, posiadające mezoblast i prawdziwą ostateczną jamę ciała, są to przeważnie przedstawiciele grup wyżej uorganizowanych—pierścienice, członkonogi, kręgowce; Hertwigowie nazywają je *Enterocoelia* (*enteron*=prajelito, *coelom*=jama ciała ostateczna); zwierzęta zaś należące do grup niższej organizacyi (np. robaki płaskie), a posiadające tylko mezenchymę i albo nie mające wcale jamy ciała (między narządami znajduje się tylko miąższ mezenchymatyczny), albo też—szczeliny, stanowiące pozostałości prajamy ciała, otrzymały

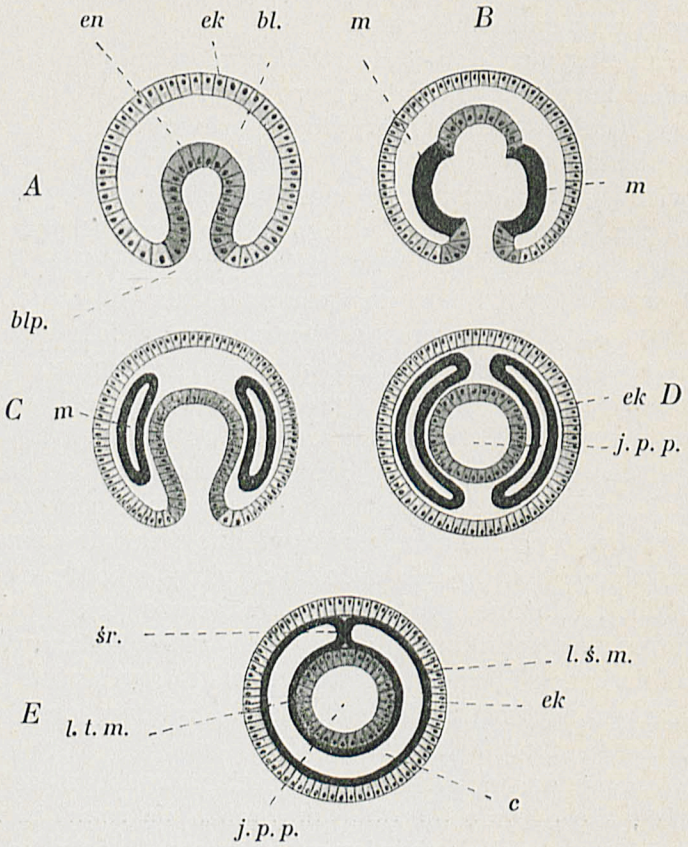
nazwę *Pseudocoelia*, albo *Schizocoelia (pseudos*=rzekomy, *schisis*=rozszczepienie, dzielenie).

Ta „teorya coelomu“ Hertwigów miała, mojem zdaniem, ogromne znaczenie dla dalszego rozwoju sprawy listka środkowego i całej wogóle embryologii porównawczej. Wszelako dalsze badania wykazały, że podział proponowany przez Hertwigów jest sztuczny i w wielu razach nie daje się przeprowadzić, bo w obrębie jednego i tego samego typu zwierząt, np. pośród stawonogów, u jednych form (jak u owadów) przebieg rozwoju przemawia za obecnością mezoblastu, worków coelomatycznych i ostatecznej jamy ciała w znaczeniu Hertwigów, u innych (jak u wielu skorupiaków) — za obecnością tylko mezenchymy. Obecnie tedy „teorya coelomu“ ma znaczenie tylko historyczne. Jako całość, jako jednolity gmach myślowy, należy ona do przeszłości, ale poszczególne jej części w zastosowaniu do różnych grup zwierząt (np. kręgowców) zachowały swe wielkie i trwałe znaczenie. Zachowało się też pojęcie mezenchymy jako tkanki embryonalnej, złożonej z luźnych, rozproszonych komórek, opatrzonych wyrostkami, a jak dziś wiemy, stanowiących zawiązki tkanek łącznych (kości, chrząstek, włóknistej tkanki łącznej), najprostszych form tkanki mięsnej oraz często także krwi i naczyń krwionośnych*.

Według dzisiejszych wiadomości naszych, mezoderma (zwana także ogólnie mezoblastem) może się rozwijać i jako workowate wypukliny entodermy pierwotnej, i jako komórki luźne (mezenchymatyczne), oddzielające się od ektodermy, entodermy lub od uprzednio istniejących workowatych wypuklin mezodermalnych, a wreszcie pojawiać się może bardzo wcześnie, już w czasie brózdkowania jaja, jako jedna, a z kolei jako dwie t. zw. prakomórki mezodermy (telomezoblasty).

Rozpatrzmy kilka główniejszych typów powstawania mezodermy.

* W tem znaczeniu pojęcie mezenchymy jest mniej więcej zgodne z dawniejszem pojęciem t. zw. parablastu (His), któremu można przeciwstawić wszystkie inne tkanki embryonalne (nabłonki, tkankę nerwową, mięsną) jako t. zw. archiblast (His).



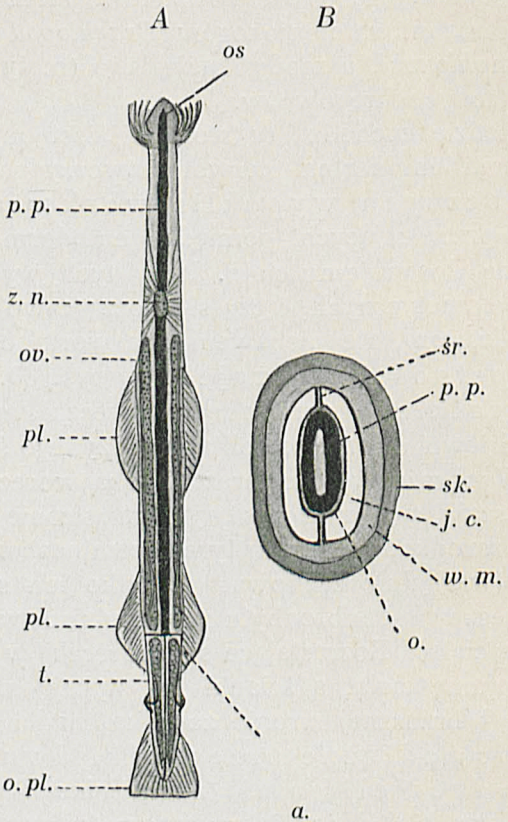
Rys. 60. Schemat powstawania mezodermy jako workowatych wypuklin entodermy pierwotnej (worków coelomatycznych), w przecięciu. *A*—Gastrula, *B*—początek tworzenia się worków coelomatycznych *(m)*, *C*—oba worki coelomatyczne oddzielone od entodermy pierwotnej, *D*—rozrost obu worków ku stronie grzbietowej i brzusznej, *E*—jamy obu worków na brzusznej stronie zarodka zlały się z sobą i utworzyły nieprzerwaną jamę ciała ostateczną; na stronie grzbietowej ścianki obu worków zetknęły się i utworzyły śródjelicie grzbietowe; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *bl*—prajama ciała *(blastocoel)*, *blp*—prausta *(blastoporus)*, *j. p. p.* — jama pokarmowa ograniczona entodermą wtórną, *c* — jama ciała wtórna *(coelom)*, *śr* — śródjelicie grzbietowe, *l. t. m.*—listek trzewiowy mezodermy, *l. ś. m.*—listek ścienny mezodermy. (Rys. oryg.)

I. Typ powstawania mezodermy jako parzystych wypuklin entodermy pierwotnej (t. zw. worków coelomatycznych). Typ ten jest bardzo rozpowszechniony; napotykamy go u wielu robaków, jak u strzałki *(Sagitta)*, u szkarłupni, ramienionogów *(Brachiopoda)* oraz u lancetnika *(Amphioxus)*, a modyfikacyę jego (p. typ II.) pośród wszystkich innych kręgowców.

W zasadzie zachodzą tu stosunki następujące. W stadyum gastruli entoderma pierwotna tworzy parę (lub więcej par) bocznych wypuklin workowatych (rys. 60. *B*, *m)*, przenikających pomiędzy entodermę pierwotną a ektodermę do prajamy ciała. Jamy tych wypuklin, czyli worków coelomatycznych, łączą się początkowo z jamą prajelita *(archenteron)*, ale niebawem oba worki oddzielają się w zupełności od prajelita (rys. 60. *C)* i tworzą odtąd dwa całkiem zamknięte woreczki, mieszczące się po prawej i lewej stronie prajelita, między jego ścianką a ektodermą. Wyobraźmy sobie teraz, że oba woreczki (rys. 60. *D)* powiększają się, rozrastają ku stronie grzbietowej i brzusznej zarodka, w którym tymczasem nastąpiło zamknięcie praust (względnie zachował się tylko ich szczątek jako otwór ostateczny ust lub odbytu na przednim, względnie tylnym końcu ciała). Rozrastające się woreczki wypierają całkowicie prajamę ciała, a ścianki ich stykają się z sobą na grzbietowej i brzusznej stronie zarodka, nad i pod prajelitem, tworząc podłużne przegródki dwuwarstwowe, zwane śródjeliciami *(mesenterium)*: grzbietowem *(m. dorsale* rys. 60. *E, śr.)* i brzusznem *(m. ventrale)*. Ostatnie zwykle zanika wkrótce, rozrywa się, przez co jamy obu stron zlewają się z sobą, tak iż powstaje ogólna jama—ostateczna jama ciała *(coelom)*, ograniczona mezodermą (rys. 60. *E, c)*.

Warstwa mezodermy, która przylega do entodermy pierwotnej, czyli do ścianki jelita, nosi nazwę warstwy trzewiowej, albo listka trzewiowego mezodermy *(lamina visceralis)*, ta zaś, która przylega do ektodermy, nazywa się warstwą ścienną, albo listkiem ściennym mezodermy *(lamina parietalis)*; za pośrednictwem śródjelicia jeden listek

przechodzi w drugi. W ten sposób po utworzeniu się i oddzieleniu worków coelomatycznych, po zlaniu się ich wzajemnem i wydłużeniu całego zarodka, a względnie po wystą-



Rys. 61. Strzałka *(Sagitta)*, *A*—w całości, *B*—w przecięciu poprzecznem, *a*—odbyt *(anus)*, *j. c*—jama ciała *(coelom)*, *o*—otrzewna *(peritonaeum)*, *os*—usta, *p. p*—przewód pokarmowy, *ov*—jajniki, *o. pl*—pletwa ogonowa, *pl*—pletwy boczne, *śr*—śródjelicie *(mesenterium)*, *t*—jądra *(testes)*, *w. m*—warstwa mięsna, tworząca wraz ze skórą wór skórno-mięsny, *sk*—skóra, *z. n*—brzuszny zwój nerwowy. (Rys. schemat. oryg.)

pieniu na przednim i tylnym jego końcu otworu ust i odbytu—główniejsze części składowe ciała zarodka są już rozwinięte.

Nieznaczne odmiany tego sposobu powstawania mezo-

dermy polegają na różnym kształcie wypuklin coelomatycznych i sposobie ich oddzielania się od entodermy, a także na liczbie par owych wypuklin. Niezawsze bowiem tworzy się jedna para wypuklin, worek prawy i lewy, ale często powstaje ich więcej, przyczem i w ostatnim przypadku prawe i lewe szeregi worków oddzielają się od entodermy, jamy ich zlewają się w ogólną jamę ciała, a stykające się z sobą ich ścianki nad i pod jelitem dają początek śródjeliciom *(mesenteria)*, z których dolne najczęściej zanika, a zachowuje się tylko grzbietowe, tworząc niejako fałd, na którym jelito jest zawieszone w jamie ciała.

Zilustrujemy wyżej opisany typ zapomocą dwóch realnych przykładów, bardzo znanych w embryologii, niejako klasycznych dla sprawy powstawania mezodermy, a dotyczących robaka strzałki *(Sagitta)* oraz lancetnika *(Amphioxus lanceolatus)*.

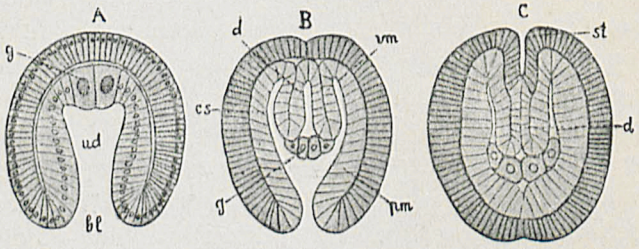
Tworzenie się mezodermy u strzałki możnaby uważać poniekąd za pierwowzór. Żeby przebieg jej rozwoju zrozumieć zupełnie jasno, przypatrzmy się w najogólniejszych zarysach budowie tego robaka. Jest to drobny ustrój morski, spłaszczony w kierunku grzbieto-brzusznym, złożony z głowy, tułowia i ogona, nadto w tylnej części tułowia i na ogonie opatrzony pletewkami (rys. 61. *A, pl, o. pl.*). W głowie znajduje się mózg, niektóre narządy zmysłowe oraz otwór ustny *(os)*, uzbrojony szczecinkowemi szczękami*.

Usta prowadzą do długiej cewy przewodu pokarmowego *(p. p.)*, w tyle uchodzącego nazewnątrz odbytem *(a)*. W związku ze skórą jest gruby pokład mięśni *(w. m.)*, który wraz z nią tworzy t. zw. wór skórno-mięśniowy (właściwy także wielu innym robakom). Między tym worem a ścianą przewodu pokarmowego mieści się (rys. 61. *B, j. c.*) obszerna jama ciała, wysłana otrzewną *(peritonaeum, o)*, której jedna warstwa powleka nabłonkową ścianę przewodu pokarmowego, druga wewnętrzną powierzchnię muskulatury woru skórno-mięśniowego. Na grzbietowej i brzusznej stronie przewód

* Stąd nazwa grupy, do której strzałka i pokrewne jej formy należą: robaki szczecioszczękie *(Chaetognatha)*.

pokarmowy jest przymocowany do ścianki ciała zapomocą fałdu otrzewnej — śródjelicia. Wreszcie dodamy, że zwierzę jest obupłciowe, przyczem parzyste jajniki *(ovaria*, rys. 61. *A, ov.)* leżą w jamie ciała tułowia, a parzyste jądra *(testes)* w jamie ciała ogona (rys. 61. *A, t)*, oddzielonej przegrodą poprzeczną od jamy ciała tułowia. Oto najważniejsze dla nas szczegóły.

W stadyum gastruli (rys. 62.) występują w entodermie pierwotnej dwie wielkie komórki—są to komórki płciowe *(g)*, które dzielą się wkrótce na cztery, osiem i więcej, przenikają do ostatecznej jamy ciała i formują tam gruczoły płciowe. Ale



Rys. 62. Tworzenie się jamy ciała oraz mezodermy u strzałki *(Sagitta)*; przecięcia podłużne, poziome. *A*—Stadyum gastruli, *B*—początek tworzenia się pary worków coelomatycznych, *C*—stadyum, w którem prausta już się zamknęły, a na przeciwległym biegunie tworzy się wpuklenie przełykowe *(stomodaeum)*; *bl*—prausta, *ud*—prajelito, *g*—prakomórki płciowe, *vm*—trzewiowy, *pm*—ścienny listek mezodermy, *d*—zawiązek jelita środkowego, *cs*—worki coelomatyczne, *st*—stomodaeum. (Wedł. O. Hertwiga)

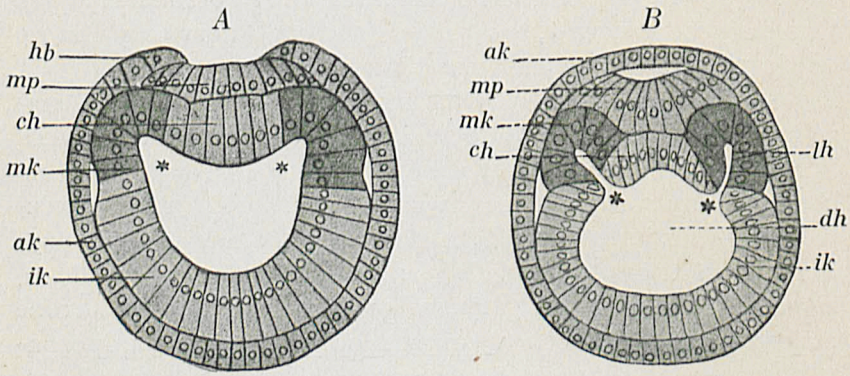
przedtem jeszcze entoderma pierwotna tworzy na ślepym końcu gastruli (przyszłym przednim końcu ciała zwierzęcia) dwa głębokie sfałdowania, skąd powstaje część środkowa — przyszłe jelito *(d)*, oraz dwie wypukliny boczne — zawiązek pary worków coelomatycznych (rys. 62. *B, vm)*. Wkrótce prausta zamykają się, entoderma zaś pierwotna przez rozrost owych fałdów aż do tylnego końca ciała larwy (gdzie nastąpiło zamknięcie praust) różnicuje się na część zamkniętą środkową — jelito, którego ścianka tworzy teraz entodermę wtórną, oraz dwie części parzyste boczne — worki coelomatyczne, których ścianki stanowią mezodermę.

W dalszym rozwoju cała larwa wydłuża się, na przodzie ektoderma tworzy małe wpuklenie, gdzie powstaje ostateczny otwór ustny, w tyle przebija się odbyt, ściany worków coelomatycznych tworzą ścienny i trzewiowy listki mezodermy oraz grzbietowe i brzuszne śródjelicia, jama tych worków zamienia się na ostateczną jamę ciała, wreszcie ze ściennego listka mezodermy powstaje muskulatura worka skórno-mięśniowego i listek zewnętrzny otrzewnej, a z trzewiowego—listek wewnętrzny otrzewnej, bezpośrednio powlekający nabłonkową ścianę jelita. W ten sposób wytwarzają się najgłówniejsze części ciała strzałki. Z ektodermy, jak i u innych zwierząt, powstaje tu układ nerwowy (mózg w głowie oraz masa nerwowa brzuszna).

U lancetnika główna różnica w powstawaniu mezodermy, w porównaniu ze sposobem jej rozwoju u strzałki, polega na tem, że tutaj tworzy się nie jedna para worków coelomatycznych, lecz wiele par. Żeby przebieg rozwoju tego listka u lancetnika uczynić zupełnie jasnym, użyjemy porównania. Gastrulę lancetnika, której prausta są zwrócone otworem do góry, ku przyszłej grzbietowej stronie ciała zwierzęcia, niech wyobraża okrągły kapelusz, pozbawiony ronda, zwrócony otworem do góry i rozciągliwy. Wyobraźmy sobie teraz, że kapelusz został silnie rozciągnięty w kierunku przednio-tylnym. Otwór—odpowiadający praustom gastruli—wydłużył się wskutek tego w postaci szczeliny, biegnącej wzdłuż linii, która odpowiada grzbietowej stronie ciała przyszłego ustroju. Wyobraźmy sobie dalej, że boczne brzegi tej szczeliny zrastają się z sobą od przodu ku tyłowi, a na końcu tylnym zachowuje się szczątek otworu, odpowiadający miejscu, gdzie u larwy lancetnika znajduje się później odbyt (oraz, jak wiemy, t. zw. przewód nerwo-jelitowy). Na tem możemy się zatrzymać w naszem porównaniu; musimy zapamiętać sobie tylko, że gastrula jest wydłużona w kierunku przyszłej długiej osi ciała zwierzęcia, a wzdłuż środkowej linii grzbietu zamknął się blastoporus (z wyjątkiem jego końca tylnego).

W tem stadyum gastruli entoderma pierwotna tworzy z boków, po prawej i lewej stronie, wypukliny workowa-

te — worki coelomatyczne (rys. 63. *A*, *B*), nasamprzód kilka pierwszych par przednich, a później ku tyłowi dalsze pary. Wszystkie worki oddzielają się i zamykają (rys. 64., 65., 66.). Powstają w ten sposób dwa szeregi—prawy i lewy (rys. 64. *B*)—stykających się z sobą worków, a wskutek zaniku tylnej ściany każdego i przedniej każdego bezpośrednio za nim następującego worki w obu szeregach zlewają się z sobą i tworzą z prawej i lewej strony po jednym wielkim worku z jedną ogólną jamą w każdym (rys. 66.). Ostatnie, rozrastając się i stykając ściankami swemi nad i pod jelitem, tworzą



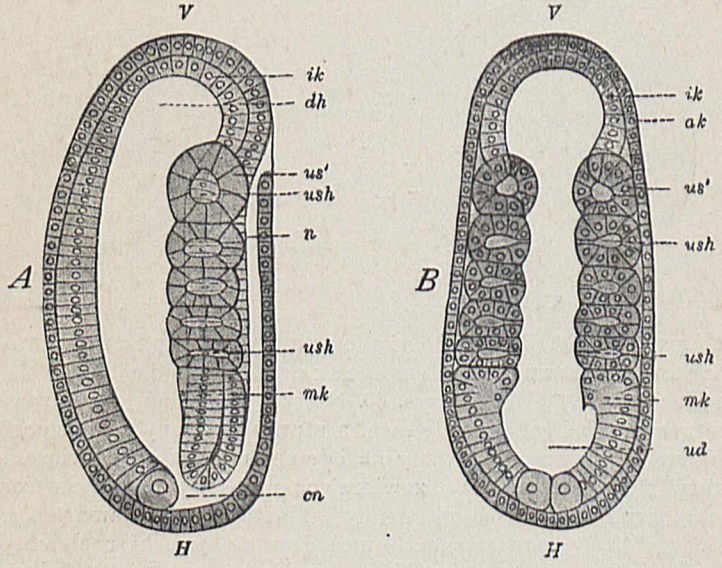
Rys. 63. *A* — Przecięcie poprzeczne przez zarodek lancetnika *(Amphioxus)*, *B* — to samo w stadyum nieco późniejszem, *ak*—ektoderma, *ch*—zawiązek struny grzbietowej *(chorda)*, *dh*—jama prajelita, *hb*—narastający (ponad zawiązkiem rurki nerwowej *mp*) brzeg ektodermy, *lh*—zawiązek jamy ciała *(coelom)*, *mk*—worki coelomatyczne mezodermy, *ik*—entoderma. (Wedł. Hatscheka)

dwa podłużne śródjelicia, z których brzuszne zanika, a grzbietowe zachowuje się. Część entodermy pierwotnej, która pozostaje po oddzieleniu się worków coelomatycznych, jako entoderma wtórna tworzy ścianę nabłonkową ostatecznego przewodu pokarmowego (rys. 65., 66. *ik*, *dh*).

Właściwość charakterystyczną dla lancetnika i innych kręgowców stanowi to, że część entodermy pierwotnej na stronie grzbietowej, pomiędzy prawym a lewym szeregiem worków coelomatycznych, tworzy materyał, z którego powstaje zawiązek skieletu osiowego—struna grzbietowa

(chorda dorsalis, rys. 63.—66. *ch)*. Ponad ostatnią biegnie jeden z wytworów listka zewnętrznego—rurka nerwowa *(mp, n)*, stanowiąca zawiązek układu mózgordzeniowego kręgowców.

Na rys. 63. mamy przecięcia poprzeczne przez wydłużony zarodek lancetnika, stadyum wcześniejszego—*A* i nieco późniejszego—*B*, gdzie widać początek tworzenia się jednej z par worków coelomatycznych (gwiazdkami oznaczone są miejsca, gdzie jamy worków łączą się z jamą prajelita); część

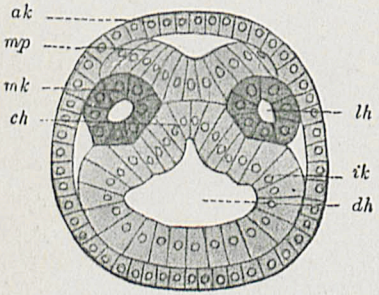


Rys. 64. Zarodek lancetnika z pięcioma parami worków coelomatycznych; *A* — z boku, *B* — od strony grzbietowej; *ak*—ektodema, *cn*—*canalis neurentericus*, *dh*—jama jelita, *ik*—entoderma, *mk*—fałdy mezodermy, *n*—rurka nerwowa, *ud*—prajelito, *us'*—pierwsza para praodcinków, czyli worków coelomatycznych, *ush* — jama worka coelomatycznego, *V*—przód, *H*—tył. (Wedł. B. Hatscheka)

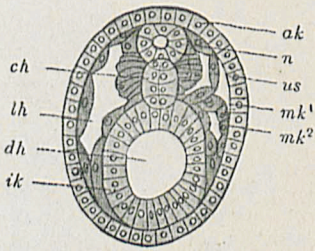
entodermy na stronie grzbietowej *ch* — to zawiązek struny grzbietowej, a nad nią *mp* to ektodermalny zawiązek rdzenia nerwowego. Stadyum późniejsze, w którem worki coelomatyczne (mezoderma) już są oddzielone i zamknięte, widać na rys. 64. i 65. Stadyum jeszcze późniejsze jest wy-

obrażone na rys. 66. i tem się odznacza, że każdy worek coelomatyczny, lewej i prawej strony, rozpada się na część grzbietową (po lewej stronie rysunku rozpad ten jeszcze się nie uwydatnił), czyli zawiązek muskulatury ciała (t. zw. *myocoel)*, i brzuszną — zawiązek jamy ciała i trzewiowego oraz ściennego listka otrzewnej.

II. Typ powstawania mezodermy w postaci parzystych spoistych skrzydełek entodermy



65.



66.

Rys. 65. i 66. Przecięcia poprzeczne przez zarodek lancetnika *(Amphioxus)* w jeszcze późniejszych stadyach rozwoju, niż na rys. 63. Na rys. 66. widać już uformowaną rurkę nerwową, strunę grzbietową, a z prawej strony worek coelomatyczny mezodermy zróżnicowany na odcinek mięśniowy (zawiązek muskulatury) i część obwodową, zawierającą przyszłą jamę ciała *(coelom)*; *ak*—ektoderma, *ch*—zawiązek struny grzbietowej, *dh*—jama jelita, *ik*—entoderma, *lh*—jama ciała, *mk*—mezodermalne worki coelomatyczne, mk^1, mk^2—ścienny i trzewiowy listki mezodermy, *mp*—płytka rdzeniowa (zawiązek rurki nerwowej), *n*—rurka nerwowa, *us*—odcinek mięśniowy. (Wedł. Hatscheka)

pierwotnej. Typ ten jest właściwie tylko odmianą poprzedniego. Różni się odeń tem, że mezoderma powstaje tu z entodermy pierwotnej jako parzyste wyrostki skrzydlate, które początkowo nie zawierają jeszcze jamy, lecz są spoiste; wkrótce jednak i w nich również pojawiają się, tak z prawej, jak i z lewej strony, szczeliny, jamy, odpowiadające jamom worków coelomatycznych, a w dalszym rozwoju te twory workowate obu stron zachowują się w zasadzie

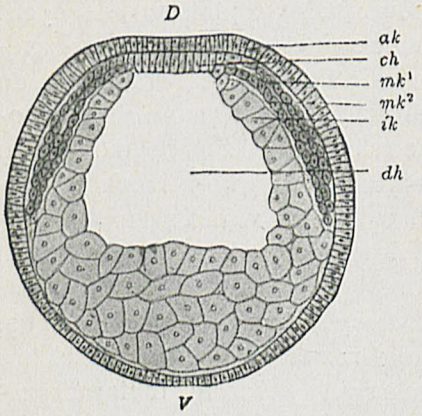
podobnie, jak worki coelomatyczne właściwe, a więc obrastają jelito i tworzą warstwę ścienną i trzewiową, które wyścielają ostateczną jamę ciała *(coelom)*—wytwór owych szczelin, pojawiających się w częściach początkowo spoistych. Pełne, czyli spoiste, zawiązki mezodermy jako wytwór entodermy pierwotnej napotykamy u niektórych ramienionogów *(Brachiopoda)**, a bardzo charakterystyczne są one dla zwierząt kręgowych.

U kręgowców—ryb, płazów, gadów, ptaków i ssących, stosunki są w zasadzie takież same, jak u lancetnika, z dwiema wszelako ważnemi różnicami: 1) w przeciwieństwie do tego, co widzieliśmy u lancetnika, parzyste zawiązki mezodermy są u nich zrazu spoiste, a później dopiero pojawiają się jamy, odpowiadające jamom worków coelomatycznych; 2) u lancetnika odrazu występują liczne pary (odpowiadające liczbie przyszłych odcinków, czyli metamer, ciała) worków coelomatycznych, u kręgowców zaś zawiązki mezodermy, prawy i lewy, są zrazu jednolite, a dopiero później (wtórnie) rozpadają się wpoprzek na liczne odcinki — metamery, przyczem metameryzacyi tej ulegają tylko części górne, przyśrodkowe, czyli położone bliżej linii środkowej grzbietu, obwodowe zaś, skierowane ku stronie brzusznej, nie podlegają metameryzacyi. Przyśrodkowe części mezodermy, rozpadające się na odcinki, przekształcają się na mięśnie ciała i noszą błędną nazwę prakręgów, obwodowe zaś ograniczają ostateczną jamę ciała, tworząc między innemi jej wysłanie.

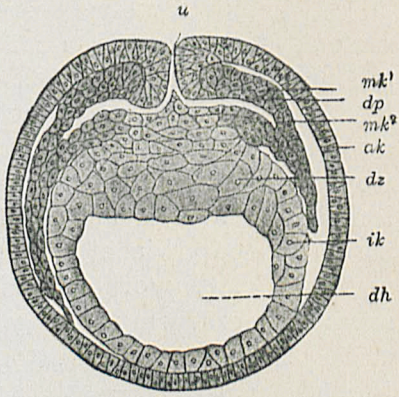
U płazów powstawanie mezodermy najbardziej może zbliża się do tegoż procesu u lancetnika. Spójrzmy na rys. 67. wyobrażający przecięcie poprzeczne przez wydłużony już nieco zarodek traszki w stadyum powstawania mezodermy. Widzimy, że listek ten *(mk^1, mk^2)* wyrasta w postaci dwóch

* Np. u *Lingula anatina*, według N. Yatsu, lub u *Thecidium* według dawnych badań klasycznych A. O. Kowalewskiego. U obu form powstaje para początkowo spoistych zawiązków mezodermy, oddzielających się od entodermy pierwotnej. U innych ramienionogów, u *Terebratuliny* według Conklina, występują odrazu jamiste worki coelomatyczne mezodermy.

spoistych, przypłaszczonych jak gdyby skrzydełek z entodermy pierwotnej, bliżej strony grzbietowej, przyczem część entodermy na stronie grzbietowej, pomiędzy prawym a lewym zawiązkiem mezodermy, zużywa się niebawem na utworzenie struny grzbietowej *(ch)*, ponad którą z ektodermy powstanie wkrótce rurka nerwowa. Słowem, stosunki topograficzne są tu bardzo zbliżone do stosunków u lancetnika, z tą



67.



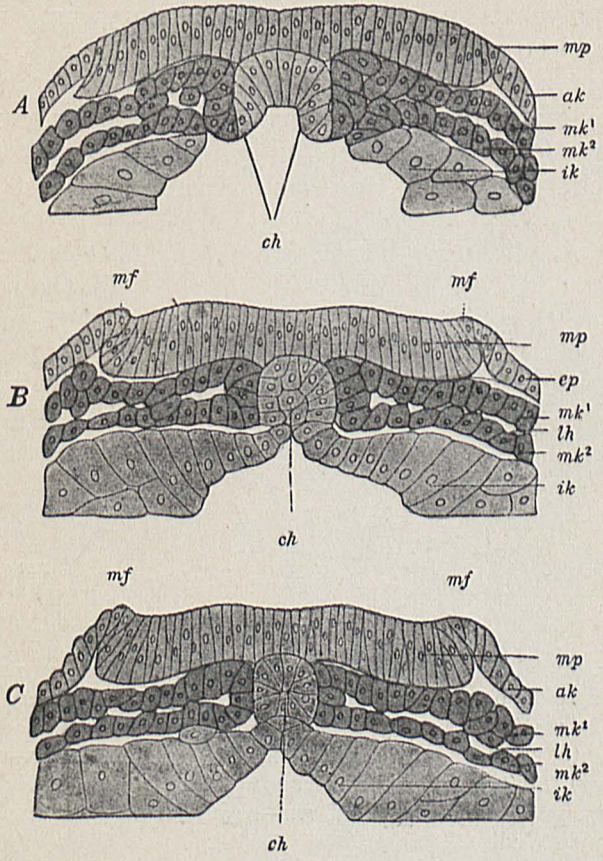
68.

Rys. 67. Przecięcie poprzeczne przez zarodek traszki; *ak*—ektoderma, *ik*—entoderma, *mk*¹, *mk*²—ścienny i trzewiowy listki mezodermy, *ch*—zawiązek struny grzbietowej, *dh*—jama jelitowa, *D*—strona grzbietowa, *V*—brzuszna. (Wedł. O. Hertwiga)

Rys. 68. Przecięcie poprzeczne przez zarodek traszki, w okolicy zwężonych praust; *ak*—ektoderma, *ik*—entoderma, *mk*¹, *mk*²—ścienny i trzewiowy listki mezodermy, *u*—prausta, *dz*—komórki żółtkowe, *dp*—korek żółtkowy, *dh*—jama jelitowa. (Wedł. O. Hertwiga)

wszakże różnicą, że zawiązki mezodermy są spoiste i zrazu niesegmentowane oraz występują jako nieprzerwane, jednolite skrzydełka. Podobieństwo z lancetnikiem będzie jeszcze bardziej uderzające, gdy spojrzymy na przekrój poprzeczny przez zarodek traszki w okolicy tylnej, gdzie zachowuje się jeszcze otwór praust (rys. 68.). Tutaj mezoderma *(mk*¹, *mk*²*)* z każdej strony wygląda niemal jak worek coelomatyczny, bo zawiera wewnątrz wyraźną szczelinę, przyczem jeden jej li-

stek przechodzi w ektodermę u otworu praust, drugi w entodermę pierwotną, a pamiętajmy, że i u lancentika rów-

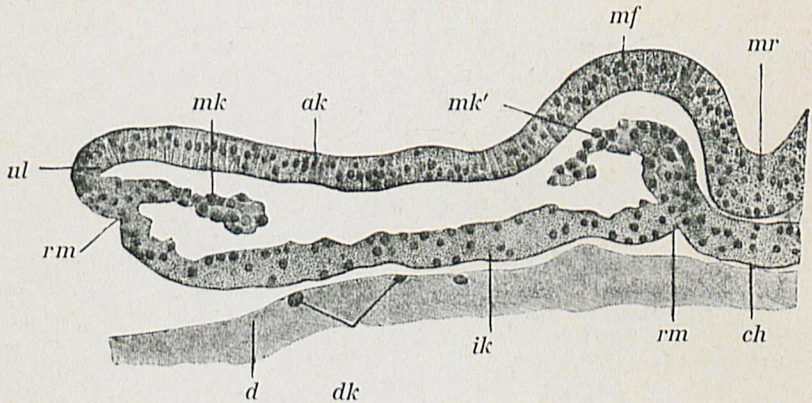


Rys. 69. Trzy przecięcia poprzeczne (z tej samej seryi skrawków) przez zarodek traszki w stadyum początkowego tworzenia się płytki rdzeniowej (zawiązka grzbietowej rurki nerwowej); *ak* — ektoderma, *ik* — entoderma, *mk*¹ — ścienny, *mk*² — trzewiowy listek mezodermy, *mp* — płytka rdzeniowa, *mf* — fałdy płytki rdzeniowej, *ch* — struna grzbietowa (zawiązek), *lh* — jama ciała. (Wedł. O. Hertwiga)

nież worki coelomatyczne wyrastają tuż z miejsca, które odpowiada zamykającym się praustom, tak że w pierwszej chwili jeden listek mezodermy (ścienny) łączy się z ektodermą pier-

wotną u otworu praust, drugi (trzewiowy) przechodzi już w entodermę pierwotną.

Część mezodermy w okolicy praust, która wyrasta u płazów z samychże brzegów tego otworu, nazywamy mezodermą praustową *(peristomales Mesoderm)*, tę zaś, która łączy się już z entodermą pierwotną, po obu stronach zawiązka struny grzbietowej—mezodermą przystrunową *(parachordales Mesoderm)*. Otóż i u ryb spodoustych *(Selachii)*, u których, jak wiemy, już sama gastrulacya jest znacznie



Rys. 70. Przecięcie poprzeczne przez zawiązek ciała zarodkowego ryby spodoustej *Pristiurus; ak*—ektoderma, *ch*—zawiązek struny grzbietowej, *d*—żółtko, *dk*—jądra żółtkowe, *ik*—entoderma pierwotna, *mf*—fałdy rdzeniowe, *mk*—obwodowy (praustowy), *mk'*—osiowy (przystrunowy) zawiązek mezodermy, *mr*—rowek rdzeniowy, *ul*—prawargi, *rm*—rowek w miejscu tworzenia się mezodermy. (Wedł. C. Rabla)

zmieniona, mezoderma, wyrastająca w postaci spoistych skrzydełek z entodermy pierwotnej, wykazuje część (rys. 70., *mk)*, która wyrasta z brzegów tarczki zarodkowej, odpowiadających tu brzegom praust, oraz część, która wyrasta z entodermy pierwotnej po obu stronach zawiązka struny grzbietowej *(mk')*. I tu więc także rozróżniamy zawiązek mezodermy praustowy i przystrunowy, jak u płazów.

Stosunki u niższych kręgowców, u ryb i płazów, czyli

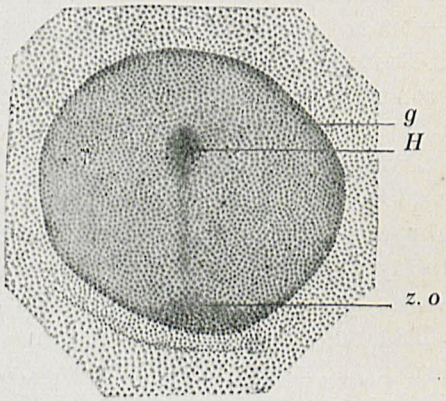
u t. zw. bezowodniowców* *(Anamnia)* łatwo zatem sprowadzić do typu gastrulacyi i tworzenia się worków coelomatycznych u lancetnika. Trudniejsza sprawa z wyższymi kręgowcami — owodniowcami *(Amniota)*, do których należą gady, ptaki i ssące. Trudność sprawia tu przyjmowany przez niektórych badaczy fakt, jakoby u tych grup ektoderma przyczyniała się do wytwarzania mezodermy i struny grzbietowej, na co w ostatnich latach zwrócono pilniejszą uwagę i co znakomity znawca embryologii kręgowców prof. Oskar Hertwig z Berlina wyraźnie też zaznacza, mówiąc w jednem z dzieł swoich (1910): „u owodniowców rozróżniamy (— prócz pierwszej —) drugą fazę w tworzeniu się listków zarodkowych, która wyraża się przez żywy rozrost zewnętrznego listka zarodkowego, dostarczający materyału dla zawiązków struny grzbietowej oraz środkowego listka zarodkowego".

Jestem wszakże zdania, że, wychodząc z szerszego — porównawczo-embryologicznego stanowiska, nie można stawiać sprawy w podobny sposób i mówić o powstawaniu struny grzbietowej i mezodermy u wyższych kręgowców z listka zewnętrznego! Cała zaś rzecz wyda się nam jasną i zgodną z tem, co zachodzi u niższych grup kręgowców, jeśli pozwolimy sobie na jedno przypuszczenie. Widzieliśmy, że u wyższych grup zwierząt kręgowych, począwszy od gadów, pierwsze stadya gastrulacyi odbywają się w ten sposób, że kilkowarstwowa tarczka zarodkowa różnicuje się wprost na listek zewnętrzny i wewnętrzny. Otóż możemy przyjąć, że w samym środku, wzdłuż linii środkowej przyszłej grzbietowej strony zarodka, oddzielają się wprawdzie od tarczki zarodkowej elementy listka spodniego (entodermy pierwotnej), lecz część tych elementów, a co najmniej ich zawiązki, zachowują się jeszcze przez pewien czas w blastodermie; gdy więc wszędzie indziej blastoderma różnicuje się w zupełności na ektodermę i entodermę pier-

* Dlaczego niższe kręgowce nazywamy bezowodniowcami *(Anamnia)*, wyższe zaś owodniowcami *(Amniota)*, zobaczymy niżej, kiedy będzie mowa o osłonach embryonalnych (owodni, omoczni).

wotną, to wzdłuż owej linii środkowej zachowuje ona jeszcze nadal przez pewien czas charakter blastodermy, zawierając wciąż jeszcze zawiązki dla tworów tak ektodermalnych, jak i entodermalnych.

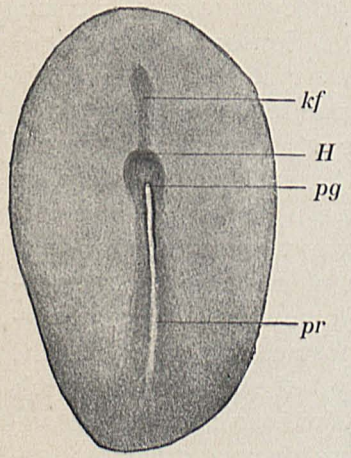
W tem właśnie miejscu u wszystkich owodniowców występuje wzdłuż tarczki zarodkowej zgrubienie, często opatrzone płytkim rowkiem od strony zewnętrznej, czyli t. zw. smuga pierwotna *(Primitivstreifen)*. Zgrubienie to jest więc tylko pozornie tworem listka zewnętrznego; albowiem na podstawie tego, co przed chwilą powiedzieliśmy, możemy,



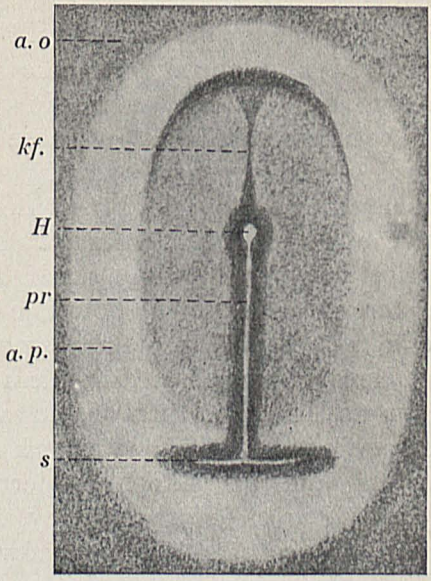
Rys. 71. Tarczka zarodkowa wraz ze smugą pierwotną jaja psiego; *g*—granica tarczki zarodkowej, *H*—węzeł Hensena, *z. o.*—zgrubienie ogonowe na tylnym końcu smugi pierwotnej. (Wedł. R. Bonneta)

a nawet musimy uważać je nadal za twór jeszcze blastodermalny, który różnicuje się niebawem na warstwę zewnętrzną, czysto ektodermalną, i wewnętrzną, głębszą, o charakterze entodermy pierwotnej, ostatnia zaś różnicuje się z kolei na część osiową — zawiązek struny grzbietowej — i na części boczne, wyrastające jako skrzydełka spoiste i stanowiące mezodermę. Tak się zapatrując na znaczenie smugi pierwotnej, pojawienie się jej możemy uważać tylko za dalszą fazę nieco opóźnionej w tem miejscu gastrulacyi, czyli wytwarzania się wewnętrznego pierwot-

nego listka zarodkowego, a tem samem smugę pierwotną musimy poczytywać za twór odpowiadający częściowo praustom *(blastoporus)* gastruli lancetnika; albowiem u ostatniego w okolicy praust blastoderma, ulegając wpukleniu, również różnicuje się



72.



73.

Rys. 72. Tarczka zarodkowa jaja królika wraz ze znacznie rozwiniętą smugą pierwotną; *pr*—smuga pierwotna, *kf*—przedłużenie głowowe, *H*—węzeł Hensena, *pg*—rowek pierwotny. (Wedł. E. v. Benedena)

Rys. 73. Tarczka zarodkowa jaja wróbla z bardzo silnie rozwiniętą smugą pierwotną; *a. o*—pole ciemne, *a. p*—pole jasne, *kf*—przedłużenie głowowe, *H*—węzeł Hensena, *pr*—smuga pierwotna, *s*—sierpowaty twór tylny ogonowy, który ku przodowi przechodzi w smugę. (Wedł. Schauinslanda)

na listek zewnętrzny i wewnętrzny. Porównanie to znajduje potwierdzenie także w dalszych losach smugi pierwotnej.

Smuga pierwotna występuje tedy na tarczce zarodkowej wszystkich, jak rzekliśmy, owodniowców. Na tarczce zarodkowej ptaków widzimy ją początkowo w tyle (rys. 55., *p*

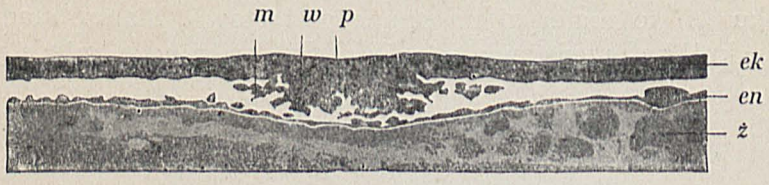
i 71., *z. o.*), na granicy jasnego i ciemnego pola, w postaci tworu sierpowatego, który z kolei przedłuża się ku przodowi w część podłużną — główną. Smugę pierwotną widzimy też na tarczce zarodkowej ssaków (rys. 72., *pr*), przyczem tutaj, jak zresztą i u ptaków, można odróżnić przednie jej zgrubienie *(H)*, t. zw. węzeł Hensena, oraz tylne t. zw. zgrubienie ogonowe (rys. 71., *z. o.*). Smuga pierwotna przedłuża się u zarodków ptaków i ssących jeszcze bardziej ku przodowi i tworzy z przodu węzła Hensena t. zw. przedłużenie głowowe, widoczne na rys. 72. i 73.—*kf*. Na tarczce zarodkowej jaj gadzich, w miejscu, gdzie u ptaków i ssących znajduje się przedłużenie głowowe, napotykamy znaczne wgłębienie woreczkowate (t. zw. *Mesodermsäckchen* O. Hertwiga). Otóż w miejscach, gdzie u gadów na pierwotnej tarczce zarodkowej powstaje owo woreczkowate wgłębienie, a u ssaków i ptaków smuga pierwotna wraz z węzłem Hensena oraz przedłużeniem głowowem, bierze początek mezoderma, wyrastająca tu w postaci dwóch bocznych, początkowo spoistych skrzydełek, przenikających na boki pomiędzy ekto i entodermę (wtórną); miejsca te odpowiadają w części, jak wiemy, zarastającym praustom gastruli u lancetnika lub u płazów, bo i u ostatnich wzdłuż linii środkowej grzbietu, gdzie zamykają się prausta, powstają z entodermy pierwotnej parzyste zawiązki mezodermy (por. rys. 68.).

W późniejszych nieco stadyach rozwoju wzdłuż smugi pierwotnej (wraz z wystąpującą pośrodku niej podłużną bróżdką pierwotną) wszystkie trzy listki zarodkowe, ekto, mezo i entoderma, łączą się z sobą; tu ektoderma przechodzi w mezodermę, a mezoderma w entodermę, podobnie jak w praustach bezowodniowców, co widzimy na rys. 68., lub u owodniowców na rys. 75.; to zaś jeszcze bardziej przemawia za homologią wszystkich tych tworów u zwierząt kręgowych.

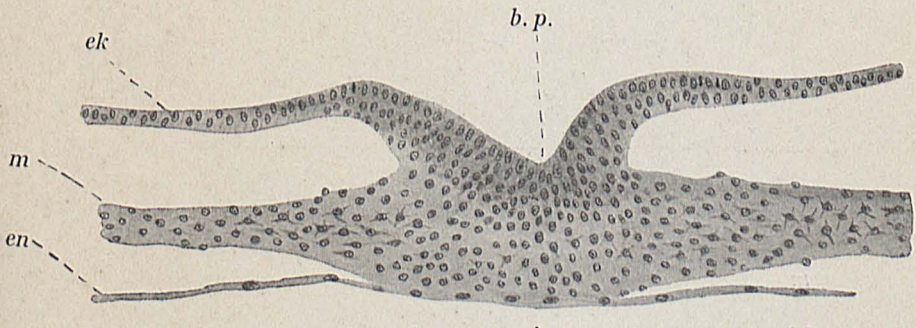
W celu zrozumienia powyższych stosunków przyjrzyjmy się kilku przekrojom poprzecznym przez smugę pierwotną.

Oto rys. 74. wyobraża przekrój poprzeczny przez smugę pierwotną tarczy zarodkowej pisklęcia kury w 10 godzin

od początku wylęgu; *ek*—oznacza listek zewnętrzny, *p*—smugę pierwotną, która zachowuje nadto częściowo charakter blastodermy, ile że różnicują się z niej jeszcze w dalszym



Rys. 74. Przecięcie poprzeczne przez blastodermę zarodka pisklęcia (kury) w okolicy smugi pierwotnej, po 10 godzinach wylęgu; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *ż*—żółtko odżywcze, *p*—smuga pierwotna, *w*—ze smugi pierwotnej oddzielające się liczne komórki, z których wyrastają na boki skrzydełka mezodermy *(m)*. (Wedł. O. Hertwiga)

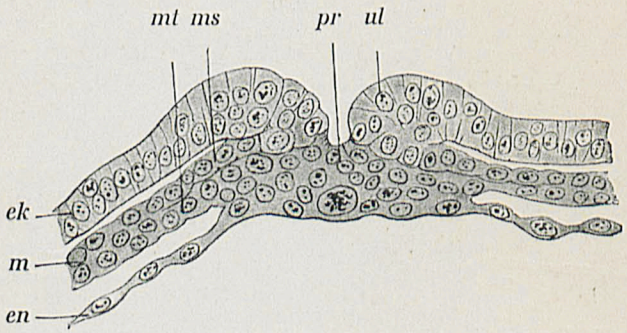


Rys. 75. Przecięcie poprzeczne przez zarodek pisklęcia (kury) w okolicy smugi i brózdy pierwotnej, w stadyum starszem, niż na rys. 74.; *bp*—brózda pierwotna, *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *m*—mezoderma rozrastająca się na boki w postaci skrzydełek; tuż w okolicy brózdy pierwotnej wszystkie trzy listki łączą się z sobą. (Rys. oryg.)

ciągu elementy entodermy pierwotnej *w*, które rozrastają się coraz bardziej na boki jako skrzydełka mezodermy *(m)*; poniżej, *en*, to już entoderma wtórna, a pod nią żółtko *(ż)*. To samo w stadyum późniejszem widzimy na rys. 75., gdzie skrzydełka mezodermalne rozrastają się bardziej na boki. Na rys. 76. mamy znów przekrój poprzeczny przez smugę

(i brózdę) pierwotną zarodka królika, gdzie wszystkie trzy listki zlane są tu z sobą: nazewnątrz ektoderma *(ek)*, pośrodku mezoderma *(m)* rozrastająca się na boki, jeszcze niżej entoderma *(en)*; poniżej część zgrubiała w samym środku *(p)* to materyał na strunę grzbietową. Starsze stadyum u królika przedstawia rys. 77., gdzie na smudze brózda pier-

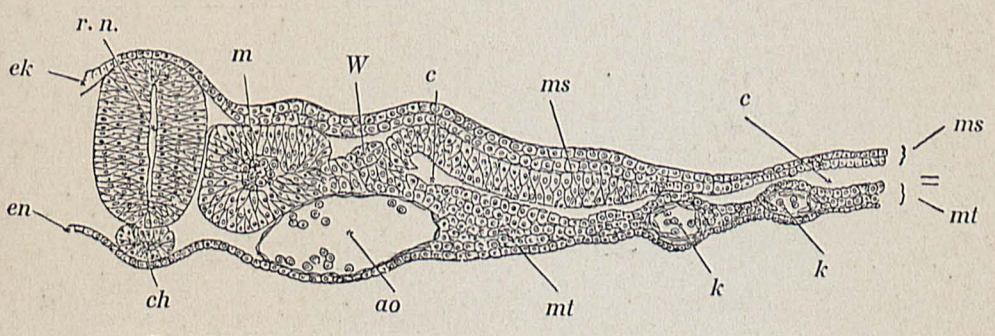
Rys. 76. Przekrój poprzeczny przez blastodermę zarodka królika, w okolicy smugi pierwotnej, w 6 dni i 18 godzin po spółkowaniu; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *p*—smuga pierwotna, *m*—skrzydełka mezodermy. (Wedł. A. Köllikera)



Rys. 77. Przekrój poprzeczny przez smugę i brózdę pierwotną zarodka królika, stadyum starsze, niż na rys. 76.; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *m*—mezoderma, *mt*—trzewiowy, *ms*—ścienny listek mezodermy, *pr*—brózda pierwotna, *ul*—jej brzegi. (Wedł. E. van Benedena)

wotna występuje silniej, a skrzydła mezodermy są rozwinięte o wiele potężniej. Przypomnijmy zaś sobie, że niebawem wzdłuż zarodka, powyżej struny grzbietowej, rozwija się z ektodermy rurka nerwowa. Takie stadyum późniejsze znajdujemy na rys. 78.; jest to przecięcie poprzeczne przez grzbietową okolicę zarodka kurczęcia w 45. godzinie rozwoju, gdzie

pod ektodermą jest już rozwinięta obszerna rurka nerwowa *(r. n.)*, pod nią struna grzbietowa *(ch)*, jeszcze niżej entoderma wtórna *(en)*, a między ekto i entodermą mezoderma *(m, ms, mt)*, w której (narysowana jest tylko prawa część przekroju) nastąpiło zróżnicowanie na okolicę bardziej przyśrodkową *(m)*, błędnie zwaną kręgami pierwotnymi, stanowiącymi zawiązki mięśni, i okolicę bardziej obwodową (boczną); w ostatniej powstaje szczelina *(c)*—przyszła jama ciała, ograniczona listkami mezodermy — ściennym *(ms)* i trzewiowym *(mt)*. W listku trzewiowym znajdujemy nadto rozwinięte już

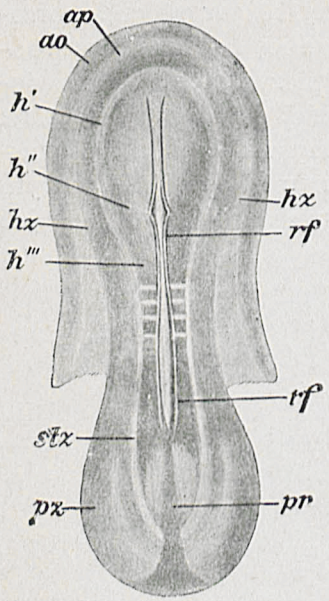


Rys. 78. Przecięcie poprzeczne przez zarodek kurczęcia w 45. godzinie rozwoju (narysowana tylko prawa połowa) w stadyum, w którem mezoderma zróżnicowała się już na t. zw. prakręgi, czyli zawiązki mięśniowe *(m)* oraz na płytkę boczną, ograniczającą jamę ciała *(coelom)* — *c*; *ao*—aorta, *c* — jama ciała, *ch* — struna grzbietowa, *ek* — ektoderma, *en* — entoderma, *k* — naczynia krwionośne (w trzewiowym listku mezodermy), *ms*—listek ścienny, *mt*—trzewiowy mezodermy, *r. n.*— rurka nerwowa, *W* — przewód Wolffa. (Wedł. F. M. Balfoura)

naczynia krwionośne *(k)*, aortę *(ao)* i zawiązek t. zw. przewodu Wolffa *(W)* — również wytwory listka środkowego.

Jeżeli spojrzymy z góry, od strony powierzchni zewnętrznej, na zarodek kurczęcia lub ssaka tego stadyum rozwoju (rys. 79.), zauważymy po obu stronach linii środkowej grzbietu, t. j. po bokach rurki nerwowej (oraz spoczywającej pod nią i przez nią zasłoniętej struny grzbietowej) kilka par odcinków (segmentów) mezodermy, przebijających z pod ektodermy — widzimy zatem, że parzyste skrzydełka mezo-

dermy są w swych częściach środkowych zróżnicowane na odcinki, błędnie zwane prakręgami (błędnie—nie mają bowiem nic wspólnego z powstawaniem kręgów, lecz są zawiązkami mięśni), gdy części obwodowe, bardziej boczne, są jednolite i niepodzielone na odcinki. Na rys. 79. widzimy pośrodku trzy pary „prakręgów"; później liczba tych metamerycznych zawiązków mięśni znacznie wzrasta.



Rys. 79. Zarodek królika (9-o dniowy) widziany z góry; *ap.*, *ao*—jasne i ciemne pole zarodkowe, *h' h'' h'''*—płytka rdzeniowa, *rf*—bróżda grzbietowa; po obu jej stronach, na środku, przeświecają leżące w mezodermie zarodka trzy pary odcinków mięśniowych (prakręgów), *pr* — pozostałość smugi pierwotnej. (Wedł. A. Köllikera)

III. Typ powstawania listka środkowego z t. zw. prakomórek mezodermy (inaczej zwanych telomezoblastami). Typ ten jest bardzo rozpowszechniony śród zwierząt bezkręgowych, u tych, u których bróżdkowanie jest spiralne i nierównomierne, gdzie występują tedy makro i mikromery. Napotykamy go u pierścienic *(Annelides)*, niewątpliwie występuje też u wirków *(Turbellaria)*, w postaci znacznie zmienionej u wstężnic *(Nemertini)*, u wielu mięczaków *(Mollusca*; nie u głowonogów); najbardziej typowo występuje u pierścienic, zwłaszcza morskich, t. j. u wieloszczetów *(Polychaeta)*, które mają charakterystyczną postać młodocianą (larwę)—trochoforę.

Mówiąc o bróżdkowaniu spiralnem i tworzeniu się t. zw. kwartetów, zaznaczyliśmy już, że zwykle kwartet czwarty mikromer należy do entodermy pierwotnej, gdyż tylko pierwsze trzy kwartety mikromer dają elementy ektodermy, wszyst-

kie zaś makromery oraz czwarty kwartet mikromer, a także i piąty, o ile czasami występuje, stanowią elementy listka wewnętrznego, wytwarzając przeważnie nabłonek przyszłego jelita. Ale jedna z komórek czwartego kwartetu mikromer — 4 *d* — wyróżnia się i daje zawiązek mezodermy. Podobnie więc jak w poprzednio opisanych typach, dotyczących powstawania mezodermy w postaci worków coelomatycznych lub spoistych skrzydełek parzystych, tak i tu mezoderma powstaje z entodermy pierwotnej.

Otóż owa prakomórka mezodermy — 4 *d* — dzieli się bardzo wcześnie na dwie komórki, zwane telomezoblastami, czyli parzystemi prakomórkami mezodermy (u pewnych zwierząt bezkręgowych, np. u wielu mięczaków, niektóre produkty podziału komórki 4 *d* przyłączają się do entodermy, co także dowodzi pierwotnie entodermalnego charakteru tej komórki). Oba telomezoblasty przenikają pomiędzy ektodermę a entodermę (obecnie już entodermę wtórną, albowiem wydzieliły się już z niej komórki mezodermy) i z początku zajmują zwykle tylny koniec zarodka (stąd nazwa telomezoblasty — *telos* = koniec). W przypadkach typowych, np. u wieloszczetów *(Polychaeta)*, spoczywają one z prawej i lewej strony jelita, w blizkiem sąsiedztwie odbytu, a więc w tyle ciała zarodka (rys. 80., *m. t.*), i, wciąż energicznie się dzieląc i posuwając ku przodowi, wytwarzają dwa podłużne pasma, czyli dwie smugi komórkowe *(Mesodermstreifen)*, mieszczące się po prawej i lewej stronie jelita, między ento a ektodermą.

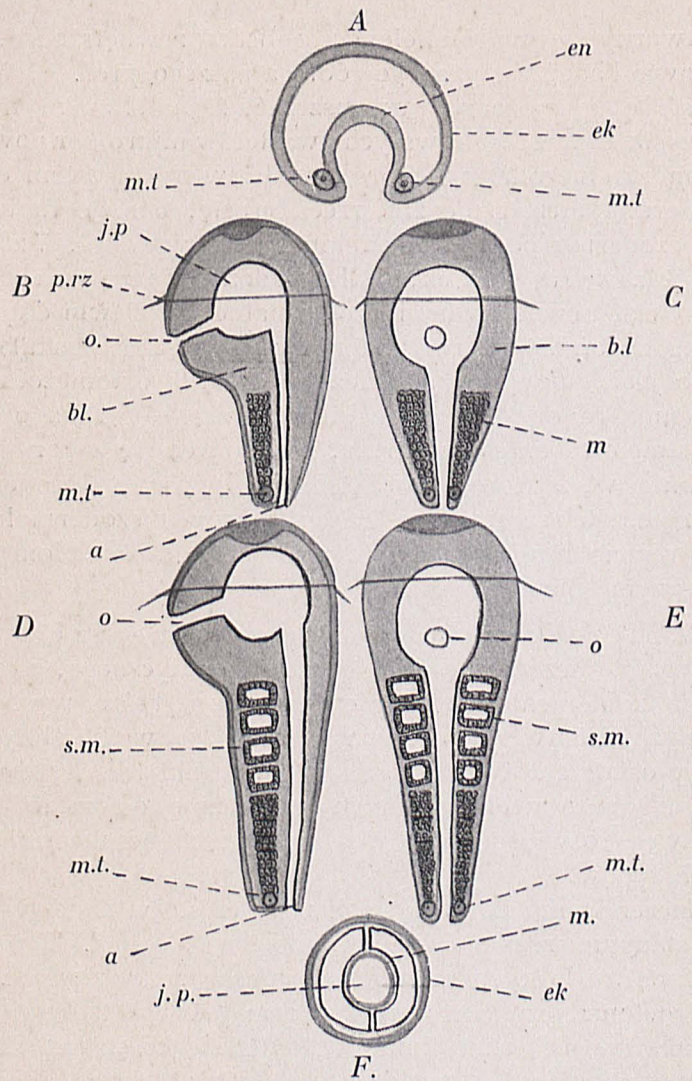
W dalszym ciągu zachowanie się tych pierwotnie spoistych pasm mezodermy przypomina stosunki zachodzące w rozwoju worków coelomatycznych: obie smugi rozpadają się metamerycznie na prawidłowo, jedne za drugiemi, ułożone masy komórkowe, postaci mniej więcej okrągło-sześciennej — są to t. zw. somity *(soma* — ciało) mezodermalne (rys. 80., *sm.)*. Najbardziej przednie pary najwcześniej ulegają dalszemu zróżnicowaniu jako najstarsze, najwcześniej utworzone — albowiem prakomórki mezodermy wciąż wytwarzają nowe grupy elementów komórkowych, które posuwają się naprzód, w miarę jak w tyle przybywają młodsze. Somity

położone najbardziej na przodzie stosunkowo najwcześniej stają się czcze, otrzymują obszerne jamy wewnętrzne i upodobniają się do zamkniętych worków coelomatycznych.

Worki prawe i lewe obrastają z kolei jelito od strony grzbietowej i brzusznej, stykające się ich ścianki tworzą śródjelicie grzbietowe oraz brzuszne, a jamy worków przedstawiają przyszłą ostateczną jamę ciała *(coelom)*, ograniczoną listkami ściennym i trzewiowym mezodermy (rys. 80.). A zatem naogół zachowanie się owych somitów mezodermy, powstałych wskutek rozmnożenia się telomezoblastów, jest podobne do zmian, jakim ulegają worki coelomatyczne. Dla pełności obrazu możemy tu jeszcze dodać, że u pierścienic, które są segmentowane i których jama ciała za pośrednictwem przegród poprzecznych jest podzielona na oddzielne komory, w każdej parze somitów, stykającej się z sąsiedniemi parami od przodu i od tyłu, owe przegrody poprzeczne wytwarzają się przez zespolenie tylnej ściany każdego somitu z przednią każdego bezpośrednio za nim następującego. W ten sposób tworzą się przegródki poprzeczne, dzielące u tych robaków (np. u dżdżownicy) jamę ciała na szereg kolejnych komór.

IV. Typ powstawania listka środkowego z ektodermy pierwotnej. W niektórych przypadkach mezoderma powstaje z wcześnie różnicujących się w zarodku komórek, które uważać musimy za należące do ektodermy pierwotnej. Dopiero po wydzieleniu się tych prakomórek mezodermy z ektodermy pierwotnej, ostatnia staje się ektodermą, jak mówimy, wtórną (analogicznie do tego, jak entoderma pierwotna, dopiero po oddzieleniu się od niej zawiązków listka środkowego, staje się entodermą wtórną). Taką mezodermę, ze względu na jej pochodzenie, nazywamy ektomezodermą. Przeważnie powstają z niej komórki mięsne o budowie prostszej oraz tkanka łączna.

Ektomezodermę widzimy u zarodków wielu jamochłonów, a także u robaków i mięczaków; występuje tu ona obok mezodermy telomezoblastycznego pochodzenia i powstaje zwykle z pewnych mikromer drugiego i trzeciego kwartetów, a wiemy że z mikromer pierwszych trzech kwarte-



Rys. 80. Rozwój środkowego listka zarodkowego (mezodermy) z telomezoblastów u larwy trochofory, właściwej wielu pierścienicom-wieloszczetom morskim *(Polychaeta)*. Schemat. *A*—Gastrula, *B*—trochofora z boku, *C*—od strony brzusznej, *D*—późniejsze stadyum rozwoju trochofory z boku, *E*—to samo od strony brzusznej, *F*—ciało (tułów) trochofory jeszcze późniejszego stadyum rozwoju, kiedy formują się już śródjelicia (grzbietowe i brzuszne), w przecięciu poprzecznem, w okolicy pary somitów mezodermalnych z dobrze wykształconą w nich jamą ciała; *a*—odbyt, *bl*—prajama ciała *(blastocoel)*, *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *j.p*—jama przewodu pokarmowego, *o*—otwór ustny, *m.t*—telomezoblasty, *m*—mezoderma (w *F*—otrzewna wyścielająca jamę ciała—*coelom*), *p.rz*—pierścień rzęs przedustny (praeoralny), *s.m*—somity mezodermy z jamą (zawiązkiem jamy ciała) wewnątrz. (Rys. schem. oryg.)

tów tworzą się wogóle elementy listka zewnętrznego. Na podstawie badań zasłużonego zoologa naszego prof. A. Wierzejskiego możemy przypuszczać, że u ślimaka *Physa* ze wszystkich trzech pierwszych kwartetów mikromer powstają komórki mezodermy, które przedstawiają tu zatem ektomezodermę; niezależnie zaś, rzecz prosta, istnieje tu nadto entomezoderma (pochodzenia telomezoblastycznego). W zarodkach dżdżownic i pijawek, według badań Whitmana i E. B. Wilsona, pewne twory mezodermalne (u pijawki *Clepsine*, według badań Bergha i Bürgera—okrężna muskulatura ścianki ciała) powstają również z komórek ektomezodermy (występują tu one w liczbie kilku—trzech—par), a oprócz tego istnieje tu entomezoderma, rozwijająca się z pary telomezoblastów, z której tworzą się dwa pasma mezodermy, dające początek przeważnej części tworów mezodermalnych (całej reszcie muskulatury, miąższowi ciała, narządom wydzielniczym, płciowym).

V. Mezoderma o charakterze mezenchymatycznym. Mezodermę typu mezenchymatycznego, a więc złożoną z elementów zupełnie luźnych, które występują z różnych listków zarodkowych, przenikają w szczeliny pomiędzy ostatnie i tworzą przeważnie tkanki łączne, znajdujemy u bardzo wielu zwierząt, niezależnie od mezodermy właściwej, rozwijającej się według różnych poprzednio opisanych typów.

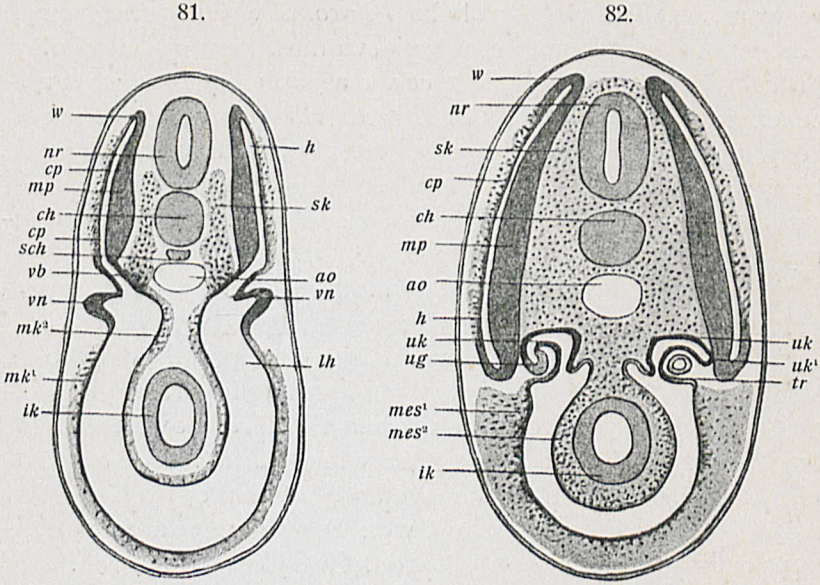
Mezenchyma pojawia się bardzo często w nader wczesnem stadyum rozwoju, nawet już — w blastuli. Z pośród szkarłupni, u których mezoderma właściwa powstaje z worków coelomatycznych, u wielu form już w stadyum blastuli ukazują się luźne komórki, oddzielające się od blastodermy, wędrujące do prajamy ciała i wytwarzające pewne elementy łączno-tkankowe, jak igiełki skieletowe larw. Komórki mezenchymatyczne mogą się też oddzielać i nadal— w stadyum gastruli, z listka zewnętrznego i wewnętrznego.

U niektórych zwierząt cała wogóle mezoderma powstaje w postaci luźnych, początkowo rozproszonych, mezenchymatycznych komórek, które jednak później układają się

w warstwy. Tak np. u robaka *Phoronis* w stadyum gastruli oddzielają się od entodermy pierwotnej, głównie w okolicy praust, liczne pojedyńczo leżące w prajamie ciała komórki mezenchymatycznego charakteru. Komórki te przylegają wkrótce w części do ektodermy, w części do entodermy, tak iż tworzą niejako dwie warstwy, ścienną i trzewiową, a obszerna jama, ograniczona temi dwiema warstwami mezodermy stanowi ostateczną jamę ciała.

U zwierząt kręgowych, u których główna masa mezodermy powstaje, jak widzieliśmy, bądź jako wypukliny coelomatyczne, bądź jako odpowiadające im początkowo spoiste skrzydełka parzyste, będące wytworem entodermy pierwotnej, pojawia się nadto mezenchyma (z której powstają różne tkanki łączne—kostna, chrzęstna, włóknista i t. d.), i to głównie, a może wyłącznie jako produkt już istniejących warstw mezodermy ściennej i trzewiowej. Dla przykładu rozpatrzymy rozwój mezenchymy u zarodków ryb spodoustych.

Wiemy, że mezoderma, powstajaca tu początkowo jako parzyste masy spoiste, przedstawia niebawem, wskutek pojawienia się w nich zaczątków ostatecznej jamy ciała, spłaszczone twory woreczkowate, w których rozróżniamy listek ścienny i trzewiowy, otaczające tę jamę. W każdym z tych zawiązków, prawym i lewym, zachodzi wkrótce zróżnicowanie na część górną, bardziej przyśrodkową, przylegającą do rurki nerwowej i struny grzbietowej—zawiązek muskulatury, i część dolną, bardziej obwodową—właściwy zawiązek ścianek, ograniczających jamę ciała. Owe zawiązki mięśni (odpowiadające u wyższych kręgowców t. zw. prakręgom) z początku również zawierają jamy *(myocoel)*, które łączą się z właściwą, wtórną jamą ciała *(coelom)*, lecz później zanikają. Jak wiemy, części mięśniowe mezodermy różnicują się potem na oddzielne odcinki, czyli metamery, części zaś obwodowe pozostają ciągłe, jednolite i nie ulegają metameryzacyi. Części przyśrodkowe, odpowiadające prakręgom, łączą się z obwodowemi za pośrednictwem zwężonych odcinków, jakby pośrednich (doskonale widocznych na rys. 81. *vb)*, które, podobnie jak zawiązki mięśniowe (odcinki grzbietowe, prakręgi), oraz obwodowe (brzuszne) części mezodermy,



Rys. 81. i 82. Przekroje poprzeczne przez młodszy (81.) i starszy (82.) zarodek ryby spodoustej, mające na celu uwidocznić rozwój tworów mezodermalnych oraz mezenchymy. Schemat. Na rys. 81. odcinki mięśniowe nie są jeszcze zupełnie oddzielone od bocznych płytek mezodermy; według rys. 82., oddzielenie to już się odbyło; *nr* — rurka nerwowa, *ch* — struna grzbietowa, *ao* — aorta, *sch* — t. zw. sznur podstrunowy, *mp* — płytka mięśniowa odcinka mięśniowego, *cp* — płytka skórna tegoż odcinka (t. zw. *Cutisplatte* — embryologów niemieckich), *vb* — połączenie odcinka mięśniowego z blaszką brzuszną (boczną) mezodermy, ograniczającą jamę ciała, *sk* — tkanka mezenchymatyczna skieletorodna, *vn* — przednercze, mk^1, mk^2 — listek ścienny i trzewiowy mezodermy, z których wytwarza się mezenchyma, *lh* — jama ciała, *ik* — entoderma wtórna (ścianka nabłonkowa jelita), *uk* — kanaliki pranerkowe, rozwijające się z części pośredniej *vb* rys. 81., *ug* — przewód pranercza, z którym z lewej strony (rys. 82.) są połączone kanaliki pranerkowe, *tr* — połączenie kanalików pranercza z jamą ciała, mes^1, mes^2 — mezenchyma, powstała z trzewiowego i ściennego listka mezodermy. (Wedł. van Wijhego i O. Hertwiga)

składają się początkowo z dwóch listków — ściennego i trzewiowego.

Luźne komórki mezenchymatyczne (rys. 81. i 82.), przeważnie opatrzone wyrostkami, oddzielają się 1° od ściennego

listka zawiązka mięśniowego (t. zw. blaszki skórnej—*Cutisplatte) cp*, 2° od ściennego listka mezodermy, ograniczającego właściwą jamę ciała *mk*[1], 3° od trzewiowego listka mezodermy ograniczającego też jamę ciała *mk*[2], i wreszcie w bardzo znacznej ilości 4° od trzewiowego listka owej części pośredniej *vb*, od której wędrują w szczeliny pomiędzy zawiązki mięśniowe *(mp)* a rurkę nerwową i strunę grzbietową. Ostatnio wspomniane masy mezenchymy *(sk)*, zwane skieletorodnemi, służą do budowy tkanek kręgosłupa, obrastających rurkę nerwową i strunę grzbietową. Wszystkie w różnych miejscach mezodermy powstające komórki mezenchymatyczne dają początek wszelkiego rodzaju tkankom łącznym (chrząstkom, a u wyższych kręgowców także kościom, tkance łącznej włóknistej), a dalej w części elementom limfy i krwi oraz gładkiej tkance mięsnej (znajdującej się np. w ściance trzewi). Na rys. 82. widzimy przekrój poprzeczny przez zarodek ryby spodoustej starszego już stadyum rozwoju i dlatego owej tkanki mezenchymatycznej *(sk, mes*[1], *mes*[2]*)* znajdujemy tu znacznie więcej, niż w stadyum młodszem, wyobrażonem na rys. 81.

ROZDZIAŁ CZWARTY.

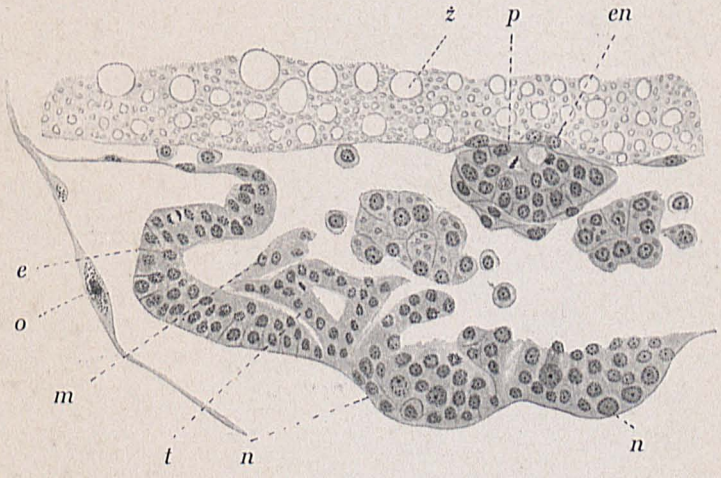
Zarys rozwoju zawiązków najważniejszych narządów.

Rozpatrzyliśmy różne sposoby i typy powstawania tworów embryonalnych, które noszą nazwę listków zarodkowych i stanowią najprostsze zawiązki organów. Z tych elementarnych niejako narządów tworzą się drogą zmian stopniowych, prostszych lub bardziej złożonych, ostateczne narządy i części ciała. Powstawaniu ich towarzyszy z jednej strony energiczne rozmnażanie się komórek każdego listka zarodkowego, czyli rozrost listka, a jednocześnie zjawisko różnicowania się, czyli dyferencyacyi komórek, polegające na tem, że skupienia komórek jednakowych rozpadają się na grupy komórek różnorodnych. Owemu rozrostowi i różnicowaniu się poszczególnych listków zarodkowych towarzyszą znów pewne zjawiska, dosyć ogólnie występujące w rozwoju różnych zwierząt, a dające się sprowadzić do procesów mechanicznych, jak fałdowanie się ścian, tworzenie wpuklin i wypuklin, które mogą się od reszty ściany odrywać, tworzyć zamknięte cewy lub woreczki, w najrozmaitszy sposób zmieniające kształt swój. Czytaliśmy już wyżej, jak w stadyum blastuli, wskutek rozrostu jej ścianki, czyli blastodermy, szybciej rozrastająca się część ścianki wpukla się do środka i różnicuje na entodermę pierwotną.

Takie wpukliny lub wypukliny bardzo są rozpowszechnione i w dalszym także przebiegu rozwoju. Widzieliśmy, że w entodermie pierwotnej, wskutek znów sil-

niejszego jej rozrostu z boków, powstają parzyste wypuklizny woreczkowate lub prawie spoiste sfałdowania. W dalszym ciągu podobne przejawy napotykamy także przy formowaniu się poszczególnych narządów.

Ośrodkowy układ nerwowy — występujący u pierścienic i stawonogów jako łańcuch zwojów brzusznych i zwój mózgowy grzbietowy lub u kręgowców na stronie grzbieto-

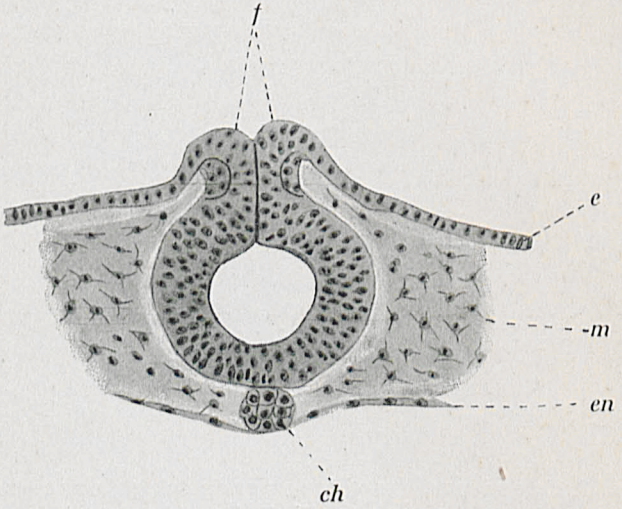


Rys. 83. Część przekroju poprzecznego przez zarodek owadu (karaczana-prusaka *Phyllodromia germanica)*, wskazująca, iż układ nerwowy powstaje jako zgrubienie listka zewnętrznego (ektodermy); *e*—ektoderma, *en*—entoderma, *m*—mezoderma, *n*—zgrubienie parzyste ektodermy, stanowiące zawiązek układu nerwowego, *o*—owodnia, błona osłaniająca zarodek, *p*—przełyk, *t*—tchawka *(trachea)*, wytwór ektodermy, *ż*—kulki żółtka (deutoplazmy). (Rys. oryg.)

wej jako mózg i rdzeń pacierzowy — powstaje z listka zarodkowego zewnętrznego jako jego zgrubienie wzdłuż linii środkowej zarodka. Zgrubienie to oddziela się od ektodermy i u stawonogów (rys. 83.) lub pierścienic tworzy pod nią sznur od pierwszej chwili spoisty, u kręgowców zaś (z wyjątkiem ryb kostnoskieletowych, u których powstaje zawiązek również spoisty) ektoderma tworzy najczęściej podłużny rowek, którego brzegi łączą się z sobą, zrastają i zamykają

w cewkę — rurkę nerwową (rys. 84), oddzielającą się od ektodermy.

Z kolei, ponieważ ściany tej rurki nerwowej na przedzie silniej się rozrastają, niż w miejscach pozostałych, wytwarza się pęcherzowate rozszerzenie — zawiązek mózgu. Ale i ten zawiązek rośnie nierównomiernie, w pewnych miejscach silniej niż w innych, wskutek czego powstają w nim fałdy, prowadzące do zróżnicowania się pęcherza na trzy



Rys. 84. Przecięcie poprzeczne przez środkową część zarodka pisklęcia (kury) w stadyum, kiedy bródza nerwowa zamyka się w rurkę, która jednak nie oddzieliła się jeszcze od reszty ektodermy; *ch*—struna grzbietowa, *e*—ektoderma, *en*—entoderma, *f*—brzegi brózdy nerwowej, zamykającej się w rurkę, *m*—mezoderma. (Rys. oryg.)

twory pęcherzykowate, pooddzielane przewężeniami, t. zw. trzy pierwotne pęcherze mózgowe, prapęcherze. W następstwie, wskutek dalszego nierównomiernego rozrostu trzech prapęcherzy i tworzenia się znów pewnych sfałdowań, pierwszy i trzeci rozpadają się każdy na dwa pęcherze wtórne, a tym sposobem powstaje pięć wtórnych pęcherzy mózgowych, z których trzeci zajmuje położenie najbardziej grzbietowe. Pięć pęcherzy wtórnych

stanowią zawiązki pięciu głównych części mózgowia, zwanych przodomóżdżem, międzymóżdżem, śródmóżdżem, tyłomóżdżem i zamóżdżem; z nich powstaje pięć głównych części mózgu ostatecznego kręgowców, przyczem każdy pęcherz znów ulega dalszym zróżnicowaniom. W jednych silnie grubieje ściana brzuszna, w innych ściany boczne i t. d., w jednych zachowuje się jama pierwotna, w innych znacznie się zmniejsza, to zaś powoduje wytwarzanie się różnej wielkości t. zw. komór mózgowych, rozmaicie rozwiniętych w różnych okolicach mózgu ostatecznego. Światło rurki nerwowej, której ściany również znacznie grubieją, zachowuje się jako szczątkowy t. zw. kanalik środkowy *(canalis centralis)* rdzenia pacierzowego. Rozwój układu nerwowego znakomicie tedy ilustruje zjawiska nierównomiernego wzrostu i różnicowania się części jednorodnych na różnorodne.

To samo dotyczy również innych narządów, np. przewodu pokarmowego. Entoderma wtórna tworzy nabłonek prawie całego przewodu pokarmowego, z mezenchymy zaś, powstającej z listka trzewiowego mezodermy, wytwarza się tkanka łączna i muskulatura jego ścianek; najbardziej przedni i tylny jego koniec, a więc jama ustna i końcowa część odbytnicy, powstają zazwyczaj jako wpuklenia ektodermy (t. zw. *stomodaeum* i *proctodaeum)* u otworu ust i odbytu, łączące się ze środkowym, głównym zawiązkiem przewodu pokarmowego. W najwcześniejszem stadyum rozwoju przewód ten przedstawia cewę mniej więcej jednakowej wszędzie średnicy; w części przedniej, jako wypuklina jej ściany na stronie brzusznej, wysłana entodermą wtórną, powstaje zawiązek narządów oddechowych (tchawicy, oskrzeli i płuc), który niebawem zupełnie się usamodzielnia (u ryb odpowiednia wypuklina tworzy zawiązek pęcherza pławnego). Z kolei, wskutek nierównomiernego wzrostu cewy przewodu pokarmowego, w jednych miejscach światło jej się powiększa, w innych pozostaje nieznaczne — stąd zróżnicowanie na wązki przełyk lub obszerny żołądek; a wskutek szybszego rozrostu jelita w porównaniu ze wzrostem całego ciała, jelito tworzy skręty w jamie brzusznej. Wreszcie tu i owdzie ścian-

ka jelita tworzy wypukliny, które rozgałęziają się i tworzą złożone gruczoły, przyczem wyścielająca je entoderma różnicuje się na swoiste elementy wydzielnicze. Tak powstaje zawiązek wątroby lub trzustki.

Przytoczone przykłady dostatecznie ilustrują ogólny przebieg rozwoju narządów z listków zarodkowych. Rozwój ten daje się sprowadzić: 1° do nierównomiernego wzrostu różnych części listków, 2° do czasowych zrostów, a potem miejscowego rozrywania się różnych ich części, 3° do fałdowania się ścianek, powstawania wpuklin i wypuklin, 4° do ich miejscowego zróżnicowania histologicznego.

Nie możemy tu wchodzić w szczegółowy opis rozwoju poszczególnych narządów: skieletu, mięśni, układu pokarmowego, oddechowego, wydzielniczo-płciowego, krążenia krwi, nerwowo-zmysłowego. Jest to przedmiot embryologii szczegółowej. Obszerniejszy wykład organogenii, czyli nauki o rozwoju narządów, wymaga koniecznie znajomości anatomii porównawczej; szczegółowsze zapuszczanie się przeto w organogenezę w tem dziele byłoby dla wielu czytelników niejasne. Zresztą czytelnik, którego interesowałyby te pytania, o ile dotyczą zwierząt kręgowych, znajdzie je pokrótce, zwięźle, lecz pomimo to w najważniejszych punktach dosyć wyczerpująco przedstawione w książce mej Zasady anatomii porównawczej (T. II. Anatomia porównawcza zwierząt kręgowych), a bardziej wyczerpująco w szczegółowych podręcznikach embryologii w językach obcych (p. literaturę na końcu tego dzieła).

Tutaj poprzestaniemy tylko na wymienieniu, jakie narządy powstają z różnych listków zarodkowych, przyczem będziemy mieli na względzie zwierzęta kręgowe jako typ, w którym zróżnicowanie narządów i tkanek najwyższy osiąga stopień, a z kolei rozpatrzymy bardzo zwięźle powstawanie tylko ważniejszych narządów u ssaków, stanowiących szczyt anatomicznego zróżnicowania.

A więc z listka zarodkowego zewnętrznego powstają:

1. Naskórek *(epidermis)* skóry wraz ze wszystkimi naskórkowymi jej wytworami: włosami, paznokciami (pazura-

mi, kopytami), gruczołami skórnymi (potowymi, sadłowymi).

2. Cały ośrodkowy i obwodowy układ nerwowy, nabłonek narządów zmysłowych, soczewka oka.

3. Nabłonek początkowej, względnie i najbardziej końcowej części przewodu pokarmowego, np. nabłonek jamy ustnej.

Z pierwotnego wewnętrznego listka zarodkowego (entodermy pierwotnej) powstają:

1. Wtórny listek zarodkowy wewnętrzny (entoderma wtórna).

2. Zawiązek struny grzbietowej *(chorda dorsalis)*.

3. Listek zarodkowy środkowy, czyli mezoderma.

Z wtórnego listka zarodkowego wewnętrznego (entodermy wtórnej) rozwijają się:

1. Nabłonek przewodu pokarmowego oraz wszystkich jego gruczołów, jak trzustki, wątroby.

2. Nabłonek narządów oddechowych (krtani, tchawicy, oskrzeli, płuc).

3. Nabłonek pęcherza moczowego.

Z listka zarodkowego środkowego (mezodermy) tworzą się:

1. T. zw. kręgi pierwotne, czyli odcinki mięśniowe, zawiązki poprzecznie prążkowanej muskulatury, podlegającej ruchom dowolnym.

2. Blaszki boczne, czyli obwodowe, z których między innemi powstają: nabłonek wyścielający ostateczną jamę ciała (nabłonek opłucnej w jamie piersiowej, nabłonek otrzewnej w jamie brzusznej), komórki płciowe, nabłonkowe części gruczołów płciowych i ich przewodów, nabłonek nerek i przewodów moczowych.

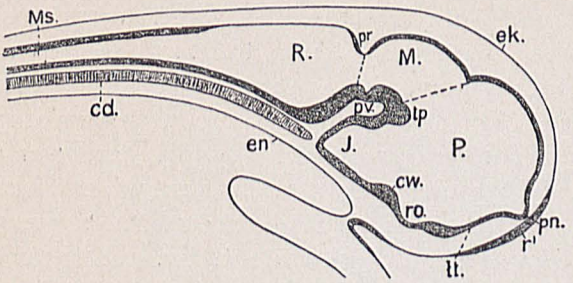
3. Zawiązki tkanek mezenchymatycznych, z których powstają: tkanki łączne i utworzone z nich narządy (skóra właściwa, kości, chrząstki), naczynia krwionośne i krew, narządy limfoidne, muskulatura gładka, niepodlegająca ruchom dowolnym.

Zarys rozwoju układu nerwowego.

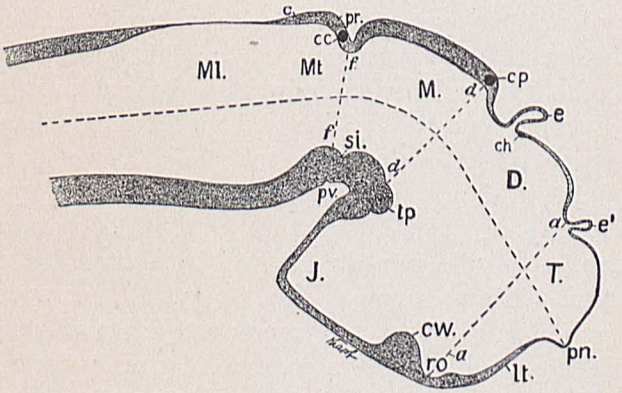
We wczesnem stadyum rozwoju występuje w zewnętrznym listku zarodkowym, na linii środkowej grzbietu, podłużny pas, t. zw. smuga nerwowa, tworząca niebawem rowek podłużny, czyli — rowek nerwowy. Pozostała część zewnętrznego listka zarodkowego nosi odtąd miano listka rogowego, ponieważ z niej powstaje naskórek *(epidermis)* skóry, obfitujący w istotę rogową.

Przedni koniec rowka nerwowego przekształca się szybko na nieco szerszy zawiązek mózgu, tylny pozostaje bez zmiany. Wkrótce zgrubiałe brzegi rowka zrastają się z sobą (rys. 84.) i tworzą cewkę, która oddziela się od listka zewnętrznego i tuż pod nim spoczywa. W ten sposób powstaje cewka nerwowa. Zrost brzegów rowka nerwowego zaczyna się naogół w okolicy przyszłej środkowej części mózgowia, t. zw. śródmóżdża, i postępuje z kolei naprzód i wtył. Z początku cewka jest otwarta na obu końcach; otwór przedni nosi nazwę *neuroporus (poros* = przejście, otwór) *anterior*, tylny — *neuroporus posterior*. Jeszcze przed zamknięciem się otworu przedniego, odpowiadającego najbardziej przedniemu punktowi zawiązka mózgowego, cewka nerwowa różnicuje się na część głowową szerszą, zwaną pęcherzem mózgowym, oraz część tylną, węższą — cewkę rdzeniową. Pęcherz mózgowy sięga znacznie dalej naprzód, aniżeli przedni koniec poniżej leżącej struny grzbietowej. Na dnie pęcherza mózgowego, naprzeciw punktu, do którego sięga przedni koniec struny grzbietowej, powstaje fałd poprzeczny *(plica encephali ventralis*, rys. 85., 86., pv), który dzieli pęcherz na dwa odcinki: przedni, leżący przed struną grzbietową i zwany pramózgowiem *(archencephalon)*, oraz tylny, leżący na przestrzeni głowowej części struny, a noszący miano wtóromózgowia *(deuterencephalon)*. Zapomocą przewężenia przedni rozpada się niebawem na dwie części, tak iż powstają trzy pęcherze pierwotne: przedni *(prosencephalon)*, środkowy *(mesencephalon)* i tylny *(rhombencephalon*. Por. rys. 85. P, M, R).

Obszerne jamy tych trzech pierwotnych pęcherzy mózgowych łączą się za pośrednictwem szerokich otworów.



85.



86.

Rys. 85. i 86. Schemat rozwoju mózgu, w stadyum podziału na trzy pęcherze pierwotne (85.) oraz pięć wtórnych (86.); P — pierwszy, M — drugi, R — trzeci pęcherz pierwotny; T—pierwszy, D—drugi, M—trzeci (na rys. 86.), Mt—czwarty, Ml — piąty pęcherz wtórny, pn—*processus neuroporicus*, lt—*lamina terminalis*, ro—*recessus opticus*, J—*infundibulum* (lejek), tp—*tuberculum posterius*, pv—*plica encephali ventralis*, pr—*plica rhombo-mesencephalica*, Ms—rdzeń pacierzowy, *aa*—granica między przodomóżdżem a międzymóżdżem, *dd*—między międzymóżdżem a śródmóżdżem, *ff*—między śródmóżdżem a tyłomóżdżem (czyli 1., 2., 3., 4., 5. pęcherzami wtórnymi), e—*epiphysis cerebri*, e'—*paraphysis*. (Wedł. Kupffera.)

Ściany ich są z początku jednakowej grubości, niebawem wszakże w swych częściach bocznych znacznie grubieją.

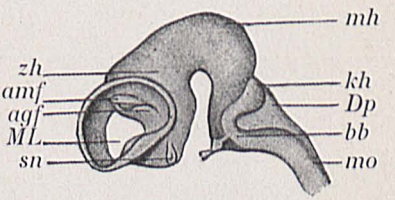
Z boków tylnej części pierwszego pęcherza powstają dwie, jedna po prawej, druga po lewej stronie, wypukliny kuliste, z których każda różnicuje się następnie na część obwodową, pęcherzykową, i przyśrodkową (wewnętrzną) w postaci wązkiej łodyżki. Wypukliny te są to t. zw. pęcherze oczne — zawiązki nerwów wzrokowych oraz siatkówki przyszłych oczu. Wkrótce pierwszy (przedni) pierwotny pęcherz dzieli się zapomocą przewężenia poprzecznego na pęcherz przedni i tylny; pierwszy z nich stanowi zawiązek półkul wielkiego mózgu, czyli przodomóżdża, a drugi—zawiązek międzymóżdża (głównie t. zw. wzgórków wzrokowych), z którym znajdują się w związku wyżej wspomniane pęcherze oczne. Jednocześnie i trzeci pierwotny pęcherz mózgowy dzieli się w ten sam sposób na dwa odcinki: tyłomóżdże, czyli móżdżek, i zamóżdże, czyli rdzeń przedłużony. Środkowy pierwotny pęcherz mózgowy nie dzieli się wcale i stanowi śródmóżdże. Tym sposobem otrzymujemy pięć łączących się z sobą pęcherzy, zwanych wtórnymi, a stanowiących przodomóżdże, międzymóżdże, śródmóżdże, tyłomóżdże i zamóżdze (rys. 86.). Przodomóżdże, rośnie szybko i pokrywa stopniowo inne części, a przytem dzieli się na połowę prawą i lewą (półkulę prawą i lewą).

W tych pięciu głównych pęcherzowatych zawiązkach mózgu wzrost ścian odbywa się nierównomiernie, w jednych grubieje dno, w innych sklepienie górne, w jeszcze innych głównie ściany boczne lub wszystkie części ścian ulegają zgrubieniu: prowadzi to do coraz większego zróżnicowania tych części mózgu i wytworzenia się pewnych przestrzeni, zwanych komorami mózgowemi, które stanowią pozostałości jam embryonalnych pęcherzy mózgowych. Wreszcie należy zauważyć, że, gdy początkowo pęcherze mózgowe leżą mniej więcej na jednym poziomie, wkrótce występują w nich pewne skrzywienia, zgięcia (zgięcie głowowe, mostowe i karkowe), wskutek czego śródmóżdże otrzymuje położenie najwyższe, międzymóżdże i przodomóżdże coraz niższe, jak również tyłomóżdże i zamóżdże, zgięte jedno względem drugiego pod kątem ostrym (rys. 87.).

Pozagłowowa część cewki nerwowej przekształca się, jak

wiemy, na rdzeń pacierzowy, a jego kanał, zmniejszając się stopniowo wskutek grubienia ścian cewki, przechodzi w t. zw. kanalik środkowy *(canalis centralis)* rdzenia.

Powstawanie obwodowego układu nerwowego. Zwoje *(ganglia)*, znajdujące się u dorosłego zwierzęcia na przebiegu tylnych korzonków nerwów rdzeniowych, rozwijają się bardzo wcześnie z pary listewek zwojowych, czyli zgrubień, występujących w listku zarodkowym zewnętrznym w miejscach, gdzie brzegi rowka nerwowego przechodzą w rogowy listek ektodermy (widać je na rys. 84.). Kiedy rowek zamyka się w cewkę nerwową, owe listewki nerwowe, oddzieliwszy się od rogowego listka ektodermy,



Rys. 87. Mózg zarodka króliczego (dług. 16 mm), z lewej strony; boczna ściana lewego przodomóżdża jest usunięta; *sn*—nerw wzrokowy, *ML*—otwór Monro, *agf*—fałd splotu naczyniowego, *amf*—fałd Ammona, *zh*—międzymóżdże, *mh*—śródmóżdże, *kh* tyłomóżdże, czyli móżdżek, *bb*—zgięcie mostowe, *mo*—zamóżdże, czyli rdzeń pacierzowy. (Wedł. Michalkovica).

wchodzą w związek z grzbietową ścianą cewki, a rozpadając się z kolei na metamerycznie, jedna za drugą leżące grupy komórek, wytwarzają liczne pary zwojów.

Nerwy powstają, według większości badaczy, jako bezpośrednie przedłużenia, jako wyrostki mózgu, rdzenia oraz zwojów, przyczem włókna nerwowe, z których nerw się składa, stanowią wyrostki komórek nerwowych (zwojowych), zawartych w ośrodkach nerwowych (w mózgu, rdzeniu, zwojach nerwowych).

Zwoje układu nerwowego spółczulnego *(sympathicus)* są, zdaniem większości uczonych, zróżnicowanemi częściami brzusznemi zawiązków zwojów rdzeniowych.

Cały zatem układ nerwowy jest ostatecznie wytworem zewnętrznego listka zarodkowego.

Zarys rozwoju narządów zmysłowych.

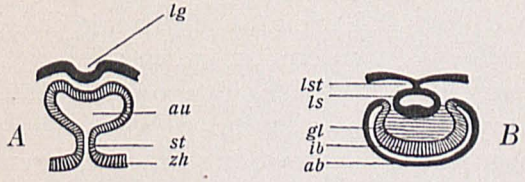
Rozwój oka. Pamiętamy, że z bocznych ścian przedniego pierwotnego pęcherza mózgowego wyrastają dwa pęcherze oczne, z których każdy różnicuje się na część obwodową w kształcie pęcherzyka i ośrodkową w postaci łodyżki. Ostatnia tworzy później nerw wzrokowy (rys. 88. *A*, *st)*, a sam pęcherz, t. zw. prapęcherz oczny, zmienia się w ten sposób, iż obwodowa część jego ściany, przylegająca do skóry, wpukla się ku wnętrzu, przyczem jednak wpuklenie to odbywa się w dwóch miejscach: na ścianie przedniej. przylegającej do listka rogowego (ektodermy), oraz na dolnej; pierwsze jest w związku z zachodzącym tu jednocześnie rozwojem soczewki, dolne zaś w związku z rozwojem ciała szklistego. Wskutek tych wpukleń pęcherz przekształca się na twór dwuwarstwowy, złożony ze ściany zewnętrznej i wewnętrznej, podobny do gastruli (por. rys. 88. *B* i 89.), a ze względu na kształt swój zwany kielichem ocznym.

Soczewka oka rozwija się z listka rogowego ektodermy tuż z przodu prapęcherza ocznego jako zgrubienie nabłonkowe; zgrubienie to przekształca się na wgłębiony woreczek (rys. 88. *A*, *lg)*, a z kolei zamyka się zupełnie i oddziela od listka rogowego (rys. 88. *B*, *ls)*, przyczem komórki nabłonkowe ściany tego zawiązka wydłużają się silnie w t. zw. włókna soczewkowe, wchodzące w skład soczewki ostatecznej.

Rozwijająca się soczewka uciska ścianę prapęcherza ocznego i przyczynia się w ten sposób do owego wspomnianego już wyżej przedniego wpuklenia ściany prapęcherza (rys. 88. *B)*. Cały prapęcherz oczny, zamieniony na kielich, wygląda jak gastrula, osadzona niby na łodyżce (nerw oczny), ale tem się od niej różni, że na stronie brzusznej posiada szczelinę, będącą wyrazem wyżej wspomnianego wpuklenia dolnego (rys. 89. *aus)*, które pozostaje w związku z rozwojem ciała szklistego. Ostatnie wytwarza się głównie z otaczającej tkanki łącznej, która właśnie przez ową szczelinę wrasta do jamy kielicha ocznego (według nowszych badań,

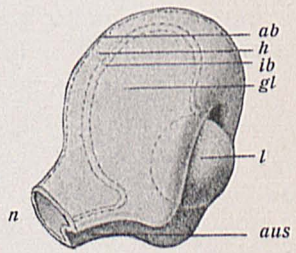
zdaje się, że ciało szkliste powstaje także w części z zewnętrznego listka kielicha wzrokowego).

W miarę jak jama kielicha ocznego wypełnia się galaretowatem ciałem szklistem, wewnętrzny, t. j. wpuklony listek kielicha (rys. 88. *B, ib)* coraz ściślej przylega do zewnętrznego *(ab)*. Wewnętrzny daje początek siatkówce



Rys. 88. Dwa schematy rozwoju oka. *A*—stadyum młodsze, *B*—starsze; *A*: *au*—pierwotny pęcherz oczny, połączony zapomocą łodyżki *st* z międzymóżdżem *zh*, *lg*—wpuklenie skóry (ektodermy), z którego powstaje soczewka; wpuklenie to powoduje wgłębienie się (wpuklenie) pęcherza ocznego. *B*: zagłębienie *lg* (rys. *A*) zamknęło się w woreczek *ls*, stanowiący zawiązek soczewki, która łączy się jeszcze przez pewien czas ze skórą zapomocą łodyżki *lst*; widzimy tu już kielich oczny, utworzony przez wpuklenie ścianki pęcherza ocznego; w kielichu rozróżniamy ściankę zewnętrzną *ab* oraz wewnętrzną (wpukloną) *ib*; *gl*—ciało szkliste. (Wedł. O. Hertwiga)

Rys. 89. Plastyczne przedstawienie kielicha ocznego wraz z soczewką i ciałem szklistem; *ab* — zewnętrzna ściana kielicha, *ib* — wewnętrzna jego ściana, *h*—jama między obiema temi ścianami, która później zanika zupełnie, *n*—przyszły nerw wzrokowy, *aus*—szczelina w dolnej ścianie kielicha ocznego, *gl*—ciało szkliste, *l*—soczewka. (Wedł. O. Hertwiga)



oka, zewnętrzny—jej warstwie barwikowej. Z tkanki mezenchymatycznej, otaczającej kielich oczny, powstaje naczyniówka (na przodzie oka tęczówka), a zewnątrz niej twardówka (na przodzie rogówka). Powieki i łącznica oka powstają jako sfałdowania skóry embryonalnej.

A zatem gałka oczna ma trzy zasadniczo różne źródła embryonalne. Nerw wzrokowy i rozszerzenie jego w postaci

siatkówki są wytworami jednego z pęcherzy mózgowych, soczewka stanowi produkt rogowego, czyli naskórkowego listka ektodermalnego, inne części, jak twardówka, naczyniówka lub ciało szkliste—są to wytwory embryonalnej tkanki łącznej, mezenchymy.

Rozwój ucha również poczyna się z kilku zawiązków embryonalnych, najważniejsze zaś jego części—nerwowo-zmysłowe—są, jak i w oku, pochodzenia ektodermalnego. Ucho składa się, jak wiadomo, z trzech głównych odcinków: ucha wewnętrznego, czyli błoniastego błędnika, ucha środkowego (jamy bębenkowej wraz z kostkami słuchowemi) i zewnętrznego (muszli i przewodu słuchowego zewnętrznego).

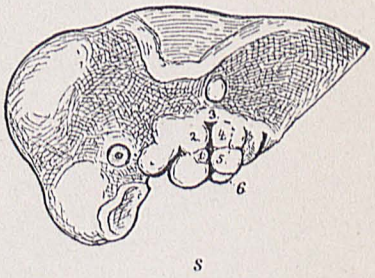
Aby zrozumieć rozwój zawiązka narządu słuchu, musimy już w tem miejscu zapoznać się z rozwojem pewnych innych tworów embryonalnych.

We wczesnem stadyum rozwojowem pojawia się w przyszłej szyjowej okolicy ciała kilka (u ssaków cztery, u płazów i gadów pięć, u ryb żarłaczy sześć i więcej) par szczelin poprzecznych, rozdzielonych zgrubiałymi łukami—są to szczeliny skrzelowe, które u niższych kręgowców (u ryb) pozostają przez całe życie w ścisłym związku z istniejącemi u nich skrzelami, u wyższych zaś zachowują się tylko przez krótszy czas, jako szczeliny prowadzące zzewnątrz do jamy przełyku embryonalnego.

Powyżej pierwszej pary tych szczelin, z każdej strony ciała, ponad nasadą łuków skrzelowych drugiej pary tworzy się na naskórku (ektodermie) zarodka wgłębienie, zamykające się niebawem w pęcherzyk—t. zw. pęcherzyk słuchowy, który całkowicie oddziela się od skóry i spoczywa w tkance mezenchymatycznej z boku zamóżdża. Pęcherzyki te, prawy i lewy, początkowo kuliste, otrzymują wkrótce pewne fałdy, wypukliny i tworzą część nabłonkową błędnika (labiryntu) ucha wewnętrznego. Z otaczającej tkanki mezenchymatycznej powstają twarde (skieletowe) części, otaczające rozwijający się błędnik. Tak powstaje zawiązek ucha wewnętrznego. Ucho zaś środkowe rozwija się z górnej części szczeliny skrzelowej pierwszej pary; szczelina

ta zamyka się przez zrost brzegów, lecz szczątek jej zachowuje się, tworzy szczególne wypukliny wgłąb i przekształca się na ucho środkowe, a zzewnątrz jego, na zgrubiałych brzegach zamykającej się szczeliny skrzelowej pierwszej pary (brzegi te należą do pierwszych dwóch par łuków skrzelowych) występuje kilka guzków, zamieniających się na muszlę ucha zewnętrznego (rys. 90. *1—6)*.

Powstawanie narządu węchowego zasługuje na szczególną uwagę, ponieważ w rozwoju tego narządu u ssaków powtarzają się pewne stany, właściwe niższym kręgowcom, innemi słowy—w ontogenii, czyli rozwoju osobnikowym, zachodzi pewnego rodzaju rekapitulacya filogenii, rozwoju rodowego.

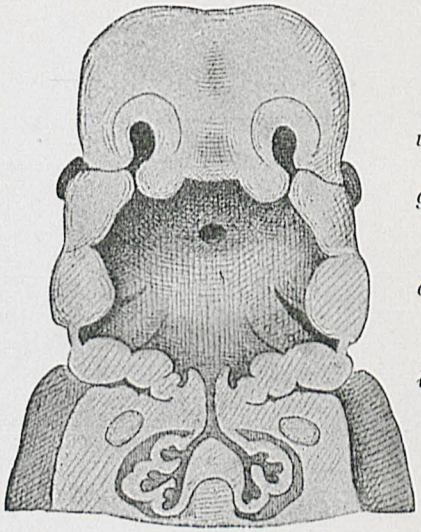


Rys. 90. Głowa zarodka ludzkiego (długość w linii grzbietowej (7·5 mm.); *1, 2, 3, 4, 5, 6*—sześć wzgórków ograniczających pierwszą szczelinę skrzelową *(s)*, z których rozwija się ucho zewnętrzne; powyżej szczeliny przeświecа ukryty w głębi pęcherzyk słuchowy, powstały z zagłębienia skóry (ektodermy), zamykającego się w pęcherzyk—zawiązek ucha wewnętrznego. (Wedł. Hisa)

Przedewszystkiem pojawia się para zgrubień ektodermy, t. zw. pól nosowych, które, wgłębiając się, tworzą parę woreczkowatych dołków, otwartych nazewnątrz—woreczków nosowych (rys. 91., *w.n.*). U ryb narządy węchowe przez całe życie przedstawiają właśnie parę takich woreczków uchodzących z przodu nazewnątrz, a na tylnym końcu ślepo zamkniętych. Z kolei u płazów, gadów i ptaków woreczki nosowe przedłużają się ku dołowi w wyraźne rowki—rowki nosowe, uchodzące do początkowej części pierwotnej jamy ustnej, a oto u osobników dorosłych niektórych ryb, zwłaszcza żarłaczy, woreczki nosowe przechodzą podobnież ku dołowi w rowki, ciągnące się aż do jamy ust.

U zarodków ssaków rowki te mają mniej wyraźny przebieg, albowiem są bardzo zwężone i wkrótce zarastają nabłonkiem; tutaj biegną one pomiędzy t. zw. wyrostkami

nosowymi, wewnętrznym (przyśrodkowym) a zewnętrznym (obwodowym), ograniczającymi, jako szczególne zgrubienia, woreczki nosowe, a dalej—pomiędzy wewnętrznym wyrostkiem nosowym a t. zw. wyrostkiem górnoszczękowym (rys. 91. *g.sz*). Gdy u ptaków rowki nosowe leżą na powierzchni i tu na skutek zrostu brzegów zamykają się



Rys. 91. Rekonstrukcya głowy zarodka ludzkiego (15·5 mm. długości w linii grzbietowej) od przodu, tak iż widać jamę (zatokę) ustno-gardłową pierwotną (czyli niepodzieloną jeszcze zapomocą przegrody poziomej na jamę nosową i ostateczną ustną); *w.n*—woreczki nosowe, przedłużające się ku dołowi w rowki nosowe; *g.sz* — wyrostki górnoszczękowe; *d.sz* — zawiązki szczęki dolnej, w przecięciu; *ł.s.*—łuki skrzelowe; tylne ich pary są niewidoczne, ponieważ kryją się w głębi zatok szyjowych. (Wedł. Hisa)

w rurki, u ssaków, jak powiedzieliśmy, rowki niebawem zanikają (tracą światło), a same woreczki rozrastają się wgłąb i wtył, sięgając ślepymi końcami aż do sklepienia pierwotnej jamy ust, czyli do pierwotnego podniebienia, gdzie wreszcie, po przerwaniu się ścianki, uchodzą do tej jamy szczelinami (t. zw. choanami pierwotnemi) tuż poza zawiązkiem wargi górnej.

Słowem, oba woreczki nosowe, które z początku kończą się w tyle ślepo, otwierają się później do pierwot-

nej jamy ustnej i tworzą tym sposobem parę przewodów, otwartych na przodzie i w tyle. To stadyum rozwoju embryonalnego odpowiada znów stanowi wyższemu w rozwoju rodowym kręgowców — stanowi organów węchu u dorosłych płazów, gdzie narządy te (np. u żaby) przedstawiają parę kanalików, które przednimi końcami uchodzą nazewnątrz, tylnymi zaś wprost do jamy ustnej, odpowiadającej pierwotnej jamie ust u zarodków ssaków.

Niebawem atoli z wyrostków górnoszczękowych wyrasta z każdej strony pozioma listewka podniebienna; obie listewki, prawa i lewa, wrastają w pierwotną jamę ustną, zbliżają się ku sobie na linii środkowej wewnętrznemi krawędziami i wreszcie zrastają się w jedną przegrodę poziomą, czyli podniebienie ostateczne, dzielące pierwotną jamę ustną na dwie części: dolną — ostateczną jamę ustną, i górną, do której uchodzą wspomniane otwory tylne obu pierwotnych przewodów nosowych. Ostatnie wraz z górną częścią pierwotnej jamy ustnej, oddzieloną podniebieniem od ostatecznej jamy ust, przekształcają się na przyszłą ostateczną jamę nosową, ta zaś z kolei zapomocą przegrody pionowej dzieli się wkrótce na dwie połowy, prawą i lewą. Przez sfałdowanie bocznych ścian w obu połowach jamy nosowej powstają zawiązki muszli nosowych, ślady zaś szczeliny między blaszkami poziomemi, wybiegającemi z wyrostków górnoszczękowych a tworzącemi podniebienie ostateczne, zachowują się u większości ssaków jako t. zw. przewody Stensona, łączące jamę nosową z jamą ustną. U zarodka człowieka przewody te również istnieją, ale tylko krótko, a jako ostateczne ich ślady u człowieka dorosłego powstają t. zw. kanały przysieczne *(canales incisivi)* przebijające nawskroś podniebienie twarde na samym przodzie i całkiem zarośnięte błoną śluzową, gdy tymczasem u wielu ssaków za pośrednictwem przewodów Stensona przez całe życie zachowuje się połączenie między jamą nosową, a właściwie szczególnemi, zróżnicowanemi jej częściami, t. zw. kanałami Jacobsona, a jamą ustną.

Nos zewnętrzny występuje nieco później, niż wyżej wspomniane wewnętrzne części narządów węchowych, i obejmuje ostateczne nozdrza zewnętrzne.

Zarys rozwoju narządów trawienia i oddychania.

Wiemy już, że embryonalny przewód pokarmowy jest wysłany entodermą, która zamienia się na nabłonek ostatecznego przewodu pokarmowego i wszystkich jego gruczołów (także narządów oddechowych, rozwijających się jako wypuklina ścianki embryonalnego przełyku), oraz że zzewnątrz entodermy znajduje się trzewiowa warstwa mezodermy, pod którą występuje tkanka mezenchymatyczna. Z trzewiowej warstwy mezodermy oraz z mezenchymy, która z tej warstwy powstaje, rozwijają się: tkanka łączna ściany ostatecznego przewodu pokarmowego, muskulatura tej ściany oraz trzewiowy listek otrzewnej *(peritonaeum)*, powlekający zzewnątrz przewód pokarmowy i jego gruczoły. Przewód pokarmowy jest z początku krótki, długość jego nie przekracza długości całego ciała zarodka, a średnica jest wszędzie mniej więcej jednakowa. Wkrótce jednak, rozrastając się szybciej, niż ciało zarodka, tworzy rozmaite skręty, a nadto, ponieważ rośnie nierównomiernie, jedne jego części bardzo się rozszerzają, jak np. żołądek, inne pozostają wązkie, jak przełyk, jelito cienkie (p. rys. 96., 97.).

Bardzo interesujące są przemiany przedniego i tylnego końca embryonalnego przewodu pokarmowego, gdzie kształtują się ostateczny otwór ust oraz odbyt.

Pierwotny otwór ustny, czyli znane nam prausta *(blastoporus)*, zamieniają się u wielu zwierząt bezkręgowych na usta ostateczne; u kręgowców zaś prausta, wskutek zrostu ich brzegów od przodu ku tyłowi, w znacznej części się zamykają, przyczem jednak, w miarę zamykania się z przodu, rozrastają się w części ku tyłowi, a po zupełnem zamknięciu się całego przedniego odcinka — w tyle, w ogonowej okolicy ciała, zachowują się, jako ślady praust, dwa otworki: przedni i tylny. Tylny tworzy odbyt ostateczny *(anus)*, który zwykle przez pewien czas jest zaciągnięty cienką błoną odbytową, składającą się ze zlepionych jak gdyby listków entodermy i ektodermy; wkrótce wszakże błona ta ulega zupełnemu przerwaniu. Otworek przedni jest z tego względu

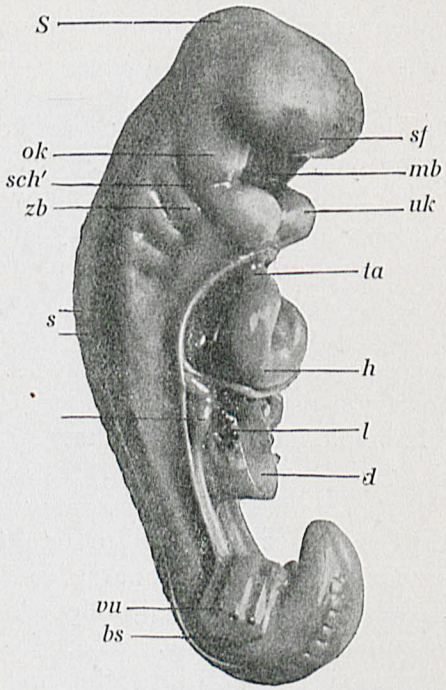
interesujący, iż zostaje objęty przez rozrastającą się ku tyłowi cewkę nerwową, dzięki czemu wiedzie ze światła cewki nerwowej, na tylnym jej końcu, do jamy przewodu pokarmowego. To połączenie cewki nerwowej z przewodem pokarmowym nosi nazwę przewodu jelito-nerwowego *(canalis neurentericus)* i istnieje u wszystkich kręgowców tylko przez pewien czas, zanikając niebawem wskutek zupełnego zarośnięcia wyżej wspomnianego otworka (przedniego).

Nadto, wielkie ma znaczenie fakt, że końcowe części przewodu pokarmowego oraz końcowe części przewodów moczopłciowych uchodzą u zarodków ssaków do wspólnej jamy workowatej — steku *(cloaca)*, który później dopiero dzieli się zapomocą podłużnej przegrody na jelito odbytowe i zatokę moczopłciową. U kręgowców niższych — u ptaków, gadów, płazów, a także u najniższych ssaków stekowców stek trwa przez całe życie. W ontogenii więc ssaków powtarza się stan rodowodowo niższy. Oto, co się dzieje na tylnym końcu ciała zarodka.

Co się zaś tyczy otworu ust i jamy ustnej, te powstają u kręgowców w sposób następujący. Ponieważ, jak wiemy, prausta zamykają się, począwszy od przodu ku tyłowi, na samym więc przodzie jelito embryonalne jest wcześnie ślepo zamknięte. Otóż w pobliżu jego ślepego końca ektoderma tworzy wpuklenie — t. zw. zatokę ustną, która rośnie wtył i styka się z przednim ślepym końcem jelita embryonalnego, wysłanego entodermą. Przez zetknięcie się ścianek powstaje przegroda błoniasta, zwana błoną ustno-gardłową, która oddziela zatokę ustną od jamy tej części przewodu pokarmowego, która jest już wysłana entodermą. Błona ta wkrótce się przerywa, a wówczas jama ustna staje się drożną, t. j. wiedzie już bezpośrednio do gardzieli i przełyku. Pierwotna, czyli embryonalna, jama ustna, początkowo bardzo obszerna, jest sumą jamy ustnej ostatecznej oraz przyszłej jamy nosowej, a dzieli się dopiero później zapomocą przegrody podniebiennej na jamy ostateczne, nosową i ustną.

Wejście do pierwotnej jamy ustnej jest otoczone pięcio-

ma bardzo charakterystycznemi dla wszystkich wyższych kręgowców (owodniowców) zgrubieniami, które nadają otworowi postać nieco pięciokątną. Zgrubienia te widzimy na rys. 92.: u góry nieparzysty wyrostek czołowy *(sf)*,

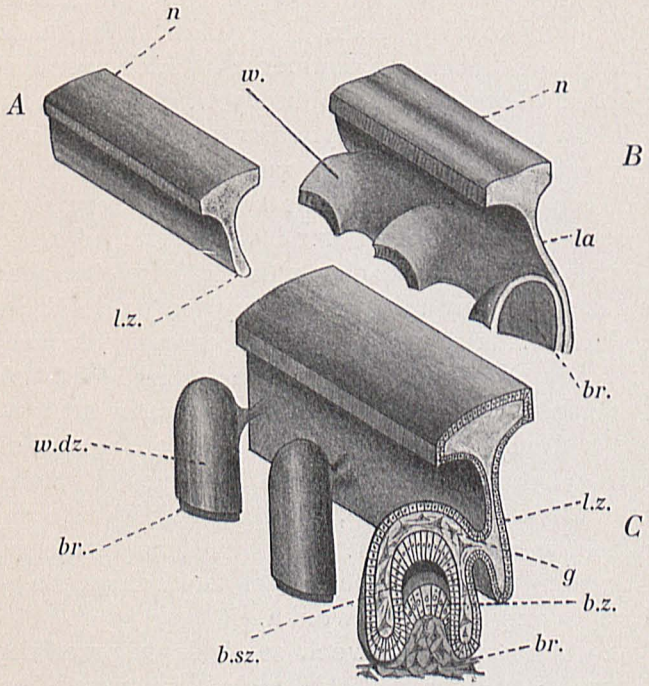


Rys. 92. Zarodek ludzki z trzeciego tygodnia rozwoju, według modelu, sporządzonego przez Hisa. Przednia ścianka brzucha oraz pęcherz żółtkowy są usunięte. *S*— Guz ciemieniowy, *sf*— wyrostek czołowy, *mb* — zatoka ustna, *ok* — wyrostek górnoszczękowy, *uk* — wyrostek dolnoszczękowy, *zb* — łuk (skrzelowy) gnykowy, *sch'* — pierwsza para szczelin skrzelowych, *s*—segmenty (odcinki grzbietowe), *ta*—pień tętniczy, *h*—serce, *l*—wątroba, *d*—jelito, *bs*—łodyżka brzuszna (pępowinowa) z naczyniami pępowinowemi *vu*.

a z boków parę wyrostków górnoszczękowych *(ok)* i parę dolnoszczękowych *(uk)*. Górnoszczękowe przylegają z prawej i lewej strony do wyrostka czołowego, czasowo odeń oddzielone rowkiem, stanowiącym przedłużenie

woreczków nosowych; dolnoszczękowe ograniczają otwór z boków i od dołu.

W jamie ustnej pojawiają się dosyć wcześnie zawiązki zębów i języka.



Rys. 93. Rozwój zębów u ssaków. *A*, *B*, *C*—trzy stadya coraz późniejsze; *n*—nabłonek jamy ustnej, *l.z.*—listewka zębowa, *w*—wypukliny listewki, czyli narządy szkliwowe, *br.*—brodawka łączno-tkankowa, *w.dz.*—narządy szkliwowe przekształcone na twory dzwonkowate. W *C* zawiązek zęba najbardziej przedniego jest narysowany w przekroju: *b.sz.*—błona szkliwowa, a pod nią szkliwo (czarny półksiężyc), *b.z.*—błona zębinowa, a nad nią zębina (półksiężyc jaśniejszy), *g*—galaretowaty miękisz szkliwowy *(pulpa adamantina)*. (Rys. oryg. schemat.)

Rozwój zębów odbywa się w sposób następujący. Nabłonek jamy ustnej, tak w okolicy szczęki górnej, jak i dolnej, tworzy po nieprzerwanym fałdzie listewkowatym, wrastającym w kierunku mezenchymatycznej tkanki łącznej. Są to listewki zębowe—górna i dolna (rys. 93. *l.z.*). Z każ-

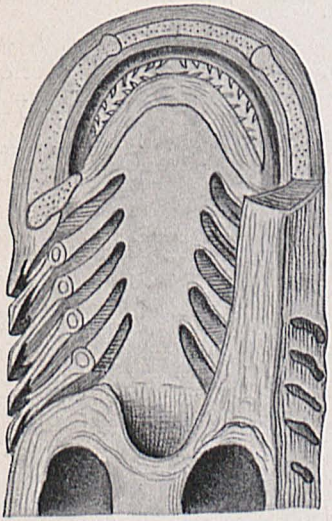
dej z nich powstaje z kolei po jej stronie zewnętrznej (zwróconej ku przyszłym wargom) szereg wypuklin, t. zw. narządów szkliwowych *(w)*. Otaczająca tkanka łączna wrasta od spodu w każdą z tych wypuklin w postaci brodawki *(br.)*, która wpukla dno wypukliny, przekształcając ją na twór dzwonkowaty *(w.dz.)*. Wpuklona ścianka dzwonka, przylegająca do brodawki, zamienia się niebawem na warstwę wysokich komórek nabłonkowych, która stanowi błonę szkliwową *(b.sz.)*, wytwarzającą szkliwo korony zęba; przylegająca zaś do błony szkliwowej tkanka brodawki szereguje się również w wysokie komórki, które dają początek błonie zębinowej *(b.z.)*, wytwarzającej zębinę (dentynę) korony i korzenia zęba; z tkanki łącznej brodawki powstaje też ostateczny miękisz zębowy *(pulpa dentis)*; wreszcie z otaczającej tkanki łącznej powstaje cement, pokrywający korzeń zębowy. Nabłonek dzwonka między błoną szkliwową a jego ścianką zewnętrzną tworzy galaretowatą *(g)* tkankę (miękisz szkliwowy), która w miarę rozwoju zęba zanika. Tak powstają zęby mleczne, a w podobny sposób wyrastają też wcześnie z listewki zębowej, obok zawiązków mlecznych, zawiązki zębów ostatecznych. Zawiązek zęba ostatecznego pojawia się jako wypuklina tej części zawiązka zęba mlecznego, która tworzy szyjkę dzwonka.

Język powstaje z dwóch zawiązków: przedniego i tylnego; przedni występuje jako mała nieparzysta brodawka *(tuberculum impar)* na dnie jamy ustnej, tylny rozwija się z dwóch brodawkowatych wyniosłości, pojawiających się w okolicy linii środkowej, gdzie stykają się z sobą wewnętrzne końce łuków skrzelowych drugiej i trzeciej pary.

W związku z początkową częścią przewodu pokarmowego, wysłaną entodermą — z jego okolicą przełykową, rozwijają się bardzo charakterystyczne dla kręgowców twory, zwane szczelinami skrzelowemi, o których wspomnieliśmy już wyżej w ustępie o rozwoju ucha.

W przełykowej okolicy przewodu pokarmowego pojawia się kilka par bocznych kieszonkowatych wypuklin entodermalnych, które poprzez tkankę mezenchymatyczną listka

środkowego rosną w kierunku nazewnątrz, aż wreszcie stykają się ślepymi końcami swymi z naskórkiem (ektodermą); ostatni ze swej strony wytwarza płytkie rowkowate wpuklíny ku wypuklinom kieszonkowatym. Stykające się ścianki kieszonek i owych rowków tworzą dwuwarstwowe błony, które niebawem rozrywają się, wskutek czego kieszonki otwierają się bezpośrednio nazewnątrz. Tym sposobem w przyszłej szyjowej okolicy ciała zarodka, z obu boków,



Rys. 94. Schemat przekroju poziomego przez głowę ryby spodoustej (żarłacza), na wysokości skrzel. Z lewej strony widać z boku kieszenie skrzelowe przecięte w całej długości, z prawej — wewnętrzne końce tych kieszeni oraz szczeliny zewnętrzne, do nich prowadzące.

powstaje po kilka par szczelin, wiodących z przełyku bezpośrednio nazewnątrz. Są to właśnie szczeliny skrzelowe, inaczej przełykowe. Części zgrubiałe, biegnące pomiędzy szczelinami każdej strony i oddzielające je od siebie, a także część ograniczająca szczelinę pierwszą otrzymały nazwę łuków skrzelowych ze względu na swą postać łukowatą. Z tkanki mezenchymatycznej tych łuków rozwija-

ją się chrząstkowe twory łukowate, t. j. chrząstkowe łuki trzewiowe, czyli skrzelowe.

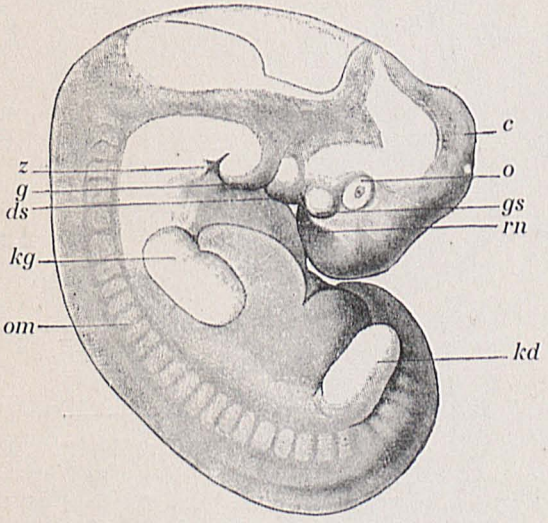
U niższych kręgowców, zwłaszcza u ryb i płazów trwałoskrzelnych, szczeliny te oraz dzielące je łuki zachowują się przez całe życie, a wyścielająca je błona śluzowa otrzymuje obfite unaczynienie i, tworząc szczególne sfałdowania, daje początek skrzelom, czyli narządom oddechowym (rys. 94). U bezowodniowców skrzela nie rozwijają się wcale, a pomimo to występują owe szczeliny i łuki skrzelowe. Tutaj one stopniowo zanikają bez śladu; tylko górne części pierwszej pary przekształcają się (por. wyżej) z każdej strony na ucho środkowe i zewnętrzny otwór słuchowy.

Liczba szczelin skrzelowych, zwanych też szczelinami przełykowemi *(Schlundspalten)*, jest u niższych kręgowców większa, niż u wyższych. U żarłaczy występują one w liczbie sześciu, a u niektórych postaci nawet siedmiu lub ośmiu par, u ryb kostnoskieletowych, płazów i gadów liczba ich wynosi już tylko pięć par, u ptaków zaś i zwierząt ssących spada do czterech.

U ptaków i ssaków istnieją tedy początkowo cztery pary łuków skrzelowych; łuk pierwszy ogranicza od przodu szczelinę pierwszej pary, pozostałe zaś leżą po kolei między szczelinami par następnych. Wkrótce atoli pojawia się na szyi, z każdej strony, głęboka zatoka, t. zw. zatoka szyjowa *(sinus cervicalis*, rys. 95.), w której ukrywają się w zupełności łuki trzeciej i czwartej pary, tak iż pozostają widoczne już tylko łuki dwóch pierwszych par; przypomina to w zupełności stosunki panujące u niższych kręgowców — u ryb kostnoskieletowych, gdzie łuki, dźwigające skrzela, są z początku widoczne na powierzchni ciała, a z kolei wgłębiają się do jam, odpowiadających owym zatokom szyjowym, i zostają zasłonięte zzewnątrz przez pokrywy skrzelowe. U ssaków szczeliny i łuki skrzelowe zanikają wreszcie bez śladu, a z chrząstek, znajdujących się w tych łukach, powstają w części kostki słuchowe (młoteczek, kowadełko, strzemię), w części zaś — kostka gnykowa, czyli podjęzykowa *(hyoideum)*, gdy u ryb wszystkie chrząstki łuków zachowują się w części jako aparat szczękowy i żuchwowy (np.

chrząstki pierwszej i w części drugiej pary u żarłaczy), w części zaś jako łuki chrzęstne, rozczłonkowane na oddzielne ogniwa, a podtrzymujące skrzela.

Obecność u zarodków wyższych kręgowców kilku par szczelin i łuków skrzelowych, ulegających tu stopniowo zanikowi, stanowi znowu niezmiernie interesujący przykład, iż pewne stosunki embryonalne u zwierząt wyższych są nie-



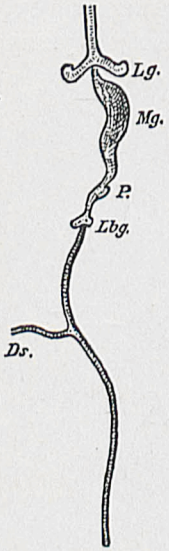
Rys. 95. Zarodek ludzki ze środka piątego tygodnia rozwoju; *c*—guz ciemieniowy, *o*—oko, *gs*—szczęka górna, *rn*—rowek nosowy, *z*—zatoka szyjowa *(sinus cervicalis)*, *g*—łuk gnykowy, *ds*—szczęka dolna, *om*—odcinki mięśniowe, *kg*—kończyna górna, *kd*—kończyna dolna. (Wedł. Rabla)

jako powtórzeniem stosunków, które przez całe życie istnieją u zwierząt rodowodowo niższych, że zatem w ontogenii zachowały się pewne etapy filogenetyczne, czyli etapy rozwoju rodowego.

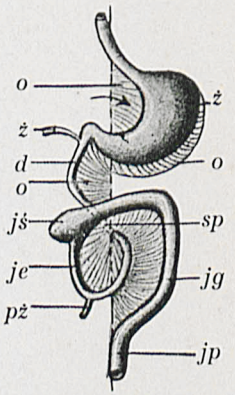
Mówiąc o rozwoju szczelin skrzelowych (przełykowych), słówko jeszcze dodamy o powstawaniu dwóch narządów, ważnych pod względem czynnościowym: o grasicy *(thymus)* i gruczole tarczykowym *(glandula thyreoidea)*.

Grasica, gruczoł limfoidalny, istniejący tylko w młodym wieku (u człowieka zanika około 20. roku życia) u ssaków oraz większości innych kręgowców, powstaje u pierwszych z zawiązka parzystego, z prawej i lewej strony, w postaci wypuklin nabłonka powlekającego szczeliny skrzelowe trze-

96.



97.



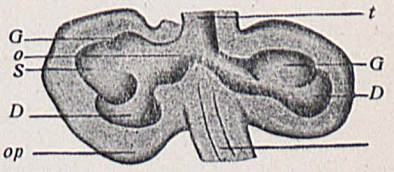
Rys. 96. Przewód pokarmowy zarodka ludzkiego, 4·25 mm. długości; *Lg*—zawiązek płuc, *Mg*—żołądka, *P*—trzustki, *Lbg*—wątroby, *Ds*—przewód pęcherza żółtkowego. (Wedł. Hisa)

Rys. 97. Przewód pokarmowy zarodka ludzkiego, z nieco późniejszego stadyum rozwoju, niż na rys. 96.; *d*—dwunastnica, *jg*—jelito grube, *jp*—jelito odbytowe (odbytnica), *o*—fałdy otrzewnej, *pż*—przewód pęcherza żółtkowego, *sp*—skrzyżowanie pętli jelitowej, *ż*—żołądek. (Schemat wedł. O. Hertwiga)

ciej pary (u ryb wszystkich par). Pierwotnie utworzona z tkanki nabłonkowej, ulega później zmianom histologicznym, różnicuje się na część korową i rdzeniową; w ostatniej komórki nabłonkowe tworzą liczne spółśrodkowo obejmujące się grupki, t. zw. ciałka Hassala, a nadto do zawiązka grasicy przenikają zzewnątrz bardzo liczne naczynia krwionośne i leukocyty, czyli komórki wędrujące.

Gruczoł tarczykowy rozwija się niemal u wszystkich kręgowców w sposób prawie jednaki jako nieparzysta

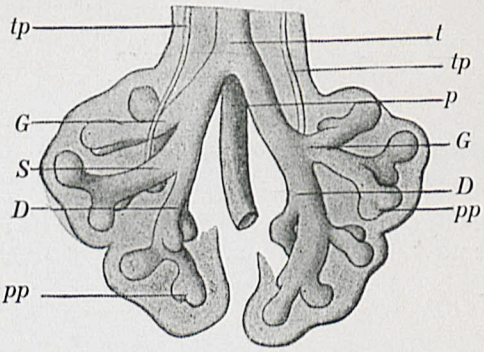
rowkowata wypuklina na linii środkowej brzusznej ściany przełyku, mniej więcej w okolicy drugiego łuku skrzelowego (u niższych kręgowców na większej przestrzeni). Wypuklina oddziela się i zamyka w ślepy woreczek, który tworzy liczne wypuklinki drugorzędne, początkowo spoiste; przez wrost otaczającej tkanki łącznej wypuklinki rozpadają się na liczne pęcherzyki (folikuły), wypełniające się znaną wydzieliną gruczołu —koloidem, a otoczone wszystkie razem tkanką łączną i pozbawione wszelkiego ujścia. Zarośnięty otwór zewnętrzny zarodkowego woreczkowatego gruczołu tarczykowego pozostawia w okolicy nasady języka ślad w postaci małego zagłębienia, znanego u człowieka pod nazwą otworu ślepego *(foramen coecum)*.



Rys. 98. Zawiązki płuc u zarodka ludzkiego, 10 mm. długości; *t* — tchawica, *o* — oskrzele prawe, *G*, *S*, *D*. — przyszłe płaty płuc: górny, środkowy i dolny, *op*—osłona łącznotkankowa, stanowiąca zawiązek opłucnej. (Według Hisa)

Powiedzieliśny już wyżej, że przewód pokarmowy przedstawia z początku prostą cewę (rys. 96.), która później dopiero tworzy skręty i ulega zróżnicowaniu na okolice rozmaitej średnicy. We wczesnem stadyum rozwoju, kiedy przewód jest jeszcze cewą niemal prostą, powstają rozmaite wypukliny jego ściany. Przedewszystkiem w okolicy przełyku, na brzusznej stronie jego ścianki, powstaje zawiązek tchawicy—rowek, na którego tylnym końcu (u człowieka—jako mającego postawę pionową—na dolnym) występują dwie woreczkowate wypukliny—zawiązki płuc (rys. 96. *Lg)*. Następnie rowek zamyka się w rurkę — tchawicę i całkiem oddziela od przełyku, z wyjątkiem najbardziej przedniej części (u człowieka górnej), która pozostaje w związku z gardzielą jako wejście do krtani. Wspomniane zaś wypuklinki, rozgałęziając się coraz bardziej na końcach, wytwarzają oskrzela, drobne oskrzeliki i ich lejkowate rozszerzenia końcowe, słowem,

tworzą zawiązki prawego i lewego płuca (rys. 98. i 99.). A zatem narządy oddechowe rozwijają się w ścisłym związku z przewodem pokarmowym, stanowiąc jego wytwór, i, jak i on, są wysłane entodermą.



Rys. 99. Zawiązek płuc u starszego (niż na rys. 98.) zarodka ludzkiego; *t*—tchawica, *p*—przełyk, *G*, *S*, *D*—płaty płuc, górny, środkowy, dolny (w lewym tylko górny i dolny), *pp*—dzielący się pęcherzyk płucny, *tp*—tętnica płucna. (Wedł. Hisa)

W okolicy pozażołądkowej ścianka jelita tworzy woreczkowatą wypuklinę, z której (rys. 96. *P*) rozwija się trzustka *(pancreas)*, oraz drugą *(Lbg)* dającą początek wątrobie *(hepar)*.

Zarys rozwoju układu mięsnego i kostnego.

Wiemy już z rozważań poprzednich, że mięśnie powstają z odcinków mezodermy, ułożonych z początku po bokach środkowej linii grzbietu, z t. zw. prakręgów. Odcinki te, inaczej zwane myomerami, rozrastają się coraz bardziej na brzuszną stronę ciała, wrastają także w kikutowate zawiązki odnóży przednich i tylnych w postaci pączkowatych tworów i, ulegając rozmaitym przemianom, silniejszemu lub słabszemu rozrostowi, zmianie kształtu i położenia, oraz zrostom, wytwarzają całą rozmaitość mięśni ciała.

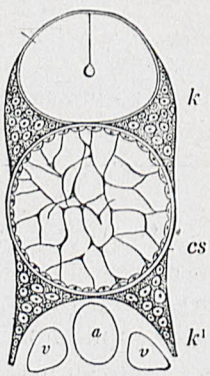
W rozwoju muskulatury również zauważyć można prawo, które poznaliśmy wyżej ze względu na inne narządy: jest niem powtarzanie się w ontogenii pewnych stadyów rozwoju rodowego. U ryb i niższych płazów muskulatura składa się

przez całe życie z wielu par jednakowo wielkich i bardzo regularnie ułożonych odcinków, czyli metamer, odpowiadających liczebnie innym metamerom ciała, np. kręgom. Ten regularny, metameryczny układ posiadają także, jak widzieliśmy, zawiązki mięśni (kręgi pierwotne) u zarodków wszystkich kręgowców, a dopiero stopniowo tak się przekształcają, że mniej lub więcej go tracą.

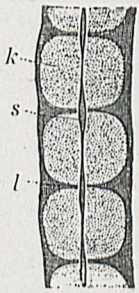
Rozwój układu kostnego, czyli skieletu, należy do najtrudniejszych przedmiotów w dziedzinie nauki o powstawaniu narządów, zwłaszcza dotyczy to rozwoju skieletu głowowego, a zrozumienie odnośnych zjawisk wymaga bardzo gruntownej znajomości anatomii porównawczej skieletu. To też poprzestać tu musimy tylko na bardzo ogólnem przedstawieniu rzeczy.

Najwcześniej pojawiającym się tworem skieletowym u zarodków zwierząt kręgowych jest struna grzbietowa *(chorda dorsalis)*, wytwór listka wewnętrznego, czyli entodermy. Pierwotnie składa się ona ze zwykłego nabłonka, ale wkrótce tylko na powierzchni struny, pod wydzieloną przez nią błoną *(elastica)*, zachowuje się warstwa zwykłego nabłonka, gdy wewnątrz struny komórki wypełniają się olbrzymiemi wodniczkami, powiększają się, otrzymują grube ścianki, a cała struna nabiera przez to szczególnej sprężystości. Niebawem (p. str. 91.) z tkanki mezenchymatycznej, bądącej wytworem listka środkowego, powstaje osłona dokoła struny i jej błony— t. zw. warstwa skieletorodna. I oto u różnych grup kręgowców ta pochwa warstwy skieletorodnej w silniejszym (u wyższych grup) lub słabszym (u niższych kręgowców) stopniu rozrasta się, chrzęstnieje lub kostnieje, a grubiejąc w kierunku tkanki struny, wypiera ją mniej albo więcej (rys. 101.). To grubienie pochwy skieletorodnej odbywa się naprzemian, miejscami potężniej, miejscami słabiej—w układzie metamerycznym: występują zgrubiałe pierścienie, stanowiące przyszłe trzony kręgów, pomiędzy którymi przez długi czas zachowują się pozostałości struny grzbietowej. U ryb kostnoskieletowych trzony kręgowe są z dwóch stron wklęsłe, a pomiędzy każdymi dwoma sąsiednimi kręgami przez całe życie

zachowują się części niewypartej z tych miejsc struny; u ryb kręgoustych zajmujących niższe stanowisko w układzie, stosunki są jeszcze bardziej embryonalne, ile że tutaj struna grzbietowa wraz ze swą błoną istnieje przez całe życie (jak i u lancetnika), a dokoła niej pochwa skieletorodna niezróżnicowana jeszcze na poszczególne kręgi. U płazów, gadów, ptaków i ssących widzimy coraz większe wypieranie struny przez



100.



101.

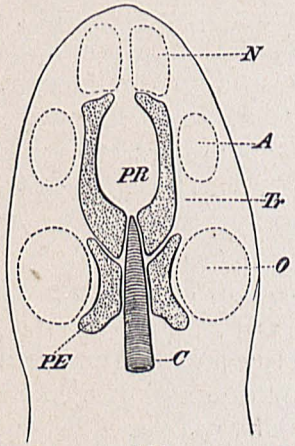
Rys. 100. Przecięcie poprzeczne przez kręgosłup starszego zarodka pstrąga, gdzie dokoła struny grzbietowej wytworzyły się z warstwy skieletorodnej dwie pary chrząstek (para górnych i para dolnych); *cs*—pochwa struny, *k*, *k*¹—chrząstki, *m*—rdzeń pacierzowy, *a*—aorta, *v*—żyły główne. (Wedł. Gegenbaura)

Rys. 101. Przekrój podłużno-poziomy przez kręgosłup ośmiotygodniowego płodu ludzkiego, gdzie widać już ślady tylko struny grzbietowej *(s)*, wypartej przez chrzęstne trzony kręgów *(k)*; *l*— przyszłe wiązadła międzykręgowe *(ligamenta intervertebralia)*. (Wedł. A. Köllikera)

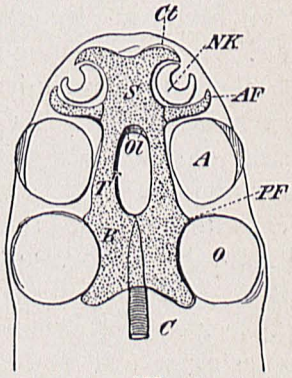
tworzące się kręgi, podobnie jak w rozwoju embryonalnym w coraz późniejszych stadyach. Słowem, i tutaj powtarzają się w ontogenii etapy rozwoju rodowego.

Cały kręgosłup jest z początku chrzęstny, a kostnieje dopiero później. Podobnie żebra, rozwijające się niezależnie od kręgosłupa, są z początku chrzęstne. Zasługuje przytem na uwagę, że zawiązki żeber powstają nietylko w okolicy piersiowej, gdzie znajdują się u ssaków dorosłych, lecz zarówno też w okolicy szyjowej i lędźwiowej; tu jednak zras-

tają się z poprzecznymi wyrostkami kręgów i całkowicie wchodzą w ich skład; jest to z tego względu interesujące, że pośród niższych kręgowów—ryb, węży—żebra ostają się u form dorosłych na całej długości kręgosłupa — i w tym więc punkcie w rozwoju osobnikowym ssaków występuje znów stadyum rozwoju rodowego.



102.



103.

Rys. 102. i 103. Zawiązek chrzęstnej praczaszki (czaszki pierwotnej); 102. — stadyum młodsze, 103. — starsze. *C* — struna grzbietowa *(chorda)*, *PE*—chrząstki przystrunowe *(parachordalia)*, *Tr*—chrząstki przedstrunowe *(praechordalia s. trabeculae cranii)*, *PR*—miejsce dla przysadki mózgowej, *N, NK, A, O*—zagłębienia nosowe, oczne, słuchowe, *B* — podstawowa płytka czaszki, *S* — część przednia praczaszki, rozwijająca się w kość sitową i przegrodę nosową, *T* — części środkowe praczaszki, *Cl, AF* — wyrostki ograniczające rów nosowy, *N, PF* — wyrostki pozaoczodołowe. (Wedł. Wiedersheima)

Skielet odnóży rozwija się samoistnie i za wyjątkiem obojczyka przechodzi nasamprzód stadyum również chrząstkowe.

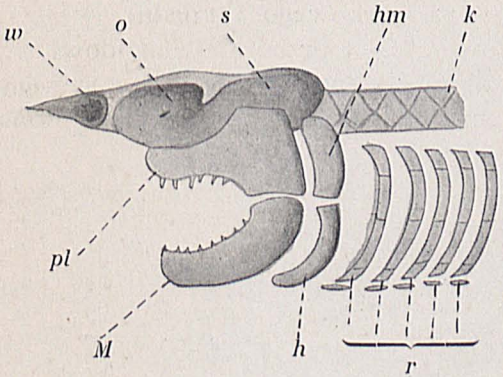
Co do skieletu głowy, to u ssaków czaszka, podobnie jak kręgosłup, przechodzi trzy postacie rozwojowe: z początku przedstawia twór błoniasty, złożony z miękkiej mezenchymatycznej tkanki łącznej, z kolei przebiega stadyum chrząstki, a wreszcie kostnieje. Chrząstki czaszkowe występują jako

bardzo charakterystyczna para chrząsteczek (rys. 102. *PE)*, leżących po bokach najbardziej przedniej, do głowy sięgającej części struny grzbietowej *(C)*, czyli para t. zw. chrząstek przystrunowych *(parachordalia)* — oraz jako para chrząsteczek *(Tr)* położonych z przodu pierwszych — t. zw. chrząstek przedstrunowych *(praechordalia)*, albo kładek czaszkowych *(trabeculae cranii)*. Obie pary chrząstek, zlewając się z sobą, tworzą rodzaj płytki, jakby podstawki, na której spoczywa zawiązek mózgu (rys. 103., *B)*; pośrodku płytki znajduje się obszerny otwór, w którym spoczywa t. zw. przysadka mózgowa (rys. 102., *PR)*, występująca na dolnej powierzchni mózgu. Płytka chrząstkowa otacza mózg z boków i rozrasta się częściowo ku górze. Z kolei w czaszce chrzęstnej zjawiają się skostnienia. W ten sposób na podstawie czaszki oraz w częściach bocznych powstają kości czaszkowe—kość klinowa, skroniowa, podstawowa część potylicznej. Ale oprócz kości, które są z początku chrząstkami, powstają też kości, nie przechodzące przeobrażenia chrząstkowego, lecz tworzące się bezpośrednio przez kostnienie czaszki błoniastej; są to t. zw. kości pokrywające, jak ciemieniowe lub czołowe. Ponieważ czaszka niższych kręgowców, np. żarłaczy, przedstawia wyłącznie torebkę chrzęstną (rys. 104.), widzimy zatem, że i czaszka wyższych kręgowców przechodzi w ontogenii stadyum rodowodowo prostsze, jako twór chrzęstny.

U niższych kręgowców, np. u ryb, ogromnie ważne znaczenie w rozwoju skieletu głowy posiadają wspomniane przez nas wyżej chrząstkowe łuki skrzelowe (inaczej łuki trzewiowe), albowiem z górnych części pierwszej ich pary wytwarzają się t. zw. chrząstki podniebieniowo-kwadratowe (rys. 104., *pl)*, a z części dolnych t. zw. chrząstki Meckela *(M);* pierwsze odgrywają u żarłaczy rolę szczęk górnych, drugie—szczęk dolnych (żuchw). Z górnych części drugiej pary łuków powstają u ryb t. zw. gnykożuchwia *(hyomandibularia)*, chrząstki, względnie kostki, pośredniczące w połączeniu szczęki dolnej z czaszką (rys. 104., *hm)*. Części pozostałe, t. j. dolna część drugiej pary łuków *(hyoideum*, rys. 104., *h)*, oraz następne z kolei pary łuków trzewiowych *(r)*

przekształcają się na członkowane twory łukowate, podpierające kieszenie skrzelowe, względnie skrzela.

U zwierząt ssących łuki trzewiowe odgrywają już rolę bez porównania mniej ważną. Z górnej części każdego z łuków pierwszej pary powstają dwie drobne kostki słuchowe (młotek, kowadełko), a z dolnej chrząstka Meckela, która

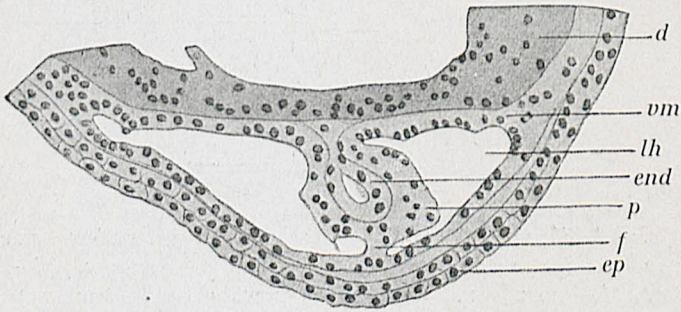


Rys. 104. Schemat czaszki żarłacza i łuków trzewiowych; *w*—okolica nosowa czaszki, *o*—oczna, *s*—słuchowa, *pl*—*palato-quadratum*, *M* — chrząstka Meckela (odgrywająca rolę żuchwy), *hm* — *hyomandibulare*, *h*—*hyoideum* (dolny odcinek drugiego łuku), *k*—kręgosłup, *r*—pięć tylnych par łuków, podpierających kieszenie skieletowe. (Rys. oryg.)

jednak tutaj, w przeciwieństwie do niższych kręgowców, zanika, w miarę jak zzewnątrz niej rozwija się z tkanki mezenchymatycznej szczęka dolna (żuchwa). Górna część każdego z łuków drugiej pary wytwarza drobniutką kostkę słuchową—strzemię, oraz t. zw. wyrostek rylcowy czaszki. Pozostałe części łuków embryonalnych, t. j. dolna część drugiego łuku i łuk trzeci, wytwarzają szczątkową kostkę—kość gnykową *(hyoideum)*, czyli podjęzykową, do której przytwierdza się nasada języka.

Odnóża pojawiają się u zarodka w postaci brodawkowatych kikutów, złożonych zzewnątrz z ektodermy, a wewnątrz z tkanki mezenchymatycznej; w kikuty te wrastają niebawem z osiowych odcinków mięśniowych zawiązki mięśni jako

t. zw. pączki mięsne, a nadto nerwy kończyn i naczynia krwionośne. Skielet kończyn rozwija się z tkanki mezenchymatycznej owych kikutów, a w rozwoju tym przechodzi trzy stadya: włóknisto-łączno-tkankowe, chrzęstne i kostne. Wszystkie kości kończyn są zatem z początku chrząstkami. Części skieletowe chrzęstne występują jedne po drugich w kierunku od tułowia ku obwodowi. Powstają tym sposobem zawiązki chrząstkowe pasa barkowego i miednicowego, kości ramieniowej i udowej, kości przedramienia i podudzia, napięstka i nastopka, dłoni i stopy, wreszcie palców. Proces kostnienia owych chrzęstnych zawiązków skieletu kończyn odbywa

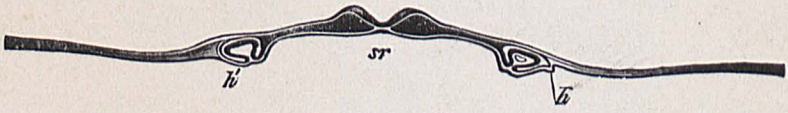


Rys. 105. Przecięcie poprzeczne przez okolicę rozwijającego się serca u zarodka jaszczura plamistego *(Salamandra maculosa)*; *d*—przyszły nabłonek jelita (entoderma), *vm* — trzewiowy listek mezodermy, *ep* — nabłonek skóry (ektoderma), *lh* — jama ciała, *end* — śródsierdzie zawiązka sercowego, *p* — warstwa zewnętrzna (osierdziowa) tworzącego się serca, *f*—fałd brzuszny przymocowujący zawiązek serca do ściennego listka mezodermy. (Wedł. Rabla)

się podobnie, jak w skielecie osiowym (kręgosłupie), przez kostnienie śródchrząstkowe i okołochrząstkowe (endo i perichondralne). Długie chrząstki skieletu kończyn kostnieją oddzielnie pośrodku (jako t. zw. diafyzy) oraz osobno i nieco później na obu końcach (jako t. zw. epifyzy); kości kończyn mogą więc być w późnych stadyach rozwojowych przekształcone pośrodku już w kość, a na obu końcach (epifyzach) jeszcze chrzęstne.

Zarys rozwoju układu naczyniowego.

Przypomnijmy sobie, że worki coelomatyczne mezodermy (p. str. 65.), obrastając jelito (entodermę), stykają się swemi ściankami nad niem i pod niem i wytwarzają t. zw. śródjelicia *(mesenterium)* grzbietowe i brzuszne, zbudowane każde z dwóch warstw komórkowych. U wielu ryb i płazów w pewnem miejscu śródjelicia brzusznego, daleko na przodzie, pod przełykiem, obie warstwy, czyli oba listki ściany śródjelicia, rozchodzą się, pozostawiając między sobą szczelinę (rys. 105.), która otrzymuje niebawem wysłanie, złożone z warstewki komórek mezodermalnych *(end)*. Warstewka ta, wyścielająca światło szczeliny, stanowi zawiązek błony dokoła światła przyszłego serca, czyli wsierdzia *(endocardium)*, gdy otaczające ją komórki śródjelicia wytwarzają



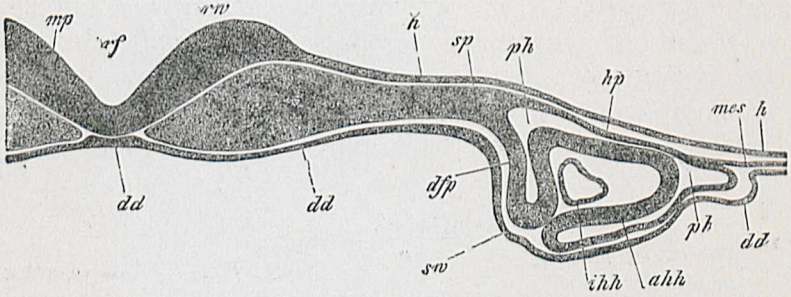
Rys. 106. Przecięcie poprzeczne przez zarodek królika w miejscu, gdzie pojawia się parzysty zawiązek serca *(h)*. (Wedł. A. Köllikera)

mięsistą część przyszłego serca, czyli śródsierdzie *(myocardium)*, oraz zewnętrzną błonę serca, czyli część osierdzia *(pericardium viscerale)*.

W opisany sposób powstaje serce u ryb kręgoustych, żarłaczy, płazów, słowem, u tych kręgowców, gdzie żółtka odżywczego jest stosunkowo mniej i gdzie pod masą żółtka, otoczonego entodermą, wytwarza się śródjelicie brzuszne. Natomiast u gadów i ptaków, gdzie żółtka jest bardzo wiele i gdzie zarodek, spoczywając początkowo na jego powierzchni, unosi się ponad niem (p. niżej) i powoduje powstanie cewki jelitowej, oddzielonej od reszty entodermy (otaczającej pęcherz żółtkowy), a także u ssaków, których jaja zachowują się naogół w takiż sposób, jak gadzie (p. str. 56.)—słowem, u wyższych grup kręgowców serce nie powstaje od-

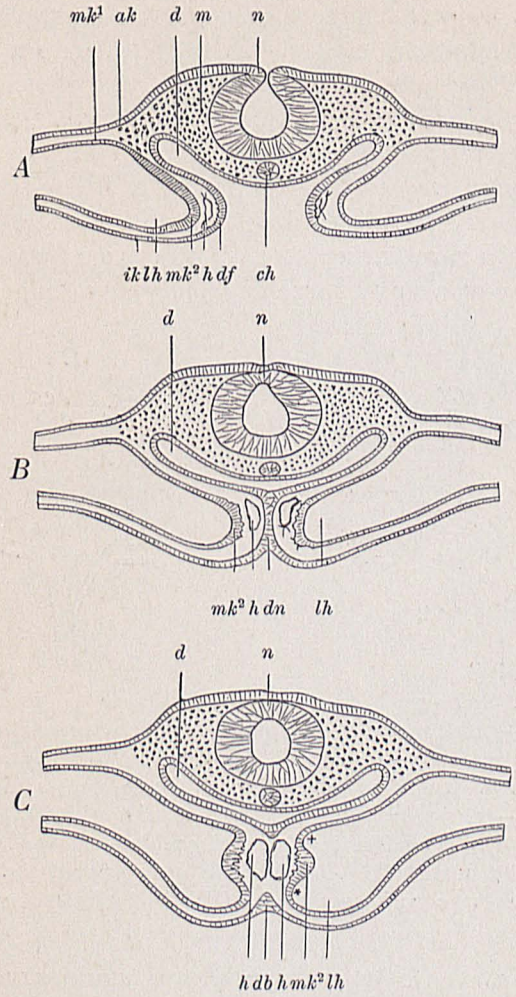
razu jako twór nieparzysty, lecz pierwotnie przedstawia zawiązek p a r z y s t y.

Zawiązek ten widzimy na rys. 106. i 107., przedstawiających przekroje poprzeczne przez głowową okolicę ciała zarodka królika; w dwóch miejscach, po prawej i lewej stronie, listek trzewiowy mezodermy tworzy tu wpuklinę ku jamie ciała, zamykającą się niebawem w cewkę (rys. 107., *ahh)*, a wewnątrz niej powstaje z mezodermy druga cewka *(ihh)*; cewka wewnętrzna to zawiązek wsierdzia *(endocardium)*, ze-



Rys. 107. P r a w a p o ł o w a p r z e k r o j u w y o b r a ż o n e g o n a r y s. 106. w z n a c z n i e j s z e m p o w i ę k s z e n i u; *rf*—rowek grzbietowy, *mp*—płytka rdzeniowa, *rw*—wał rowku grzbietowego, *h*—ektoderma (listek rogowy), *sp*—nie rozszczepiona część mezodermy, *hp*—ścienny, *dfp*—trzewiowy listek mezodermy, *ahh*—zawiązek ścianki mięśniowej serca, *ihh*—zawiązek śródsierdzia, *mes*—mezoderma, *ph*—część jamy ciała, tworząca jamę osierdzia, *dd*—entoderma *(dd* na środku—zgrubienie, z którego powstaje struna grzbietowa), *sw*—sfałdowanie entodermy, z którego wytwarza się ściana przełyku. (Wedł. A. Köllikera)

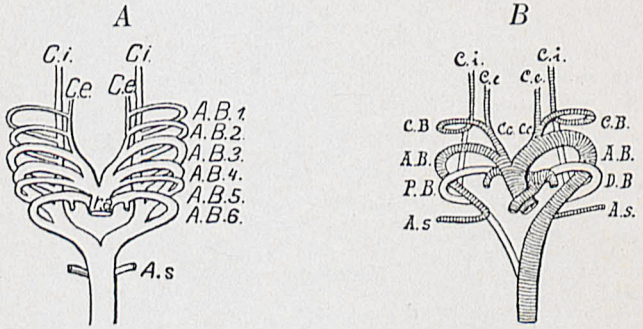
wnętrzna, grubsza—zawiązek śródsierdzia *(mesocardium)* i części osierdzia *(pericardium viscerale)* przyszłego serca. Należy sobie wyobrazić, iż oba cewkowate zawiązki serca zbliżają się jeden do drugiego i na linii środkowej, pod tworzącą się tu cewą jelitową zlewają się z sobą w jedno nieparzyste serce. Proces tego zlewania się zawiązków serca ilustruje rys. 108. Cewka sercowa, początkowo prosta, wygina się w postaci litery *S*, rozpada się niebawem na odcinki—przedsionkowy, komorowy i pień tętniczy, a z kolei występują w niej przegrody, dzielące u ssaków serce na połowę prawą



Rys. 108. Trzy schematy *(A, B, C)*, wyobrażające, jak u zarodka kurczęcia z pierwotnej pary zawiązków sercowych tworzy się serce jednolite, przy jednoczesnem formowaniu się nad niem przełyku (w stadyum późniejszem, niż *C*, oba woreczki śródbłonkowe serca *h*, które tu się już z sobą zetknęły, zlewają się w jeden twór nieparzysty). *n* — Rurka nerwowa, *m* — mezenchyma, *d* — jama pokarmowa (później przełykowa), *df* — fałdy, w których powstają zawiązki śródbłonkowe serca, *h*—woreczki śródbłonkowe serca, *ch*—struna grzbietowa, *lh*—jama ciała, *ak*—ektoderma, *ik*—entoderma, *mk*¹—ścienny listek mezodermy, *mk*²—trzewiowy listek mezodermy (z którego zgrubiałej ściany powstaje później mięśniowa ścianka serca), *dn* — szew, w którym zlewają się oba fałdy entodermy, *db* — część entodermy, przylegająca do żółtka. (Wedł. O. Hertwiga)

i lewą (lewy i prawy przedsionek, lewą i prawą komorę), poczem pień tętniczy dzieli się za pośrednictwem przegrody podłużnej na dwa pnie: aortę i tętnicę płucną.

W sposób parzysty, podobnie jak serce, zawiązuje się też u ssaków główny pień tętniczy, czyli aorta, a oba parzyste zawiązki zlewają się wkrótce w twór nieparzysty. W rozwoju aorty na szczególną zasługuje uwagę, że pień jej rozgałęzia się u zarodka na sześć par naczyń łukowatych — łuków aorty, przebiegających w łukach skrzelo-



Rys. 109. Schemat rozwoju wielkich pni tętniczych u ssaków. *A*—Łuki aorty. *B*—Tętnice rozwijające się z łuków aorty; *A.B.1.—6.*—łuki aorty; *C.e*—tętnica głowowa zewnętrzna *(a. carotis externa)* *C.i*—t. głowowa wewnętrzna *(a. c. interna)*, *Tr.a*—pień tętniczy *(truncus arteriosus)*, *A.s.*—tętnice podobojczykowe *(a. subclavia)*, *P.B*—łuki tętnic płucnych, *D.B*—przewód Botala, ślad połączenia po lewej stronie łuku tętnicy płucnej z aortą, *C.B* — łuki tętnic głowowych, *C.c.* — wspólna, tętnica głowowa *(a. carotis communis)*. (Wedł. Hochstettera)

wych (trzewiowych). Otóż u ryb, których łuki skrzelowe zachowują się u osobników dorosłych i dźwigają skrzela, owe łukowate pnie tętnicze, niosące z serca krew ciemno-czerwoną (w sercu ryb, złożonem z jednego przedsionka i jednej komory, znajduje się krew tylko ciemno-czerwona, podobnie jak w prawej połowie serca ssaków), rozpadają się w skrzelach na naczyńka włoskowate, w których zachodzi utlenianie krwi; potem naczyńka te łączą się znów w pnie łukowate odwodzące, które jednoczą się dopiero w aortę, roznoszącą krew (już jasno-czerwoną, utlenioną) po całem

ciele. U ryb zatem obecność łukowatych rozgałęzień pnia, wybiegającego z serca, ma swą racyę fizyologiczną. Tymczasem u ssaków (podobnie jak i u gadów oraz ptaków), gdzie niema skrzel, gdzie oddychanie odbywa się za pośrednictwem płuc, urządzenie takie nie ma żadnej podstawy czynnościowej, a pomimo to w rozwoju zarodka te sześć par łuków (rys. 109.) aorty pojawiają się, aby w dalszym biegu rozwoju uledz w znacznej mierze zanikowi. I to więc zjawisko objaśnić możemy tylko jako stan odziedziczony po niższych przodkach, jako powtórzenie się w ontogenii pewnych procesów filogenetycznych, jakkolwiek wogóle ściśle naukowe wytłumaczenie tego rodzaju równoległości nie daje się przeprowadzić.

Z tych sześciu par łuków naczyniowych pierwsza, druga i piąta para u ssaków zupełnie zanikają, trzecia tworzy początek tętnic głowowych wewnętrznych, czwarta—z lewej strony ostateczny łuk aorty, a z prawej t. zw. tętnicę bezimienną i podobojczykową; z ostatniej pary łuków powstają tętnice płucne (por. rys. 109. *A* z *B*).

Układ żylny (oprócz żył poza ciałem zarodka, jak żył pęcherza żółtkowego oraz pępowinowych) występuje w postaci pary głównych żył przednich i pary głównych żył tylnych *(v. v. cardinales anteriores et posteriores)*. Obie pary wpadają odpowiednio do prawego i lewego naczynia poprzecznego — do t. zw. przewodów Cuviera *(ductus Cuvieri)*, wiodących już do serca. U niższych kręgowców, np. u ryb, przez całe życie zachowują się owe podłużne dwie przednie i dwie tylne żyły główne, uchodzące do poprzecznych naczyń żylnych — przewodów Cuviera, które wiodą krew do zatoki żylnej serca. U wyższych wszakże obecność parzystych przednich i tylnych pni głównych to tylko stadyum przejściowe, ile że z przewodów Cuviera powstaje początkowo para, a później jedna nieparzysta żyła czcza przednia *(v. cava anterior)*, z tylnych zaś żył głównych zarodka lewa zanika, a prawa w części zanika, a w części przekształca się na nieparzystą żyłę czczą tylną *(v. cava inferior)*. I co do rozwoju żył zatem zachodzi w ontogenii do

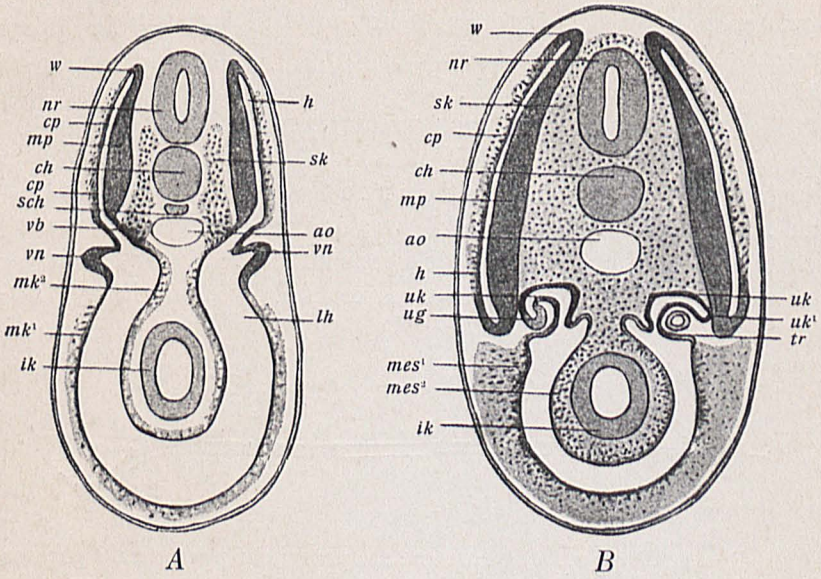
pewnego stopnia powtórzenie stadyów rodowo niższych, właściwych niższym kręgowcom.

Naczynia limfatyczne rozwijają się, według nowszych badań, przez zlewanie się z sobą szczelin w tkance mezenchymatycznej zarodka. Tak powstają większe pnie limfatyczne, początkowo odosobnione, a później dopiero łączące się z sobą; ograniczające je komórki mezenchymy tworzą ich ścianki śródbłonkowe.

Zarys rozwoju układu moczopłciowego.

Trudny ten i dosyć zawiły przedmiot rozpatrzymy tylko w jak najogólniejszych zarysach. Na rys. 110., przedstawiającym przekroje poprzeczne przez zarodek żarłacza, znajdujemy po obu stronach śródjelicia grzbietowego parzyste wypukliny, utworzone przez ścienny listek mezodermy, metamerycznie jedna za drugą ułożone (na przekroju widzimy, naturalnie, tylko jedną parę wypuklin). Z tych wypuklin powstaje z każdej strony szereg rurek, uchodzących szerokimi lejkowatymi otworami w kierunku jamy ciała; cewki te stanowią t. zw. przednercze *(pronephros)*, otrzymujące od strony śródjelicia wrosty kłębków naczyń krwionośnych. Cewki przednercza, narządu u wyższych kręgowców istniejącego tylko czasowo, czyli prowizorycznie, łączą się swymi końcami obwodowymi, wytwarzając z każdej strony wspólny przewód, prawy i lewy — t. zw. przewód przednercza. Ostatni rośnie ku tyłowi jako t. zw. przewód pranercza, albo przewód Wolffa, sięgający w tyle aż do steku *(cloaca)*, t. j. wspólnego końcowego tworu workowatego, do którego uchodzą przewody moczopłciowe i jelito końcowe zarodka. Sposób rozrastania się przewodu Wolffa wtył jest inny u ssaków, niż u pozostałych kręgowców; u pierwszych tylny koniec przewodu łączy się z ektodermą, zanim jeszcze uchodzi do steku, u pozostałych kręgowców rośnie swobodnie między listkiem zewnętrznym a środkowym, dopóki nie dosięgnie steku.

Przewód ten dlatego nazywa się przewodem pranercza, bo uchodzą doń liczne cewki pranercza, rozwijające się

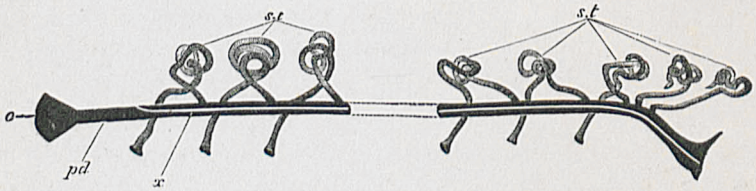


Rys. 110. *A* i *B*. Przekroje poprzeczne przez młodszy (*A*) i starszy (*B*) zarodek ryby spodoustej, mające na celu uwidocznić rozwój tworów mezodermalnych oraz mezenchymy. Schemat. Na rys. 110. *A* odcinki mięśniowe nie są jeszcze zupełnie oddzielone od bocznych płytek mezodermy; według rys. 110. *B* oddzielenie to już się odbyło; *nr* — rurka nerwowa, *ch* — struna grzbietowa, *ao* — aorta, *sch* — t. zw. sznur podstrunowy, *mp* — płytka mięśniowa odcinka mięśniowego, *cp* — płytka skórna tegoż odcinka (t. zw. *Cutisplatte* — embryologów niemieckich), *vb* — połączenie odcinka mięśniowego z blaszką brzuszną (boczną) mezodermy, ograniczającą jamę ciała, *sk* — tkanka mezenchymatyczna skieletorodna, *vn* — przednercze, *mk*¹, *mk*² — listek ścienny i trzewiowy mezodermy, z których wytwarza się mezenchyma, *lh* — jama ciała, *ik* — entoderma wtórna (ścianka nabłonkowa jelita), *uk* — kanaliki pranerkowe, rozwijające się z części pośredniej *vb* rys. 110. *A*., *ug* — przewód pranercza, z którym z lewej strony (rys. 110. *B*) są połączone kanaliki pranerkowe, *tr* — połączenie kanalików pranercza z jamą ciała, *mes*¹, *mes*² — mezenchyma, powstała z trzewiowego i ściennego listka mezodermy. (Wedł. van Wijhego i O. Hertwiga)

w tyle ciała zarodka, poza cewkami przednercza, podobnie jak i ostatnie, ze ściennego listka mezodermy (rys. 110. *B*), z odcinków stanowiących połączenia prakręgów z bocznemi

blaszkami mezodermy, ograniczającemi jamę ciała. Cewki pranercza również uchodzą lejkowatymi otworami na wolnych końcach do jamy ciała, a i do nich także wrastają kłębki naczyniowe *(glomeruli)*.

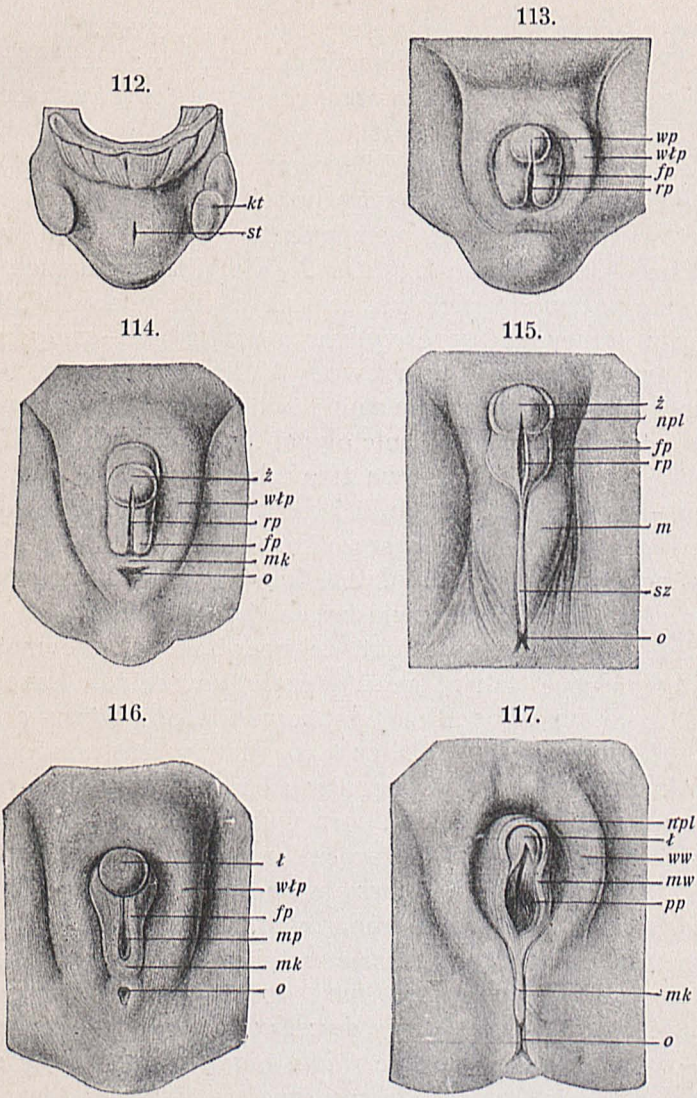
Słowem, z każdej strony ciała biegnie długi, otwierający się do steku przewód Wolffa, do którego w okolicy pozagłowowej uchodzą cewki przednercza, w pozostałej zaś, bardziej tylnej — cewki pranercza, zwanego inaczej ciałem Wolffa. Pranercze i jego przewód, twory embryonalne wyższych kręgowców, najzupełniej odpowiadają sta-



Rys. 111. Schemat pranercza, przewodu pranercza i przewodu Müllera w zarodku ryby spodoustej; *pd*—przewód pranercza, który w *o* uchodzi do jamy ciała, na przeciwległym zaś końcu otwiera się do steku, *x*—linia, wzdłuż której przewód rozszczepia się na dwa kanały: przewód Müllera (na tym schemacie dolny) i przewód pranercza czyli Wolffa ostateczny (górny); *s.t* — kanaliki pranercza, z których każdy jednym końcem uchodzi do przewodu Wolffa (pranercza), drugim do jamy ciała. Ponieważ całość jest bardzo długa, na schemacie narysowano tylko przednią i tylną część, najdłuższa zaś, środkowa, zaznaczona jest kropkami. (Wedł. O. Hertwiga)

łym nerkom i ihc przewodom u niższych — u ryb i płazów. Nerka ostateczna, czyli zanerka, występująca tylko u wyższych kręgowców, powstaje w części z tylnej okolicy przewodu pranercza jako jego wypuklina, tworząca moczowody, miedniczki nerkowe i t. zw. kanaliki proste nerki, a w części także jako wytwór pranercza, z którego rozwijają się wydzielające kanaliki nerki ostatecznej.

Niebawem pojawia się w zarodku kręgowca inny kanał — przewód Müllera, biegnący równolegle do przewodu Wolffa. U bezowodniowców powstaje on wskutek rozszczepienia się przewodu Wolffa na dwa kanały (rys. 111.), u owodniowców zaś rozwija się najczęściej z mezodermy



Rys. 112.—117. Rozwój zewnętrznych części rodnych człowieka u płci męskiej i żeńskiej. Według modeli Ecker-Zieglera. Rys. 112. i 113. wyobrażają stadya, w których nie można jeszcze odróżnić zawiązków męskich od żeńskich. Rys. 113. z zarodka ośmiotygodniowego. Rys. 114. z zarodka półtrzecia, 115. trzymiesięcznego płci męskiej. Rys. 116. i 117. z zarodka półtrzecia, względnie trzymiesięcznego płci żeńskiej. *kt*—Kończyny tylne, *st*—stek, *wp*—wzgórek płciowy, *fp*—fałd płciowy, *rp*—rowek płciowy, *włp*—wałki płciowe, *ż*—żołądź prącia *(glans penis)*, *ł*—łechtaczka *(clitoris)*, *mk*—międzykrocze, *o*—odbyt, *mp*—wejście do zatoki moczopłciowej, czyli przedsionka pochwy, *pp*—przedsionek pochwy, *npl*—napletek, *m*—moszna *(scrotum)*. *sz*—szew *(raphe)* moszny i międzykrocza, *ww*—wielkie wargi *(labia majora)*, *mw*—małe wargi sromne *(labia minora)*.

obok ostatniego, ale odeń, zdaje się, niezależnie. Oba przewody, Wolffa i Müllera, odgrywają u wyższych kręgowców ważną rolę w rozwoju ostatecznych przewodów płciowych.

Głuczoły płciowe (jajniki u samic, jądra u samców) powstają ze zgrubień mezodermy po obu stronach śródjelicia grzbietowego, z t. zw. płytek płciowych, o czem wspomnieliśmy już w tomie I. (str. 84.). Niezależnie od nich rozwijają się przewody płciowe: żeńskie z przewodów Müllera, męskie z pranercza (które wytwarza przyjądrze—*epididymis)* oraz z przewodu Wolffa. Przewody Müllera u samców, a pranercza i przewody Wolffa u samic tworzą różne części szczątkowe w przebiegu dróg płciowych. Z przewodów Wolffa powstają u samic szczątkowe t. zw. kanały Gartnera, z pranercza—szczątkowe nadjajniki i przyjajniki, a z przewodów Müllera u samców narządy szczątkowe w rodzaju t. zw. przysadek przyjądrza, czyli hydatid, lub t. zw. macicy męskiej, dosyć silnie rozwiniętej zwłaszcza u bydła i koni.

Interesujący też jest fakt, że podobnie jak wewnętrzne narządy płciowe, tak również i części zewnętrzne przedstawiają u ssaków z początku jednakowe dla obu płci zawiązki, które później dopiero różnicują się w dwóch odmiennych kierunkach. U obu płci występują: nieparzysty wzgórek płciowy, para fałdów płciowych i para wałków płciowych; pierwszy przechodzi u samca w prącie *(penis)*, u samicy w łechtaczkę *(clitoris)*; drugie tworzą u samca t. zw. ciała jamiste *(corpora cavernosa)* cewki moczowej, u samicy małe wargi sromne *(labia minora)*; wreszcie wałki płciowe tworzą u samców worek mosznowy *(scrotum)*, do ktorego powoli opuszczają się z jamy ciała jądra *(descensus testiculorum)*, a u samic — wielkie wargi sromne *(labia majora)*, otaczające srom *(vulva)*, czyli wejście do pochwy *(vagina)*. Załączone rys. 112. do 117. oraz ich objaśnienie bliżej tłumaczą te stosunki i wykazują homologię zewnętrznych części płciowych.

ROZDZIAŁ PIĄTY.

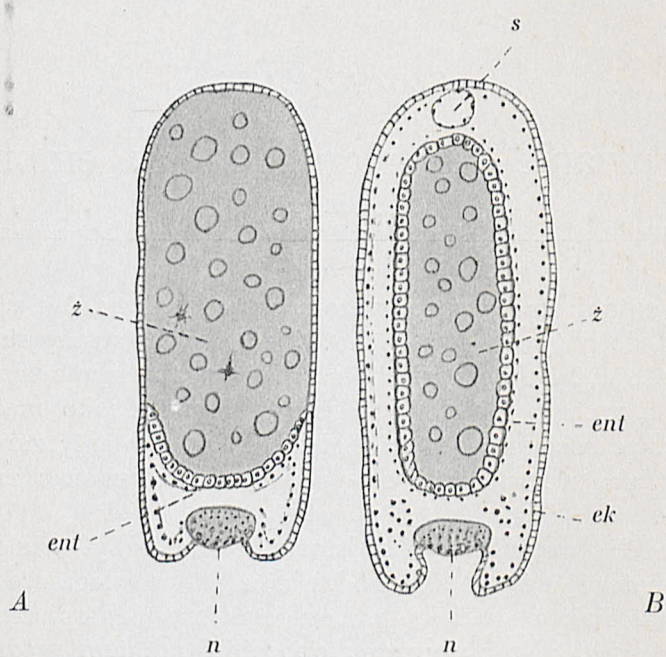
Odżywianie się płodu. Błony embryonalne.

Deutoplazma, nagromadzona w jaju, służy, jak wiemy, do odżywiania zarodka. Z jednej więc strony stanowi ona źródło energii dla różnych spraw fizyologicznych, zachodzących w zarodku, z drugiej wszakże, jako materyał bierny, przedstawia pewien balast, który elementy zarodkowe czynne, protoplazmatyczne muszą niejako usunąć, zrezorbować.

Jeżeli deutoplazmy jest stosunkowo niezbyt wiele, lub jeżeli natura jej jest tego rodzaju, iż łatwo ulega wessaniu i strawieniu, stosunki są prostsze; gdy zaś deutoplazma zachowuje się, że tak powiemy, oporniej i przytem w ogromnej jest nagromadzona ilości, przebieg rezorbcyi trwa dłużej oraz zachodzi w sposób bardziej złożony.

Oto kilka poczęści już nam znanych, a bardzo charakterystycznych przykładów zachowania się deutoplazmy. U owadów deutoplazma (rys. 118.) ze wszystkich stron zostaje obrośnięta entodermalną ścianką nabłonkową i to nasamprzód na stronie brzusznej, a stopniowo też z boków i na stronie grzbietowej. Ostatecznie deutoplazma jest w całości otoczona ścianką jelitową i stopniowo zostaje przez nią wessana. Pewna przytem ilość komórek (należących niewątpliwie do entodermy pierwotnej) ostaje się w żółtku i przyśpiesza jego rozdrobnienie oraz przeróbkę; są to t. zw. komórki pochłaniające żółtko, czyli witellofagi. U niektórych skorupia-

ków, np. u *Mysis*, entoderma wtórna tworzy pierwotnie dwie płytki boczne, niby dwie półrynienki, na brzusznej stronie ciała, bezpośrednio pod żółtkiem odżywczem (rys. 119.). Wkrótce atoli obie półrynienki zlewają się z sobą na środku brzusznej strony ciała, a, rozrastając się na boki i ku stro-



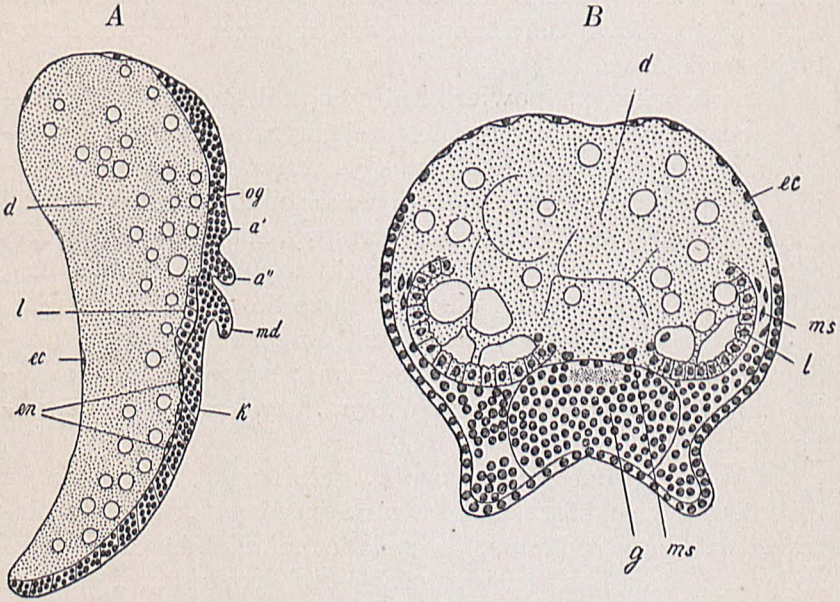
Rys. 118. Dwa stadya rozwoju jaja owadziego w przekroju poprzecznym. *A*—stadyum, w którem entoderma wtórna rozwinięta jest na brzusznej stronie żółtka odżywczego (deutoplazmy), *B*—stadyum, w którem żółtko jest ze wszystkich stron otoczone entodermą wtórną; *ek* — ektoderma, *ent* — entoderma wtórna, *n* — brzuszny łańcuch nerwowy, *s*—serce, *ż*—żółtko odżywcze. (Rys. schemat. oryg.)

nie grzbietowej, otaczają stopniowo dokoła deutoplazmę, która ulega zupełnemu wessaniu. Widzimy zatem, że wogóle w jajach meroblastycznych zwierząt bezkręgowych entoderma wtórna zupełnie otacza deutoplazmę, która wypełnia światło przewodu pokarmowego i tam ulega wessaniu.

Nader interesujące są koleje, jakie przechodzi żółtko odżywcze w jajach zwierząt kręgowych w związku z odżywia-

niem się zarodka wogóle i rozwojem t. zw. błon embryonalnych, występujących u wyższych gromad zwierząt kręgowych, owodniowców *(Amniota)*, czyli u gadów, ptaków i ssących.

Przypomnijmy sobie zdobyte już przez nas wiadomości o całkowitem, nierównomiernem brózdkowaniu i o gastrula-



Rys. 119. Dwa stadya rozwoju skorupiaka *Mysis chameleo*, *A*—przecięcie podłużne, strzałkowe, *B*—poprzeczne; *a'*, *a''*—zawiązki czułków 1. i 2 pary, *md*—zawiązek żuwaczki *(mandibula)*, *ec*—ektoderma, *g*—brzuszny łańcuch nerwowy, *d*—żółtko odżywcze, *en*—entoderma wtórna, *l*—entoderma wtórna, wytwarzająca tutaj głównie olbrzymie worki wątrobowe, *ms*—mezoderma, *k*—pasek zarodkowy w tyle poza 3. parą odnóży embryonalnych *(md)*. (Wedł. J. Nusbauma z Korschelta i Heidera)

cyi jaj płazów: tutaj roślinna część jaja obfitująca w deutoplazmę rozpada się, równie jak i zwierzęca, na blastomery, a kulki żółtka od pierwszej chwili zawarte są w protoplazmie owych blastomer. Ostatnie odznaczają się większymi, niż inne, rozmiarami i najdłużej otaczają jamę jelita od strony brzusznej (por. rys. 32., 49., 67., 68.) jako części entodermy

wtórnej, w której deutoplazma ulega stopniowemu wessaniu. Gdy zatem u płazów na brzusznej stronie ciała zarodka gromadzi się główna masa deutoplazmy wewnątrz wielkich blastomer entodermy, to u innych kręgowców, które posiadają jaja czysto meroblastyczne — u ryb, gadów i ptaków, zbiera się na brzusznej stronie jaja masa deutoplazmy początkowo wcale niezmieniona i nie ulegająca brózdkowaniu, a tylko stopniowo obrastana zzewnątrz przez wszystkie trzy listki zarodkowe.

Jak wiemy, na powierzchni owej kuli żółtka odżywczego spoczywa od strony grzbietowej tarczka zarodka, w której przedewszystkiem różnicują się listki zarodkowe, nasamprzód dwa pierwsze, a z kolei także i środkowy, który w swej części obwodowej tworzy dwie warstwy, zamykające przyszłą ostateczną jamę ciała; brzegi tarczki szybko obrastają całą kulę deutoplazmatyczną, tak iż kula żółtkowa zostaje wreszcie otoczona ektodermą, entodermą oraz znajdującą się między niemi dwuwarstwową mezodermą; bezpośrednio powleka kulę żółtkową entoderma wtórna, czyli przyszła nabłonkowa ścianka jelita.

W miarę dalszego rozwoju, grzbietowa, osiowa część zarodka, ta więc, która zawiera rurkę nerwową, strunę grzbietową oraz przyśrodkowe, podzielone na odcinki części mezodermy, coraz bardziej wydłużając się i rozrastając, unosi się jednocześnie ponad kulę żółtka, tak iż przyszła głowa oraz przyszła część ogonowa zarodka coraz bardziej oddzielają się i usamodzielniają, a i tułów coraz wyraźniej odcina się z boków. Możemy uzmysłowić to sobie w sposób następujący.

Wyobraźmy sobie wielką kulę; na górnym jej biegunie połóżmy dłoń grzbietem do góry, a następnie wraz z całą kulą pokryjmy ją suknem z podszewką. Sukno niech odpowiada listkowi zewnętrznemu wraz z warstwą ścienną mezodermy, podszewka—listkowi wewnętrznemu wraz z przylegającą do niej zzewnątrz warstwą trzewiową mezodermy, przestrzeń między suknem a podszewką wyobrażałaby jamę ciała, dłoń, leżąca bezpośrednio pod podszewką (entodermą), wypełnia jamę prajelita; część sukna z podszewką, pokrywająca

dłoń (jamę prajelita), to zarodek; kula, na której dłoń spoczywa, to deutoplazna. Wszystkie trzy listki występują więc i w zarodku i dokoła całej kuli deutoplazmy; pamiętać musimy tylko o tem, że w rzeczywistości, w okolicy linii środkowej zarodka, gdzie mezoderma tworzy odcinki mięśniowe (prakręgi), niema jamy ciała.

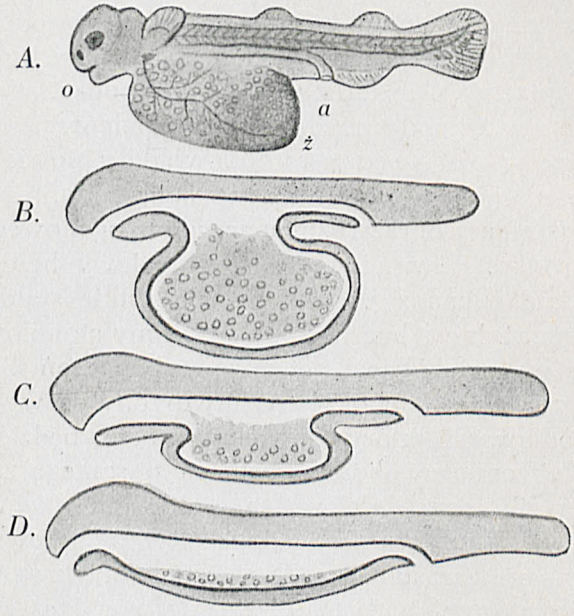
Z początku dłoń mało zajmuje miejsca pod podszewką i ściśle przylega do kuli—a więc ciało zarodka mało odcina się od deutoplazmy. Ale teraz drugą ręką podsuńmy sukno wraz z podszewką pod przednie końce palców i palce te unieśmy nieco w górę—będzie to odpowiadało głowie zarodka unoszącej się ponad kulą żółtka; to samo uczyńmy w tyle dłoni, a otrzymamy obraz różnicującego się ogonowego końca ciała zarodka. Również pod prawy i lewy brzeg dłoni podsuńmy fałd sukna z podszewką. Wszystkie sfałdowania owe, przednie, tylne i boczne, powiększajmy stopniowo, coraz bardziej je pogłębiając i podsuwając pod dłoń. Słowem, otrzymamy wreszcie fałd okrężny, utworzony ze wszystkich listków zarodkowych, który, powiększając się, będzie czynił coraz wolniejszem i swobodniejszem ciało samego zarodka. Fałd ten wrasta coraz dalej wgłąb, połączenie między jamą prajelita a żółtkiem zwęża się—jednakże tylko do pewnej granicy, bo fałd nie zarasta pośrodku, lecz pomiędzy jego wewnętrznymi brzegami pozostaje trwały otwór łączący jamę, wypełnioną żółtkiem, z jamą pokarmową zarodka. Otwór ten otrzymał nazwę otworu pępowinowego *(foramen umbilicale)*.

Tą drogą część żółtka * przechodzi stopniowo do jamy pokarmowej i tu zostaje wessana przez komórki entodermalne, służy więc zarodkowi za pokarm. W miarę jak żółtka ubywa, kula staje się coraz mniejszą, spłaszcza się; kiedy wreszcie całe żółtko przejdzie do przewodu pokarmowego zarodka i ulegnie wessaniu (o tem niżej), kula znika zupełnie, i zarodek od strony brzusznej staje się całkiem zamknięty.

To oddzielanie się ciała zarodka i usamodzielnianie się

* Rezorbcya żółtka odbywa się w znacznej mierze za pośrednictwem naczyń krwionośnych, obficie występujących na powierzchni pęcherza żółtkowego.

jego na powierzchni kuli żółtkowej widać najlepiej na jajach ryb, gdzie nie tworzą się żadne osłony (rys. 120.). Owa kula żółtka na brzusznej stronie ciała zarodka rybki nosi nazwę pęcherza żółtkowego *(Dotterblase)*, a przyglądając się coraz starszym stadyom rozwoju, np. zarodka pstrąga, spo-



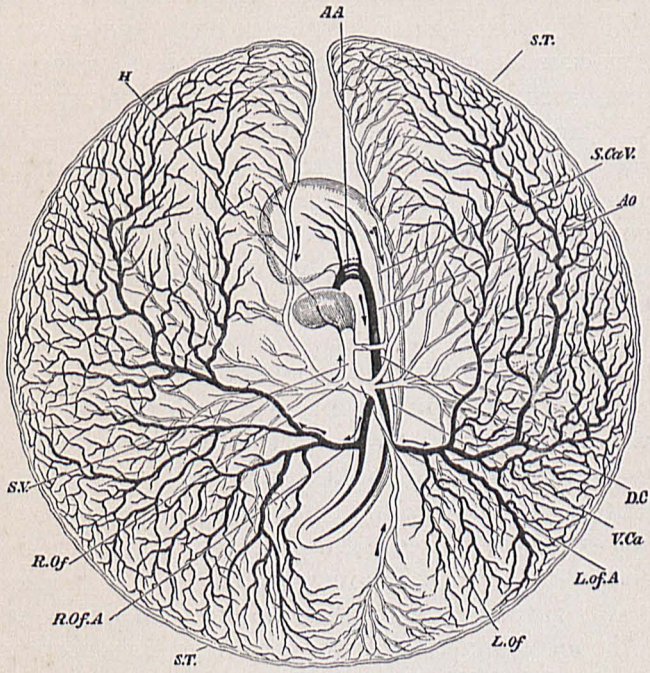
Rys. 120. Schemat wyobrażający zanikanie pęcherza żółtkowego u zarodka pstrąga. *A*—rybka w całości z obszernym pęcherzem żółtkowym na stronie brzusznej, *B,C,D*—przecięcia podłużne, strzałkowe przez zarodki coraz starszych stadyów rozwojowych, u których żółtko coraz bardziej ulega wessaniu; *ż* — pęcherz żółtkowy, *o* — otwór ustny, *a*—otwór odbytu. (Rys. oryg.)

strzegamy, jak ów pęcherz coraz bardziej się zmniejsza, spłaszcza i wreszcie znika zupełnie.

Streszczając powyższe ustępy, otrzymujemy następujący obraz zarodka: pęcherz żółtkowy otaczają wszystkie trzy listki zarodkowe, masa zaś żółtka jest pokryta bezpośrednio entodermą wtórną i za pośrednictwem otworu pępowinowego łączy się z cewkowatym przewodem pokarmowym, rozwija-

jącym się w obrębie ciała osiowej części zarodka, która unosi się ponad zwisającym na brzuchu pęcherzem.

Tu dodać jeszcze musimy, że na powierzchni pęcherza żółtkowego z pokrywającej go mezodermy powstają u kręgowców bardzo obfite naczynia, będące rozgałęzieniami głównych pni, zwanych tętnicami i żyłami żółtkowemi, *(arteriae et venae omphalo-mesentericae)*. W zarodku (rys. 121.) kurczęcia dwie główne tętnice żółtkowe wybiegają z tylnych rozgałęzień aorty *(R.Of.A, L.of.A)*, przenikają do jasnego pola



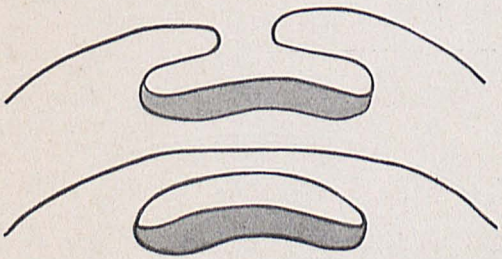
Rys. 121. Schemat krążenia na pęcherzu żółtkowym zarodka kurczęcia (w końcu 3. dnia wylęgu). Ciało zarodka (pośrodku) wraz z całem polem naczyniowem jest oddzielone od kuli żółtkowej i widziane od spodu. *H*—Serce, *AA*—łuki aorty, *Ao*—aorta grzbietowa, *L.of.A*—lewa i *R.Of.A*—prawa tętnica żółtkowa, *S.T*—zatoka brzeżna *(sinus terminalis)*, *L.of.*—lewa i *R.Of.*—prawa żyła żółtkowa, *S.V.*—zatoka żylna, *D.C*—przewody Cuviera, *S.Ca.V.*—górna i *V.Ca*—dolna żyła główna. Żyły są narysowane jasno, tętnice czarno. (Wedł. F. M. Balfoura)

okołozarodkowego, a stąd do t. zw. pola naczyniowego na pęcherzu żółtkowym, biegnąc w mezenchymie pomiędzy entodermą wtórną a trzewiową warstwą mezodermy. Tętnice te rozpadają się na całą sieć naczyniek włoskowatych, które na obwodzie pola naczyniowego ograniczone są naczyniem okrężnem, zwanem zatoką brzeżną *(sinus terminalis, S.T.)*. Z naczyniek włoskowatych krew zbiera się w kilku żyłach (przednich, bocznych i tylnych), które łączą się z każdej strony znów w jedną główną żyłę żółtkową *(R.Of, L.of)*, uchodzącą do tylnego końca serca *(H)*. Owo krążenie krwi na pęcherzu żółtkowym, niejako poza główną, osiową częścią ciała zarodka, czyli krążenie pozazarodkowe, które napotykamy u wszystkich kręgowców-owodniowców *(Amniota)*, pod dwoma względami posiada doniosłe znaczenie fizyologiczne.

Pierwszym jest ten, że naczyńka włoskowate rozpościerają się na obszernej powierzchni pęcherza żółtkowego, a więc krew w nich zawarta łatwo może pochłaniać tlen i dostarczać go zarodkowi. Szczególnie łatwem jest to u zarodków ryb, u których powierzchnia pęcherza styka się ze środowiskiem wodnem. Wzgląd drugi polega na tem, że naczyńka krwionośne pęcherza żółtkowego mają także znaczenie odżywcze dla zarodka. Albowiem żółtko, znajdujące się bezpośrednio pod listkiem entodermy, ulega najwcześniej przeróbce na istotę mniej lub więcej ciekłą, która dostaje się do naczyń krwionośnych, rozpostartych w blizkiem sąsiedztwie, bo pod listkiem trzewiowym mezodermy; stąd przechodzi ono do obiegu krwi całego zarodka, służąc za pożywienie szybko rozmnażającym się komórkom embryonalnym. W ten sposób żółtko w dwojaki sposób bywa wchłaniane i rezorbowane przez tkanki zarodka: w części przez otwór pępowinowy dostaje się ono do światła rozwiniętego już jelita zarodka, gdzie ulega strawieniu i wessaniu, w części zaś na całym obwodzie pęcherza żółtkowego zostaje wsysane przez jego naczyńka włoskowate.

U zwierząt ssących, gdzie deutoplazmy jest względnie bardzo mało, na brzusznej stronie zarodka również formuje się pęcherz żółtkowy—co prawda stosunkowo bardzo mały—

a nadto rozwijają się tu także tętnice, żyły i naczyńka włoskowate, najzupełniej odpowiadające układowi krwionośnemu w jajach meroblastycznych, np. u gadów i ptaków. Rzecz naturalna, że rola odżywcza tych tworów dla zarodków zwierząt ssących jest nieznaczna, albowiem płód ssaków, rozwijający się w łonie matki, czerpie pokarm głównie z jej krwi. Pomimo to wszakże pęcherz żółtkowy oraz odpowiednie naczynia rozwijają się w jajach ssaków, podobnie jak u gadokształtnych *(Sauropsida)*, co w znacznej mierze jest tylko pozostałością stosunków rodowych, gdyż, jak wiemy, ssaki, według wszelkiego prawdopodobieństwa, rozwinęły się z form, zbliżonych do dzisiejszych gadów, a więc posiadały niegdyś jaja meroblastyczne, obfitujące w żółtko, jak to dziś jeszcze



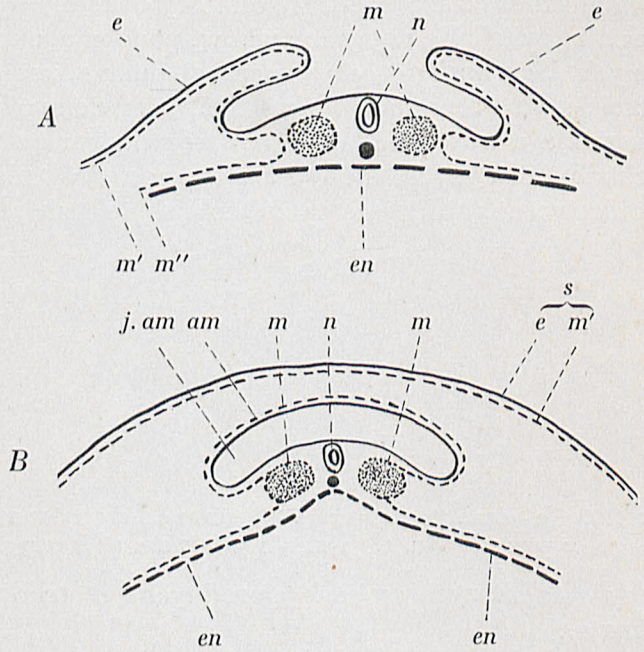
Rys. 122. Schemat zrastania się brzegów zdwojenia fałdzistego w przekroju. Objaśnienie w tekście. (Rys. oryg.)

znajdujemy u najniższych ssaków jajorodnych—u stekowców *(Monotremata)*.

Doniosłe znaczenie w życiu płodu mają u wyższych kręgowców t. zw. błony, czyli osłony zarodkowe: owodnia *(amnion)*, omocznia *(allantois)* i błona surowicza *(serosa)*. Występują one tylko u kręgowców wyższych, gadów, ptaków i ssących, zwanych z tego powodu, jak już wiemy, owodniowcami *(Amniota)*, w przeciwstawieniu do niższych kręgowców, ryb i płazów, czyli bezowodniowców *(Anamnia)*.

Kiedy zarodek jest w stadyum tarczy podłużnej o podgiętych już brzegach, przednim, tylnym i bocznymi (początki odcinania się osiowej części zarodka), ektoderma wraz z przylegającym do niej ściennym listkiem mezodermy tworzy w kierunku nazewnątrz pewne fałdy (rys. 122., 123. *A*; 124., 125.

ak, *af)* poza obwodem osiowej części zarodka, t j. poza obrębem owych sfałdowań wszystkich trzech listków zarodkowych, które, podginając się pod zarodek, służą do odcięcia go od kuli żółtka. Z początku rozróżnić możemy fałd kolisty przedni (rys. 125. *vaf)*, fałd kolisty tylny *(haf)*, i fałdy boczne (rys. 124. *af)*, a wszystkie zlewają się niebawem w jeden

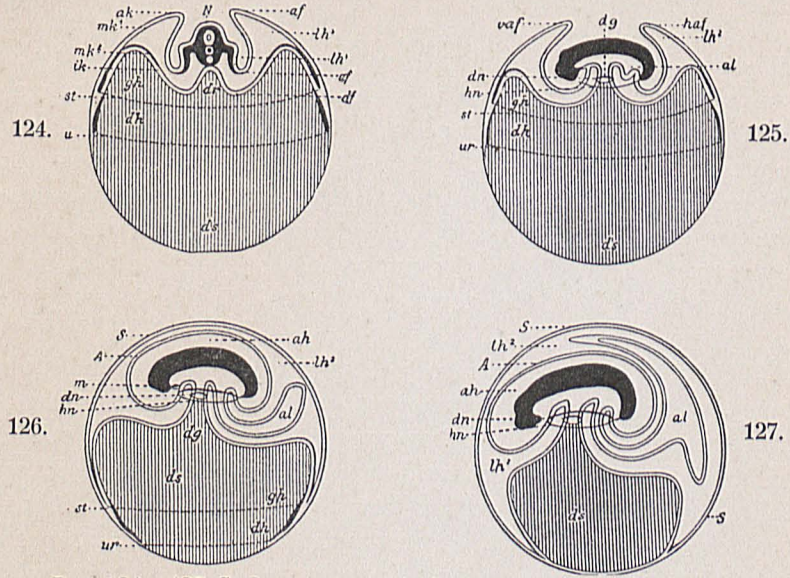


Rys. 123. Schemat powstawania owodni i błony surowiczej, w przekroju poprzecznym przez zarodek. *A*—stadyum wcześniejsze, *B*—późniejsze; *am*—owodnia, *j. am*—jama owodni, *e*—ektoderma, *en*—entoderma, *m*—przyśrodkowa część mezodermy, *m'*—listek ścienny, *m''*—listek trzewiowy mezodermy, *n*—rurka nerwowa, *s*—błona surowicza. (Oryg.)

ogólny fałd okrężny, biegnący dokoła, brzegiem osiowej części zarodka.

W dalszym biegu rozwoju brzegi fałdu okrężnego rozrastają się nazewnątrz ku stronie grzbietowej i ku sobie, ku linii środkowej, tym sposobem coraz bardziej pokrywając zarodek od strony grzbietowej; otwór ograniczony brzegami okrężnego, wciąż rozrastającego się fałdu staje się coraz węż-

szy. Wreszcie brzegi fałdu zupełnie się z sobą zrastają, zlewają, całkowicie pokrywając zarodek od strony grzbietowej (rys. 122., 123. *B*, 126., 127.). W ten sposób nad grzbietową



Rys. 124.—127. Schemat przecięć poprzecznych (124) i podłużnych (125—127) przez zarodek kurczęcia z trzeciego (124, 125), z początku piątego (126) oraz z siódmego dnia rozwoju (127); *ak*—ektoderma, *af*—fałd owodni, *vaf, haf, af*—przedni, tylny, boczny fałd owodni, *A*—owodnia *(amnion)*, *ah*—jama owodni, *al*—omocznia, *dr*—rów jelitowy, *dg*—przewód żółtkowy, *df*—fałdy jelitowe, *dn*—pępowina jelitowa, *dh*—pole żółtkowe pomiędzy liniami kropkowanemi *st* i *ur*; *ds*—pęcherz żółtkowy, *gh*—pole naczyniowe, *hn*—pępowina skórna, *ik*—wewnętrzny listek zarodkowy, *lh*—jama ciała, *lh*¹—jej część zarodkowa i *lh*²—pozazarodkowa, *mk*—mezoderma, *mk*¹—jego listek ścienny i *mk*²—trzewiowy, *N*—cewka nerwowa, *S*—błona surowicza *(serosa)*, *st*—zatoka brzeżna *(sinus terminalis)*, *ur*—brzeg listków zarodkowych, obrastających kulę żółtka.

stroną osiowej części zarodka z pierwotnego sfałdowania powstaje zdwojona osłona.

Po zlaniu się brzegów sfałdowania, jego listek zewnętrzny znów oddziela się od wewnętrznego (rys. 122. u dołu, 123. *B*, 126.), skąd powstają dwie blaszki: zewnętrzna i wewnętrzna. Ponieważ zaś w sfałdowaniu uczestniczyły dwie ściśle

przylegające do siebie warstwy listków zarodkowych, ektoderma i ścienny listek mezodermy, więc ze zrośnięcia się i następnie rozdzielenia obu części fałdzistego zdwojenia powstają dwie osłony otulające zarodek: 1° osłona wewnętrzna (rys. 123. *am* oraz 126.—127. *A)*, złożona zzewnątrz ze ściennego listka mezodermy, a wewnątrz z ektodermy, a więc dwuwarstwowa i przechodząca bezpośrednio w osiową część ciała zarodka—jest to owodnia *(amnion)*, oraz 2° osłona zewnętrzna (rys. 123. *s*, 126.—127. *S)*, złożona zzewnątrz z ektodermy, wewnątrz zaś również ze ściennego listka mezodermy, a przechodząca w obwodową, a więc pozazarodkową część całego jaja i okrywająca pęcherz żółtkowy; ta dwuwarstwowa osłona zewnętrzna nosi nazwę błony surowiczej *(serosa)*.

Owodnia pokrywa zarodek zrazu tylko od strony grzbietowej, w miarę zaś jak jama jej wypełnia się cieczą surowiczą, czyli płynem owodniowym *(liquor amnii)*, podchodzi swą podstawą w znacznej części i pod brzuszną stronę ciała zarodka, niemal aż do otworu pępowinowego, tak iż wreszcie zarodek prawie ze wszystkich stron jest osłonięty owodnią i skąpany w płynie owodniowym. Podczas wypełniania się jamy owodni płynem ścianka jej staje się kurczliwą (w jej warstwie mezodermalnej wytwarzają się pojedyńcze włókna kurczliwe), a od piątego dnia wylęgu pisklęcia wykonywa ruchy rytmiczne (mniej więcej dziesięć skurczów i rozkurczów w ciągu minuty).

Błona surowicza *(serosa)* występuje z początku tylko w obrębie owodni i osłania zarodek tylko od strony grzbietowej, jak daleko sięga rozszczepienie mezodermy na listek ścienny i trzewiowy (rys. 124.—127.). W miarę wszakże jak mezoderma obrasta dokoła całe żółtko i rozszczepia się na całej rozciągłości na listek ścienny i trzewiowy, błona surowicza, utworzona, jak wiemy, z ektodermy (zzewnątrz) i ściennego listka mezodermy (od wewnątrz), otacza stopniowo całą kulę żółtkową, przylegając do wewnętrznej powierzchni błony żółtkowej. Rzecz naturalna, że wraz z rozwojem tych zjawisk zmieniają się też stosunki w osłonach samego pęcherza żółtkowego, bo gdy początkowo deu-

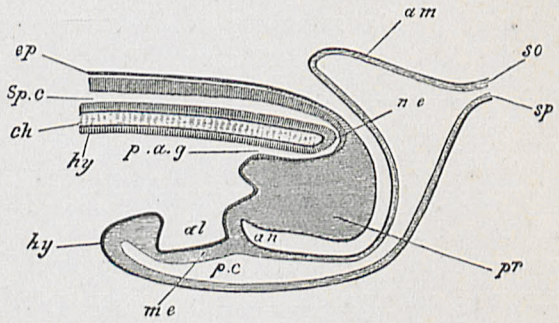
toplazma jest otoczona wszystkimi trzema listkami zarodkowymi, to w miarę występowania błony surowiczej na całej powierzchni jaja (pod błoną żółtkową), pęcherz żółtkowy otaczają bezpośrednio już tylko entoderma oraz trzewiowy listek mezodermy.

Ta cała okolica brzusznej strony osiowej części zarodka, gdzie w samym środku znajduje się otwór pępowinowy, a na obwodzie jego podstawowa część fałdu owodniowego przechodzi w ściankę ciała zarodka, nosi nazwę pępowiny skórnej (okolica ta objęta jest czarną linią i oznaczona literami *hn* na rys. 126. i 127.). W miarę jak żółtko się zużywa i całkowicie wreszcie ulega rezorbcyi, pęcherz żółtkowy znika, otwór pępowinowy zamyka się, a i cała pępowina skórna zarasta; ścianka zarodka zamyka się więc zupełnie od strony brzusznej.

Proces analogiczny zamykaniu się ciała zarodkowego na stronie brzusznej odbywa się też i w jajach ryb, gdzie jednak, z powodu braku owodni i błony surowiczej, wszystko zachodzi w sposób bez porównania prostszy. Tutaj bowiem, jak wiemy, cała masa żółtka jest otoczona ekto i entodermą oraz obydwoma listkami mezodermy, a pęcherz żółtkowy zmniejsza się i zanika wprost wskutek rezorbcyi żółtka; chwila ostatecznego zaniku pęcherza żółtkowego odpowiada tu niejako momentowi zarośnięcia u gadów i ptaków pępowiny skórnej i zupełnego zamknięcia się zarodka od strony brzusznej.

U gadów i ptaków (a jak zobaczymy niżej, także u ssących) jeszcze przed zamknięciem się pępowiny skórnej tworzy się na tylnym końcu ciała zarodka nowy fałd — omoczni a *(allantois)*. Jest to wypuklina końcowej części ścianki embryonalnego przewodu pokarmowego, czyli przyszłego t. zw. steku *(cloaca)*, złożona z warstwy entodermy (od wnętrza) i z trzewiowego listka mezodermy (zzewnątrz; rys. 126. — 128. *al)*. Wypuklina ta rozrasta się pomiędzy owodnią a błoną surowiczą poza obrębem właściwego ciała zarodka, czyli grzbieto-osiowej części jaja. Omocznia pojawia się u zarodka pisklęcia już w końcu drugiego dnia rozwoju. Na ślepym, obwodowym końcu swym rozszerza się bardzo prędko w postaci pęcherza, część zaś początkowa, podstawowa omoczni,

przechodząca w ściankę steku, zwęża się nakształt łodyżki (p. rys. 125.—127. *al*). Pęcherz omoczni, wrastając pomiędzy pęcherz żółtkowy *(ds)*, owodnię (*A*) a błonę surowiczą *(S)*, ulega spłaszczeniu (rys. 127. *al* i 129. ALC), zdwaja się i jako błona zdwojona rozciąga się na znacznej przestrzeni tuż pod błoną surowiczą (w zarodkach ptaków głównie pod prawą połową ostatniej).



Rys. 128. Schemat przecięcia podłużnego, grzbietobrzusznego przez tylny koniec ciała zarodka kurczęcia w czasie pojawiania się pierwszego śladu omoczni *(al)*. *ep*—Ektoderma, *Sp.C*—cewka nerwowa, łącząca się zapomocą przewodu nerwo-jelitowego *ne* z końcową częścią jelita *p.a.g.*; *pr.*—tylny koniec smugi pierwotnej, przez którą ten przewód przechodzi, *ch*—struna grzbietowa, *hy*—entoderma wtórna (nabłonkowe wysłanie jelita), *al*—omocznia *(allantois)*, *me*—mezoderma, *an*—miejsce, gdzie niebawem utworzy się odbyt, *am*—owodnia; *so*—ektoderma wraz z ściennym listkiem mezodermy (błona surowicza), *sp*—entoderma wtórna wraz z trzewiowym listkiem mezodermy, bezpośrednio pokrywające kulę żółtkową; *p.c*—przestrzeń pomiędzy *sp* a owodnią *(am)*, dokąd wrośnie niebawem zawiązek omoczni *(al)*. (Wedł. F. M. Balfoura)

Pod względem fizyologicznym omocznia ma podwójne znaczenie. W zarodku, podobnie jak i w ustroju dorosłym, odbywa się ustawiczna przemiana materyi; najważniejszy jej produkt, mocz, zawierający mocznik i inne związki, będące wynikiem odnośnych procesów chemicznych, musi być z ustroju zarodka wydalony; otóż zbiera się on w pęcherzu omoczni, skąd nazwa tego narządu. Nadto w ściankach omoczni obficie są rozwinięte naczynia krwionośne, które, ze względu na powierzchowne położenie i znaczną powierzchnię omoczni, słu-

żą do wymiany gazów, spełniając czynność oddechową (jak w części również naczynia pęcherza żółtkowego).

Wszystkie trzy opisane twory, owodnia, błona surowicza i omocznia, należą do kategoryi prowizorycznych, czyli istniejących czasowo. Pod koniec okresu rozwojowego marnieją one coraz bardziej i wreszcie przed wykluciem się pisklęcia zanikają. W szczególności u zarodków ptaków omocznia odgrywa także niemałą rolę w sprawie rezorbcyi białka jajowego, którego ilość, w miarę rozwoju płodu, coraz bardziej maleje.

Poznawszy błony zarodkowe gadokształtnych, łatwo już zrozumiemy odnośne stosunki u ssaków, gdzie również występują wszystkie trzy twory, w zasadzie rozwinięte w sposób podobny. Tu wszakże ze względu na to, że płód rozwija się w łonie matki i żywi się sokami, pochodzącymi z jej krwi, a żółtka jest nadzwyczaj mało, rozwój owych błon embryonalnych jest odmienny, w przystosowaniu do odmiennych warunków odżywiania się płodu.

W jaju zwierząt ssących występują nietylko owodnia, błona surowicza i omocznia, ale, jak powiedzieliśmy, pojawia się także pęcherz żółtkowy, opatrzony naczyniami krwionośnemi; wobec jednak prawie zupełnego braku deutoplazmy, pęcherz ten nie jest wypełniony żółtkiem, lecz przeważnie płynem surowiczym, a naczynia krwionośne nie mają tu żadnego niemal znaczenia. Dziwne to zjawisko, t. j. zupełnie niemal bezcelowe występowanie pewnych narządów płodowych, jest na pierwszy rzut trudno zrozumiałe ze stanowiska teleologicznego, jednakże w świetle morfologii porównawczej staje się jasne.

Przypomnijmy sobie bowiem, iż mamy wszelkie podstawy do przypuszczenia, że ssaki w swym rozwoju rodowym pochodzą od kręgowców, zbliżonych do dzisiejszych gadów, a więc od istot jajorodnych; opatrzonych jajami meroblastycznemi, które bardzo obfitowały w deutoplazmę. Dowodzi tego już sam sposób brózdkowania jaja i przebiegu gastrulacyi; dalej, wspomniana obecność pęcherza żółtkowego i naczyń krwionośnych żółtkowych, podobnych do tychże narządów w układzie naczyniowym gadokształtnych; następnie,

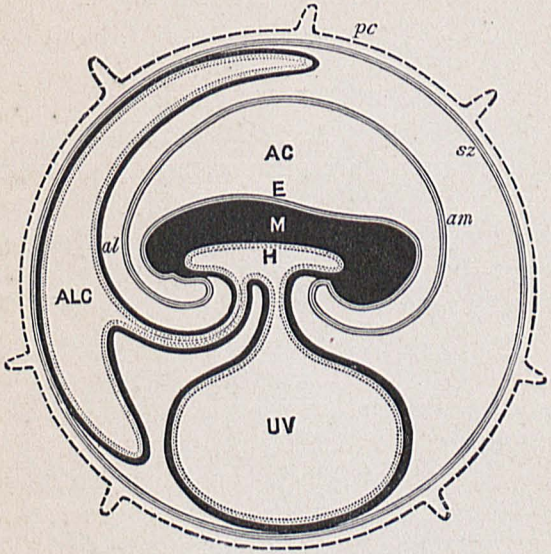
fakt, iż najniższe ssaki są jajorodne i mają jaja meroblastyczne, podobnie zbudowane, jak gadzie, przyczem ich pęcherz żółtkowy jest istotnie wypełniony żółtkiem, a naczynia żółtkowe spełniają takąż rolę, jak w jajach gadów lub ptaków. Dowodzi tego także okoliczność, iż zwierzęta, stanowiące ogniwo łączne pomiędzy stekowcami a ssakami wyższymi, torbacze *(Marsupialia)*, mają jaja opatrzone większym pęcherzem żółtkowym, niż wyższe ssaki, a co najważniejsza, nie mają jeszcze swoistych przystosowań, służących do przytwierdzenia płodu do ścianki macicy w celach odżywczych, urządzeń, które występują dopiero u wyższych ssaków, gdzie ulegają przytem stopniowo u coraz wyższych rzędów coraz większej złożoności i udoskonaleniu.

Powstawanie błon embryonalnych u ssaków, np. u królika, odbywa się z początku w sposób bardzo podobny do sposobu tworzenia się ich u gadów lub ptaków. Jajo ssaka jest otoczone błoną, która nosi nazwę osłony przezroczystej *(pellucida)*. W miarę rozwoju i wzrostu jaja, błona owa cieńczeje i tworzy bardzo subtelną, cieniutką błonkę, noszącą odtąd miano prakosmówki *(prochorion*, rys. 129. *pc)*; u królika około 5.—7. dnia rozwoju, kiedy jajo dorasta średnicy 6 mm. (pierwotna średnica jaja wynosi 1·5 mm.), na powierzchni jego występuje już delikatna prakosmówka, przylegająca do błony śluzowej macicy. Tu już odrazu możemy zaznaczyć, że, kiedy pierwotnie jajo przylega tylko do błony śluzowej macicy i łatwo może być od niej oderwane bez uszkodzenia, to w miarę dalszego rozwoju zrasta się z nią coraz silniej, tak iż wreszcie niepodobna oderwać go bez znacznego uszkodzenia. Kiedy tarczka zarodkowa, z początku okrągła, wydłuży się i przybierze postać nieco biszkoptowatą, osiowa część zarodka, czyli właściwe ciało zarodkowe, unosi się nieco i odcina od reszty jaja, czyli od części pozazarodkowej, podobnie jak embryo ptasi unosi się i odcina ponad kulą żółtkową.

Niebawem na pozazarodkowej części jaja, w której, zarówno jak i w części osiowej, znajdują się już wszystkie trzy listki zarodkowe, pojawia się tuż poza obwodem ciała zarodka fałd okrężny, utworzony przez ektodermę i przylega-

jącą do niej ścienną warstwę mezodermy — jest to okrężny fałd owodni *(amnion)*, podobny do tegoż fałdu u ptaków.

Fałd ten rośnie w kierunku linii środkowej grzbietu, ponad ciało zarodka; brzegi fałdu schodzą się i zrastają, a ponieważ fałd przedstawia zdwojenie, powstają dwie błony— zewnętrzna, czyli surowicza *(serosa*, rys. 129. *sz)*, i we-



Rys. 129. Schemat podłużnego przekroju przez zarodek ssaka wraz z błonami embryonalnemi. *pc*—Błona przezroczysta *(zona pellucida)* jaja wraz z kosmkami, czyli prakosmówka *(prochorion); sz*—błona surowicza *(serosa)*; E—ektoderma zarodka; *am*—owodnia *(amnion)*; AC—jama owodni; M—mezoderma zarodka; H—entoderma (wtórna) zarodka, czyli wysłanie nabłonkowe jelita; UV—pęcherz żółtkowy; ALC—jama omoczniowa; *al*—omocznia *(allantois)*. (Wedł. Turnera)

wnętrzna—owodnia *(amnion, am)*, przyczem nasada ostatniej przechodzi w ciało zarodka, błona zaś surowicza otacza zarodek od strony grzbietowej i przechodzi nadto na całą resztę jaja, t. j. na jego część pozazarodkową.

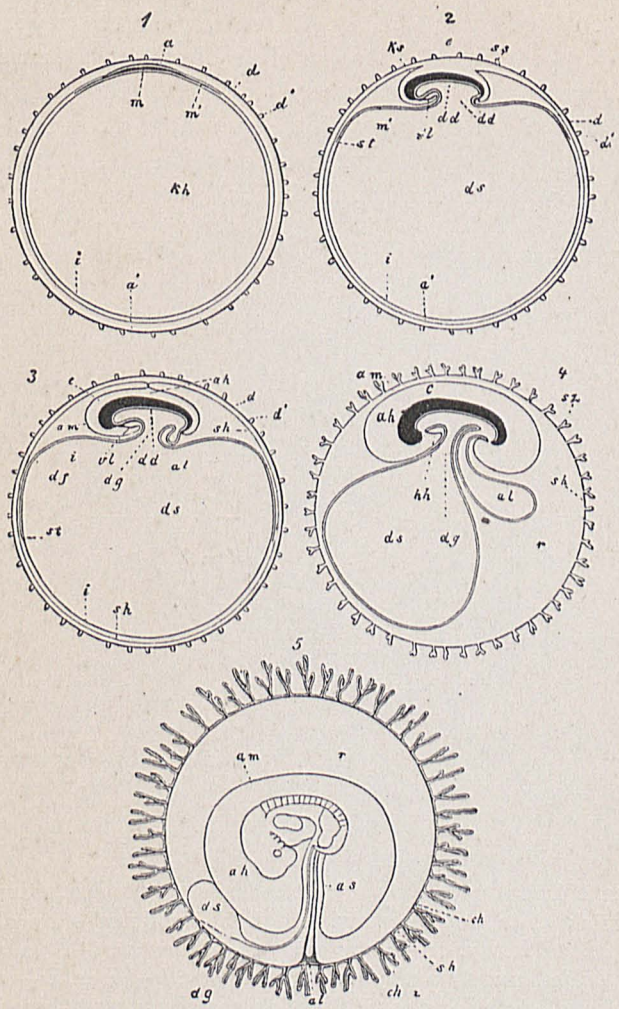
Do tej chwili wszystko odbywa się w sposób, w zasadzie podobny do tego, co zachodzi w jaju ptasiem. Odtąd jednak występują już pewne różnice. Wskutek nader obfitego

wydzielania się u ssaków płynu owodniowego *(liquor amnii)*, owodnia ich znacznie się powiększa i silnie podrasta pod brzuszną powierzchnię ciała zarodka, przechodząc mniej więcej pośrodku brzusznej jego strony w jego ciało — w miejscu, odpowiadającem brzusznej pępowinie skórnej u zarodków gadzich i ptasich. Ta część owodni, która przechodzi w ściankę brzusznej strony zarodka, tworzy jakby rodzaj wydłużonej cewy, t. zw. łodyżkę owodni *(Amnionstiel*, rys. 130. *5. as)*.

Jednocześnie zachodzą i inne bardzo ważne zmiany. Pozazarodkowa część jaja, otoczona bezpośrednio entodermą, i wypełniona płynem surowiczym, a odpowiadająca pęcherzowi żółtkowemu, zmniejsza się szybko i tworzy niewielki pęcherzyk, połączony z zarodkiem w okolicy homologicznej do otworu pępowinowego u ptaków lub gadów zapomocą długiego zwężonego przewodu—łodyżki pęcherza żółtkowego (rys. 130. *4. 5. dg)*.

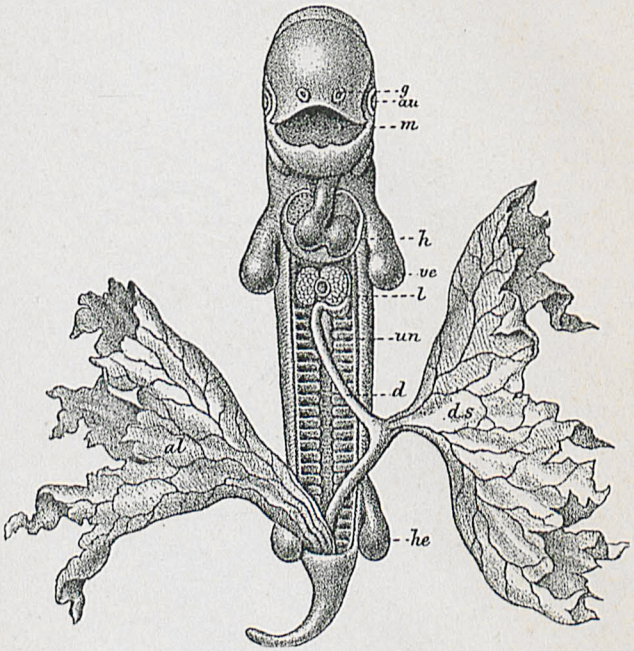
Wreszcie i tutaj powstaje omocznia *(allantois)* w podobny sposób, jak u gadów i ptaków, t. j. jako wypuklina najbardziej tylnej części ścianki jelita (t. zw. steku), złożona z entodermy i trzewiowej warstwy mezodermy. Wypuklina ta, zwężona u początku swego, rozszerza się na obwodzie, przenika wszędzie pomiędzy pęcherz żółtkowy, błonę surowiczą i owodnię, bardzo się rozrasta i spłaszcza, a wreszcie ze wszystkich stron otacza zarodek jako błona zdwojona, przyczem na całym obwodzie jaja zrasta się z błoną surowiczą, a tylko wązką częścią podstawową — łodyżką omoczniową—przechodzi w ciało zarodka. To połączenie zwężonej nasady omoczni ze ścianką steku, a także związek pęcherza żółtkowego z jelitem zarodka widać na rys. 131. *(al, ds, d)*.

Jak widzieliśmy, podstawowe zwężone części wszystkich trzech błon płodowych łączą się z ciałem zarodka w jednem miejscu—w okolicy brzusznej pępowiny skórnej. A ponieważ owodnia ssaków bardzo silnie podrasta dokoła pod brzuszną stronę ciała zarodka i otacza tutaj zzewnątrz nasadę omoczni i pęcherza żółtkowego, więc wskutek tego ścianka łodyżki owodni obejmuje łodyżki dwóch pozostałych błon



Rys. 130. Schematy przecięć podłużnych przez zarodek ssaka w coraz późniejszych stadyach rozwoju, ilustrujące rozwój błon embryonalnych i sznura pępowinowego. Na rys. *1.*—*4.* ciało zarodka zaznaczone jest tylko jako czarna smuga. *d*—Błona żółtkowa *(zona pellucida)*, *d'*—jej kosmki; *sh*—błona surowicza; *ch*—kosmówka, *chz*—jej kosmki; *am*—owodnia, *as*—łodyżka owodni otaczająca zzewnątrz sznur pępowinowy, *ks*, *ss*—głowowy i ogonowy fałdy owodni; *a*—ektoderma, *a'*—ektoderma w okolicy pozazarodkowej; *m*—mezoderma, *m'*—mezoderma w okolicy pozazarodkowej; *dd*—entoderma (wtórna), *i*—entoderma w okolicy pozazarodkowej; *df*—pole naczyniowe, *st*—zatoka brzeżna; *kh*—jama pęcherza przekształcająca się później na pęcherz żółtkowy, *ds*—pęcherz żółtkowy, *dg*—łodyżka (przewód) pęcherza żółtkowego; *al*—omocznia; *e*—zarodek, *r*—przestrzeń między kosmówką a owodnią, czyli pozazarodkowa część jamy ciała, wypełniona cieczą surowiczą; *vl*—brzuszna ścianka ciała. (Wedł. A. Köllikera)

płodowych (por. rys. 130. 5.). W ten sposób tworzy się sznur, wybiegający z brzusznej strony ciała zarodka i łączący go ze ścianką jaja, a złożony z trzech cewek, z których dwie—łodyżka omoczni oraz przewód pęcherza żółtkowego—są zawarte w trzeciej, czyli łodyżce owodni. Jest to t. zw. sznur pępowinowy *(funiculus umbilicalis)*. W sznurze tym pojawia



Rys. 131. Zarodek psa w 25. dniu rozwoju, rozprostowany i sześciokrotnie powiększony, widok z przodu. *d*—Cewa jelitowa, *ds*—pęcherz żółtkowy, *al*—omocznia, *un*—pranercze, *l*—dwa płaty wątrobowe, *ve*, *he*—przednia i tylna para odnóży, *h*—serce, *m*—otwór ustny, *au*—oko, *g*—dołki węchowe. Zarodek został wyjęty z owodni i kosmówki, a przednia ścianka jego jest w części usunięta, wskutek czego brzuszna pępowina skórna uległa zniszczeniu. (Wedł. Th. Bischoffa)

się niebawem galaretowata tkanka (t. zw. śluz Whartona), spajająca wszystkie trzy składniki w jedną całość, a nadto przebiegają w nim dwie tętnice pępowinowe i jedna żyła pępowinowa *(arteriae umbilicales et vena umbilicalis)*. Zapomocą owego sznura i ścianek jaja embryo, jak zaraz zobaczymy, przytwierdza się do ścianki macicy, a naczynia pę-

powinowe służą do wymiany soków pomiędzy płodem a matką, czyli do odżywiania płodu.

Dotychczas wiemy tylko, że sznur pępowinowy, który wybiega z tej okolicy ścianki brzusznej zarodka, gdzie w przyszłości u zwierzęcia dorosłego znajduje się t. zw. pępowina *(umbilicus)*, dochodzi do ścianki jaja. Przypomnimy tutaj, że owa ścianka jaja składa się pierwotnie z prakosmówki. Lecz później z prakosmówką zrasta się błona surowicza, a z ostatnią zlewa się z kolei szeroko rozrastająca się omocznia; w miarę zaś tego prakosmówka rozrywa się i zanika, a błona powstała ze zrostu błony surowiczej z omoczną nosi odtąd nazwę kosmówki *(chorion)*. Do tej to właśnie kosmówki, stanowiącej odtąd ściankę jaja, dochodzi sznur pępowinowy. Kosmówka jest bardzo obficie unaczyniona, a to dzięki temu, że w skład jej wchodzi omocznia ze swą siecią licznych naczyń krwionośnych, rozpostartych w jej warstwie mezodermalnej, a będących rozgałęzieniami głównych pni sznurka pępowinowego. U wyższych ssaków kosmówka tworzy liczne palcowate, proste lub rozgałęzione, wypuklinki, t. zw. kosmki, obficie unaczynione (rys. 130. *2.—5. ch)*. Tylko w jajach stekowców i torbaczy niema kosmków, a zewnętrzna powierzchnia jaja jest gładka.

W rozwoju kosmówki i wogóle w sposobie przytwierdzenia płodu do ścianki macicy, wewnątrz której on się rozwija, rozróżniamy u ssaków rozmaite typy, właściwe poszczególnym grupom tych zwierząt i wykazujące coraz większy stopień komplikacyi i coraz wyższy stopień doskonałości. Zanim przystąpimy do rozpatrzenia tego przedmiotu, jeszcze raz rzućmy okiem na skład ścianki jaja i przez pewne porównanie postarajmy się dobrze zrozumieć te stosunki.

Otóż zarodek jest ze wszystkich stron otoczony owodnią, połączoną z brzuszną powierzchnią jego ciała za pośrednictwem cewkowatej łodyżki, a cewka ta obejmuje wązką łodyżkę coraz bardziej malejącego pęcherza żółtkowego oraz łodyżkę omoczni. Ostatnia, będąc na obwodzie znacznie rozszerzona i spłaszczona, otoczyła już zdwojoną błoną cały zarodek wraz z owodnią i zrosła się z błoną surowiczą w kosmówkę *(chorion)*. Przypomnijmy sobie także, że owodnia,

wskutek coraz obfitszego wypełniania się płynem, rozrasta się tak dalece, iż bezpośrednio przylega do wewnętrznej powierzchni kosmówki.

Tutaj użyjmy porównania. Znacie wszyscy szklany kałamarz szkolny, którego brzeg zagina się do wnętrza w postaci długiej, zwężonej szyjki. Wyobraźcie sobie taki kałamarz zupełnie kulisty (a nie z dnem płaskiem), zaopatrzony w ową szyjkę, wpukloną do wnętrza. Owińcie ten kulisty kałamarz podwójną kartką bibuły i część jej wtłoczcie wgłąb szyjki; wszystko to wreszcie okryjcie zzewnątrz płótnem, aby nieprzerwaną stanowiło powłokę. Przedstawcie sobie teraz, że ścianka kulistego kałamarza odpowiada pęcherzowi owodni, wpuklona szyjka — łodyżce owodni, bibuła — omoczni, część bibuły zawarta wewnątrz szyjki szklanej — łodyżce omoczni, wreszcie płótno na wierzchu — błonie surowiczej, przyczem kartka bibuły wraz z zespolonem z nią płótnem wyobrażałaby to, co razem nosi nazwę kosmówki. Pomyślcie sobie dalej, że między bibułą wtłoczoną do szyjki a wewnętrzną powierzchnią ostatniej biegnie wąziutka rureczka ślepo zakończona nazewnątrz kałamarza małym pęcherzykiem — będzie to przewód (łodyżka) i pęcherzyk żółtkowy. Jeżeli jeszcze wyobrazicie sobie, że cała kula kałamarza jest wypełniona cieczą, a w środku, na szczycie szyjki leży ciało zarodka, zwrócone do niej brzuchem i zewsząd cieczą otoczone—porównanie będzie zupełne; ciecz—to płyn owodniowy, a szyjka wraz z tkwiącą w niej bibułą oraz ową wąziutką rureczką—to łodyżki owodni, omoczni i pęcherza żółtkowego, zespolone w całość jako sznur pępowinowy.

Przyjrzyjmy się teraz kosmówce jaja i jej stosunkowi do ściany macicy w szeregu różnych zwierząt ssących.

Wspomnieliśmy już wyżej, że u przedstawicieli najniższego rzędu ssaków żyworodnych, zajmującego w układzie miejsce bezpośrednio wyższe od stekowców jajorodnych, u torbaczy *(Marsupialia)*, niema jeszcze kosmków na powierzchni jaja; zewnętrzna powierzchnia błony surowiczej, otaczającej jajo, jest tu zupełnie gładka, a jakkolwiek błona ta zrasta się z omocznią, jak u innych ssaków, nie można tu jednak mówić jeszcze o właściwej kosmówce, gdyż na po-

wierzchni jaja całkiem brak kosmków. Ta gładka powierzchnia błony surowiczej jaja przylega szczelnie do błony śluzowej macicy, ale bynajmniej niema tu jeszcze połączenia, a pewne matczyne substancye odżywcze przesiąkają wprost przez ową gładką ścianę jaja i poprzez szczególnie zmieniający się nabłonek błony surowiczej. Rzecz prosta, że w takich okolicznościach warunki odżywiania się płodu muszą być mniej sprzyjające, aniżeli u wyższych ssaków, gdzie połączenie płodu ze ścianką macicy jest ściślejsze. To też nie dziw, że torbacze przychodzą na świat jako istoty bardzo maleńkie i wysoce niedołężne i przez długi czas po narodzeniu pozostają jeszcze w podbrzusznej torbie matki, uczepione do sutek, jak np. kangur; tu dopiero rosną i wykształcają się należycie, odżywiając się mlekiem matki, zanim staną się zdolne do opuszczenia torby lęgowej.

U zwierząt nieparzystokopytnych, świń, wielorybów i niektórych innych grup ssaków, jajo posiada już kosmówkę, lecz kosmki są względnie krótkie, proste lub bardzo słabo rozgałęzione, zresztą, jak zwykle, opatrzone naczyniami krwionośnemi. Jaja świń wydłużają się z dwóch stron w cypelkowate wyrostki, a stosownie do tego i błony zarodkowe przedłużają się w takież wyrostki boczne; tutaj kosmki rozwijają się na całej powierzchni jaja, z wyjątkiem owych cypelków. U konia kosmki tworzą bardzo liczne drobne brodaweczki na całej powierzchni jaja, a stosownie do tego na błonie śluzowej macicy znajdują się liczne drobne wgłębienia, w które przenikają owe brodawkowate wypukłości kosmówki. Lecz połączenie to jest bardzo słabe i luźne, tak iż z łatwością można oderwać kosmówkę płodu od błony śluzowej macicy, nie nadwerężając ani jednej, ani drugiej. Jakkolwiek tedy i tutaj połączenie płodu z matką jest nader słabe, jednakże, dzięki obecności unaczynionych kosmków, pochłanianie przez płód matczynych soków odżywczych jest tu już o wiele łatwiejsze i na większą może się odbywać skalę. Wszelako niema tu jeszcze tego, co nazywamy łożyskiem; ostatnie wystąpuje dopiero u form, u których związek płodu ze ścianami macicy jest jeszcze ściślejszy.

Otóż u wyższych rzędów ssaków kosmówka w pewnych

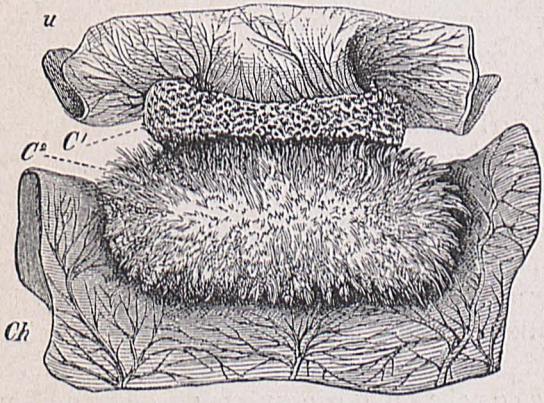
miejscach powierzchni jaja tworzy o wiele silniej rozwinięte kosmki, aniżeli w innych; są to gęste skupienia kosmków drzewiasto mniej lub więcej rozgałęzionych i silnie unaczynionych. Te skupienia kosmków wrastają w odpowiednie części błony

Rys. 132. Worek jajowy, czyli jajo owcy, bardzo rozrośnięte, wraz z zawartym w jego błonach zarodkiem; widać otaczającą zarodek owodnię, sznur pępowinowy i liczne liścienie płodowe *(cotyledones)* na powierzchni jaja. (Wedł. O. Schultzego)

śluzowej macicy, które, wskutek rozrostu tkanki łącznej, a niekiedy i gruczołów, bardzo silnie grubieją i otrzymują nader obfite unaczynienie. Okolicę jaja, w której bardzo silnie wykształcona kosmówka zrasta się z błoną śluzową macicy, nazywamy łożyskiem płodowem *(placenta foetalis)*, zgrubiałe zaś i silnie unaczynione części błony śluzowej macicy,

które ulegają owemu zrostowi, łożyskiem macicznem *(placenta uterina)*; zespolone w całość oba twory, płodowy i matczyny, oznaczamy ogólnem mianem łożyska *(placenta)*.

Pośród zwierząt przeżuwających (rys. 132., 133.) napotykamy t. zw. łożysko liścieniowate *(placenta cotyledonea)*, złożone najczęściej (np. u bydła, owcy) z sześćdziesięciu do stu albo też tylko z kilku (np. u sarny) oddzielnych, okrągławych lub owalnych, zgrubień kosmówki, t. zw. liścieni *(cotyledones)*. U tych zwierząt na całej po-



Rys. 133. Jeden liścień *(C')* maciczny, wycięty z macicy krowy, oraz jeden odpowiadający mu liścień *(C^2)* płodowy; *u*—ścianka macicy, *Ch*—kosmówka; części płodowe *(C^2)* i maciczne *(C')* liścieni są częściowo od siebie oddzielone. (Wedł. Colina)

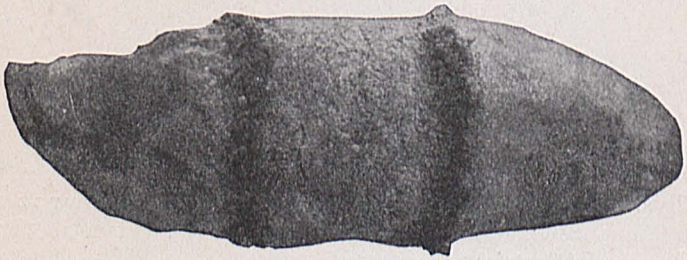
wierzchni jaja, które bywa tu zwykle silnie wydłużone, kosmki są bardzo małe, niemal szczątkowe, i tylko w owych liścieniach ścianka jaja bardzo grubieje i otrzymuje mnóstwo licznych, silnie rozgałęzionych oraz obficie unaczynionych kosmków, nadających liścieniom wygląd gąbki. Odpowiednio do liczby liścieni na powierzchni kośmówki, znajduje się tyleż zgrubień na błonie śluzowej macicy, zgrubień również bardzo obficie unaczynionych. W tych zgrubieniach macicznych rozgałęziają się wgłębienia i wpuklenia, wysłane nabłonkiem, a odpowiadające kosmkom liścienia płodowego, tak iż każdy kosmek ostatniego tkwi w odpowiedniej rozgałęzio-

nej cewce liścienia macicznego, jak palce w rękawiczce. Ale jak palce z rękawiczki, tak i kosmki płodowe owych liścieni łatwo wyciągnąć z zagłębień błony śluzowej macicy, słowem, łożysko płodowe można oderwać od macicznego, nie nadwerężając ani jednego, ani drugiego. U przeżuwaczy zatem połączenie jaja z macicą również nie jest jeszcze zbyt silne. Nabłonek błony śluzowej liścieni wydziela ziarenka białkowe i kuleczki tłuszczu, które, zlewając się z sobą, wytwarzają płynną białawą substancyę, wypełniającą wszystkie szczeliny między nabłonkiem kosmków płodowych a nabłonkiem liścieni macicznych (ujścia gruczołów macicznych znajdują się u przeżuwaczy w przestrzeniach pomiędzy liścieniami). Płyn ten, zwany istotą płodoodżywczą, czyli embryotroficzną, ma duże znaczenie dla odżywiania płodu, ulegając wessaniu przez kosmki.

Wobec słabego u tych zwierząt połączenia części płodowych z macicznemi, oddzielenie się od macicy błon płodowych, które przerywają się podczas porodu, a po porodzie zostają z macicy wydalone, zachodzi tu łatwo i nie powoduje u matki żadnego zranienia, ani krwawienia. Co innego widzimy u drapieżców, gryzoniów, nietoperzy, małp i człowieka, gdzie związek łożyska płodowego z macicznem jest już bardzo ścisły, a oderwanie się po porodzie łożyska płodowego wiąże się z nadwątleniem błony śluzowej macicy i krwawieniem, albowiem wraz z łożyskiem płodowem odrywa się też część łożyska macicznego jako t. zw. błona doczesna *(decidua)*. Stąd też wymienione rzędy ssaków, łącznie z ustrojem ludzkim, zwane są ssakami doczesnowymi, lub krócej doczesnowcami *(Deciduata)*, w przeciwstawieniu np. do przeżuwaczy, zwanych bezdoczesnowymi *(Adeciduata)*.

U ssaków doczesnowych kosmki tylko w pewnem, zupełnie określonem miejscu powierzchni jajowej stanowią twory bardzo długie, silnie rozgałęzione i mocno unaczynione, w innych zaś miejscach występują w ilości niewielkiej, są krótkie, zwykle nierozgałęzione i stosunkowo bardzo słabo unaczynione. Część kosmówki, gdzie kosmki są tak potężnie rozwinięte, silnie rozgałęzione i gęsto skupione,

nosi nazwę kosmówki krzaczastej *(chorion frondosum)*, w miejscach pozostałych—kosmówki gładkiej *(chorion laeve)*. U jednych doczesnowców—u zwierząt drapieżnych, kosmówka krzaczasta występuje na środku wydłużonego na boki jaja, tworząc pas zamknięty, czyli pierścień pośrodku jaja, gdy części boczne mają kosmówkę gładką (rys. 134.). U gryzoniów, nietoperzy, małp, człowieka kosmówka krzaczasta rozwija się w postaci okrągławej, talerzykowatej tarczy tylko na jednym biegunie jaja (rys. 135., 137., 139.), w miejscu, gdzie do błon jajowych dochodzi obwodowy koniec sznura pępowinowego. Ponieważ tylko ta część powierzchni jaja, gdzie znajduje się kosmówka krzaczasta, wcho-

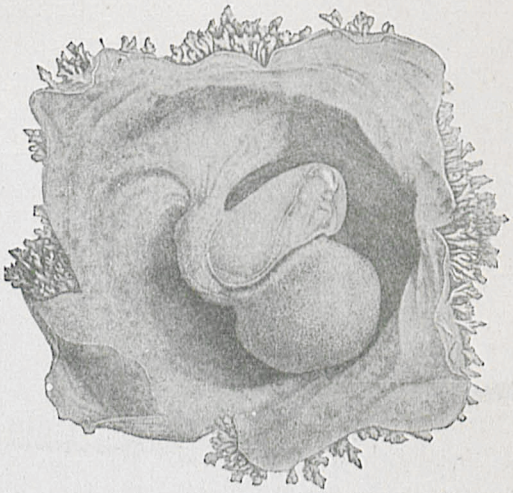


Rys. 134. Worek jajowy, czyli jajo, bardzo rozrośnięte, samicy lisa, z pierścieniowatem łożyskiem płodowem (między *a* i *a'*) na powierzchni; wielk. nat. (Wedł. Strahla)

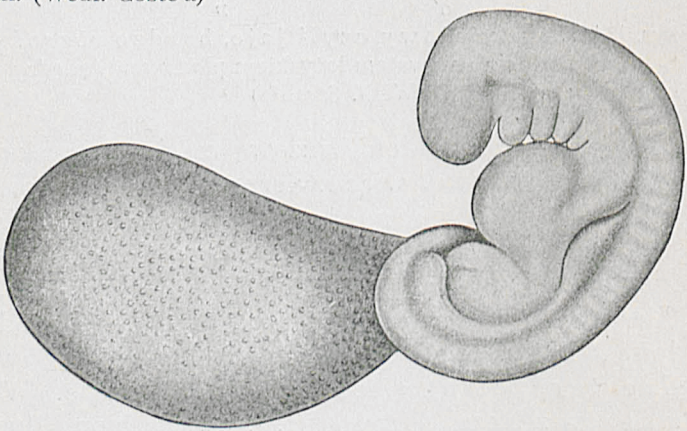
dzi w ścisły związek z błoną śluzową macicy i przekształca się na łożysko płodowe, więc zwierzęta drapieżne posiadają łożysko płodowe pierścieniowate *(placenta zonaria*, rys. 134.), gryzonie zaś, nietoperze, małpy i człowiek — łożysko płodowe tarczowate *(placenta discoidalis*, rys. 135., 137., 139.). Pierścieniowatemu lub tarczowatemu łożysku płodowemu odpowiada takiegoż kształtu, a więc pierścieniowate, względnie tarczowate łożysko maciczne. Wogóle więc u ssaków z błoną doczesną (t. j. częścią błony śluzowej macicy, odpadającą po porodzie wraz z łożyskiem płodowem) rozróżniamy łożysko pierścieniowate i tarczowate.

Nader ścisłe i silne połączenie łożyska płodowego z macicznem tworzy u ssaków doczesnowych wysoce korzystne warunki odżywiania się płodu. Rozgałęzione i silnie unaczy-

nione kosmki wrastają głęboko w łożysko matczyne. Ostatnie również niezwykle obfituje w naczynia krwionośne, mające tu nader cienkie ścianki, które w najdelikatniejszych ga-



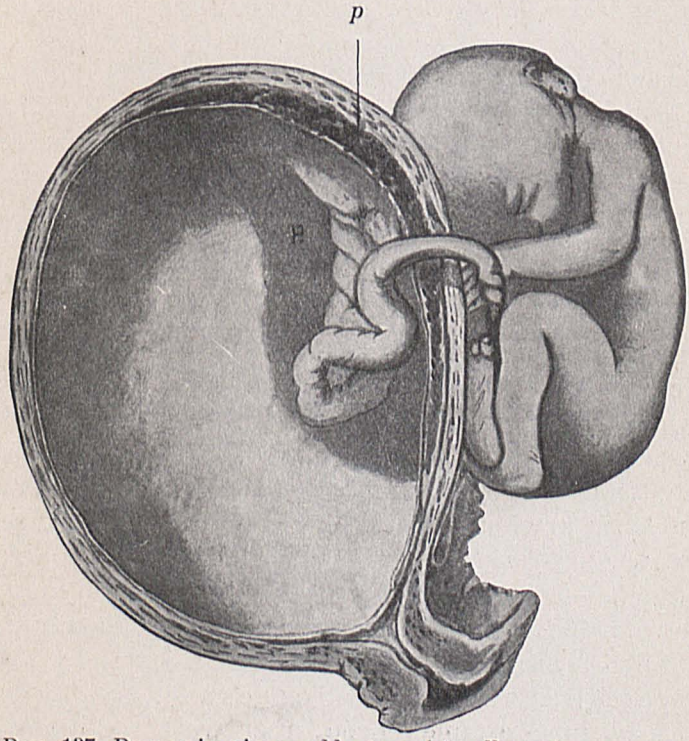
Rys. 135. Płód ludzki wieku od 15 do 18 dni, wraz z błonami. Błona zewnętrzna, czyli kosmówka, jest rozcięta i odrzucona na boki. (Wedł. Coste'a)



Rys. 136. Płód ludzki z czwartego tygodnia. (Wedł. O. Hertwiga)

łązkach składają się z jednej tylko warstewki silnie spłaszczonych komórek t. zw. śródbłonka *(endothelium)*. Naczyńka te są otoczone włóknistą tkanką łączną błony śluzowej, która na swej powierzchni zewnętrznej jest powleczo-

na jeszcze nabłonkiem. Otóż w tych przypadkach, kiedy połączenie łożyska płodowego z macicznem jest najsilniejsze, a warunki odżywiania płodu są najlepsze — u małp wyższych i u człowieka, zanika ów nabłonek, zanika także w znacznej części tkanka łączna dokoła naczyń matczynych, a same naczynia znacznie się rozszerzają i tworzą jak gdyby



Rys. 137. Przecięcie podłużne (strzałkowe) przez macicę ciężarną kobiety z piątego miesiąca. Zarodek wraz ze sznurem pępowinowym wyjęty nazewnątrz; *p*—łożysko. (Wedł. Strahla)

wielkie, krwią wypełnione zatoki (rys. 138. *i, r)*. Do wnętrza tych matczynych zatok krwionośnych przenikają gałązki kosmków płodowych (rys. 138. *Z, f)*, które również są obficie unaczynione, a, kąpiąc się swobodnie w zatokach krwionośnych, są zewsząd opłukiwane krwią matki. Poprzez cienką, delikatną ściankę kosmków, złożoną jedynie z nabłonka i małej ilości luźnej tkanki łącznej, krew matczyna zatok,

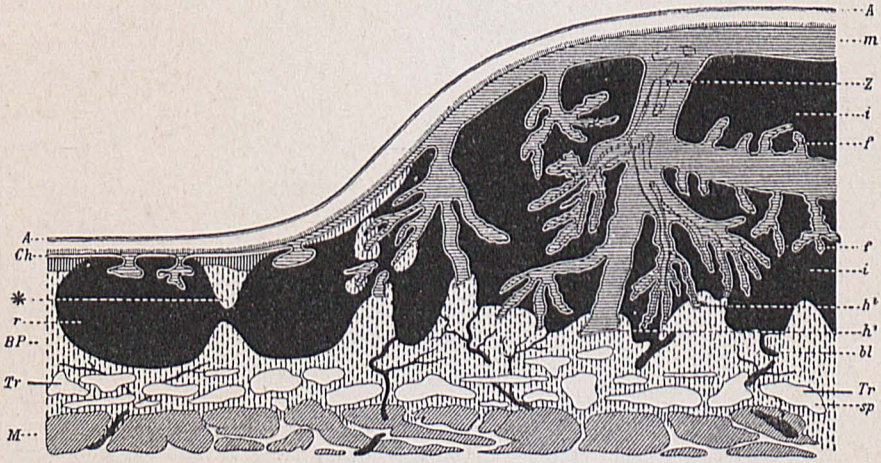
w której kosmki są zanurzone, z łatwością oddaje krwi płodu części pożywne, dostarcza jej tlenu, zabiera z niej dwutlenek węgla — słowem, dzięki temu ścisłemu związkowi krwi płodu i matki odbywa się łacno odżywianie i oddychanie płodu. Pamiętajmy jednak, że nigdy krew płodu nie miesza się bezpośrednio z krwią matki, lecz że pomiędzy krwią płodu a krwią matki zachodzi tu tylko wymiana gazów oraz krew matki dostarcza krwi płodu części niezbędnych do odżywiania ostatniego.

Gdy wszakże jedne kosmki (rys. 138., *f*) wolno się kończą w owych zatokach krwionośnych łożyska *(i)* matczynego, to inne *(h^1, h^2)* przenikają nieco głębiej i zrastają się bardzo szczelnie z tkanką łączną otaczającą zatoki lub znajdującą się pod ostatniemi. Wszystkie te części tkanki łożyska matczynego, tak szczelnie zrośnięte z łożyskiem płodowem, bezpośrednio po porodzie odrywają się wraz z ostatniem od pozostałej części ścianki macicznej, jako błona doczesna.

Oddzielenie się doczesnej od reszty ściany macicznej odbywa się — jak np. u małp i człowieka — w następujący sposób: gruczoły głębszych warstw macicy, leżące pod owemi zatokami krwionośnemi, rozszerzają się bardzo znacznie, tworzą wielkie jamy oraz tu i owdzie zlewające się z sobą przestrzenie — a całość nabiera wyglądu gąbczastej masy. Jamy te (rys. 138., *sp*) w najgłębszej części łożyska macicznego służą zatem jak gdyby do podminowania i częściowego odosobnienia doczesnej.

Kiedy ma nastąpić poród, rozrywają się błony jaja, i płyn owodniowy wycieka, a młody osobnik pod wpływem skurczu mięsistej ściany macicy wydostaje się nazewnątrz, przymocowany sznurem pępowinowym do łożyska. Zwierzęta przegryzają sznur pępowinowy zębami, u ludzi odcina go się bezpośrednio po porodzie i przewiązuje. W chwilę po porodzie macica kurczy się ponownie i wydala nazewnątrz błony jajowe wraz z łożyskiem płodowem oraz zrośniętą z niem błoną doczesną. Macica przedstawia po porodzie jedną wielką jakby ranę, ale po niejakim czasie następuje zupełne zregenerowanie jej tkanek.

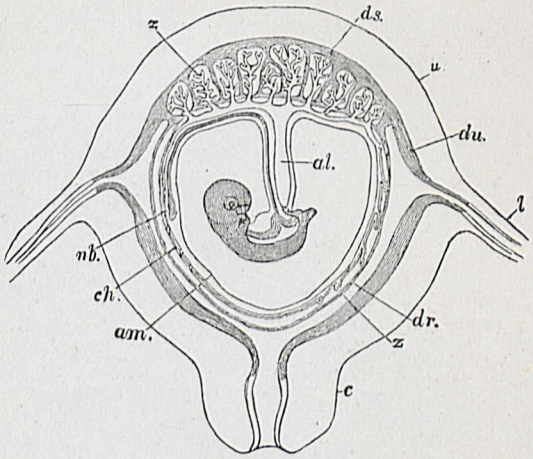
Musimy zaznaczyć jeszcze, że u człowieka błonę doczesną, odrywającą się po porodzie od macicy, tworzy nietylko ta część ostatniej, z której rozwija się łożysko maciczne bezpośrednio zrośnięte z płodowem, ale że i część błony śluzowej całej reszty powierzchni macicy również ulega znacznym zmianom podczas ciąży i również jako błona doczesna oddziela się od macicy po porodzie. Niezależnie od tego błona śluzowa macicy w miejscu, gdzie bezpośrednio



Rys. 138. Schemat przecięcia podłużnego przez łożysko ludzkie z połowy piątego miesiąca. *M*—Muskulatura macicy, *sp*—gąbczasta warstwa błony doczesnej podstawowej, gdzie podczas porodu zachodzi oddzielenie się łożyska wzdłuż linii oznaczonej przez *Tr*; ku górze od tego miejsca widzimy spoistą warstwę, która, jako łożysko maciczne, ulega odrzuceniu przy porodzie i składa się z płytki podstawowej *(BP)*, płytki wierzchołkowej (*) i międzykosmkowych zatok krwionośnych *(i)*; *bl*—tętnice przywodzące, *r*—zatoka brzeżna. W łożysko maciczne wrasta łożysko płodowe, złożone z błony kosmówkowej *(m)* i z wybiegających z niej kosmków *(Z)*, w których można odróżnić wolne wyrostki palcowate *(f)* oraz jak gdyby korzonki *(h^1)* przytwierdzające się do ścianki łożyska macicznego. (Wedł. Prof. Leopolda z O. Hertwiga.)

przylega do niej jajo, tworzy kolisty fałd, który obrasta całe jajo dokoła; kosztem więc błony śluzowej macicy powstaje jeszcze jedna osłona, która przyczynia się do tem lepszego odżywiania i ochrony płodu. Jest to również błona

doczesna, która wraz z błonami jajowemi zostaje wydalona po porodzie z ustroju matki. Główna błona doczesna, będąca w bezpośrednim związku z łożyskiem płodowem, nosi nazwę podstawowej *(decidua basalis s. serotina*, rys. 139. *ds);* ta jej część, która znajduje się na pozostałej powierzch-



Rys. 139. Schemat przekroju przez macicę ciężarnej kobiety z zawartym w niej płodem. *al*—Łodyżka omoczni, *nb*—szczątek pęcherza żółtkowego, *am*—owodnia, *ch*—kosmówka, *ds*—doczesna podstawowa, *du*—doczesna ścienna, *dr*—doczesna torebkowa, *l*—jajowody, *c*—szyjka maciczna, *u*—macica, *z* (u góry)—kosmki łożyska płodowego, *z* (u dołu)—kosmki kosmówki gładkiej. (Wedł. Longeta.)

ni macicy, a więc w pozałożyskowej jej okolicy, nazywa się doczesną ścienną *(decidua parietalis s. uterina*, rys. 139. *du);* wreszcie część błony doczesnej, która bezpośrednio otula całe jajo w jego okolicy pozałożyskowej, została nazwana błoną doczesną torebkową *(decidua capsularis s. reflexa*, rys. 139. *dr).*

ROZDZIAŁ SZÓSTY.

Niektóre zjawiska fizyologiczne związane z płodzeniem u ssaków.

Uważamy za stosowne podać czytelnikowi pokrótce pewne fakta i przypuszczenia z dziedziny fizyologii płodzenia u ssaków, o ile nie mieliśmy sposobności rozpatrzenia ich w rozdziałach poprzednich, kiedy była mowa o zapłodnieniu, dziedziczności i t. d. Mam tu na myśli tego rodzaju zjawiska, jak owulacya, menstruacya, ciekanie się zwierząt, zawieszenie czynności płciowych i wogóle okresowość w funkcyach rozrodczych u ssaków. Wkraczamy tu już w dziedzinę czysto fizyologiczną, która jednak bezpośrednio i bardzo ściśle wiąże się ze sprawami zjawisk embryologicznych.

Czynności narządów płciowych są u ssaków okresowe. Jak i u innych zwierząt, występują one dopiero w pewnym wieku, z chwilą nastania dojrzałości płciowej, a w ciągu całego okresu tego pojawiają się co pewien czas peryody wzmożonej pobudliwości i działalności płciowej, rozdzielone okresami względnej nieczynności, co zresztą widzimy także niemal u wszystkich innych zwierząt (okresy składania jaj, tarła u ryb, wzlotów weselnych u mrówek i pszczół i t. d.). Wreszcie w pewnym wieku, zresztą niekiedy względnie dosyć późnym, zachodzi zawieszenie czynności płciowych.

U człowieka rozpoczęciu się czynności narządów płciowych u osobników żeńskich towarzyszy przedewszystkiem

zjawienie się menstruacyi, czyli wypływów miesięcznych *(katamenia)*. Okres ten występuje w różnym wieku, jakkolwiek przeciętnie 15. rok życia uważa się za krytyczny. Różnice zależą od rasy, klimatu, odżywiania, wzrostu, konstytucyi ogólnej ciała, zmysłowości, czynników psychicznych, a również niemałą rolę odgrywa tu, zdaje się, predyspozycya dziedziczna. W Indyach występują często menstruacye u dziewcząt w 11. r. i 11. miesiącu życia, w Persyi podobno w 9.—10. r., w Eboë, na wybrzeżach Gwinei, między 8. a 9. rokiem, u Eskimosek na Labradorze w 15. r. i 3. miesiącu, u mieszkanek Danii i Norwegii w 16. r. Joachim znalazł na Węgrach dla dziewcząt słowackich wiek 16—17 lat, dla węgierskich 15—16, dla żydowskich 13—14 jako średni okres dojrzałości płciowej. Ustanie okresów menstruacyi zachodzi pomiędzy 45. a 50. rokiem życia (okres klimakteryczny).

Ponieważ podczas menstruacyi uderzającem zjawiskiem jest krwawienie, ostatnie uważano niegdyś za objaw najważniejszy. Arystoteles, a później Albrecht Haller widzieli w niem rodzaj fermentacyi krwi i oddzielanie się części sfermentowanej, Paracelsus uważał je za peryodyczne oczyszczanie się macicy, a pogląd ten podzielali także liczni inni biologowie. Z czasem wszakże przekonano się, iż sama menstruacya jest tylko zjawiskiem wtórnem, które widzimy, ale że towarzyszy mu inne, ukryte, ważniejsze, a przynajmniej najściślej z niem fizyologicznie związane, mianowicie — owulacya, czyli oddzielanie się jaja. Bischoff odkrył, iż zachodzi peryodyczne oddzielanie się jaj z jajnika i że uwolnione jajo przenika przez jajowody do macicy, a Pflüger stwierdził, iż w zjawisku owulacyi oraz w menstruacyi należy upatrywać skutki jednej i tej samej sprawy wewnętrznej, t. j. „okresowo występującego przekrwienia wszystkich wewnętrznych narządów płciowych".

Menstruacya i owulacya, czyli oddzielanie się jaja z pęcherzyka Graafa* (w danej chwili zwykle tylko z jednego pęcherzyka uwalnia się jajo, wyjątkowo zaś jednocześnie

* P. tom I. str. 85.—86.

z dwóch), są to przejawy, jak powiedzieliśmy, bardzo ściśle z sobą związane. Przez długi czas sądzono, że wydalenie jaja z pęcherzyka Graafa oraz rozpoczęcie się krwawień macicznych, będących skutkiem pewnych zmian histologicznych w błonie śluzowej macicy, ulegającej silnemu przekrwieniu, czyli owulacya i menstruacya, zachodzą jednocześnie. Wszelako skrupulatne badania prof. Leopolda dowiodły, że wprawdzie z reguły krwawieniom menstruacyjnym towarzyszy owulacya, lecz właściwie jedno zjawisko występuje po drugiem, że właśnie naprzód zachodzi owulacya, a w kilka dni po wydaleniu jaja błona śluzowa macicy zaczyna krwawić. Nadto wykazano w nowszych czasach, że oba zjawiska mogą niekiedy odbywać się niezależnie. Może się zdarzyć, jakkolwiek rzadko, że w czasie pomiędzy dwiema menstruacyami występuje owulacya. W okresie laktacyi, czyli karmienia, niema u kobiet menstruacyi, a pomimo to może się rozpocząć ciąża — co prawda w bardzo rzadkich przypadkach — z czego wynika, że owulacya przecież się odbywa.

Związku fizyologicznego pomiędzy owulacyą a menstruacyą dowodzą niektóre nowsze doświadczenia z dziedziny zjawisk korelacyi, czyli spółczynności. Ostatnia polega wogóle na ścisłej spółzależności funkcyonalnej i morfologicznej rozmaitych narządów w obrębie tego samego osobnika. Otóż szczególnie interesujące są te, które dotyczą spółczynności narządów płciowych z innymi organami ciała.

Wiadomo powszechnie, że z chwilą wystąpienia dojrzałości płciowej pojawiają się w korelacyi z nią liczne inne znamiona, przedewszystkiem w dziedzinie różnych drugorzędnych (t. j. nie dotyczących samych gonad, czyli jajników i jąder) cech płciowych. Powiększają się tedy wewnętrzne i zewnętrzne części rodne, miednica kobiety staje się typowo żeńską, wyrasta owłosienie w pewnych okolicach ciała, gdzie dotąd go brakło, u płci żeńskiej rozrastają się gruczoły mleczne i sutki, u chłopców pojawia się zarost na twarzy, krtań ich ulega wydłużeniu, a struny głosowe stają się dłuższe i grubsze, przez co głos mężnieje i t. d. U zwierząt w okresie dojrzałości płciowej występują jeszcze liczne inne znamiona; rogi osiągają pełnię rozwoju, pojawiają się grze-

bienie, ostrogi (np. u kogutów), występuje charakterystyczne ubarwienie piór lub sierści (suknie weselne) i t. d.

Otóż skoro rozpoczęcie się czynności gruczołów płciowych wywołuje tak wielkie zmiany korelatywne w ustroju, należało oczekiwać, że i odwrotnie, po usunięciu tych gruczołów z ciała drogą sztucznego zabiegu operacyjnego lub po naturalnem wygaśnięciu czynności gruczołów płciowych (u kobiet; u mężczyzn bowiem funkcje te odbywają się nieraz bez przerwy do późnej starości) drugorzędne znamiona i czynności płciowe nie powinnyby pozostać bez zmiany i muszą uledz uwstecznieniu. Istotnie, wiadomo, że u kastratów męskich (np. u eunuchów, skopców) głos posiada niewieści charakter, zarost nie rozwija się, a rozwinięty wypada, rysy twarzy przybierają cechy niewieście, kości są słabe, podskórna tkanka tłuszczowa silnie się rozwija, jak u kobiet, oraz występują jeszcze inne podobne zjawiska korelatywne w całym ustroju mężczyzny. U kastratów żeńskich, po wycięciu jajników znika menstruacya. U skastrowanych zwierząt również zachodzą liczne zmiany korelatywne, że wspomnimy tu tylko te, jakie występują u kapłonów, pulard, wołów, świń kastrowanych, wałachów i t. d.

Do niedawna jeszcze owe wpływy korelatywne czynności gruczołów płciowych na funkcye innych narządów tłumaczono przez działanie nerwowe, chociaż nie rozumiano zgoła, jakiemi drogami działanie to mogłoby się odbywać. W nowszych wszalako czasach liczni biologowie usiłują objaśniać podobnego rodzaju wpływy na podstawie teoryi wewnętrznego wydzielania, przypuszczając, iż funkcyonujące gruczoły płciowe wydzielają pewne substancye chemiczne, które dostają się do krwi, a stąd do różnych narządów ciała, podlegających ich korelatywnemu wpływowi. A jakkolwiek pewne doświadczenia zdają się przemawiać za słusznością tego poglądu, jednakże ani owe ciała chemiczne, ani wpływ ich i sposób działania dotąd nie są zgoła znane, tak iż dotychczas obracamy się niemal wyłącznie w sferze przypuszczeń.

Z pośród wszystkich powyższych spostrzeżeń, których małą wiązankę przytoczyliśmy dlatego, iż same przez się są

bardzo interesujące i godne zastanowienia, dla nas najważniejsze są te, które dotyczą ścisłego związku korelatywnego pomiędzy menstruacyą a obecnością jajników, względnie owulacyą.

Owóż Halban wykazał, że, jeżeli u małp (pawianów), u których normalnie menstruacya odbywa się w sposób bardzo podobny do menstruacyi ludzkiej, jajniki zostają zupełnie wycięte, to menstruacya ustaje; jeżeli zaś jajniki, wycięte z miejsc normalnych, przeszczepiono (transplantowano) gdzieindziej, np. pod skórę, tedy u niektórych tak zoperowanych osobników (pawianów) menstruacya odbywała się w dalszym ciągu. Nie bez słuszności wnosi stąd Halban, iż wpływ jajników, a właściwie zachodzącej w nich owulacyi, na powstawanie krwawienia menstruacyjnego nie jest mechaniczny, jak niegdyś przypuszczał Pflüger, lecz raczej chemiczny, że i tu zatem chodzi o działanie wydzieliny wewnętrznej, wytwarzającej się w funkcyonującym jajniku.

Nie brakło też prób i usiłowań rozwiązania problematu, gdzie się to wydzielanie wewnętrzne w jajniku odbywa. Wiadomo, że pęcherzyk Graafa, po wydaleniu się zeń jaja, otoczonego komórkami t. zw. tarczki jajonośnej (p. str. 85. t. I., rys. 15. *B, dp).*, zapada się, wnętrze jego wypełniają komórki ziarniste oraz pojawia się nieznaczny wylew krwi, która niebawem krzepnie. Wkrótce atoli obficie unaczyniona ścianka pęcherzyka nabrzmiewa i wrasta do wnętrza w postaci zgranulowanych tworów kosmkowatych, w których powstają t. zw. komórki luteinowe, obfitujące w ziarenka luteiny. Słowem, na miejscu pęcherzyka wytwarza się t. zw. ciało żółte *(corpus luteum).* Otóż niektórzy badacze, np. L. Fraenkel i Born, upatrują w owych ciałach żółtych twory gruczołowe, których przypuszczalne wydzieliny (wydzielina wewnętrzna) powodują okresowo występujące przekrwienia macicy, prowadzące do menstruacyi. Wobec tego nie samo oddzielanie się jaja od jajnika, lecz zmiana, jakiej ulega pęcherzyk Graafa po wydaleniu jaja, zmiana prowadząca do wytworzenia się ciała żółtego *(corpus luteum)*, jako osobliwego gruczołu o wydzielaniu we-

wnętrznem, miałaby być fizyologiczną przyczyną zmiany korelatywnej w ściankach macicy w ciągu następnego okresu czasu, zmiany przejawiającej się ostatecznie pod postacią menstruacyi. Poszukiwania w dziedzinie tych faktów, są, jak widzimy, pod wielu względami niezupełne, opierają się na licznych przypuszczeniach, dotąd z całą ścisłością nie dających się stwierdzić; lecz ostateczny ich wynik jest ten, iż między owulacyą a menstruacyą zachodzi bardzo ścisły związek czynnościowy.

Menstruacya wraz z owulacyą u człowieka odpowiada objawom rui, czyli ciekania się, u zwierząt ssących. Jest to okres w życiu ssaka, występujący zwykle kilka lub kilkanaście razy rocznie, kiedy zwierzę jest pobudzone w kierunku płciowym. Jeżeli podczas tego okresu potrzeba zwierzęcia nie zostaje zaspokojona, ruja zwykle przechodzi, lecz niebawem, z krótszemi lub dłuższemi przerwami, pojawiają się nowe okresy pobudliwości; u owiec okresy te występują co 14 dni, u świni co 15—18 dni, u krów, klaczy, małp co 4 tygodnie. W czasie tych okresów daje się zauważyć przekrwienie narządów rozrodczych, u małp i niektórych innych ssaków połączone nawet z krwawieniem widzialnem nazewnątrz, co przypomina menstruacye kobiet. Zwłaszcza u wielu małp podobieństwo tych przejawów do ludzkich jest bardzo znaczne. Podczas okresu rui zachodzi zwykle owulacya, jakkolwiek niezawsze dwie te sprawy towarzyszą sobie, a zupełny rozdział obu przejawów fizyologicznych został stwierdzony u nietoperzy.

Pośród zwierząt ssących okresy rui występują nietylko u samic, lecz także u samców; tylko u zwierząt domowych, wskutek bardzo nienaturalnych warunków życia, okresy te się zatarły, natomiast u ssaków dziko żyjących występują one z całą potęgą, zwłaszcza u niektórych gatunków, kiedy to np. obok wzmożonej pobudliwości płciowej zjawiają się u samców silnie woniejące substancye (piżmowce, wiwerry, kozły) działające w sposób podniecający na samice, lub kiedy samce staczają nieraz z sobą walki

zażarte (rykowiska jeleni) o posiadanie samicy. Te okresy życia zwierząt ssących są analogiczne do t o k o w a n i a śród ptaków, kiedy samce bądź walczą z sobą zaciekle, bądź popisują się przed samicami szczególnymi skokami i dźwiękami towarzyszącymi ich zalotom.

ROZDZIAŁ SIÓDMY.

Czynniki rozwoju. Zewnętrzne czynniki rozwojowe.

W poprzednich rozdziałach poznaliśmy szereg faktów, dotyczących rozwoju embryonalnego. Widzieliśmy, że rozwój zarodka odbywa się według pewnych, ściśle określonych praw, że procesy rozwojowe występują kolejno po sobie w stałym porządku, że nasamprzód jajo dzieli się, brózdkuje według określonych, a niejednokrotnie z matematyczną niemal dokładnością występujących reguł (np. tworzenie się kwartetów mikromer o swoistem znaczeniu twórczem), że z produktów podziału jaja wytwarzają się pierwotne narządy zasadnicze — listki zarodkowe, a z nich powstają ściśle określone zawiązki narządów. Widzieliśmy wreszcie, że w rozwoju zarodka występują liczne przystosowania, umożliwiające jego odżywianie, dające mu ochronę przed wpływami zewnętrznymi, że pojawiają się w nim narządy tymczasowe, prowizoryczne, które trwają tylko przez czas pewien, a następnie znikają, nie wchodząc wcale w skład ciała coraz bardziej rozwijającego się płodu.

Wszystkie te zjawiska są w najwyższym stopniu zastanowienia godne dzięki owej tajemniczości swojej, dzięki, powiedziałbym, przedziwnej logice i konsekwencyi, tej pewności, z jaką przebiegają, nieomylności w osiąganiu coraz wyższych stanów, coraz subtelniejszych stopni komplikacyi w budowie i funkcyach zarodka.

Od najdawniejszych przeto czasów, odkąd zjawiska roz-

woju embryonalnego zaczęły zajmować umysły biologów, zadawano sobie pytanie, jakie to czynniki powodują owe przedziwne zjawiska rozwojowe. W czasach wszechwładnego panowania grubego witalizmu sądzono, że rozumna siła swoista, tkwiąca w ustroju, owa tajemnicza *vis vitalis*, rządzi też rozwojem jaja; nadawano jej nazwę *nisus formativus* (Blumenbach), a wyobrażano ją sobie jako specyalną, tkwiącą w jaju potęgę twórczą, celowo zmierzającą ku coraz doskonalszym stanom. Byli inni—jak pamiętamy z zarysu dziejowego tej książki (t. I. rozdz. I.) – którzy nie widzieli w rozwoju embryonalnym żadnego zgoła nowotworzenia *(nulla est epigenesis* Hallera), jeno wzrost tego, co już w zaraniu gotowe i wykształcone istnieje w jaju i posiada tylko niezmiernie drobne rozmiary. Byli to, jak wiemy, ewolucyoniści, czyli preformiści, XVIII. stulecia, którzy ustąpili jednak miejsca w początkach ubiegłego wieku epigenetykom, przyjmującym rozwój stopniowy, kolejne występowanie w zarodku części ciała, narządów i ich składników, przekształcanie się tworów jednorodnych na różnorodne, stopniowe różnicowanie się morfologiczne i fizyologiczne; o prawdziwości tych poglądów przekonywają nas zresztą wszystkie fakta dzisiejszej embryologii.

Ten dawny spór ewolucyonistów i epigenetyków odżył atoli w nowszych czasach; zaczęto mówić o neopreformistach i neoepigenetykach.

Genialny C. Naegeli w swojej Mechanisch-physiologische Teorie der Abstammungslehre (1884) wypowiedział głęboką myśl, iż różnica pomiędzy dorosłymi ustrojami różnych gatunków jest w zasadzie niemniejsza, aniżeli pomiędzy ich komórkami jajowemi. Jajo kurze niemniej różni się od jaja orlego, aniżeli kura od orła, albowiem w pierwszem i drugiem ukryta jest już cała natura kury, względnie króla świata opierzonego. Z tego względu Naegelego uważać należy za neoewolucyonistę, lub neopreformistę.

Jeżeli jednak przyjmiemy, że w jaju tkwi już cała przyszła natura zwierzęcia, i to nietylko pod względem jego właściwości gatunkowych, ale też i osobniczych, odziedziczonych po przodkach, rodzi się pytanie, pod jaką postacią tkwią

w jaju owe zawiązki przyszłych cech. Rzecz prosta, że neoewolucyonizm dzisiejszy nie liczy się najzupełniej z dawną, naiwną wiarą, iż jajo zawiera miniaturę przyszłego ustroju, posiadającą już wszystkie części ciała i narządy minimalnej wielkości, zwinięte i skulone. Przedstawiciele dzisiejszego neopreformizmu, do których należy przedewszystkiem sędziwy biolog freiburski, August Weismann, wyobrażają sobie, że w plazmie zarodkowej jaja tkwią drobne, organizowane cząstki, nazywane determinantami *(determinare*—określać, Weismann), których jest tyle, ile jest w przyszłym ustroju różnych grup komórek, grup, stanowiących pewne fizyologicznie i genetycznie z sobą związane oraz samoistnie zmienne jednostki, że więc np. wszystkie przyszłe ciałka krwi reprezentowane są w jaju przez pewną determinantę, albo znów wszystkie przyszłe leukocyty ciała—przez inną i t. d. Determinanty są zespolone w plazmie zarodkowej jaja w coraz wyższe jednostki organizowane, idy, idanty (Weismann), a budowa ostatnich już w jaju jest tak ściśle określona i swoista, iż przy dzieleniu się jaja pewne grupy determinant przenikają tylko do pewnych grup komórek cielesnych, przyczem zachodzi ściśle określone różnicowanie zawiązków, prowadzące do wytwarzania różnych tkanek i narządów; tylko do komórek płciowych przechodzą wszystkie rodzaje determinant.

Nie mogę tu wchodzić bliżej w rozpatrywanie tej sprawy, stanowiącej podstawę weismannowskiej teoryi plazmy zarodkowej, a tem bardziej uważam to za zbyteczne, iż cały ten gmach myśli Weismanna, nie osnuty na dostatecznie ścisłych podstawach faktycznych, ma dziś niemal znaczenie już tylko dziejowe, że wreszcie w innych miejscach miałem już sposobność wyłożenia czytelnikom polskim zasady teoryi weismannowskiej, zwłaszcza w dziele Szlakami wiedzy (wyd. II.), w rozdziale o dziedziczności, gdzie przytoczone są także poglądy innych biologów na tę sprawę (zapatrywania Karola Darwina, Galtona, H. Spencera, O. Hertwiga).

Ostrze krytyki przeciwko wywodom Weismanna godziło głównie w to, iż niemożna przypuścić, aby w komórce jajowej tkwiły zawiązki cech, z natury swej wybiegających

poza możliwe właściwości komórki, a więc zawiązki już pewnych narządów, pewnych określonych, dajmy na to, grup mięśni lub kości. O. Hertwig słusznie powiada, że możemy sobie wyobrazić tylko, iż w komórce jajowej tkwią rozmaite właściwości komórkowe, charakterystyczne dla protoplazmy i jądra, jak pewne chemiczne związki organiczne żywej materyi, że, jeżeli np. komórki zarodka ssaka różnicują się na ektodermę i entodermę, to możemy przyjąć, że do pierwszej przenikają między innemi te związki organiczne, które są potrzebne do wytworzenia rogowiny (keratyny), wchodzącej w skład przyszłego naskórka, rogów lub włosów, wytworów, jak wiemy, ektodermy. Jest to zupełnie słuszne.

Wydaje mi się wszelako, że zajmowanie w tej sprawie stanowiska wyłącznie chemicznego, zwłaszcza krańcowo bronionego przez J. Loeba, nie daje zupełnego wytłumaczenia odnośnych zjawisk, a to właśnie ze względu na fakt, że osobnik dziedziczy po rodzicach, prócz ogólnych właściwości chemiczno-fizycznych żywej materyi, jeszcze znamiona czysto biologiczne, np. morfologiczne, które najbardziej stanowią o podobieństwie jego do rodziców. W słynnej rodzinie Lambertów potomkowie dziedziczyli przez kilka pokoleń rogowe zgrubienia, jak gdyby wyrostki jeżowate, na skórze. Czyż rogowina (keratyna), jako związek chemiczny, nie jest zawsze najzupełniej tą samą rogowiną, zawsze tem samem ciałem, o najściślej tych samych własnościach chemicznych? A jednak w rodzinie owej tylko niektóre komórki naskórka, w ściśle określonych miejscach skóry, podlegały energicznemu podziałowi i rogowieniu. Tu wchodziły zatem w grę przedewszystkiem dziedziczne różnice biologiczne pomiędzy naskórkiem w rodzinie Lambertów a naskórkiem u innych rodzin i osobników ludzkich, różnice, dzięki którym ów naskórek u pierwszych miał zdolność niezwykłego bujania w pewnych miejscach i podlegania określonym zmianom morfologicznym, którym towarzyszyły pewne sprawy chemiczne.

Ponieważ wiemy, że z chwilą zapłodnienia jaja przekazane mu zostały zawiązki wszelkich możliwych cech dzie-

dzicznych i że przeto jajo zapłodnione *A* różni się od jaja *B* lub *C* tego samego gatunku swą zdolnością do wydania właśnie osobnika *A'*, odmiennego pod wielu względami od osobników *B'* i *C'*, stajemy więc przed problematem, jakiej natury są różnice indywidualne w jajach *A*, *B*, *C*. Czy chemicznej tylko? Jeżeli tak, to musimy przyjąć, że w plazmie jaja *A* znajdują się pewne związki chemiczne, których brak, dajmy na to, w *B*, i ile różnic między osobnikami, tyleż ich w składzie chemicznym lub w budowie fizycznej materyi żywej jaja! Chemia organiczna poucza nas jednak, że wszędzie występują te same związki, te same ciała białkowate w jajach tegoż gatunku zwierząt, a nawet te same wogóle w jajach. Czyż nie logiczniej byłoby więc przyjąć, że pomiędzy żywą istotą jaj różnych osobników, albo, ściślej, pomiędzy ich plazmą zarodkową (podścieliskiem znamion dziedzicznych) zachodzą różnice natury już biologicznej, t. j. dotyczące organizacyi i zależnych od niej czynności życiowych, innemi słowy, różnice polegające na takich złożonych swoistych kombinacyach związków chemicznych i postaci energii chemiczno-fizycznej, jakie nie zachodzą zgoła poza światem ustrojowym? Otóż kombinacye te, których przejawy widome polegają na swoistej organizacyi i swoistych czynnościach materyi organizowanej, są różne nietylko w jajach różnych form zwierzęcych, ale i w osobnikach tego samego gatunku. Tak rozumiem wyżej przytoczony pogląd Naegelego i twierdzę, że nietylko jaja dwóch odmiennych gatunków, ale i wogóle każdych dwóch osobników różnią się między sobą niemniej, niż owe gatunki lub osobniki. W każdem jaju, gotowem do rozwoju, tkwi zatem pewien zasób swoistej, jak gdyby utajonej energji, powodujący taki, a nie inny bieg, táki, a nie inny wynik ostateczny rozwoju. Jaja sześciu różnych ras kur, umieszczone w tym samym termostacie, wystawione na bezwzględnie te same warunki i podniety zewnętrzne, rozwiną się w sześć różnych piskląt, które, chowając się znowu w identycznych warunkach, wyrosną na sześć osobników całkiem odmiennych ras.

Wszystkie przejawy rozwoju, które zależą od tkwią-

cych już w jaju zawiązków biologicznych, bez względu na to, w jakiej one postaci występują, nazywać będziemy, za przykładem W. Roux'a, samoróżnicowaniem *(Selbstdifferenzierung)*. Samoróżnicowanie zatem jaja, względnie zarodka, jest zależne od czynników tkwiących w nich samych, innemi słowy — od momentów, że tak powiem, wewnętrznych, czysto dziedzicznych, biologicznych.

Ale jak każdy ustrój żyjący, tak i zarodek wymaga całego szeregu czynników zewnętrznych, czyli podniet, a podniety te, czy bierzemy pod uwagę otaczającą ciepłotę, czy ciśnienie, światło lub inne warunki, ze względu na wpływ swój na ustrój mogą wykazywać trzy główne stopnie działania: maximum, minimum i optimum. Maximum jest to ten najwyższy stopień danej podniety, np. cieplnej, po której przekroczeniu zarodek rozwijać się i zwykle żyć już nie może, minimum to dolna granica podniety, poniżej której rozwój i życie również ulegają zawieszeniu, optimum to stan pośredni, niezawsze jednak przypadający po samym środku pomiędzy maximum a minimum, stan, w którym rozwój odbywa się najlepiej, najkorzystniej, który tworzy tedy warunki najbardziej sprzyjające rozwojowi. Otóż te różnego rodzaju czynniki zewnętrzne, czyli, jak je ogólnie nazywać będziemy, podniety, wybiegając poza optimum, mogą przyśpieszać lub opóźniać sprawę rozwoju zarodka, a nawet do pewnego stopnia mogą jakościowo zmieniać bieg jego, prowadząc niejednokrotnie do pewnych, mniej lub więcej wybitnych zboczeń od normy. Możemy przeto, opierając się na wynikach badań doświadczalnych, wytknąć granicę temu, co odbywa się w biegu rozwoju zarodkowego dzięki samoróżnicowaniu, czyli czynnikom czysto wewnętrznym, oraz temu, co jest wynikiem działań zewnętrznych. Najczęściej wszakże owe czynniki wewnętrzne i zewnętrzne tak się wzajem przenikają, tak głęboko spółdziałają z sobą, że przeprowadzenie granic między nimi jest niezmiernie trudne lub wręcz niemożliwe, bo jak życie ustroju dorosłego jest właściwie i ciągłą reakcyą ustroju na czynniki świata zewnętrznego, i akcyą ostatnich na ustrój, tak i życie jaja oraz płodu stanowi wynik tychże działań i oddziaływań.

Rzecz w każdym razie jasna, dlaczego tak doniosłą rolę w embryologii spółczesnej odgrywa nauka o wpływie warunków zewnętrznych na rozwój. Tą drogą bowiem staramy się odsłonić rąbek tajemniczej zasłony, poza którą ukrywają się przed nami wogóle czynniki rozwoju zarodkowego.

Wpływ ciepła.

Wpływ temperatury na rozwój jaj zwierzęcych jest bardzo wybitny i naogół sprowadza się do tego, że podwyższanie ciepła od optimum ku maximum przyśpiesza sprawy rozwojowe, obniżanie zaś jej, a więc przechodzenie ku minimum, opóźnia je i hamuje. Owe punkty maksymalne i minimalne są różne dla różnych ustrojów, przeważnie zaś daje się zauważyć, że optimum leży zwykle bliżej punktu maksymalnego, aniżeli minimalnego, a poza obydwoma punktami granicznymi częstokroć nietylko sam rozwój jaja ulega zupełnemu wstrzymaniu, ale i wszystkie inne sprawy życiowe zostają zawieszone i jajo ginie. Dalej, zasługuje na uwagę, iż zwykle zbyt znaczne podwyższenie temperatury w daleko wyższym stopniu szkodzi zarodkowi, aniżeli obniżenie, przy którem niejednokrotnie powstrzymuje się wprawdzie proces rozwojowy, lecz jajo nie ginie, a po powrocie do warunków normalnych dalej się rozwija bez żadnego dla siebie uszczerbku. Wiadomo przecież, że jaja wielu drobnych skorupiaków naszych, np. płesznic, czyli dafnii, składane późną jesienią i zimujące (jaja zimowe), znoszą bezkarnie bardzo nizką temperaturę; owszem, być może nawet, że działanie przez pewien czas nizkiej temperatury wpływa na ich żywotność dodatnio, podniecająco, przez co z nastaniem wiosny energicznie się dzielą i rozwijają.

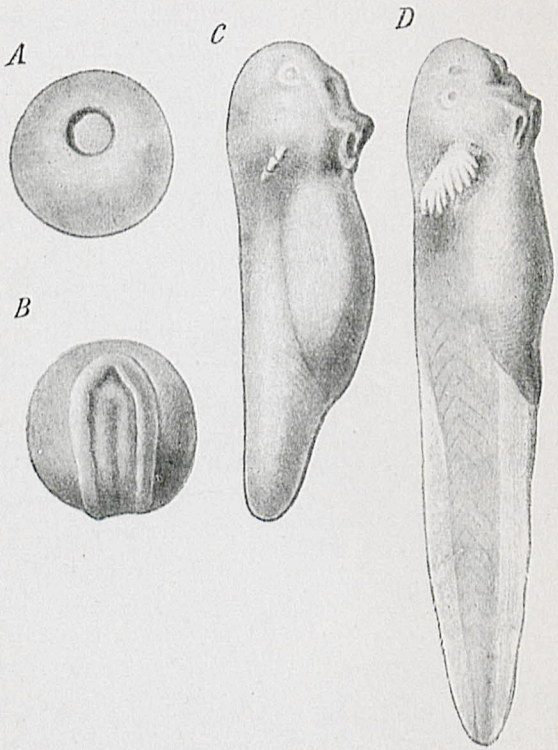
Co się tyczy wyżej wspomnianych punktów maksymalnych i minimalnych oraz punktu optimum, przytoczymy dla przykładu, że dla jaja kurzego optimum ciepła, przy którem tedy zarodek najlepiej się rozwija, wynosi +39°C; już cokolwiek gorzej, ale również bez widocznej szkody dla embryonu, odbywa się rozwój w temperaturze +38°C; +40°

znosi jeszcze zarodek przez czas dłuższy, a +42°C już tylko przez bardzo krótki czas; powyżej +42°C zarodek ginie. Przeciwnie, obniżanie temperatury, jakkolwiek opóźnia rozwój, może odbywać się na większą skalę, bo dopiero przy +25°C rozwój ustaje, przyczem jednak zarodek nie ginie: wiadomo, że jaja świeżo zniesione można trzymać przez szereg dni w chłodzie, a nie przeszkadza to później rozwojowi. Według badań Colasantiego, jaja kurze, poddawane przez 40 minut działaniu temperatury −10°C, podczas czego zawartość jaja bywa zupełnie zmarznięta, nie tracą jednak zdolności do późniejszego normalnego rozwoju po powrocie do temperatury od +38° do +39° C. Wszelako jaja kurze w późniejszych już stadyach rozwojowych, gdy są wystawione nawet krótko na działanie niższej temperatury, wykazują różne nienormalności, a nawet potworności. Co do jaj płazów, np. u żaby płowej *(Rana fusca)* optimum przypada na +22°C, maximum na +26·5°C, a minimum blizko 0° (O. Hertwig).

Klasyczny i znany przykład, iż obniżenie ciepła powoduje opóźnienie rozwoju, dotyczy jaj żabich, według badań O. Hertwiga. Na rys. 140. mamy wizerunki czterech jaj (względnie zarodków) żabich w trzecim dniu rozwoju (od chwili sztucznie dokonanego zapłodnienia); pierwsze *(A)* rozwijało się w wodzie o stałej temperaturze +10°C, drugie *(B)* — +15°C, trzecie *(C)* +20°C, czwarte *(D)* +24°C. I oto te kilkostopniowe różnice temperatury wywołały tak wybitne różnice w stopniu rozwoju tych jaj, że, kiedy pierwsze jest dopiero w stadyum gastruli *(A)*, w drugiem *(B)* widać już płytkę nerwową o wyraźnie wznoszących się brzegach, trzecie *(C)* przybrało już wydłużoną postać z zawiązkiem ogona i zróżnicowaną głową, w której widać przyssawki i maleńkie zawiązki skrzel zewnętrznych, a wreszcie czwarte *(D)* przedstawia już długą kijankę o silnie rozwiniętym ogonie, opatrzonym brzuszną i grzbietową pletewkami podłużnemi, i z doskonale rozwiniętymi pęczkami skrzel na głowie. Analogiczne do powyższych i w zasadzie z niemi zgodne są doświadczenia Higgenbothama nad wpływem ciepłoty na rozwój jaj żabich. Im w wyższej lęgną się temperaturze, tem krótszego wymagają czasu do wylęgu; w temp. +10°C lęgną

się po 20 dniach, w temp. +13°C już tylko po 14, a w +15·5°C tylko po 9 dniach.

Bardzo liczne i interesujące badania nad wpływem ciepła na rozwój przeprowadzono (O. i R. Hertwigowie, Driesch, Morgan i inni) nad jajami szkarłupni. Oto niektóre, szczególnie uderzające.



Rys. 140. Jaja i zarodki żabie w 3-im dniu rozwoju, *A* — w temperaturze +10°C, *B* — w temp. +15°C, *C* — w temp. +20°C, *D* — w temp. +24°C. (Wedł. O. Hertwiga.)

Nasamprzód wykazano, że lekkie ogrzewanie ja szkarłupni działa podniecająco na zapłodnienie, np. silniej wykształca się wzgórek przyjmujący (p. o zapłodnieniu t. I.); przy silniejszem wszakże ogrzewaniu, odwrotnie, wzgórek przyjmujący rozwija się słabiej, i zapłodnienie staje się utrud-

nione. Dalej, zauważono, że przy dłuższem działaniu na jajo wyższej temperatury przenika do jego wnętrza większa liczba plemników, ale jajo wcale na nie nie oddziaływa i zachowuje się najzupełniej biernie; oczywiście zatem, wyższa ciepłota działa znieczulająco na plazmę jajową. Wykazano nadto, że pod wpływem wyższej ciepłoty jajo jeżowca, już uprzednio zapłodnione, podlega nienormalnemu brózdkowaniu, przy którem np. w stadyum szesnastokomórkowem nie pojawiają się mikromery, występujące u jeżowców w rozwoju normalnym. Jeżeli jednak w tem stadyum przerwiemy działanie podwyższonej temperatury (dla jaj rodzaju *Sphaerechinus* do +30°, +31°C, a dla rodzaju *Echinus* do +26°C) i umieścimy jaja w nieogrzanej wodzie morskiej, rozwój zacznie zwykle przebiegać normalnie, i powstanie typowa larwa prętowiec *(pluteus)*; często wszakże jajo tak jest nadwerężone przez uprzednie niekorzystne działanie podwyższonej ciepłoty, iż ginie, pomimo powrotu do warunków normalnych (Driesch). Jeżeli sformowaną już blastulę jeżowca *(Sphaerechinus granularis)* przenosimy do wody ogrzanej do +30°C i trzymamy ją tu przez kilkanaście godzin, to zamiast normalnego, zwykłego wpuklenia, czyli gastrulacyi embolicznej, owa entodermalna część larwy wypukla się nazewnątrz, przez co powstaje t. zw. *exogastrula* (Driesch). Rzecz ciekawa, że taka larwa z wynicowanem nazewnątrz jelitem rozwija się dalej; powstaje z niej larwa prętowiec, w którym występują typowe pręciki skieletowe; ale, ponieważ wynicowane nazewnątrz jelito ulega stopniowo zupełnemu zanikowi, prętowiec ten jest całkiem pozbawiony przewodu pokarmowego, czyli jest, jak mówimy, bezjelitowy (Driesch).

Wykonywano też doświadczenia (O. Hertwig, H. T. Morgan) nad wpływem nizkich temperatur na rozwój jaj jeżowców, czego już tu rozpatrywać nie będziemy, zaznaczając tylko, że i one wpływają w sposób analogiczny szkodliwie na bieg rozwoju.

Zmienione warunki ciepła okazują wpływ swój nietylko na rozwój zarodkowy, lecz i na sprawy rozwojowe, zachodzące w ustrojach dorosłych podczas regeneracyi, czyli odra-

dzania się części utraconych. Badania Lillie i Knowltona dowiodły, że oziębianie opóźnia regeneracyę u wypławka *Planaria torva*, natomiast podnoszenie temperatury do pewnej granicy działa przyśpieszająco. Podobne spostrzeżenia poczyniono także w stosunku do niektórych innych zwierząt, podlegających w wysokim stopniu regeneracyi (p. niżej rozdział o odradzaniu się, czyli restytucyi).

Ciepło wywiera też wpływ na rozwój ustrojów zwierzęcych pod różnymi innymi względami, np. na rozwój pewnych barwików. Flemming i Fischel wykazali, że larwy jaszczura plamistego *(Salamandra maculata)*, hodowane w ciepłocie niższej, otrzymują więcej ciemniejszego, czarniawego barwika w skórze, hodowane zaś w ciepłocie wyższej—więcej jasnego, żółtawego. Wiemy dalej, że pewne motyle występują w postaci form letnich i zimowych, znacznie różniących się rysunkiem i barwą skrzydeł; jest to t. zw. dwukształtność sezonowa (A. Weismann, Schröter, Standfuss, Fischer, Dorfmeister). Stąd też podwójne nazwy tych motyli, uważanych dawniej za różne gatunki, nazwy stosujące się do form letnich lub zimowych, np. *Vanessa levana* i *Vanessa prorsa*, *Autocharis Belia* i *A. Ausonia*, *Pieris bryoniae* i *P. napi*. U form zimowych poczwarki zimują, a motyle latają wiosną, u letnich poczwarki rozwijają się w lecie, a motyle latają w końcu lata i jesienią. Ale oto badania doświadczalne wykazały, że, wystawiając na pewien czas poczwarki zimowe na działanie wyższej temperatury, letnie zaś na wpływ niższej, można otrzymać u form motyli letnich zabarwienie zimowe, a u zimowych letnie. Tu więc różnica temperatur, w jakich rozwijają się poczwarki, jest niewątpliwie główną przyczyną wystąpienia odmiennego ubarwienia (i rysunku) danych motyli. Fischer, badając wpływ temperatury na rozwój poczwarek różnych motyli, otrzymywał jednak często jednakowe zboczenia barwne, tak przy krańcowo wysokich, jak i krańcowo nizkich temperaturach, co zauważył także L. Tower w swych słynnych doświadczeniach nad chrząszczykiem kolorado *(Leptinotarsa)*, o których była mowa w I. t. tego dzieła. Otrzymywał on bowiem przy słabych temperaturach powyżej i poniżej zera formy

czarniawe, czyli melanotyczne, a przy znacznych (— i +) białawe, czyli albinotyczne.

Wiemy dalej, że niektórzy badacze usiłowali dowieść związku przyczynowego między temperaturą a powstawaniem płci (poglądy Maupasa, Maur. Nussbauma i innych), o czem mieliśmy już sposobność dowiedzieć się w t. I., w rozdziale o dziedziczeniu płci.

Zaznaczymy wreszcie, że niekiedy temperatura wpływa wybitnie na czas przetrzymywania jaj w łonie matki, czyli na żyworodność lub jajorodność. Dowiodły tego piękne nowsze badania P. Kammerera (1912) nad odmieńcem *(Proteus)*. Okazuje się, że odmieniec rodzi żywe młode, kiedy jest trzymany w temperaturze poniżej + 15° C; powyżej + 15° C (niezależnie od wszelkich innych czynników) znosi jaja. Ponieważ zaś w grotach podziemnych Krainy, w których żyją odmieńce, temperatura jest niższa od + 15° C, więc są one tam niewątpliwie żyworodne, i żyworodność ich jest naturalnym sposobem rozradzania się, gdy jajorodność jest wywoływana przez warunki nienaturalne, przez podwyższenie ciepłoty ponad tę, na jaką wystawione są odmieńce w swych rodzimych miejscach zamieszkania.

Wpływ światła.

W ogólności światło wywiera wpływ nieznaczny na sprawy rozwojowe. Zdaje się wszakże, że naogół brak światła im sprzyja, czego dowodem, że jaja bywają składane przeważnie w ciemnych zakątkach, powlekane ciemnymi, nie przepuszczającymi światła oprzędami, otaczane grubemi, matowemi osłonami, lub też rozwijają się wewnątrz ustroju macierzystego, również będąc wtedy zupełnie zabezpieczone przed wpływem światła. Nie ulega wątpliwości, że liczne z tych środków osiągają przedewszystkiem inne cele, jak ochronę jaj przed wzrokiem nieprzyjaciół lub wyschnięciem; ale że i zabezpieczenie przed światłem odgrywać tu może rolę niepoślednią, to również bardzo jest prawdopodobne.

Gdy wyniki jednych doświadczeń przemawiają za wielką obojętnością podniet świetlnych dla przebiegu rozwojowe-

go, wskazują znów inne, że jakość światła przecież wpływ pewien niekiedy mieć może. Do szeregu pierwszych należą doświadczenia H. Driescha nad jajami jeżowców morskich, żaby zielonej, ślimaka zatoczka, doświadczenia, z których wynika, że jakość, t. j. barwa światła żadnego nie wywiera wpływu na wczesne procesy rozwojowe. Ani podczas brózdkowania, ani w czasie tworzenia się zawiązków organów światło nie wywiera, według Driescha, żadnego widocznego wpływu; zarówno w ciemności, jak i w świetle białem, zielonem, czerwonem, fijoletowem sprawy odnośne przebiegają w sposób jednakowy. Jeżeli jednak na wczesne stadya rozwojowe światło wpływu nie wywiera, to na procesy późniejsze, np. na przebieg rozwoju larw szkarłupni, jak wykazały badania Vernona, wpływ światła daje się już stwierdzić.

Za wpływem światła na rozwój jaj żabich, rybich, ślimaczych oraz jaj głowonogów przemawiają doświadczenia E. Yunga, według którego promienie fijoletowe działają przyśpieszająco na rozwój, czerwone zaś i zielone hamująco. Różnice te w wynikach doświadczeń Driescha i Yunga pochodzą niewątpliwie stąd, iż pierwszy badał działanie światła na jaja w bardzo wczesnym okresie, drugi zaś na jaja przez cały przebieg ich rozwoju, a wiemy już z doświadczeń Vernona, iż stadya późniejsze są wrażliwe na wpływ światła; wynika to zresztą także z niektórych innych spostrzeżeń. Że promienie fijoletowe działają przyśpieszająco, jasnem jest dlatego, iż są to promienie przyśpieszające wogóle wszelkie sprawy chemiczne, a więc, przyśpieszając je także w ustroju, powodują szybszy jego rozwój.

Wpływ światła jest szczególnie wybitny, gdy chodzi o rozwój barwików w późniejszych stadyach zarodkowych. U rybki *Fundulus*, według Loeba, komórki barwikowe, t. zw. chromatofory, pęcherza żółtkowego o wiele energiczniej rozwijają się w świetle, niż w ciemności. Znane są też doświadczenia Flemminga i Fischela, według których u młodziutkich larw salamandry ubarwienie ciała zależy od tego, czy zwierzątka były hodowane w świetle, czy w ciemności. Naogół można powiedzieć, że światło sprzyja rozwojowi barwika, ciemność go hamuje, jakkolwiek i pod tym

względem zachodzą wyjątki. Najklasyczniejszy przykład stanowi odmieniec, żyjący w ciemnych grotach Krainy, a zupełnie niemal pozbawiony barwika w skórze; jego barwę cielisto-różowawą powoduje przeświecanie krwi przez bezbarwną skórę. Ale wystarczy przez kilkanaście tygodni hodować go w akwaryum, wystawionem na działanie światła, a otrzyma on zabarwienie brunatnawe: odmieńce trzymane w pracowni mojej przez lat kilka przybrały ubarwienie ciemno-brunatne, a niektóre prawie stalowo-czarne. Odwrotnie, pewne ryby głębinowe, żyjące w głębokościach, dokąd promienie światła nie przenikają, są zabarwione bardzo ciemno, niemal zupełnie czarno. Widocznie więc spółdziałają tutaj czynniki jeszcze inne, bliżej nam nieznane, które powodują owe różnice.

Wpływ światła na rozwój barwików u zwierząt był przedmiotem wielu bardzo interesujących badań doświadczalnych lat ostatnich. Literatura tego przedmiotu jest bardzo obszerna, i dlatego też zwrócimy uwagę na kilka tylko prac w tej dziedzinie.

Piękne badania Keeble'a i Gamble'a (1899 — 1905) nad powstawaniem barw u różnych skorupiaków dowiodły, że w skórze ostatnich znajdują się komórki barwikowe— chromatofory oraz ich kompleksy, stanowiące twory unerwione; unerwienie to pozostaje w związku z oczami, przez co zewnętrzne podniety świetlne mogą się udzielać ustrojowi za pośrednictwem oczu, zmieniając barwę skóry i przystosowując ją do podłoża. Autorowie ci rozróżniają w chromatoforach ośrodek oraz rozgałęzienia obwodowe; w ośrodku mieszczą się różnego rodzaju ziarenka barwikowe. Kiedy ośrodek zostaje podrażniony, barwik przenosi się do wyrostków, przez co ubarwienie skóry zwierzęcia zmienia się już przez to samo, że barwik zajmuje większą powierzchnię. Zauważyli oni dalej, potwierdzając badania Jourdaina, że u zwierząt oślepionych zachodzi jeszcze pewna reakcya na zewnętrzne wpływy świetlne, z czego wynika, że zmiany w ubarwieniu bywają wywoływane nietylko przez te podniety świetlne, które przenikają do ustroju za pośrednictwem

oczu. Według badań Fr. Megusara (1912), u skorupiaków oślepionych zanikają barwne chromatofory.

Bardzo interesujące są badania P. Kammerera (1912) nad wpływem światła na ustrój odmieńca, zamieszkującego podziemne groty Krainy. Nietylko, jak już powiedzieliśmy, pod wpływem światła rozwija się w skórze tego płaza obfity barwik ciemny, ale, co ciekawsza, oko odmieńca, normalnie szczątkowe, drobne, posiadające małą soczewkę, pozbawione należycie zróżnicowanej twardówki, jak również rogówki i naczyniówki wraz z tęczówką, zmienia się u osobników młodych, wystawionych na silne światło dzienne lub czerwone, w ten sposób, iż rozrasta się czterokrotnie, otrzymuje soczewkę 18 razy dłuższą i 12·5 razy szerszą, a nadto w gałce ocznej różnicują się twardówka, rogówka, naczyniówka z tęczówką i źrenicą, ciało szkliste, a wreszcie w siatkówce pojawiają się bardzo dobrze rozwinięte pręciki i czopki. Tak silny rozwój oka u zwierząt jaskiniowych, dokonywujący się pod wpływem światła, stanowi fakt biologiczny nader znamienny.

Podobnie jak temperatura, tak i światło okazywać może wpływ nietylko na pewne (w tym przypadku, jak widzieliśmy, późniejsze już) stadya normalnego rozwoju, ale także na zjawiska rozwojowe, zachodzące podczas regeneracyi. Loeb przekonał się, że stułbiopław *Eudendrium racemosum* w ciemności nie regeneruje główek, że światło czerwone działa w ten sam sposób hamująco, jak i ciemność, gdy tymczasem światło niebieskie, zarówno jak białe, sprzyja odradzaniu się główek u tego zbiorowego stułbiopława. Badania spółpracownika mego M. Oxnera i moje wykazały dalej, że drobniutkie, nawet pół milimetra mające cząstki pokrajanego na liczne części robaka wstężnicy *Lineus ruber* odradzają się znakomicie w ciemności (i spokoju), otaczając się uprzednio bardzo grubą torebką, czyli cystą, gdy tymczasem w świetle owa torebka nie wytwarza się, a regeneracya jest utrudniona.

Wpływ siły ciężkości.

Siła ciężkości wywiera pewien wpływ na rozwój jaj zwierzęcych, ale zdaje się, że wpływ ten tylko o tyle ma znaczenie, o ile chodzi o rozmieszczenie w jaju jego części składowych mających różny ciężar gatunkowy; a więc jest tylko p o ś r e d n i, nie ma zaś żadnego znaczenia w tych przypadkach, kiedy składniki jaja tworzą mieszaninę jednolitą pod względem ciężaru gatunkowego.

Że naogół wpływ siły ciężkości jest bardzo nieznaczny lub zgoła żaden i że płaszczyzny brózdkowania jaja nie pozostają w związku z kierunkiem, w jakim ona działa, wynika to z faktu, iż u bardzo wielu zwierząt jaja zmieniają ustawicznie położenie swe w przestrzeni. U raka rzecznego jaja są przylepione w różnej pozycyi do nóg odwłokowych, które nadto wciąż się poruszają, a i samo zwierzę w różnych pływa kierunkach. U cyklopów, czyli oczlików, jaja mieszczą się w dwóch woreczkach, przyczepionych do ciała samicy, która wciąż pływa, zmieniając swe położenie w wodzie. Niektóre motyle prządki (np. *Gastropacha neustria)* owijają swe jaja spiralnie dokoła gałązek, tak iż każde jest w innem położeniu. Przykładów podobnych możnaby przytoczyć bardzo wiele.

Co innego, gdy chodzi o jaja, które zawierają substancye o różnym ciężarze gatunkowym. W tych razach substancye te układają się, rzecz prosta, w ten sposób, iż cięższe przesuwają się niżej, lżejsze zajmują położenie wyższe. Tu więc już siła ciążenia wpływ swój wywiera, a jeżeli od sposobu rozmieszczenia składników jaja zależy kierunek płaszczyzn podziału, tedy pośrednio działa ona także na przebieg brózdkowania.

Dotyczy to przedewszystkiem jaj żabich, w których, jak wiemy, na jednym biegunie—ciemnym—gromadzi się przeważnie protoplazma, na drugim—jasnym—deutoplazma. Substancye te mają nieco różny ciężar gatunkowy, i właśnie protoplazma jest lżejsza niż deutoplazma, wskutek czego jajo zwraca się biegunem ciemnym ku górze. Linię, łączącą biegun ciemny jaja z jasnym, nazywamy osią główną. U żaby

płowej *(Rana fusca)* oś główna przybiera kierunek pionowy, biegun więc ciemny przypada na górnym końcu osi, jasny na dolnym. U żaby zielonej *(Rana esculenta)* jest nieco inaczej; oś główna ma tu według W Roux'a położenie nieco ukośne, tak iż, spoglądając od strony bieguna górnego na jajo swobodnie zawieszone w wodzie, widzimy nietylko biegun ciemny, ale i z jednej strony półksiężycowy rąbek jasnej połowy jaja; zależy to, rzecz naturalna, od szczególnego topograficznego ustosunkowania się w jaju barwika oraz protoplazmy i deutoplazmy. Otóż u żaby płowej pierwsza, jak wiemy, południkowa płaszczyzna podziału przechodzi przez oś główną, czyli przez biegun ciemny i jasny, druga, do niej prostopadła, również południkowa, także przez oś główną, a dopiero trzecia, do tamtych dwóch prostopadła, jest równoległa do płaszczyzny równikowej. U żaby zielonej pierwsza płaszczyzna podziału biegnie również przez oś główną, dzieląc na dwie połowy biegun ciemny oraz ów półksiężycowy rąbek jasny, widoczny na jasnym biegunie. W jednym i drugim przypadku pierwsza płaszczyzna południkowa odpowiada (Roux) przyszłej głównej płaszczyźnie symetryi ciała dwubocznie umiarowego*.

Pierwszy, który badał te stosunki, fizyolog Pflüger, sądził, że pierwsza płaszczyzna podziału przechodzi zawsze w kierunku pionu, czyli w kierunku działania siły ciężkości, że zatem ostatnia określa położenie pierwszej płaszczyzny brózdkowania, a tem samem i płaszczyzny symetryi rozwijającego się zarodka, innemi słowami, że warunkuje rozmieszczenie przyszłych części ciała w przestrzeni, stąd zaś wynikałoby ważne znaczenie kierownicze siły ciężkości. Pflüger oparł swe wnioski także na doświadczeniu. Umieszczał on jaja w różnych pozycyach przymusowych, tak iż oś główna raz miała kierunek pionowy, kiedyindziej ukośny lub poziomy, a pomimo to pierwsza płaszczyzna podziału we wszystkich przypadkach przebiegała w kierunku pionu, czyli—działania siły ciężkości.

* Inaczej dwubocznie symetrycznego, t. j. dającego się podzielić w kierunku owej głównej płaszczyzny na dwie połowy równe i symetryczne, czyli mające się do siebie, jak przedmiot i jego obraz w zwierciedle.

Wszelako późniejsi badacze, zwłaszcza Born, przekonali się, iż zachodziła tu pewna niedokładność spostrzeżeń. Owóż, skoro jaja były umieszczone w różnych położeniach przymusowych, np. raz biegunem ciemnym na bok, drugi raz ku dołowi, to jakkolwiek najbardziej powierzchowna, korowa warstewka substancyi jaja, bezpośrednio przylegająca do błony jajowej, zachowywała swe położenie bez zmiany, jednakże wewnętrzne części przemieszczały się pod tą warstewką w ten sposób, że protoplazma, gatunkowo lżejsza, przechodziła przeważnie na biegun górny, deutoplazma zaś, cięższa, na dolny. Dopiero po owem przemieszczeniu występowała pierwsza płaszczyzna podziału—południkowa, jak zwykle, dzieląca jajo, zarówno część bardziej protoplazmatyczną (zwierzęcą), jak i deutoplazmatyczną (roślinną), na dwie połowy. Doświadczenie to dowiodło zatem, że siła ciężkości działa tu tylko pośrednio, że nie kierunek pionu określa przebieg pierwszej płaszczyzny podziału, lecz że pod wpływem siły ciężkości odbywa się tu tylko, jak w każdem ciele, określone rozmieszczenie substancyi cięższych i lżejszych, pierwsza zaś płaszczyzna podziału przebiega w zależności od owego rozmieszczenia substancyi jajowych i zawsze dzieli jajo na dwie połowy w obu jego częściach — protoplazmatycznej i deutoplazmatycznej.

Spór, czy siła ciężkości wywiera wpływ kierowniczy na rozwój jaj żabich i wogóle jaj zwierzęcych, nie skończył się jednak po tych badaniach. Cały szereg nowszych poszukiwań (Roux, Rauber, O. Schultze, M. Moszkowski i inni) był w dalszym ciągu poświęcony tej sprawie, dotąd nierozwiązanej jeszcze w sposób zupełnie zadowalający.

Żeby się przekonać, czy siła ciężkości wywiera wpływ na brózdkowanie jaj żabich, uciekano się do umieszczania ich na wirownicy (centryfudze); starano się np. obracać je w płaszczyźnie pionowej, tak aby osi główne jaj, umocowanych stale, zmieniały ustawicznie swe położenie w przestrzeni i aby w ten sposób całkiem wyłączyć działanie siły ciężkości; obracano je przytem powoli, żeby uniknąć także wpływu siły odśrod-

kowej na pewne przemieszczanie substancyi jajowych. Tą drogą, pomimo różnych zmian i ostrożności w doświadczeniach, nie osiągnięto jednak dotąd wyników zupełnie zgodnych, bo gdy np. W. Roux na podstawie tego rodzaju doświadczeń doszedł do wniosku, że „siła ciężkości nie jest niezbędna dla rozwoju i nie wywiera działania kierowniczego i różnicującego“, to inni, jak O. Schultze, twierdzili, że siła ta w rozwoju zarodkowym jaj żabich przecież niemałą odgrywa rolę kierowniczą.

Wpływ siły odśrodkowej na rozwój jaj żabich badał także Oskar Hertwig, poddając je szybkiemu obrotowi na wirownicy (centryfudze). Wskutek wzmożonego działania siły odśrodkowej nastąpiło w nich zupełne odgraniczenie, oddzielenie protoplazmy od deutoplazmy, jako dwóch substancyi o różnym ciężarze gatunkowym, które w jaju normalnem nie są, jak wiadomo, całkowicie od siebie oddzielone, tylko rozmieszczone w ten sposób, że w jednej połowie jaja (górnej) przeważa jedna, w drugiej (dolnej)—druga. W ten sposób holoblastyczne jajo żabie zamieniło się na meroblastyczne, biegunowożółtkowe, podobne do jaja ryby lub gadu, gdzie protoplazma tworzy tylko tarczkę na jednym biegunie, a cała przeciwległa część jaja zajęta jest wyłącznie przez żółtko odżywcze. Otóż jajo żabie, w ten sposób sztucznie zmienione, brózdkowało do pewnego stopnia, jak meroblastyczne, biegunowożółtkowe; w rezultacie powstała tarcza komórek z jamą pośrodku (odpowiadającą prajamie ciała), spoczywająca na masie deutoplazmy, która wcale nie uległa brózdkowaniu. Jaja takie mogły się wprawdzie rozwijać dalej, ale bardzo często okazywały skłonność do różnego rodzaju potworności.

Hertwig czyni wobec tego słuszną i bardzo ciekawą uwagę, że, gdyby jaja żabie znajdowały się nie na kuli ziemskiej, lecz na jakiejś innej planecie, której masa jest większa, aniżeli masa globu naszego, wówczas, pod wpływem potężniejszego działania siły ciężkości, jaja te, podobnie jak na centryfudze, byłyby stale przekształcane na meroblastyczne, a, co za tem idzie, i brózdkowanie ich przebiegałoby inaczej. Oczywista, że naogół musimy przyjąć wpływ takiej, a nie

innej siły ciężkości na budowę i przebieg brózdkowania jaj wielu zwierząt: takiej, jaka panuje na globie naszym.

Z pośród badań lat ostatnich zanotujemy tu także interesującą pracę M. Konopackiej (1908) nad wpływem siły odśrodkowej na rozwój jaj żaby płowej *(Rana fusca)*. W zasadzie stwierdza ona badania Hertwiga i znajduje, że liczba zupełnie zregulowanych zarodków zależy od stadyum rozwoju, w jakiem jaja były poddane działaniu siły odśrodkowej. Z wielu jaj o brózdkowaniu tarczkowem otrzymała autorka zarodki normalne; część jaj ginęła. Wpływ siły odśrodkowej na rozwój jaj (glisty *Ascaris megalocephala)* badała też Marya J. Hogue (1910). Wskutek działania tej siły nastąpiło w jajach nienormalne rozmieszczenie żółtka i ziarenek plazmatycznych, a pomimo to zarodek rozwijał się normalnie.

Nie mogę zakończyć tych uwag, nie zaznaczywszy jeszcze, że siła ciężkości wywiera wpływ niemały nietylko na zjawiska rozwojowe, ale i na inne przejawy biologiczne, przedewszystkiem zaś na tyczące się wzrostu, tak w świecie roślinnym, jak i zwierzęcym. Bo przypomnijmy sobie tylko, że korzeń rośliny rośnie zawsze w kierunku działania siły ciężkości (geotropizm dodatni), łodyga w kierunku wprost przeciwnym (geotropizm ujemny); a z pośród zwierząt stułbiopław zbiorowy *Antennularia*, według badań J. Loeba, rośnie zawsze swymi pniami, czyli „stolonami", w kierunku działania siły ciężkości; stolony odznaczają się zatem geotropizmem dodatnim; natomiast oddzielne polipki kolonii rosną ku górze, a więc w kierunku przeciwnym działaniu tej siły, odznaczają się zatem geotropizmem ujemnym.

Wpływ czynników chemicznych.

Przedmiot ten był wielokrotnie badany i ma bardzo obszerną literaturę. Możemy go więc dotknąć tylko w ogólnych zarysach, zwracając uwagę na pewne szczególnie interesujące zjawiska.

Rozmaici biologowie badali doświadczalnie wpływ tlenu i innych gazów na rozwój jaj rozmaitych zwierząt oraz wpływ różnych innych związków chemicznych, jak np. soli mine-

ralnych, alkaloidów i t. d., na rozwój jaj, znajdujących się w wodzie.

Ponieważ zarodek podczas rozwoju pobiera tlen, wydziela zaś dwutlenek węgla, jak wogóle każda żywa istota, dla której oddychanie jest niezbędne, oczywista więc, że dla normalnego rozwoju konieczną jest obecność w otaczającem środowisku pewnego minimum tlenu. Doświadczenia pouczają jednak, że to minimum jest różne dla jaj różnych zwierząt i wzrasta, w miarę jak rozwój zarodkowy postępuje naprzód. Że ów proces oddechowy zachodzić może już w najwcześniejszych stadyach rozwoju jaj, dowiodły między innemi doświadczenia Samassy, według których jaja żaby brunatnej już w pierwszym zaraz dniu rozwoju wydzielają małe ilości dwutlenku węgla. Okazuje się dalej, że, gdy jaja jednych zwierząt są przez pewien czas wytrzymalsze na zupełny brak tlenu, to inne okazują pod tym względem większą wrażliwość. Loeb wykazał, że jaja rybki *Fundulus* mogą się rozwijać bez szkody, będąc przez dwanaście godzin pozbawione tlenu, gdy rozwój jaj ryby *Ctenolabrus* wobec braku tlenu natychmiast ustaje, przyczem zachodzi w nich szczególnego rodzaju rozpuszczanie się ścian komórkowych.

Nieznaczne wzrastanie ilości tlenu ponad owo minimum nie wpływa zwykle przyśpieszająco na rozwój zarodka, bardzo znaczne zaś powiększenie ilości tlenu działa często opóźniająco na sprawy rozwojowe, może je zawiesić zupełnie, a nawet spowodować śmierć zarodka. Jeżeli ilość tlenu zmniejsza się i spada poniżej minimum, działa to również opóźniająco, hamująco na rozwój lub powoduje zupełne zawieszenie rozwoju, a nawet zabicie zarodka*.

Gazy, nie służące do oddyczania, np. wodór, dwutlenek węgla, okazują w różnym stopniu działania trujące, wywołując niekiedy zmiany patologiczne w zarodkach, przyczem i tutaj jaja różnych zwierząt zachowują się mniej albo więcej odpornie. Jaja żaby brunatnej, według badań Samassy, przeniesione po zapłodnieniu do atmosfery dwutlenku węgla,

* O wpływie tlenu i pewnych innych środków chemicznych na jaja rozwijające się dzieworodnie (partenogeneza sztuczna) była mowa w t. I., w rozdziale o dzieworództwie.

nie brózdkowały lub też podlegały brózdkowaniu nieprawidłowemu, a po dwudziestogodzinnem pozostawaniu w tej atmosferze ginęły. Natomiast jaja glisty *Ascaris* mogą jakoby pozostawać, według badań Hallera, nawet przez kilka tygodni w atmosferze tego gazu, nie tracąc zdolności do rozwoju, co jednak wymagałoby może jeszcze sprawdzenia.

Co się tyczy innych związków chemicznych, rozpuszczonych w wodzie zawierającej jaja, badania doświadczalne stwierdziły, że pewne z nich, zwłaszcza niektóre sole mineralne, są niezbędne do normalnego rozwoju zarodka, który, oczywiście, pochłania je z wody, podobnie jak pobiera także tlen. Wynika to szczególnie z faktu, że, skoro wodę morską, w której znajdują się jaja pewnych zwierząt morskich, pozbawimy sztucznie niektórych składników mineralnych, jaja te nie będą się rozwijały zupełnie normalnie, a częstokroć wykazywać będą pewne stałe braki. Zasługuje przytem na uwagę, że pewne sole mineralne, usunięte z wody, lub też inne, dodane do niej, wykazują wpływ swoisty nietylko na jaja określonych ustrojów, ale nadto częstokroć na pewne tylko tkanki lub narządy danego gatunku zarodka, a co ciekawsza, na tkanki lub narządy pewnego tylko stadyum rozwojowego danego gatunku.

Są to fakta empirycznie stwierdzone, ale dotychczas dalecy jesteśmy od zrozumienia istoty owego wpływu składu chemicznego środowiska na przebieg stosunków morfologicznych, na zmiany w strukturze, budowie pewnych składników histologicznych ciała zarodkowego.

Musimy wreszcie zaznaczyć jeszcze, że w wielu przypadkach dodanie lub usunięcie pewnych soli mineralnych ze środowiska wodnego działa na zarodek nie tyle wskutek zmian natury chemicznej w owem środowisku, ile raczej przez zmiany w stosunkach ciśnienia, zmiany osmotyczne (p. niżej), a więc natury fizycznej. Dokładne wszakże rozróżnienie tych momentów napotyka niekiedy wielkie trudności.

Rozpatrzmy dla przykładu kilka ciekawszych w tej dziedzinie zjawisk.

Bardzo interesujące są badania C. Herbsta nad wpływem pewnych środków chemicznych na rozwój jaj jeżowców

morskich. Herbst hodował jaja tych zwierząt w sztucznych rozczynach wodnych, izotonicznych (p. niżej) z wodą morską normalną, t. j. posiadających to samo ciśnienie osmotyczne, co woda, wskutek czego wpływ ciśnienia był tu zupełnie wyłączony. Badacz ten przekonał się, że jaja jeżowców, a później także larwy prętowce, wymagają do swego rozwoju normalnego, względnie do normalnego zachowania swych cech życiowych—obecności pewnych ciał chemicznych w otaczającem środowisku wodnem, jak chloru, sodu, potasu, magnezu, siarki i wapnia, ostatniego w postaci węglanu, siarkanu lub chlorku wapniowego.

Otóż bardzo interesujący, między innymi, był wynik doświadczenia, w którem sztucznie usunięto z wody wszelkie sole wapienne. Jaja, trzymane w takiej wodzie bezwapniowej, brózdkowały wprawdzie, ale blastomery ich nie tworzyły ścisłych skupień, lecz rozluźniały się i całkiem odosobniały jedne od drugich, tworząc wolne zaokrąglone komórki, jeżeli jaja były uprzednio pozbawione błony*. Uwolnione komórki dzieliły się jednak dalej, a produkty ich podziału znów rozpadały się na oddzielne komórki. Kiedy jednak te odosobnione blastomery, będące wynikiem brózdkowania jaja w wodzie bezwapniowej, zostały przeniesione do normalnej (t. j. zawierającej sole wapienne) wody morskiej, poszczególne blastomery brózdkowały znów normalnie, a w rezultacie powstawały maleńkie blastule, i tworzyły się larwy mniejsze, niż normalne. Jeżeli np. w chwili podziału jaja na dwie lub cztery blastomery w wodzie bezwapniowej otrzymano dwie, względnie cztery odosobnione, okrągłe komórki, a następnie przeniesiono je do wody normalnej, powstawały z nich dwie, względnie cztery blastule, zupełnie podobne do normalnych, tylko dwa lub cztery razy mniejsze od ostatnich. Jeżeli jednak np. cztery odosobnione w wodzie bezwapniowej blastomery otoczone są wspólną błoną jajową, która nie była rozerwana (jak w doświadczeniu powyższem), a wskutek tego blastomery owe stykają się powierzchniami swemi, to, gdy zarodek taki zostaje przeniesiony do wody

* Osiąga się to przez wstrząsanie jaj w próbówce z wodą morską.

normalnej, blastomery znów zbliżają się do siebie, zespalają w czterokomórkowy zarodek, który przez dalsze brózdkowanie wytwarza blastulę wielkości normalnej. To zjawisko spajania się komórek uprzednio rozluźnionych zostało nazwane przez W. Roux *cytarme*.

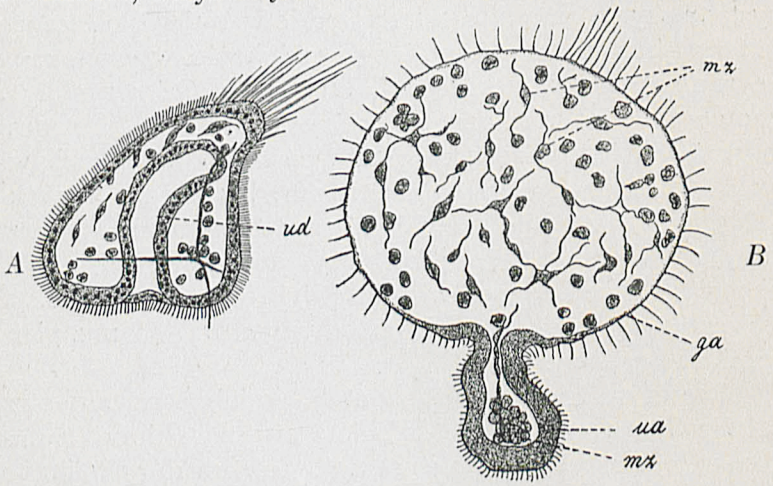
Pouchet i Chabry, a z kolei także Herbst, czynili również doświadczenia nad wpływem zmniejszania ilości soli wapiennych w wodzie morskiej na rozwój skieletu u larw jeżowców. Gdy ilość ta znacznie malała, skielet wapienny, występujący normalnie u larw prętowców w postaci charakterystycznych pręcików, ulegał redukcyi i wreszcie zupełnie zanikał, a wskutek tego u larw tych nie rozwijały się typowe dla nich ramiona, dla których owe pręciki stanowią podporę. Larwy więc takie miały postać półkul, pozbawionych owych wyrostków ramienistych, tak bardzo charakterystycznych dla prętowców. Widzimy tutaj interesujące zjawisko spółczynności, czyli korelacyi zarodkowej, dzięki której zanik jednych narządów (skieletu) prowadzi do zaniku innych (ramion), czynnościowo pod pewnym względem z pierwszymi związanych.

Rzecz interesująca, iż zupełnie podobne wyniki otrzymał Herbst przez dodanie soli potasowych (chlorku potasu, bromku potasu, jodku potasu i t. d.) lub niektórych innych, np. jodku sodowego, do wody morskiej, w której rozwijały się jaja jeżowców. Z początku rozwój tych jaj odbywał się normalnie, i można było zauważyć tylko opóźnienie w rozwoju wapiennych igiełek skieletowych, które wreszcie zaczęły się tworzyć zupełnie anormalnie i w znacznej mierze ulegać uwstecznieniu, a w związku z tem nie rozwinęły się też ramiona charakterystyczne dla larwy prętowca.

Niezmiernie ciekawe są też doświadczenia Herbsta nad wpływem soli litowych, jak chlorku litu, bromku litu, jodku litu i t. d., na rozwój jaj jeżowców. Ta połowa ścianki pęcherza blastuli, która normalnie wpukla się do wnętrza jako entoderma przyszłej gastruli, oddziela się tutaj przewężeniem od drugiej połowy (która normalnie tworzy zewnętrzny listek gastruli) i pozostaje w ten sposób stale wypukloną nazewnątrz, tak iż w stadyum gastruli cała ścianka entoder-

malna, czyli ścianka prajelita, jest wypuklona nazewnątrz, jak gdyby wynicowana (rys. 141. *B*), przyczem wewnątrz tej larwy, podobnie jak w prajamie ciała gastruli normalnej, znajdujemy obficie rozwiniętą tkankę mezenchymatyczną. Są to t. zw. larwy litowe *(Lithiumlarven)* Herbsta.

Zasługuje też na uwagę, że w jajach, hodowanych w wodzie zawierającej sole potasowe lub litowe (w t. zw. kulturach potasowych lub litowych), zachodzi, według spostrzeżeń Herbsta, dosyć częste zlewanie się dwóch lub kilku bla-



Rys. 141. *A*—Normalna gastrula jeżowca *Echinus microtuberculatus*, *B*—gastrula formy pokrewnej *Sphaerechinus granularis*, wyhodowana w wodzie morskiej z dodatkiem chlorku litu; *ud*—prajelito normalne, *ua*—prajelito wypuklone nazewnątrz *(exogastrula)*, *ga*—część ektodermalna ścianki gastruli, *mz*—komórki mezenchymy. (Wedł. Herbsta)

stul jeżowców w jedną całość, wskutek czego powstają pewne potworności, np. larwy o dwóch, względnie kilku przewodach pokarmowych. Zjawiska zlewania się dwóch jaj, względnie dwóch zarodków bardzo wczesnego stadyum rozwojowego, blastul, w jedną całość, zachodzą jednak nietylko w przypadkach opisanych przez Herbsta. Niekiedy dzieje się to w warunkach normalnych; np. u meduzy *Mitrocoma Annae Haeckel*, według dawnych badań E. Miecznikowa, zachodzi często zlanie się dwóch lub kilku blastul, z których wytwarza się jeden osobnik. Według niedawno ogłoszonych

badań M. Oxnera i moich, podobne zjawisko jest dosyć częste w rozwoju zarodkowym wstężnicy *Lineus ruber*. Do przedmiotu tego powrócimy jeszcze niżej.

Z innych badań nad wpływem czynników chemicznych na rozwój embryonalny wymienimy jeszcze spostrzeżenia O. Hertwiga, jako tyczące się objektu, tak często używanego w nowoczesnej embryologii doświadczalnej, a mianowicie—jaj żabich. Zapłodnione jaja żabie umieścił on na pół godziny w słabym rozczynie soli kuchennej (0·5% do 1%), i oto ten słaby rozczyn soli wpłynął hamująco na różne sprawy rozwojowe. Przedewszystkiem samo brózdkowanie było opóźnione i przypominało typ segmentacyi jaj meroblastycznych, a gdy rozczyn był nieco silniejszy, brózdy były tak płytkie, że nie doprowadziły do podziału komórek. W związku z wielkiem opóźnieniem brózdkowania przez długi czas nie zamykały się prausta, co znów sprowadzało pewne nienormalności w rozwoju zawiązka układu nerwowego, zwłaszcza mózgu, to zaś wywołało niedorozwój czaszki, tak iż u zarodków tych niezupełnie rozwinięty mózg całkiem nie był pokryty czaszką. Widzimy zatem, jak pewne środki chemiczne, hamując określone sprawy rozwojowe, prowadzą do niedorozwoju lub teratologicznego (potwornościowego) wykształcenia pewnych narządów.

Jak powiedzieliśmy już wyżej, niektóre ze środków chemicznych, a przedewszystkiem sole mineralne, dodane do wody, działają na jaja nie tyle, jako specyficzne związki chemiczne, ile raczej przez to, że zmieniają stosunki ciśnienia osmotycznego, a zmiany te działają jako osobliwe podniety na pewne tkanki zarodka. Takie działanie mają np. według Herbsta, zdaje się, sole potasowe lub litowe, dodane do wody, w której rozwijają się jaja szkarłupni.

Wpływ ciśnienia osmotycznego.

Ponieważ nie wszyscy może czytelnicy wiedzą dokładnie, na czem polega ciśnienie osmotyczne, którego badanie odgrywa obecnie pierwszorzędną rolę w biologii, wyjaśnimy nasamprzód w kilku słowach to pojęcie.

Na podstawie klasycznych badań van't Hoffa przypuszczamy dziś, że drobiny ciał rozpuszczonych poruszają się w rozczynach w podobny sposób, jak drobiny gazu w eterze. Jak drobiny gazu, uderzając o ściany zawierającego je naczynia, wywierają na nie ciśnienie, tak też i drobiny rozczynów wywierają ciśnienie na ściany naczynia. Ciśnienie to, zwane osmotycznem, wzmaga się wraz ze wzrostem koncentracyi rozczynu, jako też temperatury.

Wyobraźmy sobie blastulę wypełnioną cieczą, zawierającą w rozczynie jakąś sól mineralną; niech ścianki tej blastuli przepuszczają drobiny wody, lecz nie przepuszczają drobin soli. Jeżeli tę blastulę umieścimy w rozczynie tejże soli, o takiej samej koncentracyi, ciśnienie zewnętrzne i wewnętrzne na elastyczną ścianę blastuli będzie jednakowe, czyli równowaga ciśnień będzie zupełna. Powiemy wówczas, że oba rozczyny, zawarty wewnątrz blastuli oraz rozczyn zewnętrzny, wywierające jednakowe ciśnienie na oddzielającą je ścianę, są rozczynami izotonicznymi. Jeżeli wszakże blastulę naszą umieścimy w rozczynie danej soli o mniejszej koncentracyi, wówczas, rzecz prosta, ciśnienie wywierane na ścianę blastuli od wnętrza będzie większe, aniżeli ciśnienie zewnętrzne, a wskutek tego elastyczna ścianka blastuli będzie naprężona; naprężenie to, spowodowane przez ciśnienie wewnętrzne, stanowi t. zw. turgor. Elastyczna ściana blastuli będzie się wskutek owego naprężenia rozciągała, a woda dopóty będzie poprzez ową ściankę przenikać zzewnątrz do wnętrza, dopóki koncentracya cieczy wewnątrz pęcherza blastuli nie zrówna się z koncentracyą cieczy otaczającej.

Oto przykład, ilustrujący dosadnie, w jaki sposób powiększanie się, czyli wzrost blastuli zachodzi w ścisłej zależności od stężenia cieczy w środowisku zewnętrznem. Widzimy zatem, jak wielki wpływ wywierać mogą zmiany w ciśnieniu osmotycznem na stosunki wzrostu organicznego, a tem samem i rozwoju, któremu wzrost ustawicznie towarzyszy. Oczywista, że zmiany te i pod wielu innymi względami wpływać muszą na zjawiska rozwoju, zwłaszcza, jeżeli zważymy, że to, co dla przykładu powiedzieliśmy o blastuli, stosuje się w równej mierze do każdej wogóle komórki zarodka, stano-

wiącej również rodzaj pęcherzyka, otoczonego ścianką—błoną komórkową*.

Z licznych odnośnych badań doświadczalnych w dziedzinie embryologii przytoczymy tylko niektóre. Loeb dociekał wpływu stężonej wody morskiej (stężenie było zwiększone przez dodanie chlorku sodu) na brózdkowanie jaj jeżowców. Naogół rozwój się opóźniał, oddzielanie się od siebie sąsiednich blastomer nie zachodziło, pomimo iż jądra ich podzieliły się bez przeszkody. Blastomery, w których jądra się podzieliły, lecz protoplazma nie uległa podziałowi, przeniesione następnie w całości do normalnego roztworu wody, rozpadały się na tyle komórek, ile było jąder. Driesch otrzymał znów podobne wyniki przy rozcieńczaniu wody morskiej. Nie możemy tu wchodzić w szczegóły hipotezy Loeba co do istoty działania roztworów różnego stężenia na przebieg rozwoju, zwłaszcza, że przypuszczenia jego były surowo krytykowane przez niektórych innych biologów i naogół mało są zadowalające.

O wpływie stopnia stężenia rozczynu można powiedzieć to samo, co o innych także podnietach zewnętrznych. I tu rozróżniamy optimum, minimum i maximum, i tu również wpływ ciśnienia osmotycznego jest rozmaity wobec jaj i zarodków różnych form zwierząt, i tu wreszcie wpływ czynnika jest różny w zależności od stadyum rozwojowego. Co do ostatniego punktu, dowiodły badania Loeba, że wpływ zmiany ciśnienia osmotycznego na przebieg brózdkowania u rybki *Fundulus* jest większy, niż na przebieg dalszych spraw rozwojowych.

Podobnie jak co do innych podniet, tak też i co do omawianej obecnie, zauważono wpływ jej nietylko na rozwój embryonalny, ale również i na sprawy regeneracyjne, a zwłaszcza na wszelkie zjawiska wzrostu, co zresztą wynika już z uwag wypowiedzianych na wstępie. Podczas regeneracyi pewnych robaków zauważono np. zwolnienie wzrostu wraz ze wzmagającem się stężeniem cieczy otaczającej.

* Por. Korschelt u. Heider. Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellos. Tiere.

Działanie głodzenia, czyli inanicyi.

Głodzenie działa na pewne zjawiska rozwojowe przyśpieszająco, a mianowicie na te, które łączą się z zanikiem, czyli inwolucyą pewnych narządów, np. na rozwój kijanek żabich, któremu towarzyszy zanik ogona i skrzel larwy. Organizm taki, głodząc się, żyje, jak zresztą każdy głodzący się ustrój, kosztem własnych tkanek, przyczem zużywa przedewszystkiem tkanki tych narządów, które mają zaniknąć i tem samem posiadają najmniejsze w danych warunkach znaczenie fizyologiczne. Wskutek tego narządy owe w przyśpieszonem tempie ulegają inwolucyi, co znów przyśpiesza całą sprawę przeobrażenia. Okazał to prof. Barfurth, głodząc kijanki żabie. Długotrwały głód przyśpieszał tu zanik skrzel, rezorbcyę ogona, zanik skóry w okolicy jamy skrzelowej, przez co odnóża poprzez rozerwaną skórę mogły prędzej wydostać się nazewnątrz, umożliwiając zwierzęciu wyjście na ląd.

Głodzenie, jako bodziec dla normalnych przejawów destrukcyjnych, w jeszcze większej mierze występuje podczas przeobrażania się owadów. Wiadomo, że gąsienica, która aż do chwili osiągnięcia ostatecznych rozmiarów ciała wiele spożywa pokarmu i szybko rośnie, na pewien czas przed przepoczwarczeniem się przestaje pobierać pożywienie, a jako poczwarka nie odżywia się wcale. Podczas zaś okresu głodzenia zachodzą w niej bardzo liczne i doniosłe przejawy inwolucji, t. j. rozpadu, zaniku wielu narządów i tkanek (p. niżej o przeobrażaniu się owadów) — co stanowi t. zw. zjawisko histolizy.

Ryby łososiowate na krótki czas przed tarłem oraz podczas tarcia się nie pobierają w ciągu kilku tygodni pożywienia i przez to bardzo chudną. I u nich zachodzą w ciągu tego czasu pewne przejawy inwolucyjne, w danym razie korzystne dla ustroju. Albowiem jajniki łososia nie uchodzą nazewnątrz za pośrednictwem przewodów, lecz leżą swobodnie w jamie ciała, dokąd wpadają dojrzałe jaja, które wydostają się nazewnątrz zapomocą otworków brzusznych *(pori*

abdominales); żeby jednak jaja mogły się uwolnić z jajnika, muszą być zniszczone grube błony łącznotkankowe, oddzielające od siebie grupy jaj oraz otaczające cały jajnik; otóż wskutek głodzenia się rozpad i rezorbcya tkanek w tych błonach odbywa się łatwiej i prędzej.

Jeszcze inne wpływy przypisywano czynnikowi inanicyi. E. Schultz np. sądził, że u stułbi *(Hydra)* głodzenie prowadzi do przyśpieszenia dojrzałości płciowej, a ponieważ we wszystkich spostrzeganych przypadkach stwierdził rozwój jąder *(testes)*, sądził, że inanicya i wogóle niekorzystne warunki odżywiania sprzyjają rozwojowi płci męskiej, co zdawało się potwierdzać dawniejsze w tymże kierunku doświadczenia Maur. Nussbauma. Wszelako późniejsze badania R. Hertwiga dowiodły, że pośród stułbi głodzonych rozwijają się w równej mierze samce i samice.

O innych spostrzeżeniach nad wpływem niekorzystnych warunków odżywiania na rozwój płci mówiliśmy już w t. I. tego dzieła, skąd wiemy, jak wiele panuje tu dotąd sprzecznych poglądów.

Wpływ czynników mechanicznych, elektrycznych i magnetycznych. Działanie promieni radu.

Silniejsze podniety mechaniczne zadane jajom, jak np. wstrząsanie, obracanie ustawiczne i t. p., mogą często powodować różne zaburzenia w rozwoju oraz potworności, o ile zaś przekraczają pewne granice, działają na zarodek zabójczo. Wiadomo, że jaja kurze, które podczas transportu podlegały przez czas dłuższy wstrząśnieniom, wydają często zarodki potworne, a doświadczalnie stwierdził Lombardini, że, gdy jaja kurze w ciągu dłuższego czasu są obracane w wylęgarni dokoła osi, liczne z nich dają zarodki nienormalnie leżące i dotknięte pewnemi zboczeniami.

Tenże badacz osiągnął nienormalności najrozmaitszego rodzaju w rozwoju zarodków pisklęcia, gdy zapomocą elektrodów platynowych wprowadzonych do jaja poprzez skorupę przepuszczał przez ostatnie słaby prąd stały albo indukcyjny. Badania Lombardiniego nad działaniem prądów

elektrycznych na rozwój jaj kurczęcia potwierdzili również późniejsi badacze, np. Dareste i Windle.

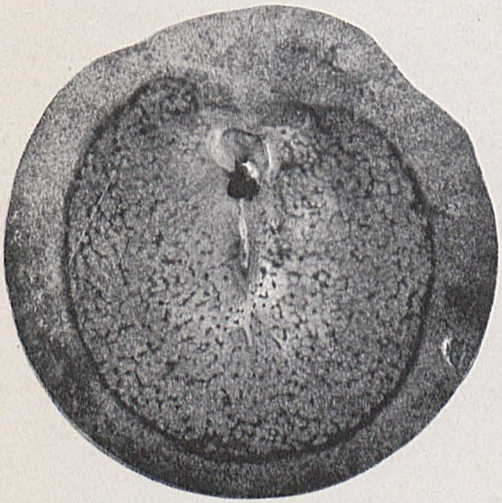
Przyśpieszający wpływ słabych prądów indukcyjnych na rozwój jaj płazów zauważył Fasola. „Kierowniczego“ działania na podział jaja, t. j. na kierunek płaszczyzny podziału, według badań Roux, prądy te nie mają. Rossi, badając oddziaływanie jaj salamandryny *(Salamandrina perspicillata)* na prądy stałe, widział często nienormalne rozmieszczenie barwika, anomalie w brózdkowaniu, nienormalne gastrule o niezwykle wielkich praustach.

Wpływ magnetyzmu na rozwój jaj mało był dotąd badany. Maggiorani i Windle spostrzegli, że sztucznie wylęgające się jaja kurze, pozostające pomiędzy biegunami magnesu, opóźniają się w rozwoju, a nadto znacznie silniej ulegają potwornościom; zauważono przytem niedostateczny rozwój pola naczyniowego. Opisano także uderzającą śmiertelność w jajach pstrągów, poddawanych działaniu magnesu. Badania te są jednak dotąd bardzo urywkowe i wymagają jeszcze pogłębienia.

Działanie promieni radu. Według O. Hertwiga, rozwijające się jaja żabie, poddane działaniu promieni radowych w ciągu nader krótkiego czasu (5 do 15 minut), rozwijają się wprawdzie dalej, ale w tempie bardzo zwolnionem, przyczem zachodzą u zarodków pewne zmiany patologiczne, zwłaszcza cierpią zawiązki niektórych narządów, np. układu nerwowego, narządów zmysłowych, muskulatury, krwi i naczyń krwionośnych. Najwrażliwsze na owe promienie mają być te komórki ustroju, które dłużej zachowują charakter embryonalny i dłużej mają skłonność do podziału. Podobne działanie okazują promienie Röntgena.

Interesujące prace nad wpływem promieni radu na jaja zwierzęce ogłosili niedawno Paula, Günther i Oskar Hertwigowie (1911). Paula Hertwig znalazła, że rad, działający na jaja glisty *Ascaris megalocephala*, niszczy chromozomy, które pod jego wpływem rozpadają się na ziarenka, gdy tymczasem włókna wrzeciona, centrozomy i protoplazma wpływu patologicznego nie doznają. Günther i Oskar Hert-

wigowie badali jaja płazów, poddane uprzednio działaniu radu, a następnie zapłodnione przez normalne, t. j. nie naświetlane radem, plemniki, i opisali szczegółowo wzajemne oddziaływanie w ten sposób patologicznie zmienionego jądra jajowego oraz normalnego jądra plemnikowego w jaju zapłodnionem i produktach jego brózdkowania. O. Hertwig badał nadto naświetlane radem plemniki, które następnie zapładniały normalne jaja; i tutaj dało się zauważyć pewne oddziały-



Rys. 142. Zarodek kurczęcia naświetlanego promieniami radu. Zachowało się pole naczyniowe, struna grzbietowa i serce. (Pow. 12-krotne, według J. Tura)

wanie wzajemne patologicznie zmienionego jądra męskiego i normalnego, żeńskiego.

Wpływ szkodliwy radu na rozwój jaj ptasich i żarłaczy badał na lat kilka przed wymienionymi J. Tur (od r. 1904) i wykazał działanie patologiczne jego promieni, stwierdzając fakt, że nie wszystkie części ciała zarodka są w jednakowym stopniu wrażliwe na wpływ radu. Tur przyjmuje jakby pewną elektywność działania promieni radowych i twierdzi, że okolice osiowe zarodka są najwrażliwsze na wpływ szkodliwy radu. Jak widzimy na załączonym fotogramie (rys. 142.), może zniknąć całe ciało zarodka, prócz pola naczyniowego, struny grzbietowej i serca.

ROZDZIAŁ ÓSMY.

Wewnętrzne czynniki rozwojowe. Badania z dziedziny mechaniki rozwojowej. Zagadnienia determinacyi.

Na początku rozdziału II., w wykładzie o listkach zarodkowych, zapoznaliśmy już czytelnika z koncepcyą znaczenia prospektywnego oraz mocy prospektywnej komórek brózdkowych, czyli blastomer, albo też listków zarodkowych. Pojęcia te, które jeszcze raz wyjaśnimy, wiążą się ściśle ze sprawą wewnętrznych czynników rozwoju zarodkowego.

Mówiąc, że w komórce jajowej tkwią dziedzicznie pewne wewnętrzne dążności rozwojowe, czyli, jak je nazywamy, czynniki wewnętrzne, powodujące taki, a nie inny bieg rozwoju zarodkowego, a co zatem idzie, taki, a nie inny wynik ostateczny, wyobrażamy sobie, że w jaju są zawarte pewne określone zawiązki dziedziczne, bez względu na to, pod jaką one występują postacią.

W miarę jak komórka jajowa dzieli się na blastomery, zachodzić mogą przypuszczalnie dwa przypadki: albo cała suma hipotetycznych zawiązków dziedzicznych przenosi się równomiernie do wszystkich blastomer, albo też do różnych blastomer przechodzą tylko pewne grupy zawiązków. Oskar Hertwig wyobrażał sobie, że do wszystkich blastomer i wogóle do wszystkich komórek zarodka przenoszą się wszystkie rodzaje zawiązków dziedzicznych, lecz, gdy w jednych

pewne określone zawiązki biorą czynnościowo górę nad innymi, to w innych przeważają funkcyonalnie inne zawiązki; to czynnościowe górowanie niektórych zawiązków nad pozostałymi w różnych grupach komórek zarodkowych ma prowadzić do morfologicznego i fizyologicznego różnicowania się ostatnich; tylko w komórkach płciowych zarodka wszelkie zawiązki dziedziczne zachowują jakoby względną równość pierwotną. A. Weismann natomiast sądził, jak wiemy, że, w miarę dzielenia się jaja, do różnych grup komórek zarodkowych przenikają różne rodzaje zawiązków dziedzicznych, a tylko do płciowych wszystkie ich rodzaje; stąd komórki cielesne zarodka, otrzymując tylko ściśle określone zawiązki, różnicują się w pewnych jeno kierunkach, płciowe zaś pozostają niezróżnicowane, bo zawierają wszystkie zawiązki dziedziczne, podobnie jak jajo, z którego dany zarodek powstał. Jeżeli przez a, b, c, d, e, f, g i t. d. oznaczymy zawiązki dziedziczne, dajmy na to zawiązki cech, warunkujących czy to kurczliwość, czy wrażliwość, czy zdolność wydzielania lub wytwarzania pewnych twardych substancyi skieletowych i t. p., to w myśl Hertwiga musimy przypuścić, że do wszystkich komórek ciała zarodka przenikają wszystkie oznaczone zawiązki, lecz gdy w jednych komórkach zawiązki, powiedzmy, *a* biorą górę nad pozostałymi, to w innych przeważają znów *b* lub *c*, w jeszcze innych *f* i t. d. Według Weismanna zaś do jednych komórek cielesnych zarodka przenikają tylko, dajmy na to, zawiązki *a*, do innych tylko *c* lub tylko *d* i t. d.

Pierwszy sposób rozmieszczania się w komórkach brózdkowych zawiązków dziedzicznych nosi nazwę rozmieszczenia (albo wprost dzielenia się samych komórek) równomiernie dziedzicznego *(erbgleich)*, drugi—nierównomiernie dziedzicznego *(erbungleich)*; albowiem w drugim przypadku różne zawiązki przechodzą do różnych grup komórek, a więc rozmieszczają się w komórkach nierównomiernie, w pierwszym zaś wszystkie przechodzą do wszystkich komórek, czyli rozmieszczają się w nich równomiernie; tylko, jak wiemy, czynnościowo jedne przeważają w jednych,

inne w innych znów komórkach ciała. Oba przypuszczalne sposoby rozmieszczania się zawiązków dziedzicznych prowadzą ostatecznie do morfologicznego i fizyologicznego różnicowania, czyli dyferencyacyi komórek w rozwijającym się zarodku, to zaś warunkuje powstawanie różnorodnych tkanek, a z nich narządów.

Nie będziemy zastanawiali się tutaj, który z tych poglądów uważać należy za prawdopodobniejszy, ani też nie będziemy przytaczali argumentów na korzyść jednego lub drugiego, albowiem wogóle trudno mówić o własnościach czegoś, co samo w sobie jest niejasne i nieuchwytne. A nieuchwytne i nie dające się określić ściśle naukowo jest właśnie owo pojęcie zawiązków dziedzicznych, którem operują zwolennicy obu kierunków.

Jeżeli jednak niejasne i nieokreślone są owe przyszczalne zawiązki przyszłych znamion w jaju i produktach jego podziału, to zupełnie określone są już same znamiona dziedziczne, ujawniające się coraz wybitniej w biegu rozwoju zarodkowego i zupełnie już skrystalizowane w końcu jego. Otóż niektórzy biologowie uważali za stosowniejsze w badaniach swych nad wewnętrznymi czynnikami rozwoju zwrócić uwagę przedewszystkiem na owe końcowe efekty rozwoju, na ostateczne znamiona rozwijającego się zarodka, słowem na to, co ma być wynikiem rozwoju. W ten sposób, niejako w przeciwieństwie do bezcelowych często dociekań o naturze i sposobie rozmieszczania się zawiązków przyszłych cech, zaczęto badać produkty podziału jaja ze względu na ostateczne, konkretne wyniki biegu rozwojowego, na to, co ma powstać lub co może powstać z poszczególnych produktów podziału jaja, czyli poszczególnych blastomer. Usuwano lub niszczono pewne blastomery lub nawet pewne części jaja, z których dane blastomery miały się rozwinąć, i obserwowano efekt końcowy, dociekano rezultatu ostatecznego: czy np. przez usunięcie blastomery *A* lub *B*, *C* lub *D*, zarodek będzie miał pewien defekt, pewien brak, czy wynik końcowy rozwoju będzie odmienny i o ile odmienny, niż w tym przypadku, kiedy usunięto znów inną blastomerę lub

kilka innych blastomer. Drogą takich doświadczeń, wchodzących w zakres t. zw. mechaniki rozwojowej, usiłowano zbadać związek przyczynowy pomiędzy obecnością pewnych bardzo wczesnych komórek zarodka a końcowymi etapami rozwoju.

Rzuciło to, rzecz prosta, światło także na sprawę przypuszczalnych zawiązków, bo, skoro wskutek usunięcia blastomery *X* lub *Y* w rozwijającym się zarodku nie pojawiają się pewne znamiona, występują pewne braki, defekty, to oczywiście przypuścić możemy, że pewne zawiązki owych znamion tkwiły w usuniętych przez nas blastomerach. Tego rodzaju dociekania doprowadziły do wyników niezmiernie ważnych i pod wielu względami zupełnie nieoczekiwanych. Okazało się, że w zwykłych warunkach określone blastomery mają wprawdzie różne znaczenie twórcze w zarodku ze względu na końcowe wyniki rozwoju, czyli na przyszłe znamiona ostateczne — inaczej, że mają różne znaczenie prospektywne (H. Driesch), ale nadto że w pewnych warunkach mogą mieć także moc, czyli potencyę, do wytworzenia tego, czego w innych, zupełnie zwykłych warunkach nie wytwarzają, a więc mieć mogą pewne potencye prospektywne, które przy niczem niezakłóconym biegu rozwoju nie ujawniają się (H. Driesch).

Słowem znaczenie prospektywne danej blastomery lub nawet danej części jaja to rola twórcza, jaką one ujawniają w zwykłym biegu rozwoju zarodkowego; potencya prospektywna to o wiele szersza rola twórcza, jaką one spełnić mogą w pewnych warunkach, przy zakłóceniu normalnego biegu rozwoju, a przedewszystkiem po sztucznem usunięciu pewnych innych blastomer lub pewnych innych części jaja, o innem znaczeniu prospektywnem. Jeszcze inaczej możnaby powiedzieć: znaczenie prospektywne danej komórki zarodkowej to istotny los tej komórki i produktów jej podziału w rozwoju zarodka, jej zaś moc prospektywna to możliwy los komórki oraz produktów jej podziału. Potencya prospektywna zawiera sumę różnych możliwości twórczych dla danej komórki, sumę tkwiących w niej zawiązków, z których w zwykłym, niczem niezakłó-

conym biegu rozwoju tylko pewne ujawniają się, zostają zaktywowane (a te stanowią właśnie o znaczeniu prospektywnem owej komórki), gdy tymczasem pozostałe zachowują się niejako w stanie ukrytym, utajonym. Potencyę prospektywną nazywa Wilhelm Roux także zdolnością mechaniczno-rozwojową (ponieważ ujawnia się pod wpływem pewnych specyalnych podniet), Herlitzka—uzdolnieniem rozwojowem *(capacitas evolutiva)*. Driesch nazywa sumę możliwości tego, co bezpośrednio z danej komórki zarodkowej w danem stadyum rozwojowem powstaje, bliższą potencyą prospektywną (inaczej potencyą *explicite)*; natomiast sumę wszystkich możliwych zmian, którym podlegać mogą wszystkie produkty podziału danej komórki podczas wszystkich stadyów rozwojowych—łączną potencyą prospektywną (inaczej potencyą *implicite)*.

Przedewszystkiem jeszcze raz wyjaśnijmy sobie ową różnicę pomiędzy pojęciem znaczenia prospektywnego a mocy prospektywnej. Przypuśćmy*, że jajo dzieli się normalnie na blastomery (makromery) *A*, *B*, *C*, *D*, że od nich oddzielają się kilkakrotnie mikromery, i że w ten sposób przybywają coraz liczniejsze komórki zarodkowe; przypuśćmy dalej, że produkty podziału komórek *A*, *B* i *C* w dalszym biegu rozwoju zużywają się na wytworzenie elementów ektodermy i entodermy, produkty zaś podziału komórki *D* na wytworzenie entodermy i mezodermy. Powiemy zatem, że w normalnym biegu rozwoju element *A* ma znaczenie prospektywne wytwórcy elementów ektodermy i entodermy, element zaś *D*—wytwórcy elementów entodermy i mezodermy. Ale przypuśćmy dalej, że czterokomórkowy zarodek rozerwaliśmy sztucznie na cztery osobne elementy *A*, *B*, *C*, *D* i że każdy z nich na własną, że tak powiem, rękę dzieli się i wytwarza znów całkowity zarodek (tylko, naturalnie, cztery razy mniejszy, bo rozwijający się z $^1/_4$ pierwotnego materyału jajowego), posiadający zatem wszystkie trzy listki zarodkowe. Okaże się więc, że element *D* posiada moc do wyprodukowania ele-

* Przykład ten jest zupełnie dowolny, uproszczony, służący tylko do ilustracyi powyższych pojęć.

mentów nietylko mezodermy oraz entodermy, które wytwarza normalnie, lecz i do wytworzenia ektodermy, element zaś *A*—nietylko do wytworzenia ektodermy i entodermy, które produkuje normalnie, lecz i do utworzenia mezodermy. A zatem moc prospektywna elementów *A*, *B*, *C*, *D* jest większa, obszerniejsza, aniżeli ich znaczenie prospektywne w normalnym, zwykłym biegu rozwoju zarodkowego.

Driesch wprowadza jeszcze kilka innych pojęć. Sumę możliwości wytwórczych w komórkach zarodka nazywa on pierwotną mocą prospektywną. Moc ta, w miarę rozwoju zarodka, staje się, oczywiście, coraz bardziej ograniczoną w swym zakresie twórczym. Bo jeżeli np. blastomera *D* ma jeszcze moc do wytworzenia elementów ekto, mezo i entodermy, to pewne produkty jej podziału, dajmy na to, elementy już tylko mezodermalne, będą miały moc do wytworzenia składników tylko czysto mezodermalnych, np. mięśni i tkanek łącznych. A gdy z kolei powstaną już w zarodku zróżnicowane komórki mięśniowe i łącznotkankowe, każda z nich będzie mogła wytwarzać już tylko elementy jednego rodzaju: komórki mięśniowe, dzieląc się, będą produkowały nowe komórki mięśniowe i t. d. Wynika to, rzecz prosta, z faktu, iż w miarę rozwoju zarodka zachodzi coraz silniejsze zróżnicowanie elementów, coraz większa dyferencyacya w pewnych tylko kierunkach. Komórka zawierająca już głównie tylko, dajmy na to, substancyę kurczliwą, o określonym składzie chemicznym, może, dzieląc się, wytwarzać inne, również wyspecyalizowane, czyli zróżnicowane już w tymże kierunku elementy. W coraz zatem późniejszych stadyach rozwojowych komórki zarodka mają nietylko coraz bardziej ograniczone znaczenie prospektywne, ale i coraz bardziej także ograniczoną moc prospektywną.

Jednakże bardzo często w dorosłym nawet ustroju pewne komórki zachowują w stanie jak gdyby utajonym moc prospektywną do wytwarzania elementów różnorodnych. Jest to wtórna moc prospektywna (Driesch), która objawia się głównie wówczas, kiedy ustrój dorosły zostaje pozbawiony pewnych części ciała i odradza je, czyli regeneruje. Według badań Oxnera i moich okazuje się, że w ustroju

wstężnicy *Lineus* komórki miąższowe (pochodzenia mezodermalnego), które normalnie podczas wzrostu zwierzęcia, rozmnażając się, wytwarzają podobne sobie komórki miąższu, mogą wytwarzać komórki przewodu pokarmowego (a więc elementy z natury swej pochodzenia entodermalnego), jeżeli odciętą zostanie zwierzęciu olbrzymia część ciała, zawierająca cały przewód pokarmowy. Wówczas pozostała, drobna, znajdująca się przed otworem ustnym część głowowa ciała regeneruje ku tyłowi całą resztę, i oto w odradzającej się części pojawia się nowy przewód pokarmowy jako produkt komórek miąższu ciała. Te komórki miąższowe mają więc potencyę prospektywną wtórną do wytwarzania elementów nietylko miąższu, lecz i przewodu pokarmowego. Oto jeden z najciekawszych przykładów wtórnej potencyi prospektywnej w ustroju dorosłym, do czego powrócimy jeszcze niżej w rozdziale o restytucyi organizmów.

Driesch, który wprowadził nazwę potencyi prospektywnej, zwrócił uwagę jeszcze na to, że niekiedy znajdujemy całe grupy komórek, z których każda ma jednakową potencyę prospektywną; każdą taką grupę komórek, mających równą moc prospektywną, nazywa on układem równomocnym *(aequipotentielles System)*, przyczem rozróżnia tu (1) układ równomocny ograniczony *(determiniert)*, w którym liczba możliwości twórczych każdego elementu jest ograniczona, oraz (2) układ równomocny nieograniczony, czyli harmonijnie-równomocny *(harmonisch-aequipotentielles System)*, w którym każdy element może wziąć na siebie rozmaitą rolę twórczą, a w którym przeto liczba możliwości twórczych jest niemal nieograniczona.

Jak zaznaczyliśmy już wyżej, badanie potencyi twórczych prowadzić można przez eksperymentalne usuwanie z zarodka części jaja lub pewnych blastomer albo ich grup i spostrzeganie losu części pozostałych, względnie oddzielonych, przy jednoczesnem porównywaniu wyników z rezultatami rozwoju normalnego, niczem nie zakłóconego. Oto ciekawsze przykłady dociekań w dziedzinie tej t. zw. mechaniki rozwojowej.

Jedne z pierwszych były badania Wilhelma Roux

nad jajami żaby (1895), stanowiące punkt wyjścia dla dociekań nad znaczeniem prospektywnem i mocą prospektywną blastomer jaja żabiego. Przypomnijmy sobie, że zwykle, w przypadkach zupełnie normalnych pierwsza płaszczyzna podziału (południkowa) w jaju żabiem odpowiada przyszłej głównej płaszczyźnie ciała, gdy druga południkowa odpowiada tej, co oddzieli w przyszłości przednią część ciała od tylnej. W rzadkich tylko przypadkach (np. w jajach przedojrzałych) pierwsza płaszczyzna podziału odpowiada przyszłej poprzecznej, dzielącej ciało na część przednią i tylną.

Otóż Roux zapomocą igły rozpalonej do czerwoności niszczył jedną z dwóch połów jaja w stadyum pierwszej brózdy. Gdy niszczył połowę lewą — rozwijała się połowiczna blastula, połowiczna gastrula i z kolei zarodek połowiczny prawy, posiadający np. tylko prawą listewkę w zawiązku układu mózgordzeniowego (w t. zw. płytce rdzeniowej— *Medullarplatte)*, gdy tymczasem u zarodka normalnego występują dwie takie listewki (prawa i lewa), biegnące wzdłuż ciągnącego się między niemi rowka, który później zamyka się w rurkę (nerwową). Zarodek ten posiadał nadto tylko prawą przyssawkę, prawy pęcherzyk uszny i połowę prajelita. Kiedy, odwrotnie, niszczył znów połowę prawą — otrzymywał połowiczną lewą blastulę, połowiczną lewą gastrulę i z kolei lewy zarodek połowiczny, posiadający tylko lewą listewkę płytki rdzeniowej, lewą przyssawkę, lewy pęcherzyk uszny i t. d. Słowem, otrzymywał zarodki połowiczne *(hemiembryo lateralis)*, prawy, względnie lewy. Niekiedy otrzymywał półzarodki przednie *(hemiembryo anterior)*, posiadające tylko przednią część płytki rdzeniowej, zapewne w tych rzadkich przypadkach, kiedy pierwsza płaszczyzna podziału odpowiadała przyszłej płaszczyźnie poprzecznej, oddzielającej przednią część ciała od tylnej. Podobnie też, gdy w stadyum czterokomórkowem, t. j. w jaju posiadającem już dwie brózdy południkowe, niszczył dwie prawe blastomery, otrzymywał półzarodki lewe, gdy zaś niszczył dwie lewe — osiągał półzarodki prawe. Po zniszczeniu jednej blastomery w stadyum czterokomórkowem otrzymywał trzy ćwierci zarodka.

Roux wysnuł stąd wniosek, że już samo jajo jest w ten

sposób zbudowane, iż składa się z dwóch połów symetrycznych ze względu na tkwiące w nich zawiązki i że połowy te są rozdzielone płaszczyzną, w której kierunku przebiega właśnie pierwsza bróżda (południkowa), a która odpowiada przyszłej głównej płaszczyźnie ciała żaby. „Normalny rozwój osobnikowy — powiada Roux — jest od samego początku układem przejawów *(ein System von Vorgängen)* o określonym kierunku, układem będącym w ścisłym stosunku względem głównych kierunków ciała późniejszego zarodka, tak iż każda z pierwszych czterech blastomer nietylko odpowiada określonej ćwierci ciała zarodka w przestrzeni, lecz może nadto część tę odtworzyć". „Rozwój gastruli żabiej — pisze dalej znakomity embryolog — oraz powstającego z niej zarodka jest, począwszy od drugiej bróżdy, robotą mozajkową, złożoną co najmniej z czterech samodzielnie rozwijających się części". Ponieważ z części odosobnionych od innych, przez zniszczenie ostatnich, rozwija się tylko odpowiednia połowa, względnie ćwierć zarodka, Roux sądził, jak pokazują przytoczone słowa, że praca rozwojowa jest jak gdyby mozajką, składającą się z czterech ćwierci, z których każda samoistnie, niejako sama dla siebie, wytwarza odpowiednią ćwierć przyszłego ustroju.

Wszelako Roux zauważył, że jego półzarodki wytwarzały z czasem embryony całkowite. Jakże to objaśnić i pogodzić z tem, że dana połowa jaja jest predestynowana do wytworzenia tylko odpowiedniej połowy ciała zarodkowego? Badając bliżej to zjawisko, uczony doszedł do wniosku, że połowa brakująca rozwija się tu z istniejącej drogą niejako odradzania się, czyli regeneracyi, którą w tym przypadku nazwał on postgeneracyą. W połowie jaja zniszczonej przez wypalenie zaczynają się pojawiać po pewnym czasie jądra, będące w części, być może, produktami podziału jądra blastomery wypalonej, które nie uległo zniszczeniu, głównie zaś pochodzące zapewne z połowy niezniszczonej jaja, brózdkującej. Roux przyjmuje, że pewna liczba tych jąder (prawdopodobnie — dodamy od siebie — wraz z częścią otaczającej je protoplazmy) wędruje z połowy jaja nienaruszo-

nej do zoperowanej, a dzięki temu ostatnia rozwija się i dopełnia z czasem brakującą połowę ciała zarodka.

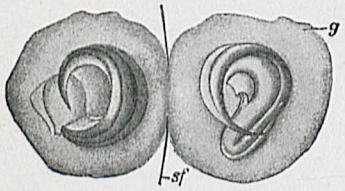
Interesujące wyniki badań Roux'a pobudziły wielu innych biologów do powtórzenia jego doświadczeń. Niektórzy, zwłaszcza Oskar Hertwig, ostro przeciw niemu wystąpili. Hertwig na podstawie własnych badań doszedł do wniosku, że z jaja żaby, którego połowa (względnie jedna z dwóch blastomer) została zniszczona, rozwija się zarodek zupełny, nie połowiczny, że niema żadnej „postgeneracyi", czyli odradzania się brakującej połowy z istniejącej, lecz że z połowy jaja, względnie z jednej z dwóch blastomer, po zniszczeniu drugiej, wytwarza się odrazu całkowity zarodek. Jakkolwiek zatem znaczenie twórcze każdej z tych blastomer jest ograniczone, bo z każdej tworzy się w normalnych warunkach tylko połowa ciała, to jednak potencya prospektywna każdej z nich jest większa, bo z każdej, w braku drugiej blastomery, może się rozwinąć cały zarodek. Hertwig sądził dalej, że Roux w tych przypadkach, kiedy otrzymywał po operacji zarodki połowiczne, miał przed sobą jaja patologiczne, z wrodzonem usposobieniem do rozwoju t. zw. *spina bifida*, czyli do wytwarzania zarodka o nienormalnie szerokich, niezamykających się praustach.

Jednakże inni, np. Barfurth, Walter, Enders, Morgan, po dokonaniu operacyi na jajach wzorem Roux'a otrzymali połowiczne zarodki żab i usiłowali też stwierdzić zapatrywania ostatniego na zjawiska postgeneracyi. Z drugiej znów strony doświadczenia wykonane przez O. Schultzego, Herlitzkę i innych na jajach płazów wykazały, że, jeżeli przepołowimy jajo w stadyum pierwszej brózdy na dwie całkiem oddzielone od siebie komórki (blastomery), to z każdej rozwinie się zarodek całkowity. Wykazał to szczególnie pięknie Herlitzka na jaju traszki, które objął pętlą z cienkiego włosa kobiecego dokoła pierwszej brózdy i po ściągnięciu pętli przepołowił na dwie zupełnie oddzielne blastomery (rys. 143.).

Jak objaśnić odmienne wyniki doświadczeń Roux'a i innych z jednej strony, a np. Herlitzki z drugiej? Niewątpliwie pochodzą one stąd, że w doświadczeniach Roux'a znisz-

czona połowa jaja pozostawała w związku z normalną, w eksperymentach zaś Herlitzki obie były całkiem od siebie oddzielone. W ostatnim przypadku każda z uwolnionych połów mogła się w zupełności zaokrąglić, przybrać pierwotny, kulisty kształt jaja, a wskutek tego zapewne mogło nastąpić w niej odpowiednie rozmieszczenie substancyi składowych, na wzór jaja normalnego; w pierwszym natomiast część zniszczona, pozostająca w związku z nienaruszoną, nie pozwalała na zaokrąglenie się ostatniej i na odpowiednie przesunięcie się w niej substancyi jajowych, a wobec tego połowa ta nie mogła odtworzyć odrazu całości zarodka, lecz z początku wytwarzała zarodki tylko połowiczne, które na drodze jakby regeneracyi wtórnie dopiero dopełniały się do całości.

Na podstawie doświadczeń Herlitzki i innych możemy powiedzieć, że dwie pierwsze blastomery jaja traszki, po-



Rys. 143. Rozwój dwóch zarodków z jednego jaja traszki wskutek przepołowienia go na dwie blastomery w kierunku pierwszej brózdy; *sf*—pętla włosiana, która posłużyła do dokonania podziału. (Wedł. Herlitzki.)

wstające na skutek pierwszej brózdy południkowej, należą do układu równomocnego (aequipotencyalnego), ponieważ każda z tych komórek w równym stopniu może wytworzyć całość ustroju zarodkowego. Zachodzi tedy pytanie, co będzie, kiedy wystąpią dalsze płaszczyzny podziału jaja. Otóż, o ile sądzić można z doświadczeń różnych autorów, wprawdzie nieco z sobą sprzecznych, zdaje się, że po wystąpieniu drugiej brózdy południkowej i pojawieniu się czterech blastomer, każda z nich zachowuje nadal moc równą, czyli, inaczej, po uwolnieniu się od trzech pozostałych może wytworzyć całość zarodka. Każda z tych czterech blastomer, lub, jak powiadamy, $^1/_4$-blastomera, należy więc, zdaje się, także do układu aequipotencyalnego, jakkolwiek, powtarzam, należałoby to sprawdzić jeszcze dokładniej. Co się zaś tyczy trzeciej brózdy (poziomej), która oddziela w jaju żaby czte-

ry mniejsze blastomery bieguna zwierzęcego od czterech większych roślinnego, to brózda ta dzieli jajo na dwie połowy, z których każda może wytworzyć narządy właściwe już tylko odpowiedniej połowie—zwierzęcej lub roślinnej, niezdolna zaś jest do odtworzenia całości. Naturalnie, taki zarodek połowiczny, zawierający zawiązki tworów albo tylko bieguna zwierzęcego, albo tylko roślinnego, żyć długo nie może i wkrótce też istotnie ginie. Moc prospektywna blastomer po wystąpieniu trzeciej brózdy ulega więc już znacznemu ograniczeniu. Stosunki te wyjaśnił bliżej na jaju żabiem Samassa.

Jakkolwiek z doświadczeń powyższych wynika, że blastomery górnego bieguna jaja płaziego nie posiadają mocy do wytwarzania narządów stanowiących normalnie produkty blastomer bieguna dolnego i odwrotnie, niemniej przeto, tak blastomery bieguna zwierzęcego, dające listek zewnętrzny, jak i bieguna roślinnego, tworzące listek wewnętrzny, zachowują w ciągu dłuższego czasu moc prospektywną do wytwarzania różnych narządów entodermalnych, względnie ektodermalnych. Spemann dowiódł, że, jeżeli przeciąć wpoprzek zarodek traszki na połowę przednią i tylną w stadyum, kiedy na biegunie zwierzęcym występuje już nawet blaszka rdzeniowa, czyli zawiązek układu mózgordzeniowego i narządów zmysłowych głowy, nietylko w przedniej połowie powstają zawiązki tych narządów, ale i tylna połowa tak się zachowuje, jak gdyby przedni koniec odcinka blaszki rdzeniowej tej połowy stanowił normalny przedni koniec całej blaszki, tak iż tu również wytwarza się na przodzie mózg, oczy, pęcherzyki słuchowe i narząd węchowy. To samo doświadczenie, wykonane na zarodkach nieco starszych, a więc bardziej zróżnicowanych, nie wydaje już podobnego wyniku.

Wszystkie zatem wyżej opisane doświadczenia, dotyczące jaj płazów, wykazują naogół, że w miarę rozwoju zarodka, w miarę posuwania się naprzód spraw embryonalnych, coraz większego zróżnicowania elementów komórkowych, zmniejsza się potencya prospektywna ostatnich. Każda z pierwszych dwóch, a zdaje się nawet, każda z pierwszych czterech blastomer ma jeszcze moc do wytworzenia całości, każda z ośmiu nie ma już tej potencyi; w obrębie poszczegól-

nych listków zarodkowych mało jeszcze zróżnicowane ich części mają zdolność wytwarzania wszystkich zawiązków organów właściwych danemu listkowi, w miarę zaś dalszego różnicowania się listków zdolność ta maleje i wreszcie ginie (doświadczenia Spemana).

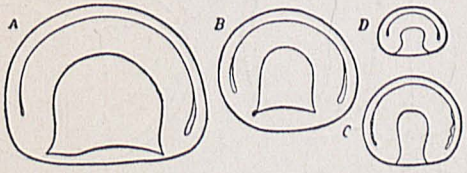
Jak objaśnić to zjawisko stopniowego zmniejszania się mocy twórczej blastomer i listków zarodkowych w miarę postępu rozwoju zarodkowego? Jedyne wytłumaczenie, przynajmniej w części zadowalające, daje nam hipoteza, iż w jaju tkwią zawiązki pewnych właściwości ustroju i że w miarę dzielenia się jaja wszystkie one przenikają z początku równomiernie do pierwszych produktów podziału jaja (w naszym przypadku – do pierwszych dwóch, a zdaje się, nawet do pierwszych czterech), w dalszym zaś przebiegu brózdkowania rozmieszczają się już nierównomiernie; do jednych blastomer przenikają jedne ich grupy, do innych — drugie; stanowi to bezpośrednią przyczynę różnicowania się blastomer i coraz większego ograniczenia ich potencyi prospektywnej. Dla biologów, którzy nie przyjmują tej hipotezy, wytłumaczenie odnośnych zjawisk jest zaiste trudne.

Z pośród innych strunowców *(Chordata)* ulubionym przedmiotem badań w dziedzinie mechaniki rozwojowej, w szczególności zaś w dziedzinie dociekań nad mocą prospektywną blastomer, były jaja lancetnika oraz osłonic *(Tunicata)*.

Badania E. B. Wilsona wykazały, że, jeżeli jajo lancetnika w stadyum dwukomórkowem rozpadnie się na dwie blastomery, każda z nich będzie się rozwijała w taki sam sposób, jak jajo pierwotne, t. j. podzieli się na cztery pierwsze komórki w kierunku dwóch płaszczyzn południkowych, z kolei w kierunku płaszczyzny poziomej na osiem i t. d. Z takich $^1/_2$-blastomer otrzymał Wilson blastule i gastrule zupełnie podobne do normalnych, tylko o połowę mniejsze (rys. 144.), z tych zaś rozwijały się w dalszym ciągu małe larwy. Ostatnie udało się wyhodować aż do stadyum z jedną szczeliną skrzelową z każdej strony. Każda z czterech uwolnionych blastomer stadyum czterokomórkowego oraz każda z ośmiu stadyum ośmiokomórkowego, czyli $^1/_4$-blastomery oraz

$^1/_8$-blastomery, rozwijały się również, przyczem z $^1/_4$-blastomery powstawały blastule i gastrule podobne do normalnych, lecz cztery razy mniejsze; gastrule te jednak zwykle ginęły, i tylko raz jeden udało się wyhodować larwę tego stadyum, co w poprzednim przypadku. Z $^1/_8$-blastomery powstawała blastula zwykle nie zupełnie kulista, lecz nieco spłaszczona, a gastrula tworzyła się tu rzadko. Podobnie więc jak w jaju żaby, tak i tutaj, w miarę przybywania coraz większej liczby blastomer, czyli w miarę jak rozwój postępuje naprzód, potencya prospektywna blastomer coraz bardziej maleje.

Wszelako Herbstowi udało się nawet z $^1/_8$-blastomer otrzymać nietylko blastule, ale i gastrule osiem razy mniejsze



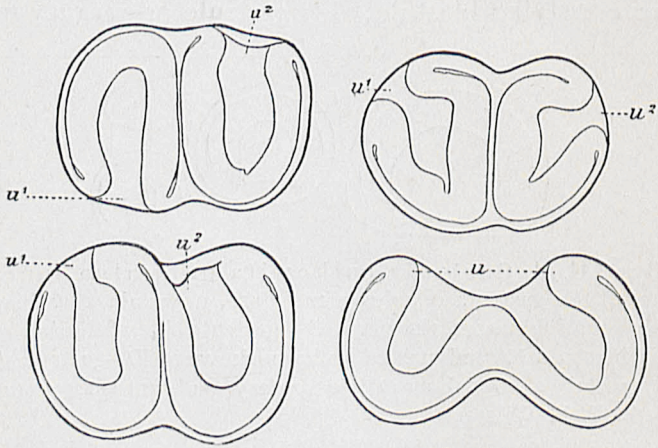
Rys. 144. *A*. Gastrula całkowita normalna lancetnika (w zarysie), *B*—gastrula o połowę mniejsza, powstała z wolnej blastomery stadyum dwukomórkowego, *C*—gastrula $^1/_4$ wielkości, powstała z wolnej blastomery stadyum czterokomórkowego, *D*—gastrula $^1/_8$ wielkości, powstała z odosobnionej blastomery stadyum ośmiokomórkowego. (Wedł. E. B. Wilsona)

niż normalne, a co ciekawsza, z tych gastrul—otrzymać larwy podobne do normalnych, lecz osiemkroć mniejsze. Możemy zatem przyjąć, że w wielu przypadkach nawet $^1/_8$-blastomery zachowują pełną potencyę prospektywną do wytwarzania całości.

Zasługuje jeszcze na uwagę, że, kiedy jaja wstrząsane w stadyum dwukomórkowem (w celu rozbicia ich na całkiem wolne blastomery) nie dzieliły się na odosobnione blastomery, lecz pozostawały jeszcze z sobą w związku, z jaj tych rozwijały się rozmaite potworne larwy bliźniacze, np. dwie gastrule połączone i zwrócone praustami w jednym kierunku, lub dwie gastrule zwrócone praustami w kierunkach przeciwnych, albo też dwie gastrule złączone w ten sposób, że

posiadały jedne wspólne, bardzo szerokie prausta, i t. p. (rys. 145.).

Podobnych doświadczeń nad osłonicami pierwszy dokonał badacz francuski L. Chabry (1887). Pierwsza płaszczyzna brózdkowa w jajach tych zwierząt odpowiada przyszłej głównej płaszczyźnie ciała; gdy więc jajo w stadyum dwukomórkowem zostaje pozbawione jednej z blastomer, druga rozwija się wprawdzie, lecz wytwarza zarodek połowiczny, boczny, co przypominałoby stosunki zauważone przez Roux'a w jaju żaby. Wszelako późniejsi badacze, Driesch, Crampton, okazali, że z tych $^1/_2$-blastomer rozwijają się zarodki cał-



Rys. 145. Cztery podwójne gastrule lancetnika *(Amphioxus)*, powstałe wskutek wstrząsania jaja w stadyum dwukomórkowem i niezupełnego rozłączenia się obu blastomer, w siedem godzin po zapłodniu; u^1, u^2—w różnych kierunkach zwrócone prausta gastrul powstałych z każdej blastomery, *u*—wspólne prausta obu gastrul. (Wedł. Wilsona)

kowite (o połowę mniejsze), jakkolwiek dotknięte pewnymi defektami, np. brakiem kamyka słuchowego, częstym niedorozwojem oka. Defektów tych nie należy jednak uważać za skutek braku drugiej blastomery, ile raczej za wynik niezupełnie sprzyjających warunków rozwoju zarodka zoperowanego. Zdaje się zatem, że i tutaj każda z $^1/_2$-blastomer ma zupełną potencyę prospektywną do wytwarzania całości.

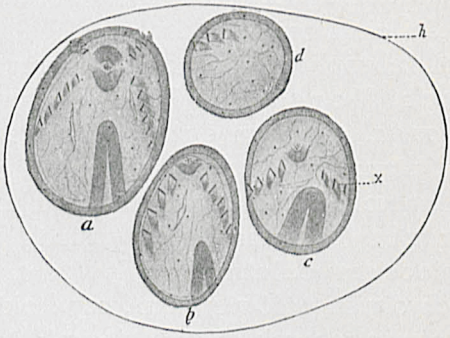
Zupełnie odmienne stosunki napotykamy śród niektórych innych zwierząt.

Wyżej opisane jaja możnaby nazwać regulacyjnemi, ponieważ pod względem twórczym regulują się niejako w przebiegu rozwoju, tak iż nawet z części ich lub z produktów podziału może powstać całość zarodka. Natomiast jajom innych zwierząt nadano nazwę mozajkowych, bo, jak w mozajce, każda część ich lub każda blastomera ma inne znaczenie twórcze dla całości i może wytworzyć tylko to, co tkwi w niej w zawiązku. Przykład jaj mozajkowych stanowią jaja żebropławów *(Ctenophora)*, mięczaka *Dentalium* lub też żachwy *Cynthia*. Jaja takie noszą także nazwę determinacyjnych, czyli określnych, gdyż pewne ich części lub pierwsze produkty podziału zawierają zawiązki określonych narządów lub części ciała zarodka.

Nad jajami żebropławów wykonali szereg doświadczeń Chun, Driesch, Morgan i Fischel, głównie nad gatunkiem *Beroe ovata*, mającym duże, obfitujące w żółtko jaja. Żebropławy, stanowiące najwyższą grupę jamochłonów, tem się między innemi odznaczają, że ciało ich jest zwykle wydłużone w kierunku osi ustno-przeciwustnej, a na jego powierzchni biegnie osiem podłużnych rzędów żeberek pławnych, odpowiadających ośmiu półćwierciom, czyli oktantom ciała. Pod każdem z ośmiu żeberek ciągnie się w każdym oktancie wzdłuż ciała po jednem naczyniu zw. południkowem; naczynia te stanowią rozgałęzienia układu pokarmowo-naczyniowego. Otóż pierwszy Chun, wstrząsając jaja niektórych żebropławów w stadyum dwukomórkowem, otrzymywał dwie odosobnione blastomery, z których rozwijały się młodociane postacie (larwy) opatrzone tylko czterema żeberkami i czterema naczyniami południkowemi. Tu więc każda z dwóch blastomer zawiera, oczywiście, zawiązki tylko dla połowy ciała, a przynajmniej tylko dla połowy pewnych narządów (żeberek, naczyń południkowych, a także niektórych innych organów). Dopiero znacznie później, już w stanie zupełnie dorosłym zdarza się często, że brakujące części ulegają regeneracyi (postgeneracyi).

Driesch, Morgan i Fischel potwierdzili w zasadzie spostrzeżenia Chuna, przeprowadziwszy doświadczenia na jajach wyżej wspomnianego gatunku *Beroe*. Okazało się, że każda

z czterech uwolnionych blastomer stadyum czterokomórkowego wytwarzała larwy cztery razy mniejsze od normalnych i opatrzone tylko dwoma żeberkami, dwie zaś blastomery oddzielone od dwóch innych w stadyum czterokomórkowem wytwarzały larwy o czterech żeberkach; słowem, każda z czterech blastomer stadyum czterokomórkowego zawierać się zdaje zawiązki dla ćwierci ciała, dla dwóch żeberek ćwiartki. Ale, co ciekawsza, Morgan odcinał w jaju, jeszcze przed brózdkowaniem, tę jego część, z której normalnie miały się utworzyć dwie prawe blastomery stadyum czterokomórkowego, a z tak okaleczonego jaja otrzymywał larwę pozbawioną po-



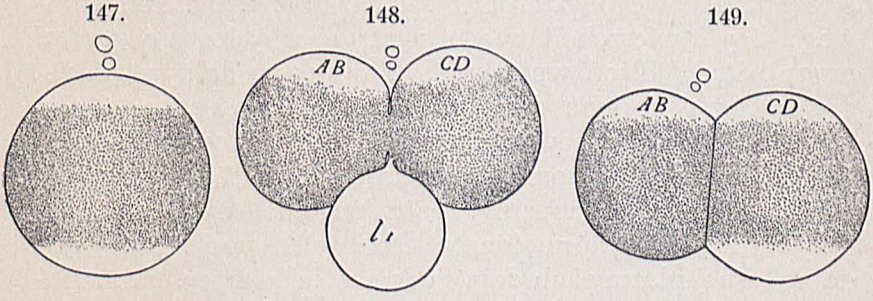
Rys. 146. Cztery larwy *Beroe ovata*, *a*,*b*,*c*,*d*, powstałe z jednego jaja wskutek jego podziału na cztery części; *h*—osłona jajowa, *x*—żeberka.

łowy żeberek (po prawej stronie). Można było stąd wnosić, iż pewne zawiązki dziedziczne są z góry zlokalizowane w pewnych okolicach jaja i że rozwój takiego jaja odbywa się w sposób mozajkowy, czyli—każdej części jakby dla siebie, w pewnej niezależności od innych.

Fischel rozłożył jajo *Beroe* już dosyć daleko posunięte w rozwoju (kiedy makromery były już otoczone przez mikromery) na cztery części, nie rozrywając przytem osłony zewnętrznej (rys. 146.). W ten sposób miał pewność, że cztery larwy, które rozwinęły się z tych części, pochodziły istotnie z odcinków jednego jaja. I oto okazało się, że te cztery drobne larwy miały zawsze wszystkie razem w sumie osiem żeberek, np. jedna, największa, trzy, druga i trzecia po dwa,

czwarta, najmniejsza, jedno, w zależności od tego, na jak wielkie i na jak rozmaite części rozpadło się jajo. Z doświadczenia tego wynika najoczywiściej, że każdy odcinek jaja, zależnie od wielkości, zawiera zawiązki dla pewnej tylko liczby odpowiednich żeberek.

Inny przykład tyczy się jaj mięczaków, rodzaju *Dentalium*, według badań Cramptona i Wilsona. Jajo tego mięczaka, postaci kulistej, posiada jeszcze przed brózdkowaniem trzy jak gdyby pasma w plazmie: na biegunie górnym i dolnym mieszczą się odcinki protoplazmy bardzo jasnej, ni-



Rys. 147.—149. Pierwsze stadya rozwoju jaja *Dentalium*; 147.—w godzinę po zapłodnieniu, z dwoma wydalonemi z jaja ciałkami kierunkowemi, z górnym i dolnym jasnym czapeczkowatym odcinkiem plazmy; 148.—stadyum podziału na dwie blastomery *AB* i *CD*, w związku z *CD* znajduje się kulisty płat jasny *l'*; 149.—późniejsze stadyum dwukomórkowe, w którem jasny płat dolny wszedł w skład blastomery *CD*, gdy blastomera *AB* nie ma wcale dolnego płata jasnej plazmy. (Wedł. E. B. Wilsona)

by czapeczki, cała zaś okolica równikowa jest zajęta przez szeroki pierścień plazmy ciemnej, zabarwionej (rys. 147.).

Kiedy komórka jajowa zaczyna się dzielić na dwie blastomery, dolny, jasny odcinek plazmy przekształca się na płat kulisty, wiszący u dołu jaja (rys. 148.), a po podziale płat ten przyłącza się w całości do jednej tylko blastomery (na rys. 148./9. do prawej); protoplazma ostatniej zawiera odcinek górny jasny, pas środkowy (równikowy) zabarwiony oraz część dolną, jasną, utworzoną z owego płata; druga blastomera nie posiada jasnego odcinka u dołu. Gdy blastomera posiadająca ów jasny odcinek dolny znów zaczyna się

dzielić, plazma odcinka i tu również przekształca się na płat kulisty, wiszący u dołu blastomery, a gdy się podzieli na dwie komórki, płat przechodzi w całości do jednej z nich, znów się przekształcając na dolny jasny odcinek biegunowy, i t. d. Jeżeli w stadyum dwóch komórek odetniemy całkiem ów płat dolny lub też jeżeli rozłączymy komórki i będziemy obserwowali dalszy rozwój tej z nich, która płata nie posiada—spostrzeżemy, jak twierdzi Wilson, w rozwoju zarodka pewne braki: larwa rozwijająca się z takich blastomer będzie pozbawiona pewnej części ciała, umieszczonego w tyle pierścienia rzęskowego *(postrochal region)* oraz t. zw. ciemieniowego, czyli wierzchołkowego narządu zmysłowego *(apical organ)*. Stąd Wilson wnioskuje, że w owym dolnym płacie, a więc już w jasnym dolnym odcinku plazmy samego jaja, tkwią zawiązki dla pewnych narządów zarodkowych. Nawet każda z czterech blastomer stadyum czterokomórkowego rozwinie się w zarodek zupełny, bez żadnego defektu, jeno cztery razy mniejszy od normalnego, jeżeli tylko posiada ów płat dolny jasnej plazmy lub dolny odcinek tej plazmy. Fakta powyższe wskazują na mozajkowy sposób rozwoju zarodka mięczaka *Dentalium*, jak również stwierdzają do pewnego stopnia ideę Hisa o t. zw. „okręgach twórczych w jaju zwierzęcem“ *(organbildende Keimbezirke)*, czyli o zróżnicowaniu substancyi jajowej na pewne okolice o określonem znaczeniu twórczem.

Jeszcze bardziej może przemawiają za tem interesujące spostrzeżenia Conklina nad budową i rozwojem jaj żachwy *Cynthia*, w których odróżnić można pewne okolice protoplazmy o odmiennem, niż inne, zabarwieniu i dlatego łatwo dostrzegalne. Z różnych takich okolic substancyi jaja powstają tu zawiązki określonych narządów. Conklin oznacza te okolice plazmy jajowej różnemi nazwami i powiada: „myeloplazma wytwarza tylko komórki mięsne, chordoneuroplazma — tylko komórki struny grzbietowej i cewki nerwowej, chymoplazma — tylko elementy mezenchymy, a endoplazma i ektoplazma—tylko entodermę oraz ektodermę“.

Pomimo jednak, że niektórzy biologowie usiłowali podzielić jaja zwierzęce ze względu na tkwiące w nich poten-

cye twórcze na dwa typy, regulacyjne i mozajkowe, podział ten jednak niezawsze daje się ściśle przeprowadzić, a oba typy są połączone zapomocą wielu stopni przejściowych. Zresztą i z tego względu podział ten nie jest ścisły, iż w obrębie tej samej grupy zwierząt napotykamy oba typy, bo porównajmy chociażby to, co powiedzieliśmy wyżej o jajach osłonic na str. 220., z tem, co wiemy o jaju żachwy *Cynthia*, również należącej do osłonic, a mającej budowę jaja, w najwyższym stopniu przemawiającą chyba za mozajkowo-twórczym jego charakterem. Widzieliśmy zresztą, że nawet co do płazów poglądy na potencye twórcze ich blastomer są do pewnego stopnia podzielone. W każdym jednak razie nie ulega wątpliwości, że te dwa odmienne typy dają się przecież wyróżnić, jakkolwiek dotąd trudno orzec, od jakich one zależą czynników i czy pozostają w związku z wyższem lub niższem stanowiskiem systematycznem grup zwierzęcych. Ale co najważniejsza, zdaniem mojem, to że wymienione różnice zachodzą tylko o tyle, o ile bierzemy pod uwagę pierwsze stadya podziału jaja—na dwie, cztery, osiem, rzadko więcej blastomer. Przy dalszych podziałach różnice ze względu na potencye twórcze blastomer zacierają się stopniowo i wreszcie zupełnie zanikają w jajach obu typów, albowiem następuje coraz większe zróżnicowanie komórek zarodka, tak iż każda ich grupa może wytwarzać już tylko określone elementy komórkowe, tkanki i narządy.

Dotychczas mówiliśmy o potencyi oddzielnych blastomer do wytworzenia bądź to całego i zupełnie normalnego zarodka, tylko odpowiednio zmniejszonego, bądź to zarodka dotkniętego pewnymi brakami. Widzieliśmy, że to, co ma znaczenie prospektywne dla wytworzenia tylko części, w pewnych warunkach posiada potencyę twórczą znacznie obszerniejszą i wytwarza całość, innemi słowy, że część jaja lub część zarodka w pewnych warunkach może odtworzyć indywiduum. Ale oto pytanie, czy, odwrotnie, jest możliwem, aby z dwóch lub kilku jaj mógł powstać jeden osobnik. Pytanie to można sformułować jeszcze inaczej: skoro zawiązek pewnej indywidualności może w pewnych warunkach wytworzyć

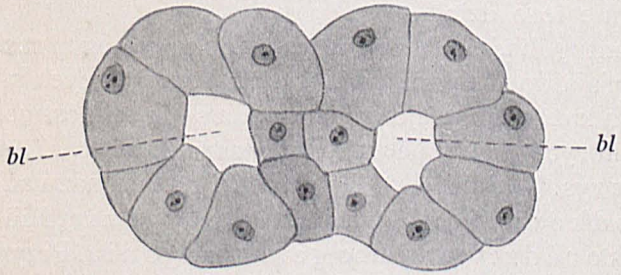
kilka indywidualności ostatecznych, to czy może być też odwrotnie: aby kilka całych zawiązków pewnych indywidualności wytworzyło jedną osobniczość ostateczną? Jeżeli z jednego jaja, które rozpadło się na poszczególne blastomery, może powstać kilka embryonów, czy kilka jaj może zespolić się razem i wydać jeden zarodek? Tak postawione pytanie łączy się jak najściślej z wyżej rozpatrzonemi przez nas zagądnieniami.

Już dawniej zauważył Miecznikow (1886), że u meduzy *Mitrocoma annae* zlewają się z sobą niekiedy po dwie lub po kilka blastul i że z takiego kompleksu rozwija się tylko jeden osobnik, większy niż normalny. Wkrótce potem pojawiły się podobne spostrzeżenia, dotyczące innych zwierząt. H. T. Morgan (1895) zauważył zlewanie się w pewnych warunkach dwóch zarodków w stadyum blastuli u jeżowca *Sphaerechinus*, z czego powstawał jeden, pojedyńczy zarodek normalny; ale bardzo też często zarodek otrzymywał dwa wpuklenia entodermy (zawiązki jelita), a niekiedy rozwijały się wprost dwa zrośnięte z sobą zarodki, każdy o własnem jelicie i własnym zawiązku skieletu. Badania te powtórzył Driesch* (1900) i otrzymał u jeżowców zrosty blastul, z których rozwijały się bądź to zarodki bliźniacze, bądź jeden, pojedyńczy zarodek, ale znacznie większy od normalnego. Według Driescha, liczba komórek w takim osobniku, powstałym z dwóch zlanych z sobą larw, jest podwójna, gdy tymczasem autorowie (Zur Strassen, Sala i inni), którzy również zauważyli powstawanie jednego osobnika „olbrzymiego“ z dwóch zlanych z sobą jaj glisty końskiej *(Ascaris megalocephala)*, sądzą, że liczba komórek we wszystkich narządach jest ta sama, co u osobnika normalnego, t. j. powstałego z jednego jaja, lecz same komórki są większe.

J. Nusbaum wraz ze spółpracownikiem swym M. Oxnerem (1913) zauważyli bardzo częste zlewanie się jaj lub zarodków u wstężnicy *Lineus ruber*. Poznali też warunki, w jakich to zachodzi.

* Z polskich badaczy analogiczne doświadczenia wykonał T. Garbowski.

Robak ten znosi jaja w kokonach, które składają się z mocnej surowiczo-śluzowej błony zewnętrznej, będącej wydzieliną skóry; pod tą błoną znajdują się w kokonie liczne grupki jaj, z których każda jest otoczona wspólną osłonką postaci kolbowatej; jaja każdej grupki są rozdzielone galaretowatemi przegródkami, które bywają różnej grubości. Otóż zdarza się często, iż przegródki te są tu i owdzie bardzo cienkie albo też zupełnie zanikają, a jaja, opatrzone niezmiernie subtelnemi błonkami żółtkowemi, stykają się z sobą bezpośrednio po dwa lub po trzy, zwłaszcza iż w jednej kolbce może ich być liczba spora, tak że bardzo ciasno leżą obok siebie. Jaja zlewają się najczęściej po dwa, rzadko po trzy. Zlewają się przed brózdkowaniem, w stadyum 2, 4, 8 i większej liczby blastomer lub też w stadyum blastul (rys. 150.).



Rys. 150. Dwa zarodki wstężnicy *Lineus ruber* w stadyum blastuli, zespolone z sobą w jedną całość, *bl*—prajama ciała. (Wedł. J. Nusbauma i M. Oxnera)

Powstają ogromne zarodki, złożone—rzecz interesująca—z tyluż mniej więcej komórek, co tegoż stadyum zarodki normalne, lecz z komórek dwa razy większych. Jak widać na przekrojach poprzecznych, blastula normalna składa się z tyluż komórek, co i blastula dwa razy większa, powstała ze zrostu dwóch jaj, lecz komórki ostatniej są niemal dwukrotnie większe. Normalne zarodki Lineusa w miarę rozwoju rosną, pobierając snać pożywienie z otaczającej je masy galaretowatej; wszelako zarodki powstałe z dwóch jaj rosną znacznie słabiej, a wobec tego, im późniejsze jest stadyum rozwojowe jednych i drugich, tem mniejsza różnica ich wielkości. Wylęgające się robaczki, powstałe ze zrostu dwóch jaj,

bywają jeszcze niekiedy pomimo to nieco większe od tych, co lęgną się z jaj pojedyńczych. Zjawisko rozwoju zarodka z dwóch lub kilku jaj możnaby nazwać dwujajorództwem lub wielojajorództwem — diovogonią albo polyovogonią.

Fakt, iż jaja tych robaków mogą się zrastać w najrozmaitszy sposób (makromery z makromerami albo mikromery z mikromerami lub wreszcie makromery jednego jaja z mikromerami drugiego lub w kombinacyach jeszcze innych), a pomimo to rozwijają się z nich najczęściej zarodki, zbudowane normalnie, wskazuje na wielką ich zdolność regulacyjną, na daleko idące potencye twórcze, tkwiące w ich blastomerach.

Przypomnimy tu niektóre zjawiska pokrewne, opisane w I. tomie tego dzieła.

Według badań Marchala, niektóre osy pasorzytne składają jaja do wnętrza jaj motylich, rozwijających się w gąsienice, a każde takie jajo osie rozpada się na mnóstwo komórek, z których powstaje mnóstwo zarodków (t. I., str. 281. i d. oraz rys. 64., 65., 66.). Zjawisko to zostało nazwane wielozarodkowością, czyli polyembryonią, lub inaczej zarodkorództwem, albo germinogonią. Przypomnijmy sobie dalej (t. I., str. 155 i 197) zjawisko merogonii, czyli cząstkorództwa, które polega na tem, iż bryłki plazmy jajowej bez jąder dają się zapłodnić przez plemniki i że taki odcinek jajowy jest zdolny do rozwoju, jak zauważył Boveri u jeżowców.

Wszystkie te zjawiska, dotyczące rozwoju zarodka, tak z części jaja, jak i z dwóch albo kilku jaj, można zestawić w szereg i uogólnić w następujący sposób.

1. Zarodkorództwo, czyli germinogonia—rozpad jaja zapłodnionego na wiele komórek wolnych, z których każda rozwija się w zarodek.

1. Cząstkorództwo, czyli merogonia — rozwój zarodka z bezjądrowej cząstki plazmy jajowej, zapłodnionej przez plemnik.

3. Brózdkorództwo, czyli blastomerogonia—

rozwój zarodków z oddzielnych kul brózdkowych, czyli blastomer, na które, przy użyciu pewnych środków mechanicznych, rozpada się zapłodnione jajo. Tutaj należą poznane przez nas doświadczenia z dziedziny mechaniki rozwojowej (p. str. 215., 218. i dalsze.).

4. Monovogonia, czyli normalny, najczęściej występujący rozwój jednego zarodka z jednego jaja.

5. Dwujajorództwo, czyli diovogonia — rozwój jednego zarodka, powstającego ze zrostu dwóch jaj.

6. Wielojajorództwo, czyli polyovogonia — rozwój jednego zarodka ze zrostu większej liczby jaj.

ROZDZIAŁ DZIEWIĄTY.

Rozwój pozarodkowy bezpośredni i pośredni. Wzrost. Dojrzałość płciowa. Przeobrażenia. Cykl życiowy.

Kiedy zawiązki narządów embryonalnych są już wykształcone i zarodek osiągnął swój stan ostateczny, niezawsze jest on odrazu podobny do postaci rodzicielskiej. Przeciwnie, w wielu przypadkach wynikiem rozwoju zarodkowego jest swobodnie żyjący osobnik, zwany postacią młodocianą, czyli larwą, która bardzo wybitnie różni się od form rodzicielskich i podlega jeszcze, a więc w życiu już pozarodkowem, licznym przekształceniom, czyli przeobrażeniom (metamorfozom), zanim osiągnie stan ostateczny. Taki rozwój drogą przeobrażeń zowie się pośrednim w przeciwieństwie do bezpośredniego, w którym jako wynik rozwoju zarodkowego pojawia się osobnik zbudowany podobnie, jak rodzice, a różniący się od nich tylko właściwościami, wynikającemi z młodego wieku, jak np. niedojrzałością płciową, a u ssaków nadto jeszcze niezupełnem skostnieniem skieletu, brakiem zębów i innemi znamionami, które są w ścisłym związku z tamtemi.

W rzeczywistości więc i organizm rozwijający się bezpośrednio również podlega w pewnym stopniu rozwojowi pozarodkowemu, albowiem młode zawsze jeszcze różnią się od rodziców i, rosnąc, dojrzewając, podlegają przecież szeregowi zmian pozarodkowych. Pewne określone zmiany zachodzą

i po okresie dojrzewania, trwają przez całe życie i prowadzą z kolei do okresu starzenia się ustroju oraz śmierci naturalnej.

Ten cały cykl życiowy jest tylko szeregiem zmian nieodwracalnych, zachodzących w życiu pozarodkowem, które porównać można do przemian, jakim podlegają organizmy o rozwoju pośrednim.

Pod względem fizyologicznym temu szeregowi zmian w życiu ustroju towarzyszą modyfikacye we wzajemnem ustosunkowaniu spraw asymilacyi i dissymilacyi. Wiadomo, że w żyjącym ustroju zachodzi ustawicznie chemiczna przemiana materyi, że złożone zawiązki organiczne jego tkanek ulegają rozpadowi na prostsze, wydalane ostatecznie z organizmu, a zamiast nich powstają nowe z pokarmów, jakie zwierzę pobiera. W okresie wzrostu energia spraw asymilacyjnych przewyższa dissymilacyjne, młody ustrój mniej traci, niż otrzymuje, i dlatego właśnie rośnie, powiększa się. W okresie dojrzałości pomiędzy obu procesami zachodzi mniej więcej równowaga. W czasie zaś starzenia się przejawy dissymilacyjne górują nad asymilacyjnymi; ustrój chudnie, traci na wadze, traci na siłach żywotnych i tak stopniowo, pomimo najkorzystniejszzch warunków zewnętrznych, zbliża się do śmierci jako sprawy czysto fizyologicznej.

Najważniejszymi przejawami pozarodkowego okresu życiowego są: wzrost, dojrzałość płciowa i starość prowadząca do śmierci.

Wzrost polega na powiększaniu się masy ciała zwierzęcia, a w części także na zmianie kształtów, która może mu towarzyszyć. Zmiana kształtów, zachodząca w większości przypadków, bywa jednak niekiedy tak drobna, że, wobec samego faktu wzrastania masy, pomijamy ją. We wzroście ustroju ludzkiego uderza nas głównie sam przyrost masy, ale przecież zmieniają się i kształty, bo porównajmy chociażby tylko rysy twarzy niemowlęcia, dziecka, młodzieńca lub dziewicy. Ale gdy rośnie gąsienica motyla, gdy po osiągnięciu odpowiedniej wielkości zamienia się na poczwarkę, a z tej wylęga się motyl, to tutaj towarzyszą już wzrostowi tak wybitne zmiany kształtów, iż mówimy, że istota ulega przeobrażeniom. Niekiedy przeobrażenie nie jest tak wybitne, a wte-

dy fenomen wzrostu przeważa nad objawem zmiany kształtów. U ryby, pasorzytującej w steku strzykwy, a zwanej *Fierasfer*, postać młodociana, według badań L. Bykowskiego i J. Nusbauma, jest opatrzona bardzo cienkim, lecz długim ogonkiem i szczególną przysadką żaglowatą na głowie; w miarę wzrostu młodocianej ryby części te zanikają, ulegając wessaniu za pośrednictwem komórek wędrujących, które zjadają niejako tkanki zawarte w tych wyrostkach, pobrane zaś pokarmy przenoszą się do innych tkanek; ustrój rośnie tedy jako całość w znacznej mierze kosztem zanikających przysadek. To samo zresztą na daleko większą skalę może zachodzić przy wzroście, któremu towarzyszą wielkie przeobrażenia, bo, gdy ogoniasta kijanka (głowacz) żaby rośnie i dosięga pewnego wieku, ogon jej zaczyna stopniowo zanikać, a dzieje się to w ten sposób, iż komórki wędrujące (leukocyty) pożerają tkanki ogona i, obarczone produktami ich rozpadu, przechodzą do przedogonowej części ciała; ostatnia rośnie tedy w części również jak gdyby kosztem zanikającego ogona.

Wszelako niezawsze znów przeobrażeniom ciała w życiu pozarodkowem towarzyszy istotny wzrost, t. j. przyrost masy ciała, a przynajmniej często nie bywa tego w pewnych okresach życia. Oto szerokie, z boków spłaszczone, listkowate larwy węgorza *(Leptocephalus)* przeobrażają się z wiekiem w cienkie, obłe młode węgorzyki, których masa ciała jest nawet znacznie mniejsza, niż owych szerokich larw. Kijanka ropuchy-grzebacza *(Pelobates)* dosięga niekiedy, według moich spostrzeżeń, prawie dziewiętnastu centymetrów długości, jest zatem wprost, jak na głowacza, olbrzymem, a gdy z wiekiem się przeobraża, tworzy żabkę nie o wiele większą, niż nasze zielone rzekotki drzewne. Cóż za niesłychana utrata masy ciała! A utrata odbywa się niewątpliwie głównie skutkiem tego, iż tkanki kijanki tracą ogromne ilości wody; u głowacza tkanki są niemal galaretowatej konsystencyi, tak olbrzymią zawierają ilość wody, u żaby dorosłej są bez porównania spoistsze. A jak strata na wadze w cyklu życiowym odbywać się może kosztem utraty wody w tkankach, tak o wiele częściej przyrost ciała może zachodzić wskutek pochłaniania wody przez tkanki. Okazuje się np., że mło-

dziutka larwa żaby waży więcej, niż jajo, jakkolwiek nie pobiera jeszcze pokarmu, a przyrost na wadze zawdzięcza głównie temu, iż tkanki jej wchłaniają wodę*. Najczęściej wszakże wzrost ciała jest uwarunkowany przez pobieranie pokarmu.

Wzrostowi ciała towarzyszy zazwyczaj ustawiczny podział komórek, a więc liczebne ich wzrastanie. Ale zdarza się także, że liczba komórek zatrzymuje się w pewnym punkcie, i dalszy wzrost ciała zachodzi już nie wskutek powiększania się liczby komórek, lecz wskutek rozrostu istniejących. Zauważono (Goldschmidt), że u młodej glisty końskiej *Ascaris megalocephala* przełyk składa się z 33 komórek, układ nerwowy ze 162, narząd wydzielniczy z 3 i t. d., a liczba komórek w tych narządach nie powiększa się już dalej w miarę wzrostu robaka, jeno same komórki otrzymują wielkie rozmiary. Również nowonarodzona larwa owsika *(Oxyuris)* zawiera w swych narządach (z wyjątkiem nabłonka jelita środkowego) tę samą liczbę komórek, co i robak dorosły.

Szybkość wzrostu zależy od ilości pobieranego pokarmu. Ale ponieważ masa ciała wzrasta, jak sześciany, a rezorbująca powierzchnia przewodu pokarmowego, jak kwadraty pewnej jednostki, więc rzecz naturalna, iż zwierzę małe, mając stosunkowo większą powierzchnię przewodu pokarmowego, aniżeli bardzo duże, znajduje się w lepszych warunkach odżywiania, jeżeli oczywiście przyjmiemy, iż wogóle stosunki budowy pozostają mniej więcej jednakowe. Stąd pojmujemy, dlaczego ustrój, kiedy jest jeszcze młody, kiedy masa jego ciała jest stosunkowo niewielka, znajdując się w lepszych warunkach odżywiania, rośnie daleko prędzej, niż w wieku późniejszym, w miarę jak masa jego ciała się powiększa. Dziecko w pierwszym miesiącu swego życia przybiera normalnie na wadze 35 gr. dziennie, w trzecim miesiącu tylko 28 gr., w szóstym—14, w dziewiątym—10, a w dwunastym już tylko 6 gr. U zwierząt ssących drobniejszych ciężar ciała podwaja się po narodzeniu w czasie krótszym, niż

* O pochłanianiu wody przez zarodek żabi ogłosił piękne badania rodak nasz Białaszewicz.

u większych: u psa i kota w 9 dni, u świni w 14, owcy w 15, bydła w 47, a u konia w 60.

Sprawa wzrostu ciała w życiu pozarodkowem, zarówno zresztą jak i w zarodkowem, jest dosyć złożona, albowiem wzrost odbywa się wogóle nierównomiernie. Według niedawno ogłoszonej pracy nad tym przedmiotem Wolfganga Ostwalda, wzrost ustrojów przebiega najczęściej w ten sposób, iż, z początku stopniowy, powolny, później w przyśpieszonem postępuje tempie i wreszcie staje się znów coraz wolniejszym. Przyrost płodu ludzkiego na długość jest zrazu bardzo nieznaczny, następnie odbywa się coraz szybciej, mniej więcej aż do piątego miesiąca życia. Potem płód wydłuża się jeszcze dalej, ale już w tempie coraz wolniejszem, to samo zaś zwalnianie przyrostu zachodzi i w dalszem życiu pozarodkowem. Gdybyśmy wyrazili te stosunki graficznie, oznaczając na linii odciętych kolejne miesiące, a na linii rzędnych długość ciała, i gdybyśmy w wiadomy sposób wykreślili na tej podstawie krzywą, ostatnia miałaby charakterystycznie wygiętą postać, nieco podobną do mocno wydłużonej litery S. Zdarza się wszelako, że cykl wzrostu nie jest ciągły, lecz składa się jak gdyby z kilku okresów. Znajdujemy to np. we wzroście pozarodkowym ciała ludzkiego, bo okazuje się, iż owo wyżej wspomniane zwolnienie przyrostu długości ciała dziecka trwa tylko mniej więcej do dziesiątego roku u osobników żeńskich, do dwunastego zaś u męskich, poczem linia wzrostu znów się znacznie podnosi i to znów w podobny sposób, jak u płodu, do pewnego maximum, aby wreszcie znów się obniżyć i zatrzymać. Wobec tego we wzroście ciała ludzkiego, w okresie zarodkowym wraz z pozarodkowym, można wyróżnić dwa wielkie okresy.

Na pytanie, kiedy ustaje wzrost zwierzęcia w jego życiu pozarodkowem, trudno odpowiedzieć w sposób ogólny. Najczęściej ustaje on z chwilą, kiedy ustrój osiąga zupełną dojrzałość, a więc i dojrzałość płciową. W tym okresie ustają również z reguły przeobrażenia u zwierząt, które w swem życiu pozarodkowem im podlegają. U wielu zaś zwierząt dojrzałość płciowa jest nietylko zakończeniem wzrostu, a względnie i przeobrażeń, lecz, co więcej, zbliża zwierzę do końca

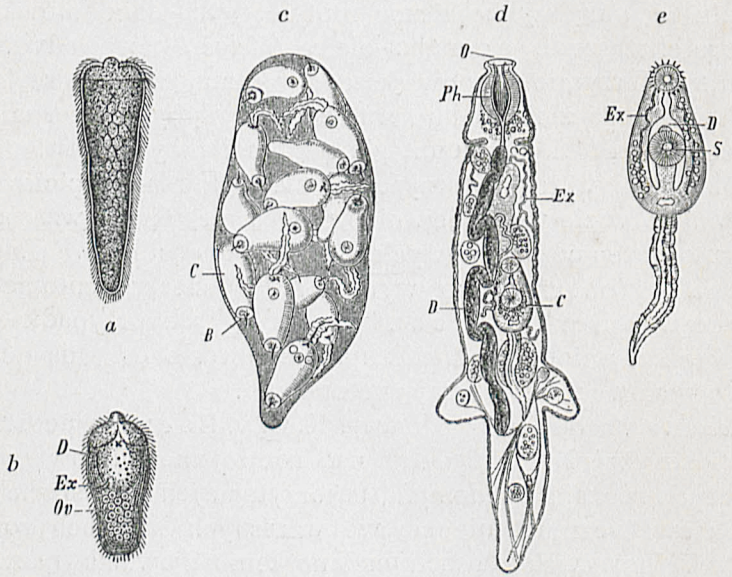
cyklu życiowego, albowiem po przejściu okresu dojrzałości płciowej i rozmnażania się, zwierzę nader szybko podlega szeregowi uwstecznień biologicznych i śmierci. Niektóre mięczaki, jak podrożec *(Arion)*, głowonóg *Rossia*, zamierają wkrótce i niemal bezpośrednio po złożeniu jaj, a w stopniu najwyższym stosuje się to do wielu owadów. Wiadomo, że po złożeniu jaj giną szybko liczne motyle, jętki-jednodniówki, niektóre chrząszcze, jak majka-oleica *(Meloë)*, której odwłok u samicy olbrzymio się powiększa, wypełniając się dojrzałemi jajami, a po złożeniu jaj, samica, jak gdyby wyczerpana nadmierną pracą i ubytkiem, ginie niemal natychmiast.

Znane są wszelako przypadki, kiedy dojrzałość płciowa występuje o wiele wcześniej, niż zakończenie okresu wzrostu lub przeobrażeń pozarodkowych. Zjawisko to nosi nazwę p a e d o g e n e z y (od greckiego wyrazu *pajs* = dziecko, chłopiec, dziewczę), czyli m ł o d o r ó d z t w a, bo w tych przypadkach istoty jeszcze młodociane, niezupełnie dorosłe osiągają dojrzałość płciową i wytwarzają potomstwo.

Nazwą paedogenezy oznaczył K. E. v. B a e r, na podstawie spostrzeżeń N. W a g n e r a nad rozwojem owadów muchowatych rodzaju *Cecidomyia*, pasorzytujących w roślinach, „bezpłciowe rozmnażanie się we wczesnych stadyach rozwoju". W nowszych czasach nadano temu zjawisku nazwę ogólniejszą—p r o g e n e z a, wprowadzoną przez znakomitego biologa francuzkiego A. G i a r d a, a stosującą się w o g ó l e d o p ł o d z e n i a w w i e k u m ł o d o c i a n y m, b e z w z g l ę d u n a t o, c z y o d b y w a s i ę o n o d z i e w o r o d n i e, jak u *Cecidomyia*, c z y t e ż d r o g ą r o z r o d u p ł c i o w e g o, z a p o ś r e d n i c t w e m j a j z a p ł o d n i o n y c h. Pierwszy przypadek progenezy został opisany u *Cecidomyia* przez wyżej wymienionego badacza rosyjskiego N. Wagnera, który zauważył, iż we wnętrzu gąsienicy tego komarka powstają dzieworodnie nowe żywe gąsienice; jaja tych gąsienic, zanim ostatnie jeszcze się wylęgną, rozwijają się również dzieworodnie. Później O. G r i m m opisał dzieworodne rozmnażanie się u komara ochotki *Chironomus*, którego poczwarka składa jaja i zaraz potem ginie, lub też po złożeniu jaj rozwija się jeszcze w dalszym ciągu, dopóki nie osiągnie stanu

owadu dorosłego. Pośród owadów znane są także jako postacie paedogenetyczne pewne gatunki mszyc, u których zdarza się, że nawet zarodek, leżący w łonie matki, staje się płciowo dojrzałym i wytwarza embryony nowego pokolenia.

Częste przypadki paedogenezy połączonej z dzieworództwem napotykamy śród robaków. U smocznic *(Trematodes)*—



Rys. 151. Rozwój motylicy wątrobowej *(Fasciola hepatis)*; *a*—swobodnie pływający orzęsiony zarodek motylicy, t. zw. *miracidium*, *b*—tenże skurczony, *D*—oznacza u tego zarodka zawiązek jelita, *Ov*—gruczołu płciowego, *Ex*—aparat rzęskowy narządu wydzielniczego; *c*—sporocysta wypełniona nowem pokoleniem zarodków; *d* — redia z otworem ustnym *(O)*, przełykiem *(Ph)*, jelitem *(D)* i narządem wydzielniczym *(Ex)*; *C* — pokolenie cerkaryi wewnątrz redii; *e* — uwolniona cerkarya z przyssawką brzuszną *(S)*, jelitem *(D)* i narządem wydzielniczym *(Ex)*. (Wedł. R. Leuckarta i C. Grobbena)

np. u znanego pasorzyta przewodów żółciowych wątroby ssaków, motylicy *(Fasciola hepatis)*—z jaja dostającego się do wody powstaje postać młodociana swobodnie pływająca, orzęsiona, t. zw. *miracidium*; larwa ta przenika do ciała ślimaka *Limnaeus truncatulus*, gdzie przeobraża się w postać bezrzęsą, woreczkowatą, zwaną sporocystą, w której drogą dzieworodną powstaje nowe pokolenie osobników młodocianych,

zwanych rediami (rys. 151.). Wewnątrz każdej redii znów dzieworodnie wytwarza się pokolenie osobników młodocianych, t. zw. cerkaryi, opatrzonych w tyle ogonkiem i swobodnie pływających w wodzie. Cerkarye wyłażą na rośliny wodne, tracą ogonki, otorbiają się, a gdy zwierzę ssące, np. owca, popasając na wilgotnych łąkach, połknie taką otorbioną postać młodocianą, ostatnia, uwolniwszy się z torebki i dostawszy do przewodów żółciowych wątroby swego ostatecznego żywiciela*, dojrzewa tu płciowo i wytwarza jaja. Tu zatem mamy aż dwa pokolenia rozmnażające się dzieworodnie i paedogenetycznie.

Znaczenie podobnego objawu w życiu pasorzytów możemy sobie łacno wytłumaczyć, jako niezmiernie doniosłe przystosowanie do szczególnych warunków życia i rozwoju. Młode zwierzę odbywa bowiem złożone wędrówki, jajo jego musi się dostać do wody, miracidium musi napotkać danego ślimaka, później znów otorbiona cerkarya musi natrafić na jakiegoś ssaka, który ją przypadkowo połknie, a u niektórych gatunków rodzaju *Fasciola* całkowity cykl życiowy odbywa się nawet aż w kilku różnych żywicielach pośrednich. Oto jak wielu potrzeba warunków, jak wielu, że tak powiem, szczęśliwych zbiegów okoliczności, aby mógł się odbyć całkowity cykl rozwoju takiego pasorzyta. Tysiące jaj powstają, ale niewiele tylko znajduje warunki sprzyjające, które pozwalają na zupełny przebieg cyklu życiowego. Zrozumiałe jest przeto, że ustrój taki musi być bardzo płodny; jest to bowiem warunek utrzymania gatunku. Dzieworodność zaś w związku z młodorództwem potęgują ogromnie płodność, bo, gdy np. na sto osobników rozdzielnopłciowych tylko 50, dajmy na to, samic wytwarzałoby jaja, to na 100 osobników dzieworodnych jaja rozwijają się we wszystkich 100. Jedna sporocysta może wytworzyć w krótkim czasie około 100 redii, a jedna redia około 100 cerkaryi, a więc z jednego jaja dorosłej motylicy może powstać aż 100×100, czyli 10000 młodych osobników!

* Rozróżniamy u pasorzytów żywiciela ostatecznego i pośredniego. Ostatecznym jest ten, w którym dany pasorzyt dojrzewa zupełnie, a zwykle też i płciowo, w pośrednim zaś żyje jako postać młodociana

Przedwczesne dojrzewanie komórek płciowych u form jeszcze młodocianych można wywołać także sztucznie. Kammerer zdołał tak długo powstrzymać sztucznie larwę (kijankę) żaby położnika *Alytes obstetricans* od przeobrażenia, dopóki nie dojrzała płciowo. Wiadomo, że larwa axolotla, ogoniastego płaza meksykańskiego, często hodowana w celach doświadczalnych w akwaryach naszych, będąc jeszcze opatrzona skrzelami, osiąga dojrzałość płciową i rozmnaża się. W odpowiednich wszakże warunkach może się przeobrazić i osiągnąć postać ostateczną, pozbawioną skrzel, a zwaną *Amblystoma*. Dlaczego ona raz się przeobraża, a kiedyindziej przez bardzo wiele lat wciąż pozostaje w stadyum larwy i rozmnaża się w tym stanie, tego dokładnie nie wiemy. Nowsze badania Powersa zdają się przemawiać za tem, że nie tyle wysychanie środowiska wodnego i wogóle oddychanie larwy powietrzem atmosferycznem stanowią przyczynę przeobrażenia, ile raczej brak pożywienia; tłuszcz zaczyna znikać, wskutek czego redukuje się obwódka ogonowa, a w związku z tem i inne narządy ulegają metamorfozie. Przypomina to doświadczenia Barfurtha nad głodzeniem larw żabich i jego myśl, iż głód może być niekiedy czynnikiem przyśpieszającym rozwój zwierząt; przez głodzenie bowiem kijanek zużywają się tkanki pewnych narządów larwowych, a przedewszystkiem ogona, co przyśpiesza przeobrażenie.

Skoro już mowa o bodźcach przyśpieszających dojrzewanie płciowe, przytoczymy tu interesujący fakt, spostrzeżony przez M. Oxnera i J. Nusbauma u wstężnicy *Lineus lacteus*. U robaka tego bardzo długotrwały głód sprzyja rozwojowi elementów płciowych, które jednak podczas głodzenia nie dojrzewają. Jeżeli wszakże u takiego całymi miesiącami głodzonego robaka odciąć przedni (głowowy) koniec ciała, to tenże wprawdzie nie odradza się (gdy natomiast tylne części, po odcięciu, szybko się odradzają), ale podnieta zadana robakowi tą operacyą powoduje nader szybkie dojrzenie komórek płciowych, tak u samców, jak i u samic.

Od pojęcia progenezy, czyli paedogenezy, odróżnić należy pojęcie neotenii, wprowadzone do biologii przez

Kollmanna, a rozszerzone przez Giarda. Neotenią nazywamy zatrzymanie się jednego narządu lub pewnej liczby narządów w stadyum młodocianem lub zarodkowem. Schultz trafnie odróżnia za Giardem neotenię od progenezy w sposób następujący: „kiedy przy progenezie całe zwierzę zachowuje młodociany charakter, a przyczyna zjawiska leży w gruczołach płciowych oraz wczesnem ich dojrzewaniu, to przyczyną neotenii jest zahamowanie rozwoju jednego lub kilku narządów, które z różnych może pochodzić powodów". Ponieważ zaś w rozwoju pozarodkowym nietylko pewne narządy mogą się rozwijać, ale również te z nich, które mają u larw charakter tymczasowy*, mogą zanikać, więc neotenia może polegać zarówno na zahamowaniu dalszego rozwoju pewnych organów, jako też na powstrzymaniu ich od zaniku, o ile chodzi właśnie o twory tymczasowe.

Przytoczymy kilka najwybitniejszych przykładów neotenii; wiele ich zebrał w osobnej o tym przedmiocie pracy J. Boas (Ueber Neotenie. Festschrift für C. Gegenbaur. 1896.). Nasza żaba zielona *(Rana esculenta)* zachowuje niekiedy przez całe życie pewne właściwości formy młodocianej, jak ubarwienie oraz guzkowate wyniosłości na odnóżach. U termitów, według Grassiego, osiągają czasami dojrzałość płciową osobniki z pewnemi znamionami młodocianemi, zanim jeszcze otrzymają wykształcone oczy. Do zjawisk neotenii należy wreszcie zaliczyć te wszystkie przypadki u kręgowców, kiedy w ustroju dorosłym zachowują się pewne stany zarodkowe w rozwoju poszczególnych narządów, np. u człowieka t. zw. warga zajęcza; *hypospadia*, czyli szczelina na dolnej stronie prącia, pozostała wskutek niezupełnego zrośnięcia się fałdów płciowych u zarodka; wyjątkowe przypadki obecności przegrody podłużnej w macicy kobiety, jako wyraz niezupełnego zlania się z sobą zarodko-

* Do takich tymczasowych, czyli prowizorycznych, z warunkami życia larwy związanych narządów należą np. ogony kijanek żabich, ich skrzela, ściśle złączone z życiem w wodzie, pierścienie rzęs lub szczególne płaty orzęsione u pewnych morskich larw robaków, twory z czasem zanikające (np. u larwy trochofory, pilidium i t. d.).

wych przewodów Müllera, które, normalnie zlewając się zupełnie, wytwarzają macicę nieprzegrodzoną, i inne tym podobne twory, zaliczane często do zjawisk teratologicznych, czyli potwornościowych.

Pokrewne progenezie i neotenii jest jeszcze jedno zjawisko, zachodzące w pozarodkowem życiu zwierząt, a zwane dissogonią. Polega ono na tem, że organizm dwa razy w ciągu życia osiąga dojrzałość płciową, raz jako postać młodociana, drugi raz jako całkiem wykształcona, przyczem te dwa stany są rozdzielone stanem pośrednim, kiedy narządy płciowe nie są rozwinięte. Dotyczy to, między innemi axolotla i amblystomy. Albowiem axolotl, mając charakter postaci młodocianej, będąc opatrzony skrzelami i obwódką ogonową, osiąga w tym stanie dojrzałość płciową i rozmnaża się; ale z kolei, gdy zaczyna się przeobrażać w amblystomę, jego narządy płciowe ulegają uwstecznieniu; gdy zaś jest już amblystomą, bez skrzel, bez obwódki ogonowej i z odmiennem ubarwieniem ciała, jego narządy płciowe po pewnym czasie mogą wtórnie, czyli po raz drugi, znów ulegać niekiedy dojrzeniu, i zwierzę ponownie zaczyna się rozmnażać. Piękne przykłady dissogonii opisał C. Chun u żebropławów. Larwy gatunków *Bolina hydatina* i *Eucharis multicornis* dojrzewają płciowo, a potomstwo, rozwijające się z tych jaj, będąc w stadyum larwy, znów się rozmnaża; po okresie rozmnażania się produkty płciowe u larwy zanikają, następuje zatem okres bezczynności płciowej, poczem larwa osiąga postać ostateczną, która, oczywiście, również dojrzewa płciowo.

Progeneza (paedogeneza), neotenia i dissogonia stanowią kategorye objawów występujących w życiu pozarodkowem ustrojów i najczęściej ściśle są związane z ich rozmnażaniem się. Jeszcze pełniejsze otrzymamy pojęcie o różnorodności sposobów rozwoju ustrojów i o przejawach ich cyklu życiowego, jeżeli rozpatrzymy nadto szereg innych pokrewnych zjawisk: poecilogonię, metamorfozę, tachygenezę, metagenezę, heterogonię; rozmnażanie się dzieworodne, czyli partenogenezę, poznaliśmy już w I. t. tego dzieła.

Poecilogonia (z greckiego *poikilos*=różny) to, według określenia Giarda, różnorodny bieg rozwoju jednego i tego samego gatunku, głównie rozwoju pozarodkowego, ale w części także i zarodkowego. Co się tyczy rozwoju pozarodkowego, znane są w dosyć licznych przypadkach różne jego typy u tego samego gatunku; co zaś do rozwoju zarodkowego, w całym świecie zwierzęcym znamy dotąd tylko dwa przykłady podobnych różnic, jeden opisany przez E. Bresslaua, drugi przez Jana Hirschlera ze Lwowa. Bresslau zauważył w rozwoju zarodkowym wirka *Mesostomum Ehrenbergi* dwupostaciowość zarodków, spowodowaną przez to, że u jednego typu zarodków (t. zw. zimowych) liczba komórek odżywczych, żółtkowych, zamkniętych wraz z zarodkiem w jednym kokonie, jest większa, niż u typu drugiego (u zarodków letnich). Zależnie od różnej ilości materyału odżywczego, jaja jednego typu rozwijają się pod wielu względami odmiennie, niż drugiego, np. zawiązek przełyku tu i tam powstaje w różny sposób. Pomimo to, w miarę rozwoju oba typy coraz bardziej wzajemnie się upodobniają, a wynik końcowy jest w obu przypadkach prawie identyczny. Hirschler spostrzegł znów u mszycy *Rhopalosiphum nympheae Fabr.* zarodki różnej wielkości, duże i małe, pierwsze dwa razy większe od ostatnich. Autor ten się przekonał, że wspomniane różnice rozwojowe nie są predysponowane w jaju, lecz występują dopiero podczas samego rozwoju pod wpływem t. zw. nibyżółtka *(pseudovitellus* — jak wiemy, są to pewne grzybki), które działa hamująco na rozwój zarodków, a przenikając bądź w stadyum wcześniejszem, bądź dopiero w późniejszem do ich ciała, powoduje różnice we wzroście. Pomimo to i tutaj efekt końcowy w obu typach zarodków jest jednakowy. Hirschler nazywa zjawisko rozwoju zarodków z jednakowych jaj dwiema różnemi drogami a z końcowym efektem znów jednakowym — diontogonią. Diontogonia jest więc pewną formą poecilogonii.

Dosyć dużo przykładów poecilogonii spostrzeżono w rozwoju pozarodkowym. Tu należą przedewszystkiem liczne fakta, tyczące się płazów, które jużto mogą rodzić larwy

opatrzone skrzelami, jużto przetrzymywać zarodki w swych przewodach płciowych i rodzić osobniki skrzel pozbawione, np. jaszczur plamisty *(Salamandra maculosa)*, według badań Kammerera. Autor ten, przeszkadzając jaszczurom rodzić potomstwo w wodzie, zmuszał je do przetrzymywania go w macicy i rodzenia na lądzie osobników z przebytem już przeobrażeniem. O podobnego rodzaju faktach mówiliśmy w t. I. (str. 215. i n.) tego dzieła, dokąd odsyłamy czytelnika, pragnącego przypomnieć sobie te zjawiska z życia płazów. Tu przytoczymy jeszcze inny szereg faktów z dziedziny poecilogonii.

U skorupiaka *Alpheus heterocheles*, według badań Brooksa i Herricka, stadya rozwoju pozarodkowego przebiegają w różny sposób, zależnie od zamieszkiwanej przezeń okolicy, a więc niewątpliwie od odmiennych warunków zewnętrznych, które najczęściej są przyczyną poecilogonii. U Alpheusa, żyjącego na wyspach Bahamskich, rozwój pozarodkowy jest długotrwały i złożony, ile że występuje tu aż pięć stadyów larw; u osobników, przebywających w okolicach wysp Karolińskich, rozwój ten jest już nieco skrócony, a u form z Florydy jest skrócony jeszcze bardziej: z jaja rozwija się tu bezpośrednio mała postać, podobna do dorosłej, stadyum zaś larwy swobodnie żyjącej niema tu wcale. Jeszcze bardziej interesujące zjawiska zauważył Woltereck w rozwoju pozarodkowym robaka *Polygordius*, którego larwa w morzu Śródziemnem rozwija się inaczej, aniżeli w Północnem. U postaci śródziemnomorskiej przeobrażenia larwy są bardziej stopniowe, niż u północnej, a nawet i pewne narządy larwowe przedstawiają się odmiennie, bo np. nerki głowowe larwy śródziemnomorskiej tworzą jeden przewód o dwóch odnogach, gdy larwa północna posiada parę oddzielnych nerek, które są nadto w innem położone miejscu. Podobnie też i ze względu na budowę układu nerwowego u obu postaci larw zachodzą pewne różnice. Słowem, ten sam gatunek robaka objawia różnice w rozwoju pozarodkowym, zależnie pono od warunków, w jakich rozwijają się jego larwy. Dotychczas wszakże nie udało się bliżej określić decydujących różnic tych warunków, a tem samem sformu-

łować bliżej przyczyny owych różnic w przebiegu rozwoju pozarodkowego.

Jeżeli osobnik zwierzęcy, opuszczający błony jajowe, jest odrazu podobny do formy dorosłej, a różni się od niej jedynie niedojrzałością płciową oraz pewnemi znamionami, stanowiącemi nieodłączne cechy młodości (np. pośród ssaków brak uzębienia u noworodków, nieskostnienie wielu części skieletu), mówimy, iż rozwija się bezpośrednio, bez przeobrażeń. Jeżeli zaś rodzi się jako t. zw. postać młodociana, czyli larwa, różniąca się wieloma znamionami budowy od formy dorosłej, i tylko stopniowo, drogą przekształceń osiąga postać ostateczną, mówimy o rozwoju pośrednim, czyli o metamorfozie, lub przeobrażeniu. Pamiętajmy wszelako, co zaznaczyliśmy wyżej, że do pewnego stopnia każdy organizm w swem życiu pozarodkowem, w swym cyklu życiowym podlega szeregowi przekształceń.

Rozwój pozarodkowy pośredni, czyli odbywający się drogą przeobrażenia (metamorfozy), tem się, jak wiemy, cechuje, iż w przebiegu jego występuje jedna lub więcej postaci młodocianych, t. zw. larw, które w dwojaki sposób mogą się różnić od form dorosłych: (1) obecnością pewnych narządów, których brak formom dorosłym, a które mają znaczenie biologiczne tylko dla larw, stosownie do swoistych warunków ich życia, częstokroć bardzo różnych od warunków ustroju dorosłego; narządy te zwą się tymczasowymi, czyli prowizorycznymi, i znikają w miarę przekształcania się larwy na postać ostateczną; (2) brakiem pewnych narządów, właściwych ustrojowi dorosłemu, a rozwijających się dopiero wtórnie, w miarę przeobrażania się larwy.

Większość pierścienic morskich *(Annelides)* z grupy wieloszczetów *(Polychaeta)* opuszcza jajo w postaci kopułkowatej larwy, zwanej trochoforą lub trochosferą, opatrzonej skórą, przewodem pokarmowym, jamą ciała (pierwotną) z rozproszonemi w niej komórkami mezenchymatycznemi i parą prakomórek mezodermy, z których powstają odcinki, czyli somity listka środkowego. Larwa taka po-

siada pewne narządy prowizoryczne, np. zgrubienie wierzchołkowe skóry (ektodermy) z czopem rzęs. zmysłowych — t. zw. narząd ciemieniowy, parę. nerek pierwotnych, pierścień rzęs przedustny (praeoralny), ale części te znikają, w miarę jak larwa się wydłuża i przeobraża w pierścienicę. Narządami tymczasowymi są też skrzela i ogon u kijanek (głowaczy) żab, twory zanikające wraz z przeobrażaniem się kijanek w młode żabki. Oto przykłady narządów tymczasowych, które ze względu na to, że trwają tylko czas pewien i podlegają z kolei zupełnemu zanikowi, są podobne do takichże prowizorycznych narządów, występujących w rozwoju zarodkowym wielu zwierząt, jak osłon zarodkowych (owodni, omoczni), które również istnieją tylko w pewnym czasie, stanowiąc ważne przystosowania w życiu zarodka.

Z drugiej strony, jak powiedzieliśmy, u larw może braknąć licznych narządów, które występują dopiero w miarę przeobrażania się. Trochofora nie posiada jeszcze nerek ostatecznych, t. j. narządów segmentalnych, czyli odcinkowych, które u dorosłej pierścienicy występują zwykle w liczbie jednej pary w każdym odcinku ciała, a zarówno też kijanka żaby pozbawiona jest z początku wystających nazewnątrz odnóży, które zjawiają się dopiero w miarę jej wzrostu i rozwoju.

Nie możemy tu wchodzić w rozpatrywanie szczegółów przeobrażeń u różnych zwierząt, a są one niezmiernie liczne i różnorodne, bo zdarzają się u całych grup zwierzęcych. Znamy je u wielu jamochłonów wraz z gąbkami; u wszystkich szkarłupni niezmiernie są charakterystyczne orzęsione larwy, np. usznice (*auricularia)*, prętowce *(pluteus)*, dwurzęsice *(bipinnaria)*; u wstężnic występuje często larwa *pilidium*, u pierścienic i mięczaków bardzo często napotykamy larwę rzęskowca, czyli trochoforę, w najrozmaitszych zresztą odmianach co do postaci i budowy; u skorupiaków pospolite są larwy—pływik *(nauplius)* i żywik *(zoëa)*; u owadów występują znane powszechnie formy młodociane jako gąsienice i poczwarki, przeobrażające się drogą bardzo nieraz złożonych przemian w owady dorosłe *(imago)*.

Szczególnie złożone są te rodzaje przeobrażeń, w któ-

rych często liczne narządy i całe części ciała larwy ulegają zanikowi i gdzie jedne postacie młodociane przeobrażają się w inne, zanim nareszcie powstanie forma ostateczna; występuje tu więc nieraz kilka larw kolejnych, każda o mniej lub więcej odmiennej postaci i budowie charakterystycznej. Widzimy to śród owadów z t. zw. przeobrażeniem zupełnem, jak u much lub motyli, gdzie jedna postać młodociana—gąsienica, przechodzi w drugą — poczwarkę, z której dopiero lęgnie się forma ostateczna i gdzie zachodzi właśnie nierzadko zanik wielu narządów larwowych. U much rozwija się z jaja robakowata gąsienica, t. zw. czerw, który, obficie pobierając pokarm, szybko rośnie, zamieniając się na beczułkowatą poczwarkę *(pupa)*, opatrzoną twardą torebką — wytworem ostatniego linienia gąsienicy. Tutaj ciało dorosłego owadu wytwarza się w sposób bardzo złożony. Ścianki głowy, tułowia i odwłoku przyszłej muchy powstają ze szczególnych tarczek (zwanych imaginalnemi — od wyrazu *imago* = owad dorosły), których zawiązki występują już nawet u zarodka w jaju, ale dopiero u larwy i poczwarki osiągają rozwój zupełny. Tarczki te, produkty zewnętrznego listka zarodkowego, zrastają się z sobą i wytwarzają ścianki ciała owadu, gdy tymczasem dawna ścianka ciała gąsienicy, pozostająca nazewnątrz tarczek, ulega zanikowi. W związku z tarczkami, jako ich bezpośrednie wypukliny, rozwijają się przysadki ciała owadu; każdy odcinek tułowia powstaje zwykle z dwóch par tarczek, pary grzbietowych i pary brzusznych, przyczem wyrostki tych tarczek tworzą odnóża i skrzydła owadu. Ale nietylko skóra larwy ulega zanikowi; tenże los dzielą i inne narządy; większość muskulatury gąsienicy, t. zw. ciało tłuszczowe oraz znaczna część ścianki dawnego przewodu pokarmowego ulegają również rozpadowi i zniszczeniu, a zamiast tych części tworzą się nowe narządy ciała owadu. Z nabłonka dawnego przewodu pokarmowego zachowują się tylko pewne wysepki w postaci pierścieni, które z kolei, rozrastając się, wytwarzają nowy, cały nabłonek przewodu pokarmowego owadu, w miarę jak większa część dawnego nabłonka tegoż przewodu gąsienicy ulega rozpadowi i zanikowi.

Te różne przejawy zaniku licznych tkanek gąsienicy noszą ogólną nazwę histolizy (rozpuszczania się tkanek), ponieważ rozpadające się składniki ciała tworzą rodzaj różnobarwnej, bezkształtnej jak gdyby posoki; ostatnią łatwo zauważyć, gdy poczwarkę np. motyla nadłamać i spowodować wyciek tej substancyi.

Rzecz interesująca, iż przejawom histolizy towarzyszą na wielką skalę sprawy t. zw. fagocytozy, co zauważyli już dawniej M. Ganin, A. Kowalewski, van Rees i liczni nowsi badacze, C. de Bruyne, Karawaiew i inni. Fagocytoza polega na zdolności pewnych komórek — fagocytów (leukocytów), opatrzonych płatkowatemi, kurczliwemi wypustkami protoplazmy *(pseudopodia)*, do wychwytywania i pożerania różnych stałych cząstek i trawienia ich wewnątrz plazmy; stanowi to t. zw. odżywianie się wewnątrzkomórkowe, czyli intracellularne. Otóż podczas rozpadu wspomnianych tkanek cała armia fagocytów przenika do mięśni i pewnych innych narządów, powoduje tutaj czynnie znaczny rozpad tkanek i pochłania produkty rozpadu, które po przeróbce i strawieniu zanosi do miejsc nowego zapotrzebowania i oddaje tworzącym się na nowo tkankom. W ten sposób przy jednoczesnem spółdziałaniu przejawów zanikowych i twórczych, inwolucyjnych i ewolucyjnych, śród wielkiej jak gdyby walki o byt pomiędzy morfologicznymi składnikami ustroju, osiągnięta wreszcie zostaje pewna równowaga, i kończy się złożony proces przeobrażenia.

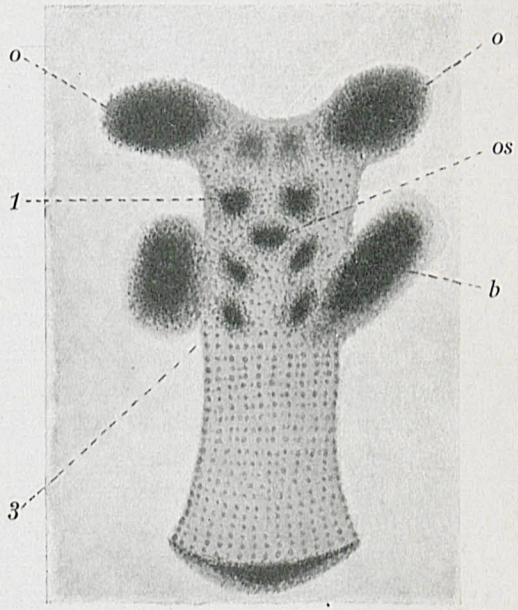
Zasługuje wreszcie na uwagę fakt, iż w wielu przypadkach rozwój drogą przeobrażeń ulega jak gdyby skróceniu, przyśpieszeniu, t. zw. tachygenezie. Zjawisko to daje się niekiedy wytłumaczyć zmienionymi warunkami zewnętrznymi, ale częstokroć niepodobna wykryć jego przyczyny. Otóż niekiedy u pewnych postaci pokrewnych widzimy jużto rozwój drogą przeobrażeń, już znów rozwój skrócony, bez przemian, tak iż z jaja wykluwa się istotka podobna do dorosłej. Zdarza się to czasami, kiedy pokrewne formy zwierząt żyją w odmiennych warunkach zewnętrznych, np. jedne w morzach, inne w wodach słodkich lub

na lądzie, jak bywa u pierścienic, pośród których znajdujemy formy morskie (wieloszczety), lądowe (np. dżdżownice) i słodkowodne (naidy, rurotwórki—*Tubificidae* i inne). U form morskich zachowała się w rozwoju postać pozarodkowa — larwa rzęskowiec *(trochofora)*, gdy u form słodkowodnych i lądowych tej postaci młodocianej nie znajdujemy, rozwój zaś przebiega tu bezpośrednio. Rzecz prosta, że u robaków lądowych larwa ta musiała zaniknąć, bo delikatna, orzęsiona istota, przystosowana do życia w wodzie, nie może żyć na ziemi. A zanik jej u form słodkowodnych, bardzo trafnie, zdaniem mojem, tłumaczy Sollas, przyjmując, że ustroje słodkowodne pochodzą pierwotnie od pokrewnych im form morskich, do wód zaś słodkich dostały się za pośrednictwem rzek, których silne prądy nie sprzyjają życiu niezmiernie delikatnych larw orzęsionych. W miarę przechodzenia z mórz do wód słodkich ustroje te, przystosowując się do nowych warunków, musiały stracić larwy, a jaja ich obrały sobie krótszą, bezpośrednią drogę rozwoju. Niekiedy rozwój pośredni lub bezpośredni pozostaje w ścisłym związku przyczynowym z wielkością jaj, z obfitością nagromadzonego w nich odżywczego materyału deutoplazmatycznego (por. t. I., str. 188. i d.).

Bardzo często przy rozwoju skróconym, kiedy cały cykl rozwojowy odbywa się wewnątrz błon jajowych, a larwa swobodnie żyjąca nie występuje, rozwój zarodkowy bywa nader złożony, gdyż stany larwowe, odziedziczone po przodkach, zachowują się do pewnego stopnia u embryonu. Mamy wówczas niejako przejście od zwykłego rozwoju bezpośredniego do rozwoju drogą przeobrażeń. Wiadomo, że bardzo liczne skorupiaki przechodzą w swym rozwoju pozarodkowym stadyum pływika *(nauplius)*, larwy swobodnie żyjącej o trzech parach nóg, a oto te z nich, które zatraciły larwę i rozwijają się bezpośrednio, mają w pewnem stadyum rozwoju również tylko trzy pary nóg — a więc znajdują się w stadyum jak gdyby naupliusowem—i dopiero później otrzymują resztę par odnóży; widzimy to np. w rozwoju równonogów, według badań J. Nus-

bauma (rys. 152. i 153.). To samo stosuje się bardzo często do innej larwy skorupiaków, zwanej żywikiem *(zoëa)*.

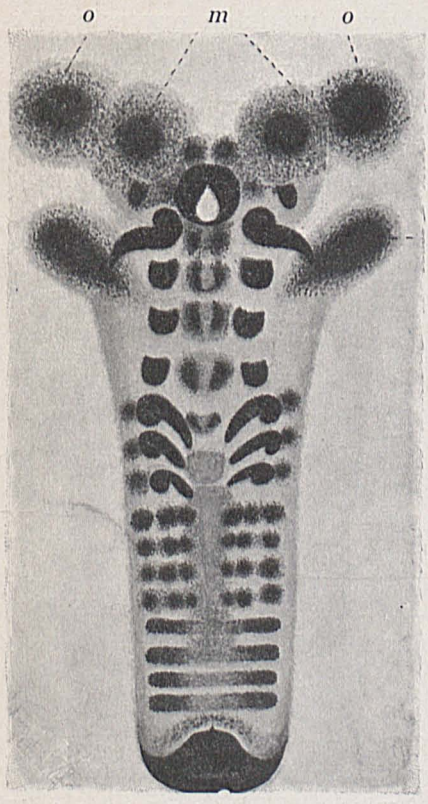
Jeszcze ciekawsze pod tym względem stosunki znajdujemy w rozwoju niektórych wstężnic *(Nemertini)*. U pewnych form tych robaków występuje w rozwoju hełmiasta, orzęsiona larwa, zwana *pilidium* (rys. 154.) opatrzona skórą (ektodermą), przewodem pokarmowym, złożonym z przełyku



Rys. 152. Wypreparowany z powierzchni jaja zarodek równonoga *Ligia oceanica* w stadyum pływika *(nauplius)*, opatrzony trzema parami odnóży *(1—3)*; *o*—płaty oczne, *os*—otwór ustny, *b*—płaty boczne, gdzie pod ektodermą skupione są komórki entodermy wtórnej. (Wedł. J. Nusbauma.)

i ślepo zamkniętego żołądka, zgrubiałą płytką ciemieniową z wicią lub czopem długich rzęs na szczycie, oraz dwoma wielkimi płatami na stronie brzusznej po bokach otworu ustnego. Między ścianką przewodu pokarmowego a skórą znajduje się w jamie ciała (pierwotnej) luźna tkanka mezenchymatyczna. W larwie tej powstają dwie pary woreczko-

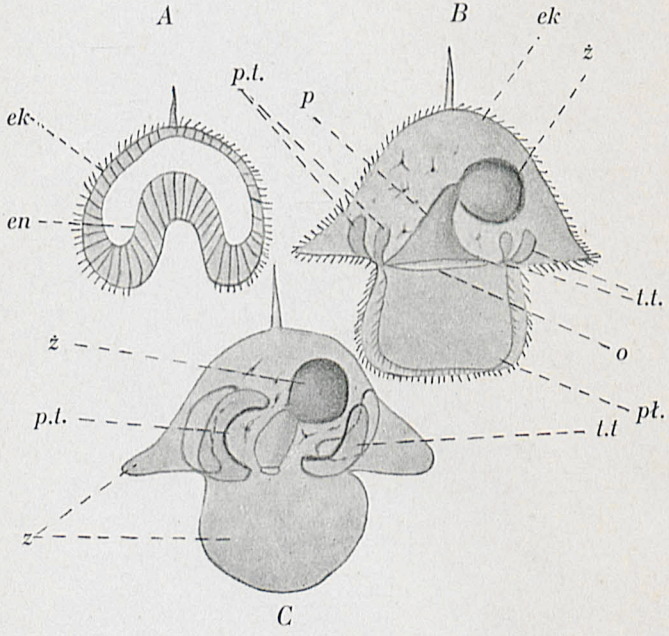
watych wpuklin ektodermy: para z przodu otworu ustnego i para z tyłu; wszystkie cztery oddzielają się i zamykają w woreczki o ściance wewnętrznej i zewnętrznej. Z wewnętrznych ścian tych czterech zawiązków, do których przyłącza się jeszcze jeden nieparzysty, grzbietowy, przez ich zrost



Rys. 153. Wypreparowany z powierzchni jaja zarodek równonoga *Ligia oceanica* w stadyum późniejszem, opatrzony już licznemi parami odnóży; *m*—zawiązek zwojów mózgowych, *o*—płaty oczne, *b*—jak na rys. 152. (Wedł. J. Nusbauma)

wzajemny powstaje nowa ścianka ciała robaka, gdy tymczasem reszta ektodermy postaci młodocianej oraz zewnętrzne ścianki wspomnianych woreczków giną zupełnie. Otóż u niektórych innych wstężnic, np. u *Lineus ruber*, niema larwy,

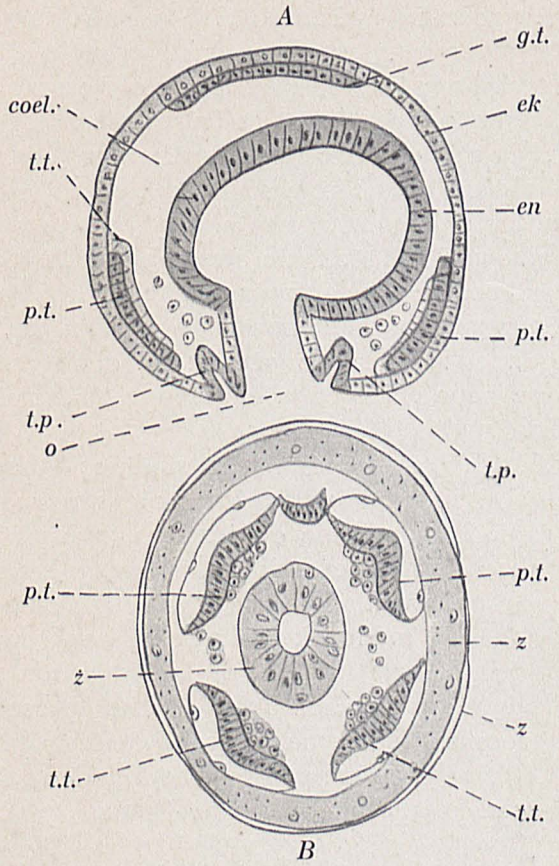
rozwój przebiega w błonach jajowych, ale i tutaj, według badań Barrois, Hubrecht a, a zwłaszcza nowszych poszukiwań M. Oxnera i J. Nusbauma, po utworzeniu się gastruli, z ektodermy zarodka powstają woreczkowate, tarczowate wpuklenia (rys. 155.): dwie pary przednich i dwie pary tylnych brzusznych oraz jedno nieparzyste grzbietowe (nadto para drobnych wpukleń przyustnych); z tych tarczo-



Rys. 154. *A*—Gastrula wstężnic, *B*—larwa pilidium, *C*—taż larwa podczas przeobrażenia; *ek*—ektoderma, *en*—entoderma, *o*—usta, *p*—przełyk, *pł*—płaty brzuszne, *ż*—żołądek, *z*—części zanikające, *p.l.*—przednia para tarcz, *t.t.*—tylna para tarcz, z których powstaje ścianka ciała robaka. (Rys. nieco schem., oryg.)

watych wpukleń, po oddzieleniu się ich od reszty ektodermy, wytwarza się, jak w larwie pilidium, ścianka ciała robaka, a cała reszta ektodermy oraz zewnętrzne ścianki owych woreczkowatych wpuklin zanikają. Tu więc, jakkolwiek larwy niema, a rozwój odbywa się w błonach jajowych, występują jednakże złożone przejawy rozwojowe, zu-

pełnie podobne do przeobrażeń, jakim podlega larwa swobodnie żyjąca. Ten typ bezpośredniego rozwoju u wstężnic



Rys. 155. Stadyum po gastruli w rozwoju wstężnicy *Lineus ruber*; *A* — w przekroju poprzecznym, *B* — późniejsze stadyum rozwoju w przekroju poziomym; *ek* — ektoderma, *en* — entoderma, *o* — usta, *g.t.*—tarcza grzbietowa, *p.t.*—tarcze przedniej pary, *t.t.*—tarcze tylnej pary, *ż*—żołądek, *t.p.*—tarczki przyustne (z nich powstają t. zw. narządy mózgowe), *z*—części ulegające zanikowi. (Rys. nieco schem., oryg.)

z ukrytemi niejako w jaju fazami, przypominającemi stadya larwowe, nazwany tu został typem Desora.

Metageneza, czyli przemiana pokoleń, odkryta po

raz pierwszy, zdaje się, u sprzągli *(Salpidae)* przez poetę Adalberta de Chamisso w r. 1819. i przez długi czas będąca w zapomnieniu, a dopiero w r. 1842. ponownie zbadana przez przyrodnika duńskiego J. Steenstrupa, polega na tem, że w cyklu życiowym występują tu na przemian dwa pokolenia: jedno rozmnażające się drogą płciową za pośrednictwem jaj zapłodnionych, drugie — drogą bezpłciową, przez samopodział lub pączkowanie.

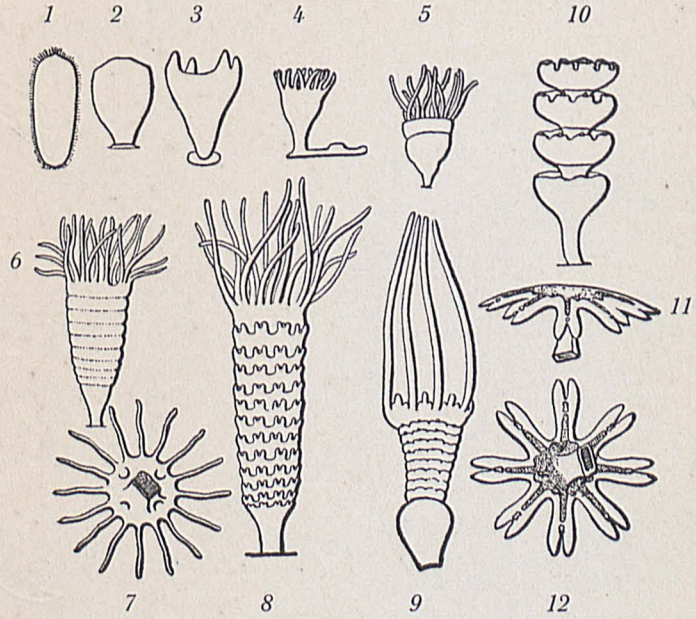
Nie możemy wchodzić tu w bliższy opis tego cyklu życiowego, ponieważ czytelnik nie otrzymał dotąd wiadomości, tyczących się wogóle rozmnażania bezpłciowego, a przedmiot ten rozpatrzymy dopiero w rozdziale następnym. Tu więc tylko najogólniej zaznaczyć możemy, że, obok rozmnażania się płciowego, napotykamy u wielu zwierząt bezpłciowy sposób rozrodu.

U stułbi *(Hydra)* — polipa wód słodkich — napotykamy produkcyę jaj i plemników, zapłodnienie i rozwój osobników z jaj zapłodnionych; ale oprócz tego, zwłaszcza w pewnych warunkach, na ciele stułbi powstają pączkowate wyrostki, wypukliny, w skład których wchodzą obie warstwy ciała stułbi (skóra i nabłonek jamy pokarmowej wraz z oddzielającą je jednorodną błonką środkową). I oto pączek taki, otrzymujący na wierzchołku otwór ustny i czułki, odrywa się od osobnika matczynego, przytwierdza samodzielnie do podłoża i tworzy nowe, potomne indywiduum. Ten sposób rozmnażania się bezpłciowego nosi nazwę pączkowania.

Kiedyindziej znów, jak u wielu robaków, np. u niektórych wirków i pierścienic, zwierzę rozpada się wpoprzek na pewną liczbę odcinków, z których każdy, zanim się jeszcze odłączy od reszty i usamodzielni, otrzymuje zawiązek własnego otworu ustnego i przełyku, oczu, mózgu i t. d., tak iż niekiedy powstają łańcuchowo połączone odcinki, przedstawiające już młode osobniki, które niebawem odrywają się od siebie. Ten sposób rozrodu bezpłciowego nosi nazwę dzielenia się (p. niżej).

Otóż u niektórych organizmów występują dwa kolejne

pokolenia, z których jedno, dajmy na to *A*, rozmnaża się drogą płciową, za pośrednictwem jaj zapłodnionych, drugie zaś, *B*, drogą bezpłciową, przez pączkowanie albo podział. To właśnie nosi nazwę przemiany pokoleń, czyli metagenezy. Tak np. u wielu krążkopławów *(Acraspeda)*, czyli meduz wyższych, widzimy, iż pokolenie swobodnie

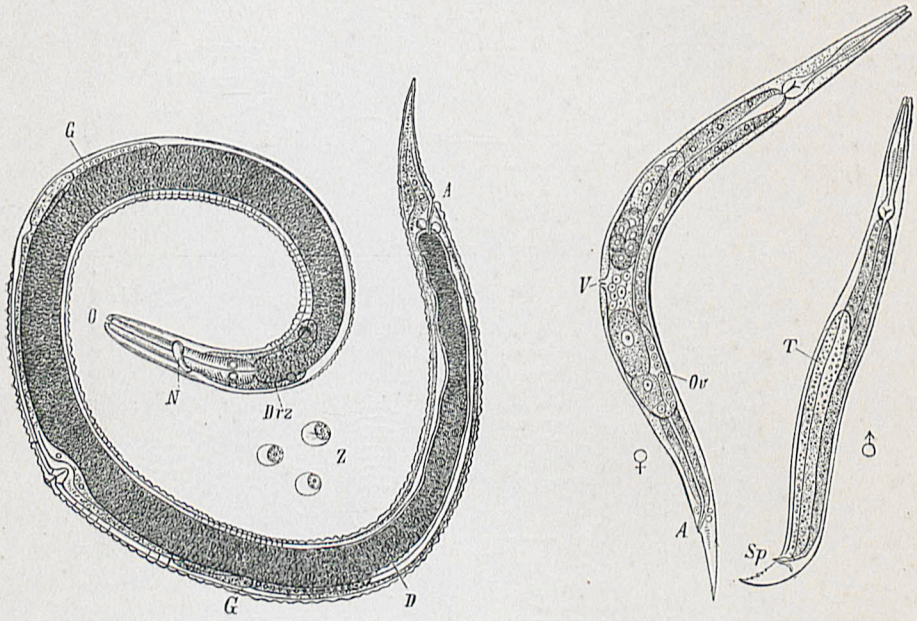


Rys. 156. Cykl rozwojowy meduzy *Aurelia aurita*. *1* — Larwa orzęsiona, rozwijająca się z jaja, t. zw. planula. 2 — Taż sama po przytwierdzeniu się do podłoża i utracie rzęs. *3* — Młody polip *Scyphistoma* z czterema czułkami. *4* — Tenże z liczniejszymi czułkami. *5* — Początek oddzielania się odeń meduz, czyli początek strobilacyi. *6–10* — Różnego rodzaju strobilacye, czyli oddzielanie się od scyphistomy szeregu meduz, albo efyr. *7* — Scyphistoma widziana z góry. *11* — Meduza (ephyra), z boku. *12* — Taż z dołu. (Wedł. B. Hatscheka)

pływającej meduzy rozmnaża się płciowo; z jaj zapłodnionych powstaje tu postać zupełnie odmiennego kształtu, o budowie woreczkowatej — polip, który przytwierdza się do podłoża i dzieli wpoprzek na liczne ogniwa, na szereg krążkowatych tworów; ostatnie oddzielają się z kolei od siebie i wolno pływają jako młode meduzy (rys. 156.). Te znów,

dorósłszy, rozmnażają się płciowo, wytwarzają jaja, które po zapłodnieniu rozwijają się w osobniki polipowate. Słowem, występują tu na przemian dwa różne pokolenia: meduz i polipów. Dzieci nie są podobne do rodziców, lecz do rodziców swych rodziców. Oto jeden z najbardziej znanych przykładów metagenezy.

157. 158.



Rys. 157.—158. Nicień *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum.* 157. Pokolenie pasorzytne, długości około 3·5 mm., w stadyum dojrzałości płciowej męskiej; *G*—gruczoły płciowe, *O*—usta, *D*—jelito, *A*—odbyt, *N*—pierścień nerwowy, *Drz*—komórki gruczołowe, *Z*—wolne plemniki. 158. ♂ Męskie i ♀ żeńskie pokolenie swobodnie żyjące (t. zw. *Rhabditis),* długości 1·5 do 2 mm.; *Ov*—jajnik, *T*—jądro, *V*—żeńskie ujście płciowe, *Sp*—spicula. (Z Clausa-Grobbena.)

Szczególną odmianę zwykłej metagenezy stanowi heterogonia. Tu również występują na przemian dwa pokolenia, ale oba rozmnażają się za pośrednictwem jaj, różniąc się wszakże między sobą budową, a bardzo często i tem także, że jedno pokolenie jest dzieworodne, lub jedno obupłcio-

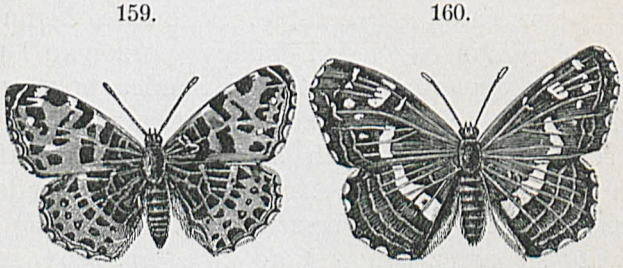
we, drugie rozdzielnopłciowe. Tu więc oba na przemian występujące pokolenia rozmnażają się wprawdzie zapomocą jaj, lecz, pomimo to, różnią się sposobem rozrodu, a zwykle też i budową.

Bardzo charakterystyczny przykład heterogonii znajdujemy u drobnego robaka oblenca *Angiostomum nigrovenosum* (rys. 157.—158.), gdzie stale występują na przemian dwa pokolenia: jedno — maleńkich osobników, mających 1—2 mm. długości, żyjące w ziemi wilgotnej (t. zw. pokolenie *Rhabditis)*, oraz drugie — osobników większych, długich na 3·5 mm., przebywające w płucach płazów. Pokolenie ziemne jest rozdzielnopłciowe, żyjące zaś w płucach obupłciowe i protandryczne, t. j. takie, u którego narządy płciowe męskie dojrzewają wcześniej, niż żeńskie. Pokolenie ziemne różni się też pod pewnym względem budową przełyku i postacią ciała od żyjącego w płucach płazów. Samica pokolenia rozdzielnopłciowego, żyjącego w ziemi, wytwarza dwa do czterech zarodków, rozwijających się w ustroju matki, gdzie przenikają do jamy ciała i pożerają ulegające rozpadowi narządy ciała matczynego. Wreszcie młode stają się wolne, a dostawszy się przez jamę ust do płuc, np. żaby, rozwijają się tu na wspomniane pokolenie osobników większych, pasorzytnych, obupłciowych i żyworodnych. Pokolenie to wytwarza młode, które przechodzą do jelit swego żywiciela, do odbytnicy, a stąd za pośrednictwem kału do ziemi wilgotnej, gdzie wyrastają w pokolenie ziemne, rozdzielnopłciowe, drobniejszych rozmiarów. Słowem, i tutaj występują na przemian dwa różne pokolenia; dzieci podobne są nie do swych rodziców bezpośrednich, lecz do dziadków; oba jednak pokolenia rozmnażają się drogą płciową, za pośrednictwem jaj.

Niektóre motyle występują pod postacią dwóch pokoleń, letniego i zimowego, z których jedno rozwija się z poczwarek letnich, drugie zaś z tych, które przezimowały i rozwinęły się na wiosnę. Jest to również zjawisko heterogonii. Widzimy je u znanej rusałki *Vanessa (Araschnia) levana* i *V. prorsa*. Oba pokolenia, występujące na przemian, w określonych porach roku, rozmnażają się jednakowo, dro-

gą płciową, ale oba różnią się wybitnie ubarwieniem i rysunkiem, a w części i rozmiarami ciała. Jest to t. zw. dwukształtność (dimorfizm) sezonowa.

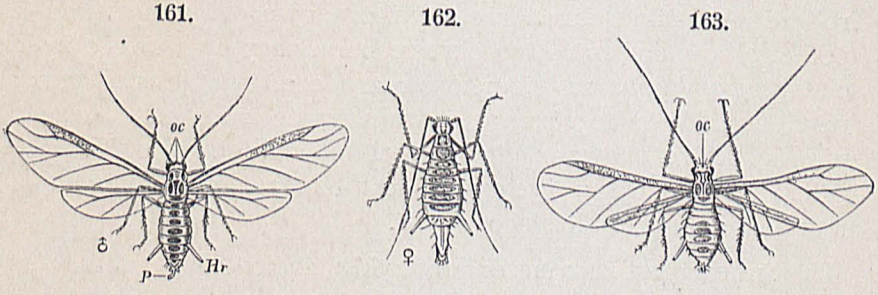
Przejawy heterogonii bywają zatem bardzo różnorodne: albo jedno pokolenie jest obupłciowe, drugie rozdzielnopłciowe, a nadto różnią się budową (obleńce) — albo oba pokolenia rozmnażają się jednakowo, ale różnią się wielkością i ubarwieniem (motyle). A bywa i tak, że jedno pokolenie rozmnaża się tylko dzieworodnie, drugie tylko z jaj zapłodnionych, przyczem pokoleń dzieworodnych bywa zwykle więcej. Jako przykład można przytoczyć mszyce *(Aphidae)*. W ciągu całego lata występują u tych drobnych owadów,



Rys. 159.—160. Motyl *Araschnia (Vanessa) levana* — samica. 159. Postać zimowa, 160.—letnia, *V. prorsa*. (Wedł. A. Weismanna.)

szkodników roślinnych, pokolenia złożone z samych tylko samic dzieworodnych, których jaja rozwijają się wewnątrz cewek jajnikowych (żyworodność). Samice te różnią się od samic pokolenia jesiennego nietylko odmienną postacią i ubarwieniem, ale często także obecnością skrzydeł i pewnemi właściwościami budowy anatomicznej. Takich letnich dzieworodnych pokoleń bywa nieraz dwanaście lub jeszcze więcej; dopiero na jesieni pojawia się inne pokolenie, złożone z samców zwykle uskrzydlonych (rys. 161.) i samic zawsze pozbawionych skrzydeł (rys. 162.); ostatnie składają już jaja zapłodnione i są zawsze jajorodne. Z ich jaj zimujących rozwija się na wiosnę znów pierwsze pokolenie samic dziewo- i żyworodnych (rys. 163.).

Poznaliśmy tedy najrozmaitsze rodzaje rozwoju pozarodkowego zwierząt i różne postacie ich rozmnażania się w ciągu całego cyklu życiowego: rozwój bezpośredni, rozwój drogą przeobrażeń (metamorfozy), progenezę (paedogenezę), neotenię, dissogonię, poecilogonię, diontogonię, metagenezę, heterogonię, a cyklom tym towarzyszyć może jeszcze partenogeneza (dzieworództwo). Przypomnijmy sobie nadto, że wogóle w danym cyklu życiowym mogą występować pospołu różne rodzaje rozmnażania się i rozwoju; widzieliśmy to np. w cyklu życiowym motylicy wątrobowej *(Fasciola hepatis)*, gdzie progeneza kojarzy się z partenogenezą i heterogonią.



Rys. 161.—163. Mszyca *Drepanosiphum (Aphis) platanoides*. 161.— Samiec, *oc*—oczka, *Hr*—cewki miodowe, *p*—prącie. 162.—Bezskrzydła jajorodna samica. 163.—Samica żyworodna uskrzydlona, *oc*—oczka. (Z Clausa-Grobbena.)

To, co stanowi cały cykl życiowy, czyli szereg przemian biologicznych od chwili narodzin osobnika zwierzęcego aż do chwili rozpoczęcia się nowego takiego samego szeregu przemian, jest zatem czemś bardzo złożonem. Cykl obejmuje albo jedno indywiduum, ulegające nader stopniowym zmianom, jak np. człowieka, który w tym cyklu przechodzi stan niemowlęctwa, dziecięctwa, młodzieńczości, dojrzałości i starości; albo—jedno indywiduum, odbywające od czasu do czasu zmiany nagłe, niejako oddzielne etapy rozwojowe, jak np. owad, przechodzący stan gąsienicy, poczwarki i owadu dorosłego; albo wreszcie cykl taki może ogarniać szereg osobników, występujących kolejno po sobie jako szereg pokoleń, np. u krążkopławów po-

kolenie polipa wytwarzające drogą podziału pokolenie meduz.

Jeżeli przez wyraz cykl życiowy pojmować będziemy całość przemian rozwojowych, to dokładniej określić go możemy, jako szereg zmian w życiu gatunku od chwili, kiedy jajo zaczyna się rozwijać, do chwili, kiedy znów rozpoczyna się produkcya komórek rozrodczych. A więc u człowieka np. cykl taki zawrze rozwój zarodkowy jaja i całe życie pozarodkowe aż do wieku dojrzałości, kiedy znów dany osobnik daje początek zawiązkowi nowego indywiduum. U krążkopława obejmie on rozwój zarodkowy jaja, życie polipa, rozmnażanie się polipa, powstanie meduzy oraz życie jej aż do chwili, kiedy ona znów zacznie wytwarzać elementy rozrodcze. Ale takie określenie cyklu życiowego byłoby niezupełne, albowiem ustrój po okresie kulminacyjnym swego życia, kiedy wytwarza elementy rozrodcze, żyje jeszcze czas pewien, podlegając różnego rodzaju uwstecznieniom, starzeniu się, które prowadzi do śmierci naturalnej. W ogólności zatem pojęcie cyklu życiowego jest nader złożone i bynajmniej niełatwe do ścisłego ujęcia.

Śmierć jest zakończeniem cyklu życiowego, i dlatego, zamykając ten rozdział, poświęcić jeszcze musimy słów kilka sprawie długotrwałości życia i pytaniu, kiedy u różnych ustrojów następuje okres starości i koniec przejawów życiowych.

Pod tym względem niepodobna wypowiedzieć nic ogólniejszego, nie można znaleźć żadnej nici przewodniej, którąby pozwalała uporządkować fakta, ani też żadnej zasady, którąby umożliwiała przewidywanie. Długotrwałość życia bywa bardzo rozmaita, niezależna od stanowiska systematycznego formy zwierzęcej, niezależna od rozmiarów ciała, ani płodności; jest to widocznie przejaw czysto fizyologiczny, zależny od konstytucyi, od sprawności funkcyi życiowych u danych ustrojów. Nizko uorganizowane jamochłony, jak pewne ukwiały *(Actinia equina)*, mogą żyć aż do 50 lat, a nawet do 70 *(Heliactis bellis)*, dżdżownica podobno do 10, pijawka lekarska do 20, a może i więcej, rak rzeczny do 20. U owadu amerykańskiego *Cicada septem-*

decim cały cykl rozwojowy (a więc wraz z czasem przeobrażeń) trwać ma do lat 17, przyczem wogóle u owadów najwięcej czasu przypada na życie larwy i poczwarki, owad dorosły zaś żyje często bardzo krótko (jętki-jednodniówki, chrabąszcze, których pędraki żyją w ziemi kilka lat). Z mięczaków, perłowiec *Margaritana* dosięga 50 — 60 lat wieku, a nawet podobno i 100, szczeżuja i skójka 12 — 14; z pośród głowonogów jedne żyją zaledwie rok (np. *Rossia macrosoma)*, inne bardzo długo. Z pośród kręgowców do ryb długoletnich należą karp' i szczupak — ponad 100 lat, traszka grzebieniasta żyje 12 lat, salamandra plamista 11, ropucha zaś podobno aż 40 lat; żółw *Testudo Daudinii* może dosięgać wieku aż 300 lat. Kur domowy żyje 15 — 20 lat, gęś aż 100, łabędź przeszło 100, bocian 70, sokół 160, sowa-puhacz podobno też do 100, kanarek do 24, kruk przeszło 100, sroka 25, kukułka 40, papuga przeszło 100 lat. Co do ssaków, słoń dosięga 150 do 200 lat wieku, osieł 106, koń 40 — 60, muł 40—45, bydło 20—25, owca 20, pies 28, kot 22.* W liczbach tych znajdujemy potwierdzenie tego, co wyżej zaznaczono: nizko uorganizowany i drobny ukwiał może mieć przeciętną długość życia większą, niż niejeden ssak. U ssaków tak blizko pokrewne gatunki, jak osieł i koń, odznaczają się bardzo różną długowiecznością.

* Liczby powyższe znalazłem u Hessego, Der Tierkörper. 1910.

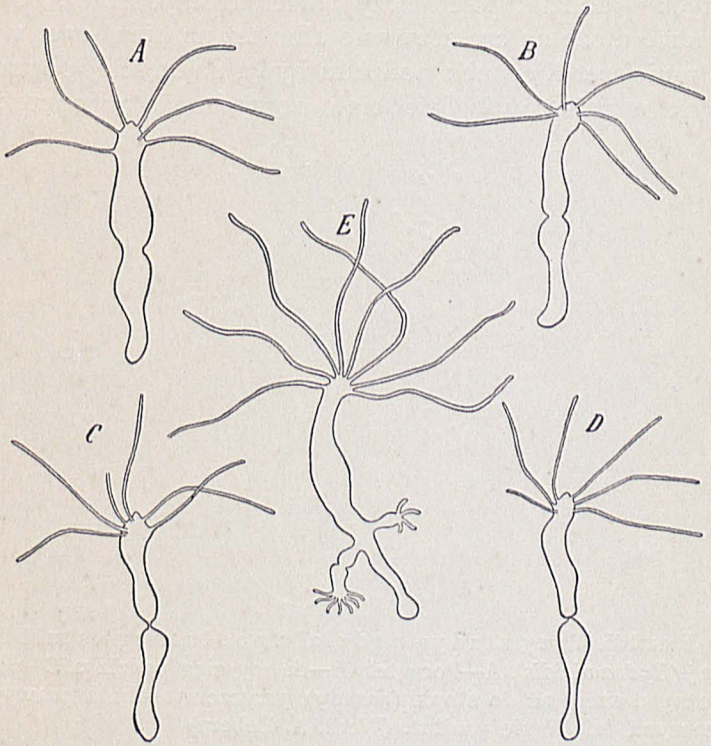
ROZDZIAŁ DZIESIĄTY.

Rozmnażanie się bezpłciowe.

Dotychczas mówiliśmy przeważnie o rozmnażaniu się płciowem ustrojów zwierzęcych, czyli odbywającem się za pośrednictwem komórek płciowych (gamet). Ponieważ przytem w największej liczbie przypadków mamy dwa różne rodzaje komórek płciowych, męskie i żeńskie, a zarodek rozwija się z jaja zapłodnionego, mówimy przeto, że rozmnażanie się płciowe zachodzi najczęściej drogą amphigonii, czyli zespolenia obu elementów płciowych. Widzieliśmy wszelako, że niekiedy jedna z komórek płciowych, żeńska, może wytworzyć zarodek bez udziału męskiej. Są to znane nam przypadki dzieworództwa, a że zachodzi tu rozwój tylko jednego elementu płciowego, ten sposób rozrodu, w przeciwieństwie do amphigonii, możnaby nazwać monogonią.

Niezawsze jednak komórki płciowe są, że tak powiem, punktem wyjścia dla nowego ustroju, niezawsze nowe osobniki powstają za ich pośrednictwem. Bardzo często służą do tego celu zwykłe komórki somatyczne, czyli cielesne, które przeciwstawiamy propagatorycznym, t. j. płciowym. Rozmnażanie się takie nazywamy bezpłciowem, albo agamicznem. U zwierząt wielokomórkowych — tkankowców *(Metazoa)* — rozmnażanie się agamiczne zachodzi za pośrednictwem całych grup komórek cielesnych lub całych części ciała i tem się także różni wybitnie od płciowego, w którem jedna komórka — jajo, zapłodnione lub niezapłodnione, daje początek nowemu osobnikowi.

Jak pokrótce wspomnieliśmy już wyżej, rozróżniamy dwie główne drogi rozrodu bezpłciowego: podział i pączkowanie. Podział to rozpad całego ciała macierzystego na dwa lub wiele osobników potomnych, wobec czego z chwilą pojawienia się ostatnich ustrój macierzysty prze-

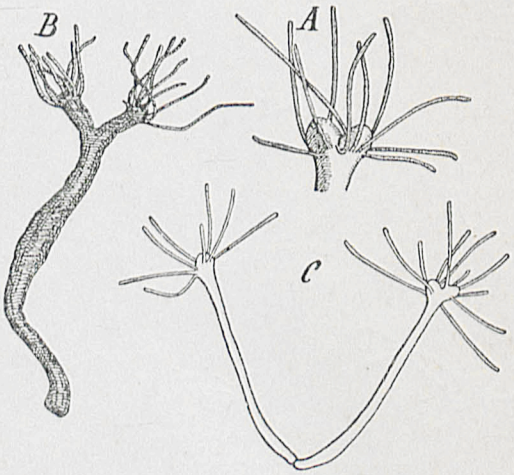


Rys. 164. *A—D*—Poprzeczny podział stułbi *(Hydra)*. *E*—Stułbia z dwoma pączkami, z których lewy zaczyna się dzielić wpoprzek. (Wedł. Koelitza)

staje istnieć jako indywiduum; innemi słowy, przez podział osobnik rodzicielski zużywa się całkowicie na wytworzenie indywiduów potomnych, byt osobnikowy rodzica kończy się z chwilą powstania bytów indywidualnych potomstwa. Pączkowanie—to odrywanie się od ustroju macierzystego cząstek ciała, które stają się osobnikami potomnymi, samodzielnymi, ale i ustrój macierzysty zachowuje nadal byt

swój indywidualny, podobnie jak przy rozrodzie płciowym.

Podział odbywa się w ten sposób, że ciało ustroju rodzicielskiego rozpada się albo na dwie części, dwa osobniki potomne, albo też odrazu na bardzo wiele indywiduów potomnych — podział pojedyńczy i wielokrotny. Dalej, podział zachodzić może na części równe albo też na nierówne, większe i mniejsze. Kierunek podziału bywa najczęściej poprzeczny, jak u robaków, gdzie ciało rozpada się wpoprzek na



Rys. 165. Trzy stadya podziału podłużnego stułbi zielonej *(Hydra viridis)*. *A*—Początek, *B*—dalszy ciąg podziału, *C*—podział podłużny doszedł aż do stopki (nasady), przyczem osobnik prawy znowu zaczyna dzielić się wzdłuż. (Wedł. A. Lebera)

dwie lub wiele części; ale niekiedy bywa także podłużny; jeden i drugi napotykamy np. u stułbi wód słodkich *(Hydra)*.

Kiedy ciało ustroju rozpada się na części, w niektórych przypadkach bywa tak, że nasamprzód zachodzi ów rozpad, a później dopiero w każdej części odradzają się (regenerują) brakujące narządy. Gdy stułbia, opatrzona u szczytu otworem ustnym i czułkami, rozpada się drogą podziału poprzecznego na dwie części, górna, posiadająca usta i czułki, otrzymuje po oddzieleniu się nasadę, dolna zaś, uwolniona od górnej— wieniec czułków dokoła otworu ustnego; w każdej zatem

części, po dokonanym już podziale, wytwarzają się brakujące narządy. Jest to t. zw. podział architomiczny, inaczej podział z następującą po nim regeneracyą.

W wielu wszakże przypadkach, jak u robaków płaskich, zwłaszcza wirków, a także u pierścienic, zanim jeszcze nastąpi rozpad ciała robaka na kilka części, kształtują się przedewszystkiem brakujące narządy w każdym z przyszłych odcinków, a później dopiero odbywa się rozpad na części, opatrzone już we wszystkie narządy. Jeżeli więc robak ma się rozpaść, dajmy na to, na trzy części, w przedniej, jako posiadającej mózg, oczy, usta, wytwarza się tylko zawiązek tylnego końca ciała, w środkowej powstają zawiązki ust, oczu, mózgu oraz tylnego końca ciała, w tylnej — zawiązki ust, oczu i mózgu. Wszystkie zawiązki rozwijają się w ciele jeszcze niepodzielonego robaka; kiedy zaś z kolei zachodzi podział, każdy osobnik jest już opatrzony wszystkimi narządami, jakie były właściwe ustrojowi macierzystemu. Taki podział nazywamy paratomicznym, czyli podziałem z uprzednio zachodzącem nowotworzeniem się narządów, inaczej—z regeneracyą, poprzedzającą rozpad całego ciała na części potomne.

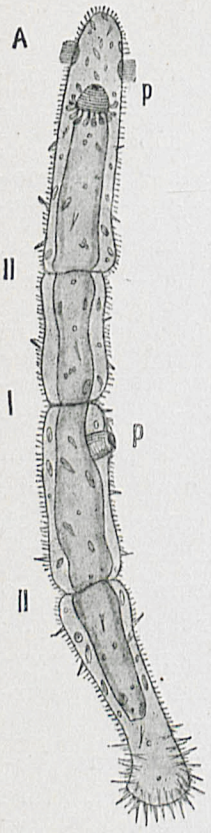
Podział architomiczny jest zupełnie zrozumiały; to, co powiedzieliśmy o poprzecznym podziale hydry, dostatecznie go ilustruje. Natomiast bardziej złożony, paratomiczny, wymaga wyjaśnienia. W tym celu rozpatrzmy dzielenie się wirków *Stenostomum Sieboldi* i *Microstomum lineare*.

Na rys. 166. wyobrażającym podział *Stenostomum* widzimy, że robak podzielił się już (I) na dwie części, które niebawem mają się rozerwać i oddalić od siebie; ale dopóki jeszcze stanowią całość, w tylnej tworzy się już nowy przełyk (II); nadto zaś, tak osobnik przedni, opatrzony dawnym przełykiem, jak i tylny, w którym powstał przełyk nowy, już znowu zaczynają się dzielić, o czem świadczy brózda poprzeczna na każdym (II). Wkrótce, zanim wszystkie osobniki oddzielą się od siebie, we wszystkich występują uprzednio przełyki i inne narządy brakujące.

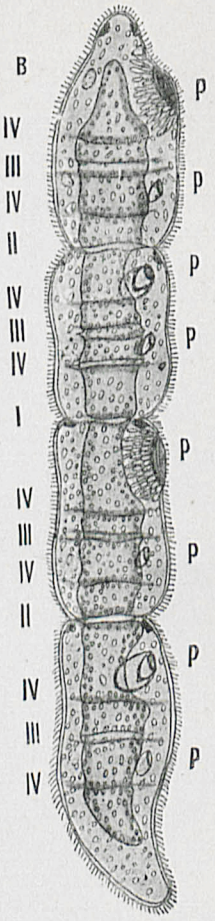
Jeszcze piękniej występuje paratomizm u *Microstomum lineare* (rys. 167.). Przedewszystkiem osobnik macierzysty

zaznacza swój podział (w miejscu I) na dwa indywidua potomne: przednie i tylne; w każdym znajdujemy przełyk (p) — w przednim dawny przełyk osobnika macierzystego, w tylnym nowoutworzony. Każdy z tych dwóch osobników, jeszcze przed oddzieleniem się i uwolnieniem, znów brózdą poprzeczną (II) zaznacza podział na dwa indywidua potomne, a w każdym z tylnych indywiduów tego podziału zaznacza się już także nowy przełyk (p), dotąd naturalnie mniejszy, niż poprzednie, bo od nich młodszy. Ale znów w każdym z tych czterech osobników, dotychczas jeszcze łańcuchowo z sobą połączonych, nowy zarysowuje się podział brózdą poprzeczną (III), a z przodu i z tyłu każdej brózdy występują zawiązki nowych brózd poprzecznych (IV). Tą drogą powstają łańcuchy zespolonych z sobą osobników, najczęściej 8 do 16, niekiedy nawet 16 do 18. Kiedy osobniki otrzymały już dobrze wykształcone przełyki, oczy i inne brakujące narządy, dopiero wówczas odrywają się od siebie i tworzą wolne, samodzielne indywidua, które rosnąc, osiągają niebawem właściwe rozmiary.

166.

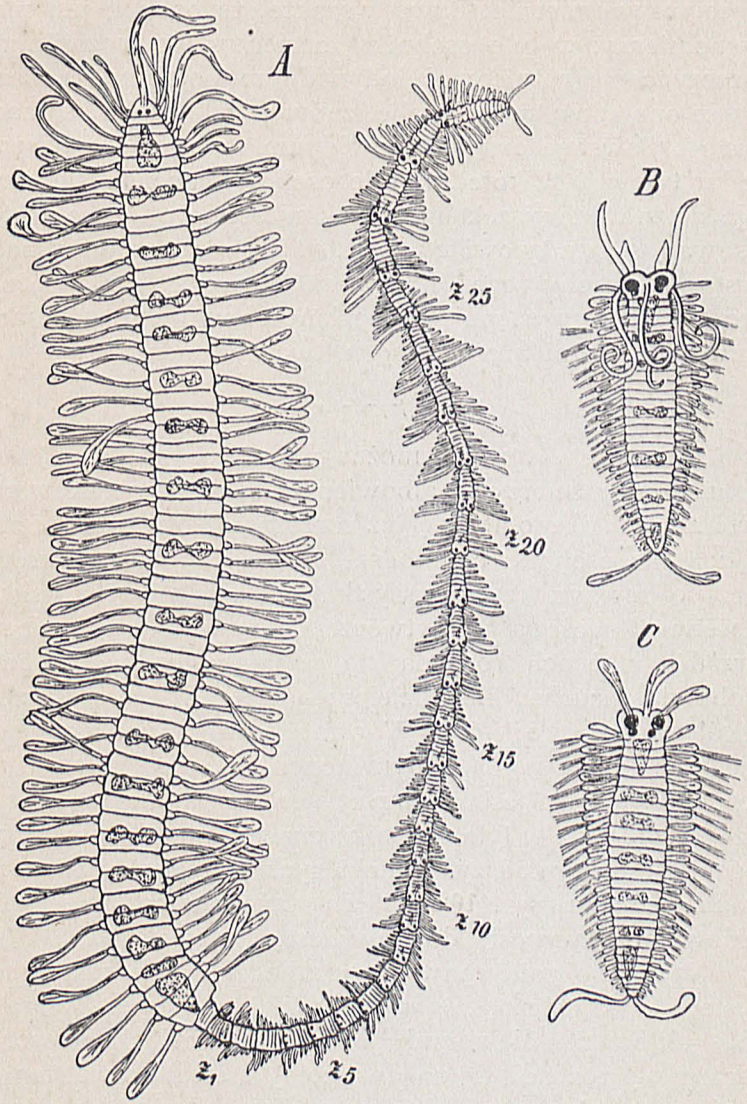


167.



Rys. 166. Podział paratomiczny wirka *Stenostomum Sieboldi.*

Rys. 167. Takiż podział wirka *Microstomum lineare;* p — przełyk, liczby I, II, III, IV, t. d. oznaczają brózdy podziałowe. (Wedł. L. v. Graffa)



Rys. 168. Pierścienica *Myrianida fasciata*. *A* — Robak macierzysty z 29 zoidami. *B* — Męski osobnik płciowy *(Polybostrichus)*, *C* — żeński osobnik płciowy *(Sacconereis)*. (Wedł. Malaquina)

W przytoczonych przykładach paratomizmu, organizm w całej swej długości dzieli się na osobniki potomne mniej

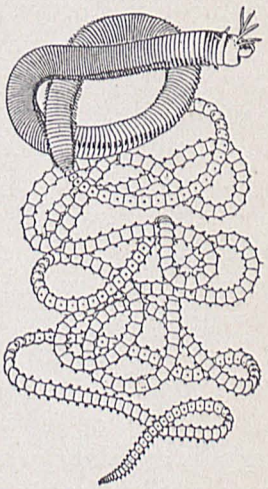
więcej równomiernie. Bywa wszakże, że podział jest mniej równomierny: w tyle osobnika macierzystego, nazwijmy go *a*, zaczyna się różnicować indywiduum potomne—*b*. Zanim jeszcze ono zdoła się oddzielić, znów w tyle osobnika macierzystego powstaje drugie indywiduum potomne—*c*, odsuwając ku tyłowi *b*. Z kolei, w tyle osobnika macierzystego rozwija się znów zawiązek indywiduum trzeciego—*d*, poza który odsuwają się ku tyłowi *c* i *b*, i t. d. Słowem, osobnik macierzysty, oznaczony przez *a*, wraz z kolejnymi, coraz później, jako zawiązki, występującymi i łańcuchowo z sobą zespolonymi osobnikami *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, tworzy łańcuch

a-h-g-f-e-d-c-b.

W łańcuchu tym nie można poznać po wielkości, który osobnik jest macierzysty, albowiem zawiązki osobników starszych, np. *b*, *c*, zdołały się już rozrosnąć i otrzymać rozmiary *a*; tylko osobniki najmłodsze, np. *h*, *g*, są jeszcze krótkie. Lecz po pewnym czasie wszystkie ogniwa łańcucha osiągają właściwą długość, a po wytworzeniu się w nich brakujących narządów łańcuch rozpada się na poszczególne osobniki. Osobniki łańcucha, nieoddzielone jeszcze od całości, noszą wogóle nazwę zoidów. W ostatnio opisanym przypadku zoid, znajdujący się na samym końcu łańcucha, powstał najwcześniej, a więc jest najstarszy, ten zaś, który znajduje się bezpośrednio tuż w tyle osobnika macierzystego, powstał najpóźniej, jest najmłodszy. U niektórych pierścienic, np. u *Myrianida fasciata* (rys. 168.), liczba łańcuchowo połączonych zoidów może wynosić do trzydziestu i więcej.

Najczęściej zoidy powstające z podziału osobnika macierzystego wykształcają się w osobniki jednakowe. Zdarza się atoli, jak bywa u niektórych pierścienic morskich, iż osobnik macierzysty rozpada się na dwa zoidy niejednakowe, tem się różniące, że elementy płciowe rozwijają się tylko w jednym, a nadto różniące się także budową przynóżek *(parapodia)* i ogólnym wyglądem zewnętrznym. Część bezpłciowa nosi nazwę atokalnej, płciowa epitokalnej, a samo zjawisko zowie się epitokią. Słynny pod tym względem jest robak Palolo *(Eunice viridis)*, pierścienica z wybrzeży wysp

Samoa i Fidji, która rozpada się na odcinek przedni, bezpłciowy, i tylny, wypełniający się komórkami płciowemi. I oto zoidy tylne odrywają się od przednich i pojawiają się peryodycznie w określonych porach roku i w określonych dniach miesiąca w olbrzymich nieraz ilościach na rafach wysp koralowych, jako robak Palolo *(Palolowurm)*. U niektórych pierścienic nie tylne, lecz przednie części ciała wykształcają się epitokalnie, np. u Palolo japońskiego *(Ceratocephale osawai)*.



Rys. 169. Robak Palolo *(Eunice viridis)* z wysp Samoa i Fidji, wielk. nat. Odcinek przedni, szerszy, bezpłciowy, tylny zaś wązki, płciowy. Odcinek tylny tworzy właśnie występującego całymi rojami robaka Palolo. (Wedł. Woodwartha)

Przypomnijmy sobie, że przy podziale paratomicznym osobnik macierzysty oddziela wciąż na tylnym końcu swego ciała nowe zoidy, które tworzą cały łańcuch. Jakkolwiek w ostatnim, w miarę wzrostu zoidów, wielkość ich nie daje nam cechy, po której moglibyśmy odróżnić osobniki potomne od macierzystego, jednakże porządek, w jakim zoidy powstają, wskazuje, że macierzystym jest tu najbardziej przedni. Już z tego względu ten rodzaj podziału możemy uważać za przejście do drugiego sposobu bezpłciowego rozmnażania się — do pączkowania, które, jak wiemy, tem się zasadniczo różni od dzielenia, że w niem zawsze ustrój macierzysty zachowuje swą indywidualność. Podział Myrianidy moglibyśmy zatem uznać niejako za pączkowanie, w którem na tylnym końcu ciała matki rozwijają się indywidua potomne, pozostające jednak z sobą przez dłuższy czas w związku i stanowiące jak gdyby jednorzędny zbiór (kolonię) osobników.

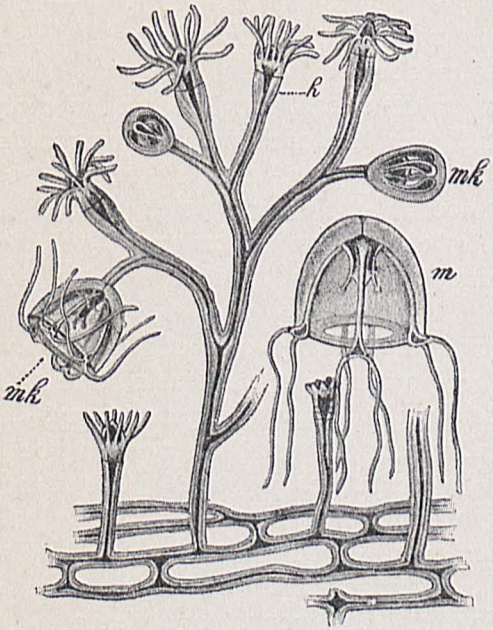
Za takież przejście od podziału do pączkowania należy uważać, zdaniem mojem, t. zw. strobilacyę, która występuje np. w cyklu życiowym krążkopławów w ciągu zna-

nej nam już metagenezy, czyli przemiany pokoleń (por. str. 253. in. i rys. 156.). Osobnik polipowaty, opatrzony otworem ustnym otoczonym wieńcem czułków, t. zw. *scyfopolip*, lub *scyphistoma*, przytwierdza się nasadą ciała do podłoża, a w górnej jego części oddziela się przez przewężenie odcinek, który ma się niebawem oderwać jako swobodnie pływająca meduza. Lecz w większości przypadków, zanim jeszcze ta pierwsza meduzka zdąży się uwolnić, już pod nią, przez nowe przewężenie ciała scyfopolipa, powstaje druga, pod tą trzecia, czwarta i t. d.; wszystkie są jeszcze połączone w łańcuch i wyglądają, jak rząd głębokich talerzy ustawionych jeden na drugim, a w każdej zaczynają się tworzyć zawiązki brzeżnych płatów meduzy. Tu więc scyphistoma zachowuje indywidualność swą jako osobnik macierzysty, od którego oddzielają się potomne. Wobec tego mamy tu właściwie rodzaj pączkowania, w którem jednak łańcuchowo i w jeden szereg ułożone młode osobniki przypominają układem zoidy, będące produktem podziału robaków, zwłaszcza takich, jak *Myrianida*.

Wyżej opisany sposób bezpłciowego rozmnażania się scyphistomy nazywa się, jak wiemy, strobilacyą, a łańcuch młodych meduzek połączonych jeszcze ze scyphistomą nosi miano strobili. Uwalniające się meduzki, t. zw. ephyry, otrzymują otwór ustny, cewkę przełykową, na dół się zwieszającą pośrodku krążka ciała, płatki brzeżne i inne narządy. Wolno pływająca meduzka wytwarza komórki płciowe, a z zapłodnionych jaj meduz powstają znów polipy, czyli scyphistomy.

W bardzo charakterystyczny sposób występuje pączkowanie u stułbi *(Hydra)*. Na ciele tego polipa, którego ścianka ciała składa się z nabłonkowej warstwy skóry (ektodermy), warstwy nabłonkowej, wyścielającej jamę pokarmową (entodermy) oraz jednorodnej błony pośrodkowej, oddzielającej te dwie warstwy, powstaje wypuklina, zrazu drobna i ślepo zamknięta — jest to pączek (rys. 164. *E)*. Ostatni rozrasta się coraz bardziej, na jego wierzchołku ścianka się przerywa, i tą drogą powstaje otwór ustny, a dokoła niego, znów jako wypuklinki wszystkich warstw ciała, rozwijają się czułkowate

wyrostki. Pączek taki przez dłuższy czas może się nie odrywać od ciała, a kiedy utworzy się więcej pączków, powstaje jak gdyby zbiór (kolonia) połączonych z sobą osobników. Wreszcie pączek, już jako młody osobnik potomny, odrywa się od ciała matki i nieco rozszerzoną stopką samodzielnie przytwierdza się do podłoża.



Rys. 170. Stułbiopław zbiorowy *Bougainvillea ramosa* z pączkującymi polipami *(h)* i meduzami *(mk, m)*. Z części podstawowej, korzeniowej *(hydrorhiza)* wznoszą się ku górze nowe hydranty. (Wedł. Allmana)

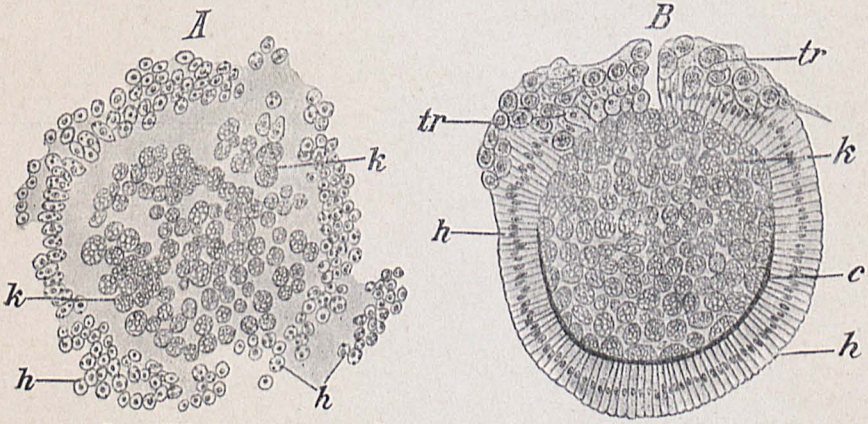
W podobny w zasadzie sposób pączkujące, lecz nie odrywające się od siebie osobniki stułbiopławów morskich dają początek krzaczastym koloniom, czyli zbiorom tych ustrojów (rys. 170.). Podczas pączkowania, części ciała, znajdujące się pomiędzy oddzielnymi osobnikami, rozrastają się i wydłużają, tak iż mogą być przyrównane do gałęzi drzewa, a właściwe ciała osobników—polipki—do liści lub pąków osadzonych na gałęziach. Jamy pokarmowe wszystkich osobników łączą się pomiędzy sobą za pośrednictwem przewodów, biegnących we

wspólnych pniach całego zbioru. Niekiedy pnie owe tworzą u nasady długie, rozgałęziające się, a nawet siatkowato z sobą połączone twory, ścielące się po podłożu i do niego przytwierdzone—jak gdyby korzenie (t. zw. *hydrorhiza)*, a z ostatnich wyrastają ku górze pnie, t. zw. stolony, na których pojawiają się przez pączkowanie właściwe ciała polipków. Prócz osobników cewkowatych—polipów—na ciele kolonii pojawiają się nadto pąki dzwonkowate (rys. 170., *mk*, *m)*, które niebawem odrywają się i prowadzą żywot swobodny jako meduzy *(m)*. Meduza, zawierająca gruczoły i komórki płciowe, składa jaja zapłodnione, a więc rozmnaża się drogą płciową; z jaj tych wytwarza się znów osobnik polipowaty, który drogą bezpłciową, przez pączkowanie, wytwarza cały zbiór osobników potomnych (kolonię). I tu więc mamy przemianę pokoleń, podobnie jak u meduz-krążkopławów.

Dotychczas mówiliśmy o pączkach, pojawiających się na zewnętrznej powierzchni ciała ustroju macierzystego. Ale istnieją także przypadki, w których twory, odpowiadające pączkom, i również, jak ostatnie, zawierające pewną sumę tkanek ciała matczynego, występują nie nazewnątrz, lecz rozwijają się we wnętrzu ustroju matki, a po opuszczeniu ostatniego zamieniają się na nowe osobniki potomne. Pączki takie naogół możemy nazwać wewnętrznymi, zaliczamy zaś do nich najrozmaitsze twory, napotykane u różnych grup niższych zwierząt, jak np. t. zw. gemule *(gemmulae)* gąbek lub statoblasty mszywiołów. Dla przykładu rozpatrzymy w krótkości gemule gąbek.

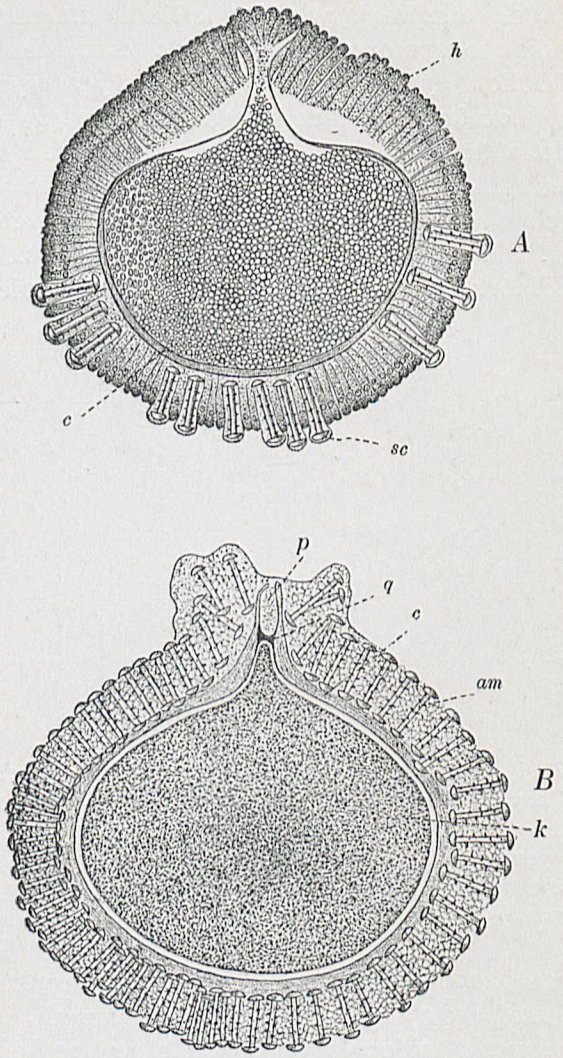
Występują one w miąższu ciała różnych gatunków gąbek morskich, jako też w rodzinie gąbek słodkowodnych *Spongillidae*, gdzie badali je różni autorowie, jak Marshall, Vejdovski, Weltner, Evans, a z naszych zoologów Wierzejski. Według nowszych badań Evansa, twory te rozwijają się z podskórnych komórek miąższowych, t. zw. archaeocytów, które mają zdolność do ruchu zapomocą wypustek protoplazmy, t. zw. ruchu pełzakowatego. Dzięki tej zdolności komórki owe wędrują wgłąb ciała, do miąższu, i tam skupiają się obok siebie (rys. 171., *k)*. Z po-

czątku skupienia te są luźne, lecz wkrótce stają się gęstsze, same komórki otrzymują w plazmie liczne ziarnistości (zapasowe ciałka pokarmowe, podobne do ziarn deutoplazmy w jajach). Dokoła tych skupień komórkowych (rys. 171., *k*) zbierają się komórki z otaczającego miąższu *(h)* i tworzą osłonę. Osłona ta, zrazu składająca się z komórek nagromadzonych nieregularnie, przekształca się niebawem w warstwę wysokich walcowatych komórek, wyglądających jak nabłonek (rys. 171. *B*, *h*). Bardzo jest interesujące, że poprzez tę osłonę komórkową wędrują z miąższu ciała liczne komór-



Rys. 171. Powstawanie gemuli u gąbki *Ephydatia blembingia*. *A* — Stadyum wczesne, *k* — wewnętrzne skupienie komórkowe, *h* — zewnętrzne skupienie komórek, wytwarzające osłonę. *B* — Początek wydzielania wewnętrznej błonki oskórkowej *(c)* przez komórki osłony *(h)*, *k*—komórki wewnętrzne, *tr*— trophocyty, czyli komórki odżywcze. (Wedł. R. Evansa)

ki amebowate, zawierające w swej plazmie ziarenka odżywcze, t. zw. trophocyty *(tr)*. Oddawszy gemuli owe ziarnistości odżywcze, trofocyty znów z niej wywędrowują napowrót i przenikają do otaczającego miąższu (Evans). Tym sposobem trofocyty dostarczają komórkom środkowym gemuli materyału odżywczego, czerpiąc go z całego miąższu. Wkrótce komórki osłony wydzielają na swej powierzchni wewnętrznej jednorodną błonę, zwaną oskórkiem wewnętrznym *(c)*. Zewnątrz tego oskórka znajduje się w roz-



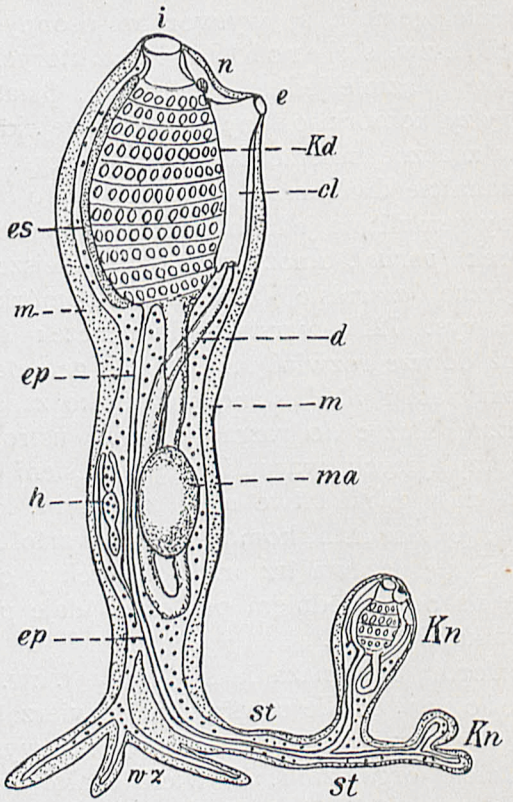
Rys. 172. Późniejsze stadya powstawania gemuli u gąbki *Ephydatia blembingia*. *A*—Przenikanie (imigracya) skleroblastów *(sc)* z dwutarczkami *(am)*. *B*—Dwutarczki *(amphidiscus)*—*am*, regularnie promienisto ułożone w osłonie; *c*—wewnętrzna błonka oskórkowa, *h*—komórki twórcze błonki oskórkowej, *k*—wewnętrzne komórki gemuli, *p*—otworek *(porus)*, opatrzony pośrodku przegródką poprzeczną *(q)*, która później ulega przerwaniu. (Wedł. R. Evansa)

winiętej gemuli warstwa szczególnych twardych tworów skieletowych, t. zw. dwutarczek *(amphidisci)*, z których każda składa się z dwóch tarcz połączonych słupkiem (rys. 172.*B*, *am)*. Zewnątrz ostatnich znajduje się również błona jednorodna — oskórek zewnętrzny. Owe dwutarczki skieletowe, ułożone jedna obok drugiej w kierunku promieni dokoła całej gemuli, są wytworami osobnych komórek miąższowych, t. zw. skleroblastów, z których każda wytwarza w swej plazmie jedną dwutarczkę. Ostatnie wsuwają się pomiędzy komórki osłony nabłonkowej, która stopniowo ulega w znacznej mierze zanikowi. Na rys. 172.*A* widzimy już kilkanaście dwutarczek przenikłych do owej nabłonkowej osłony gemuli; na jednym biegunie gemuli osłona posiada otworek *(porus)*, umożliwiający późniejsze wydobycie się wewnętrznej ziarnistej zawartości komórkowej nazewnątrz. Na rys. 172.*B* warstwa dwutarczek skieletowych *(am)* jest już dobrze rozwinięta. Dojrzałe gemule spoczywają w miąższu ciała gąbki i stanowią niejako zapasowe pączki wewnętrzne, służąc do rozradzania się ustroju w szczególnie niesprzyjających warunkach, na jesieni i ku zimie, kiedy reszta ciała gąbki łatwo ulega zamarciu. Podczas rozrodu gemuli, jej ziarnista, komórkowa zawartość wewnętrzna wydobywa się nazewnątrz przez otworek w osłonie, rozpościera się na odpowiedniem podłożu i daje początek nowemu osobnikowi gąbki.

Częstą formą rozmnażania się bywa t. zw. pączkowanie stolonowe. Nie u wszystkich zwierząt, u których wytwarzają się pączki, służące do rozrodu, występują one na samem ciele organizmu. U wielu ciało przedłuża się w szczególne wyrostki, nie mające żadnego znaczenia dla indywidualnego bytu zwierzęcia; są to t. zw. stolony, twory zazwyczaj cewkowate, proste lub rozgałęzione, zawierające najczęściej te same główne warstwy komórkowe, z jakich składa się także reszta ciała, lecz nie posiadające żadnych narządów, niezbędnych do życia ustrojowi matczynemu. Jedyna czynność stolonów polega na wydawaniu pączkowatych wypuklin, pączków, które, rozwinąwszy się, mogą przez pewien czas pozostawać w związku ze stolonem,

przyczyniając się w ten sposób do wytworzenia zbioru, czyli kolonii, osobników; niebawem jednak mogą się oderwać i zamienić na jednostki samoistne.

Pączkowanie stolonowe zachodzi u niektórych jamochłonów, a w sposób może najbardziej typowy występuje



Rys. 173. Ustrój żachwy *Clavellina lepadiformis* ze stolonam *(st)* i pączkami stolonowymi *(kn)*; rys. nieco schematyczny; objaśnienie innych liter w tekście. (Wedł. Seeligera)

u różnych osłonic, gdzie często powstaje na ciele zwierzęcia t. zw. *stolo prolifer*, czyli stolon rozradzający, wyrostek, na którym pojawia się mnóstwo pączków. Tytułem przykładu opiszemy tu pączkowanie stolonowe u *Clavellina*, osłonicy z grupy żachw.

Żachwa ta (rys. 173.), jak wszystkie osłonice, jest otoczona zzewnątrz galaretowatą osłoną, niby płaszczem, z dwoma otworami, wpustowym *(i)* i wyrzutowym *(e)*. Pierwszy wiedzie do przedniego odcinka przewodu pokarmowego, zwanego workiem skrzelowym *(Kd)*, albowiem ścianka jego jest przebita prawidłowo ułożonemi szczelinami i obficie unaczyniona. Woda, wpadająca do tego odcinka, opłukuje ściankę jego, przyczem odbywa się wymiana gazów (oddychanie). Stąd woda dostaje się do jamy okołoskrzelowej, której część najobszerniejsza, t. zw. stek *(cl)*, uchodzi nazewnątrz przez otwór wyrzutowy; przez ostatni woda wypływa. Worek skrzelowy przechodzi w pętlicowato zgięte jelito właściwe *(d)*, rozszerzające się w żołądek *(ma)*; końcowa część jelita otwiera się do steku, dokąd prowadzą także ujścia przewodów płciowych. Na stronie grzbietowej, między ujściem wpustowem a wyrzutowem, leży zwój nerwowy *(n)*, a na brzusznej serce *(h)*, którego ścianka przechodzi w t. zw. cewkę okołosercową (epikardialną, *ep)*; ostatnia, jak wykazuje embryologia, jest tworem entodermalnym (p. niżej). Między tymi narządami mieści się tkanka, pochodząca z listka zarodkowego środkowego, czyli mezodermy.

Ciało Clavelliny tworzy u podstawy wypustki nakształt korzeni *(wz)*, które przymocowują zwierzę nieruchomo do podłoża, a często znacznie się przedłużają jako stolony *(st)*. Do każdego stolonu przechodzi także cewka okołosercowa *(ep)*, jak również skóra (wytwór ektodermy) i tkanka pochodzenia mezodermalnego; a więc w stolonie znajdują się wytwory wszystkich trzech listków zarodkowych. I oto na stolonie powstają wypukliny pączkowate, które zamieniają się na nowe osobniki. Nadto u Clavelliny wyrastają także t. zw. pączki zimowe, które zimują, a na wiosnę dają początek nowym indywiduom. Pączki te, jak okazały nowsze badania, składają się tylko z nabłonka (ektodermy) i masy tkanki mezenchymatycznej. Wogóle ulegają one bardzo znacznemu uwstecznieniu, czyli redukcyi, w organizacyi, nadzwyczajnemu uproszczeniu, a pomimo to zachowują zdolność wytwarzania nowych osobni-

ków. Do przedmiotu tego powrócimy jeszcze niżej, w rozdziale o regeneracyi.

Widzieliśmy niejednokrotnie, że w cyklu życiowym tkankowców występują często na przemian po sobie rozród bezpłciowy i płciowy, czego wyrazem jest np. przemiana pokoleń u jamochłonów. Taką przemianę pokoleń, bezpłciowego i płciowego, znajdujemy i u wielu innych zwierząt, jak u licznych osłonic *(Tunicata)*, a ognice *(Pyrosomidae)* albo sprzągle *(Salpidae)* stanowią znakomity przykład tego zjawiska. Sprzągle tworzą nasamprzód oddzielnie żyjące osobniki, opatrzone w tyle stolonem *(stolo prolifer)*, na którym przez pączkowanie powstaje łańcuch mniejszych, sprzężonych z sobą (skąd nazwa) osobników obupłciowych*; takie łańcuchy salp rozrywają się, a każda jednostka łańcucha drogą rozrodu płciowego wytwarza znów wolno żyjące osobniki, które ponownie otrzymują stolony uzdolnione do pączkowania. I tu więc zachodzi wybitna metageneza, czyli przemiana pokoleń.

Lecz przemiana pokoleń bezpłciowych i płciowych występuje nietylko pośród tkankowców; to samo znajdujemy też bardzo często u pierwotniaków.

Śród pierwotniaków pasorzytnych z grupy zarodnikowców *(Sporozoa)* napotykamy postacie, zwane rozszczepkami, czyli schizontami, które wprost drogą bezpłciową, przez samopodział, czyli rozszczepienie, rozpadają się na liczne komórki potomne, t. zw. merozoity, służące do rozpowszechniania pasorzyta w ciele jego żywiciela. I tak przez szereg pokoleń zachodzić wciąż może takie szczeporództwo, albo schizogonia, czyli rozpad rozszczepek na drobne merozoity, z kolei wzrost każdego z nich i znów rozpad na merozoity. Po pewnej wszakże liczbie pokoleń wyczerpuje się niejako zdolność takiego ustawicznego rozrodu bezpłciowego. I oto pewne merozoity, po osiągnięciu odpowiednich rozmiarów, przekształcają się na osobniki płcio-

* Jakkolwiek osobniki salp, łańcuchowo z sobą połączone, są obupłciowe, jednakże produkty płciowe nie dojrzewają w nich jednocześnie, lecz najpierw żeńskie, a znacznie później męskie.

we, czyli gamety — albo jednakowe, izogamety, albo różne, anizogamety, t. j. takie, pośród których bardzo wybitnie wyróżniają się żeńskie od męskich. Żeńskie, zanim dojrzeją, zwą się z początku makrogametocytami, męskie — mikrogametocytami. Pierwsze, tracąc część chromatyny (redukcya chromatyny, p. t. I., str. 120.), tworzą dopiero dojrzałe komórki żeńskie, czyli makrogamety, drugie rozpadają się na pewną liczbę drobniutkich komóreczek — mikrogamet, podobnych do plemników. Po tych przeobrażeniach zachodzi akt płciowego połączenia makrogamety z mikrogametą (odpowiadający połączeniu jaja z plemnikiem u tkankowców), stąd zaś powstaje osobnik zwany amfiontem, inaczej zygotą. Osobnik ten otacza się zwykle grubą torebką jako t. zw. sporont — i rozpada się na indywidua potomne — zarodniki (spory), a te jeszcze zwykle na mniejsze osobniki — zarodniczki (sporozoity). Zjawisko to nosi nazwę sporogonii.

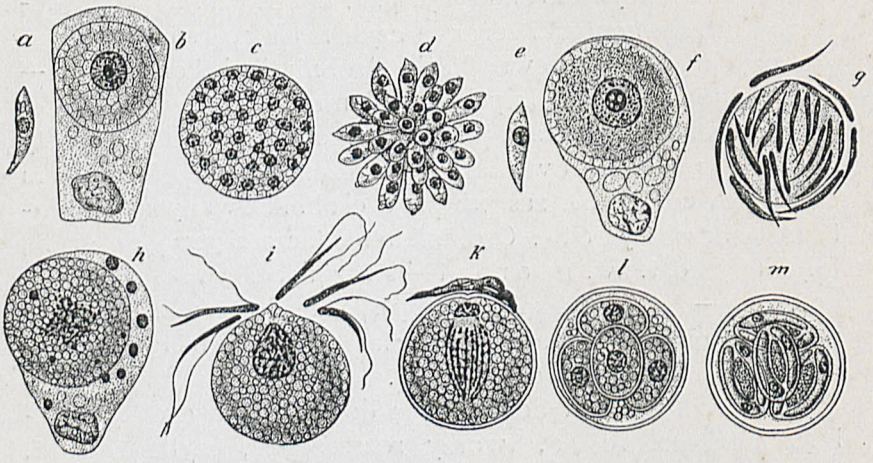
Skoro sporozoit dostanie się do ciała nowego żywiciela, zaraża go: rośnie, tworzy rozszczepkę, czyli schizont, i znów drogą bezpłciową (schizogonii) rozpada się na merozoity, i tak przez szereg pokoleń, aż znów wystąpią osobniki płciowe i zacznie się ponowne tworzenie spor, czyli sporogonia.

Przemiana pokoleń polega tu więc na kolejnem występowaniu osobników rozmnażających się drogą schizogonii i drogą sporogonii; u pierwszych płodzenie nie jest poprzedzone zespoleniem dwóch płci, u drugich jest wynikiem płciowego połączenia gamet i utworzenia zygoty.

Realny przykład tego rodzaju przemiany pokoleń u pierwotniaków stanowi plasmodyum malaryczne*, pierwotniak, który pasorzytuje we krwi ludzkiej i jest przyczy-

* Rozróżniamy kilka form plasmodyów malarycznych: *Plasmodium vivax*, powodujące zimnicę trzeciaczkę, której paroksyzmy występują co trzy dni, albowiem tu co trzeci dzień pojawia się we krwi nowe pokolenie merozoitów; *Plasmodium malariae*, sprowadza zimnicę czwartaczkę, paroksyzmy co czwarty dzień; *Plasmodium praecox s. Laverania malariae*, zarazek zimnicy codziennej, albo zgubnej *(febris perniciosa)*, bardzo niebezpiecznej.

ną zimnicy, czyli malaryi. Zarazek ten przenosi się na człowieka za pośrednictwem komara-widliszka *(Anopheles)*. Gdy komar-widliszek siada na ciele zdrowego człowieka i zaczyna ssać krew, ze śliny jego mogą się przedostać do krwi ludzkiej drobne zarodniczki, czyli sporozoity. Ostatnie prze-



Rys. 174. Cykl rozradzania się kokcydyi *Eimeria (Coccidium) Schubergi*, pasorzytującej w jelicie wija drewniaka *(Lithobius forficatus)*; *a* — sporozoit, *b* — komórka nabłonkowa jelita wija, w której znajduje się (u góry) kulista rozszczepka, czyli schizont, *c* — schizont, w którym jądro podzieliło się na wiele jąder, *d* — schizont rozpadający się na merozoity, *e* — jeden merozoit, *f* — komórka nabłonkowa jelita wija, w której znajduje się (u góry) kulisty mikrogametocyt, *g* — mikrogametocyt wytwarzający liczne mikrogamety, *h* — komórka nabłonkowa jelita wija, w której zawarty jest (u góry) makrogametocyt (ciemne kulki to ziarna chromatyny wyrzucone przez makrogametocyt — redukcya chromatyny), *i* — zapłodnienie (makrogameta wysyła ku górze wzgórek plazmatyczny, do którego przenika niebawem jedna nitkowata mikrogameta), *k* — zapłodniona makrogameta, otoczona już osłonką zewnętrzną, czyli oocysta, lub sporont, *l* — oocysta, która rozpadła się na cztery zarodniki (spory), *m* — w każdym zarodniku oocysty wytworzyły się dwa zarodniczki, czyli sporozoity. (Wedł. Schaudinna)

nikają do czerwonych ciałek krwi, a w każdem z nich sporozoit rozrasta się, niszcząc przytem krwinkę, i tworzy rozszczepkę (schizont), która rozpada się na liczne merozoity. Te z kolei napastują nowe czerwone ciałka krwi, a rzecz interesująca, iż z chwilą, kiedy każde nowe pokolenie me-

rozoitów napastuje nowe, dotychczas zdrowe krwinki, u chorego występuje gorączka i wogóle to, co nazywa się paroksyzmem malaryi. Po pewnym czasie rozrodu bezpłciowego drogą schizogonii pojawiają się w krwinkach krwi ludzkiej znane nam makrogametocyty i mikrogametocyty; z pierwszych powstają elementy żeńskie — makrogamety, z drugich męskie — mikrogamety. Wszelako zapłodnienie nie może się odbyć, dopóki gamety, nawet całkiem wolne, znajdują się we krwi ludzkiej. Gdy jednak znów widliszek wyssie krwi nieco z chorego człowieka, a gamety dostaną się do żołądka widliszka, makrogameta łączy się tam z mikrogametą, powstaje zygota, która, będąc obdarzona zdolnością wykonywania ruchów (stąd nazwa ookinet), osiedla się w ścianie żołądka (między warstwą nabłonkową a łącznotkankową) widliszka, otacza się z kolei cystą (jako t. zw. oocysta, lub sporont) i rozpada na zarodniki (spory), a każdy z ostatnich znów na bardzo liczne drobniejsze zarodniczki (sporozoity). Zarodniczki dostają się do jamy ciała widliszka i stąd wędrują do komórek jego ślinianek (gruczołów ślinowych), w których plazmie spoczywają całe ich jakby pakiety. Z gruczołów przenikają do śliny, a wraz z nią przy najbliższej sposobności znów do krwi ludzkiej, gdzie rozpoczynają nowy cykl rozwoju.

Takąż przemianę pokoleń—a) pokolenie bezpłciowe, t. j. schizont, rozpadający się na merozoity, oraz b) pokolenie płciowe, t. j. makrogamety i mikrogamety, łączące się z sobą (zapłodnienie) i tworzące zygotę, która przekształca się w sporont, rozpadający się na zarodniki i zarodniczki — widzimy również u kokcydyi (rys. 174.), jednokomórkowców, pasorzytujących u różnych zwierząt kręgowych i bezkręgowych, w nabłonku przewodu pokarmowego oraz jego gruczołów (badania Schaudinna, Siedleckiego i innych).

ROZDZIAŁ JEDENASTY.

Regeneracya i zjawiska pokrewne.

Poznanie rozmnażania się bezpłciowego, zwłaszcza dzielenia się, prowadzi nas bezpośrednio do nowej dziedziny zagadnień z dziejów rozwoju zwierząt—do sprawy odradzania, regeneracyi, czyli restytucyi, oraz zjawisk pokrewnych.

Możemy powiedzieć, że naogół istnieją trzy główne drogi rozradzania się istot żyjących: 1° za pośrednictwem komórek płciowych, 2° za pośrednictwem określonych grup komórek cielesnych, które jużto jako pączki zewnętrzne, jużto jako wewnętrzne mogą się oddzielać od osobników macierzystych, i 3° drogą rozpadu całości ustroju na części, rozpadu naturalnego lub sztucznie wywołanego, przy jednoczesnem lub następnem dopełnianiu się każdej z owych części do całości, czyli drogą regeneracyi, albo odradzania.

Weźmy pod uwagę ustrój tak prosty, jak stułbia. Rozmnaża się ona drogą płciową, wytwarzając jaja i plemniki. Rozmnaża się także przez pączkowanie, wydając określone grupy komórek cielesnych, które odrywają się od reszty ciała i tworzą samoistne jednostki. Rozmnaża się nadto przez samopodział, przewężając się wpoprzek na część górną, opatrzoną ustami i czułkami, oraz dolną, posiadającą podstawę; i oto w górnej odradza się część podstawowa ciała, u dolnej regenerują usta i wieniec okalających je czułków: tak powstają dwa osobniki całkowite. To rozmnażanie się przez samopodział jest już niejako zjawiskiem regeneracyi, gdyż w każdej z dwóch połów, powstałych z rozpadu ustroju macie-

rzystego, zachodzi restytucya części brakujących. A możemy wreszcie sztucznie zmusić hydrę do wytworzenia wielu jednostek w ten sposób, aby przejawy regeneracyjne górowały nad wszystkimi innymi: wystarczy pociąć ją na liczne części, dajmy na to wpoprzek, tak aby każda część zawierała obie warstwy ciała, zewnętrzną i wewnętrzną, a każda taka cząstka, niby obrączka, uwolniona od reszty ciała, zregeneruje na obu końcach brakujące narządy i wytworzy nowy osobnik stułbi.

Regeneracya stanowi zatem jeden ze środków rozrodu zwierząt, i to nietylko wówczas, kiedy ustrój samodzielnie rozpada się na pojedyńcze odcinki, t. j. kiedy ów rozpad odbywa się samorzutnie—np. w przypadkach t. zw. samookaleczania się, czyli autotomii, napotykanego u istot, które nieraz za lekkiem dotknięciem rozpadają się na liczne części (pewne wstężnice, jelitodyszne)—ale nadto, kiedy rozpad ciała spowodujemy sztucznie, drogą niejako operacyjną. Pozatem regeneracya jest zjawiskiem, dzięki któremu indywiduum, nie wytwarzając nowych osobników, czyli nie podlegając rozrodowi, lecz tylko tracąc pewne części ciała lub narządy samorzutnie (przez odruchowe odrzucanie ich—autotomicznie, np. u pająka kosiarza odrzucającego odnóża) albo przez sztuczny zabieg operacyjny, odzyskuje je z powrotem, tak iż harmonia ustroju, jako jednostki fizyologiczno-morfologicznej, zostaje przez to zachowana. Pod tym względem regeneracya jest dla organizmów właściwością niezmiernie korzystną, a zwłaszcza nader doniosłą dla zachowania całości osobnika, podobnie znów jak w związku z samopodziałem ustroju lub pączkowaniem jest bardzo ważną dla sprawy zachowania gatunku.

Wszelako to ciaśniejsze, zwykłe pojęcie regeneracyi, panujące w biologii dzisiejszej, możemy rozszerzyć i uogólnić; bo zważmy, że właściwie odradzanie się części, które zanikły, zatraciły się, odbywa się zawsze i wiecznie w biegu życia; regeneracya w tem znaczeniu wchodzi poniekąd nieuniknienie w skład samego pojęcia życia. Życiu każdego ustroju zwierzęcego towarzyszą, jak wiemy, ustawicznie zjawiska rozpadania się, rozkładu najdrobniejszych organizowanych czą-

stek materyi — zjawiska kataboliczne, czyli dissymilacyjne, a jednocześnie także zjawiska anaboliczne, czyli asymilacyjne, objawy wytwarzania nowych cząstek, zastępujących obumarłe. Tu mamy przed sobą na wielką skalę proces odradzania się ustroju. Podczas głodzenia się ustrój traci na ciężarze, przyczem zanika przedewszystkiem jego tkanka tłuszczowa, a z kolei redukują się i pewne inne tkanki, a gdy znów się rozpoczyna odżywianie, w ustroju regeneruje się to, co zanikło. Według badań M. Oxnera i moich, organizm robaka *Lineus ruber*, głodzony przeszło przez rok, zmniejsza się do jednej kilkunastej części swej wielkości pierwotnej, znikają w nim liczne gruczoły, całe pola nabłonka przewodu pokarmowego, całe płaty ścianki tego narządu ulegają zanikowi, pożerane przez wędrujące komórki ciała, które przenoszą pochłonięte produkty rozpadu do innych części malejącego ustroju, gdzie większe jest zapotrzebowanie materyi organicznej. W tak gwałtownie głodzonym ustroju zanikają nadto oczy, pewne pokłady mięśni, a z narządów rozrodczych niektóre ich części ulegają wysokiemu uwstecznieniu, słowem, organizm się zmniejsza i kurczy, maleje do niepoznania, traci wszystko, bez czego tylko podczas tych ciężkich okresów życia może się obejść, a zachowuje jeno narządy i tkanki najpotrzebniejsze. Gdy zaś po długiej próbie głodowej znów zaczyna się odżywiać, wszystko powraca w nim do normy, zachodzi więc jak gdyby odnowa, odrodzenie, zregenerowanie wszystkiego, co uległo zanikowi.

Do objawów regeneracyi w szerokiem znaczeniu należy wreszcie okresowe, czyli peryodyczne, odradzanie się części, które okresowo też zanikają. Tu należy linienie, czyli zrzucanie skóry i jej odnowa, pojawianie się nowego upierzenia zamiast wypadłego, wyrastanie nowej sierści zamiast dawnej, która w pewnych porach roku wypada, zanik i odnowa błony śluzowej macicy po porodzie, rozwój zębów ostatecznych w miejscu wypadających mlecznych, a wiadomo, że u kręgowców niższych ta zmiana uzębienia, czyli dentycya, jest nieograniczona, tak iż w ciągu życia pojawiają się kolejno liczne pokolenia zębów*.

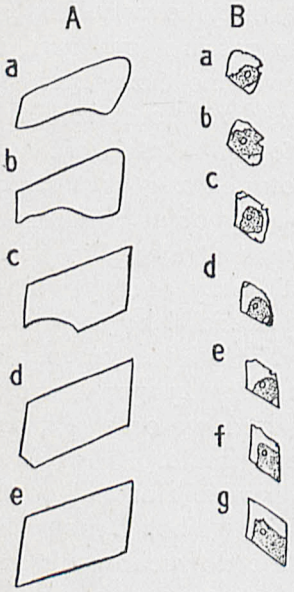
* J. Nusbaum, Szlakami Wiedzy. Wyd. 2. 1909. Str. 369.

Jednakże, powtarzam raz jeszcze, w dzisiejszej embryologii i genetyce przez regeneracyę rozumiemy ciaśniejszy krąg zjawisk: odradzanie się narządów lub całych części ciała, przypadkowo lub drogą sztuczną utraconych, i rozwój ustroju z drobnych odcinków ciała, sztucznie lub przypadkowo oderwanych od całości.

Regeneracya zasługuje na szczególną uwagę i z tego także względu, iż przejawy jej występują nietylko w całem państwie organizowanem, t. j. w świecie roślin i zwierząt, ale nadto, że i pośród anorganizmów zauważono liczne zjawiska, wykazujące ogromną analogię do przejawów odradzania się ustrojów. Jest to więc do pewnego stopnia właściwość ogólna całej materyi przyrodzonej, jakkolwiek z góry zastrzedz się muszę jak najwyraźniej, że pomiędzy objawami regeneracyi w świecie żywym a mineralnym upatruję tylko wielką a n a l o g i ę i nigdy nie zgodziłbym się przy obecnym stanie wiedzy naszej na u t o ż s a m i a n i e tych zjawisk, jak właśnie usiłują czynić niektórzy przyrodnicy. Nie zgodziłbym się dlatego, iż widzę wielką przepaść pomiędzy żywym ustrojem z jego niezmiernie złożoną i subtelną budową oraz bezustanną, wielce skomplikowaną przemianą materyi ustrojowej a martwym kryształem, chociażby o bardzo złożonej postaci krystalograficznej. Widząc zaś tę różnicę głęboką, mogę dwa szeregi zjawisk, z których jedno wiedzie do zachowania harmonii w żywym ustroju, a drugie tylko do zachowania kształtu w martwym krysztale, uważać jeno za a n a l o g i c z n e, jakkolwiek zarazem przyznaję, że analogia ta jest godna najgłębszego zastosowania, i przypuszczam, że z czasem, o ile granice pomiędzy przyrodą martwą a żywą, w miarę dalszych badań naszych na polu biologii i chemii organicznej, uległyby wyraźniejszemu zatarciu, fakta z dziedziny nauki porównawczej o regeneracyi mogłyby mieć znaczenie o wiele głębsze.

Nasamprzód słów kilka o zjawiskach w świecie m i n e r a l n y m, analogicznych do regeneracyi organicznej. Wiadomo, iż kryształ, w którym nadłamano kąt bryłowy lub krawędź, włożony do rozczynu macierzystego, regeneruje część brakującą. To też już pierwsi spostrzegacze tego zjawiska

w świecie mineralnym, Fuchs, Link, Jordan, porównywali je z odradzaniem u organizmów, a w nowszych czasach niektórzy biologowie, zwłaszcza A. Rauber i H. Przibram, usiłowali z całą konsekwencyą przeprowadzić analogie pomiędzy zjawiskami obu kategoryi. Analogie występują nietylko wówczas, kiedy bierzemy pod uwagę zwykłe, stałe kryształy, ale także, kiedy badamy t. zw. „kryształy płynne“, opisane przez O. Lehmanna, Vorländera i innych. W zjawiskach, kiedy dwa „kryształy płynne“ mogą się zlewać w jedną całość lub jeden „kryształ płynny“ podzielony sztucznie na dwie połowy wytwarza dwa kryształy mniejsze, ale podobne z kształtu do pierwotnego — upatruje Przibram analogię do takich faktów, jak ten, że dwa jaja lub dwie blastule jeżowca zlewają się w jeden olbrzymi zarodek lub że z brózdkującego jaja jeżowca, podzielonego sztucznie na dwie połowy, czyli na dwie osobne blastomery, powstają dwa samoistne zarodki, podobne do normalnego, lecz o połowę mniejsze, a te zjawiska biologiczne należą właśnie do dziedziny regeneracyi w najobszerniejszem znaczeniu wyrazu.



Rys. 175. Regulacya kształtu w kryształach hemoglobiny w ciągu godziny. (Wedł. H. Przibrama)

Ciekawsze atoli są inne fakty zauważone przez Przibrama: jeżeli kryształ hemoglobiny (w każdym więc razie nie ciała mineralnego, lecz organicznego, białkowatego), u którego przez dodanie wody spowodowano zaokrąglenie kątów bryłowych, umieścimy w rozczynie odżywczym, zregenerują w nim owe kąty, a w żadnem innem miejscu rozrost kryształu nie nastąpi; a więc, jak w regenerującem zwierzęciu, odtwarza się tu jeno to, co zostało usunięte, a odtwarza się w harmonii z całością. Dopiero po osiągnięciu zu-

pełnie normalnego kształtu rombowego, kryształ hemoglobiny może rozrastać się dalej jako całość (rys. 175.). A oto drugi fakt, może jeszcze ciekawszy: jeżeli kryształ ałunu potasowego zostanie nadłamany i umieszczony w nieparującym roczynie macierzystym, z nienadwerężonych powierzchni ciała kryształu będą oddzielały się cząstki i osiadały w miejscu, gdzie nastąpiło zranienie, aż do ostatecznego wyrównania, i to w sposób tak harmonijny, że wszystkie proporcye kryształu zachowają się bez zmiany (Przibram). Zjawisko to przedstawia wiele analogii do objawów t. zw. morfalaktycznej regeneracyi u zwierząt, które niebawem poznamy, i wskazuje nadto na pewien jak gdyby rodzaj s a m o r e g u l a c y i, prowadzącej do osiągnięcia pierwotnego kształtu, a przypominającej samoregulacyę organiczną.

Zanim przystąpię do opisu zjawisk regeneracyi w świecie zwierzęcym, kilka słów muszę poświęcić tej sprawie u roślin. O ile śród zwierząt restytucya stanowi zjawisko pierwszorzędnej wagi biologicznej, występuje pod najrozmaitszemi postaciami i wiąże się z wieloma innymi doniosłymi przejawami życia, o tyle u roślin jest fenomenem bardzo małego znaczenia i niewielkiego też interesu naukowego, co wynika z pewnych zasadniczych różnic pomiędzy jednemi a drugiemi. Jeżeli poprzestaniemy na roślinach wyższych, możemy powiedzieć, że każda z nich posiada rezerwowe punkty wegetacyjne, z których, w miarę potrzeby, może nastąpić wytwarzanie się nowych narządów. Każde drzewo posiada tysiące pąków, niejako uśpionych, zapasowych, które przy zwykłym, niczem niezakłóconym biegu życiowym nie rozwijają się, jakkolwiek w ciągu dłuższego czasu zachowują zdolność do rozwoju; lecz niech tylko drzewo zostanie zranione, pozbawione pewnych pędów, a owe pąki rezerwowe natychmiast zaczną wytwarzać nowe pędy. Przecież wiemy wszyscy, co się staje, gdy ucinamy główny pień wierzby— setki nowych pędów bocznych zastępują tu brakującą część osiową i powodują rozwój owych charakterystycznych postaci głowiastych.

Nic podobnego nie zachodzi w świecie zwierzęcym. Tu nigdy niema zapasowych pąków, tkanek rezerwowych roz-

rzuconych w różnych okolicach ustroju i zdolnych do wytwarzania nowych pędów. Ustrój roślinny jest pod względem morfologicznym czemś bardzo różnem od zwierzęcego; w roślinie mamy niejako kolonię, zbiór pędów, liści, kwiatów, ułożonych w najrozmaitszy sposób i wyrastających w różnych miejscach; tu zatem po zranieniu ciała nie jest potrzebna regeneracya na przyrannej powierzchni, bo w różnych innych miejscach rezerwowe punkty wegetacyjne mogą rozwinąć swą działalność twórczą, jakkolwiek bywają nieraz bardzo drobne i głęboko ukryte, a złożone tylko z małego kompleksu komórek. Przecież nawet liście wielu roślin, jak begonii, nasturcyi, rosiczki, odcięte i umieszczone w ziemi, mogą nowe wypuszczać pędy, których zawiązki wegetacyjne w tych liściach, oczywiście, tkwić musiały. Natomiast ustrój zwierzęcia jest bez porównania bardziej, że tak powiem, skonsolidowany w sobie, bardziej złożony, zbudowany z nader różnorodnych tkanek i zasadniczo różnych narządów (mięśni, nerwów, narządów zmysłowych, skieletowych i t. d.), a nie przedstawia bynajmnej tylko zbioru licznych i w różnych kierunkach zmienionych pędów zasadniczych. To też w ustroju zwierzęcym, w przeciwieństwie do roślinnego, regeneracya zachodzi zawsze z powierzchni rany, na której wszystkie zranione narządy muszą się zachować w pewien harmonijny i ku jednemu celowi zmierzający sposób, aby dopełnić to, czego ustrojowi zabrakło. Wprawdzie i w świecie roślinnym znane są przypadki typowej regeneracyi, np. po zranieniu wierzchołka łodygi, korzenia, liścia, analogiczne do tychże zjawisk u zwierząt (Prantl, Simon, Němec, Goebel), a nazwane „regeneracyą właściwą“, ale naogół są one rzadkie, a co najważniejsza, znaczenie ich biologiczne jest bardzo małe wobec istnienia u roślin licznych rezerwowych punktów wegetacyjnych.

Po tych wstępnych niejako uwagach zajmijmy się przeglądem zjawisk restytucyjnych w świecie zwierzęcym.

Jak wiemy, już jajo objawia w znacznym stopniu zdolności restytucyjne. W przypadkach merogonii lub blastomerogonii, kiedy jajo zostało podzielone na odcinki plazmatyczne lub też w okresie brózdkowania rozpadło się na osob-

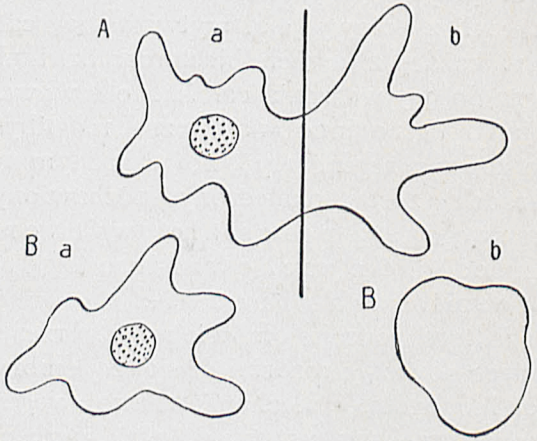
ne blastomery, tak owe odcinki, jak i blastomery mogą wytworzyć nowe, całkowite, aczkolwiek zmniejszone, osobniki. Czemże jest to zjawisko, jeżeli nie pewnego rodzaju regeneracyą, jeżeli nie odrodzeniem całości z części? Jest to t. zw. regeneracya zarodkowa. Przypomnijmy zaś sobie, że przypadki, w których W. Roux po zniszczeniu jednej z blastomer w dwukomórkowem stadyum jaja żabiego otrzymywał nie półzarodek *(hemiembryo)*, lecz zarodek całkowity, tłumaczył on sobie w ten sposób, iż tu zachodzi regeneracya drugiej połowy jaja, czyli t. zw. postgeneracya. Ale gdybyśmy nawet przypuścić chcieli, że tutaj wprost z jednej blastomery, czyli z połowy jaja, wytwarza się cały zarodek dlatego, iż w każdej z dwóch blastomer tkwi ukryta moc prospektywna do wytworzenia całości, to i wówczas zjawisko takie, jak i liczne inne analogiczne, moglibyśmy uznać za pewnego rodzaju regeneracyę, bo w każdym razie osobnik (tu zarodek) został okaleczony, pozbawiony znacznej części ciała swego, a z pozostałej wytworzyła się niebawem całość z zachowaniem ogólnej harmonii w rozmiarach i budowie.

Wszelako tego rodzaju omówione już przez nas zjawiska, stanowiące poważny rozdział dzisiejszej embryologii doświadczalnej (lub, ogólniej, mechaniki rozwojowej) nie są uważane za typowe przejawy restytucyi, gdyż w znaczeniu ściślejszem ostatnia obejmuje tylko przypadki odradzania się tych części ustroju, które już istniały, lecz zostały usunięte, nie zaś odradzania się ukrytych, nieurzeczywistnionych jeszcze, że tak powiem, zawiązków przyszłych narządów.

Odradzanie się brakujących części ciała zauważono już u najniższych przedstawicieli świata zwierzęcego—u pierwotniaków *(Protozoa)*, gdzie zjawiska te stwierdzili K. Brandt, Moritz Nussbaum, B. Hofer, A. Gruber, Verworn, H. T. Morgan, Prowazek, Stevens i inni. Zauważono je zarówno śród najprostszych grup pierwotniaków—u pełzaków (ameb), jak i śród najwyżej uorganizowanych—u wymoczków.

W ciele pierwotniaka, ustroju jednokomórkowego, rozróżniamy protoplazmę i jądro, i oto okazuje się, że tylko te

jego odcinki ulegają regeneracyi, które zawierają i część protoplazmy i część substancyi jądrowej. Najlepiej można się o tem przekonać na ustroju ameby. Jeżeli ciało jej przetniemy na dwie części, tak iż obie będą zawierały po połowie plazmy i połowie jądra, każda część rozrośnie się niebawem i utworzy jednostkę, niczem nie różniącą się od macierzystej. Jeżeli zaś powstaną dwie połowy, z których jedna, prócz części plazmy, będzie zawierała całe jądro, a druga będzie go pozbawiona, pierwsza zachowa zdolność do ruchu, pobierania pokarmu, trawienia, wzrostu i wytworzy niebawem

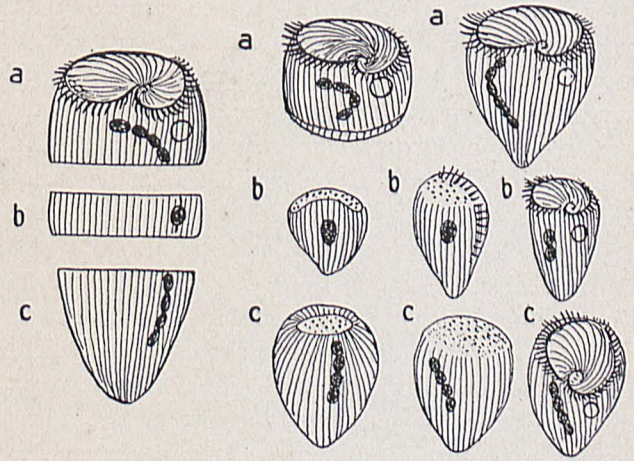


Rys. 176. Sztuczny podział pełzaka (ameby) A na dwa odcinki, opatrzony jądrem (B, a) i bezjądrowy (B, b.) (Wedł. A. Grubera)

ustrój podobny do matki, gdy tymczasem odcinek bezjądrowy wkrótce przestanie się poruszać, wciągnie wszystkie wypustki plazmatyczne i zaokrągli się, nadto nie będzie pobierał pokarmu, a cząstki pochłonięte dawniej przestanie trawić, wskutek czego, naturalnie, przestanie także rosnąć i w ostateczności zginie wkrótce (rys. 176.).

Podobne spostrzeżenia poczyniono także nad stentorem, jednym z najpiękniejszych i największych (do 1 mm. długości) wymoczków naszych. Jest to istota jednokomórkowa w kształcie rogu obfitości, opatrzona na rozszerzonym końcu ciała polem okołoustnem i spiralnie tu osadzonemi rzęsami, jądrem głównem — mocno wydłużonem nakształt różańca —

oraz kilku jądrami dodatkowemi. Jeżeli ciało stentora podzielić na trzy części, tak aby środkowa zawierała całe jądro, a górna i dolna nie miały go zgoła, wówczas tylko środkowa zregeneruje w zupełności, otrzymując zwężoną podstawę i aparat okołoustny wraz z ustami na rozszerzonym końcu, gdy dwie pozostałe zaokrąglą się, w ciągu krótkiego czasu będą żyły, lecz niebawem ulegną znacznej wakuolizacyi (to znaczy, iż pojawią się w ich plazmie liczne wodniczki) i zginą. Jeżeli zaś każdy z odcinków będzie zawierał i plazmę



Rys. 177. Wymoczek *(Stentor)* rozcięty na trzy części (a, b, c), z których odradzają się całkowite jednostki (a-a, b-b, c-c). (Wedł. A. Grubera)

i jądro, zregenerują w zupełności wszystkie (rys. 177.). Zauważono (H. T. Morgan), że można otrzymać zupełne regeneraty nawet z bardzo małych odcinków, wynoszących $^1/_{64}$ objętości całego pierwotnego ciała stentora. Podczas tej regeneracyi zachodzą nadto różnego rodzaju regulacye — samoregulacye, jak wyraża się Roux—dążące do tego, aby ustosunkowanie masy jądra do masy plazmy i wogóle ustosunkowanie wzajemne wszystkich innych składników ciała w regeneracie odpowiadały w zupełności tym, jakie istnieją w normalnym dorosłym ustroju.

Jeżeli zadamy sobie pytanie, jak dalece rozpowszechniona jest w świecie zwierzęcym zdolność restytucyjna, czy ogarnia wszystkie grupy zwierzęce, nietylko pierwotniaki, ale i wszystkie także tkankowce *(Metazoa)*, czy też, przeciwnie, ogranicza się tylko do pewnych grup, lub przynajmniej u niektórych tylko występuje z całą potęgą, u innych zaś w słabym stopniu—krótka odpowiedź będzie niełatwa. Okazuje się bowiem, że cała sprawa jest bardzo złożona, zależna, niewątpliwie, od wielu różnorodnych czynników, przez co i przejawy jej nie są tak proste. Naogół możnaby powiedzieć—co jednak bynajmniej nie jest ścisłe i tylko częściowo odpowiada prawdzie—że pośród niższych grup tkankowców zdolności regeneracyjne są większe, u grup wyższych natomiast słabsze, a wreszcie, u najwyższych przedstawicieli świata zwierzęcego, u wyższych gromad kręgowców (ptaków i ssących), są najsłabsze. Jeśli zważymy, że stułbia i liczne inne stułbiopławy odznaczają się nadzwyczajną zdolnością restytucyjną, że występuje też ona w stopniu nader wysokim u robaków płaskich (np. u wirków), wstężnic, pierścienic słodkowodnych i morskich, t. j. u skąposzczetów i wieloszczetów, że również bardzo jest znaczna u szkarłupni (odradzanie się ramion u rozgwiazdy), mniejsza zaś już u mięczaków, jeszcze mniejsza u niektórych grup stawonogów, że pośród kręgowców występuje wybitniej u gromad niższych, ryb i płazów, zwłaszcza u ostatnich, bez porównania zaś słabiej u wyższych—jeśli to wszystko zważymy, znajdziemy poparcie dla powyższego ogólnikowego twierdzenia.

Wszelako z drugiej strony uderzają nas inne fakta. Z pośród robaków, pijawki *(Hirudinei)*—z jednej strony ściśle spokrewnione z szczecionogami, wraz z którymi są zaliczane do typu pierścienic *(Annelides)*, a z drugiej wykazujące pewne nici pokrewieństwa z robakami płaskimi (np. za pośrednictwem najwyższych wirków w rodzaju *Gunda segmentata)* lub wstężnicami—odznaczają się nadzwyczaj słabą zdolnością restytucyjną, pomimo iż tamte grupy, do nich zbliżone lub z niemi spokrewnione, posiadają ją w nader wysokim stopniu. Na ową niezmiernie słabą zdolność restytucyjną pijawek zwróciłem uwagę jeszcze przed laty. J. Hirschler, po-

wtarzając później w pracowni mojej odnośne doświadczenia, zastosował szczególne ostrożności i osiągnął pewne oznaki regeneracyi (mówię o postaciach dorosłych), w każdym jednak razie niezmiernie słabe, niemal szczątkowe w porównaniu z tą iście potężną siłą regeneracyjną, jaka cechuje inne, wyżej wymienione grupy robaków.

Albo inny znów przykład. U niższych kręgowców regeneracya przebiega naogół łatwiej, niż u wyższych; u lancetnika przeto, zajmującego najniższy szczebel pośród strunowców *(Chordata)*, do których, jak wiadomo, należą kręgowce, zdolność restytucyjna powinna, zdawałoby się, być dosyć znaczna, zwłaszcza że u innych najniższych strunowców— u osłonic *(Tunicata)*—występuje w stopniu bardzo znacznym, szczególnie u żachwy *Clavellina*. Tymczasem, jak przekonałem się wielokrotnie, lancetnik jest jednem z najsłabiej regenerujących zwierząt; powiedziałbym nawet, że możnaby go wskazać jako klasyczny przykład istoty o niezmiernie słabej, niemal zupełnie szczątkowej zdolności restytucyjnej. Według R. Biberhofera, lancetnik regeneruje przedni koniuszczek ciała, ale cóż to za drobny objaw restytucyjny wobec zdolności do regeneracyi, jaką okazują niektóre płazy ogoniaste, którym odrasta cała kończyna! Lub ryby, którym regenerują całe płetwy, pokrywa skrzelowa wraz ze wszystkiemi zawartemi w niej częściami skieletowemi i innemi tkankami, całe płaty skóry wraz z narządami zmysłowymi, jak wykazały cenne badania Cecylii Beiglówny!*.

Różnice dosyć znaczne co do zdolności restytucyjnej występować mogą jednak nietylko pomiędzy większemi grupami spokrewnionych z sobą zwierząt, ale, co ciekawsza, niekiedy pomiędzy gatunkami jednego rodzaju lub pomiędzy pokrewnymi rodzajami. Stevens i Boring zauważyli niezmiernie słabe objawy regeneracyi u wypławka *(Planaridae) Polychoerus*, gdy inne rodzaje tej rodziny robaków odznaczają się, jak wiadomo, niezwykłą zdolnością restytucyjną.

Następujący przykład jest jeszcze ciekawszy. Do gatunku wstężnicy *Lineus ruber* należą dwie formy, które możnaby

* W instytucie zoologicznym wszechnicy lwowskiej.

nazwać odmianami, szeroka i wązka, różniące się między sobą pod względem anatomicznym tylko tem, że pierwsza posiada znacznie silniej rozwiniętą muskulaturę oraz ciało szersze, niż ostatnia. Ale oto dwie te formy zachowują się, według badań Oxnera i moich, w sposób bardzo odmienny co do zdolności restytucyjnych: postać wązka jest nader wybitnie uzdolniona do regeneracyi, gdy szeroka zaledwie w dosyć słabym stopniu. Pierwszą przekrawaliśmy wpoprzek na kilkadziesiąt odcinkow, z których każdy zawierał, oprócz skóry, mięśni i miąższu, cząstkę przewodu pokarmowego i kawałki nerek oraz naczyń krwionośnych; odcinki miały nieraz mniej, niż po pół milimetra w średnicy. W ciągu dni dziesięciu do dwudziestu każdy odcinek regenerował najzupełniej, tak na swym końcu przednim, gdzie odradzała się głowa, jak i na tylnym, gdzie odrastała ogonowa część ciała. Nawet połówki powstałe z przecięcia podłużnego każdego z owych odcinków półmilimetrowych odradzały się niebawem w zupełności. Co innego u postaci szerokiej; tutaj wprawdzie każdemu przedniemu odcinkowi ciała odradza się część tylna, ale tylnemu najczęściej nie odrasta przednia*, tak że tu głowa nie regeneruje; nadto cała sprawa odradzania się przebiega u postaci szerokiej znacznie wolniej, niż u wązkiej. Widzimy więc, że dwie tak ściśle spokrewnione postacie zwierzęce, że nie można uważać ich nawet za dwa różne gatunki, a zaliczyć je raczej należy do dwóch różnych odmian jednego gatunku, mogą objawiać wybitne różnice ze względu na zdolność regeneracyjną.

Zachodzi tedy pytanie: co jest przyczyną nierównomierności w uzdolnieniu różnych form zwierzęcych do restytucyi i czy wogóle możliwa wykryć jakąś jedną ogólną przyczynę tego zjawiska? Odpowiedź niełatwa.

Niektórzy, jak np. sędziwy zoolog freiburski August Weismann, gorący zwolennik idei doboru naturalnego, sądzą, że istnieje związek przyczynowy pomiędzy zdolnością regeneracyjną a łatwością utraty pewnych części ciała, które

* odrasta tylko wówczas, kiedy usunięta jest mała część ciała z przodu mózgu lub z przodu t. zw. narządów mózgowych.

owej regeneracyi podlegają. Zwierzęta bezbronne, wystawione na napaści ze strony innych i łatwo utracające pewne części ciała wskutek odkąszeń i okaleczeń, łatwo też je regenerują, bo leży to, że tak powiem, w interesie biologicznym osobnika i może być przeto przez dobór rozwinięte lub przynajmniej spotęgowane. Stułbiopławy *(Hydroidea)*, ukwiały *(Actiniaria)* i inne do podłoża przytwierdzone jamochłony, o ciałach miękkich, delikatnych, niezmiernie często ulegają okaleczeniom, kiedy po kobiercach ich uganiają się twardo opancerzone skorupiaki o ostrych kolcach, igłach i zadziorach chitynowych. To też łatwo regenerują oderwane, okaleczone części. Dżdżowniczki *(Lumbriculidae)*, mające ciało kruche, łatwo łamliwe, nieraz za dotknięciem rozpadające się na części, również bardzo łatwo regenerują. Łamliwe są promienie rozgwiazd, i łatwo też i szybko odrastają. To samo można powiedzieć o traszkach lub młodych axolotlach, które nader często odgryzają sobie nogi i kaleczą się nawzajem, a również łatwo odzyskują drogą regeneracyi utracone części. Nie ulega więc wątpliwości, że słuszny jest do pewnego stopnia pogląd, iż łatwo regenerują te zwierzęta, które na łonie przyrody więcej, niż inne, są narażone na utratę pewnych członków ciała lub okaleczenia.

Ale związek ten jest naogół bardzo ograniczony, a spółzależności owej w nader wielu przypadkach niepodobna się dopatrzeć. Bo zważmy przedewszystkiem, że u niektórych zwierząt w mniejszym stopniu, niż u innych, daje się zauważyć kruchość ciała i rzadziej zachodzi przypadkowe rozerwanie pod wpływem podniet zewnętrznych, a jednak właśnie u nich występuje regeneracya niezwykle potężnie, jeżeli operacyjnie pozbawić je pewnej części ciała lub okaleczyć. Tyczy się to np. wyżej wspomnianych wstężnic *Lineus ruber* i *Lineus lacteus*. Nadto u zwierząt, u których zdolność restytucyjna jest znaczna, regenerują nietylko narządy zewnętrzne, które łatwiej, dajmy na to, mogłyby być okaleczone lub odgryzione przez nieprzyjaciół, ale nadto i pewne narządy wewnętrzne, nigdy przecież na łonie przyrody nie podlegające tego rodzaju uszkodzeniom. Wystarczy wspomnieć, że u larw traszek lub salamander regenerują

nietylko nóżki, które istotnie często bywają odgryzane przez inne zwierzęta, ale, co ciekawsza, znakomicie i szybko odradzają się sztucznie wyrwane płuca, jak wielokrotnie mogliśmy się przekonać w lwowskim instytucie zoologicznym, a co zauważył także Muftič (1907), który po zupełnej ekstyrpacyi płuc u salamandry, żaby, ropuchy, zauważył regeneracyę pewnej liczby pęcherzyków płucnych z tkanki oskrzeli. Zauważono też u młodych axolotlów doskonałą regeneracyę śledziony z resztek tkanki tego narządu po uprzedniem zniszczeniu znacznej jego części, lub nawet całej śledziony z tkanki śródjelicia (Daiber, 1906) po zupełnej, zdaje się, jej ekstyrpacyi. Widzimy zatem, że u zwierząt odznaczających się wielką zdolnością regeneracyjną ostatnia dotyczy nawet takich narządów, które z powodu swego położenia nigdy nie bywają narażone na okaleczenie lub defekty. Tu więc mowy być nie może, aby zdolność regeneracyjna rozwinąć się miała pod wpływem doboru, jako zjawisko w konkretnym przypadku pożyteczne. Możnaby jedynie twierdzić, iż zdolność do restytucyi, zarówno jak gojenie się ran i wogóle reagowanie ustroju na podniety zewnętrzne w sposób dlań pożyteczny, należą do kategoryi celowych urządzeń biologicznych w najogólniejszem znaczeniu wyrazu, rzecz prosta, w znaczeniu celowości mechanistyczno-fizyologicznej, nie zaś zamierzonej. Geneza zdolności restytucyjnych jest więc wobec tego jednem z zagadnień, dotyczących genezy wszelkich wogóle celowych, t. j. służących do zachowania bytu osobnika lub gatunku, przystosowań biologicznych; a o ile idea doboru nie da nam dostatecznego wyjaśnienia tych zagadnień w ogólności, o tyle też w żadnym konkretnym przypadku dotyczącym restytucyi nie znajdzie zadowalającego zastosowania.

Z drugiej wszakże strony nie ulega wątpliwości, że uzdolnienie restytucyjne pozostaje w dosyć ścisłej zależności od budowy i czynności zwierzęcia, co w rozmaitych badaniach swoich nad regeneracyą starałem się bliżej uzasadnić. Z owych dwóch postaci lineusa, z których jedna (wązka) odznacza się w tak niezwykłym stopniu zdolnością regeneracyjną, druga zaś (sze-

roka) w nieznacznym tylko, pierwsza posiada muskulaturę rozwiniętą znacznie słabiej, a przeto i zdolność kurczenia ciała mniejszą, niż ostatnia. Bardzo tedy prawdopodobna, że u postaci szerokiej, u której odcięcie głowowej części ciała sprowadza bardzo gwałtowny skurcz w okolicy przyrannej, skurcz ten tak znacznie przyśpiesza zagojenie i ostateczne zabliźnienie się rany, iż właściwe odradzanie nie może się tu już wdrożyć. Przeciwnie, jeżeli muskulatura ciała jest o wiele słabsza, jeżeli przeto skurcz w okolicy przyrannej jest bez porównania mniej energiczny, samo zabliźnienie i gojenie się rany zachodzi powoli i stopniowo, a wszystko to usposabia tkanki do większej plastyczności i twórczości w okolicy rany i do odradzania się części brakujących. Właściwościami budowy można także do pewnego stopnia wytłumaczyć trudność regeneracyi u lancetnika; tu bowiem przecięta struna grzbietowa wystaje z rany, utrudniając jej zamknięcie się i uniemożliwiając zagojenie, a nadto struna składa się z tkanki tak bardzo zmienionej (z komórek silnie zwodniczkowanych w postaci cienkich płyteczek), iż trudno sobie wyobrazić, aby mogła brać udział w regeneracyi. Prócz tego w ciele lancetnika brak tkanek plastycznych, miękkich, zwłaszcza obfitej tkanki łącznej włóknistej (tej tkanki jest u lancetnika bardzo mało, przyczem uległa tu ona znacznej modyfikacyi), która naogół odgrywa ważną rolę przy gojeniu się wszelkich ran oraz przy regeneracyi. Wszystko to jest przyczyną, iż po odcięciu lancetnikowi części ciała, pozostaje w ciągu bardzo długiego czasu obszerna otwarta rana, która ułatwia przenikanie z wody bakteryi i zakażenie okaleczonego zwierzęcia*.

Wreszcie, oprócz właściwości budowy, na przebieg regeneracyi wielki wpływ wywiera wiek osobnika. W młodszym wieku, w stanie zarodka lub larwy, kiedy tkanki są jeszcze mało wyspecyalizowane, kiedy mają jeszcze w znacznym stopniu charakter embryonalny i odznaczają się dużą plastycznością, uzdolnienienie ich do regeneracyi jest bardzo

* W okolicy przyrannej u lancetnika najczęściej rozwijają się bakterye różowe, coraz bardziej toczące jego ustrój.

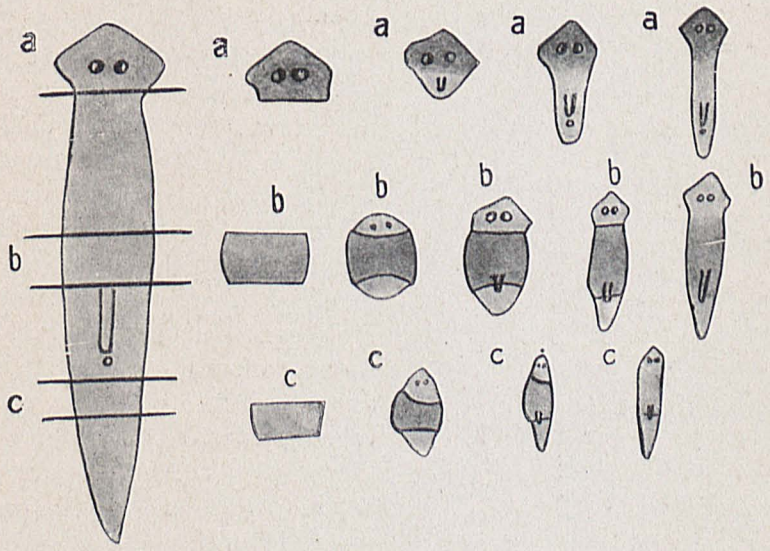
wielkie. Z wiekiem, zwłaszcza u organizmów wyższych, uzdolnienie to maleje lub całkiem zanika. Młodziutkie okazy ryb, opatrzone jeszcze pęcherzem żółtkowym, regenerują tylne części ciała wraz z rdzeniem pacierzowym, mięśniami, skieletem, przewodem pokarmowym i t. d. Dorosła zaś ryba regeneruje już tylko co najwyżej odciętą płetwę ogonową; jeżeli zaś usunąć ogonową okolicę ciała wraz z mięśniami, częścią rdzenia pacierzowego i trzewi, regeneracya tych narządów nigdy tu nie nastąpi.

Opiszemy tu kilka przykładów regeneracyi posród tkankowców, zarówno ze względu na przejawy dostrzegalne zzewnątrz, jak i na sprawy wewnętrzne, które widoczne są dopiero przy skrupulatnej analizie histologicznej.

Do jestestw bardzo łatwo regenerujących należy, jak wiadomo, stułbia, przedmiot pod tym względem niejako klasyczny i już dawniejszym badaczom doskonale znany (Trembley). Przypominamy sobie, że jej cewkowate ciało jest opatrzone u góry otworem ustnym, otoczonym wieńcem czułków, a u nasady — rozszerzoną stopką. Ścianka cewki składa się z dwóch warstw komórek (ento i ektodermy), rozdzielonych cienką błoną pośrodkową. Stułbię można pokroić na kilkanaście, ba, na kilkadziesiąt drobnych odcinków, w postaci pierścieni, a każdy, nawet najmniejszy, nawet wynoszący zaledwie $\frac{1}{200}$ masy całego zwierzęcia (Peebles), zachowa zdolność zregenerowania całości. Pierścień zamyka się w woreczek, z początku kulisty, który niebawem zaczyna się wydłużać i jednocześnie zwężać, tak iż światło jego staje się węższe, niż u hydry normalnej; wytwarza się miniaturowa cewka, która wkrótce otrzymuje na jednym końcu otwór z wieńcem czułków (ostatnie powstają jako miejscowe wypuklinki ściany cewki), na drugim stopkę. W ten sposób z każdego z owych licznych drobnych odcinków ciała powstaje nowa, miniaturowa stułbia, która rozpoczyna samodzielne życie, a, odżywiając się, szybko rośnie, dopóki nie osiągnie normalnej wielkości.

Inny klasyczny przedmiot, na którym bardzo wielu uczonych badało przejawy regeneracyi (H. T. Morgan, Ste-

vens, Boring, C. M. Child, F. R. Lillie i inni) — to wypławki, czyli planarye, istoty należące do płazińców *(Plathelminthes)*, o ciele bardzo miękkiem, delikatnem, przelewającem się, listkowatem, silnie spłaszczonem. Ich zdolności regeneracyjne są iście zadziwiające. Czy pociąć je na kilka lub kilkanaście drobnych części wpoprzek (rys. 178.), czy wykroić z ciała wycinki w postaci trójkąta, rombu, kwa-

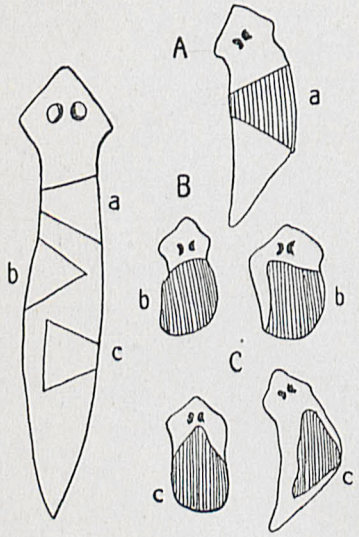


Rys. 178. *Planaria maculata*, zapomocą cięć poprzecznych podzielona na części: głowę (a), część środkową (b) oraz położoną bardziej ku tyłowi (c). Obok (a, a, a, ... b, b, b, ... c, c, c, ...) odradzanie się odcinków. (Wedł. H. T. Morgana)

dratu (rys. 179.), czy podzielić je wzdłuż, słowem, w jakikolwiek sposób rozdrobnić ciało wypławka—we wszystkich odcinkach wnet zaczynają się sprawy regulacyjne, każdemu zaczynają odrastać części brakujące, i powstają miniaturki zwierzęcia, które, szybko rosnąc, osiągają niebawem rozmiary normalne. Bardzo jest także ciekawe, że odradzają się nawet części odcięte od regeneratów. To znaczy, że, jeżeli po odcięciu, dajmy na to, tylnej części ciała, która zaczyna odrastać, regenerować, od tego regeneratu, zanim jeszcze

osiągnie ostateczne rozmiary, znów część odciąć, ta zacznie się ponownie odradzać, i tak można kilkakrotnie otrzymywać „regeneraty regeneratów".

Nadzwyczaj silną zdolność regeneracyjną ujawniają też pewne gatunki wstężnic *(Nemertini)*. Wspomniana już przez nas wązka postać gatunku *Lineus ruber* może być pocięta na mnóstwo nawet półmilimetrowych cząstek, a każdą z nich można przekrajać jeszcze wzdłuż na dwie połowy: wszystkie odcinki odradzają się bardzo szybko w zupełności, tworząc niby miniaturki dorosłego robaka. Zasługuje przytem na uwagę, że takie drobne odcinki wstężnic zaokrąglają się z początku, przybierają postać kulistą i, wydzielając znaczne ilości twardniejącego śluzu z gruczołów skóry, otaczają się torebką (cystą), w której odbywa się regeneracya; drobny robaczek, kiedy już w zupełności się wykształci, leży spiralnie skręcony w torebce, która wreszcie rozrywa się, uwalniając zwierzątko (J. Nusbaum i M. Oxner).

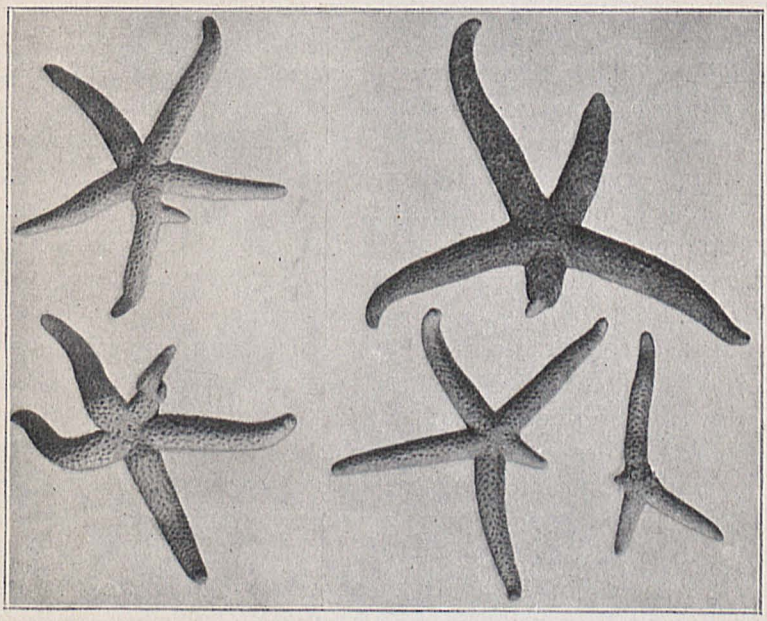


Rys. 179. *Planaria maculata*, z której ciała wykrojono wielokątne wycinki (a, b, c), odradzające się (A, B, C) w nowe osobniki. (Wedł. H. T. Morgana)

Bardzo charakterystyczną jest regeneracya u rozgwiazd. Ciało rozgwiazdy można pociąć na tyle części, ile jest promieni, a każdy promień wraz z kawałkiem tarczy środkowej odrodzi niebawem całą resztę tarczy i wszystkie brakujące promienie — z początku małe, ale wkrótce osiągające zwykłe rozmiary. Szczególnie niektóre gatunki odznaczają się niezwykłą siłą restytucyjną, np. rozgwiazda *Linckia Guildingii*, u której każde ramię (promień), nawet bez tarczy środkowej, oddzielone od innych, regeneruje u nasady swej brakujące promienie oraz tarczę. Na rys. 180. są wyobrażone

rozgwiazdy z regenerującymi promieniami; niektóre osobniki regenerują, zamiast jednego, dwa promienie (na lewo u góry i u dołu).

Co się tyczy zmian wewnętrznych, zachodzących podczas regeneracyi, bardzo pięknego i pouczającego przykładu dostarcza nam przedewszystkiem regeneracya młodziutkich rybek łososiowatych, dopiero co wylęgłych z błon jajo-



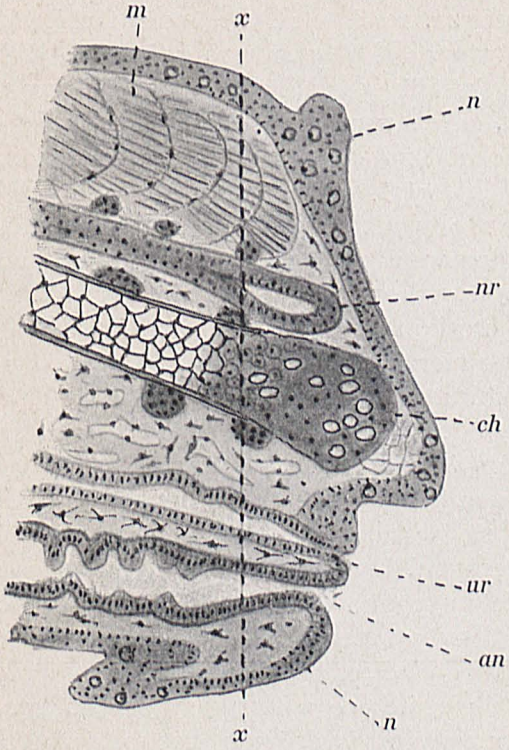
Rys. 180. Rozgwiazdy *Asterias rubens* regenerujące stracone promienie. (Według oryg. zdjęć fotogr. z preparatów J. Nusbauma i M. Oxnera.)

wych i opatrzonych jeszcze pęcherzem żółtkowym, np. pstrąga strumieniowego *(Salmo fario L.)*, badanego pod tym względem przeze mnie i spółpracownika mego S. Sidoriaka. Przykład ten dlatego jest interesujący, iż mamy tu do czynienia ze zwierzęciem wysokiej organizacyi — kręgowcem, a z powodu młodego wieku i obfitości zapasu żółtka odżywczego (w pęcherzu żółtkowym) istota ta, pomimo iż jest

kręgowcem, regeneruje znakomicie, odradzając wszystkie narządy wewnętrzne. Młodocianemu pstrągowi można odciąć nietylko koniec ciała, ale nawet, zapomocą cięcia poprzecznego, wielki fragment tylnej części ciała aż po samą tylną granicę pęcherza żółtkowego (por. rys. 120. *A)*, a więc usunąć znaczną część jelita, przewodów moczowych, tylne części wielkich pni naczyniowych (aorty, żył głównych), znaczny odcinek rdzenia pacierzowego wraz, oczywiście, z kręgosłupem oraz muskulaturą ciała — słowem, odciąć potężną stosunkowo część ciała, a jednak wszystko zregeneruje doskonale. Ponieważ przecięte przytem zostają wielkie pnie naczyniowe, zwłaszcza aorta, krew strugą wypływa z okaleczonej rybki, tak iż często bardzo mała jej ilość pozostaje w ustroju; rybka leży, jak martwa, na dnie naczynia z wodą, serce jej prawie bić przestaje; jednakże, pomimo takiego osłabienia, w największej liczbie przypadków rybka powraca szybko do sił, a ilość krwi z każdym dniem w niej wzrasta.

Przed rozpoczęciem się właściwych przejawów regeneracyjnych przedewszystkiem rana się zamyka. Z brzegów rany dawny nabłonek skóry, u ryb wielowarstwowy, zaczyna się bardzo silnie rozrastać i pokrywa niebawem całą powierzchnię przyranną; jest to niejako pierwszy odczyn ustroju. Wkrótce następuje odrastanie, czyli właściwa regeneracya, i to wszystkich narządów ciała — od powierzchni przecięcia w kierunku ku tyłowi. Zachodzi tu przytem zjawisko, które nazwałem regeneracyą homogenetyczną: każdy narząd lub, powiedzmy ściślej, każda tkanka odradza narząd, względnie tkankę do siebie podobną. A więc przewód pokarmowy zamyka się ślepo na przeciętym końcu i rozrasta ku tyłowi, dopóki nie dosięgnie nowoutworzonego nabłonka na tylnym, zregenerowanym końcu ciała i nie zrośnie się tu z nabłonkiem, gdzie niebawem powstaje nieznaczne wpuklenie nabłonkowe i przebija się otwór — odbyt *(anus)*. Tkanka nowego jelita regeneruje tedy z dawnego; w tym przypadku jednak, jak widzieliśmy, odbyt powstaje na tylnym końcu ciała, gdy tymczasem normalnie mieści się na stronie brzusznej (por. rys. 120. *A)*. Wytworzenie się przez

regeneracyę czegoś innego, niż to, co istnieje w stosunkach normalnych, nosi nazwę heteromorfozy (różnokształtności). Możemy więc powiedzieć, że odbyt wykształca się tu w sposób heteromorficzny, bo mieści się na tylnym końcu



Rys. 181. Tylny koniec przekroju podłużnego (strzałkowego) przez starszy zarodek pstrąga strumieniowego, przecięty wpoprzek wzdłuż linii *xx*, w cztery tygodnie po operacyi; wszystko, co znajduje się na prawo od linii *xx*, jest regeneratem; *n* — nabłonek skóry, *an* — odbyt, *ur* — ujście moczowodu, *ch* — struna grzbietowa, *nr* — rdzeń pacierzowy, *m* — mięśnie. (Wedł. J. Nusbauma.)

ciała, a nie na stronie brzusznej. Zaznaczę tu jednak, że heteromorfoza ta pochodzi stąd, iż usunięty został zbyt wielki odcinek ciała. Im większą odcinamy zwierzęciu część ciała, im więcej musi ono zregenerować, tem częściej regeneruje heteromorficznie; przy odradzaniu się mniejszych odcinków

niema zwykle żadnych przejawów heteromorficznych, do czego powrócimy jeszcze niżej.

Inne narządy regenerują również z dawnych. A więc przecięte wielkie pnie naczyniowe, tętnicze i żylne, po zamknięciu się na przekroju, rozrastają się wtył i rozgałęziają na pnie mniejsze, właściwe rybce normalnej. Chrząstki kręgosłupa wytwarzają ku tyłowi nową, młodą tkankę chrzęstną, z której kształtują się nowe zawiązki kręgów. A rzecz interesująca, że i struna grzbietowa, jakkolwiek zbudowana z tkanki mocno zmienionej, silnie zwodniczkowanej, regeneruje również wtył wraz z błoną *(elastica chordae)*, która ją otacza. Na obwodzie struny grzbietowej, złożonej z komórek ubogich w plazmę, a silnie zwodniczkowanych, znajduje się warstwa komórek niezmienionych, t. zw. nabłonek strunowy, i oto komórki tego nabłonka rozmnażają się energicznie na powierzchni przyrannej, wytwarzając nową tkankę struny, która rozrasta się ku tyłowi. Również i mięśnie regenerują, począwszy od powierzchni przecięcia ku tyłowi, w ten sposób, że przecięte włókna mięsne wytwarzają wtył jak gdyby pączki plazmatyczne, opatrzone jądrami, przekształcające się w nową tkankę poprzecznie prążkowanych włókien mięsnych. Wreszcie, na tylnym końcu ciała rybki powstaje pletwa ogonowa, odradzają się zaś nadto i inne pletwy, jeżeli były przecięte lub całkiem usunięte.

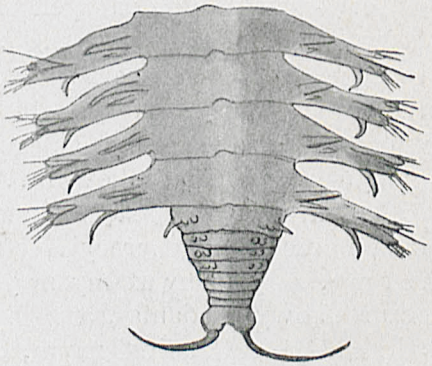
Muszę tu dodać jeszcze, że zarówno w przypadku opisanym, jak i wogóle we wszystkich przypadkach regeneracyi obok przejawów twórczych zachodzą także wsteczne, albowiem zwykle regenerujące młode tkanki rozwijają się w znacznie większej obfitości, aniżeli są niezbędne do odrodzenia brakujących części. Nabłonek, zamykający ranę, tworzy wielkie skupienia komórek nabłonkowych, których część przeważna ulega w następstwie uwstecznieniu, zanikowi, a zachowuje się tylko pewna ilość, tworząca w regeneracie ostateczny nabłonek skóry. Podobnie też tkanka struny grzbietowej regeneruje w daleko większej ilości, niż potrzeba do odrodzenia części odciętej, tak iż duża część świeżo powstałej młodej tkanki struny musi uledz zanikowi. To samo tyczy się mięśni; mnóstwo włókien mięsnych w regeneracie

zanika, a zachowuje się tylko pewna ich część w ilości, odpowiadającej potrzebom ustroju. Przyroda postępuje tu, rzecby można, dosyć rozrzutnie, wytwarza więcej materyału regeneracyjnego, aniżeli potrzeba, wskutek czego właśnie podczas przebiegu regeneracyi występują obok siebie sprawy twórcze i zanikowe, ewolucyjne i inwolucyjne, zachodzi niejako spółzawodnictwo pomiędzy powstałemi w nadmiarze tkankami, pewna jakby walka o byt, z której wreszcie zwycięsko wychodzą tylko niektóre składniki, zastępujące to, co organizm utracił, a co winno być odrodzone.

Według typu homogenetycznego regenerują w zasadzie wszystkie kręgowce. Wszelako w niektórych przypadkach nowe tkanki odradzają się u kręgowców nie z dawnego materyału, lecz z innego: przebieg regeneracyi jest wówczas niepodobny do przebiegu rozwoju embryonalnego, pewne narządy lub tkanki powstają ze źródła, z jakiego nie tworzą się zwykle w normalnym rozwoju zarodkowym. Ale nawet i wtedy narządy oraz tkanki odradzają się z tkanek bardzo pokrewnych, tak iż sam przebieg regeneracyi nie odbiega zbyt daleko od normy, za jaką uważamy zwykły rozwój zarodkowy lub pozarodkowy. Badania Jana Kinela, wykonane w lwowskim instytucie zoologicznym, okazały, że, jeżeli u dorosłego gołębia wykroić część kości czaszkowych, pokrywających mózg, kość zregeneruje, ale odrodzi się tylko w części z tkanki łącznej podskórnej, t. j. ze źródła, z którego i w rozwoju zarodkowym wytwarzają się kości pokrywające mózg, w części zaś z tkanki łącznej opony twardej mózgu, z której w rozwoju normalnym tkanka kostna nie powstaje. Że jednak w każdym razie kość regeneruje tu z tkanki łącznej włóknistej, t. j. z tkanki, która i u zarodka jest źródłem wytwarzania kości, rozwój regeneracyjny nie odchyla się tu więc zbytnio od normy.

Inaczej bywa, jeżeli regeneracya przebiega według typu heterogenetycznego (J. Nusbaum), kiedy pewne nowe tkanki i narządy regeneratu wytwarzają się ze źródeł obcych, z których w rozwoju zarodkowym nigdy powstać nie mogą. Dla przykładu opiszemy sposób odradzania się u pierścienic *(Annelides)* oraz wstężnic *(Nemertini)*.

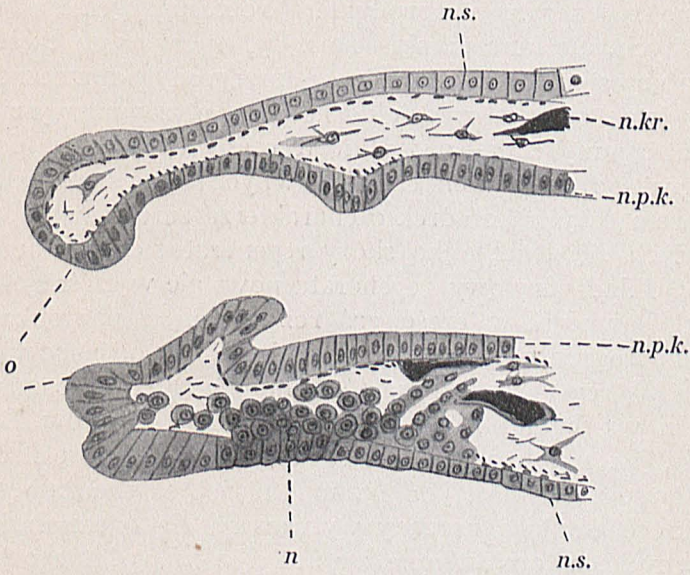
Pośród pierwszych na uwagę zasługuje opisana przeze mnie regeneracya wieloszczeta nereidy *(Nereis diversicolor)*. Robak ten, żyjący nieraz w olbrzymich ilościach na dnie mórz, opatrzony, jak i inne wieloszczety, wielu parami przynóżek, na których osadzone są kolce i szczeciny, ma ciało dosyć kruche, a obecność owych szczecin i kolców, które łatwo zaczepiają się o różne przedmioty podwodne, powiększa jeszcze bardziej prawdopodobieństwo zranienia. Bardzo też często wyławiałem z morza nereidy pozbawione kilku lub kilkunastu odcinków ciała, a śród nich nierzadko napotykałem



Rys. 182. Kilka ostatnich odcinków ciała nereidy *(Nereis diversicolor)* wraz ze stożkiem regeneracyjnym (część węższa). (Rys. oryginalny)

naturalne regeneraty. W tym więc przypadku niewątpliwie kruchość ciała oraz łatwość okaleczenia, wskutek sposobu życia nereid, pozostają w związku z ich wielką zdolnością regeneracyjną, stanowiącą tu doniosłe przystosowanie biologiczne. W regeneratach, czy to naturalnych, czy sztucznych, t. j. powstałych po umyślnem odcięciu w tyle jakiejś części ciała, uderzają nas ich wymiary, zawsze znacznie mniejsze od części starych; wymiary części zregenerowanej odrazu nas więc pouczają o jej wieku, znacznie młodszym od dawnej, o tem, że jest to twór o charakterze młodocianym, jak gdyby zarodkowym w porównaniu z ustrojem normalnym, dorosłym. Młody regenerat taki (rys. 182.), znacznie węższy, niż

reszta ciała zwierzęcia, u nasady nieco szerszy i stopniowo zwężający się ku tyłowi, mający więc postać stożka, zowie się stożkiem regeneracyjnym. Takąż stożkową postać mają z początku regeneraty (czy to całej części ciała, czy też tylko pewnego narządu, np. odnóża) bardzo wielu zwierząt; dopiero z wiekiem stopniowo grubieją i upodobniają się do reszty ciała ustroju. Na załączonym fotogramie części cia-



Rys. 183. Przecięcie podłużne, strzałkowe przez tylny koniec stożka regeneracyjnego nereidy *(Nereis diversicolor)*, *n*—neocyty, *n.kr.*—naczynia krwionośne, *n.s.*—nabłonek skóry, *n.p.k.*—nabłonek przewodu pokarmowego, *o*—otwór odbytowy. (Rys. oryg.)

ła nereidy (rys. 182.) rozróżniamy odcinek szerszy — dawną okolicę ciała, oraz węższy—stożek regeneracyjny. Ostatni, zrazu bardzo maleńki, rośnie i stopniowo grubieje; przewód pokarmowy robaka rozrasta się w regeneracie wtył, a wkrótce na końcu stożka pojawia się otwór odbytowy.

Tuż z przodu otworu odbytowego, na brzusznej stronie stożka, nowopowstały nabłonek skóry, będący wytworem nabłonka starego, zaczyna silnie bujać; w tem miejscu oddzielają się od nabłonka liczne, soczyste, zaokrąglone komórki

(rys. 183., *n)* wyglądem swym przypominające komórki zarodkowe. W ten sposób pojawia się wielka liczba młodych, początkowo obojętnych, t. j. w żadnym kierunku niezróżnicowanych komórek, które nazwałem neocytami, a które stanowią źródło twórcze, dające niebawem początek pewnym tkankom i narządom regeneratu. Jak widzieliśmy, jelito stożka jest wytworem jelita dawnego; podobnież naczynia krwionośne regeneratu są produktem rozrastających się naczyń dawnych, ale inne tkanki i narządy, np. większa część muskulatury stożka regeneracyjnego, przegrody poprzeczne, dzielące jamę ciała na oddzielne komory, otrzewna wyścielająca światło jamy ciała—wszystkie te części tworzą się nie przez rozrost odpowiednich części dawnych, lecz są właśnie wytworem owych komórek o charakterze zarodkowym, rozwijających się z nabłonka skóry regeneratu, czyli—neocytów.

Układ nerwowy regeneratu powstaje w części jako produkt dawnego, w części zaś rozwija się z nabłonka skóry stożka regeneracyjnego, niezależnie jednak od neocytów.

W regeneracyi nereid zachodzą zatem stosunki pod wielu względami różne od restytucyi kręgowców. U ostatnich, jak pamiętamy, każda tkanka regeneratu powstaje z tkanki jednoimiennej, dawnej, u nereid zaś niektóre tkanki i narządy wytwarzają się z jednoimiennych dawnych, natomiast inne ze źródła zupełnie odmiennego. Tu więc regeneracya jest w części homogenetyczna, w części zaś już heterogenetyczna.

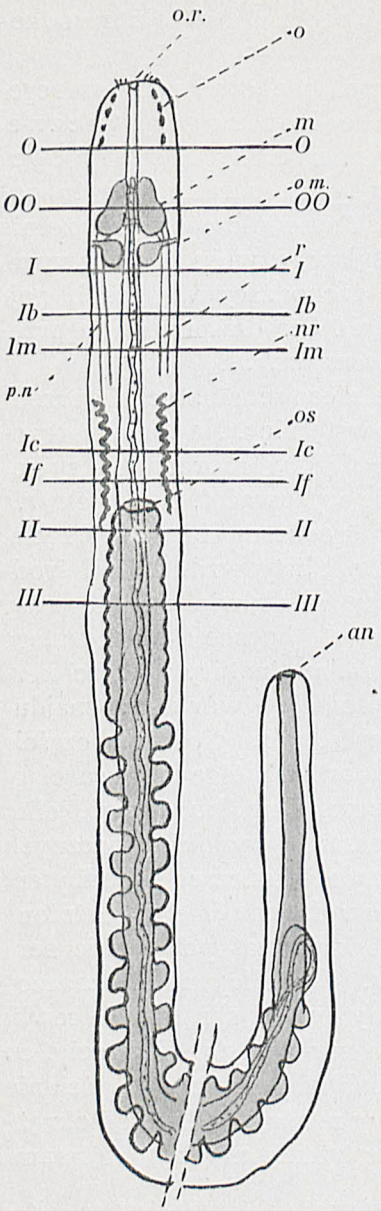
Jakkolwiek u nereid oraz innych wieloszczetów i wogóle u pierścienic regeneracya odbywa się już w części heterogenetycznie, to jednak tutaj heterogenetyczność owa leży, powiedziałbym, w granicach możliwości zarodkowej, albowiem i podczas rozwoju zarodkowego pierścienic pewne części muskulatury ciała w niektórych przypadkach wytwarzają się również z embryonalnych komórek ektodermy (gdy przeważna część tkanki mięsnej stanowi wytwór mezodermy). Powstawanie włókien mięsnych z nabłonka skóry regeneratu, a więc z tworu ektodermalnego, nie jest zatem czemś tak bardzo zasadniczo odbiegającem od tego, co

w części zachodzić może także i podczas rozwoju zarodkowego *.

Ale w niektórych przypadkach zachodzą podczas regeneracyi zjawiska tak wybitnie heterogenetyczne, że nie leżą już zgoła w granicach możliwości embryonalnej; tkanki i narządy regeneratu mogą tu powstawać ze źródeł tak bardzo i tak zasadniczo obcych, że nic analogicznego nie daje się zauważyć w rozwoju zarodkowym. Jest to skrajny heterogenetyzm, zachodzący w sposób najwybitniejszy u wstężnic *(Nemertini)*. Oto dla przykładu przebieg regeneracyi u wstężnicy *Lineus lacteus*.

Spójrzmy na rys. 184., gdzie nieco schematycznie przedstawiony jest w całości ustrój tej wstężnicy. Na samym przodzie (na rysunku u góry) znajduje się otwór przewodu ryjkowego *(o. r.)*, przez który może się wysuwać t. zw. ryjek *(r.)*, biegnący na znacznej przestrzeni środkiem ciała zwierzęcia, bliżej grzbietu (na rysunku—twór falisty wzdłuż linii środkowej). W głowie mieści się mózg *(m* — dwie wielkie masy gruszkowate), a w tyle jego—parzyste boczne (kolbkowatego kształtu) t. zw. narządy mózgowe *(o. m.)*, natury w części nerwowo-zmysłowej, w części gruczołowej. Otwór ustny znajduje się dopiero dosyć daleko w tyle, poza głowową częścią ciała, pośrodku strony brzusznej *(os)*. Od tego miejsca ciągnie się szerokie jelito przednie, poza niem, ku tyłowi, jelito środkowe, opatrzone licznemi parami wypuklin bocznych i przechodzące wreszcie w jelito tylne, kończące się odbytem *(an)* na samym końcu ciała. Z boku biegną (nieuwydatnione na rysunku) parzyste pnie naczyń krwionośnych i pnie nerwowe *(p.n.)* wychodzące z mózgu. W okolicy ciała, oznaczonej na rysunku przez *nr*, widzimy twory skręcone — cewki nerek, a na przodzie głowy kilka par oczu *(o)*. Wreszcie, co bardzo dla nas jest ważne, pod nabłonkiem skóry, w ścianie ciała leżą silnie rozwinięte warstwy mięśni (podłużne i okrężne), wszystkie zaś szczeliny i przestrzenie między mięśniami

* Musimy tu zauważyć, że u zwierząt, stojących jeszcze niżej w układzie—u jamochłonów, którym brak jamy ciała oraz listka ściennego i trzewiowego mezodermy, muskulatura ciała jest wogóle wytworem ektodermy i entodermy.

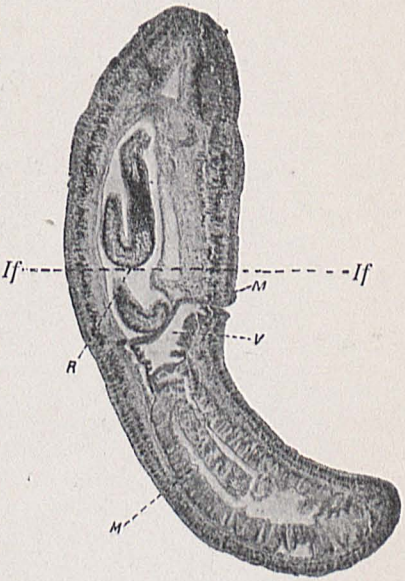


Rys. 184. Ustrój *Lineus lacteus* (nieco schematycznie); *o*—oczy, *o.r.*—otwór przewodu ryjkowego, *o.m.*—narząd mózgowy, *os*—usta, *an*—odbyt, *m*—mózg, *r*—ryjek, *nr*—nerki, *p.n*—pień nerwowy. (Według. J. Nusbauma i M. Oxnera)

i wszelkimi innymi narządami wypełnia silnie rozwinięty miąższ, czyli parenchyma, złożona z wielu komórek pęcherzykowych oraz komórek rozgałęzionych, zdolnych do ruchów pełzakowatych. W miąższu znajdują się liczne pary gruczołów płciowych. Mięśnie i ów miąższ ciała, jako też narządy płciowe i układ krwionośny, nie są uwydatnione na rysunku.

Jeżeli ciało tej wstężnicy potniemy wpoprzek na liczne części, okaże się, że, z wyjątkiem np. odcinka, leżącego z przodu linii *O-O*, a zawierającego tylko przedni wierzchołek głowy, lub z przodu linii *OO-OO*, posiadającego tylko przednią część mózgu, a więc z wyjątkiem odcinków nader mało zasobnych w materyał tkankowy, które nie regenerują, lecz po pewnym czasie giną, a także odcinków bezgłowych, które nie odradzają głów (chyba że zawierają narządy mózgowe — wtedy mogą zregenerować głowę wraz z mózgiem), wszystkie inne doskonale odradzają się ku tyłowi. Odcinek leżący pomiędzy linia-

mi *If-If* a *III-III* (rys. 184.), zawierający część jelita przedniego, ale nie mający głowy, nie odradza ostatniej, lecz regeneruje ku tyłowi całą resztę ciała wraz z jelitem środkowem i tylnem oraz z wielu innymi wewnętrznymi narządami. Podobnież regeneruje ku tyłowi wycinek, zawarty między liniami *II-II* a *III-III*, i t. d. Ponieważ w wycinkach znajdują się wszystkie ważniejsze narządy, każdy z nich przy regeneracyi wytwarza na drodze homogenetycznej brakujące części; jelito regeneruje jelito, mięśnie odradzają mięśnie, naczynia regenerują naczynia, miąższ wytwarza parenchymę regeneratu. Mózg (w odcinkach posiadających stare narządy mózgowe) regeneruje z nabłonka głowy, czyli tworzy się podobnie, jak podczas rozwoju zarodkowego, bo i tu mózg powstaje z ektodermy.



Rys. 185. Osobnik *Lineus lacteus*, który z przedniego odcinka ciała aż po linię *If-If* zregenerował całą część tylną (w tyle poza linią *If-If*); M (u góry)—usta, R—ryjek, M (u dołu)—jelito środkowe, V—jelito przednie. (Wedł. zdjęcia fotograficznego J. Nusbauma i M. Oxnera)

Aliści najciekawsze zachodzą zjawiska, jeżeli odciąć przednią część ciała—od przedniego końca aż do *I-I* lub do *Ib-Ib*, do *Im-Im*, do *Ic-Ic* lub *If-If*—słowem, jeżeli odciąć przednią część w ten sposób, aby nie było w niej ani śladu dawnego przewodu pokarmowego (otwór ustny przypada jeszcze dalej w tyle, poza *If-If*). W tym przypadku zupełnie brak w odcinku dawnego przewodu pokarmowego, brak tkanek jego. Powstaje tedy ciekawe pytanie, z czego rozwija się tu podczas regeneracyi nowy przewód pokarmowy.

Otóż kiedy w tyle odciętego fragmentu nastąpiło zamknięcie i zagojenie rany, możemy zauważyć, iż w sąsiedz-

twie powierzchni przyrannej ślepo zamknięte tylne końce parzystych bocznych naczyń krwionośnych powiększają się znacznie i zlewają w jedną całość, a powstała stąd jama napełnia się olbrzymią liczbą komórek wędrujących miąższu ciała (rys. 186. *W*); ostatni ulega silnemu rozluźnieniu, ko-

Rys. 186. Część przecięcia podłużnego, poziomego przez tylny koniec regeneratu *Lineus lacteus*, pozbawionego całego starego przewodu pokarmowego; *ep*—nabłonek przyranny, *W*—komórki wędrujące. (Wedł. oryg. zdjęcia fotograf. J. Nusbauma i M. Oxnera)

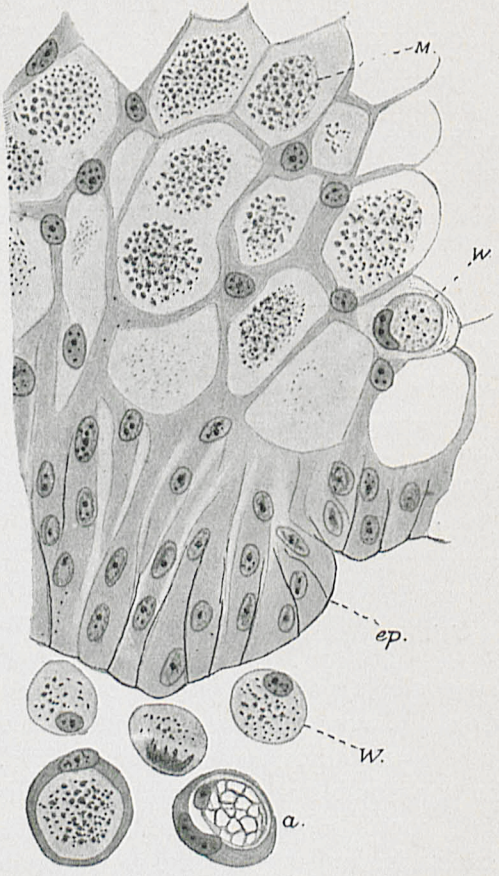
mórki jego stają się wolne, otrzymują wypustki plazmatyczne i wypełniają się licznemi ziarenkami barwikowemi. Są to komórki wędrujące. Dokoła wspomnianej jamy w dalszym ciągu odbywa się rozluźnianie miąższu, wskutek czego jama powiększa się bardzo znacznie, tak iż wreszcie w okolicy przyrannej, w tylnej części odcinka, powstaje sto-

sunkowo wielka jama, wypełniona ogromną liczbą owych luźno obok siebie leżących komórek wędrujących (rys. 186.). Komórki te są tedy pochodzenia miąższowego, a miąższ ciała, podobnie jak u innych robaków, tak i u wstężnic, powstaje w rozwoju zarodkowym i pozarodkowym z tkanki mezenchymatycznej, należącej do mezodermy. Wędrujące komórki regeneratu, pochodzące z rozluźnienia miąższu ciała i nagromadzone, dzięki ich zdolności do ruchu, w tak ogromnej liczbie na jednem miejscu, w jednej wspólnej jamie, podlegają niebawem szeregowi zmian nader niezwykłych. Przedewszystkiem pochłaniają rozpadające się dokoła nich mięśnie, pewne ulegające zniszczeniu gruczoły, i w ten sposób napełniają się produktami rozpadu sąsiednich tkanek, przyczem trawią je drogą t. zw. wewnątrzkomórkowego odżywiania. Dlatego też można je nazwać fagocytami (komórkami pożerającemi stałe cząstki pokarmowe).

Niebawem komórki wędrujące zlewają się w ogólną masę plazmatyczną, w której miejscami nie widać wyraźnie granic komórek, masę opatrzoną licznemi wodniczkami, do których przenikają ziarenka barwikowe oraz liczne cząstki pochłonięte, i gdzie ciała te ulegają stopniowo strawieniu i wessaniu (rys. 187.). A w miarę, jak pośrodku masy powstaje coraz obszerniejsza jama—przyszła jama przewodu pokarmowego—na obwodzie jej formuje się z komórek wędrujących warstwa wysokiego, walcowatego nabłonka—przyszłego nabłonka przewodu pokarmowego regeneratu (rys. 187. *ep*). Te obwodowe komórki nabłonkowe stopniowo pochłaniają, trawią i rezorbują komórki wewnętrzne, tak iż ostatecznie tylko na obwodzie zachowuje się piękny, wysoki nabłonek, ograniczający światło wewnętrzne. W ten sposób powstaje z początku zamknięty worek nabłonkowy—przyszłe jelito regeneratu—który z kolei w miejscach zrośnięcia się ze skórą otrzymuje otwór przedni i tylny—ustny i odbytowy.

Przewód pokarmowy regeneruje tu zatem w sposób wysoce heterogenetyczny, z materyału najzupełniej obcego, z tkanki mezenchymatycznej, z luźnych, wędrujących komórek miąższu! Taki sposób powstawania przewodu pokarmowego nie leży wogóle w granicach możliwości embryo-

nalnej, jak wszędzie bowiem, tak i w rozwoju zarodkowym wstężnic, nabłonek jelitowy powstaje z entodermy, nigdzie zaś nie tworzy się z luźnych komórek mezenchymy. W ko-



Rys. 187. Powstawanie nabłonka nowego jelita *(ep)* z komórek wędrujących regeneratu *Lineus lacteus*; *W* — komórki wędrujące, *M*—ziarenka barwikowe w wodniczkach powstałych w komórkach wędrujących, *a* — komórka wędrująca zewnątrz jelita. (Wedł. oryg. rys. J. Nusbauma i M. Oxnera)

mórkach tych tkwi jednak, oczywiście, u wstężnic ukryta moc prospektywna (wtórna) do wytwarzania nabłonka jelita, moc, która w rozwoju normalnym nigdy się nie wyzwala, a staje się czynną podczas regeneracyi, w braku śladów dawnego

przewodu pokarmowego. Zasługuje też na uwagę, że zamiast znacznej części dawnej muskulatury, zwłaszcza zaś jej warstw głębszych, które, jak zaznaczyliśmy, ulegają rozpadowi, powstają w regeneracie nowe mięśnie, rozwijające się również z owych wędrujących komórek miąższu poza obrębem skupienia wytwarzającego jelito. Miąższ ów okazuje zatem podczas regeneracyi bardzo różnorodną, w rozmaitym kierunku idącą potencyę twórczą.

Regeneracya heterogenetyczna jest niezmiernie interesująca ze stanowiska ogólno-biologicznego. W regeneracie zachodzi wprost niejako zawierucha bojowa, walka o byt; jedne tkanki się tworzą, inne (mięśnie, komórki gruczołowe, oczy wraz z barwikiem pożeranym przez komórki wędrujące) zanikają, pochłaniane przez fagocyty, które znów z kolei są pochłaniane i rezorbowane przez inne fagocyty*: widzieliśmy, że nabłonek jelita powstaje z najbardziej obwodowych komórek wędrujących skupienia, w miarę jak ostatnie pochłaniają i trawią komórki tegoż skupienia bardziej wewnętrzne. Słowem, w ustroju zachodzi walka o byt w znaczeniu najszerszem, złożona przeróbka materyału tkankowego, przejawy zanikania i nowotworzenia się, inwolucyi i ewolucyi, aż wreszcie w sposób przedziwnie harmonijny wytwarza się wszystko, co wytworzyć się było winno, ustrój otrzymuje wszystko, co stracił, i odradza się w nowy organizm ze wszystkimi właściwymi mu narządami!

Do opisanych przez nas zjawisk regeneracyjnych u wstężnic podobne są do pewnego stopnia, ze względu na swój charakter wysoce jak gdyby heterogenetyczny, zjawiska odradzania się u osłonicy *Clavellina*, jakkolwiek badania w tym kierunku H. Driescha, a z kolei także E. Schultza spraw tych dostatecznie nie wyjaśniły i nie dowiodły ich heterogenetyczności, ile że obaj autorowie nie badali krok za krokiem zmian histologicznych.

Driesch wykazał, że ustrój Clavelliny (por. opis budowy na str. 275. oraz rys. 173.) można pociąć wpoprzek na kil-

* Zjawisko to nazwaliśmy polifagocytozą, czyli fagocytozą wielokrotną (J. Nusbaum i M. Oxner).

ka części, a pomimo iż każda z nich będzie pozbawiona różnych narządów (jedna, np. górna, może zawierać tylko worek skrzelowy, lecz być pozbawioną reszty przewodu pokarmowego; druga, dajmy na to, środkowa będzie obejmowała jelito, lecz nie będzie zawierać worka skrzelowego; w trzeciej, podstawowej, nie pozostanie ani worka skrzelowego, ani jelita, lecz tylko jego przedłużenie w postaci przegródki, przenikającej aż do stolonu), każda zregeneruje całkowity ustrój, przyczem z początku zaokrągli się i uprości w budowie, przybierając postać pęcherzyka, posiadającego ścianę zewnętrzną i luźne komórki wewnątrz. Schultz nie sądzi, aby uproszczenie to prowadziło do zupełnego rozpadu tkanek, a Driesch nie badał tych zjawisk dokładnie i nie usiłował nawet poznać bliżej składników histologicznych swych regeneratów na skrawkach. Ponieważ zaś każdy odcinek pokrajanej na części Clavelliny zawiera skórę, część przewodu pokarmowego lub jego przedłużenie (a więc twór entodermalny) i wreszcie narządy mezodermalne, możemy przyjąć, że każdy narząd, czy też każdy rodzaj tkanki w odcinku upraszcza się jeno, rozpada się tylko częściowo, ale ostatecznie wytwarza podobne sobie narządy i tkanki, a wobec tego częściowo heterogenetyczny charakter odradzania się Clavelliny można tylko przypuścić, lecz dowiedziony dotychczas on nie jest. Podobnie też Driesch się przekonał, że kawałki stolonu mogą odrodzić cały ustrój Clavelliny, stolon zaś, jak wiemy, zawiera również twory wszystkich trzech listków zarodkowych, a pączki (zimowe) może wytwarzać także normalnie. Pączki te, jak wykazały nowsze badania Caullery'ego i Giarda, mogą ulegać znacznej redukcyi histologicznej, to zaś przypominałoby stosunki zachodzące przy regeneracyi, lecz dotąd nie wiemy, jak dalece występuje tu podczas regeneracyi typ heterogenetyczny. Pytanie to, pierwszorzędnej wagi, powinno stać się jak najrychlej przedmiotem dokładnych badań ponownych.

Do zjawisk wybitnie heterogenetycznych należą jeszcze dwa następujące.

Wiadomo, że u stawonogów (jak i u większości innych tkankowców) muskulatura rozwija się z mezodermy, nie znamy zaś ani jednego przypadku powstawania tkanki mięsnej

stawonogów z listka zewnętrznego. Tymczasem, jak dowiodły badania Osta i innych, w regenerujących odnóżach skorupiaków muskulatura powstaje z nowoutworzonego nabłonka skóry (tworu ektodermalnego). W skórze stawonogów tkwi zatem ukryta moc prospektywna (wtórna) do wytwarzania tkanki mięsnej, ale potencya ta nie przejawia się nigdy w biegu rozwoju zarodkowego, a wyzwala się dopiero podczas regeneracyi, kiedy bodźca do rozwoju danej części ciała udziela przedewszystkiem uprzednie usunięcie jej z ustroju.

Inne zjawisko równie interesujące, a często przytaczaczane jako dowód odradzania się tworu ze źródła najzupełniej mu obcego, dotyczy regeneracyi soczewki ocznej u traszki, według badań Colucciego, G. Wolffa, E. Müllera i Fischela, lub u ryb według spostrzeżeń J. Grochmalickiego, dokonanych w lwowskim instytucie zoologicznym. W rozwoju zarodkowym, u wszystkich kręgowców, soczewka powstaje, jak wiadomo, z wpuklenia ektodermy, zamykającego się w pęcherzyk naprzeciw pęcherza ocznego, będącego wytworem mózgu (p. o rozwoju oka str. 102. i n.). Lecz jeżeli sztucznie usunąć soczewkę z oka zapomocą odpowiedniego cięcia, odradza się ona ze źródła zupełnie innego — z brzegu tęczówki: jej nabłonek tworzy miejscowe skupienie komórek, które stopniowo się powiększa, a po oddzieleniu zamienia na soczewkę.

Z opisanemi zjawiskami regeneracyi (homogenetycznej i heterogenetycznej) wiąże się zagadnienie metabolizmu, czyli metaplazyi tkanek zwierzęcych, zagadnienie, które w ostatnich latach było przedmiotem bardzo wielu roztrząsań naukowych i sporów. Przez pewien czas — w szóstym dziesiątku lat ubiegłego wieku, pod wpływem odkryć anatomo-patologicznych R. Virchowa, wierzono w możność przeistaczania się pewnych tkanek na zupełnie inne, genetycznie z niemi nie związane, mianowicie w nowotworach patologicznych. Później przekonano się, że, co do kręgowców, pogląd ten nie wytrzymuje krytyki; wykazano, że u dorosłego ustroju nabłonki nowotworów pochodzą z nabłonków (np. bujanie rakowate nabłonków), tkanka łączna z tkanki

łącznej, że tylko jedne formy nabłonków w przypadkach chorobowych mogą przekształcać się na inne, np. nabłonek jednowarstwowy na wielowarstwowy, albo też że pewne rodzaje tkanek łącznych mogą przechodzić w inne, pokrewne, np. tkanka łączna włóknista w kostną, lub chrzęstna w kostną, wszystko to zaś leży wogóle w zakresie możliwości zarodkowej. To też pojęcie metaplazyi, czyli metabolizmu — zamieniania się jednych określonych rodzajów tkanek na inne — bardzo ograniczono i zaczęto przypuszczać, że wogóle niemożliwym jest u dorosłego tkankowca rozwój np. nabłonka jelita z tkanki łącznej pochodzenia mezenchymatycznego lub mięśni z nabłonka skóry.

Jednakże, jak widzieliśmy wyżej, badania lat ostatnich wykazały, że metabolizm tkanek może sięgać bardzo daleko, skoro nawet luźne komórki wędrujące pochodzenia mezenchymatycznego wytwarzają nabłonek jelita. Wszelako tak znaczny metabolizm występuje tylko w procesach regeneracyjnych, podczas których pod wpływem pewnych podniet pobudzone zostają do czynności ukryte potencye twórcze tkanek. Nadto musimy przyjąć, że metabolizm możliwy jest tylko u zwierząt niższych, np. u robaków, w stopniu już znacznie mniejszym u stawonogów i, w części, zdaje się, u mięczaków; ale w miarę jak przechodzimy do wyższych typów zwierzęcych, a przedewszystkiem do kręgowców, ogranicza się on już tylko do tych granic, w których zachodzi także podczas rozwoju zarodkowego.

Przypadki znacznej, daleko poza granice możliwości rozwoju zarodkowego wybiegającej metaplazyi nie są jednakże w sprzeczności z teoryą listków zarodkowych, według której z określonych listków rozwijają się tylko pewne rodzaje tkanek lub narządów. Pamiętajmy bowiem, że według naszego określenia pojęcie dzisiejsze listków zarodkowych stosuje się tylko do tych przypadków, kiedy normalnego biegu rozwoju nic nie zakłóca, kiedy zarodek, larwa, lub ustrój dorosły nie jest pozbawiony żadnych składników morfologicznych, kiedy wreszcie niema działania jakiejś podniety swoistej, wyzwalającej właśnie pewne ukryte potencye twórcze.

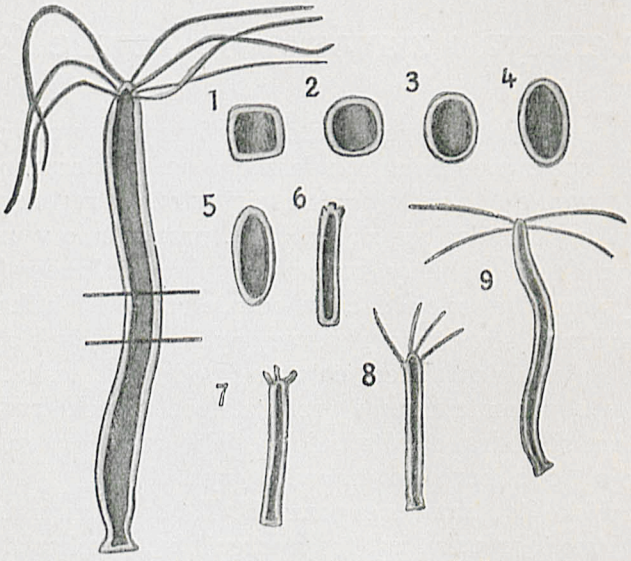
ROZDZIAŁ DWUNASTY.

Regeneracya i zjawiska pokrewne (c. d.).

W przypadkach regeneracyi, opisanych w poprzednim rozdziale, z ciała zwierzęcia na powierzchni przyrannej wyrasta najczęściej stożek regeneracyjny, który tworzą odradzające się narządy, przeważnie w związku z dawnymi. Ale niekiedy, zwłaszcza u jamochłonów (u stułbi) i wypławków, odcinki ciała podzielonego na kilka części nie wytwarzają stożków regeneracyjnych, rosnących i rozwijających się stopniowo, lecz cała masa odcinka, wskutek wewnętrznych przemieszczeń i przekształceń tkanek fragmentu, przeistacza się odrazu, różnicuje się jako całość w miniaturkę ustroju podobnego do dawnego (rys. 188.).

Zjawisko to, nazwane przez H. T. Morgana morfalaksyą *(morphalaxis)*, jest tedy przeróbką, przekształceniem części na całość mniejszych rozmiarów, gdy tymczasem zwykła regeneracya, w znaczeniu ściślejszem, jest to odrośnięcie części brakującej z odcinka. Końcowy wynik obu procesów jest jednakowy, tu i tam zachodzi odrodzenie, lecz droga doń prowadząca jest w obu przypadkach nieco odmienna. Powiadam nieco, albowiem na podstawie własnych spostrzeżeń nad odradzaniem się wielu zwierząt bezkręgowych z największą stanowczością mogę twierdzić, że niepodobna przeprowadzić zupełnie ścisłej granicy pomiędzy czystą morfalaksyą a regeneracyą właściwą, wszędzie niemal w części przynajmniej zachodzi przenoszenie się materyału twórczego, przeróbka tkanek istniejących. Nawet w tych przypadkach, kiedy na powierzchni przyrannej rozwija się stożek regene-

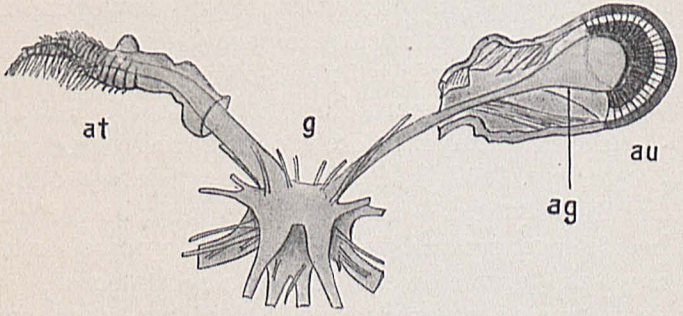
racyjny, część starego materyału tkankowego przenosi się do stożka, zachodzi ogólna przeróbka tkanek, a stożek rośnie w części kosztem wielu tkanek starej okolicy ciała, tak że i w tym razie, przynajmniej w znacznej mierze, odbywa się przeistoczenie części na całość o mniejszych, oczywiście, rozmiarach. Doskonale można to zauważyć podczas regeneracyi wyżej wspomnianych drobniutkich odcinków ciała *Lineus ruber:* fragmenty te otaczają się torebką śluzową, a wewnątrz niej



Rys. 188. Stułbia *(Hydra)*, z której ciała wykrojono wycinek (zawarty między obu liniami poprzecznemi). Z prawej strony szereg zmian (1—9), jakim ulega wycinek podczas morfalaksyi. (Wedł. H. T. Morgana)

stary odcinek przedzierzga się w miniaturkę robaczka całkowitego. Wprawdzie i tutaj na obu końcach odcinka tworzą się zrazu stożki regeneracyjne, ale widać, jak ciało fragmentu się zwęża i kosztem jego tkanek grubieją owe stożki końcowe, aż wreszcie powstaje całkowity, cieniutki, drobny robaczek, spiralnie skręcony wewnątrz torebki, istna miniatura całości. Tu więc prześlicznie obserwować można połączenie morfalaksyi ze zwykłą regeneracyą, a to samo zachodzi w największej liczbie przypadków, tylko że czasem przewa-

ża jeden, czasem znów drugi sposób regeneracyi. Wobec zaś tego, że, jak wiemy, w miarę posuwania się od niższych grup zwierzęcych ku wyższym, heterogenetyczny typ regeneracyi ustępuje stopniowo miejsca homogenetycznemu, a pierwszy, przy którym zachodzi przeróbka tkanek, jest ściślej związany z morfalaksyą, ostatnia przeważa u niższych grup zwierząt, np. u jamochłonów (jak wykazali też Bickford, Stevens, E. Godlewski — u tubularyi), u robaków niższych (Child u wirka *Bipalium Kewense*, Nusbaum i Oxner u wstężnic); u pierścienic występuje tylko w części, a u kręgowców zachodzi już czysta, nieskażona regeneracya ze śladami zaledwie morfalaksyi.



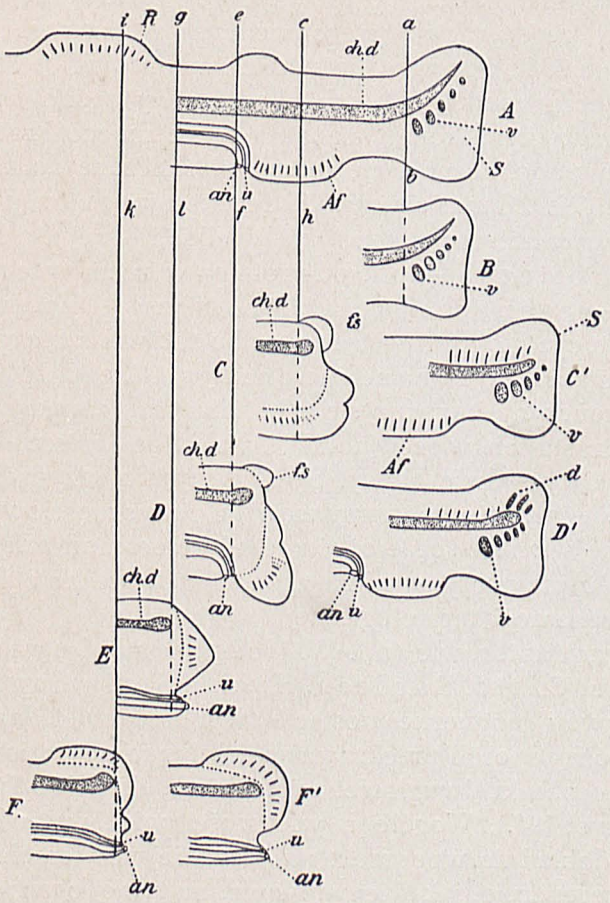
Rys. 189. Z regeneracyi ociężnika *(Palinurus vulgaris)*; g — mózg, z którego nerw wzrokowy biegnie do oka (au); ag—zwój oczny; z lewej strony, zamiast oka odciętego wraz ze zwojem ocznym, zregenerował rożek—at. (Wedł. C. Herbsta)

Inną niezmiernie interesującą postacią restytucyi jest t. zw. heteromorfoza. Zdarza się oto, że jakaś część ciała lub jakiś narząd nie odradza się zupełnie normalnie, t. j. zamiast odciętej części lub usuniętego narządu odradza się twór nie w zupełności podobny do pierwotnego — lecz różnokształtny, czyli heteromorficzny. Jak przekonał się C. Herbst, jeżeli u ociężnika *(Palinurus), Palaemona* lub innego skorupiaka dziesięcionogiego, posiadającego oczy osadzone na słupkach, odciąć z jednej strony oko słupkowe, następuje zupełnie normalna regeneracya oka. Jeżeli zaś oko słupkowe odciąć wraz z całym słupkiem oraz znajdującym się poniżej jego zwojem ocznym, wówczas, zamiast oka słupkowego, powstaje twór

podobny do czułka (rys. 189.). Ów różnokształtny regenerat, całkiem niepodobny do oka, lecz czułkowaty, powstaje tedy wówczas, kiedy niema zwoju ocznego, a stąd wnioskujemy, że do normalnej regeneracyi oka niezbędną jest obecność tego zwoju. Wszelako nie możemy powiedzieć, jaka jest głębsza zależność tych narządów, czy chodzi tu do pewnego stopnia o pośredni lub bezpośredni wpływ pewnej części układu nerwowego na przebieg regeneracyi, czy o usunięcie zbyt wielkiej ilości materyału tkankowego—bo i oka i zwoju, co utrudnia może normalny przebieg restytucyi. Tak, czy owak, w zjawisku tem mamy piękny przykład heteromorfozy.

Wybitną ilustracyą heteromorfozy są opisane przeze mnie stosunki (1903) przy odradzaniu się ogonowej części ciała u starszych zarodków pstrąga tęczowego *(Salmo irideus)*. Jeżeli odciąć rybce ogon wzdłuż linii *a-b* (rys. 190. *A)* u nasady pletwy ogonowej, zregeneruje on *(B)* doskonale bez żadnych zmian heteromorficznych. Jeżeli odciąć część większą, np. wzdłuż *c-h* (rys. 190. *A)*, t. j. w okolicy pletwy odbytowej *(Af)*, sposób restytucyi będzie już nieco inny, bo pletwa ogonowa będzie regenerowała przy pomocy odbytowej oraz osobnego zawiązka grzbietowego *(C, fs)*, ale ostatecznie nastąpi zupełnie normalna regeneracya *(C')*, i pletwa ogonowa rozwinie się normalnie. Jeżeli odciąć część jeszcze większą, np. wzdłuż *e-f (A)*, t. j. tuż poza odbytem, regeneracya *(D)* odbędzie się również w podobny sposób, nieco odmienny od normy, ale ostatecznie odrodzi się ogon prawie normalny *(D')*. Jeżeli jednak odciąć jeszcze większą część ciała, np. wzdłuż *g-l (A)*, t. j. usunąć nawet znaczną część jelita odbytowego, regenerat będzie już heteromorficzny, bo w tyle wykształci się pletewka tylko jakby naśladująca ogonową, lecz różniąca się od niej kształtem i budową (pozbawiona chrząstek brzusznych *v)*, a nadto odbyt *(an)* i ujście moczowodu *(u)* rozwiną się nie, jak normalnie, na brzusznej stronie ciała, lecz całkiem w tyle *(E)*. Jeszcze większą otrzymamy heteromorfozę, jeżeli usuniemy jeszcze większą część ciała—zapomocą cięcia wzdłuż linii *i-k (A)*, t. j. przez pletwę grzbietową *(R)*. Albowiem w tym przypadku *(F, F')* i odbyt wraz z ujściem moczowodu przebije się w tyle ciała regeneratu, i pletwa

grzbietowa zagnie się na tył ciała, ogonowej zaś nie będzie ani śladu. Przykład ten jest interesujący z tego względu, iż wynika zeń najoczywiściej, że, im większa część ciała zostaje usunięta, a więc, im na większą skalę odbywać się ma



Rys. 190. Schemat regeneracyi starszego zarodka pstrąga tęczowego; objaśnienie w tekście. (Wedł. J. Nusbauma)

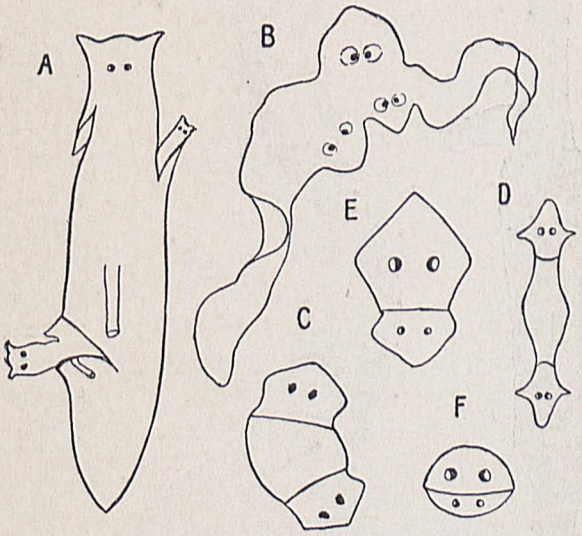
proces regeneracyjny, im większa zachodzi w ustroju utrata tkanek, które mają być odtworzone, w tem wyższym stopniu występuje heteromorfoza.

Ściśle związane ze zjawiskami regeneracyi heteromor-

ficznej są przypadki, kiedy zmiany wywołane w restytucyi przez pewne czynniki wewnętrzne (jak w ostatnio przytoczonym przykładzie wytwarzania czułka zamiast oka) albo też zewnętrzne (p. niżej), mają charakter potworności. Właściwie nie można wogóle przeprowadzić ścisłej granicy pomiędzy regeneracyą heteromorficzną a potwornościową, czyli teratologiczną, bo przecież skorupiak, posiadający zamiast oczu czułki, lub ryba bez płetwy ogonowej, z odbytem na tylnym końcu ciała i o ciele mocno skróconem, oraz tym podobne postacie mogą być zaliczone do kategoryi potworności. Zdarza się np., że regenerujący narząd odtwarza się w rozmiarach niezwykle wielkich — regeneracya hipertroficzna — lub, odwrotnie, w rozmiarach bardzo małych — regeneracya meiotroficzna — (np. niezupełna restytucya głowy u wstężnic), albo też w liczbie większej, niż normalna — supraregeneracya — kiedy np. zamiast jednej kończyny odradza się ich kilka, lub zamiast jednego palca odrasta ich więcej (polidaktylia), albo wreszcie zamiast jednej głowy — dwie głowy. Są to wszystko przypadki należące już właściwie do grupy zjawisk potwornościowych, nie dające się wszakże ściśle odróżnić od heteromorficznych. Dla przykładu przytoczymy kilka znanych powszechnie przypadków regeneracyi teratologicznej

Liczni autorowie (np. W. Voigt, Van Duyne, H. T. Morgan, Child, Bardeen, Hazen, Steinmann i inni) otrzymywali potworne postacie wypławków *(Planaridae)*, w przeróżny sposób przekrawając je lub nacinając; powstawały stąd osobniki dwugłowe, wielogłowe, dwu lub kilkoogonowe (rys. 191.). Wogóle u większości wirków, po przecięciu ich dokładnie wpoprzek, na przedniej powierzchni przyrannej regeneruje, jak wiemy, głowa, na tylnej ogon; ale nadto jeżeli z boku ciała wypławka wykonać głębokie nacięcie ukośne, z cypelków utworzonych przez nacięcie zwrócone ku przodowi zregenerują dodatkowe główki (którym zwykle później przybywają także własne ogonki), a z cypelków powstałych przez nacięcia zwrócone ukośnie ku tyłowi — dodatkowe ogony; w ten sposób można otrzymać osobniki o kilku głowach lub ogonach (rys. 191. A). Przez ukośne ścięcie

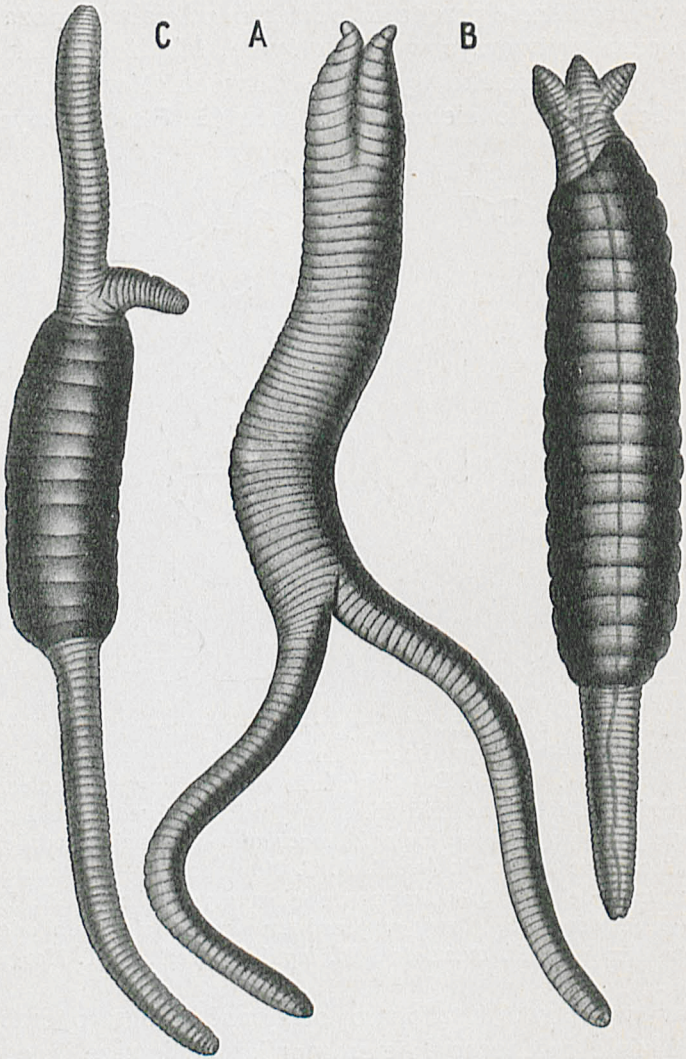
przedniego i tylnego brzegu w jakimś odcinku środkowym można wywołać powstanie dwóch głów, przedniej i tylnej (C), a w fragmencie przednim, odciętym od ciała tuż poza oczami, można wytworzyć w tyle główkę, tak iż osobnik składać się będzie niejako wyłącznie z dwóch głów, zwróconych w przeciwnych do siebie kierunkach (E, F). U różnych ga-



Rys. 191. Heteromorfozy przy restytucyi wypławków *(Planaridae)*. A—Przez trzy boczne nacięcia utworzyły się dwie głowy i ogon (wedł. W. Voigta). B — Powstanie dwóch głów po nacięciu ciała *Planaria torva* wzdłuż linii środkowej od tyłu (wedł. Van Duyne'a). C—Dwie głowy w odcinku ciała *Pl. maculata* o ukośnej przedniej i tylnej płaszczyźnie przekroju (wedł. H. T. Morgana). D — Powstanie głowy na przodzie i w tyle fragmentu ciała wypławka (wedł. Childa). E, F — Heteromorfoza głowy w przednim fragmencie ciała odciętym tuż poza oczami u *Pl. maculata* i *Pl. lugubris* (wedł. H. T. Morgana).

tunków wypławków zdołano otrzymać drogą operacyjną, przy udziale regeneracyi heteromorficznej, jeszcze innego rodzaju formy potworne. Np. Morgan przecinał wypławka *Planaria lugubris* wzdłuż linii środkowej od tyłu aż do okolicy oczu, a kiedy obie przecięte połowy zregenerowały brakujące im części, powstały potwory o jednej głowie i dwóch tułowiach.

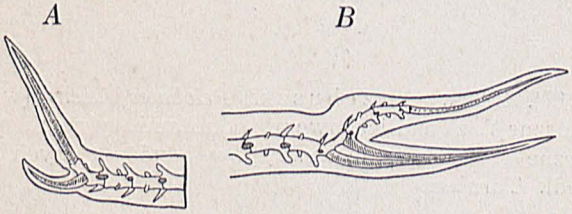
Korschelt wraz z uczniami swoimi przez pewne nacięcia regeneratów otrzymał supraregeneraty u dżdżownic



Rys. 192. A—Dżdżownica *Allolobophora subrubicunda*, zarodek z podwójną głową i dwoma ogonami. B — Dżdżownica *Helodrilus longus*, odcinek ciała z poza okolicy płciowej z potrójną głową i pojedyńczym regeneratem ogona. C — Dżdżownica *Helodrilus longus*, takiż odcinek z dwoma przednimi (heteromorficznymi) regeneratami ogona oraz tylnym regeneratem ogonowym. (Wedł. E. Korschelta)

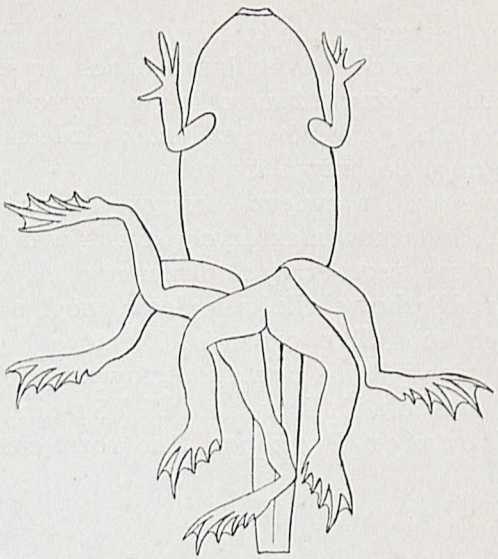
i innych skąposzczetów: regeneraty o dwóch lub kilku głowach, albo o dwóch lub kilku ogonach (rys. 192.). Takie supraregeneraty można też napotkać w przyrodzie, gdzie niewątpliwie powstają one również przez okaleczenia lub zranienia, w tym razie przypadkowe.

Podobnie też i u zwierząt kręgowych, przez nacinanie ciała wzdłuż zawiązków niektórych narządów u zarodka i następującą potem regeneracyę, otrzymano supraregeneraty: postacie o nadliczbowej ilości palców, nóg, o dwóch głowach, dwóch lub kilku ogonach. Niektóre z tych postaci miały charakter wybitnie potwornościowy. Szczególnie zasłużyli się na tem polu D. Barfurth, H. Spemann, zwłaszcza zaś G. Tornier. Przez podłużne rozcięcie embryonal-



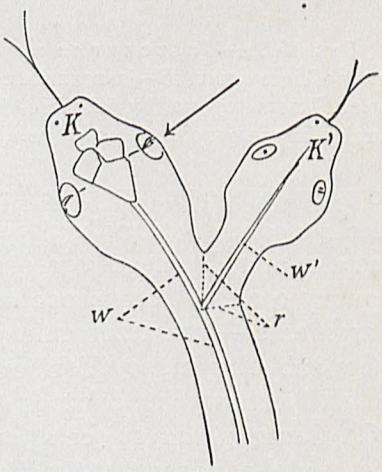
Rys. 193. *A*—Jaszczurka zwinka *(Lacerta agilis)* z podwójnym wierzchołkiem ogona, *B*—jaszczurka żyworodna *(L. vivipara)* z potrójnym wierzchołkiem ogona, w obrazie Röntgenowskim; w *B* oba dolne wierzchołki we wspólnej powłoce skórnej. (Wedł. Torniera)

nego zawiązka ogona u jaszczurki lub salamandry albo przez odcięcie ogona u zarodka i wykonanie ponownej rany na kikucie ogona dawnego udało się otrzymać jaszczurki i salamandry o rozwidlonym ogonie (rys. 193.). Przez odpowiednie zranienie — rozszczepienie podłużne zawiązków kończyn u larw żab otrzymano (Tornier) drogą supraregeneracyi żaby o nadliczbowych odnóżach przednich i tylnych (rys. 194. i 195.). Bardzo interesujące są supraregeneraty palców otrzymane podobną drogą u traszki (Tornier); przez nacinanie w pewien sposób zawiązków dłoni z palcami udało się osiągnąć postacie z ośmioma lub dziewięcioma palcami, zamiast pięciu lub sześciu. Również niezmiernie ciekawe są węże o dwóch głowach, otrzymane przez Torniera za pomocą od-



Rys. 194. Larwa grzebuszki *Pelobates fuscus* (widziana od strony brzusznej), z nadliczbowemi odnóżami tylnemi, powstałemi przez sztuczne rozszczepienie zawiązków odnóży tylnych u młodszej larwy. (Według Torniera)

195.



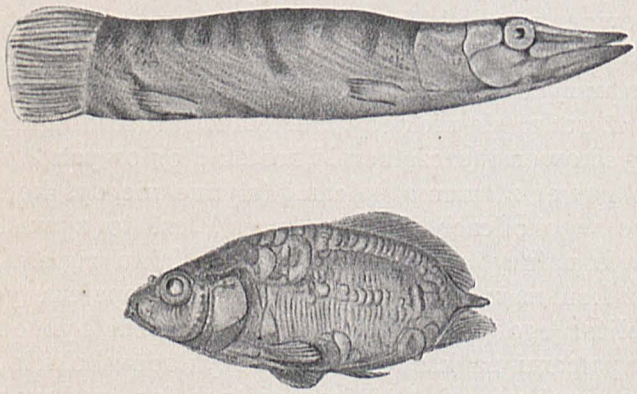
196.

Rys. 195. Żaba *(Rana esculenta)* z trzema przedniemi prawemi nogami, z których dwie powstały przez regeneracyę *(vgl, vgr)*, od strony brzusznej. (Według Torniera)

Rys. 196. Wąż z nadliczbowo zregenerowaną głową *(K')*, powstałą z rany przez przegięcie zawiązka embryonalnego; *K* — głowa normalna, *W*, *W'*—kręgosłup. (Według Torniera)

powiedniego zranienia zawiązka głowy we wczesnem stadyum zarodkowem i następującej potem regeneracyi (rys. 196.). Do potworności należą także często napotykane w przyrodzie okazy ryb, zwłaszcza młodych, pozbawione ogona lub z kikutem na końcu ciała (rys. 197.), potworności, które niewątpliwie powstały również drogą wysoce heteromorficznej regeneracyi, jak wynika z analizy tych zjawisk na podstawie wyżej opisanych doświadczeń moich.

Jak widzieliśmy już wyżej, regeneracya przebiega u różnych zwierząt w sposób rozmaity. Jeżeli porównamy bieg regeneracyi z biegiem rozwoju zarodkowego lub pozarodko-



Rys. 197. Potwory ryb napotkane w przyrodzie, a powstałe niewątpliwie wskutek regeneracyi heteromorficznej; wyżej szczupak, niżej karp. (Wedł. J. Nusbauma)

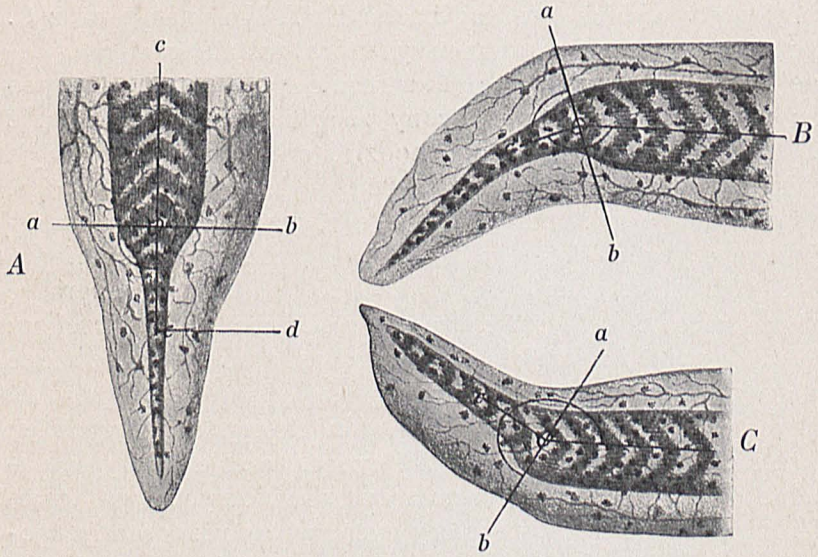
wego, znajdziemy, że w pewnych przypadkach oba sposoby powstawania nowych narządów w znacznej mierze zgadzają się z sobą, natomiast w innych napotykamy poważne różnice. Jeżeli regeneracya zachodzi według typu homogenetycznego, wówczas naogół zbliża się ona bardziej do normalnego zarodkowego lub pozarodkowego rozwoju, jeżeli jest heterogenetyczna, odstępuje odeń w większym lub mniejszym stopniu, jak widzieliśmy np. u wstężnic. Zgodność z rozwojem zarodkowym występuje wszędzie, gdzie procesy regeneracyjne przebiegają w granicach możliwości embryonalnej, gdzie z produktów pewnych listków zarodkowych powstają

te same tkanki lub narządy, co u zarodka. Wogóle, jeżeli regeneracya przebiega w sposób identyczny lub bardzo zbliżony do rozwoju zarodkowego, jak np. w wytwarzaniu się nowych odcinków ciała podczas rozwoju embryonalnego u pierścienic oraz przy regeneracyi tylnego odcinka ich ciała, albo przy restytucyi mózgu u różnych robaków, powstającego jako zgrubienie nabłonka skóry (ektodermy), podobnie jak w ontogenezie (J. Nusbaum, J. Nusbaum i M. Oxner, Iwanow i inni) — nazywamy ją embryomorficzną (embryomorfozą).

Nasuwa się zaś tutaj inne jeszcze pytanie natury pokrewnej. Wiemy, że w rozwoju zarodkowym występują czasami pewne twory, które snadnie wytłumaczyć można jako zjawiska atawistyczne, będące powrotem ku stosunkom rodowo starszych form zwierzęcych. Do nich należy np. przypadek, iż rodzą się niekiedy źrebięta z bardzo długiemi kostkami rysikowemi (szczątkami * kostek dłoniowych 2. i 4. palca) lub nawet z trzema palcami (słynne niegdyś konie trójpalcowe w okolicach Buenos Ayres). Jest to zjawisko niewątpliwie natury atawistycznej wobec faktu zupełnie pewnego, iż koń nasz pochodzi od postaci wielopalczastych oraz że najbliżsi jego przodkowie paleontologiczni byli opatrzeni trzema palcami na każdej nodze. Przykładów takich możnaby przytoczyć więcej. Otóż wobec tych faktów i wobec częstego podobieństwa regeneracyi do ontogenezy, niektórzy badacze, zwłaszcza E. Schultz oraz J. Nusbaum, zadali sobie pytanie, czy i podczas regeneracyi nie zachodzą czasami takie przejawy natury atawistycznej. Schultz nazywa to regeneracyą atawistyczną. Oto kilka przykładów. Badania Kesslera wykazały, że bardzo prawdopodobnie różne gatunki raka rosyjskiego, jak np. *Astacus fluviatilis*, *A. colchicus*, *A. Kessleri*, *A. pachypus*, pochodzą od *A. leptodactylus*, którego kleszcze różnią się dosyć wybitnie od kleszczy wszystkich innych form raka. Otóż Schultz przekonał się, iż u tych wszystkich gatunków regenerujące kleszcze otrzymują postać kleszczy, właściwych gatunkowi *A. leptodactylus*; a więc

* Jedyny dobrze rozwinięty palec konia, którego ostatni człon pokryty jest kopytem, to palec trzeci.

w regeneracyi zachodzi tu powrót — atawizm ku przodkom rodowym. Podobne zjawisko udało mi się również zauważyć u naszego raka rzecznego (1907). Przedtem jeszcze spostrzegł Fritz Müller, że u garneli *Atyoidea* wydłużone kleszcze, regenerując, wytwarzają kleszcze krótkie, krępe, a takie właśnie są właściwe rodzajowi pokrewnemu, lecz rodowo starszemu—*Caridina*.



Rys. 198. Regeneracya odciętego wierzchołka ogona larwy żabiej; *A*—cięcie dokładnie poprzeczne, *B* i *C*—cięcia ukośne; *ab*—kierunek cięcia, *cd*—oś podłużna. (Wedł. D. Barfurtha)

Zapoznawszy się z najbardziej interesującymi objawami regeneracyi oraz zmianami histologicznemi, które im towarzyszą, zwróćmy się z kolei do rozważenia niektórych praw rządzących temi zjawiskami.

Kierunek, w jakim rośnie stożek regeneracyjny i wogóle każdy regenerat, podlega znanemu w tym względzie t. zw. prawu Barfurtha, stwierdzonemu także przez wielu innych badaczy. Według tego prawa regenerat rośnie wogóle w kierunku prostopadłym do powierzchni przecięcia, czyli rany. Jeżeli u larwy żabiej odciąć tylny koniec ogona w kierunku dokładnie poprzecznym (rys. 198. *A*), regenerat

wyrośnie prostopadle do powierzchni przekroju, a więc w prostem przedłużeniu dawnego ogona. Jeżeli zaś koniec ogona odciąć ukośnie *(B, C)*, regenerat będzie rósł prostopadle do powstałej stąd ukośnej płaszczyzny przekroju, wskutek czego część nowopowstająca utworzy kąt rozwarty z dawną. Jest to zjawisko bardzo powszechne.

Wszelako w niektórych przypadkach, np. przy regeneracyi płetw rybich, według badań H. T. Morgana oraz C. Beiglówny, regenerat płetwy, która została odcięta ukośnie blizko nasady, z początku rośnie pod kątem, lecz po pewnym czasie z jednej strony zaczyna rosnąć silniej, niż z drugiej, dzięki czemu zachodzi stopniowa regulacya kierunku wzrostu, tak iż regenerująca płetwa, zrazu ukośna, wyprostowuje się. O częstości tego rodzaju regulacyi kształtów regeneratu, dokonywającej się przez nierównomierny jego rozrost, mogłem się przekonać, badając regeneracyę w pęczkach skrzel głowowych u niektórych wieloszczetów; jeżeli odcięto im części niejednakowe, skrzela pozbawione części znaczniejszej zregenerowały względnie prędzej, niż te, które straciły część mniejszą, a wskutek tego we wszystkich skrzelach po jednakowym mniej więcej czasie nastąpiło zupełne odrodzenie aż do rozmiarów pierwotnych. Jest to jeden z wielu objawów regulacyjnych, w tak różnorodny sposób występujących podczas regeneracyi, która sama przez się, jako suma wszystkich odnośnych objawów (kierunku, szybkości, zmian histologicznych) jest wielką regulacyą biologiczną.

Mówiąc o wzroście regulacyjnym, nie mogę tu pominąć interesującego zjawiska, zauważonego przez Przibrama podczas regeneracyi kleszczy u skorupiaków, a nazwanego regulacyą kompensacyjną, czyli dopełniającą. Tak u skorupiaków dziesięcionogów długoodwłokowych (np. rodzaju *Alpheus)*, jak i u krótkoodwłókowych krabów (np. u *Portunus)*, kleszcze jednej strony są bardzo często daleko silniej rozwinięte i większe, niż kleszcze strony przeciwnej. Otóż kiedy odcięto skorupiakowi wielkie kleszcze, zamiast nich odrodziły się małe, gdy kleszcze drugiej strony, całkiem nietknięte przez operacyę, poczęły w tymże

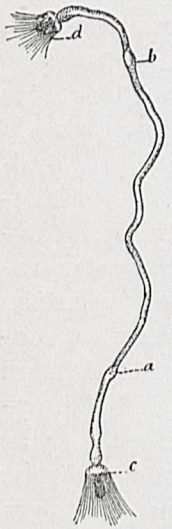
czasie rozrastać się bardzo energicznie, a w biegu dalszych linień przekształciły się na kleszcze wielkie. Jest to wzrost i regulacya kompensacyjna, dzięki której powiększający się narząd zastępuje czynnościowo narząd drugiej strony, usunięty, a potem zregenerowany w małych rozmiarach. Morgan, Zeleny i inni zauważyli podobne zjawiska i w innych przypadkach.

Szybkość wzrostu regeneratów była przedmiotem badań różnych autorów u rozmaitych zwierząt. Do szczególnie skrupulatnych pod tym względem należą poszukiwania H. T. Morgana i C. Beiglówny nad szybkością wzrostu pletw rybich, zwłaszcza ostatniej nad szybkością regeneracyi pletwy ogonowej u ryb*. Beiglówna mierzyła szybkość wzrostu regenerującej pletwy ogonowej u pstrąga, lina, sumka karłowatego, piskorza, ogółem u 250 okazów ryb, i zapomocą dokładnych pomiarów przyrostów oraz ich krzywych (wykreślonych w układzie spółrzędnych, z których odcięta wyrażała czas w tygodniach, rzędna — przeciętne przyrosty) usiłowała wysnuć ze swych spostrzeżeń pewne reguły ogólne. Okazało się, że najczęściej krzywa wyrażająca szybkość wzrostu zbliża się na początku i w końcu okresu wzrostu do odciętej, gdy pośrodku tego okresu wznosi się do góry i najbardziej od tej linii się oddala; innemi słowy: wzrost odbywa się z początku powoli, później przybiera tempo przyśpieszone, a wreszcie znów staje się coraz wolniejsze. Przebieg wzrostu regeneratu podlega więc temu samemu prawu, które rządzi także normalnym wzrostem zarodkowym lub pozarodkowym, jak wykazał Ostwald, a co rozpatrzyliśmy wyżej, na str. 234. Okazało się dalej, że, im młodsze są regenerujące osobniki, w tem silniejszym stopniu reguła ta występuje, u zupełnie zaś dorosłych szybkość wzrostu regeneratu zachodzi jednostajniej i równomierniej.

Badając zjawiska regeneracyi, uczeni zadali sobie także pytanie co do zdolności restytucyjnej obu końców, czyli bie-

* Praca Beiglówny była wykonana w lwowskim instytucie zoologicznym.

gunów odradzającego się odcinka. Jest to zagadnienie biegunowości w regeneracyi. Czy na przednim końcu fragmentu wyciętego ze środka ciała robaka zawsze odradza się koniec przedni, a na tylnym tylny, czy zatem oba bieguny odcinka, dajmy na to, pierścienicy lub wypławka są niejako w pewnem znaczeniu spolaryzowane? Czy spolaryzowanie owo ze względu na zdolność restytucyjną nie polega na tem, że przedni koniec ciała inną ma zdolność do regeneracyi, niż tylny, lub może jeden z końców ciała wcale nie jest zdolny do odradzania się? Oto szereg interesujących zagadnień, które usiłowano poznać bliżej.



Rys. 199. *Tubularia mesembryanthemum.* Fragment *ab*, wycięty ze środka ciała, wytwarza na obu końcach nowe polipy *(c, d); ab* — część dawna, *ac, bd* — regeneraty. (Wedł. J. Loeba.)

Stułbiopław *Tubularia mesembryanthemum* wytwarza normalnie na górnym końcu pnia ciało polipa; jeżeli ciało to odciąć, regeneruje tu ono niebawem. Ale jeżeli po odcięciu polipa pień, na którym on siedział, wsadzić do piasku (w wodzie morskiej) końcem ustnym (t. j. tym, na którym znajdował się polip), tak aby koniec przeciwustny swobodnie wznosił się do góry, wówczas na ostatnim wytworzy się polip — oba zatem bieguny pnia tubularyi, zależnie od warunków zewnętrznych, od osadzenia w gruncie, mogą regenerować ciało polipa. Jeżeli zaś odcinek pnia tak będzie umieszczony, że oba jego końce (rys. 199., *a* i *b)* swobodnie będą sterczały w wodzie, na obu powstaną polipy. Zjawisko to, zauważone przez Loeba, nazwano odwracalnością biegunową. Wszelako zdarza się ono tylko u zwierząt bardzo nizkiej organizacyi; już u robaków płaskich, np. u wstężnic, nigdy przód ciała nie regeneruje części, normalnie znajdujących się na biegunie tylnym, i, odwrotnie, nie wytwarza narządów lub części ciała, właściwych biegunowi przedniemu. Tu biegunowość jest nieodwracalna, lecz stała.

Nieodwracalność w tem się objawia, iż nietylko każdy odcinek ciała (np. Lineusa podzielonego cięciami poprzecznemi na liczne części) jest dokładnie spolaryzowany, t. j. na przodzie regeneruje głowę, a w tyle część ogonową, ale nadto u niektórych form, np. u szerokiej formy *L. ruber*, jak pamiętamy, przednie końce przeważnej części odcinków całkiem są niezdolne do regeneracyi, tylne zaś odznaczają się nią w wysokim stopniu, a więc fragment ze środka ciała regeneruje część ogonową, ale po zagojeniu się rany na przodzie nie odradza głowy (por. str. 308./9.). Tu więc mamy wybitny przykład polaryzacyi regeneracyjnej nietylko całego ciała, ale i każdego, chociażby najdrobniejszego odcinka.

Biegunowość przedniej i tylnej części ciała, czyli obu jego biegunów, daje się niekiedy zauważyć także przy obserwacyi szybkości restytucyi. Spostrzeżono to z całą dokładnością (J. Nusbaum i M. Oxner) podczas odradzania się np. wyżej wspomnianej wązkiej postaci *Lineus ruber*. Jeżeli ciało tej długiej a cienkiej wstężnicy potniemy na 8 do 12 lub nawet przeszło 20 części i zbadamy szybkość regeneracyi każdej oddzielnie, okaże się, iż odcinek pochodzący z samego środka ciała, a więc jednakowo oddalony od obu biegunów, wogóle fragment, zawierający ów środek ciała, regeneruje w tempie najszybszem, gdy tymczasem odcinki z okolic coraz bliższych głowowemu oraz ogonowemu końcowi odradzają się coraz powolniej — najwolniej części z okolic biegunowych, przedniej lub tylnej. Skoro zaś budowa wszystkich odcinków (jeśli pominiemy najbardziej przedni, zawierający mózg i narządy mózgowe, oraz najbardziej tylny, zawierający odbyt) jest w całej długości ciała robaka niemal identyczna, a pomimo to znaczne istnieją różnice co do szybkości regeneracyi odcinków ze środka ciała i z okolic bliższych obu biegunom, tedy różnice te są jedynie niejako funkcyą położenia danego fragmentu, jego oddalenia od biegunów ciała.

Podobnie jak w rozwoju zarodkowym lub pozarodkowym, tak i w przejawach restytucyi rozróżnić należy dwojakiego rodzaju czynniki: wewnętrzne, tkwiące w samym

ustroju, oraz zewnętrzne. Ostatnie, rzecz prosta, łatwiej określić i zanalizować, niż pierwsze, a budzą one szczególny interes.

W ostatnich latach, na podstawie różnych nowszych dociekań w dziedzinie mechaniki rozwojowej, C. Herbst zwrócił uwagę (1901) na olbrzymią doniosłość we wszelkich przejawach rozwojowych u zwierząt t. zw. podniet kształtujących *(formative Reize)*, t. j. podniet, pod których wpływem zachodzą zmiany morfologiczne. Podniety te odgrywają, naturalnie, bardzo doniosłą rolę również i w dziedzinie zjawisk regeneracyjnych. Ów wpływ kształtujący podniet zewnętrznych rozważyliśmy już w części wyżej, mówiąc o czynnikach rozwoju zarodkowego (str. 179. i d., 201.) Tu więc już tylko bardzo krótko zwrócimy uwagę czytelnika na niektóre, szczególnie ważne dla przejawów restytucyi. Przypomnijmy sobie, że obniżenie temperatury otoczenia działa na przebieg regeneracyi hamująco, podwyższenie — przyśpieszająco. Wiedział już o tem Spallanzani, a w nowszych czasach, prócz innych, wykazał to także D. Barfurth w badaniach swych nad regeneracyą płazów.

Szczególnie ciekawy jest wpływ promieni Röntgena, Becquerela oraz promieni radu. Ostatnie wpływają w wysokim stopniu hamująco nietylko na rozwój normalny (p. str. 204. i n.), ale i na regeneracyę. Schaper (1906) naświetlał promieniami radowymi traszkę, a później amputował jej nóżkę lub ogon; regeneracya rozpoczynała się wprawdzie, lecz niebawem zatrzymywała się, a zamiast niej następowały procesy degeneracyjne (zanikowe). Wszystkie trzy wyżej wymienione rodzaje promieni działają na rozrost tkanki regeneracyjnej hamująco, a powstrzymując wogóle rozrost tkanek, zwłaszcza nabłonków, powstrzymują też bujania rakowate i powodują zmniejszanie się tych złośliwych nowotworów; na tem polega wielka przyszłość stosowania rzeczonych promieni w leczeniu raka.

Prądy elektryczne niezbyt silne i przy nizkiem napięciu działają przyśpieszająco na regeneracyę, prądy silniejsze i o napięciu wyższem — hamująco, jak wykazał O. E. Frazer (1910). Związki chemiczne, jak widzieliśmy już wyżej,

również wywierają wpływ na regeneracyę. Według Herbsta, np. jony SO_4, znajdując się w środowisku, w którem żyje stułbiopław *Tubularia mesembryanthemum*, przyśpieszają przebieg regeneracyi.

Jako czynniki zewnętrzne działają także podniety kształtujące natury mechanicznej, przedewszystkiem okaleczenia lub amputacye, nie ulega bowiem wątpliwości, że samo zranienie jest podnietą, wyzwalającą początkowe zmiany, rozrost tkanki przyrannej i wdrożenie pierwszych, niejako przygotowawczych stadyów restytucyjnych.

Zanim przystąpimy do rozważenia rozmaitych poglądów na czynniki wewnętrzne ze stanowiska ogólniejszego, zastanówmy się nad jednym z nich, któremu w ostatnich latach poświęcono wiele uwagi. Mam na myśli wpływ układu nerwowego na przejawy regeneracyjne, wpływ, który pomimo dosyć sprzecznych w tym kierunku wyników badań, żadną miarą nie da się zaprzeczyć.

H. T. Morgan odcinał dżdżownicy pewną liczbę segmentów przednich ciała, które robak zawsze doskonale regenerował. Gdy atoli po odcięciu tych segmentów wyciął z brzusznej ścianki ciała pasek na linii środkowej wraz z częścią brzusznego łańcucha nerwowego, począwszy od powierzchni przyrannej ku tyłowi, tak, iż łańcuch nerwowy nie dochodził do powierzchni rany—odcięte segmenty nie odrodziły się; widocznie więc niezbędnym czynnikiem wewnętrznym jest tu obecność elementów nerwowych przy samej powierzchni rany, z której regenerat ma wyrosnąć. Podobne doświadczenia przeprowadziłem i ja nad wieloszczetem *Nereis diversicolor*. Po usunięciu pewnej części ogonowej ciała, w najbliższem sąsiedztwie rany wycinałem część tylną łańcucha nerwowego albo wypalałem ją zapomocą druta rozgrzanego do czerwoności, tak iż rdzeń kończył się daleko od tylnej powierzchni przyrannej; w rezultacie rana zasklepiała się w zupełności — z czego wynika, iż do zagojenia jej zbędną była obecność ośrodków nerwowych; ale regeneracya odciętych segmentów nie rozpoczynała się dopóty, dopóki zniszczona część łańcucha nerwowego nie odrastała aż do samej powierzchni przyrannej, poczem dopiero zaczynały się odra-

dzać usunięte odcinki. Oczywista więc, że do wdrożenia się procesów restytucyjnych niezbędne są w tych przypadkach pewne podniety wewnętrzne ze strony układu nerwowego. Są wprawdzie spostrzeżenia, sprzeczne z tym wnioskiem, a dotyczące zwierząt bezkręgowych. Według Bardeena, układ nerwowy wywiera wpływ na nowotworzenie się głowy u wypławka *(Planaria)*, Morgan wszakże wykazał, że i boczne części, nie zawierające nerwów, również mogą regenerować głowę. Według Childa, u wirka *Leptoplana* obecność zwojów mózgowych nie ma wpływu na odradzanie się ogonowej części ciała, lecz przedni koniec nie odradza się, jeżeli zwoje mózgowe zostaną usunięte. Zgodnie z badaniami mojemi i Oxnera u wstężnicy *Lineus ruber* przecięcie mózgu przeszkadza regeneracyi głowy. U skorupiaków po usunięciu wraz z okiem ocznego zwoju nerwowego rozwija się narząd podobny do czułka, zamiast oka (Herbst). Ostatecznie więc większość obserwacyi nad zwierzętami bezkręgowemi przemawia za wpływem układu nerwowego na restytucyę.

Co się tyczy kręgowców, to i tu są wprawdzie również pewne wyniki negatywne, większość wszakże badań przemawia za wpływem owego czynnika wewnętrznego, a nawet, jak się zdaje, właściwa regeneracya narządów pozostaje tu w ścisłej zależności od układu nerwowego. Po wycięciu u płazów ramieniowego splotu nerwowego kończyna przednia regeneruje wprawdzie, lecz bardzo powoli i niezupełnie, tworząc regenerat mocno uwsteczniony (R. Rubin). G. Wolff dowiódł zależności regeneracyi kończyny tylnej od systemu nerwowego u traszki. Goldfarb (1910) usiłował dowieść, że regeneracya odnóży u zwierzęcia traszkowatego *Diemyctylus viridescens* jest niezależna ani od ruchowych, ani od czuciowych włókien nerwowych. Jednakże F. K. Walter (1912) doszedł do wniosków odmiennych; twierdzi on, że regeneracya kończyny tylnej u traszek jest niemożliwa bez związku z układem nerwowym, a obecność odpowiednich zwojów rdzeniowych ma umożliwiać naturalny przebieg regeneracyi. Podobnie też przedtem jeszcze E. Godlewski wykazał, że obecność nieuszkodzonego rdzenia pacierzowego jest warunkiem normalnego przebiegu regeneracyi ogona u traszki.

Wewnętrzne czynniki regeneracyi są nam dotąd bardzo mało znane; obracamy się tu przeważnie w sferze przypuszczeń, bardzo zresztą interesujących.

Niektórzy, jak A. Weismann, twórca teoryi plazmy zarodkowej, przyjmują, że w jądrze zapłodnionego jaja, jako też w jądrach komórek powstałych z jego podziału — oprócz „plazmy zarodkowej", będącej substratem zwykłych właściwości dziedzicznych, przejawiających się podczas ontogenezy—zawarta jest jeszcze „dodatkowa plazma zarodkowa" *(Nebenkeimplasma)*, lub idioplazma regeneracyjna *(Regenerationsidioplasma)*, która w zwykłych warunkach pozostaje nieczynna, niby w zupełnem uśpieniu, lecz, gdy zachodzi potrzeba, pod wpływem jakiejś podniety, staje się czynną i powoduje rozwój nowych tkanek regeneratu. Jest to jak gdyby zapasowa plazma zarodkowa, wyładowująca się, że tak powiem, czynnościowo tylko wówczas, kiedy organizm ponosi stratę, którą drogą restytucyi musi powetować. W. Roux w sposób mniej więcej zgodny z Weismannem przypuszcza istnienie „obojętnej plazmy zarodkowej" *(indifferentes Keimplasma)*, która tkwi w ustroju w stanie „nierozwiniętym", zwłaszcza w komórkach, biorących udział w regeneracyi. Kiedy zaczyna się restytucya, owa „obojętna plazma zarodkowa" ma kombinować się w swych czynnościach ze zwykłą plazmą zarodkową ustroju, a wynikiem tego spółdziałania jest odtworzenie brakującej części w harmonii z całością. H. Driesch wychodzi ze stanowiska witalistycznego. Widząc, że w ustroju, zwłaszcza w t. zw. układach harmonijnie równomocnych (aequipotencyalnych), o których była mowa na str. 212., tkwi zdolność harmonijnego odtwarzania całości z części w sposób wysoce celowy, t. j. zmierzający do zupełnej harmonii owej całości, uczony ten sądzi, że regeneracya, jak i wszystkie inne zjawiska życiowe, jest władzą „autonomii witalistycznej", której każdy żywy ustrój podlega. Tę właściwość nazywa on, używając wyrażenia Arystotelesa, entelechią *(en to telos echen)*, ponieważ tkwi w niej z góry określony cel *(telos)*.

Rzecz prosta, że wszystkie te objaśnienia nie mogą nas zadowolić, ani bowiem obecność jakiejś zapasowej plazmy

zarodkowej, ani też entelechii empirycznie nie da się dowieść; są to przypuszczenia, a powiedziałbym, przypuszczenia o tyle niezadowalające, iż niepodobna ich poprzeć faktami, które są bezpośrednio z niemi związane. Zwłaszcza zaś nic nam zgoła nie tłumaczy „entelechia“, która dla biologa-empiryka jest równie pustym dźwiękiem, jak „siła życiowa“ witalistów 18. stulecia.

Pomimo wszystko musimy przypuścić „wewnętrzne“ czynniki restytucyi, jak i wogóle wszelkiego rozwoju; przyjąć je musimy już choćby dlatego, że różne ustroje, będące w zupełnie tych samych warunkach zewnętrznych, posiadają różne zdolności restytucyjne, a i sam przebieg regeneracyi bywa u nich odmienny. Do czynników wewnętrznych zaliczam swoiste cechy struktury oraz czynności fizyologiczne rozmaitych ustrojów, słowem, cały zespół ich właściwości biologicznych, będących dziedzicznie skrystalizowanym wynikiem długiej drogi rozwoju rodowego i rezultatem ustawicznego działania na ustroje warunków zewnętrznych oraz oddziaływania ustrojów na ostatnie.

Wewnętrzne, tkwiące w ustroju zdolności regeneracyjne ujawniają się pod wpływem podniety, którą ogólnie nazwać można podnietą restytucyjną. Na pytanie, co stanowi ów bodziec restytucyjny, różni autorowie rozmaicie usiłowali odpowiedzieć. Dla Driescha sam brak pewnej części ciała lub pewnego narządu ma być podnietą wyzwalającą czynniki regeneracyjne. Według innych, przez usunięcie jakiejś części ciała wydalamy tkanki, które pochłaniały pewne substancye twórcze, wytwarzane przez sąsiednie narządy, a wskutek braku tych tkanek substancye owe zbierają się na powierzchni przyrannej, wyzwalając czynniki restytucyjne—pogląd zresztą mało prawdopodobny.

E. Godlewski (1911), analizując podniety restytucyjne, rozróżnia dwa momenty: utworzenie się zawiązka regeneratu i jego przeróbkę. Utworzenie się zawiązka regeneratu wywołuje, jego zdaniem, podnieta, wpływająca na całość organizmu. Co się zaś tyczy drugiego momentu, Godlewski widzi tu wielką analogię do przejawów ontogenetycznych, czyli zarodkowych. J. Loeb bowiem wykazał, że jednem

z najbardziej zasadniczych zjawisk w pierwszych fazach ontogenezy jest rozwój w komórkach substancyi jądrowej kosztem protoplazmy, która częściowo przeistacza się na istotę jądrową, to samo zaś, jak wykazał Godlewski, zachodzi w ciągu owej drugiej fazy regeneracyi—stąd analogia obu zjawisk.

Najbardziej, zdaniem mojem, trafna jest myśl Childa, który słusznie zwraca uwagę na olbrzymie znaczenie biologiczne wzajemnej spółzależności, spółczynności, czyli korelacyi części ciała i narządów. Otóż wskutek usunięcia pewnej części ciała lub jakiegoś narządu korelacye owe ulegają zakłóceniu, i to stanowi podnietę wyzwalającą czynniki regeneracyjne. Sądzę, że regeneracya jest szeregiem bardzo złożonych reakcyi zranionego ustroju na zewnętrzne i wewnętrzne podniety, na czynniki działające zzewnątrz oraz tkwiące w samym ustroju, czynniki natury nader różnorodnej, których część tylko znamy, a których bliższe poznanie jest jeszcze zadaniem przyszłych dociekań.

ROZDZIAŁ TRZYNASTY.

Transplantacya, czyli przeszczepianie.

Transplantacya to dziedzina ściśle pokrewna zjawiskom regeneracyi. Przy transplantacyi goi się rana, przeszczepiony narząd zrasta się z sąsiednimi, bujają stykające się z sobą tkanki, a wszystkie te zjawiska, jak wiemy, towarzyszą także restytucyi. Nadto liczne zagadnienia z dziedziny przeszczepiania wiążą się z różnymi problematami embryologii ogólnej.

Przeszczepianie znane jest oddawna u roślin; tutaj ma ono doniosłe znaczenie praktyczne, albowiem przez przeniesienie na „dziczkę“ przeszczepu z okazu „szlachetnego“ pierwszą możemy „uszlachetnić“. Znakomitą pracę o różnych sposobach i metodach szczepienia u roślin oraz ich wynikach ogłosił w nowszych czasach słynny botanik H. Vöchting (1892).

Badania nad transplantacyą śród zwierząt, z wyjątkiem przypadków przeszczepiania skóry lub kawałków kości, oddawna już stosowanych w celach chirurgicznych u człowieka i zwierząt domowych, należą wogóle do dziedziny dociekań ostatniej doby. Rozróżniamy trzy główne rodzaje transplantacyi: 1° autoplastyczną, czyli przeszczepianie w obrębie jednego osobnika, 2° homeoplastyczną — w obrębie różnych osobników tego samego gatunku, i wreszcie 3° heteroplastyczną, czyli łączenie części ciała należących do osobników różnych gatunków i wogóle różnych form. Przykłady tych trzech różnych rodzajów przeszczepiania poznamy niżej. Zależnie znów od tego, czy transplantacya doty-

czy jaj, zarodków lub postaci młodocianych, czy też form zupełnie dorosłych, rozróżniamy też transplantacyę embryonalną oraz przeszczepianie na osobnikach dorosłych.

Do kategoryi transplantacyi zarodkowej należą przypadki łączenia oddzielnych jaj jednego osobnika (jest to więc zarazem transplantacya autoplastyczna) i powstawania z nich zarodków olbrzymich lub olbrzymich osobników. Nad sprawą tą nie będziemy się tu zatrzymywali, poznaliśmy bowiem już wyżej odnośne spostrzeżenia Sali, zur Strassena, Miecznikowa, Herbsta, Morgana, Driescha, Nusbauma i Oxnera nad t. zw. diovogonią i poliovogonią (p. str. 227. i n.).

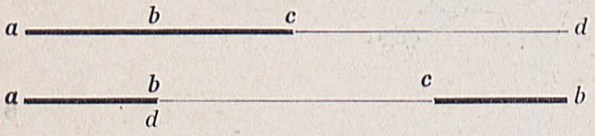
O transplantacyi starszych (niż blastula) zarodków przełomowe prace ogłosili G. Born (1897.), a po nim Harrison, Morgan, Spemann, Braus i inni. Okazało się, że u embryonów płazich przeszczepione części ciała wczesnych stadyów rozwojowych zachowują swe dawne właściwości na obcem podłożu, co ma wielkie znaczenie ogólne, wskazuje bowiem, że w tych częściach ciała zarodka, jeszcze niezupełnie zróżnicowanych, tkwią dziedziczne zawiązki tworów, jakie w przyszłości mają się z nich rozwinąć. Zwłaszcza Spemann udoskonalił w ostatnich latach metody techniczne tego rodzaju doświadczeń, obmyśliwszy delikatne, nader misterne igły szklane, zapomocą których można wykonywać związane z doświadczeniami operacye, wycinać drobniutkie części ciała zarodków i przenosić je, czyli przeszczepiać na inne miejsca ciała. Tak np. Braus wycinał młodziutkim larwom ropuch zawiązek odnóża przedniego w postaci drobnego pączka i wszczepiał go do sztucznie wykonanej ranki w jakiemkolwiek innem miejscu, np. na głowie lub w tyle ciała, innej larwy tegoż wieku. Pączek nietylko się przyjmował, ale, zachowując dziedzicznie tkwiące w nim zawiązki, rozwijał się w odnóże całkowite, w miarę przeobrażania się larwy, na którą był przeszczepiony. W ten sposób powstawały ropuchy z dodatkową nogą na głowie (rys. 200.) lub z dodatkową nogą w tyle ciała, pomiędzy nasadami zwykłych nóg tylnych parzystych, i t. p.

Nader interesujące doświadczenia wykonane zostały na różnych płazach przez Spemanna, Lewisa, Schapera,

Mencla, Levy'ego i innych nad transplantacyą zawiązków embryonalnych oka. Przypomnijmy sobie, że oko rozwija się z kilku genetycznie różnych zawiązków: z embryonalnego mózgu wyrasta pęcherz oczny — zawiązek nerwu wzrokowego oraz siatkówki, a naprzeciw niego zewnętrzny listek zarodkowy tworzy wpuklenie, z którego, po oddzieleniu się od podłoża, powstaje soczewka. Otóż okazuje się, że zawiązek soczewki nie jest predysponowany lokalnie w skórze zarodka (w ektodermie), lecz że soczewka rozwija się w korelacyi z pęcherzem ocznym, którego zetknięcie ze skórą wywołuje w ostatniej szereg zmian prowadzących do powstania soczewki—fakt niezmiernie ważny dla zrozumienia mechaniki przejawów zarodkowych. Między innymi dowiódł tego doświadczalnie Lewis w sposób następujący. Wyciął zarodkowi żaby błotnej *(Rana palustris)* kawałek skóry z głowy, i na to miejsce przeszczepił kawałek skóry z odwłoka larwy żaby leśnej *(Rana silvatica)*. A kiedy u larwy żaby błotnej rozwinął się pęcherz oczny i zetknął z owym transplantatem skóry, pochodzącym z odwłoka, a więc nie zawierającym zawiązków dziedzicznych do wytwarzania soczewki, w miejscu zetknięcia powstało wpuklenie, które oddzieliło się od skóry i całkiem normalnie rozwinęło w soczewkę. Natomiast w okolicy ścianki mózgu zarodkowego, z której powstają pęcherze oczne, tkwią zawiązki dziedziczne do wytworzenia tych narządów. Dowodzą tego doświadczenia Spemanna, któremu zapomocą subtelnych igieł szklanych udało się wyciąć drobną część zawiązka mózgowego u zarodka traszki, bardzo wczesnego stadyum rozwoju, z oko-

Rys. 200. Larwa kumki *(Bombinator)* przy końcu przeobrażenia, z odnóżami i ogonem oraz z obcą nogą przednią *(ivE)* przeszczepioną na głowę; *nvE*, *nhE*—normalne przednie i tylne kończyny. (Wedł. H. Brausa.)

licy, z której normalnie powstaje pęcherz oczny; z części tej, przeszczepionej pod skórę do zupełnie innej okolicy ciała, rozwinął się pęcherz oczny, a ponad nim ze skóry powstała w tem miejscu soczewka. Na tymże materyale wykonał nadto Spemann następujący eksperyment: przednią część ściany bardzo wczesnego zawiązka mózgowego (w stadyum t. zw. płytki rdzeniowej) pozostawiwszy nietkniętą, część tylną wraz z dalszą okolicą tegoż zawiązka wykroił i napowrót przeszczepił w to samo miejsce, lecz w kierunku wprost odwrotnym. Doświadczenie to ilustruje rysunek 201., w którym linia *abc* (u góry) wyobraża część ścianki mózgowej, zawierającą zawiązek pęcherza ocznego, jej przednia połowa *ab* — część tegoż zawiązka pozostawioną w miejscu (u dołu), linia od *b* do *d* — część wyciętą i ułożoną w tem samem miejscu w kierunku wprost odwrotnym; tylna połowa części *abc* — część *bc* przypada teraz w tyle, oddzielona od przed-



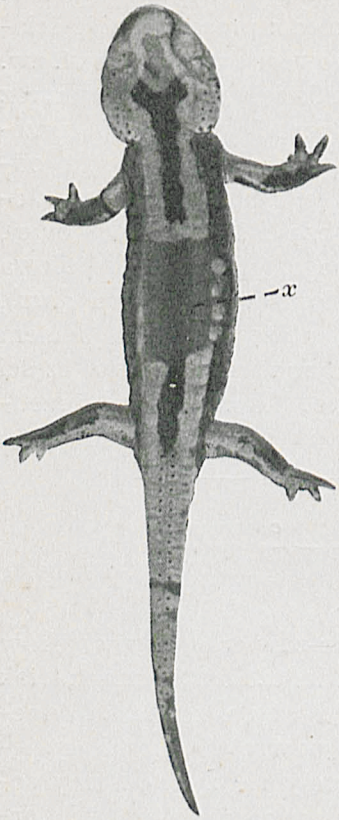
Rys. 201.

niej *ab* częścią ścianki mózgowej, nie zawierającą zawiązków dla pęcherzy ocznych. Otóż w doświadczeniu Spemanna tak z części *ab*, pozostawionej nietkniętą, jak i z zawiązka tylnego *bc*, wyciętego i przeszczepionego odwrotnie, powstały pęcherze oczne, a ponad nimi rozwinęły się z ektodermy soczewki. W ten sposób utworzyły się u zarodka w tyle normalnej przedniej pary oczu — para tylna, nadliczbowa.

Podobne doświadczenia wykonywano także nad zawiązkami narządu węchowego lub słuchowego u zarodków żaby i traszki (Bell, O. Levy). Okazało się, że i tutaj bardzo wczesne zawiązki owe, przeszczepione do innych okolic ciała zarodka, rozwijały się w narządy, które normalnie powstawać z nich zwykły na miejscach właściwych. Tego rodzaju eksperymenty są niezmiernie subtelne, wymagają wielkiej wprawy, cierpliwości i zręczności ze strony badacza, ale wyniki ich przedstawiają wielki interes naukowy.

Powyższe doświadczenia polegały na tem, że transplantowano wczesne, ale złożone zawiązki narządów i docieka-

202.



203.

Rys. 202. Salamandra z czarną łatą na grzbiecie *(x)*, powstałą z części skóry, przeszczepionej z brzucha na grzbiet, kiedy larwa miała jeszcze skórę bezbarwną.

Rys. 203. Salamandra z łatą o plamistem ubarwieniu amblystomy *(x)*, powstałą wskutek tego, iż larwie salamandry przeszczepiono na grzbiet kawałek skóry axolotla, jeszcze bezbarwnej. (Oba rysunki wedł. oryg. fotogr. R. Weigla.)

no dalszego ich przeobrażania się na obcem podłożu. Z tegoż stanowiska wykonał szereg bardzo interesujących doświadczeń R. Weigl w pracowni lwowskiego instytutu zoo-

logicznego, zwracając jednak uwagę na zawiązki możliwie proste. Wiadomo, iż bardzo młode larwy traszek, salamander lub axolotlów nie mają na skórze plam, właściwych ustrojom dorosłym, i że wogóle skóra ich jest mało pigmentowana, a barwik jest ułożony zupełnie inaczej, niż u form dorosłych. Weigl zadał sobie pytanie, czy w skórze, a właściwie naskórku młodych larw przyszłe stosunki ubarwienia są lokalnie i dziedzicznie już predysponowane i czy rozwój barwika jest pewnego rodzaju „samoróżnicowaniem“, niezależnem od podłoża i od korelacyi z innemi zmianami, zachodzącemi w danym okazie podczas metamorfozy. Przeszczepiał więc kawałki skóry z brzucha larwy salamandry na grzbiet i odwrotnie; otóż, gdy zwierzę przeobraziło się, przeszczep z brzucha umieszczony na grzbiecie był czarny — jak brzuch salamandry dorosłej (rys. 202.), a przeszczep z grzbietu przeniesiony na brzuch stawał się plamistym — jak grzbiet salamandry dorosłej. U odmian salamander, których żółto-pomarańczowe plamy są ułożone w pasy podłużne, Weigl wycinał larwom bezbarwny jeszcze płat podłużny skóry i przeszczepiał go w kierunku poprzecznym. Po przeobrażeniu się larwy młoda salamandra posiadała na grzbiecie poprzeczne żółte pasy. Dalej, Weigl wycinał kawałki skóry z młodziutkich larw axolotla i przeszczepiał je na młode larwy salamander. Skóra axolotla, będąc na zupełnie obcem podłożu (transplantacya heteroplastyczna), przeszła swój własny, dziedzicznie w niej tkwiący proces przeobrażenia, i na salamandrze wystąpiło w przeszczepie ubarwienie obce, właściwe amblystomie, t. j. przeobrażonej postaci axolotla (rys. 203.). Okazało się także, że skóra przeszczepiona zachowuje nadto właściwą sobie szybkość wzrostu: młode axolotle rosną wogóle znacznie prędzej, niż salamandry, a oto, według skrupulatnych pomiarów Weigla, transplantat skóry larwy axolotla na ciele larwy salamandry rósł prędzej, aniżeli odpowiadający mu wycinek skóry salamandry. Doświadczenia te dowodzą samoróżnicowania się skóry larwy pod względem ubarwienia i niezależności dyferencyacyi zawiązków dziedzicznych ani od podłoża, ani od zmian w sąsiednich częściach ustroju.

Opiszemy tu niektóre szczególnie interesujące przykłady transplantacyi u form młodych i dorosłych.

Bardzo dogodny i ulubiony przedmiot w dziedzinie badań transplantacyjnych stanowi stułbia wód słodkich. Dawniej już Trembley, a w nowszych czasach Wetzel, Zoja, Peebles, King i inni wykonali na tym materyale szereg bardzo interesujących doświadczeń. Jeżeli cewkowate ciało hydry potniemy na kilka części, wszystkie nadziejemy na szczecinkę, niby oś wspólną, i fragmenty zbliżymy do siebie, zrosną się one niebawem i utworzą znów jednolite ciało stułbi. Zlewające się w całość odcinki mogą pochodzić z jednego lub różnych osobników, a, co najciekawsze, można je przykładać do siebie nie tymi biegunami, jakimi stykają się w ustroju normalnym, lecz wprost odwrotnymi. Można odciąć przednią, czyli głowową połowę ciała (z ustami i wieńcem czułków) i przyłożyć do niej tylną odwróconą, tak aby tylny koniec ostatniej był skierowany do przodu — pomimo to obie utworzą normalny ustrój całkowity. Od dwóch osobników można odciąć przednie połowy ciała i obie przyłożyć do siebie biegunami przeciwustnymi, a kiedy się zrosną, otrzymamy zwierzę całkowite o dwóch głowach (t. j. ustach otoczonych wieńcem czułków)—przedniej i tylnej; gdy z kolei jedną z głów odetniemy, zamiast niej utworzy się stopka, czyli tylna część ciała, i powstanie okaz normalny. Niejednokrotnie wprawdzie takie dwie zrośnięte połowy, połączone nienormalnymi biegunami, usiłują się rozerwać, ale bardzo często owo przeciwieństwo biegunów zostaje niejako przezwyciężone, a stułbia złożona z takich komponentów żyje doskonale i rozmnaża się. Zobaczymy, że u zwierząt wyższych takie zespolenie dwóch połów ciała biegunami nienormalnymi najczęściej albo nie udaje się wcale, albo zwierzę zapomocą pewnych regulacyi usiłuje je pokonać.

Doskonale udawały się także transplantacye całych kawałów ciała i zrosty ich w całość u wypławków, zwłaszcza według badań H. T. Morgana.

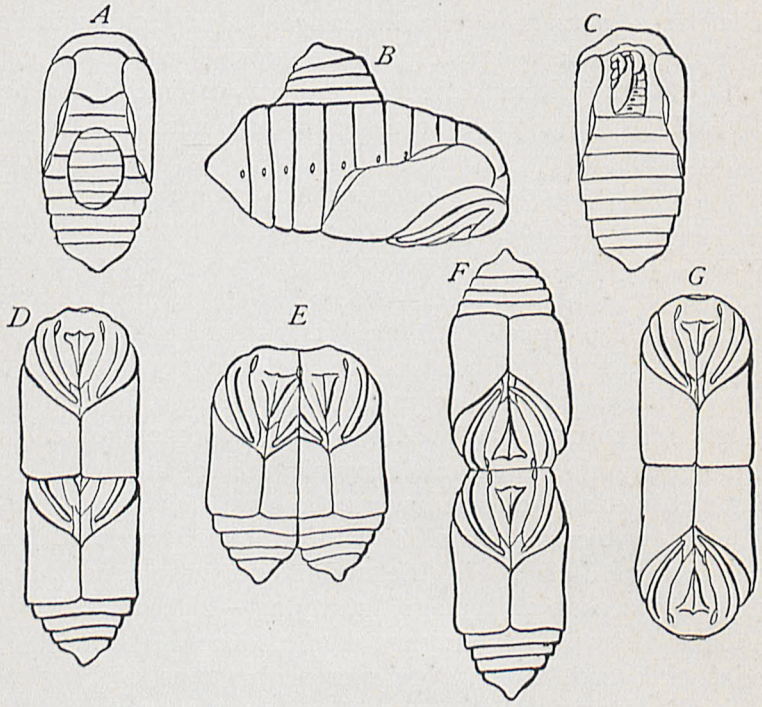
Nietrudno też przeszczepiać całe części ciała u dżdżownic *(Lumbricidae)*, według badań E. Korschelta, Joesta,

Rabesa i innych. Doświadczenia wykonywano tu w ten sposób, że części ciała dżdżownic rozciętych wpoprzek zszywano powierzchniami przyrannemi zapomocą bardzo delikatnych zakrzywionych igieł (używanych do szycia ran w chirurgji), któremi nakładano ligatury. Tak zszyte kawałki ciała już po kilku dniach zrastały się w całość, przyczem zachodził zrost narządów jednoimiennych, a więc skóra i mięśnie jednego odcinka zrastały się ze skórą i mięśniami drugiego, jelito z jelitem, łańcuch nerwowy z łańcuchem nerwowym, naczynia krwionośne jednego z temiż narządami drugiego. Tą drogą łączono z sobą części ciała jednego okazu, np. część głowową z ogonową, usuwając zupełnie środek ciała, wskutek czego otrzymywano mocno skrócone osobniki, które pomimo to doskonale żyły (przeszczepienie autoplastyczne). Łączono także części ciała różnych okazów dżdżownic tego samego gatunku (transplantacya homeoplastyczna), a nawet odcinki pochodzące z różnych gatunków (transplantacya heteroplastyczna); wszystkie doskonale się zrastały i jako całość żyły. Zszywano też poszczególne fragmenty różnymi biegunami, innymi, niż te, którymi łączą się normalnie, a najczęściej zwierzęta powstałe z takich składników żyły bardzo długo. Z jednego okazu wycinano np. środkową część ciała i jej biegun przedni zespalano z tylną częścią tegoż osobnika, biegun zaś tylny — z tylną częścią innego. W ten sposób otrzymywano dżdżownicę złożoną ze środka ciała zrośniętego z dwoma ogonami na obu końcach i nie mającą głowy. Ponieważ zaś dżdżownice mogą żyć bardzo długo bez pokarmu, więc i te bezgłowe okazy żyły całymi miesiącami, a nawet prawie rok.

Wszelako niekiedy osobnik powstały z części połączonych nienaturalnymi biegunami, podobnie jak u stułbi, usiłuje przeciwdziałać tego rodzaju zespoleniu. Kiedy Joest połączył dwa odcinki ogonowe dżdżownicy *Allolobophora terrestris*, każdy w miejscu zrośnięcia zregenerował główkę, czyli każdy partner ogonowy zregenerował brakującą mu część (głowową). Zdaje się, że takie twory główkowe występowały wówczas, kiedy przecięte końce brzusznych układów nerwowych obu składników nie zrastały się z sobą,

lecz w miejscach zespolenia pozostawały wolne. Gdyby tak było istotnie, stanowiłoby to nowy dowód wpływu układu nerwowego na sprawy regulacyjne.

Z innych doświadczeń nad transplantacyą zwierząt bezkręgowych na szczególną uwagę zasługują słynne badania



Rys. 204. Transplantacye poczwarek motyli. *A* — Przeszczepienie części skóry z odwłoka poczwarki na odwłok innej. *B* — Przeszczepienie odwłoka *Philosamia cynthia* na grzbiet *Samia cecropia*, *C*—przedniobocznej części ciała *Callosamia promethea* na grzbiet tułowia *S. cecropia*. *D*—T. zw. tandemowe połączenie różnoimiennymi biegunami; *E*—połączenie boczne; *F*—połączenie ustnymi, *G*—przeciwustnymi biegunami. (Wedł. H. E. Cramptona.)

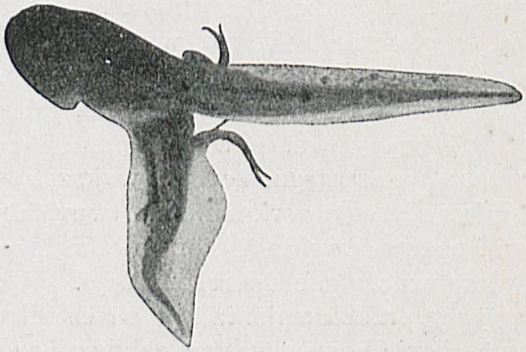
H. E. Cramptona (1900). Biolog ten przecinał w różnych miejscach poczwarki motyli tego samego lub różnych gatunków (transplantacya homeoplastyczna, względnie heteroplastyczna), a, złożywszy odcinki powierzchniami przyrannemi, oblewał je w miejscu zetknięcia płynną parafiną topliwą przy

50° C., aby je w ten sposób utrzymać przy sobie. Części składowe, zależnie od tego, jak była wykonana operacya i jak ułożono je względem siebie, zrastały się głowami, ogonami, bokami ciała, albo też część ogonowa jednej poczwarki zrastała się z częścią głowową innej (t. zw. połączenie tandemowe) i t. d. (rys. 204.). A co ciekawsza, po przeobrażeniu się poczwarek otrzymano stąd motyle zrośnięte w najrozmaitszy sposób: głowami, ogonami, bokami ciała i t. d. Brak nam w tej dziedzinie dokładniejszych badań histologicznych, zdaje się jednak, jak sądził Crampton, że zrost poczwarek odbywał się tu głównie, jeśli nie wyłącznie, za pośrednictwem skóry. Według mego wszakże przekonania, nie jest wyłączone, że, podobnie jak u dżdżownic, może tu zachodzić zrost wzajemny nawet pewnych narządów wewnętrznych, zwłaszcza wobec tego, że, jak wykazały skrupulatne badania J. Hirschlera wykonane w lwowskim instytucie zoologicznym, ciało poczwarek, którym odcięto pewną liczbę segmentów, jest uzdolnione do regeneracyi.

Co się tyczy przeszczepiania całych części ciała i wzajemnego zrastania się komponentów, zawierających różne narządy, u kręgowców, bardzo słynne i jedne z pierwszych były w tym kierunku badania G. Borna (1894—1897) nad larwami różnych płazów, badania potwierdzone później i rozszerzone przez wielu innych biologów, zwłaszcza przez Harrisona, Lewisa, Morgana i Spemanna. Born używał do swych badań młodziutkich larw żabich (żaby zielonej — *Rana esculenta* — i kumki — *Bombinator igneus)*, mających zaledwie kilka milimetrów długości, a, przecinając je oraz układając ranami jedne obok drugich, osiągał zrost zupełny głowami, ogonami, brzuchami, i to w najrozmaitszych kierunkach (rys. 205., 206.), przyczem najczęściej następował zrost odpowiednich narządów wewnętrznych obu partnerów, zawiązki jednakowych narządów jak gdyby wyszukiwały się wzajemnie.

Bornowi, a później także Harrisonowi i innym, udało się otrzymać zrosty kijanek nietylko tego samego (transplantacya homeoplastyczna), ale i zupełnie różnych gatunków (tr. heteroplastyczna), np. żaby zielonej *(R. esculenta)* z żabą

polną *(R. arvalis)* lub płową *(R. fusca)* i t. p. Istota powstała z takich odmiennych gatunkowo komponentów rośnie i rozwija się normalnie. Harrison otrzymał między innemi zrosty głowowej części ciała kijanki żaby leśnej *(Rana silvatica)* z ogonową żaby błotnej *(Rana palustris);* kijanki te rozrosły się, dojrzały, a nawet przeobraziły, i w ten sposób powstały żaby, złożone z przodu z odcinka jednego gatunku, w tyle — drugiego. O tem, że oba odcinki takich kija-



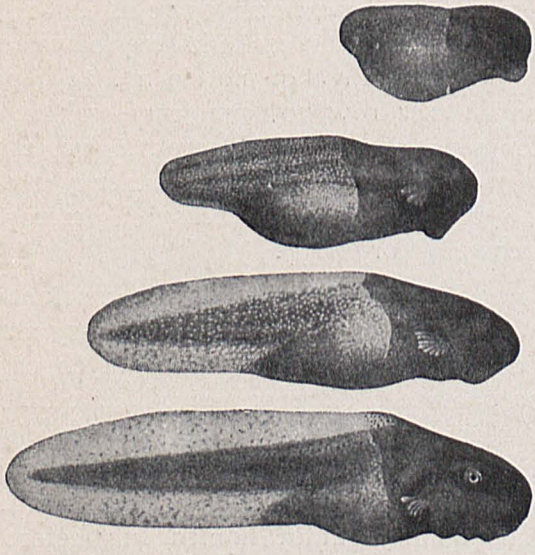
Rys. 205. Tylny odcinek ciała larwy *Rana esculenta*, przeszczepiony na brzuch innej larwy. (Wedł. G. Borna.)

Rys. 206. Połączenie dwóch larw *R. esculenta* brzusznemi powierzchniami ciała. (Wedł. G. Borna.)

nek zachowały zupełną samodzielność pod względem twórczym (regeneracyjnym), wspomnieliśmy już w t. I. (str. 265.), przytaczając doświadczenia H. T. Morgana (rys. 207.). Otrzymano nawet (Born) zrosty larw należących do różnych rodzajów, np. żaby zielonej i ropuszki kumki *(Bombinator igneus)*, ale te nie żyły długo. Niezmiernie zaś trudno otrzymać zrosty kijanek, które do różnych należą rodzin, np.

żab i traszek, a komponenty takie, o ile zrastają się w całość, żyją zaledwie jeden lub dwa dni.

Zrosty całych osobników, czyli transplantacyę parabiotyczną (parabiozę), próbowano w ostatnich latach otrzymać nawet u ssaków, u myszy, szczurów, królików, psów, i osiągnięto w tym kierunku dosyć zadowalające rezultaty (Sauerbruch, Heyde, Jehn, Forschbach, Morpurgo, Goldmann). Najlepiej udawały się te doświadczenia z okazami



Rys. 207. Sztucznie wytworzone larwy żab, złożone na przodzie z odcinka żaby leśnej *(Rana silvatica)*, w tyle z odcinka żaby błotnej *(R. palustris)*, różnego wieku. (Wedł. Harrisona z Goldschmidta)

młodymi, jednakowego wieku, jednego pomiotu, tej samej płci, jakkolwiek pomyślne wyniki osiągano także niekiedy z osobnikami różnych pomiotów, różnego wieku, różnej płci; zawsze jednak nieodzownym warunkiem pomyślnego przebiegu doświadczenia było, aby zwierzęta łączone parabiotycznie należały do jednego gatunku. Parabionty zespalano za pośrednictwem jam ciała, względnie przewodów pokarmowych lub nerek. Przez injekcye barwikowe dowiedziono,

że łączą się tu z sobą również naczynia limfatyczne i krwionośne, lecz w stopniu niezbyt wysokim. Osobniki zespolone parabiotycznie utrzymywano przy życiu przez kilka miesięcy, lecz nigdy znacznie dłużej, przyczem dotąd nie udało się wykazać przyczyny śmierci; prawdopodobnie swoista przemiana materyi jednego osobnika szkodliwie działała na drugi. Często jeden z młodych parabiontów rósł o wiele energiczniej, niż drugi, który ulegał stopniowemu wynędznieniu (kaheksyi) i był niejako wyzyskiwany przez swego partnera. Pod względem fizyologicznym zasługuje na uwagę, iż u komponentów jednego pomiotu zachodzi często wzajemne przystosowanie czynności. Przekonano się np., że u parabiotycznie połączonych szczurów po usunięciu nerek u jednego następował kompensacyjny rozwój nerek u drugiego; przystosowanie było wszakże niezupełne: partner pozbawiony nerek uległ po pewnym czasie kaheksyi i przerostowi lewej komory sercowej (Morpurgo).

Dotychczas mówiliśmy głównie o transplantacyi całych części ciała, ale bez porównania obszerniejszy materyał faktyczny dotyczy przeszczepiania poszczególnych narządów lub ich części na podłoże bądź jednakowe, bądź odmienne u tego samego lub różnych osobników albo też różnych gatunków. Ta dziedzina nauki o transplantacyi już przez to jest bardzo obszerna, iż znajduje wielkie zastosowanie w chirurgii.

Do transplantacyi auto, homeo lub heteroplastycznej używano najrozmaitszych narządów; przeszczepiano skórę, kości, chrząstki, zęby, kawałki mięśni, ścięgien, wiązadeł, naczyń, nerwów, odcinki różnych gruczołów lub całe gruczoły, jajniki, jądra, kawałki nerek, całe nerki, nadnercza, części przewodu pokarmowego i t. d. Z tej dziedziny przytoczymy tylko niektóre, najbardziej interesujące spostrzeżenia.

Znana jest w chirurgii metoda t. zw. rhinoplastyki, kiedy po operacyi na nosie transplantuje się na ranę skórę z innych miejsc ciała, np. z czoła lub ramienia, pozostawiając przeszczep zapomocą t. zw. mostka w bezpośrednim związku z dawnem podłożem (którego naczynia krwionośne służą do odżywiania przeszczepu). Stosując metodę indyjską, wycina się

płat skóry z czoła, skręca go i przenosi na otwartą ranę na nosie, przyczem połączenie płata zapomocą mostka z czołem pozostawia się dopóty, dopóki przeszczep nie zrośnie się zupełnie dokładnie z nowem podłożem na nosie, poczem mostek się przecina. Przy metodzie włoskiej ramię operowanego umocowuje się nieruchomo obok nosa, wycina się płat skóry z ramienia i pokrywa nim ranę na nosie, pozostawiając również mostek łączący płat z dawnem podłożem, dopóki nie zrośnie się z nowem. Tą drogą można wytworzyć nowy wierzchołek nosa ze skóry ramienia. Po latach, badania mikroskopowe wykazują, że skóra na sztucznym nosie zachowuje charakter budowy właściwy skórze ramienia (E. Küster).

Nader interesujące są badania Thierscha i innych nad przeszczepianiem płatów skóry z ludzi białych na murzynów i odwrotnie. Przeszczepiona skóra, jeżeli się przyjęła, przystosowywała się niejako w swej barwie do nowego podłoża: skóra murzyna na człowieku białym stawała się coraz uboższą w barwik i wreszcie całkiem białą; odwrotnie, skóra białego, przeszczepiona na murzyna, stawała się coraz ciemniejszą i wreszcie zupełnie czarną. Podobne wyniki otrzymał Leo Loeb, przeszczepiając skórę z czarnych świnek morskich na białe i odwrotnie. Wszelako nie ulega, zdaje mi się, wątpliwości, że w tych przypadkach zmiany w ubarwieniu skóry przeszczepionej właściwie nie było, tylko transplantat ulegał wprost powolnej nekrozie, zamieraniu, został wyparty przez skórę zwierzęcia, na którą go przeniesiono. Tak utrzymuję na podstawie doświadczeń, które przeprowadziłem wspólnie z R. Weiglem, przeszczepiając kawałki skóry z axolotla białego na czarnego i odwrotnie. Nie zauważyliśmy tu nigdy, aby sam transplantat zmieniał barwę, lecz tylko albo był powoli wypierany przez skórę zwierzęcia szczepionego, albo, odwrotnie, zachowywał swój charakter dawny, albo nawet rozrastał się jeszcze bardziej: cząstki skóry czarnej, składające się tylko z naskórka, a przeniesione na axolotla białego, rozrastały się potężnie i bujały obficie, o ile zaś były złożone z naskórka wraz ze skórą właściwą *(corium)*, pozostawały co najmniej niezmienione;

natomiast wycinki skóry białej, przeszczepione na okaz czarny, były stopniowo przerastane i, zdaje się, wypierane przez czarną—ostatnia objawiała zatem jak gdyby przewagę energii życiowej nad białą.

Również ciekawe i wielkiego znaczenia praktycznego były badania nad transplantacyą całych kawałków kości. Chirurgom oddawna już znany jest takt, że defekty albo braki kawałków kości w czaszce lub w długich, rurkowatych kościach odnoży mogą być zastąpione przez odpowiednie transplantaty kości z tego samego lub z innego osobnika oraz że transplantaty te zrastają się z otaczającemi częściami kości szczepionego osobnika i zachowują się stale.

Wszelako od czasu (Barth, 1895), kiedy podjęto badania nad budową mikroskopową owych przeszczepionych kawałków kości, niekiedy dosyć dużych, bo sięgających nawet ponad 10 cm. długości, w nauce wszczęła się bardzo ożywiona, namiętna dyskusya nad tem, czy owe przeszczepione wycinki kości istotnie pozostają w niezmienionym stanie po zrośnięciu się z otaczającą tkanką kostną, czy też może same ulegają zanikowi, a zamiast nich, w miarę ich zaniku, ustrój sam sobie wytwarza nowe części kości, wypierające przeszczep. Ostatni pogląd dzieliło wielu badaczy wobec tego, że znane są przypadki, kiedy transplantaty różnych narządów ulegają uwstecznieniu, otaczają się torebką łącznotkankową i mogą wreszcie zupełnie uledz rezorbcyi i zanikowi. Za rozszerzeniem tego poglądu na procesy dotyczące kości przemawiał fakt, iż udawały się szczepienia kości martwej, przepalonej lub odwapnionej, a tutaj niepodobna już wątpić, iż części te, jako martwe, musiały z czasem w mniejszym lub większym stopniu uledz rezorbcyi i być zastąpione przez kość żywą, jeżeli miały pełnić jakieś funkcye w ustroju. Niebawem Wolff, David i Ollier wykazali, że przeszczep kości zachowuje żywotność tylko wówczas, kiedy odcinek kostny został przeniesiony wraz z okrywającą kość okostną, która właśnie warunkuje żywotność transplantatu. Czy odcinek przeszczepionej kości pochodzi od tego samego, czy od innego człowieka, w każdym razie, o ile jest pokryty okostną, ulega on, podobnie jak kość martwa, stopniowej

rezorbcyi, a w miarę tego z okostnej transplantatu wytwarza się kość nowa, dopóki zupełnie nie zastąpi części zanikających (Kausch, 1909). W tym przypadku mamy bardzo interesujące połączenie dwóch zjawisk: transplantacyi i regeneracyi w związku ze zjawiskiem inwolucyi (zaniku); albowiem kość przeszczepiona zanika, a z jej okostnej regeneruje nowa, zastępująca tę, która ulega zanikowi.

Śmiałą próbę transplantacyi całego narządu u zwierzęcia dorosłego podjął Uhlenhut (1912), który do rany w skórze na grzbiecie salamandry przeszczepił całe oko innego okazu tegoż gatunku. Transplantat zrazu zaczął ulegać w pewnej mierze degeneracyi, wkrótce jednak nastąpiło odrodzenie, oko przeszczepione na grzbiet wyglądało zupełnie normalnie, a, co najciekawsza, odcięty kikut nerwu wzrokowego zaczął się rozrastać i wrósł nawet w jeden z najbliższych zwojów rdzeniowych. Ostatni punkt w pracy Uhlenhuta, jakkolwiek niezmiernie interesujący, wydaje mi się wszakże zbyt mało uzasadnionym faktami; ani opis, ani rysunki nie są dość przekonywające, tak iż sprawę tę dotąd uważam za otwartą.

Niezmiernie ciekawe spostrzeżenia w dziedzinie transplantacyi dało przeszczepianie jajników, tak u kręgowców, jak i u zwierząt bezkręgowych. Interes naukowy tych badań jest wielce doniosły, zwłaszcza dlatego, iż łączą się z niemi niektóre ważne zagadnienia ogólno-biologiczne.

W r. 1895 Knauer za poradą Chrobaka wyciął jajniki króliczycy i przeszczepił je na inne miejsce jamy brzusznej tegoż zwierzęcia (transplantacya autoplastyczna). Na nowem podłożu jajniki nie tylko się przyjęły, ale nawet normalnie, oczywiście, funkcyonowały, skoro w trzy lata potem króliczyca porodziła dwoje młodych. To naprowadziło Knauera na myśl przeszczepiania jajników na inne osobniki tegoż gatunku (tr. homeoplastyczna). Lecz tylko w dwóch przypadkach doświadczenia jego wydały pomyślne rezultaty; przeszczepione jajniki przybrały charakter normalnych i jeszcze w trzy lata po przeszczepieniu dobrze były zachowane. Nasunęło to z kolei pomysł przeszczepiania obcych jajników kobietom po uprzedniem wycięciu im jajników własnych. Gdyby przeszczepione jajniki funkcyonowały normalnie, dziec-

ko takiej kobiety, jakkolwiek przez nią zrodzone, byłoby właściwie dzieckiem osoby, od której owe narządy pochodzą, bo zważmy, że jajo przenosi na płód znamiona dziedziczne tego ustroju, przez który został wytworzony jajnik. Grigoriew, Rubinstein i Knauer wykonywali tego rodzaju operacye i twierdzili, że kobiety z przeszczepionymi jajnikami mogły być zapłodnione, zachodzić w ciążę i rodzić. Wyniki te wzbudziły w swoim czasie wielkie zainteresowanie śród lekarzy i zoologów. Wszelako Arendt powątpiewa o prawdziwości owych spostrzeżeń, albowiem stwierdził w innych podobnych przypadkach, że przeszczepione jajniki „przyjęły się“ wprawdzie i zrosły, lecz stale po 6—12 tygodniach ulegały zanikowi. Bardzo więc być może, iż w powyższych doświadczeniach dawne jajniki nie były doszczętnie wycięte przed transplantacyą nowych, lecz w części zachowały się i zregenerowały.

Niedawno szereg doświadczeń nad transplantacyą jajników u różnych ssaków wykonał W. Schultz (1910); transplantaty zaszczepione odmianom tego samego gatunku „przyjmowały się“, szczepione zaś obcym gatunkom bardzo szybko ulegały zanikowi, ile że już po tygodniu zjawiały się w nich wyraźne ślady degeneracyi.

U ssaków czyniono też próby transplantacyi jaj. W. Heape przeszczepiał jaja króliczycy rasy angorskiej w stadyum dwu lub czterokomórkowem do jajowodu króliczycy innej rasy. Jaja „przyjmowały się“ i rozwijały zupełnie normalnie, ale zrodzone młode nie były podobne do matek, lecz przedstawiały typowe osobniki rasy angorskiej — dowód, że już w jaju były zawarte zawiązki wszystkich przyszłych cech dziedzicznych oraz że zmiana podłoża rozwijającego się zarodka nie wywarła na nie wpływu.

Pouczających doświadczeń dokonano w ostatnich latach nad transplantacyą gruczołów płciowych, zwłaszcza jajników u zwierząt bezkręgowych, np. u owadów i dżdżownic.

Meisenheimer (1910) oraz Stefan Kopeć (1912)— ostatni pod kierunkiem T. Garbowskiego — badali kastracyę i transplantacyę gruczołów płciowych u gąsienic i poczwarek motyli. Rzecz znamienna, że przeszczepianie dosko-

nale się tu udaje. Meisenheimer wykazał, że bardzo skutecznie można transplantować młodziutkie jajniki pomiędzy gąsienicami pokrewnych gatunków *Lymnantria dispar* i *Lymnantria japonica*; wszelako, jeżeli formy motyli są bardziej odległe, np. *Psilura monacha* i *Vanessa urticae*, szczepienie nie przyjmuje się.

Doświadczenia te rzuciły też poniekąd światło na sprawę kastracyi, t. j. usuwania gonad z ciała operowanych gąsienic. Wiemy, że u zwierząt kręgowych gonady są w ścisłej spółczynności (korelacyi) z różnemi morfologicznemi i czynnościowemi właściwościami ustroju, przedewszystkiem zaś z t. zw. drugorzędnemi cechami płciowemi, o czem kilkakrotnie już mieliśmy sposobność wspomnieć powyżej. Przypomnijmy sobie np., jak wielkim zmianom ulega skastrowany ustrój ludzki (eunuchy, skopcy) lub zwierzęcy (wół, wałach, kapłon, pularda). Tymczasem u owadów kastracya gonad nie wywiera zgoła żadnego wpływu na drugorzędne znamiona płciowe, jak zwłaszcza dowiódł Kopeć. Autor ten twierdzi na podstawie swych licznych i subtelnych doświadczeń, że kastracya tak gąsienic prządek, jak i motyli dziennych, dokonana po przedostatniem albo zaraz po pierwszem linieniu, nie wpływa ani na wielkość gąsienicy i poczwarki, ani na kształt i wielkość czułków, skrzydeł, odwłoku motyla lub barwy i rysunku jego skrzydeł—a pod względem tych cech normalnie obie płcie różnią się między sobą. Zarówno też jeżeli skastrowanej gąsienicy wszczepimy gonady tego samego gatunku, lecz innej płci, a nawet większą liczbę tychże gonad, to i wówczas nie dadzą się zauważyć zgoła jakiekolwiek zmiany w drugorzędnych znamionach płciowych.

Na pierwszy rzut oka zdawałoby się zatem, że pod względem wpływu gonad na drugorzędne znamiona płciowe — wpływu, który powinienby się zaznaczyć po kastracyi gonad, a tembardziej po kastracyi i wszczepieniu gonad płci odmiennej—istnieje zasadnicza różnica pomiędzy kręgowcami a niektóremi zwierzętami bezkręgowemi, np. owadami. Wszelako bliższa analiza świadczy, że takiej różnicy zasadniczej, jak między innymi przypuszczał Moritz Nussbaum, bynajmniej tu niema. Kopeć zebrał w swej pracy (1912) szereg

przekonywających faktów, że drugorzędne znamiona płciowe, któremi różnią się między sobą płcie, są także i u zwierząt kręgowych do pewnego stopnia niezależne w swym rozwoju od gonad. Przeciw wpływowi gonad na rozwój drugorzędnych znamion danej płci przemawia np. fakt, że częstokroć kastracya wywołuje w tych znamionach modyfikacye wprost przeciwne, niż należałoby oczekiwać. Według Sellheima u kapłonów (kastrowanych kogutów) redukują się wprawdzie płaty krwiste pod dziobem oraz grzebień, ale z drugiej strony powiększa się ostroga, a nadto upierzenie kastrata staje się obfitsze, a obie te cechy należą właśnie do najwybitniejszych drugorzędnych znamion płciowych, jakiemi samiec kura się odznacza!

Ogarniając myślą fakta, dotyczące transplantacyi, dochodzimy do wniosku, że najpewniejsze daje ona wyniki, jeżeli podłoże i transplantat są jaknajbliżej sobie pokrewne, a więc w przypadkach autotransplantacyi; homeotransplantacya jest już trudniejsza, w przypadkach zaś heterotransplantacyi, kiedy mamy do czynienia z różnymi gatunkami, najczęściej spotykamy się z wynikami ujemnymi.

Nie wchodząc w bliższą analizę niezmiernie trudnego do rozwiązania zagadnienia co do przyczyny tej trudności, względnie łatwości transplantacyi, zaznaczę tylko, że wszyscy nowsi badacze zgodnie przyjmują, iż przyczyną ową są różnice biochemiczne, czyli różnice tyczące się chemizmu tkanek różnych ustrojów. Różnice te są najmniejsze u tego samego osobnika, większe u różnych okazów tegoż gatunku, jeszcze większe u różnych gatunków lub u form bardziej od siebie odległych pod względem systematycznym (klasyfikacyjnym). Zachodzą tu podobne stosunki, jak w doświadczeniach nad transfuzyą krwi różnych zwierząt, a badania Friedenthala, Lewandowskiego i innych wykazały, że krew zwierzęcia ulega tem większej haemolizie, (rozpadowi krwinek), im mniej jest ono spokrewnione z istotą, z której krwią się styka. Doświadczenia te posłużyły, jak wiadomo, do określenia stopnia pokrewieństwa pomiędzy różnemi zwierzętami*. Otóż nie ulega wątpliwości, że po-

* Por. J. Nusbaum. Idea ewolucyi w biologii. 1910.

dobnie także przy przeszczepianiu tkanek na osobniki innych gatunków soki tkanek obcego gatunku działają wprost, jak trucizny na przeszczep, powodując jego rozpad (Borst, Enderlen, Oppel, Leo Loeb), i to nam właśnie tłumaczy, dlaczego transplantacya heteroplastyczna tak często zawodzi.

Zjawiska transplantacyi prowadzą ku jeszcze jednej dziedzinie, bezpośrednio z tamtą związanej, ku dziedzinie t. zw. przeżycia tkanek. Możność przeszczepiania świadczy o zdolności tkanek do życia na obcem, ale żywem podłożu. Zachodzi wszakże pytanie, czy pewne tkanki, umieszczone na podłożu nieżywem, odosobnione od ustroju, również zachowują przez pewien czas zdolność do życia. Sprawa ta w ostatnich kilku latach była żywo omawiana w mechanice rozwojowej. Doświadczenia w tym kierunku wykonywali anatomo-patologowie i chirurgowie, przetrzymując w ciągu jakiegoś czasu odosobnione kawałki skóry, okostnej lub innych tkanek w odpowiednich warunkach najzupełniejszej aseptyki i szczepiąc je potem na żywy ustrój zwierzęcy tego samego gatunku. Jeżeli izolowane w ten sposób od ustroju tkanki pozostawały żywe, transplantaty przyjmowały się i rosły, w przeciwnym razie, jako ciała martwe, obce ustrojowi, ulegały rozpadowi i były rezorbowane za pośrednictwem leukocytów. Dotąd jednak eksperymenty te nie doprowadziły do wyników zupełnie zadowalających, bo częstokroć trudno było określić, czy rozrastająca się tkanka pochodzi od transplantatu, czy od szczepionego zwierzęcia. O wiele donioślejsze były wyniki poszukiwań O. Hertwiga i Polla (1907) oraz niektórych innych badaczy nad izolowaniem cząstek tumorów rakowatych u myszy i następnem ich przeszczepianiem. Autorowie ci przechowywali kawałki wyciętych z żywego zwierzęcia tumorów rakowatych w warunkach aseptycznych, w temperaturze 0° do 2° C, w ciągu 5 do 18 dni, poczem przeszczepiali je znów na zdrowe myszy. Okazało się, że nawet po 18 dniach odosobnienia od żywego ustroju, tkanki rakowate zachowywały często zdolność życiową, bo w 56 przypadkach na 100 żyły i rozrastały się na nowem podłożu bardzo energicznie.

Do badań nad przeżyciem tkanek stosowano nadto w ostatnich latach jeszcze inne metody, wypracowane przez Carrela, Burrowa, Harrisona, a nieco zmienione przez A. Oppela i innych. Brano cząstki młodych żywych tkanek, np. rdzenia pacierzowego zarodka żaby, i przy zachowaniu wszelkich wymagań aseptyki umieszczano je w kropli odpowiednio wysterylizowanej limfy. W ten sposób zdołano utrzymać przy życiu poza ustrojem różne tkanki w ciągu aż pięciu tygodni, a że one żyły istotnie, dowodem było to, że liczne komórki wykonywały ruchy pełzakowate, komórki zaś nerwowe wytwarzały nawet wyrostki odpowiadające włóknom nerwowym. Rzecz bardzo interesująca, iż metodą tą osiągnięto nawet u zwierząt ciepłokrwistych (Harrison, Carrel, Burrow) przeżycie tkanek ponad dwa tygodnie, jak tkanki łącznej włóknistej, chrzęstnej, kostnej, kawałków trzustki, śledziony i innych narządów, a nawet przeżycie całych narządów, np. organów trawienia (Carrel), przetrzymując je w środowisku plazmatycznem, w limfie lub osoczu krwi, w temperaturze + 37° C. Do otaczającej limfy, stanowiącej pożywkę, wrastały często pasma nowopowstających komórek łącznotkankowych i nabłonkowych. Kawałki tkanki rakowatej, przetrzymywane przez dłuższy czas w coraz nowem, świeżem środowisku limfatycznem, poza obrębem ustroju, rozrastały się niekiedy bardzo znacznie, przewyższając przeszło dwadzieścia razy pierwotne rozmiary swoje!

Są to dopiero pierwsze początki badań nad przeżyciem części organizmu. Niewątpliwie wyłania się tu niezmiernie wdzięczne pole do dalszych dociekań.

ROZDZIAŁ CZTERNASTY.

Rozwój wsteczny, czyli inwolucya.

Mówiąc o rozwoju zarodkowym lub pozarodkowym, albo też o odradzaniu się utraconych części ciała, mamy przeważnie na myśli rozwój postępowy, przejście od czegoś prostszego do bardziej złożonego, od mniej do bardziej zróżnicowanego, czyli ogólniej — ewolucyę. Podobnie też, kiedy mowa o rozwoju rodowym, o zmianach, jakie odbywają się w długim szeregu pokoleń, chodzi przeważnie o rozwój postępowy, przejście od jednorodności do różnorodności, od czegoś prostszego do bardziej złożonego, słowem i tutaj szereg zmian rodowych wyobrażamy sobie przeważnie jako szereg ewolucyjny.

Wszelako, jeżeli w stopniu nie tak wysokim jak ewolucya, jednakże bądź co bądź dosyć znacznym, zachodzą w świecie zwierzęcym, tak w rozwoju zarodkowym lub pozarodkowym, albo regeneracyjnym, jak wreszcie i rodowym, zjawiska także wprost odwrotne, wsteczne: cofanie się od złożoności do prostoty, od zróżnicowania wyższego do niższego, słowem, zjawiska inwolucyjne. W różnych miejscach tego dzieła mieliśmy już sposobność poznania rozmaitych przejawów tego rodzaju. Uważam jednak za bardzo pożyteczne dać tu krótkie zestawienie różnych faktów, dotyczących rozwoju wstecznego, oraz rozważyć znaczenie inwolucyi ze stanowiska ogólniejszego.

Przejawy inwolucyi dają się sprowadzić do sześciu głównych grup, które przeważnie są wyrazem przystosowywania się ustroju do warunków, śród których inwolucya

okazuje się środkiem niezbędnym do utrzymania go przy życiu lub przynajmniej urządzeniem morfologiczno-fizyologicznem pożytecznem dlań w danych okolicznościach.

Pierwszą grupę tworzą zjawiska, które występują przy przejściu zwierzęcia z życia swobodnego do pasorzytniczego. Przedewszystkiem zanikają wówczas narządy, które w życiu pasorzytniczem stają się zbyteczne, jak np. odnóża u skorupiaków pasorzytnych, przytwierdzających się nieruchomo do ciała swego żywiciela. Piękny przykład stanowią tu widłonogi *(Copepoda)* pasorzytne. Skorupiaki widłonogie, do których należy tak częsty w wodach naszych oczlik *(Cyclops)*, są opatrzone doskonale rozwiniętemi i silnie umięśnionemi odnóżami. Ale formy pasorzytne, np. *Lernaea*, *Lernanthropus*, żyjące na rybach, posiadają trzy pary odnóży, tylko dopóki są w stadyum młodocianem t. zw. pływika *(nauplius)*; kiedy zaś przytwierdzą się do ciała ryby, odnóża ich ulegają uwstecznieniu, przeobrażając się na bezkształtne workowate twory, muskulatura i układ nerwowy zanikają, całe zwierzę zamienia się na istotę workowatą, pod każdym względem silnie uwstecznioną w budowie. Podobnie też larwy smocznic pasorzytnych *(Trematodes)* posiadają aparat ruchowy w postaci rzęs pokrywających ich ciało, tracą go zaś, przechodząc do życia pasorzytniczego. Pasorzyty tracą nadto przeważną część narządów zmysłowych, zwłaszcza oczy, a bardzo często także i przewód pokarmowy, jak widzimy u bardzo wielu pasorzytnych skorupiaków, u niektórych nicieni *(Nematodes)* oraz u wszystkich taśmowców *(Cestodes)*. Zwierzę bowiem, jak tasiemiec, przebywające w jelitach swego żywiciela, otoczone zewsząd pożywnymi sokami, wchłania pokarm za pośrednictwem całej powierzchni swej skóry, tak iż przewód pokarmowy stał się tu zbędny.

Drugą, bardzo obszerną grupę zjawisk inwolucyjnych stanowią wszystkie te, które są wynikiem zawieszenia swobodnego trybu życia, utraty zdolności do dowolnej zmiany miejsca oraz rezultatem przeobrażenia się ustroju na formę stale przyczepioną do danego punktu lub wogóle bardzo mało ruchomą. Osiadły tryb życia wywołuje u zwierząt nader

liczne i głęboko sięgające zmiany inwolucyjne. Osiadłemi nazywamy formy, które, nie będąc pasorzytami, przez dłuższy okres życia swego nie mogą czynnie, t. j. zapomocą własnego ruchu, zmieniać miejsca, przyczem jednakże odżywiają się samodzielnie. Postacie takie istnieją pośród wszystkich typów zwierzęcych, z wyjątkiem kręgowców; pośród pierwotniaków *(Protozoa)* są niemi np. niektóre słonecznice *(Heliozoa)*, jak *Wagnerella* lub *Clathrulina elegans*, pośród jamochłonów *(Coelenterata)* gąbki *(Spongiaria)*, stułbiopławy *(Hydromedusae)*, pośród szkarłupni *(Echinodermata)* liliowce *(Crinoidea)*, śród robaków *(Vermes)* niektóre wrotki *(Rotatoria)*, wszystkie mszywioły *(Bryozoa)*, większość ramienionogów *(Brachiopoda)*, liczne rurkowce *(Serpulidae)*, śród skorupiaków *(Crustacea)* wąsonogi *(Cirrhipedia)*, pośród mięczaków *(Mollusca)* niektóre małże *(Acephala)*, wreszcie śród osłonic *(Tunicata)* wszystkie żachwy *(Ascididae)*. U wszystkich wymienionych postaci znajdujemy silniejsze albo słabsze uwstecznienia w budowie, występujące w miarę, jak młode zwierzę zmienia wolny tryb życia na osiadły.

Przedewszystkiem tedy zanikają u nich przeważnie narządy czynnego ruchu; u osiadłych pierwotniaków zanika większa część urzęsienia, u rurkowców w wysokim stopniu uwstecznia się odnóża i ich szczecinki, tak silnie rozwinięte u pokrewnych wolno żyjących wieloszczetów morskich *(Polychaeta)*. Dorosłe żachwy również nie posiadają narządów ruchu, gdy ich wolno żyjące larwy mają doskonale rozwinięty ogon sterowniczy, zawierający sprężystą strunę grzbietową i należyte umięśnienie; u workowatej żachwy przytwierdzonej do podłoża wszystko to zanika.

Dalej, w znacznej mierze ulegają uwstecznieniu lub zupełnemu zanikowi oczy i niektóre inne narządy zmysłowe, niezbędne ustrojowi dowolnie zmieniającemu miejsce, szukającemu drogi, zmuszonemu do oryentowania się śród otoczenia i warunków bezpieczeństwa wobec nieprzyjaciół. Zwierzęciu osiadłemu, które nie może uciekać przed grożącem niebezpieczeństwem, liczne narządy zmysłowe nie przynoszą należytej korzyści. Oto objaśnienie ich częstego uwstecznienia w budowie. U rurkowców np. liczba oczu maleje,

a stopień ich rozwoju upraszcza się. Postacie młodociane żachw posiadają wielkie nieparzyste oko, przypominające do pewnego stopnia budową oko zarodkowe kręgowców, a nadto mają też narząd słuchowy; w miarę wszakże jak larwa rozwija się w dorosłą, osiadłą żachwę, oba te narządy ulegają zupełnej inwolucyi. Podobnież, w ścisłym związku z narządami zmysłowymi, znacznemu uwstecznieniu ulega też często układ nerwowy. Oto np. u dorosłej żachwy cały układ nerwowy składa się zaledwie z drobnego zwoju, położonego na linii środkowej grzbietu, z przodu między otworem wpustowym (ustnym) a wyrzutowym (stekowym), z cienkiego nerwu wybiegającego z tego zwoju wtył ku trzewiom, oraz z delikatnych nerwów biegnących ku przodowi, ku okolicom ust i odbytu. Tymczasem u larwy układ nerwowy rozwinięty jest bez porównania potężniej i składa się z wielkiego pęcherza mózgowego, z którego wybiega ku ogonowi rdzeń, ciągnący się ponad struną grzbietową, a ku trzewiom nerw trzewiowy. Przy przejściu larwy w postać osiadłą zanika wraz z ogonem cały rdzeń pacierzowy, znaczna część pęcherza mózgowego i nerwu trzewiowego, a zachowuje się tylko jako szczątek ów drobny zwój nerwowy ze wspomnianymi nerwami.

Trzecia grupa zjawisk inwolucyjnych obejmuje przypadki, kiedy uwstecznienie jest wynikiem zmiany warunków życia, nie wchodzących w zakres pasorzytnictwa lub osiadłości. A więc zwierzęta, które przystosowały się do życia w podziemiach lub jaskiniach, tracą częstokroć oczy, np. odmieniec, ryba *Amblyopsis*, wiele chrząszczyków i skorupiaków ślepych. Inwolucya oka może tu zachodzić w ciągu życia jednego pokolenia: wiadomo, że w oku odmieńca występuje zupełnie normalny zawiązek soczewki, który w ciemności ulega stopniowo zupełnemu uwstecznieniu. Z drugiej wszakże strony u larw odmieńca wystawionych na działanie silnego światła dziennego oko rozrasta się silniej, soczewka wykształca się należycie — słowem, zwykłe uwstecznienie zostaje usunięte (Kammerer). Do tej grupy należą także przypadki inwolucyi niektórych narządów u zwierząt, zmieniających życie lądowe na wodne lub, odwrotnie, wodne na

lądowe. U płazów, których larwy (kijanki, głowacze) przebywają w wodzie, rozwinięte są skrzela oraz ogon, niezbędne do pływania; w miarę wszakże jak larwa się przeobraża i staje istotą lądową, ulegają inwolucyi skrzela, a u wielu (u płazów bezogonowych) zanika również ogon. Robak z rzędu skąposzczetów *Stercutus niveus*, karmiąc się ziemią piasczystą, ma wykształcone światło przewodu pokarmowego; jeżeli jednak dostaje się do swych warunków zwykłych, mianowicie do kału rybiego, światło jelita zanika, a samo jelito zamienia się na spoisty sznurek komórkowy, albowiem odżywianie odbywa się wówczas za pośrednictwem całej powierzchni ciała (Michaelsen).

Do czwartej grupy procesów wstecznych zaliczamy przejawy inwolucyjne zarodkowe: zanik narządów tymczasowych (prowizorycznych), które spełniają mniej lub więcej doniosłą rolę fizyologiczną w życiu zarodka, lecz tracą swą wartość czynnościową u zwierząt młodych lub dorosłych. W poprzednich rozdziałach poznaliśmy wielką liczbę takich narządów — owodnię, omocznię, pęcherz żółtkowy wraz z ich złożonem unaczynieniem u zwierząt kręgowych, osłony zarodkowe (owodnia, błona surowicza owadów) lub pewne narządy przyczepne (np. t. zw. organ grzbietowy u zarodków równonogów) u owadów i niektórych skorupiaków, istniejące tylko w życiu zarodkowem, ulegające zaś inwolucyi, w miarę jak zarodek rośnie i wykształca się ostatecznie. Tu należą także bardzo liczne narządy embryonalne, które nie mają wprawdzie dla zarodka żadnego znaczenia czynnościowego, lecz powstają zapewne tylko jako wyraz t. zw. prawa biogenetycznego, t. j. pojawiania się w rozwoju osobnikowym pewnych tworów, odpowiadających stanom rodowo (filogenetycznie) niższym. Narządy te występują u zarodków, lecz w miarę rozwoju ostatnich ulegają zupełnemu lub częściowemu uwstecznieniu. Przypomnijmy sobie przykłady podobnych uwstecznień z rozdziałów o rozwoju narządów u kręgowców. Szczeliny i łuki skrzelowe, liczne pary łuków tętniczych, ciało Wolffa i przewód Wolffa u ssaków płci żeńskiej, przewód Müllera u ssaków płci męskiej — oto kilka z całego mnóstwa przykładów narządów zarodkowych,

których zjawianie się można do pewnego stopnia wytłumaczyć zasadą powtarzania się w ontogenii pewnych urządzeń filogenetycznych, ulegających w ciągu dalszych stadyów ontogenezy zupełnej lub częściowej inwolucyi. Tutaj wymienimy także beznogiego padalca *(Anguis fragilis)*, będącego formą jaszczurki, pochodzącą niewątpliwie od jaszczurek czworonogich, a posiadającego w życiu zarodkowem zawiązki odnóży w postaci maleńkich kikutów, które niebawem zupełnie zanikają (Born). Tutaj przytoczymy również stonoga *(Oniscus, Porcellio)* i inne równonogi, opatrzone w stanie dojrzałym odnóżami nierozwidlonemi, a pochodzące niewątpliwie od skorupiaków rodowo niższych, których odnóża są dwudzielne; równonogi w stanie embryonalnym posiadają zawiązki odnóży rozwidlone (J. Nusbaum), lecz w miarę dalszego rozwoju zwierzęcia ich gałęzie zewnętrzne ulegają zupełnej inwolucyi. Nie będziemy mnożyli tu więcej przykładów inwolucyi zarodkowej, a setki całe możnaby ich przytoczyć.

Na piątą grupę zjawisk inwolucyjnych składają się redukcye zachodzące podczas regeneracyi; na to zaś, że one dosyć często jej towarzyszą, możnaby przytoczyć wiele dowodów, poczęści nam już znanych z rozdziałów o odradzaniu i przeszczepianiu. Wiemy, iż w wielu przypadkach, zwłaszcza podczas regeneracyi heterogenetycznej, obok spraw twórczych zachodzą także wsteczne. Przypomnijmy sobie, że zachodzi to wówczas, kiedy w odradzającym się odcinku ciała ma nastąpić bardzo głęboka, i, powiedziałbym, zasadnicza przeróbka materyału tkankowego. Przypomnijmy sobie, co za gwałtowne przemiany odbywają się w małym fragmencie głowowym *Lineus lacteus*, pozbawionym przewodu pokarmowego; jak wiemy, pojawia się tu cała armia komórek wędrujących, czyli fagocytów, przyczyniających się skutecznie do dzieła zniszczenia, czyli inwolucyi, zachodzącej pośród tkanek odcinka, w którym zanika znaczna część muskulatury, redukuje się wiele gruczołów, oczy i t. d. Kosztem niejako szczątków ginących tkanek odbudowują się nowe narządy: przewód pokarmowy, nowe warstwy mięśni i inne. Podobnie też przy regeneracyi żachwy Clavelliny

z odcinków jej ciała lub stolonów, według opisanych w swojem miejscu (str. 313.) badań Drieschа i Schultza, zachodzi na wielką skalę redukcya, zanik organizacyi.

Jedna z bardzo ogólnych przyczyn redukcyi podczas odradzania się ustrojów występuje wówczas, kiedy mały fragment zostaje pozbawiony całego przewodu pokarmowego (jak w opisanem doświadczeniu nad *Lineus lacteus)* albo też tylko jego części wraz z otworem ustnym; ustrój nie może tedy pobierać pokarmu, dopóki nie nastąpi odrodzenie całego brakującego jelita lub jego usuniętych części. A zatem odradzający się odcinek pozostaje często w stanie przymusowego głodzenia się, czyli inanicyi, podczas której każdy ustrój ulega w znacznej mierze redukcyi, traci na ciężarze, chudnie; to zaś jest właśnie wyrazem rozpadu oraz inwolucyi pewnych tkanek lub ich składników.

Zbliżamy się tu bezpośrednio do szóstej grupy zjawisk inwolucyjnych — zjawisk wywoływanych wogóle przez niekorzystne warunki odżywiania się ustroju lub wprost przez zupełną jego inanicyę.

Podczas głodzenia się zwierzę żyje kosztem własnego ciała. Ponieważ zaś wogóle ustrój reaguje na warunki, śród których przebywa, w sposób celowy, t. j. możliwie prowadzący do zachowania życia, zużywają się więc przedewszystkiem tkanki zapasowe, zawierające tłuszcze i węglowodany, a najdłużej i najsilniej opierają się rozpadowi tkanki i narządy, które najbardziej są potrzebne do podtrzymania procesu życiowego. Mamy tu jeden z wielu pięknych przykładów owej celowej reakcyi żywego ustroju na warunki zewnętrzne. Stwierdzają to między innemi badania Chossata i Voita nad ubytkiem poszczególnych tkanek u zwierząt zmarłych śmiercią głodową. U kota, który zginął w takich warunkach, ubyło tkanki tłuszczowej aż 97%, mięśniowej 31%, nerwowej już tylko 3%, a wiadomo, jak doniosłe ma ostatnia znaczenie fizyologiczne. Voit w następujący sposób szereguje tkanki wedle ilości, w jakiej one ubywają podczas inanicyi: tkanka tłuszczowa i mięsna, tkanka skóry, wątroby, kości, serca, układu nerwowego.

Niezmiernie interesujące uwstecznienia zachodzą pod-

czas bardzo długotrwałej inanicyi u różnych zwierząt bezkręgowych, zwłaszcza pewnych robaków (wypławków, wstężnic), które mogą długi głód przetrzymać. Wstężnica *Lineus ruber*, według badań J. Nusbauma i M. Oxnera, po 12—13 miesiącach głodu zmniejsza się do niepoznania, tak pod względem długości, jak i szerokości ciała, a śród jej tkanek odbywają się niezwykle interesujące uproszczenia. Zanikają oczy, liczne gruczoły ścianki ciała, zwłaszcza głębiej położone; niektóre warstwy mięśniowe również ulegają inwolucyi. Przedziwne zmiany zachodzą w przewodzie pokarmowym: całe płaty nabłonka jelitowego, do których przenikają komórki wędrujące jako fagocyty, odrywają się i wpadają do światła jelita lub do miąższu ciała. Ustrój, skracając się i zwężając, spożywa tedy części własnego przewodu pokarmowego, ulegające inwolucyi i rezorbcyi! Organizm traci więc w czasie długotrwałej inanicyi te tkanki i części narządów, bez których może utrzymać się jeszcze przy życiu, a poniekąd kosztem tych właśnie ginących części własnego ustroju zachowuje życie całości. Tkanki najważniejsze, mianowicie nerwowa, są najodporniejsze; gonady w części ulegają inwolucyi, w części zachowują się, a nawet dojrzewają w nich czasami komórki płciowe. Ciekawe zjawiska inwolucyi śród niektórych zwierząt bezkręgowych, na wielką skalę zachodzące u nich w okresie inanicyi, opisał także E. Schultz. Rzecz szczególna, że tak w przytoczonym przypadku inanicyi u wstężnic, jak i w niektórych przypadkach opisanych przez Schultza, w wielu komórkach głodzonego ustroju występuje obficie barwik szczególny. Ta degeneracya pigmentowa to zapewne jeden z objawów uwstecznienia w tkankach głodzonych organizmów.

ROZDZIAŁ PIĘTNASTY.

Rozwój osobnikowy a rodowy.

Wielokrotnie już w różnych miejscach tego dzieła zwracaliśmy uwagę czytelnika na fakt, iż niektóre stadya rozwoju zarodkowego lub pozarodkowego, jak również restytucyi, odpowiadają pewnym stanom prawdopodobnego rozwoju rodowego. Przypomnijmy sobie np. fakt obecności w ontogenii wyższych kręgowców struny grzbietowej oraz stopniowego jej zaniku — zjawiska, odpowiadające kolejnym przemianom tego narządu u coraz wyższych kręgowców. Przypomnijmy sobie, że w rozwoju osobnikowym wyższych kręgowców występują szczeliny i łuki skrzelowe oraz łukowate naczynia tętnicze — twory, które u wyższych kręgowców z biegiem rozwoju zarodka w znacznej mierze zanikają, u niższych zaś zachowują się przez całe życie. Przypomnijmy sobie dalej regeneracyę atawistyczną, odpowiadającą pewnym stanom rodowo niższym (regeneracya kleszczy u raka rzecznego). Zważmy, że jajo wyższych zwierząt ssących, aczkolwiek holoblastyczne, brózdkuje w taki sposób, jak gdyby było wypełnione żółtkiem odżywczem, że u zarodka ssaków wyższych rozwija się nawet pęcherz żółtkowy, jakkolwiek niema w nim żółtka, że jaja najniższych ssaków—stekowców—są meroblastyczne, bardzo podobne do gadzich; że zwierzęca kopytne nie posiadają obojczyka, kości, właściwej bardzo wielu innym rzędom ssaków i innym kręgowcom rodowo niższym, a zawiązek tej kości pojawia się w ontogenii przeżuwaczy, lecz z biegiem rozwoju zarodka zanika bez śladu. Równonogi, skorupiaki, do któ-

rych należą między innemi stonóg i ośliczka wodna, posiadają odnóża kilkoczłonkowe, lecz nierozgałęzione, gdy tymczasem wszystkie rzędy skorupiaków rodowo niższych i wogóle większość skorupiaków posiadają odnóża złożone z części podstawowej i dwóch gałęzi *(exo* i *entopodit)*. A oto wiemy, że w ontogenii równonogów zawiązki odnóży są rozwidlone, że jednak gałąź zewnętrzna wkrótce zanika.

Nie będziemy mnożyli przykładów. Już na podstawie przytoczonych można twierdzić z całą stanowczością, że istotnie w rozwoju osobnikowym pojawiają się pewne stany i narządy, częstokroć pozbawione wszelkiego znaczenia życiowego, a będące niejako reminiscencyą stanów rodowo niższych.

Niektóre podobne fakta były znane już dawniejszym badaczom i zastanawiały ich niepomiernie. Kielmeyer ogłosił w r. 1796 pracę o stopniowym rozwoju organizmów, w której zaznacza, iż w ontogenii ssaków występują pewne stadya odpowiadające stanom, właściwym u niższych kręgowców formom dorosłym. Myśl tę poparł i rozszerzył E. K. v. Baer (1828), na którego cześć nazwano ją prawem Baera. Rozwijali ją w dalszym ciągu Fritz Müller w dziełku Für Darwin (1864), Ludwik Agassiz—na podstawie danych paleontologii, F. M. Balfour, a głównie E. Haeckel w słynnej Die generelle Morphologie der Organismen (1866) oraz w licznych innych dziełach. Haeckel twierdził, że ontogenia jest krótkiem streszczeniem, „rekapitulacyą“ filogenii, czyli rozwoju rodowego. Zasadę tę nazwał on prawem biogenetycznem, któremu usiłował nadać ogromne znaczenie. On również wprowadził do nauki pojęcie palingenezy i cenogenezy, czyli objawów staropochodnych i nowopochodnych w rozwoju osobnikowym (p. t. I. str. 47 in.).

Jeszcze do niedawna „prawo biogenetyczne“ było uznawane przez ogół biologów, jeśli już nie za „prawo“, to bądź co bądź za zasadę wielkiej wagi naukowej, niezmiernie pomocną w dociekaniach nad pochodzeniem form organicznych z jednej strony i nad przyczynami spraw zarodkowych z drugiej. Z takiego lub innego biegu rozwoju zarodkowego lub pozarodkowego wnioskowano o stosunkach genealogicznych danej grupy zwierząt. Obecność larwy trochofory w rozwoju

pozarodkowym wielu robaków i mięczaków miała być dowodem wspólności ich pochodzenia od form zbliżonych budową do trochofory, np. podobnych do żyjącego dziś wrotka *Trochosphaera*. Obecność larwy pływika w rozwoju skorupiaków niższych miała wskazywać, że wspólną postacią prarodzicielską tych skorupiaków była istota o trzech parach nóg, podobna do pływika. A posunięto się nawet do tak śmiałej hipotezy, że obecność gastruli w rozwoju zarodkowym tkankowców poczytano za dowód dostateczny do twierdzenia, iż wspólną postacią prarodzicielską wszystkich tkankowców była hipotetyczna forma gastraea, istota o dwóch warstwach ciała (ekto i entodermie) i otworze ustnym, jak starał się uzasadnić E. Haeckel jeszcze w ósmym dziesiątku lat ubiegłego stulecia w słynnej pracy p. t. Die Gastraeoteorie (p. t. I., str. 42.—48.).

Dziś jednak dociekania, a właściwie—powiedzmy ściślej—pomysły i przypuszczenia tego rodzaju, osnute na „prawie“ biogenetycznem są wysoce nieaktualne i nie znajdują posłuchu u większości zoologów. Kiedy dawniej, przed laty trzydziestu—czterdziestu, dyskusye i rozprawy naukowe w dziedzinie filogenii zwierząt, oparte w znacznej mierze na embryologii (także na anatomii porównawczej oraz paleontologii), dociekania nad „drzewem rodowem“ tych lub innych grup zwierzęcych były niemal na porządku dziennym i zajmowały najtęższe umysły — dziś w bardzo znacznym stopniu ustąpiły one miejsca badaniom w innym kierunku i przestały być tak żywotne.

Skąd taka zmiana poglądów? Otóż z biegiem czasu i rozwojem nauki badacze wogóle stają się coraz krytyczniejsi, a każda gałąź wiedzy przyrodniczej dąży do metod możliwie zbliżonych do matematycznych, dąży do operowania pojęciami możliwie najściślejszemi, do wysnuwania wniosków z zupełnie pewnych przesłanek. Tymczasem w dociekaniach nad genealogią zwierząt, opartych na danych embryologii, obracamy się bardzo często w sferze przypuszczeń i dowolnych założeń, wnioski opieramy na przesłankach, które same jeszcze wymagają dowodów i polegają raczej na analogii i podobieństwie zjawisk.

Zważmy jeno, cóż za wartość naukową ma np. zdanie, iż jednokomórkowe jajo tkankowców, będące punktem wyjścia dla ontogenezy, odpowiada najniższym ustrojom jednokomórkowym — pierwotniakom — i że pierwsze jest jak gdyby powtórzeniem w ontogenii najstarszego stadyum rodowego! Czyż istotnie z faktu, iż jajo składa się z protoplazmy, jądra, jąderka, podobnie jak ciało pierwotniaka, możemy wnioskować, że oba są tworami identycznymi lub zupełnie sobie odpowiadającymi!? Przecież jajo ssaka, aczkolwiek złożone z tych samych najogólniejszych składników, co i jajo meduzy, różni się w istocie swej tak samo od jaja meduzy, jak zwierzę ssące od meduzy. Pierwsze kryje w sobie potencye do wytworzenia bardzo skomplikowanego anatomicznie i czynnościowo ustroju ssaka, drugie — do wydania jamochłona bardzo prostej organizacyi, jakkolwiek jedno i drugie to bryłki protoplazmy z jądrem. Nasze grube dotychczas metody badania nie pozwalają nam wprawdzie odsłonić głębszych i zasadniczych różnic pomiędzy jajem jednych a drugich lub pomiędzy plazmą jaja kręgowca a pierwotniaka; lecz grube podobieństwo zewnętrzne nie stanowi bynajmniej o identyczności budowy. Jajo ssaka jest wynikiem olbrzymiego łańcucha rozwojowego, skrystalizowaniem czynników dziedzicznych niesłychanie bardziej złożonych, siedliskiem potencyi twórczych nieskończenie wyższych, niż te, które tkwią w komórce pierwotniaka. To samo stosuje się też do pozornego podobieństwa pomiędzy postacią zarodkową a niższymi ustrojami, pomiędzy gastrulą kręgowca a jamochłonem w rodzaju stułbi, której dwie warstwy ciała odpowiadają, że tak powiem, z gruba ektodermie i entodermie gastruli kręgowca — powiadam z gruba, bo inne przecież potencye twórcze tkwią w listkach zarodkowych kręgowca, inne zaś w warstwach ciała ustroju tak niezmiernie prostego, jak stułbia. Są to więc tylko podobieństwa i grube analogie, a i wnioski oparte na takich przesłankach nie mogą zadowolić krytycznego umysłu dzisiejszego biologa.

Powiadamy, że rozwój osobnikowy jest „rekapitulacyą“ rodowego, że w pierwszym „szybko i w skróceniu przebiegają pewne stadya drugiego dzięki niezłomnym prawom

dziedziczności“ (E. Haeckel). Ale powiedzenie takie było zadowalające, dopóki przejawy dziedziczności badano przygodnie i przedewszystkiem nie drogą doświadczalną. Dziś dziedziczność jest przedmiotem dociekań gruntownych i ścisłych (prawo Mendla, reguły bastardacyi, teorya czynników, metody statystyczne): czyż możemy więc poprzestać na gołosłownem twierdzeniu, iż „w ontogenii odziedziczają się kolejne stadya rodowe“? Jest to przypuszczenie dostatecznie naukowo nie uzasadnione, drogą badań ścisłych nie stwierdzone, nie wiążące się z tem wszystkiem, co dają nam dzisiejsze rozległe a gruntowne poszukiwania w dziedzinie nauki o dziedziczności.

Jednakże nie dają się zaprzeczyć pewne fakta, stwierdzające, iż niektóre narządy istotnie przechodzą w ontogenezie fazy przypominające stany u grup pokrewnych, które zajmują stanowisko przypuszczalnie rodowo niższe. Otóż fakta te nabierają pewnego znaczenia tylko w obrębie tych grup zwierzęcych, o których wspólności pochodzenia przekonywają nas pośrednio także dane anatomii porównawczej i paleontologii.

Wszystkie fakta anatomo-porównawcze i paleontologiczne świadczą bez wyjątku, iż zwierzęta kręgowe stanowią grupę form istotnie pokrewnych sobie, a jeszcze bardziej, rzecz naturalna, przemawiają za istotnem pokrewieństwem, więc i za wspólnością pochodzenia rodowego, wszystkich zwierząt ssących jako całości lub wszystkich ptaków, jako zamkniętej w sobie grupy. Otóż w obrębie takich grup fakta embryologiczne nabierają w świetle filogenii większego znaczenia; tutaj z większą ścisłością naukową możemy się na nich opierać. Z niemałą oto ścisłością można dowieść, iż u konia, któremu zupełnie brak obojczyka, szew łącznotkankowy *(raphe)* w mięśniu głowowo-ramieniowym *(m. cephalo-humeralis)* odpowiada śladom zaginionego tu filogenetycznie obojczyka, właściwego innym ssakom. U bydła, które w stanie dorosłym obojczyka również nie posiada, w czasie rozwoju zarodkowego powstaje obojczyk szczątkowy, który później zanika, a jako ślad jego zachowuje się w odpowiedniem miejscu taki sam szew łącznotkankowy, jak i u ko-

nia. Albo inny przykład. Ptaki są pod wielu względami ściśle pokrewne gadom, czego dowodzą dane anatomii porównawczej, a w wysokim stopniu także fakta paleontologiczne (*Archaeopteryx litographica* posiadający liczne znamiona anatomiczne gadów i ptaków, ptaki kopalne uzębione na podobieństwo gadów). Jeżeli porównamy jednak pewne części skieletu gadziego i ptasiego, znajdziemy wybitne różnice. Część wystająca kończyny tylnej składa się u gadów z kości uda, podudzia, dwóch szeregów kostek nastopka, kilku kości stopy i palców; u ptaków—z uda, podudzia, poniżej zaś—z jednej długiej kości, zwanej skokiem, i palców. Embryologia wszakże wykazuje, że i u ptaków, zarówno jak u gadów lub płazów, powstają zawiązki uda, podudzia, kostek nastopka, stopy i palców, tylko że tutaj pierwszy szereg kostek nastopka zlewa się z dolnym końcem kości podudzia, drugi szereg kostek nastopka—z górnym końcem kostek stopy, nadto wszystkie kostki ostatniej zlewają się w jedną całość—skok ptasi jest to więc kompleks drugiego szeregu kostek nastopka i kostek stopy, które, wszystkie razem, utworzyły tu jedną długą kość. Embryologia tedy poucza nas, że skielet odnóża ptasiego i gadziego jest zbudowany według zupełnie tej samej zasady anatomicznej, że tu i tam występują te same składniki i że wtórnie zmieniony kościec nogi ptasiej powstaje z zupełnie takich samych zawiązków zarodkowych, co i gadziej.

Poprzestaniemy na tych przykładach. Tego rodzaju fakta embryologiczne w obrębie grup, o których powinowactwie rodowem sądzimy także na podstawie danych zdobytych w innej dziedzinie, stanowią znakomitę potwierdzenie wniosków naszych. Nadto dostatecznie nas one, jak sądzę, przekonywają, że w granicach grup zwierzęcych niewątpliwie spokrewnionych embryologia istotnie rzuca jasne światło na liczne zagadnienia filogenetyczne i wskazuje drogi, jakiemi prawdopodobnie odbywały się pewne zmiany w budowie i czynnościach zwierząt w ciągu ich rozwoju rodowego.

Natomiast uogólnienia dotyczące grup zwierzęcych, nie posiadających wspólnego, że tak powiem, planu budowy i czynności, nie zdradzających ścisłego i niewątpliwego po-

krewieństwa na podstawie budowy anatomicznej lub danych paleontologii, uogólnienia wypływające tylko z formalnego podobieństwa pewnych kształtów zarodkowych do niższych postaci zwierzęcych są wysoce zawodne, najczęściej bezpodstawne i powierzchowne, powiedziałbym, wprost urągające ścisłej metodzie badawczej.

Wreszcie niewłaściwem jest także często twierdzenie — nawet kiedy chodzi o grupy o niewątpliwem prawie pokrewieństwie rodowem — iż w ontogenii istotnie powtarzają się kolejne stadya rodowe. Ostatnio przytoczone fakta dowodzą raczej tylko tego, iż w obrębie danych grup panuje jedność budowy, tożsamość składników zasadniczych oraz że różnice sprowadzają się jeno do wtórnych zmian części pierwotnie jednakowych (kość skokowa u ptaków, brak obojczyka u ssaków kopytnych), co już pośrednio, rzecz prosta, przemawia za wspólnością pochodzenia i pozwala się domyślać, jaki był prawdopodobny przebieg zmian genealogicznych.

WYŻSZA SZKOŁA ROLNICZA BIBLIOTEKA W OLSZTYNIE
58153/2

Literatura.

Wykaz najważniejszych dzieł i rozpraw dotyczących przedmiotu tej książki.

DO ROZDZIAŁÓW I.—III.

Ogólne dzieła embryologiczne i podręczniki.

Balfour M. Fr. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch v. Vetter. 1880.

Bonnet R. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Wyd. II. 1912.

Haeckel E. Generelle Morphologie. 1866.

— Anthropogenie. Wyd. V. 1903.

Hertwig O. Lehrbuch d. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Wirbeltiere. Wyd. X. 1910.

— Allgemeine Biologie. Wyd. IV. 1912.

— Handbuch d. vergleichenden u. experimentellen Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere *(pod redakcyą O. Hertw. w opracowaniu licznych autorów; pierwsze zeszyty pojawiły się w r. 1903., ostatnie 1906.)*.

His W. Unsere Körperform. Lipsk 1878.

— Anatomie d. menschlichen Embryonen (mit Atlas). Lipsk 1880—1885.

Kollmann J. Lehrbuch d. Entwicklungsgesch. d. Menschen. Jena 1898.

Korschelt E. u. Heider K. Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. 1902—1910. *(Ostatni tom jeszcze nie wyszedł)*.

Kölliker A. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. höheren Tiere. 1879.

Minot C. S. Human Embryology. New-York 1892.

Schultze O. Grundriss d. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Säugetiere. 1896.

Ziegler H. E. Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgesch. d. niederen Wirbeltiere. Jena 1902.

O brózdkowaniu i tworzeniu się listków zarodkowych.

Balfour M. Fr. On the Structure and Homologies of the Germinal Layers of the Embryo. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XX. 1880.

Braem Fr. Was ist ein Keimblatt? Biolog. Centralblatt. Bd. XV. 1895.

Cerfontaine P. Recherches sur le développ. de l'Amphioxus. Arch. Biol. T. XXII. 1906.

Child. C. M. The early developm. of Arenicola and Sternaspis. Arch. f. Entw.-mech. d. Organismem. Bd. 9. 1900.

Conklin E. G. The organisation and cell-lineage of the Ascidian egg. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 13. 1905.

Carazzi D. L'Embriologia dell'Aplysia ed i problemi fondamentali dell' embriologia comparata. Arch. Ital. Anat. Embriol. Firenze 1905.

Duval M. De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Ann. d. Sc. Nat. Zool. 1884 *(oraz inne prace).*

— Atlas d'Embryologie. Paryż 1888.

Haeckel E. Die Gastrula u. die Eifurchung d. Tiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 9. 1877.

Harm K. Die Entwicklungsgesch. von Clava squamata. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 73. 1902.

Hatschek B. Ueber den gegenwärtigen Stand der Keimblätterteorie. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1893.

Heider K. Ist die Keimblätterlehre eschüttert? Zusammenfassende Uebersicht. Zool. Centralbl. 1897.

Hertwig O. Die Entwickl. des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jena 1883.

Hertwig O. i Hertwig R. *Rozdziały o brózdkowaniu* (R. Hertwig) *i listkach zarodkowych* (O. Hertwig) *w Handbuch d. vergl. Entwickl.-gesch. pod red. O. Hertwiga.*

Hertwig O. u. R. Die Coelomteorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.

Heymons R. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren u. Orthopteren. Fischer, Jena 1895.

His W. Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Arch. f. Anat. u. Physiologie. Anatom. Abteilung. 1882.

Höhr H. Die Homologie der beiden primären Keimblätter. 1905.

Kowalewski A. Embryolog. Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. Pétersbourg 1871.

Lankaster Ray E. Notes of Embryology and Classification of the animal Kingdom. Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. 17. 1877.

Lwoff B. Die Bildung der primären Keimblätter u. s. w. u. des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou 1894.

Montgomery Th. H. On the Modes of Development of the Mesoderm and Mesenchym. Journ. Morphol. Vol. 12. 1897.

Nusbaum J. u. Fuliński B. Zur Entwickl. des Darmdrüsenblattes von Gryllotalpa vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 93. 1909.

Rabl C. Teorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbüch. Bd. 15. 1889.

Reis Karolina. O kształtowaniu się zarodka u ryb kostnoskieletowych. Księga pamiątkowa ku czci J. Nusbauma. 1911. *(tamże literatura co do pierwszych stadyów rozwoju u ryb kostnoskieletowych).*

Remak R. Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1851.

Salensky W. Morphogenetische Studien an Würmern. IV. Zur Teorie des Mesoderms. Mém. de l'Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. Vol. 19. 1907.

Wierzejski A. Embryologie von Physa fontinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83. 1906.

Wilson E. B. The cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. Boston. Vol. 6. 1892.

— Embryology of the Earthworm *(i inne prace).* Journal of Morphology. Boston 1890.—1891.

Wolff W. Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 28. 1886.

Ziegler H. E. Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verhandlungen der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1898.

DO ROZDZIAŁU IV.

Rozwój układu nerwowego.

Grönberg O. Die Ontogenie eines niederen Säugergehirns nach Untersuch. an Erinaceus. Zool. Jahrb. Abt. für An. u. Ontog. Bd. XV. 1891.

Harrison R. G. Die Histogenese des periph. Nervensystems bei Salmo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. 1901. *(oraz nowsze prace).*

His W. Zur Gesch. des Gehirns u. s. w. beim menschl. Embryo. Lipsk 1888. *(oraz b. liczne inne prace, zwłaszcza w Arch. f. Anat. u. Physiol. z r. 1879., 1888. i t. d.).*

Hochstetter F. Beitr. z. Entw.-gesch. des Gehirns. Bibl. medica. 1898.

Klinckowström A. de. Le prem. dévelopg. de l'oeil pineal, l'épiphyse et cet. Anat. Anz. 1893. *(także Zool. Jahrbüch. 1893).*
Kupffer C. v. Die Entw. der Kopfnerven der Vertebraten. Verh. d. Anat. Gesellsch. 1891.
Mihalkovics V. v. Entw. des Gehirns. Nach Untersuch. an höher. Wirbelt. u. dem Menschen. Lipsk 1877.
Onodi A. Ueber die Entw. des Sympat. Nervensyst. Arch. f. mikr. Anat. 1886.
Schultze O. Ueber die Entw. d. periph. Nervensystems. Anat. Anz. u. Ergänzungsheft (Verh. d. Anatom. Gesellsch.). 1904.
Sterzi G. Sviluppo delle meningi midollari dei mammiferi et cet. Arch. ital. di Anat. e di Embriol. 1902.
Streeter G. L. The Developm. of the Cranial and Spinal Nerves in the Occip. Reg. of Human Embryo. Amer. Journ. of Anatomy. Vol. IV. 1904.

Rozwój oka.

Froriep A. Die Entw. des Auges. Handbuch der Vergl. u. exper. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere herausg. von O. Hertwig. 1905.
Kölliker A. Zur Entw. des Auges u. Geruchsorgans menschl. Embryonen. Gratul.-Schrift an die Univ. Zürich. 1883.
— Ueber die Entw. u. Bedeut. des Glaskörpers. Anat. Anz. Ergänz.-Heft 1903. *(także Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1903.)*
Schultze O. Zur Entw. des Gefässsystems im Säugetier-Auge. Festschr. f. A. Kölliker. 1892.
Szily A. Ueber d. Enstehen eines fibr. Stützgewebes und dessen Verhältn. zur Glaskörperfrage. Anat. Hefte. 1908.

Rozwój ucha.

Broman I. Die Entw. der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte Bd. 11. H. 4.
Drüner L. Ueber Anat. u. Entw. d. Mittelohres beim Mensch. u. bei d. Maus. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.
Gaupp E. Ontogenese u. Phylogenese des schalleit. Apparates bei den Wirbelt. Ergebnisse d. Anat. u. Entw. von Merkel u. Bonnet. Bd. VIII. 1898.
Krause G. Entw. der häutigen Bogengänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890. *(tenże Anat. Anzeiger 1901.)*
Röthig P. u. Brugsch Th. Die Entw. des Labyrinthes beim Huhn. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LIX. 1901.

Rozwój narządu węchowego.

Cohn F. Zur Entw. des Geruchsorganes des Hühnchens. Arch. f. mikr. An. u. Entw. 1902.
Hochstetter F. Ueber die Bildung der inneren Nasengänge u. s. w. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1891.
Keibel F. Zur Entw. u. vergl. Anat. d. Nase u. der Oberlippe der Vertebraten. Anat. Anz. 1893.

Rozwój przewodu pokarmowego i płuc.

Felix. Zur Leber-und Pankreasentwicklung. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1892.
His W. Die Entwicklung der menschlichen und tierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Entw. 1892.
— Schlundspalten u. Thymusanlange. Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abt. 1889.
Kallius E. Beiträge zur Entw. der Zunge. Verh. d. Anat. Ges. Bonn. 1901.
— Die Entw. des menschlichen Kehlkopfes. Anat. Anz. XIX. 1898.
Maurer. Schilddrüse, Thymus u. sonstige Schlundspaltenderivate u. s. w. Semon. Zool. Forschungsreise. III. 1899 *(i liczne inne prace tegoż autora nad rozwojem grasicy i gr. tarczykowego).*
Schaffer J. u. Rabl H. Die Entw. des thyreo-thym. Systems beim Maulwurf. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. 1910.
Sessel A. Zur Entw. des Vorderdarmes. Arch. f. An. u. Phys. Anat. Abt. 1877.
Zuckerkandl E. Anat. u. Entwicklungsgesch. d. Kehlkopfes u. der Luftröhre. Handb. d. Laryngol. Bd. I. 1889.

Rozwój zębów.

Leche W. Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere. Ber. d. Intern. Zool. Kongress. Leyden 1895. *(Także Morphol. Jahrbüch. Bd. XIX. 1892., oraz liczne inne prace.)*
Legros et Magitot. Contributions à l'étude du développ. d. dents. Journ. de l'Anat. et Physiol. T. XV. 1879.
Röse C. Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. 1896 *(zebrana tam obszerna literatura o rozwoju zębów prac Rösego oraz innych autorów).*
Schwalbe G. Die Teorien der Dentition. Verh. d. Anat. Gesellsch. Strassburg 1893.

Rozwój skieletu i mięśni.

Braus H., Gaupp E., Schauinsland H. *Rozdziały o rozwoju skieletu w Handbuch f. vergl. u. exp. Entwickl. d. Wirb. pod red. O. Hertwiga.*

Froriep A. Zur Entwickl. der Wirbelsäule u. s. w. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1883., 1886. *(oraz liczne inne prace, p. Ergebnisse d. Anat. u. Entw. von Merkel u. Bonnet 1892., 1894. i nast.)*

Gegenbaur C. Zur Morphol. der Gliedmassen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. 1876. *(oraz b. liczne inne prace tamże).*

Godlewski E. Die Entw. des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 60. 1902.

Kästner. Ueber die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1890. Supl.

Keibel. Zur Entwickl. der Chorda bei Säugern. Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abt. 1889.

Kollmann. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1891.

Kölliker A. Allgem. Betracht. über die Entstehung des knöch. Schädels der Wirbeltiere. Berichte d. K. Zool. Anst. in Würzburg. Lipsk 1849. *(oraz b. liczne inne prace).*

Kupffer C. Studien zur vergl. Entwicklungsgesch. des Kopfes der Cranioten. 1892. *(oraz liczne inne prace).*

Wiedersheim. Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere. 1892. *(oraz b. liczne inne prace).*

Rozwój serca i naczyń.

Born G. Beitr. zur Entwicklungsgesch. des Säugetierherzens. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 33. 1889.

Felix W. Zur Entw. der Rumpfarterien des menschl. Embryo. Morphol. Jahrb. 1910.

Hochstetter F. Beiträge zur Entwickl. des Venensystems der Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. 13., 19. *(oraz b. liczne inne prace).*

Huntington G. S. Ueber die Histogenese des lymph. Syst. beim Säugetierembryo. Verh. d. Anat. Gesellsch. 24. Versamml. 1910. *(Także prace H. Hoyera)*

Rabl C. Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morph. Jahrbüch. Bd. 12.

Röse C. Die Entwickl. des Säugetierherzens. Morphol. Jahrb. Bd. 15.

Sabatier. Observations sur les transformations du système

aortique dans la série des Vertébres. Ann. d. sc. Natur. Sér. 5. Vol. 19. 1874.

Rozwój narządów moczopłciowych.

Bornhaupt T. Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dorpat 1867.
Felix. Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchen. Zürich 1891.
Fürbringer M. Zur vergl. Anat. u. Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrbüch. Bd. IV. 1878.
Keibel. Zur Entw. des menschl. Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1896.
Kupffer C. Untersuchungen über die Entw. des Harn-und Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. u. II. 1865., 1866.
Mihálkovics R. Unters. über die Entw. des Harn-und Geschlechtsappar. der Amnioten. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Histol. Bd. II. 1885.
Nagel W. Ueber die Entw. des Urogenitalsyst. des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. u. 37.
Romiti W. Ueber Bau u. Entwickl. des Eierstockes u. des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikr. Anat. 1874.
Semon R. Studien über den Bauplan des Urogenitalsyst. der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 19. 1891.
Tourneaux. Sur le dévelopg. et l'évol. d. tuberc. génit. chez l'homme. Journ. de l'Anat. et Phys. 1899.

DO ROZDZIAŁÓW V. i VI.

Rozwój błon płodowych. Fizyologia płodzenia.

Hensen V. Physiologie der Zeugung. 1881.
Keibel F. Zur Entwicklungsgeschichte der menschl. Placenta. Anatom. Anz. 1889.
Küstner Otto. Lehrb. der Gynäkologie. Herausgegeben von... Jena 1910.
Langhans Th. Untersuchungen über die menschliche Placenta. Archiv f. Anatom. u. Entwickl. 1877.
Leopold G. Studien über die Uterusschleimhaut während der Menstruation, Schwangerschaft u. s. w. Arch. f. Gynäkol. 1877.
— Ueber den Bau der Placenta. Arch. f. Gynäkol. 1889.

Minot Charles S. Uterus and Embryo. Journ. of Morphology. 1889.
Nusbaum J. Zur Entwickl. der Placenta bei der Maus. Anat. Anzeiger. 1890.
Strahl H. Untersuchungen über den Bau der Placenta. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abt. 1889.
Strahl H. oraz Schauinsland. *Rozdziały o błonach embryon. u kręgowców w Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere pod red. O. Hertwiga.*
Turner. On the placentation of the Apes within compar. of the struct. of their placenta with that of the human female. Philosoph. Transactions of the Royal Soc. of London. 1878.

DO ROZDZIAŁÓW VII. i VIII.

Wpływ temperatury i światła.

Béclard J. Influence de la lumière sur les animaux. Compt. R. de l'Acad. de Sc. Paris. T. 46. 1858.
Blanc L. Note sur l'influence de la lumière sur l'orientation de l'embryon de l'oeuf de la Poule. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 4. 1892.
Chiarungi G. et Livini F. Dell' influenza della luce sullo sviluppo delle uova degli Anfibi. Monit. Zoolog. 1897.
Driesch H. Entwicklungsmechan. Studien. II. Ueber die Bez. des Lichtes u. s. w. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. 53. 1892.
— Entw.-mech. Studien VII. (über d. Wirk. d. Wärmezufuhr u. s. w.). Mitt. d. Zool. Station. Neapel. Bd. 11. 1893.
Féré Ch. Note sur l'influence de la températ. sur l'incubation de l'oeuf de Poule. Journ. de l'Anat. et Phys. Paris. 1894.
Hertwig O. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entw. von Rana fusca u. R. esculenta. Arch. f. Micr. Anatomie. Bd. 51. 1898.
Kammerer P. Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen- und Körperreduktion bei Proteus anguineus. Arch. f. Entw.-mech. der Organismen. Bd. 33. 1912.
Keeble u. Gamble. The colour physiol. of Hippolyte varians. Proceed. of the Royal Soc. of London. Vol. 65. 1889. *(oraz praca z r. 1905. Philos. Transact. of Royal Soc. London).*
Loeb Jacq. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Pflüger's Archiv. Bd. 63. 1896.
Mégusar F. Experimente über d. Farbenwechsel der Crustaceen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1912.
Rauber A. Ueber den Einfluss der Temperatur u. s. w. auf die Entw. des tierischen Eies. Sitz.-Ber. d. Naturf. Gesellsch. Leipzig 1883.

Schultze O. Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entw. des Frosches. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
Yung E. De l'influence des lumières colorées sur le dévelopg. des animaux. Mitteil. d. Zool. Station Neapel. Bd. 2. 1880 *(także praca z r. 1892, Comptes Rendus de l'Acad. Sc. Paris, i inne).*

Wpływ siły ciężkości i siły odśrodkowej.

Born G. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. Micr. Anat. Bd. 24. 1885.
Hertwig O. Ueber den Einfluss... d. Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 19. 1885. *(oraz inne prace).*
Hogue J. M. Die Wirkung der Centrifugalkraft auf die Eier von Ascaris megal. Archiv f. Entwicklungsmech. d. Org. Bd. 29. 1910.
Konopacka M. Die Gestaltungsvorgänge der in versch. Entwicklungsstad. centrifugirten Froschkeime. Bullet. de l'Acad. d. Sc. Kraków. 1908. *(taż praca w Rozpr. Akad. Uniw. w Krakowie po polsku).*
Pflüger E. Ueber die Einwirkung der Schwerkraft u. s. w. auf die Richtung der Zellteilung. III. Pflüger's Archiv. f. Physiol. Bd. 34. 1884. *(oraz inne prace).*
Roux W. *Szereg prac w Arch. f. Entw.-mech. 1884.—1900.*
Schultze O. Ueber die Bedeut. der Schwerkraft für die organ. Gestaltung. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. Bd. 28. 1894.

Wpływ czynników chemicznych, mechanicznych i innych.

Dareste C. Recherches sur l'influence d'électricité sur l'évolution de l'embryon de la Poule. Comp. Rendus de l'Acad. d. Sc. Paris. T. 121. 1895.
Gurwitsch A. Ueber die Einwirkung des Lithiumchlorids auf die Entwicklung der Frosch- und Kröteneier. Anat. Anz. 1895. *(oraz praca obszerniejsza w Archiv. f. Entw.-mech. der Organismen. 1896).*
Herbst C. Experiment. Untersuch. über den Einfluss der veränderten chemisch. Zusammensetzung des umgeb. Mediums auf die Entw. Archiv für Entwicklungsmech. der Organismen. 1896. *(także r. 1897., 1899.).*
Hertwig O. Ueber den Einflus äusserer Bedingungen auf die Entw. des Froscheies. Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 1894.

Hertwig O. Die Radiumstrahlen in ihrer Wirkung auf die Entwickl. tier. Eier. Sitzungsber. d. kön. Preuss. Akad. d. Wiss. 1910.
— Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn. 1911 *(także prace z r. 1911. 1912. 1913, w Arch. für Mikr. Anat. Pauli Hertwig i Günthera Hertwiga).*
Hertwig. O. u R. Ueber den Befrucht. u. Teilungsvorgang des tier. Eies unter dem Einfluss äusser. Agentien. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1887.
Loeb J. Ueber d. Einfluss von Alkalien u. Säuren auf die embryon. Entw. u. das Wachstum. Arch. f. Entwickl.-mech. d. Org. Bd. 7. 1898 *(oraz liczne inne prace).*
Morgulis S. Contributions to the Physiology of Regeneration. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1909.
Rossi U. Sulla azione dell'eletricità nello sviluppo delle uove degli Anfibi. Archiv. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 4. 1898.
Tur J. Badania dalsze nad wpływem promieni radu na rozwój zarodków ptasich. Księga pamiątkowa ku czci Józefa Nusbauma. 1911 *(oraz liczne dawniejsze prace).*
Wilson E. B. Exper. on the Early Devel. of the Amphib. Embryo et cet. Archiv f. Entwicklungsmech. d. Org. 1897.
Windle B. C. A. On the effects of Electricity and Magnetism on development. Journ. Anat. a. Physiol. London. Vol. 29. 1895.
Yung E. Sur l'influence des milieux physico-chimiques sur le dévelopment. des animaux. Arch. Sc. Phys. Nat. T. 14. Genève 1885.

Determinacya jaj.

Barfurth D. Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse. Anat. Anz. 1893.
Conklin G. Mosaic development in Ascidian eggs. Journ. of. exper. Zool. Vol. 2. 1905 *(p. także Arch. f. Entw.-mech. der Organismen 1906).*
Crampton H. E. Experim. Studies on Gastropod Developm. Arch. f. Entw.-mech. d. Organismen. 1896.
Driesch H. Philosophie des Organischen. Lipsk. 1909 *(2 tomy).*
— Die Organischen Regulationen.
— Analyt. Teorie der organisch. Entwicklung. Lipsk 1894.
— Entwicklungsmechanische Studien. I. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1892. III.—IV. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1893 *(oraz liczne prace w Arch. f. Entw.-mech. der Organismen).*
Endres H. Anstichversuche an Eiern von Rana. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1895.

Fischel A. Experim. Untersuch am Ctenophorenei. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. Bd. 6. u. 7. 1897.—1898.
Heider C. Das Determinationsproblem. Vers. d. deutsch. zool. Gesellsch. Graz 1900.
Herlitzka A. Sullo sviluppo dei embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. Bd. 4. 1897.
Hertwig O. Aeltere u. neuere Entwicklungsteorien. Berlin 1892. Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. 1894. II. 1897.
Morgan H. T. Studies of the Partial Larvae of Sphaerechinus. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1895 *(oraz liczne inne prace w temże archiwum)*.
Nusbaum J. i Oxner M. Die Diovogenese bei Lineus ruber. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1913.
Roux W. Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biolog. Wiss. Lipsk 1904.
— Berichtigung zur O. Schultze's Arbeit. Ueber das erste Auftreten der bilat. Symm. Archiv f. Entw.-mech. d. Org. Bd. 9. 1900.
— Gesammelte Abhandlungen über die Entw.-mechanik der Organismen. 1895 *(2 tomy)*.
Schultze O. Ueber das erste Auftreten der bilat. Symm. im Verlauf der Entwickl. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 55. 1899.
Wilson E. B. On Cleavage and Mosaic-Theory. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. Bd. 3. 1896.
— Amphioxus and the Mosaic Theory of Devel. Journ. of Morphology. 1893.
Zoja B. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati et cet. di alcune meduse. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1895.
Zur Strassen O. Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Archiv f. Entw.-Mech. d. Org. 1898 *(i inne prace)*.

DO ROZDZIAŁU IX.

Rozwój pozarodkowy.

Boas J. Ueber Neotenie. Festschrift f. Gegenbaur. 1898.
Bresslau E. Beiträge zur Entw. der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.
Cholodkowsky N. Die Coniferenläuse Chermes. Berlin 1907.
Chun C. Die Dissogonie, eine neue Form der geschl. Zeugung. Festschrift f. Leuckart. 1892.
Giard A. La Poecilogonie. VI. Congr. intern. de Zool. à Berne 1904.

Grimm O. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Chironomus. Mém de l'Acad. St. Petersbourg. T. XV. 1870.
Hirschler J. O dwóch różnych typach zarodków w jednym gatunku. (Studyum embryol. i form. analityczne nad mszycami). Księga pamiątkowa ku czci J. Nusbauma-Hilarowicza. 1911.
Ostwald W. Ueber die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Lipsk. Vorträge u. Aufsätze v. Roux. Heft 5.
Perrier E. La Tachygénèse. Ann. d. Sc. Nat. (8 sér. T. XVI). 1903.
Powers I. The causes of acceleration and retardation in the metamorph. of Amblystoma tigrinum. Americ. Natur 1903.
Schultz Eug. Principien der rationell. vergl. Embryologie. Lipsk 1910.
Wagner N. Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. XIII. 1863.
Woltereck R. Trochophora-Studien. Zoologica. Heft 34. 1902.

DO ROZDZIAŁU X.

Rozmnażanie się bezpłciowe.

Claus C. Ueber die Entw. des Scyphostoma u. s. w. Arb. d. Zoolog. Inst. Wien. 1890., 1892.
Ehlers E. Ueber atlantischen Palolo. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen. Mat.-nat. Cl. 1901.
Evans R. A description of Ephydatia blembingia, with an account of the formation and struct. of the Gemmulae. Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. 44. 1901.
Grobben K. Doliolum u. sein Generationswechsel. Arb. d. Zool. Inst. Wien. Bd. 4. 1882.
Kellogg V. L. Restorative regen. in nature of the Starfish Linckia. Journ. Exper. Zool. Vol. I. 1904.
Kennel J. v. Die Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1888.
Korschelt E. Zur Längsteilung bei Hydra. Zool. Anz. 1909.
Krohn A. Ueber die Erscheinungen der Fortpflanzung von Syllis u. Autolytus. Archiv. f. Naturg. Bd. 18. 1852.
Lang A. Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere u. den Ursprung der ungeschl. Fortpflanzung durch Teilung u. Knospung. Jena 1888.
Malaquin A. Epigamie et Schizogamie chez les Annélides. Zool. Anz. Bd. 19. 1896.
Neumann G. Beiträge zum Generationswechsel von Doliolum. Lipsk 1905 *(oraz inne prace).*

Todaro F. Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Atti R. Acad. Lincei. T. 2. Roma 1875.

Wagner F. v. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Rhabdocoelen *(w L. Graffa Turbellarien. Bronn's Classen u. Ordnungen. Bd. 4. 1908.)*.

Woltereck R. Bemerk. zur Entw. der Narcomedusen und Siphonophoren. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. Bd. 15. 1905.

DO ROZDZIAŁÓW XI.—XIV.

Regeneracya. Transplantacya. Involucya.

Abel M. Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochaeten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1902.

Barfurth D. Regeneration u. Involution. *Coroczne obszerne referaty w Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte od r. 1891 do 1913 (oraz b. liczne inne prace).*

Beiglówna C. Zur Regeneration des Kiemendeckels u. der Flossen der Teleostier. Bullet. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1910 *(oraz inne prace).*

Błędowski R. O zdolności regulacyjnej u Herpobdella octoculata. Sprawozd. z posiedz. Warsz. Tow. Nauk. 1912.

Bordage E. Autotomie et régénération chez divers Arthropodes. Bullet. scientif. de France et Belgique 1905.

Born G. Die Verwachsungsversuche mit Amphibieneiern. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1897 *(i inne prace).*

Braus H. Einige Ergebnisse d. Transplantat. von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Jena 1904.

Burrow M. The growth of tissues of the chick embryo outside the animal body et cet. Journ. of. exper. Zoology. 1911.

Carrel A. La technique opérative et la transplantat. des viscéres. Lyon 1902.

— Transplantat. of blood-vessels and organs. Intern. Med. Kongr. zu Lissabon 1906 *(oraz b. liczne inne prace, zwłaszcza* Cultivation of adult tissues and organs outside of the body. Journ. of the Americ. med. association 1910).

Child C. M. Studies on Regulation (of Planaria). Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1905., 1906.

— Die physiolog. Isolation. Lipsk 1911 *(oraz b. liczne inne prace).*

Crampton H. E. An experim. Study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1900.

Driesch H. Die organischen Regulationen. Lipsk 1901 *(oraz liczne inne przytoczone prace).*
— Die Restitution der Clavellina lepadiformis. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1902. *(i inne).*
Ehrlich. Experim. Karzinomstudien an Mäusen. Frankfurt 1906.
Eismond J. Ueber Regulationserscheinungen in der Entw. der in Teilstücke zerlegten Rochenkeimscheiben. Arch. f. Entw.-mech. der Org. 1910.
Fischel A. Ueber die Regeneration der Linse. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1902.
Gast G. u. Godlewski E. Die Regulationserscheinungen bei Pennaria Cavolini. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1903.
Godlewski E. Plasma und Kernsubstanz im Epithelgewebe bei der Regen. der Amphibien. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1910.
— Versuche über den Einfluss des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1904.
Goldfarb A. J. The central nerv. Syst. in its Relation to the Phenomen of Regeneration. Archiv f. Entw.-mech. d. Org. 1911.
Grochmalicki J. O regeneracji soczewki u ryb. Archiw. Nauk. wyd. przez O. Balzera. Lwów. 1.
Harms W. Ovarialtransplantation bei Regenwürmern. Zool. Anz. 1910 *(także Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1913.).*
— Parabiosenversuche an Fröschen. Marburg. 1911.
Harrison R. G. The growth and regeneration of the tail of the frog larva. Arch. f. Entw.-mech d. Org. 1898. *(oraz inne prace).*
Herbst C. Ueber die Regener. antennenähnlicher Organe an Stelle von Augen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1896., 1899., 1901.
Hertwig O. Handbuch. d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre. III. 3. 1903. *Regeneracya w opracow. D. Barfurtha.*
Hirschler J. Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen. Anat. Anzeiger. 1903., 1904.
Hofer B. Experim. Untersuch. über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1890.
Iwanow P. Regener. von Kopf-und Rumpfsegmente bei Lumbriculus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1903 *(oraz inne prace).*
Joest E. Transplantation an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1897.
Kellogg V. L. Restor. regeneration of Linckia. Journ. of Exper. Zoology. 1904.

King H. D. Exper. on regeneration in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1902., 1903.
Kopeć S. Untersuchungen über Kastration u. Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1912.
Korschelt E. Regeneration u. Transplantation. Jena 1907.
— Regener. u. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1898.
Lang A. Ueber den Einfluss des festsitzenden Lebens auf die Tiere. Jena 1888.
Loeb J. Untersuch. zur physiolog. Morphologie der Tiere. Würzburg 1891., 1892.
Loeb L. Ueber Transplant. von weisser Haut auf einen Defekt schwarzer Haut u. umgekehrt. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1897. *(oraz b. liczne inne prace).*
Meisenheimer J. Ergebnisse einig. Versuche über Extirp. u. Transplantat. der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz. 1907. *(oraz nowsze prace z r. 1909., 1910., 11., 12.).*
Morgan H. T. Regeneration in Planarians; Regen. in Teleosts; Regen. in Tubularia. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1900., 1901., 1902.
— Regeneration. New-York 1901. *To samo po niemiecku:*
Morgan-Moszkowski. 1907. *(Nadto b. liczne inne prace).*
Morgulis S. Contributions to the Physiol. of Regeneration Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1909. *(oraz inne prace).*
Nusbaum J. Vergleichende Regenerationsstudien (an Anneliden.). Polnisches Archiv. f. biolog. u. mediz. Wiss. Lwów 1901., 1904. *oraz* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1905., 1906.
— Die entwicklungsmech. metapl. Potenzen der tier. Gewebe. Aufsätze u. Vorträge. Lipsk 1912.
— Heteromorphosen bei Regener. d. älteren Forellenembryonen. Anatom. Anzeiger 1902.
— Abhängigkeit d. Regeneration vom Nervensyst. bei Nereis. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1908.
Nusbaum J. u. Oxner M. Fortgesetzte Studien über die Regeneration d. Nemertinen (L. lacteus). Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1912.
— Studien über die Regen. d. Nemertinen. Lineus ruber. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1910.
— Weitere Studien über die Reg. d. Nemertinen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1911.
— Ueber die Wirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1912.
Nusbaum J. u. Sidoriak S. Regenerationsvorgänge bei Bachforellenembryonen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1900.
Nussbaum M. Ueber die Teilbarkeit der lebenden Materie. Teilung der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. 1886.

Nussbaum M. Experim. Bestätigung der Lehre von der Regen. des Hodens d. Urodelen. Pflüger's Archiv. 1907.
Oppel A. Ueber die Kultur von Säugetiergeweben ausserhalb des Organismus. Anat. Anz. 1912.
Ost J. Regeneration der Extremitäten bei Arthropoden. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1906.
Peebles F. Experim. Studies on Hydra. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1897.
Przibram H. Experimentelle Zoologie. T. II. Regeneration. 1909.
— Die Regeneration als allgemeine Erscheinung in den drei Reichen. Versamml. d. deutsch. Naturf. u. Aerzte. 1906. *(oraz liczne inne prace).*
Rabes O. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1901.
Rauber A. Die Regeneration der Kristalle. Lipsk 1895.
Ribbert H. Ueber Transpl. auf Indiv. anderer Gattung. Verh. d. deutsch. path. Gesellsch. 1905. *(oraz inne prace).*
Schöne G. Die heteroplastische u. homöoplastische Transplantation. Berlin 1912. *(zebrana b. obszerna literatura).*
Schultz E. Regeneration, Embryonalentwicklung und Knospung. Biolog. Zentralblatt. 1902.
— Aus dem Gebiet der Regeneration. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 1899. *(także r. 1903. i inne).*
— Reduktionen. I. Hungererscheinungen bei Planaria. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1904. (bei Hydra, *tamże 1906. i inne prace).*
— Atavistische Regeneration beim Flusskrebs. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1905.
Spemann H. Ueber embr. Transplantation. Verh. d. Zool. Gesellsch. (Marburg) 1906.
Stevens N. M. Notes on regeneration in Stentor coeruleus. Arch. f. Entwick.-mech. d. Organismen. Bd. XVI. 1903.
Tornier G. Ueber Amphibiengabelschwänze u. einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz. 1900.
— Ueber Hyperdactylie, Regener. u. Vererbung mit Experimenten. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1896.
— An Knoblauchskröten exper. entstandene überzähligen Hintergliedmassen. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1905.
Wagner F. v. Die Reparationsprocesse bei Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. (Morphol. Abt.) 1900., 1905.
Walter F. K. Welche Bedeutung hat das Nervensystem f. die Regeneration der Triton-Extremitäten. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1912.
Weigl R. Transplantation der Haut u. Metamorphose bei d. Amphibien. Arch. f. Entw.-mech. d. Org. 1913.

Winkler H. Studien über Pigmentbildung. II. Transpl. an pigm. Haut. Arch. f. Entw.-mech. d. Organ. 1910.
Wolff G. Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-mech. d. Organ. 1895., 1901.

DO ROZDZIAŁU XV.

Rozwój osobnikowy a rodowy.

Haeckel E. Generelle Morphologie d. Organismen. 1866.
— Anthropogenie. 1874. *(oraz wydanie z r. 1903.).*
Hertwig O. Allgemeine Biologie. Wyd. 4. 1912.
Müller Fr. Für Darwin.
Nusbaum J. Szlakami wiedzy. Wyd. 2. 1909. *(rozdział o prawie biogenetycznem).*
— Zasady anatomii porównawczej. T. I. 1899. T. II. 1903.
Wiedersheim R. Bau des Menschen, als Zeugniss f. seine Vergangenheit u. s. w. Wyd. 2.
— Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Wyd. z r. 1912.

Alfabetyczny spis nazwisk.

Abel M. 388.
Agassiz Ludwik 370.
Agassiz i Whitman 29.
Arendt 356.
Arystoteles 168, 337.

Baer v. K. E. 37, 235, 370.
Balfour Fr. M. 5, 83, 141, 148, 370, 376 i n.
Bardeen 322, 336.
Barfurth D. 202, 215, 238, 325, 329, 334, 385, 388.
Barrois 250.
Barth 354.
Béclard J. 383.
Beiglówna Cecylia 291, 330 i n., 388.
Bell 343.
Beneden v. E. 56 i n., 79, 82.
Bergh 88.
Białaszewicz 233.
Biberhofer R. 291.
Bickford 319.
Bischoff Th. 154, 168.
Blanc L. 383.
Blumenbach 175.
Błędowski R. 388.
Boas J. 239, 386.
Bonnet R. 57, 78, 376.
Bordage E. 388.
Boring 291, 297.
Born G. 171, 190, 341, 349 i n., 366, 381, 384, 388.
Bornhaupt T. 382.
Boveri Th. 8, 228.
Braem Fr. 377.
Brandt K. 287.
Brauer A. 24 i n.
Braus H. 341, 381, 388.
Bresslau E. 241, 386.
Broman I. 379.
Brooks i Herrick 242.
Bruyne C. de 246.
Burrow 360, 388.
Bürger 88.
Bykowski L. 232.

Carazzi D. 377.
Carrel A. 360, 388.
Caullery 314.
Cerfontaine P. 9, 377.
Chabry L. 197, 220.
Chamisso Adalbert de 252.
Chiarungi G. et Livini F. 383.
Child C. M. 12, 15, 297, 319 i n., 336, 339, 377, 388.
Cholodkowsky N. 386.
Chossat 367.
Chrobak 355.
Chun C. 221, 240, 386.
Claus C. 43, 387.
Claus-Grobben 254, 257.
Cohn F. 380.
Colasanti 181.
Colin 159.
Colucci 315.
Conklin E. G. 73, 224, 377, 385.
Coste 162.
Crampton H. E. 220, 223, 348 i n., 385, 388.

Daiber 294.
Dareste C. 204, 384.
David 354.
Dorfmeister 184.
Driesch Hans 39, 182 i n., 186, 201, 209 i d., 220 i n., 226, 313 i n., 337 i n., 341, 367, 383, 385, 389.
Drüner L. 379.
Duval M. 377.

Ecker 21.
Ecker-Ziegler 133.
Ehlers E. 387.
Ehrlich 389.
Eismond J. 389.
Endres H. 215, 385.
Evans R. 270 i d., 387.

Fasola 204.
Felix 380 i d.
Féré Ch. 383.
Fischel A. 184, 186, 221 n., 315, 386, 389.
Fischer 184.
Flemming 184, 186.
Fol H. 44.
Forschbach 351.
Fraenkel L. 171.
Frazer O. E. 335.
Friedenthal 358.
Froriep A. 379, 381.
Fuchs 284.
Fürbringer M. 382.

Gamble 187.
Ganin M. 246.
Garbowski T. 226, 356.
Gast G. u. Godlewski E. 389.
Gaupp E. 379, 381.
Gegenbaur C. 120, 381.
Giard A. 235, 239, 241, 314, 386.
Godlewski E. 319, 336, 338 i n., 381, 389.
Goebel 286.
Goldfarb 336, 389.
Goldmann 351.
Goldschmidt 233.
Graff L. v. 264.
Grassi 239.
Grigoriew 356.
Grimm O. 235, 387.
Grobben C. 236, 387.
Grochmalicki J. 315, 389.
Grönberg O. 378.
Gruber A. 287 i d.
Gurwitsch A. 384.

Haeckel E. 5, 37, 47, 55, 370, 373, 376 i n., 392.
Halban 171.
Haller 195.
Haller Albrecht 168, 175.
Harm K. 45, 377.
Harms W. 389.
Harrison R. G. 341, 349 i d., 360, 378, 389.
Hatschek B. 34, 70 i d., 253, 377.
Hazen 322.
Heape W. 356.
Heider K. 6, 377, 386.
Hensen V. 382.
Herbst C. 195, 197 i n., 219, 319, 334 i n., 336, 341, 384, 389.
Herlitzka 210, 215 i n., 386.
Herrick 242.
Hertwig O. 20, 22, 29, 34, 60, 68, 74 i n., 81, 90, 103, 116, 127, 131 i n., 177, 181 i d., 192, 199, 204 i n., 206 i n., 215, 359, 376 i n., 383 i d., 389, 392.
Hertwigowie O. i R. 61 i n., 182, 377, 385.
Hertwig R. 203, 377.
Hertwigowie Paula, Günther i Oscar 204.
Heyde 351.
Heymons R. 377.
Higgenbotham 181.
Hirschler Jan 241, 290, 349, 387, 389.
His W. 63, 105, 110, 116 i n., 224, 376 i d., 380.
Hochstetter F. 128, 378, 380 i n.
Hofer B. 287, 389.
Hoff van 't 200.
Hogue Marya J. 193, 384.
Höhr H. 377.
Hubrecht 250.
Huntington G. S. 381.
Huxley H. T. 37.

Iwanow P. 328, 389.

Jehn 351.
Joachim 168.
Joest E. 346 i n., 389.
Jordan 284.
Jourdain 187.

Kallius E. 380.
Kammerer P. 185, 188, 238, 241, 364, 383.
Karawaiew 246.
Kausch 355.
Kästner 381.
Keeble i Gamble 187, 383.
Keibel F. 380 i d.
Kellogg V. L. 387, 389.
Kennel J. 387.
Kessler 328.
Kielmeyer 370.
Kinel Jan 303.
King H. D. 346, 390.
Kleinenberg 61.
Klinckowström A. 379.
Knauer 355 i n.
Knowlton 184.
Koelitz 261.
Kollmann J. 239, 376, 381.
Konopacka M. 193, 384.
Kopeć Stefan 356 i n., 390.
Kopsch 29, 50.
Korschelt E. 6, 324, 346, 387, 390.

Korschelt u. Heider 11, 13, 48, 51, 60, 376.
Kowalewski Al. 37, 73, 246, 377.
Kölliker A. 5, 58, 82, 84, 120, 125 i n., 153, 376, 379, 381.
Krause G. 379.
Krohn A. 387.
Kupffer C. 99, 379, 381 i n
Küster E. 353.
Küstner Otto 382.

Lang A. 387, 390.
Langhans Th. 382.
Lankaster R. 37, 377.
Leber A. 262.
Leche W. 380.
Legros et Magitot 380.
Lehmann O. 284.
Leopold G. 165, 169, 382.
Leuckart R. 236.
Levy O. 342 i n.
Lewandowski 358.
Lewis 342, 349.
Lillie F. R. 184, 297.
Link 284.
Loeb J. 177, 186, 188, 193 i n., 201, 332, 338, 383, 385, 390.
Loeb Leo 353, 390.
Lombardini 203.
Longet 166.
Lwoff B. 378.

Malaquin A. 265, 387.
Maggiorani 204.
Marchal 228.
Marshall 270.
Maupas 185.
Maurer 380.
Mégusar Fr. 188, 383.
Meisenheimer J. 356 i n., 390.
Mencel 342.
Michaelsen 365.
Mihálkovics v. 101, 379, 382.
Miecznikow E. 198, 226, 341.
Minot C. S. 376, 383.
Montgomery Th. H. 378.
Morgan H. T. 182 i n., 215, 221 i n., 226, 287, 289, 296 i d., 317 i n., 322 i n., 330 i n., 335 i n., 341, 346, 349 i n., 386, 390.
Morgan-Moszkowski 390.
Morgulis S. 385, 390.
Morpurgo 351 i n.
Moszkowski M. 191.
Muftič 294.
Müller E. 315.
Müller Fritz 329, 370, 392.

Naegeli C. 175, 178.
Nagel W. 382.
Němec 286.
Neumann G. 387.
Nusbaum J. 25, 96, 137, 232, 248 i d., 301, 303, 321, 358, 366, 383, 390, 392.
Nusbaum J. u Fuliński B. 378.
Nusbaum J. i Oxner M. 18, 188, 199, 211, 226 i n., 238, 250, 282, 292, 298 i n., 308 i d., 319, 327 i n., 333, 336, 341, 368, 386, 390.
Nusbaum J. u. Sidoriak S. 390.
Nussbaum M. 185, 203, 287, 292, 357, 390 i n.

Ollier 354.
Onodi A. 379.
Oppel A. 360, 391.
Ost J. 315, 391.
Ostwald Wolfgang 234, 331, 387.

Paracelsus 168.
Peebles F. 296, 346, 391.
Perrier E. 387.
Pflüger E. 168, 171, 190, 384.
Poll 359.
Pouchet i Chabry 197.
Powers I. 238, 387.
Prantl 286.
Provazek 287.
Przibram H. 284 i n., 330, 391.

Rabes O. 347, 391.
Rabl C. 76, 115, 124, 378, 381.
Rauber A. 58, 191, 284, 383, 391.
Rees van 246.
Reichert 37.
Reis Karolina 378.
Remak R. 37, 378.
Ribbert H. 391.
Romiti W. 382.
Rossi U. 204, 385.
Roux W. 179, 190 i d., 197, 204, 210, 212 i d., 287, 289, 337, 384, 386.
Röse C. 380 i n.
Röthig P. u. Brugsch Th. 379.
Rubin R. 336,
Rubinstein 356.

Sabatier 381.
Sala 226, 341.
Salensky W. 378.
Samassa 194, 217.
Sauerbruch 351.
Schaffer J. u. Rabl H. 380.
Schaper 334, 342.
Schaudinn 278 i n.
Schauinsland H. 55, 79, 381, 383.

Schöne G. 391.
Schröter 184.
Schultz E. 203, 313 i n., 328, 367 i n., 387, 391.
Schultz W. 356.
Schultze O. 158, 191 i n., 215, 376, 379, 384, 386.
Schwalbe G. 380.
Seeliger 274.
Selenka 6 i n.
Sellheim 358.
Semon R. 382.
Sessel A. 380.
Sidoriak S. 299.
Siedlecki M. 279.
Simon 286.
Sollas 247.
Spallanzani 334.
Spemann H. 217 i n., 325, 341 i d., 349, 391.
Standfuss 184.
Steenstrup J. 252.
Steinmann 322.
Sterzi G. 379.
Stevens N. M. 287, 291, 297, 319, 391.
Strahl H. 161, 163, 383.
Streeter G. L. 379.
Szily A. 379.

Thiersch 353.
Todaro F. 388.
Tornier G. 325 i n., 391.
Tourneaux 382.
Tower L. 184.
Trembley 296, 346.
Tur J. 205, 385.
Turner 151, 383.

Uhlenhut 355.
Uzel 32.

Van Duyne 322 i n.
Vejdovski 270.
Vernon 186.
Verworn 287.
Virchow R. 315.
Voigt W. 322.
Voit 367.
Vorländer 284.
Vöchting H. 340.

Wagner E. 391.
Wagner N. 235, 387 i n.
Walter F. K. 215, 336, 391.
Weigl R. 344 i n., 353, 391.
Weismann A. 17, 176, 184, 207, 292, 337.
Weltner 270.
Wetzel 345.
Whitman 29, 88.
Wiedersheim R. 121, 381, 392.
Wierzejski A. 88, 270, 378.
Wijhe van 90, 131.
Will 54 i n.
Wilson E. B. 6, 88, 218 i d., 223 in., 378, 385 i n.
Windle B. C. A. 204, 385.
Winkler H. 392.
Wolff G. 315, 336, 354, 392.
Wolff W. 378.
Woltereck R. 60, 242, 387 i n.

Yatsu N. 73.
Yung E. 186, 384 i n.

Zeleny 331.
Ziegler H. E. 54, 376, 378.
Zoja B. 346, 386.
Zuckerkandl E. 380.
Zur Strassen 226, 341, 386.

Rzeczowy spis alfabetyczny.

Acephala, inwolucya 363.
Acraspeda, metageneza 253.
Actinia equina, długość życia 258.
Actiniaria, regeneracya 293.
Actinidae, rozwój ust 59.
Adeciduata 160.
Aequipotentielles System 212.
Aequorea, gastrulacya 43.
Agamiczne rozmnażanie się 260 i d.
Allantois 143, 147 i d., 152.
Allolobophora subrubicunda, supraregeneraty 324, transplantacya 347.
Alpheus, poecilogonia 242, regulacya kompensacyjna 330.
Alytes obstetricans, sztuczna progeneza 238.
Ałunu potasowego kryształów regeneracya 285.
Amblyopsis, inwolucya 364.
Amblystoma 238, dissogonia 240.
Ameby, regeneracya 287 i n.
Amfiont 277.
Ammona fałd 101.
Amnion 143, 145, 146, 151.
Amnionstiel 152.
Amniota, gastrulacya i powstawanie mezodermy 77; krążenie pozazarodkowe 143; odżyw. się zarodka, przemiany i rezorbcya żółtka 137 i d., 142; rozw. błon płod. 136 i d.
Amphibia, brózdkowanie 19.
Amphidisci w gemulach gąbek 272 i n.
Amphioxus lanceolatus, blastula 35, brózdkowanie 9 i n., doświadczenia z dziedz. mechaniki rozwojowej 218 i d., rozwój mezodermy 65, 69 i d.
Anaboliczne zjawiska 282.
Anamnia 143, gastrulacya i powstawanie mezodermy 77.
Angiostomum nigrovenosum, heterogonia 254 i n.
Anguis fragilis, inwolucya 366.
Anizogamety 277.
Annelides, larwy i narządy tymczasowe 243 i n., powstawanie mezodermy 84, rozwój ust 59.
Anopheles 278.
Anus, rozwój 108; u jelitodyszców 59, kręgowców 59 i n., szkarłupni 59.
Aorta, rozwój 128.
Aphidae, heterogonia 256 i n.
Araschnia levana, heterogonia 255 i n.
Archaeocyty 270.
Archaeopteryx lithographica 374.
Archencephalon 98.
Archenteron 41, 43, 53, 65.
Archiblast 63.
Architomiczny podział 263.
Area opaca, pellucida, w jaju ptasiem 55.
Arenicola 38.
Arenicola cristata, brózdkowanie spiralne 15; *Ar. piscatorum*, brózdkowanie 12, 14, 16.
Arion, dojrzałość płciowa 235.
Arteriae umbilicales 154; *art. et venae omphalo-mesentericae* 141.
Arthropoda, brózdkowanie 23, 30, mezoblast 62.
Ascaris megalocephala, wpływ na brózdkowanie CO_2 195, siły odśrodkowej 193; wpływ promieni radu na jaja 204; wzrost 233, zarodki olbrzymie 226.
Ascididae, inwolucya 363.
Astacus colchicus, fluviatilis, A. Kesslerі, A. pachypus, pochodzenie i regeneracya atawistyczna 328; *A. leptodactylus*, protoplasta różnych gatunków raka rosyjskiego 328.
Asterias rubens, regeneracya 299.
Asymilacya 231, 282.
Atawizm 328 i n.
Atyoidea, regeneracya atawistyczna 329.

Aurelia aurita, metageneza 253.
Auricularia 244.
Autocharis Belia, Au. Ausonia, dwukształtność sezonowa 184.
Autonomia witalistyczna 337.
Autoplastyczna transplantacya 340, 347, 355, 358.
Autotomia 281.
Axolotl, dissogonia 240, progeneza 238, regeneracya 293 i n., transplantacya 353.

Barwik, wpływ ciepła na rozwój 184, wpł. światła 186 i n.
Barwikowa warstwa siatkówki, rozwój 103.
Belone acus, tarczka zarodkowa 29.
Beroe ovata, doświadcz. z dziedz. mechaniki rozwoj. 221 i n.
Bezdoczesnowce 160.
Bezkręgowe, gastrulacya 46, rozwój mezodermy 62 i d., 84 i n., rozwój ust 108, przemiany i rezorbcya żółtka podczas rozw. zarodka 136.
Bezowodniowce 143, gastrulacya i powstaw. mezodermy 77, skrzela 114, łuki i szczeliny skrzelowe 114, ucho środkowe 114, układ moczopłciowy 132, zewn. otwór słuchowy 114.
Bezpłciowe rozmnażanie się 252, 260 i d.; przez epitokię 266 i n.; zapomocą gemul 270 i d.; przez pączkowanie 261, 267 i d.; zapom. pączków wewnętrzn. 270 i d., zimowych 275; przez podział 261 i d. (architomiczny 263, paratomiczny 263 i n.); zapomocą statoblastów 270; przez szczeporództwo (schizogonię) 276 i n.; zapom. zoidów 265 i n.
Biali, przeszczepianie skóry 353.
Biegunowość regeneracyi 332.
Bipalium Kewense, regeneracya 319.
Bipinnaria 244.
Blastocoel 22 i n., 34 i d., 62, 64.
Blastoderma 33, 35.
Blastomerogonia 228 i n., jako regeneracya 286 i n.
Blastomery 2 i d.
Blastoporus 41, 59, u jamochłonów 59, kręgowców 59 i n., lancetnika 60, 79, mięczaków, pierścienic, płazów, ryb kostnoskieletowych 60, ryb spodoustych 53, 64.
Blastula 23, 33 i d., bl. nieregularna 35, pełna 35 i n., powierzchniowa 36, regularna, spłaszczona 35, tarczkowa 36; bl. u ptaków 55.
Blastule pochodzące ze zlania się dwóch lub kilku jaj 198.
Błędnik ucha, rozwój 104.
Błona odbytowa 108; bł. przezroczysta jaja ssaka 150 i n.; surowicza 143 i d., 146, 149, 151, 153, 155; szkliwowa 111 i n.; ustno-gardłowa 109; zębinowa 111 i n.; żółtkowa u ssaków i jej kosmki 153.
Błony zarodkowe, rozwój 143 i d.
Bocian, długość życia 259.
Bolina hydatina, dissogonia 240.
Bombinator, transplantacya 342, 349 i n.
Bougainvillea ramosa, kolonie, pączkowanie 269 i n.
Brachiopoda, rozw. mezodermy 65, 73, inwolucya 363.
Brózdkowanie, rola i wpływ deutoplazmy i protoplazmy 2 i d.; wpływ siły ciężkości 189 i d., siły odśrodkowej 192 i n.
Brózdkowanie 1, 228 i n.; br. bilateralne 6, całkowite nierównomierne 3 i d., 29 i n., 42, równomierne 3 i d., 40; częściowe 4, cz. powierzchniowe 5, 23, 30 i n., cz. tarczkowe 5, 23 i d., 29 i n.; dwuboczne 6, 9; dwuumiarowe 6, 8; dziedzicznie nierównomierne lub równomierne 17; jednoumiarowe 9 i n.; promieniste 6 i d., 10 i n., 13; przejściowe 6, 18 i d.; spiralne 6, 10 i d., 84, kwartety mikromer 12, 14 i d.
Brózdkowanie, u *Arenicola piscatorum* 12 i d., u gadów, głowonogów 23, jeżowców 8, kręgowców 19, kury 26, lancetnika 9, *Macrotoma vulgaris* 32, *Meloë* 31, mięczaków 10, niedźwiadka *(Scorpio)* 24 i n., owadów 30 i n., pajączaków 30 i n., pierścienic 12, płazów 19, 137 i n., ptaków 23, 26, ryb 19, 23, 28 i n., skorupiaków 30 i n., stawonogów 23, ssaków 5, 58, traszki 22, wieloszczetów 10, wijów 30 i n., wirków, wstężnic 10, żaby 19 i d.
Bryozoa, inwolucya 363.
Budowa zwierzęcia jako czynnik zdolności restytucyjnych 294 i n.
Bydło, długość życia 259, łożysko 159, macica męska 134, pokrewieństwo rodowe 373, szybkość wzrostu 234.

Callosamia promethea, transplantacya 348.
Canales incisivi 107.
Canalis centralis rdzenia pacierzowego 95, 101; *can. neurentericus* 109, u lancetnika 71.
Caridina 329.
Cecidomyia, paedogeneza 235.
Cement zęba 112.
Cenogeneza 370.
Cephalopoda, brózdkowanie 23.
Ceratocephale osawai, podział epitokalny 267.
Cerkarya 236 i n.
Cestodes, inwolucya 362.
Cewka nerwowa, rdzeniowa, powstawanie 98.
Chaetognatha 67.
Chemiczne czynniki, wpływ na regeneracyę 335; wpł. na rozwój jaj: dwutlenku węgla 194 i n., soli kuchennej 199, s. litowych 197 i d., s. mineralnych 195 i d., s. potasowych 197, 199, s. wapiennych 196 i n., tlenu 194, wodoru 194 i n.
Chironomus, dzieworództwo i progeneza 235.
Chirurgia, zastosowanie transplantacyi 352 i d.
Choany pierwotne 106.
Chorda dorsalis 121, pochodzenie 97, rozwój 119; u lancetnika 70 i n.
Chordoneuroplazma 224.
Chorion 155, *ch. frondosum*, *laeve* 161.
Chrabąszcze, długość cyklu życiowego 259.
Chromatofory, wpływ światła 187 i n.
Chrząstki, pochodzenie 97.
Chrząstki Meckela 122 i n., podniebieniowo-kwadratowe 122, przedstrunowe, przystrunowe 121 i n.
Chrząszcze, dojrzałość płciowa 235, inwolucya 364.
Chymoplazma 224.
Ciała jamiste 134.
Ciało szkliste oka, rozwój 102 i d., c. żółte (w jajniku) 171.
Cicada septemdecim, długość życia 258 i n.
Ciekanie się 172.
Ciepła wpływ na dwukształtność sezonową 184; na jajorodność i żyworodność, na powstawanie płci 185; na regeneracyę 183 i n., 334; na rozwój barwika 184; na rozwój zarodkowy 180 i d., jaj jeżowców 183, kury 180 i n., szkarłupni 182, żaby 181 i n.
Cirripedia, inwolucya 363.
Ciężkości siła, wpł. na brózdkowanie, rozwój jaj 189 i d., na wzrost 193.
Ciśnienie osmotyczne 200, wpł. na brózdkowanie 201, na regeneracyę 201, na rozwój zarodka 195 i n., 200 i n., na wzrost 200 i n.
Clathrulina elegans, inwolucya 363.
Clava squamata, gastrulacya 46.
Clavellina lepadiformis, budowa i pączkowanie 274 i d., inwolucya 366, regeneracya 291, 313 i n.
Clepsine, rozwój muskulatury okrężnej 88.
Clitoris 133 i n.
Cloaca 130, 147, u ssaków 109.
Coeloblastula adaequalis, *inaequalis* 35.
Coelom 62, 64 i n.
Coelomatyczne worki 64 i d., 67 i d.
Coelomteorie 61 i d.
Corpora cavernosa 134.
Corpus luteum 171.
Crinoidea, inwolucya 363.
Ctenolabrus, tarczka zarodkowa 29, wpł. tlenu na rozwój jaj 194.
Ctenophora, bad. z dziedz. mechaniki rozwojowej 221 i n.
Cutisplatte 90 i n.
Cuviera przewody 129.
Cykl życiowy 231, 234, 252, 257 i n., długotrwałość życia 258 i n.
Cynthia, jaja mozajkowe 221, badania z dziedz. mechaniki rozwojowej 224 i n.
Cytarme 197.
Czaszka, rozwój 121.
Cząstkorództwo 228.
Członkonogi, mezoblast 62.
Człowiek, cykl życiowy 257 i n.; dojrzałość płciowa 167 i n.; dwunastnica 116; grasica, jelito grube, jel. odbytowe 116; kanały przysieczne 107; kastracya 170; katamenia 168 i d.; kosmówka 161; kręgosłup 120, łożysko 161, 165; menstruacya 168 i d.; neotenia 239; odrywanie się doczesnej 164; opłucna 117; oskrzela 117; otrzewna 116; otwór ślepy *(foramen coecum)* 117; owulacya 168 i d.; poród 160, 164; płodu oddychanie i odżywianie się 163 i n., związek z macicą 160, 163; płuca 116 i d.; przewody Stensona 107;

przewód pokarmowy 116; sznur pępowinowy 164; tchawica 117, trzustka 116; wątroba 116; wzrostu szybkość 233 i n.; zarodek 115; żołądek 116.
Czynniki rozwoju 175 i d.: ciepło 180 i d.; ciężkość 189 i d.; ciśnienie osmotyczne 195 i n., 200 i n.; czynniki biologiczne 177, chemiczne 193 i d., elektryczne 203 i n., magnetyczne 204, mechaniczne 203, wewnętrzne 206 i d., zewnętrzne 179 i d.; głodzenie (inanicya) 202 i n.; mechanika rozwoju 208 i d.; promienie radu i Röntgena 204 i n.; światło 185 i d.

Decidua 160, *d. basalis s. serotina, capsularis s. reflexa, parietalis s. uterina* 164.
Deciduata 160.
Degeneracya pigmentowa 368.
Dentalium, jaja mozajkowe 221, doświadcz. z dziedz. mechaniki rozwojowej 223 i n.
Dentycya 282.
Dentyna 112.
Descensus testiculorum 134.
Determinacya 221 i d.
Determinanty 176.
Deuterencephalon 98.
Deutoplazma, jej rola i wpływ na brózdkowanie 2 i d., na rozwój serca 125; odżywianie zarodka 135; jej przeobrażenia i rezorbcya podczas rozwoju zarodka 135 i d.
Dexiotrop 11.
Diafyzy 124.
Diemyctylus viridescens, wpływ ukł. nerwowego na regeneracyę 336.
Dimorfizm sezonowy 256.
Diontogonia 241.
Diovogonia 228 i n.
Dipnoi, brózdkowanie 19.
Discoblastula 36.
Discogastrula 46.
Dissogonia 240.
Dissymilacya 231, 282.
Dobór naturalny jako czynnik zdolności restytucyjnej 293 i n.
Doczesna 160, 165 i n.; oddzielanie się d. przy porodzie 164.
Doczesnowce 160, łożysko 161, odżywianie się płodu 161 i n.
Dodatkowa plazma zarodkowa 337.
Dojrzałość płciowa, u człowieka 168 i n., u ssaków 167, u stułbi 203.; dojrz. płciowa a wzrost 234 i d.; dissogonia 240.
Dojrzałość ustroju 231.
Dotterblase 140.
Drepanosiphum platanoides, heterogonia 257.
Drewniak 278.
Drzewo rodowe 371.
Ductus Cuvieri 129.
Dwujajorództwo 228 i n.
Dwukształtność sezonowa 256.
Dwunastnica 116.
Dwurzęsica 244.
Dwutarczki w gemulach gąbek 172 i n.
Dwutlenek węgla., wpł. na rozwój zarodka 194 i n.
Dyferencyacya komórek 92, 208, 211.
Dziedziczne zawiązki w jaju 17.
Dzielenie się 152, 261 i n.
Dzieworództwo 1, 240.
Dziobak 59.
Dżdżownica, długość życia 258, regeneracya 335, rozwój mezodermy 88, somity mezodermalne 86, tachygeneza 247, transplantacya 346 i n.. 356 i n.
Dżdżowniczki, regeneracya 293.

Echinodermata, rozwój odbytu 59.
Echinus, wpł. ciepła na rozwój jaj 183; *Ech. microtuberculatus*, gastrula normalna 198.
Eimeria (Coccidium) Schubergi, cykl rozradzania się 278.
Ektoblast 40.
Ektoderma 16, 39 i n., 61 i d.; powstające z niej narządy 96 i n.; wytwarzanie mezodermy 77.
Ektomezoderma 86.
Ektoplazma 224.
Elastica chordae 119.
Elektryczność, wpływ na rozwój zarodka 203 i n., na regeneracyę 334.
Embryomorfoza 328.
Endocardium, rozwój 125 (u ryb, płazów), 126 i n. (u gadów, ptaków, ssących).
Endoplazma 45, 224.
Entelechia 337 i n.
Enterocoelia 62.
Enteropneusti, rozwój odbytu 59.
Entoblast 40.
Entoderma 15 i n., 39 i n., 61 i d.; ent. pierwotna 41, 62, powstające z niej narządy 97; ent. wtórna 64, powstające z niej narządy 97.

Entomery 16.
Ephydatia blembingia, gemule 271 i n.
Ephyry 253, 268.
Epidermis, pochodzenie 96, 98.
Epidydymis 134.
Epifyzy 124.
Epigenetycy 175.
Epiphysis cerebri 99.
Epitokia 266 i n.
Erbgleich, erbungleich (brózdkowanie jaja) 17.
Eucharis multicornis, dissogonia 240.
Eudendrium racemosum, wpł. światła na regeneracyę 188.
Eunice viridis, podział przez epitokię 266 i n.
Eupomatus, rozwój praust 60.
Euscorpius carpathicus, brózdkowanie 24 i n.
Ewolucyonizm XVIII stul. 175.
Exogastrula 183.

Fagocytoza 246.
Fałd Ammona, f. splotu naczyniowego 101.
Fałdy płciowe 133 i n.
Fasciola hepatis, dzieworództwo i paedogeneza 236 i n.
Febris perniciosa 277.
Fierasfer, wzrost 232.
Foramen coecum 117, *for. umbilicale* 139.
Formative Reize 334.
Fundulus, wpływ ciśnienia osmotycznego na brózdkowanie 201, światła na rozw. barwika 186, tlenu na rozwój jaj 194.
Funiculus umbilicalis 154.
Furchung 1.

Gady, deutoplazma 138, gastrulacya 46, 54, 77, odżywianie się zarodka, przemiany i rezorbcya żółtka 137 i n.; pokrewieństwo z ptakami 374, z ssakami 59, 149; rozwój aorty 128, błon płodowych 137 i n., 143 i d., łuków aorty 129, mezodermy 73, 77, omoczni 147 i d., serca 125 i n., steku 109, struny grzbietowej 120, szczelin skrzelowych 104, 114, węchowych narządów 105; tarczka zarodkowa 54, 58; zanik pęcherza żółtkowego 54, 58.
Ganglia nerwów rdzeniowych 101.
Ganoidei, brózdkowanie 19.
Gartnera kanały 134.
Gastraeateorie 37.
Gastrula 40 i d.
Gastrulacya 40 i d., przez delaminacyę 44 i n., emboliczna 40 i n., 43, 46 i n., epiboliczna 42 i d., przez imigracyę 43, przez obrastanie 42 i n., przez rozblaszkowanie 44 i d., tarczkowa 46 i d., przez wpuklenie 40 i n., 46.
Gastrulacya u bezowodniowców *(Anamnia)* 76 i d., u gadów 46, 54, 56, 77, jamochłonów 41, 44, 46, kręgowców 46 i n., 76 i n., lancetnika 41, owodniowców *(Amniota)* 77 i n., płazów 48 i n., 54, 76, 137 i n., ptaków 48 i n., 54 i d., 77, robaków 41, ryb 46 i d., 54, 76, ssaków 56 i d., 77, szkarłupni 41.
Gąbki, brózdkow. promieniste 7, gemule 270 i d., inwolucya 363, przeobrażenia 244.
Gąsienica owadów 245.
Gemule gąbek 270 i d.
Germinogonia 228.
Geryonia, gastrulacya 44 i n.
Gęś, długość życia 259.
Glandula thyreoidea, rozwój 115.
Glans penis 133.
Glista końska, wzrost 232, zarodki olbrzymie 226.
Głodzenie 202 i n.; wpływ na dojrzałość płciową 203, na inwolucyę 202, 367 i n., na powstawanie płci 203, przeobrażenia 202, na rozwój 202 i n.; regener. po głodzeniu 282.
Głowonogi, długość życia 259, wpł. światła na rozw. jaj 186.
Gnykożuchwia ryb 122.
Gołąb, regeneracya kości czaszkowych 303.
Grasica, rozwój 115 i n.
Gruczoł tarczykowy 115 i d.
Gruczoły jelita, powstawanie 96; płciowe, powstaw. 134; potowe, przewodu pokarmowego, sadłowe, skórne 97, o wydzielinie wewnętrznej 170 i n.
Gryzonie, kosmówka, łożysko 161, związek płodu z macicą, poród 160.
Gunda segmentata 290.
Guz ciemieniowy 110.

Haemoliza 358.
Harmonisch-aequipotentielles System 212.
Hassala ciałka 116.
Heliactis bellis, długość życia 258.

Heliozoa, inwolucya 363.
Helodrilus longus. supraregeneraty 324.
Hemiembryo (Roux) 213, 287.
Hemoglobiny kryształów regeneracya 284 i n.
Hensena węzeł 78 i d.
Hepar, powstawanie 118.
Heterogonia 240, 254 i d.
Heteromorfoza 301, 319 i d.
Heteroplastyczna transplantacya 340, 345, 347 i d., 358, 359.
Histoliza 202, 246.
Homeoplastyczna transplantacya 340, 347 i d., 355, 358.
Hydatidy 134.
Hydra, pączkowanie 268 i n., regeneracya 290, 296, 317 i n., rozmnażanie się 252, 261 i n., transplantacya 346; wpływ głodzenia na dojrzałość płciową 203.
Hydroidea, regeneracya 290, 293.
Hydromedusae, inwolucya 363.
Hydrorhiza 270.
Hyoideum 114, u ryb 122 i n., ssaków 123.
Hyomandibulare u ryb 122 i n.
Hypoblast 40.
Hypospadia 239.

Idanty, idy 176.
Idioplazma regeneracyjna 337.
Imaginalne tarczki 245.
Imago, u owadów 244 i n.
Inanicya, wpływ na rozwój 202 i n., na inwolucyę, przeobrażenia 202, dojrzałość płciową, powstawanie płci 203.
Indifferentes Keimplasma 337.
Infundibulum (cerebri) 99.
Intracelularne odżywianie 246.
Inwolucya 361—368; wpływ głodzenia 202; inw. a regeneracya 302.
Izogamety 277.

Jaja biegun roślinny 3 i d., zwierzęcy 3 i d., 8, 12; brózdkowanie 1—36; deutoplazma, protoplazma 2 i d.
Jaja biegunowożółtkowe 4, 23, całotwórcze 3 i n., centrolecitalne 4, częściotwórcze 4, 23, 30, determinacyjne 221, holoblastyczne 3 i n., 5 i n., meroblastyczne 4 i n., 46, 136, mozajkowe 221, 225, określne 221, regulacyjne 221, 225, śródżółtkowe 4, 5, 30, telolecitalne 4.
Jajniki 134.
Jajo, królicze 56 i d., owadzie 30 i d., psie 57, ptasie 55 i n., ssaków 56 i d., 150, stekowców 56, torbaczy 150, żabie 48 i d.
Jajorodność, wpływ ciepła 185.
Jama bębenkowa 104; j. ciała 22, 62, ostateczna 64 i n., wtórna 64; j. nosowa 107, 109; j. pokarmowa 64; j. ustna 95, 109, ostateczna, pierwotna 107.
Jamochłony, długość życia 258, gastrulacya 41, 44, 46, pączkowanie stolonowe 274, przeobrażenia 244, regeneracya 317, 319; rozwój mezodermy 86, ust 59.
Jaszczur plamisty, rozwój serca 124, wpł. ciepła na rozwój barwika 184, poecilogonia 242.

Kanalik środkowy rdzenia pacierzowego 95, 101.
Kanaliki proste nerki 132.
Kanał neuro-enteryczny u kręgowców 60.
Kanały Gartnera 134; k. przysieczne 107.
Kanarek, długość życia 259.
Kangur, odżywianie się płodu 157.
Kapłony 170, 358.
Karaczan-prusak, powstawanie układu nerwowego 93.
Karp, długość życia 259, potwór 327.
Kastracya 170; k. u owadów i zwierząt kręgowych 357 i n.
Kataboliczne zjawiska 282.
Katamenia 168.
Keimblätterteorie 38.
Kielich oczny 102 i n.
Klimakteryczny okres 168.
Kładki czaszkowe 122.
Kokcydye, cykl rozradzania się, przemiana pokoleń 278 i n.
Kolczatka 59.
Kolonie 269 i n.
Kolorado, wpł. ciepła na rozwój barwika 184.
Komory mózgowe 95, 100; k. serca 128.
Komórki, brózdkowe, przewężne 2 i n.; k. brzeżne 27, 29; k. płciowe 97.
Konie, atawizm 328, długość życia 259, kosmki i odżywianie się płodu 157, macica męska 134, okres rui 172, pochodzenie 328, pokrewieństwo z ssakami 373, szybkość wzrostu 234.

Kopyta, pochodzenie 97.
Korelacya menstruacyi z jajnikami i owulacyą 171 i n.; kor. narządów płciowych z innymi 169 i n.; kor. zarodkowa 197; zakłócenie korelacyi jako podnieta restytucyjna 339.
Kosiarz, autotomia 281.
Kosmki błony żółtkowej u ssaków 153.
Kosmówka i jej kosmki 153, 155; k. krzaczasta, gładka 161; k. u ssaków doczesnowych 160 i n.
Kostka gnykowa, podjęzykowa *(hyoideum)* 114.
Kostki słuchowe, powstawanie 104, 114, 123.
Kostnienie czaszki 122, kości długich 124, kręgosłupa 120 i n.; kostn. okołochrząstkowe (perichondralne), śródchrząstkowe (endochondralne) 124.
Kości, pochodzenie 97; rozwój k. długich 124, gnykowej 123, kończyn 124, podjęzykowej 123, k. pokrywających 122.
Kot, szybkość wzrostu 234, długość życia 259.
Kowadełko, pochodzenie 114, 123.
Krążenie pozazarodkowe 114 i n.
Krążkopławy, cykl życiowy 258, metageneza 253, podział przez pączkowanie 267 i n.
Krew, pochodzenie 97.
Kręgi, kręgosłupa 110; kr. pierwotne 97.
Kręgosłup, rozwój 119 i n.; kr. pstrąga 120, zarodka ludzkiego 120.
Kręgowce, brózdkowanie 10, 19, 23, deutoplazma 138, długość życia 259, gastrulacya 46 i n., 52, 54, 76 i n., 137 i n., kastracya 357 i n., metabolizm 316, mezoblast 62, odżywianie się zarodka 137 i d., 142, pochodzenie i pokrewieństwo 373, przemiany i rezorbcya żółtka 137 i d., 142, regeneracya 290 i n., 299 i n., 336, supraregeneracya 325 i d., transplantacya 349, 355.
Kręgowce, kostnienie skieletu 120 i d., 124; powstawanie i rozwój zawiązków narządów 96—166; rozwój błon płodowych 137 i d., błony ustno-gardłowej 109, czaszki 121 i d., grasicy 116, gruczołów płciowych 134, gruczołu tarczykowego 116 i n., jamy ustnej 109 i n., kręgosłupa 119 i n., łuków skrzelowych 114 i n., mezodermy 65, 73 i d., 89, muskulatury 118 i n., narządów trawienia 108 i d., nerek 132, odbytu 59, 108, odnóży 123 i n., oka 102, płuc 117/8, przednercza 130, praust 59 i n., przegrody podniebieniowej 109, przewodów płciowych 134, przewodu jelitonerwowego 60, 109, przew. Wolffa 130, serca 125 i n., skieletu 119 i d., steku 109, szczelin skrzelowych 104, 110, 112 i d.; układu moczopłciowego 130, nerwowego 93, tętniczego 128/9, żylnego 129; ucha 104 i n., 114; wyrostk. dolno i górnoszczęk. 106 i n., 110; zatoki ustnej 109 i n.
Krowa, liścień płodowy 159, okres rui 172.
Królik, błony płodowe 150, jajo 56 i n., rozwój serca 125 i n., smuga pierwotna 79, 82, tarczka zarodkowa 58, 79, transplantacya 351, 355 i n., zarodek 84.
Kruk, długość życia 259.
Krwionośne naczynia, pochodzenie 97.
Kryształy płynne 284.
Kukułka, długość życia 259.
Kumka, transplantacya 342, 349 i n.
Kur domowy, długość życia 259.
Kura, brózdkowanie 26 i n., krążenie pozazarodkowe 141, omocznia 147, pęcherz żółtkowy 141; rozwój rurki nerwowej 94, serca 127; smuga pierwotna 81; wpływ na rozwój: ciepła 180 i n., magnetyzmu 204, promieni radu 205, wstrząsania 203.
Kwartety mikromer 12, 14 i d., 84 i n.

Labia maiora, minora 133 i n.
Labirynt ucha, rozwój 104.
Lacerta agilis, L. vivipara, supraregeneracya 325.
Laktacya 169,
Lambertów rodzina 177.
Lamina terminalis (cerebri) 99.
Lancetnik, blastula 34 i n., brózdkowanie 9 i n., doświadcz. z dziedz. mechaniki rozwojowej 218 i d., gastrulacya 41, 47, prausta 60, 79, mezoderma 65, 69 i d., 73, regeneracya 291.
Larwa 230.
Larwy 243 i d.; l. bliźniacze 219 i n.;

dwurzęsica *(bipinnaria)* 244, gąsienica 245; l. litowe Herbsta 198; *pilidium* 244; *planula* 253, poczwarka 245, pływik *(nauplius)*, pręcowiec *(pluteus)* 244, *pupa* 245, rzęskowiec *(trochophora)*, usznica *(auricularia)*, żywik *(zoëa)* 244.
Laverania malariae 277.
Leiotrop 11.
Leptinotarsa, wpływ ciepła na rozwój barwika 184.
Leptocephalus, przeobrażenia 232.
Leptoplana, regeneracya 336.
Lernaea, *Lernanthropus*, inwolucya 362.
Lewozwrotny podział jaja 11 i n.
Ligamenta intervertebralia 129.
Ligia oceanica 249, pływik *(nauplius)* 248.
Liliowce, inwolucya 363.
Limfatyczne naczynia, rozwój 130.
Limfoidne narządy, pochodzenie 97.
Limnaeus truncatulus 236.
Linckia Guildingui, regeneracya 298.
Lineus lacteus, inwolucya 366 i d., przyśpieszenie dojrzałości płciowej 238, regeneracya 307 i d.
Lineus ruber, blastula z kilku jaj 199, brózdkowanie 18, gastrulacya 41, głodzenie i regeneracya 282, regeneracya 292 i d., 298, 318, 333, 336, tachygeneza 249 i d., wpływ światła na regeneracyę 188, wtórna moc prospektywna 212, zrosty jaj i zarodków 226 i n.
Lingula anatina, mezoderma 73.
Linienie 282.
Liquor amnii 146, 152.
Lis, worek jajowy 161.
Listek, rogowy 98; zarodkowy środkowy 16, 37 i n., 61 i d., wewnętrzny 15, 37, 40 i n., zewnętrzny 16, 37, 40 i n.
Listewki, zębowe 111 i n., zwojowe 101.
Listki zarodkowe, ich rola twórcza 37 i d.; teorja l. zar. 38, 40.
Liścienie płodowe 158 i n.
Lithiumlarven (Herbst) 198.
Lithobius forficatus 278.
Lumbricidae, transplantacya 346.
Lumbriculidae, regeneracya 293.
Lymnantria dispar, *L. japonica*, transplantacya 357.

Łabędź, długość życia 259.
Łącznica oka, pochodzenie 103.
Łechtaczka 133 i n.
Łodyżka omoczni, owodni, pęcherza żółtkowego 152 i n., 155.
Łożysko 157, 159, ł. liścieniowate 161, ludzkie 165, maciczne 159, 162 i d., pierścieniowate 161, płodowe 158, 161, tarczowate 161.
Łuk gnykowy 110.
Łuki aorty, rozwój 128; ł. skrzelowe, trzewiowe 113 i n., u ryb 122 i n., u ssaków 123; inwolucya 365.

Macica 150, 154, podczas menstruacyi 169, 166, po porodzie 164; m. ciężarna 163, 166, męska 134.
Macrotoma vulgaris, brózdkowanie 32.
Magnetyzm, wpływ na rozwój zarodka 204.
Maik, brózdkowanie 31.
Majka-oleica, dojrzałość płciowa 235.
Makrogametocyty 277 i d.
Makromery 3, 12, 14 i d.
Malarya 278 i n.
Małpy, kosmówka 161, łożysko 161, menstruacya 171, odrywanie się doczesnej 164, poród 160, 164, ruja 172, związek płodu z macicą 160, 163.
Małże, inwolucya 363.
Margaritana, długość życia 259.
Marsupialia 150, 156.
Mechaniczne czynniki, wpływ na rozwój zarodka 203, na regeneracyę 335.
Mechanika rozwojowa 39, 208 i d., 212 i n., 287, 334; doświadcz. nad *Beroe ovata* 221 i n., nad *Dentalium* 223 i n., nad jeżowcami 226, lancetnikiem 218 i n., mięczakami 223 i n., osłonicami 218, 220, płazami, traszką, 215 i d., żabą 213 i d., żachwą *Cynthia* 224, żebropławami 221 i n.
Mechanika rozwojowa, determinacya 221 i d., larwy bliźniacze 219 i n.; postgeneracya 214 i n.; prospektywna moc 39, 209 i d., prosp. znaczenie 39, 209 i d., 217 i d.; zarodki częściowe 218 i d., 220 i d., olbrzymie 226, połowiczne 213 i d., 220; zrost jaj i zarodków 225 i d.
Medullarplatte 49.
Meduzy 268 i d., gastrulacya 43 i d., metageneza 253 i n.
Meloë, brózdkowanie 31, dojrzałość płciowa 235.
Menstruacya 168 i d.

Merogonia 228, jako regeneracya 286 i n.
Merozoity 276 i d.
Mesencephalon 98.
Mesenteria 65, 67, 125.
Mesodermsäckchen O. Hertwiga 80.
Mesodermstreifen 80.
Mesostomum Ehrenbergi, poecilogonia 241.
Metabolizm 315 i n.
Metageneza 240, 251 i d. (p. przemiana pokoleń), 254 (heterogonia).
Metamery 119.
Metamorfoza 230, 240, 243 i d. (patrz przeobrażenia).
Metaplazya 315 i n.
Metazoa, bezpłc. rozmnażanie się 260, regeneracya 290 i d., 296 i d.
Mezenchyma 16, 62 i n., 88 i d., 108; pochodzenie i powstające z niej narządy 97.
Mezoblast 62 i n.
Mezoderma 16 i n., 37 i n., 61 i n., pochodzenie i powstające z niej narządy 97; typy powstawania mezod. 63 i d.: z ektodermy 77, z ektodermy pierwotnej (ektomezoderma) 86, 88, w postaci spoistych skrzydełek entodermy 72 i d., z telomezoblastów 84 i d., 87, typu mezenchymatycznego 88 i d., z worków coelomatycznych 64 i d.
Mezoderma, praustowa, przystrunowa 76, somity mezodermalne 85, warstwa ścienna 64 i n., trzewiowa 64, 108.
Mezoderma, u *Amphioxus* 65, 69 i d., u bezkręgowych 62 i d., 84, u *Brachiopoda* 65, 73, u gadów 73, 80, u kręgowców 62, 65, 73, 89, u lancetnika 65, 69 i d., 73, u *Lingula anatina* 73, u mięczaków 84, u owadów 63, u *Phoronis* 89, u pierścienic 62, 84, u płazów 73 i d., 76, 80, u *Pristiurus* 76, u ptaków 73, 80 i n., u ramienionogów 65, 73, u robaków 64 i n., u ryb 73, 76 i n., u ryb spodoustych 76, 89 i d., u *Sagitta* 64 i n., u skorupiaków 63, u ssaków 80, 82, u stawonogów 62 i n., u strzałki 65, u szkarłupni 65, 88 i n., u *Terebratulina* 73, u *Thecidium* 73, u traszki 73 i d., u wieloszczetów, wirków, wstężnic 84.
Microstomum lineare, podział paratomiczny 263 i n.
Miedniczki nerkowe 132.
Mięczaki, brózdkowanie 10, długość życia 259, larwy 244, metabolizm 316, regeneracya 290; rozwój mezodermy 84 i d., praust 60, ust 59.
Międzykrocze 133.
Międzymóżdże, zawiązki i rozwój 95, 100 i n.
Miękisz szkliwowy 111 i n., m. zębowy 112.
Mięsosierdzie, rozwój 125 i d.
Mikrogametocyty 277 i d.
Mikromery 3, 12, 14 i d., kwartety 12, 14 i d., 84 i d.
Miracidium 236 i n.
Mitrocoma Annae, blastule utworzone z kilku jaj 198, 226.
Młodociane postacie 243.
Młodorództwo 235 i d., mł. sztuczne 238.
Młoteczek, pochodzenie 114, 123.
Moczopłciowy układ, rozwój 130 i d.
Moczowody 132.
Mollusca, powstaw. mezod. 84, rozwój ust 59.
Monotremata 143.
Monovogonia 229.
Monro otwór 101.
Morfalaksya 285, 317 i d.
Morula 33 i n., 35.
Morwica 34.
Moszna 133 i n.
Motyle, dojrzałość płciowa 235, przeobrażenia 245, heterogonia 225 i n.; wpływ ciepła na rozwój barwika 184; poczwarki, kastracya 356 i d., transplantacya 348 i n.
Motylica, dzieworództwo i paedogeneza 236 i n.
Mózg, powstawanie 94 i n.
Móżdżek, zawiązek 100 i n.
Mszyce, paedogeneza 235, heterogonia 256 i n.
Mszywioły, inwolucya 363, statoblasty 270.
Muchy, przeobrażenia 245.
Muł, długość życia 259.
Murzyni, przeszczepianie skóry 353.
Muskulatura, pochodzenie 16, rozwój 118 i n.; m. gładka, poprzecznie prążkowana 97, przewodu pokarmowego 108; zawiązek u lancetnika 72.
Muszla uszna, rozwój 105.
Muszle nosowe, powstawanie 107.
Müllera przewód 132, inwolucya 365.
Myeloplazma 224.
Myocardium, rozwój 125 i d.

Myocoel, u lancetnika 72.
Myomery 118.
Myrianida fasciata, rozmnażanie się zapomocą zoidów 265 i n.
Mysis chameleo, rezorbcya deutoplazmy 136.
Myszy, transplantacya 351, 359.

Nabłonek, pochodzenie 97, 108.
Naczyniowy układ, rozwój 125 i d.
Naczyniówka, powstawanie 103 i n.
Nadajniki szczątkowe 134.
Naidy, tachygeneza 247.
Napletek 133.
Narządy, oddechowe 95, 108, pierwotne 37, prowizoryczne (tymczasowe) 243 i n., szkliwowe 111 i n.
Naskórek skóry, pochodzenie 96, 98.
Nauplius 244, 246.
Nebenkeimplasma 337.
Nematodes, inwolucya 362.
Nemertini, brózdkowanie 10, 18, mezoderma 84, przeobrażenia (tachygeneza) 248 i n., regeneracya 307 i d., rozwój ust 59.
Neocyty 305 i n.
Neoepigenetycy 175.
Neoewolucyonizm 175.
Neopreformiści 175.
Neotenia 238 i d.
Nereida, regeneracya 304 i n.
Nereis diversicolor, regeneracya 304 i d., 335.
Nerka 132.
Nerw wzrokowy, rozwój 102 i n.
Nerwowa rurka, powstaw. u lancetnika 71; nerw. tkanka, pochodzenie 16.
Nerwowy układ, rozwój 98—101; obwodowy 97, 101, ośrodkowy 93 i d., 97, spółczulny 101.
Nerwy, powstawanie 101; n. wzrokowe, zawiązki 100.
Neuroporus anterior, posterior 98.
Nicień, heterogonia 254 i n.; inwolucya 362.
Niedźwiadek, brózdkowanie 24 i n., 28, gastrulacya 46.
Nieparzystokopytne, kosmki, związek z macicą i odżywianie się płodu 157.
Nietoperze, kosmówka i łożysko 161, poród 160, ruja 172, związek płodu z macicą 160.
Nisus formativus 175.
Nos, powstawanie 107.
Nowotwory patologiczne 315.
Nozdrza zewnętrzne 107.
Nulla est epigenesis 175.

Obleńce, blastule 35, heterogonia 256.
Obojczyk, jego znaczenie filogenetyczne 373 i n.
Obojętna plazma zarodkowa 337.
Ociężnik, heteromorfoza 319.
Odbyt 59 i n., rozwój 95, 108; u jelitodyszców 59 i n., u szkarłupni 59.
Oddychanie zarodka 142, 148, 164.
Odmieniec, inwolucya 364, wpływ ciepła na jajorodność lub żyworodność 185; wpł. światła na rozw. barwika 187, na rozwój oczu 188.
Odradzanie 280 i d.; wpł. ciepła na odr. 183 i n.
Odwracalność biegunowa 332.
Odżywianie intracelularne, wewnątrzkomórkowe 246; odżywianie się zarodka 135 i d., 157 i d., 161 i d.
Ognice, pączkowanie stolonowe 276.
Oko, rozwój 102.
Okresowość czynności płciowych u ssaków 167 i d.
Okręgi twórcze w jaju (His) 224.
Olbrzymie zarodki 226 i n.
Omocznia, rozwój 143, 145, 147 i d., 152, 153, 155; inwolucya 365, łodyżka om. 152, 155.
Oniscus, inwolucya 366.
Ontogenia a filogenia 58 i n., 105, 109, 115, 118 i d., 122, 129 i n., 132, 149 i n., 365 i n., 369 — 375; prawo biogenetyczne 370 i d.
Oocysta 278 i d.
Ookinety 279.
Opłucna, zawiązek 117.
Organbildende Keimbezirke (His) 224.
Organogenia 96—166.
Os, rozwój 59.
Osiadły tryb życia przyczyną inwolucyi 362 i n.
Osieł, długość życia 259.
Osierdzie, rozwój 125 i d.
Oskrzela, powstawanie 95, 117.
Osłona białkowa, przezroczysta w jaju królika 56.
Osłonice, blastula 35, doświadczenia z mechaniki rozwoj. 218, 220, 225, pączkowanie 274 i d.
Osłony zarodkowe, rozwój 143.
Osy pasorzytne, polyembryonia 228.
Otrzewna, pochodzenie listka trzewiowego 108; 116.
Otwór Monro 101, pępowinowy 139. i n., 142, 146 i n., słuchowy zewn.

114, ślepy 117; otwór ustny 59 i n., 108 i n.
Owady, blastula 36, brózdkowanie 5, 30 i d., deutoplazma 135, długość cyklu życiowego 259, dojrzałość płciowa 235, inanicya 202, kastracya 357 i n., larwy i przeobrażenia 244 i n., mezoblast 63, transplantacya 356.
Owca, długość życia 259, liścienie płodowe 158 i n., okres rui 172, szybkość wzrostu 234.
Owodnia, rozwój 143 i d., 146, 149, 151, 153, 155 i n., inwolucya 365, łodyżka owodni 152 i n., 155.
Owodniowce 143, błony płodowe 137 i d., gastrulacya 77 i d.. krążenie pozazarodkowe 142, mezoderma 77 i d., odżywianie się zarodka, przemiana i rezorbcya żółtka 137 i d., 142, smuga pierwotna 78 i d., układ moczopłciowy 132 i n.
Owsik, wzrost 233.
Owulacya 168 i n., ruja a owulacya 172.
Oxyuris, wzrost 233.

Padalec, inwolucya 366.
Paedogeneza 233 i d., p. sztuczna 238.
Pajęczaki, brózdkowanie 30, 33.
Palaemon, heteromorfoza 319 i n.
Palatoquadratum 123 (u żarłacza).
Palingeneza 370.
Palinurus vulgaris, heteromorfoza 319 i n.
Palolo, podział epitokalny 266 i n.
Pancreas, powstawanie 118.
Papuga, długość życia 259.
Parabiotyczna transplantacya u ssaków 351 i n.
Parablast 63.
Parachordales Mesoderm 76.
Parachordalia 121 i n.
Paraphysis cerebri 99.
Paratomiczny podział 263 i d.
Partenogeneza 240.
Parzydełkowce, brózdkowanie promieniste 7.
Pas brzeżny w blastuli 48.
Pasorzytnictwo, przyczyna inwolucyi 362.
Pasorzyty, warunki rozwoju i znaczenie płodności 237.
Paznokcie, pochodzenie 96.
Pazury, pochodzenie 96.
Pączki wewnętrzne gąbek 270 i d., p. zimowe Clavelliny 275.
Pączkowanie 252, 261, 267 i d., p. stolonowe 273 i d., 276; strobilacya 268.
Pelobates, przeobrażenia 232; *P. fuscus*, supraregeneraty 326.
Pełzaki, regeneracya 287 i n.
Penis 134, *glans* 133.
Periblastula 36.
Pericardium viscerale, rozwój 125 i n.
Peristomales Mesoderm 76.
Peritonaeum, pochodzenie 108.
Perłowiec, długość życia 259.
Pęcherz mózgowy 98, pławny 95; p. żółtkowy 140 i n., 145 i n., 149, 151, 153, 155; inwolucya p. ż. 365, łodyżka 152, 155, zanikanie 147.
Pęcherze mózgowe 94 i n., 98 i n., oczne 100 i d.
Pęcherzyk Graafa 168, 171, p. słuchowy 104 i n.
Pępowina 155, p. jelitowa 145, skórna 145 i n., 152.
Philosamia cynthia, transplant. 348.
Phoronis mezenchyma 89.
Phyllodromia germanica, powstawanie układu nerwowego 93.
Physa, powstaw. mezodermy 88.
Pieris bryoniae, *P. napi*, dwukształtność sezonowa 184.
Pierścienice, larwy i narządy tymczasowe 243 i n., mezoblast 62, mezoderma 84, 86, regeneracya 290, 304 i d., rozmnażanie się przez podział 252, 263, tachygeneza 247. Rozwój praust 60, ust 59, układu nerwowego 93.
Pierwotne listki zarodkowe 37, 40.
Pierwotniaki, przemiana pokoleń bezpłciowych i płciowych 276 i d., regeneracya 287 i n.
Pies, długość życia 259, tarczka zarodkowa 78, transplantacya 351, zarodek 154, wzrost 234.
Pijawka lekarska, długość życia 258.
Pijawki, powstaw. mezodermy 88, regeneracya 290 i n.
Pilidium 244, 248, 250.
Placenta 158 i d.
Placula 35.
Planaria lugubris, *maculata*, *torva* — potworności, supraregeneraty 323; *Pl. maculata*, regeneracya 297 i n.; *Pl. torva*, wpływ ciepła na regeneracyę 184.
Planaridae, regeneracya 291, 297, 336, supraregeneraty 322 i n.
Planula 253.

Plasmodium malariae, Pl. praecox, Pl. vivax 277.
Plasmodyum malaryczne, przemiana pokoleń płciowych i bezpłciowych 277 i d.
Plica encephali ventralis 98 i n.; *pl. rhombo-mesencephalica* 99.
Pluteus 244.
Płazy, brózdkowanie 5, 19, 30, 137 i n., deutoplazma 138, doświadcz. z mechaniki rozwoj. 215 i d., gastrulacya 47 i d., 76, 137 i n., inwolucya 365, poecilogonia 241 i n., regeneracya 290 i n., transplantacya 341 i n., 349, wpływ ciepła na rozwój zar. 181, wpł. prom. radu na elem. płciowe i rozwój 205, wpł. ukł. nerwow. na regener. 336.
Płazy, rozwój łuków skrzelowych 114, mezodermy 73 i d., 76, muskulatury 118 i n., praust 60, serca 125, steku 109, struny grzbietowej 120, szczelin skrzelowych 104, 114, węchowych narządów 105.
Płciowe gruczoły, pochodzenie 16; narządy zewnętrzne 133 i n.
Płeć, wpływ głodzenia na powstawanie 203.
Płuca, powstawanie 95, rozwój 116 i d.
Płyn owodniowy 146, 152.
Płytka pierwotna, u gadów 54 i n.; pł. rdzeniowa 49 i n.
Płytki płciowe 134.
Pływik 244, 246.
Pochwy przedsionek 133, wejście do pochwy 133 i n.
Poczwarka owadzia 245.
Podniebienie, p. ostateczne, powstawanie 107.
Podniety kształtujące (w regeneracyi) 334, restytucyjne 338 i n.
Podniety rozwoju 179 i d.: ciepło 180 i d., ciężkość 189 i d., ciśnienie osmotyczne 195 i n., 200 i n.; czynniki chemiczne 193 i d., elektryczne 203 i n., mechaniczne 203, magnetyczne 204; promienie radu i Röntgena 204 i n., światło 185 i d.
Podrożec, dojrzałość płciowa 235.
Podział jaja 1, 11 i n.; dziedzicznie równomierny, nierównomierny 17.
Podział (rozmnażanie się przez...) 261 i n., architomiczny 263, epitokia 266 i n., paratomiczny 263 i d., na zoidy 265 i n.
Poecilogonia 240 i d.
Pola nosowe 105.
Pole ciemniejsze, jaśniejsze, w jaju ptasiem 55; p. naczyniowe 141 i n., 145, 153; p. okołozarodkowe 142.
Polidaktylia 322.
Polip 253 i n., 268 i d.
Polybostrichus 265.
Polychaeta, brózdkowanie 10, larwy i narządy tymczasowe 243 i n., mezoderma 84 i n.
Polychoerus, regeneracya 291.
Polyclada, brózdkow. spiralne 10.
Polyembryonia 228.
Polygordius, poecilogonia 243.
Polyovogonia 228 i n.
Położnik, sztuczna progeneza 238.
Poród, 160.
Portunus, regulacya kompensacyjna 330.
Postgeneracya 214 i n., 221, 287.
Potworności 199, 203 i d., 240, 322 i d., 327.
Powieki, powstawanie 103.
Półkule mózgu, zawiązki 100.
Półzarodek 287.
Praczaszka, zawiązek 121.
Praechordalia 121 i n.
Prajama ciała 22 i n., 34 i d., 43, 52, 62, 64.
Prajamnica 34.
Prajelito 41 i n., 53, 62, 65.
Prakomórki mezodermy 84 i d.
Prakosmówka 150 i n., 155.
Prakręgi 73, 84, 118.
Pramózgowie 98.
Pranercze 130 i d.
Prapęcherze, oczne 102 i n., mózgowe 94.
Prausta 41 i n., 59, 64, 109, u jamochłonów, kręgowców 59 i n., u lancetnika 60, 79, mięczaków, pierścienic, płazów, ryb kostnoskieletowych 60, ryb spodoustych 53 i n.
Prawo Baera 370, Barfurtha 329, biogenetyczne 380 i d.
Prawozwrotny podział jaja 11.
Prącie 134, żołądź 133.
Preformiści XVIII stul. 175.
Prętowiec 244.
Primitivknoten, u gadów 54.
Primitiv-Organe (Hackel) 37.
Primitivplatte, u gadów 54.
Primitivstreifen 78.
Pristiurus, powstaw. mezodermy 76.
Processus neuroporicus 99.
Prochorion 150 i n.

Proctodaeum, rozwój 95.
Progeneza 235 i d., pr. sztuczna 238.
Promienie Becquerela, radu, Röntgena jako podniety kształtujące w regeneracyi 334.
Pronephros, rozwój 130 (u żarłacza).
Prosencephalon 98.
Prospektywna potencya i znaczenie 39, 209 i d., 217 i d.; pierwotna i wtórna moc prospektywna 211; układy równomocne 212, 216.
Prostoma 41.
Protandria 255.
Proteus, wpływ ciepła na jajorodność lub żyworodność 185.
Protoplazma jaja 2 i d.
Protozoa, regeneracya 287 i n.
Prowizoryczne narządy 149, 239, 243 i n.
Przednercze, rozwój 130 i d. (u żarłacza), przewód przednercza 130.
Przedsionki serca, rozwój 128.
Przegroda podłużna w macicy 239; prz. podniebienna 109.
Przełyk, powstawanie 95, 108.
Przemiana pokoleń 251 i d., 276 i d., heterogonia 254 i d.
Przeobrażenia 230 i d., 243 i d.; prz. a wzrost 231 i n., prz. zupełne 345 i n.; prz. *Fierasfer* 232, gąbek 244, grzebacza (ropuchy) 232, jamochłonów, mięczaków 244, motyli, much 245, owadów 244 i n., skorupiaków, szkarłupni 244, węgorza 232, wstężnic 244.
Przeszczepianie 340 i d.
Przewężanie jaja 1.
Przewody, Cuviera 129, 141; moczopłciowe u ssaków 109; płciowe 134; przew. Stensona 107.
Przewód, Müllera 132, inwolucya 365; prz. nerwo-jelitowy 109, u kręgowców 69, 71, u lancetnika 60; prz. pokarmowy 16, 95 i n., 108; prz. pranercza 130; przew. Wolffa 130, 132, inwolucya 365.
Przeżuwające, łożysko 159 i n., poród 160.
Przeżycie tkanek 359 i n.
Przodomóżdże, zawiązki i rozwój 95, 100; rozwój oka 102.
Przyjajniki szczątkowe 134.
Przyjądrze 134, przysadki p-a 134.
Przysadka mózgowa 121 i n.
Przysadki przyjądrza 134.
Pseudocoelia 62.
Psilura monacha, transplant. 357.
Pstrąg, rozwój kręgosłupa 120; pęcherz żółtkowy 140; wpł. magnetyzmu na rozwój jaja 204; regeneracya 299 i d., 331; pstr. tęczowy, heterogonia 320.
Ptaki, brózdkowanie 26 i n., 28, deutoplazma 138, długość życia 259, gastrulacya 46, 54 i d., 77, kształtowanie się ciała zarodka 139 i d., mezoderma 73, 77, 80 i n., odżywianie się zarodka 173 i d., pęcherz żółtkowy 147, pochodzenie i pokrewieństwo 373 i n., regeneracya 290, smuga pierwotna 55, 79, i d., struna grzbietowa 120, tarczka zarodkowa 26 i n., 28, 55, 58, tokowanie 173, wpływ promieni radu na rozwój jaj 205.
Ptaki, rozwój aorty 128 i n., błon płodowych 137 i d., 143 i d., omoczni 147 i d., serca 125 i d., steku 109, szczelin skrzelowych 114, węchowych narządów 105 i n.
Pulardy 170.
Pulpa adamantina 111, *p. dentis* 112.
Pupa (przeobrażenia much) 245.
Pyrosomidae, pączkowanie 276.

Radu promienie, wpływ na rozwój zarodka 204 i n., na regeneracyę 334.
Rak rzeczny, atawizm 329, brózdkowanie 33, długość życia 258.
Raka leczenie 334; rakowate bujanie nabłonków 315, 334; rakowate tkanki, przeżycie i transplantat 359 i n.
Ramienionogi, inwolucya 363, rozwój mezodermy 65, 73.
Rana arvalis, *fusca*, transplantacya 350. *R. esculenta*, neotenia 239, supraregeneracya 326, transplantacya 349 i n. *R. palustris*, *silvatica*, rozwój soczewki w korel. z pęch. ocznymi 342, transplantacya 343 (zawiązka pęch. ocznego), 351.
Randzone w blastuli 48.
Rdzeń pacierzowy 99, 120; rdz. przedłużony 100 i n.
Recessus opticus 99.
Redia 236 i n.
Regeneracya, biegunowość 332, kierunek wzrostu regeneratu 329 i n., neocyty 305, podniety kształtujące 334, podn. restytucyjne 338 i n., prawo Barfurtha 329, regulacya kompensacyjna 330 i n., sprawy we-

wnętrzne regeneracyi 299 i d., stożek regeneracyjny 304 i n., 317 i n., szybkość wzrostu regeneratu 331, 333, wtórna moc prospektywna 211 i n.
Regeneracya a inwolucya 302 i n., 366, reg. a transplantacya 340. Reg. jako proces życiowy 281 i n., jako przedmiot genetyki 283, 287, jako reakcya na zakłócenie korelacyi narządów 339, jako skutek doboru naturalnego 293 i n. Poglądy Childa 339, Driescha 337, Godlewskiego 338 i n., Weismanna 292 i n., 337. Reg. ze stanowiska ogólnobiolog. 313.
Regeneracya atawistyczna 328 i n., embryomorficzna 327, heterogenetyczna 303, 327, hipertroficzna 322 i d., homogenetyczna 300 i d., 327, meiotroficzna 322 i d., morfalaksya 317 i d., okresowa 282, postgeneracya 214 i n., 221, 287, potwornościowa (teratologiczna) 322 i d., 327, supraregeneracya 322 i d., zarodkowa 286 i n.
Regeneracya u *Actiniaria* 293, *Alpheus* 330 i n., *Atyoidea* 329, axolotla 293 i n., *Bipalium kewense* 319, *Clavellina* 313 i n., dżdżownic 324, 335, dżdżowniczek 293, gołębia (kości czaszk.) 303, *Hydroidea* 293, jamochłonów 317 i d., jaszczurki 325, kręgowców 290 i n., 299 i d., 306, 319, 325 i d., lancetnika 290, 295, 299 i n., *Leptoplana* 336, *Lineus lacteus* 307 i d., *Lineus ruber* 292 i d., 298, 318, 333, 336, *Lumbriculidae* 293, mięczaków 390, *Nereis diversicolor* 304 i d., 335, osłonic 291, pierścienic 290, 304 i d., 307 i d., 319, pierwotniaków 287 i d., pijawek 290 i n., *Planaridae* 291, 297 i n., 322 i d., 336, pstrąga 299 i d., 320 i n., 331, płazów 290 i n., 336, *Polychoerus* 291, *Portunus* 330 i n., ptaków 290, 303, raka rosyjskiego 328, raka rzecznego 330 i n., robaków 290, 297, 332, ropuchy 294, rozgwiazd 290, 293, 298 i n., ryb 290 i n., 296, 315, 327, 330, salamandry 293 i n., 325, *Salmo fario* 299 i n., *Salmo irideus* 320 i n., skorupiaków (mięśni) 305, 315, 319, 330 i n., 336, ssaków 290, stawonogów 290, 315, stułbi 290, 296, 317, stułbiopławów 290, 293, szkarłupni 290, 298 i n., tkankowców 290 i d., 296 i d., traszki 293, 315 (socz. ocznej), 336, tubularyi 319, *Tubularia mesembryanthemum* 332, ukwiałów 293, węży 325 i n., wieloszczetów 304 i d., 330, wirków 290, 322, 336, wstężnic 290, 298, 307 i d., wypławków 291, 297 i n., 317, 322 i n., 336, żaby 294, 325 i n., 329 i n.
Regeneracya, wpływ budowy zwierzęcia 294 i n., ciepła 183 i n., ciśnienia osmotycznego 201, czynników chemicznych, mechanicznych 335, wewnętrznych 335 i n., 337 i d., zewnętrznych 334; elektryczności 334; nerwowego układu 335 i n.; promieni Becquerela, radu, Röntgena 334, światła 188, temperatury 334, wieku zwierzęcia 295 i n.
Regeneracya kryształów 284 i n., r. nieustrojowa 283, u roślin 285 i n.
Regenerationsidioplasma 337.
Regeneraty regeneratów 298
Regulacya kompensacyjna 330 i n.
Restytucya 280 i d.
Rhabditis 254 i n.
Rhabdonema nigrovenosum, heterogonia 154 i n.
Rhinoplastyka 352.
Rhombencephalon 98.
Rhopalosiphum nymphaeae Fabr., poecilogonia 241.
Robaki, gastrulacya 41, metabolizm 316, mezenchyma 62, mezoderma 64 i n., 86, paedogeneza, partenogeneza 235 i n., regeneracya 290, 319, 322 i n., rozmnażanie się przez podział 262 i d.
Rodniosłona 33.
Roentgena promienie, wpływ na rozwój zarodka 204 i n.
Rogówka, powstawanie 103.
Ropucha, długość życia 259, regeneracya 294, transplantacya 341. R.-grzebacz, przeobrażenia 232.
Rossia, dojrzałość płciowa 235. *R. macrosoma*, długość życia 259.
Roślinny biegun jaja 3 i d., 22, 30.
Rośliny, przeszczepianie 340.
Rotatoria, inwolucya 363.
Rowek nerwowy 98, płciowy 133; r. nosowe 105, 115.
Rozczyn, wpływ stężenia r. na rozwój jaj, na regeneracyę 201. R. izotoniczny 196, 200.
Rozgwiazdy, regeneracya 290, 293, 298 i n.

Rozszczepki 276 i d.
Rozwój bezpośredni 230 i d., r. bezpośr. a pośredni 243. R. pośredni 230.
Rozwój osobnikowy a rodowy 58 i n., 105, 109, 115, 118 i d., 122, 129 i n.; 132, 149 i n., 365 i n., 369—375; prawo biogenetyczne 370 i d.
Rozwój pozarodkowy 230 i d.: cykl życiowy 257 i n., dissogonia 240, długość życia 258 i n., dojrzałość płciowa 234 i d., heterogonia 240, 254 i d., metageneza 240, 251 i d., metamorfoza 240, 243 i d., młodorództwo 235 i d., neotenia 238 i d., paedogeneza 235 i d., partenogeneza 240, poecilogonia 240 i d., progeneza 235 i d., tachygeneza 240, 246, typ Desora 251, wzrost 231 i d.
Rozwój wsteczny 361—368.
Równonogi, inwolucya 366.
Różnicowanie się komórek 92, 208, 211.
Ruja 172.
Rurka nerwowa, powstawanie 94.
Rurkowce, inwolucya 363.
Rurotwórki, tachygeneza 247.
Rusałka, heterogonia 255 i n.
Ryby, brózdkowanie 19, 23, 28, deutoplazma 138, długość życia 259, gastrulacya 46 i d., 54, 76, oddychanie zarodka 142, prausta 60; regeneracya 290 i n., 296, reg. pletw 330 i n., r. potwornościowa 327, r. soczewki ocznej 315; liczba szczelin skrzelowych 114; tarczka zarodkowa 28 i n., 52 i d.; wpływ głodzenia na jajnik 202 i n., światła na rozwój jaj 186, na rozw. barwika 187.
Ryby, rozwój aorty 128 i n., chrząstek podniebieniowo-kwadratowych, Meckela 122, gnykożuchwi *(hyomandibulare)*, *hyoideum* 122, kręgosłupa 119 i n., mezodermy 73, 76, 89 i d., moczopłciowych narządów 132, muskulatury 118 i n., nerwowego układu 93, pęcherza pławnego 95; pęch. żółtkowego 140 i n., jego zanik 147; serca 125, 128; skieletu głowy 122; skrzel 113 i d.; szczelin i łuków skrzelowych 114, 122; szczęk 114; struny grzbietowej 120; węchowych narządów 105; żeber 121; żył 129.
Rzęskowiec 244, 247.
Sacconereis 265.
Sagitta, blastula 34 i n., budowa 66 i d., gastrulacya 41, 68, powstawanie mezodermy 64 i n., 67 i d., rozwój 68.
Salamandra, przeszczepianie skóry 344 i n., oka 355; regeneracya 293 i n., supraregeneracya 324.
Salamandra maculosa, długość życia 259, poecilogonia 241, rozwój serca 124; wpływ na rozwój barwika: ciepła 184, światła 186. *S. perspicillata*, wpływ prądów indukcyjn. na rozwój jaj 204.
Salmo fario, regeneracya 290 i d.; *S. irideus*, heteromorfoza 320.
Salpidae, metageneza 252, pączkowanie stolonowe 276.
Samia cecropia, transplantacya 348.
Samookaleczanie się 281.
Samoregulacya u kryształów 285, u stentora 289.
Samoróżnicowanie 179.
Schizocoelia 62.
Schizogonia 276 i n., 279; schizonty 276 i d.
Schlundspalten 114.
Scorpio, brózdkowanie 24.
Scrotum 133 i n.
Scyfopolip 268.
Scyphistoma 253, 268.
Segmentatio partialis discoidalis, segm. part. superficialis 5.
Selachii, gastrulacya 47.
Selbstdiffenzierung 179.
Serce, rozwój 124 i n.
Serosa 143, 145, 146, 151.
Serpulidae, inwolucya 363.
Siatkówka, zawiązki 100, rozwój 103 i n.
Sinus cervicalis 114, *s. terminalis* 141 i n., 145.
Skielet, rozwój 119 i d.; sk. kręgosłupa 119 i d., głowy 121 i d., odnóży 121, 123 i n.
Skieletorodna tkanka mezenchymy 90 i n., 119.
Skleroblasty (gemule gąbek) 273.
Skorupiaki, brózdkowanie 30, 33, heteromorfoza 319 i n., inwolucya 362 i d., larwy 244, mezenchyma 63, regeneracya mięśni 315, regulacya kompensacyjna 330, rezorbcya deutoplazmy 136 i n., tachygeneza 247 i n., wpływ ciepła na rozwój 180, światła na rozwój bar-

wika 187 i n., układu nerwowego na regeneracyę 336.
Skójka, długość życia 259.
Skóra, pochodzenie nabłonka 16, skóry właściwej 97.
Skrzela ryb 114 i n.
Słonecznice, inwolucya 363.
Słoń, długość życia 259.
Smocznice, paedogeneza 236 i n., inwolucya 362.
Smuga pierwotna 55, 78 i d., 98, u królika 79, 82, u kury 81, psa 79, ptaków 55, 79 i d., ssaków 80, wróbla 79.
SO_4, wpływ na regeneracyę 335.
Soczewka oka 97, rozwój s. 102 i d.
Sokół, długość życia 259.
Sole mineralne, wpływ na rozwój jaj 195 i d.; sole litowe, potasowe 197 i n., wapienne 196 i n., sól kuchenna 199.
Somity mezodermalne 85.
Sowa-puhacz, długość życia 259.
Sphaerechinus, wpł. ciepła na rozw. jaj 183, zrosty blastul 226. *Sph. granularis*, exogastrula 198.
Spina bifida 215.
Spongiaria, inwolucya 363.
Spongillidae, gemule 270 i d.
Sporocysta 236 i n.
Sporogonia 277; sporonty, sporozoity, spory 277 i d.
Sporozoa, przemiana pokoleń bezpłciowych i płciowych 276 i d.
Spółczynność 169, menstruacyi z jajnikami 171 i n., narządów płciowych z innymi 169 i n., spółcz. zarodkowa 197.
Sprzągle, metageneza 252, pączkowanie stolonowe 276.
Sroka, długość życia 259.
Srom 134.
Ssaki, brózdkowanie 5, 58, ciekanie się 172, choany pierwotne 106, długość życia 259, dojrzałość płciowa 167, fizyologia płodzenia 167 i d., gastrulacya 56 i d., 58 i n., 77, inwolucya 365, jajo 150; kanały Jacobsona, Stensona 107; krążenie pozazarodkowe 143, kształtowanie się ciała zarodka 150 i d., macica 150, odżywianie się zarodka 137 i d., 143, 149 i d., 155, 157 i d., 160, 161, 163 i n., pępowina (sznur, tętnice, żyły) 154 i n., 164, płciowych czynności okresowość 167 i d., pochodzenie i pokrewieństwo 59, 149, 373, poród 160, 164, regeneracya 290, ruja 172, smuga pierwotna 79 i n., stek 109, tarczka zarodkowa 57 i n., transplantacya 351, 356, wzrostu szybkość 233; zatoka brzeżna 153, z. moczopłciowa 109, szyjowa *(sinus cervicalis)* 114; związek płodu z macicą 154 i n., 156 i d., 160, 163.
Ssaki, rozwój aorty 128 i n., błon płodowych 137 i d., 143 i d., 149 i d., 153 i d., błony surowiczej 151, 153, 155, chrząstki Meckela 123, czaszki 121, doczesnej *(decidua)* 160, jamy nosowej, ustnej 107, jelita odbytowego 109, języka 112, grasicy 116, gruczołu tarczykowego 116 i n., *hyoideum* 114, kosmówki 153, 155 i d., kostek słuchowych 104, 114, 123, kostki gnykowej, podjęzykowej 114, łodyżki omoczni, owodni i pęcherza żółtkowego 152, łożyska 158 i d., 162 i d., 162, łuków skrzelowych 123, mezodermy 73, 77, oka 102, moczopłciowego układu 130, omoczni 147 i d., 152, 155, owodni 151 i n., 155 i n., pęcherza żółtkowego 142 i n., 147, 149; płciowych gruczołów 134, narządów zewnętrznych 133 i n., przewodów 134; pola naczyniowego 153, prakosmówki 155, serca 125 i d., struny grzbietowej 120, szczelin skrzelowych 104, 114, szczęki dolnej 123, tętnic 128, ucha 104, trawienia narządów 108 i d., węchowych narządów 105 i d., Wolffa przewodu 130, zębów 111 i n.
Ssaki drapieżne, kosmówka, łożysko 161, związek płodu z macicą i poród 160.
Starzenie się ustroju 231.
Statoblasty mszywiołów 270.
Stawonogi, brózdkowanie 23, 30, metabolizm 316, mezoderma 62 i n., regeneracya 290, 315, rozwój ośrodkowego układu nerwowego 93.
Stek 130, 147, u ssaków 109, 133.
Stekowce 143, 150, 155 (brak kosmków).
Stenostomum Sieboldi, podział paratomiczny 263 i n.
Stentor, regeneracya 288 i n.
Sterculus niveus, inwolucya 365.
Sterroblastula 35 i n., 42.
Stolo prolifer 274, 276.

Stolonowe pączkowanie 270, 273 i d., 276; stolon rozradzający 274.
Stomodaeum, rozwój 95.
Stonóg, inwolucya 366.
Stożek regeneracyjny 304 i n., 317 i n.
Strobilacya 253, 267 i n.
Strongylocentrotus, brózdkow. promieniste 8.
Struna grzbietowa, u lancetnika 70 i n., pochodzenie i rozwój u różn. kręgowców 119 i d.
Strzałka, blastula 34 i n., budowa 66 i d., gastrula 41, 68, mezoderma 65, 67 i d., rozwój 68 i n.
Strzemię, pochodzenie 114, 123.
Strzykwa, brózdkowanie jaja 6 i n.
Stułbia, pączkowanie 268 i n., podział 261 i n., regeneracya 290, 296, 317 i n., rozmnażanie się 252, transplantacya 346, wpływ głodzenia na dojrzałość płciową 203.
Stułbiopławy, inwolucya 363, kolonie, pączkowanie 269 i n., regeneracya 290, 293.
Supraregeneracya 322 i d.
Sympathicus, pochodzenie 101.
Synapta digitata, brózdkowanie jaja 6 i n.
Syncytium 32.
Szczecioszczękie robaki 67.
Szczeliny (przełykowe) skrzelowe 113 i n., inwolucya 365, liczba 114, rozwój 104, 110, 112 i d.
Szczeporództwo 276 i n.
Szczeżuja, długość życia 259.
Szczęki, rozwój u ryb 114, 122, u ssaków 123.
Szczupak, długość życia 259; potwór 327.
Szczury, transplantacya 351.
Szkarłupnie, brózdkowanie 7, gastrulacya 41, larwy 244, regeneracya 290, rozwój mezodermy 65, 88, odbytu 59; wpływ ciepła na zapłodnienie i rozwój jaj 182 i n., 186, wpływ światła na rozwój larw 186.
Szkliwo zęba 111 i n.
Sznur pępowinowy u ssaków 153 i d.

Ślimaki, wpł. światła na rozwój jaj 186.
Śluz Whartona 154.
Śródjelicia 65, 67, 125.
Śródmóżdże, zawiązek i rozwój 95, 100 i n.
Śródsierdzie, rozwój 125 i d.

Światło, wpływ na regeneracyę 188, na rozwój barwików 186 i n., jaj 185 i d.
Swinia, kastracya 170, ruja 172, szybkość wzrostu 234, związek płodu z macicą 157.
Swinki morskie, transplant. skóry 353.

Tachygeneza 240, 246 i n.
Tarczka zarodkowa 138, u gadów 54, 58, u jaszczurki 54 i n., królika 58, 79, psa 57, 79, ptaków 26 i d., 55, 58, 79, ryb 28 i n., 52 i d., ssaków 57 i n., 79, *Torpedo* 54, wróbla 79.
Taśmowce, inwolucya 362.
Tchawica, powstawanie 95, 118.
Telomezoblasty 63, powstaw. mezodermy 84 i d.
Teorya plazmy zarodkowej Weismanna 176 i jej krytyka 177.
Teratologia 199, 240.
Terebratulina, mezoderma 73.
Termity, neotenia 239.
Testudo Daudinii, długość życia 259.
Tęczówka, powstawanie 103.
Tętnice, rozwój wielkich pni 127 i d.; t. pępowinowe 154, t. płucna 128, t. i żyły żółtkowe 141 i n.
Thecidium, mezoderma 73.
Thymus, rozwój 115 i n.
Tkanki łączne, pochodzenie 97; tk. łączna przewodu pokarm. 108.
Tkankowce, bezpłc. rozmnażanie się 260, regeneracya 290 i d., 296 i d.
Tlen, wpływ na rozwój jaj 194.
Tokowanie ptaków 193.
Torbacze 150, związek zarodka z macicą i odżywianie się płodu 155 i d.
Torpedo, tarczka zarodkowa 54.
Trabeculae cranii 121 i n.
Transplantacya, przyczyny uzdolnienia do tr. 358 i n., zastosowanie w chirurgii 352 i d.
Transplantacya autoplastyczna, homeoplastyczna 340, 347 i d., 355, 358, heteroplastyczna 340, 345, 347 i d., 358 i n., parabiotyczna 351 i n., zarodkowa 341 i d.
Transplantacya, części ciała 348 i d., jaj 341, 356, jajników 355 i n., kości 354 i n.; narządów 352 i d., oka 342 i n. (zawiązków), 355, narz. słuchu, węchu 343; płciowych gru-

czołów 356 i n., rakowatych tumorów 359 i n., skóry 352 i n.
Transplantacya u axolotla 353, u dżdżownic 346 i n., 356, u kręgowców 349, 355 i d., u królika 351, 356, kumki 342 i n., 349, ludzi 352 i n., 355 i n., motyli (poczwarek) 348 i n., 357, myszy 351, owadów 356 i n., płazów 341 i d., 349, ropuchy 341, salamandry 344 i n., ssaków 351 i n., 356, stułbi 346, szczurów 351 i n., świnek morskich 353, wypławków 346, żaby 349 i d.
Traszka, blastula 22, 35, długość życia 259, doświadczenia z mechaniki rozwojowej 215 i d., gastrulacya 47 i n., mezoderma 73 i d., regeneracya 293, 315 (socz. oczn.), supraregeneracya 352, transplantacya 343, wpływ ukł. nerwow. na regeneracyę 336.
Trawienia narządy, rozwój 108 i d.
Trematodes, paedogeneza 236 i n., smocznice 362.
Trochofora 84, 243 i n., 247.
Trochosfera 243 i n.
Trophocyty 270.
Trzustka, pochodzenie 96 i n., 116, 118.
Tuberculum posterius (cerebri) 99.
Tubificidae, tachygeneza 247.
Tubularia mesembryanthemum, regeneracya 332, reg. pod wpływem SO_4 335.
Tubularye, morfalaksya 319.
Tunicata, bad. z dziedz. mechaniki rozwojowej 218, 220, pączkowanie stolonowe 274 i d., 276, regeneracya 291.
Turbellaria, powstaw. mezod. 84.
Turgor 200.
Twardówka, powstawanie 103 i n.
Tyłomóżdże, zawiązek i rozwój 95, 100 i n.
Tymczasowe narządy 243 i n.

Ucho, rozwój 104 i n., 114.
Układy równomocne 212, 216.
Ukwiały, długość życia 258, regeneracya 293, rozwój ust 59.
Usta, rozwój 108.
Usznica 244.

Vagina 134.
Vanessa levana, *V. prorsa*, dwukształtność sezonowa 184, heterogonia 255 i n.; *V. urticae*, transplantacya 357.
Vena cava, *venae cardinales* 129. *Vena umbilicalis* 154.
Vertebrata, rozwój odbytu 59.
Vulva 134.

Wagnerella, inwolucya 363.
Wałachy 170.
Wałki płciowe 133 i n.
Warga zajęcza 239.
Wargi sromne małe, wielkie 133 i n.
Wąsonogi, inwolucya 363.
Wątroba, powstawanie 96 i n., 116, 118.
Wewnątrzkomórkowe odżywianie 246.
Wewnętrzne czynniki rozwojowe 206 i d., determinacya 221 i d., mechanika rozwojowa 208 i d., postgeneracya 214 i n., prospektywna potencya i znaczenie 39, 209 i d., 217 i d., rozmieszczenie zawiązków 207, układy równomocne 212, 216.
Węchu narząd, powstawanie 105 i d.
Węgorz, przeobrażenia larwy 232.
Węzeł pierwotny, u gadów 54.
Węże, supraregeneracya 325 i n., żebra 121.
Whartona śluz 154.
Wiązadła międzykręgowe 120.
Widliszek 278 i n.
Wiek zwierzęcia jako czynnik uzdolnienia do restytucyi 295 i n.
Wielojajorództwo 228 i n.
Wieloryb, kosmki, odżywianie się płodu 157.
Wieloszczety, brózdkowanie 10, larwy i narz. tymczasowe 243, mezoderma 84 i n., wzrost regulacyjny regeneratów 330.
Wielozarodkowość 228.
Wije, brózdkowanie 30.
Wirki, brózdkowanie 10, dzielenie się 252, 263, mezoderma 84, regeneracya 290, supraregeneraty 322.
Witalizm 175.
Witellofagi 25, 31, 135.
Włosy, pochodzenie 96.
Wodór, wpł. na rozwój zarodka 194.
Wolffa przewód 130, 132, inwolucya 365.
Woły 170.
Woreczki nosowe 105.
Worki coelomatyczne 62, 125.
Wrotki, inwolucya 363.
Wróbel, tarczka zarodkowa 79.

Wsierdzie, rozwój 125 i d.
Wstężnice, autotomia 281, brózdkowanie 10, 18, gastrulacya 41, larwy 244, 250, mezoderma 84, przeobrażenia (tachygeneza) 248 i d., regeneracya 290, 298, 307 i d., 319, rozwój ust 59, typ Desora 251.
Wtóromózgowie 98.
Wydzieliny wewnętrzne 170 i n.
Wymoczki, regeneracya 287 i d.
Wypławki, regeneracya 291, 297 i n., 317, 336, supraregeneraty 322; transplantacya 346.
Wyrostek rylcowy czaszki, pochodzenie 123; wyr. dolnoszczękowe 110, górnoszczękowe 106 i n., 110, nosowe 106.
Wzgórek płciowy 133 i n.
Wzgórki wzrokowe, zawiązki 100.
Wzrost 231 i d.; wzr. a dojrzałość płciowa 234 i n., wzr. a przeobrażenia 231 i n. Kres 234 i n., szybkość wzrostu 233 i n. Wzrost kompensacyjny 331, regulacyjny 330. Wpływ ciśnienia osmotycznego 200 i n., siły ciężkości 193.

Zamóżdże, zawiązek i rozwój 95, 100 i n.
Zanerka 132.
Zapłodnienie 1.
Zarodek, kształtowanie się 138 i d., 150, oddychanie 142, 148, 164, odżywianie 137 i d., 157 i d., 161 i d. Zar. ludzki 162 i n., owcy 158, ssaka 151, 155 i n.
Zarodki bliźniacze 219 i n., częściowe 218 i d., 221 i d., olbrzymie 226 i n., połowiczne 213 i d., 215 *(spina bifida)*, 220. Zrosty zarodków 225 i d.
Zarodkorództwo 228.
Zarodkowa transplantacya 341 i d., jaj 341, 356, u kumki *(Bombinator)* 342 i n., oka (zawiązków) 342 i n., u płazów 341 i n., narządów węchu, słuchu 343, skóry 345, u żab 342 i n.
Zarodkowych narządów inwolucya 365 i n.
Zarodnica 33.
Zarodniczki 277 i d., zarodniki 278 i n.
Zarodnikowce, przemiana pokoleń bezpłciowych i płciowych 276 i n.
Zatoczek, wpływ światła na rozwój jaj 186.
Zatoka brzeżna 141 i n., 145, 153, moczopłciowa 109, szyjowa 114 i n., ustna 109 i n.
Zawiązki dziedziczne i ich rozmieszczenie 206 i d.
Zewnętrzne czynniki rozwoju 179 i d., ciepło 180 i d., ciśnienie osmotyczne 195 i n., 200 i n., ciężkość 189 i d.; czynniki chemiczne 193 i d., elektryczne 203 i n., magnetyczne 204, mechaniczne 203; głodzenie (inanicya) 202 i n., światło 185 i d., promienie radu, Roentgena 204 i n.
Zębina 111 i n.
Zęby, rozwój 111 i n.
Zimnica (codzienna, czwartaczka, trzeciaczka, zgubna) 277 i n.
Zmiana kształtów 231 i n., zm. kszt. a wzrost 231 i n.
Zmysłowe narządy, rozwój 102 i d.
Zoëa 244, 248.
Zoidy 266.
Zona pellucida 150 i n., 153, 156.
Zwierzęcy biegun jaja 3 i n., 8, 12, 22.
Zwoje nerwowe tyln. korzonków nerwów rdzeniowych, rozwój 101.
Zygota 277.

Żaba, brózdkowanie 5, 19 i d., 29, doświadczenia z mechaniki rozwojowej 213 i d., gastrulacya 47 i d., neotenia 239, regeneracya 294, 329 i n., rozwój kijanki 202, rozwój soczewki w korel. z pęch. ocznym 342, supraregeneracya 325 i n., transplantacya 343, 349, 350, zarodki połowiczne 213 i d.
Żaby, wpływ na rozwój: ciepła 181 i n., ciężkości 190 i n., czynników chemicznych 194 i n., 199, głodzenia 202, promieni radu 204 i n., światła 186.
Żachwa, badania z dziedz. mechaniki rozwojowej 224 i n., budowa i pączkowanie 275 i n., inwolucya 363 i n., regeneracya 291.
Żarłacze, rozwój kości czaszki 122 i n., narządu węchu 105, przednercza 130, serca 125, szczelin skrzelowych 104, 114, 123. Wpływ prom. radu na rozwój jaj 205.
Żebra, rozwój 120 i n.
Żebropławy, doświadcz. z dziedz. mechaniki rozwojowej 221 i n., 240.
Żołądek, powstawanie 95, 108, 116.

Żołądź prącia 133.
Żółtko odżywcze, jego rola i wpływ na brózdkowanie 2, na rozwój serca 125. Przemiany i rezorbcya podczas rozwoju zarodka 135 i d.
Żuchwowy aparat ryb, rozwój 114, 122 (żarłaczy).
Życie roślinne, zwierzęce 3.
Żylny układ, rozwój 129.
Żyła czcza 129, pępowinowa 154.
Żyły główne 129, żółtkowe 141.
Żywiciele (pośredni, ostateczny) pasorzyta 237.
Żywik 244, 248.
Żyworodność, wpływ ciepła 185.