

Badania

nad zapłodnionemi jajkami jeźowców

przez

Kazimierza Kostaneckiego.

~~~~~  
(Z tablicą I).  
~~~~~

Rzecz przedłożona na posiedzeniu Wydziału matem.-przyr. d. 4. czerwca 1895 r.
ref. czł. Rostafiński.

Wiemy dzisiaj z rozlicznych badań nad zapłodnieniem u zwierząt i roślin, że zapłodnienie polega na zespoleniu komórki żeńskiej, t. j. jajka i komórki męskiej, t. j. plemnika. Bezpośrednie obserwacye wykazały nam, że plemnik, i to tylko jeden, ¹⁾ wnika do jajka, zlewa się z niem, i że od tej chwili zapłodnione jajko zaczyna się dzielić karyokinetycznie na szereg komórek.

Wiemy znowuż, że zanim jajko zdolne jest złączyć się z plemnikiem, przechodzi t. zw. okres dojrzewania, to jest za pomocą dwukrotnego karyokinetycznego podziału wydziela niejako z siebie dwa ciała, t. zw. ciała kierunkowe. Ale podział ten tem się od normalnego po-

¹⁾ Polyspermia we właściwym tego słowa znaczeniu nie istnieje w świecie zwierzęcym. Dotychczas opisane przypadki polyspermii fizyologicznej okazały się jako polyspermia pozorna, gdyż przekonano się, że jeśli więcej plemników wnika do wnętrza jajka (u gadów, niektórych ryb), w takim razie tylko jeden służy właściwie do zapłodnienia, t. j. główka jednego tylko plemnika łączy się z jądrem jajka. Tak więc te pozorne wyjątki potwierdzają nam raczej regułę (Rückert, Oppel, Boveri i i.).

działu różni, że dwie powstające komórki potomne są bardzo nierówne. Ciałka kierunkowe mianowicie, najpierw pierwsze, potem taksamo i drugie, zabierają tylko małeńki odcinek plazmy, a główna jej część pozostaje przy jajku.

Różnica w wielkości komórek potomnych pochodzi tu głównie stąd, że jajko zabiera wszystkie części nagromadzone w plazmie, które do odżywiania późniejszego zarodka służyć mogą, a więc całą tak nazwaną plazmę odżywczą — deutoplazmę; zasadnicze, główne części komórki natomiast rozdzielają się zarówno na jajko jako też na pierwsze i na drugie ciało kierunkowe. A więc do każdego ciała kierunkowego jako też do jajka przechodzi połowa chromatyny jądra, t. j. ta sama ilość chromosomów potomnych, a z chromatyną przechodzi do ciałek kierunkowych także część plazmy twórczej, plazmy zarodkowej, albo też, jeśli zastosujemy terminologią używaną w badaniach komórkowych, część archoplazmy, to jest tej protoplazmy, która odgrywa czynną rolę w całym procesie karyokinetycznym (w karyomitozie, mitozie), która wówczas i morfologicznie silniej się zaznacza w kształcie promienistej figury, którą zwiemy figurą achromatyczną [wrzecionko środkowe, (Centralspindel), dwa półwrzecionka idące od każdego bieguna do figury chromatynowej, promieniowania biegunowe]. Również zabierają ciała kierunkowe z jednej, jajko z drugiej strony swe ciała biegunowe, centrosomy (corpuseules polaires, centrales).

Badania nad powstawaniem, rozwojem i budową plemników również wykazały, że plemnik każdy jest morfologicznie zupełną komórką, że posiada wszystkie jej cechy: jądro w stanie bardzo skoncentrowanym w postaci główki, a plazmę w postaci witki i pasemka łączącego witkę z główką (Mittelstück); w tem zaś pasemku zawarty jest centrosom. Z protoplazmy komórki więc, z której przez metamorfozę wytwarza się plemnik („Spermatide“ v. la Valette St. George, Boveri), pozostaje tylko tyle, ile koniecznym jest do wytworzenia witki jako aktywnego organu ruchu, zresztą zaś pozbywa się plemnik wszystkich części, któreby jego ruchliwości przeszkadzać mogły.

Wnikając do jajka wprowadza zatem plemnik: jądro swe, a oprócz tego centrosom w otoczeniu małeńkiej cząstki plazmy.

Losy plemnika po wnikięciu do wnętrza jajka były przedmiotem rozlicznych badań po ukazaniu się prac braci Hertwigów, którzy pierwsi na żywych jajkach jeźowców, wśród jak najbardziej prawidłowych, fizyologicznych warunków zapłodnienie badali. Prace setek autorów wykazały, że u wszystkich zwierząt i roślin co do głównych spraw zachodzą analogie najzupełniejsze. Główka plemnika po wnikięciu do

jajka posuwa się ku jądru jajka i oba jądra łączą się w jedną całość, a całemu temu procesowi towarzyszą różne zmiany w protoplazmie.

Tutaj badania miały do wyświetlenia przedewszystkiem dwie kwestye: nasamprzód — czy jądro plemnika i jądro jajka są współrzędne, równowartościowe morfologicznie i fizyologicznie, a po drugie — za co uważać należy jajko zapłodnione, czy za komórkę o dwóch jądrach, czy też po zespoleniu się obu jąder za komórkę jednojądrową.

Wątpliwości co do równowartościowości jąder nasuwały się stąd, iż jądro plemnika jest znacznie mniejsze niż jądro jajka. Ale tylko pozornie: co do głównych swych części, t. j. co do ilości chromatyny, co do liczby chromosomów stoi ono na równi z jądrem jajka, tylko zawiera te części w bardziej zgęszczonym stanie. Jeśli natomiast jądro plemnika ma do przebycia dłuższą drogę, zanim do jądra jajka się zbliży, albo jeśli musi dłuższy czas czekać, zanim może połączyć się z jądrem jajka (np. u *Asterias glacialis*, Hertwig), albo jeśli, jak u *Ascaris megalacephala* (van Beneden, Boveri), jądro plemnika i jądro jajka aż do wyosobnienia się pętli chromatynowych zupełnie się nie łączą, wówczas jądro plemnika pęcznieje, chromatyna się rozsuwa i jądro plemnika przybiera ten sam kształt, tę samą objętość, wogóle wszystkie te same cechy, co jądro jajka, tak iż po pewnym czasie odróżnić nie można, które jądro należało pierwotnie do jajka, a które do plemnika. Tembardziej, że, jak dokładne liczenia (van Beneden, Boveri, Carnoy i w. i.) wykazały, ilość wyosobnionych pętli chromatynowych w jądrze jajka i w jądrze plemnika jest zawsze równa.

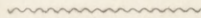
Tak samo pozornie tylko zapłodnione jajko jest komórką o dwóch jądrach. Jak bowiem nieskończona ilość badań wykazała, zarówno jądro plemnika jakoteż jądro jajka zawiera w porównaniu z innymi komórkami somatycznymi tylko połowę chromosomów (pętli, kul, pręcików)¹⁾, których ilość jest, jak od dawna z badań karyokinetycznych wiemy, stała. Tak więc jądro plemnika i jądro jajka są właściwie tylko półjądrami, t. j. jądrami z połową ilości chromosomów, która dopiero przez zespolenie ich po zapłodnieniu się dopełnia, tak iż jajko zapłodnione zawiera jądro pełnej wartości, t. j. jądro z normalną ilością chromosomów, których połowa pochodzi z jądra plemnika, druga połowa z jądra jajka. Wykazanie tych subtelných procesów w zespoleniu się jąder było tem większego znaczenia, że, jak nader zgrabnie i subtelnie prze-

¹⁾ W jaki sposób pozbywa się jajko i plemnik połowy swych chromosomów, zaczynają wykazywać dopiero badania ostatnich lat; dzisiaj już powiedzieć można, że ta redukcya chromatyny u wszystkich zwierząt odbywa się w sposób analogiczny.

przewodzone eksperymenty Boveri'ego ostatecznie wykazywać się zdają, chromatyna jądra zawiera substancje zabezpieczające potomstwu dziedziczenie cech i właściwości organizmu rodziców. Z tego względu zespolenie jąder jest głównym celem zapłodnienia (Boveri, Hertwig R.).

Jak w historycznym rozwoju nauki o karyokinezie, tak również i podczas zapłodnienia zachowanie się jąder wcześniej zostało zbadane i wyświetlone, aniżeli rola, jaką przytem odgrywa protoplazma, a mianowicie te części, o które tu przedewszystkiem chodzi, t. j. archoplazma i centrosomy. Pod tym względem posiadamy wprawdzie także już znaczną ilość prac, ale mamy w nich wiele punktów spornych i wymagających dalszych ścisłych badań.

Spodziewając się po zastosowaniu nowszych metod badania dokładniejszych wyjaśnień pod tym względem, użyłem pobytu mego w stacyi zoologicznej w Neapolu w miesiącu marcu i kwietniu do przeprowadzenia szeregu badań na żywych zapłodnionych jajkach jeżowców, jakoteż do nagromadzenia liczniejszego materiału zapłodnionych jajek, które potem dokładniej badałem.



I. Przedwstępne badania i metoda.

Znakomite urządzenia i niezmierna uprzejmość zarządu stacyi zoologicznej w Neapolu pozwoliły mi badania przeprowadzić na świeżym zupełnie, codziennie mi dostarczonym materiale.

Badałem przedewszystkiem *Echinus microtuberculatus* (*miliaris* Flemming), *Sphaerechinus granularis* i *Toxopneustes lividus*. Dojrzałe jajka tych zwierząt i dojrzałe plemniki ich, uzyskane z zastosowaniem ostrożności, jakich przestrzegać nauczyli nas swemi pracami Hertwig, Flemming, Selenka, Fol, Boveri i inni, mieszałem wśród warunków jak najbardziej fizyologicznych, znów wedle wskazówek tych autorów. Na świeżym zaraz materiale miałem sposobność stwierdzić cały szereg faktów przez powyżej wymienionych autorów, jako też innych opisanych. Badając mianowicie jajka w tej samej prawie chwili, gdy dodałem do nich nasienie, zdołałem w kilku przypadkach ujrzeć na powierzchni jajka w tem miejscu, gdzie pierwszy z plemników, zdążających swemi główkami naprzód jakby na wyścigi, do niego się zbliżał, maleńkie wzgórze podnoszące się z protoplazmy jajka (*cône d'attraction* Fol). Wzgórze to najprzód płaskie i szerokie natychmiast się wydłuża, styka się z główką plemnika, która w nie wnika.

Odtąd więc główka plemnika dostała się już do protoplazmy jajka i po chwili cała się wraz z dalszą częścią plemnika w niej zatapia, witki plemnika po chwili zupełnie się nie widzi i nie można jej, po wnikięciu do wnętrza jajka od protoplazmy jajka odróżnić. Przytem, zdaje mi się, nie grają już większej roli ruchy witki, której wahadłowe ruchy miałyby wedle Ficka, który badał zapłodnienie u Axolotla, wkręcać niejako plemnik w jajko, ale raczej przypuszczam tak jak Calberla (u minoga), że raczej protoplazma jajka wciąga plemnik do wnętrza, w tejże chwili bowiem powierzchnia jajka znów się wyrównywa i jajko wydziela błonę, przez którą w normalnych warunkach plemniki, otaczające teraz jajko setkami, wnikać już nie mogą. Główka plemnika najpierw bardzo mała, zaczyna powoli pęcznieć w protoplazmie jajka i wytwarza pęcherzyk, który powoli oddala się od obwodu jajka, zdąża ku środkowi, mianowicie ku jądro jajka, z którym się w końcu spotyka. Przytem wytwarza się od chwili wnikięcia plemnika do jajka około główki jego promieniowanie, którego promienie jednakowoż nie schodzą się w samej główce plemnika, lecz przed nią. Promieniowanie to, najpierw dość słabe, wzrasta w miarę zbliżania się główki (jądra) plemnika ku jądro jajka, tak iż w końcu krótko po spotkaniu się obu jąder obejmuje całą komórkę. Cały ten proces posuwania się jądra plemnika ku jądro jajka można doskonale na jednym i temsamem jajku obserwować, jeśli się tylko dostatecznie zachowa potrzebne do tego fizyologiczne warunki. Tak samo i dalszy przebieg procesu: promieniowanie obejmujące zjednoczone jądro zapłodnionego jajka zaczyna się powoli rozdzielać na dwie części i wytwarza się promieniowanie dwubiegunowe. W znaczniejszej przestrzeni naokoło obu biegunów jakoteż w dzielącej je przestrzeni widzimy jaśniejsze, bardziej jednolite pole, w równiku tego pola leżą, jak na zabarwionych jajkach się przekonamy, chromosomy ułożone w gwiazdę macierzystą. W obec tych dwóch jaśniejszych pól układa się promienisto cała ziarnista masa komórki. Po chwili dwa bieguny zaczynają się od siebie oddalać, pole jaśniejsze między dwoma biegunami powoli staje się cienkim, wązkim paskiem, gdyż, jak znów z porównania z barwionymi preparatami wiemy, teraz chromosomy rozszczepione na dwie połowy cofają się ku biegunom i tam wytwarzają powoli gwiazdy potomne. Tymczasem też i komórka zaczyna się przewężać w równiku, przewężenie to postępuje naokół ku środkowemu punktowi, aż powoli z przewężenia tego wytwarza się zupełny podział na dwie komórki. Obserwując ten proces, który od chwili wnikięcia plemnika do wnętrza jajka aż do zupełnego podziału zapłodnionego jajka na dwie komórki, trwa przeciętnie 1 godzinę minut 10 do 20, mamy sposobność zapoznać się z własnej obserwacji

z najpiękniejszym przykładem karyokinetycznego podziału na żywej komórce.

Tutaj podpadało mi zazwyczaj, że jajko, mianowicie od chwili, gdy zaczynało się przewężenie równikowe, nie leżało spokojnie, ale że się w różnych kierunkach w otaczającej wodzie morskiej chyliło, przewracało, jednym słowem komórka robiła wrażenie, jak gdyby dla podzielenia się na dwie części z pewnym wysiłkiem „pracowała“.

Naturalnie, że do głębszego wniknięcia w szczegóły nie wystarcza obserwowanie świeżych, żyjących jajek, choćby najdokładniejsze, nie wystarcza nawet badanie jajek barwionych w całości, ale koniecznym jest badanie jajek barwionych w cienkich skrawkach. Po raz pierwszy zastosował metodę tę do jajek echinodermów Fol, jakich jednakowoż używał sposobów utrwalania, zatapiania i barwienia, tego niestety nie dowiadujemy się z jego krótkiej pracy, która skutkiem przedwczesnej śmierci jego na zawsze pozostanie tymczasową notatką, czego wobec trudności technicznych, które sam Fol podnosi, tembardziej żałować należy.

Cheąc uzyskać jaknajwiększą ilość zapłodnionych jajek z tego samego stadyum, gromadziłem zazwyczaj jaknajwiększą ilość dojrzałych jajek w odpowiednio wielkiej ilości świeżej wody morskiej i zapładniałem je przez dolanie wody morskiej, w której pływały świeżo uzyskane dojrzałe plemniki. Potem w dowolnych odstępach można utrwalać jajka przez dodanie płynów utrwalających. Im późniejsze stadya badamy, tem łatwiej utrwalenie to uskutecznić możemy, gdyż już po krótkim czasie jajka zaczynają opadać powoli na spód naczynia; wystarcza odlać wodę i zachować jej tylko tyle, ile koniecznie trzeba. Wówczas dolewałem do jajek nagromadzonych w większej ilości jaknajwięcej płynu utrwalającego, dlatego ilość jaknajwiększą, aby mieć pewność, iż ilość wody morskiej, którą z jajkami pozostawić musiałem, nie mogła wpłynąć na zmianę koncentracji płynu. W wcześniejszych stadyach, gdzie jajka nie opadły jeszcze na spód naczynia, gdzie zatem trzeba było pozostawić większą ilość wody w stosunku do ilości jajek, musiałem w tym celu poświęcić jeszcze większą ilość płynu utrwalającego, którego w tym razie szczerzyć nie należy. Jajka przedtem przezroczyste, po dodaniu płynu utrwalającego stają się bardziej białe i wkrótce zaczynają prędzej jeszcze niż przedtem, na dno naczynia opadać.

Płynów utrwalających używałem najrozmaitszych:

Sublimatu, rozczynu skoncentrowanego uzyskanego przez gotowanie w 0,5% soli kuchennej, sublimatu do połowy pomieszanego z kwasem pikrynowym skoncentrowanym, sublimatu z domieszką 1—2% kwasu octowego, sublimatu z kwasem osmowym, sublimatu z domieszką kwasu azotowego, samego kwasu pikrynowego, płynu Kleinbergera,

kwasu chromowego (1%), płynu Flemminga. Najlepsze rezultaty, jak się potem pokazało, dawał sublimat, sublimat z kwasem pikrynowym i sam kwas pikrynowy.

Preparaty w płynach tych pozostawiałem po kilka, resp. kilkanaście godzin i dawałem następnie do alkoholu 30%, 50%, 70%, 85%, 95% i absolutnego po 24 godzin, potem do olejku bergamotowego lub częściej jeszcze do lawendowego, najpierw pomieszanego do $\frac{3}{4}$, potem do połowy z alkoholem, a następnie do olejku czystego, stąd do mieszaniny olejku z parafiną, a następnie dopiero do czystej w 54° topnej parafiny. Starałem się przytem zazwyczaj większą ilość jajek w jednym miejscu nagromadzić, aby przez to uniknąć mozolnego wyszukiwania preparatów pod mikroskopem.

Skrawki robiłem zazwyczaj w grubości 5 μ , choć czasem do niektórych szczegółów brałem także skrawki grubsze, na 10 μ , gdyż przez to większą przestrzeń jajka i tem samym więcej szczegółów (co prawda mniej wyraźnych i mniej jasnych) naraz otrzymywałem. Skrawki naklejone zapomocą wody destylowanej lub słabego alkoholu na czystych (!) szkiełkach, barwiłem następnie przeważnie metodą M. Heidenhaina, służącą do specyficznego zabarwienia centrosomów, t. j. hematoxyliną i solą żelaza $(\text{NH}_4)_2 \text{Fe}_2 (\text{SO}_4)_4$, której dokładniejszy opis daje M. Heidenhain w swych pracach poniżej cytowanych, lub też używałem modyfikacji tej metody wprowadzonej przez M. Siedleckiego (porów. spis literatury).

II. Wnikanie i skręcanie się plemnika.

Badając skrawki jajek utrwalonych w minutę lub dwie po zapłodnieniu spotykałem często główkę plemnika leżącą jeszcze we wzgórzu protoplazmatycznem wznoszącem się ponad regularną powierzchnią jajka, które widocznie nie miało jeszcze czasu się wyrównać. (Fig. 1 i 2). Ponieważ główka plemnika jeźowców ma mniej więcej kształt stożkowaty, przeto czubek stożka zwrócony jest ku wewnątrz, a szersza podstawa ku zewnątrz. Naokół główki plemnika, która ani kształtem ani wielkością niczem się jeszcze nie różni od główek plemników leżących po za jajkiem, widzimy nieco jaśniejszą i mniej ziarnistą protoplazmę aniżeli w reszcie jajka, ale tylko na bardzo wąskiej przestrzeni. Tak samo, jeśli główka już się nieco od samego obwodu jajka w głąb posunęła, oznacza nam pasek nieco bardziej jednolitej plazmy drogę przez plemnik

przebyta. Jednolitość plazmy w tym kawałku i brak większych ziaren w niej przypisać należy także pozostałości ogonka (witki) plemnika, która tam niewątpliwie z plazmą się mieszała. Asymilacja plazmy witki z protoplazmą jajka musi następować bardzo szybko, ponieważ witki jako osobnego pasemka wykazać nawet na zabarwionych skrawkach nie można. Ze jednakowoż witka istotnie, choć nie zawsze cała, wnika wraz z główką plemnika, przekonały mnie badania świeżych jajek zaraz po zapłodnieniu i mogę pod tym względem potwierdzić obserwacje Selenki (*Toxopneustes*), Hertwiga (*Cymbulia* i *Tiedemannia*), Platnera (*Arion empiricorum*), Böhma (*Petromyzon*), Ficka (*Axolotl*) i innych. U innych zwierząt witka może po wnikięciu główki i pasemka łączącego pozostać na zewnątrz i nie wziąć żadnego morfologicznego udziału we właściwym zapłodnieniu. Z tego wynika, że rola witki ogranicza się tylko do zbliżenia plemnika do jajka, a że dalej jest ona zbyteczna, a przynajmniej obojętna; gdyby przypadła jej jakaś większa rola, jakiejś głębsze znaczenie w zespoleniu się plemnika z jajkiem, w takim razie nie mogłyby zachodzić tu odmiany i wahania co do jej losów u różnych zwierząt.

Otóż zaraz od początku obok główki plemnika można wykazać jego centrosom. W zabarwieniu Heidenhainowskim widzimy poza główką, ale bezpośrednio przy niej, mały czarny punkt (Fig. 1). Zatem plemnik wnika do wnętrza jajka główką naprzód, która swym ostrym końcem przebija jego powierzchnię, a centrosom idzie dopiero za nią. Fakt ten starałem się tem dokładniej wykazać, że w pracy Fola, która także zapłodnienia u jeźowców się tyczy, znajdujemy wzmiankę, jakoby od przedniego ostrego końca główki plemnika odczepiał się jego centrosom w kształcie małej kuleczki. Wprawdzie prócz Fola jeszcze kilku innych autorów opisywało, że u plemników centrosom znajduje się na ostrym końcu plemnika, że więc niejako główkę poprzedza (Platner, Benda, Cuénot), ale nowsze prace (literaturę porówn. u Ficka) wykazują, że centrosom leży na pograniczu między główką a witką w pasemku łącznym. Że i plemniki jeźowców nie wyłamują się z pod tej reguły, przekonały mnie preparaty barwionych plemników leżących poza jajkiem, albo też jeszcze w jądrze, w których zwykle pomiędzy główką a pomiędzy witką dostrzedz można było maleńki czarny punkcik. Również i nowsze prace o zapłodnieniu wykazują, że centrosom leży w miejscu pasemka łącznego i że ku niemu zwrócone jest powstające w jajku promieniowanie (Por. Henking u *Pterotrachea*, Fick u *Axolotla*, Vejdovski u *Rhynchelmis* i i.). Wedle moich preparatów to samo wykazują i jeźowce.

W nieco późniejszych stadyach (w 5 minut po zapłodnieniu), gdy plemnik już cokolwiek oddalił się od obwodu, spostrzedz można, iż główka jego zmieniła nieco swoje położenie, leży trochę ukośnie, a centrosom znajdujemy obok niej w jasnym polu (Fig. 3); w chwilę potem można też już dostrzedz, iż główka cokolwiek się powiększyła, „napęczniała“, że przytem zaczyna zatracać swój, podłużny, stożkowy kształt, a powoli zbliża się do późniejszej kulistej postaci. To też, gdy plemnik jeszcze nieco dalej się posunął, główka, znacznie już większa, jest wówczas prawie kulista i jedna tylko jej ściana jest zazwyczaj nieco spłaszczona.

Otóż po tej spłaszczonej, ku środkowi jajka zwróconej stronie leży tuż przy główce centrosom w jasnym polu (Fig. 4, 5, 6), a więc obecnie centrosom poprzedza już główkę podczas posuwania się jej ku środkowi jajka, mamy zatem stosunek wprost przeciwny, niż ten, który mieliśmy na początku podczas wnikania plemnika. Z tego szeregu obrazów wnoszę, że zaraz w pierwszych okresach zapłodnienia mamy do czynienia ze zupełnem skręceniem się główki plemnika, że przytem centrosom nie odzepia się od główki i nie przechodzi na przeciwną stronę, ale że połączenie między główką a centrosomem pozostaje niezmienione a położenie centrosomu przed główką tłumaczy się tem właśnie skręceniem.

To skręcenie się plemnika uszło uwagi dawniejszych autorów¹⁾; dopiero w ostatnich czasach Fick zauważył je u zapłodnionych jajek axolotla, gdzie jest ono o wiele jeszcze wybitniejsze, ponieważ główka plemnika jest bardzo długa i dlatego podczas tego skręcenia wytwarza się zupełnie ostre zagięcie między precikowatą główką a wityką, która tu dłuższy czas swą samodzielność zachowywa i nawet, silniej się barwiąc, wybitniej występuje; a więc zagięcie to odpowiada temu miejscu, gdzie mamy pasemko łączne wraz z centrosomem.

Również opisuje podobny proces u *Pyrrhocoris* Henking: „Man bemerkt, dass der Kopf des Spermatozoon gewöhnlich eine Biegung ge-

¹⁾ Flemming opisując zapłodnienie u jeźowców pisze wprawdzie: „Auffalend ist es, dass der Kopf keineswegs immer mit seiner Spitze, d. i. dem Vorderende nach dem Centrum des Eis gekehrt liegen bleibt; häufig liegt er schräg und oft genug sogar umgedreht, so dass sein stumpfes Ende nach der Eimitte sieht“; ale uważa on to tylko za rzecz przypadku, czasem zachodzącego, znaczenia większego temu nie przypisuje, a tem mniej je tłumaczy. A nawet w innym miejscu tej samej pracy powiada, iż nie można rozstrzygnąć: „Ob das Centrum des männlichen Asters zuerst an einer vorher gegebenen Stelle des Samenkerns auftritt, an der Vorderseite oder an der Schwanzseite des Kopfes, oder etwa stets gleich an der Seite, welche dem Eikern zunächst liegt.“

gen den Schwanzfaden erleidet, während das Ganze in den Dotter herabsinkt und diese Biegungsstelle von Kopf und Schwanz marchirt gewöhnlich voran itd.“

Z powodów, o których poniżej dokładniej pomówię, przypuszczam, że takie skręcanie się plemnika, mające na celu ułożenie się centrosomu przed główką, jest ogólnem prawem, które, nie wątpię, dalsze badania i u innych zwierząt potwierdzą.

Wiemy z najnowszych badań nad budową komórki (przedewszystkiem z badań M. Heidenhaina nad leukocytami, które są niejako typem, schematem budowy protoplazmy komórki), że centrosom, jako środek sfery i całej promienistej figury archoplazmatycznej zajmuje zawsze w komórce, o ile możności, geometryczne centrum. Otóż w zapłodnionem jajku centrosom zmuszony pierwotnie do zajęcia położenia tuż przy obwodzie jajka, jaknajprędzej wyswobadza się, albo raczej, jak potem zobaczymy, zostaje wyswobodzony z tego nienaturalnego sztucznego położenia i zdążając jak najszybciej ku swemu centrum zwraca ku środkowi przylegającą do niego powierzchnię główki plemnika, z którą silnie jest połączony; w dalszym przebiegu dążąc ku jądru jajka wciąż już centrosom posuwa się naprzód, pociągając główkę plemnika za sobą.

Co do mechanizmu tego obrotu plemnika i co do całej wędrówki jądra czyli główki plemnika ku jądru jajka, uważam, iż od chwili, gdy rola witki jako aktywnego organu ruchu się skończyła, a więc od chwili wniknięcia plemnika do wnętrza jajka, główka plemnika zachowuje się czysto biernie, czynna rola przypada w udziale protoplazmie pasemka łącznego, a nawet, jak później będę się starał uzasadnić, i centrosom zawdzięcza swe wyswobodzenie i swój ruch dośrodkowy ruchowi protoplazmy.

Pozornie tylko mamy, mem zdaniem, obraz, jakoby centrosom wraz z przyczepioną do niego główką plemnika samodzielnie zdążył do centrum archoplazmy jajka. To centrum archoplazmatyczne nie potrzebuje bynajmniej (np. u jajek, gdzie na jednym biegunie mamy zepchniętą do boku protoplazmę z jądrem, a na drugim nagromadzoną wielką ilość deutoplazmy) odpowiadać geometrycznemu centrum komórki i dlatego nawet u jajek jeżowców może np. centrosom zdążać nie ku środkowi całego jajka, ale nieco do boku, jeśli jądro jajka (co dość często spotykamy) leży jeszcze ubocznie (po oddaniu ciałek kierunkowych); wówczas bowiem centrum archoplazmy leży na razie obok jądra jajka w centrosomie jajka, który jajko wraz z archoplazmą zabrało po wydzieleniu drugiego ciała kierunkowego. Że ten układ dośrodkowy dla oka naszego się zatarał, tłómaczy się tylko nagromadzeniem wielkiej ilości ziaren w plazmie. Takie położenie jądra jajka i jego, niech nam wolno

będzie powiedzieć, środka archoplazmatycznego ku jednej stronie, które dość często spotykamy, jest niewątpliwie tylko czasowe, bo zazwyczaj jądro w jajkach jeźowców zajmuje sam środek komórki. A to dążenie do zajęcia samego środka komórki i możność zajęcia go tłumaczy się równomiernem rozłożeniem ziaren deutoplazmatycznych, przez co może tutaj urzeczywistnić się prawo o równej długości organicznych promieni archoplazmatycznych komórki, postawione przez M. Heidenhaina, o którym niżej obszerniej jeszcze pomówimy.

Dowód na to, że głowa plemnika w tej wędrówce dośrodkowej odgrywa czysto bierną rolę, a czynna natomiast przypada protoplazmie, dla której centrosom plemnika stał się centralnym punktem przyczepienia, upatruję także i w znanych eksperymentach Boveriego. W jajkach jeźowców zapłodnionych wśród nienormalnych warunków spostrzedz można nieraz, że centrosom odczepia się od jądra plemnika, jądro plemnika pozostaje w jednym i tem samym miejscu na obwodzie, centrosom natomiast posuwa się dalej, dochodzi aż do jądra jajka i tu wpływa, zupełnie jak w normalnych warunkach, na wytworzenie typowej achromatycznej figury karyokinetycznej. Odwrotny stosunek, to jest, aby jądro plemnika zbliżyło się samodzielnie do jądra jajka, bez swego centrosomu, jest, jak potem bliżej uzasadnię, wprost niemożliwy i dlatego też u żadnych zwierząt nigdy go nie spostrzegamy.

Zdaje mi się, że tłumacząc zdążanie plemnika ku jądru jajka tą dążnością zajęcia centrum archoplazmy przez centrosom, a wykluczając możność aktywnego, samodzielnego ruchu jądra plemnika, sprowadzamy mechanizm tego ruchu do tych samych przyczyn, w jakich dzisiaj szukamy wytłumaczenia całego mechanizmu karyokinezy, a nawet budowy komórki wogóle, gdyż wiemy, że i tam centrosomy tworzą wciąż centra promienisto około nich układającej się plazmy.

Wobec tego upadają różne inne dawniejsze teorye, które dla wytłumaczenia zbliżenia się jąder plemnika i jajka wytwarzano, przyjmując w tym celu samodzielny ruch jąder¹⁾ albo też dość nieokreślone pojęcie atrakcyi wzajemnej jąder lub wreszcie przesuwanie się cząstek protoplazmatycznych jajka, któreby jądro plemnika ku jądru jajka posuwało (Flemming).

¹⁾ „Der Spermakern wandert mit Ablenkung nach dem Eikern zu. Die Ortsbewegung geschieht offenbar durch eigene amöboide Bewegungen, denn man sieht häufig am Kern pseudopodienartige Fortsätze“. Podobne uwagi spotykamy u wielu autorów.

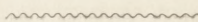
Te „pseudopodienartige Fortsätze“ mają zupełnie inne znaczenie, jestto poprostu początek rozpadania się jądra na swe chromosomy.

Że znowuż tego ruchu centrosomów, pociągających za sobą jądro plemnika, uważać nie możemy za ruch pierwotny, samodzielny, lecz jedynie za wynik stosunku centrosomów do otaczającej plazmy, a przede wszystkim archoplazmy, o tem będziemy mogli pomówić dopiero wówczas, gdy poświęcimy dokładniejsze uwagi wytwarzającemu się w protoplazmie promieniowaniu.

Tymczasem jeszcze zauważyć muszę, że często zamiast jednego, spotykałem w pasemku łącznym, a więc najpierw za, potem obok, następnie przed główką plemnika, dwa centrosomy leżące tuż obok siebie (Fig. 2, 5, 6).

W tem jednak niema dla nas nic zadziwiającego. Prace M. Heidenhaina bowiem i innych autorów, tyjące się budowy komórki wogóle, wykazały nam, że i w innych komórkach mamy, najczęściej nawet, nie jeden, ale dwa, czasem nawet trzy centrosomy połączone delikatnymi pasemkami (Heidenhainowskie Mikrocentrum). Podczas karyokinetycznego podziału komórki mamy na dwóch biegunach po centrosomie, w którym się promienie figury achromatycznej schodzą. Otóż te dwa centrosomy biegunowe, albo, jak je zwykle nazywamy, ciała biegunowe powstają z jednego pierwotnego centrosomu macierzystego. Oczywiście więc tam, gdzie mamy w komórce w stanie spoczynku dwa centrosomy, powstały z jednego centrosomu dwa centrosomy potomne, zanim jeszcze inne ślady poczynającego się podziału zauważyć możemy. Toć znane nam są nawet fakta, iż tam, gdzie karyokineza komórek bardzo szybko po sobie następuje, możemy mieć na jednym lub obu biegunach karyokinetycznej figury już w stadyum gwiazdy macierzystej, lub nawet wcześniej, po dwa i to nawet już dość daleko od siebie leżące centrosomy.

A więc zanim jeszcze wytworzyły się figury karyokinetyczne potomne, już centrosomy szykują się do przyszłej karyokinezy. Nie więc dziwnego, że w plemniku, który ma pobudzić komórkę jajka do energicznego podziału, centrosom nieraz już naprzód, dzieląc się na dwa, do tego się przygotowuje. Że to rozszczepienie nie odbywa się dopiero od chwili wniknięcia plemnika do wnętrza jajka, wynika stąd, że często u plemników leżących poza jajkiem, widziałem w pasemku łącznym także dwa, blisko siebie leżące centrosomy. U *Lilium Martagon*, którego zapłodnienie opisał nam Guignard, także od pierwszej zaraz chwili poprzedzają plemnik dwa centrosomy.



III. Powstawanie promieni protoplazmatycznych.

Plazma dojrzałego jajka jeźwoców (a więc po wydzieleniu dwóch ciałek kierunkowych) wygląda zupełnie jednolicie ziarnisto.

Flemming wprawdzie opisuje, iż u jajek jeźwoców badanych w całości rozpoznać można, mianowicie ku obwodowi jajka, pewne promieniste ułożenie ziaren plazmatycznych i że centrum tego promieniowania byłby środek komórki. Promieniowania tego na żywych jajkach nie zauważyłem, a badając skrawki zabarwione barwnikami protoplazmatycznymi jak najdokładniej skonstatować mogłem, iż ani śladu takiego promieniowania nie ma. Zatem jeżeli świeże jajka dają ten obraz, jaki Flemming opisuje, to znaczenia większego przypisać temu zjawisku, mojem zdaniem, nie możemy, gdyż obrazy jajek w całości, a zatem grubej warstwy protoplazmy, nie mogą nam wyjaśnić subtelniejszych szczegółów budowy i układu protoplazmy. Jeżeli mielibyśmy zaś istotnie stały promienisty układ, w takim razie na skrawkach barwionych barwnikami protoplazmatycznymi, musielibyśmy widzieć albo (tak jak w promieniowaniach, o których zaraz mówić będziemy) zabarwione protoplazmatyczne nitki, albo też tak wybitny promienisty układ ziaren deutoplazmatycznych, iżbyśmy przyjąć musieli, że nitki protoplazmatyczne istotnie promienisto przebiegają, choć (z jakiegokolwiek bądź powodu) wybitniej się nie zabarwiły.

To jednolite rozmieszczenie ziarnistej plazmy zaczyna się zmieniać z chwilą, gdy plemnik wnika do jajka, zaczyna się skręcać tak, iż centrosom leży do boku główki plemnika, t. j. tak, iż styka się już z większą masą plazmy jajka. Ku tej stronie zaczynają nagle powstawać promienie proste, rozchodzące się w plazmie jajka, a skierowane wszystkie na centrosom (Fig. 3). Im bardziej centrosom wyswabia się ze swego pierwotnego położenia, im bardziej zdąża do swego celu, t. j. aby stanąć na czele główki i zwrócić się ku środkowi jajka, tem bardziej promienie stają się wybitne, istniejące już promienie wydłużają się, a prócz tego przybywa wciąż coraz więcej nowych, również skierowanych ku centrosomowi (Fig. 4, 5, 6). To, że promienie protoplazmatyczne wytwarzające się około plemnika skierowane są nie ku jego główce, ale gromadzą się przed nią, znane było jeszcze wówczas, gdy o istnieniu centrosomów jeszcze nie wiadano; w dawnych pracach Fola, Hertwiga i wielu innych autorów częstokroć wzmiankę o tem spotykamy. Dzisiaj wiedząc, iż i w innych komórkach centrosomy są środkami, są ogniskami, w których zarówno podczas karyokinezy, jakoteż w stanie spoczynku komórki zawsze promienie protoplazmatyczne się gromadzą, mamy niejaki wytlómaczenie tego zjawiska, mamy w niem

tylko szczególny przypadek ogólnego prawa, i musielibyśmy uważać to raczej za zboczenie, jeśliby promienie nie na centrosom, ale na główkę plemnika były skierowane. I tak samo, jak w komórkach zwykłych (leukocytach) promienie protoplazmatyczne muszą nawet omijać tę część komórki, którą zajęło jądro (por. liczne nowsze prace o budowie protoplazmy komórki i przedewszystkiem shematy Heidenhaina; jądro leży niejako tylko w przestrzeni międzypromiennej); tak i tutaj można się, na cienkich mianowicie skrawkach, przekonać o tem, czego na jajkach badanych w całości nie można było dostrzedz, to jest, że główka plemnika jest niejako przeszkodą w wytwarzaniu się promieni protoplazmatycznych. Skutkiem tego promienie kończą się ostrą linią tam, gdzie się zaczyna kontur główki plemnika (fig. 4, 5, 6, 7 i t. d., por. także rysunki i opis Böhma u Petromyzon); a więc w obrazie, jaki widzimy na skrawkach, odpada z promienistego koła otaczającego centrosom ten wycinek, który jest zajęty przez jądro plemnika; — w rzeczywistości zaś mamy do czynienia z promienistym słońcem, z promienistą kulą („Arrhenoid, Henkinga, „Periplast“, Vejdowski u Rhynchelmis), której centrum stanowi centrosom, otóż więc w rzeczywistości z tej kuli odpada ten stożkowaty wycinek, który mieści okrągłą, albo też już zupełnie prawie kulistą główkę plemnika. Ten wpływ jądra na kształt wytwarzającej się figury archoplazmatycznej jest tylko specjalnym przypadkiem ogólnego prawa, które w komórkach widzimy jak najszerszej zastosowane.

Nawet na najcieńszych skrawkach promieniowanie to, które w miarę zbliżania się główki plemnika do jądra jajka wciąż się zwiększa, jest nadzwyczajnie wybitne i spostrzedz można na preparatach zabarwionych barwikami protoplazmatycznymi, że nie pochodzi ono jedynie z promienistego układu ziaren deutoplazmatycznych, ale że mamy zabarwione silniej, promienisto skierowane nitki protoplazmatyczne (zupełnie podobnie jak np. podczas karyokinezy komórek promienie wrzecionek, promienie biegunowe albo jak promienie leukocytów), a że dopiero przestrzenie między nimi wypełnione są ziarnami deutoplazmatycznymi, co podnosi jeszcze obraz promiennej gwiazdy. Jednakowoż, ponieważ promienie protoplazmatyczne rozchodzą się wszystkie z jednego punktu, t. j. centrosomu, a dążą ku obwodowi kuli, przeto w obrębie samej sfery i najbliższem otoczeniu przestrzenie są minimalne, a dopiero ku obwodowi się zwiększają; to też w obrębie sfery niema między promieniami miejsca dla ziaren deutoplazmatycznych, zaczynają się one gromadzić dopiero w pewnem oddaleniu od sfery, najpierw w mniejszej, potem w większej ilości; przeważnie zaś zostają zepchnięte ku obwodowi, a więc ku największym przestrzeniom

międzypromiennym. To też w bezpośredniem otoczeniu centrosomu widzimy zarówno w tem stadyum jakoteż następnych i dwubiegunowych, zawsze przestrzeń jednolitszą, delikatnie promienistą, potem przez rozstąpienie się promieni mamy promienie wybitniejsze, a dopiero ku obwodowi widzimy wybitnie ziarnistą przestrzeń (Fig. 4—16). Jest to znów tylko specjalnem zastosowaniem ogólnego prawa o tworach deutoplazmatycznych, co do którego porównaj pracę M. Siedleckiego.

Jakiego pochodzenia są te protoplazmatyczne nitki promienisto ku centrosomowi skierowane?

Dwie tylko są możliwości: Albo wytwarzają się one z wprowadzonego do jajka plemnika, albo też z samej protoplazmy jajka.

W dawniejszych pracach różnych autorów ściśle sformułowanego tego pytania nie mamy — zadawałają się wyrażeniami, że promienie te „powstają“, „wytwarzają się“ itp. wyrażeniami, które o właściwej genezie tych promieni nie mówią nic. Z opisów późniejszych autorów przebija jednakowoż przekonanie, że pod wpływem plemnika wnikaącego do jajka, (który miałby być niejako atrakcją dla plazmy), protoplazma jajka uклада się promienisto i powoduje również promienisty układ ziaren deutoplazmatycznych (Hertwig, Böhm, Oepeli w. i.).

Odmiennego zdania jest Vejdowski, Fick i Henking.

Vejdowski uważa figurę promienistą — Periplast — jako „ein selbständiges vom Spermacytoplasma herrührendes Gebilde“ i powiada: „Der Periplast selbst ist der umgewandelte Schwanz, oder, wenn man will, ein Theil desselben“.

Fick na podstawie badań u axolotla opisuje, że pasemko łączące (Verbindungsstück) staje się jasne, pęcznieje i że z niego występują na zewnątrz promienie i dlatego powiada: „Ich hingegen glaube, dass der überwiegende Theil der ganzen Sthrahlung dem Verbindungsstück entstammt, dass sich allerdings diese Strahlung mit den Protoplasmafäden der Eizelle in Verbindung setzt, die sich ja auch strahlig anordnen. Wo freilich die Grenze zwischen beiden ist, vermag ich nicht anzugeben“.

A więc Fick przypuszcza, iż pasemko łączące, t. j. ta maleńka część plemnika, która łączy główkę z witką i która zawiera centrosom, jest protoplazmą niezmiernie skondensowaną, która z chwilą wnikięcia do jajka nagle się rozluźnia, „wie eine Rakete plötzlich herausgestossen wird“, jak się wyraża Fick¹⁾.

¹⁾ W pośród dawniejszych prac spotykamy u Flemminga zdanie: „Es wäre möglich, dass aus dem hinteren Kopftheil der helle Hof des Samenkerns entsteht, der

Henking opisawszy u *Pyrrhocoris* skrócenie główki plemnika, o którym mówiliśmy powyżej, powiada, że z miejsca łączącego główkę plemnika z witką powstaje najpierw „ein heller Schleim, welcher eine Strahlung im umgebenden Protoplasma veranlasst“ (Arrhenoid)¹⁾.

Zdaje mi się, iż Fick i Vejdowski poszli w swych twierdzeniach za daleko, ale zgadzam się z zasadniczą ich myślą jakoteż z Henkingiem. Sądzę, że istotnie w pasemku łącznym możemy przyjąć małą ilość bardzo zagęszczonej protoplazmy, tej samej, która przedtem np. podczas ostatniego podziału karyokinetycznego komórki macierzystej plemnika tworzyła figurę achromatyczną i przeszła do „Spermatidy“, z której plemnik się wytworzył.

Jak z nowszych badań wiemy, cała t. zw. figura achromatyczna, którą podczas karyokinezy widzimy, wraz z centrosomami, jest tylko bardziej jasnym, bardziej wybitnym uwidocznieniem integralnych części komórki, które wciąż w niej istnieją i z komórki macierzystej wciąż przechodzą na komórki potomne. A nawet w ostatnich czasach dowiedzieliśmy się, że u niektórych komórek np. leukocytów, które najbardziej ze wszystkich komórek zachowały niezatarty, pierwotny typ budowy komórki,²⁾ są one widoczne wciąż równie wybitnie, a więc i w stanie spoczynku komórki.

W plazmie każdego leukocytu znajdujemy jeden, najczęściej dwa lub trzy centrosomy (Heidenhainowskie Mikrocentrum), które połączone są delikatnym pasemkiem (Heidenhainowska primäre Centrodosome); które potem wzrastając da nam podczas karyokinezy wrzecionko środkowe (Hermannowska Centralspindel). —

sich von jetzt an zeigt, und den Hertwig als aus dem Ei angesammeltes körnerloses Plasma auffast“.

¹⁾ Henking badał u *Pyrrhocoris* także powstawanie samych plemników, mianowicie tego kawałka, który leży na pograniczu między główką a witką i dochodzi do przekonania następującego: „Im reifenden Samenfadon von *Pyrrhocoris* findet sich an der Grenze von Kopf und Schwanz ausser dem allgemeinen protoplasmatischen Ueberzuge noch der Ansatzpunkt des Nebenkerns und das Mitosoma. Nebenkern und Mitosoma sind Abkömmlinge der bei der letzten Teilung der Spermatoocyten auftretenden Verbindungsfäden“...

...„Also Nebenkern und Mitosoma haben die Fähigkeit, eine reiche Strahlenbildung zu erregen“. Jądro dodatkowe i Mitosomą nie są znowuż niczem innym jak archoplazmą, która u *Pyrrhocoris* tak jak i u innych pokrewnych — przybiera w późniejszych stadyach karyokinezy odrębną nieco postać.

²⁾ Leukocyty są i fizjologicznie najmniej wyosobnionymi komórkami w organizmie zwierzęcym i dlatego bardzo ciekawym jest faktem to, że i budowa morfologiczna ich jest dla nas niejako shematem budowy komórki, jest jej prototypem, pierwowzorem.

Około tych centrosomów grupuje się protoplazma, albo, jak dzisiaj tę część nazywamy, archoplazma, w kształcie promienistej kuli, na przekroju dającej obraz promienistego koła. W kuli tej (albo w kole) można znów odróżnić część bardziej jednolitą otaczającą naokół centrosom, nazwaną sferą (sferą archoplazmatyczną, sferą atrakcyjną, *sphère attractive*, *Attractionssphäre*), od której dopiero na zewnątrz rozchodzą się po całej komórce promienie. Promienie te kończą się na obwodzie komórki, a centrosom jest ich środkiem. Promienie poza sferą okazują w regularnych odstępach zgrubienia (Mikrosomy), granica sfery utworzona jest przez większe mikrosomy (*van Beneden'sches Mikrosomenstratum*, *Körnerstratum*, *Körnerkranz* *Heidenhaina*). Dalsze badania wykazują nam wciąż, że we wszystkich rodzajach komórek w stanie spoczynku centrosomy odnaleźć można i to w tkankach embryonalnych, jako też w tkankach tworów dorosłych, tak normalnych jako też patologicznych i to zarówno u zwierząt kręgowych jako też bezkręgowych, wreszcie zarówno w komórkach zwierzęcych jako też roślinnych. Sfera jednakowoż i promienie protoplazmatyczne są skutkiem odrębnych fizyologicznych a zatem i morfologicznych właściwości tych komórek, skutkiem nagromadzonych w nich produktów deutoplazmatycznych, mniej wyraźne, a nawet mogą się dla oka naszego zupełnie zatrzeć, a dopiero podczas ponownej karyomitozy znów wybitnie wystąpią.

Tak samo więc jak ta typowa budowa komórki była w końcu mitozy *produkt*em mitozy, tak przy ponownej karyomitozie, będzie jej podstawą, będzie dla niej punktem wyjścia.

Otóż co do tych promieni, dla których centrosomy są punktem przyczepienia (*Insertionsmittelpunkt*), — promieni organicznych komórki — które u leukocytów tak wybitnie występują, a które u innych komórek są zatarte, ale również istnieją, postawił *M. Heidenhain*, moim zdaniem, udowodnił teorią, wedle której wszystkie organiczne promienie komórki są zasadniczo, przy równym naprężeniu równo długie. („*Princip der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien*“). Ponieważ zaś promienie te mają jako punkt oparcia stały obwód komórki, a wszystkie łączą się w centrosomie i ponieważ są kurczliwe, przeto znajdują się w naprężonym stanie, a działając wszystkie równo, muszą w równym stopniu oddziaływać na swój punkt przyczepienia, t. j. centrosom.

W każdym więc razie dla tych wszystkich promieni centrosom jest punktem przyczepienia (przyczepem) zarówno podczas karyokinezy jako też w spoczynku komórki i dlatego mikrocentrum leży zawsze o ile możności w środku komórki (jądro zostaje skutkiem tego zepchnięte

ku obwodowi). — To położenie mikrocentrum jest więc rezultatem sił dążących do równowagi.

Zapatrywania te potwierdza Reinke w nowszych pracach.

Jeśli zastosujemy te uwagi do plemnika, możemy, mem zdaniem, przyjąć, że ta część archoplazmy, która w czasie ostatniej karyokinezy, którą odbywały komórki macierzyste plemników, przeszła do ich pasemka łącznego wraz z centrosomami, także ten układ promienisty zachowała.

Przemawiałby przeciwko temu jednolity obraz, jaki ma zwykle pasemko łączne; ale tylko pozornie, gdyż nasamprzód skondenzowanie archoplazmy na tej małej przestrzeni może zatrzeć ten promienisty układ, a oprócz tego wywołać zupełnie odmienne zachowanie wobec barwików. Przyjąć to możemy tembardziej, że często na zabarwionych preparatach właściwa sfera archoplazmatyczna¹⁾ (a więc ta przestrzeń, która otacza centrosom aż do van Benedenowskiej ziarnistej korony) wygląda jednolicie, a przecież składa się ona z promieni zdążających do centrosomu. I zdaje mi się, że przyjmując, iż centrosom w pasemku łącznym skupia w sobie także części archoplazmatyczne, mamy najprostszy sposób wytłomaczenia pierwszych promieni, jakie tak wcześnie po wniknięciu plemnika do jajka się wytwarzają. Zupełnie podobnie jak skondenzowane jądro (główka) plemnika po dłuższym pobycie w jajku nasiakając płynem (sokiem jądrowym) powoli wytwarza wybitne pętle chromatynowe, tak i archoplazma rozszerza się, ale o wiele szybciej, promienisto w plazmie jajka. Przyjmując pasemko łączne jako punkt wyjścia promieni archoplazmatycznych, mam jednakowoż na myśli tylko pierwszy początek promieni; ale to wystarcza. Jak cały proces zapłodnienia nas uczy, plemnik jest w stosunku do jajka w całym tym procesie organem pobudzającym jajko do podziału, jest właściwym organem aktywnym w stosunku do bardziej pasywnego jajka — ta aktywność tyczy się zarówno całego plemnika, jako też jego części. Otóż zdaje mi się, że i ta archoplazma w pasemku łącznym zawarta jest protoplazmą niezmiernie aktywną, i każdy promień, który się wysuwa, stykając z się protoplazmą jajka niezmiernie szybko ją asymiluje, rośnie jej kosztem i w ten sposób wszystkie promienie razem opanowują stopniowo całą protoplazmę jajka i ku centrosomowi plemnika ją kierują. Jeżeli więc weźmiemy promienie w późniejszych okresach, to te w nieporównanie większej części będą się składały z substancji pochodzącej z protoplazmy jajka.

Ten proces asymilacji protoplazmy jajka przez archoplazmatyczne promienie pochodzące z pasemka łącznego plemnika wyda nam się tem

¹⁾ Pod tym względem stosują się do terminologii przyjętej przez M. Heidenhaina.

ważniejszy, jeśli pomyślimy, że, o czem jeszcze poniżej pomówimy, protoplazma jajka również pierwotnie (po wydzieleniu drugiego ciała kierunkowego) musiała być skierowaną ku własnemu centrosomowi; a więc archoplazmatyczne promienie, z plemnika pochodzące, swą aktywnością i łatwością asymilacji zdolne są tak dalece ovladać i opanować protoplazmę jajka, iż ją od pierwotnego centrum ¹⁾ odwodzą i zwracają ku centrum nowemu, „obcemu“, to jest centrosomowi plemnika.

Tylko w ten sposób, zdaje mi się, można pogodzić wyniki nowszych badań nad budową komórki, nad mechanizmem jej zarówno podczas spoczynku jako też podczas karyokinezy, ze skomplikowanym procesem, jakim jest zapłodnienie. A mianowicie tylko w ten sposób możemy i tutaj pojmować centrosomy plemnika jedynie za „Insertionsmittelpunkte d. organ. Radien“.

Inaczej przyjąłbyśmy koniecznie musieli zapatrywanie Boveriego, jego „Theorie der materiellen Herrschaft der Centrosomen“ ²⁾ której zwolennikami są także Henking ³⁾, Hermann ⁴⁾ również Häcker ⁵⁾ i inni, a przedewszystkiem w najnowszych czasach Prenant ⁶⁾.

¹⁾ Pierwotnie promienista budowa protoplazmy jajka, którą a priori przyjąć musimy, zatarła się skutkiem nagromadzenia wielkiej ilości deutoplazmy; może prócz tego wytworzyło się i połączenie między promieniami, tak iż ta plazma jajka tworzy delikatną siateczkę. (Protoplasmanetz des Eies u autorów).

²⁾ „... Dynamischer Zusammenhang zw. Centrosoma und Archoplasma; das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraction aus derart, dass es um sich selbst als Centrum diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel contrahirt“. Wirkungssphären der Centrosomen i t. d.“

³⁾ „Die Strahlungen gehen von einem Orte aus, der irgendwie einen Reiz ausüben muss. Welcher Art dieser Reiz ist, ob chemische Umwandlungen mit gleichzeitigen Strömungen ihn hervorrufen (wie es das Wahrscheinlichste ist) oder etwas anderes...“

„Jedenfalls sind die Strahlungen nur das äussere Bild für einen uns unbekanntem Vorgang und man kann die relative Ausdehnung der Plasmastrahlen recht wohl als „Maasstab für die Grösse des „Reizes“ annehmen“ itd. ...

⁴⁾ Hermann nazywa centrosom poprostu „actives Organ“, „dynamisches Centrum“.

⁵⁾ „Die strahlige Anordnung des Zell- und Kernplasmas und die damit verbundene radiäre Anordnung der freibeweglichen inneren geformten Phasmaprodukte würde mindestens während der Spindelbildung der beständig wechselnde Ausdruck der unmittelbaren Action des Centrosomas auf das Protoplasma sein.“

⁶⁾ „Je crois que le centrosome domine dans la sphère attractive, dans le système irradié et même dans toute la cellule. Quant à dire de 'quelle façon, je pense que, dans l'état présent de la science, cela est bien difficile“. Omawiając zaś teorię van Benedena i Heidenhaina powada: „... il n'est pas possible d'invoquer la mise en jeu exclusive d'une attraction et l'existence, dans tous les cas, d'une sphère attractive. Car il y a des faits qui ne peuvent s'expliquer que par une répulsion et où la sphère attractive deviendrait sphère répulsive“.

Zgadzam się najzupełniej z M. Heidenhainem, że przypisując centrosomom władzę nad całą archoplazmą zarówno w stanie spoczynku komórki jakoteż podczas karyokinezy, przyjmujemy w nich ogniska sił, których nie możemy sprowadzić do żadnej z dzisiaj znanych sił fizycznych, ani chemicznych, a więc są to na razie pojęcia, które niczego nie tłumaczą.

A nawet choćbyśmy na razie taką nową siłę przyjęli, to jeszcze same fakta, cały proces karyokinezy mianowicie, przemawiają przeciwko temu.

Boveri, Henking i i. wytworzyli te pojęcia na podstawie badań nad zapłodnionymi jajkami dla wytłomaczenia „mechanizmu“ tego procesu — pojęcia te zastosowane do procesu w naturze o wiele ogólniejszego, a stosunkowo prostszego, t. j. do karyokinezy i do budowy komórki w ogóle, krytyki nie wytrzymały.

Zdaniem mojem więc, to prawo wyprowadzone z procesu, który jest karyokinezie niezmiernie pokrewny, jest niejako (!) szczególnym jej przypadkiem, tylko znacznie bardziej skomplikowanym, porzucić musimy, skoro zastosowane w prostszym przypadku okazuje się niewystarczające, albo raczej czysto „mistyczne“.

Co prawda, patrząc na obrazy zapłodnionego jajka, patrząc na figurę archoplazmatyczną w otoczeniu jądra plemnika, można zrozumieć, iż Boveri nie mógł się oprzeć pokusie przyjęcia pewnego rodzaju władzy centrosomów nad archoplazmą. Van Beneden jednakowoż badając przed Boverim ten sam przedmiot, co on, t. j. zapłodnione jajka u *Ascaris megalcephala* uważa wciąż centrosomy jako centra łączące w sobie kurczliwe włókienka protoplazmatyczne i w tych kurczliwych na jeden punkt skierowanych włókienkach widzi siły, które cały podział komórki skuteczniają, teorya, którą potem szerzej rozwinął i w szczegółach przeprowadził M. Heidenhain.

Omawiając powyżej zdążanie plemnika i centrosomu ku jądru jajka, wspomniałem, iż jądro plemnika odgrywa przytem rolę zupełnie bierną, a że i centrosom także zmuszony jest odbywać ten ruch jedynie wskutek działania sił, których szukać musimy w protoplazmie.

Teraz dopiero możemy bliżej uzasadnić, czy istotnie podczas zapłodnienia możemy uważać tak samo, jak w komórkach w ogóle, centrosom jedynie za centrum łączące w sobie wszystkie promienie protoplazmatyczne, i dla czego osobnych (na razie tajemniczych nawet) sił i samodzielnego ruchu przypisywać mu nie potrzebujemy dla wytłomaczenia jego zbliżania się do jądra jajka. Zbliżanie to jest wynikiem ruchów, których siedliskiem jest, tak samo jak we wszystkich innych przykładach ruchu organicznego, protoplazma, a przedewszystkiem promienie

archoplazmatyczne¹⁾. I dla tych promieni bowiem, które powstają przy główce plemnika najpierw z pasemka łączącego, potem przez asymilację z protoplazmy jajka, przyjąć musimy w zasadzie, „in potentia“ równą długość (odpowiadają one więc „organicznym promieniom“ innych komórek). To nie tylko przyjąć możemy, ale nawet przyjąć musimy, gdyż jeśli przyjmujemy równą długość promieni organicznych u innych komórek, to przyjąć musimy i u komórek macierzystych plemników (Spermatide). Skoro z tych komórek wytwarzają się plemniki i skoro przyjmujemy że przechodzi do nich także archoplazma, a więc promienie archoplazmatyczne, w takim razie jedynie tylko przyjąć możemy, iż promienie te wszystkie są sobie współrzędne. Zatem to wyrażenie, że promienie są równo długie „in potentia“, rozumiem w ten sposób, iż promienie, które z pasemka łączącego powstają, są wszystkie zasadniczo równe, współrzędne, a więc równo długie, równie silne, równo grube, biorąc je morfologicznie, a biorąc fizyologicznie, są równo żywotne, równo zdolne do asymilowania protoplazmy jajka. Te promienie, które stykają się z największą ilością plazmy, zasymilowały jej najwięcej i są najdłuższe; (będą to zawsze te, które ustawione są w ten sposób, iż tworzą najbliższą linię między centrosomem plemnika, a archoplazmatycznym centrum komórki, które znajdować się będzie w pobliżu jądra i odpowiada centrosomowi jajka). Ale inne promienie dążą do tego samego celu i dlatego cała ta promienista kula otaczająca plemnik znajduje się w ciągłym wahaniu, w ciągłej chwiejności i dojdzie do równowagi dopiero wówczas, gdy wszystkie promienie będą nietylko „in potentia“ sobie współrzędne, a więc gdy ułożą się w ten sposób, iżby się grupowały rzeczywiście w archoplazmatycznym centrum jajka, a ponieważ w jajku zawsze tego geometrycznego archoplazmatycznego środka musimy szukać w bezpośrednim sąsiedztwie jądra jajka, przeto równowaga ta nastąpi dopiero wówczas, gdy promienie ściągną centrosom plemnika do jądra jajka. Ponieważ zaś wyżej już wspomnieliśmy, że centrosom połączony być

¹⁾ Jak wyżej wspomnieliśmy promienie archoplazmatyczne wykazują cały szereg zgrubień, tak iż mamy na każdym promieniu kolejno zgrubienie, na barwionych preparatach intensywniej zabarwione (mikrosom), a potem węższy kawałek, mniej silnie się barwiący. Van Beneden, Boveri, Heidenhain i wielu innych autorów porównują tę budowę wprost z budową prążkowanego włókna mięsnego i przypisują jej to samo znaczenie fizyologiczne, t. j. kurczliwość. Heidenhain nazywa włókno protoplazmatyczne komórki wprost „das primitive Urbild der Muskelfibrille“, powołując się na zdanie van Benedena: „Dans notre opinion tous les mouvements internes, qui accompagnent la division cellulaire, ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasma cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire“.

musi z główką (jądrem) plemnika, przeto tem samem jądro plemnika zostaje sprowadzone ku jądru jajka. W tem znaczeniu nazwałem powyżej ruch jądra i centrosomu plemnika czysto biernym.

Zdaje mi się, że nawet i subtelniejszy mechanizm, za pomocą którego centrosom plemnika zostaje przez promienie archoplazmatyczne pociągnięty aż do jądra jajka, możemy sobie wytłomaczyć przez te dwie kardynalne właściwości promieni archoplazmatycznych: 1) energiczną zdolność asymilowania plazmy, 2) kurczliwość. A mianowicie te promienie, które stykają się z największą ilością plazmy, asymilują jej też najwięcej, te promienie są najdłuższe, ale równocześnie są one w porównaniu do innych krótszych (ale in potentia równie długich) promieni, wyprężone, dla tego mają tendencję kurczenia się i za pomocą tego ciągłego kurczenia i znów ponownego asymilowania i znów ponownego kurczenia itd. pociągają wciąż centrosom, który jest ich przyczepem, ku środkowi archoplazmatycznemu.

Gdy promienie te zasymilują już plazmę jajka tak daleko, iż musiałyby uderzyć o jądro jajka, wówczas tak samo jak nie mogły się wytwarzać w tym wycinku kuli, który zawierał jądro plemnika, tak teraz zmuszone są omijać jądro jajka i idą rozbieżnie, obejmując jądro jajka jakby promienistym płaszczem (Fig. 7, 8, 9, 11) i asymilując protoplazmę drugiej połowy komórki, to jest tej, która leży po drugiej stronie jądra.

Teraz te promienie, rozbieżnie, ale systematycznie się rozchodzące, które tworzą kąt wciąż się zwiększający, przyciągają centrosom aż do samego jądra jajka; a po drugiej stronie z centrosomem złączone jest jądro plemnika, przeto centrosom dostaje się między te dwa jądra (Fig. 7, 8, 9), jakto u zapłodnionych jajek różnych zwierząt już zauważono.

Jest to położenie dla centrosomu i przedewszystkiem dla promieni w nim się schodzących najniekorzystniejsze, gdyż promienie mają stosunkowo niewielką przestrzeń protoplazmy, którą zawładnąć mogą, skoro muszą omijać te dwa wycinki kuli, które są zajęte przez jądro plemnika i mianowicie przez wielkie jądro jajka (Fig. 7—11).

W krótkie jednakowoż centrosom plemnika zostaje wyswobodzony z tego położenia, zostaje pociągnięty ku jednemu bokowi, a przez to samo główka plemnika zostaje pociągnięta ku dołowi, to jest zbliżona do jądra jajka (Fig. 7, 8, 9), z którym po chwili tworzy jedną całość, niejako jedno jądro (Fig. 10).

Ku której stronie zostaje pociągnięty centrosom, zdaje mi się być rzeczą przypadku; sądzę, że siłami pociągającymi są znowuż promienie archoplazmatyczne i to niezawodnie te, które leżały ku tej stronie, gdzie było więcej plazmy.

Jednym słowem: zdaje mi się, że dla wytłomaczenia sobie mechanizmu objawiającego się w ruchach wszelkich części zapłodnionego jajka, nie potrzebujemy uciekać się do wytwarzania mistycznych hipotez, lecz możemy sprowadzić sobie te ruchy do tych samych sił, które działają we wszystkich komórkach. Mam nadzieję, iż dalsze badania potwierdzą i dla całego procesu zapłodnienia zdanie, które dla karyokinezy coraz bardziej zyskuje na uznaniu:

„Es ist die gegenseitige Lage von Mikrocentrum, Kern und Zellensubstanz das Resultat der Wirkungsweise der bewegenden Kräfte, welche allein vom Zellprotoplasma ausgehen“ (M. Heidenhain).

IV. Promienie protoplazmatyczne po zbliżeniu się jąder jajka i plemnika aż do stadium dwubiegunowego.

Aż do chwili spotkania się jądra plemnika z jądrem jajka mamy zatem u jeźowców tylko jeden system promieni, którego środek tworzy centrosom (albo też, jak wyżej wspomnieliśmy, dwa bardzo blisko siebie leżące centrosomy) plemnika. Promieniowanie to jest tak wybitne w chwili zjednoczenia się jąder, że obejmuje całą prawie objętość komórki w tej przestrzeni, którą plemnik przebył (Fig. 7—11). Naturalna rzecz, że tutaj obraz, jaki widzimy na skrawku pod mikroskopem, może być bardzo różny, zależnie od tego, w jakim kierunku jajko przekroimy. Jeśli np. jajko odrysowane na Fig. 8—10 lub Fig. 11, gdzie jądro plemnika dostało się do skrawka poprzedniego, a tutaj mamy tylko jego centrosomy, przekroimy w płaszczyźnie równikowej (a więc pionowo do zrobionego przekroju), wówczas będziemy mieli obraz, jakoby promieniowanie równomiernie objęło już całą komórkę.

Wiemy, iż po zbliżeniu się jąder w zapłodnionem jajku, zarówno u zwierząt jakoteż u roślin, po krótkim czasie wytwarza się zwykła karyokinetyczna figura, o dwu biegunach, t. j. figura gwiazdy macierzystej, która niczem zasadniczo się nie różni od karyokinetycznej figury, jaką spotykamy w każdej innej komórce (Fig. 16).

Zmiany dotyczące się jąder w okresie gwiazdę macierzystą poprzedzającym wyjaśniły nam już całe szeregi prac, które szczególnie na ten punkt zwracały uwagę; to też zmiany te mimochodem jedynie kontrolowałem. Jądro plemnika, które już podczas swej wędrówki przez plazmę jajka zwiększało się, „pęczniało“, zaczyna powoli, gdy już leży przy jądrze jajka, ztracać swą jednolitą budowę; zbita chromatynowa masa rozluźnia się, tworzą się w niej małe szczeliny, powierzchnia staje

się mniej regularna, mniej gładka, a więcej chropowata. Jądro plemnika przez jakiś czas tworzy jedynie wzgórze na jądrze jajka (Fig. 8, 10), potem jednakowoż dostaje się w głąb, t. j. wewnątrz jego opony coraz więcej nasiąkując jasnym płynem (sokiem jądrowym), tak że po pewnym czasie widzimy wytwarzające się z niego chromosomy (i to w kształcie typowych pętli chromatynowych) Fig. 12. Pętle te leżą dłuższy czas blisko siebie, tak że jądro plemnika aż do tej chwili zachowuje, pomimo wnikięcia do wnętrza opony jądra jajka, zupełnie wyraźną swą samodzielną i niezależną, i chromosomy jego swą odrębną indywidualność (Fig. 12). Tymczasem jądro jajka, które przedtem bardzo mało się barwiło, zaczyna także wykazywać silniej się barwiące niteczki, które powoli grubieją i wówczas widzimy bardzo ładnie pętle chromatynowe lub skręcone nieco nitki, które doskonale w całym przebiegu badać można (Fig. 12—15). Z początku nitki te, później jednolite, są bardziej ziarniste (Fig. 13), mamy tu więc bardzo ładny przykład, iż każdy chromosom składa się z powłoki lininowej, w której umieszczone są ziarna chromatynowe (Pfitznera).

Naturalnie, że na cienkich skrawkach nie mogłem zająć się badaniem ilości chromosomów, gdyż na skrawkach grubości 5 μ zazwyczaj tylko część ich znajdować się mogła. Sprawa ta jednakowoż dla jeźwców jest już dostatecznie wyjaśniona, dlatego tylko okolicznościowo zwracałem na to uwagę i przytem spostrzegłem, że istotnie miałem, co się tyczy chromosomów plemnika, ilość przez Boveriego wykazaną, a w każdym razie nigdy więcej, (t. j. u *Echinus microtuberculatus*, którego jajka zapłodnione przedewszystkiem badałem i który odznacza się najmniejszą ilością chromosomów, dziewięć chromosomów pochodzących z plemnika tworzyło zbity kłębek, a przytem widać było zawsze kilka chromosomów należących do jądra jajka).

Podczas wyosabniania się pętli chromatynowych opona zazwyczaj jeszcze zupełnie wyraźnie odgranicza jądro od otaczającej plazmy.

Równocześnie z temi zmianami jądra zaczynają się zmiany w promieniowaniu protoplazmatycznym. W stadium gwiazdy macierzystej grupują się promienie protoplazmatyczne około dwóch biegunów, których środek zajmują wybitne centrosomy (ciałka biegunowe).

Otóż pochodzenie tych dwóch systemów promienistych i umieszczonych w ich środku centrosomów jest do dziś dnia kwestyą nie dość wyjaśnioną, mimo licznych literackich sporów.

Do roku 1891 większa część autorów a i z nowszych Platner, Henking, Fick i inni opisują (na podstawie badań u różnych zwierząt), że centrosom plemnika dzieli się, zazwyczaj po zbliżeniu się jąder do siebie, na dwa, które oddalając się stopniowo od siebie, wytwarzają

ciałka biegunowe przyszłej gwiazdy macierzystej. Czasem (Vejdowski u Rhynehelmis i inni) oddalenie ciałek biegunowych może być już dość znaczne, zanim jądro plemnika i jądro jajka zbliżą się do siebie. Z chwila, gdy centrosomy zaczynają się od siebie oddalać, można zauważyć, że promienie, które przedtem skierowane były na jeden tylko punkt, zaczynają się dzielić na dwa systemy, które się około tych dwóch ciałek biegunowych potomnych grupują.

Tylko w nieco starszej pracy Flemminga, który badał właśnie jajka jeżowców (nb. w całości), znajdujemy wzmiankę, że w czasie, gdy główka plemnika zbliża się ze swymi promieniami (Aster des Spermakerns) do jądra jajka, na przeciwnej stronie jądra jajka powstaje osobne promieniowanie (Aster des Eikerns). Z tego opisu Flemminga wnosić należy, iż przypuszcza, że z dwu biegunów gwiazdy macierzystej jeden zawdzięcza swe pochodzenie plemnikowi, drugi jajku; Flemming wyraźnie zaznacza: „Hiernach liegt also nicht blos ein Herumgreifen des männlichen Aster um den Eikern vor.“

Dopiero w roku 1891 opisał Fol w swej pracy: „Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation“ odmienny sposób powstawania dwóch tych systemów biegunowych i ciałek tworzących ich środek.

Mianowicie, wedle Fola, w tem stadyum, gdy główka plemnika nie zupełnie jeszcze zbliżyła się ze swym centrosomem i otaczającymi promieniami do jądra jajka, na biegunie przeciwległym przy jądrze jajka zauważyć można jego centrosom. Po zbliżeniu i zespoleniu się jąder centrosom jajka i centrosom plemnika, na dwu przeciwległych biegunach stojące, dzielą się, każdy na dwa; teraz dwie połówki centrosomu jajka i centrosomu plemnika zaczynają się od siebie oddalać i okrążają jądro, zakreślając jedną czwartą część obwodu jego tak, iż po pewnym czasie każda połowa centrosomu plemnika spotyka się z odpowiednią połową centrosomu jajka, łączy się z nią w jedno ciało i przez to wytwarzają się dwa ciała biegunowe jako środki, do których dążą promienie obu biegunów przyszłej gwiazdy macierzystej. Ten proces oddalania się równopłciowych i zbliżania się różnopłciowych połówek centrosomów nazywa Fol „quadrille des centres“ (Centrenquadrille). Każde ciało biegunowe zatem składałoby się z połowy męskiego i z połowy żeńskiego centrosomu. Fol sądzi, że ponieważ w dalszych szeregach podziałów komórek wciąż ciała biegunowe dzielą się na ciała biegunowe potomne, przeto centrosom każdej komórki zwierzęcego organizmu będzie do połowy żeńskiego, a do połowy męskiego pochodzenia. Praca ta Fola wywołała żywą dyskusję co do udziału centrosomów przy zapłodnieniu.

Nasamprzód ważnym bardzo dokumentem potwierdzającym doniosłość zawartego w niej odkrycia byłaby praca Guignarda, który u roślin, mianowicie u *Lilium Martagon*, proces ten potwierdził. Opisuje on mianowicie, że jądro plemnika zdążające ku jądru jajka poprzedzają zazwyczaj dwa centrosomy. Przy jądrze jajka można tymczasem wykazać również dwa blisko siebie leżące centrosomy. Gdy jądra już się spotkały, odbywają centrosomy jajka i plemnika tę samą drogę, jak opisany przez Fola „quadrille des centres“ i wytwarzają dwa nowe ciała biegunowe, które do połowy z męskiego, do połowy z żeńskiego pierwiastka się składają.

Przytem teoretyczne czysto względy przemawiają za teorią Fola. Widzieliśmy bowiem powyżej, że po wydzieleniu drugiego ciała kierunkowego jajko zabierało także to ciało biegunowe i tę część plazmatycznych promieni, które leżały na jednym biegunie gwiazdy macierzystej. A więc a priori już właściwie przyjąć musimy, że jajko posiada swój centrosom jako środek swej archoplazmy. Co prawda później, gdy jądro jajka wróciło już do stanu spoczynku, zazwyczaj ani centrosomów, ani sfery, ani promieniowania w jajku nie widzimy.

W tem nie możemy upatrywać nic dziwnego, skoro nawet w innych komórkach znacznie mniej zmodyfikowanych, a mianowicie zawierających nieporównanie mniej części deutoplazmatycznych, niż jajko, centrosomów ani też promienistego układu archoplazmy wykazać nie możemy. Wiemy jednakowoż, że te przy ponownej karyomitozie jaknajwybitniej wystąpią.

Że właśnie u jeźowców istotnie centrosomy i archoplazma są tylko przesłonięte częściami deutoplazmatycznymi, dowodzi tego choćby już tylko interesujący bardzo eksperyment R. Hertwiga, który działaniem strychniny zdołał obudzić w niezaplodnionem dojrzałem jajku jeźowców zdolność do wytworzenia figury karyokinetycznej (*Protoplasmastrahlung auszulösen*), przyczem w stadyum gwiazdy macierzystej jaknajwybitniej wystąpiły dwa bieguny z charakterystycznymi figurami achromatycznymi.

Ale w ostatnich czasach zwrócono niejednokrotnie uwagę, że jednakowoż u innych zwierząt można wykazać w jajku bądź centrosomy bądź też przy jego jądrze promieniowanie wychodzące z jednego punktu z czego wnosić możemy, iż tam także znajdować się musi centrosom.

I tak Fola sam wspomina, iż przy jądrze jajka u *Pterotrachaea* widział „kinetisches Centrum“, i że Mark widział obok jądra jajka *Limax agrestis* promieniowanie. H. Lebrun opisuje, iż u *Ascaris megalocephala* znajdujemy centrosom obok jądra jajka po wydzieleniu obu ciałek kierunkowych — (notatka ta jest ważna ze względu na to, że

Boveri przeczył istnieniu centrosomu jajka u *Ascaris megalcephala*, z czego wyprowadził daleko idące wnioski). Stauffacher opisuje dwa centrosomy leżące w zagłębieniu jądra jajka u *Cyclas cornea*.

Wreszcie w ostatnim czasie Blanc opisuje, iż u foreli jądro jajka i jądro plemnika mają swą osobną sferę — sfery te wraz z jądrami zbliżają się do siebie, jądra się łączą w jedno i potem następuje zjednoczenie się sfer w jedną jedyną „Dans les germes fixés sept heures et demie après la copulation la fusion des sphères est accomplie, c'est la phase auréole; elles n'en forment plus qu'une dont le centre est occupé par les deux pronucleus en cojonction complète“.

Zdaje się tu więc istnieć proces bardzo podobny do tego, jaki opisał Fola u jeźowców, o ile się tyczy samych sfer. Co do centrosomów, niewiadomo, jaki w tem udział biorą, gdyż Blanc wspomina: „Quant au contenu des sphères attractives, nous devons répéter que nous ignorons ce qu'il doit être et nous n'avons jamais pu observer quelque chose, qui rappelât un centrosome, un ovocentre ou un spermatocentre“. Przypisać to należy, jak się zdaje, metodzie, która nie była skierowana specjalnie ku wyjaśnieniu tego właśnie punktu.

A więc niektóre fakta stwierdzone w literaturze przemawiają za teorią Fola.

Z drugiej jednakowoż strony nie pozostała ona i bez zaprzeczenia, a mianowicie Vejdowski zwrócił krótko po ukazaniu się pracy Fola uwagę na to, że w pracy swej o zapłodnieniu u *Rhynchelmis* wykazał, iż centrosom jajka zanika, że żadnymi środkami wykazać go nie można — (co jednakowoż, zauważyć muszę, wedle wyników nowszych badań nie byłoby żadnym dowodem przeciwko istnieniu centrosomów) — że natomiast plemnik wprowadza swój „periplast“, który dzieli się na dwa „periplasty“ potomne, zanim jeszcze jądro plemnika zbliżyło się do jądra jajka i że te dwa „periplasty“ potomne stają na dwu biegunach figury karyokinetycznej.

Także i Boveri w znakomitym swym referacie o stanie teorii zapłodnienia (1891 r.) zwraca uwagę na to, że zarówno jego badania, jako też badania van Benedena stwierdzają, iż u *Ascaris megalcephala* centrosomy gwiazdy macierzystej w zapłodnionem jajku pochodzą jedynie z plemnika. Boveri nie podaje w wątpliwość wyników pracy Fola, ale zwraca uwagę na to, że co najmniej przyjąć trzeba, iż nie u wszystkich zwierząt odbywa się zapłodnienie, o ile centrosomów i promieniowania się tyczy, w ten sam sposób, jak u jeźowców. Biorąc zaś za punkt wyjścia fakt, iż u wszystkich zwierząt bez wyjątku plemnik wprowadza do jajka swój centrosom, około którego wytwarza się promieniowanie, dochodzi do następującej teorii zapłodnienia (w której

jako podstawa i jako ostatni wyraz przebija znowuż jego „Theorie der materiellen Herrschaft der Centrosomen“). Centrosom jajka ulega zanikowi, t. j. zatracą własność pobudzenia jajka do podziału, które zresztą ma wszelkie ku temu warunki, t. j. jądro i ciało protoplazmatyczne. Plemniki znowuż mają jądro i centrosom, ale mają za mało protoplazmy, w którejby te organa mogły swą czynność rozwinąć. Dopiero podczas zapłodnienia przez zespolenie się tych dwóch w odmiennym kierunku wyosobnionych komórek płciowych powstaje komórka żywotna, zdolna do podziału. Teoria ta zyskała wybitnych zwolenników w Henkingu, Ficku i i.

Badając ten sam przedmiot, który służył za podstawę pracy Folla, t. j. zapłodnione jajka jeźców, miałem nadzieję, iż będę mógł przyczynić się do rozjaśnienia procesu zapłodnienia i w tym okresie. Badania preparatów w tym okresie dają mi wprawdzie ciekawe wyjaśnienia co do niejednego punktu, choć nie koniecznie co do tego, którego się spodziewałem; — jak się zaraz przekonamy, powodem tego, była metoda, którą zastosowałem, a która z innego względu była jedyną, która mnie mogła do głównego celu doprowadzić.

Aż do tego czasu, dopokąd jądro jajka i jądro plemnika nie zbliżyły się do siebie, widziałem zawsze promieniowanie wyłącznie przy jądrze plemnika, które, jak wyżej widzieliśmy, poprzedzało je w ciągu zbliżania się do jądra jajka. Promieni leżących obok jądra jajka, jak rysuje Flemming, ani też centrosomów jajka aż do tego stadium wykazać nie mogłem.

Flemming widział promieniowanie po stronie jądra jajka na jajkach badanych w całości — na mych preparatach, to jest skrawkach, i to skrawkach cienkich, na których promienie poprzedzające plemniki widoczne są w postaci nitek protoplazmatycznych (w barwnikach barwiących protoplazmę silniej się zabarwiających) promieni tych nigdy wykazać nie mogłem, wnoszę więc stąd, że protoplazma tak jak zawsze w jajkach, i tu zatraciła swą wybitną nitkowatą budowę, ale, że skoro to promieniowanie na jajkach badanych w całości istnieje — a że istnieje, nie wątpię, skoro Flemming je opisuje — jest ono wywołane raczej promieniem ułożeniem ziaren deutoplazmatycznych, które pozostało z pierwotnego układu (w czasie ostatniej karyokinezy, to jest w czasie wydzielania drugiego ciała biegunowego). To przypuszczenie, że te promienie oznaczają jeden biegun przyszłej gwiazdy macierzystej, gdy drugi tymczasem wytwarza się z promieniowania plemnika, jak Flemming w swej pracy mniemał, jest tak dalece wedle dzisiejszych badań niemożliwe, że z pewnością sam Flemming dzisiaj jużby go nie bronił.

Centrosomów jajka, jak wspominałem, aż do chwili zbliżenia się jąder, nie widziałem, chociaż F o l rysuje je w stadyach o wiele jeszcze wcześniejszych, gdy jądra oba dość daleko jeszcze od siebie leżą. Co prawda od tej chwili począwszy obrazy, jakie pod mikroskopem widziałem i które w fig. 6 do 16 rysuję, różnią się bardzo od tych, które znajduję w rysunkach F o l a; rysunki jego są to wprawdzie tylko cynkografie dane w tekście, które musiały być robione mniej delikatnie, a bardziej schematycznie, ale uwzględnivszy nawet i to, nie mogę się oprzeć wrażeniu, że preparaty F o l a musiały być bardzo źle utrwalone. A mianowicie spoglądając na figury F o l a mam wrażenie, że plazma uległa ogromnemu skróceniu, tak dalece, że naokoło jądra zarówno plemnika jako też jajka mamy jasne, zupełnie puste pole, w którym leży centrosom — w stadyum, w którym oba jądra już się spotkały, jasna ta przestrzeń otacza oba jądra razem i tutaj z jednej strony leży zupełnie odosobniony centrosom jajka, z drugiej centrosom plemnika. Otóż tej zupełnie jasnej przestrzeni na preparatach dobrze utrwalonych niema ¹⁾; jednakowoż metoda F o l a miała, być może, tę zaletę, że kurcząc protoplazmę pozostawiała centrosomy w normalnem miejscu, i temu, mniemam, zawdzięczałibyśmy wogóle odkrycie „quadrille des centres“. Co do promieni przedstawia F o l rzecz tak, jakoby jeszcze przed spotkaniem się jąder promieniowanie obejmowało jednolicie całą komórkę i jakoby jądro plemnika i jądro jajka (ale jeszcze od siebie oddalone) i ich centrosomy leżały w dużem, jasnem polu, a dopiero na zewnątrz niego widocznymi były promienie, które nie byłyby, wedle rysunków, skierowane ani na jeden ani na drugi centrosom, tylko mniej więcej na centrum tego jasnego pola; ten układ promieni trwałby aż do stadyum gwiazdy macierzystej, t. j. aż do chwili, gdy promienie zgromadzą się na dwóch biegunach około swych ciałek biegunowych (centrosomów). Temu stanowczo zaprzeczyć muszę. Badałem preparaty właśnie pod tym względem bardzo dokładnie i aż do zupełnego spotkania się jąder zawsze tylko centrosom (resp. dwa tuż obok siebie leżące centrosomy) plemnika tworzyły centrum

¹⁾ Podobne obrazy, jak te, które rysuje F o l, widziałem na niektórych innych preparatach n. p. na skrawkach jajek utrwalonych w mieszaninie kwasu osmowego z sublimatem, albo też w płynie Flemminga. Ale dokładniejsze badanie okazało, że promienie były tak dalece poprzerywane i skutkiem tego pokurczone, że preparaty takie bez wszystkiego z dalszego badania wykluczałem. Lepiej niż wszelki opis uwydatnia różnicę porównanie mych rysunków z rysunkami F o l a. Zauważyć także muszę, że centrosomy na mych preparatach są stosunkowo znacznie mniejsze, tak dalece, że, ponieważ przy barwieniu jajek metodą Heidenhaina zabarwiają się — (tego uniknąć nie można) — także inne ziarna deutoplazmatyczne, oznaczenie i wyszukanie centrosomów nie miało wymagało ostrożności.

promieni — por. fig. 7—10 i fig. 11, na której jądro plemnika jest odcięte, ale pozostały jego dwa centrosomy jako centrum promieni.

Z tego miejsca rozchodzą się na całą komórkę wybitne nitki protoplazmatyczne i odpowiedni układ ziaren deutoplazmatycznych bardziej to jeszcze podnosi. Otóż w tem stadyum dopiero zdołałem uzyskać na odpowiednich przekrojach obok jądra jajka dwie małe kuleczki czarno zabarwione, prawdopodobnie jego centrosomy, ale bez wybitnego promieniowania (fig. 9, 10, 11). Promienie, które na takich preparatach w bliskości tych ciałek widziałem, nie były bynajmniej ku nim skierowane, były to raczej końce promieni skierowanych na centrosom plemnika.

Teraz następuje w mych preparatach stadyum trwające przez dłuższy przeciąg czasu, które odznacza się tem, że istotnie na przekrojach mamy obraz, jakoby promienie rozchodziły się po całej komórce zupełnie jednolicie od obu jąder zespolonych, jako środka (fig. 12). Teraz przez dłuższy czas wykazać nie mogłem, aby promienie zdążyły wyraźnie zupełnie ku jednemu punktowi. Dopiero wówczas, gdy już mamy dwa bieguny, znów zbieżność promieni ku tym biegunom staje się wyraźna i wybitna. Otóż między okresem odrysowanym na fig. 11 i między okresem, który wyobraża fig. 13, przypada „quadrille des centres“ F o l a. Na moich preparatach widzieć go nie mogłem, dla tego, że badania me mogłem przeprowadzić jedynie na skrawkach bardzo cienkich (5μ) z powodu barwienia, jakie zastosowałem; ponieważ zaś byłby to przypadek, na który liczyć nie można, aby 4 centrosomy (dwa plemnika, dwa jajka) ułożyły się okrążając kulę, jaką jest jądro jajka (wraz z jądrem plemnika), w jednej mniej więcej płaszczyźnie, przeto układu charakterystycznego centrosomów, jaki F o l opisuje, widzieć nie mogłem. To też nie mogę bynajmniej rozstrzygać kwestyi, czy „quadrille des centres“ F o l a istnieje; mogę jedynie zauważyć, że za możliwością jej przemawia to, że dwa małe centrosomy jajka na przeciwległym plemnikowi biegunie, zdaje mi się, czasem spostrzegałem, a następnie i to, że w okresie dwubiegunowym spostrzegałem często na obu biegunach po dwa centrosomy¹⁾. Przez cały ten czas promienie

¹⁾ Chciałbym sam zwrócić uwagę na to, że fakt istnienia dwóch centrosomów na biegunie figury karyokinetycznej nie zmusza nas jednakowoż bynajmniej do przyjęcia powyższej hipotezy. Albowiem jak z różnych prac wiemy, często gdy karyokineza w szybkim bardzo tempie postępuje, centrosom znajdujący się jeszcze na jednym biegunie figury karyokinetycznej, może się podzielić, a nawet dwie jego połówki oddalając się od siebie, mogą naprzód wytwarzać dwa bieguny przyszłej figury karyokinetycznej i wysnuwać między sobą późniejsze wrzecionko środkowe (Centralspindel). Otóż proces ten właśnie u zapłodnionych jajek, a więc komórek nader żywotnych, tem bardziej się tłumaczy i niejednokrotnie też go spostrzeżono.

musiałyby być rozdzielone na 4 grupy, skierowane ku 4 punktom, przytem wciąż musiałyby zmieniać swe położenie, zanim dojdą do równowagi. Na żyjących zapłodnionych jajkach doskonale można obserwować, jak przez dłuższy czas trwa pewne zamieszanie wśród promieni, aż się około dwóch biegunów ugrupują. Temu też przypisuje, że jajka z tego okresu bardzo źle się utrwalają. Nie mając dostatecznej podstawy zaczerpniętej z obrazów mikroskopowych nie mogę też dyskutować kwestyi, gdzie szukać należy sił pobudzających centrosomy jajka do oddalenia się od siebie, a do przybliżania się do centrosomów plemnika — w jaki sposób plazma grupująca się promienisto około centrosomów plemnika zdąża potem ku centrosomom jajka; obrazy, które nam daje F o l, są niewątpliwie tak w tem, jak w następnych stadyach skurezone, dla tego podstawy do tej dyskusyi dać nam nie mogą, a mechanizm ten byłby niezmiernie skomplikowany i bardzo trudny do wytłumaczenia.

Po pewnym czasie, jak wyżej wspomniałem, mamy już wybitne dwa bieguny figury karyokinetycznej. Na samych biegunach widzimy centrosomy, (często bardzo po dwa jak na fig. 13, 14, 15). Z początku widzimy naokoło tych centrosomów jaśniejsze pole odgraniczone jak gdyby małym kołem, po za którym leżą nader wybitne promienie protoplazmatyczne. Jest to obraz zupełnie analogiczny do tego, który znamy z prac v a n B e n e d e n'a i z prac H e i d e n h a i n a: jaśniejsze, bardziej jednolite pole około centrosomów jest właściwą sferą, koło odgraniczające je jest wieńcem większych mikrosomów (Fig. 13, 14, 15), czyli zgrubień promieni (v a n B e n e d e n'schen Körnerstratum). Poza sferą dopiero promienie są bardzo wybitne, można je śledzić aż ku obwodowi komórki. Ale nieraz i w sferze samej spostrzegamy, delikatne bardzo promienie, tak iż niewątpliwie i tutaj tak samo, jak w innych rodzajach komórek, promienie aż do samych centrosomów się zbliżają. I znowuż tak samo, jak w poprzednich stadyach, ziarna deutoplazmatyczne układają się w przestrzeniach międzypromiennych, a ponieważ te im dalej od środka, tem są przestronniejsze, przeto deutoplazma zostaje niejako zepchnięta przeważnie ku obwodowi komórki.

Nawet na preparatach świeżych, u żyjących jajek, rozróżnić możemy skutkiem tego na obu biegunach w środku jasne pole, następnie wybitne promienie, choć na preparatach świeżych niezawodnie głównie tylko układ ziaren deutoplazmatycznych promienisty ten obraz wywołują, ku obwodowi zaś giną promienie wśród bardziej jeszcze ziarnistej masy.

To stadyum dwubiegunowe mem zdaniem, zupełnie fałszywie opisuje i tłumaczy, F o l. Przyznaję, że zupełnie się zgadzam, jeśli mówi, iż promienie w stadyum dwubiegunowem są „Fibrillen von einer Deutlichkeit und Stärke, wie man sie kaum in fibrillärem Bindegewebe oder im

quergestreiften Muskel antrifft“, ale odrębnego morfologicznego znaczenia tym promieniom, jak to czyni F o l, przyznać nie mogę: „Unerklärlich ist es mir, wie neuere Schriftsteller die Asterradien mit den blossen Strahlungen verwechseln konnten, es bestehen solche Strahlungen im Dotter ausserhalb der Asten, und da muss der Unterschied sofort auffallen“. Otóż, mem zdaniem, te „Asterradien“ i te „blosse Strahlungen im Dotter“ są tworem identycznym, a różnica w mikroskopowym obrazie pochodzi jedynie z nagromadzenia ziaren deutoplazmatycznych w przestrzeniach międzypromiennych. A po poprzedzających ogólnych uwagach o archoplazmie nie potrzebuję bliżej tłumaczyć, dlaczego całe tłumaczenie właściwej sfery archoplazmatycznej przez F o l a uważam również za zupełnie chybione; czytamy bowiem: „In jüngeren Asten wird der innere Teil durch eine schwach färbbare Substanz eingenommen, die *Astrosphäre*. Später scheint dieser innere Raum mit Ausnahme des Astrocentrums bloss Flüssigkeit oder eine dünne Gallerte zu enthalten und mag das *Astrocoel* heissen“.

W stadyach poprzednich wciąż zauważyć było można, że centrosomy leżały w bezpośredniej bliskości jądra, tymczasem w stadyum dwubiegunowym centrosomy stopniowo oddalają się od siebie¹⁾ i tem samem odstęp między nimi a jądrem również się zwiększa. Otóż wówczas spostrzedz można, że od każdego ciała biegunowego zdąża ku jądru stożek promieni, które na dobrze zabarwionych preparatach występują w kształcie delikatnych, ale gęsto nagromadzonych włókienek (fig. 13, 14, 15). W tem miejscu, gdzie ten stożek promieni się pokazuje, opona jądra wygląda po chwili jakby uszkodzona (jakby nadżarta) gdy natomiast zresztą po bokach zachowywa jądro jeszcze swój pierwotny kształt. Podobny obraz musi mieć jądro zapłodnionego jajka u *Arion empiricorum*, gdyż P l a t n e r opisuje, że między centrosomem a jądrem gromadzi się „eine kegelförmig gestaltete Masse von Substanz, welche die Kernmembran nach innen drückt und einstülpt“.

Prócz tego miejsca, gdzie promienie zdają się torować sobie drogę do jądra, treść jego oprócz chromosomów bardzo wybitnie się barwiących, jest prawie bezbarwna (fig. 13, 14). Ale zaraz w następnym stadyum, skoro tylko opona jądra znikła, widzimy od centrosomów biegunowych dwa silne, widocznie z dużej ilości włókien składające się i skutkiem tego bardzo mocno barwiące się stożki, łączące bieguny

¹⁾ To oddalanie się dwu biegunów figury karyokinetycznej przypisać należy, jak z badań nad karyomitozą wiemy, prawdopodobnie skurczeniu się stożka promieni, które wychodzą z obu biegunów ku powierzchni komórki.

z chromosomami (fig. 14), które po chwili ułożą się już regularnie zupełnie w równiku figury karyokinetycznej (fig. 16), wytwarzając typową gwiazdę promienistą.

Otóż te stadya rozwiązują nam bardzo ważne pytanie: a mianowicie kwestyą pochodzenia obu stożków promieni łączących chromosomy z ciałkami biegunowymi, i rozwiązują ją w ten sam sposób, jaki wykazali Fleming i Hermann u innych komórek w czasie karyomitozy. I tutaj przyjąć mianowicie musimy, że pierwszy początek tych dwóch stożków, które razem wzięwszy, wytwarzają wrzeciono, spostrzegamy w samej protoplazmie; ale potem, skoro tylko opona jądra pęka, protoplazmatyczne te włókna łączą się z delikatnymi niteczkami lininowymi jądra i wytwarzają teraz nitki silne, barwiące się o wiele intensywniej w barwionach protoplazmatycznych. Zatem i tutaj obydwa te stożki promieni pochodzą do połowy z samej protoplazmy, a do połowy z lininy jądra. Ale te dwa stożki promieni przysłaniają nam, jak wiemy, w stadyum gwiazdy macierzystej jeszcze inną grupę włókien archoplazmatycznych, a mianowicie kompleks nitek idących nieprzerwanie od bieguna do bieguna, zatem nitek, które leżą w samej osi figury karyokinetycznej, a dookoła których w równiku leżą chromosomy; tę grupę nitek achromatycznych nazywamy, jak wiemy, wrzecionkiem środkowym (Centralspindel). Że i tutaj istotnie tak jest, widzimy to z dalszego przebiegu podziału jajka; mianowicie gdy chromosomy rozszczepiwszy się, zaczynają rozchodzić się ku dwóm biegunom, a następnie jeszcze wybitniej w stadyum gwiazd potomnych widzimy między figurami chromatynowymi wyraźną wiązkę włókien.

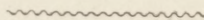
Wrzecionko środkowe jest, jak z całego szeregu prac (Fleming, Hermann, van der Stricht, M. Heidenhain, Kostanecki) wiemy, produktem archoplazmy; wysuwa się ono między rozsuwającymi się ciałkami biegunowymi, które delikatnym pasemkiem od pierwszej chwili rozszczepienia się były połączone (primäre Centrosomose). Pierwsze początki wyraźnego zupełnie wrzecionka można widzieć już bardzo wcześnie, jeszcze wówczas, gdy opona jądra jest zupełnie nienaruszona; potem dopiero stosując się do zmian w położeniu centrosomów, tworzy ono organ osiowy, około którego grupuje się cała figura karyokinetyczna. Otóż gdyby w zapłodnionych jajkach jeźowców centrosomy plemnika oddalały się na jakiś czas przedtem, zanim do jądra jajka się zbliżą, w takim razie łatwo moglibyśmy skonstatować, czy i między nimi widzieć możemy nieprzerwanie przebiegające nitki achromatyczne. Ale tutaj centrosomy zaczynają się od siebie oddalać dopiero wówczas, gdy już zupełnie blisko jądra jajka leżą; jednakowoż nieraz między nimi zdołałem dostrzedz delikatne pasemko, które może-

my uważać za pierwszy początek wrzecionka środkowego. Potem wszakże centrosomy oddalając się od siebie, okrążają jądro, wciąż blisko jego powierzchni i stąd wynika, że włókienka między nimi się rozwijające muszą przebiegać łukiem, wreszcie półkołem po nad oponą jądra. — Z tego przebiegu wynika, że na skrawkach, mianowicie cienkich — a z innych względów tylko takie mogły dla naszych badań służyć — włókien tych wcale nie dostrzegamy.

Wykazać nam je mogą jedynie preparaty przypadkowe. I tak, zdarza się, że czasem dwa bieguny nie stoją w najdłuższej osi jądra, tylko nieco do boku, tak że jądro, którego opona jeszcze istnieje, leży cokolwiek ekscentrycznie (fig. 15). Małej tej nieprawidłowości w położeniu figury karyokinetycznej, której przyczyn bliżej nie znamy, zawdzięczamy dowód, że i tutaj, w zapłodnionem jajku, wrzecionko środkowe powstaje z archoplazmy, a więc zupełnie niezależnie od jądra, gdyż przy zupełnie nienaruszonej oponie jądra widzimy wybitną wiązkę włókien łączących jeden biegun z drugim.

Inny bardzo oczywisty dowód na powstawanie wrzecionka środkowego wśród protoplazmy, mamy także w figurach, jakie spotykamy w jajkach zapłodnionych kilku plemnikami, choćby np. dwoma. Takie przypadki polyspermii (patologicznej) spotykamy zawsze, choćby w minimalnej ilości, wśród normalnie zapłodnionych jajek. Wówczas tworzą się, jak z prac Hertwigów, Fola i i. wiemy, wielobiegunowe figury karyokinetyczne; i tak około wspólnego jądra, które powstało z jądra jajka i z jąder dwóch plemników, tworzą się trzy lub cztery bieguny. Otóż bieguny te leżą w pewnym oddaleniu od jąder jeszcze wtedy, gdy mamy zupełnie nietkniętą oponę jądra i wówczas można spostrzedz, że między tymi trzema lub czterema biegunami tworzą ściany trójkąta lub czworoboku wysmukłe wrzecionka środkowe. Widzimy więc, że i tutaj, skoro opona jądra jest cała, wrzecionko środkowe w protoplazmie samej powstać musiało i że żadne części jądra do jego wytworzenia przyczynić się nie mogły ¹⁾.

¹⁾ Jest to jedyny szczegół dotyczący się wielorako zapłodnionych jajek, który uwzględniam w niniejszej pracy. Polyspermii u jeźowców, którą często mogłem zauważyć w pośród innych normalnie zapłodnionych jajek, poświęcę w najbliższym czasie osobne uwagi.



V. Teorya zapłodnienia Boveriego. Kwestya redukcji centrosomów i archoplazmy.

Już poprzednio wspominałem o teoryi zapłodnienia, którą Boveri na podstawie swych badań był postawił (1887), a której musimy obecnie jeszcze kilka teoretycznych uwag poświęcić.

Boveri zwraca uwagę na to, że, jak to filogenetycznie wykazać można, podczas zapłodnienia łączą się dwie komórki, które pierwotnie były zupełnie równowartościowe, współrzędne. Potem dopiero nastąpiło wyosobnienie płciowe. To wyosobnienie nie tyczy się jąder, które mimo pozornych różnic doznały zmian czysto podrzędnych, a co do zasadniczych części, co do ilości, wielkości i t. d. chromosomów, pozostały niezmiennione. Równowartościowość, współrzędność jąder, którą wykazują całe szeregi prac, jest tem ważniejsza, że Boveri eksperymentami swymi dowiódł, iż w chromatynie jądra zawarta jest istota przenosząca cechy dziedziczne rodziców na potomstwo — dla tego zespolenie jąder uważa Boveri za główny cel zapłodnienia. Istotą zapłodnienia jest natomiast pobudzenie jajka do podziału — do tego jądra nie są konieczne, jak inny szereg eksperymentów Boveriego wykazuje — tutaj odgrywają główną rolę protoplazma i centrosomy, które wedle Boveriego w obu komórkach płciowych, to jest plemnika i jajku, niejako przez podział pracy, pod odmiennym względem są wyosobnione: „Das Spermatozoon besitzt alle zur Entwicklung nötigen Qualitäten, Kern und Centrosoma, nur fehlt ihm das Protoplasma, in welchem diese Organe ihre Thätigkeit entfalten können. Das Ei umgekehrt besitzt Kern und Protoplasma, ihm aber fehlt das Centrosoma, oder das vorhandene ist zu schwach, um die Teilungsvorgänge in Bewegung setzen zu können. Durch die Vereinigung von Ei- und Samen-zelle ergänzt jede von beiden den Defekt der anderen, und so entsteht das entwicklungsfähige Ei, die erste Embryonalzelle“.

Że istotnie wyosobnienie płciowe pod odwrotnym wprost względem spostrzegamy właśnie w częściach protoplazmatycznych komórki — jajka i komórki — plemnika, za tem przemawiają, mem zdaniem, wyniki wszelkich nowszych badań. I, jeżeli istotnie zapłodnienie jajka nie tylko możemy, ale i musimy uważać jako pobudzenie go do podziału, to tutaj bezsprzecznie szukać musimy uzupełnienia się tych dwóch komórek płciowych, z którego wytwarza się komórka żywotna, zdolna do szybkiego i ciągłego podziału.

Zgadzać się więc najzupełniej z tą częścią rozumowań Boveriego, nie mogę zataić, że sposób, w jaki on to uzupełnienie się

wzajemne pojmuję, uważam za chybiony. Zarzut, jaki drugiej części jego teorii zrobić muszę, jest prostym wynikiem zapatrywań mych na rolę centrosomów podczas karyokinezy, a tem samem i zapłodnienia, o których już powyżej obszerniej mówiłem.

Wystarczy rzucić okiem na tę tezę B o v e r i e g o, aby zrozumieć, że za jej podstawę służy teorya „władzy centrosomów nad protoplazmą“. Otóż nie przyjmując tej władzy centrosomów nad protoplazmą, której natury nie znamy i której żaden z wyznających ją autorów nam nie tłumaczy, nie mogę także przyjąć hipotezy, wedle której centrosom jajka byłby organem zanikłym, szczątkowym, niezdolnym już do owładnięcia protoplazmy i jakoby dopiero centrosom plemnika wnikający do jajka opanowywał całą plazmę i w całym dalszym ciągu procesu obejmował przewodnią rolę.

Zdaje mi się jednak, że odrzucając teoryę „władzy centrosomu nad protoplazmą“ możemy najzupełniej przyjąć teoryę, iż podczas zapłodnienia uzupełniają się dwie pod względem protoplazmy pod odrębnym względem wyosobnione komórki płciowe dla wytworzenia komórki żywotnej. I tak samo, jak poprzednio szukałem przyczyn ruchów w zapłodnionem jajku się odbywających, a mających na celu zbliżenie jąder do siebie i t. d. w protoplazmie, tak i tutaj sędzę, że właśnie w protoplazmie samej szukać musimy pierwotnych zmian i następnie uzupełnienia podczas zapłodnienia.

Wyosobnienie protoplazmatycznych części komórek płciowych, nie wchodząc nawet w dokładniejsze szczegóły, tem najbardziej uderza, że w jajku gromadzi się jak największa, nieraz po prostu olbrzymia ilość materyałów odżywczych dla mającego z niego powstać zarodka, gdy natomiast plemniki dla większej ruchliwości pozbywają się wszelkich, jakkolwiek zbytecznych, a zachowują jedynie konieczne, zasadnicze części. Otóż dla mnie w tem nagromadzeniu tak niezmiernie wielkich ilości materyałów odżywczych, jakiego zresztą w żadnym innym rodzaju komórek nie spotykamy, tkwi powód, dla którego jajko zatraciło właśnie możność samodzielnego podziału. Archoplazma, przeładowana produktami deutoplazmatycznymi, niezdolna jest do przeprowadzenia sprawy wymagającej tak żywego i energicznego udziału z jej strony, jakim jest podział komórki. Jajko niedojrzałe zdolność tę posiadało, posiadało ją nawet w wysokim stopniu, bo zdolne było przez dwukrotny, szybko po sobie następujący podział karyokinetyczny wydzielić ze siebie dwa ciała kierunkowe.

Otóż znaczenie tego wydzielania ciałek kierunkowych wyjaśniły nam ostatecznie prace O. H e r t w i g a. Dowiódł on, iż ciała kierunkowe morfologicznie są jajkami szczątkowymi, które powstały przez

podział komórki macierzystej (niedojrzałego jajka) zupełnie w ten sam sposób, jak plemniki z komórki macierzystej plemnika. Podczas gdy u ostatnich, cztery, przez ten podział powstające komórki są sobie równe i wytwarzają cztery równie żywotne, równie czynne plemniki — z komórek powstających przez podział karyokinetyczny niedojrzałego jajka, jedna tylko tworzy jajko dojrzałe, zabierając dla siebie całą nagromadzoną deutoplazmę kosztem innych, które zachowują się jedynie jako szczątkowe komórki, które nazwano ciałkami kierunkowemi. Ten podział powtarza się dlatego z taką stałością u jajek i plemników zarówno zwierząt, jako też roślin, ponieważ złączony jest z nim proces redukcji chromosomów, którego znaczenie już w poprzednich uwagach mieliśmy sposobność ocenić. Jajko, jak widzimy, korzysta jednakowoż z tego podziału, mającego pierwotnie za cel jedynie zredukowanie chromatyny, jeszcze i w ten sposób, że jednej komórce oddaje całą deutoplazmę, tak że przez to z komórek potomnych jedna jest po prostu komórką olbrzymią, a inne minimalne, szczątkowe.

Zdaje mi się, że poświęcając tu całą uwagę redukcji chromatyny za mało zwrócono uwagi na losy samej protoplazmy twórczej, archoplazmy jajka. Otóż tutaj, zdaje mi się, przez ten dwukrotny szybki podział i przez to, że do ciałek kierunkowych przeszła z chromosomami także część archoplazmy, pozostało jej w jajku mniej, aniżeli w normalnej komórce, w każdym razie za mało w stosunku do olbrzymiej ilości deutoplazmy. W ten sposób więc jajko nagromadzenie w sobie olbrzymiej ilości deutoplazmy dla przyszłego zarodka przypłaciło utratą głównej funkcji, głównego objawu życia komórki, to jest zdolności do samodzielnego podziału ¹⁾.

Przeciwnie jest z plemnikiem. Plemnik dla większej swobody i ruchliwości pozbył się wszystkich części, któreby mu przeszkadzać mogły — zachował jedynie kurezliwą witkę, jako organ ruchu, a, jak wyżej widzieliśmy, w pasemku łącznym około centrosomu nader zagęszczoną masę archoplazmy, dla której przyjęliśmy nawet promienistą budowę. Archoplazma ta, niezem nie obciążona, wnikając do wnętrza jajka, może rozwinąć energiczną czynność, rozpościera się w kształcie promieni, które asymilując protoplazmę jajka wciąż rosną i w sposób, który już bliżej poznaliśmy, cały mechanizm zapłodnienia przeprowadza.

W całym tym procesie centrosomy są dla mnie jedynie punktami, w których wszystkie promienie się spotykają i dla tego, w stosunku

¹⁾ Henking: „Ich möchte das befruchtungsbedürftige Ei insofern als senil auffassen, als es nach unseren jetzigen Erfahrungen die einzige Zelle des thierischen Körpers ist, welche ganz oder nahezu ganz am Ende ihrer Teilungsfähigkeit angekommen ist“.

do samej archoplazmy mniejsze mają znaczenie fizyologiczne i morfologiczne.

Jeżeli więc Boveri wykazawszy, że dla pobudzenia jajka do podziału obojętnem jest, czy jądro plemnika do wnętrza wnuknie lub nie, dochodzi na podstawie swych badań do wniosku: „Das Befruchtende am Spermatozoon ist das Centrosoma“, to na podstawie poprzednich uwag muszę raczej przyjąć, iż dla pobudzenia jajka do podziału, a więc dla zapłodnienia, konieczne jest wnuknięcie pasemka łącznego plemnika zawierającego archoplazmę, która się około centrosomu, jako swego przyczepu skupia.

Wobec powyższych uwag samo przez się się rozumie, że nie mogę przyznać słuszności zapatrywaniom tych autorów, którzy uważają, że jak przed zapłodnieniem musi nastąpić dla uniknięcia ciągłego, w każdej generacji zwiększającego się sumowania chromosomów, redukcya ich, powinna odbyć się także dla uniknięcia takiegoż sumowania i redukcya centrosomów. Brauer i Field mianowicie, biorąc za punkt wyjścia spostrzeżenia Fola i Guignarda, wedle których ciała biegunowe figury karyokinezy w zapłodnionem jajku powstają z łączących się dwóch połówek, centrosomów jajka i centrosomów plemnika, przypuszczają, że, aby z tego połączenia nie wynikły centrosomy większe, aniżeli normalne, powinny one także być zredukowane do połowy. Ażeby ten postulat, choćby na razie czysto teoretycznie uzasadnić, trzeba by wykazać nasamprzód, że proces opisany przez Fola i Guignarda rzeczywiście istnieje u wszystkich zwierząt, następnie zaś trzeba by wykazać, że wielkość centrosomu jest dla wszystkich komórek tego samego gatunku stałą. Do tego twierdzenia brak nam na razie jeszcze dostatecznych podstaw, a nawet, jeśli się potwierdzą spostrzeżenia M. Heidenhaina, że centrosomy nowe powstają nie przez zupełne przepołowienie się centrosomów macierzystych, ale w kształcie małych paczków, które dopiero stopniowo rosną, to z góry można przypuścić, że tak absolutnie stałej wielkości centrosomów przyjąć nie możemy, bo przy szybciej po sobie następującej karyokinezie centrosomy potomne nie dojdą może do tej wielkości, jakiej mogłyby osiągnąć, gdyby więcej ku temu miały czasu. Otóż być może, że istotnie, ponieważ komórki macierzyste plemników (Spermatocyty) szybko dwa razy, raz po razie się dzielą i tak samo karyokineza w jajku podczas wydzielania ciałek kierukowych szybko następuje, centrosomy są na razie mniejsze — w czym nie mógłbym jednak dopatrzeć się żadnej specyficznej własności komórek płciowych.

W takim razie trzeba by jednakowoż jeszcze przyjąć, że i w dojrzałym już jajku i w dojrzałym już plemniku centrosomy dalej rość nie mogą, tylko na tem pierwotnym stadium pozostają.

Ten postulat redukcji centrosomów wydałby się tem konieczniejszy tym, którzy dzielają zapatrywania *Bergha*. *Berg* w swej „Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften“ podnosi, iż teoria, wedle której jądro samo zawiera substancję zapewniającą potomstwu dziedziczenie cech rodziców, a do której *Boveri* doszedł na podstawie znanych swych eksperymentów, nie wytrzymuje krytyki, gdyż eksperymenta te nie wykluczają bynajmniej możliwości, iż ta własność przywiązana jest do centrosomów i że dowód pod tym względem mógłby dać jedynie eksperyment przeprowadzony w ten sposób: iżby jajko rodzaju *A* pozbawione było swego jądra, ale zawierało centrosom; jeśliby takie jajko zapłodnione plemnikiem rodzaju *B* dało zarodek ze wszystkimi cechami rodzaju *B*, w takim razie byłby to dopiero fakt, któryby nieodwołalnie i bezsprzecznie świadczył o zawartości substancji dziedzicznych w samych tylko jądrach.

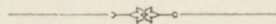
Otóż to pewna, że takiego eksperymentu nikt nigdy nie będzie mógł wykonać. I dla tego inną drogą do rozstrzygnięcia tej kwestyi dojść musimy. Nasamprzód teoria *Bergha* znowuż przyjmuje za podstawę fakt, jakoby u wszystkich zwierząt istniał ten sam proces dzielenia się i jednoczenia połówek centrosomów męskich i żeńskich, jak go opisał *Fol* u jeźowców. Tymczasem, jak poprzednio omawialiśmy, u innych grup zwierząt tego procesu nie wykazano, a dla całego ich szeregu jest rzeczą pewną, że taki proces istnieć nie może (por. *Vejdovsky*, *Boveri*, *Henking* i i.). Dla tego też dotąd teoria *Bergha* znalazła tylko bardzo nielicznych zwolenników, między nimi *Ficka*, inni zaś, mianowicie *Henking*, *Boveri*, z powyższych powodów ją zwalczają. A potem zdaje mi się, że jeżeli *Boveri* dowiódł, iż dla dziedziczenia cech rodziców zbyteczna jest protoplazma, to tem samem dowiódł tego i dla centrosomów, gdyż nowsze badania coraz więcej za tem przemawiają, że archoplazma i centrosomy tworzą jedność nierozłączną a przede wszystkim, że centrosomy są tylko środkami łączącymi dla promieni protoplazmatycznych.

Inaczej zapatruję się na kwestyę redukcji części achromatycznych. *Rückert*, który w ostatnim czasie zwrócił na to uwagę, nazywa redukcję tę „redukcją achromatycznych części jądra“ — ponieważ zdaje się hołdować teorii, że całe wrzecionko i t. d. figury karyokinezy wytwarza się z jądra. Pominąwszy tę różnicę w zapatrywaniach dotyczących się kwestyi pochodzenia figury achromatycznej podczas karyokinezy w ogóle, przyznać muszę zupełną słusność przypuszczeniom *Rückerta*. Ale, mem zdaniem, istnieje nietylko możliwość, ale nawet z pewnością stwierdzić możemy, że części achromatyczne, albo powiedzmy wprost, części archoplazmatyczne komórek płciowych są zredukowane.

Czy istotnie w jajku i w plemniku zawarta jest tylko połowa ilości archoplazmy, jaka powinna być w normalnej komórce, tego rozstrzygnąć nie można wobec faktu, że nie mamy stałej normy ilości protoplazmy w komórce. W jednym i tym samym organizmie, a nawet w tej samej tkance organizmu ilość protoplazmy w stosunku do jądra może być zmienna. Jeżeli jednak z jednej strony nie możemy oznaczyć dokładnie, ilościowo, w jakim stopniu protoplazma zostaje zredukowana, o tyle, zdaje mi się, samo istnienie tej redukcji z całą pewnością stwierdzić możemy. I znów ta redukcja części archoplazmatycznych tłumaczy się dwoma ostatnimi szybko po sobie następującymi podziałami zarówno jajka jako też plemnika, przyczem zasób archoplazmy musi wystarczyć na przeprowadzenie obudwu podziałów karyokinetycznych. A mianowicie podczas ostatniego podziału, to jest podziału spermatocytów 2go rzędu na dwie spermatidy, które już bezpośrednio zamieniają się na plemniki, i tak samo podczas wydzielania drugiego ciała kierunkowego, nawet bezpośrednio pod mikroskopem, to zmniejszenie się ilości archoplazmy wykazać można. I tutaj zmniejszenie to archoplazmy jest już w bezpośrednim związku z redukcją chromosomów, które w tym właśnie stadium następuje. Jak wiemy, ilość nitek archoplazmatycznych zdążających do każdego chromosomu w jednej i tej samej komórce, jest stała. Otóż jeżeli podczas tego podziału do każdego z przyszłych plemników i tak samo do jajka przechodzi tylko połowa chromosomów, to równocześnie z nimi przechodzi też tylko połowa nitek achromatycznych łączących je z centrosomami. Także co do stożków promieni łączących chromosomy z centrosomami możemy, zdaje mi się, stwierdzić nie tylko zmniejszenie ich ilości, ale nawet wprost redukcją ich do połowy. Redukcji innych promieni archoplazmatycznych (a więc mianowicie t. zw. promieniowania biegunowego) nie można wprawdzie tak bezpośrednio wykazać, ale dowodu na to, że także istnieje upatrywać możemy, zdaje mi się, w tem, że, jak to wielu autorów (por. H e n k i n g) stwierdza, wydzielanie n. p. ciałek kierunkowych odbywa się ze stosunkowo bardzo mało wyraźnym promieniowaniem.

Tak więc w pasemku łącznym plemnika, które jak przedtem widzieliśmy, musimy uważać za archoplazmę bardzo zagęszczoną i również w jajku mielibyśmy zredukowaną ilość archoplazmy i dopiero podczas zapłodnienia następuje i pod tym względem uzupełnienie się komórek płciowych.

Rysunki do niniejszej pracy robione były pod apochromatyczną immerzyą Seiberta lub Zeissa. Objaśnienie figur tablicy podałem w tekście.



Literatura.¹⁾

- Benda: Zellstructuren und Zelltheilungen des Salamanderhodens. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. 1893.
- Benda: Über die Histogenese des Sauropsidenspermatozoons. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. Band VI. 1892.
- E. van Beneden: Recherche sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
- E. van Beneden et A. Neyt: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride megalcephale. Bulletin de l'Academie royale de Belgique 1887.
- Bergh: Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Zoologischer Anzeiger XV, 1892.
- Blanc: Etude sur la fécondation de l'oeuf de la truite. Ber. d. Naturf. Gesellsch. in Freiburg i. B. Bd. VIII. Zool. Abh. 1893.
- A. Boehm: Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band 32, 1888.
- Boehm: Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München VII, 1891.
- Born: Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier von Triton taeniatus. Anatomischer Anzeiger 1892.
- Boveri: Zellenstudien. Heft I, II, III. Jena. 1887—1890.
- Boveri: Über den Anteil der Spermatozoons an der Theilung des Eies. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. München Band III. 1887.
- Boveri: Über partielle Befruchtung I. c. Bd. IV. 1888.
- Boveri: Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalcephala. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. München Band II, 1886.
- Boveri: Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. Band V. 1888.
- Boveri: Referat über Befruchtung in Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Anatomische Hefte). Band I. 1891.
- A. Brauer: Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalcephala. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band 42, 1893.
- *Bütschli: Über die sogenannten Centrankörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandlungen des naturwissenschaftlichen medicinischen Vereines zu Heidelberg.
- *Calberla: Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Leipzig 1877.
- Cuénot: Notes sur les Echinodermes. Ovogénèse et Spermatogénèse. Zoologischer Anzeiger XV, 1892, p. 121.
- Eismond: Einige Beiträge zur Kenntnis der Attractionssphären und der Centrosomen. Anatomischer Anzeiger 1894.

¹⁾ * przy tytule oznacza prace znane jedynie z referatu.

- Fick: Über die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft in Göttingen 1893, p. 120.
- Fick: Über die Reifung und Befruchtung der Axolotleies. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 46, 1893.
- Field: Echinoderm Spermatogenesis. Anatomischer Anzeiger 1893.
- Flemming: Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen II, III. Archiv für mikroskopische Anatomie XIX, XX, XXIX, 1880, 1881, 1887.
- Flemming: Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II Theil. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XXXVII, 1891.
- Fol: Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Archiv des sciences physiologiques et naturelles. Genève XXV. 1891. i Anatomischer Anzeiger 1891 (Nr 9 i 10).
- Guignard: Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morpholog. observés chez les plantes et les animaux. Annales des sciences naturelles. Tome XIV, Botanique 1891.
- Häcker: Über den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft 1894.
- M. Heidenhain: Über Kern- und Protoplasma. Leipzig W. Engelmann. 1892.
- M. Heidenhain: Neue Untersuchungen über die Centalkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. für Mikr. Anat. Band 43. 1894.
- M. Heidenhain: Cytomechanische Studien. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. I Band, 4 Heft, 1895.
- H. Henking: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I, II, III. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 50, 51, 54. 1890, 1891, 1892.
- Henking: Über plasmatische Strahlungen. Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft. 1891.
- Hermann: Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XXXIV, 1889.
- Hermann: Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. — Arch. für Mikr. Anat. Band XXXVII.
- O. Hertwig: Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies I, Morphologisches Jahrbuch I, 1875.
- O. Hertwig: Beiträge etc. II. Morphologisches Jahrbuch III. 1877.
- O. Hertwig: Beiträge etc. III. Morphologisches Jahrbuch IV, 1878.
- O. u. R. Hertwig: Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
- R. Hertwig: Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. — IV, 1888.
- O. Hertwig: Die Zelle und die Gewebe. Jena. 1892.
- O. Hertwig: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Jena 1893.
- O. Hertwig: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XXXVI. 1890.
- R. Hertwig: Über Befruchtung und Conjugation. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft. Leipzig 1892.
- Kostanecki: Über die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zellteilung. Anat. Hefte 1892.

- Lebrun: Les centrosomes dans l'oeuf de l'*Ascaris megalcephala*. Anatomischer Anzeiger 1892, p. 627.
- Mitrophanow: Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiologie. Bd XI. Heft 7, 1894.
- Oppel: Die Befruchtung des Reptilieneies. Anatomischer Anzeiger VI, 1891. i Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XXXIX.
- Pfitzner: Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morphologisches Jahrbuch. Band 7.
- Platner: Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XXXIII, 1889.
- Platner: Über die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XVII, 1886.
- Prenant: Le corpuscule central d'E. van Beneden dans les cellules seminales de la Scolopendre. Comptes rendus de la société de Biologie. 1892.
- Prenant: L'origine du fuseau achromatique nucléaire dans les cellules seminales de la Scolopendre. Comptes rendus de la société de Biologie. 1892.
- Prenant: Contribution à l'étude de la division cellulaire. Arch. de Phys. 1892.
- *Prenant: Sur le corpuscule central. Bulletin de la société des sciences de Nancy, 1894.
- Reinke. Zellstudien, I, II. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band 43, 44, 1894.
- Rückert: Die Befruchtung des Selachiereies. Anatomischer Anzeiger VI. 1891.
- Rückert: Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Anatomischer Anzeiger VII, 1892.
- Rückert: Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte herausgegeben von Merkel und Bonnet, III, 1893.
- Sala: Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier von *Ascaris megalcephala*. Archiv für mikroskopische Anatomie. 1895.
- O. Schultze: Über die Eireifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 45.
- Selenka: Zoologische Studien: Befruchtung der Eier von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878.
- M. Siedlecki: O budowie leukocytów jaszczurów i podziale ich jąder. Rozpr. Wydz. matem.-przyr. Akademii Umiejętności w Krakowie. 1895.
- Sobotta: Die Befruchtung des Eies der Maus. Anatomischer Anzeiger 1894.
- Sobotta: Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und ersten Furchung des Eies der Maus. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft zu Göttingen 1893, VII.
- Stauffacher: Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea*. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Band 28. Heft 2.
- Van der Stricht: Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bulletin de l'Académie royale de Belgique. T. XXIII. 1892.
- Van der Stricht: De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le *Thysanozoon Brocchi*. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung in Strassburg 1894. Fischer, Jena.
- *Vejdovsky: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I, Reifung, Befruchtung und Furchung des *Rhynchelmis*-Eies. Prag 1888.

- V e j d o v s k y: Bemerkungen zur Mitteilung Fols: „Contribution à l'histoire de la fécondation“. Anatomischer Anzeiger VI, 1891.
- W a l d e y e r: Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. für Mikr. Anat. Band XXXII, 1888.
- W a l d e y e r: Eröffnungsrede bei der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Göttingen 1893. (Fischer, Jena).
- W e i s m a n n: Amphimixis oder Vermischung der Individuen. Jena 1891.

