



Z Pracowni Zoologicznej
Tow. Nauk. Warsz.
№ 31.

Prace

Towarzystwa Naukowego Warszawskiego.

III.—Wydział nauk matematycznych i przyrodniczych.

Travaux de la Société des Sciences de Varsovie.

III. Classe des sciences mathématiques et naturelles.

№ 25.

J A N T U R.

„NIĆ OSIOWA” i „CZOP METASTOMALNY”
w rozwoju owodniowców (Amniota).

STUDYUM EMBRYOLOGICZNO-PORÓWNAWCZE.

(Z ośmioma tablicami podwójnymi mikrofotogramów).

„FILAMENT ÉPIAXIAL” et „BOUCHON MÉTASTOMAL”
DANS LE DÉVELOPPEMENT DES AMNIOTES.

ESSAI D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE.

(Avec huit planches doubles de microphotographies).

Wydane z zapomogi Kasy pomocy dla osób pracujących na polu naukowem
imienia Dr. Med. Józefa Mianowskiego.



WARSZAWA.

NAKŁADEM TOWARZYSTWA NAUKOWEGO WARSZAWSKIEGO.

Skład główny w księgarni E. WENDE i S-ka (T. Hiż i A. Turkuł).

1917.

Dodatek do „Sprawozdań z posiedzeń” T. N. W.

Travaux
de la
SOCIÉTÉ DES SCIENCES DE VARSOVIE.
III. — Classe des sciences mathématiques et naturelles.
Nº 25. — 1917.

Jan Tur: „Filament épiaxial“ et „bouchon métastomal“
dans le développement des Amniotes. Essai d'embryogénie
comparée.

Geprüft und freigegeben durch die Kais. Deutsche Presseverwaltung Warschau,
den 12/III 1918. T.-N 9391. Dr. Nr. 251.

Drukarnia i Litografja p. f. „Jan Cotty“ w Warszawie, Kapucyńska № 7.

Z Pracowni Zoologicznej
Tow. Nauk. Warsz.
№ 31.

Prace

Towarzystwa Naukowego Warszawskiego.

III.—Wydział nauk matematycznych i przyrodniczych.

Travaux de la Société des Sciences de Varsovie.

III. Classe des sciences mathématiques et naturelles.

№ 25.

J A N T U R.

„NIĆ OSIOWA” i „CZOP METASTOMALNY”

w rozwoju owodniowców (Amniota).

STUDYUM EMBRYOLOGICZNO-PORÓWNAWCZE.

(Z ośmioma tablicami podwójnymi mikrofotogramów).

„FILAMENT ÉPIAXIAL” et „BOUCHON MÉTASTOMAL”

DANS LE DÉVELOPPEMENT DES AMNIOTES.

ESSAI D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE.

(Avec huit planches doubles de microphotographies).

Wydane z zapomogi Kasy pomocy dla osób pracujących na polu naukowem
imienia Dr. Med. Józefa Mianowskiego.



WARSZAWA.

NAKŁADEM TOWARZYSTWA NAUKOWEGO WARSZAWSKIEGO
Skład główny w księgarni E. WENDE i S-ka (T. Hiż i A. Turkuł).

1917.

Dodatek do „Sprawozdań z posiedzeń” T. N. W.



Travaux

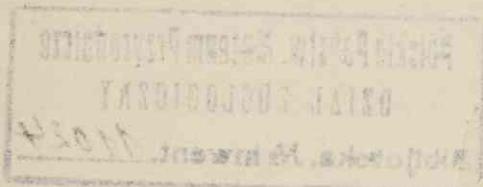
de la

SOCIÉTÉ DES SCIENCES DE VARSOVIE.

III. — Classe des sciences mathématiques et naturelles.

Nº 25. — 1917.

Jan Tur: „Filament épiaxial“ et „bouchon métastomal“
dans le développement des Amniotes. Essai d'embryogénie
comparée.



Towarzystwu Naukowemu Warszawskiemu

ku uczczeniu

pierwszego dziesięciolecia Jego działalności

poświęca

Autor.

„Nić osiowa“ i „czop metastomalny“ w rozwoju owodniowców (*Amniota*).

Studyum embryologiczno-porównawcze.

W S T E P.

W embryologii kręgowców, pomimo że od tak dawna była ona przedmiotem badań nader licznych—a może nawet właśnie dla tego—na każdym kroku znajdujemy szereg zagadnień w różnych czasach i przez różnych autorów podejmowanych i traktowanych w sposób pobiczny, czasem zbyt pobiczny ze względu na ich wartość istotną, lub im przypisywaną. Tłumaczyłbym to przez nawał olbrzymi materyału i problematów, zarówno ogólnych jak bardziej specjalnych, w tej tak szerokiej a bogatej dziedzinie morfologii. Każdy z autorów kierował się tu ku pewnemu, zazwyczaj dość wązkiemu, zakresowi opracowywanych przez siebie zadań, więc też zagadnienia z tym zakresem pośrednio się stykające bądź wprost pomijały, bądź naginały do popieranej przez siebie teoryi. W sprawie np. zhomologizowania procesów gastrulacyjnych na całym obszarze kręgowców — literatura embryologiczna przedstawia do czasów ostatnich całość dość chaotyczną, z której najwytrawniejsi nawet badacze (że wymienię tu O. Hertwig'a) znaleźć dotychczas nie mogą odpowiedniego wyjścia.

Jednym z utworów, występujących, bądź stale, bądź przygodnie, w obrębie ogniska „gastrulacyjnego“ wielu klas kręgowców, a których podciągnięcie pod jedną stałą kategorię znaczne na-

stręcza trudności i wywołuje zamęt w ujściu zjawisk, ostatecznie dość prostych, jest t. zw. „czop entodermalny” gadów, „filament épiaxial” lub „globules épiaxiaux” ptaków, które to utwory próbowano niejednokrotnie homologizować z „czopem Rusconiego” płazów. Wiadomo, że szczególnie u *Amphibia anura* w fazie końcowej gastrulacji, gdy znaczna już część „pola żółtkowego” („Dotterfeld” autorów) zostaje wpuklona do wnętrza zarodka — część komórek z bieguna dolnego przez czas jakiś wystaje na zewnątrz poprzez *blastoporus*. Utwór ten, o trwaniu przemijającym, zauważył u zarodków żabich po raz pierwszy Rusconi w r. 1826 (1), potem wszakże stwierdzono go wielokrotnie i u innych płazów, a więc i u *Urodela*, u których zazwyczaj „czop Rusconiego” nieco mniej jest rozwinięty. Tak np. podaje go O. Hertwig u traszki (*Triton*) (2), Brachet (3) u aksolotla; u innych płazów, a mianowicie *Gymnophiona* — Brauer (4) opisuje ten utwór u *Hypogeophis alternans*, i to w postaci, istotnie mocno przypominającej „czop” występujący w rozwoju owodniowców, o którym w pracy niniejszej mówić będziemy. Wyraźny też „czop żółtkowy” podaje Saleński (5) u gastrulujących zarodków sterleta — *Acipenser ruthenus*. Nic dziwnego, że skoro u *Amniota*, w okolicy uważanej za gastrulacyjną napotkano skupienie komórek, pozorne do warstwy entodermicznej należące — pośpieszono się ze zhomologizowaniem go z „czopem” Rusconiego płazów, co wszakże, moim przynajmniej zdaniem, bynajmniej nie odpowiada dającym się w tym względzie ściśle ustalić stosunkom morfologicznym i domaga się bliższego rozpatrzenia krytycznego. Takie właśnie zestawienie krytyczne danych zaczerpniętych z literatury — z faktami nowymi, które udało mi się zebrać osobiście — stanowi przedmiot pracy niniejszej.

Homolog rzekomy „czopa” Rusconiego płazów, na długo jeszcze przed samem odkryciem tego utworu w sensie właściwym — został w embryogenii owodniowców zauważony przedwczesnym u ptaków, i to bardzo dawno, jeszcze przed pracami Rusconiego, bowiem tacy klasycy embryologii, jak Pander, Reichert i v. Baer, — już zwróciili uwagę na pewien utwór szczególny, dający się zauważać w rozwoju zarodków kurzych, dodajmy — bynajmniej nie często występujący — a który swym szczególnym wyglądem mógł — w sposób zupełnie zrozumiałym — dać wiele do myślenia w czasach, gdy dopiero ustalać się zaczynały

pojęcia zasadnicze w zakresie morfogenii kręgowców. Autorowie ci zauważali mianowicie w obrębie brózdy pierwotnej zarodków kurczęcia przebiegający wzduż rynienkowego wgłębienia tej brózdy — utwór nitkowaty, którego znaczenia narazie zupełnie ocenić nie byli w stanie, a natomiast przypisywali mu — niesłusznie oczywiście — znaczą wagę w organogenezie zarodka.

Dość trudno jest wyrozumieć z tekstu Pander'a (6, str. 9) czy ten klasyk embryologii za „das Rudiment des Rückenmarks“ uważały utwór odpowiadający naprawdę „nici osiowej“ zawartej w obrębie brózdy pierwotnej. Natomiast niewątpliwie z tym właśnie utworem miał do czynienia K. E. v. Baer i jemu przypisywał... początek struny grzbietowej. Opis v. Baer'a brzmi jak następuje: „Die Rückensaita besteht ursprünglich aus einer einfachen Reihe dunkler Kügelchen, die nach dem vorderen Ende mehr zusammengedrängt, am hinteren Ende mehr vereinzelt sind. Man erkennt ihn in seiner ersten Bildung wegen seiner Dünne nur, wenn das Wasser, in welchem man den Keim untersucht, sehr rein von Dotterkügelchen ist“. (7, str. 14).

Później Reichert (8) obserwował utwór tej kategorii w zarodku kurczęcia, wyleganym zaledwie w ciągu 12 godzin, i śladem v. Baer'a — nazwał go „struną grzbietową“.

Najbardziej szczegółowy opis owego rzekomego zawiązka struny przedstawił Dursy (9) i nazwał go „Achsenfaden“, oraz stwierdził, względna jednak, podług niego, niezależność od tego utworu prawdziwej struny grzbietowej. „Nici osiowej“ poświęcił Dursy rozdział specjalny, a różne jej postaci zilustrował na licznych, nader skrupulatnie wykonanych rysunkach. Ponieważ rozprawa Dursy'ego mało jest znana naogół, a zawarte w niej dane charakteryzują dość dokładnie wygląd ogólny „nici osiowej“ — przeto pozwolę sobie przytoczyć tu ustępy najważniejsze z tego rozdziału (l. cit. str. 35 — 37):

„Früher oder später markirt sich in dem durchsichtigen Boden der Rinne des Primitivstreifs ein äusserst dünner Faden, welcher bei durchfallendem Licht durch seine Dunkelheit, bei auffallendem durch seine blendende Weisse auffallend hervorsticht. Er besteht aus einer einzigen mitunter stellenweise unterbrochenen Reihe dunkler feinkörniger Kügelchen, erstreckt sich durch die ganze Länge der Rinne, deren Enden jedoch er anfangs nicht völlig erreicht, und es bildet sein vorderes, mitunter auch sein

hinteres Ende häufig eine feine runderliche Anschwellung (Fig. 7). In seinem Verlaufe hält er nicht immer die gerade Richtung bei, indem er nicht selten nach der einen oder andern Seite in flachen Bogen ausweicht und dabei eine Strecke weit von den Seintentheilen des Primitivstreifs überdeckt werden kann. Das hintere Ende erscheint mitunter fein geschlängelt oder selbst korkzieherförmig aufgewunden (Taf. II, Fig. 2)¹⁾. Einmal begegnete es mir, dass dieser Faden an einer auf der Bauchseite und unter Wasser liegenden Keimscheibe mit seiner hinteren Hälfte aus der Rinne sich erhob und frei im Wasser flottirte. Niemals könnte ich an ihm eine besondere ihn umgebende Scheide wahrnehmen, seine Umgebung ist lediglich der helle Boden der Rinne, welchen Baer für dessen Scheide gehalten und als solche auch abgebildet hat. Niemals konnte ich an Querschnitten auch nur eine Spur dieses Fadens darstellen, woran wohl seine überall sich gleich bleibende Feinheit schuld ist. So bleibt er und mit der später eintretenden Verkümmерung des Primitivstreifs giebt auch er sein Dasein auf. Bisweilen geschieht es, dass dieser Faden erst nach Zusatz von Essigsäure unter den Augen des Beobachters allmählig sichtbar wird. Mit diesem Mittel gelingt es ausnahmsweise auch am einfachen noch ohne Rinne bestehenden Primitivstreif in dessen Achse den Faden hervorzurufen. Nur ganz selten erkannte ich auch ohne Anwendung von Essigsäure einen Faden in dem noch ungetheilten Primitivstreif, welcher als eine stellenweise unterbrochene einfache Reihe gesonderter Kugelchen sich charakterisirte. Auch Baer beobachtete den Faden schon in dieser frühen Zeit.

Baer nannte diesen Faden „Chorda dorsalis, Wirbelsaite“, welche Bezeichnung nicht auch ihn passt. Sein oberes Ende erreicht mit der Zeit das obere Ende des Primitivstreifs, dringt in dasselbe sowie in die vor dem Primitivstreif sich später ausbildende eigentliche Wirbelsaite ein, deren fadenförmige Achse dar-

¹⁾ Na załączonym tu przez Dursyego rysunku widzimy niezmiernie silnie wyrażoną „nić osiową“, wzdłuż brzozdy pierwotnej zarodka o 4-ch parach protosomitów (22 godziny wylegania) — w świetle odbitem. Nić osiowa, szczególnie w tylnej swej części, skręca się tu grajcarkowato, pomimo że ściany brzozdy pierwotnej są zupełnie równe i nie wykazują żadnych załamań, któreby mogły odpowiadać takim skrętom nici.

stellend¹⁾ (Taf. I, Fig. 8). Zur Unterscheidung von der eigentlichen Wirbelsaite will ich ihn Achsenfaden des Primitivstreifs nennen, der gleichsam einen Vorläufer der Wirbelsaite darstellt. Genauere Angaben über seine Lage an oder in dem Boden der Rinne kann ich bis jetzt nicht geben, da mir seine Darstellung an Querschnitten noch nicht gelang“.

Następnie Dursy stwierdza, że „Baer hat diesen Faden zuerst gesehen, obgleich er diese Entdeckung seinen Vorgängern überlassen will“. Opis Baera... „stimmt genau zu meinen Achsenfaden des Primitivstreifs. Was jedoch Baer über die weitern Veränderungen desselben schon in dem foldengen Satze der angeführten Seite seines Werkes mittheilt, ist falsch und beruht auf einer Verwechslung dieses Achsenfadens mit der eigentlichen Chorda, welcher Irrthum sich bis auf den heutigen Tag erhalten hat. Es nimmt nämlich dieser Faden, um welchen keine Wirbelkörper sich herum bilden, an Dicke nicht mehr zu. Wenn Baer fortfährt, dass er die Gestalt einer Nadel annehme mit zwar zartem aber viel dictern Knopfe und sich unter allmäßlicher Dickenzunahme mit dem Embryo krümme, so passen alle diese Angaben nicht auf den Achsenfaden des Primitivstreifs, sondern auf die eigentliche Chorda“...

Widzimy więc, że Dursy, opisując nader szczegółowo i dokładnie wygląd *in toto* „nici osiowej“ na preparatach niebarwionych — nie podaje opisu jej budowy, i pomimo wszystko uważa utwór ten za „poprzednika“ struny grzbietowej...

Znaczną uwagę utworom, mającym związek z „nicią osiową“ poświęcił też Gasser w swej obszernej monografii poświęconej smudze pierwotnej u ptaków, wydanej w r. 1879 (10), przyczem do nader oryginalnych doszedł wyników. Uważa on mianowicie elementy „nici“ za... „Ansammlung geformter Dotterbestandtheile in der Primitivrinne“ (l. cit. str. 8), przyczem wskazuje jednak na... ich łączność z ektodermą, p o m i e d z y której elementy utwory te mają się przedostawać (str. 15).

¹⁾ Na rysunku, na który tutaj powołuję się Dursy — widzimy zarodek po 18 — 20 godzinach wylęgania i o słabo zarysowanej pierwszej parze protosomitów. „Nić osiowa“ jest tu wyrażona nietylko wzduż całej brzozdy pierwotnej, lecz i wzduż linii środkowej wałków nerwowych — aż do zawiązków jelita głowowego.

Szczególnie dokładnie opisuje Gasser (ibidem, str. 38—40) przypadek anormalnych stosunków na tle omawianych utworów w zarodku kurczęcia o dwunastu parach protosomitów, którego przekroje zamieszczone są na tabl. X jego pracy (Fig. 4—7). Widzimy tu rynienkę rdzeniową na krótko przed zamknięciem się jej w cewkę; od dna tej rynienki wystaje skupienie anormalnych elementów, na pewnym poziomie, np. na fig. 5, — niemal wypełniające całe wnętrze rynienki. Elementy te Gasser oznacza jako „Dotterkugeln”; poprzez patologicznie zwyrodniałe dno rynienki rdzeniowej dochodzą tu one aż do struny grzbietowej, czemu autor znaczną przypisuje wagę. W ten sposób powstaje „eine freie Communication zwischen Medullarrohr... wenn sich der Dotterpfropf zurückzieht; es resultirt dann dieselbe Erscheinung wie bei den Gänseembryonen. In einzelnen Fällen kann bei Batrachien auch der Dotterpfropf abgestossen werden und dadurch in den Rückenmarkskanal gelangen und es ergibt sich dann ein ähnliches Verhalten, wie bei dem Hühnerembryo Tafel X, Fig. 4—7, bei dem eine grössere Menge Dotterkugeln die Spalte offen hält, die aus der Primitivrinne durch den Boden des Medullarrohres in die Chordaanlage hineingeht, allerdings ohne bis zum Entoderm zu reichen. Aehnlich sind die Verhältnisse bei Haien, bei denen eine Communication zwischen Darmkanal und Medullarrohr sich findet, am dem Hinterende des letzteren, durch die Chordaanlage durchgehend“. (ibidem, str. 83).

Jak zobaczymy w toku dalszym — całe to szeroko zakreślone uogólnienie embryologiczno-porównawcze opierało się wszakże na wyłącznie patologicznem zjawisku, nie mającem nic wspólnego z *canalis neuroentericus*. Aczkolwiek Gasser badał utwory te na przekrojach — uległ on złudzeniu, dość zresztą, zrozumiałemu, — podobieństwa wyrodniejącej ektodermy do elementów żółtkowych...

Sprawę „nici osiowej” podjął też M. Duval (11) i stwierdził, że nic ta („filament épiaxial”) składa się z drobnych utworów kulistych („globules épiaxiaux”) — pochodzenia entodermicznego (?!). Obecność ich miała świadczyć o pierwotnym rozdzieleniu obu krawędzi brzozdy pierwotnej, jako warg blastoporu, oraz wtórnem ich ze sobą zrastaniu się. Rysunki podane tu przez Duval'a, a powtórzone następnie w jego znany „Atlasie” (12) miały ilustrować wystawianie części parablastu ponad powierzchnię blastoder-

my wzdułż brózdy pierwotnej, że wymienię tu fig. 44 Tabl. III Atlasu. „Nić osiowa” w świetle takiego poglądu miała być odpowiednikiem „czopa Rusconiego” płazów...

Jak wiadomo, poglądy M. Duval'a na cały przebieg procesów gastrulacyjnych u ptaków uległy w następstwie radykalnego przewartościowaniu. Okazało się, że jama podzarodkowa ptaków nie łączy się z powierzchnią blastodermy w jej okolicy ogonowej, i że nie przedstawia bynajmniej homologu jamy gastrulacyjnej. Również i powstawanie brózdy pierwotnej w drodze konkrescencyi wtórnej oddziennie od siebie powstających krawędzi podłużnych zgrubień — okazało się zgoła iluzoryczne. W ciągu ostatniego dwudziestolecia zaczyna przeważać pogląd, stwierdzający powstawanie smugi i brózdy pierwotnej *in situ*, jako utworu odrazu jednolitego i ze znaczną, jeżeli nie wyjątkową, przewagą materyału czysto ektodermicznego pochodzenia¹⁾. Wobec tego i o „nici osiowej” nie mówiono już więcej, aż wreszcie w r. 1903 O. Hertwig wspomina o utworze tym w sposób następujący:

„Als eine nebенsächliche Bildung sei noch erwähnt, dass sich in der Primitivrinne zuweilen reihenförmig hintereinander angeordnete Dotterkügelchen vorfinden. Sie bilden eine Art von Faden, der schon v. Baer gesehen und für die Chorda gehalten hat. Dursy hat diese irrtümliche Deutung aufklärend, den Namen Achsenfaden des Primitivstreifens (filament épiaxial, Duval) eingeführt und von ihm erwähnt, dass er bei durchfallendem Licht durch seine Dunkelheit, bei auffallendem durch seine blendende Weisse hervorsteche“. (13, str. 866).

Tak więc utwór, uważany przez v. Baera za zawiązek struny grzbietowej — został wreszcie określony, jako „eine nebенsächliche Bildung”... Zdaje mi się wszakże, że w podobnego rodzaju historycznych nieporozumieniach należy przedewszystkiem doszukiwać się istotnej, realnej, nieporozumień tych podstawy, albowiem nawet i błędne wnioski dawnych badaczy mieć przecież musiały pewien swój grunt rzeczowy.

¹⁾ Pomijam tu umyślnie ciekawe, acz nie sprawdzone w mierze dostatecznej, spostrzeżenia Patterson'a nad gastrulacją zarodków gołębia. Zdaniem mojego — niezbędna jest ich nader ścisła rewizja.

Więc np. mniemanie v. Baer'a, jakoby rynienka rdzeniowa miała być przedłużeniem bezpośredniem wgłębienia brzody pierwotnej — musiało się niechybnie opierać, mojem przynajmniej zdaniem, na przypadkowej analizie takich wahań indywidualnych w rozwoju kurczęcia, w których rynienka nerwowa posiada krawędzi nadmiernie ku linii środkowej zbliżone i opierające się swą okolicą ogonową wprost na węzle Hensen'a. Wahania takie, acz dość rzadkie, trafiają się wszakże w rozwoju różnych gatunków ptaków, jak miałem o tem sposobność sam przekonać się niejednokrotnie. O ile chodzi o „nicę osiową” sprawa przedstawia się nieco odmiennie: utwór ten również dość rzadko występujący w rozwoju ptaków (patrz niżej) nie przedstawia wszakże pewnej postaci wahania indywidualnego, lecz raczej — jak to postaramy się właśnie wykazać w toku pracy niniejszej — jest wyrazem swoistych procesów, zachodzących niekiedy w dnie brozdy pierwotnej (o wiele rzadziej — rynienki rdzeniowej), a posiadających w mierze dość znacznej charakter patologiczny, choćby ze względu na niechybne w razach takich i stałe — zwyrodnienie i rozpad następny jego produktów. Mojem zdaniem, a postaram się niżej tego dowieść, utwory w kształcie „nicy osiowej” są wynikiem tego samego procesu, co opisane niedawno przez Stefanowa (14) — „pączki” wyrodnijającej ektodermy w brzozdzie pierwotnej i związkach rdzenia. Sprawę tych „pączków”, których w materiale moim znajdowałem ilość dość znaczną (i to w zarodkach, wyleganych w warunkach najzupełniej normalnych) — poruszam też w pracy niniejszej, w celu uzupełnienia dość niekompletnych danych Stefanowa.

Z drugiej strony — utwór, dający się najzupełniej zhomologizować z „nicią osiową” zarodków ptasich — występuje jako zjawisko stałe, a przeto „normalne”, w rozwoju gadów i tam przybiera nierzaz rozmiary bardzo znaczne — w postaci t. zw. „czopa metastomalnego” lub „czopa entodermy” („Entodermpfropf” ??). Ten utwór jest już zazwyczaj bez żadnych zastrzeżeń uważany za odpowiednik „czopa” Ruscione'go zarodków płazów. Z tego względu musimy oba te utwory, t. j. „nicę osiową” i „czop metastomalny” rozpatrzać razem, przyczem, zarówno ze względu na rozwój historyczny samego zagadnienia, jak na wyraźniejszy charakter patologiczny „nicy osiowej” — poświęcimy jej część pierwszą niniejszej pracy, poczem — w części drugiej — rozważymy budo-

wę i znaczenie morfologiczne „czopa metastomalnego” gadów. Wreszcie wypadnie nam poczynić pewne zestawienia otrzymanych przez nas wyników z budową niektórych utworów podobnych w rozwoju ssaków, i w ten sposób będziemy mogli pokusić się o wyjaśnienie tego szczególnego zagadnienia w obrębie całej grupy owodniowców (*Amniota*), w której rozwoju występuje — w takię lub inną postaci — badany przez nas utwór.

I. „Nić osiowa” zarodków ptasich i jej modyfikacje.

W moim materyale, odnoszącym się do rozwoju różnych gatunków ptaków, a przedewszystkiem kurczęcia, materyale, liczącym około 15000 preparatów — względnie rzadko napotykałem „nicą osiową” w jej formie typowej. Wszakże już od początku moich badań w tym zakresie, t. j. od lat przeszło dwudziestu, zwracałem na utwór ten uwagę szczególną, od razu bowiem za jedno z mych zadań stawałem sobie przerobienie embryologii ptaków w celu skontrolowania znanych poglądów D u v a l'a, traktowanych jeszcze zupełnie poważnie w czasie, gdym badania moje rozpoczętał. Bardzo niewiele wszakże zebrałem zarodków, w stadium brzody pierwotnej i nieco późniejszych, w których brzoda ta jeszcze się przechowuje — gdzie można by mówić o typowym „filament *épiaxial*”.

Tam, gdzie „nic” ta zarysowywała się wyraźnie, nie zdarzyło mi się nigdy widzieć jej w formie właściwej nici, odłączającej się od blastodermy i pływającej w cieczy utrwalającej. Spostrzeżenie D u r s y'ego było w tej mierze niewątpliwie zupełnie ścisłe, wszakże w cieczy utrwalającej (w 3 % kwasie azotowym, podług metody M i t r o f a n o w a, którą stale stosuję do blastoderm ptasich) — „nicą osiową”, od razu utrwalona, zawsze przylegała ścisłe do dna brzody pierwotnej i nie odchodziła od niej nigdy. Prawdopodobnie inaczej rzecz miała by się w wodzie, w której D u r s y rozpatrywał badane przez siebie zarodki. Również nigdy nie zdarzyło mi się zauważyc, aby utwór ten przybierał postać wyraźnej nici jednociągowej i np. skręcającej się „grajcarkowato” niezależnie

od przebiegu krawędzi brózdy pierwotnej, jak to na swym rysunku 2 (Tabl. II) podaje D u r s y.

Natomiast obrazy spotykane przemennie na preparatach utrwalonych — potwierdzają w zupełności obserwacje D u r s y'ego i D u v a l'a co do ziarnistej budowy „nici osiowej“. Już *in toto*, przed zabarwieniem zarodka, widzimy tu, bielsze znacznie od reszty blastodermy w świetle odbitem, zaś ciemniejsze w przeходzącym, najczęściej niejednakowo skupione na całym przebiegu brózdy pierwotnej — gromadki ziarnistości różnych wymiarów, czasem występujące skupieniami znaczniejszymi w miejscach, w których sama brózda pierwotna rozszerza się w poprzek. Takie właśnie umiejscowione rozszerzenia „nici osiowej“ stanowią moim zdaniem, postać przejściową od „nici“ właściwej — do „pączków“, czy „węzłów“ S t e f a n o w a.

Jak zaznaczyłem wyżej, właściwa „nić osiowa“ nie jest bynajmniej utworem występującym często. Zauważyc ją można już podczas utrwalania zarodka, gdy blastoderma nie jest jeszcze oddzielona od kuli żółtkowej, której *membrana vitellina* nie została nigdzie jeszcze uszkodzona. Na tę ostatnią okoliczność dlatego zwracam tutaj uwagę, że możliwe jest czasami powstanie szczególnego artefaktu, udającego niekiedy do złudzenia „nić“ prawdziwą. A mianowicie, gdy — wbrew zasadom, bezwzględnie obowiązującym przy utrwalaniu zarodków ptasich — blastoderma zostanie oddzielona od żółtka przed ukończeniem utrwalenia i zdjęta z niej zostanie pokrywająca ją błona żółtkowa — wówczas z koniecznością przedostające się do cieczy utrwalającej i piywające w niej ziarna żółtka osiadają na powierzchni blastodermy, układając się, rzecz oczywista, przedewszystkiem w jej okolicach zagłębianych, a więc w brózidle pierwotnej i w niezamkniętej ryńnicy rdzeniowej. Takie sztucznie rozmieszczające się ziarna żółtkowe podczas badania *in toto* naśladują nić osiową w zupełności, i tylko bardzo dokładne badanie przekrojów błęd tu wykryć jest w stanie. Nie wydaje mi się zupełnie wykluczone, że np. w niektórych przypadkach, opisywanych przez D u v a l'a, tam mianowicie, gdzie stwierdza on niewątpliwie żółtkowy charakter

swych „globules épiaxiaux” — właśnie tego rodzaju sztucznie naganodzone żółtko zostało wzięte za elementy właściwej „nici osiowej”. Dla uniknięcia takich artefaktów należy zdejmować błonę żółtkową z powierzchni blastodermy nie wcześniej, aż zarodek zostanie przeniesiony do alkoholu 30° i z zachowaniem odpowiednich ostrożności, t. j. po oddzieleniu się od dolnej powierzchni blastodermy możliwie największej ilości bardziej luźno z nią związanych elementów żółtkowych. Pamiętać bowiem i o tem należy, że na pierwszy rzut oka budowa histologiczna „nici” prawdziwej — nawet na przekrojach — bardzo przypomina strukturę ziaren żółtkowych, chociaż w gruncie rzeczy nic nie ma z niemi wspólnego (por. wyżej — pracę Gasser'a).

Ponieważ budowa części składowych właściwej „nici osiowej” nie wykazuje żadnych wahania szczególnych, a wygląd jej *in toto* również jest mniej więcej we wszystkich przypadkach jej występowania jednakowy — przeto ograniczę się tutaj do opisu paru tylko zarodków najbardziej w tym względzie typowych.

Przypadek bardzo ciekawy znajdujemy w zarodku, przedstawionym *in toto* na mikrofotogramach 1 i 2 Tabl. I. Mamy tu bowiem bardzo charakterystyczną „nicę osiową” wzdłuż brzozdy pierwotnej, typowo rozszerzającej się w odpowiedniem rozszerzeniu samej brzozdy (bliżej jej końca tylnego), a prócz tego odpowiadające „nici” utwory występują tu również i w obrębie brzozdy rdzeniowej, co zarodkowi temu szczególną nadaje wartość.

Zarodek ten, otrzymany z jaja kurzego wyleganego około 36 godzin, był umieszczony w polu przezroczystym o wymiarach 4.65 i 2.85 mm., przyczem w tworzącym się wokoło niego polu naczyniowem występowały już dość wyraźne wysepki krwi, od strony prawej nawet zachodzące do obrębu *areae pellucidae*. Samo ciało zarodka, długie na 4.15 mm., było naogół zbudowane zupełnie normalnie, jedynie uderzać nas tu mogła długość nadmierna brzozdy pierwotnej. Widzimy tu: 4 pary protosomitów, zawiązek jelita głowowego, długi na 0.15 mm., rynienkę nerwową o zbliżonych ku sobie krawędziach w okolicy mózgu i bardziej rozwartą pozatem ku tyłowi, oraz brzozdę pierwotną, długą aż na 2.1

mm., przyczem koniec tylny tej brózdy zagina się na prawo od zlokalizowanego rozszerzenia, przypadającego na 0.75 mm. od jej zakończenia tylnego. W miejscu tem szerokość brózdy wynosi 0.24 mm. i tu właśnie znajdujemy największe skupienie elementów, przedstawiających „nić osiową“.

Ta ostatnia wyrażona jest w danym przypadku wzduż całej brózdy pierwotnej, zaczynając od węzła Hensen'a ku tyłowi. Również i w obrębie rynienki rdzeniowej utwory zupełnie tego samego charakteru widoczne są *in toto* na całej przestrzeni, na której krawędzi tej rynienki są szerzej rozwarte, przyczem układają się tutaj ściśle ponad struną grzbietową, nie przekraczając w swem rozmieszczeniu na szerokość — szerokości samej struny.

Badanie *in toto* nici osiowej po zabarwieniu wykazuje jej budowę drobno-ziarnistą, o charakterze detrytu, barwiącego się intensywniej hematoksyliną Boehmer'a, niż sąsiednia tkanka np. brózdy pierwotnej lub ścian rynienki nerwowej. Niekiedy ziarnistości te, o średnicy od $1\frac{1}{2}$ μ do 18 μ , zbijają się w utwory nitkowate, podłużnie ułożone, co do których istotnie przypuścić by można, że po ewentualnym oderwaniu się (jak w przytoczonej wyżej obserwacji Dursyego) od dna brózdy — mogłyby zachować kształt i konsystencję „nici“ samodzielnej, o ile by temu nie stanęły na przeszkodzie mniejsze lub znaczniejsze przerwy w jej przebiegu. Niekiedy, szczegółowo w miejscu znaczniejszych nagromadzeń owych skupień — elementy drobno-ziarniste „nici osiowej“ układają się w ten sposób, że pomiędzy nimi pozostają jakby jaśniejsze wakuole. Zrzadka wśród ziarnistych ciał „nici“ znajdują się jeszcze silniej zabarwione utwory, dość przezroczyste, o zarysach nieprawidłowych, jakby przedstawiające stadyum ostateczne rozpadu wyrodniających komórek.

Na seryi przekrójów poprzecznych, na jakie zarodek ten został pokrajany (mikrotom Minota, grubość $1/150$ mm.) okazało się, że elementy przedstawiające w danym razie „nić osiową“ znajdują się tutaj w stanie bardzo daleko posuniętego zwyródnenia i rozpadu, co, prawdopodobnie, stoi w związku z dość względnie późnym stadyum rozwojowem samego zarodka. A mianowicie widzimy tu skupienia silnie nader barwiących się ziarnistości o różnej średnicy, a wśród nich zrzadka jedynie rozrzucone, dające się jeszcze rozpoznać, pojedyńcze komórki mniej lub więcej

zaokrąglone, zdradzające wszakże jeszcze charakter wyraźnie ektodermiczny. Pozatem wygląd ziarnistego detrytu w niczem nie przypomina prawdziwych ziarnistości żółtkowych, najbardziej bodaj zmienionych, natomiast posiada cechy bardzo typowe produktów rozpadu elementów ektodermicznego pochodzenia, jakie np. miałem sposobność obserwować w rozpadających się komórkach układu nerwowego zarodków kurzych, poddanych działaniu promieni radowych (15)...

Z powyższego widzimy, że istotna przyroda i pochodzenie składników „nici osiowej“ nie mogą być jednak ustalone z dokładnością niezbędną — na podstawie badania zarodków, utrwalonych w stadyum *po smudze* pierwotnej, chociażby „nić“ sama zachowała się tu jeszcze wyraźnie. Należy więc albo zwrócić się do stadyów wcześniejszych powstawania tego utworu, albo też do szczególnych przypadków jego występowania, w których jest on bądź wyrażony wybitniej niż zazwyczaj, bądź później nieco się zjawia, bądź też dłużej zachowuje swą budowę pierwotną. Naogół, w przypadkach znajdujących się w moich zbiorach — nawet w okresie bródzy pierwotnej z ledwie zarysowującym się „wyrostkiem głowowym“ — już „nić osiowa“ wykazuje objawy degeneracji, podobne do opisanych wyżej, tak, że stadyów jej występowania wczesnego, przed początkami wyraźnego już rozkładu, nie udało mi się zbadać na odpowiednio dogodnym objektie. Wobec tego pozostaje nam poszukać owych stadyów wcześniejszych w przypadkach wyjątkowych — nadmiernego rozwoju „nici osiowej“. Przypadki takie zdarzają się względnie dość często — w postaci „pączków“, typu opisanego przez Stefanowa (loc. cit.), do których wróćmy w toku dalszym tej pracy, — wszakże i po za takimi „pączkami“ możliwe są pewne przypadki nadmiernego rozwoju „nici osiowej“, nie zupełnie dającego obraz „pączków“, a przecież niewątpliwie należącego do tej samej kategorii.

Jeden z przypadków takich, w których swoiste zmodyfikowana „nić osiowa“ najzupełniej odpowiada co do swego położenia topograficznego i charakteru — „czopowi metastomalnemu“ zarodków gadów, i to przypadków najbardziej typowych — przedstawiają nasze mikrofotogramy 3 i 4 Tabl. I. Mamy tu zarodek kurczęcia po 54 godzinach wylegania — dotkniętego licznymi anomaliami, wśród których i „nić osiowa“ też potwornie jest rozwini-

nięta i to w sposób szczególny nadający się do analizy genetyki i budowy tego utworu.

W polu naczyniowem o zarysach nieprawidłowych i wymiarach: 5.1 mm. i 3.45 mm. — rozkład i charakter wysepek krwistych — dość normalny. W prawej krawędzi tego pola widać otwór długi na 0.93 mm. i szeroki na 0.66 — 0.45 mm. Otwór ten jest wyrazem częściowego zwydrodzenia „pierścieniowego“ („zonal“) blastodermy (16). W polu przezroczystym leży dość symetryczne ciało zarodka, długie (wraz z zachowaną jeszcze smugą pierwotną) na 2.75 m., z czego na okolicę zajętą przez jelito głowowe przypada 0.24 mm., na okolicę poza krawędzią jelita aż do somitów — 1.2 mm., na somity — 0.36 mm., i na przestrzeń między somitami tylnymi a okolicą odpowiadającą węzłów Hensen'a — 0.09 mm. Długość całej brzody pierwotnej, wraz z niezmiernie zniekształconą jej częścią przednią (węzeł Hensen'a) wynosiła 1.25 mm. Mózg zarodka w swej części przedniej wyraźny jest na długości 0.45 mm. przez wałki nerwowe silnie ku sobie zbliżone, poczem krawędzi ich rozchodzą się gwałtownie na boki, tworząc już aż do końca tylnego zawiązków układu nerwowego — płytę platyneuryczną. Aczkolwiek proces platyneuryczny nie jest tu wyraźny w swej postaci skrajnej (szerokość płyty nerwowej nie przekracza naogół 0.42 mm.) — nie mniej przeto zdążył się on już odbić na budowie protosomitów: tych ostatnich mamy tu cztery pary, z nich trzy protosomity ze strony prawej zdradzają nader wyraźne oznaki „schistopojetycznego“ rozszczepienia w kierunku poprzecznym.

Okolica węzła Hensen'a zajęta jest przez olbrzymie nieprzeczyste skupienie nadmiernie wybujących elementów, tworzących masę wspólną o wymiarach 0.3 mm. i 0.24 mm., ułożoną w poprzek. Część tej masy od strony lewej zagłębia się w kierunku jamy podzarodkowej, natomiast od przodu i nieco na prawo odchodzi od niej guziczkowy wrostek, o średnicy około 0.07 mm.

Bezpośrednio ku tyłowi od wspomnianego wyżej olbrzymiego skupienia widać początek brzody pierwotnej, szeroko (do 0.084 mm.) na boki rozwartej i stopniowo zwężającej się ku tyłowi. W tak nadmiernie rozszerzonej brzodzie leży znów utwór swoisty, w postaci jakby klinu, długiego na 0.156 mm. i szerokiego w swej części przedniej na 0.084 mm. Utkanie tego klinu odznacza się słabszym wyraźnie zabarwieniem od otaczających go

krawędzi brózdy; wśród jaśniejszej składającej go masy widać liczne, intensywnie zabarwione ziarnistości.

Ku tyłowi od „klinu” krawędzi brózdy schodzą się ze sobą na długość około 0.12 mm., poczem rozchodzą się znowu, tworząc rozszerzenie długie na 0.145 mm. i szerokie na 0.048 mm. Pod owem rozszerzeniem prześwieca ziarnisty utwór kulisty; zaczem na reszcie swego przebiegu brózda pierwotna, skręcająca się tu zlekka na lewo, staje się dość płaska, przyciemni na jej powierzchni występują trzy skupienia w postaci „pączków”, o średnicy około 0.06 mm. każdy, odalone od siebie o 0.1 — 0.12 mm.; ostatni z tych utworów leży na samym końcu brózdy. Już *in toto* widać zupełnie wyraźnie, że owe „pączki” wystają ponad grzbietową powierzchnię blastodermy.

Na seryi przekrojów poprzecznych, na które zarodek ten był rozłożony, można było stwierdzić szereg niezmiernie ciekawych anomalij, mogących w znacznej bardzo mierze przyczynić się do wyświetlenia poruszonych tu przez nas zagadnień.

Więc przedewszystkiem już bezpośrednio za okolicą przednią zawiązków nerwowych (której lekkie zboczenia narazie tu nas nie obchodzą) — na poziomie, na którym krawędzi rynienki nerwowej są jeszcze zupełnie normalnie zagięte ku górze, a więc leżącym znacznie ku przodowi przed przednimi somitami — widzimy w kontakcie bezpośrednim z prawą krawędzią wewnętrzną rynienki rdzeniowej — utwór swoisty, przypominający pod wszystkimi względami „globules épiaxiaux” Duval'a. Widać tu (mikrofotogr. 5, Tabl. I) zaokrąglone, zlekka ovalne skupienie komórek, o wymiarach — na przekroju — 42 μ i 34 μ , przylegające jednym swym końcem jaknajściślej do ściany rynienki. Na przekroju sąsiadującym z przedstawionym na naszym mikrofotografie widoczne jest nawet lekkie zakleszczenie w ścianie zawiązka nerwowego. Pomimo, że na powierzchni wewnętrznej tej ściany, w miejscu jej kontaktu z opisywanem skupieniem — już zaznacza się wyraźna granica zewnętrzna komórek ściany, pod tą granicą ułożenie komórek, dziwnie tu skupionych i zwężonych, świadczyć się zdaje, że miało miejsce tu przed względnie niedawnym czasem — dość intensywne wypełnianie przez specjalną proliferację, okolicy, pozostałe po swoistej ekspulsji na zewnątrz, t. j. do światła tworzącego się rdzenia — elementów anormalnego skupienia...

Co się tyczy budowy tego ostatniego, to zachowało ono jeszcze wyraźną strukturę jąder, co prawda nieco zwiększych w porównaniu z jądrami elementów zawiązka rdzenia. Plazma komórek tych jest bledsza i rozsiane są w niej liczne ziarnistości, bądź bardzo intensywnie zabarwione, bądź blade. Pierwsze z nich najzupełniej przypominają te nader silnie barwiące się ziarna, z których wyłącznie niemal składała się „nić osiowa“ w zarodku poprzednio przez nas opisany.

Guzikowaty utwór w rynience rdzeniowej naszego zarodka posiada więc tą samą budowę, co „pączki“ w rdzeniu, opisane przez Stefanowa (13, str. 7 — 10, rys. 1 — 4), z tą wszakże różnicą, że autor ten miał do czynienia z guzikami ektodermicznymi, występującymi wyłącznie w okolicy bezpośrednio graniczącej z teloblastem zarodka. Ta okoliczność spowodowała nawet uwagę Prof. P. I. Mitrofanowa, zamieszczoną w dopisku do pracy Stefanowa (l. cit. str. 13) — w którym zostało wyrażone przypuszczenie, że „guziki“ takie powstają z początku w obrębie brzody pierwotnej, a wobec „pochłaniania do pewnego stopnia brzody przez rynienkę nerwową“ — wtórnie dopiero znajdują się w obrębie tej ostatniej. Otóż fakt znalezienia identycznego utworu w okolicy przedsomitowej zarodka stanowi dowód oczywisty, że powstają one *in situ* i w obrębie zawiązka nerwowego, a więc „jednakowe utwory powstają tu na gruncie morfologicznie odmiennym“ (Mitrofanow — ibidem).

Jak będziemy to, zresztą, mogli udowodnić w ciągu dalszym tej pracy, — i jak to już chyba wyraźnie widać w przypadku opisanym, utwory danej kategoryi mają wyłącznie ektodermiczne pochodzenie. Ich występowanie w obrębie rynienki nerwowej i to właśnie w okolicy tak oddalonej od teloblastu z jego spornym dotychczas charakterem — jest dla nas bardzo cenny w tej mierze dokumentem.

Prócz tego i w obrębie okolicy somitów, t. j. w miejscu, gdzie zawiązek rdzenia posiada w danym przypadku budowę płaty platyneurycznej — znajdujemy również skupienie wyodrębnionych od tkanki tej płyty komórek. Skupienie to wszakże straciło już wszelką łączność z materiałem ektodermiczo-nerwowym, znajduje się w pewnej odległości od tego ostatniego i wykazuje znacznie bardziej wyraźne oznaki zwyrodnienia, aniżeli utwór wyżej opisany, połączony jeszcze z elementami cewki rdzeniowej.

Widocznie, oddzielenie się tego bardziej ku tyłowi położonego kompleksu anormalnego — musiało tu nastąpić wcześniej.

Poza okolicą somitów (w której obrębie, w środku płyty nerwowej, powstawać zaczyna wgłębienie rynienkowe, aczkolwiek charakter platyneuryczny płyty jest tu zaakcentowany już choćby przez typowy bardzo stosunek jej krawędzi do ektodermy poza-neuralej) — zaczyna się bezpośrednio ku tyłowi najbardziej zmodyfikowana potwornie część zarodka, a mianowicie olbrzymi „węzeł“. Przedewszystkiem występuje tu na seryi przekrojów wspomniane wyżej przy opisie *in toto* — guziczkowe skupienie, które składa się z elementów mocno już wyrodniających, o karyorektycznie rozpadających się jądrach. Od powierzchni tego skupienia zaczynają się odrywać poszczególne, silnie zmodyfikowane komórki, dając w ten sposób obraz, przypominający opisaną przemnie emigrację komórek z powierzchni ciała larw mięczaków *Philine* lub *Pholas*, naświetlanych promieniami radu.

O kilka przekrojów dalej ku tyłowi skupienie to łączy się za pomocą jakby mostka, utworzonego z szeregu elementów o różnym stopniu zwydrodnienia — kolejno aż do zupełnie zdrowych — z anormalnie rozrastającą się krawędzią lewą brzozdy rdzeniowej, w której wreszcie roztapia się ostatecznie.

W tej właśnie okolicy kończy się brzozda nerwowa *sensu stricto* — przechodząc w nader wybitnie zmodyfikowany teloblast. Struna grzbietowa wyodrębniona znika. Wskutek niezmiernie silnego a umiejscowionego rozrostu materyalu ekto-mezodermicznego w obrębie tego poziomu, odpowiadającego okolicy węzła Hensen'a, — tworzy się olbrzymie skupienie tego materyalu, grube aż na 150 μ . Skupienie to od strony lewej przechodzi w ektodermę pośrednio, dość łagodnie, od prawej zaś tworzy na pewnej przestrzeni wyniosłość, wystającą ponad poziom ektodermy obwodowej.

Na następnych przekrojach w owej masie jednolitej wyodrębnia się strona prawa, bardziej zbita, od lewej luźniejszej, zaczem ta ostatnia znowu zbiija się w całość bardziej skupionych komórek, oddzielających się od głównej masy węzła Hensen'a i układających się w postaci nieprawidłowo-trójkątnego utworu pod masą ekto-mezodermiczną główną. Szczelina, oddzielająca owo skupienie dodatkowe od masy głównej, widoczna na naszym mikrofotogramie 6, Tabl. I — nie stanowi bynajmniej artefaktu, o czem

świerczy zupełnie wyraźnie zarysowana granica dolna głównej masy węzła. W obrębie owej szczeliny rozsiana jest pewna ilość elementów zaokrąglonych, zdradzających oznaki zaczynającego się zwydrodnienia.

O 4—5 przekrojów jeszcze dalej ku tyłowi rozpoczyna się okolica właściwej brózdy pierwotnej. Rynienkowe zagłębie na stronie grzbietowej zarodka staje się nieco głębsze i szersze: wargi boczne brózdy są od siebie oddalone na 90μ , przyczem od warg tych ku dołowi i nazewnątrz widać zginanie się mas mezodermy bocznej. W skutek tego całe dno brózdy nie bierze udziału w tworzeniu się mezodermu. To też zaledwie na paru przekrojach dno to zachowuje swą budowę normalną, zaczem w całości ulega swoistemu zwydrodnieniu. Obraz ten ilustruje nasz mikrofotogram 7, Tabl. I: widzimy tu wargi brózdy pierwotnej oddalone od siebie na 80μ , pionowo niemal schodzące swemi krawędziami wewnętrzniemi na stronę brzuszną; od dołu łączy je pomiędzy sobą cienki jedynie mostek, ułożony z komórek jeszcze przez proces zwydrodnienia nietkniętych. Ponad owym mostkiem, wypełniając przestrzeń między wargami brózdy, znajduje się nader charakterystyczne skupienie elementów wyrodniających, które właśnie widziane *in toto* stanowiło początek przedni „klina“ zawartego w rozszerzeniu brózdy. Na przekroju jest to skupienie szerokie na 70μ i wysokie na 54μ , w którym widać gdzieniegdzie rozsiane, jeszcze wyraźne acz blado zabarwione jądra, o średnicy około 10μ ; główną wszakże masę skupienia stanowią wypełnione ziarnistościami ciała kuliste, o średnicy do 14μ , czasem nieco większej, — przedstawiające zwydrodniałe komórki.

Skupienie dolne, ektomezodermicznego pochodzenia, o którym mówiliśmy wyżej — na danym poziomie zajmuje położenie już ściśle środkowe i jest zupełnie niezależne od wyrodniającego dna brózdy pierwotnej, od którego jest jeszcze oddzielone zaznaczonym już mostkiem, złożonym z reszty zdrowych elementów tego dna. Na przekrojach następnych ku tyłowi mostek ten znika, lecz i wówczas zaznacza się jeszcze na pewnej przestrzeni niezależność wzajemna dwu skupień: górnego, wyrodniającego i dolnego, którego niektóre tylko elementy zdradzają początki rozpadu. Wreszcie komórki wyrodniające dna brózdy pierwotnej mieszają się z górnemi, również rozpadającemi się elementami

skupienia dolnego; to ostatnie przedstawia tu masę obojętną o średnicy około 60μ , umieszoną pomiędzy wargami brózdy, od których na prawo i na lewo odchodzą wyraźne smugi tworzące się mezodermy (mikrofotogr. 8, Tabl. II).

Opisana tu serya przekrojów tłumaczy nam zupełnie dokładnie całość dziwnie powikłanego obrazu jaki widzieliśmy *in toto*: obraz „klina” odpowiada elementom zwydrodniałego dna brózdy pierwotnej, zaś utwór kulisty, przeświecający od spodu w obrębie drugiego, mniejszego rozszerzenia brózdy — okolicy tylnej warstwy mezodermicznej dodatkowej (właściwie ekto-mezodermicznej), która wreszcie sama wsuwa się pomiędzy wargi brózdy, zachodząc ku górze; szczątki tej masy reprezentują na dalszych ku tyłowi skrawkach (mikrofotogr. 9, Tabl. II) nader typowy „Metastompfropf”, wprost jakby z entodermy żółkowej wyrastający, a właściwie tylko opierający się na niej.

Widzimy więc, że w danym przypadku postać „czopa gastrulacyjnego” może zależeć od dwu zgoła odmiennego pochodzenia utworów: na mikrofotogramie 7 mamy „czop”, stanowiący produkt rozpadu dna brózdy pierwotnej a więc materyalu czysto ektodermicznego, zaś na mikrofotogr. 9 jego miejsce i wygląd zajmuje i przybiera w środkie część wyodrębnionej masy, pochodzącej z nadmiaru proliferacji ekto-mezodermicznej w obrębie węzła Hensen'a i wchodzącej pomiędzy rozdzielające się wargi boczne brózdy. Różnica pomiędzy otrzymanemi tu obrazami, a typowem ukształtowaniem się *canalis neuroentericus* w „prostomie” gadów polega przedewszystkiem na nieprzerywaniu się w razie danym ciągłości warstwy entodermy żółkowej, która, jak to widzimy wyraźnie na całej załączonej tu seryi przekrojów — zachowuje wszędzie swą budowę typową, otaczając od dołu masę dolną „węzła”, a później zbliżając się wraz z tym ostatnim coraz bardziej do poziomu dolnego brózdy.

W każdym razie możemy tu stwierdzić z całą pewnością, że opisywane utwory bezwzględnie nic nie mają wspólnego z entodermą i że pochodenie ich zawsze — w tej lub innej postaci — do warstwy ektodermicznej i jej pochodnych swoistych sprowadzić się daje.

Poniżej opisanej okolicy — w kierunku ogonowym przebiegu brózdy pierwotnej — budowa jej staje się zupełnie normalna, z wyjątkiem znowu jej końcowych okolic, w których z jednej stro-

ny występuje ponownie — acz na przestrzeni nader nieznacznej — wyodrębniona dość znaczących rozmiarów masa obojętna pomiędzy dwiema wargami brózdy i pod niemi, a z drugiej — wspomniane przy opisie *in toto* utwory guzikowate. Z pomiędzy tych ostatnich jeden szczególnie zwraca na siebie uwagę, ten mianowicie, który leży asymetrycznie względem brózdy (wzgl. na danym poziomie — smugi) pierwotnej, na samem jej tylnem zakończeniu. Na przekrojach widzimy tu (mikrofotogr. 10, Tabl. II), że powierzchnia górna brózdy jest tu niemal zupełnie płaska, przyczem główna środkowa masa proliferującej ektomezodermy, przechodzi od strony prawej w ektodermę zwykłą, pozazarodkową — stopniowo poprzez grubości kolejne: 30 μ , 24 μ , 20 μ , 16 μ , aż do 12 μ , natomiast od strony lewej masa środkowa, gruba tu na 40 μ — nagle ścienia się, przechodząc bezpośrednio w ektodermę obwołową, o grubości zaledwie 9 — 10 μ . W miejscu tem ektoderma nagle obniża się ku dołowi, tworząc fałdę, głęboką na 36 μ i szeroką na 60 μ . Ponad ową fałdą, w odległości około 20 μ od jej dna, widzimy przekrój „guzika“, o wymiarach około 50 i 40 μ , złożonego z elementów już dość posuniętych w rozpadzie. Zarówno zarys tego utworu, jak i jego stosunek do leżącej pod nim fałdy ektodermy, wskazywać się zdaje, że fałda owa powstała właśnie w drodze umiejscowionego wydzielenia części ektodermy, ku stronie grzbietowej blastodermy, jakby dla natychmiastowego, *in situ*, wytwarzania warstwy ektodermicznej poza-osiowej, której nadmiar materyalu ektodermicznego stał w danem miejscu na zawadzie do osiągnięcia jej zarysów normalnych.

* * *

Ze spostrzeżeń przytoczonych dotychczas widzimy, że „nić osiowa“ zarodków ptasich ze znacznie większym pozytkiem badana być może na przypadkach „guziczkowatej“ postaci tego utworu, niż w swej formie zwykłej, w której mniejsza ilość materyalu ektodermicznego się wyodrębnia i ta wprędce ulega zwydrodnieniu ostatecznemu. Dla uzupełnienia podanych wyżej obrazów przytoczę jeszcze parę przypadków analogicznych, w któ-

rych charakter i geneza „guzików ektodermicznych” jeszcze wyraźniej się zarysowują.

Na naszym mikrofotogramie 11 Tabl. II mamy w powiększeniu 50-krotnem *in toto* okolicę tylną zarodka kurzego, wyleganego w ciągu 38 godzin, i zaopatrzonego w cztery pary protosomitów. Długość całego zarodka wynosiła tu 3 mm., długość brózdy pierwotnej — 1 mm. Brózda ta w okolicy węzła Hensen'a rozszerza się gwałtownie, tworząc rodzaj buławowatego jej zakończenia od przodu, szerokiego na 0.26 mm. Wewnątrz tego rozszerzenia widzimy przestrzeń jaśniejszą, okrągłą, o średnicy 0.15 mm. W jej obrębie znajduje się skupienie ciemne, w postaci „guzika” okrągłego, o średnicy 0.13 mm., którego powierzchnia górna (oddana na mikrofotogramie) wykazuje budowę ziarnistą, odpowiadającą, oczywiście, stanowi rozpadu materyalu komórkowego, z którego utwór ten jest złożony. Pozatem, ku przodowi od węzła Hensen'a, w odległości 0.15 mm. od poziomu tego ostatniego — i na 0.17 mm. na lewo od przebiegu struny grzbietowej, w obrębie bocznego zakończenia płyty nerwowej — znajduje się drugi, mniejszy guzik, o średnicy 0.1 mm. i o powierzchni mniej niż u pierwszego ziarnistej.

Na przekrojach poprzecznych, przeprowadzonych na poziomie węzła Hensen'a, okazało się, że w części przedniej krawędzi brózdy pierwotnej masa ektomezodermiczna dochodzi tu nader znacznej grubości (do 130 μ), przyczem wgłębienie brózdotwórcze jest tu wyrażone dość nieznacznie. Bezpośrednio ku tyłowi za tą okolicą nagle zarysowuje się obraz, przedstawiony na mikrofotogr. 12, Tabl. II. Wargi boczne brózdy pierwotnej są tu w swych krawędziach górnych odsunięte od siebie na 200 μ , pomiędzy niemi zaś tkwi masa silnie zmienionych komórek, szeroka u góry na 120 μ , niżej zaś na 100 μ , i o wysokości 140 μ , z czeego na 66 μ wystaje ponad pozorny poziom dna brózdy pierwotnej. To ostatnie wszakże jest znacznie głębiej położone, niżby to się wydawać mogło na pierwszy rzut oka, a to dlatego, że wyrodnijająca masa komórek rozpościera się tu bardzo głęboko i nietknięta przez proces zwyródnenia tkanki dna brózdy ma zaledwie do 18 μ grubości... W dolnej części wyrodnijającej masy widać wyraźnie ostrą granicę, za której pomocą masa ta oddziela się od tkanki zdrowej dna brózdy; granica ta utworzona jest, oczywiście, na powierzchni górnej komórek nietkniętych.

W obrębie owej masy, wyodrębniającej się z dna brózdy, widzimy elementy przeważnie już głęboko zmienione, rozpadające się na skupienia rozmaicie barwiących się ziarn detrytowych. Większość tych komórek barwi się słabo, przez co utwór cały odcina się od tła krawędzi brózdy przez swój bardziej blady ton; wymiary wyrodniających komórek są tu dość znacznie powiększone: średnica niektórych z nich dochodzi aż 30 µ! Elementy, leżące bliżej dna brózdy, naogół mniej są zmienione, chociaż związek pomiędzy nimi wyraźnie się rozluźnia; w niektórych wszakże miejscach widać nawet wyraźny i normalny podział karyokinetyczny jader komórek, wchodzących w skład skazanego na rozpad skupienia!...

Całość masy środkowej wyraźnie pozwala — szczególnie na niektórych przekrojach — stwierdzić pewną odrębność jej części górnej od dolnej. W obrębie owej części górnej proces rozpadu posunął się znacznie dalej, niż w dolnej, przyczem między temi dwiema częściami widać jeszcze ślad wyraźny granicy, która je dawniej oddzielała od siebie, a która tworzy wspomniane wyżej pozorne dno brózdy. Zważywszy też dość wybitną różnicę w stopniu rozpadu części górnej masy wydzielonej — i dolnej, możemy dojść do wniosku, że sam proces powstania całego opisywanego utworu anormalnego musiał odbywać się w dwu po sobie kolejno następujących fazach. A mianowicie, z początku na stronie grzbietowej bardzo silnie rozrośniętej na grubość, ale prawdopodobnie o spłaszczonej powierzchni górnej — masy ektodermy zgrubiałej w węzle Hensen'a — zaszło wyodrębnienie pewnej części materyalu ektodermicznego, które w ten sposób umożliwiło powstanie zagłębienia brózdotwórczego, z początku niezbyt głębokiego. Ta część najpierw wyodrębniona tworzy obecnie „guzik“, wznoszący się pomiędzy wargami bocznnemi brózdy ku górze. Wszakże proces całkowity nie ograniczył się na wydzieleniu pierwszego tego „guzika“. Nie objęta narazie przez proces „wydzielenia“ i rozpadu masa — wciąż wszakże jeszcze dość znaczna — dna brózdy pierwotnej, bądź pod wpływem sąsiedztwa bezpośredniego od góry elementów już zaczynających wyrodnieć — bądź też, co za bardziej prawdopodobne uważać, zdaniem mojem, należy — wskutek tego, że grubość dna brózdy wciąż znacznie przekraczała wymiary normalne — zaczęła z kolei ulegać podobnemu

procesowi. Nastąpiło więc tu po raz drugi wyodrębnienie swoiste nowej porcyi elementów, leżących pod pierwej wydzielonymi i komórki tej właśnie porcyi drugiej w stadyum przez nas uchwyconem jeszcze zachowały swą mniej zmienioną budowę. Ta druga, dolna porcyę, wydzielająca się z nadmiernie rozrośniętej masy ekto-mezodermicznej, doprowadza wreszcie głębokość brózdy pierwotnej do rozmiarów, odpowiadających proporcjonalnie nadmiernemu rozrośnięciu się warg bocznych tej brózdy.

Całość opisanego tutaj obrazu, a szczególnie części górnej masy „wydzielonej”, sterczącej ku stronie grzbietowej w postaci grzybowatego „guzika” — pozwala nam przypuszczać, że podobne wyniesienie się mas takich ponad poziom okolicy, w której wzięły one swój początek — jest zjawiskiem wtórnym, zależnym nie tyle od rozrastania się ich elementów składowych, ile raczej od ich niejako spęcznienia, towarzyszącego objawom patologicznego rozpadu „wydzielonych” mas komórkowych...

Jak wspomnieliśmy wyżej, przy opisie wyglądu *in toto* naszego zarodka, — po jego stronie lewej, przed poziomem węzła Hensen'a w obrębie bocznej części płyty nerwowej, widać było drugi jeszcze „guzik”, mniejszych rozmiarów. Budowę tego utworu ilustruje nasz mikrofotogr. 13, Tabl. II. Ponad fałdą ektodermy poza-neuralnej, zginającą się ku dołowi — znajduje się tu skupienie, owalne na przekroju, o wymiarach 96 μ i 60 μ ., również z rozpadających się i spęczniających komórek złożone. Ciekawa tu jest okoliczność, że utwór ten przypadł właśnie na okolicę, której w stronie prawej zarodka odpowiada symetrycznie gruba aż na 44 μ płyta nerwowa, szeroko rozpościerająca się na płask. Natomiast ektoderma w obrębie fałdy pod masą wydzieloną ma grubość zaledwie 16 μ , przybierając już charakter ektodermy pozaneuralnej. Całość tego obrazu nasuwa przypuszczenie, że zaszło tu wydzielenie części ektodermy, jakby w celu wyzbycia się nadmiaru materyału, skupionego w miejscu niezwykłemu, i wyrównania w ten sposób warstwy ektodermicznej do jej grubości normalnej...

* * *

W opisanyim przez nas ostatnio przypadku, dzięki dość niezwykłemu procesowi dwukrotnego wydzielenia się nadmiaru

materyalu ektodermicznego w obrębie węzła Hensen'a i niejako „dwupiętrowego“ nagromadzenia się produktów tego procesu: dawniejszych, bardziej zmienionych patologicznie, oraz świeższych, zachowujących budowę mniej zmienioną — mieliśmy możliwość uchwycenia niemal *in flagranti* zasadniczego momentu tego procesu, a mianowicie wyodrębniania się pewnej części materyalu ektodermicznego ze zbyt rozrośniętego na grubość zawiązka. Wszakże i w tym przypadku część górną masy wyodrębnionej przybrała już zarysy mocno odmienne od pierwotnych i trudno by było na podstawie tego obrazu odcyfrować stosunek pierwotny tej masy do dna brózdy. Jeszcze bardziej pierwotny stosunek wyodrębniającej się masy ektodermicznej do wyłaniającego ją materyalu, stosunek decydujący o znaczeniu całego procesu, znajdujemy w zarodku innym, którego opis podajemy poniżej.

Był to też zarodek kury, wylegany w termostacie w ciągu również 38 godzin, a dotknietý licznymi, dość osobliwemi zboczeniami. Mniej więcej w środku blastodermy o średnicy około 16 mm., znajdowało się tu owalne pole przezroczyste (mikrofotogr. 14, Tabl. II), o wymiarach 4.2 mm. i 2.25 mm., a w niem anormalne ciało zarodka, długie na 3 mm. Ciało to posiadało wygląd dość cienkiej a jednolitej brózdy o mocno zblizonych ku sobie i zgrubiałych krawędziach, ciągnących się wzduż całego przebiegu zarodka bez żadnej różnicy zewnętrznej między brózda rdzeniową a brózda pierwotną, które zdają się przechodzić tu jedna w drugą bez wyraźnego rozgraniczenia¹⁾. *In toto* zauważyc można tu jedną, mało zresztą widoczną parę protosomitów, położoną o 1.05 mm. od końca głowy zarodka, mającego zarys silnie zwężonych wałków, podobnych zupełnie do reszty brózdy.

W tylnej części zarodka krawędzi brózdy są jeszcze silniej zgrubiałe, niż w przedniej, tworząc mocne pofałdowania o brzegach zagińających się do środka.

¹⁾ Podobnego rodzaju przechodzenie bezpośrednie rynienki nerwowej w brózdę pierwotną obserwowałem kilkakrotnie w zarodkach kurczęcia i gołębia i uważam je za postać swoistą wahań indywidualnych. Wydaje mi się nader prawdopodobne, iż takie właśnie przypadki wyjątkowe mogły nasunąć w swoim czasie K. E v. Baerowi błędne mniemanie o powstawaniu brózdy nerwowej, jako przedłużenia ku przodowi brózdy pierwotnej. (Por. wyżej, str. 12).

Pozatem, w polu ciemnein, zarówno w głowowej, jak i ogonowej okolicy blastodermy, znajdowały się tu dwie fałdy podłużne, mające również wygląd *in toto* — brózdy olbrzymich; tylna z nich łączyła się z końcem ogonowym brózdy pierwotnej zarodka.

Pomijając tu charakter szczególny wymienionych anomalij, podkreślić musimy, że w całym tym zarodku rozgrywają się nad silnie wyrażone procesy brózdotwórce, zarówno na poziomach tworzącej się rynienki nerwowej, jak i brózdy pierwotnej, a jednocześnie, zarówno w jednej jak drugiej, widzimy dość liczne „globules épiaxiaux“, bądź wyodrębnione zupełnie, bądź dopiero w trakcie tworzenia się, co szczególną ma dla nas wartość.

Tak np. w tylnej części brózdy pierwotnej widzimy na przekroju (mikrof. 15, Tabl. II) bardzo znaczne nagromadzenie materiału ekto-mezodermicznego, tworzącego niejako podwójną brózdę, której wszakże tylko część lewa (przedstawiona na mikrofotogramie), odpowiada brózdzie właściwej. W miejscu tem grubość ekto-mezodermy dochodzi 100 μ , zaś głębokość ostrego, klinowato zarysowanego wgłębienia brózdotwórczego — 40 μ . Ogólna konfiguracja tego wgłębienia różni się dość znacznie od normalnej, zarysującej się zazwyczaj znacznie łagodniejszym, bardziej zaokrąglonym konturem. Pomiędzy wargami tej brózdy, lecz nie dotykając już jej krawędzi, leży „ciało nadosiowe“, zaokrąglone, o średnicy około 40 μ . Składa się ono z elementów dość bladych, ale jeszcze nie rozpadających się, o dużych, do 12 μ średnicy jądrach, i plazmie z nielicznymi, słabo barwiącymi się ziarnistościami. Zaokrąglone krawędzi tego utworu pokryte są jakby delikatną błoną, od której wszakże w dolnej części, skierowanej w stronę brózdy, wystaje rodzaj wyrostka, o ziarnistym składzie. Całość tego obrazu świadczy o niedawnem wyodrębnieniu się części masy ektodermicznej, po którym wystąpiła na powierzchni ektodermy swoista brózda...

Że tak właśnie, a nie inaczej, proces ten się tutaj odbywa, o tem świadczy dowodnie nasz mikrofotogr. 16, Tabl. II, stanowiący bodaj jeden z najbardziej ciekawych i przekonywających dokumentów w sprawie genezy obchodzących nas tutaj utworów. Widzimy tu przekrój przez tę samą brózdę pierwotną, lecz na innym poziomie, położonym nieco bardziej ku przodowi zarodka. Na stronie grzbietowej masy ekto-mezodermicznej, grubej

na 90 μ , wyodrębnia się część ektodermy w postaci — na przekroju — klinu, zwróconego ostrzem ku dołowi, wyraźnie odgraniczona od tkanki zdrowej, mającej stanowić krawędzi tworzącej się w ten sposób brózdy. Wysokość tego klinu wynosi około 50 μ , maximum zaś szerokości — u góry — do 44 μ . Dolna i boczne powierzchnie „klinu” przylegają jeszcze jaknajściślej do krawędzi pozostającej bez zmian masy ektodermy, natomiast jego część górną wznosi się na 20 μ ponad powierzchnię grzbietową ektodermy i tworzy tu rodzaj grzybowatego wyrostka o nieregularnych zarysach. W utkaniu histologicznem „klinu” uderzają nas wszystkie te same cechy charakterystyczne, które napotykaliśmy w elementach „nici osiowej” i „guzików”, wydalonych już ostatecznie poza obręb ektodermy: więc słabe zabarwienie komórek, znaczne ich spęcznienie, nagromadzanie się ziarnistości. Widoczne jest tutaj, że wyodrębnione z pośród zdrowej masy ektodermicznej skupienia — wprędce zaczynają obumierać i rozпадać się, a jednym z objawów tego rozpadu jest też i powiększanie się objętości całej wyodrębnionej masy, nie mieszczącej się następnie w obrębie pierwotnego gniazda, w którym owo tak charakterystyczne „wydzielanie” miało miejsce.

Z zestawienia danych powyższych wynika jasno, że t. z. „nić osiowa” Dursy’ego, „ligne épiaxiale” i „globules épiaxiaux” Duval'a — przedstawiają wynik umiejscowionego na dnie brózdy pierwotnej lub rdzeniowej procesu wyodrębniania się części ektodermy (wzgl. ekto-mezodermy). Utwory te nie mają więc żadnego bezwzględnie związku z „czopem Rusconi’ego” zarodków płazów, bowiem wykluczony jest zupełnie przy ich powstawaniu jakikolwiek bądź udział elementów natury entodermicznej.

„Nić osiowa”, lub odpowiadające jej „guzikowe” pączki ektodermy należą do zjawisk względnie dość rzadkich w embryogenii ptaków. Nie zdaje mi się, aby specjalne, określić się wy-

raźnie dające, zmiany w warunkach zewnętrznych rozwoju — miały wpływać na ich powstawanie. Chociaż bowiem Stefanow (loc. cit.) podkreśla wpływ stosowanego przez niego przerywania wylegania, wzgl. oziebania jaj — miałem sposobność przekonać się niejednokrotnie, zarówno na materyale moim własnym, jak na zarodkach zebranych w Pracowni Zoologicznej T. N. W. przez pannę W. Zarembiankę-Cielecką oraz p. H. Zagrodzińskiego, którzy znaleźli liczne przypadki „nici” i „pączków” ektodermicznych w warunkach normalnych wylegania i w różnych porach roku — że utwory te powstają najzupełniej samorzutnie, jednocześnie z licznymi zarodkami nie wykazującymi tej swoistej anomalii. Stwierdziłem, że zdarza się czasami, iż utwory te w pewnych porcyach jaj kurzych występują w odsetce uderzająco znacznej, kiedyindziej zaś do nadzwyczajnych należą rzadkości. Nie powinno to nas wprawdzie dziwić ze względu, że wogół „rozmieszczenie statystyczne”, o ile się tak wyrazić można, anomalij rozwojowych — nader dziwaczny ulega wahaniom, zgoła nie dającym się przewidzieć. Tak np. w całym moim materyale teratogenetycznym stwierdziłem procent wprost olbrzymi potworów platyneurycznych (17), natomiast bardzo mało omfalcefalów, podczas gdy Ét. Rabaud znajdował ilość nader znaczną tych ostatnich, nie miał zaś wcale stadyów wczesnych platyneuryi. Zgoła zaś niekiedy uderzająca bywa ilość, nawet tak rzadkich wogół, potworności podwójnych, których np. w ciągu paru miesięcy aż kilkanaście przypadków znalazł ostatnio p. H. Zagrodziński w Prac. Zoologicznej. Te oderwane dane wskazują nam, z jaką rezerwą winniśmy przyjmować wszelkie przypuszczenia co do domniemanego wpływu czynników zewnętrznych na powstanie tej lub owej anomalii rozwojowej... Zależność powstawania „nici osiowej” lub utworów z nią homologicznych od jakichbądź dających się określić wpływów zewnętrznych — wydaje mi się również, na razie przynajmniej, zgoła problematyczna.

* * *

Przechodzę obecnie do sprawy — teoretycznie najważniejszej — z n a c z e n i a m o r f o g e n e t y c z n e g o nici osiowej. Przekonaliśmy się, że — nie mówiąc już o hipotezie v. Baera co do stosunku tego utworu do powstawania struny grzbietowej —

najzupełniej jest pozbawione podstawy twierdzenie M. Duval'a o homologii „nići“ z „czopem“ Ruscione go i o entodermicznej jej przyrodzie. Z pomiędzy nowszych autorów, którzy sprawę tę raz jeszcze później poruszyli, wymienię tu H. Schauinsland'a (18). Przypisuje on utworowi temu pochodzenie mezo-dermiczne, pomimo to stosuje do niego nazwę „Dotterpropf“. W objaśnieniu do rysunku, przedstawiającego przekrój poprzeczny przez okolicę śródową brzody pierwotnej zarodka *Sula cyanops* (Tabl. XLIII, fig. 98) Schauinsland pisze:

„Die Entstehung des Mesoblast aus dem Ektoblast, welches sich seitlich von der Primitivrinne geradezu umbiegt und in das Mesoblast hineinwuchert, ist deutlich erkennbar.“

Aus der Mitte der Primitivrinne sieht man eine Zellenmasse (die nur als Mesoblast angesehen werden kann) emporquellen („Dotterpropf“). Dieser Vorgang, welcher sich an diesem Präparat im Verlauf des ganzen Primitivstreifens beobachten lässt, ist sehr wahrscheinlich gleichbedeutend mit dem Auftreten eines „Axenfadens“, wie ihn ältere Autoren (Dursy, Kupffer) im Grunde der Primitivrinne beschreiben.

Übrigens ist diese Erscheinung nicht völlig konstant. Am häufigsten sah ich solch' einen Dotterpropf in der Primitivrinne bei *Sula*-Embryonen, vermisste ihn aber auch bei anderen Vogelarten nicht ganz. Von zwei gleichaltrigen Embryonen kann der eine den Propf sehr deutlich zeigen, während er bei dem anderen fehlt. Ebenso ist oft die Bildung an einem Teil des Primitivstreifens deutlich sichtbar, während sie an einem anderen nicht vorhanden ist.

Es will mir scheinen, dass das Emporquellen jener mesodermalen Zellmassen immer die Begleiterscheinung einer ausnahmsweise starken Wucherung des Primitivstreifen - Ektoblast zur Bildung des mittleren Keimblattes ist; auch in dem vorliegenden Fall, bei welchem die Zellen derart eingestülpt werden, dass die Ektodermräinder des Streifens nach innen umbiegen und auseinanderweichen, trifft das zu“. (l. cit. str. 130).

Rzekomy „czop żółkowy“ na dnie brzody pierwotnej u *Sula* ma w przypadku Schauinsland'a wymiary dość nieznaczne i mało co się wznosi ponad dno brzody, o wargach zachylających się od dołu na boki. Na bardzo dokładnie wykonanym rysunku (l. cit. fig. 98) widać, że masa komórkowa, stanowiąca ów

„czop” uniezależnia się już od otaczających ją z boków skupień mezodermicznych. Podług samego Schauinsland'a jest ona pośrednio ektodermicznego pochodzenia, wszakże wyodrębnianie się jej zachodzi tu innymi nieco drogami, niż w większości podanych przemennie przypadków. Sądzę, że pewną modyfikację tego właśnie procesu — uniezależniania się od właściwych procesów morfogenetycznych, zachodzących we właściwem ognisku „gastrulacyjnym” („mezostomalnym”) — modyfikację niezwykle daleko posuniętą i stanowiącą wprost postać krańcową samego procesu — przedstawia przednia część brzozdy pierwotnej naszego zarodka z mikrofotogr. 11 i 12 Tabl. II. Właściwie mamy tam formy mieszane: wtórne wyodrębnianie się niezużytej do celów budowy zarodka nadmiernie wybujalej masy mezodermy — i pierwotne „wydzielanie się” wprost ektodermicznego materyalu, *in situ originali*. Mamy tu również, wskutek tego, poniekąd obraz „dwupiętrowego” tworzenia się masy obojętnej, wszakże w inny sposób, niż w przypadku, przedstawionym na mikrofotogr. 7, albowiem w tym przypadku ostatnim uderza nas pierwotna niezależność materyalu ściśle ektodermicznego (u góry) i mezodermicznego u dołu, chociaż w innym miejscu (mikrofotogr. 8 i 9) część obu tych mas może zmieszać się ze sobą ostatecznie w utwór pozornie jednolity.

Tam, gdzie boczne krawędzi brzozdy pierwotnej zaginiają się ku dołowi i symetrycznie nazewnątrz — rolę „czopa” czy „nici” grać może część odsłoniętej w ten sposób, poprzednio tu już wytworzonej mezodermy, która dzięki swemu położeniu środkowemu nie może być zużytkowana do zwykłych celów morfogenetycznych (por. mikrofotogr. 8 i 9 Tabl. II). Wszakże, jak to niejednokrotnie mieliśmy sposobność stwierdzić w toku pracy niniejszej — ten „mezodermiczny” sposób powstawania czopa nie tylko nie jest jedyny, ale nawet dość rzadki. Znacznie natomiast częściej „nic” osiowa”, lub jej zmodyfikowana postać — „guzikowatych” zgrubień — tworzy się wyłącznie kosztem ektodermy i to zawsze w pewnych, ściśle określonych warunkach morfogenezy.

Warunkami tymi są nadmierne miejscowe zgrubienia materyalu ektodermicznego — powstające wskutek znacznego bardzo rozrastania się na grubość bądź pochodnych samej ektodermy, bądź ekto-mezodermy. To ostatnie zachodzi w obrębie

brózdy pierwotnej, zaś sama tylko ektoderma może rozrastać się nadmiernie bądź w obrębie zginającej się dośrodkowo brózdy nerwowej, bądź płyty nerwowej rozpostartej, bądź wreszcie w po-zaneuralnych częściach warstwy ektodermicznej, nawet dalej od osiowych okolic zarodka leżących.

Widzieliśmy, że w razach takich występuje bardzo typowe wyodrębnianie się z łona nadmiernie zgrubiałego materyalu — takiej okolicy i takiej ilości tkanki zbędnej, po której wyzbyciu się okolica pozostająca przybiera wygląd normalny dla danego zawiązka embryonalnego w danem stadium rozwojowem.

Więc gdy w zarodku z mikrofotogr. 11 Tabl. II — masa proliferującej ekto-mezodermy w obrębie węzła Hensen'a tak wzmoła się na grubość, że przy tym nadmiarze umiejscowionym materyalu twórczego mowy być nie mogło o powstaniu wgłębiania brózdotwórczego w drodze zwykłej — bardzo głęboko do wnętrza tego materyalu sięgający proces wyeliminowania olbrzymiej grupy komórek z powierzchni, w miejscu rozgraniczania się dwu warg bocznych brózdy pierwotnej — zastępco doprowadził w wyniku końcowym do powstania brózdy o konfiguracji względnie normalnej dna wgłębiania i jego warg bocznych.... Ten sam proces w sposób wprost uderzający zachodzi też w przypadku, przedstawionym na mikrofotogr. 16, Tabl. II. Tutaj szczególne powstawanie wgłębiania brózdotwórczego, z doprowadzeniem jego zarysów do idealnie normalnych stosunków, napotykanych w brózdzie zwykłej, a zgoła odmienną powstających drogą, — odbywa się, jak to widzimy *ad oculos*, — przez masowe, jednoczesne wyodrębnienie się takiej właśnie ilości materyalu ektodermicznego, jaka koniecznie usunięta by być musiała, aby w miejscu przez nią zajętym powstać mogła normalna brózda.... Podkreślić należy fakt, że proces ten nie odbywa się powoli, stopniowo, lecz od razu, jakby planowo ogarniając taką właśnie okolicę, jaka dla otrzymania normalnej konfiguracji dna tworzącej się w ten sposób brózdy zgórzy poniekąd wyznaczona zostaje.... I ilość i ułożenie całości komórek, przeznaczonych do wydalenia — są tu więc jakby naraz określone i „predestynowane“ do wyodrębnienia z łona pierwotnie jednorodnego skupienia ekto-mezodermicznego.

W całym tym, dość dziwaczny, a wybitnie celowym procesie, uderza nas typowy charakter regulacyjny. Bezładny, nadmierny rozkład proliferacyjny ektodermy doprowadza z początku do powstania warstwy zbyt grubej, która w swej postaci pierwotnej nie jest zdolna do zagęcia się brózdotwórczego w zwykłym jego przebiegu. Gdy zaś zachodzi potrzeba — bez względu na to, czy nawet morfogenetycznie naogół w danem miejscu¹⁾ bezwzględnie usprawiedliwiona — utworzenia wgłębenia brózdy, to ostatnie powstaje kosztem odmiennego niż zwykły, a przecież ściśle z nim **ekwifinalnego** procesu, w którym rolę zasadniczą odgrywa *wyeliminowanie materyalu z a w a d z a j a c e g o do urzeczywistnienia się* formy pożądanej danego zawiązka....

Dziwnie uderzające jest podobieństwo opisanego tu przebiegu powstawania wgłębień brózdotwórczych drogą wyodrębniania „nici osiowej” — do opisanych przed czasem niedawnym przemnie (17) zjawisk, zachodzących w kształtowaniu się mózgowia i rdzenia potworów platyneurycznych.

W układzie nerwowym ośrodkowym platyneurów — teratogenetyczny proces pierwotny, charakteryzujący sam typ zasadniczy tej anomalii i polegający przedewszystkiem na wybitnie nadmiernym rozrastaniu się na szerokość wszystkich części składowych zarodka — doprowadza do utworzenia się olbrzymiej, na płask rozrośniętej płyty nerwowej, rozpościerającej się szeroko po obu stronach struny grzbietowej. O zamknięciu się takiej płyty w cewkę rdzeniową drogą zwykłą — mowy w takich razach być nie może. Wszakże powstawanie światła — w wielokrotnych najczęściej, rozdzielonych schistopojętycznie (Ét. Rabaud), — zawiązkach zamkniętego rdzenia urzeczywistnia się w drodze dość ciekawych regulacji, **ekwifinalnych** z procedami zwykłego zamknięcia się cewki. Mianowicie zachodzi tu bądź rozsuwanie się komórek masy nerwowej drogą podobną do normalnego tworzenia się światła rdzenia np. u zarodków *Teleostei*, bądź wyodrębnianie „klinowate” części zbędnego materyalu tworzącego na grzbietowej powierzchni płyty nerwowej, bądź wreszcie

¹⁾ Mam tu na myśli okoliczność, że czasami powstanie brózdy w obrębie np. smugi pierwotnej nie jest konieczne dla dalszej roli morfogenetycznej danego zawiązka. Zupełnie bowiem normalne zarodki powstają przy brózdrze nader płaskiej.

wyodrębnianie specjalnego obojętnego „trzpienia” wewnętrz masy nerwowej, którego komórki, tak samo jak elementy wydzielonych utworów „klinowatych”, skazane są następnie na zwyrodnienie i rozpad.

Zarówno wyodrębnianie się „klinów” ektodermy nerwowej z powierzchni, jak i tworzenie się „trzpieniów” izolowanych wewnątrz masy zawiązka rdzenia — występuje, oczywiście, w okresach, w których dzięki nieustającej proliferacji elementów płyty nerwowej platyneurycznej, zachodzi nader znaczny, wybitnie przekraczający normę zwykłą — rozrost tej płyty na grubość, t. j. w kierunku grzbietowo-brzusznym. O ile wogóle procesy regulacyjne występują tu wcześniej, t. j. wówczas, gdy grubość takiej płyty jeszcze nie przekracza swych wymiarów normalnych — sam przebieg tych procesów jest bardziej zbliżony do zwykłej drogi morfogenetycznej, a mianowicie odbywa się przez częściowe zamykanie się pewnych okolic płyty — w cewkę, lub liczniejsze obok siebie ułożone utwory cewkowe.

Wyodrębnianie się klinowatych skupień ektodermicznych, przebiegających wzduż okolicy grzbietowej płyty platyneurycznej prowadzi bądź bezpośrednio do powstania w miejscu ich „wydzielenia” — rynienki nerwowej o zarysach i wymiarach mniej lub więcej zbliżonych do normalnych, bądź ułatwia pośrednio zamknięcie się następne krawędzi powstającej w ten sposób brzopy. W każdym razie i tutaj zostaje zawsze usuwana taka ilość substancji zbędnej, oraz w takich zarysach — jakie są konieczne dla uformowania brzopy rdzeniowej, — ew. następnie cewki o rozmiarach bądź normalnych, bądź, w pewnych razach, mniejszych od normalnych.

Homologia z procesami, zachodzącymi podczas wytwarzania się utworów poronionych o typie „nici osiowej” jest tu wprost uderzająca! Aczkoliek, o ile chodzi specjalnie o „nicę osiową” — utwór ten przedstawia zgoła podległe znaczenie morfologiczne, ze względu na charakter prowizoryczny, przemijający, samej smugi i brzopy pierwotnej — niemniej przeto stanowi on przykład zupełnie swoistych dróg regulacyjnych, dążących do umożliwienia powstania zagębszenia brzodotwórczego w przypadkach, gdy to ostatnie zostaje utrudnione przez nadmierną proliferację materiału, którego kosztem zagębszenie takie ma się utworzyć. Względna rzadkość spostrzegania „nici osiowej” lub homologicz-

nych z nią utworów „guzikowatych“ może być, mojem zdaniem, wytłomaczona przez zbieg dwu okoliczności następujących. Po pierwsze, w bardzo wielu przypadkach, w zarodkach skądiną najzupełniej normalnych, wgłębienie brózdy pierwotnej bywa bardzo płytke, ledwie się zaznaczając na powierzchni smugi, a czasem występując jedynie w jej okolicy głowowej. Wobec tego można przypuszczać, że samo zjawienie się tej brózdy w jej typowej postaci nie jest bynajmniej *conditio sine qua non* normalnej morfogenezy, a wskutek tego w brózdach płytko zarysowanych nie zachodzi potrzeba konieczna ich pogłębienia kosztem bądź co bądź zawiłego procesu regulacyjnego wyodrębniania „nici osiowej“. Powtóre, potrzeba ta staje się względnie widoczna — jedynie w przypadkach anormalnie wzmożonej proliferacji materyalu ektomesodermicznego smugi pierwotnej, zaś anomalie smugi tego typu nie należą do nader częstych. W moim, bardzo obfitym, materyale zarodków ptasich w stadyach smug i brózd pierwotnych napotykałem niekiedy przypadki nader ciekawe dziwnie energetycznego rozrostu tych utworów na grubość, niekiedy dochodzącego niezwykłych rozmiarów, wszakże przypadki te są raczej dość rzadkie i naogół bynajmniej nie częstsze, niż przypadki zjawiania się „nici osiowej“.

Wobec powyższego uprawnia się nasze twierdzenie, że nici osiowa jest utworem występującym w smugach pierwotnych anormalnie zgrubiałych — jako objaw regulacji procesu brózdotwórczego, utrudnionego wskutek nadmiernego nagromadzenia się materyalu komórkowego na stroenie brzusznej smugi.

Pochodzenie wszakże „nici osiowej“ może być dwojakie. W większości przypadków powstaje ona w drodze eliminacji *in situ* części materyalu czysto ektodermicznego pochodzenia. Wszakże niekiedy ma ono i charakter właściwie mezodermiczny, a mianowicie w przypadkach takich, jak podany przez Schauinsland'a w *Sula cyanops*. W razach takich i sam charakter brózdy pierwotnej jest nieco odmienny. A mianowicie, zamiast względnie głębokiego wgłębienia brózdotwórczego, jakie zazwyczaj obserwujemy w zarodkach ptaków — krawędzie (wargi) brózdy zginają się tu nader silnie ku dołowi, a następnie na zewnątrz, przyczem część materyalu mezodermicznego, która się znalazła w obrębie pierwotnego dna takiej mocno pogłębionej brózdy pozostaje jakby

neutralną. Przebieg całego tego procesu należałoby sobie przedstawić w sposób następujący. Smuga pierwotna, dość czynnie proliferująca od swej strony brzusznej elementy ektomezodermiczne (wszakże nawet jeszcze w obrębie skali normalnej)aczyna się przekształcać w brózdę nader głęboką, której dno zagina się na prawo i na lewo, przedłużając się w mezodermę boczną. Że wszakże owo rozdzielenie się na boki warg dna brózdy zostało poprzedzone przez dość znaczne nagromadzenie się masy mezodermicznej w linii środkowej smugi—przeto znaczna część tej masy nie może już być wcielona w obręb obu warg, a to zarówno dzięki swemu ściśle środkowemu położeniu, jako też i temu, że czynną rolę w całym tym procesie grają właściwie warstwy dna brózdy ektodermicznego charakteru. Wobec tego skupienie środkowe mezodermy, nie ogarnięte przez proces brózdotwórczy, idący daleko i symetrycznie nazewnątrz — zostaje pozbawione łączności morfogenetycznej z pozostałymi utworami ektomezodermicznymi całego danego ogniska rozwojowego. Jak widzimy, podobne niezużytkowanie okolicy obojętnej dla celów morfogenetycznych — staje się punktem wyjścia dla dalszego zwyrodnienia i rozpadu elementów, taką okolicę zasadniczą stanowiących. Zdaje mi się, że mamy prawo do upatrywania w obu opisanych wyżej zjawiskach: „wyodrębniania się” zasadniczej dla utworzenia brózdy okolicy ektodermy, oraz „pozostawania się” nieczynnej mezodermy, odsłoniętej na dnie brózdy przez zaginające się u dołu nazewnątrz jej wargi ektodermiczne — przejawów, należących do kategorii regulacji ekwifinalnych. W danym razie uderza nas wspólna w obu tych zjawiskach, acz zgoła odmiennemi drogami osiągana, zasada: „poświęcania” pewnej części (niekiedy o dość znaczących rozmiarach) materyalu zarodkowego, nagromadzonego w drodze poprzednio odbywającej się tu nadmiernej a bezładnej proliferacji w obrębie danego ogniska twórczego. Szczególnie ciekawe jest to ze względu na tak bardzo wcześnie występowanie regulacji zaburzeń, powstających skutkiem anormalnego rozwoju pierwotnego ośrodka twórczego w najpierwszych zawiązkach osiowych części zarodka. Zdaje mi się, na podstawie moich obserwacji nad anomaliami smugi pierwotnej, że ta ostatnia, przedstawiając w zasadzie pierwszy objaw umiejscowionych ściśle procesów zarodkotwórczych — zdra-

dziać może niekiedy tendencję do przesadnego rozmnażania się stanowiących ją elementów. Czasami nawet owo nadmierne dzielenie się komórek tarczki zarodkowej, staje się coraz bardziej bezładnem — ogarnia cały obszar tej tarczki (19) i wówczas istotne procesy morfogenetyczne ulegają zboczeniu ostatecznemu, tracąc już zdolność wytwarzania samego ciała zarodka, a natomiast przekształcają całą tarczkę w kompleks „zdezoryentowanie“ (Ét. Rabb a u d) zgrubiałej masy ekto-mezodermicznej. W razie wszakże gdy ów proces anormalny jedynie do składników samej smugi pierwotnej się ogranicza — wówczas, jak widzimy, pomimo zgrubień nadmiernych tej smugi, możliwe są skuteczne regulacje, w wyniku swym ostatecznym mogące jednak doprowadzić do punktu, od którego dalsza morfogeneza normalna jest przecież jeszcze możliwa... Drogą „poświęcenia“ znacznej czasami ilości niepotrzebnie przedtem wyprodukowanych elementów — ustala się jakby ponownie typ normalny rozwoju, nawet w zastosowaniu do pozornie, jakby się zdawało, nieistotnych utworów, jak np. wgłębienie podłużne brózdy pierwotnej.

Pomimo, jakieśmy to już wskazali, prowizorycznego tej brózdy znaczenia, już sam fakt wtórnego jej powstawania w przypadkach anormalnych, utrudniających jej tworzenie się drogą zwykłą — winien nasunąć nam myśl, że ma ona jednak i pewne znaczenie morfogenetyczne głębsze. Trudno bowiem byłoby zrozumieć, dlaczego utwór przemijający, jak brózda, powstawać musi nawet w drodze złożonych procesów regulacyjnych, bądź co bądź połączonych z niezbędną w danym razie zagładą całego, czasami nawet dość znacznego, kompleksu komórkowego. Otóż zdaje mi się, że znaczenie właściwe brózdy pierwotnej da się odczytać właściwie w obrazach, podobnych do podanego przez Schauinslanda u *Sula*, a które sam spotykałem np. względnie dość często w zarodkach gawrona (*Trypanocorax frugilegus* L.). W naszych zarodkach anormalnych widzimy też samo zjawisko na mikrofotogramach 8 i 9 Tabl. II¹⁾. Charakterystyczne zginanie się obu połówek dna brózdy ku dwu stronom zewnętrznym tarczki zarodkowej świadczyć się tu zdaje o oryentowaniu się produktów proliferacji ekto-mezodermicznej, t. j. mas mezodermy metastomalnej — w kierunkach symetrycznie odśrodko-

¹⁾ Por. również mikrofotogr. 43, Tabl. V.

w y c h. Otóż takiemu zoryentowaniu mas mezodermicznych odpowiada wgłębienie brózdotwórcze na stronie grzbietowej smugi pierwotnej, od takiego bowiem wgłębienia zależy linia rozdzięlała materiału mezodermicznego, przedtem wspólnego w fazach wczesnych. Gdyby bowiem mezoderma oddzielała się od jednolitej, płaskiej powierzchni dolnej smugi pierwotnej — przewidywać by tu należało raczej nadmierne skupianie się jej elementów w okolicy środkowej, pod samym przebiegiem smugi, czemu poniekąd jakby zapobiega wgłębienie brózdotwórcze, jako utwór determinujący rozdział mezodermy na boki....

Jak widzieliśmy, wgłębienie brózdotwórcze osiągane bywa w drodze eliminacji „nici osiowej“ z powierzchni ektodermy w przypadkach znacznego nagromadzenia się masy ekto-mezodermicznej. Sam fakt takiego anormalnego skupiania się mezodermy w obrębie smugi pierwotnej świadczyć też może, że bez utworzenia się brózdy materiał mezodermiczny jest zderyntowany, a jego rozdział na boki zależy od kierunku, nadawanego dopiero przez brózdę całą jego masie....

Sądzę, że gdyby nawet uwagi powyższe nie wyczerpywały ostatecznie sprawy znaczenia morfogenetycznego brózdy pierwotnej — winne być one brane pod uwagę przy ocenie roli tego „prowizorycznego“ utworu, tak stale występującego w rozwoju ptaków i ssaków, a nawet i gadów — u tych ostatnich w postaci „brózdy metastomalnej“.

Równolegle do „eliminacji“ zbywających okolic nadmiernie wytworzzonego w miejscu niewłaściwem materiału twórczego, której wynikiem jest wytworzenie się „nici osiowej“ na stronie grzbietowej zarodka — zachodzić może i inny jeszcze proces, również natury regulacyjnej, a w dodatku znowu w sposób od poprzednich o d m i e n n y, zdążający do doprowadzenia do normalnej wielkości i normalnych zarysów — zawiązka zniekształconego potwornie wskutek nadprogramowej proliferacji miejscowej. Proces taki zachodzi, w sposób niezmiernie charakterystyczny, w obrębie anormalnego „węzła“ ekto-mezodermicznego w części głowowej brózdy pierwotnej (por. wyżej: str. 20, 23 — 25) naszego zarodka z mikrot. 3 i 4 Tabl. I. Widzimy tu, że w obrębie nad-

miernie na grubość rozrośniętego węzła Hensen'a, o wgłębienniu bródzotwórczem od góry nader słabo wyrażonem, i słabo też zaznaczonej proliferacji mezodermy w kierunku obwodowym — cała masa ekto-mezodermiczna uległa bardzo wyraźnemu rozszczepieniu w płaszczyźnie poziomej, którego skutkiem oddzieliła się masa górną o cechach brzody pierwotnej i wymiarach względnie normalnych — od wyodrębnionej w ten sposób jej części dolnej, zbędnej dla konfiguracji zwykłej zawiązka, od masy mezodermicznej, sterczącej ku stronie brzusznej i aż wyginającej w tem miejscu pasmo entodermy żółkowej ku dołowi. Jak zaznaczyliśmy wyżej, zarys normalny i wybitnie wyrażona granica dolna wyregulowanej w ten sposób (mikrof. 6 Tabl. I) właściwej smugi (już prawie brzody) — świadczy dowodnie, że nie chodzi tu o żaden artefakt, przyczem w szczelinie odgraniczającej obie te masy o charakterze mezodermicznym zjawiają się elementy wyrodniejące — typowe objawy rozszczepienia się dwu mas, na których pograniczu część komórek „neutralnych” zazwyczaj skazana jest na obumarcie....

Pozwolę tu sobie zwrócić również uwagę na nader uderzającą analogię, jaka zachodzi pomiędzy takim wyzbywaniem się w obrębie smugi pierwotnej anormalnej — nadmiaru masy mezodermicznej od strony brzusznej, a „rozszczepianiem się piętrowem” opisanem przemennie w niektórych postaciach anormalnego rozrostu płyty nerwowej u potworów platyneurycznych (17, str. 20—24, Tabl. I—II; mikrofotogr. 8 i 9). Gdy w potworach tej kategorii grubość płyty platyneurycznej zbyt znacznie przenosić zaczyna odpowiednie wymiary zwykłego zawiązka nerwowego — zachodzi wewnętrz takiej płyty rozszczepienie w kierunku poziomym, doprowadzające do powstania dwu płyt samodzielnych, ułożonych jedna nad drugą.... Otóż widzimy, że proces jak-najściśniej tej samej kategorii zachodzi i w obrębie materyalu komórkowego anormalnie zgrubiałej w kierunku grzbietowo-brzusznym smugi pierwotnej! Podkreślając raz jeszcze tak wybitny charakter regulacyjny podobnego typu procesów rozwojowych, winienem zaznaczyć tutaj ponownie — podnoszony już przemennie parokrotnie w moich pracach poprzednich fakt, że występująca w tej formie regulacja dowodzić się zdaje istnienia jakieś zasady rozwojowej powszechniej, polegającej na tem, że: **wielkość absolutna danego zawiązka embryo-**

nalnego, bez względu na jego charakter i wartość morfogenetyczną — nie może na danym przekroju poprzecznym przekroczyć swych rozmiarów normalnych.

Stwierdziliśmy dotychczas zjawisko „eliminacji tkanki zbędnej z powierzchni” — dla uzyskania względnie normalnej konfiguracji i wymiarów — w obrębie dwu zawiązków tak różnego charakteru rozwojowego, jak brózda pierwotna i rynienka nerwowa. Ten sam proces występować może wszakże i w obrębie ektodermy obwodowej (pozaneuralnej i pozagastralnej), jak o tem świadczą nasze mikrofotogramy 10 i 13 Tabl. II. Musimy wobec tego podkreślić powszechność tego zjawiska, jako jednego ze sposobów regulacyjnych dość, jak widzimy, rozpowszechnionych. O ile sądzić mogę na podstawie moich własnych materiałów — eliminacja taka nie zachodzi już zazwyczaj w stadyach, następujących po okresach 3 — 4 dni rozwoju zarodków kurczęcia. Uważałbym wszakże za nader pożądane sprawdzenie obserwacyi powyższej, teoretyczne bowiem nic nie stoi na przeszkodzie odbywaniu się regulacyj podobnych i w stadyach późniejszych.

Nie mając bynajmniej zamiaru wkracać w obcą mi dziedzinę patologii, pozwoliłbym sobie wszakże zwrócić uwagę, że rozpadające się produkty opisanych przezemnie przebiegów regulacyjnych mogą pozostawać w obrębie niektórych ważnych narządów zarodka, np. w świetle kanału rdzenia. Czy obecność tam znekrotyzowanych utworów podobnych nie może stać się w następstwie źródłem procesów o charakterze chorobowym, występujących w okresach po-zarodkowych, może nawet i dość późnych? . . .

II. „Czop metastomalny“ zarodków gadów.

Sprawa t. zw. „czopa żółtkowego“, lub właściwie „czopa metastomalnego“ w rozwoju zarodków gadów — jako rzekomego homologu „czopa Rusconiego“ płazów, przedstawia się w sposób bodaj jeszcze bardziej zawiły, a raczej powikłany przez licznych autorów, zazwyczaj dorywczo podnoszących sprawę tego utworu — aniżeli zagadnienie o znaczeniu „nici osiowej“ u ptaków. Jest to tem ciekawsze, że w embryologii *Reptilia* „czop żółtkowy“ jest utworem, występującym stale i zawsze, aczkolwiek jego wielkość nader znacznym ulega wahaniom w obrębie zarodków tego samego gatunku, a nawet tego samego „stadyum“ rozwojowego. Pozatem utwór ten, aczkolwiek zazwyczaj w jednakowej u zarodków ogółu gadów zjawiający się postaci — niekiedy przybiera charakter dość dziwny, szczególnie ze względu na miejsce i okresy jego ukazywania się, co znowu otwierało pole szerokie do nader rozbieżnego traktowania sprawy jego pochodzenia, losów dalszych, roli morfogenetycznej i znaczenia morfologicznego.

Mojem zdaniem — na rozbieżność zapatrywań co do roli „czopa“ u zarodków gadów, o ile sądzić mogę na podstawie rozbioru dostępnej mi literatury — wpływ decydujący miały przedewszystkiem różnice poglądów co do istoty samej procesu „gastrulacyjnego“ w tej klasie kręgowców. W mierze jeszcze głębszej, aniżeli w zastosowaniu do embryogenii ptaków odbiły się tu dwa zasadniczo rozbieżne punkty widzenia: tendencja do sprowadzania za wszelką cenę przejawów gastrulacji u *Reptilia*, i wogóle u owodniowców, do znanego, a dość jednolitego schematu tworzenia się gastruli u *Anamnia*, oraz z drugiej strony

uprawniona obecnie, jak mi się zdaje, przez fakty dość oczywiste — rezygnacja z tendencji podobnych, polegająca na uznaniu znaczenia wprost rzucającego się w oczy zjawiska, że t. zw. „gastrulacya” u owodniowców ma za swe ognisko jedynie — okolice centralne blastodermy, a w szczególności środek pola przezroczystego, i że powstające tam utwory, nie mając nic wspólnego z jakimkolwiek procesami, zachodzącymi na obwoźnie bądź blastodermy samej, bądź w końcu tylnym *areae pellucidae*, — mają ektodermę pierwotną za swój punkt wyjścia główny, o ile nie wprost jedyny. Znaczne pogmatwanie pojęć, jakie na każdym niemal kroku stwierdzić musimy w całej, tak obszernej, literaturze dotyczącej poruszonych tu spraw — wypłynęło przedewszystkiem z teorią Will'a o t. zw. „pływce pierwotnej” („Primitivplatte”, „plaque primitive”). Teoria ta, najdłużej z pomiedzy innych sobie pokrewnych utrzymująca się w literaturze, i obecnie nawet jeszcze wywierająca swój wpływ dość znaczny — ma swe źródło w dążeniu do sprowadzenia schematu procesów gastrulacji u owodniowców wogóle, a u gadów w szczególności, — do typu *Selachii-Amphibia*. Sens jej właściwy polega na doszukiwaniu się ogniska gastrulacyjnego na pograniczu mikro- i makromerów, na umiejscowieniu wpuklenia gastruli wyłącznie w pasie stykania się bezpośredniego elementów poniekąd predestynowanych (ze względu na ich charakter histologiczny, a przedewszystkiem małą zawartość żółtka) do utworzenia ektodermy — z elementami o cechach żółtkowych, t. j. materiałem *par excellence* entodermicznym... Gdy u *Sauropsida* takiego „pasa pogranicznego” nie dało się wyśledzić w tylnej zewnętrznej krawędzi blastodermy, gdy fakt centralnie odbywającej się tu „gastrulacyi” stał się zbyt oczywisty — celem wszystkich wysiłków w kierunku Will'owskim stało się doszukiwanie się w obrębie *areae pellucidae* — okolicy, która mogłaby odpowiedzieć cechom owej „Grenzzone” Göttego. Will i jego zwolennicy właśnie w „pływce pierwotnej” gadów (a także w smudze pierwotnej ptaków) upatrywali, i, poniekąd, starają się upatrywać jeszcze dotychczas — miejsca, w których *ab origine* nie zachodzi zróżnicowanie składników blastodermy na ektodermę pierwotną i entodermę żółtkową. W myśl teorii o „pływce pierwotnej” — miał to być utwór szczególny, specjalnie zachowujący w obrębie całego

środka blastodermy różnicującego się na dwie warstwy odrębne— pierwotną łączność warstw, już wówczas w reszcie *areae pellucidae* wzajem od siebie wyodrębnionych, t. j. ektodermy pierwotnej i entodermy żółtkowej („paradermy“). Utwór ten, zachowujący najpierwotniejsze stosunki zarodkowe, miał powstawać, a właściwie mówiąc — przechowywać się w okolicy, położonej ku tyłowi tarczki zarodkowej („Embryonalschild“, „écusson embryonnaire“) i od tarczki tej rzekomo zupełnie miał być niezależny. Pogląd ten powstał zarówno na podstawie niektórych, zgoła oderwanych i nie mogących być uogólnionemi obserwacji, jak też i dzięki oczywistej trudności jaką nastręcza niewątpliwie ektodermiczna przyroda samej tarczki zarodkowej, w której obrębie, naturalnie, na „pływce“ bądź czysto entodermiczną, bądź też natury mieszanej — miejsca być wogóle nie może. W jednej z moich prac poprzednich (20) zwróciłem uwagę na to, że pogląd Will'a przez jednego tylko Todara (21, 22) został doprowadzony do kresu swego logicznego rozwinięcia, w którym zarówno charakter samej „pływki pierwotnej“, jak znaczenie utworu, odpowiadającego rzekomo u gadów — „czopowi“ Rusconi'ego, wreszcie zostały określone w sposób jasny, nie pozostawiający pola do niedomówień i niejasności. A mianowicie Todaro, wychodząc z założenia, że „pływka pierwotna“ w sensie Will'a zawiera w sobie elementy właściwie wyłącznie entodermiczne, mające w następstwie uledz inwaginacji gastrulacyjnej, i że w jej obrębie entoderma występuje wprost na powierzchnię blastodermy, — zwraca uwagę, że Will nie podaje tłumaczenia tego dziwnego zjawiska obnażenia entodermy od góry... Na podstawie swoich spostrzeżeń nad tworzeniem się listków zarodkowych u *Seps chalcides* (*Chalcides lineatus*) — Todaro utrzymuje, że w rozwoju tej jaszczurki występuje degeneracja i zanikanie elementów ektodermy, pokrywającej entodermiczne skupienie komórkowe w obrębie płynki pierwotnej — i dopiero dzięki takiemu wtórnemu procesowi owo skupienie entodermiczne bezpośrednio znajduje się na jednym poziomie z ektodermą tarczki zarodkowej, — na powierzchni zarodka. Płytki pierwotne — nawet przed inwaginacją prostomy — odpowiadają blastoporowi, którego wargi przedstawione są przez okolicę wtórnego zrosnięcia się uwolnionych krawędzi ektodermy — z entodermicznym materiałem płynki ...

Moje własne spostrzeżenia, wykonane nad tym samym materiałem, t. j. nad zarodkami *Chalcides lineatus* Leuck. (20, str. 67—69) wykazały całą bezpodstawnosć twierdzenia Toda r'a co do rzekomego zaniku ektodermy w obrębie płytka pierwotnej i stwierdziły, że płytka ta, zarówno jak i cała reszta tarczki zarodkowej, jest wyłącznie ektodermicznego pochodzenia: o jakichkolwiek procesach umiejscowionego zwyrodnienia ektodermy nie może tu wprost być mowy. Rzekomo entodermiczne utkanie „płytki pierwotnej“ (a właściwie „płytki gastrulacyjnej“ lub raczej — „mezostomalnej“) jest wynikiem nader ożywionej i dość ściśle zlokalizowanej proliferacji elementów ektodermicznych w okolicy tylnej tarczki zarodkowej, tworzących masę wspólną ekto-mezodermy.

Jak wiadomo, w obrębie płytka gastrulacyjnej, przeważnie bliżej jej okolicy głowowej — odbywa się tworzenie się prostomy, czyli t. zw. właściwego wpuklenia „gastrulacyjnego“. Część płytka, położona ku tyłowi od kieszeni prostomy stanowi właśnie materiał, z którego pewnej okolicy powstaje w następstwie „czop metastomalny“, zwany też „czopem żółtkowym“ — „Dotterpropf“ autorów, „Metastompropf“ Ballowitz'a. Właściwa przyroda „czopa metastomalnego“ określona być więc winna przedewszystkiem na podstawie stwierdzenia właściwej istoty okolicy tylnej (pozaprostomalnej) samej płytka „gastrulacyjnej“.

Zgodnie z dawniejszymi badaniami Mironowa (23) nad powstawaniem płytka gastrulacyjnej u *Lacerta agilis* i *Tropidonotus natrix* — ogólnie innych spostrzeżeń nad genezą tego utworu u *Chalcides lineatus*, *Lacerta ocellata* i *Lacerta muralis* — stwierdza niewątpliwie ektodermiczną przyrodę całej płytka, a więc *eo ipso* — i jej okolicy, położonej ku tyłowi od prostomy. Szczególnie wyraźnie zaznacza się czysto ektodermiczny charakter tego utworu u zarodków *Lacerta ocellata*, u których płytka gastrulacyjna przybiera niezwykłą dla ogółu gadów postać typowej smugi pierwotnej, podobnej najzupełniej do takiejże smugi u ptaków i ssaków, a co miałem sposobność wykazać w r. 1903 i 1905 (24, 25). Wzdłuż całego przebiegu smugi pierwotnej u *Lacerta ocellata* stwierdzić można jej charakter typowo i zasadniczo ektodermiczny: gdy więc w jej okolicy przedniej nastąpi zwykłe dla gastruli gadów — wyciągnięte wprostek wpuklenie prostomy, cała pozostała ku tyłowi od prostomy

okolica smugi pierwotnej — na znacznie większej przestrzeni niż u innych gadów zdradza charakterystyczną, ekto-mezodermiczną budowę, co stoi w sprzeczności wyraźnej z nazwą „Endodermmassiv'u“, jaką niektórzy autorowie, a ostatnio A. Greil (26) — nadają całej okolicy wargi tylnej prostomy.

Punktem wyjścia dla wszystkich naszych rozważań o znaczeniu morfologicznem „czopa metastomalnego“ jest właśnie ów fakt niezaprzeczenie ektodermicznego pochodzenia i ekto-mezodermicznej budowy całej płytki gastrulacyjnej, a więc, w okresach po-gastrulacyjnych, i jej części poza-prostomalnej, z której powstaje sam „czop“. Fakt ten, stwierdzony przezemnie na całym szeregu różnych gatunków gadów, stoi wszakże w sprzeczności jaskrawej z zapatrywaniami licznych autorów na przyrodę „czopa“, w którym wciąż starają się oni upatrywać homologa „czopa żółtkowego“ zarodków *Amphibia*.

Nie mając zamiaru podawać tu wyczerpującej analizy wszystkich, tak licznych prac, w których poruszana była sprawa „czopa żółtkowego“ u *Reptilia* — pozwolę sobie wszakże zatrzymać się nad najważniejszemi z pomiędzy nich.

Pierwszy bodaj uwagę na ten utwór zwrócił w r. 1882 Kupffer (27). Opisuje on u *Lacerta agilis* początek czopa, jako pochodną wargi tylnej prostomy: „Am hinteren Ende beginnt die Umschliessung des Urmundes durch die Medullarplatten die Verengerung desselben schreitet fort und der Zapfen, z, zeigt sich nach wie vor von der hinteren Urmundlippe ausgehend“ (l. cit. str. 10, Tabl. I, fig. 2 i 3). Tenże autor podaje kilka postaci wahanych indywidualnych w zarysach zewnętrznych prostomy u *Coluber Aesculapii*, przyczem w dwu przypadkach (Tabl. IV, fig. 40 f i g) zaznacza rozdrojenie podłużne wargi tylnej, przekształcającej się już w „czop“: „Abgesehen von einigen Unregelmässigkeiten, wie Kerben in der vorderen Urmundlippe, ist namentlich ein Umstand daran bemerkenswerth, die beiden, schliesslich ganz symmetrisch ausgebildeten Wülste an der hinteren Urmundlippe, oder die Zwillinszapfen, zz, wie ich sie bezeichnen will. Der einfache Zapfen, der an dem Ei von La-

certa agilis so ausgeprägt hervortrat, Fig. 2 u. 3, ist also keineswegs eine allgemeine Erscheinung an den Reptilieneiern“.

„Das deutliche Hervortreten der Zwillingszapfen fällt mit der beginnenden Schliessung des Urmundes zusammen. Die Furche zwischen den Zwillingszapfen zeigt sich bisweilen am hinteren Ende erweitert, ehe dieselbe sich schliesst. Diese Verhältnisse erfordern noch eine speciellere Untersuchung, als es bei dieser Gelegenheit ausgeführt worden ist“. (Ibidem, str. 13 — 14).

Do poruszonej przez Kupffer'a sprawy pierwotnego podwojenia „czopa“ powrócimy jeszcze w toku tej pracy, przy sposobności podobnych zupełnie przypadków w zarodkach *Lacerta ocellata*.

Sprawa homologii „czopa“ u gadów z „czopem Rusconi'ego u *Amphibia*¹⁾“ wyłoniła się naprawdę ze znanej pracy O. Hertwiga (2, 1883). Zupełnie jednak wyraźnie tę rzekomą, naszem zdaniem, homologię podkreślili podówczas — dopiero Mitsukuri i Ishikawa (1886 — p. niżej). W tym samym czasie Strahl (28) podał kilka przypadków „czopa“ na przekrojach przez zarodki *Lacerta agilis* (l. cit. Tabl. 3, 4, 5), nie zatrzymał się wszakże bliżej nad znaczeniem tego utworu.

Pierwi Mitsukuri i Ishikawa (29) poświęcili sprawie „czopa“ („yolk-plug“) w rozwoju żółwia *Trionyx japonicus* — uwagę specjalną, wypowiadając się w sposób stanowczy za zupełną jego homologią z „czopem Rusconi'ego“. Oznaczają oni nazwą „yolk-plug“ — już wargę tylną prostomy, twierdząc, że „This area we consider to be the remnant of the yolk-plug of Rusconi found in the Amphibian embryos. This will become clear in the later stages“. (l. cit., str. 21). Następnie ciż autorowie zwróciли pierwi uwagę na różnicę budowy „czopa“ — i ektodermy warg prostomy: „The considerable space between the two lateral lips of the blastopore ist filled almost entirely by a plug (yk. p.) of considerable size, which projects upwards from the axial mass of cells as far as the level of the general surface of the embryo. The difference between the ectoblast and this plug is at once unmistakeable and striking. While the cells in the ectoblast are columnar and always arranged perpendicularly to the surface, the cells in the

¹⁾ Zwanego też niekiedy „czopem Ecker'a“.

plug are polygonal and without any definite arrangement" (ibid., str. 28).

Will w jednej z pierwszych prac swoich nad rozwojem gekkona (*Platydactylus mauritanicus*, (30, str. 598) pisze: „Der anfangs kreisrunde Blastoporus wird zunächst durch jene Zellenmasse, welche ich dem Dotterpropfe der Amphibien verglichen habe, teilweise verstopft“.

Mehnert nazywa „czop“ u żółwia *Emys lutaria-taurica* — „Caudalknot“: „Querschnitte durch den Caudalknoten der Emys l. t. lassen erkennen, dass derselbe ein Derivat der unteren Urdarmwand (resp. des Primitivknotens) und des eigentlichen Primitivstreifens (hintere Urmundlippe) ist. Die Zellen des Caudalknotens quellen anfänglich aus dem offenen Prostoma heraus und zeigen auf Querschnitten eine völlige Uebereinstimmung mit denjenigen Bildern, welche von dem Dotterpropfe der Amphibien schon seit langer Zeit bekannt ist“ (31, str. 423).

„Schon relativ früh erlangt der anfänglich aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Caudalknoten ein complicirtes Gefüge. Sehr bald nachdem der Caudalknoten mit einer Spalte in die zwischen den beiden Medullarfalten frei bleibende Medullarfurche einzugreifen beginnt, erkennt man auf Querschnitten in der Achse des Caudalknotens ein relativ scharf abgegrenztes, concentrisch angeordnetes Zellennetz (Fig. 32. ax.)“ (ibidem — str. 424).

Na fig. 32 pracy Mehnerta czop „żółtkowy“ spoczywa na powierzchni brzody metastomalnej, zupełnie od niej wyodrębniony. Zaznaczyć tu muszę, że nie zdarzyło mi się dotychczas nigdy zaobserwować wewnątrz takiego „czopa“ — masy centralnej, swoiste wyodrębnionej, o której wspomina Mehnert.

W trzech większych pracach Will'a (32, 33, 34), w których nakreślił on ostatecznie całokształt swojej teorii „pływki pierwotnej“, znajdujemy — w logicznym wywodzie z przypisywanego tej płytce charakteru wyłącznie entodermicznego — i odpowiadające mu zupełnie określenie „czopa żółtkowego“. Termin ten właśnie przez Will'a został zaproponowany. W pracy, poświęconej rozwojowi gekkona — *Platydactylus facetanus* Schreib. — Will pisze: „Wir sehen, dass nur der vordere Abschnitt (pływki pierwotnej) sich an der Bildung der Einstülpung betheiligt, während der hintere sich lediglich auf die Zellenwucherung beschänkt, im Niveau der Keimscheibe liegen bleibt resp.

über das Niveau derselben vorragt und das Homologon des Dotterpropes der Amphibiengastraula darstellt, der bei den Amnioten passender als Entodermpfropf bezeichnet werden dürfte". (32, str. 34).

Pomiędzy wargami brózdy metastomalnej, stanowiącemi po-
dług Will'a „pole brzeżne“ („Randfeld“), znajduje się „pole
środkowe“ („Mittelfeld“): „Wie bei den Anamnieren, steht
auch beim Gecko der Entodermpfropf nur einen
Theil des Mittelfeldes oder, bei weiterer Ausbil-
dung der Urdarmhöhle, der ventralen Urdarm-
wand dar, der dann als eine locale Verdickung der
letztern einen Theil des Blastoporus pfropfartig
verstopft. Wie sich ferner aus des weitern Be-
trachtung ergeben wird, stellt der Entodermpfropf
keine bestimmte, sondern ein wandelbare Grösse
dar, die nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch
in der einzelnen individuellen Entwicklung auffalenden Verände-
rungen unterliegt“ (ibidem, str. 124).

W rozwoju *Cistudo lutaria* Ges. n. — Will znajduje też same stosunki (33): „Auch hier verstopft der Entodermpfropf wie beim Gecko und den Amphibien den grössten Theil des aus der Epibolie hervorgegangenen Blastoporus“ (l. cit., str. 542). Po inwagi-
nacyi . . . „der Rest der Primitivplatte den übrigen grössten Theil des Blastoporus noch als Entodermpfropf verstopft“ (ibidem, str. 556).

U różnych gatunków *Lacerta* Will (34) stwierdza znowu tę samą przyrodę swego „czopa żółkowego“ i wypowiada zdanie, że „Primitvstreif der Amnioten kein einheitli-
ches morphologisches Ganzes darstellt, sondern dem Dotterpfropf plus den Urmundlippen der Anamnier homolog ist“ (str. 76)... „wird die Primitivplatte in zwei Zonen gegliedert, in ein Mittelfeld (Entodermpfropf), welches dem Dotterpfropf der Amphibien homolog ist, und ein Randfeld, welches den Urmundlippen der Amphibien enstpricht“ (ibidem, str. 79).

W tej samej pracy Will'a ciekawe są też dla nas rysunki 47a — 47d (Tabl. 7), gdzie „Entodermpfropf“ u *Lacerta muralis* zaczyna zdradzać bardzo wyraźne oznaki rozpadu składających go elementów.

Szczególne a doniosłe znaczenie przypisywał potem „czopowi żółtkowemu“ — Mitsukuri. W swojej pracy nad rozwojem *Chelonia cacouana* (35) przeprowadza on homologię między „czopem“ *Reptilia*, a „blastoporem żółtkowym“ *Selachii*, czemu zaprzeczył później O. Hertwig (13, str. 844). Nawet w stadyach dość względnie późnych widział Mitsukuri ślady „czopa żółtkowego“ w obrębie pasa owodni — pod ogonową okolicą zarodków tego żółwia Rysunek tego autora (35, Tabl. X, serya XIII^m) oddaje istotnie obraz skupienia o pozornie żółtkowym wyglądzie, w którym wszakże — w świetle moich spostrzeżeń — upatrywałbym raczej produktów ostatecznego rozpadu „czopa metastomalnego“, rozwiniętego w danym razie nadmiernie. O złudnym podobieństwie wyrodnijących elementów „czopa“ — do skupień pochodzenia żółtkowego, jako o fakcie, mojego zdaniem, dość ważnym — będziemy jeszcze mieli sposobność pomówić niżej.

W pismach nowszych względnie autorów, jak np. Voeltzka (36) — znajdujemy przeważnie mniej krańcowe zapatrzywania na znaczenie „czopa żółtkowego“, któremu naogół mniejszą zaczynają przypisywać wartość morfologiczną. Prawdopodobnie znajduje się to w pewnym związku z mniejszym w czasach ostatnich wpływem teorii Will'a, której przesada powszechnie, jak się zdaje, została odczuta. Voeltzko wszakże jeszcze rozpatrując sprawę gastrulacji u gadów pod kątem teorii Will'a (acz nie przypisując jej, jak się zdaje, znaczenia rozstrzygającego), a jednocześnie, przedstawiając na swych rysunkach np. (36, str. 300, fig. 3a — 8 — 9 i str. 302, fig. 5a — 9 — 10) okolicę, odpowiadającą czopowi gastrulacyjnemu, jako dość wyraźny derywat entodermy — pisze wszakże o „Caudalknot“ co następuje: „Es wird dieser Caudalknoten von verschiedenen Autoren homologisiert dem Dotterpfropf der Amphibien. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschliessen. Es ist der Caudalknoten weiter nichts als die schärfere ausgeprägte hintere Urmundlippe und also seiner ganzen Lage und seinem Ursprung nach nichts anderes als der vorderste verdickte Rest der Primitivplatte, der sehr lange persistirt und erst später durch Überwachsung und seitliches Verschmelzen mit den Falten des Medullarrohres zum Verschwinden gebracht wird“ (ibidem, str. 301).

Ten sam ton pewnego krytyczyzmu w zastosowaniu do roz-

patrywania „czopa żółtkowego“ *Reptilia*, jako homologu „czopa Rusconiego“ zarodków płazów — odczuwać się daje i w większej pracy Schauinsland'a (18). Szafuje on, co prawda, terminem „Entodermknopf“ — nie podkreśla wszakże jego homologii z „czopem“ płazów. Wypowiada się też wyraźnie (str. 35), że mezoderma powstaje w obrębie smugi pierwotnej.... „und seine Entstehung einzig und allein dem oberen Keimblatt verdankt, da es anfangs an keiner Stelle mit dem unteren zusammenhängt“. Wszakże: „Am Primitivstreifen (nebst Sichel) der Sauropsiden kommt häufig auch eine Primitivrinne (und Sichelrinne) zur Ausbildung als Zeichen einer besonders lebhaften Wucherung seiner Zellen zur Bildung des Mesoderms. Letztere kann so stark sein, dass sich die Ränder der Primitivrinne einfalten und geradezu einstülpen, wobei dann oft — auch bisweilen bei den Vögeln — eine Zellmasse (Dotterpropf) mesodermaler oder mesodermaler-entodermaler Natur aus der Rinne hervorquillt. Eine „Epibolie“ des Entoderms durch das Ektoderm findet an dieser Stelle keinesfalls statt“.

Przyznać należy, że wobec stwierdzonego przez autora — ektodermicznego pochodzenia mezodermy, przypuszczenie co do „mezodermiczno-entodermicznej“ przyrody „korka żółtkowego“ przedstawia pewną, dość swoistą, niekonsekwencję. Uważałbym to za skutek wciąż wszakże trwającego wpływu teorii Will'a....

U Schauinsland'a znajdujemy też opis bliższy pewnego szczególnego utworu, będącego, mojem zdaniem, postacią specjalną „czopa gastrulacyjnego“ — a mianowicie: „Entodermknopfu“, położonego bardzo daleko ku przodowi, aż w okolicy krańcowej wargi tylnej, wpuklającej się w jamę podzarodkową i stanowiącej granicę przednią przewodu v. Kupffer'a od jego strony brzusznej¹⁾. „Guzik“ ten występuje stale u *Sphenodon*: „Ich finde ihn bei Sphenodon in allen jüngeren Stadien stets an der ventralen Mündung des Urdarms, bezüglich des daraus entstehenden

¹⁾ Podobnego rodzaju utwór, aczkolwiek o znacznie mniejszych rozmiarach, był już przedtem podany przez Mitsukuri'ego i Ishikawę (29, Tabl. III, fig. 16) — u zarodka *Trionyx japonicus*. Nie chciałbym wszakże twierdzić, że chodzi tam o prawdziwie wyodrębnione w kształcie „Entoderm-propfu“ elementy, a nie o komórki, stanowiące jakby „języczek“, powstający po perforacji kanału prajelita, w rodzaju opisanego przezemnie u *Chalcides lineatus* (20, str. 21 — 23).

Canalis neurentericus. Später wird er in diesen Kanal selbst hineingezogen und in älteren Stadien, wenn der Kanal schon fast völlig verschwunden ist, kann er ebenfalls noch nachgewiesen werden; er liegt dann innerhalb des Medullarrohrs und zwar in Zusammenhang mit einer Zellenmasse, welche dasselbe kaudalwärts abschliesst" (l. cit. str. 134).

Na fig. 112 Tabl. XLV tejże pracy Schauinsland'a widać wyraźnie że elementy tego „Entodermknopf'u" wyróżniają się wybitnie od reszty masy komórkowej wargi tylnej. Na fig. 122 i 123 Tabl. XLVI — *Sphenodon*, przekroje poprzeczne — widać podobne skupienia, bądź złączone z masą dolną ściany „prajelita", bądź leżące swobodnie pod nią. Toż samo na fig. 134—135 Tabl. XLVII. Poczem: „... diese Zellenmasse die sich übrigens nicht etwa durch eine schäferie Grenze von dem sie umgebenden Mesoderm, sondern nur durch ihre etwas abweichende Form und Färbbarkeit unterscheidet, zunächst die mediane Partie der ventralen Urdarmwand bildet, dann aber hinter der dorsalen Urdarmöffnung (Fig. 140 und 141) nach oben als ein nicht unbedeutender Zellpropf (Dotterpropf) emporquillt. Je jünger der Embryo ist, desto länger ist der Urdarm, je älter er wird, desto mehr verkürzt sich der letztere und desto mehr quellen die eben beschriebenen Zellen als Propf hervor" (ibid. str. 139). Dalej na str. 143 raz jeszcze autor podkreśla łączność „korka", wystającego nad powierzchnią górną brzozdy, z „Entoblastknopf'em", leżącym w jamie podzarodkowej.

Najbardziej, moim zdaniem, słuszne stanowisko względem sprawy „korka żółtkowego" gadów zajmuje w literaturze dotychczasowej E. Ballowitz, który nie tylko że rozporządzał bodaj najliczniejszym w tym względzie i najlepiej uszeregowanym materiałem, lecz, co więcej — zdołał się wyzwolić w mierze bardzo znacznej z pod wpływu suggestyi, jaką, jak widzieliśmy, wywierała na licznych autorów koncepcja „pływki pierwotnej" entodermicznego pochodzenia. Ballowitz miał też wyjątkowo w tym względzie szczerliwy materiał: w obrębie bowiem opracowywanej przez niego grupy *Ophidia* (zaskroniec, zmija) — utwory, o które nam tu chodzi, występują znacznie wyraźniej i jaskrawiej, niż u innych gadów, dłużej się przechowują w ciągu następujących po sobie stadyów, a przeto i należyna ich ocena łatwiejszą tu się staje.

W pierwszej swej pracy (37) Ballowitz wprowadza samo pojęcie „Metastomy“, jako stadyum, w którym pierwotnie po przeczne wpuklenie „prostomalne“ zarodków gadów przekształca się w utwór wydłużony w kierunku głowowo-ogonowym zarodka, a odpowiadający brózdzie pierwotnej pozostały Amniota. Pod stroną brzuszną „brózdy metastomy“ („Metastomrinne“) entoderma występuje li tylko jako „dünne Zellenlage“. Zaś: „Im Grunde der Metastomrinne erhebt sich oft eine merkwürdige Leiste, die von Ektoblastemgewebe gebildet wird¹⁾ und die sogar ziemlich weit nach hinten aus der Rinne hervorragen kann“ (l. cit. str. 86). W miarę zbliżania się ku linii śródowej krawędzi „metastomy“ — . . . „indem sie das in der Rinne befindliche Gewebe zum Teil überwallen und damit zusammenfliessen. Dabei wird ein Teil dieses Gewebes zusammengedrängt, so dass sich im vorderen Teil der Metastomspalte ein sehr auffälliger Gewebspfropf von verschiedener Grösse und verschiedenem Aussehen vorfindet“. Na przekrojach przez taką okolicę: „. . . treffen wir hier zwischen den Zellenwülsten den Säulenförmigen Querschnitt des aus Ektoblastemgewebe bestehenden Ppropfes an, dessen Oberfläche oft merkwürdig unregelmässig, wie im Zerfall begriffen, aussieht. Ich habe Grund zu der Annahme, dass hier Zellen abgestossen werden und zu Grunde gehen. Unterhalb des Ppropfes zieht das wohl differenzirte dünne Entoderm vor der einen zur anderen Seite hinweg“.

„Dieser Ppropf verkleinert sich bei fortschreitender Entwicklung mehr und mehr und schwindet schliesslich ganz“. (ibidem, str. 86 — 87).

Pozatem autor opisuje tu nader ciekawy przykład zwydronienia nabłonka w przedniej wardze prau st zarodka zaskrońca, na pograniczu ektodermy i zawiązka struny grzbietowej (ibid., fig. 8 i 11 i str. 88). Przewód v. Kupffer'a był tu bardzo, wprost wyjątkowo, krótki. Wyrodnijająca krawędź wargi przedniej utworzona jest z silnie napęczniałych, rozdętych w kształcie kuli bezkształtnej komórek, powstałych skutkiem swoistego umiejscowionego bujania nabłonka. W takim „Epithelwucherung“: „Sehr merkwürdig ist auch das blasige Aussehen

¹⁾ Podkreślenie moje.

der Zellen und die unregelmässige Form der intesiv färbbaren Kerne und Kernbröckel dieser Zellen"....

Podobnym przypadkom — zresztą dość rzadkim — Ballowitz poświęcił wkrótce specjalny komunikat (38), wygłoszony w Tow. Lekarskim w Greifswaldzie. Zaznaczył tam, że na 900 zarodków zaskrońca znalazł 15 przypadków takiego „odrzucania nabłonka“ z wargi przedniej; „praust“; jednocześnie opisuje zwyrodnienie „listewki metastomalnej“ u zarodków żmii. „Listewka“ ta u żmiji nie jest ściśle nabłonkowego charakteru, lecz stanowi „die obersten Zellenlagen eines noch mehr indifferenten Gewebes, von welchem sich nur erst das Entoderm abgespalten hat, während eine Sonderung im Ektoderm und Mesoderm noch nicht erfolgt ist. Ich habe diese Gewebsform Ektoblastem genannt. (l. cit. str. 266). Podług Ballowitz'a chodzi tu o pewnego rodzaju „odświeżenie“ („Anfrischung“) tkanki zarodkowej, w miejscu, w którym wprędce ma nastąpić zamknięcie się przewodu v. Kupffer'a.

W dyskusyi po komunikacie Ballowitz'a — Bonnet twierdził wszakże, że „Der bei Schlangenembryonen abgestossene Pffropf am Urmunde entspricht wohl dem Dotterpffropf der Amphibien“...

W obszerniejszej swej pracy o przebiegu gastrulacji u zaskrońca (*Tropidonotus natrix* Boie.) Ballowitz (39) zastanawia się obszerniej nad znaczeniem i pochodzeniem utworów w kształcie czopa w obrębie okolicy prostomy i metastomy. Przedewszystkiem zajmuje go kwestya bujania i zwyrodnienia nabłonka na krawędzi tylnej wargi przedniej — o czem właśnie była przedewszystkiem mowa w jego wyżej cytowanym komunikacie, i które traktuje on tu znowu jako „eine Art physiologischer Degeneration des Lippenepithels“ (l. cit. str. 724); utwory te mają występować, jako zwiastuny zamknięcia się praust, nad czem autor rozwodzi się dłużej, wracając wciąż do swej poprzednio wyrażonej myśli o „odświeżaniu się“ krawędzi metastomy, mających się zrosnąć ze sobą w kierunku ogonowo-głowowym. Przyczem, zdaniem jego: „Das indifferente Ektoblastengewebe der Unterwand scheint die Anfrischung nicht nöthig zu haben“ (ibidem, str. 728). Stanowczo, zdaniem Ballowitz'a, utwory tego rodzaju (pochodzące z wargi przedniej wpuklenia prostomalnego) — nie mają nic wspólnego z „czopem żółkowym“ płazów; zdaje

się wszakże przyznawać, że nie stosuje się to do „Metastom-pfropf'u“, znajdowanego przez niego w rozwoju żmiji.

Mojem zdaniem, z trzech podanych tu przekrojów podłużnych przez wyrodniejący a nadmiernie zgrubiały nabłonek wargi przedniej u *Tropidonotus* (l. cit. Tabl. XXXIII, fig. 43, 44 i 45) — przedewszystkiem na fig. 45 uderza n a d m i a r materyału, wchodzącego w obręb krańcowej okolicy wargi przedniej, a cała wyrodnijająca okolica najwyraźniej — po swem wyodrębnieniu się ostatecznym — e l i m i n u j e s i e , jakby w celu wyrównania konturów zawiązka do zwykłych jego zarysów. Zresztą o pewnym, dość widocznym, nadmiarze takiego materyału mówić też można i w przypadkach, przedstawionych na fig. 43 i 44. Poprzestanę też narazie na zaznaczeniu, iż gdyby istotnie zachodzić miała potrzeba jakiegoś „Anfrischung“ powierzchni warg wpuklenia gastrulacyjnego — w dodatku zlokalizowanego w wardze przedniej — zjawisko to występowałoby niewątpliwie znacznie częściej, niż w tak rzadkich, stwierdzonych przez Ballowitz'a przypadkach, pomimo, że autor ten tak obfitym rozporządał materyałem. Do sprawy tej będę miał, zresztą, jeszcze sposobność powrócić przy omawianiu podobnego zupełnie zjawiska, znajdującego się w moim własnym materyale.

Wreszcie w swej klasycznej monografii (40) o rozwoju żmiji (*Pelias berus* Merr.) — Ballowitz poświęca w wielu miejscach szczególną uwagę pochodzeniu i roli czopa metastomalnego. Tu tutaj też wypowiada się on w sposób dość określony co do jego znaczenia morfologicznego, podkreślając jaknajściślejszy jego związek z materyałem ektodermicznym wargi tylnej prostomy i metastomy. Dodać należy, że właśnie u żmiji czop metastomalny, pomimo, że wielkość jego i zarysy dość szerokim ulegają wahaniom indywidualnym — naogół bardzo silnie jest wyrażony. Pomimo, że niechciałbym przeciągać mojej pracy cytatami, widzę się wszakże zmuszonym do przytoczenia tu szeregu wyciągów z monografii Ballowitz'a, stanowi ona bowiem najważniejszy, z pomiędzy wszystkich opracowań dotychczasowych — zbiór dokumentów w poruszonej przez nas sprawie.

„Czop“ występuje, podług Ballowitz'a, — w okresie przekształcania się prostomy w metastomę. W zarodkach z tego okresu... „fällt vor allem ein eigentümliches Gebilde in die Augen, welches als weisslicher Pfropf, hinter dem Urmund in die Erschei-

nung tritt und in die Metastomrinne gewissermassen eingeklemmt ist. Der Ppropf ragt aus der Tiefe hervor und ist ringsherum durch einen dunkeln Schatten abgesetzt: hintern ihm rücken die Seitenlippen der Metastomrinne wieder aneinander. Er zeigt verschiedene Grösse und tritt auch verschieden weit an der Oberfläche heraus;...“

„In seinen Aussehen erinnert dieser Ppropf, welchen ich als *Metastom p fropf* bezeichnen will, ausserordentlich an den im Urmund der Amphibien auftretenden *Dotter p fropf*“. (40, str. 127).

Zastanawiając się tamże nad porównaniem znaczenia „czopa metastomalnego“ (sądziłbym, że termin ten należałoby utrzymać w zastosowaniu do zarodków ogółu *Amniota*, a przynajmniej — *Reptilia*) — z opisanemi przez niego poprzednio (37, 38, 39) obrazami anormalnego bujania nabłonka w wardze przedniej prostomy u *Tropidonotus natrix* — Ballowitz przychodzi do przeświadczenie, że są to wszakże utwory dwu zgoła odmiennych kategoryj. Z wnioskiem tym osobiście najzupełniej się zgadzam, wziawszy pod uwagę już choćby tę okoliczność, że warga przednia w nader rzadkich tylko i wyjątkowych przypadkach bywa siedliskiem takiego procesu.

Dalej (str. 129) tenże autor, powołując się na swe rysunki tekstowe 28 b i c (str. 128) — zwraca uwagę, że krawędzi boczne metastomy... „setzen sich deutlich von der aus *Ektoblastem*¹⁾ bestehenden *interlabialen Zellmasse*²⁾ ab, welche mit dem *freien*³⁾ Entoderm den Grund der Metastomrinne ausfüllt. Nach vorm geht diese Zellmasse direkt in die Unterwand des Kupfferchen Kanals über; an ihrer sonst glatten Oberfläche fällt eine deutliche, mediane Einkerbung auf, zu deren beiden Seiten die Zellenmasse ein wenig abgerundet hervortritt... „Zwischen den vorwachsenden Seitenlippen quillt gewissermassen das interlabiale Zellengewebe als pilzförmige, ganz isolirte Masse hervor, welche nach oben sich verbreitert und mit einer unebenen, rauhen, mit Detritus bedeckten Fläche (chodzi tu o fig. 29-b, na str. 130) die Seitenlippen überragt“... „...Es besteht aus mehreren Zellagen; dicht unter seiner, wie zerfetzt aussehenden Oberfläche lagen in den folgenden Schnitten mehrere Mitosen“. (str. 131).

¹⁾, ²⁾, ³⁾ — podkreślenie moje.

Bardzo ciekawe jest tu oznaczenie materyalu „czopa” jako „interlabiale Ektoblastem” (str. 132). Dalej znowu znajdujemy uwagę, że... „das Verwachsen der Seitenlippen bei Ausbildung der Metastomrinne so energisch erfolgt, dass an dem dazwischen gelegenen Gewebe aufällige Kompressionserscheinungen entstehen”... (str. 134)... „Durch — diesen Seitendruck entstehen die oben beschriebenen, im *vorderen*¹⁾ Teil der Metastomrinne gelegenen Pfröpfe, deren Form schon ihre Entstehungsursache verrät”...

Wydłużonej postaci czop metastomalny, ciągnący się pomiędzy mocno ku sobie zbliżonemi wargami bocznemi brózdy metastomalnej — Ballowitz oznacza tu, jak poprzednio, nazwą „listwy metastomalnej” („Metastomleiste” — ibid. str. 141). Powstanie tego utworu przypisuje on też działaniu uciskającemu obu krawędzi bocznych brózdy metastomy (str. 143).

Wreszcie, Ballowitz w sposób następujący przedstawia stosunek opisanych przez siebie utworów do danych, znajdujących się już w literaturze:

„Auch dotterpfropfähnliche Bildungen wurden bei anderen Reptilien mehrfach beschrieben. So bildet Will von manchen Stadien des *Platydactylus* einen länglichen Blastoporusspalt ab, in dessen Mittellinie sich eine Leiste erhebt, deren Form an die von mir oben beschriebene Metastomleiste erinnert. Dieser Autor bezeichnet die ganze, hinter der Vorderlippe zwischen den vorwachsenden Epithelwülsten gelegene Zellenmasse als „Entodermpfropf”, eine Bezeichnung, welche ich nicht für sehr glücklich gewählt halte, *da der Pfropf aus Ektoblastem besteht*²⁾, und das Entoderm isolirt darunter hinweg zieht, wenn auch diese Bezeichnung für die dem Dotterpfropf der Amphibien gleichzusetzende Bildung vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus berechtig sein mag. Die Aufassung, welche Will über die morphologische Bedeutung und die Art des Urmundverschlusses entwickelt, kann ich nicht teilen. Vor allem muss ich auf das Bestimmeste betonen, dass ich die scharfe Abgrenzung des Ektoderms von dem interlabialen, indifferenten Gewebe, auf welche Will seine Auffassung über den Reptiliensblastoporus basiert, (siehe bei y seiner Figuren), niemals angetroffen habe” (ibidem, str. 145 — 146).

¹⁾ Podkreślenie moje (p. nizej).

²⁾ Podkreślenie moje.

Zastanawiając się nad poruszoną przez Mitsukuri'ego sprawą rozwoju filogenetycznego jaj gadów i redukcji w nich materyalu żółtkowego, Ballowitz pisze (ibid., str. 176 — 177):

„Ich stimme darin Mitsukuri bei, das auch ich in der interlabialen, zwischen den Seitenlippen des Blastoporus hinter dessen Vorderlippe gelegenen Zellenmasse den letzten Rest dieses primären Dotters sehe“.

„Dass nun dieser Rest des primären Dotters am Reptilienkeim von zelligen Elementen gebildet wird, welche sich zwischen den Seitenlippen der linear werdenden Metastomrinne in Form eines Dotterpfropfes, ähnlich wie bei den Amphibien, vordrängen, scheint mir darauf hinzudeuten, dass das Reptilienei während einer bestimmten Epoche seiner Stammesgeschichte den primären Dotter wieder mehr oder weniger verloren hat und wieder zum holoblastischen oder diesem nahestehenden Typus zurückgekehrt ist. Hervorzuheben ist, dass eine epitheliale Hinterlippe, wie sie an der Amphibiengastraula so deutlich hervortritt, an der Dottergastraula der Reptilien, speziell der Kreuzotter, nicht zur Beobachtung kommt“.

Podkreślić wreszcie należy bardzo liczne przypadki, w których, na swych rysunkach tekstowych, Ballowitz zaznacza obecność detrytu, będącego wynikiem rozpadu elementów czopa metastomalnego.

W monografii Peter'a o rozwoju *Lacerta agilis*, ułożonej podług ogólnych wzorów „Normentafeln“ Keibela — krótką tylko o „czopie żółkowym“ znajdujemy wzmiankę: „Zwischen den beiden Schenkeln des Hufeisens (t. j. krawędzi metastomy) quillt ein Stück des eingeschlossenen Gewebes hervor, es macht den Eindruck, als ob das Zwischenfeld zusammengeschoben würde. Dieser Knopf, Wills Mittelfeld, Mitsukuris Yolk-plug, ist in Fig. 7 deutlich erkennbar und auch in Fig. 8 noch nicht geschwunden“ (41, str. 57).

„Ein Nach-hinten-drängen des von den Blastoporuslippen eingefassten Dotterpfropfes, wie es Mitsukuri für drei Schildkrötenarten beschreibt und nach Wills Figuren für die Eidechse vermutet, findet bei *Lacerta agilis* sicher nicht statt, wie mich eine speziell daraufhin gerichtete Untersuchung lehrte. Dieses Gebilde findet sich bei Fig. 8 am vorderen Ende des Primitivstreifens, nicht wie bei den Cheloniern hinter dem Kaudalende

dasselben. Später gibt es seine Selbständigkeit auf und geht wahrscheinlich in der Bildung des Kaudalknotens auf. Jedenfalls nimmt es an dem Aufbau des Embryo teil und wird nicht hinter den Schwanzknoten eliminiert, wie bei jenen". (Ibidem, str. 58).

W tym samym czasie (1903), O. Hertwig w wielkim, wydanym pod swoją redakcją „Handbuch'u“ (13) podaje szereg przekrojów zaródków *Lacerta muralis*; na jednym z nich (str. 843, fig. 454) widać dużych rozmiarów „czop żółkowy“, sterczący w obrębie brzody metastomalnej: „In hinteren Teil der Rinne erhebt sich vom Boden ein Fortsatz (*dpf*), der auf einer grösseren Anzahl von Schnitten angetroffen wird und nach Lage und Aussehen dem Rusconi'schen Dotterpfropf der Amphibieneier entspricht. Er scheint von einem gewissen Stadium an bei allen Reptilien zur Ausbildung zu gelangen“ (str. 842 — 843). Dalej Hertwig przytacza cytowane już przez nas poglądy Will'a, Schauinsland'a, Mehner'ta i Mitsukuri'ego, polemizując z tym ostatnim w sprawie homologizowania „czopa“ gadów z „blastoporem żółkowym“ ryb spodoustyich. Wreszcie, podług Hertwig'a (l. cit. str. 845) „In ihrem vordersten Teil enthält die Rinne bei der Eidechse keinen Dotterpfropf“.

Z zestawień powyższych widzimy, że z wyjątkiem tylko Ballowitz'a i poniekąd Voeltzko w'a — wszyscy niemal embryologowie skłaniają się ku homologizowaniu „czopa metastomalnego“ i „listewki metastomalnej“ („Metastomleiste“) — przyczem Ballowitz w właśnie obu tych utworów tożsamość podkreślił — z „czopem żółkowym“ Rusconi'ego u płazów. Pogląd ten utrzymuje się wciąż do czasów ostatnich, co właśnie było powodem, że postanowiłem zająć się bliższem tej sprawy rozpatrzeniem.

W szeregu prac lat ostatnich spotykamy pogląd na „Dotterpfropf“ *Reptilia*, jako na odpowiednik czopa Rusconi'ego, pogląd utrzymany w tonie najczystszej postaci pojmowania spraw „gastrulacyjnych“ u gadów w świetle teoryi „pływki pierwotnej“ Will'a — przedewszystkiem w wielkim atlasie A. Greila (26). Więc na Tabl. V tego atlasu mamy rysunki 23 i 24 wzięte z Wenckebach'a, oraz 34, 35, 36, 37 — podług Mitsukuri'ego i Will'a — z oznaczeniem jako entodermy niewątpliwej, mate-

ryału, wchodzącego w skład wargi tylnej prostomy i metastomy. Masa ta cała oznaczona tu jest, naturalnie, jako „Entodermmassiv... Na rys. 35 typowy „czop“ określony jest jako „Propfförmiges Vortreten des zentralen Entodermassives“ (tekst, str. 111). Tak samo fig. 65 Tabl. VIII oznaczona jest jako: Querschnitt durch das freiliegende zentrale Entodermassiv, welches von beiden Seiten her durch andrängendes prostomales Ektoderm zusammengeschoben wird und daher leinstenförmig vortritt (Dotterpfropf). (Zarodek *Lacerta muralis*, str. 159 tekstu). W podobny też sposób, zarówno w traktowaniu obrazów przekrojów, jak i schematów gastrulacji u kręgowców wyższych — Greil stoi wciąż (rok 1914!) niezachwianie na stanowisku teoryi Will'a, oraz jednej z koniecznych teoryi tej konsekwencji: homologizowania „czopa“ zarodków *Amniota* z czopem *Rusconi'ego*...

Wreszcie w najnowszym (1915) wydaniu znanego podręcznika embryologii O. Hertwiga (42) znajdujemy następujący ustęp, dotyczący losów wpuklenia prostomalnego zarodków gadów: „Der Urmund stellt längere Zeit einen queren Spalt dar; später krümmt sich seine vordere Lippe halbmond förmig, mit nach hinten gerichteter Konkavität; sie wird hufeisenförmig und umfasst einen kleinen nach aussen vorspringenden Höcker, welcher sich dem Russconi'schen Dotterpfropf vergleichen lässt“. (str. 210).

Punktem wyjścia moich własnych poszukiwań nad rozwojem i losami dalszymi „czopa metastomalnego“ (powtarzam, że wartoby utrzymać na stałe ten bardzo odpowiedni termin Ballowitz'a) — były moje materiały do historyi rozwoju *Chalcides lineatus* Leuck., u którego utwór ten występuje niekiedy w postaci dość pokaźnej, i czem też musiałem się zająć w mojej pracy niedawno ogłoszonej o rozwoju tej jaszczurki (20) — ze względu na znaczenie, jakie budowa „czopa“ przedstawia dla zrozumienia istotnej przyrody całej okolicy „gastrulacyjnej“ gadów¹⁾. Rozporządzając, poza zarodkami *Chalcides*, — bardzo obfitą serią rozwojową zarodków *Lacerta ocellata* Daud., oraz dość kompletną również serią zarodków *Lacerta muralis*, a także zarodkami *Tropidonotus na-*

¹⁾ Por. moją „Teorię mezostomy“. (43). Bardzo są też ciekawe w tej mierze niedawno ogłoszone rozważania C. Rabla (p. część III tej pracy).

trix oraz *Platydactylus mauritanicus* — miałem możliwość opracować sprawę czopa metastomalnego nietylko w przebiegu zwykłym jego rozwoju u wymienionych gatunków, lecz i w różnych formach wahań indywidualnych tego utworu, przybierających niekiedy postaci dość niezwykłe, a rzucające pewne światło na sam mechanizm tworzenia się brózdy metastomalnej gadów.

1. Czop metastomalny zarodków *Lacerta muralis* Laur.

Wśród kilkuset zarodków jaszczurki murówki, które zebrałem w r. 1902 i 1905 na Stacyi Zoologicznej w Villefranche s/mer, — znalazłem kilkadziesiąt blastoderm odnoszących się do stadyów prostomy i metastomy, oraz pierwszych faz neurulacji, w których, jak wiadomo, „czop metastomalny” zwykły się najsilniej zarysowywać. Badanie tego materyalu doprowadziło mnie przedewszystkiem do wniosku, że zarodki *Lacerta muralis* odznaczają się bynajmniej nie mniejszą zmiennością indywidualną, niż ta, którą w mierze tak szerokiej stwierdził K. Peter (41, 44) u *Lacerta agilis*, lub która też była zaznaczona przezemnie u *Lacerta ocellata* (24). Gdyby wszakże chodziło o charakterystykę ogólną budowy prostomy u *L. muralis* — możliwą do ustalenia pośród wszystkich form wahań tego utworu — powiedziałbym, że przeważa tu względnie wązko zarysowane wpuklenie kieszeniowe, z dość słabo rozwiniętą wargą tylną. Tej ostatniej okoliczności wypadnie, prawdopodobnie, przypisać to, że czop metastomalny, biorący swój początek właśnie z materyalu, zawartego w wardze tylnej „prostomy” — zjawia się u *L. muralis* względnie dość późno, bo dopiero w fazie już dość dobrze zaznaczonej neurulacji. W paru tylko przypadkach, a więc nader rzadko, — zważywszy liczebność mego materyalu, — zdarzyło mi się zauważyc wyraźne zgrubienie w postaci listewki ułożonej podłużnie, ku tyłowi od prostomy zachowującej jeszcze swój wygląd pierwotny — poprzecznie wydłużonej szczereliny. W przypadkach takich powstanie „listewki metastomalnej” („Metastomleiste“ Ballowitz'a) zachodzi zazwyczaj w sposób heterochroniczny, poprzedzając przekształcenie się poprzecznego wpuklenia prostomy — w szczerelinę o zarysie podkowy, oryentującej się ocelami ku tyłowi. Nie będę tutaj wszakże

zatrzymywał się dłużej nad tem zjawiskiem, będę bowiem miał możliwość omówienia go dalej w sposób bardziej szczegółowy i na bardziej wdzięcznym materiale, jaki przedstawiają w tym względzie podobne przypadki w rozwoju *Lacerta ocellata*.

W zarodkach *L. muralis* o wyraźnie rozwiniętej płytce nerwowej, ze zgrubiałymi wałkami mózgowymi i zawiązkiem fałdy praowodni (*proamnios*), wyraźniej zaczyna występować czop metastomalny — przed okresem tym zazwyczaj bardzo słabo zarysowany. W niektórych przypadkach utwór ten może nawet przybierać tu rozmiary olbrzymie i wówczas właśnie wyraźniej określić się daje jego stosunek do innych części składowych okolicy teloblastycznej zarodka. Jeden z takich przypadków przedstawiony jest na naszym mikrofotogramie 17, Tabl. III. Mamy tu okolicę ogólną zarodka, w stadyum przed pierwszym zjawieniem się wyraźnych protosomitów. Zarodek, długi na 1.08 mm., miał płytę nerwową szeroką na 0.53 mm. w okolicy głowowej, na 0.34 mm. w środku swego przebiegu, i na 0.4 mm. na poziomie teloblastu. Sam teloblast przedstawał się w postaci ciemnego, sierpowatego od tyłu utworu, o szerokości ogólnej 0.36 mm., od przodu zaś zaopatrzonego w „wargę przednią“, długą na 0.048 mm. Na „sierpie“ teloblastu, wyrastając jakby z jego powierzchni przedniej, osadzony jest „czop metastomalny“ o wymiarach 0.092 mm. i 0.12 mm., w postaci ciemnego skupienia z nieprawidłowo-powikłanym zarysem swej krawędzi przedniej, dochodzącego bezpośrednio z tyłu do „wargi“ metastomy.

Na seryi przekrojów poprzecznych przez część tylną tego zarodka widać, że „czop“ miał tu budowę jak gdyby szerokiej klapły — wyrastającej z silnie zgrubiałej wargi tylnej — i zachodzącej od tej ostatniej ku przodowi, rozszerzając się nader szeroko nad również bardzo rozszerzonem rozwarciem brózdy metastomalonej. Na trzecim z kolei przekroju od krawędzi przedniej czopa (por. mikrofotogr. 18, Tabl. III) część jego dolna jest już połączona z dnem brózdy, wyrastając z niej jakby w postaci grzyba, przyczem wysokość jego wynosi do 60 μ , przy 100 μ szerokości w jego części górnej i 64 μ — w dolnej. Konfiguracja ogólna krawędzi przyśrodkowych brózdy metastomalonej, szczególnie zaś szerokiej na 20 μ szczeliny o zaokrąglonem dnie, oddzielającej brzeg brózdy od tkanki czopa z prawej jego strony (która na mikrof. 18 odpowiada właśnie stronie lewej zarodka) — wyklucza

w zupełności możliwość przypuszczenia co do powstania samego czopa w drodze u c i s k u, wywieranego na kompleks składających go komórek — przez krawędzi brózdy.

Na dalszych przekrojach ku tyłowi szczelina wspomniana zachowuje swój zarys i wymiary, podczas gdy wgłębienie odpowiadające jej po drugiej stronie czopa zmniejsza się stopniowo, przez co sam czop zlewa się po tej stronie z resztą teloblastycznej masy zarodka, a brózda metastomu wyrażona jest jeszcze dalej na pewnym przebiegu przez asymetryczne wgłębienie owej szczeliny.

Na całej serii przekrojów budowa histologiczna czopa nie różni się wyraźnie niczym od budowy reszty elementów ekto-mezodermicznych danej okolicy. Najmniejszych bodaj oznak zwydrenienia komórek czopa jeszcze tu zauważać nie można, co się tłumaczy młodym jeszcze wiekiem tego utworu.

Nasz mikrofotogram 19, Tabl. III, przedstawia *in toto* okolicę tylną innego zarodka *L. muralis*, którego „czop metastomalny” znajduje się poniekąd w stadyum nieco dalszem, aniżeli tenże utwór opisany w zarodku poprzednim, a prócz tego odmienną ma tu nieco konfigurację i mniejsze wymiary, bardziej, jak się zdaje, zbliżone do „normalnych”, w pierwszym bowiem z naszych zarodków mamy raczej do czynienia z nadmiernym rozrostem czopa, aczkolwiek nie można zjawiska tego traktować jako potworność, zdarza się bowiem ono dość często. Tutaj, w zarodku długim na 1.2 mm., z dobrze wyrażoną „brózda graniczną przedmózgową” („präcerebrale Grenzrinne”), i mało jeszcze widocznymi *in toto* lecz wyraźnymi na przekrojach zawiązkami dwu par protosomtów — okolica teloblastu przedstawiała się w postaci ciemnego owalnego utworu, dość znacznie rozszerzonego w kierunku po-przecznym, o wymiarach: 0.36 mm. i 0.24 mm.

W środku teloblastu widzimy „czop metastomalny” w kształcie guzikowatego utworu o nader wyraźnie zarysowanych krawędziach, długiego na 0.048 mm. i szerokiego na 0.072 mm. Tylną swą okolicą przylega on bezpośrednio do masy teloblastu, przed przednią zaś i bocznemi jego częściami pozostaje wązka, ale głęboka szczelina, odgraniczająca go od wargi przedniej metastomu. Brózdy metastomalnej nie widać zupełnie. Badanie *in toto* w słabym jedynie stopniu wykazuje nam odmienną budowę elementów czopa — od tkanek z nim sąsiadujących. Jest on w każdym razie,

jak widzimy, znacznie mniejszy i posiada bardziej zaokrąglone zarysy, niż czop opisany w zarodku z mikrofot. 17.

Zarodek ten został rozłożony na szereg przekrojów podłużnych, z których dwa są podane na mikrofotogramach 20 i 21 (Tabl. III). Na pierwszym z nich widzimy okolicę środkową „czopa metastomalnego“ wyrażoną przez wyodrębniającą się z krawędzi wargi tylnej — gromadkę sterczących nieco nazewnątrz komórek (w miejscu, oznaczonym na mikrofotogramie zapomocą gwiazdką) — o wymiarach ogólnych 40μ i 24μ . Pomimo, że kompleks ten stanowi jeszcze część integralną wargi tylnej — w powiększeniu silniejszem stwierdzić można z łatwością, że zaczyna się on już odgraniczać w swej części ku tyłowi położonej od całości „Entodermmassiv'u“ (?!) autorów, i niechybnie w czasie najbliższym straciłby wszelką z nim łączność, co za sobą musiałoby pociągnąć w następstwie zwydrodnienie i rozpad jego elementów. Dzięki takiemu wyodrębnieniu się „czopa“ pozostała część wargi tylnej metastomy w czasie najbliższym otrzymała by inną konfigurację swej okolicy górnej przedniej, stając się bardziej pochylą ku tyłowi. Podobna konfiguracja występuje już zaraz w sąsiednich, bocznych okolicach tejże wargi metastomy, jak to widzimy na mikrofotogramie 21, przedstawiającym trzeci kolejny przekrój na lewo od poprzedniego. Skrawek ten przeszedł przez krawędź boczną „czopa“ i tutaj bardzo wyraźnie widać granicę, oddzielającą jego elementy od tkanki samej wargi, co też odpowia guzickowatemu kształtowi tego utworu przy badaniu *in toto*. W tej okolicy bocznej czopa już stwierdzić można pierwsze objawy rozpadania się niektórych z wchodzących w jego skład komórek, przyczem powstający z tego źródła ziarnisty detryt gromadzi się zarówno nad górną, jak i pod dolną jego powierzchnią. Całość tego obrazu świadczy niewątpliwie o procesie eliminacji „czopa“ z powierzchni części przedniej wargi tylnej — drogą procesu, najzupełniej odpowiadającego wydzielaniu się elementów „nici osiowej“ zarodków ptaków, opisanemu w części pierwszej pracy niniejszej, oraz utworów klinowatych, wyodrębniających się na powierzchni grzbietowej płyty nerwowej u potworów platyneurycznych.

W fazach dalszych swego rozwoju czop metastomalny *L. muralis* przybiera postać, podobną do podanej na naszym mikrofotogramie 22, Tabl. III. Mamy tu okolicę ogonową zarodka, długiego na 1.14 mm., o dwu parach protosoinitów, zarysowanych

nieco wyraźniej niż w zarodku poprzednim, i z bardzo już dobrze wyrażoną fałdą kaptura głowowego owodni. W obrębie okolicy teloblastycznej, długiej na 0.28 mm. i szerokiej na 0.36 mm., w odległości 0.12 mm. od tylnego krańca teloblastu, — występuje bardzo silnie zarysowany „czop“ w postaci okrągłego, o dobrze odcinającej się krawędzi obwodowej guziczka, który, pomimo że swą okolicą tylną przylega bezpośrednio do wargi tylnej metastomu — jednak przy badaniu *in toto* sprawia wrażenie utworu od tkanki tej wargi zupełnie już uniezależnionego. Średnica czopa wynosiła tu 0.048 mm. Utkanie czopa, nawet przy ostrożnym badaniu w całości zapomocą powiększenia silniejszego (np. objektwu „DD“ Zeiss'a) wykazuje już budowę nieco odmienną, niż w bezpośrednio z nim sąsiadujących okolicach teloblastu: w masy jego zauważać tu można bardziej ciemne ziarnistości, które, jak to wykazało badanie przekrojów, odpowiadają bardziej intensywnie barwiącym się jądrom komórkowym, przygotowującym się do zwyrodnienia karyorektycznego. Wogóle, w przeciwstawieniu do dwu zarodków poprzednich — w danym razie już *in toto* rzuca się w oczy charakter nekrotyczny całego tego utworu.

Przekroje podłużne, z których jeden, środkowy, jest przedstawiony na załączonym mikrofotogramie 23 — wykazują, że w danym zarodku warga tylnej metastomu zagina się bardzo mocno ku przodowi, tworząc rodzaj cypla, długiego na 24 μ i grubego na 10 do 30 μ , — zakrywającego w znacznej mierze wejście do *canalis neuro-entericus* (właściwie do *canalis rectus* podług terminologii Ballowitz'a) — od strony górnej. Właśnie obecność tego cypla jest przyczyną, dla której *in toto* wejście do *canalis rectus* było tak słabo zaznaczone. W obrębie tego utworu widać objawy rozpoczęjącego się zwyrodnienia, zaznaczające się przez silniejsze, acz rozlane zabarwienie (hematoksyliną Boehmer'a) jąder komórek, z jednocześnie występującą wakuolizacją ciał tych komórek. Widzimy więc w danym razie, że możliwe jest zwyrodnienie materyału, stanowiącego czop metastomalny — zanim jeszcze nastąpi wyraźne oddzielenie się czopa od reszty masy wargi tylnej. Obraz taki przypomina nam stosunki analogiczne, które stwierdziliśmy np. w obrazie wyrodnienia *in situ* materyału, przeznaczonego na utworzenie „nici osiowej“ u kurczęcia — w przypadku, przedstawionym na mikrofot. 16, Tabl. II.

Tak więc u *L. muralis* — wobec słabego naogół rozwoju

wargi tylnej prostomy — brózda metastomalna bywa wyrażona nader nieznacznie na długość i stąd materyał dla powstania „czopa metastomy” bywa tu niewielkich rozmiarów. Tworzy się on jednak — kosztem najbardziej ku przodowi wysuniętej okolicy środkowej wargi tylnej, niekiedy zachodzącej dość daleko ponad wpuklenie *canalis recti*.

Wobec słabego naogół tu rozwoju podwójnej brózdy metastomy — powstanie czopa nie może być w żadnym razie odniesione na karb ucisku, wywieranego przez krawędzi tej brózdy na materyał o charakterze morfogenetycznie obojętnym, zawarty pomiędzy dwiema tej brózdy odnogami. Niedorozwój brózdy metastomalonej jest tu też przyczyną, dla której „czop” nie przybiera nigdy — przynajmniej w przypadkach normalnych — u zarodków *L. muralis* wyglądu wązkiej a wydłużonej listewki („Metastomleiste” Ballowitz'a).

Co się tyczy okresu, w którym w czopie zarodków *L. muralis* występują zjawiska zwyrodnienia składających go elementów — to w tej mierze trudno jest ustalić jakąś normę określającą, zdarzało mi się bowiem napotykać zarodki o 4-ch parach protosomitów, w których wygląd i budowa „czopa” zdradzały bardzo wcześnie stadyum jego rozwoju, dalekie jeszcze od fazy w której zaczyna się rozpad tego utworu.

2. Czop w rozwoju *Chalcides lineatus* Leuck.

Zanim przejdę do sprawy powstawania, budowy i losów następujących czopa metastomalnego u *Lacerta ocellata* — zatrzymać się muszę nad utworem tym u *Chalcides*, a to ze względu, że pomimo bliższego znacznie pokrewieństwa układniczego pomiędzy *L. muralis* i *L. ocellata* — charakter czopa u tej ostatniej jest zupełnie swoisty, zbliżający się raczej do czopa w rozwoju *Ophidia*, aniżeli do tegoż utworu w zarodkach innych *Lacertilia* pod tym względem zbadanych. Natomiast pomiędzy czopem u *L. muralis* i *Chalcides* bardziej znaczne zachodzą podobieństwa, chociaż naogół czop u *Chalcides* silniej bywa wyrażony. Zdaje mi się, że podobieństwa te zależą przedewszystkiem od tego, że zarówno u *Lac. muralis* jak *Chalcides* — warga tylnej prostomy wyrażona

jest dość słabo, aczkolwiek w sposób odmienny: u *L. muralis* cała okolica za-prostomalna wogóle rozwija się dość słabo, zaś u *Chalcides* w okolicy tej rozwija się, acz o znacznego rozmiarach lecz nieznacznej grubości smuga pierwotna, jak to niedawno mówiłem sposobność wykazać. Smuga ta, przybierająca swoisty zarys „tarczy Amazonek“ (20, str. 34 — 35), zanika dość wcześnie, bo tuż przed okresem przekształcania się prostomy w metastomę.

W ciągu mojej pracy o rozwoju *Chalcides* zatrzymywałem się kilkakrotnie nad występowaniem czopa metastomalnego u zarodków tej jaszczurki, uwzględniając go o tyle, o ile utwór ten miał znaczenie dla charakterystyki kolejnych stadyów rozwojowych. Bardziej szczegółowe opracowanie tej sprawy, w myśl uwagi, zamieszczonej na str. 69 tejże pracy — mogę przedstawić obecnie, przyczem mam tu możliwość zilustrowania dokładniejszego rozwoju czopa *Chalcides*, przez zużytkowanie pewnej części gotowych już klisz z pracy poprzedniej, z dodaniem kilku nowo sporządzonych zdjęć mikrofotograficznych.

Jak wiadomo z mojej pracy poprzedniej, w okresie przetwarzania się prostomy w metastomę — zarodki *Chalcides* przybierają w okolicy „mezostomalnej“ postać tarczki zarodkowej, zakończonej z tyłu figurą wargi przedniej prostomy w formie dość silnie rozciągniętej poprzecznie podkowy (20, str. 38 — 41, rys. 5, i mikrof. 15, Tabl. II, oraz 25, Tabl. III — tamże). W przestrzeni zawartej pomiędzy ocelami tej podkowy, zwracającemi się swymi częściami tylnemi ku linii środkowej — żadnych śladów zgrubienia wargi tylnej wykryć tutaj nie można, a więc powstanie pierwszych zawiązków czopa metastomalnego musi tu być przesunięte na stadya dalsze, co, jak widzieliśmy, ma też miejsce w przeważającej ilości przypadków i w rozwoju *Lacerta muralis*. Dopiero w stadyum dość daleko już ku przodowi rozrośniętych skrzydeł mezodermy, przy długości zarodka około 0.72 mm. — zarysuje się już prawdziwa brózda metastomalna (por. mikrofot. 24, Tabl. III pracy niniejszej), acz mocno jeszcze skrócona, bo pociągająca zaledwie 0.036 mm. długości. Wewnątrz brózdy występuje tu języczkowaty czop, długi na 0.072 mm. Już badanie *in toto* tej okolicy wykazuje oznaki zwyrodnienia, występujące w utkaniu czopa, przyczem nie dochodzi on do granicy wargi przedniej, tak, że wejście do *canalis rectus* jest tu niemal całkowicie odsło-

nięte. Budowę tego czopa opisałem (l. cit., str. 43 — 44) jak następuje:

„Na przekrojach poprzecznych przez okolicę teloblastu tego zarodka widzimy, że w obrębie tylnego końca metastomu boczne skupienia ekto-mezodermiczne dochodzą grubości 60 μ , zaś między nimi w linii środkowej, pomiędzy napiętą tu ektodermą i entodermą, mieści się rozluźniające się skupienie komórek. Dalej ku przodowi obraz ten zmienia się w ten sposób, że krawędzi boczne ekto - mezodermy, zagłębiając się ku środkowi przekroju, tworzą dość głęboką (do 50 μ) i szeroką (40 μ) brózdę metastomalną, której dno składa się jedynie z wązkiego (8 μ) pasma komórek entodermicznych. W brózidle tej leży „Metastompfropf“ w postaci skupienia komórek, o średnicy około 32 μ . W komórkach tych, już w tem stadyum tak wcześnie, zauważać się dają objawy zwydrodnienia i rozpadu. O parę przekrojów dalej ku przodowi (mikrofot. 40, Tabl. V) rozpad ten występuje i w elementach dna brózdy, przez co oddzielone są tu zupełnie od siebie obie jej krawędzi boczne: jest to okolica przewodu v. Kupffer'a (*canalis neuro-entericus*), znacznie już, w porównaniu ze stadyami poprzednimi, szczuplejszych wymiarów“.

Do opisu tego dodać tu jeszcze należy, że na dalszych kultywi przekrojach t. j. przechodzących przez sam czop metastomalny tego zarodka, widać, że wymiary jego są dość nieznaczne, w porównaniu z grubością samych warg metastomu, sądząc zaś z ogólnego stadyum zarodka — powstać on tu musiał niedawno, a przecież stał się już areną zjawisk rozpadowych. Ciekawe jest także, że krawędzi brózdy metastomialnej przedłużają się tu pod dolną powierzchnię czopa, która w ten sposób najzupełniej od entodermy żółtkowej jest oddzielona. Dodać należy, że, na niektórych skrawkach, w obrębie czopa—obok komórek zaczynających wyrodnieć, znajdują się i elementy jeszcze wciąż dzielące się karyokinetycznie.

Sądząc z takiego obrazu możnaby przypuszczać, że względnie późno zjawiający się u *Chalcides*, a tak wcześnie zaczynający wyrodnieć czop metastomalny — ma tu wogóle trwanie bardzo krótkie i że w stadyach następnych należało by się spodziewać natknąć na jego miejscu jedynie skupienia detrytu, pozostałe po ostatecznym jego rozpadzie. Otóż, jak to stwierdziliśmy wyżej (str. 64) dla zarodków *Lacerta muralis* — zachodzi pod tym

względem i u *Chalcides* bardzo znaczne różnice indywidualne, zarówno w ukształtowaniu, jak i w długości trwania czopa. Zachowywać się on może, nie wykazując najmniejszych oznak rozpadu — u zarodków znacznie dalej w rozwoju posuniętych, przyczem osiąga niekiedy znacznie większe rozmiary.

Wyraźna redukcja długości brózdy metastomalnej, oraz grubość jej warg bocznych u zarodków *Chalcides* — może niekiedy prowadzić do całkowitego niemal zamaskowania w obrazie *in toto* — obecności samej czopa metastomalnego, i to w przypadkach, gdzie naprawdę jest on wyrażony nawet w formie dość ciekawej. Co prawda, przypadki te odnoszą się do faz przedwczesnego (w porównaniu z ogółem zarodków danego gałunku) obumierania i rozpadu elementów czopa. Teloblast jednego z zarodków podobnych przedstawiony jest na naszym mikrofotogramie 25, Tabl. III. Brózda metastomu ma tu w swej części przedniej nieco rozszerzoną i przezroczystą przestrzeń, odpowiadającą wejściu do *canalis rectus*. Z tyłu poza owem rozszerzeniem widnieje, acz dość słabo, zarys czopa metastomalnego, długiego na 0.096 mm. i szerokiego na 0.04 mm. Naogół wszakże obraz czopa jest tu dość nikły.

Na przekrojach podłużnych (mikrof. 26 i 27, Tabl. III) widoczna jest przyczyna niewyraźnego obrazu tego czopa przy badaniu *in toto*. A mianowicie okolica przednia wargi tylnej, przekształcająca się w tkankę czopa, pomimo, że ta ostatnia pod względem swego charakteru histologicznego znacznie już różni się od zdrowych tkanek reszty wargi — pozostaje tu jeszcze w bliskim kontakcie z powierzchnią nietkniętej wargi, pochylającą się łagodnie ku tyłowi właśnie wskutek wyodrębnienia czopa. Tego rodzaju stosunki, nie mogą być, oczywiście, zaobserwowane *in toto*, gdzie cała okolica zaprostomalna daje prawie jednolity obraz.

Sam czop ma na przekroju środkowym zarys buławny, wyżej na 50 μ , i szerokiej na 14 μ u swej podstawy, która rozszerza się stopniowo ku górze do 34 μ . Jest ona pochylona ku tyłowi, tworząc kąt około 70° z poziomem entodermy żółtkowej. Szczególny budowy histologicznej czopa oddane są dość dokładnie przez nasz mikrofotogram 27, Tabl. III. Widzimy tu uderzająco słabsze zabarwienie elementów czopa, w porównaniu ze zdrowymi komórkami innych warstw zarodka, oraz granicę bardzo wyraźną, która oddziela nowoutworzoną powierzchnię wargi

tylnej od wyodrębnionej z niej masy czopa. Prócz bladych i zawierających w sobie liczne drobne ziarnistości komórek buławowatego czopa—poniżej niego widnieje tu skupienie detrytu z nieco ciemniej zabarwionych ziarn, wchodzące do *canalis rectus*, a które powstało najprawdopodobniej—z dotkniętych najwcześniej zwydrodnieniem dolnych okolic czopa.

Cały ten obraz świadczy najwyraźniej o odszczepieniu się materiału, składającego czop metastomalny — w drodze procesu, przypominającego w najdrobniejszych bodaj szczegółach eliminację zbędnych elementów z powierzchni płyty nerwowej potworów platyneurycznych. Wystawianie górnej części buławego „czopa“ ponad powierzchnię równą wargi tylnej (w danym razie na 10 μ) tłumaczybym nie jako wynik ucisku, wywieranego na całe to skupienie ze strony warg bocznych brzody metastomalnej, całość bowiem tego obrazu bynajmniej za istnieniem podobnego ucisku mechanicznego nie przemawia,—lecz jako wynik wtórny pewnego specznienia wyodrębnionego kompleksu czopa, będącego następstwem procesów patologicznych, zachodzących w jego elementach. Podobnego rodzaju specznienie eliminowanego kompleksu widzieliśmy już wyżej, rozpatrując powstawanie „nici osiowej“ zarodków ptaków.

Na mikrofotogramach 28 i 29 Tabl. IV, mamy obraz okolicy teloblastycznej zarodka *Chalcides*, długiego na 1 mm., o dwu parach protosomitów i różnicującej się trzeciej. Czop metastomalny, również jak i u zarodka poprzedniego ledwie dający się rozpoznać *in toto* — był tu długi na 0.06 mm. i szeroki na 0.035 mm. Przekroje poprzeczne wykazały, że o ile w przednich swych okolicach (por. mikrofot. 29) czop ten wyraźnie się już rozpada u swej podstawy, o tyle dalej ku tyłowi zachowuje jeszcze nietkniętą przez rozpad budowę. Brzoda metastomalna jest tu naprawdę znacznie silniej wzduż teloblastu wyrażona, niż pozwalały to przypuścić obraz *in toto* — niewidoczna bowiem ona była na nim dzięki szczelnemu wypełnieniu swego zagłębienia przez masę czopa, przybierającą na przekroju zarys litery X lub hantla, cienkiego w okolicy największego zbliżenia się ku sobie dwu warg brzody, a rozszerzającego się ku górze i ku dołowi.

Sądząc z opisanych obrazów — rozpad czopa w zarodkach *Chalcides* występuje wprzedce po jego powstaniu. Że tak nie

jest, dowodzą nam wszakże zarodki, których okolice ogonowe są przedstawione na mikrofotogr. 30 i 31, Tabl. IV. Oba te zarodki, a zwłaszcza drugi z nich, odnoszą się do stadyów rozwojowych starszych, niż wszystkie opisane poprzednio, a przecież „czop” występuje w nich ze znacznie większą wyrazistością. W zarodku z mikrofot. 30, który miał już trzy pary protosomitów, mamy czop bardzo wybitnie zarysowany przy obserwacyi *in toto* — w formie utworu językowatego, rozszerzonego w swej części przedniej do 0.048 mm. i którego przebieg wzdłuż brózdy metastomalnej można było wyśledzić na przestrzeni 0.084 mm. Na przekrojach poprzecznych utwór ten wykazuje zarys buławowy, wysokiej na 75 μ , i składającej się z części górnej o kulistych niemal zarysach, o średnicy około 40 μ , — oraz dolnej, mającej jakby kształt szypuły, szerokości około 15 μ . W części kulistej czopa komórki są ułożone bez określonego porządku, w dolnej zaś występuje zarys podłużnie wzdłuż przebiegu szypuły idących, jakby włókienkowatych utworów.

Zarodek, którego część tylną widzimy *in toto* na mikrofotogr. 31 był znacznie bardziej posunięty w rozwoju niż wszystkie poprzednie, ze względu na stan brózdy nerwowej, zawiązka *proamnios*, wreszcie i konfigurację całego teloblastu. Ponieważ okolicę czopa metastomalnego tego zarodka opisałem dość dokładnie w mojej monografii o rozwoju *Chalcides* (20, str. 50—52) przeto poprzestanę tu na podaniu wyciągów z tej pracy:

„... Sam teloblast kończy się silnem, wyraźnie obrzeżonem zgrubieniem w kształcie łyżki: szerokość tej ciemnej krawędzi wynosi 0.11 mm. Sterczący od jej brzegu przedniego „korek” metastomalny ma 0.06 mm. długości, a jego koniec przedni, buławowato rozszerzony, dochodzi 0.036 mm. szerokości...“

W obrębie teloblastu badanego na przekrojach poprzecznych ... „ślad struny znika, poziom blastodermy od strony entodermy wyrównywa się zupełnie i krawędzi brózdy nerwowej przechodzą w krawędzi brózdy metastomalnej, od której dna sterczy olbrzymi „korek”. Poziom ten jest przedstawiony na naszym mikrofotogramie 49, Tabl. V¹⁾). Grubość warg bocznych teloblastu wynosi tu aż 100 μ , głębokość brózdy — 84 μ , jej szerokość — 90 μ u poziomu górnego, zaś 18 μ — u dolnego. Ten

¹⁾ Mikrofotogram ten jest podany pod № 32, Tabl. IV, pracy niniejszej.

ostatni oddzielony jest od jamy podzarodkowej pasem masy ekto-entodermicznym, grubym na 20 μ .“ ...

„Korek metastomalny dochodzi tu rozmiarów wprost niezwykłych. Ma on wygląd buławowy, swym końcem dolnym tkwiącą w masie ektodermo-entodermicznej dna brózdy, górnym zaś—siegającą poziomu jej krawędzi górnej. Wysokość jego wynosi do 90 μ , szerokość — od 14 do 35 μ . Pod względem budowy histologicznej — górną jego okolicą wykazuje wygląd niemal zupełnie normalny, w dolnej natomiast zaczynają się objawy rozpadu“.

„Na przekrojach sąsiednich, położonych ku tyłowi od poprzedniego, cały obraz przekształca się w ten sposób, że dno znacznie tu płytcej brózdy metastomalnej podnosi się dość gwałtownie ku górze (por. ¹⁾ mikrofotogr. 50, Tabl. V), przyczem odpowiednio grubieje utkanie jego dna, zaś „korek“ zmniejsza się, wyrastając jakby z coraz to wyższego poziomu. Tkanka „korka“ w tem miejscu zachowuje wszędzie charakter elementów zupełnie zdrowych. Wreszcie ślad korka ginie, „brózda metastomalna“ wyrównywa się doszczętnie i całość przybiera obraz typowego teloblastu, w postaci masy ekto-mezo-entodermicznej, bardzo w danym razie silnie wyrażonej i mającej na przekroju poprzecznym wygląd utworu soczewkowatego (mikrofotogr. 51 ²⁾), o przeszło 200 μ szerokości, przy 120 μ grubości w swej części środkowej“.

Dodam tu jeszcze, że w obrębie teloblastu, gdzie materyał czopa metastomalonego już roztapia się w ogólnej masie — zauważać się jeszcze daje na przebiegu kilku przekrojów dość wyraźne rozgraniczenie dwu krawędzi brózdy metastomalnej, której ekto-mezodermiczne skupienia, oryentując się symetrycznie nازwnątrz — pozostawiają pomiędzy sobą grupkę komórek obojętnych, nie wchodzących w obręb obu krawędzi: jest to ślad najbardziej tylnej okolicy „czopa“.

* * *

Zestawiając podane tu materyały do rozwoju „czopa metastomalonego“ u *Lacerta muralis* i *Chalcides lineatus* — stwierdzić

¹⁾ Podany pod № 33 tej pracy.

²⁾ Mikrofotogr. 34, Tabl. IV, pracy niniejszej.

wypadnie dość późne zjawianie się tego utworu u zarodków obu tych gatunków, oraz nieznaczne jego wymiary na długość. Zależy to, mojemu zdaniem, od zredukowanych tu mocno wymiarów samej brózdy metastomu. W każdym razie z faktów przytoczonych dotychczas wynika, że — bez względu na okres swego powstawania — „czop” jest utworem o charakterze ekto-mezodermicznym, zjawiającym się w okolicy, w której masa ekto-mezodermy zaczyna zaginać się ku dwu stronom zewnętrznym zawiązka — i stanowiącym w tej okolicy kompleks pograniczny, nie nadający się do zużytowania morfogenetycznego. Stąd jego bezcelowe położenie, pomiędzy krawędziami brózdy metastomalnej, dla której powstania nietylko zbędnym się okazuje, ale wręcz stanowi masę przeszkadzającą rozgraniczeniu się krawędzi brózdy — na prawą i lewą. To też zostaje wyodrębniony od owych, tworzących się pomimo jego obecności, krawędzi — i skazany, jako kompleks od całości niezależny i zbędny — na zanik w drodze nekrozy.

Nekroza ta, jak widzieliśmy, a co szczególnie wyraźne jest u *Chalcides* (por. mikrofot. 27, Tabl. III), zaznacza się przedostatkiem w przedniej okolicy czopa. Zjawisko to zrozumiałe jest zupełnie ze względu, że właśnie od przodu w kierunku ku tyłowi różnicuje się i sama brózda metastomalna — więc jej najstarsza okolica, najwcześniej powstająca, najwcześniej też musi być areną nekrozy najpierw tu wyodrębnionego materiału zbecnego.

Pozatem — ogólnie opisanych tu dotychczas obrazów przemawiających się zdaje przeciw przypuszczeniu, jakoby momentem decydującym w wyodrębnianiu się czopa — był ucisk mechaniczny, wywierany przez krawędzi brózdy metastomalnej na materiał blastodermiczny, przez krawędzi owe objęty. Uzasadnienia bliższego tego poglądu dostarczy nam badanie tworzenia się czopa metastomalnego u zarodków *Lacerta ocellata*, stanowiących i pod tym względem, jak i pod bardzo wieloma innymi — niezmiernie wdzięczny materiał embryologiczny.

3. Rozwój czopa metastomalnego u *Lacerta ocellata* Daud.

Utwory o znaczeniu „gastrulacyjnym” (właściwie — metastomalnym) u *Lacerta ocellata* przedstawiają się z początku, t. j. aż do perforacji przewodu v. Kupffer'a (*canalis rectus*) — w sposób zupełnie odmienny, niż u ogółu innych znanych do tej czas pod tym względem gadów, — a mianowicie wyrażone są przez wydłużoną w kierunku głowowo-ogonowym zarodka — typowo-ptasią smugę pierwotną (Tur, 24, 25), której długość dochodzi 0.9 mm. Znaczna bardzo część tej smugi wystaje z tyłu poza obręb tarczki zarodkowej („Embryonalschild”, „écusson embryonnaire”) — wchodząc do *area pellucida*, część jej wszakże przednia zawsze leży w obrębie tarczki, nieco bliżej jej krawędzi tylnej. Wpuklenie prostomalne, zakreślone linią poprzeczną prostą, lub bardzo tylko nieznacznie zgiętą, z lekką ku tyłowi krzywizną — tworzy się w obrębie przedniej okolicy smugi pierwotnej, a więc okolicy znajdującej się w granicach tarczki zarodkowej, przyczem wpuklenie to odcina z długości ogólnej smugi około 0.25 mm. na wargę przednią prostomy (por. mikrofot. 35, Tabl. IV). Wprzedce po zarysowaniu się kieszeniowatego wpuklenia prostomy — znaczna bardzo część smugi pierwotnej, leżąca ku tyłowi od tego wpuklenia, ulega zanikowi, czemu dzięki już w fazie perforacji dna wpuklenia obraz *in toto* niemal że żadnych smugi tej nie wykazuje śladów. W ten sposób wprzedce prostoma *L. ocellata* przybiera wygląd właściwy ogółowi zarodków gadów. Z całą, tak przedtem wydłużonej, smugi — pozostaje tylko dość gruba warga tylna wpuklenia prostomalnego, rozciągająca się na 0.2 mm. mniej więcej w kierunku osi zarodka. Następnie prostoma poprzecznie rozciągnięta zaczyna stopniowo, i w sposób jeszcze bardziej klasyczny, niż to przedstawił Mitsukuri dla zarodków żółwia (35) — przekształcać się w metastomę drogą zaginania się ku tyłowi obu krawędzi zewnętrznych szczeliny prostomy. Gdy jednak u *Chelonia cacouana* podług Mitsukuri'ego przeobrażenie się prostomy w figurę podkowy zwróconej ocelami ku tyłowi występuje u zarodków w dość późnych stadiach rozwojowych, bo z jednocośnem zjawieniem się brzody rdzeniowej i kaptura głowowego owodni — u *Lacerta ocellata* całkowita metamorfoza prostomy odbywa się w okresach bez

porównania wcześniejszych, bo przed najlżejszym jeszcze bodaj zarysowaniem się wałków nerwowych i współcześnie z bardzo wcześniejszymi fazami różnicowania się struny grzbietowej. W stadium, gdy zjawia się tu typowa brózda metastomalna zupełnie wykończona, skrzydła mezodermiczne nie zachodzą ku przodowi więcej, niż na przestrzeni $\frac{2}{3}$ całej długości tarczki zarodkowej. Transformacje te odbywają się tu więc nawet przedżej niż u zarodków żmii, podług Ballowitz'a (40, Tabl. IV, fig. 98—103).

Zdaje mi się, że takie przyśpieszenie tworzenia się metastomii, w porównaniu z zarodkami innych gadów, może mieć swoje źródło w obecności — właśnie u *Lac. ocellata* — smugi pierwotnej ptasiego typu, stanowiącej ognisko proliferacji materyalu ekto-mezodermicznego, który, jak to zaznaczyliśmy, rozpływając się poniekąd w okolicach dalej w tył od prostomy położonych — pozostaje jednak w okolicy przy-prostomalnej, tworząc bardzo silnie wyrażoną jej wargę tylną. Są to właśnie warunki, w których powstawanie metastomii musi się odbywać w sposób jak najbardziej typowy, a ilość materyalu komórkowego, przeznaczonego na utworzenie się czopa metastomalnego — musi być bardzo znaczna.

Winieniem tutaj nadmienić, że, o ile mi wiadomo — w pracy niniejszej poraz pierwszy podane zostają szczegóły przeobrażania się prostomy w metastomę — *in toto*, na preparatach barwionych, badanych i mikrofotografowanych w świetle przechodzącym („par transparence“). Większość prac dotychczasowych w tym zakresie ilustrowana jest rysunkami, zdejmowanymi z powierzchni blastoderm niezabarwionych — w świetle odbitem (np. w pracach Will'a, Ballowitz'a i wielu innych). Aczkoliek rysunki takie wygładzają niezmiernie ładnie, ze względu na dające się tu wydobyć efekty plastyki — sądzę wszakże, że lepiej jest opierać się i w danym razie na mikrofotogramach preparatów prześwietlonych. Przy dobrem bowiem sporządzeniu preparatu zawsze niemal jesteśmy w stanie uniknąć obecności niepożądanych a maskujących istotne części składowe obrazu — elementów żółtkowych, lub nadmiernych nagromadzeń parablastu. Brak plastyki obrazu jest tu wynagrodzony sowicie przez możliwość odcyfrowania takich szczegółów, które z powierzchni wcale zauważone być nie mogą, jak np. — w sprawie o którą nam chodzi — długość wpuklenia prostomy lub rozciągłość gałęzi bocznych brózdy metastomalnej. Oso-

biście niejednokrotnie żałowałem, studyując wprost artystycznie wykonane rysunki Ballowitz'a w jego monografii o rozwoju żmii (40), że ciekawe te obrazy z powierzchni—nie zostały uzupełnione choćby przez schematyczny rysunek w świetle przechodzącem.

* * *

Nie wchodząc, narazie, w szczegóły odnoszące się do sprawy zarysów szczeliny prostomy, oraz wałań indywidualnych w tych zarysach, jakie stwierdziłem u zarodków *Lacerta ocellata* — w stadyach, poprzedzających okres początków tworzenia się „metastomy” — rozpoczęt od okresu, w którym zaznacza się już wyraźnie proces zginania się ku tyłowi bocznych krawędzi wpuklenia prostomalnego i wyodrębniania się okolicy, która w fazach poprzednich stanowiła część środkową wargi tylnej prostomy, a teraz zostaje ogarnięta przez brzegi tworzącej się brzody metastomalnej i w ten sposób przedstawia materyał, mający dać początek „czopowi metastomy”.

Na załączonym tu mikrofotogramie 36 (Tabl. IV) mamy okolicę tylną tarczki zarodkowej *L. ocellata*, której tarczki długość całkowita wynosiła 1.56 mm., przy szerokości 1.2 mm. Po bokach jej zarysowywały się tu „skrzydła” mezodermiczne, sięgające od tyłu ku przodowi tarczki na 1.2 mm. Z tyłu i boków tarczki zaznaczają się w polu przezroczystem zarysy *areae vasculosae*, o długości ogólnej 3.6 mm. i szerokości do 2.15 mm. Prostoma, przekształcająca się w metastomę, ma zarys podkowy, ograniczający wargę tylną, długą na 0.165 mm., przyczem szerokość jej wynosi około 0.072 mm. z przodu i 0.18 mm. w jej okolicy tylnej. W ten sposób cała ta warga, zaczynająca przybierać tu już charakter czopa metastomalnego, ma zarys trójkątnego utworu, wchodzącego pomiędzy dwie krawędzi boczne brzody metastomalnej, z których każda ma około 0.18 mm. długości. Kąt, utworzony przez oba ocele brzody wynosi około 45°.

Na przekrojach poprzecznych, przechodzących przez poziom *canalis recti*, widać, że w całym niemal świetle przewodu v. Kupffer'a znajdująły się bardzo liczne skupienia detrytu, które też występują i w najbardziej ku przodowi położonej części brzody metastomalnej. Ta ostatnia — w okolicy, w której nie zaczyna się jeszcze koniec przedni „czopa” — ma na przekroju

wygląd brózdy o dnie płaskiem¹⁾, rozciągniętem w poprzek na 92 μ , przyczem grubość warstwy ekto-mezodermicznej, odgraniczającej to dno od dołu, wraz z przylegającą silnie entodermą żółtkową, wynosiła około 40 μ . Krawędzi boczne brózdy wzrosły się nad poziomem dna na 56 μ . Zaginanie się tych krawędzi na boki i odśrodkowo od nich idąca proliferacja mezodermy zaznacza się tu nader wybitnie. Na przekrojach leżących bezpośrednio ku tyłowi od tego poziomu widzimy zjawianie się w samym środku dna brózdy — wyniosłości, wznoszącej się ku górze, stanowiącej materiał „czopa“, przyczem od strony grzbietowej tej wyniosłości zaczynają najwyraźniej odrywać się elementy, ulegające stopniowemu rozpadowi i dające początek wzmiankowanym już skupieniom detrytu.

Wyniosłość, przedstawiająca przednią część czopa metastomalnego, w miarę posuwania się ku okolicy tylnej metastomii rozszerza się coraz bardziej na boki, tak, że spadek jej krawędzi zewnętrznych dochodzi do granic bocznych brózdy metastomalnej, a jednocześnie górna jej powierzchnia wzrosi się aż do poziomu krawędzi górnych warg brózdy. Na tym poziomie można też zauważać lekkie rozdwajanie się czopa od jego strony grzbietowej, którego nie było widać przy rozpatrywaniu tego zarodka *in toto*, a które ilustruje nam nasz mikrofotogram 37, Tabl. IV. Masa czopa metastomalnego, dochodząca tu 115 μ grubości przy 130 μ szerokości, rozdziela się u góry — tworząc dwa zaokrąglone wałki, odgraniczone od siebie przebiegającym podłużnie rynienkowatem wgłębieniem. Wgłębienie to wygładza się w okolicy tylnej brózdy metastomalnej, jednocześnie ze spłaszczeniem samej brózdy. Zauważać należy, że na przebiegu $\frac{2}{3}$ tylnych czopa — jego elementy położone na stronie górnej nie zdradzają jeszcze narazie oznak rozpadu, jakie stwierdziliśmy w okolicy przedniej tego utworu.

Całość opisanych wyżej obrazów nie przemawia bynajmniej — również jak i wszystkie poprzednie — za jakimkolwiek uciskiem mechanicznym, wywieranym przez krawędzi brózdy

¹⁾ Zarys płaski dna brózdy pierwotnej zdarza się i u zarodków ptaków, szczególnie w przypadkach, gdy brózda ta wyrażona jest bardzo silnie. Jeden z obrazów takich — u zarodka gawrona (*Trypanocorax frugilegus* L.), podałem w mojej „Teorií mezostomy“ (43, mikrofotogram 11) i przytaczam go również na mikrofot. 43, Tabl. V pracy niniejszej (p. niżej).

metastomalnej na zawarty pomiędzy niemi „czop“. Samą już możliwość powstania brózdy na stronie grzbietowej tego ostatniego — stanowi dość ważny w tym względzie argument.

Dalsze przekształcanie się prostomy w metastomę w znaczniejcej większości przypadków odbywa się u *L. ocellata* w drodze klasycznego rozrastania się ku tyłowi w ciągu dalszym — krawędzi zewnętrznych prostomy, oraz coraz większego zbliżania się ich ku sobie. W ten sposób zawarty pomiędzy temi krawędziami materiał staje się coraz węższy i w coraz to bardziej typowy sposób przekształca się w ostatecznie uformowany „czop metastomalny“. Na naszym mikrofotogramie 38, Tabl. IV widzimy już taką wykończoną metastomę zarodka, którego tarczka („écusson embryonnaire“) miała 1.35 mm. długości przy 0.96 mm. szerokości. *Area vasculosa* była tu zarysowana nieco wyraźniej, niż w zarodku poprzednio opisany. Skrzydła mezodermy siegają tu ku przodowi tarczki na 1.1 mm., wszakże, zważywszy mniejsze niż w przypadku poprzednim rozmiary samej tarczki zarodkowej, — stwierdzić wypadnie, że mamy tu do czynienia ze stadium rozwojowem bardziej posuniętem.

Metastoma ograniczona jest od przodu wargą przednią, której grubość w kierunku głowowo-ogonowym wynosi około 0.085 mm., oraz dwiema krawędziami bocznymi, każda o grubości około 0.12 mm. Te wargi boczne są tu znacznie ciemniejsze, aniżeli u pierwszego zarodka, gdzie utkanie ich nie różniło się wybitnie od ogólnego tła sąsiadujących z niemi okolic tarczki zarodkowej. Brózda metastomalna ma tu zarys niemal zupełnie ścisłe podłużny i jej krawędzi przebiegają prawie równolegle do siebie, nieco tylko rozchodząc się w końcu tylnym metastomy, tak, że szerokość całej brózdy wynosi 0.086 mm. u jej przodu i do 0.107 mm. — z tyłu. Sam czop metastomalny przybrał tu już wygląd wybitnie zaostrzonego w swym końcu przednim języka, ku tyłowi nieco rozszerzonego, o długości ogólnej 0.215 mm., przy szerokości od 0.102 mm. do 0.025 mm. Koniec przedni czopa sięga prawie krawędzi przedniej metastomy, można wszakże stwierdzić już przy badaniu *in toto*, że nie zachodzi on do wpułkającej się okolicy *canalis recti*. Tkanka „czopa“ barwi się tu znacznie intensywniej, niż w przypadku poprzednio opisany, gdzie nie wyróżniał się on od bardziej ku tyłowi od niego położonej części teloblastu.

Nie podaję tutaj opisu przekrojów tego zarodka, nie różnią się one bowiem znacznie od przekrojów innych zarodków w stadyum uformowanego ostatecznie „czopa metastomalnego” — a o których budowie mowa będzie niżej.

Stopień dalszy przekształceń czopa metastomalnego przedstawiają zarodki, w których zachodzi jeszcze większe zbliżenie krawędzi metastomów, czemu dzięki sam „czop” przybiera postać „listewki metastomalnej” („Metastomileiste” Ballowitz'a) — zawsze w obrębie mocno zwężonej brózdy. Przykłady takiej listewki metastomalnej widzimy na naszych mikrofotogramach 39 i 40 (Tabl. IV). Pierwszy z nich przedstawia całego zarodka *L. ocellata* w stadyum ostatecznie zarysowanej metastomie¹⁾, drugi zaś — część ogonową drugiego zarodka tejże jaszczurki w stadyum analogicznem, z typową „listewką” — w znaczniejszym powiększeniu.

Zarodek z mikrofot. 39 miał tarczkę zarodkową długą na 1.45 mm. i szeroką na 1.2 mm. Długość brózdy metastomu z wąską listewką wynosiła tu aż 0.19 mm. Stan rozwoju skrzydeł mezodermu, tworzących typową figurę „motyla” (Ballowitz) oraz zawiązków pola naczyniowego — wykazywał stadyum starsze, niż drugiego z poprzednio opisanych zarodków. Do stadyum podobnego, acz nieco jeszcze jakby starszego ze względu na zwężenie zarysów tarczki zarodkowej — odnosi się i zarodek z mikrofotogramu 40. Tego tarczka zarodkowa miała 1.4 mm. długości przy 1.2 mm. szerokości w swej części przedniej i 0.6 mm. — w tylnej. Wysepki krwi *areae vasculosae* wyraźne silnie, z początkiem anastomoz sieciotwórczych. Skrzydła mezodermiczne tworzyły tu figurę znacznie bardziej wydłużoną ku przodowi, niż u innych dotychczas opisanych zarodków.

W okolicy metastomu tego zarodka widzimy obraz, odpowiadający naogół stosunkom, zachodzącym w tejże okolicy u zarodka z mikrofot. 39, lecz w powiększeniu znaczniejszym. Na tle zgrubiałych warg bocznych metastomu ciągnie się tu brózda podłużna, o ściśle równoległych względem siebie krawędziach,

¹⁾ Nie mogę tu podać mikrofotogramu *in toto* tego zarodka w powiększeniu większym niż $27\frac{1}{2}$ raza, albowiem został on pokrajany na seryę skrawków mikrotomowych już dawniej, — zanim zwróciłem szczególną uwagę na budowę samej listewki metastomalnej.

zbliżonych znacznie bardziej, niż u zarodka z mikrofotogr. 38. Długość tej brzozdy wynosi tu 0.18 mm., szerokość zaś — zaledwie 0.06 mm. Leżąca wzdłuż brzozdy listewka metastomalna ma też około 0.18 mm. długości przy 0.03 mm. szerokości. Koniec przedni listewki dochodzi do samego ujścia zewnętrznego *canalis recti*.

Na przekrojach poprzecznych przez zarodek z mikrofotogr. 39, widzimy (mikrofot. 41, Tabl. V), że sprowadzony do wyglądu długiej i wązkzej listewki „czop” — przedstawia się w postaci wznoszącego się z dna brzozdy metastomalnej skupienia, mającego około 45 μ wysokości (od poziomu dna), przy 34 μ szerokości. Elementy tego czopa przechodzą ku dołowi w masę ekto-mezodermiczną, grubą na 50 μ , a której krawędzi boczne przedłużają się w mezodermę przyosiową. I w danym razie, pomimo znacznego zbliżenia ku linii środkowej obu krawędzi bocznych brzozdy metastomalnej (odległość ich wzajemna wynosi tu zaledwie 64 μ) i sprowadzenia „czopa” do tak wązkiej listewki — mowy być nie może o ucisku mechanicznym, wywieranym przez krawędzi brzozdy na tkankę czopa. Po obu bowiem stronach tego ostatniego widzimy tu brzozdkowe zagłębienia, odgraniczające boczne krawędzi czopa od brzegów wewnętrznych brzozdy metastomalnej, o szerokości 14 μ — 18 μ , kończące się u podstawy czopa łagodnym zaokrągleniem, wykluczającem wszelkie przypuszczenie co do możliwości jakiegokolwiek ucisku...

Same elementy czopa nie zdradzają jeszcze w danym razie żadnych wyraźnych oznak zwyciędnienia, wszakże powierzchnia górna całego tego utworu już nie posiada zarysów zupełnie gładkich.

W dwu ostatnio opisanych zarodkach mamy do czynienia z czopem metastomalnym rozwiniętym w postaci długiej, nader silnie zwężonej, listewki — wzdłuż całej długości przebiegu bardzo wyraźnie zarysowanej brzozdy metastomy. Zarodki te ilustrują maximum rozwoju tego utworu, który zaczynając od stadyów wskazanych — coraz to wyraźniej zanikać będzie w toku rozwoju dalszego. Zanik ten wszakże rozpocząć się może już nader wcześnie, a raczej — przy słabym wogóle od samego początku rozwoju czopa i rychłym jego nikle wyrażonej masy rozpadzie — zniknąć on może już w stadyach, odpowiadających tym właśnie okresem, w których u zarodków innych tejże *L. ocellata* wyrażony

bywa w sposób najbardziej typowy. Jeden z zarodków takiego właśnie typu jest przedstawiony na mikrofotogramie 42, Tabl. V. Stan ogólny rozwoju tego zarodka odpowiadał stadyum blasto-dermy z mikrofotogramu 40¹⁾). Jego tarczka zarodkowa miała 1.5 mm. długości przy 1.1 mm. szerokości w swej części przedniej; skrzydła mezodermiczne były tu dość znacznie rozrośnięte ku przodowi. Okolica teloblastu, rzucająca się w oczy przy obserwacji *in toto* swem bardzo intensywnem zabarwieniem — miała około 0.48 mm. długości i tyleż wszerz. Widzimy tu, ograniczoną bardzo silnie zgrubiałemi wargami bocznemi, — brózdę metastomy, dochodzącą aż 0.26 mm. na wysokość, przy szerokości około 0.05 mm. wzdułz swego przebiegu, z wyjątkiem okolicy ogonowej, gdzie krawędzi boczne brózdy rozchodzą się na boki na 0.19 mm. Wzdłuż całej brózdy metastomalnej nie można tu zauważać *in toto* śladów wyraźnych czopa metastomalnego²⁾, i dopiero w samym jej końcu tylnym widać nikłe trójkątne skupienie, skierowane swem językowatym wydłużeniem w stronę rozszerzającej się w tem miejscu brózdy. Pozatem, wzdułz środkowej i przedniej okolic tej brózdy, na dnie jej zauważać można było tylko drobne, rozrzucone skupienia ziarnistości, nie zdradzających *in toto* charakteru komórkowego.

Na seryi przekrojów poprzecznych okazało się tu, że istotnie, wraz z niezmiernie silnym rozwojem warg bocznych brózdy metastomalnej, która swym wyglądem przypomina tu do złudze-

¹⁾ Nie mogę tu podać mikrofotogramu tego zarodka w powiększeniu znaczniejszym dla tych samych powodów, dla których byłem zmuszony ograniczyć się do powiększenia 27^{1/2} raza zarodka z mikrof. 39.

²⁾ Podobnego rodzaju brak czopa metastomy w zarodkach, znajdujących się w stadyum rozwojowem młodszem, niż inne, u których utwór ten jest bardzo wyraźnie rozwinięty — widzimy u zarodków *Platydactylus*, opisanych przez Will'a (32), a mianowicie na rys. 26 i 27, Tabl. 3 jego pracy. Drugi z tych zarodków, o skrzydłach mezodermu znacznie mniej ku przodowi rozrośniętych niż pierwszy — przedstawia w porównaniu z nim „Ein wenig jungerer Embryo, an dem nichtdestoweniger die Bildung der Primitivrinne bereits vollendet ist“ (tekst, str. 154). Niema w nim ani śladu czopa i brzegi brózdy są tu nader silnie ku sobie zbliżone, podczas gdy u zarodka z rys. 26 czop jest bardzo długi. Znajdujący się w tem samem stadyum co zarodek z rys. 27 — zarodek inny (rys. 25) ma bardzo pierwotny, trójkątny zarys brózdy metastomalnej, świadczący o względnie niedawnem jej powstaniu, z „czopem“ silnie jeszcze w swej okolicy tylnej rozszerzonym.

nia budowę typowej brózdy pierwotnej zarodków ptasich — przy najmniej w niektórych postaciach rozwoju tej ostatniej (por. mikrofotogram 43, Tabl. V) — szedł w parze uderzająco znaczy niedorozwój elementów właściwego czopa metastomalnego. Znaczna większość jego części składowych już zdążyła uledz tu rozpadowi, o czem świadczy obecność — w ilości, zresztą, dość niewielkiej — skupień detrytowych, znajdujących się zarówno w obrębie *canalis recti*, jak w samej brózdzie. Skupienia te składały się z drobnych ziarnek o nieokreślonej budowie, o średnicy od 2 μ do 1 μ i nawet mniejszych, oraz kuleczek o średnicy od 10 μ do 20 μ , o wyglądzie gąbczastym, wypełnionych licznymi wakuolami, lecz bez śladów jąder komórkowych.

Na poziomach, odpowiadających częściom przednim brózdy metastomalnej, szerokość jej wynosi 38 μ w miejscu największego zbliżenia ku sobie obu warg bocznych, przy czem samo dno brózdy jest tu szerokie na 80 μ . Powierzchnia tego dna jest tu zupełnie płaska, bez żadnych śladów wyniosłości środkowej, których odpowiadała „czopowi”. Tkanka ekto-mezodermiczna dna przedstawiona jest zaledwie przez dwie warstwy komórek o wspólnej grubości 14 μ . Natomiast wargi boczne brózdy wyniesione są tu nad poziom dna na 80 μ .

Bardziej ku tyłowi brózdy metastomalnej mamy obraz, przedstawiony na naszym mikrofotogramie 44, Tabl. V. Tutaj odległość między krawędziami wewnętrznymi brózdy wynosi 32 μ , szerokość jej dna — 60 μ . Z dna tego wystaje trójkątna na przekroju wyniosłość, wysoka na 15 μ : to skupienie jest jedynym razem w danym zarodku — czopa metastomalnego.

Zdaje mi się, że w danym przypadku niedorozwój „czopa” można poniekąd rozpatrywać w związku z bardzo silnie wyrażonym rozwojem warg bocznych brózdy metastomy i ich nader znacznem zbliżeniem do linii środkowej zarodka. Dzięki temu zbliżeniu wprost zabraknąć musiało materyału obojętnego w obrębie niezmiernie szczupłego terytorium ekto-mezodermicznego, objętego przez krawędzi metastomy.

Oprócz podobnych do wyżej opisanego przypadków zupełnego niedorozwoju czopa — dość często występuje u *Lacerta ocellata* (a stanowiący natomiast rzadkość u zarodków innych jaszczurek) inny jeszcze typ budowy czopa, polegający na jego częściowym niedorozwoju w obrębie okolicy przedniej

brózdy metastomalnej, przyczem jednocześnie w końcu ogonowym tejże brózdy rozwija się on w sposób nader wybitny. Jest to zjawisko tem ciekawsze, że dotychczas raczej napotykaliśmy wskazówkę co do wręcz odmiennego zachowania się czopa metastomalnego względem przebiegu samej brózdy, a mianowicie — pozostawanie się go w przedniej okolicy brózdy, z jednocześnie uwstecznianiem się ku tyłowi. Widzimy to np. na rys. 100, 101, 103, 110 i 114 (Tabl. V i VI) monografii Ballowitz'a o rozwoju *Pelias berus* (40) i rys. 7 i 8 (Tabl. I) pracy K. Peter'a o rozwoju *Lacerta agilis* (41). Tem bardziej więc podkreślić należy fakt dość częstego ukazywania się takiej postaci czopa metastomalnego u *L. ocellata* — jaką np. mamy na naszym mikrofotogramie 45, Tabl. V. Dodać należy, że taka forma czopa trafia się tu dość często we wszystkich stadiach rozwojowych, w których utwór ten jest wogół widoczny, t. j. od okresu uformowanej brózdy metastomalnej — do stadyum zarodków o 2—3 parach dobrze już wyróżnicowanych protosomitów.

Na mikrofotogr. 45 mamy *in toto* część ogonową zarodka w stadyum odpowiadającym zarodkowi z mikrof. 42, o ile chodzi o charakter ogólny rozrostu ku przodowi skrzydeł mezodermicznych. Jego pole przezroczyste miało około 6.6 mm. długości przy 4.2 mm. szerokości. Zawiązki *areae vasculosae* rozwinięte niezbyt silnie. Tarczka zarodkowa, dłuża na 1.57 mm., miała 1.2 mm. szerokości z przodu i 0.75 mm. w okolicy tylnej. Skrzydła mezodermy rozpościerały się na 1.25 mm. ku przodowi tarczki. Cała okolica teloblastu, wybitnie intensywnie barwiąca się, miała 0.32 mm. długości przy 0.34 mm. szerokości. Widzimy tu brózdę metastomalną, ograniczoną z przodu słabo zarysowaną wargą przednią, i z obu boków — bardzo silnie wyrażonemi wargami bocznemi, z których każda miała przy badaniu *in toto* 0.144 mm. szerokości. Długość brózdy wynosiła 0.193 mm., przy szerokości 0.05 mm. w jej części przedniej i 0.082 mm. — w tylnej. Okolica przednia brózdy metastomalnej, na długości 0.108 mm. od wargi przedniej, nie wykazuje najmniejszych śladów „czopa“: widzimy tu wprost przeświecające dno brózdy, pochylającej się w stronę przewodu v. Kupffer'a. Tylna natomiast połowa brózdy zajęta jest przez czop metastomalny wyrażony bardzo silnie, w postaci zbitego ciemnego utworu, długiego na 0.096 mm. i dochodzącego 0.06 mm. na szerokość. Na przekrojach podłużnych

(por. mikrofotogram 46, Tabl V), przechodzących przez środek czopa i brózdy metastomalnej widzimy, że istotnie okolica przednia brózdy żadnych odpowiadających czopowi utworów nie zawiera, czop zaś prawdziwy rozpoczyna się w odległości dość znacznej od krawędzi przedniej wpuklenia prostomalnego — w postaci jakby nagle wyrastającego na powierzchni wargi tylnej wzniesienia (oznaczonego gwiazdką na mikrofotogramie) o zarysach zaokrąglonych, którego krawędź przednia ma 40 μ — 50 μ wysokości. Od tego wzniesienia ku tyłowi zarodka ciągnie się klinowata, stopniowo zwężająca swoją grubość warstwa komórek, przechodząca powoli w czysto ektodermiczną cienką warstwę obwodową blastodermy. Elementy czopa nie zdradzają tu jeszcze objawów zwyrodnienia, cały wszakże charakter tego utworu świadczy o rozpoczynającym się już jego uniezależnianiu się od reszty masy materyalu ekto-mezodermicznego, z którego składają się warstwy wargi tylnej głębiej pod nim leżące, a których przedłużenie bezpośrednie ku przodowi stanowi wolna od „czopa“ okolica przednia dna brózdy.

W danym przypadku mamy więc do czynienia z takim utworzeniem się brózdy metastomalnej, przy którym nadmiar materyalu ekto-mezodermicznego znalazł się w pewnym oddaleniu dość znaczнем od okolicy pierwotnego wpuklenia prostomalnego. Na całym przebiegu swej części przedniej brózda metastomalna otrzymała tu od razu dzięki temu — charakter typowej brózdy pierwotnej.

* * *

We wszystkich opisanych dotychczas zarodkach *Lacerta ocellata* widzieliśmy jeden typ zasadniczy przeobrażania się prostomy w metastomę i współczesnego z procesem tym powstawania czopa metastomalnego. Wszędzie mamy tu stopniowe zaginanie się w kierunku ogonowym bocznych, zewnętrznych krawędzi szczeliny pierwotnie wpoprzek rozciągniętego wpuklenia prostomalnego, a następnie wyodrębnianie się coraz to wyraźniejsze okolicy materyalu ekto-mezodermicznego, zawartego pomiędzy powstającymi w ten sposób krawędziami brózdy metastomalnej: takie wyodrębnianie się prowadzi wprost do utworzenia się czopa. Zanim przejdę do faktów dalszych, stwierdzających, że

u *L. ocellata* tworzenie się czopa metastomalnego nie koniecznie następować musi podług tu podanego, a uważanego za powszechny, schematu — pozwolić sobie zwrócić uwagę na pewną postać szczególną powstawania metastomy, a specjalnie na stosunek końców jej odgałęzień bocznych — do zarysów samej tarczki zarodkowej.

U zarodków rozpatrzonych dotychczas krawędzi brózdy metastomalnej (czyli jej „wargi boczne“) bez względu nawet na stadyum mniej lub więcej zaawansowane rozwoju tego utworu — zawsze kończą się niedochodząc do granicy tylnej tarczki zarodkowej. Zarysy tej ostatniej bywają u *L. ocellata* przeważnie takie, że z jednej strony nie widać dokładnie ostro zarysowanej się jej granicy od strony tylnej w fazach metastomy, — z drugiej zaś cała okolica teloblastyczna, a więc i brózda metastomalna, umieszczona jest jeszcze dość daleko ku przodowi od owej granicy tylnej. W każdym razie u olbrzymiej większości badanych przezemnie zarodków — końce tylne brózdy metastomy wprost niejako rozpływają się w tkance blastodermy w pewnym oddaleniu od granicy zewnętrznej tarczki. Nie jest to wszakże zasada powszechna. W niektórych przypadkach (kilkuastu — na kilka-set zarodków w stadyach o które chodzi) mogłem stwierdzić odmienne nieco a dość ciekawe stosunki, polegające na tem, że dwie boczne odnogi brózdy metastomalnej nie tylko dochodzą do granicy tylnej tarczki zarodkowej, w danym razie bardzo ostro zarysowanej, lecz na samej tej granicy niejako przedłużają się na zewnątrz, skręcając na lewo i na prawo i biegnąc następnie ku przodowi, wzdłuż krawędzi tylno-bocznych tarczki, na pewnej dość znacznej przestrzeni.

Podobne stosunki ilustruje nasz mikrofotogram 47, Tabl. V. Pozwolę tu sobie zatrzymać się nieco nad podobием zachowaniem się brózdy metastomalnej ze względu na znaczenie teoretyczne, jakie obrazem takim przypisywano, zarówno w embryogenii gadów, jak ptaków. Powstająca w przypadkach takich figura sierpa („Sichel“, „croissant“) przypomina, oczywiście, sierp, zarysowujący się w okolicy tylnej gastrulujących zarodków *Se-lachii*. Stąd, poprzez dawne Kollerowskie koncepcje o „Sichelknopf“ i „Sichelhörner“ (45) w rozwoju ptaków, — wciąż powtarzają się w literaturze nawroty do upatrywania w podobnych utworach sierpowatych — specjalnie pierwotnego zna-

czenia morfologicznego... Wielu autorów jeszcze dotychczas nie może się pogodzić z myślą o wprost przypadkowem, konwergencyjnym ukazywaniu się różnych form t. zw. „sierpa” w zarodkach kręgowców wyższych. Z pomiędzy gadów — szczególnie u *Crocodilus madagascariensis* takie sierpowate odgałęzienia boczne brózdy pierwotnej były przedstawione przez Voeltzkow'a. Rysunki jego (46, Tabl. II: 13 a, 14 a, 15 a i 16 a) wykazują w zarodkach tego krokodyla olbrzymie wprost „Seitenfurchen” — bardzo daleko ku przodowi tarczki zarodkowej po obu jej bokach sięgające. W dodatku owe brózdy boczne mają tu powstawać niezależnie od metastomu — na co wskazywać się zdaje fig. 15 c tejże tablicy. W innej swej pracy (47) Voeltzkow podaje przekroje przez zarodek, oznaczony 13 a w rozprawie pierwszej (Tabl. XXXII). Tu, szczególnie na rys. 10, widzimy przekrój przez owe „Seitenfurchen”, które istotnie przypominają nieco obraz rozgałęzionej brózdy pierwotnej, aczkolwiek warstwa ektodermiczna jest tu nader dokładnie oddzielona od leżących pod nią skupień mezodermy i ta ostatnia najwyraźniej nie pochodzi od umiejscowionej tu specjalnie proliferacji ekto-mezodermicznej.

Wracając do zarodka *L. ocellata* z „brózdami bocznemi” (mikr. 47), zaznaczę przedewszystkiem, że mamy tu do czynienia z obrazem, otrzymanym przy rozpatrywaniu w świetle przeходzącym, nie zaś odbitem, stosowanem przez Voeltzkow'a i innych. Pomimo to wyrazistość tych bróz, szczególnie po stronie lewej tarczki zarodkowej, jest tu dość znaczna. Zdaje się, że badanie utworów podobnych w świetle odbitem prowadzi do wyników niezbyt dokładnych, przy silnym bowiem oświetleniu zarodka z powierzchni — drobne nawet pofałdowania znacznie większymi i głębszymi się być wydają. Nasz więc mikrofotogram oddaje obrazy o które tu chodzi znacznie dokładniej.

Był to zarodek w stadyum rozwojowem naogół zbliżonem do opisanych ostatnio. Wymiary jego tarczki zarodkowej wynosiły 1.44 mm. i 1.0—0.6 mm. Skrzydła mezodermy sięgały ku przodowi na 1.05 mm. Zawiązki pola naczyniowego miały razem 2.4 mm. długości przy 1.85 mm. szerokości; sieć wysepek krwistych była jeszcze niezbyt powikłana.

Brózda metastomalna miała tu 0.18 mm. długości, przy 0.107 mm. szerokości; „czop” wykazywał wymiary 0.168 mm.

i 0.06—0.082 mm.; tak więc, sądząc z szerokości czopa i dość słabej krzywizny przedniej krawędzi metastomu — mamy tu raczej do czynienia z fazą dość wczesną powstawania brózdy metastomalnej. Tylne krawędzi tej brózdy, rozchodząc się na boki, zaznaczają granicę zewnętrzną tarczki zarodkowej, tworząc dwie „Seitenfurchen“, z których lewa sięga ku przodowi na długość 0.36 mm., prawa zaś — na 0.24 mm. Nazewnątrz od odgraniczonej w ten sposób tylnej okolicy tarczki rozpościera się od końca ogonowego „czopa“ — pas sierpowaty terytoryum, ciemniejszego niż właściwa *area pellucida*, szeroki na 0.7 mm. (w kierunku poprzecznym) i na 0.18 mm. w kierunku głowowo-ogonowym zarodka.

Na seryi przekrójów poprzecznych stwierdzić tu można, że stosunki zachodzące na krawędzi tylnej okolicy tarczki zarodkowej, w miejscu, w którym widoczne są *in toto* przedłużenia brózdy metastomalnej w postaci „brózd bocznych“ — nie mają nic wspólnego ze strukturą brózdy właściwej: w miejscu temu tkanka ekto-mezodermiczna przyśrodkowej okolicy tarczki ulega dość nagłemu ścienieniu, z powstaniem jednoczesnym lekkiego zagłębienia od góry. W ten sposób warstwa np. grubości do 50 μ , nagle przechodzi w warstawkę ektodermy pozazarodkowej o grubości 12 μ — 20 μ . Ułożenie przyśrodkowej okolicy tej warstwy ektodermy, podginającej się niejako pod krawędź tarczki, przypomina do pewnego stopnia analogiczne stosunki zachodzące niekiedy u zarodków ptasich dotkniętych platyneuryą, gdzie okolica przyśrodkowa ektodermy pozaneuralnej też podgina się pod krawędź płyty platyneurycznej.

Co się tyczy samego „czopa“, to budowa jego w danym przypadku niczym się nie różni od normy zwykłej. Zauważać wszakże należy, że przednia jego okolica ma dość szeroką podstawę, którą łączy się z dnem brózdy metastomalnej, bliżej zaś końca tylnego podstawa ta zwęża się nieco, tak że czop przybiera na przekrójach zarys niemal okrągły. Otóż zazwyczaj stosunki te bywają wprost odwrotne (por. np. mikrofotogr. 49 i 50, Tabl. V).

Z powyższego widzimy, że o homologizowaniu „brózd bocznych“ z właściwą brózdrą metastomalną, jako jej przedłużenia, nie może być mowy: jest to poprostu wyraz zewnętrznego okolicy, w której dość nagle ścienia się ektoderma tarczki zarodkowej,

przechodząc w ektodermę pozazarodkową. Samo nawet wgłębie-
nie brózdotwórcze w tem miejscu ma w znacznej mierze charak-
ter artefaktu, wywołanego przez działanie odczynnika utrwalają-
cego na okolicę, w której graniczą ze sobą dwie warstwy od-
miennej grubości i konsistency. W żadnym razie nie można
rozpatrywać tych utworów jako specjalnego dodatkowego ognis-
ka mezodermotwórczego, poza ogniskiem głównem, środkowem,
t. j. smugą pierwotną, prostomą i wargami bocznemi metastomą.
Nie ulega też wątpliwości, że utwory te, o ile wogół mają ja-
kieś znaczenie, a nie są przypadkowymi artefaktami,— nie po-
wstają przed utworzeniem się metastomą i w związku gene-
tycznym z tą ostatnią, lecz dopiero w czas jakiś po jej ostatecznym
wyodrębnieniu. Jeżeli nawet można zauważać, co kilkakrotnie
miałem sposobność obserwować — tworzenie się takich szparowa-
tych wgłębień bocznych w stadyach nieco wcześniejszych, niż
przekształcanie się prostomą w metastomę — to zawsze wszakże
owe „brózdy” boczne powstają zupełnie niezależnie od wpukle-
nia prostomalnego i nie mają żadnej z niem łączności. Dodam,
że zjawianie się owych „Seitenfurchen” bywa też wyrazem wyodręb-
niania się grubiejaczej okolicy tylnej tarczki zarodkowej, w toku
przekształcania się całego tego terytorium w okolicę typowo „te-
loblastyczną” (p. niżej).

* * *

Wreszcie poruszyć tu muszę sprawę pewnych, dość ciekawych, wahań osobnikowych, występujących niekiedy w spo-
sobie tworzenia się czopa metastomalnego u *L. ocellata*. Charakter
tych wahań rzuca pewne dość ciekawe światło na samo znaczenie
czopa, oraz na znaczenie brózdy metastomalnej i jej stosunek
do prostomii.

Jak zaznaczyłem już parokrotnie wyżej — powstawanie me-
tastomii zaczyna się u *L. ocellata* już po ukończonej osta-
tecznie perforacji kanału v. Kupffer'a, przyczem brózda meta-
stomalna, podług schematu podanego już przez Mitsukuri'ego,
przedstawia wynik zaginania się ku tyłowi krawędzi bocznych pro-
stomii. Przed rozpoczęciem się owej metamorfozy krzywizna wklęsła
wargi przedniej prostomii zwraca się wyraźnie ku tyłowi.

Owo zagięcie się typowe krawędzi bocznych prostomii roz-
poczyna się u *Lac. ocellata* niemal zawsze po powstaniu c

lis recti, zdarzało mi się jednak stwierdzić już wyraźną perforację tego kanału nawet przy zachowaniu dość pierwotnego zarysu prostomy, o wardze przedniej wysuniętej nieco ku tyłowi w postaci zaokrąglonego jeszcze zlekka językczka. W każdym razie utworzenie się prawdziwie typowej metastomny winno być w zasadzie poprzedzone przez zwrócenie się wklęśnięcia szczeliny wpuklenia prostomalnego ku tyłowi. Sam zaś czop metastomalny jest wówczas wynikiem bezpośrednim rozpościerania się w kierunku ogonowym brzegów prostomy i wynikającego z tego procesu izolowania w linii środkowej zarodka — materyalu, pochodzącego z wargi tylnej, a zawartego pomiędzy krawędziami bocznemi brózdy, utworzonej przez wydłużenie krawędzi wpuklenia pierwotnego.

Stwierdziłem jednak u *L. ocellata* cały szereg swoistych odchyleń zarodkowych indywidualnych, świadczących, że aczkolwiek u większości embrionów tej jaszczurki cały ten proces przebiega ściśle podług owego schematu ogólnego, — nie są jednakbynajmniej tu wykluczone i zgoła odmienne sposoby powstawania czopa metastomalnego, połączone niekiedy z objawami dość ciekawej heterochronii rozwojowej, przyczem powstanie czopa nie jest koniecznie związane z pewnym znaczniejszym stopniem rozwoju samej brózdy metastomalnej, lecz przeciwnie — czop tworzyć się może w bardzo intensywny sposób przy jednoczesnym bardzo nikłym rozwoju brózdy.

Wahania te wykazują również, że powstanie brózdy metastomalnej i jej czopa nie jest też związane węzłami konieczności korelacyjnej ze stadyum perforacji kanału v. Kupffer'a i znaczniejszym różnicowaniem się ku przodowi „skrzydeł” mezodermicznych: utwory o charakterze niewątpliwie i wybitnie metastomalnym zjawiać się mogą już i w stadyach wcześniejszych, w których obecność ich dotychczas notowana nie była.

Wreszcie z obserwacji wahań tych wynika, że krawędzi boczne brózdy metastomalnej nie koniecznie powstają jako przedłużenia zagiąjących się w kierunku ogonowym brzegów bocznych wpuklenia prostomalnego, lecz powstawać też mogą jako utwory najzupełniej samodzielne i od szczelinowego wpuklenia samej prostomy niezależne.

Nasz mikrofotogram 48, Tabl. V, przedstawia okolicę metastomu zarodka *Lacerta ocellata*, którego ogólna budowa nosiła cechy stadyum rozwojowego dość wybitnie wcześniejszego, aniżeli wszystkie dotychczas tu opisane. Zarodek ten rozwinał się w polu przezroczystem o 4.5 mm. średnicy i był przedstawiony przez tarczkę zarodkową, długą na 1.56 mm. i szeroką na 1.27 mm. do 0.68 mm., o zarysach wydłużonych, gruszkowatych. W obrębie tej tarczki nie było jeszcze żadnych śladów skrzydeł mezodermicznych, tak że ogólny jej charakter przypominał raczej zarodki w stadyum smugi pierwotnej lub bardzo wczesnych faz powstawania prostomy. Za prostomą ku tyłowi odchodził od tarczki utwór ciemniejszy, w kształcie „brody“, długий na 0.45 mm. i szeroki na 0.72 mm., przyczem od jego krawędzi tylnych i bocznych wrastające promieniście do *area pellucida* utwory cienkie, ciemniejsze, miały wygląd bardzo wczesnych związków krwi. Prócz nich niema tu jeszcze żadnych innych śladów tworzącego się pola naczyniowego, co odpowiada ogólnemu, dość wczesnemu, stadyum całego związka.

Okolica teloblastyczna, wzięta jako całość, miała tu około 0.48 mm. długości przy 0.36 mm. szerokości. Warga przednia miała około 0.19 mm. długości; wgłębienie prostomalne, już w danym razie zlekka kierujące swą krzywiznę wklęslą ku tyłowi, było szerokie na 0.14 mm. Boczne krawędzi tego wpuklenia przechodzą najwyraźniej w tkankę obojętną blastodermy i nie wykazują żadnego związku z krawędziami brózdy metastomalnej, tworzącej się zupełnie samodzielnie i niezależnie od prostomy, drogą powstawania odrębnych brózd bocznych, kierujących się ku tyłowi i zaczynających się od wewnątrz krańców zewnętrznych samej prostomy.

Ta bróżda metastomalna, jeszcze bardzo szeroko rozchodząca się na boki, ma tu 0.2 mm. długości, przy szerokości od 0.075 mm. do 0.18 mm. Jej końce przednie wychodzą z pod krawędzi bocznych prostomy, przyczem obejmują tu czop metastomalny, dość znacznych rozmiarów. Ten ostatni swym końcem przednim, wybitnie zaostrzonym, szerokim tu zaledwie na 0.024 mm. — dochodzi do samej krawędzi przedniej prostomy i jakby pod nią przenika. Dalej ku tyłowi „czop“ rozszerza się do 0.085 mm., poczem zwęża się znowu do 0.072 mm. i rozszerza się w swym końcu tylnym do 0.158 mm.

Na seryi przekrojów poprzecznych przekonać się tu można, że istotnie, brózda metastomalna, jak to wykazywał obraz danego zarodka *in toto*, — powstała zupełnie samodzielnie, bez związku z właściwem wpukleniem „kieszeni” prostomy. Prócz tego występuje tu nader wyraźnie fakt bardzo ciekawy — że powstanie „czopa metastomy”, nawet zarysowanego bardzo silnie, — nie stoi w żadnym związku bezpośrednim ze stopniem zagłębiania się samej brózdy, czyli, innymi słowy, słabo nawet zarysowana brózda może otaczać z dwu stron bardzo wyraźnie wyodrębnioną masę „czopa”. Przykładów tego zjawiska napotkałem bardzo wiele a szczególnie jest w tym względzie pouczający zarodek z mikrofotogramu 52, Tabl. VI, o którym mowa będzie później. Co do zarodka, o którego nam chodzi w danym razie, to mamy tu do czynienia z innem jeszcze, bardzo ciekawem zjawiskiem, a mianowicie — powstawanie czopa metastomalnego, i to w postaci bardzo wybitnie wyrażonej, mało tu miejsce w stadyum stosunkowo bardzo wcześnie, bo poprzedzającym perforację kanału v. Kupffer'a (*„canalis rectus”* Ballowitz'a)! Istotnie, wpuklenie prostomy, dość szeroko rozszerzające się tu w swym końcu głowowym — nie dochodzi jeszcze nawet do powierzchownego kontaktu z warstwą entodermy żółtkowej. Oznacza to stadyum „gastrulacji” dość wcześnie, co stoi zresztą w związku z ogólnym stanem całego tego zarodka.

Natomiast zarys przedniej części czopa metastomy występuje tu już na poziomie krańca tylnego przedniej wargi prostomy, w postaci drobnego (o 24 μ średnicy) skupienia komórek, wyrażającego z dna wpuklenia prostomalonego. Odpowiada ono okolicy mocno ścianionego końca przedniego czopa, który, jak to już stwierdziliśmy przy obserwacji *in toto*, — istotnie przenika pod krawędź przedniej wargi prostomy. Bezpośrednio po za tym poziomem ku tyłowi — czop rozrasta się dość znacznie, a dziwna jego konfiguracja, oraz charakter powstającej tu w sposób dość niezwykły brózdy metastomalnej widoczne są na załączonym mikrofotogramie 49, Tabl. V. Przedewszystkiem uderza nas tu zarys — dziwnie płaski i bardzo łagodnie rozchodzący się na boki — samej brózdy, której słabo zaznaczone zagłębienie jaskrawy stanowi kontrast z nader silnie rozrastającym się „czopem metastomalnym”. Więc, gdy grubość całego związka, od pła-

skiej powierzchni górnej blastodermy — do wgłębionej półkolisto w stronę jamy podzarodkowej — entodermy żółtkowej, wynosi tu 160 μ , — dno wgłębienia brózdy metastomu jest zaledwie o 50 μ położone poniżej owej powierzchni grzbietowej, przyczem krawędzi tej brózdy rozchylają się na boki oddalając się wzajem od siebie aż na 140 μ ... Tem dziwniejszy jest tu więc rozrost tak silny samego „czopa“: na tym poziomie przedstawia się on, jak to widzimy na naszym mikrofotogramie — w postaci „sercowatego“ na przekroju utworu, zwróconego swą stroną szerszą, o łagodnie zaokrąglonych krawędziach bocznych, ku górze, węższą zaś — łączącego się, jakby za pomocą szypuły — z dnem bardzo jeszcze szerskiej brózdy metastomu. Szerokość czopa w jego okolicy górnej wynosi tu 82 μ , w dolnej zaś, przy dnie brózdy — zaledwie 30 μ , przyczem wysokość jego = 65 μ , z czego około 15 μ wystaje ponad krawędź górną lewej wargi brózdy, a około 27 μ — ponad takąż krawędź bardziej spłaszczonej wargi prawej. Co się tyczy charakteru histologicznego utkania „czopa“ — to naogół elementy jego zachowują jeszcze charakter komórek zupełnie zdrowych, podobnych pod każdym względem do komórek ektodermy dna i warg brózdy, co jest zrozumiałe ze wzgledu na oczywiste bardzo niedawne powstanie całego tego utworu w danym zarodku. Pomimo to w niektórych elementach czopa zaczynają się już zjawiać drobne ziarnistości, mające około 1 μ średnicy i będące wyrazem rozpoczęjącego się zwyrodnienia patologicznego, ilość ich wszakże jest tu jeszcze nader nieznaczna.

Na przekroju, przedstawionym na mikrofotogramie 49, a więcej jeszcze na innych z nim sąsiadujących przekrojach — za pomocą powiększenia bardzo silnego (objektyw imersyjny 2 mm. Zeiss'a) — zauważać można, że pomiędzy komórkami dolnej warstwy „szypuły“ czopa, a elementami dna brózdy metastomu zaczyna się zarysowywać rozgraniczenie dość wyraźne, świadczące o odbywającym się tu ustawnianiu ciągłości histologicznej między temi dwiema okolicami. Spodziewać się by tu więc należało, że w rozwoju dalszym tak wcześnie wyodrębniającego się „czopa“ — ten ostatni wprędce oddzieliłby się ostatecznie od dna brózdy, co, prawdopodobnie, musiałoby za sobą pociągnąć i rychły również jego rozpad.

Na seryi przekrojów dalszych od poziomu opisanego ku typowi zarodka — wygląd czopa i jego stosunek do brózdy meta-

stomalnej zmienia się w ten sposób, że przy bardzo nieznacz-
nym (co już widać i na obrazie *in toto*) naogół rozszerzaniu się
górnej części czopa—wspomniana „szypuła“, t. j. jego część dol-
na łącząca się z dnem brózdy, stopniowo rozszerza się coraz
bardziej, aż wreszcie cały utwór przybiera zarys prostokątny na
przekroju. Ten mianowicie obraz podany jest na naszym mikro-
fotogramie 50, Tabl. V. Widzimy tu, że przy szerokości grzbieto-
wej powierzchni czopa do 85—90 μ , jego podstawa rozszerza
się do 100 μ , przyczem wysokość jego wynosi zaledwie 40 μ .
Jednocześnie z tem stwierdzić wypadnie na tym poziomie tylnym
całego utworu—znaczne jakby rozplaszczenie się całej brózdy
metastomalnej, oraz zwiększenie się przestrzeni od-
dzielających ze stron obu krawędzi zewnętrzne
czopa — od krawędzi przyśrodkowych brózdy.
Istotnie: na poziomie naszego ostatniego mikrofotogramu odległość
wzajemna obu warg bocznych brózdy wynosi aż 170 μ ,
zaś jej głębokość zaledwie około 30 μ . Z drugiej strony, pod-
czas gdy na poziomie, przedstawionym na mikrofotogr. 49 —
szczeliny pomiędzy krawędziami brózdy a „czopem“ dochodzą
tylko 8 μ szerokości—na poziomie bardziej ku tyłowi położonym
czop jest odgraniczony od warg bocznych brózdy przestrzenią
o szerokości aż 26 μ —30 μ ! Pozatem na jedno tu jeszcze zwrócić
muszę uwagę: oto w okolicach czopa bardziej ku przodowi
położonych — cała tkanka jego ma charakter mniej więcej zupeł-
nie jednolity, podczas gdy na poziomach tylnych rozróżnić tu
się jeszcze daje warstwa zewnętrzna, wybitnie ektodermiczna, od
leżącej pod nią masy mezodermu. Ta warstwa zewnętrzna prze-
chodzi tu w sposób bezpośredni — w ektodermę krawędzi brózdy
i, naturalnie, w warunkach tych niema mowy o jakiejkolwiek
granicy, wyodrębniającej masę główną elementów czopa, od ko-
mórek dna brózdy metastomalnej.

Ponieważ jest faktem niezaprzeczonym, że tworzenie się
„czopa“, zarówno jak i samej brózdy metastomalnej, jest proce-
sem, odbywającym się zawsze w kierunku głowowo-ogonowym
zarodka t. j. od poziomu pierwotnego wpuklenia prostomy —
ku tyłowi, przeto stosunki, które mogą być stwierdzone na po-
ziomach brózdy i czopa położonych z tyłu i w stadyach tak
względnie bardzo wczesnych powstawania tych utworów — odpowiadają
stosunkom bardziej pierwotnym, odzwier-

ciadającym fazą najwcześniejsze indywidualizowania się czopa. To winniśmy mieć na uwadze, i do sprawy tej powrócimy po przedstawieniu całego cyklu rozwoju tego utworu, na tej bowiem przedewszystkiem podstawię będziemy mogli starać się oświetlić jego znaczenie, oraz mechaniczne warunki jego powstawania.

* * *

Inny przypadek anormalnie wczesnego tworzenia się czopa i brózdy metastomu u *Lacerta ocellata* przedstawia nasz mikrofotogram 51, Tabl. VI. Mamy tu do czynienia również ze stadyum zarodkowem bardzo wcześnie, aczkolwiek pod tym względem od stadyum zarodka poprzednio opisanego później szem — że utworzenie się *canalis recti* dokonało się tu już ostatecznie. Pomimo to cały charakter tarczki zarodkowej, jej zarysy i wymiary, budowa sieci entodermy żółtkowej w jej okolicy przedniej, a przedewszystkiem konfiguracja wargi przedniej wpuklenia prostomalnego — wszystko to świadczy o bardzo stosunkowo wcześnie stadyum, w którym właściwie ani brózdy metastomalnej, ani „czopa“ jeszcze nie powinno być bodaj najmniejszych śladów.

Zarodek ten, położony w polu przezroczystem długiem na 5.4 mm. i szerokiem na 3.75 mm., o tarczce zarodkowej dłuższej na 1.65 mm. i szerokiej na 1.24 mm. — 0.9 mm., miał, również jak i poprzedni, swoisty wyrostek w kształcie „brody“ w swej okolicy tylnej, przedstawiający pierwszy a bardzo słaby jeszcze związek elementów krążeniowych. Warga przednia prostomy, gruba — w kierunku głowowo-ogonowym — na 0.12 mm., i szeroka w kierunku poprzecznym na 0.13 mm. — zachowała jeszcze zarys właściwy stadyom bardziej wcześnie, albowiem w swej części środkowej wydłużała się w kierunku ogonowym, tworząc rodzaj owalnego języczka, zachodzącego na 0.03 mm. od poziomu jej krawędzi bocznych — ku tyłowi, w stronę przedwcześnie zjawiającego się tutaj „czopa“ o swoistym wyglądzie. Tego rodzaju konfiguracja wargi przedniej normalnie zjawia się u *L. ocellata* w okresach najwcześniejszych powstawania wpuklenia prostomalnego i bardzo prędko przekształ-

ca się zazwyczaj w kieszeniowaną brózdę poprzeczną, a później zwraca swą krzywiznę ku tyłowi. Zachowanie się więc jej tak dalece pierwotnego zarysu w przypadku opisywanym uważać należy za wyraz swoistego wahania indywidualnego.

Ku tyłowi od wystającej tu językowato krawędzi prostomy widzimy czop metastomalny podwojony, a raczej wprost podwójny, złożony z dwu czopów węższych, przyczem prawy z nich leży w płaszczyźnie symetrii zarodka, lewy zaś jest dość znacznie odsunięty w stronę lewą i jego część przednia zbliża się do samego brzegu prostomy z tejże strony. Wyraźniejszy z nich jest czop prawy: szeroki na 0.036 mm. w swej części przedniej i na 0.108 mm. w tylnej, długi na 0.13 mm., odgraniczony jest od czopa lewego wyraźną bardzo brózda, asymetrycznie położoną, lecz dość głęboką, kierującą się, szczególnie w swej części tylnej—na lewo. Długość tej brózdy wynosi 0.2 mm. Czop lewy, znacznie mniej od prawego wyraźny i nieco od niego szerzy, na zewnątrz słabą tylko odgranicza się brózda, podczas gdy po stronie prawej czopa prawnego brózda (metastomy?) zaznacza się dość wyraźnie na przebiegu 0.13 mm.

Na seryi przekrojów poprzecznych stwierdzić tu było można, że istotnie, silnie zginająca się ku tyłowi część środkowa krawędzi tylnej wargi przedniej—zachodzi tu ponad szeroko rozwartą brózdę. W brózidle tej zjawiają się następnie dwa zupełnie samodzielne czopy metastomy, odgraniczone od siebie brózda środkową bardzo wyraźną, głęboką na 40 μ , przyczem obie zewnętrzne brózdy, odgraniczające „czopy“ z boków, są znacznie płytsze, szczególnie lewa. Owa brózda środkowa przedłuża się bardzo daleko ku tyłowi, przekrój jej przybiera później zarys trójkątnego wgłębenia, głębokiego na 26 μ , przy grubości całej masy ekto-mezodermicznej około 110 μ , wreszcie niknie.

Sprawę podwójnych czopów metastomalnych, o których wspominał już Kupffer u *Coluber Aesculapii* (27) — poruszałem jeszcze w rozdziale o anomaliiach metastomy, tutaj zaznaczę tylko, że takie właśnie pojedyncze brózdy w obrębie materyalu, zawartego pomiędzy wyróżnicowanymi wargami bocznemi metastomy—podaje Ballowitz (40, str. 149 i 150, fig. 35 b-f i fig. 36 b) u *Pelias berus*—jako właściwą „Metastomrinne“. Zarodki wszakże zmii, o które chodzi Ballowitzowi, znajdowały się

w stadyach wybitnie późniejszych, w których występowała już dobrze zaznaczona rynienka nerwowa.

* * *

Wreszcie nasz mikrofotogram 52 (Tabl. VI) przedstawia przypadek nader szczególny bardzo wczesnego i niezmiernie silnego występowania „czopa metastomy” — również w stadyum dość wczesnym, podobnym do stadyum dwu zarodków poprzednich, lecz różniącego się od nich zarówno znacznie większym rozrostem samej masy czopa, jak i bardzo daleko ku przodowi wysuwającym się jego występowaniem.

Był to zarodek *L. ocellata*, o polu przezroczystem długiem na 5.4 mm. i szerokim na 3.6 mm. Tarczka zarodkowa, dość znacznie wydłużona i o konturach gruszkowatych, była dłuża na 1.65 mm. i szeroka na 1.2 mm. z przodu, a na 0.9 mm. w swej części tylnej. Jak widzimy, są to wymiary bardzo zbliżone do wymiarów zarodka poprzedniego. Również zbliżała się on do niego i pod tym względem, że nastąpiła tu perforacja dna prostomii i ustalenie się *canalis recti*, aczkolwiek pod wszystkimi innymi względami był to również zarodek o dość jeszcze pierwotnym charakterze rozwojowym. Okolica prostomii tego zarodka, przedstawiona na naszym mikrofotogramie *in toto* — wykazywała niezmiernie silne zgrubienie wargi przedniej, rozciągającej się wpoprzek aż na 0.42 mm., przyczem jej szerokość jako ciemnego pasma, nader silnie zabarwionego, mierzona w kierunku głowo-wo-ogonowym wynosiła w okolicy środkowej 0.18 mm. Kieszeniowate wpuklenie prostomii, zachowujące jeszcze zarys szczeliny dość ścisłe poprzecznie zoryentowanej, miało około 0.108 mm. długości. Krawędzi boczne prostomii jeszcze właściwie nie zaginały się tu ku tyłowi, lecz widać już odchodzące od nich, dość słabo zarysowane, jaśniejsze na bardzo ciemnym tle ogólnem smugi, które w następstwie miałyby się przeistoczyć w krawędzi boczne brzódy metastomalnej.

Poza prostomią ku tyłowi uderza nas szczególnie jaskrawo zaznaczony obraz „czopa”, występującego tu w postaci bardzo silnie zabarwionego, mocno nieprzezroczystego, wydłużonego stożka, stopniowo rozszerzającego się od przodu ku tyłowi, którego przednia, silnie zaostrzona okolica nietylko dochodzi do krawędzi

wpuklenia prostomalnego, lecz nawet, co już bardzo dobrze jest widoczne i przy obserwacji *in toto* — przenika dalej i głębiej po pod ową krawędź, kierując się wgłęb jamy prostomy... Wymiary tego niezwykle silnie rozwiniętego „czopa“ są następujące: długość (okolicy widocznej nazewnątrz prostomy) — 0.18 mm., szerokość w okolicy przedniej — około 0.012 mm., szerokość zaś w okolicy tylnej — do 0.084 mm.

Rozpatrując seryę przekrojów poprzecznych tego zarodka w kierunku od przodu ku tyłowi, widzimy następujący szereg obrazów: na szóstym z kolei skrawku, licząc od poziomu, na którym *canalis rectus* otwiera się do jamy podzarodkowej — w środku szczeliny „prajelita“ zjawia się na jej ścianie dolnej drobne z początku skupienie komórek, które o trzy skrawki dalej ku tyłowi przybiera wygląd, przedstawiony na mikrofotografii 53, Tab. VI. Mamy tu światło *canalis recti*, szerokie na 64 μ i wysokie na 24 μ , przyczem od dna jego wpukla się do wewnętrz specyalne skupienie, złożone, na przekroju, z 3—4 komórek, szerokie na 26 μ i wysokie na 18 μ , o zaokrąglonej powierzchni górnej, a z dolnej zaś odgraniczające się dość wyraźnie od reszty elementów sąsiednich, od których, zresztą, nie różnią się one niczem pod względem budowy histologicznej. Dalej ku tyłowi charakter tego skupienia pozostaje ten sam, lecz wymiary jego stopniowo zwiększały się. Na poziomie, na którym widzimy od góry zakończenie tylne wargi przedniej prostomy (por. mikrofotogram 54, Tabl. VI), położonym o cztery skrawki ku tyłowi od poprzedniego, gdzie światło wejścia do prajelita mierzy 86 μ i 30—40 μ , toż samo skupienie, zbliżone tutaj bardziej ku stronie prawej, ma już 24 μ wysokości przy 32 μ szerokości. Na jeszcze dalszych ku tyłowi poziomach widzimy już obserwowaną *in toto* okolicę czopa, przyczem wymiary jego wciąż zwiększały się, a jednocześnie występują tu ciekawe stosunki, dotyczące budowy samej bródzy metastomalnej, rozwiniętej tu jeszcze bardzo słabo, przynajmniej w porównaniu z nadmiernie silnie wyrażoną masą samego „czopa“. Na mikrofotogramie 55 mamy poziom, odpowiadający pierwszej, przedniej, połowie czopa. Bródza metastomy, bardzo szeroko tu się rozkładająca, mierzy na szerokość około 180 μ , przy głębokości zaledwie około 30 μ . Sam czop ma zarys dość prawidłowo okrągły, o średnicy około 50 μ , i pomimo że na dość szerokiej prze-

strzeni (około 40 μ) przylega do dna brózdy, wszakże jest od tkanki tegoż dna odgraniczony dość wyraźnym cienkiem pasmem, utworzonym przez powierzchnie górne komórek dna. Tkanka czopa nie zdradza tu jeszcze żadnych objawów patologicznych.

Wzdłuż całego dalszego ku tyłowi przebiegu „czopa” — charakter i budowa jego, zarówno jak i bardzo w danym razie pierwotny jeszcze charakter zagłębienia brózdy metastomalnej nie różnią się niczym wybitnem od obrazu ostatnio opisanego. Zwiększą się tylko nieco wymiary samego czopa. Tak na mikrofotogramie 56, przedstawiającym przekrój przez tylną okolicę czopa, na poziomie, na którym był on jeszcze dość wyraźny *in toto* — widzimy, że przy podobnej, dość znacznej, rozwartości brózdy — „czop” mierzy do 64 μ na szerokość, przy 54 μ wysokości. Podstawa jego, w miejscu połączenia z dnem brózdy, mierzy też 54 μ szerokości, przyczem nie jest już widoczna granica pomiędzy tkanką czopa, a tkanką dna brózdy metastomalnej. Dalej jeszcze ku tyłowi — wyniosłość czopa spłaszcza się coraz bardziej, a również i zagłębienie brózdy metastomalnej, wznosząc się stopniowo, zbliża się do poziomu górnego blastodermy. Wszakże poza okolicą, w której następuje zupełnie wyrównanie obu wgłębień bocznych brózdy — przedłużenie „czopa” ciągnie się jeszcze na dość znacznej przestrzeni w postaci skupienia materiału ekto-mezodermicznego, którego grubość wynosi około 60 μ , szerokość zaś — do 100 μ . W tem miejscu wygląd owego przedłużenia tylnego „czopa” przypomina jaknajściślej budowę swoistej dla *Lacerta ocellata* — smugi pierwotnej, która zazwyczaj znika tu w swej części tylnej, skoro z przodu wpuklenie prostomy znaczniejszych dojdzie rozmiarów. Nasuwać to nam może przypuszczenie, że właśnie materiał w smudze pierwotnej zawarty — zużytkowany być może dla wytworzenia „czopa metastomy”... Przypadek opisany jest pod tym także względem ciekawy, że tutaj mamy do czynienia z czopem bardzo wcześnie powstającym, a więc w okresie, kiedy jeszcze uwstecznienie typowej dla *Lacerta ocellata* wydłużonej smugi pierwotnej całkowicie odbyć się nie mogło, widzimy zaś, że właśnie smugi tej części tylna stanowi bezpośredni ciąg dalszy wytworzonego tu przedwcześnie w jej części przedniej „czopa”... Ciekawe te dla stwierdzenia stosunków pomiędzy „czopem” a materiałem smugi pier-

wotnej konfiguracye—nie mogą być wszakże uogólniane w całej swej rozciągłości na przebieg normalny morfogenezy zarodków tej jaszczurki, albowiem, jak wiemy, zazwyczaj uwstecznienie smugi poprzedza tu — i to dość znacznie — zjawienie się pierwszych bodaj zawiązków czopa. Mamy więc tu do czynienia z postacią szczególną wahania indywidualnego, dość ważnego, jak o tem będziemy mogli się później przekonać — dla sprawy rozwikłania znaczenia czopa metastomalnego wogóle.

Szczególnie daleko sięgające w zarodku danym — przenikanie przedniej części „czopa“ aż do wnętrza wpuklenia prostomalnego — również przedstawia zjawisko rzadkie w rozwoju normalnym *Lacerta ocellata*. Wszak już widzieliśmy tu (str. 86—87) stosunki wręcz odwrotne: gdy „czop“ jedynie w tylnej swej okolicy bywał wyraźny należycie, w przedniej zaś zupełnie go brakowało... W literaturze spotykamy jedną szczególnie obserwacyję, bezpośrednio mającą związek ze zjawiskiem podobnem, a mianowicie spostrzeżenie Schauinsland'a (18) nad zarodkami *Sphenodon*, gdzie autor ten opisał pod nazwą „Entodermknopf'u“ — skupienie komórek swoistych, bardzo daleko zachodzących ku przodowi i stanowiących zakończenie od przodu wargi tylnej prostomy w *canalis rectus*. Wyżej (por. str. 54—55) przytoczyliśmy dokładną cytatę z tego autora, tutaj zaznaczmy tylko, że geneza tego utworu zupełnie jasna się staje w zestawieniu np. rys. 112 (Tabl. XLV) pracy Schauinsland'a — z naszymi mikrofotogramami 53 i 54, Tabl. VI. A mianowicie — wobec faktu tak dalekiego przenikania ku przodowi wpuklenia prostomalnego elementów „czopa“, wyrażonych w dnie *canalis recti*, nawet pomimo, że masa główna tego utworu rozwija się tu przedewszystkiem w tyle za prostomą — uprawnione zupełnie staje się przypuszczenie co do możliwości dalszego jeszcze sięgania w kierunku głowowym rozrostu (czy też właściwie — pozostawania się) elementów tej samej kategorii — aż do samego końca przedniego zakończenia wargi tylnej, a więc wprost do jamy podzarodkowej. Nie jest tu nawet wykluczone i przechodzenie tego utworu na stronę brzuszną wargi tylnej, co właśnie widzimy u *Sphenodon*, a co, w sposób zupełnie zrozumiałym, stać się nawet może argumentem na korzyść — mojem zdaniem zasadniczo błędного — mniemania, jakoby utwory tego typu miały mieć charakter entodermiczny. Skoro przynależność ich bezpo-

średnia do „czopa metastomalnego” żadnej już zdaje się nie ulegać wątpliwości — termin „Entodermknopf” również tu zastosować się nie da, jak i do samego „czopa”: są to bowiem utwory pochodzenia wyłącznie ektodermicznego, lub ektoderemo-mezodermicznego. Zauważyc też muszę, że sam Schauinsland zdawał sobie sprawę ze wspólności pochodzenia tych dwu utworów, pisał bowiem (18, str. 143) że „czop” ... „Ek₁ ist die aus der Primitivrinne hervorquellende Zellenmasse, die nach vorne und unter hin noch immer mit dem an der ventralen Urdarmöffnung gelegenen Entoblastknopf (Fig. 159 ek) zusammenhängt”. Mamy tu jeszcze jeden przykład więcej, do jakiego stopnia koncepcje Willowskiej „pływki pierwotnej” pogmatwały pogląd na sprawy względnie znacznie prościej rozstrzygnąć się dającce!...

W ostatnio tu opisanyem zarodku *L. ocellata* tak silny w kierunku ku przodowi rozwój „czopa” — stanowi, jak powiedziałem, dla gatunku tego zjawisko naogół wyjątkowe. Mniej wyjątkowe stawać się ono może u form takich, gdzie wogóle część przednia „czopa” rozwinięta bywa silniej niż tylna, jak to podaje Ballowitz dla *Pelias berus* i Peter dla *Lacerta agilis*. Tam też łatwiej być może o aż tak silne przesunięcie się tych elementów wgłąb *canalis recti* — jakiego postać skrajna zdaje się być wprost normalną dla zarodków *Sphenodon*. Bardzo też w tej mierze są ciekawe niedawno ogłoszone spostrzeżenia Rabla — również nad *Sphenodon (Hatteria)* (56, por. część III pracy niniejszej).

* * *

Na podstawie opisanego tu szeregu szczególnych wahań osobnikowych w sposobie rozwoju czopa i brzody metastomalnej u *Lacerta ocellata* — będziemy mogli wyprowadzić szereg wniosków co do sposobu powstawania i znaczenia tych utworów, które niekiedy trudniejsze są do zrozumienia na podstawie badania tylko normalnych, zwykłych, przejawów ich kształtuowania się. Zanim wszakże do omówienia wniosków tych przejdę — przedstawię jeszcze pokrótkę losy dalsze tych utworów, w stadyach następnych rozwoju normalnego zarodków tej jaszczurki. Naogół trwanie czopa metastomy u *L. ocellata*, pomimo że w stadyach

wcześniejszych tak wyraźnie się on tu zaznacza — nie jest długie, a zanik jego rozpoczyna się względnie dość wcześnie, w każdym razie znacznie wcześniej, niż np. u *Pelias berus*, u której, podług Ballowitz'a, utwór ten przechowuje się w długim jeszcze szeregu stadyów, następujących po okresie typowej „metastomii“. Jak już widzieliśmy wyżej — przekształcanie się czopą w „listewkę metastomalną“ nader wązką, a mogącą nawet dość wcześnie zupełnie uledz zanikowi, — zachodzi u *L. ocellata* w okresach rozwojowych, w których „skrzydła mezodermy“ bocznej jeszcze do przodu tarczki zarodkowej nie dosiągają, a o tworzeniu się właściwej płyty nerwowej niema jeszcze mowy. Zaczynając od tych stadyów uwstecznianie się „czopa“, a raczej „listewki“, posuwa się naprzód nader szybko, przebiegając równolegle do konsolidowania się zarysów zewnętrznych okolicy teloblastycznej zarodków, tak, że w okresie np. 4 par protosomitów u przeważnej większości badanych przezemnie zarodków — pozostają nikt zaledwie a niekiedy wprost już rozpoznać się nie dające ślady omawianych utworów. Dlatego też po przestanę tu na opisie dwu tylko zarodków w stadyach dalszych: jednego w okresie płyty nerwowej jeszcze dość szeroko rozwartej i 2 par protosomitów, oraz drugiego — z 4-ma parami protosomitów, wyraźną rynienką nerwową i zawiązkiem kaptura głowowego owodni.

* * *

Pierwszy z tych zarodków przedstawiony jest w całości w powiększeniu $27\frac{1}{2}$ raza (powiększenie, przyjęte przezemnie wogóle dla zarodków *L. ocellata*¹⁾) na naszym mikrofotogramie 57, Tabl. VI, zaś jego okolica teloblastyczna — na mikrofot. 58. Jest to zarodek w stadyum, w którym zupełnie jeszcze wyraźna „listewka metastomalna“ wkracza już ostatecznie na drogę powol-

¹⁾ Wobec znacznych różnic gatunkowych w wielkości absolutnej zarodków odnoszących się do stadyów jednakowych, konieczne jest ustalenie dla zarodków każdego gatunku odpowiedniego a stale stosowanego powiększenia. Dla zarodków rozważanych w całości przyjąłem np. dla *Chalcides lineatus* — powiększenie 40 razy, zaś dla *Lacerta ocellata* — $27\frac{1}{2}$ raza. Takie normy powiększeń zastosowane również być muszą i do wymogów formatu danego wydawnictwa.

nego uwsteczniania się. Pole przezroczyste tego zarodka, o zarysach dość nieprawidłowych, miało około 6.7 mm. średnicy. Jego *area vasculosa*, zaczynająca się już od samego przodu znacznie wydłużającej się tarczki zarodkowej — miała 3 mm. długości przy 3.2 mm. szerokości. Zawiązki naczyń krwionośnych były tu już rozwinięte bardzo wyraźnie, tworząc sieć cienkich jeszcze anastomoz.

Długość ciała zarodka wynosiła 1.5 mm., przy szerokości: z przodu — 0.9 mm., oraz 0.445 mm. na poziomie teloblastu. Zawiązki nerwowe przedstawiały się w postaci płyty na płask rozpostartej, jeszcze bez śladów wgłębenia brózdotwórczego. Widać dość wyraźnie zarysowane dwie pary protosomitów i ślady zaczynającej się tworzyć pary trzeciej. Dobrze widoczna struna grzbietowa, szeroka — na poziomie protosomitów — na 0.12 mm.

Okolica teloblastu, rzucająca się w oczy dzięki swemu nad intensywnemu zabarwieniu, miała około 0.3 mm. długości. Szczególny jej budowy widoczne są na mikrofot. 58. Warga przednia metastomu mierzy w kierunku głowowo-ogonowym tylko 0.048 mm., każda natomiast z jej warg bocznych jest szeroka (wpoprzek) na 0.19 mm. Pomiędzy niemi widnieje brózda metastomalna, dłuża na 0.156 mm., i szeroka na 0.048 mm. z przodu, oraz na 0.06 mm. z tyłu. W brózdzie tej leży „czop“, mający tu wygląd „listewki“, długiej na 0.145 mm. i szerokiej od 0.015 mm. do 0.04 mm. w kierunku od przodu ku tyłowi. Już przy rozpatrywaniu *in toto* listewka ta zdradzała cechy utworu, znajdującego się w drodze do zwyrodnienia patologicznego, o czem świadczył jej ziarnisty wygląd oraz jakby zlekka pozębione na krawędziach zewnętrznych zarysy. Podkreślić tu należy bardzo wyraźne odgraniczenie krawędzi zewnętrznych warg bocznych teloblastu od obwodowej tkanki pozazarodkowej — zapomocą wcięć bocznych, zaokrąglonych, ostrych, przypominających poniekąd zarys rzekomych „brózd bocznych“, podobnych do tych, które widzieliśmy w stadyach wcześniejszych, np. u zarodka z mikrofot. 47, Tabl. V.

Na przekrojach poprzecznych widzimy tu, istotnie, obraz mocno uwsteczniającego się czopa. Brózda metastomalna jest wązka a dość głęboka, bardzo też wązka „listewka“ na całym swym przebiegu wszędzie jest znacznie niższa, niż krawędzi górne brózdy i wierzch listewki nigdzie nie dochodzi do poziomu

tych krawędzi. Na mikrofotogramie 59, Tabl. VI, mamy część przekroju przeprowadzonego na poziomie połowy długości listewki metastomalnej, gdzie utwór ten względnie największe wykazywał wymiary. W brózidle głębokiej na 70 μ , a szerokiej na 68 μ u góry i 50 μ na poziomie dna — „listewka” przedstawia się w postaci utworu wysokiego na 45 μ , szerokiego na 10—25 μ , którego część górna, wybitnie wyrodnijająca, zdaje się już oddzielać od dolnej. Widoczne jest, że wprost godziny istnienia tej listewki są policzone i że cała ta prowizoryczna formacja kończy już swe tymczasowe istnienie.

Na stronie lewej tegoż mikrofotogramu widzimy od góry sfałdowanie swoiste, zaznaczające granicę pomiędzy okolicą wyodrębnionego teloblastu — a ektodermą pozazarodkową. Jest to obraz jaknajzupełniej identyczny z tym, jaki widać było na przekrojach poprzecznych zarodka z mikrofotogramu 47, Tabl. V, gdzie występowały t. zw. „Seitenfurchen”. W danym razie mamy też dowód, że podobne utwory brózdokształtne nic nie mają wspólnego z właściwem ogniskiem twórczem i w żadnym razie nie mogą być porównywane do różnych „sierpów”, obserwowanych podczas gastrulacji właściwej u kręgowców niższych.

Na zakończenie podaję tu opis fazy ostatecznej przekształceń „czopa metastomy” — u zarodka *Lacerta ocellata* o czterech parach protosomitów i wyraźnie zaznaczonym kapturze przednim owodni. Jego wygląd w całości, oraz obraz jego teloblastu w powiększeniu silniejszym mamy na mikrofotogramach 60 i 61, Tabl. VII. Przy wymiarach pola przezroczystego — 6 mm. i 5.3 mm., w owalnym polu naczyniowem z silnie wyrażonemi wysepками krwi, o wymiarach 3 mm. i 2.55 mm. — leżało ciało zarodka, długie na 1.26 mm.; jego okolica głowowa była szeroka na 0.45 mm., zaś teloblast — na 0.3 mm. Widzimy więc tu przedewszystkiem bardzo już znaczne w porównaniu ze stadyami poprzednimi — zwężenie teloblastu. W zarodku tym rozróżnić możemy okolice następujące: z przodu silnie rozwinięte wałki mózgowe, oraz zawiązek jelita głowowego, długi na 0.14 mm., zaczem okolicę somitów, z których 3 pary są zaznaczone nader wyraźnie, czwarta zaś już się tworzy; na całym przebiegu rynienka nerwowa wykazuje mocno podniesione brzegi. W teloblaście, długim na 0.18 mm., warga przednia jest gruba zaledwie na 0.024 mm., zaś wargi boczne mają po 0.12 mm. szerokości.

Brózda metastomu, silnie już zredukowana, ma zaledwie 0.14 mm. długości, przy szerokości w swej części przedniej — 0.06 mm., w tylnej zaś — 0.024 mm. Żadnych śladów wyraźnych czopa metastomalnego, bądź w postaci okrągłego skupienia, bądź wydłużonej „listewki” — przy obserwacji *in toto* stwierdzić tu już nie było można.

Przekroje poprzeczne przez okolicę teloblastu tego zarodka wykazały, że tylko w przedniej części brózdy metastomalnej, tuż za wejściem do *canalis neuro-entericus* znajdują się tutaj nikłe szczątki detrytu, przedstawiającego ostatnią pozostałość zupełnie już tu zanikłej „listewki metastomu”. Obraz ten przedstawia nasz mikrofotogram 62, Tabl. VII. Stadyum opisane uważać więc winniśmy u *L. ocellata* za fazę ostateczną, w której omawiany przez nas utwór kres swój znajduje. Co prawda, w nielicznych przypadkach zarodków tejże jaszczurki i w takim właśnie stadyum — spotykałem nieco bardziej wyraźnie zachowujące się ślady „czopa” — są to wszakże wyjątki, ogólnie zaś jej zarodków przedstawał się pod tym względem w sposób, na naszych trzech ostatnich mikrofotogramach przedstawiony. Jeśli zwróciemy uwagę, że ogólne stadyum rozwojowe takich zarodków jest dość zbliżone do opisanego wyżej ostatniego stadyum u *Chalcides lineatus* (por. str. 74—75 i mikrofot. 31, Tabl. IV) — w którym wszakże czop metastomalny może jeszcze być zachowany w bardzo znacznych rozmiarach — dojdziemy do wniosku, że u *L. ocellata* utwór ten zanika względnie dość wcześnie, aczkolwiek w stadyach poprzednich zjawia się stale i dosięga nierzadko znacznej wielkości. Ta wielkość, nierzadko uderzająca, „czopa” i „listewki” — może być, mojemu zdaniem, związana ze zjawiskiem wydłużonej smugi pierwotnej, która u jaszczurki tej zjawia się w postaci, nie napotykanej dotychczas w rozwoju innych gatunków gadów.

Zanim przejdę do omówienia znaczenia teoretycznego materiałów, jakie zebraliśmy w sprawie „czopa” w rozwoju *Lacerta ocellata* — zatrzymać się jeszcze muszę nad paroma szczegółami nowymi, jakie miałem sposobność zauważyc również w opisywanej tu okolicy u zarodków zaskrońca (*Tropidonotus natrix*) i gekkona (*Platydactylus mauritanicus*). Zestawienie wszystkich tych materiałów pozwoli nam dopiero na szczegółowy przegląd najważniejszych cech morfogenetycznych obchodzącego nas prowizorycznego utworu zarodkowego.

4. „Odrzucanie nabłonka“ z wargi przedniej prostomy u *Tropidonotus natrix* Boie.

W moim materyale do rozwoju gadów zarodki zaskrońca są najmniej licznie, przynajmniej dotychczas, reprezentowane; zresztą, o ile chodzi o rozwój „czopa metastomy“ — to utwór ten u węża został już w sposób wyczerpujący opisany w dwu pracach Ballowitz'a (37, 39). Tutaj więc poruszę jedną tylko sprawę, a mianowicie również przez Ballowitz'a odkrytego — dziwacznego zjawiska „odrzucania nabłonka“ („Epithelabstossung“), specjalnie u *Tropidonotus* zanotowanego przez tego autora, a które, o ile mi wiadomo, dotychczas pozatem nigdzie zaobserwowane nie było. W pierwszej swej rozprawie (37) Ballowitz opisuje zwyrodnienie nabłonka krawędzi tylnej wargi przedniej u zarodka, o wyraźnie zarysowanych wałkach nerwowych, przyczem podany tu przez niego obraz *in toto* (l. cit. str. 86, fig. 8) wykazuje, że tak dziwnie wyrodniająca okolica wyodrębnia się tu w postaci dobrze od reszty związków sąsiednich oddzielonego, kulisto zaokrąglonego utworu. Takie odrzucanie zwyrodniałej okolicy mające na celu, zdaniem autora, „Anfrischung“ tkanki (38) — w dyskusyi, która miała z tego powodu miejsce w Tow. Lekarskiem w Greifswaldzie (1901) została przez prof. Bonnet'a zakwalifikowana jako proces, prowadzący do powstania homologu „czopa żółkowego“ zarodków płazów...

Z tego ostatniego względu szczególnie — postanowiłem podać tu opis dokładniejszy mojego preparatu prostomy zaskrońca, w którym zjawisko to występuje w sposób bardzo wyraźny. Przypadki takie zdarzają się¹⁾ niezbyt często (Ballowitz znalazł 15 takich przypadków na 900 zarodków), z którego względu również jest pożądana ich analiza dokładniejsza. Pozatem uważałem, że zbadanie mojego przypadku na preparacie zabarwionym, prześwietlonym i nadającym się do zdjęcia mikrofotograficznego w świetle przechodzącym, oraz następnie rozłożonym na serię przekrojów poprzecznych, podczas gdy Ballowitz przedstawił swój materiał *in toto* wyłącznie w świetle odbitem i bez barwienia²⁾, a potem na przekrojach podłużnych — byłoby uzu-

¹⁾ Por. wyżej, str. 56—57.

²⁾ Autor ten wspomina i o preparatach barwionych karminem borakso-wym i badanych w balsamie kanadyjskim, nie podaje wszakże ich rysunków.

pełnieniem dość pożdanem obserwacji tego autora, który w dodatku miał do czynienia ze stadyami późniejszemi niż to, do którego przypadek mój się odnosi.

Wygład *in toto* mojego zarodka *Tropidonotus* — ilustrują fotogramy 63 i 64, Tabl. VII. Drugi z nich przedstawia w powiększeniu znaczniejszem (80-krotnem) samą tylko okolicę prostomy z wyrodniewającą swoistą częścią środkową wargi przedniej.

Zarodek ten znajdował się w stadyum, w którym skrzydła mezodermy nadają mu zarys „motyla“ („Schmetterlingsfigur“ Ballowitz'a), nie było tu wszakże jeszcze żadnych śladów jakiegoś „erste Andeutung der Rückenfurche“, jak w przypadkach Ballowitz'a. Pod względem stosunków zachodzących w okolicy teloblastycznej — mamy tu obraz jednej z faz przeobrażania się prostomy w metastomę, niepodobna jest jednak przeprowadzić ścisłego porównania tego obrazu z żadnym z preparatów, odrysowanych przez Ballowitz'a, a to zarówno ze względu na znaczną bardzo, jak się zdaje, zmienność zarysów zarodków węża w tem stadyum, jak i dla tego, że bardzo jest trudno porównywać obrazy z preparatu prześwietlonego z preparatami, odrysowanymi w świetle odbitem. W dodatku mamy tu do czynienia jeszcze z innym utworem swoistym, zupełnie przez Ballowitz'a nie notowanym (być może dla tego, że jest on niewidoczny przy obserwacji zarodków z powierzchnią?), a mianowicie z dość typową smugą pierwotną, ułożoną z tyłu za wargą przednią prostomy. Czy utwór ten występuje tylko przypadkowo u *Tropidonotus*, tak jak np. „gastrulacja prostomialna“ u zarodków ptasich, czy też poprostu był dotychczas w rozwoju węża przeoczony?... Obecność smugi zachowanej na dość znacznej długości w każdym razie świadczyłaby również — przez porównanie ze stosunkami, zachodzącymi pod tym względem u *Lacerta ocellata*, gdzie, jak wiemy, smuga taka jest utworem normalnym i stałym — o względnie wcześniejszem, niż w przypadkach Ballowitz'a, stadyum naszego zarodka.

Zarodek ten był umieszczony w obrębie pola naczyniowego, o średnicy przeszło 4 mm. Długość samej jego okolicy środkowej — od krańca przedniego tarczki zarodkowej aż do końca tylnego smugi pierwotnej — wynosiła 1.35 mm., przyczem odległość od przodu tarczki do wargi przedniej prostomy = 0.96 mm.

Szerokość tarczki, mierzona wraz z maskującymi tu już jej zarys właściwy „skrzydłami“ mezodermy = około 1.2 mm. Maximum długości tych „skrzydeł“ wynosiła 1.05 mm., przyczem, wobec ich zarysu, widocznego na mikrofotogramie 63, pozostaje tu jeszcze w części przedniej tarczki zarodkowej dość spora „okolica dwuwarstwowa“ („région didermique“), dłuża na 0.45 mm. i szeroka do 0.66 mm.

W okolicy teloblastycznej widzimy wpuklenie prostomy, szerokie na 0.265 mm., ograniczone z przodu wargą przednią, której wszakże okolice boczne już bardzo wyraźnie rozrastają się ku tyłowi i po bokach, tworząc typową figurę „podkowy“ — obraz zwykle występujący jako pierwszy wyraz przekształcania się prostomy w metastomę. W środku samym wargi przedniej rzuca się w oczy niezwykłe, a bardzo wyraźne wyodrębnienie jej dość znacznej części, mającej zarys nieprawidłowo-prostokątny, w postaci masy ciemnej, długiej (w kierunku głowowo-ogonowym zarodka) na 0.085 mm., i szerokiej na 0.097 mm. (Por. mikrofotogram 64, Tabl. VII). Już przy obserwacji *in toto* zapomocą objektwu apochromatycznego 16 mm. Zeiss'a, lub achromatu „DD“ — można było przekonać się z łatwością, że owo skupienie środkowe zdradzało budowę anormalną, znacznie odmienią od wyglądu sąsiadujących z niem okolic bocznych wargi przedniej prostomy: brzeg jego tylny był zlekka nierówny, jakby groszkowany, całe zaś utkanie miało charakter ziarnisty... Co ciekawsze, cała ta okolica środkowa, wyrodnijająca, wargi przedniej — była wyodrębniona od zdrowych okolic bocznych tejże wargi zapomocą dwu bardzo wyraźnych wcięć, kierujących się od krawędzi tylnych, wolnych wargi — ku przodowi, wcięć symetrycznych, z których każde było długie na 0.024 mm. W ten sposób cała okolica wyrodnijająca została tu już od razu wyodrębniona od reszty tkanki nietknietej przez proces patologiczny. Dzięki temu cała warga przednia prostomy składa się tu wyraźnie z trzech części: środkowej, wyrodnijającej, położonej poprzecznie względem osi zarodka, i dwu bocznych, zlekka i symetrycznie pochylających się ku tyłowi. Od bocznych krawędzi tych ostatnich — odchodzą ich przedłużenia ku tyłowi a potem do środka, tworząc wspomniany już zarys „podkowy“, czyli kompleks powstającej metastomy, szeroki, jako całość, na 0.72 mm., przyczem tylnie,

przyśrodkowe, krańce oceli podkowy zbliżają się ku sobie w linii środkowej na odległość około 0.15 mm.

W obrębie przestrzeni jaśniejszej, objętej przez „podkową“, w odległości 0.037 mm. od wargi przedniej — znajdujemy utwór dotychczas w tej postaci u zarodków zaskrońca nie notowany, a mianowicie smugę pierwotną, bardzo wyraźną, długą na 0.275 mm. i szeroką około 0.048 mm.

Zarodek ten został rozłożony na seryę przekrojów po przecznych, aczkolwiek przekroje podłużne mogłyby tu dać obraz zupełniejszy, o ile chodziłoby wyłącznie o stosunek masy wyrodniającej środka wargi przedniej — do ektodermy powierzchni zarodka i zawiązka struny grzbietowej. Zważywszy jednak, że takie właśnie przekroje podłużne w przypadkach analogicznych znajdujemy już w cytowanych pracach Ballowitz'a — chciałem na przekrojach poprzecznych zdać sobie bliżej sprawę z charakteru owych „wcięć“ symetrycznych, oddzielających wyrodniający kompleks środkowy wargi — od jej części bocznych, a również chodziło mi o łatwiejsze na przekrojach takich zbadanie budowy smugi pierwotnej, szczególnie na tym preparacie wyraźnej.

Cztery z pomiędzy seryi przekrojów, odnoszące się do kilku poziomów okolicy teloblastycznej tego zarodka — podaję na mikrofotogramach 65—68, Tabl. VII.

Na poziomie środka długości tarczki zarodkowej stwierdzić można, że nie było tu jeszcze żadnego zagłębienia płyty nerwowej, któreby świadczyło o rychłym kształtowaniu się mającej z niej powstać rynienki rdzeniowej. Struna grzbietowa była tu już wszakże dobrze wyrażona prawie wzduż całego przebiegu tarczki. W miarę zbliżania się od przodu do okolicy wargi przedniej prostomy — poza stwierdzeniem, że *canalis rectus* jest tu uformowany ostatecznie i wyrażony normalnie — zauważać można pewne objawy zwydrodnienia, występujące w środkowej części ektodermy. Wreszcie, dochodząc do poziomu, na którym zaznacza się część przednia opisanych wyżej wcięć, oddzielających część środkową wargi przedniej prostomy od jej brzegów bocznych, — widzimy obraz przedstawiony na mikrofotogr. 65.

W środku przekroju leży tu masa komórkowa, już odgraniczona ostatecznie ze swojej strony lewej — od takiejże strony wargi przedniej nietkniętej, której krawędź, przechodząc w mezodermę boczną, zagina się tu ku dołowi i na lewo, przybierając

w ten sposób zarys właściwy w ardze bocznej metastom y¹⁾). Od strony prawej widzimy tu jeszcze połączenie części środkowej, wyrodniającej — z odpowiednią zdrową krawędzią boczną — zapomocą mostka komórek, grubego na 30 μ. Masa środkowa, szeroka tu na 100 μ i gruba na 56 μ — już zaczyna zdradzać oznaki rozpadu, wyrażone przez zjawianie się wakuów w jej elementach, karyorektyczne zwyrodnienie jąder i nierówną, jakby postrzępioną jej powierzchnię górną, podczas gdy, jak to widzimy na tymże mikrofotogramie — takaż powierzchnia ektodermy okolic bocznych, zdrowych, jest normalnie gładka. Mikrofotogram 65 ciekawy jest jeszcze i z tego względu, że wykazuje nam drogę, w której powstało wyizolowanie masy środkowej: widoczne przy obserwacji *in toto* wcięcia, oddzielające tę masę od tkanki zdrowej odpowiadają przerwom, powstającym tu z początku od strony dolnej masy ekto-mezodermicznej, która od tej strony właśnie oddziela się od okolicy zwyrodniałej, tworząc tu zaokrąglenie na odpowiedniej granicy. Zauważę, że podobnego rodzaju proces zdaje się być zjawiskiem powszechnym, jako odczyn na miejscową degenerację środkowej okolicy blastodermy. Obrazy analogiczne stwierdziłem w przypadkach „blastoderm pierścieniowatych“ („blastodermes zonaux“), gdzie też tkanka zdrowa, otaczająca miejsce uszkodzone, zachowuje się w ten sposób, że ektoderma zagina się ku dołowi i łączy się z entodermą (16). W danym razie nastąpiło tu połączenie brzegów warstwy ektodermicznej z mezodermą, w znaczniejszej obfitości właśnie oddzielaną od proliferującej masy ektodermicznej.

Na mikrofotogramie 66, Tabl. VII, przedstawiającym przekrój następujący za poprzednim ku tyłowi — widzimy masę środkową, zupełnie już oddzieloną od zdrowych bocznych okolic wargi. Krawędzi przyśrodkowe tych ostatnich zaokrąglają się tu symetrycznie, tworząc obraz zupełnie typowej brzozdy metastomalnej... Tkanka masy środkowej, szerokiej na 00 μ i grubej na 52 μ — jest tu jeszcze wyraźniej zmieniona,

¹⁾ Obraz ten jest na wszystkich trzech mikrofotogramach (65—67), odnoszących się do przekrojów w obrębie prostomy tego zarodka zupełnie wyraźny, pomimo, że powstały tu sztuczne szczeliny w masie mezodermu. Preparat, sporządzony w r. 1904 podczas moj wycieczki letniej w Kowieńskie, ucierpiał nieco w ciągu kilkunastu lat pobytu *in toto* w balsamie kanadyjskim, co nie odbiło się wszakże na jego szczegółach najważniejszych.

zarysy jej zewnętrzne są bardziej jeszcze nierówne, i też liczne zjawiają się w niej ziarnistości; widoczne więc jest, że proces rozpadu odbywał się tu w kierunku od tyłu ku przodowi. Jeszcze dowodniej świadczy o tem mikrofotogram 67, z przekroju dalszego, gdzie widzimy niemal poziom krańcowy krawędzi tylnej okolicy wyrodniającej. Tu już mamy właściwie, ledwie trzymające się jeszcze w skupieniu, nagromadzenie ziarnistego detrytu, wśród którego z trudnością nieliczne jedynie szczątki jąder komórkowych rozpoznane być mogą.

Na tym poziomie grubość warstwy ekto-mezodermy, stanowiącej dno dziwacznie utworzonej brzody metastomalnej, wynosi, wraz z cienką warstwą entodermy żółtowej szczerbliwie przylegającej do niej od dołu — zaledwie około 50 μ . Zaraz za okolicą zwyrówniałej wargi grubość ta zwiększa się do 60 μ , poczem do 80 μ , aż wreszcie w środku przekroju zaznacza się bardzo wyraźne tej masy zgrubienie, odpowiadające widzianej *in toto* — s m u d z e p i e r w o t n e j. Mniej więcej w środku długości tej smugi mamy obraz, przedstawiony na mikrofotogr. 68: grubość warstwy ekto-mezodermicznej w środku przekroju dochodzi tu 105 μ i tyleż mniej więcej mierzy smuga ta na szerokość. Po obu jej stronach widać zwężenia symetryczne całej masy, w których obrębie grubość jej wynosi po 75—80 μ : taka różnica grubości wystarcza zupełnie, dla wywołania tu przy obserwacji *in toto* obrazu smugi specjalnej. Żadnej zdaje się nie ulegać wątpliwości, że w toku dalszego przekształcania się u tego zarodka prostomy w metastomę — materyał w obrębie tej smugi zawarty zostałby w mierze bardzo znacznej zużytkowany dla wytworzenia „czopa“, a następnie wydłużonej „listewki metastomalnej“.

* * *

Z podanego tu opisu nowego przypadku „odrzucania“ nablonka z części wargi przedniej prostomy widzimy, że stanowi on niewątpliwie zjawisko tej samej kategorii, jak te, o których pisał Ballowitz w cytowanych wyżej swych pracach. Nasze preparaty zdają się wyjaśniać ostatecznie sposób, w jaki zachodzi odgraniczanie się owej masy nablonka zwyrówniałego od reszty tkanki wargi; przytem też w naszym przypadku mamy z jednej

strony do czynienia z bardziej zaawansowanym procesem tego zwydrodnienia, którego Ballowitz wcześniejsze obserwował okresy (choć w późniejszych stadyach rozwojowych samych zarodków) — a z drugiej strony mieliśmy możliwość stwierdzenia tu *in flagranti* — przebiegu poniekąd „regulacyjnego“ procesu, jaki w następstwie wyeliminowania masy zwydrodniałej zachodzi w ocalałych, bocznych częściach wargi przedniej. Wynikiem owej regulacji swoistej jest powstanie w tej tak bardzo ku przodowi wysuniętej okolicy — stosunków, zachodzących normalnie ku tyłowi od niej, a mianowicie stosunków właściwych krawędziom bocznym brzody metastomalnej. Nie przesądzając wartości morfogenetycznej tego procesu, nie mającego, prawdopodobnie, znaczenia dla większości zarodków zaskrońca, ponieważ, jak wiemy, zjawisko „odrzucania nabłonka“ rzadko bardzo zachodzi — stwierdzić jednak winniśmy, że ten proces natury regulacyjnej odbywa się tu podług schematu procesu normalnego, właściwego najbliższej topograficznie okolicy — t. j. okolicy metastomy.

Oczywiście, moje spostrzeżenia, zarówno jak i poprzednie badania Ballowitz'a — nie są w stanie rozstrzygnąć sprawy ani przyczyn, ani znaczenia tego dziwnego procesu zwydrodnienia częściowego utworu, który u ogółu gadów przecież zawsze zachowuje się w całości, przekształcając się tylko w dalszych fazach rozwojowych. Najmniejszej wszakże nie ulega wątpliwości, że podobnego rodzaju utwory pod żadnym względem porównywane być nie mogą, jak to uczynił Bonnet — do „czopa żółtkowego“ zarodków płazów. Z całego toku pracy naszej wynika, że nawet „czop metastomalny“ z żadnym utworem o charakterze entodermicznym homologizowany być nie może — skądż zaś porównanie takie z okolicą, odpowiadającą przecież g r z b i e t o w e j stronie zarodków *Anamnia* ?!

Niemniej ciekawy pozostaje fakt, że charakter histologiczny tego zwydrodnienia przypomina najzupełniej opisany przez nas w zarodkach innych *Sauropsida* przebieg rozpadania się „nici“ i „czopa metastomy“. Z naszego punktu widzenia nie ma w tem zresztą nic dziwnego: wszak i tu i tam wyłącznie e k t o d e r m i c z n y materiał jest tych zjawisk degeneracyjnych podścieliskiem...

5. Los czopa metastomy w stadyach późniejszych rozwoju *Platydactylus mauritanicus*.

W moim materyale do rozwoju *Platydactylus (Tarentula) mauritanicus*¹⁾ posiadam względnie niewiele zarodków w stadyach, w których czop metastomy jest odpowiednio wyrażony. Zresztą — w znanej pracy Will'a (32) sprawa występowania tego utworu, jako „Entodermpfropf'u“, będącego produktem „pola środkowego“ („Mittelfeld“) opracowana jest u danego gatunku nader szczegółowo, aczkolwiek w znanem, nader jednostronnem oświetleniu. Chciałbym tu wszakże zwrócić uwagę na losy dalsze rzekomego „czopa żółtkowego“, w stadyach rozwojowych późniejszych, aniżeli te, które Will uwzględnił w swem opracowaniu monograficznem *Platydactylus*, t. j. tej właśnie jaszczurki, której embryogenia rzekomo miała dostarczyć najwięcej ważkich dowodów na korzyść poglądu o entodermicznym charakterze „pływki pierwotnej“, a co za tem idzie — i „czopa żółtkowego“, będącego przecież jedynie wyrazem fazy dalszej przekształceń owej „pływki“.

W rozprawie Will'a nie znajdziemy podanych przekrojów przez uformowaną ostatecznie metastomę zarodków *Platydactylus*, szczególnie w fazach późniejszych istnienia tego utworu, aczkolwiek, jak to widać z rysunków odnoszących się do zarodków badanych *in toto* — (loc. cit., Tabl. 4) — brózda metastomalna, dość znacznie wyrażona w stadyach typu „skrzydeł motylich mezodermy“ pozostaje tu i później jeszcze w dość silnie zaznaczonej postaci. Rysunki seryj №№ 62—69 (ibidem, Tabl. 11) — odnoszą się do przekrojów zarodków młodszych, niż stadyum wyraźnej brózdy nerwowej; odnosi się to nawet do seryj 68 i 69, gdzie stosunki, zachodzące w brózdzie metastomalnej bardzo pierwotny jeszcze zachowują charakter — nigdzie zaś nie widać tu elementów „czopa“ wystających z dna brózdy i ulegających zwydrodnieniu. Natomiast na rys. 39 (Tabl. 5) tejże pracy mamy podane trzy przekroje na poziomie przewodu v. Kupffer'a — u zarodka o bardzo jeszcze słabo wyrażonej metastomie, znajdującej się w pierwszych dopiero okresach swego tworzenia się —

¹⁾ Materyał ten był zebrany, również jak i mój materyał do rozwoju *Chalcides lineatus*, *Lacerta ocellata* i *Lacerta muralis*, w r. 1902 i 1905 — na Stacji Zoologicznej w Villefranche s/m.

i tu widzimy wyrodniające, silnie ziarniste elementy „czopa“, bądź wystające nad powierzchnią brózdy, bądź wypełniające światło przewodu. O utworach tych Will pisze: „Häufig fand ich, wie z. B. in Fig. 39 und 64 den Kupffer'schen Gang kurze Zeit vor seinem Verschluss mit zelligen Elementen angefüllt, die theils eingewanderte Dotterzellen (Nachfurchungszellen) sind, theils aber auch mit dem Entodermpropf in Verbindung zu stehen schienen. Es war jedoch unmöglich festzustellen, ob und wie solchen Elementen beim Verschluss des Ganges ein wirklicher Anteil zukommt“. (l. cit. str. 134).

A więc mamy tu wyrażoną możliwość dwojakiego powstawania tego rodzaju utworów, zawsze jednak „entodermicznego pochodzenia“... Owe „eingewanderte Dotterzellen“ przypominają do złudzenia Gasserowskie (p. wyżej, str. 9—10) elementy żółtkowe, wychodzące na powierzchnię utworów ściśle ektodermicznych, zaś częściowo przez tego autora dopuszczany związek tych komórek z „czopem żółtkowym“ — stoi, oczywiście, w związku z ogólną doktryną „Entodermmassiv'u“... Pozatem — wybitnie ziarnista struktura tych skupień komórkowych miała, naturalnie, świadczyć nie tylko o ich pochodzeniu entodermicznem — lecz nawet o pozostawaniu się w nich ziaren żółtka... Sądzę, że owa właśnie budowa ziarnista detrytu, powstającego skutkiem rozpadu czysto ektodermicznych składników „czopa“ — była jednym z najgłówniejszych bodaj źródeł całego tego, tak rozgałęzionej w literaturze nieporozumienia, którego rozwikłaniu praca niniejsza jest poświęcona.

Jak widać z rysunków Will'a — zarodki *Platydactylus*, pomimo, że czop metastomalny bywa u nich z początku dość silnie wyrażony (por. loc. cit., fig. 25 i 26, Tabl. 3) — wprędce przybierają w swej okolicy teloblastycznej charakter swoisty, polegający na głęboko wciętej brózdzie metastomy, w której wszakże *in toto* elementów czopa lub „listewki“ zauważać nie można. Niekiedy nawet (ibid., fig. 27) taki stan rzeczy występuje i w stadyach wcześniejszych: wówczas mamy obraz, przypominający niektóre wahania indywidualne u *Lacerta ocellata* (por. nasz mikrofotogr. 42, Tabl. V). Tak głęboko wcięta brózda trwa u *Platydactylus* i w stadyach późniejszych. Na moim materyale miałem sposobność przekonać się, że nie tylko pozostaje ona bardzo wyraźna poza stadyum przedstawionem przez Will'a na

jego rys. 33, Tabl. 4, lecz że bywa w takich stadyach później zaznaczona jeszcze silniej niż na owym rysunku, odpowiadającym wogóle najstarszemu z zarodków opisanych przez tego autora. W dodatku nawet właśnie w owszych fazach znacznie starszych — stwierdzić tu można jeszcze bardzo wyraźne ślady „czopa metastomalnego“ w obrębie brózdy, i to przybierającego tu postać bardzo typowej, wyrodnijącej i emigrującej z dna tej brózdy — gromadki rozluźniające się komórek.

Jako jeden z przykładów takich zarodków przytoczyć mogę zarodek *Platydactylus mauritanicus*, przedstawiony *in toto* na naszym mikrofotogramie 69, Tabl. VIII. Zarysy tego zarodka nie są tu na całym jego przebiegu wystarczająco wyraźne, a to z powodu dość znaczących skupień żółtka, które od brzusznej strony blastodermy do niej przywarły podczas utrwalania w 3% kwasie azotowym¹⁾, wszakże można pomimo to od razu zdać sobie sprawę z tego, że odnosi się on do stadyum wyraźnie późniejszego, niż zarodek Will'a z jego rys. 33. Długość ciała tego zarodka wynosiła 1.45 mm. W jego części głowowej, dość znacznie rozszerzonej na boki (do 0.54 mm.), można rozróżnić zawiązek jelita głowowego długi na 0.2 mm., oraz bardzo silnie rozwinięte wałki mózgowe. Pozatem rynienka nerwowa, o nader mocno już zgrubiałych krawędziach, ciągnęła się od tyłu jelita głowowego do krawędzi przedniej teloblastu na długości około 0.84 mm., zwężając się od przodu ku tyłowi od 0.24 mm. — do 0.084 mm. i wreszcie rozszerzając się znowu przed poziomem teloblastu do 0.18 mm. Ilości par protosomitów nie dało się tu obliczyć *in toto*, z powodu wspomnianych już skupień żółtkowych.

W końcu ogonowym zarodka uderza nas teloblast bardzo znaczących rozmiarów (por. także mikrofotogr. 70, Tabl. VIII) z brózda metastomalną, ustawioną nieco ukośnie do przebiegu osi samego zarodka. Teloblast ma tu wygląd mocno nieprzezroczystego owalnego ciała, długiego na 0.48 mm. i szerokiego na 0.384 mm.; w odległości 0.2 mm. od przedniej krawędzi teloblastu występuje brózda metastomalna, nader wązka lecz zarysowana bardzo głęboko, która ciągnie się ku tyłowi na długość 0.145 mm.

¹⁾ Naogół stosuję do zarodków gadów mieszaninę utrwalającą Zener'a. Do zarodków gekkonów mniej ona się wszakże nadaje, to też stosowalem do nich 3% HNO₃, jak do zarodków ptasich.

Na seryi przekrojów zoryentowanych prostopadle do przebiegu masy teloblastu — okazało się, że rynienka nerwowa tego zarodka w jego środkowych okolicach tułowiowych niemal już bliska zamknięcia się w cewkę — przed okolicą teloblastu pozostaje jeszcze szeroko rozwarta na płask. Taką szeroką a płaską konfigurację wykazuje i przednia część teloblastu; jednak nawet na płaskiej tej powierzchni, w jej środku, zauważać tu można gdzieniegdzie oddzielne drobne gromadki przezroczystych komórek, wyraźnie emigrujących z jednolitej masy komórkowej. Wreszcie w najbardziej ku przodowi wysuniętej części brzozdy metastomalnej, t. j. w samym tej brzozdy początku, widzimy obraz, przedstawiony na naszym mikrofotogramie 71, Tabl. VIII. Masa teloblastu, szeroka na 350 μ i gruba w swej części środkowej na 125 μ — ma tu już na swej powierzchni górnej nieznaczne wgłębienie, wchodzące zaledwie na 20 μ w dół od poziomu górnego. W środku tego wgłębienia wystaje ku górze skupienie komórek, wysokie na 50 μ i szerokie na 30—10 μ . Skupienie to składa się z elementów blado zabarwionych, wypełnionych blademi również ziarnami rozpadającej się plazmy, a prócz komórek, które zachowały jeszcze swoje zarysy — leżą tu także i ziarnistości oddzielne — oczywiście szczątki innych, już ostatecznie zwydrodniałych ciał komórkowych. Że owo skupienie stanowi część elementów teloblastu, ulegającą swoistemu rozpadowi — o tem przekonywa nas bardzo wyraźnie widoczna na mikrofotogramie przerwa w jednociągłej linii granicy górnej nabłonkowego szeregu zdrowych komórek masy teloblastycznej. Z przerwy tej właśnie wystaje owo wyrodnijające skupienie. Część dolna tego skupienia, po wydzieleniu zupełnie, pogłębiła by tu dno brzozdy do głębokości około 50 μ . Porównywając ten obraz z ogółem faktów opisanych wyżej — najmniejszej mieć nie możemy wątpliwości co do jego znaczenia: jest to niewątpliwie rodzaj wtórnego powstawania czopa metastomalnego w drodze tworzenia się „klina“, służącego dla pogłębienia brzozdy metastomu. Jest nawet dość prawdopodobne, że elementy pierwotnego czopa zniknęły tu już zupełnie.

Na przekrojach dalszych ku tyłowi, przechodzących przez okolicę najsilniejszego wgłębienia brzozdy metastomalnej — gdzie głębokość jej dochodzić może 90 μ i nawet więcej — obrazu podobnej eliminacji komórek z dna brzozdy już nie spostrzegamy.

Natomiast zdarzają się tu, rozrzucone w różnych miejscach i na różnych poziomach — szczątki elementów dawniej już zwydrodniałych. Tak na mikrofotogramie 72 widzimy przy prawej krawędzi wewnętrznej brzody — gromadkę utworów bądź pęcherzykowatych, bądź wypełnionych drobnym detrytem, w których już śladów żadnych ich pierwotnej budowy komórkowej odcyfrować się nie da. W skupieniach takich upatrywać, mojem zdaniem, należy — szczątków pierwotnej listewki metastomalnej, od dość dawna już wyrodniejącej.

Wobec opisanego tu zjawiska powstawania wtórnego czopa metastomy w przednich okolicach teloblastu, drogą eliminowania elementów z powierzchni niedoś głębokiej brzody metastomalnej — nasuwa się nam przypuszczenie, czy i obserwowane niekiedy u zarodków *Tropidonotus* — zwydrodnienie pewnej części wargi przedniej i idące za niem takie ustosunkowanie w tamtej okolicy warstw zarodkowych, które odtwarza ich ułożenie normalne w obrębie metastomy — nie należy również do kategorii procesów, mających na celu rozszerzenie w kierunku ku przodowi zarodka — owych prowizorycznych ukształtowań rozwojowych, mających za swe zadanie u pro sze zoną i przy spiezoną produkcję mezodermy obwodowej, jaka dokonywa się właśnie w obrębie materyalu, układającego się w krawędziach brzody metastomalnej?...

6. Niektóre anomalie czopa i brzody metastomalnej u gadów.

Na zakończenie pozwolę tu sobie zatrzymać się nieco nad pewnymi zjawiskami o charakterze swoistym — anormalnego kształtowania się czopa metastomy i samego wpuklenia „gastrulacyjnego“, jakie zdarzyło mi się napotkać podczas badania materyalu zebranego dla pracy niniejszej. Wyżej już rozpatrzyliśmy takie anomalie tworzenia się czopa metastomalnego u *Lacerta ocellata*, które pozwoliły nam dojść do wniosku o względnej niezależności krawędzi bocznych metastomy od krańców bocznych szpary wpuklenia prostomalnego. Obecnie rozważymy sprawę: a) podwojenia czopa metastomy, oraz — b) rzadko bardzo spotykającej się, a nie opisanej dotychczas nigdzie takiej ano-

malii prostomy, w której przybiera ona wygląd nie kieszeniowatego, rozciągniętego wpoprzez wpuklenia, lecz wprost okrągłe-g o, kolistego wgłębienia, względnie następnie takiegoż otworu w powierzchni blastodermy.

* * *

Podwojenie czopa metastomu stanowi anomalię, którą spotykamy względnie niezbyt rzadko u zarodków *Lacerta ocellata*. W materyale dotychczas rozpatrzonym podwojenie takie, dochodzące aż do zupełnego wyindywidualizowania dwu czopów— widzieliśmy w zarodku z mikrofotogr. 51, Tabl. VI. Brzózda rozgraniczająca tam dwa czopy oddzielne okazała się głębszą, niż zewnętrzne brzózdy metastomu i sięgała nawet dalej ku tyłowi, niż te ostatnie. Prócz tego widzieliśmy, że rozdwojenie czopa — oczywiście, w rozmiarach mniej znacznych — może być nawet stwierdzone w przypadkach, w których przy obserwacji zarodka *in toto* nie można było dostrzec nawet śladów takiego rozdwojenia. Jednym z przypadków takich jest zarodek z naszego mikrofotogramu 36, Tabl. IV, na którego przekroju dopiero okazało się (mikrofotogr. 37), że masa czopa jest tu rozdzielona w swej części środkowej zapomocą niezbyt głębokiego wgłębie-nia podłużnego — na dwa wzgórkowate wzniesienia, przebiegają-ce równolegle do siebie.

Wspomnieliśmy już o obserwacji v. Kupffer'a (27) nad dwoma przypadkami takich „Zwillingszapfen“ w zarodkach *Coluber Aesculapii*. Pozatem obrazy podobne spotykamy i w pracy Peter'a (41), z nich zaś przedewszystkiem ciekawy jest rys. XII a — na tablicy podanej w tekście, za str. 56, gdzie: „Blastoporus schickt 2 kurze Längschenkel nach hinten, doch finden sich innerhalb derselben 2 Längere ein Zwischenfeld einfassende Furchen“.

U *Lacerta ocellata* podwojenie czopa metastomalnego wi-działem niejednokrotnie nawet w stadyach bardzo wczesnych, w których ledwie zaczynało się zarysowywać charakterystyczne zginanie się krawędzi bocznych prostomy ku tyłowi. Jednym wszakże z najbardziej ciekawych w tym względzie przypadków — jest zarodek tejże jaszczurki przedstawiony na mikrofotogr. 73,

Tabl. VIII. Odnosił się on do stadyum dość zaawansowanego w swym rozroście ku przodowi rozwoju „skrzydeł mezodermy” i był zaopatrzony w dość wyraźne zawiązki pola naczyniowego. Wymiary jego *areae pellucidae*, zlekka wydłużonej, wynosiły 6.6 mm. i 6.3 mm., pole naczyniowe było długie na 2.7 mm. i szerokie na 3 mm., wymiary tarczki zarodkowej = 1.5 mm. i 1 mm.

Zaczynająca się już dość wyraźnie przekształcać w metastomę — prostoma miała tu jeszcze wszakże wygląd wpuklenia wybitnie i niemal nadmiernie znacznie rozszerzonego w kierunku poprzecznym, bo zachowywała jeszcze szerokość 0.12 mm. Od jej krawędzi bocznych kierują się ku tyłowi wargi boczne metastomy, rozchodząc się wzajem od siebie w swej okolicy tylnej na szerokość 0.18 mm., przyczem długość tworzącej się w ten sposób brózdy metastomy wynosi około 0.12 mm.: jest to więc jeszcze metastoma dość krótką. Wewnątrz tej brózdy widzimy podwójny czop metastomalny, w postaci dwu ciemnych, w przednich swych okolicach zaokrąglonych, językowatych utworów, niedochodzących do wargi przedniej prostomy na odległość 0.04 mm.

Lewy z tych utworów ma długość 0.108 mm., prawy — 0.11 mm.; szerokość każdego z nich wynosi 0.048 mm. Oddzielone są od siebie szczeliną, szeroką na 0.02 mm. Z tyłu zarysy obu „czopów” rozpływają się we wspólnej ciemnej masie ekto-mezodermy.

Na przekrojach poprzecznych widać, że, istotnie, tworząca się brózda metastomy jest nawet w swej części przedniej nadmiernie szeroka, odległość bowiem jej krawędzi bocznych wynosi tu aż 140 μ . Na paru przekrojach dalej ku tyłowi ukazują się już dwie zupełnie niezależne od siebie wyniosłości dna brózdy — odpowiadające „czopom” widzianym *in toto*. Na mikrofotogramie 74 widzimy ich względną wielkość i stosunek wzajemny. Dochodzą one 55 μ wysokości ponad poziomem dna brózdy metastomalnej i oddzielone są od siebie brózda środkową, głęboką na 40 μ . Sama brózda metastomalna, przedstawiona przez dwie brózdy zewnętrzne, ma w tem miejscu krawędzie dość pochyłe. Po obu stronach tej brózdy proces zginania się ekto-mezodermy na zewnątrz, ku obwodowi, odbywa się tu zupełnie normalnie, jak w każdej zwykłej brózidle metastomalnej, przyczem, natu-

ralnie, z każdej strony wewnętrznej każdego z dwu czołów — zamiast symetrycznego obrazu takiegoż zginania się ekto-mezodermy, znajdujemy brózdę wewnętrzną, oddzielającą od siebie oba czopy...

Zdaje mi się, że przyczyn podobnej anomalii szukać należy w nadmiernem, w porównaniu z normalnym — rozszerzaniu się krawędzi bocznych metastomu w kierunku poprzecznym — czego skutkiem jest objęcie przez te krawędzie nadmiernie też znacznej masy materyalu, którego część pewna od razu wciągnięta zostaje w obręb sfałdowań bocznych brózdy, lecz dość też znaczna część środkowa pozostaje w postaci masy „obojętnej“, z której powstaje zwykle „czop metastomalny“. Otóż nawet w razie takim, gdy owa masa środkowa nie ma w następstwie odegrywać żadnej bezpośredniej roli morfogenetycznie twórczej — potwierdzać się zdaje zasada, wypowiedziana już parokrotnie przezemnie zarówno w tej pracy, jak w innych poprzednich, — że wielkość absolutna danego związka embryonalnego nie przekracza nigdy na swym przekroju poprzecznym — pewnej normy określonej, normy zwykłego swego występowania. Z chwilą przekroczenia wielkości owej normy — zachodzić musi zawsze zjawisko rozszczepiania się takiego związka w kierunku poprzecznym, i takie właśnie rozszczepianie zachodzić się zdaje i w naszych przypadkach zdwojenia „czopa metastomalnego“... Ma ono też niewątpliwie związek jak najbliższy z tym typem rozdrożeń embryonalnych, które Ét. Rabaud (48, 49) oznaczył nazwą „schistopojęzy“, a których wyjaśnienie, mojem zdaniem, wiąże się bezpośrednio z wypowiedzianą przezemnie zasadą morfogenetyczną — nieprzekraczalności normalnych rozmiarów związków rozwojowych.

* * *

Anomalia, polegająca na okrągłym zarysie wpuklenia prostomy posiada pewien związek ze sprawą czopa metastomu z tego przedewszystkiem względu, że zachodzić tu musi zwyrondnenie na przestrzeni dość znacznej — dość również znaczej ilości materyalu blastodermicznego, który skazany jest na

rozpad dzięki temu, że znalazłem się w okolicy, nie mogącą być z użytkowaną w danych doraźnych warunkach wymogów morfogenetycznych. Jest to anomalia bardzo rzadka, o czem wnoszę na podstawie zarówno tego, że żadnej o niej nie znalazłem wzmianki bezpośredniej w literaturze, jak z tego, że w moim, liczne setki zarodków gadów zawierającym materyale, — dwa tylko tego rodzaju zboczenia napotkałem przypadki.

Jeden z tych przypadków odnosi się do zarodka *Lacerta ocellata*, drugi — do *L. muralis*. Pierwszy z nich znajdował się w stadyum nieco późniejszym niż drugi, a mianowicie był już w okresie skończonej perforacji olbrzymiego tu *canalis recti*, drugi natomiast odpowiadał fazie prostomy przed perforacją. Pomimo to opiszę najpierw przypadek pierwszy, jako bardziej typowy i oddający najistotniejsze cechy samej anomalii.

Zarodek *L. ocellata* z anormalną „prostomą okrągłą“ (mikrofotogr. 75, Tabl. VIII) pod względem swych wymiarów, konfiguracji ogólnej i charakteru rozrastania się mezodermy obwodowej — odpowiadał, mniej więcej, stadyum podobnemu do stadyum zarodka tejże jaszczurki, przedstawionego na naszym mikrofotogramie 42, Tabl. V. Był on umieszczony w *area pellucida* prawie zupełnie okrągły, o średnicy około 4.8 mm. Zawiązki pola naczyniowego — ledwie zaznaczone. Tarczka zarodkowa, długa na 1.2 mm., miała zarys zlekka zwężający się ku tyłowi, a natomiast z dziwnie jakby stożkowato i dość ostro zaakońzoną krawędzią przednią. Szerokość tej tarczki z przodu wynosiła 0.75 mm., z tyłu zaś — na poziomie anormalnej prostomy — 0.6 mm. „Skrzydła“ mezodermiczne, dość dobrze wyrażone w obrębie samej tarczki, mniej zaś wyraźne na obwodzie — zachodziły ku przodowi na odległość około 1 mm.

Okrągły otwór prostomy, położony w odległości 0.215 imm. ku przodowi od krańca tylnego tarczki zarodkowej — miał, jak to widzimy w powiększeniu znaczniejszym na mikrofotogr. 76 — zarysy prawidłowego krążka przezroczystego, o średnicy 0.12 mm. Krawędzie jego wewnętrzne zaznaczały się *in toto* zupełnie wyraźnie i zaokrąglone były łagodnie, bez żadnych śladow nierówności lub jakichkolwiek skupień ziarnistych, które świadczyć by mogły o jakimś procesie patologicznym, którego wynikiem miała by być tak dziwna konfiguracja wpuklenia prostomalnego. Warga przednia tej prostomy odznaczała się względnią

przezroczystością, a przynajmniej nie widać tu było zwykłego jej zgrubienia; warga tylna (o ile wogół sam termin „wargi“ w przypadku tym stosowany być może) jest nieco ciemniejsza w swej okolicy przyśrodkowej, lecz również nieznacznie tylko zgrubiała być się wydaje.

We wnętrzu okrągłej jamy „praust“ widać *in toto* — znacznie przezroczystsze od otaczającej tkanki — jakieś skupienia, nie mające charakteru elementów morfologicznie zróżnicowanych. Jak wynikło z obserwacji przekrojów — były to wyłącznie skupienia detrytu.

Na seryi skrawków podłużnych, z których jeden, środkowy, przedstawia nam nasz mikrofotogram 77, Tabl. VIII — widzimy, że przerwanie dna wpuklenia prostomalnego nastąpiło tu już oddawna i powstał tu swoisty *canalis rectus* ziejący olbrzymim otworem do jamy podzarodkowej. Odległość pomiędzy wargą przednią, t. j. ektodermą i zawiązkiem struny grzbietowej, a krawędzią wargi tylnej — wynosi na przekroju aż 80 μ , przyczem, oczywiście, mowy niema o żadnym podginaniu się wargi tylnej pod przednią, lecz obie one leżą niemal w jednej płaszczyźnie poziomej — jedna za drugą.

Zauważona przez nas *in toto* nikła grubość wargi przedniej — tłumaczy się istotnie dość znaczną redukcją normalnej grubości składających ją warstw: ektoderma ma tu około 20 μ grubości, zawiązek zaś struny — 26 μ . Ten ostatni ścienia się ku przodowi aż do 10 μ , lecz bliżej głowowej okolicy zarodka staje się znowu grubszy do 34 μ . Zawiązek struny sięga tu na 0.685 mm. ku przodowi tarczki zarodkowej, co też świadczy o dość dawnem utworzeniu się w tym zarodku przewodu v. Kupffer'a.

Warga tylna prostomy ma w swej krawędzi przedniej na przekroju zarys zlekka zaostrzony od góry i od dołu, a cała jej masa — wygląd jakby podwójnie wypukłej soczewki. Maximum jej grubości wynosi 84 μ . Stanowiącą ją masa ekto-mezodermiczna rozciąga się ku tyłowi na długość zaledwie tylko około 200 μ .

Na całej seryi przekrojów przechodzących przez otwór prostomy widać — w przestrzeni pomiędzy obiema jej wargami — znaczne nagromadzenie detrytu. Składa się on ze skupień ziarn intensywnie barwiących się na czarno hematoksyną żelazistą

Heidenhain'a, o średnicy 1—2 μ , oraz z blado zabarwionych skupień ziarnistości jeszcze drobniejszych. Cały wygląd tej masy detrytu (dobrze widocznej na mikrofotogr. 77) świadczy o tem, że proces rozpadu tej części blastodermy, która zniknąć w danem miejscu musiała aby umożliwić ustalenie się dających się obecnie stwierdzić stosunków — zajść musiał już przed dość znacznym czasem.

Obraz pod pewnymi tylko względami do wyżej przytoczonego podobny — był podany przez Ballowitz'a na str. 143 jego monografii o rozwoju żmii (40). Widzimy tu — na fig. 34-a — przekrój podłużny zarodka *Pelias berus* o również daleko od siebie odsuniętych w płaszczyźnie poziomej obu wargach — przedniej i tylnej — *canalis recti*, pomiędzy którymi też znajduje się skupienie detrytu: „Man sieht den grossen, offenen, relativ langen Metastomspalt, welcher direkt von oben nach unten in die Subgerminalhöhle hineinführt“. Chodzi tu wszakże o stadyum rozwojowe znacznie późniejsze, niż w opisanym przez nas przypadku u *L. ocellata* — bo o zarodek o wyraźnych już wałkach mózgowych, aczkolwiek jeszcze płasko zarysowanych, i o bardzo długiej a cienkiej „listewce metastomalnej“ (loc. cit., Tabl. V, Fig. 112). Ciekawe było tu ukształtowanie przedniej wargi blastoporu: „Die Vorderlippe des Blastoporus ist als kleiner Vorsprung sehr deutlich und ragt nach hinten hin frei vor. Dahinter ein offenes, *lochartiges*¹⁾, direkt von oben nach unten durchführendes Metastom, an welches sich nach hinten hin eine lange, breite, zum grössten Teil von einer Metastomleiste eingenommene Metastomrinne auschliesst“... (ibidem, objaśnienie Tabl. V). Widzimy więc, że w przypadku Ballowitz'a wymiary szczątków prostomy były znacznie od tychże w naszym zarodku mniejsze, lecz też że — podobna postać wpuklenia prostomalnego nie wyklucza tworzenia się w następstwie brzozdy i listewki metastomalnej.

Anormalny zarys prostomy opisanego tu zarodka *L. ocellata*, znaczne oddalenie od siebie obu jej warg, oraz również znaczne rozszerzenie się na boki średnicy wpuklenia w zestawieniu, w dodatku, z dużą ilością nagromadzonego w świetle powtornego *canalis recti* detrytu — nasunąć może przypuszczenie, że cała ta okolica mogła być areną swoistego procesu patolo-

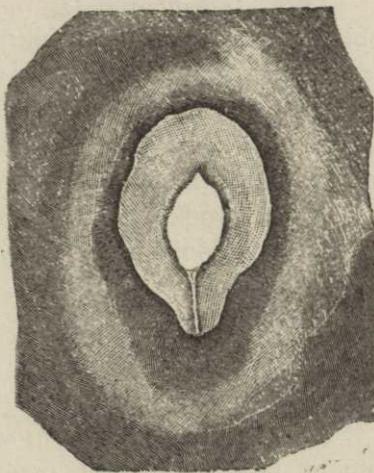
¹⁾ Podkreślenie moje.

gicznego, opisanego przezemnie (16) w zarodkach ptasich typu „blastoderm pierścieniowatych”. W blastodermach takich, istotnie, zachodzi zawsze powstawanie wciąż rozszerzających się od środka otworów, o zarysie najczęściej okrągłym — wokoło uszkodzonych przez jakiś proces patologiczny i zwyrodniałych okolic zarodka. Otóż i w przypadku danym zdawać by się mogło, że zarys okrągły prostomy jest wynikiem podobnego zjawiska o charakterze regulacyjnym, gdzie krawędzie wewnętrzne tkanki nieuszkodzonej, łącząc w swych wolnych brzegach warstwę ektodermiczną z entodermą — właśnie w sposób w krawędziach wpuklenia prostomalnego gadów stale występujący — po zatem rozrastają się swoiste wokoło miejsca zwyrodniałego. Wówczas przypuścić by należało, że w normalnej *ab origine* prostomie naszego zarodka zajść musiał jakiś proces miejscowego uszkodzenia (prawdopodobnie wargi tylnej), a rozrost kolisty *canalis recti* — miałby być zjawiskiem wtórnem, wyrazem możliwej jeszcze regulacji całej tej okolicy...

Że jednak tak nie jest — o tem przekonywa zaś zarówno budowa bocznych brzegów kolistej prostomy, mających zupełnie normalny wygląd i gdzie żadnych śladów jakiegokolwiek uszkodzenia patologicznego stwierdzić nie można, jak też i porównanie naszego przypadku — z zupełnie analogicznym przypadkiem okrągłej prostomy w zarodku *Lacerta muralis*, którego opis podajemy poniżej, a który, odtwarzając stadyum znacznie wcześniejsze rozwoju tej samej anomalii — jest dowodem oczywistym, że zboczenie tego typu już *ab origine* w tej właśnie zarysuje się postaci i nie ma nic wspólnego z regulacyami, zachodzącemi w blastodermach „pierścieniowatych“.

Pozwoliłem sobie zatrzymać się dłużej nad tą sprawą dla tego, że mamy w literaturze jedno spostrzeżenie, dotyczące częściowego zwydrodnienia „pierścieniowatego” w zarodku kurczęcia, które bywa niekiedy cytowane jako przykład „atawistycznej gastruli” u ptaków (?!), a które pozornie zdradza też pewne cechy, przypominające nasze przypadki prostomy okrągłej. Jest to spostrzeżenie Tichomirowa (50). Ponieważ zostało ono ogłoszone w mało rozpowszechnionem a przeto niezbyt dostępnem czasopiśmie rosyjskim — przeto załączam tu na rysunku tekstem kopię rysunku Tichomirowa, jako dokument świadczący o często bardzo w embryologii zdarzającym się, niestety, zjawisku —

przypisywania utworom natury teratologicznej, lub, co gorsza, a co właśnie miało miejsce w danym przypadku, patologicznej — znaczenia „stosunków pierwotnych“, lub „atawistycznych“, rzekomo mających przelewać światło na bardzo zawiłe zagadnienia z zakresu normalnej historyi rozwoju danej grupy zwierzęcej. W preparacie Tichomirowa (zarodek kurczęcia wylegany w termostacie w ciągu przeszło doby „w niezbyt wysokiej“ temperaturze) mamy w przedniej części brzody pierwotnej olbrzymi otwór ziejący — prowadzący z powierzchni blastodermy do jamy podzarodkowej — czyli, zdaniem autora, do „archenteronu“ ... To ostatnie określenie opierało się, oczywiście, na twierdzeniu — jak dziś wiemy — bezpodstawnem — M. Duval'a, który w Jamie podzarodkowej ptaków widział jamę gastrulacyjną. Tichomirow, a za nim i niektórzy inni autorowie — w tym przypadku, jak i w innych analogicznych — upatrywali „zwrotu atawistycznego“ do pierwotnej postaci gastruli u zarodków ptasich... Otóż w świetle moich dawniejszych badań nad zwyrodnieniem „pierścieniowatem“ („zonal“) — geneza przypadku Tichomirowa i podobnych przedstawia się zupełnie inaczej: olbrzymi otwór w przedniej części brzody pierwotnej nie przedstawia żadnej wartości „atawistycznej“, a sam zarodek nie jest bynajmniej „prawdziwą gastrulą“ — lecz otwór ten jest jedynie wynikiem wtórnym procesu patologicznego — zwyrodnienia pewnej ilości tkanki blastodermy, które zajść tu musiało w stadyum bardzo wcześnie, oraz następnego procesu regulacyjnego w obrębie części blastodermy, graniczących z okolicą zwyrodniałą. Tego rodzaju otwory bynajmniej nie zawsze powstają w obrębie brzody pierwotnej, jako w *locus minoris resistentiae*: zjawiać się one mogą w dowolnym miejscu pola prze-



Rysunek blastodermy kurczęcia z otworem w końcu przednim brzody pierwotnej. Podług Tichomirowa. Autor zastrzegł się, że na rysunku tym, wskutek niedopatrzenia, pominięto zawiązek struny grzbietowej.

zroczystego, a nawet pola ciemnego, czego jednym z dowodów jest choćby zarodek kurczęcia przedstawiony na mikrofotogr. 3, Tabl. I pracy niniejszej.

Otoż, powtarzam, pomimo pewnych, czysto pozornych, podobieństw — „gastrulacja okrągła” w opisany tu zarodku *Lacerta ocellata* przedstawia zjawisko najzupełniej odmiennej kategorii, niż rzekoma „gastrulacja pierwotna” w przypadku Tichomirowa. Powstanie takiej niezwykłej prostomy okrągłej, szczerśliwym zbiegiem okoliczności miałem sposobność obserwować też na zarodku *L. muralis* — gdzie sam początek tego zjawiska został właśnie uchwycony *in flagranti*.

* * *

Zarodek *Lacerta muralis* z okrąglem wpukleniem prostomalnym był znaleziony przesemnie w r. 1902 obok trzech innych zarodków, pochodzących od tej samej samicy, u których wszakże, pomimo że w tem samem znajdowały się stadyum rozwojowem — anomalii takiej nie stwierdziłem. Tarczka zarodka anormalnego znajdowała się w środku *areae pellucidae*, długiej na 3.6 mm. i szerokiej na 4.2 mm.; sama tarczka miała 1.2 mm. długości przy 0.95 mm. szerokości. W odległości około 0.18 mm. od krawędzi tylnej tarczki zarodkowej znajdowało się tu wpuklenie prostomy, w postaci ściśle okrągłego wgłębienia, wyraźnie przeświecającego na preparacie *in toto*, o średnicy 0.108 mm. Jak widzimy na mikrofotogr. 78, Tabl. VIII, przedstawiającym okolicę prostomy z preparatu w całości w powiększeniu znaczniejszym — krawędzie wpuklenia są tu, również jak i w przypadku poprzednio opisanym, zupełnie gładkie i ostro się odcinają. Dodać tu należy, że obraz ten jest nieco powikłany przez znaczniejsze nagromadzenia ziaren żółtka, które tu pozostały przy spodniej powierzchni blastodermy. Dzięki temu np. wydawać się może, że od prostomy ku tylnej krawędzi tarczki zarodkowej ciągnie się specjalna smuga jaśniejsza, jest ona jednak tylko miejscem, w którym mniej się utrzymało ziarnistości żółtkowych, niż w okolicach sąsiednich — i nie ma, oczywiście, żadnego znaczenia morfologicznego.

W środku okrągłego wpuklenia prostomalnego widać tu tło

jaśniejsze; wszakże już przy badaniu *in toto* zapomocą powiększenia silniejszego można się było przekonać, że dno to ma strukturę komórkową, a nie przedstawia tylko skupień detrytu, jak w przypadku poprzednim.

Na seryi przekrojów podłużnych, które wszakże przeszły nieco ukośnie względem osi głowowo-ogonowej blastodermy — widzimy, że w tym zarodku jeszcze nie nastąpiła perforacja *canalis recti*. Dno wpuklenia prostomalnego jest, co prawda, głębsze, niż na mikrofotogramie 79, Tabl. VIII, przedstawiającym przekrój środkowy lecz nieco skośny przez okolicę prostomy — nigdzie tu wszakże nie dochodzi do przerwania tego dna. Widzimy więc, że kolisty zarys tej prostomy — odrazu w takiej właśnie zjawia się postaci, i że anormalne oddalenie wargi tylnej od przedniej — jest tu zjawiskiem pierwotnym, nie zaś wynikiem wtórnego rozrastania się odśrodkowego jej krawędzi — jak to ma miejsce stale w potworach „pierścieniowatych“. Widoczny jest tu wszędzie pionowo zarysowany kształt brzegu wargi przedniej i dno wpuklenia nie zachodzi pod ów brzeg, jak to bywa w przypadkach normalnych. Odległość pomiędzy wzniesieniami skrajnimi obu warg na poziomie przekroju z mikrofotogr. 79 wynosi aż 130 μ . Jest oczywistem, że jedyna możliwa droga do utworzenia przy takiej konfiguracji warg — przewodu v. Kupffer'a, polega na zrezorbowaniu dna prostomy, zawartego pomiędzy wzniesieniem wargi tylnej a krawędzią przednią prostomy. Rozpad elementów tego dna, zachodzący *in situ* — prowadzić musi z konieczności do takiej w stadyum późniejszym postaci *canalis recti* i wzajemnego obu uniezależnionych od siebie warg położenia — jakie wskazuje nam nasz mikrofotogram 77, t. j. przekrój przez starszego zarodka *L. ocellata*, u którego ów rozpad dna prostomy już się dokonał. O rozpadzie takim świadczy przecież niezmiernie obfite nagromadzenie skupień detrytu pomiędzy obiema wargami — w preparacie z mikrofotogr. 77.

Tak więc oba opisane tu zarodki z „okrągłą prostomą“ — u *L. muralis* i *L. ocellata* — przedstawiają oczywiście dwa stadya kolejnego rozwoju jednej i tej samej anomalii, czemu dzięki przebieg jej powstawania staje się dla nas zrozumiałym. Nie tłumaczy nam to, naturalnie, przyczyn tworzenia się takiej niezwykłej prostomy, powstającej w drodze pionowo zarysowanego się w powierzchni blastodermy wpuklenia o znacznej

średnicy — zamiast szparowatego wgłębienia poprzecznego, kierującego się wązką szczeliną od tyłu ku przodowi. Jest to proces od normalnego wprost mechanicznie odmienny, połączony z rozpadem znacznej ilości materyalu twórczego, który w rozwoju normalnym zazwyczaj — w tych przynajmniej rozmiarach — zgładzie nie ulega. Że możliwe jest wyregulowanie się takiego olbrzymiego otworu *canalis recti* w stadyach późniejszych — o tem, być może, świadczy przytoczony wyżej zarodek żmii Ballowitz'a, u którego istnienie podobnej właśnie anomalii w stadyach wcześniejszych przypuszczać mamy, zdaje się, prawo. Wbrew temu, co się dzieje z wciąż powiększającymi obwodowo swą średnicę otworami w „blastodermach pierścieniowatych” — tutaj zachodzić się zdaje proces wręcz odwrotny: zwężania się wtórnego takiego otworu prostomy w okresach, gdy pierwotny *canalis rectus* dąży do obliteracji swego światła...

Nie jest wykluczone, że podobnego rodzaju anomalia, polegająca na nadmiernem zwiększeniu okolicy „gastrulacyjnej” mogłaby być przez niektórych embryologów uważana jako zaznaczający się w okolicy teloblastu punkt wyjścia tarsi dwudzielnej (*spina bifida*) — w myśl znanych w tej mierze poglądów O. Hertwiga (51). Wszakże ogólny w tej sprawie prac Rabaud'a (52, 53) i moich (17) wykazał, jak się zdaje w sposób dziś z trudnością chyba zaprzeczyć się dający, że tarń dwudzienna jest tylko jednym z przypadków szczególnych potworności platyneurycznej, swoiste zlokalizowanej, a więc zależy od zupełnie specjalnego typu zboczenia rozwojowego, dość luźnie związanego z anomiami ogniska strunotwórczego zarodków kręgowców.

Podobieństwo pomiędzy procesami towarzyszącymi anomalią „okrągłej prostomy”, a zjawiskami zachodzącymi w „nici osiowej” i „czopie metastomalnym” — polega na występującym we wszystkich tych przypadkach pewnym szczególnym „bezwładzie rozwojowy m” i idącym w śląd za nim zwyrodnieniu i rozpadzie elementów w danym razie morfogenetycznie zbędnych, które znalazły się w obrębie okolicy rozwojowo obojętnej. Do bardziej szczególnego rozpatrzenia znaczenia teoretycznego tego osobliwego a dość, jak widzieliśmy, rozpowszechnionego we wczesnych fazach rozwojowych zjawiska — przejdziemy w części trzeciej pracy niniejszej.

III. Zestawienia. Uwagi ogólne. Wnioski.

„*Czop metastomalny*” u ssaków. Spostrzeżenia zebrane w pracy niniejszej w sprawie rozwoju „nici” i „czopa” u zarodków ptaków i gadów zdają się wykazywać, że aczkolwiek powstawanie tych utworów zachodzi w nieco odmienny sposób w obrębie tych dwu klas owodniowców, przecież mają one wszakże niewątpliwie jednakowe znaczenie morfologiczne, a mianowicie przedstawiają i tu i tam skupienie materyału ektodermicznego pochodzenia, który znalazł się w obrębie mniej lub więcej wydłużonego ogniska mezodermotwórczego (brózdy pierwotnej, brózdy metastomalnej, t. j. wogóle utworów metastomalnych) i na stronie grzbietowej tego ogniska. Wyodrębnienie tego materyału jest zawsze — bez względu na charakter procesu, który do niego prowadzi — skutkiem jego położenia względem warg bocznych brózdy, przyczem materyał ten odgrywa rolę zbiorowiska komórkowego bądź obojętnego dla sprawy proliferacji bocznej mezodermy (gady) — bądź sprawie tej zawiadzającego (ptaki).

Pomimo swoistej budowy jaj ssaków i swoistego też przebiegu pierwszych okresów ich rozwoju — fazy metastomalne, t. j. powstanie smugi i brózdy pierwotnej — *mutatis mutandis* sprowadzone być mogą, jak wiadomo, do schematu ogólnego rozwoju wszystkich owodniowców. Nikt dziś, zdaje się, zaprzeczać nie będzie ich homologii najścisłej z odpowiednimi utwarami zarodkowymi ptaków i gadów. To samo stosować się daje w całej rozciągłości i do sprawy „czopa metastomalnego”, który niekiedy, niezbyt często wszakże, u zarodków ssaków bardzo wyraźną przybiera postać. Mam tu na myśli utwory, znalezione

przez E d. Van Beneden'a w rozwoju nietoperza i *Cariusa*—u królika. Szczególnie znany jest rysunek tego ostatniego autora, wielokrotnie reprodukowany we wszystkich niemal podręcznikach embryologii, a przedstawiający przekrój poprzeczny przez brózdę pierwotną królika z bardzo silnie wyrażonym „czopem”, niejako jakby ściśniętym pomiędzy nader wybitnie zgrubiałymi krawędziami bocznemi brózdy. Między innymi rysunek ten stale przytacza O. Hertwig (13, str. 927, fig. 605 i 42, str. 229, fig. 223). Obraz ten pod wszystkimi względami przypomina stosunki, stwierdzone przez nas w „czopie” zarodków gadów, przy czem ciekawy jest i z tego względu, że widać tu doskonale wprost „*in flagranti*”, jak materiał czopa indywidualizuje się stopniowo i w kierunku od góry ku dołowi, idąc niejako śladem coraz to głębszego zaginiania się bocznych mas ektodermo-mezodermicznych, stanowiących ściany brózdy. Aczkolwiek dolna część tego czopa zlewa się tu w całość jednolitą z nagromadzeniem komórek mezodermu tworzącego się dna tej brózdy—zaznacza się tu wszakże bardzo wybitnie zupełna samodzielność entodermy właściwej (w stanie, narazie, entodermy „żółtkowej”)—która jest tu przedstawiona przez zróżnicowaną warstwę jednoszeregową wydłużonych poziomo, wrzecionowatych na przekroju komórek. Najmniejszego bodaj związku tej warstwy entodermicznej z masą mezodermu dna brózdy spostrzедz tu nie można. Aczkolwiek więc niejednokrotnie wspominano o jaknajściślejszym zjednoczeniu wszystkich trzech warstw zarodkowych w obrębie ogniska „gastrulacyjnego” u ssaków — udział entodermy w tworzeniu się „czopa” wydaje mi się tu być również wykluczony, jak i w zarodkach gadokształtnych (*Sauropsida*). Pogląd ten zresztą został już wypowiedziany przez Keibela, który utwory tej kategorii odnosi na karb wyłącznie mezodermu, wbrew E. Van Benedenowi, upatrującemu w nich homologa z „czopem żółtkowym” płazów. Zwracam na to uwagę ze względu na to, że nawet w najnowszem wydaniu podręcznika O. Hertwig'a (42, str. 229) wciąż jeszcze o utworze tym jest mowa, jako o „sogar eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung”...

Zaznaczyć tu muszę fakt dość ciekawy, że tworzenie się „czopa” u *Mammalia* odbywa się drogą tego samego przebiegu morfogenetycznego co u gadów,

a więc odmiennie niż u ptaków: mamy tu również, jak w zarodkach *Reptilia* — pozostawanie się *in situ* materyału nie wciągniętego w obręb ścian brózdy metastomalnej, nie zaś, jak u ptaków — eliminację bezpośrednią z powierzchni zarodka materyału, przeszkadzającego mechanicznie brózdy tej powstawaniu. Nie wdając się tu, oczywiście, w żadne rozważania w kierunku „filogenetycznym”, nadmienię, że nawet i ten, choć względnie drobny szczegół morfogenezy ssaków przemawia, wraz z wieloma innymi, za większem jej zbliżeniem do typu rozwojowego gadów niż ptaków.

Do kategorii utworów, opisanych tu przez nas u *Sauropsida* — zbliżają się też niewątpliwie utwory dawniej już przez h. r. Spee zauważone w okolicy *canalis neuro-entericus* u morświniki i królika (54). Anormalny tych utworów wygląd i rozpad, połączony z nagromadzaniem się detrytu, świadczyć się zdaje, że i tu mamy do czynienia z pewną swoistą modyfikacją „czopa“.

Nie rozporządzając własnym materyałem obserwacyjnym w danym zakresie co do embryogenii ssaków — nie mogę nic więcej po nadto powiedzieć. Zwróciłbym wszakże uwagę na tego rodzaju „zbieżności“, które wartoby było zbadać dokładniej. Nie wątpię, że wobec ponownego zainteresowania się sprawą faz wczesnych rozwoju ssaków, jakie daje się stwierdzić w literaturze bieżącej (choćby np. w sprawie tak ciekawego utworu jak „Chordakanal“ i t. p.) — sprawa omawianych przez nas utworów doczeka się i w tej klasie kręgowców opracowania dokładniejszego

* * *

Dwa typy „czopa“: ptasi i gadzi. W toku pracy niniejszej ustaliliśmy trzy morfogenetycznie dość wzajem od siebie odmienne sposoby powstawania utworów, stanowiących razem wspólną jednak kategorię — „czopa metastomalnego“ pojętego w znaczeniu szerszym, a rozpadającą się na 2 typy: ptasi i gadzi. Jeden z tych sposobów występuje w elementach wprost odrzucających z powierzchni brózdy pierwotnej — jednocześnie z samem tej brózdy formowaniem się, przyczem elementy te nigdy wgłęb brózdy wciągane nie bywają: jest to właściwa „nić osiowa“ *sensu strictiori* zarodków ptasich. Tam i sama brózda pierwotna znacznie odbiega od typu, — który za bardziej pierwotny należałoby

uważać — brózdy metastomalne, w zasadzie tworzącej się w drodze podwójnego wgłębienia o równoległych do siebie krawędziach. Brózda ptaków, powstając od razu w postaci pojedynczego wgłębienia podłużnego — w niektórych tylko, i to na ogół dość rzadkich przypadkach, odrzuca ze swej powierzchni drogą typowej eliminacji — część zbywających na tej powierzchni komórek. Wyłącznie ektodermiczne pochodzenie i znaczenie elementów takiej właściwej „nici osiowej“ — żadnej tedy ulegać nie może wątpliwości. Wyrodnienia one *in situ*, a ich wyodrębienie ułatwia samo powstanie wgłębienia brózdotwórczego.

Odmienne przedstawia się sprawa właściwego „czopa metastomu“: zdarza się on i u ptaków (np. w przypadkach podobnych do opisanego przez Schauinsland'a — u *Sula cyanops*, por. wyżej, str. 34—35), aczkolwiek specjalnie w rozwoju gadów występuje on w swej najbardziej typowej postaci. Ten typ „czopa“ u ptaków w taki powstaje sposób, że część elementów dna brózdy, bardzo głęboko sięgającej w kierunku pionowym i wnet rozszerzającej się na prawo i na lewo — nie wchodzi w obręb mas mezodermicznych bocznych, a więc tkwi z dna brózdy ku górze. Ma on wówczas wygląd zupełnie mezodermiczny i po bokach styka się z niewątpliwie mezodermicznym materyałem. Zbyteczne jest dodawać, że i takiego czopa właściwie ektodermiczne pochodzenie pośrednie rzuca się wprost w oczy i bliższych nie potrzebuje wyjaśnień.

Trzecią wreszcie kategorię — a drugi typ specjalny — stanowi „czop“ zarodków gadów, a swoista tego właśnie utworu odrębność zależy od zgoła odmiennego u gadów niż u ptaków mechanizmu morfogenetycznego tworzenia się samej brózdy metastomalnej. Gdy bowiem w zarodkach płasich występuje stale i zawsze od razu pojedyncze wgłębienie podłużne brózdy pierwotnej, co najwyżej (jak w przypadkach typu *Sula*) w obrębie swego dna rozszerzające się silnie — u gadów brózda metastomy tworzy się z dwu symetrycznych połówek, dwu wgłębień równoległych, powoli zbliżających się ku sobie i ku linii środkowej zarodka. Materyał, z którego „czop metastomalny“ ma się utworzyć — zawarty jest pomiędzy temi wgłębieniami podłużnymi w wardze tylnej prostomy, a przez czas bardzo długi góra tego materyała powierzchnia stanowi przedłużenie bezpośrednie poziomu grzbietowego całej blastoder-

my. Stopniowe zbliżanie się ku środkowi dwu bocznych połówek brzdy metastomalnej wchłania powoli do obrębu tej brzdy boczne okolice owego materyalu, przyczem wszakże utkanie zasadnicze jego części środkowej nie ulega tu — narazie przynajmniej — zmianom widocznieszym. Ektodermiczna przyroda powstającego tą drogą „czopa“ pozostaje niezaprzeczona aż do ostatnich niemal momentów jego istnienia, czego dowodem są np. obrazy, widoczne na naszych mikrofotogramach: 18, Tabl. III, 32, 33 i 37 Tabl. IV, oraz 49 i 50 Tabl. V.

W toku dalszych okresów rozwoju zwyrównienie elementów „nici osiowej“ i „czopa“ — od różnych zawisło warunków. Nić osiowa ptaków już od chwili swego powstania traci związek z nietkniętymi przez jej „eliminację“ okolicami brzdy pierwotnej i wprędce bardzo staje się areną procesów rozpadowych, zmieniających bardzo głęboko i aż do niepoznania — jej utkanie pierwotne. Oczywiście — mam tu na myśli jedynie „nic osiową“ *sensu stricto*, t. j. właściwą „Axenfaden“ Dursyego, w rodzaju utworu, przedstawionego na naszych mikrofotogramach 1 i 2 Tabl. I, albowiem takie modyfikacje tej nici, jakie mamy na mikrofotogr. 3 — 10, lub 11 — 12, — stanowią jej powikłania nie-typowe, aczkolwiek dla zrozumienia samego procesu zasadniczego bardzo cenne. Jak stwierdziliśmy wyżej (str. 18 — 19) taka właściwa „nic“ wnet po swojem utworzeniu się rozpada się na skupienia o charakterze detrytu Inaczej zgoła przedstawia się sprawa, zarówno powstawania jak i losów dalszych, „czopa“ lub listewki, mogących się zjawiać u ptaków — np. u *Sula*. Ten ma źródło w materyale ekto-mezodermicznej przyrody i może nawet w takiej samej postaci zjawić się niekiedy i u zarodków gadów (np. w naszym zarodku *Lacerta ocellata* z mikrofotogr. 42 i 44, Tabl. V). Oczywiście, trudno jest wobec tego zgodzić się bez dość daleko idących zastrzeżeń, że zdaniem Schauinslanda (p. wyżej, str. 34), który twierdził, że utwór taki jest „wahrscheinlich gleichbedeutend“ z „nicią“ Dursyego. Nic typu *Sula* stanowi kategorię odmienną od „Axenfaden“ a zbliża się bardziej do „Metastomleiste“ Ballowitz'a, aczkolwiek znów odmiennemu niż ta ostatnia procesowi zawiącza swoje powstanie. Albowiem pamiętać należy i o tem, że właściwa „listewka metastomu“, choćby w takiej postaci, jaką widzimy na naszym mikrofotogr. 44 u *L. ocellata* — jest jedynie stadyum końcowem

rozwoju, a raczej zanikania stopniowego, właściwego „czopa“. Ten ostatni, również jak i typowa „listewka“ — powstaje w obrębie brózdy metastomalnej prawdziwej, t. j. podwójnej.

W ten sposób mamy: a) u ptaków — „nić osiowa“ właściwa o typie opisanym przez Dursy'ego i Duval'a, b) również u ptaków — listewkę ekto-mezodermiczną w dniu brózdy — typu opisanego przez Schauinsland'a u *Sula*, i wreszcie c) u gadów — właściwy czop metastomalny i listewkę metastomalną, przyczem ta ostatnia jest czopa bądź postacią *ab origine* swoistą, bądź (znacznie częściej) rozwoju tegoż czopa stadyum ostatecznym.

U gadów właściwa „nić osiowa“ nie występuje oczywiście nigdy, bo takie utwory powstawać mogą jedynie w brózdkie pierwotnej pojedyńczej. Również w pojedyńczej brózdkie ptasich zarodków występująca listewka typu *Sula*¹⁾ winna być raczej rozważana jako utwór wprost konwencjonalnie zbliżony do właściwego czopa metastomy.

Aczkolwiek, jak wiadomo, brózda pierwotna zarodków ssaków powstaje w drodze procesu zbliżonego do tworzenia się takiejże brózdy u ptaków, a nie brózdy metastomalnej gadów — niemniej przeto „czop“ ssaków (np. w rodzaju utworu przedstawionego przez Cariusa) raczej homologizowany by być winien z prawdziwą listewką metastomalną. Zauważ tutaj, że zarówno u ptaków, jak i ssaków — listewka taka bynajmniej nie przedstawia utworu stałego, a raczej dość rzadko bywa spotykana. Jest to, oczywiście, wynik swoistych warunków morfogenetycznych,

¹⁾ Mówię tu o „typie *Sula*“ ze względu na to, że praca Schauinsland'a należy do powszechnie znanych. Spostrzeżenie wszakże tego autora nie jest pierwsze, ni też jedyne. Nasonow opisał w r. 1894 w rozwoju strusia (55) — w końcu tylnym brózdy pierwotnej: . . . dno brózdy (Entoderm-prop autorów) przechodzące z przodu w entodermę gastralną, z boków zaś w płytę jelitowo-włóknistą mezodermy“ (str. 36). Na rysunkach Nasonowa (Tabl. III, fig. 22 i 23) dno brózdy pierwotnej wystaje bardzo znacznie do góry, na drugim z nich nawet dochodząc poziomu krawędzi warg bocznych brózdy, ma więc tu ono bardzo wybitny charakter „czopa“ gadów, a nawet przypomina w zupełności „pole środkowe“ („Mittelfeld“) Will'a. Bliższa analiza bardzo dokładnie wykonanych rysunków Nasonowa przekonywa nas o conajmniej ściśle mezodermicznej przyrodzie swoiste tu rozwiniętego dna brózdy.

zachodzących w brózidle pierwotnej powstającej od razu w postaci pojedyńczego wgłębienia podłużnego.

* * *

Ektodermiczne pochodzenie nici osiowej i czopa metastomu było w ciągu pracy niniejszej tyłokrotnie już podkreślane, że nie mam potrzeby do sprawy tej raz jeszcze wracać, wytlumaczyć się natomiast winieniem z mojego stanowiska w tem całem zagadnieniu, tak ściśle związanem ze sprawą gastrulacji u kregowców wyższych i znaczenia ich listków zarodkowych.

Poglądy moje na znaczenie utworów „gastrulacyjnych“ u *Amniota* wypowiedziałem niedawno w pracy p. t. „Teorya mezostomy“ (43). Stając na stanowisku bezpośrednio dających się stwierdzić faktów — wyraziłem tam przekonanie, może dość skrajne, że właściwej „gastrulacji“ u owodniowców nie ma wcale i że utwory rzekomo gastrulacyjne jedynie mezodermotwórczą rolę mają tu do spełnienia, ześrodkowując się wyłącznie w obrębieogniska o ektodermicznym charakterze. W niedawnej a nader ciekawej pracy C. R a b l'a (56), znajdujemy ustęp taki: „Das Urmundgebiet oder die Primitivplatte ist also keineswegs als Ektoderm aufzufassen, und es ist daher durchaus verfehlt, zu sagen, die Chorda, das embryonale Entoderm oder das Entoderm des Urdarmsäckchens und das Mesoderm seien ektodermale Bildungen. Das wäre gerade so verfehlt, wie wenn man das ganze Blastoderm eines Amphioxus oder einer *Cynthia* als Ektoderm bezeichnete“ (str. 339). Otóż, mojem zdaniem, zapominać nie należy o obecności w zarodkach *Amniota* — entodermy żółtkowej, cz. „paradermy“, zupełnie już wyodrębnionej w okresach, w których zmobilizowane zostają procesy morfogenetyczne w obrębie R a b l' o w s k i e g o „Urmundgebiet“. Obecność tej warstwy entodermicznej tak zmienia całą postać rzeczy, że o porównaniu blastuli *Amniota* z blastulą lancetnika lub *Cynthia* — mowy już być nie może. Pamiętać tu należy i o doniosłej roli twórczej tej entodermy „żółtkowej“, którą uznać za homologa zupełnego entodermy inwaginacyjnej *Anamnia* mamy zupełnie prawo! Nie uważam też ektodermy „pierwotnej“ za wyłącznie źródło mezodermy, pamiętając, że elementy o mezodermicznem

znaczeniu — również i z parablastu i z entodermy w obrębie t. zw. Bonnetowskiej „Ergänzungsplatte“¹⁾ — acz w ilości nieznacznej — oddzielać się przecież mogą. Pozatem — mamy zupełnie możliwość, a nawet wprost przez obserwację bezstronną ogólną dostępnych w danym zakresie faktów wprost zmuszeni jesteśmy — uważać ektodermę tarczki zarodkowej za źródło wyłączne procesów zarodkotwórczych, rozgrywających się przy tworzeniu się prostomy, brzody pierwotnej, struny grzbietowej i mezodermy osiowej. Utwory o charakterze „nici osiowej“ i „czopa metastomu“, pomimo wszelkie rozważania o „dwu fazach gastrulacji“ — z owej ektodermy tarczki też biorą swój początek — drogami, wskazanymi przez nas w toku niniejszej pracy. Nie pomogą tu też i Heiderowskie rozróżniania pomiędzy „randständige“ i „flächenständige“ *discogastrula*: nie uratuje to przestarzałej koncepcji gastruli w zastosowaniu do kręgowców wyższych. Jeżeli nawet i zgodzimy się na dawniej już zaproponowany przez Rabla (57) termin „Epigastrula“ dla tarczkowej gastruli owodniowców — to do ektodermy jedynie wszelkie „gastrulacyjne“ procesy sprowadzić tu będziemy musieli — o ile zechcemy raz na zawsze wyzwolić się z pod wpływem teorii Will'a o płytce pierwotnej, teorii, jakaśmy to tylokratnie widzieli, prowadzącej do znacznego zamieszania w podstawowych pojęciach embryologicznych.

Rabl (56, str. 330) zgadza się na zhomologizowanie, zaproponowane przez Will'a — tylnej części płytki pierwotnej z „czopem żółtkowym“ płazów. Dodaje wszakże że: „Unrichtig ist aber meines Erachtens die Auffassung des sog. Dotterpfropfes der Reptilien als Entodermpfropfes“... Twierdzi też, „dass der sog. Dotterpfropf der Amnioten unmöglich Entoderm sein kann, sondern Mesoderm ist.“ (tamże). Ostatecznie, takie postawienie sprawy z gruntu obala cały gmach Will'owskich rozważań, spór bowiem o to, czy wpuklona okolica materyału ektodermicznego, ew. okolica położona pomiędzy dwiema połowami brzody metastomalnej — traci przez to swój charakter pierwotnie ektodermiczny a nabiera *ipso facto* cech warstwy mezodermicznej — miałby już znacznie jedynie formalne.

Obficie proliferująca ku dołowi masa ektodermy w obrębie

¹⁾ Sprawie owej „płytki uzupełniającej“ Bonnet'a mam zamiar w czasie niedługim poświęcić studium specjalne.

ogniska mezostomalnego ma, istotnie, charakter *ektommezodermu* (raczej właściwie — ektomezenchymu) i w ten sposób oznaczam ją zawsze, w tej pracy i w poprzednich. Jednak właśnie w obrębie czopa metastomu gadów, i to szczególnie w bardziej wczesnych stadyach swego rozwoju — ściśle ektodermiczny charakter górnych przynajmniej warstw „czopa” żadnej nie ulega wątpliwości. Możnaby tu sparafrasować zacytowane przez Rabla (56, str. 328) zdanie Wenckebacha: „Es ist... nicht der Raum, sondern die Wand, die eine Höhle charakterisiert”. Umieszczenie w teloblastycznej okolicy zarodka, a także podobna do zachodzącej w czopie Rusconi'ego płazów konfiguracja czopa metastomalnego gadów — nie dowodzą najmniej jego homologii z czopem „żółtkowym”, tam bowiem materiał owego czopa jest wyłącznie entodermiczny — tu zaś ma pochodzenie niewątpliwie i wyłącznie ektodermiczne.

Czyż ta ektodermiczna przyroda górnej części „czopa” może być choćby przez chwilę zakwestionowana na obrazach takich, jak np. nasze mikrofotogr. 37, 49, 50? A jeżeli bardziej „mezodermiczny” (jak chce Rabla) wygląd ma ten utwór na mikrofotogramach: 41, 59, lub wreszcie 71 — to w tych razach mamy do czynienia już nie z czopem w jego względzie wczesnych i najbardziej charakterystycznych momentach rozwoju — a raczej z mocno już zmienionymi listewkami metastomy. W tych ostatnich budowa pierwotna czopa ulega dość znacznym przekształceniom wtórnym. Przekształcenia te prowadzą do tego, że elementy czopa tracą — w swej warstwie zewnętrznej — typowe dla nabłonka powierzchni tarczki zarodkowej palisadowate ułożenie komórek, osi ich układają się w najrozmaitszych kierunkach, zarys granicy zewnętrznej mniej prawidłowy się staje... Przyczynę takiego przeobrażenia wtórnego elementów czopa należy, mojem zdaniem, przypisać bądź przemieszczeniom natury mechanicznej, spowodowanym przez działanie rozciągające na boki (w żadnym razie nie „ucisk” — p. niżej) warg metastomy — bądź też równolegle z działaniem takiem odbywającym się zwyrodnieniu składników czopa, jako masy rozwojowo obojętnej.

Pozwoliłem tu sobie zatrzymać się nieco dłużej nad tą sprawą, aczkolwiek preparaty, na których się tu opieram, mówią same za siebie — lecz wobec tak znacznego pojęć tych w literaturze zagmatwania nie wydaje mi się zupełnie zbędнем zaakcen-

towanie raz jeszcze konieczności rewizyi poglądów na istotną przyrodę „czopa żółtkowego” u owodniowców, rewizyi, prowadzącej, mojem zdaniem, do zaprzeczenia jednorodności tego utworu u wszystkich kręgowców. Wszak wielu embryologom, pozostającym pod wpływem teoryi gastrulacji u *Amniota*, pojętej w sensie teoryi „pływki pierwotnej” Will'a lub teorii pokrewnych — nawet listewka w bródzie pierwotnej (jak u *Sula*), nawet „nić osiowa” Dursyego — dziś jeszcze wydają się utworami o entodermicznym charakterze, boć z „pływki pierwotnej” początek swój biorą!... Stanowczo wobec tego raz jeszcze podkreślić muszę, że owe trzy kategorie opisanych tu przezemnie odmian „czopa metastomy” u *Sauropsida* — nic nie mają wspólnego z „czopem Rusconi'ego” płazów — prócz pewnej analogii położenia względem ogniska strunotwórczego. Rozważając znaczenie tych utworów — zapomnijmy raz wreszcie o ich czysto zewnętrznem podobieństwie do „czopa” płazów, zapomnijmy o słynnym, wszędzie reprodukowanym (np. 42, str. 203, fig. 168) rysunku O. Hertwig'a, przedstawiającym przekrój poprzeczny zarodka traszki, z „czopem” entodermicznym sterczącym ku górze w kierunku warg proust: wszak zachodzi tu jedynie zjawisko czysto zbiernościowe, konwergencyjne podobieństwa z czopem metastomalnym *Amniota*, powstającym ze zgoła innego materyalu i drogą zupełnie odmiennych procesów morfogenetycznych!

* * *

Znaczenie „filogenetyczne” czopa metastomy. Rozważania o charakterze filogenetycznym utworów zarodkowych zaczynają obecnie zjawiać się coraz to rzadziej w literaturze embryologicznej: pod tym względem przeżyliśmy zbyt wiele dociekań jałowych, aby w ciągu dalszym, wzorem kilku ubiegłych dziesięcioleci — w najdrobniejszym szczególe rozwojowym upatrywać wpływów filogenezy. O ile chodzi o „czop żółtkowy” — rozważania tego rodzaju nasuwają się wszakże same przez siebie, dzięki obfitej literaturze, dążącej do ujednóstnienia schematu procesu gastrulacyjnego w obrębie całego typu kręgowców i dzięki związkowi bezpośredniemu, jaki zachodzi pomiędzy samym „czopem”, a przebiegiem gastrulacji u *Anamnia*. Wszak z jednej strony jest

to utwór bardzo charakterystyczny dla zarodków wielu bezowodniowców, z drugiej — w analogicznej (mojem zdaniem) postaci zjawianie się jego u owodniowców — wprost zmusza nas (o ile weźmiemy pod uwagę wpływ tak długo trwających kierunków badań tego właśnie typu) — do podejmowania prób ustanawiania schematów, mających ilustrować przejścia stopniowe od „czopa Rusconi'ego“ do „czopa metastomalnego“ w związku z... przejściami kolejnymi samego typu i mechanizmu gastrulacji. Z tego, między innymi, względu — bliżej całą tą sprawą się zająłem.

Entodermiczna przyroda „czopa Rusconi'ego“ u *Anamnia* i wyłącznie ektodermiczna (jak mi się zdaje — dowiedziona w ciągu tej pracy) budowa „czopa metastomalnego“ u *Amniota* — mogłyby być poniekąd wyłomaczną w drodze rozważań „filogenetycznych“ przez ciekawą teorię Szymkiewicza o t. zw. przez niego „methorisis“ (58, 59). Treścią tej teorii jest pogląd, że jeżeli jakiś narząd powstaje kosztem dwu związków odmiennego pochodzenia, sąsiadujących ze sobą — to granica oddzielająca od siebie te związki może przesunąć się w ten sposób, że jeden z owych związków całkowicie weźmie na siebie utworzenie danego narządu. Otóż, o ile będziemy się upierać przy wyprowadzaniu gastruli owodniowców z takich form gastrulacji u *Anamnia*, w których zjawia się „czop żółtkowy“ niewątpliwie entodermicznego pochodzenia, to — wobec „straty żółtka“ w warstwach górnych „discogastruli“ — możnaby przez „methorisis“ starać się wyjaśniać przenoszenie się powolne podłoża twórczego czopa — z entodermy na ektodermę, aż do zupełnego przejęcia przez tę ostatnią sprawy budowania tego prowizorycznego utworu zarodkowego...

Zdaje mi się wszakże, że podobne drogi rozważań nie wiele nam całą tę sprawę wyświetlić mogą, prowadząc nas jedynie na bezdroża coraz to liczniejszych i nagromadzających się jedna na drugiej — hipotez pomocniczych. Ani „methorisis“ Szymkiewicza, ani „substytucja“ Kleinengerg'a nie tłumaczą nam bynajmniej przechowywania się, pomimo zmiennych a zawiłych „kolei filogenezy“ — utworu o dorywczoembryonalnym znaczeniu. To też najślusznieszym byłoby, mojem zdaniem, — po-przestać na podkreśleniu konwergencyjnego podobieństwa „czopa żółtkowego“ do „czopa metastomy“, pozostawiając zupełnie

nie na uboczu wszelkie przypuszczalne związki filogenetyczne, jakie mogłyby pomiędzy utworami tymi zachodzić. Ogół bowiem przytoczonych tu faktów co do powstania i budowy czopa metastomalnego raczej za tem przemawia, że jestto utwór zupełnie *sui generis*, nie tylko nie homologiczny z czopem Rusconiego kręgowców niższych, lecz zjawiający się u *Amniota* jakby na nowo, jako swoisty wynik zupełnie specjalnie u nich przebiegających procesów morfogenetycznych w ognisku mezodermotwórczem...

* * *

Mechanizm tworzenia się czopa metastomy. W części pierwszej tej pracy podaliśmy już obszerniejsze roztrząsania na temat „nici osiowej” ptaków, oraz modyfikacji tego utworu, występujących w postaci „pączków” ektodermy, mogących niekiedy przybierać rozmiary olbrzymich skupień ektodermicznych. Mechanizm powstawania „nici” jest, jakaśmy to wykazali, jaknajściślej taki sam, jak ten, który dawniej już był przez nas opisany w anormalnych, usiłujących regulować się wtórnie, płytach nerwowych potworów platyneurycznych. Tutaj zajmiemy się sprawą mechanizmu powstawania właściwego czopa metastomy typu gadziego. Utwór ten w zasadzie uważany być winien za homolog nici osiowej — odmienną wszakże powstaje drogą, którą porównywać możeby raczej należało z typem drugim nici osiowej — typem *Sula*. Powstaje on — jako wynik tworzenia się brózdy metastomalnej, t. j. brózdy, zakreślonej przez dwie, z początku dość znacznie od siebie oddalone krawędzie, z których każda powstaje jako do pewnego stopnia samodzielne wgłębienie brózdotwórcze, a właściwie — jak o tem będzie poniżej mowa — jako połowa brózdy pierwotnej typu *Aves-Mammalia*. Zależność brózdy metastomalnej od pierwotnego, poprzecznego wpuklenia prostomy — może się przedstawić dość rozmaicie, jak o tem przekonaliśmy się w części drugiej tej pracy. Typem zasadniczym stosunków między prostomą i metastomą jest nie-wątpliwie typ przekształcania się prostomy, opisany przez Mitsuukiiego u żółwia, wszakże, jak o tem świadczą nasze spostrzeżenia nad swoistemi wahaniami indywidualnemi u zarodków *Lacerta ocellata* (por. str. 91—104) — możliwy jest i typ inny, zgoła odmienny, polegający na tworzeniu się brózdy metastomal-

nej jako utworu autonomicznego, powstającego zupełnie niezależnie od pierwotnych bocznych krawędzi zewnętrznych wpuklenia samej prostomy. W przypadku pierwszym, typowym, proces tworzenia się metastomu i czopa odbywa się w sposób, ilustrowany przez nasze mikrofotogramy: 36, 38 i 40, Tabl. IV: krawędzie wpuklenia prostomalnego zginają się ku tyłowi, poczem powoli zbliżając się wzajem do siebie w linii środkowej zarodka — tworzą brzędę metastomalną, coraz to węższą. Materyał, zawarty pomiędzy dwiema tej brzedy symetrycznymi połowami, przekształca się stopniowo w „czop”, a wreszcie w listewkę metastomalną. Mechanizm powstawania każdej z symetrycznych połówek brzedy metastomalnej polega na tem, że, zaczynając od każdej z krawędzi zewnętrznych wpuklenia prostomalnego, rozpoczyna się jednostronne sfałdowanie materyalu ektomezodermicznego: proces ten ma za swój punkt wyjścia i podścielisko zasadnicze — ektodermę, od której strony brzusznej i ku obwodowi — zaczyna się oddzielać jednocześnie obfitą materyał mezodermiczny. Zarówno sfałdowanie, t. j. tworzenie się wgłębenia w płaskiej dotychczas powierzchni blastodermy, jak i oddzielanie wciąż nowych mas tworzącej się mezodermy — odbywa się wyłącznie w kierunku odśrodkowym, t. j. kieruje się ku obwodowi tarczki zarodkowej w ten sposób, że prawa połowa brzedy metastomalnej zagina się ku dołowi i na prawo, lewa zaś — ku dołowi i na lewo. Każde z tych sfałdowań czynnych jest asymetryczne — względem elementów zawartych pomiędzy dwiema gałęziami brzedy metastomalnej, t. j. elementów, stanowiących w następstwie właściwy „czop” metastomy. Elementy te zachowują się biernie względem coraz bardziej zagarniających tkankę blastodermy od góry sfałdowań, i w miarę rozszerzania się dwustronnego procesu brzdotwórczego od przodu tworzącej się metastomy ku tyłowi — zostają stopniowo wciągane ze stron obu w obręb materyalu, wchodzącego w skład obu krawędzi brzedy metastomalnej. W ten jedynie sposób wytłومaczyć można zjawisko stopniowego zbliżania się ku linii środkowej obu połówek brzedy metastomy, połączone, oczywiście, z coraz to znaczniejszym zwężaniem się samego czopa metastomalnego. Owo zwężanie się tego ostatniego prowadzi wreszcie do powstania „listewki” metastomalnej,

niezmiernie wązkiej — w porównaniu z pierwotną szerokością „czopa“ w stadyach wczesnych jego tworzenia się.

Gdy materiał „czopa“ był *ab origine* dość znaczny — wówczas, pomimo znacznej jego redukcji w toku zbliżania się do śródnowego krawędzi wewnętrznych metastomii — „listewka“ metastomalna pozostaje dość długo, ulegając w następstwie rozpadowi *in situ*, co, jak się zdaje, zachodzi zaczyna wówczas, gdy proces brzodo-mezodermotwórczy doszedł już swego maximum i staje się stacyonarnym. Gdy jednak brzódza metastomalna od razu, w pierwszych fazach swego tworzenia się, powstaje w postaci bardziej zwężonej — wówczas niemal cały śródnowy materiał ekto-mezodermiczny zostaje rozdzielony pomiędzy ściany wewnętrzne sfałdowań metastomalnych i elementy właściwego czopa są reprezentowane bardzo słabo, bądź nawet brak ich zupełnie. Taki właśnie przypadek zachodzi w zarodku *Lacerta ocellata*, przedstawionym na mikrofotogramie 42, Tabl. V. Wówczas co najwyżej może powstać nikły czop, podobny do „nici“ zarodków ptasich „typu *Sula*“ (por. mikrofotogr. 44, Tabl. V). Zresztą, wobec dość znacznych wahani indywidualnych w głębokości brzody metastomalnej u *Reptilia* — nie jest wykluczone, że „podobne pochłonięcie czopa przez brzdę“ zdarzyć się może nawet i w przypadkach, gdy w stadyach wczesnych swego rozwoju czop przedstawał się dość okazały — wszakże w następstwie uledz może zagarnięciu niemal doszczętnemu przez nadmiernie silnie ze stron obu wciągającego do swego składu krawędzie boczne brzody...

Zdarzać się też może i odwrotnie: nadmiernie słaby rozwój elementów samego czopa, już od samego początku wyrażony bądź w przedniej, bądź w tylnej okolicy przyszłej brzody metastomalnej — powoduje częściowy brak czopa, który też może występować bądź z przodu, bądź z tyłu tej brzody. Na naszym mikrofotogramie 45 (Tabl. V) widzimy — w zarodku *L. ocellata* — brak zupełny czopa w okolicy przedniej brzody, a dopiero w jej części tylnej występuje on dość wyraźnie. Jest to wszakże dla *L. ocellata* wyjątek, pewna postać swoista wahania indywidualnego. Trudno też jest zgodzić się z O. Hertwigiem, który twierdzi, że: „In ihrem vordersten Teil enthält die Rinne bei der Eidechse keinen Dotterpfropf“ (13, str. 845). Z drugiej strony u Ballowitz'a (40) widzimy, że w zarodkach *Pelias*

berus czop bywa wyrażony silniej w swej części główowej, niż w tylnej.

Tam, gdzie brózda metastomalna jest w zasadzie bardzo krótka (np. u *Lacerta muralis*)—czop też ma długość nader nieznaczną i przybiera wygląd utworu „guziczkowatego“. Niemniej przeto mechanizm jego powstawania jest tu ten sam co u żółwi, u *L. ocellata* (w przypadkach typowych) i u *Ophidia*. Wszakże też czop bardzo znacznych rozmiarów zjawiać się może i u form, posiadających słabo rozwiniętą wargę tylną prostomy—np. u *Chalcides lineatus*—co należy, jak sądzę, przypisać pewnej wtórnej „mobilizacji proliferacyjnej“ w obrębie okolicy zaprostomalnej, zachodzącej tuż przed okresem tworzenia się brózdy metastomy.

Jak widzieliśmy wyżej—metastoma może powstawać (przynajmniej u *Lacerta ocellata*) i zupełnie niezależnie od krawędzi bocznych wpuklenia prostomalnego—drogą tworzenia się samej zasadniczej brózdy metastomalnej (mikrofot. 48, Tabl. VI i 51, Tabl. VI). Wszakże typ zasadniczy takiej brózdy pozostaje ten sam, t. j. składa się ona z dwu połówek symetrycznych, oddzielonych od siebie masą obojętną „czopa“. Zazwyczaj w takich razach samo wgłębienie brózdotwórcze nie bywa zbyt głębokie, natomiast czop znaczniejszych dochodzi tu rozmiarów. W dodatku czop taki występuje bardzo wyraźnie już w stadyach, w których normalnie jeszcze nie powinno być żadnych jego śladów, bo nawet przed utworzeniem się *canalis recti*...

Zarodek *Lacerta ocellata*, przedstawiony *in toto* na naszym mikrofotogramie 52, a na przekrojach na mikrofotogr. 53—56, Tabl. VI—stanowi takich wahań indywidualnych postać krańcową, w której występuje nawet odmienny mechanizm zasadniczy tworzenia się czopa i brózdy metastomalonej. Pomijając bowiem już fakt powstawania tu brózdy niezależnie od krawędzi bocznych prostomy—zwrócić winniśmy uwagę na nadmierne wybujanie masy czopa, przy jednoczesnym nader płaskim zarysie ledwie zaznaczonych krawędzi wgłębienia brózdotwórczego. Jeżeli zestawiemy ten fakt z dość wcześnie naogół stadyum rozwojowem całego tego zarodka (pomijając ustalenie się w nim *canalis recti*), i porównamy spostrzegane tutaj obrazy ze stosunkami, widocznymi *in toto* w zarodku z mikrofotogr. 48, Tabl. V i dającemi się stwierdzić na

jego przekrojach (mikrofotogr. 49 i 50) — dojdziemy do dość ciekawych wniosków co do genezy takich nadmiernie rozrośniętych „czopów”, zjawiających się na dnie (a raczej na słabo wgłębiowej powierzchni) płaskich brózdr metastomalnych.

Podobnie olbrzymich stosunkowo rozmiarów czop metastomalny nie może być wynikiem przedstawionego przez nas wyżej mechanizmu głębokich sfałdowań gałęzi bocznych brzdy metastomy — sfałdowania te bowiem są tu jeszcze nader nikłe i ich zagęszczenia w powierzchni blastodermy nie byłyby wprost w stanie wyodrębnić w okolicy środkowej tak znacznej ilości tkanki obojętnej, leżącej na pograniczu pomiędzy dwiema wargami metastomy. Zresztą i mała bardzo ilość wyprodukowanej tu od strony brzusznej mezodermy świadczy również o słabym bardzo, rozpoczynającym się dopiero, procesie brzdotwórczym... Jeden więc tu tylko pozostaje wniosek: oto w przypadkach podobnych „czop metastomalny” powstaje w drodze procesu zupełnie swoistego, ekwifinalnego z procesem zwykłym, lecz bynajmniej z nim nie homologicznego. Proces ten, zbliżony do przebiegu tworzenia się „nici osiowej” zarodków ptasich, polegać musi na wyeliminowaniu w linii środkowej okolicy zaprostomalnej zarodka — znacznej masy *przedwcześnie i nadmiernie nagromadzonego* tu materiału ektomesodermicznego. Eliminacja taka przypomina, oczywiście, analogiczny proces w płytach nerwowych potworów platyneurycznych, w „nici osiowej” ptaków, oraz opisaną przez nas (str. 118) eliminację elementów w tórnego czopa metastomalnego u *Platydactylus mauritanicus*...

Że proces podobny stwierdzony został dotychczas jedynie u zarodków *Lacerta ocellata* — jest rzeczą dość zrozumiałą ze względu na okoliczność, że właśnie u tej tylko jaszczurki znaleziona została wydłużona smuga pierwotna ptasiego typu. Smuga ta w przeważającej większości przypadków zanika wprędce po uformowaniu się ostatecznym wpuklenia prostomalnego, zupełnie możliwe jest wszakże pozostałe się jej przez czas dłuższy, a nawet i nadmierna jej elementów proliferacja, której ślady niewątpliwe przedstawia nam zarodek z mikrofotogr. 52. Mielibyśmy więc w przypadku tym do czynienia z dość ciekawą heterochronią rozwojową, polegającą na przedwczesnym a nadmiernym rozwinięciu się elementów czopa metastomy, poprze-

dzającem powstanie samej brózdy metastomalnej. Ta ostatnia dla swego utworzenia się musi dopiero, w drodze eliminacji swoistej — wyzbywać się nadmiaru tego materyalu, który w przebiegu normalnym rozwoju miałyby być, częściowo przynajmniej, zużytkowany do budowy jej krawędzi wewnętrznych... Ciekawe jest też, że taki przedwcześnie, heterochronicznie rozwinięty czop — zjawia się w postaci typowej dla takiegoż utworu, powstającego w normalnym rozwoju sposobem zupełnie odmiennym.

Jako jeden z wyników heterochronicznego utworzenia się czopa metastomu w zarodku z mikrof. 52 — uważałem też przedostanie się (raczej — pozostanie się) jego elementów aż tak głęboko do wnętrza *canalis recti*, jak to nam wykazują mikrofotogramy 53 i 54. Jest to obraz dość typowy dla *Sphenodon* (Schauinsland, 18), lecz bynajmniej nie dla wszystkich gadów. Tak Ballowitz (40, str. 129) widział u żmii w dniu *canalis recti* „eine deutliche, mediane Einkerbung”... Otóż obecność elementów „czopa” w dniu wpuklenia prostomalnego tłomaczyłbym sobie w ten sposób, że w danym zarodku *L. ocellata* wyodrębnienie się masy czopa, powstającego przedwcześnie w drodze nadmiernego i przedwczesnego zgrubienia materyalu smugi pierwotnej — nastąpić musiało w bardzo wczesnych okresach, prawdopodobnie tuż po zarysowaniu się pierwszych śladów wpuklenia prostomalnego, a więc w stadyum zbliżonem do stadyum zarodka z mikrofotogr. 35, Tabl. IV. Ponieważ taki anormalny czop sięgać musiał z przodu aż do samej tylnej krawędzi prostomy — przeto wraz z pogłębianiem się wpuklenia tej ostatniej ukośnie ku przodowi — został wciagnięty do wnętrza tego wpuklenia...

Wspomniałem już wyżej (str. 54 — 55 i 102 — 103) o podobnych, tylko dalej jeszcze ku przodowi sięgających utworach tej samej kategorii, opisanych przez Schauinsland'a u *Sphenodon*. Ostatnio C. Rabl (56, str. 344—346, fig. 10) opisuje u zarodków tegoż gada olbrzymi „Knopf”, umieszczony na samym końcu wargi tylnej, przy głowowym otworze *canalis recti*, w słowach następujących: „Schauinsland bezeichnet diesen Knopf als „Entodermknopf“ und vergleicht ihn, wie schon erwähnt, mit einer ganz ähnlicher, von Mitsukuri und Ishikawa bei *Trionyx japonicus* beschriebenen Bildung. Ich bemerke dazu, dass ich an meinen Serien von Emyskeimscheiben keinen derartigen Knopf sehen

kanin; auch Mehnert und Will haben hier keinen gesehen. Meine Hatteriapräparate lassen nun aber kaum einen Zweifel darüber zu, dass nicht bloss der äussere Überzug des Knopfes, sondern der ganze Knopf *ektodermaler Natur ist*¹⁾, und das gleiche scheint merkwürdigerweise auch vom „Dotterpfropf“ späterer stadien zu gelten. Die zentralen Zellen des Knopfes zeigen ebenso wie später die des Pfropfes ein sehr eigenartliches Aussehen. Sie enthalten sehr intensiv sich färbende chromatische Körner, Krümel und Schollen, die vielleicht auf eine Karyolyse zu beziehen sind. Mit Dotterkörnern haben diese Gebilde nicht zu tun“ (l. cit., str. 345).

Widzimy więc, że Rabl dochodzi w tym razie do wniosków tych samych, które podaję w pracy niniejszej na podstawie materyału, odnoszącego się do innych gatunków gadów. Zwróciłbym tu wszakże uwagę, że ostatnio przytoczone słowa tego autora zdają się być w niejakiej sprzeczności z jego wyżej cytowanem przez nas twierdzeniem o wyłącznie mezodermicznym charakterze czopa (por. str. 138).

Wracając do sprawy mechanizmu powstawania czopa metastomu, pozwolę tu sobie zatrzymać się jeszcze nad sprawą rzeźkomego „ucisku mechanicznego“, jaki, zdaniem niektórych autorów, wywierać mają krawędzie brzozdy metastomalnej na masę zawartego pomiędzy niemi czopa. Ballowitz twierdzi, „dass das Vorwachsen der Seitenlippen bei Ausbildung der Metastomrinne so energisch erfolgt, dass an dem dazwischen gelegenen Gewebe auffällige Kompressionserscheinungen entstehen“ (40, str. 134). Ucisk ten ma w następstwie być przyczyną rozpadu elementów czopa... Również O. Hertwig (13, str. 844) mówi o ucisku bocznym na „Dotterpfropf“, który „wird... seitlich zusammengepresst und in die Höhe gehoben“...

Otoż ogół moich własnych w tej mierze spostrzeżeń doprowadza mnie do zgoła innego wniosku. Wspomniałem już parokrotnie w części II tej pracy (str. 65—66, 69, 73, 76, 80—81), że konfiguracja dna brzozdy metastomalnej, t. j. dwu rowków symetrycznych, przebiegających po obu stronach podstawy „czopa“, już sama wyraźnie wskazuje, że o podobnym ucisku mechanicznym nie może tu być mowy. Istotnie, nie tylko w fazach

¹⁾ Podkreślenie moje.

wczesnych powstawania czopa metastomalnego, w których obie połowy brózdy daleko są jeszcze od siebie wzajem oddalone, a wgłębienia brózdotwórcze bardzo są jeszcze nieznaczne (por. mikrofot. 36 i 37, Tabl. IV), a więc gdzie nie może wprost zahodzić żadne prawdopodobieństwo podobnego „ucisku boczne- go“, lecz nawet w okresach zjawiania się mocno zwężonej „listewki“ metastomu — żaden z podanych przez nas obrazów świadczyć nie może o istnieniu podobnego ucisku mechanicznego. Na bardzo w tym względzie pouczającym mikrofotogramie 41 (Tabl. V), gdzie widzimy typową listewkę metastomalną, mocno już zwężoną, — po obu jej stronach dno brózdy zarysuje się łagodnymi, zaokrąglonymi konturami, których wygląd świadczy dowodnie o niemożliwości jakiegokolwiek ucisku, wywieranego przez krawędzie przyśrodkowe metastomu na zawartą pomiędzy niemi tkankę listewki. Nawet w fazach jeszcze późniejszych, gdy listewka ta znajduje się na drodze do ostatecznego zwyrodnienia i rozpadu (mikrofotogr. 58 i 59, Tabl. VI) — dno brózdy metastomalnej zachowuje ten sam łagodny, u dołu zaokrąglony prze- dział pomiędzy listewką a wargami brózdy. Co więcej — brózda ta nawet w stadyum zupełnego zaniku czopa i listewki zachowuje takie same kontury (mikrofotogr. 62, Tabl. VII i 72, Tabl. VIII), co świadczy o tem, że wogół, nawet po doszczętnem zniknięciu czopa i listewki — krawędzie brózdy metastomalnej nie dają do zetknięcia się bezpośredniego ze sobą w linii śródkowej.

Nie mówiąc już o tem, że konfiguracja czopa i jego sto- sunek do krawędzi brózdy w przypadkach wczesnego, heterochro- nicznego zjawiania się czopa, jaki mamy np. na mikrofotogra- mach 49, Tabl. V i 55—56, Tabl. VI, również wyklucza zupełnie stanowczo wszelką myśl o „ucisku“ ze strony warg bocznych brózdy — nawet w sposobie formowania się czopa u *Chalcides lineatus* ucisk taki zdaje się być wykluczony. Pozornie zdawać- by się mogło, że buławowaty na przekroju poprzecznym zarys czopa, jaki widzimy na mikrofotogr. 32 i 33, Tabl. IV, w zestawie- niu z dość wązkiem wgłębieniem samej brózdy metastomalnej — może świadczyć o uciskującym działaniu bardzo tu wysokich krawędzi bocznych tej brózdy. Wszakże i tutaj nie mamy żadnych podstaw do przypuszczania, że aczkolwiek dość wązkie, lecz niemniej wyraźnie zarysowane szczeliny, odgraniczające ze

stron obu tkankę czopa od krawędzi brózdy — miałyby być jakieś miś artefaktami, wynikiem sztucznego skurczenia się czopa lub oddalenia na boki warg prostomy pod wpływem cieczy utrwalającej. Co zaś się tyczy zgrubienia czopa w jego okolicy górnej, dochodzącej do poziomu warg lub nawet wystającej ponad ten poziom — to, jak to już zaznaczyłem wyżej (str. 73), jest to niewątpliwie wynik wtórny dość charakterystycznego spęcznienia elementów czopa, przygotowujących się do zwydrodnienia i rozpadu, w żadnym zaś razie nie może być odniesione na karb jakiegokolwiek ucisku mechanicznego.

Zestawiając dane powyższe, możemy stwierdzić, że podczas tworzenia się czopa metastomalnego i jego przeobrażania się w „listewkę” zachodzi stopniowe wcielanie materyalu, zawartego w wardze tylnej protomy — do mas bocznych symetrycznie faldującej się ku dołowi i nazewnątrz podwójnej brózdy metastomalonej. Reszta tego materyalu, nie zużytkowana w ciągu całego tego procesu, pozostaje w linii środkowej pomiędzy wargami bocznemi brózdy, przyczem wszakże nie podlega ona żadnemu uciskowi mechanicznemu ze strony tych warg, zwydrodnenie zaś późniejsze tkanki czopa jest wynikiem jedynie swoistego położenia tego utworu.

W związku ze sprawą stosunków mechanicznych, zachodzących w krawędziach tworzącej się brózdy metastomalonej i powstającym wskutek rozrostu tych krawędzi ku tyłowi czopie — znajduje się też ciekawe zjawisko podwojenia czopa metastomy, o którym była już mowa w części II tej pracy (str. 49—50, 80—81, 97—99, 120—122). Zdaje się, że zjawisko to nie należy do nader rzadkich, znajdujemy bowiem o niem wzmianki u v. Kupffer'a, K. Peter'a, oraz Mitsukuri'ego i Ishikawy (29, str. 29—30). W moim materyale spotykałem go przedwyszystkiem u *Lacerta ocellata*, przyczem niekiedy nawet, jak to stwierdziliśmy w zarodku z mikrofot. 36—37 (Tabl. IV), — podwojenie takie, acz dość słabo wyrażone, zachodzić może i wówczas, gdy na obrazie *in toto* żadnych jego nie można rozpoznać śladów. Najbardziej wszakże typowy przypadek tej anomalii przedstawia nasz zarodek tezże jaszczurki, podany na mikrofot. 73 i 74, Tabl. VIII, w zarodku zaś z mikrofot. 51 (Tabl. VI) mamy znowu bardzo silnie wyrażoną brózdę środkową, oddzielającą od siebie dwie połówki rozdwojonego czopa (por. str. 97—

99). Otóż właśnie ta brózda środkowa, zaznaczająca rozdwojenie masy obojętnej leżącej wewnątrz dwu brózd bocznych metastom — stanowi wyraz swoistej „schistopojezy” (R a b a u d). Jak zaznaczyłem już wyżej — rozdwojenie takie zachodzi w przypadkach, gdy masa czopa jest zbyt rozrośnięta na szerokość, a raczej, gdy gałęzie boczne brózdy metastomalnej rozchodzą się od razu znacznie na boki. Sam mechanizm takiej schistopojezy nadmiernie rozszerzonego „czopa” tłumaczyłbym sobie w sposób następujący:

W warunkach normalnych, przy zwykłej szerokości okolicy, z której ma powstać czop metastomalny — pomiędzy dwiema gałęziami bocznymi brózdy metastomu znajduje się taka ilość materiału ekto-mezodermicznego, jaką wystarcza na utworzenie czopa pojedyńczego, a raczej taka, która podczas trwania procesu brózdotwórczego po obu stronach tej masy — w całości przechować się może. W razie wszakże znaczniejszego oddalenia wzajemnego od siebie obu połówek tworzącej się brózdy metastomalnej — w obrębie owej masy środkowej powstaje brózda trzecia, będąca poniekąd wyrazem pewnego wysiłku regulacyjnego w stosunku do każdej z brózd bocznych: wysiłek ten ma jakby na celu sprowadzenie rozmiarów brózdy i czopa do normalnych. Że wszakże ta brózda trzecia stanowi w jednym i tym samym czasie jakby przeciwwagę każdej z dwu brózd bocznych, przetoniemoże w jej obrębie zajść typowe zginanie się na boki materiału mezodermicznego, charakterystyczne dla prawdziwej brózdy metastomy. Dzięki znoszącemu się niejako wzajem oddziaływaniu obu brózd bocznych na środkową — ta ostatnia sprowadza się do prostego wgłębiania w powierzchni blastodermy, bez zoryentowanej w jakimkolwiek kierunku określonym proliferacji mezodermicznej.

* * *

Zwyrodnienie i rozpad nici osiowej i czopa metastomy. W toku całej tej pracy widzieliśmy, że zarówno „nić osiowa” ptaków, jak „czop metastomalny” gadów jest utworem stale i zawsze skazanym w fazie końcowej swego rozwoju — na zwyrodnienie i rozpad swych elementów, bez względu na sposób w jaki utwory te biorą swój początek w powierzchni blastodermy. Zaznaczyliśmy już parokrotnie, że występujące przytem

obrazy skupień ziarnistości swoiste barwiących się, szczątków karyorektycznie zwydrodniających jąder i obumarłej cytoplazmy — do złudzenia przypominać mogą ziarna żółtka (por. np. mikrof. 12, Tabl. II), co też stało się przyczyną zasadniczego nieporozumienia w całym tem zagadnieniu, — nieporozumienia osnutego na przypisywaniu elementom „nici” i „czopa” pochodzenia entodermicznego, o ile nie wprost żółtkowego... Nieporozumienie to znalazło swój wyraz bezpośredni w pracach Gasser'a (10), Duvalla (11, 12), Mitsukuri'ego (35), — pośrednio zaś odbiło się na całej niemal literaturze sprawę tą poruszającej. Zdaje się, że fakty w pracy naszej zebrane sprawę tę wyświetlają w sposób decydujący: rzekomo żółtkowe skupienia okazały się jedynie produktami rozpadu elementów wyłącznie ektodermicznej natury, nie mających bezwzględnie nic wspólnego z jakimkolwiek bądź utworami entodermicznymi.

Rozpad ten „nici” i „czopa” jest wynikiem ich odosobnienia i morfogenetycznego, ich rozwoju obojętnego bezwładu. Przykładów podobnego zwydrodnienia częściowego pewnej okolicy zarodkowej, normalnie występującego — znamy względnie niewiele. Szczególniej ciekawe są w tej mierze dawne spostrzeżenia v. Mihalkovics'a (60) i Korányiego (61) nad odrzucaniem i zwydrodnieniem części materyalu twórczego podczas rozwoju soczewki oka kręgowców, a szczególnie ssaków. W moim materyale do rozwoju układu nerwowego potworów platyneurycznych (17) nagromadziłem cały szereg spostrzeżeń nad wyodrębianiem dość znaczących nawet okolic tkanki zbędnej — dla doprowadzenia danego zawiązka do względnie normalnych stosunków: są to niewątpliwie objawy natury regulacyjnej. Podobnież regulacyjny charakter noszą, jak to stwierdziliśmy w części I-ej tej pracy — różne postaci „nici osiowej” i „pączków” czy „guzików” ektodermicznych, które u zarodków ptaków dążą w sposób ewolacyjny do wytworzenia zarysów normalnych brzody pierwotnej.

U gadów sprawa przedstawia się nieco odmiennie. Tu „czop metastomalny” jest zjawiskiem stałym, normalnym, występującym zawsze w okresie tworzenia się brzdy metastomalnej, a wahania w wielkości i długości trwania tego utworu, jakie stwierdzić można u poszczególnych gatunków *Reptilia*, lub nawet w obrębie każdego z tych gatunków oddzielnie — nie wyłączając przypadków

eliminowania przedwcześnie wytworzzonego czopa — nie zmieniają w niczem jego znaczenia podstawowego, jako masy morfogenetyczne obojętnej, leżącej na linii rozgraniczenia dwóch symetrycznych ognisk mezodermotwórczych, kierujących swoją działalność proliferacyjną w dwie strony przeciwnie. Wobec takiego położenia „czopa” — elementy jego znaleźć się muszą w stanie bezwładu twórczego, stają się morfogenetycznie bezużyteczne, i wprędce owa ich bezużyteczność odbija się na ich udolności życiowej, której niewątpliwe zachwianie wyraża się przez niechybny ich, stwierdzony we wszystkich dotychczas przypadkach, — stopniowy, a dążący do zupełnego ich zniszczenia rozpad.

Obrazy histologiczne tego rozpadu są, jak widzieliśmy, zupełnie te same, co i w elementach „wyeliminowanej” nici osiowej zarodków ptasich — i tu i tam powstają złudne obrazy, przypominające pozornie nagromadzenia ziarnistości żółtkowych, z którymi wszakże omawiane utwory bezwzględnie nic wspólnego nie mają.

Wnioski:

1. „Nić osiowa” zarodków ptasich, oraz „czop metastomalny” występujący w rozwoju gadów (i ssaków) — przedstawiają prowizoryczne utwory zarodkowe, nie mające nic wspólnego z t. zw. „czopem Rusconiego” czyli „czopem żółtkowym” płazów.

2. Termin: „czop żółtkowy” („bouchon vitellin”, „Dotterpfropf”, Entodermpfropf”) winien być usunięty z terminologii stosowanej w embryologii *Amniota* i zastąpiony przez nazwę „czopa metastomu”.

3. „Nić” i „czop” owodniowców — są to utwory, powstające ubocznie w toku procesów „gastrulacyjnych”, a właściwie mezodermotwórczych. Pierwszy z nich tworzy się drogą eliminacji z powierzchni zbytnio rozrośniętej na grubość smugi pierwotnej — materyalu zawadzającego w osią-

gnięciu konfiguracji normalnej brózdy, drugi — w drodze pozostawania się pomiędzy dwiema gałęziami brózdy metastomalnej materyalu obojętnego, nie zużytkowanego dla celów mezodermotwórczych.

4. Zarówno nić osiowa, jak czop metastomalny tworzą się kosztem materyalu wyłącznie *ektodermicznego* i nie mają żadnego związku z warstwą entodermiczną. Nazwa „Entoderm massivu” stosowana do wargi tylnej prostomy gadów, z której powstaje „czop” — winna być stanowczo odrzucona.

5. Pomiędzy czopem metastomalnym *Amniota* a czopem Rusconi'ego *Anamnia* zachodzi jedynie analogia topograficzna, wyłącznie zbieżnościowej natury. Wszelkiego rodzaju rozważania filogenetyczne winny być w danym razie pozostałe na uboczu.

6. Tak zw. przez Schauinsland'a „Entoderm-knopf”, występujący w zakończeniu przednim wargi tylnej prostomy po utworzeniu się *canalis recti* — przedstawia utwór o charakterze identycznym z prawdziwym czopem metastomalnym na powierzchni blastodermy i posiada charakter wyłącznie ektodermiczny.

7. Czop metastomalny zarodków ssaków tworzy się w sposób bardziej zbliżony do czopa typu gadiego, niż do nici osiowej, typowej dla zarodków ptasich.

8. Elementy zarówno „nici”, jak „czopa” skazane są na stan bezwładu rozwojowego, którego następstwem jest zwydrodnienie i rozpad tych utworów.

9. Produkty tego rozpadu przybierają wygląd skupień ziarnistych, pozornie podobnych do elementów żółkowych, co stało się przyczyną błędного tłumaczenia znaczenia tych utworów, jako pochodnych entodermy.

10. W powstawaniu zarówno „nici” jak „czopa” nie występują żadne objawy ucisku mechanicznego, który by powodował wygląd swoisty tych utworów, oraz ich następne zwyrodnienie.

11. Objawy podwojenia czopa metastomu u gadów należy odnieść do kategorii zdwojeń schistopojetycznych. Jest to zjawisko o charakterze regulacyjnym.

12. W niektórych postaciach anormalnego rozwoju „nici osiowej” i „czopa metastomalnego” występują objawy regulacyjne, stwierdzające zasadę morfogenetyczną — nieprzekraczalności wymiarów normalnych zawiązka embryonalnego.

Pracownia Zoologiczna
Towarzystwa Naukowego Warszawskiego
Maj 1916 — Listopad 1917.

LITERATURA.

1. Rusconi: „Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait“. Medyolan. 1826.
2. O. Hertwig: „Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere“. Jenaische Zeitschr. Bd. XV i XVI. 1882 i 1883.
3. A. Brachet: „Recherches sur l'ontogénèse des Amphiibiens Urodèles et Anoures (Siredon pisciformis — Rana temporaria)“. Archives de Biologie. T. XIX. 1903.
4. Aug. Brauer: „Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen“. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. X 1897 i Bd. XII, 1899.
5. W. Salensky: „Recherches sur le développement du sterlet (Acipenser ruthenus)“. Archives de Biologie. T. II. 1881.
6. Pander: „Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens“. Würzburg. 1817.
7. K. E. v. Baer: „Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere“. T. I. 1828.
8. Reichert: „Bau des menschlichen Gehirns“. 1861.
9. E. Dursy: „Der Primitifstreif des Hühnchens“. Lahr. 1867.
10. Gasser: „Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn und Gans)“. Cassel. 1879.
11. M. Duval: „Études sur la ligne primitive de l'embryon du Poulet“. Annales des sciences naturelles. Série IV. T. VII. 1878.
12. M. Duval: „Atlas d'Embryologie“. Paris. 1889.
13. O. Hertwig: „Die Lehre von den Keimblättern“ (Wielki „Handbuch“ zbiorowy). 1903.
14. N. Stefanow: „Materiały k tieratogenii rannich stadij rozwitija cyplonka“. Prace z Pracowni Zootomicznej Uniw. Warsz. XL. 1913.
15. J. Tur: „Nowa seryja doświadczeń nad wpływem teratogenetycznym promieni radu na zarodki kurczęcia“. Sprawozd. Tow. Nauk. Warsz. T. I. 1908.

16. J. Tur: „Sur l'origine des blastodermes anidiens „zonaux“. C. R. de l'Académie des Sciences de Paris. 1907.
17. J. Tur: „Nowe badania nad rozwojem układu nerwowego potworów platyneurycznych“. Prace Tow. Nauk. Warsz. Wydz. III. № 11. 1915.
18. H. Schauinsland: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I, II, III“. Zoologica. XVI Band, Heft 39. 1903.
19. J. Tur: „Une forme nouvelle de l'évolution anidienne“. C. R. de l'Académie des Sciences de Paris. 1907.
20. J. Tur: „Badania nad rozwojem *Chalcides lineatus Leuck*“. Prace Tow. Nauk. Warsz. Wydział III. № 17. 1916.
21. F. Todaro: „Sopra lo sviluppo della *Seps chalcides*“. Ricerche del Laboratorio d'Anatomia normale di Roma. Vol. III. 1893.
22. F. Todaro: „Observations et réflexions sur la segmentation de l'oeuf et sur la formation des feuillets germinatifs du *Seps chalcides*“. Archives Italiennes de Biologie. T. XXI. 1894.
23. P. Mitrofanow: „Nowyja nabliudienja otnositelno naczalnago razvitja reptiliij“. Prace z Pracowni Zootomicznej Uniw. Warsz., XXIV. 1900.
24. J. Tur: „Sur la ligne primitive dans l'embryogénie de *Lacerta ocellata Daud*“. Anatomischer Anzeiger. XXIII. 1903.
25. J. Tur: „Note sur les formations gastruléennes chez *Lacerta ocellata Daud*“. C. R. de l'Association des Anatomistes. VII - e session. Genève. 1905.
26. A. Greil: „Tafeln zum Vergleiche der Entstehung der Wirbeltierembryonen“. Jena. Fischer. 1914.
27. C. Kupffer: „Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs“. Arch. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1882.
28. H. Strahl: „Ueber Wachsthumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*“. Separatabdruck aus den Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. 1884.
29. K. Mitsukuri i C. Ishikawa: „On the Formation of the Germinal Layers in Chelonia“. Quarterly Journal of Microscopical Science. XXVII. 1886.
30. L. Will: „Zur Entwicklungsgeschichte des Geckos“. Biologisches Centralblatt. Bd. X. 1890.
31. E. Mehner: „Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*“. Morphologische Arbeiten. Bd. I. 1891.
32. L. Will: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydactylus facetanus Schreib.*)“. Zoologische Jahrbücher. Bd. VI. 1893.

33. L. Will: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 2. Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (*Cistudo lutaria* Gesn.)“. Zool. Jahrb. Bd. VI. 1893.
34. L. Will: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 3. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (*Lacerta*)“. Zool. Jahrb. Bd. IX. 1895.
35. K. Mitsukuri: „On the fate of the blastopore, the relations of the primitive streak and the formation of the posterior end of the embryo in Chelonia together with remarks on the nature of meroblastic Ova in Vertebrates“. Journal of the College of Science Imp. Univ. Japan. Tokyo. X. 1896.
36. A. Voeltzkow: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien II. Die Bildung der Keimblätter von *Podocnemis madagascariensis Grand*“. Abhandl. d. Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch. Bd. XXVI. 1901.
37. E. Ballowitz: „Ein Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte der Schlangen: Die Schicksale der Urmunds bei der Kreuzotter und der Ringelnatter“. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. 1901.
38. E. Ballowitz: „Ueber Epithelabstossung am Urmund“. Deutsche medizinische Wochenschrift. 1901.
39. E. Ballowitz: „Die Gastrulation bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* Boie.) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage“. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXX. 1901.
40. E. Ballowitz: „Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). Teil I: Die Entwicklung vom auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios“. Jena. Fischer. 1903.
41. K. Peter: „Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*)“. W seryi „Normentafeln“ F. Keibela. Jena. Fischer. 1904.
42. O. Hertwig: „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere“. Wyd. 10-e. Jena. Fischer. 1915.
43. J. Tur: „Teorya mezostomy“. Sprawozd. Tow. Nauk. Warsz. T. X, zesz. 2. 1917.
44. K. Peter: „Einiges über die Gastrulation der Eidechse“. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. 63 Bd. 1904.
45. C. Koller: „Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung“. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wissensch. Bd. LXXX. Abt. III. 1879.
46. A. Voeltzkow: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Biologie und Entwicklung der äusseren Körperform von *Crocodilus madagascariensis Grand*“. Abhandl. d. Senckenberg. natur. Ges. Bd. XXVI, H. I. 1899.
47. A. Voeltzkow: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. IV. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der

- Gefässen bei *Crocodilus madagascariensis* Grand". Abhandl. d. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. XXVI, H. III. 1901.
48. Ét. Rabaud: „Contributions à l'étude des polygénèses. II. Un cas de dédoublement observé chez l'embryon“. Bibliographie Anatomique. T. XI. 1902.
49. Ét. Rabaud: „La Tératogénèse. Étude des variations de l'organisme“. Encyclopédie scientifique. 1914.
50. A. Tichomiroff: „Słuczaj stadii nastojaszczej gastruli u cyplonka“. Dziennik moskiewskiego muzeum zoologicznego. 1890. № 1.
51. O. Hertwig: „Urmund und spina bifida“. Archiv. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.
52. Ét. Rabaud: „Génèse des Spina-bifida“. Archives générales de Médecine. 1901.
53. Ét. Rabaud: „Recherches embryologiques sur les Cyclocéphaliens“. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. 1901—1902.
54. F. hr. Spee: „Über die Entwickelungsvorgänge vom Knoten aus in Säugetierkeimscheiben“. Anatomischer Anzeiger. T. III. 1888.
55. N. Nasonow: „K istorii razwitiija afrikanskago strausa (*Struthio camelus* L.). Prace z Pracowni Zoologicznej Uniw. Warsz. 1894.
56. C. Rabl: „Edouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme“. Archiv für mikroskopische Anatomie. 88 Bd. 1915.
57. C. Rabl: „Theorie des Mesoderms“. Lipsk. Engelmann. 1897.
58. W. Szymkiewicz: „Ueber Beziehungen zwischen den Bilateria und den Radiata“. Biologisches Centralblatt. Bd. XXVIII. 1908.
59. W. Szymkiewicz: „Mietorizis, kak embriologiczeskij princip“. Bulletin de l'Académie de St.-Pétersbourg. 1908.
60. V. v. Mihalkovics: „Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse“. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XI. 1875.
61. A. Korányi: „Beiträge zur Entwicklung der Krystallinse bei den Wirbeltieren“. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. III. 1886.

Objaśnienie tablic mikrofotogramów.

Wszystkie załączone tu mikrofotogramy zostały zdjęte w Pracowni Zoologicznej Tow. Nauk. Warsz. zapomocą wielkiego aparatu poziomego Leitz'a z zastosowaniem następujących układów szkieł:

Powiększenie 18 i 23 $\frac{1}{2}$ - krotne	— mikrosummar Leitz'a 42 mm.
Powiększenie 27 $\frac{1}{2}$ - krotne	— obiektyw „a ₃ “ Zeiss'a.
Powiększenie 40 i 50 - krotne	— obiektyw „aa“ Zeiss'a.
Powiększenie 80 i 110 - krotne	— obiektyw „AA“ Zeiss'a.
Powiększenie 150 - krotne	— obiektyw „B“ Zeiss'a.
Powiększenie 250, 300 i 450 - krotne	— obiektyw „DD“ Zeiss'a.

Zdjęcia zapomocą mikrosummaru dokonane były bez okularu. We wszystkich innych zdjęciach prócz wskazanych obiektywów stosowany był zwykły okular Huyghens'a № 2 — Zeiss'a. Różnice powiększeń, otrzymanych zapomocą tych samych obiektywów, zależały od odpowiednich przesunięć szkła matowego.

Tablica I.

1. Zdjęcie *in toto* zarodka kurczęcia, wyleganego około 36 godzin — od strony grzbietowej. Elementy nici osiowej, w postaci mocno zabarwionych ziarnistych skupień — leżą w obrębie brózdy pierwotnej, a także rozsiane są dość oficie wzdłuż zaczynającej się tworzyć rynienki nerwowej. $\times 23 \frac{1}{2}$.
2. Okolica ogonowa zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Zdjęcie od strony brzusznej. Widać wyraźniej ziarnistą budowę nici osiowej. $\times 50$.
3. Zdjęcie *in toto* (od strony grzbietowej) zarodka kurczęcia, wylegane- go w ciągu 54 godzin. Liczne anomalie. W prawej okolicy *areae vasculosae* — otwór zlokalizowanego zwydrodnienia „pierścieniowatego“. Środkowa i tylna okolica rdzenia wykazują rozrost o charakterze platyneurycznym. Olbrzymie skupienie materiału komórkowego w obrębie węzła Hensen'a. Brózda pierwotna nader głęboka, z anormalnymi skupieniami wzdłuż swego przebiegu. $\times 23 \frac{1}{2}$.
4. Koniec tylny zarodka z mikrofotogr. 3. Szczegóły anomalii węzła Hensen'a i skupień ekto-mezodermicznych wzdłuż przebiegu brózdy pierwotnej. $\times 50$.

5. Przekrój poprzeczny przez rynienkę rdzeniową zarodka z mikrofotogr. 3 – przed poziomem protosomitów, niedaleko od wałków mózgowych. Eliminacja grupki komórek ektodermicznych ze ściany prawej rynienki. $\times 300$.

6. Przekrój tego samego zarodka na poziomie anormalnie rozrośniętego węzła Hensen'a. Pod masą główną ekto-mezodermy — oddzielne skupienie mezodermiczne, odgraniczone od poprzedniej wyraźną szczerbiną. $\times 300$.

7. Przekrój, położony o kilka przekrojów ku tyłowi od poprzedniego. Powstawanie wgłębiania brózdotwórczego w drodze zwydrodnienia *in situ* masy komórek, zawartej pomiędzy krawędziami tworzącej się brózdy. Widać niezależne od dna brózdy skupienie mezodermiczne dolne. $\times 300$.

Tablica II.

8. Przekrój poprzeczny zarodka z mikrofotogr. 3, Tabl. I — położony ku tyłowi od przekroju z mikrofotogr. 7. Dno brózdy pierwotnej zniknęło ostatecznie; na jego miejscu znalazła się masa ekto-mezodermiczna skupienia dolnego. $\times 300$.

9. Dalszy ku tyłowi przekrój tegoż zarodka. Masa ekto-mezodermiczna, umieszczona pomiędzy krawędziami brózdy pierwotnej, przybiera postać „czopa żółtkowego“. $\times 300$.

10. Przekrój przez okolicę końca tylnego, mocno spłaszczonego, brózdy pierwotnej tegoż zarodka, na poziomie „guzika“ ektodermicznego (por. *in toto* mikrofotogr. 4, Tabl. I). Od strony lewej widać wyeliminowaną gromadkę komórek ektodermy i odpowiadające jej wgłębienie w postaci fałdy, w której obrębie grubość warstwy ektodermicznej zbliżyła się do normalnej. $\times 300$.

11. Zdjęcie *in toto* okolicy tylnej zarodka kurzego o 4-ch parach protosomitów, wyleganego w ciągu 38 godzin. W mocno rozszerzonym końcu przednim brózdy pierwotnej widać ciemne skupienie o nierównej, ziarnistej powierzchni. Na lewo i ku przodowi od węzła Hensen'a — takie mniejsze skupienie w krawędzi bocznej płyty nerwowej. $\times 50$.

12. Przekrój poprzeczny przez poziom anormalnego skupienia komórkowego w obrębie przedniego końca brózdy zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Nagromadzenie podobnej pozornie do ziarnistości żółtkowych — masy wyrodnijących komórek, składającej się z dwu części: górnej, spęczniającej i wystajączej ponad poziom krawędzi bocznych brózdy, oraz dolnej, stanowiącej materyał, po którego wyeliminowaniu brózda otrzymała właściwe jej zagłębienie. $\times 300$.

13. Przekrój tego samego zarodka na poziomie mniejszego „guziczka“ ektodermicznego przy krawędzi płyty nerwowej. Wydzielona masa komórek obumierających (ziarnistości!) i cienka warstwa ektodermy poza-neuralnej. $\times 300$.

14. Pole przezroczyste blastodermy kurzej, wyleganej w ciągu 38 godzin. Ciało zarodka w postaci jednolitej rynienki o mocno zgrubiałych krawędziach. U góry — wałki nerwowe silnie zwężone. $\times 18$.

15. Przekrój poprzeczny przez brózdę pierwotną zarodka z mikrofotogr. poprzedniego. Niedawno „wyeliminowana” gromadka komórek — ponad węlebieniem brózdy, utworzonem wskutek wydalenia tejże gromadki. $\times 300$.

16. Przekrój tegoż zarodka, położony nieco bardziej ku przodowi niż poprzedni. Wyodrębnianie się części ektodermy w postaci „klina”, pozostającego jeszcze *in situ* w obrębie tworzącej się w ten sposób brózdy. Budowa elementów masy wyodrębnionej różni się wyraźnie od sąsiednich, zdrowych komórek. $\times 300$.

Tablica III.

17. Zdjęcie *in toto* okolicy tylnej zarodka *Lacerta muralis*, w stadyum poprzedzającym zjawienie się pierwszej pary protosomitów. Czop metastomalny znacznych rozmiarów. $\times 110$.

18. Przekrój poprzeczny przez przednią okolicę czopa zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Obie połowy brózdy metastomalnej — wyrażone asymetrycznie; prawa połowa brózdy o wyjątkowo zaokrąglonych zarysach dna. $\times 300$.

19. Okolica teloblastyczna zarodka *L. muralis* ze słabo zaznaczonymi zawiązkami dwu par protosomitów. Stadyum dalsze rozwoju „czopa”, w którym przybiera on wygląd utworu o zarysach „guzika”. $\times 110$.

20. Przekrój podłużny środkowy zarodka *L. muralis* z mikrofotogramu poprzedniego. *Canalis rectus* — wyraźny. W miejscu oznaczonym gwiazdką — część górna przednia wargi tylnej zaczyna wyodrębniać się w postaci „czopa”, jeszcze narazie związanego z resztą tkanki tej wargi. $\times 300$.

21. Przekrój podłużny tegoż samego zarodka, położony nieco na lewo od poprzedniego. „Czop“ (*) przecięty z boku; masa jego komórek jest tu uniezależniona od elementów wargi tylnej. Pierwsze objawy rozpadu czopa. $\times 300$.

22. Część tylna zarodka *L. muralis* z dwiema parami wyraźnych protosomitów i z fałdą kaptura głowowego owodni. „Czop“ — w postaci okrągłego guziczka, wyraźnie odcinającego się od sąsiadującej z nim tkanki teloblastu, i zawierającego ciemne ziarnistości. $\times 110$.

23. Przekrój podłużny środkowy zarodka z mikrofotogramu 22. W miejscu oznaczonym gwiazdką — „czop“, jako cypel wargi tylnej, jeszcze związany z tą wargą, lecz zdradzający już oznaki zwydrodnienia. $\times 300$.

24. Okolica teloblastyczna zarodka *Chalcides lineatus* w stadyum świeżo uformowanej metastomii i „czopa“ o wyglądzie językowatym. $\times 110$.

25. Zdjęcie *in toto* zarodka *Chalcides* w stadyum nieco starszym od poprzedniego. Brózda metastomii w swej części przedniej znacznie rozszerzona. Czop metastomalny zamaskowany. $\times 110$.

26. Przekrój podłużny środkowy zarodka z mikrofotogr. 25. Czop metastomalny, oddzielający się od wargi tylnej, lecz ściśle jeszcze do niej przy-

legający, pochylony ku tyłowi, odróżnia się swoistym wyglądem swego wyrodniającego utkania od elementów zdrowych reszty zarodka. *Canalis neuro-entericus* wypełniony detrytem, pochodzący, prawdopodobnie, z elementów rozpadających się „czopa“. Przed „czopem“ — szczątki wciągniętej tu części błony żółtkowej. $\times 150$.

27. Okolica czopa metastomy z mikrofotogramu poprzedniego w powiększeniu silniejszym. Widać szczegóły histologiczne budowy kompleksu wyodrębnionego z wargi tylnej. $\times 450$.

Tablica IV.

28. Teloblast zarodka *Chalcides* o dwu parach protosomitów i różnicującej się trzeciej. Czop metastomalny słabo widoczny *in toto*. $\times 110$.

29. Przekrój poprzeczny przez przednią okolicę czopa zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Podstawa czopa uległa już rozpadowi. Wązka brózda metastomalna. $\times 250$.

30. Teloblast zarodka *Chalcides* z trzema parami protosomitów. Czop metastomalny dość silnie wyrażony. Pierwotny charakter metastomii. $\times 110$.

31. Teloblast zarodka *Chalcides* o trzech parach protosomitów i wyraźnej rynience rdzeniowej. Brózda metastomy pozornie znikła. Wybitnie silny rozwój „czopa“. $\times 110$.

32. Przekrój poprzeczny przez okolicę przednią czopa metastomalnego zarodka z mikrofotogr. 31. Maximum głębokości brózdy. $\times 250$.

33. Przekrój tegoż zarodka — nieco dalej ku tyłowi. Brózda metastomalna staje się coraz bardziej płytka, a jednocześnie „czop“ staje się niższy. $\times 250$.

34. Przekrój przez najbardziej ku tyłowi położoną okolicę teloblastu tegoż samego zarodka. Czop metastomalny ginie we wspólnej, bardzo mocno zgrubiałej, soczewkowatej masie ekto-mezo-entodermy. $\times 250$.

35. Zarodek *Lacerta ocellata* w okresie zjawiania się pierwszych śladów wpuklenia prostomalnego w końcu przednim smugi pierwotnej. Sama smuga jeszcze się zachowuje. $\times 27\frac{1}{2}$.

36. Prostoma zarodka *Lacerta ocellata*, przekształcająca się w metastomę — przez rozrastanie się ku tyłowi brzegów bocznych wpuklenia prostomalnego. $\times 80$.

37. Przekrój poprzeczny przez metastomę zarodka z mikrofotogramu poprzedniego na poziomie połowy jej długości. Widać lekkie podwojenie „czopa“ — które nie było widoczne na obrazie *in toto*. $\times 300$.

38. Ostatecznie uformowana metastoma zarodka *L. ocellata*. Czop metastomalny przybiera postać wydłużonego, językowatego utworu, który w niedługim czasie przekształcił by się w typową „listewkę“. $\times 80$.

39. Zarodek *L. ocellata* z „figurą motyla” skrzydeł mezodermicznych i z metastomą, przekształconą w długą a wąską brózdę, z cienką „listewką metastomalną”. $\times 27\frac{1}{2}$.

40. Okolica tylna tarczki zarodkowej innego zarodka *L. ocellata*, w stadyum rozwojowem zbliżonem do stadyum zarodka z mikrofotogramu 39. Brózda metastomalna z listewką metastomalną. $\times 80$.

Tablica V.

41. Przekrój poprzeczny zarodka z mikrofotogramu 40, Tabl. IV — przez listewkę metastomu. $\times 300$.

42. Zarodek *L. ocellata* z bardzo głęboką brózdrą metastomalną, lecz z mocno zredukowanym „czopem”. Stadyum odpowiadające naogół stadyum blastodermy z mikrofotogramu 40. $\times 27\frac{1}{2}$.

43. Przekrój poprzeczny przez brózdę pierwotną zarodka gawrona (*Trypanocorax frugilegus* L.). Wargi brózdy w okolicy jej dna rozchodzą się znacznie na boki. Nader głębokie wgłębienie brózdotwórcze. $\times 300$.

44. Przekrój poprzeczny przez okolicę tylną brózdy metastomalnej zarodka *L. ocellata* z mikrofotogramu 42. Czop metastomalny wyrażony jedynie przez niktłe trójkątne wzniesienie na dnie nader głębokiej brózdy. $\times 300$.

45. Część tylna zarodka *L. ocellata* w stadyum podobnem do stadyum zarodków z mikrofotogramów 40 i 42. W dość głębokiej brózdrze metastomu — czop metastomalny wyrażony jest tylko w swej okolicy tylnej. $\times 80$.

46. Przekrój podłużny środkowy przez okolicę metastomu zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Elementy właściwego czopa metastomalnego skupione w postaci jakby poziomo ułożonego klinu (oznaczonego gwiazdką) o zaokrąglonej powierzchni przedniej — w odległości dość znacznej od wargi przedniej metastomu, i wyraźnie wyodrębniającego się już od reszty tkanki wargi tylnej. $\times 300$.

47. Okolica tylna tarczki zarodkowej zarodka *L. ocellata* w stadyum końcowem tworzącą się metastomu. Krawędzie tylne brózdy metastomalnej rozchodzą się na boki tworząc „brózdy boczne” („Seitenfurchen”), przebiegające wzdłuż krawędzi zewnętrznych tarczki zarodkowej. $\times 80$.

48. Część tylna tarczki zarodkowej *L. ocellata* — w stadyum wcześniejszym, niż zarodki tejże jaszczurki z mikrofotogramów poprzednich. Postać szczególna wahania indywidualnego. Wpułknięcie prostomy o nader nieznaczej krzywiźnie. Brózda metastomalna, słabo wyrażona, zaczyna się od przodu niezależnie od zewnętrznych krawędzi prostomy. Czop wyrażony dość silnie. $\times 80$.

49. Przekrój poprzeczny zarodka z mikrofot. poprzedniego — na poziomie części przedniej czopa metastomalnego. Brózda wybitnie płaska, przy-

czem sam czop ma wygląd sercowatego utworu, łączącego się z dnem brózdy zapomocą dość cienkiej szypuły. $\times 300$.

50. Przekrój tegoż samego zarodka na poziomie tylnej okolicy czopa. Jeszcze znaczniejsze rozplaszczenie się brózdy metastomalnej. W masie czopa można rozróżnić warstwę zewnętrzną, ektodermiczną, i głębszą — mezodermiczną. $\times 300$.

Tablica VI.

51. Okolica prostomy zarodka *Lacerta ocellata* z przedwcześnie tworzącą się i anormalną brózdrą metastomalną. Warga przednia prostomy wykuwa się językowato ku tyłowi. Podwojony czop metastomalny z przebiegającą wzdłuż niego brózdrą środkową, skręcającą na lewo. $\times 80$.

52. Postać szczególna wahania indywidualnego w budowie czopa metastomu u zarodka *L. ocellata*. Wpułklenie prostomy o zarysie poprzecznie rozciągniętego wgłębienia. Brózda metastomalna prawie jeszcze niewidoczna, przy jednoczesnym niezmiernie silnym rozwoju „czopa“, który zachodzi wgłąb prostomy. $\times 80$.

53. Przekrój poprzeczny zarodka z mikrofotogramu 52 na poziomie położonym o dziewięć skrawków ku tyłowi poza końcem przednim *canalis recti*. Widać przedłużenie czopa metastomalnego w świetle tego przewodu, wystające ze środka jego dna w postaci swoistego skupienia komórkowego. $\times 300$.

54. Przekrój tegoż zarodka na poziomie zakończenia tylnego wargi przedniej prostomy. Elementy „czopa“ wyraźnie odróżniają się od reszty utkania ścian wejścia do *canalis rectus*. $\times 300$.

55. Przekrój tegoż zarodka na poziomie pierwszej przedniej połowy czopa metastomu, leżącej ku tyłowi za prostomą. Bardzo płytka brózda metastomalna przy nader silnie rozwiniętym „czopie“. $\times 300$.

56. Przekrój tegoż zarodka przez okolicę tylną czopa metastomy. $\times 300$.

57. Zarodek normalny *L. ocellata* o dwu parach protosomitów i szeroko jeszcze rozwartej płytce nerwowej. Okolica teloblastu silnie zabarwiona. $\times 27\frac{1}{2}$.

58. Teloblast zarodka z mikrofotogramu poprzedniego w powiększeniu znaczniejszym. Brózda metastomalna, znacznie skrócona, zawiera „listewkę“, zaczynającą uwsteczniać się. $\times 80$.

59. Przekrój poprzeczny zarodka z mikrofotogramu poprzedniego — na poziomie teloblastu. „Listewka metastomalna“ wybitnie zwężona i zdradzająca oznaki rozpadu. Po stronie lewej mikrofotogramu — brózda „boczna“, oddzielająca warstwy teloblastu od ektodermy pozazarodkowej. $\times 300$.

Tablica VII.

60. Zarodek *Lacerta ocellata* o czterech parach protosomitów: faza ostateczna przekształceń czopa metastomu. $\times 27\frac{1}{2}$.

61. Okolica teloblastyczna zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Cały teloblast znacznie zwężony w porównaniu ze stadyami poprzednimi. Mocno zredukowana brózda metastomalna, rozszerzona nieco w swej części przedniej. Nie widać *in toto* żadnych śladów czopa, bądź listewki metastomu. $\times 80$.

62. Przekrój poprzeczny przez okolicę przednią brózdy metastomu tegoż zarodka. W obrębie mocno już zredukowanego wgłębienia brózdy leżą szczątki detrytu, przedstawiające ostatnią pozostałość zanikłej „listewki“. $\times 300$.

63. Zarodek zaskrońca (*Tropidonotus natrix*) w stadyum przekształcania się prostomy w metastomę. Wyraźna smuga pierwotna. Część środkowa wargi przedniej prostomy ulega swoistemu zwyrodnieniu. $\times 40$.

64. Okolica prostomy zarodka z mikrofotogramu poprzedniego w powiększeniu silniejszem. Widać szczegóły wyrodnijającej okolicy wargi przedniej i wcięć, oddzielających tę okolicę od zdrowych, bocznych części prostomy. $\times 80$.

65. Przekrój poprzeczny zarodka zaskrońca z dwu mikrofotogramów poprzednich — na poziomie okolicy przedniej wcięć, ograniczających wyrodnijającą część wargi prostomy. Od strony lewej masa wyrodnijająca już jest odgraniczona od tkanki nietkniętej, — od prawej masa ta jest jeszcze połączona z odpowiednią krawędzią boczną. $\times 300$.

66. Przekrój tegoż zarodka — położony bardziej ku tyłowi. Masa środkowa wargi przedniej prostomy, wyraźnie zwyrodniała, oddzielona jest ostatecznie od zdrowych bocznych okolic tejże wargi. Krawędzie przyśrodkowe tych ostatnich zaokrąglają się symetrycznie, tworząc obraz typowej brózdy metastomalnej. $\times 300$.

67. Przekrój tegoż zarodka na poziomie krawędzi tylnej wyrodnijającej części wargi przedniej. Masa okolicy wyrodnijającej przedstawia się w postaci nagromadzenia ziarnistego detrytu. $\times 300$.

68. Przekrój tegoż zarodka na poziomie połowy długości jego smugi pierwotnej. $\times 300$.

Tablica VIII.

69. Zarodek *Platydactylus mauritanicus* o dobrze wyrażonej rynience nerwowej, z zawiązkiem jelita głowowego. Znacznej wielkości teloblast z ukośnie przebiegającą brózdom metastomalną. $\times 40$.

70. Okolica teloblastyczna tegoż zarodka w powiększeniu silniejszem. $\times 110$.

71. Przekrój poprzeczny przez okolicę przednią teloblastu tegoż zarodka *Platydactylus*. W miejscu oznaczonym gwiazdką widać skupienie komórek wyrodniających, które przedstawia objaw w t o r n e g o tworzenia się czopa metastomu, w drodze eliminacji swoistego „klina”. $\times 250$.

72. Przekrój przez okolicę środkową brzódy metastomalnej tegoż zarodka. Przy prawej wewnętrznej krawędzi brzódy widać skupienie detrytu (*). Stanowiące pozostałość po zwyrodniałej listewce metastomalnej. $\times 250$.

73. Część tylna tarczki zarodkowej *Lacerta ocellata*. Prostoma zaczyna przekształcać się w anormalnie szeroką metastomę. W obrębie tej ostatniej widać p o d w ó j n y czop metastomalny. $\times 80$.

74. Przekrój poprzeczny przez podwójny czop z mikrofotogramu poprzedniego; obie połowy czopa odgraniczone są od siebie brzódą środkową, głębszą niż właściwa brzódza metastomu. $\times 300$.

75. Zarodek *Lacerta ocellata* z anormalną, o k r ą g ła, prostomą $\times 27\frac{1}{2}$.

76. Tylna część tarczki zarodkowej *L. ocellata* z mikrofot. 75 — w powiększeniu silniejszym. $\times 80$.

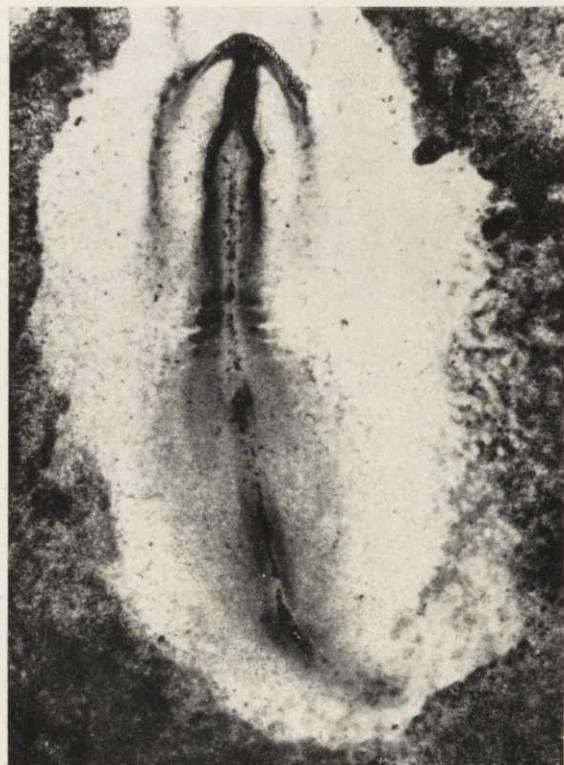
77. Przekrój podłużny środkowy tegoż zarodka *L. ocellata*. Olbrzymi *canalis rectus*, jako wynik przerwania dna okrągłej prostomy. Pomiędzy dwiema wargami — znaczne nagromadzenie detrytu. $\times 250$.

78. Część tylna tarczki zarodkowej *Lacerta muralis* z anormalną prostomą okrągłą. Stadyum poprzedzające utworzenie się *canalis recti*. $\times 80$.

79. Przekrój podłużny środkowy (nieco skośny) przez okolicę prostomy zarodka z mikrofotogramu poprzedniego. Widać, że powstanie „prostomy okrągłej” odbywa się w drodze olbrzymiego wpuklenia w powierzchni blastodermy, zarysowującego się od razu w rozmiarach i zarysach niezwykłych. $\times 250$.

T R E S Ć.

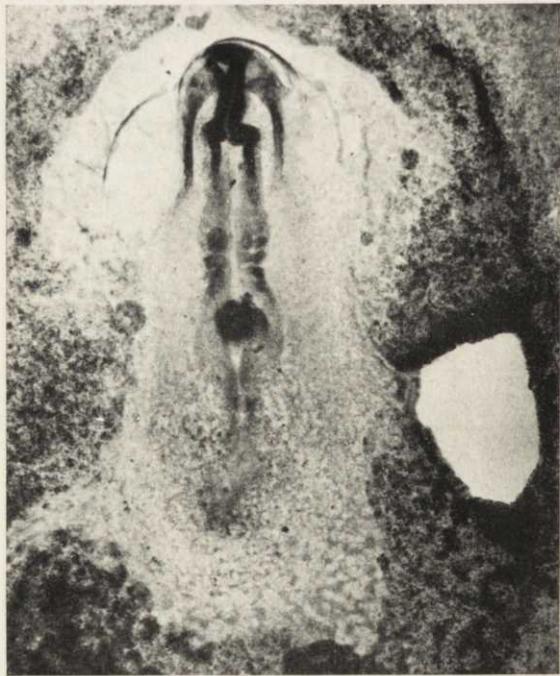
	Str.
Wstęp	5
I. „Nić osiowa“ zarodków ptasich i jej modyfikacye	15
II. „Czop metastomalny“ zarodków gadów	45
1. Czop metastomalny zarodków <i>Lacerta muralis Laur.</i>	64
2. Czop w rozwoju <i>Chalcides lineatus Leuck.</i>	69
3. Rozwój czopa metastomalnego u <i>Lacerta ocellata</i>	
Daud.	77
4. „Odrzucanie nabłonka“ z wargi przedniej prostomy u <i>Tropidonotus natrix Boie</i>	108
5. Los czopa metastomu w stadyach późniejszych rozwoju <i>Platydactylus mauritanicus</i>	115
6. Niektóre anomalie czopa i brzozdy metastomalnej u gadów	119
III. Zestawienia. Uwagi ogólne. Wnioski	131
Literatura	156
Objaśnienie tablic mikrofotogramów	160



1.



2.



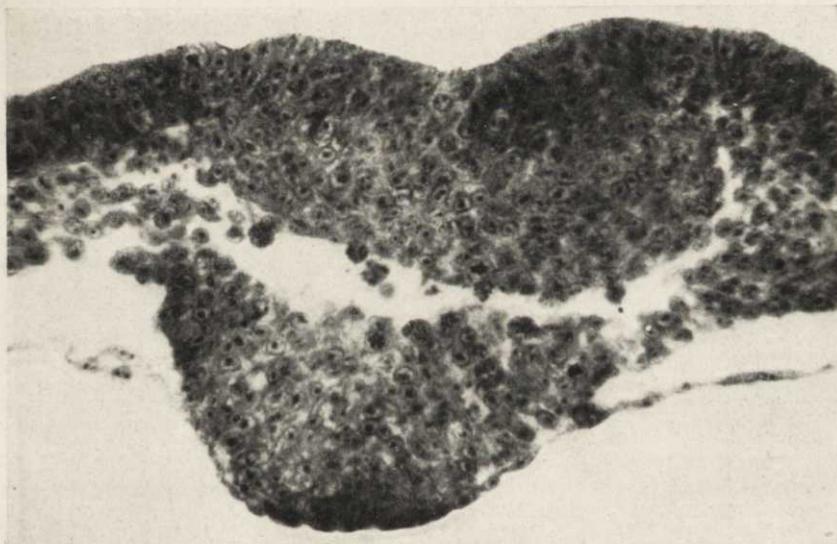
3.



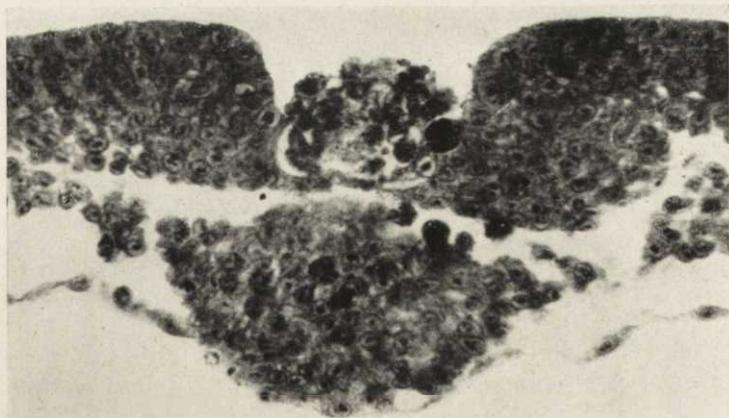
4.

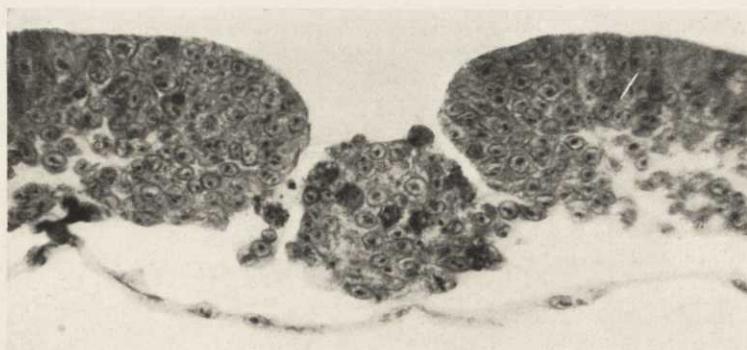


5.

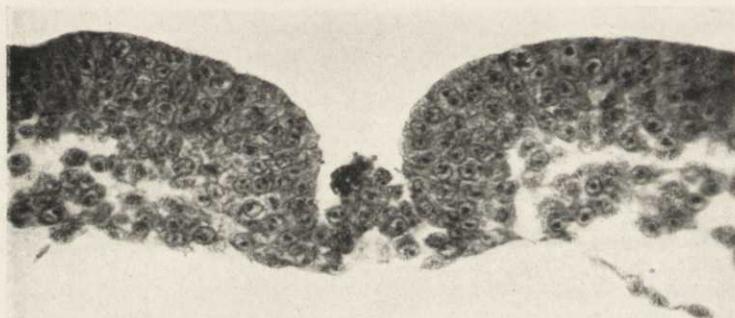


6.

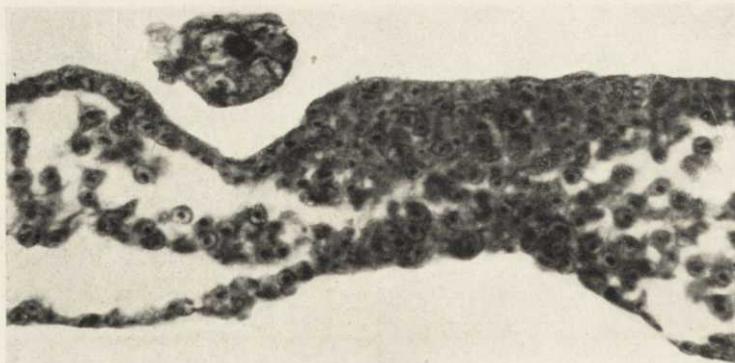




8.



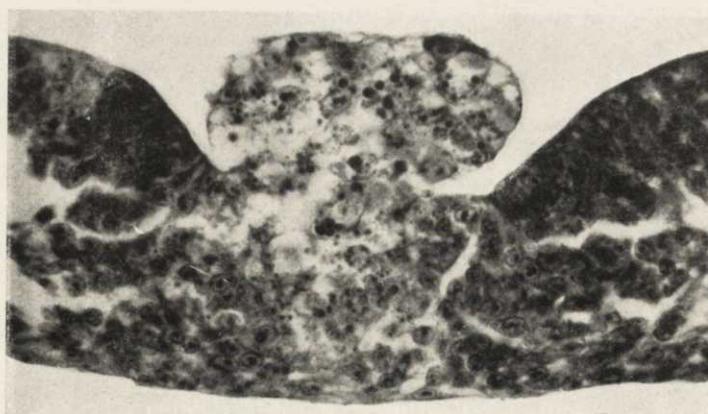
9.



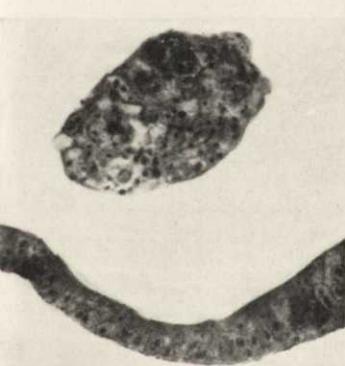
10.



11.



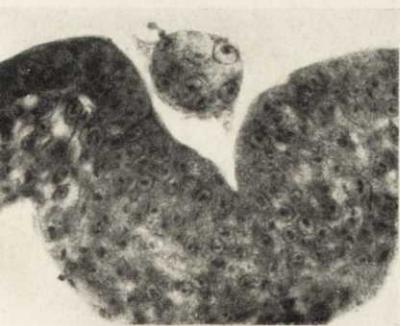
12.



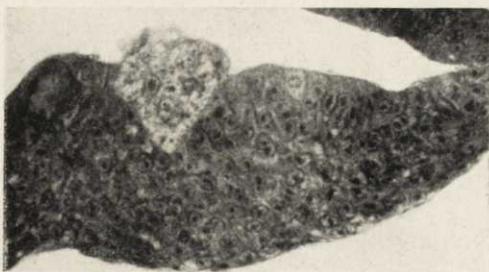
13.



14.



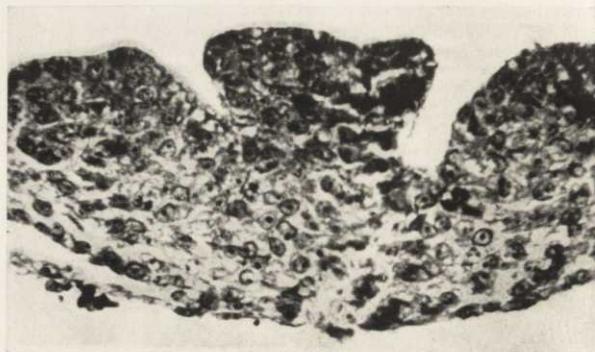
15.



16.



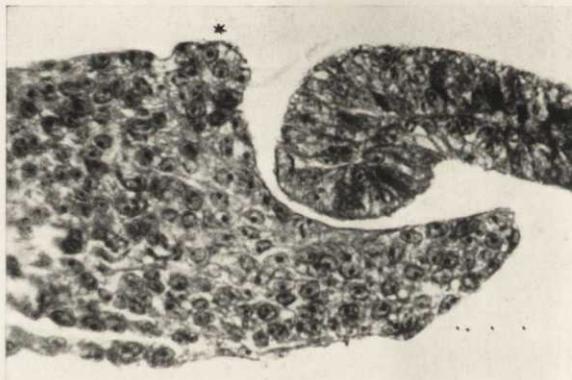
17.



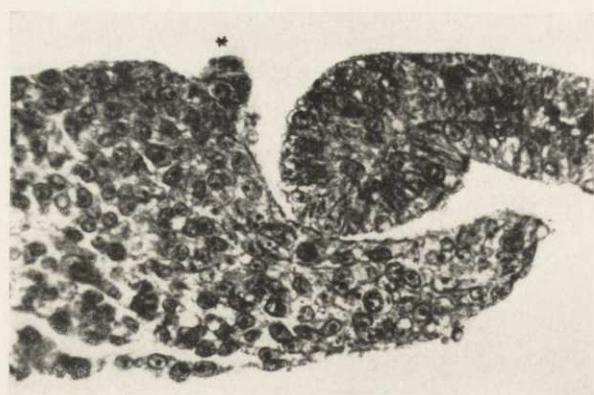
18.



19.

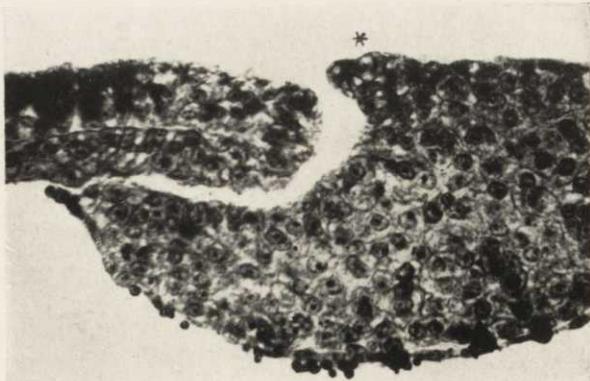


20.

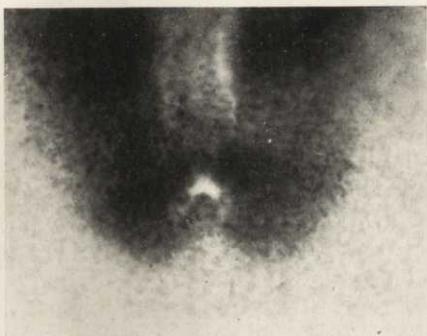




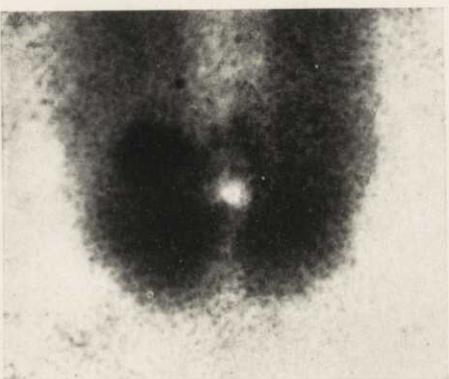
22.



23.



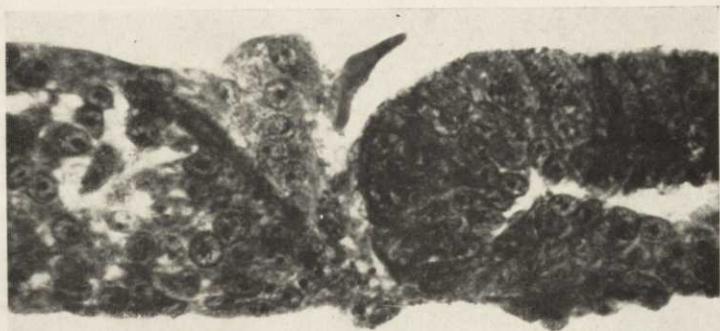
24.

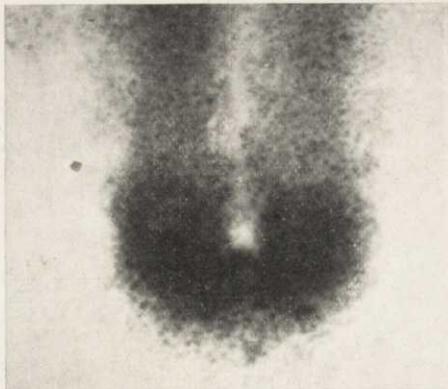


25.

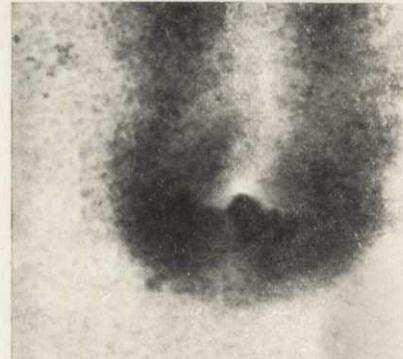


26.

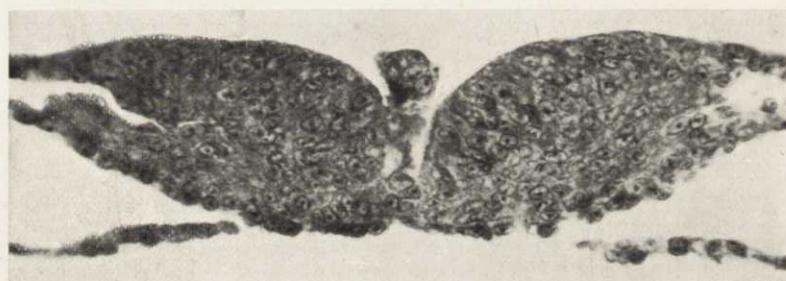




28.



30.



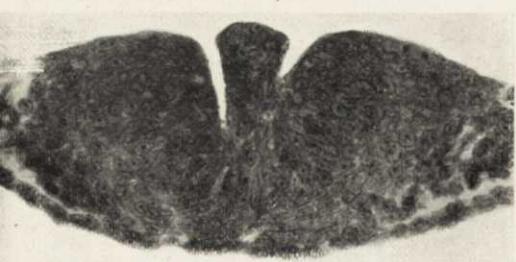
29.



31.

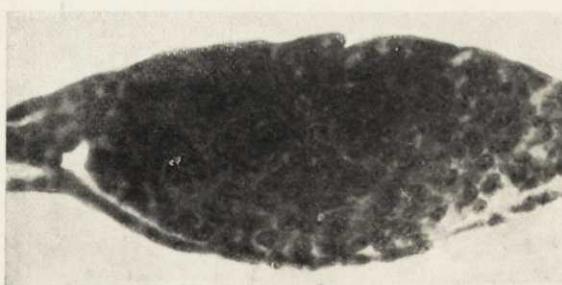


32.



33.

Jan Tur: „Nić osiowa“ i „czop metastomalny“.

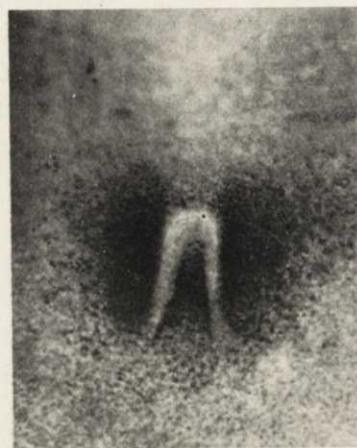




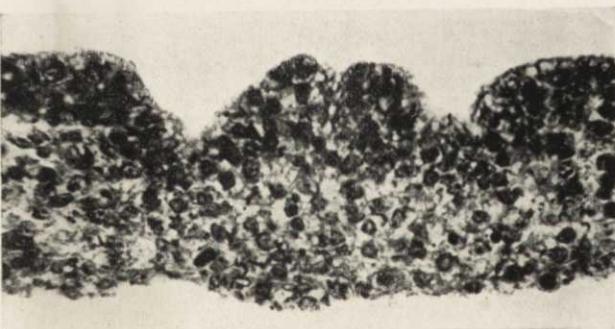
35.



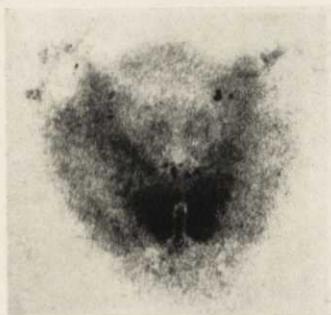
36.



38.



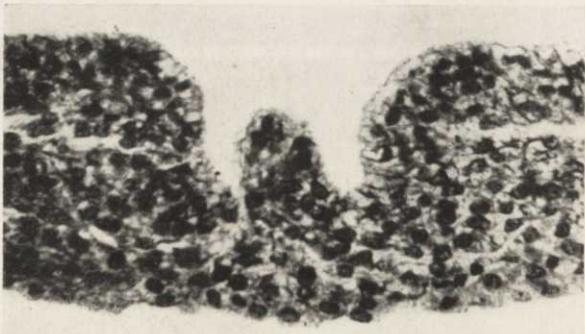
37.



39.



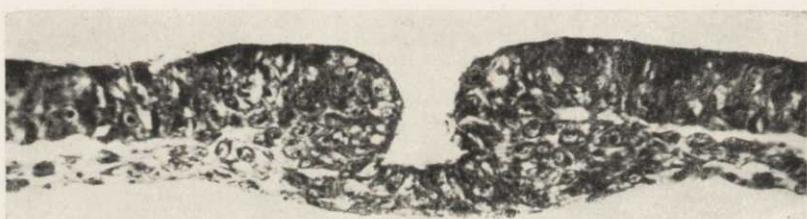
40.



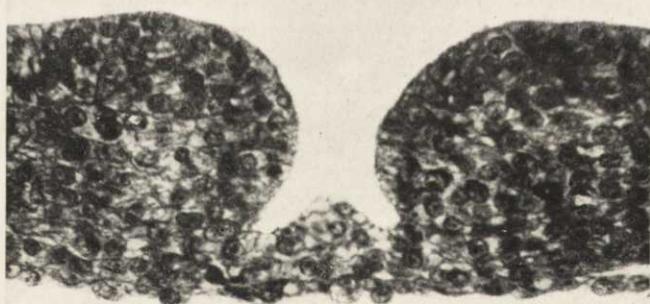
41.



42.



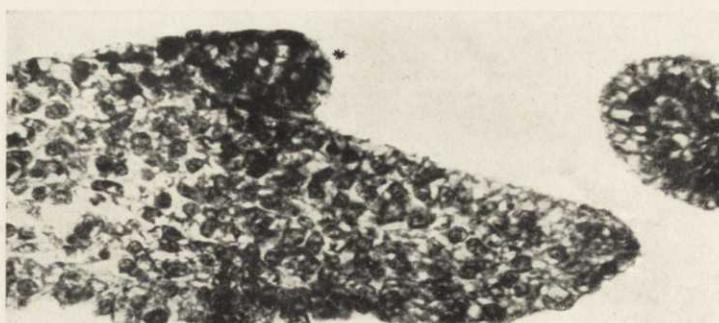
43.



44.

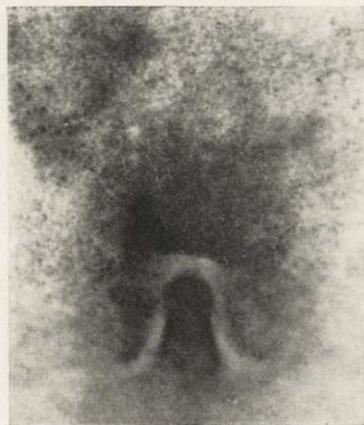


45.





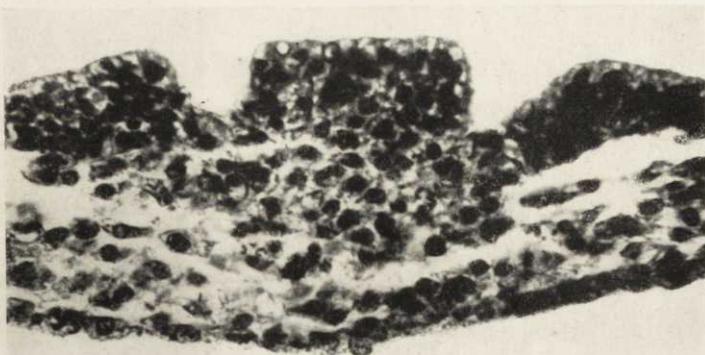
47.



48.

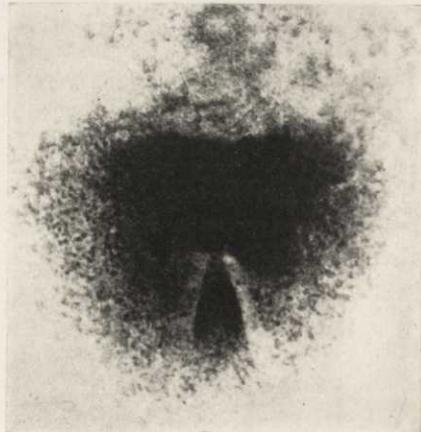


49.

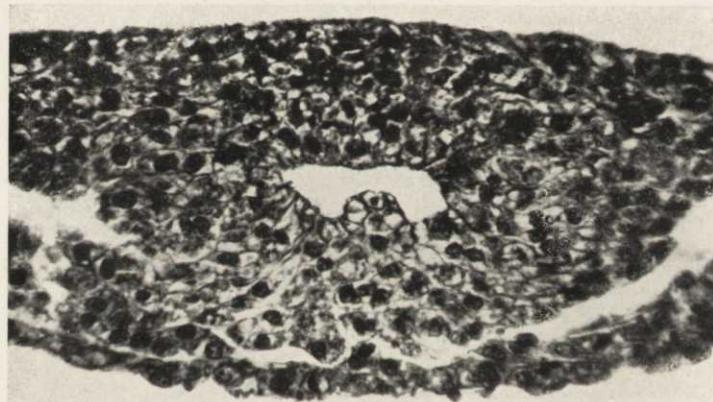




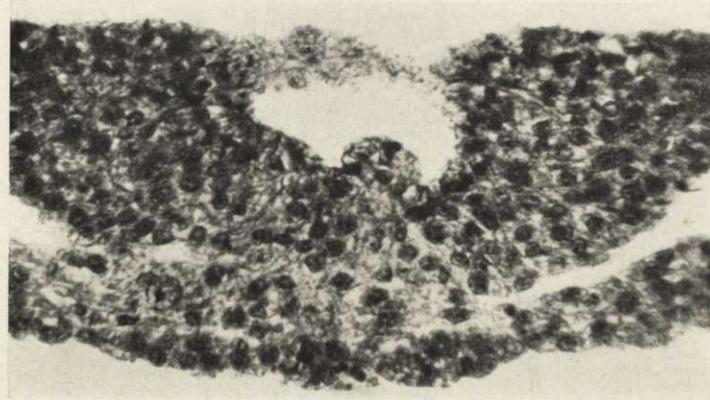
51.



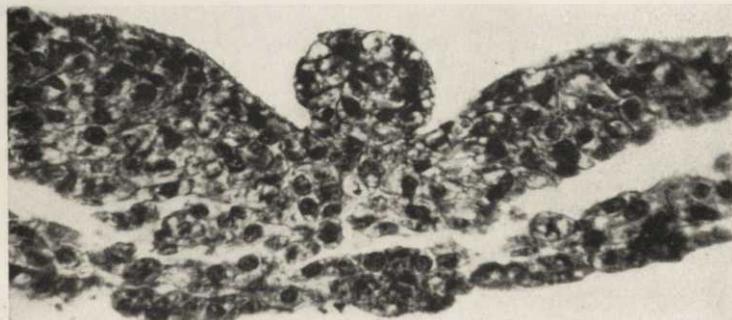
52.



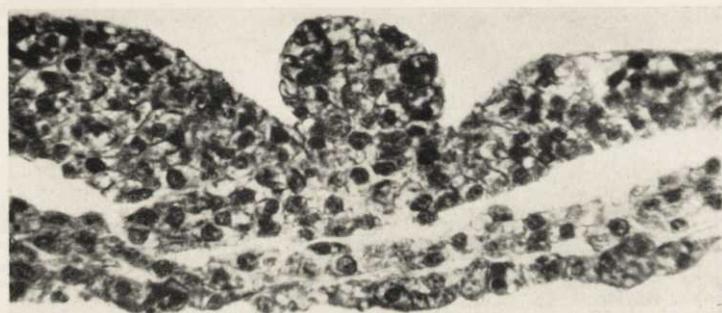
53.



54.



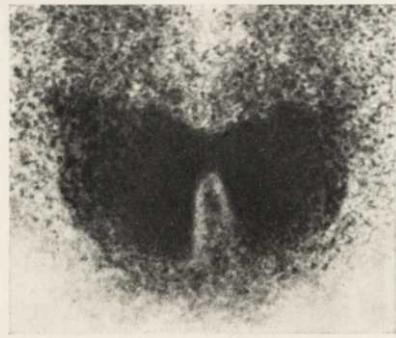
55.



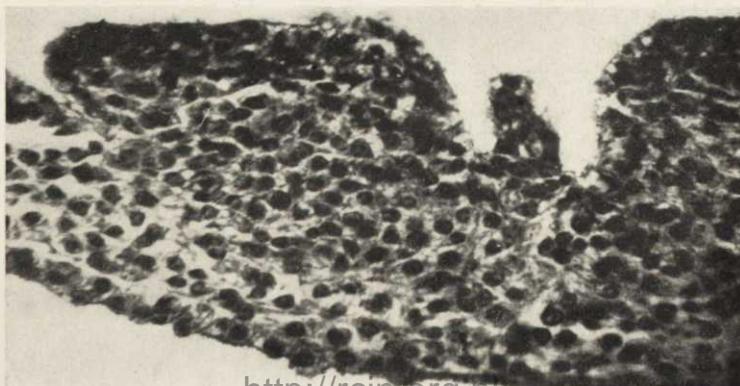
56.

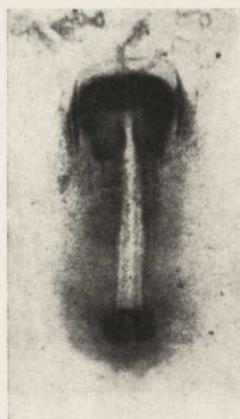


57.

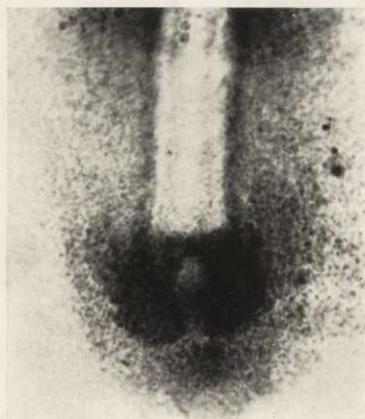


58.

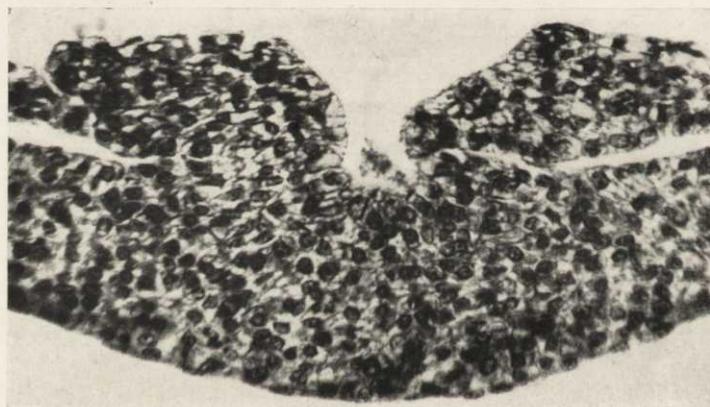




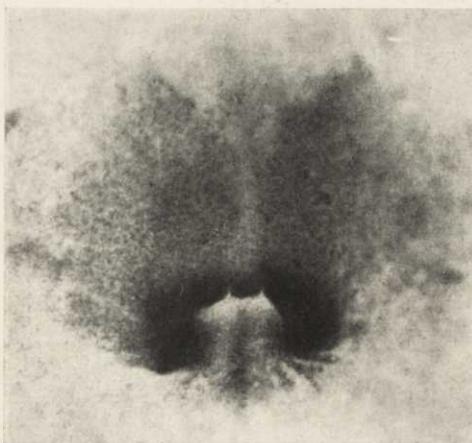
60.



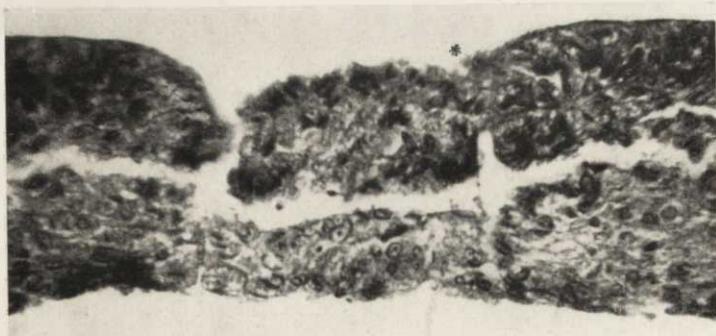
61.



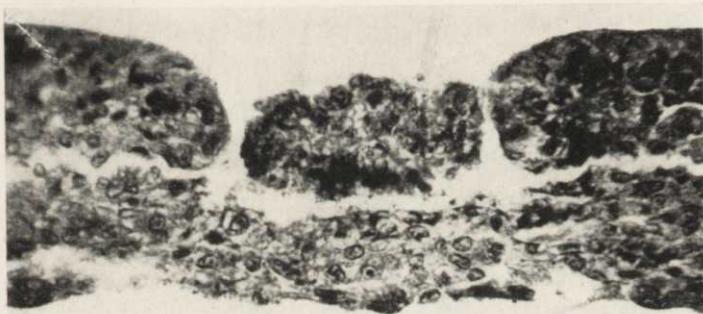
62.



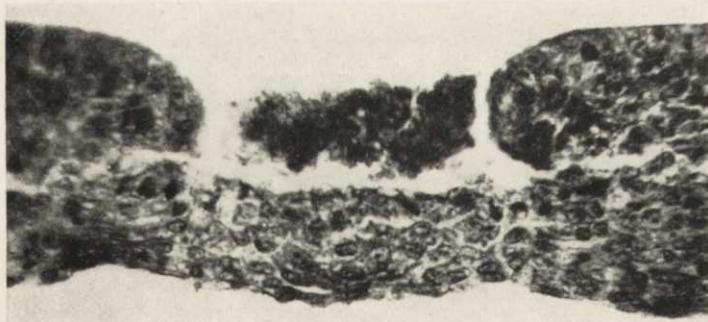
63.



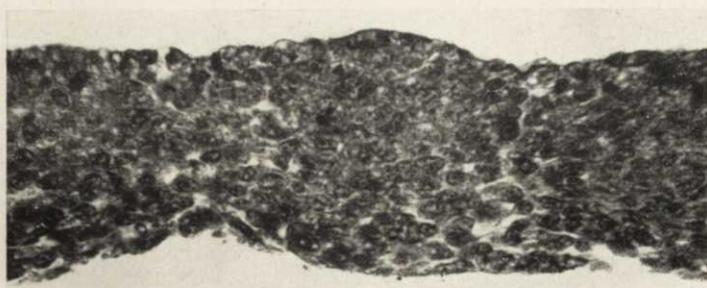
65.

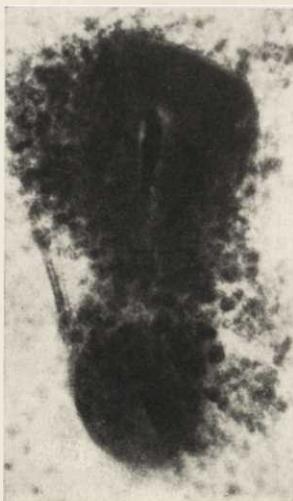


66.



67.

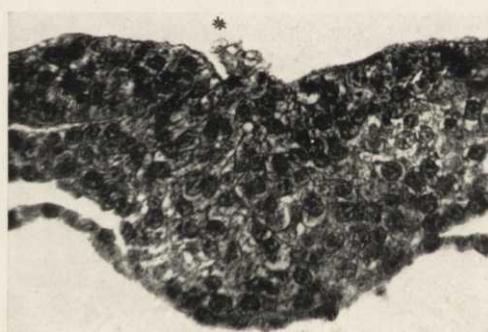




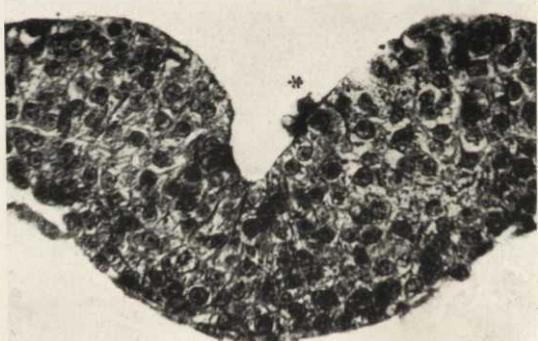
69.



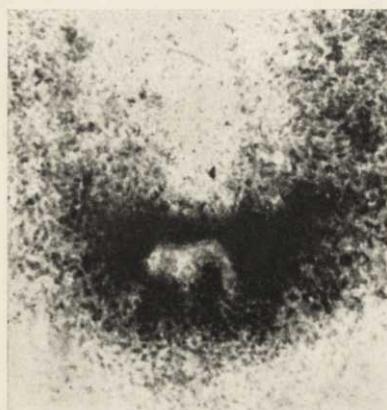
70.



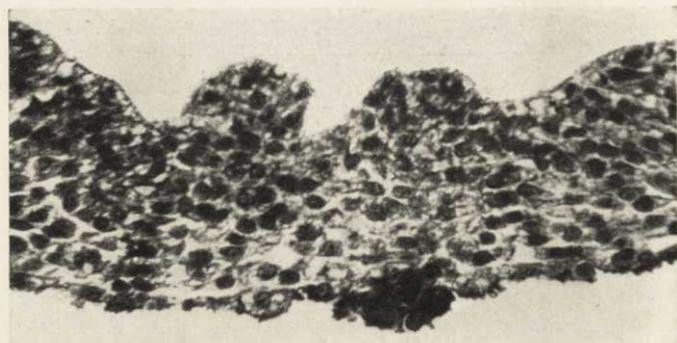
71.



72.



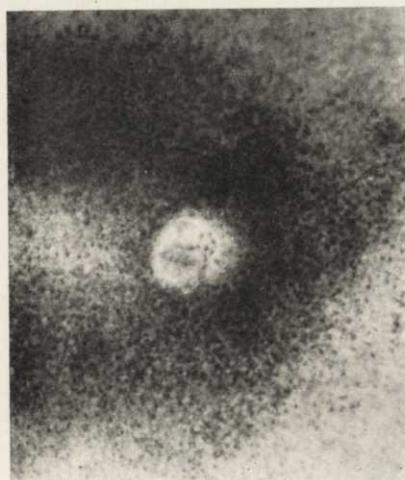
73.



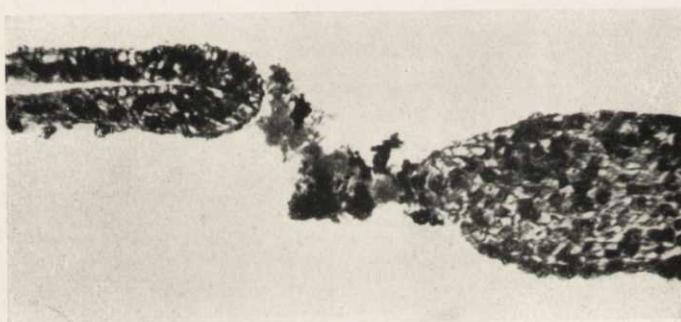
74.



75.



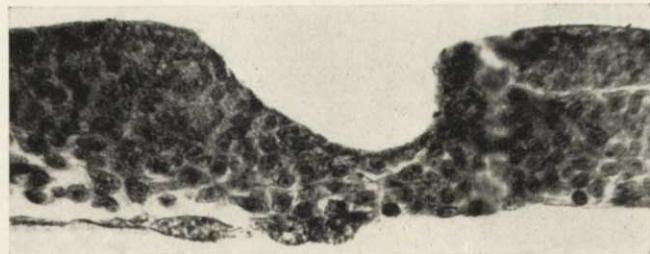
76.



77.



78.



79.

„Filament épiaxial“ et „bouchon métastomal“ dans le développement des Amniotes.

Essai d'embryogénie comparée.

INTRODUCTION.

Dans la littérature traitant l'embryogénie des Vertébrés — malgré qu'elle ait été depuis si longtemps l'objet de recherches si nombreuses, ou bien grâce à cela même, — nous rencontrons presque à chaque pas des séries de problèmes, soulevés dans les temps divers et par divers auteurs, et traités parfois d'une façon superficielle, même trop superficielle — vu leur valeur théorique réelle ou présumée. Je serais porté à expliquer cela par un amoncellement excessif de matériaux et de problèmes, aussi bien généraux que plus restreints — dans ce domaine si vaste et si riche de Morphologie. Chacun des auteurs se dirigeait ici vers un certain cercle, parfois assez borné — de questions qu'il tâchait d'élucider, tandis que les problèmes avoisinants restaient sans être étudiés ou bien on les faisait entrer de force dans les cadres d'une telle ou autre théorie en vogue. Ainsi, p. ex. dans la question de l'homologie des processus de gastrulation dans toute l'étendue du type des Vertébrés — les données d'embryogénie se présentent jusqu'à l'heure actuelle sous

l'aspect d'un ensemble assez chaotique où les savants du plus haut mérite — pour ne citer qu'O. Hertwig — n'ont pas trouvé jusqu'ici d'issue rationnelle.

Une des formations apparaissant ou fréquemment ou fortuitement dans les limites du foyer „gastruléen“ de plusieurs classes de Vertébrés — et dont l'appréciation exacte paraissait être hérisée de difficultés nombreuses et fut la cause des malentendus divers, quoiqu'il s'agissait d'un phénomène assez simple au fond — est le „bouchon endodermique“ des embryons de Reptiles et le „filament épiaxial“ ou „globules épiaxiaux“ chez les embryons d'Oiseaux — formations qu'on a essayé bien des fois de comparer avec le „bouchon de Rusconi“ d'Amphibiens. Comme on le sait, c'est surtout dans les embryons d'Amphibiens Anoures, vers la phase finale de gastrulation, quand une grande partie du „champ vitellin“ („Dotterfeld“ des auteurs) se retire à l'intérieur du germe — qu'une partie des cellules du pôle végétatif fait saillie pendant un certain temps à l'extérieur, à travers le blastopore. Cette formation de durée transitoire fut remarquée pour la première fois par Rusconi¹⁾ en 1826 (1) dans les embryons de Grenouille, mais ensuite on l'a constaté maintes fois et chez les autres Amphibiens. Ainsi, parmi les Urodèles, chez lesquels le „bouchon de Rusconi“ est un peu moins prononcé, O. Hertwig (2) l'a représenté chez *Triton*, et Brachet (3) chez l'Axolotl. Chez les autres Amphibiens, et notamment chez les Gymnophiones, cette formation a été décrite par Brauer (4): ici elle revêt une forme bien spéciale, rappelant réellement le „bouchon“ chez les embryons d'Amniotes, dont nous allons nous occuper dans ce travail. Un „bouchon vitellin“ très fortement prononcé était aussi décrit par Salensky (5) dans les embryons en gastrulation du Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Rien d'étonnant que lorsqu'on a rencontré chez les Amniotes,

¹⁾ L'index de la littérature citée — aux pages 156—159 du texte polonais.

dans une région dite gastruléenne—un amas de cellules, appartenant en apparence à la couche endodermique — on tâchait de le comparer avec le „bouchon de Rusconi“ d'Amphibiens, ce qui ne correspond nullement, à mon avis au moins, aux relations morphologiques possibles à établir ici, et ce qui a besoin d'une revision critique plus détaillée. Le but de ce travail est justement de comparer les données de littérature — avec la série de faits nouveaux concernant les formations en question, que j'ai pu rassembler dans mon matériel.

La formation soi-disant homologue avec le „bouchon de Rusconi“ a été observée même avant que celui-ci ait été découvert—dans l'embryogénie d'Amniotes et surtout dans celle d'Oiseaux. Bien avant les travaux de Rusconi, les fondateurs classiques d'Embryologie, comme Pander, Reichert et v. Baer, ont porté leur attention sur une formation particulière, apparaissant parfois (quoique pas fréquemment) dans le développement des embryons d'Oiseaux. L'aspect singulier de cette formation pouvait bien donner beaucoup à supposer dans cette époque-là, où commençaient à s'établir les conceptions fondamentales dans le domaine de la morphogénie des Vertébrés. Ces auteurs ont remarqué dans la gouttière primitive des embryons du Poulet — suivant le trajet de la dépression médiane longitudinale de cette gouttière — une formation filiforme, dont la véritable signification leur échappait, mais à laquelle ils ont attribué, à tort évidemment, — un rôle important dans l'organogénèse ultérieure du germe.

Il est assez difficile de se rendre compte, en étudiant le texte du travail de Pander (6, page 9), si cet embryogéniste prenait pour „das Rudiment des Rüchenmarks“ — une formation correspondant réellement au „filament épiaxial“ renfermé au fond de la gouttière primitive. Par contre, il est hors de doute que c'est bien avec cette formation qu'avait à faire K. E. v. Baer—lequel lui attribuait la signification d'une ébauche... de la corde

dorsale. V. Baer nous en donne la description suivante: „Die Rückensaita besteht ursprünglich aus einer einfachen Reihe dunkler Kugelchen, die nach dem vorderen Ende mehr zusammen gedrängt, am hinteren Ende mehr vereinzelt sind. Man erkennt ihn in seiner ersten Bildung wegen seiner Dünne nur, wenn das Wasser, in welchem man den Keim untersucht, sehr rein von Dotterkugelchen ist“. (7, page 14).

Plus tard Reichert (8) a observé une formation de cette catégorie dans un embryon du Poulet, incubé pendant 12 heures à peine, et l'appelle, en suivant v. Baer — la „corde dorsale“.

C'est Dursy (9) qui a présenté la description la plus minutieuse de cette soi-disant ébauche de la corde dorsale et l'a nommée l'„Achsenfaden“ — en démontrant d'indépendance (bien que relative, d'après son opinion) de cette formation — de la vraie corde dorsale. Dursy a consacré au „filament axial“ un chapitre spécial de son travail, et ses formes diverses ont trouvé leur illustration sur les dessins nombreux et soignés de cet auteur. Vu que le mémoire de Dursy n'est que très peu connu — et que les données qu'il renferme donnent une caractéristique assez précise de l'aspect du „filament“ — je me permets de citer ici quelques passages les plus importants du chapitre cité (l. cit. pages 35—37).

„Früher oder später markirt sich in dem durchsichtigen Boden der Rinne des Primitivstreifs ein äusserst dünner Faden, welcher bei durchfallendem Licht durch seine Dunkelheit, bei auffallendem durch seine blendende Weisse auffallend hervorsticht. Er besteht aus einer einzigen mitunter stellenweise unterbrochenen Reihe dunkler feinkörniger Kugelchen, erstreckt sich durch die ganze Länge der Rinne, deren Enden jedoch er anfangs nicht völlig erreicht, und es bildet sein vorderes, mitunter auch sein hinteres Ende häufig eine feine ründliche Anschwellung (Fig. 7). In seinem Verlaufe hält er nicht immer die gerade Richtung bei, indem er nicht selten nach der einen oder

andern Seite in flachen Bogen ausweicht und dabei eine Strecke weit von den Seitentheilen des Primitivstreifs überdeckt werden kann. Das hintere Ende erscheint mitunter fein geschlängelt oder selbst korkzieherförmig aufgewunden (Taf. II, Fig. 2)¹⁾. Einmal begegnete es mir, dass dieser Faden an einer auf der Bauchseite und unter Wasser liegenden Keimscheibe mit seiner hinteren Hälfte aus der Rinne sich erhob und frei im Wasser flottirte. Niemals könnte ich an ihm eine besondere ihn umgebende Scheide wahrnehmen, seine Umgebung ist lediglich der helle boden der Rinne, welchen Baer für dessen Scheide gehalten und als solche auch abgebildet hat. Niemals konnte ich an Querschnitten auch nur eine Spur dieses Fadens darstellen, woran wohl seine überall sich gleich bleibende Feinheit schuld ist. So bleibt er und mit der später eintretenden Verkümmерung des Primitivstreifs giebt auch er sein Dasein auf. Bisweilen geschieht es, dass dieser Faden erst nach Zusatz von Essigsäure unter den Augen des Beobachters allmählig sichtbar wird. Mit diesem Mittel gelingt es ausnahmsweise auch am einfachen noch ohne Rinne bestehenden Primitivstreif in dessen Achse den Faden hervorzurufen. Nur ganz selten erkannte ich auch ohne Anwendung von Essigsäure einen Faden in dem noch ungeteilten Primitivstreif, welcher als eine stelenweise unterbrochene einfache Reihe gesonderter Kugelchen sich charakterisirte. Auch Baer beobachtete den Faden schon in dieser frühen Zeit.

Baer nannte diesen Faden „Chorda dorsalis, Wirbelsaite“, welche Bezeichnung nicht auch ihn passt. Sein oberes Ende erreicht mit der Zeit das obere Ende des Primitivstreifs,

¹⁾ Sur le dessin dont Dursy fait ici mention nous voyons un „filament épiaxial“ très fortement prononcé suivant la gouttière primitive d'un embryon pourvu de 4 paires de protosomites (22 heures d'incubation) — dans la lumière réfléchie. Ce filament, surtout dans sa région postérieure, se tortille en tire-bouchon, malgré que les parois de la gouttière primitive soient ici bien égales et ne présentent aucunes inflexions qui pourraient correspondre aux torsions du filament.

dringt in dasselbe sowie in die vor dem Primitivstreif sich später ausbildende eigentliche Wirbelsaite ein, deren fadenförmige Achse darstellend.¹⁾ (Taf. I, Fig. 8). Zur Unterscheidung von der eigentlichen Wirbelsaite will ich ihn Achsenfaden des Primitivstreifs nennen, der gleichsam einer Vorläufer der Wirbelsaite darstellt. Génauere Angaben über seine Lage an oder in dem Boden der Rinne kann ich bis jetzt nicht geben, da mir seine Darstellung an Querschnitten noch nicht gelang“.

Puis Dursy constate que „Baer hat diesen Faden zuerst gesehen, obgleich er diese Entdeckung seinen Vorgängern überlassen will“. La description de Baer..... „stimmt genau zu meinen Achsenfaden des Primitivstreifs. Was jedoch Baer über die weitern Veränderungen desselben schon in dem folgenden Satze der angeführten Seite seines Werkes mittheilt, ist falsch und beruht auf einer Verwechslung dieses Achsenfadens mit der eigentlichen Chorda, welcher Irrthum sich bis auf den heutigen Tag erhalten hat. Es nimmt nämlich dieser Faden, um welchen keine Wirbelkörper sich herum bilden, an Dicke nicht mehr zu. Wenn Baer fortfährt, dass er die Gestalt einer Nadel annehme mit zwar zartem aber viel dickern Knöpfen und sich unter allmählicher Dickenzunahme mit dem Embryo krümme, so passen alle diese Angaben nicht auf den Achsenfaden des Primitivstreifs, sondern auf die eigentliche Chorda“.

Nous voyons donc que Dursy, tout en décrivant d'une façon très précise et minutieuse l'aspect *in toto* du „filament épiaxial“ — sur les préparations non colorées — ne nous donne aucune indication sur sa structure, et, malgré tout, continue à considérer cette formation comme un „précurseur“ de la corde dorsale...

¹⁾ Sur le dessin auquel se rapporte la description de Dursy — nous voyons un embryon de 18—20 heures d'incubation, à une paire de protosomites faiblement prononcés. Le „filament épiaxial“ se propage ici non seulement suivant tout le trajet de la gouttière primitive, mais aussi longe le milieu des bourrelets nerveux — jusqu'aux ébauches de l'intestin céphalique.

Après Dursy—Gasser a consacré beaucoup d'attention à des formations ayant rapport avec le „filament épiaxial“ — dans sa monographie traitant la ligne primitive chez les Oiseaux, publiée en 1879 (10), où il aboutit à des conclusions assez originales. Il considère les éléments de ce „filament“ comme „Ansammlung geformter Dotterbestandtheile in der Primitivrinne“ (l. cit., page 8), tout en indiquant leur... connexion avec l'ectoderme, à travers lequel ces éléments auraient pénétré) page 15)...

Gasser décrit avec la précision minutieuse (ibidem, pages 38—40) un cas des relations anormales survenant dans les formations qui nous intéressent — chez un embryon du Poulet aux douze paires de protosomites, dont les coupes sont représentées sur la Planche X de son travail (fig. 4—7). Nous voyons ici une gouttière nerveuse prête à se fermer en un tube; du fond de cette gouttière s'élève une agglomération d'éléments anormaux qui à un certain niveau (p. ex. sur la fig. 5) remplit presque toute la lumière de la gouttière. Gasser désigne ces éléments comme „Dotterkugeln“. Ils pénètrent à travers le fond de la gouttière pathologiquement dégénérée, — jusqu'à la corde dorsale — un fait auquel l'auteur attache une importance particulière. Ainsi il se forme.... „eine freie Communication zwischen Medullarrohr... wenn sich der Dotterpfropf zurückzieht; es resultirt dann dieselbe Erscheinung wie bei den Gänseembryonen. In einzelnen Fällen kann bei Batrachiern auch der Dotterpfropf abgestossen werden und dadurch in den Rückenmarkskanal gelangen und es ergibt sich dann ein ähnliches Verhalten, wie bei den Hühnerembryo Tafel X, Fig. 4—7, bei dem eine grössere Menge Dotterkugeln die Spalte offen hält, die aus der Primitivrinne durch den Boden des Medullarrohres in die Chordaanlage hineingeht, allerdings ohne bis zum Entoderm zu reichen. Aehnlich sind die Verhältnisse bei Haien, bei denen eine Communication zwischen Darmkanal und Medullar-

rohr sich findet, am dem Hinterende des letzteren, durch die Chordaanlage durchgehend". (ibid., page 83).

Comme nous le verrons plus loin, — toute cette synthèse si vaste, construite dans le domaine d'embryogénie comparée — n'était basée que sur un phénomène d'ordre exclusivement pathologique, n'ayant rien de commun avec la formation du canal neurentérique. Quoique Gasser a étudié ces formations sur les coupes séries — il a été induit en erreur, bien facile à comprendre d'ailleurs, par la ressemblance entre l'ectoderme en voie de dégénérescence et les éléments vitellins...

La question du „fil“ spécifique de la gouttière primitive fut ensuite soulevée par M. Duvail, qui a constaté (11) que cette formation (qu'il a justement nommé le „filament épiaxial“) se compose de petits corpuscules sphériques („globules épiaxiaux“) auxquels il attribuait l'origine endodermique (?!). Leur présence aurait témoigné de la séparation originale de deux bords de la gouttière primitive, comme des lèvres du blastopore — et de leur concrescence secondaire. Les dessins de Duvail, reproduits ensuite dans son „Atlas“ bien connu (12) — auraient illustré la saillie du soi-disant „parablaste“ au-dessus de la surface du blastoderme suivant le trajet de la ligne primitive, et ceci se rapporte notamment à la fig. 44 (Pl. III) de l'Atlas. Le „filament épiaxial“ d'après cette théorie aurait présenté un homologue du „bouchon de Rusconi“ des embryons d'Amphibiens...

Comme on le sait, les vues de M. Duvail sur les phénomènes de gastrulation chez les Oiseaux ont subi depuis une revision radicale. Nous savons à présent que la cavité sous-germinale d'embryons d'Oiseaux ne communique point avec la surface du blastoderme dans sa région postérieure, et qu'elle ne présente aucunement l'homologue de la cavité gastruléenne. De même et la formation de la gouttière primitive par la voie d'une concrescence secondaire des bourrelets longitudinaux primitivement indépendants l'un de l'autre — s'est démontrée il-

lusoire. Au cours de vingt ans derniers commence à s'affermir l'opinion que la ligne et la gouttière primitives se forment *in situ*, comme une ébauche originai rement unique et dûe surtout, sinon exclusivement, au matériel purement ectodermique¹⁾. C'est probablement grâce à cela qu'on a cessé de parler du „filament épiaxial“, jusqu'à ce qu'O. Hertwig ait mentionné cette formation de façon suivante:

„Als eine nebensächliche Bildung sei noch erwähnt, dass sich in der Primitivrinne zuweilen reihenförmig hintereinander angeordnete Dotterkügelchen vorfinden. Sie bilden eine Art von Faden, der schon v. Baer gesehen und für die Chorda gehalten hat. Dursy hat diese irrtümliche Deutung aufklären, den Namen Achsenfaden der Primitivstreifens (filament épiaxial, Duval) eingeführt und von ihm erwähnt, dass er bei durchfallendem Licht durch seine Dunkelheit, bei auffallendem durch eine blendende Weisse hervorstechen.“. (13, page 866).

Ainsi donc, une formation qui a été autrefois considérée par v. Baer comme l'ébauche de la corde dorsale — a enfin abouti à être définie comme „une nebensächliche Bildung“.... Toutefois, il me semble que dans les malentendus historiques de ce genre — il faudrait d'abord chercher une base réelle, véritable de tels malentendus, car même les conclusions erronées d'anciens observateurs devaient s'appuyer sur quelques faits d'ordre objectif. Ainsi p. ex. l'opinion de v. Baer que la gouttière nerveuse aurait été le prolongement immédiat du silion de la gouttière primitive — s'appuyait sans aucun doute, à mon avis au moins, sur l'analyse accidentelle de tels variations individuelles dans le développement du Poulet — où la gouttière médullaire est pourvue de bords latéraux excessivement rapprochés vers la ligne médiane et aboutissant dans sa

¹⁾ C'est à dessin que je laisse ici de côté les observations bien intéressantes mais pas encore suffisamment contrôlées—de Patterson sur la gastrulation des embryons de la Colombe. A mon avis, il s'impose une revision bien minutieuse de ce travail et de ses méthodes.

région postérieure immédiatement au noeud de Hensen. De telles variations, quoique assez rares, se rencontrent tout de même dans les embryons de diverses espèces d'Oiseaux, ce que j'avais l'occasion de constater dans plusieurs cas. Quant au „filament épiaxial“ — ici la question se présente un peu autrement: cette formation, également assez rare dans les embryons d'Oiseaux (*vide infra*) n'est pas toutefois une forme spéciale de variation individuelle, mais plutôt — comme nous essayerons de le démontrer au cours de ce travail — elle est l'expression de processus spécifiques survenant parfois dans le fond de la gouttière primitive, et même, beaucoup plus rarement — dans celui de la gouttière nerveuse. Ces processus accusent à un degré assez accentué le caractère pathologique, souligné par la dégénérescence et la décomposition inévitable de leurs produits. A mon avis, et j'espère pouvoir le démontrer, les formations désignées par le terme du „filament épiaxial“ résultent du même procès qui donne naissance aux „boutons“ de l'ectoderme, voués à la dissolution, que Stefanow (14) a décrit récemment dans la gouttière primitive et dans les ébauches du tube nerveux. Je reviens aussi dans ce travail à ces „boutons“, dont j'ai trouvé de nombreux exemples dans mon matériel (et cela dans les embryons incubés dans les conditions tout à fait normales) — pour compléter les données assez éparses de Stefanow.

D'autre part — il existe une formation qui devrait être considérée comme parfaitement homologue avec le „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux, et qui apparaît comme un phénomène constant, c. à d. „normal“, dans l'embryogénie de Reptiles, où elle atteint parfois les dimensions très considérables en forme du „bouchon métastomal“ ou „bouchon endodermique“ (??). On considère généralement cette formation, déjà sans aucune restriction, comme parfaitement homologue avec le „bouchon de Rusconi“ des embryons d'Amphibiens. Ainsi nous

devons étudier ensemble ces deux formations, c. à d. le „filament épiaxial“ et le „bouchon métastomal“ — et, vu le développement historique du problème même, aussi bien que le caractère pathologique plus prononcé du „filament épiaxial“ — nous allons lui consacrer la première partie de ce mémoire, puis, dans la seconde, nous nous adresserons à l'analyse de la structure et de la signification morphologique du „bouchon métastomal“ des Reptiles. Enfin, nous pourrons comparer nos résultats avec les données concernant la structure de quelques formations semblables survenant dans l'embryogénie de Mammifères, et ainsi étendre nos recherches dans cette question particulière — sur tout le groupe d'Amniotes, où apparaît cette formation sous l'aspect assez varié.

I. Le „filament épiaxial“ des embryons d’Oiseaux, et ses modifications.

Dans mon matériel se rapportant à l’embryogénie de diverses espèces d’Oiseaux et surtout à celle de la Poule, matériel qui compte 15000 préparations environ — je n’ai rencontré qu’assez rarement le „filament épiaxial“ dans sa forme typique. Malgré cela, depuis le commencement de mes études dans ce domaine c. à d. depuis vingt ans, je prêtai une attention spéciale à cette formation, car j’avais alors en vue d’étudier les phases initiales d’embryogénie d’Oiseaux avec le but spécial — de contrôler les opinions bien connues de Duval, qu’on traitait encore bien sérieusement dans le temps où je commençais mes recherches. Je n’ai pu recueillir, tout de même, que très peu d’embryons dans le stade de la gouttière primitive et ceux qui le suivent immédiatement, et où cette gouttière se conserve encore — chez lesquels le „filament épiaxial“ apparaît d’une façon nette et indubitable.

Là où cette formation se dessine avec précision — je ne l’ai jamais rencontrée sous l’aspect d’un „filament“ proprement dit, se détachant du blastoderme et flottant dans le liquide fixateur. Il est absolument hors de doute que les observations de Dursy étaient tout à fait précises à cet égard, mais dans le liquide que j’employais (l’acide nitrique à 3%, d’après la méthode de Mi-

trophanow que j'applique constamment à la fixation des blastodermes d'Oiseaux) — le „filament épiaxial“, fixé d'un coup, adhérant toujours et très fortement au fond de la gouttière primitive en ne s'en détachant jamais. Il est bien probable que les choses se passeraient autrement dans l'eau, dans laquelle Dursy a observé ses embryons. Je n'ai jamais vu également que cette formation ait l'aspect d'un filament homogène et continu, en se tortillant en tire-bouchon indépendamment du trajet des bords de la gouttière primitive, comme nous le présente Dursy sur son dessin (l. cit. Pl. II, fig. 2).

D'autre part les tableaux que j'ai constaté sur les préparations fixées — confirment bien les observations de Dursy et celles de Duval en ce qui concerne la structure granuleuse du „filament“. Déjà à l'observation *in toto*, avant la coloration du germe, nous voyons ici des amas de granulations de taille différente, le plus souvent disposés irrégulièrement sur le trajet de la gouttière primitive et se tassant en agglomérations plus fortes là où cette gouttière s'élargit par endroits. Ces amas paraissent beaucoup plus blancs que le reste du blastoderme — dans la lumière réfléchie, et plus foncés — dans la lumière transmise. Leurs agglomérations plus considérables présentent, à mon avis, une forme de transition entre le „filament“ proprement dit, et les „boutons“ ou „noeuds“ décrits par Stefanow.

Comme je l'ai déjà mentionné — le „filament épiaxial“ n'apparaît pas souvent dans sa forme typique. On peut constater sa présence déjà pendant la fixation de l'embryon, quand le blastoderme n'est pas encore séparé de la masse du jaune dont la membrane vitelline reste intacte. Je souligne exprès cette dernière circonstance, car il est parfois possible qu'il apparaisse ici un „artefactum“ spécial, imitant jusqu'à s'y méprendre l'aspect du vrai „filament“. C'est que — quand, contrairement aux règles obligatoires pendant la fixation des embryons d'Oiseaux — on sé-

pare le blastoderme de la masse du jaune avant que la fixation soit achevée et on détache avant le temps la membrane vitelline de la surface du germe — les granulations vitellines qui forcément se mêlent alors au liquide fixateur et y flottent — peuvent bien se déposer sur le blastoderme, en s'accumulant, naturellement, dans ses excavations c. à d. dans le creux de la gouttière primitive et du sillon nerveux non fermé. De tels grains vitellins, disposés ainsi d'une façon toute artificielle, peuvent imiter — à l'observation *in toto* — le „filament épiaxial“, et ce n'est que l'examen très minutieux des coupes séries qui puisse dévoiler ici la source de l'erreur. Il ne me semble pas impossible que p. ex. dans quelques cas décrits par Duval — là surtout où il constate le caractère purement „vitellin“ de ses „globules épiaxiaux“ — on ait pris de tels amas artificiels de jaune pour les éléments du vrai „filament épiaxial“. Afin de se pré-munir contre de pareils tableaux artificiels il est à recommander de ne pas enlever la membrane vitelline de la surface supérieure du blastoderme avant de transporter celui-ci dans l'alcool de 30°, et en conservant les précautions indispensables, c. à d. après que de la partie inférieure du germe se sont déjà détachés les amas d'éléments vitellins, liés lâchement avec celui-ci. Il faut aussi se souvenir de ce fait qu'au premier coup d'oeil la structure histologique d'un „filament“ véritable rappelle très exactement — même sur les coupes — celle de granulations vitellines, quoique, en réalité, elle n'a justement rien de commun avec celles-ci (à comparer le travail cité de Gasser)

Vu que la structure des composants d'un vrai „filament épiaxial“ ne montre aucunes variations individuelles importantes — et que son aspect *in toto* n'est soumis non plus à des différences plus au moins sensibles — je me bornerai ici à la description de quelques cas le plus typiques de cette formation.

Un de ces cas, et très intéressant, est représenté *in toto* sur nos microphotographies 1 et 2 de la Planche I. Nous voyons ici un „filament épiaxial“ bien caractéristique, étalé suivant le trajet de la gouttière primitive. Ce filament s’élargit d’une façon typique dans l’élargissement correspondant de la gouttière (plus près de la région caudale de celle-ci). A part cela, les formations correspondant au „filament“ apparaissent ici et dans le sillon médullaire, grâce à quoi cet embryon acquiert une valeur toute spéciale.

L’embryon en question, provenant d’un oeuf de Poule incubé pendant 36 heures environ, était situé au milieu d’une aire transparente dont les dimensions étaient de 4 mm. 65 et 2 mm. 85; dans l’aire vasculaire qui commençait à se former autour de lui—on pouvait distinguer les îlots sanguins assez distincts; quelques-uns de ces îlots pénétraient même, vers le côté droit — dans les limites de *l’area pellucida*. Le corps de l’embryon, long de 4 mm. 15, était tout à fait normal; seule la longueur inusitée de sa gouttière primitive était frappante. Nous voyons ici: quatre paires de protosomites, l’ébauche de l’intestin céphalique longue de 0 mm. 15, une gouttière nerveuse aux bords rapprochés dans sa région antérieure et puis plus étalée en arrière, et, enfin, la gouttière primitive longue de 2 mm. 1. Le bout caudal de cette gouttière s’infléchit à droite, en partant d’un élargissement localisé, situé à 0 mm. 75 de la fin de la gouttière. Dans cet endroit la largeur de la gouttière était de 0 mm. 24, et c’est ici justement que nous trouvons l’amas le plus considérable d’éléments représentant le „filament épiaxial“.

Cette formation s’est prononcée ici suivant toute l’étendue de la gouttière primitive, en partant du noeud de Hensen. Dans la gouttière nerveuse également — on voit des formations du même caractère, bien distinctes à l’observation *in toto* suivant toute l’étendue où les bords de cette gouttière restent plus étalés. Elles se disposent strictement au-dessus de la corde dorsale, en suivant d’une façon exacte le trajet de celle-ci.

Ce filament, examiné *in toto* après la coloration, montre une structure finement granuleuse, au caractère de détritus se colorant par l'hématoxyline de Boehmer plus intensivement que les tissus environnants, p. ex. que celui de la gouttière primitive ou les parois de la gouttière nerveuse. Par places ces granulations, dont le diamètre varie de 1 μ 5 à 18 μ , s'accumulent en des formations filiformes, disposées longitudinalement. Celles-ci laissent bien à supposer qu'après s'être éventuellement détachées (comme dans l'observation précitée de Dursy) du fond de la gouttière — elles pourraient conserver la forme et la consistance d'un „filament“ indépendant, sauf les solutions possibles de continuité suivant leur trajet. Parfois, surtout dans les endroits où les amas de ces formations deviennent plus considérables, les éléments granuleux du „filament“ se disposent de façon à laisser entre eux de vacuoles plus claires. Moins souvent parmi ces corpuscules granuleux apparaissent les formations encore plus fortement colorées, assez transparentes, aux contours irréguliers, comme représentant le stade définitif de la décomposition des cellules en dégénérescence.

Sur la série de coupes transversales (microtome de Minot, épaisseur de $1/150$ mm.) nous avons constaté que les éléments du „filament épiaxial“ se trouvaient ici dans un état de désagrégation très avancée, ce qui dépendait, probablement, du stade assez tardif de l'embryon même. Ainsi nous voyons ici des amas de granulations très fortement colorées, de diamètre varié, et parmi celles-ci — éparses ci et là, mais reconnaissables encore, les cellules séparées, plus ou moins arrondies, accusant tout de même leur caractère primitif — indubitablement ectodermique. À part cela — l'aspect du détritus granuleux ne nous rappelle aucunement de vraies granulations vitellines, même le plus modifiées — mais il nous montre bien le caractère typique des produits de la décomposition des éléments de l'origine ectodermique, pareils à ceux que j'ai eu l'occasion d'observer p. ex.

dans les cellules en dégénérescence du système nerveux des embryons du Poulet soumis à l'action des rayons du radium (15)...

Ainsi, nous voyons que la nature réelle et l'origine des composants du „filament épiaxial“ — ne peuvent pas être tout de même établies avec la précision à souhaiter en se basant sur l'examen des embryons fixés au-delà du stade de la ligne primitive, même si ce „filament“ se conservait encore assez nettement. Nous sommes alors forcés de nous adresser aux stades plus précoce de la formation du „filament“ — ou à des cas spéciaux de son apparition, quand il se forme plus tardivement que d'ordinaire, ou s'accentue plus fortement, ou, enfin, continue à conserver plus longtemps sa structure primitive. En général, en jugeant d'après les cas que je possède dans mon matériel — même dans le stade de la gouttière primitive avec un „prolongement céphalique“ à peine esquissé — le „filament épiaxial“ montre déjà les signes de dégénérescence, semblables à ceux qui viennent d'être décrits, de sorte qu'il m'était impossible d'étudier sur un objet suffisamment accessible — les stades plus jeunes de la formation de ce filament, avant qu'il ne subisse pas une décomposition trop accusée. Il ne nous reste alors qu'à rechercher ces stades plus précoce — dans les cas exceptionnels d'un développement exagéré du „filament épiaxial“. De tels cas se rencontrent assez fréquemment — sous la forme des „boutons“ du type décrit par Stefanow (l. cit.) auxquels nous reviendrons encore au cours de ce travail, quoique à part de ces „boutons“ sont bien possibles certains cas du développement inusité du „filament“ où le tableau des „boutons“ n'est pas exactement réalisé mais qui appartiennent néanmoins à la même catégorie évolutive.

Un des cas pareils, où le „filament épiaxial“ spécialement modifié correspond exactement, quant à sa position topographique — au „bouchon métastomal“ des embryons de Reptiles — et des cas le plus typiques — et représenté sur nos micropho-

tographies 3 et 4 de la Planche I. Nous avons ici un embryon du Poulet, incubé pendant 54 heures et atteint d'anomalies multiples, parmi lesquelles et le „filament“ a pris aussi un développement monstrueux, en se prêtant bien heureusement à l'analyse de la génèse et de la structure de cette formation.

L'aire vasculaire de ce germe, pourvue de contours irréguliers et aux dimensions de 5 mm. 1 et 3 mm. 45 — montrait la disposition et la structure d'îlots sanguins assez normales. Vers le côté droit de cette aire nous apercevons un trou, long de 0 mm. 93, et large de 0 mm. 66 — 0 mm. 45. Ce trou présente le résultat d'une dégénérescence „zonale“ (16) du blastoderme. Dans l'aire transparente est situé assez symétriquement le corps de l'embryon, long (la ligne primitive, qui s'est encore conservée, comprise) de 2 mm. 75. L'intestin céphalique est long de 0 mm. 24, la distance entre celui-ci et la région de protosomites est de 1 mm. 2, la région de ceux-ci est longue de 0 mm. 36, et la distance entre les somites postérieurs et le noeud de Hensen — de 0 mm. 09. La longueur totale de la gouttière primitive, mesurée avec sa région antérieure (noeud de Hensen) très fortement modifiée — était de 1 mm. 25. L'ébauche cérébrale de l'embryon est représentée dans sa partie antérieure, suivant un trajet de 0 mm. 45 — par les bourrelets nerveux très rapprochés vers la ligne médiane; ils s'étalent ensuite assez brusquement vers les côtés — en formant, jusqu'au bout postérieur du système nerveux — une plaque platiyneurique. Quoique le procès de platiyneurie ne s'est pas ici prononcé dans sa forme extrême (la largeur de la plaque nerveuse ne dépassant pas 0 mm. 42)—il s'est néanmoins répercuté sur la structure des protosomites: ils sont ici au nombre de quatre paires, dont les trois protosomites du côté droit accusent les signes non équivoques d'un dédoublement „schistopoïétique“ dans le sens transversal.

La région du noeud de Hensen est ici occupée par un

amas gigantesque, sombre et opaque, d'éléments proliférés en surabondance, formant une masse commune aux dimensions de 0 mm. 3 et 0 mm 24 — posée transversalement. Une partie de cette masse s'approfondit du côté gauche dans la direction de la cavité sous-germinale et de l'autre côté — plus en avant, — il s'en étire un prolongement arrondi de 0 mm. 07 de diamètre.

Inmédiatement en arrière de cet amas géant — on voit le commencement de la gouttière primitive, s'élargissant vers les côtés jusqu'à 0 mm. 084, et puis se rétrécissant progressivement vers l'arrière. Dans cette gouttière anormalement élargie de la sorte, gît, comme en forme d'un coin, un autre amas spécial, long de 0 mm. 156, et large de 0 mm. 084 dans sa partie antérieure. Le tissu de ce coin montre une coloration beaucoup plus faible que les bords de la gouttière qui l'entourent; dans la masse plus claire qui le compose on distingue de nombreuses granulations plus fortement colorées.

En arrière de ce „coin“ les bords de la gouttière se rapprochent l'un de l'autre vers la ligne médiane suivant un trajet de 0 mm. 12, et puis ils s'élargissent de nouveau en formant comme un nombril, long de 0 mm. 145 et large de 0 mm. 048. Au-dessous de ce „nombril“ on aperçoit une formation granuleuse aux contours sphériques; plus loin vers l'arrière, et suivant tout le reste de son trajet, la gouttière primitive qui tourne ici légèrement à gauche devient peu profonde. Dans cet endroit sur sa surface apparaissent trois amas en forme des „boutons“, de 0 mm. 06 de diamètre chacun, distancés l'un de l'autre de 0 mm. 1—0 mm. 12. La dernière de ces formations est située sur le bout postérieur même de la gouttière. On voit bien déjà à l'examen *in toto* que ces „boutons“ font saillie au-dessus de la surface dorsale du blastoderme.

Cet embryon fut débité en série de coupes transversales. Leur analyse nous a montré nombre d'anomalies curieuses qui pourraient bien servir à élucider quelques-uns des problèmes que nous venons de soulever ici.

Ainsi — déjà immédiatement en arrière de la région céphalique des ébauches nerveuses (dont le caractère légèrement monstrueux nous laissons ici de côté) — à un niveau où les bords de la gouttière nerveuse sont encore soulevés d'une façon normale vers le haut, c. à d. avant la région des protosomites — nous voyons, en contact immédiat avec cette paroi interne de la gouttière nerveuse — une formation spéciale, rappelant bien en tous points — les „globules épiaxiaux“ de Duval. On a ici (à comparer la microphotographie 5, Pl. I) — un amas cellulaire arrondi, légèrement oval, aux dimensions — sur la coupe — de 42 μ et 34 μ , adhérent d'un bout immédiatement à la paroi de la gouttière. Sur la coupe voisine de celle de notre microphotographie — on aperçoit même une dépression légère dans cette paroi de l'ébauche nerveuse. Malgré que sur la surface interne de cette paroi — dans l'endroit de son contact avec l'amas décrit — il s'accentue déjà une limite nette de cellules de la paroi — la disposition d'éléments au-dessous de cette limite, spécialement rétrécis et tassés, semble témoigner d'un processus singulier qui devait avoir ici lieu il y a peu de temps. Ce processus consisterait en une réparation intense, par la voie d'une prolifération spéciale — d'une région qui est restée après une expulsion de hors, c. à d. vers la lumière de la moelle en formation — d'éléments de l'amas anormal....

Quant à la structure de ce dernier — il a conservé encore l'aspect assez normal de ses noyaux, quoique ceux-ci paraissent considérablement agrandis en comparaison avec les dimensions des noyaux de l'ébauche nerveuse. Le protoplasma de ces cellules est plus pâle et renferme de nombreuses granulations, soit colorées fortement, soit incolores. Les premières de ces granulations rappellent parfaitement ces granules intensivement colorés dont était composé presque exclusivement le „filament épiaxial“ dans l'embryon précédemment décrit.

Ainsi donc, la formation „en bouton“ dans la gouttière nerveuse de notre embryon possède la même structure que les

„boutons“, de la moelle décrits par Stefanow (13, pages 7—10, fig. 1—4). Il n'existe ici qu'une seule différence — à savoir: cet auteur avait à faire avec les boutons ectodermiques apparaissant exclusivement dans une région avoisinant immédiatement avec le téloblaste des embryons. Cette circonstance a attiré l'attention du Prof. P. I. Mitrophanow qui a mis une note dans la travail de Stefanow (l. cit. page 13), où il émet la supposition que de tels „boutons“ se forment d'abord dans la gouttière primitive et puis, grâce à „l'absorption, à un certain degré, de cette gouttière par le sillon nerveux“ — se trouvent secondairement dans les limites de ce dernier. Or, le fait de la présence d'une formation identique dans une région de l'embryon située bien en avant des protosomites — constitue une preuve évidente que de telles formations prennent leur origine *in situ* et dans les limites de l'ébauche nerveuse, et ainsi „les formations homologues apparaissent ici sur le terrain morphologiquement différent“ (Mitrophanow — ibidem).

Comme nous le pourrons, d'ailleurs, prouver plus loin au cours de ce travail — et on le voit, paraît-il, suffisamment établi déjà dans le cas décrit — les formations de cette catégorie ont une origine exclusivement ectodermique. Leur apparition dans le tube nerveux, et surtout dans une région de celui-ci si éloignée du téloblaste dont la signification reste si équivoque jusqu'ici — en présente un document des plus précieux.

A part cela — même dans la région de protosomites, c. à d. où l'ébauche de la moelle revêt ici le caractère de la plaque platiyneurique, — nous trouvons également un amas de cellules éliminées du tissu de cette plaque. Cet amas a déjà perdu la connexion avec le matériel ectodermo-nerveux, s'est séparé définitivement de celui-ci, et montre des signes encore plus accentués de décomposition que la formation précédemment décrite, qui reste encore unie aux éléments de la moelle. Il est ainsi évident que l'élimination de cet autre complexe anormal, situé

plus en arrière que le premier, a dû s'effectuer de plus bonne heure.

Vers l'arrière du niveau de protosomites (où — au milieu de la plaque nerveuse — commence à se dessiner une dépression en gouttière, quoique le caractère général de la plaque plastyneurique est ici accentué aussi et par les relations bien typiques de ses bords avec l'ectoderme extraneural) — commence la région la plus modifiée anormalement de l'embryon, et surtout le „noeud“ géant que nous avons mentionné. Avant tout apparaît ici sur la série de coupes — l'amas en forme d'un bouton que nous avons vu à l'examen *in toto*, et qui est composé d'éléments fortement avancés en dégénérescence, avec des noyaux en caryoréxie. De la surface de cetamas — commencent à se détacher les cellules séparées, sensiblement modifiées, qui fournissent ainsi un tableau rappelant l'émigration des éléments de la surface du corps que j'ai décrite chez les larves de Mollusques *Philine* et *Pholas*, soumises à l'action des rayons du radium.

Quelques coupes plus en arrière, cet amas s'unit à l'aide d'un pont formé d'une rangée d'éléments montrant les degrés variés de dégénérescence, jusqu'aux cellules bien normales — avec le bord gauche de la gouttière nerveuse, où il disparaît définitivement.

C'est dans cette région que finit la gouttière nerveuse *sensu stricto*, en passant en un téloblaste très fortement modifié. La corde dorsale différenciée disparaît. Grâce à l'accroissement local très exagéré du matériel ectodermo-mésodermique à ce niveau, qui correspond à la région du noeud de Hensen, — il se forme ici un amas géant de ce matériel, épais de 150 p.. Cet amas passe à l'ectoderme de son côté gauche assez doucement, mais du côté droit forme une saillie sortant au-dessus de l'ectoderme périphérique.

Sur les coupes suivantes dans cette masse uniforme se différencie une région à droite, plus compacte, et la gauche —

plus relâchée. Cette dernière se tasse ensuite de nouveau en une masse de cellules plus serrées — laquelle se sépare de l'amas principal du noeud de Hensen et se dispose en forme d'un complexe irrégulièrement triangulaire au-dessous de la masse ecto-mésodermique principale. La fente qui sépare cet amas accessoire de la masse principale, bien visible sur notre microphotographie 6 (Pl. I) — ne saurait être aucunement prise pour une formation artificielle ce dont témoigne l'aspect de la limite inférieure bien dessinée de la masse principale du noeud. Dans cette fente s'est dispersée une certaine quantité d'éléments arrondis, accusant les signes d'une dégénérescence qui commence.

A 4—5 coupes encore plus en arrière on voit la région de la gouttière nerveuse proprement dite. La dépression en sillon de la surface dorsale de l'embryon devient un peu plus profonde et plus large: les lèvres latérales de la gouttière sont ici éloignées l'une de l'autre de 90 μ , et on voit les inflexions du mésoderme latéral partant de ces lèvres vers le bas et à l'extérieur. Grâce à cela tout le fond de la gouttière ne prend pas part à la formation du mésoderme. C'est pour cela que ce fond ne conserve sa structure normale que sur quelques coupes seulement — et puis il subit totalement une dégénérescence spéciale. Ce tableau nous représente notre microphotographie 7: nous voyons ici les lèvres de la gouttière primitive, éloignées l'une de l'autre de 80 μ , et dont les bords internes tombent presque verticalement vers le plan ventral: là elles ne sont unies entre elles que seulement par un pont très mince, composé de cellules encore non entraînées en dégénérescence. Au-dessus de ce pont, et en remplissant l'espace entre les lèvres de la gouttière,— se trouve un amas très caractéristique d'éléments en voie de dégénérescence: c'est bien cet amas qui à l'observation *in toto* présentait le bout antérieur du „coin“ renfermé dans l'élargissement de la gouttière primitive. Sur la coupe il prend la forme d'une agglomération large de 70 μ et haute de 54 μ , au sein

de laquelle on aperçoit disséminés par places — les noyaux, encore bien distincts quoique faiblement colorés, de 10 μ environ de diamètre. Mais la masse fondamentale de cette agglomération est composée de corps sphériques, au diamètre jusqu'à 14 μ , ou parfois même plus, remplis de granulations et présentant les cellules dégénérées.

La masse inférieure, d'origine ecto-mésodermique, dont nous avons parlé plus haut, occupe déjà à ce niveau la position strictement médiane — et elle est tout à fait indépendante du fond en décomposition de la gouttière primitive dont elle est encore séparée par le pont mentionné, formé d'éléments intacts du reste de ce fond.

Sur les coupes suivantes, plus en arrière, ce pont disparaît, mais même alors persiste sur un certain trajet l'indépendance réciproque de deux amas: du supérieur, en voie de désagrégation, et de l'inférieur dont quelques éléments seulement commencent à accuser la dégénérescence. Enfin, les cellules pathologiquement modifiées du fond de la gouttière primitive commencent à se mêler avec les éléments situés en haut de l'amas inférieur et également atteints. Cet amas présente ici une masse indifférente, de 60 μ environ de diamètre, placée entre les deux lèvres de la gouttière, desquelles s'étirent à droite et à gauche les traînées distinctes de mésoderme en formation (microphotogr. 8, Pl. II).

La série de coupes que nous venons de décrire nous explique bien précisément l'ensemble du tableau très compliqué qui se présentait ici à l'observation *in toto*: la figure du „coin“ correspond aux éléments dégénérés du fond de la gouttière primitive, et la formation sphérique vue par transparence du bas, dans les limites du second élargissement, plus petit, de cette gouttière — à la région postérieure de la couche mésodermique (ou plutôt ecto-mésodermique) accessoire. Celle-ci pénètre enfin, elle-même, entre les lèvres de la gouttière, en s'élevant en haut;

ses restes représentent sur les coupes situées encore plus en arrière (à comparer microphot. 9, Pl. II) — un „Metastompfropf“ très typique en apparence, qui semble s'élever de l'endoderme vitellin, et qui en réalité ne fait que s'appuyer sur ce feuillet.

Ainsi donc, nous voyons dans ce cas que la figure du „bouchon gastruléen“ peut bien être représentée par deux formations d'origine tout à fait hétérogène: sur notre microphotographie 7 nous avons un „bouchon“ issu comme le produit de la désagrégation du fond de la gouttière primitive, c. à d. de provenance purement ectodermique, tandis que sur la microphot. 9 sa place et son aspect sont pris secondairement par une partie de la masse éliminée, engendrée par une prolifération ecto-mésodermique exagérée, survenue au sein du noeud de Hensen — et qui a pénétré entre les lèvres latérales disjointes de la gouttière primitive. La différence entre les tableaux qui se sont réalisés ici, et la structure typique du canal neur-entérique dans le „prostoma“ de Reptiles consiste surtout en la continuité de la couche de l'endoderme vitellin, laquelle, comme nous le voyons sur toute la série de coupes, conserve ici partout sa structure typique, en entourant du bas la masse inférieure du „noeud“, et puis se rapprochant de concert avec celui-ci — vers le niveau inférieur de la gouttière.

En tout cas, nous avons le droit de constater ici avec toute évidence que les formations que nous avons décrites n'ont absolument rien de commun avec l'endoderme, et que leur origine se réduit toujours — sous une telle forme ou une autre — à la couche ectodermique ou à ses dérivés spécifiques.

En arrière de toute la région examinée, — suivant la partie caudale de la gouttière primitive — la structure de celle-ci devient bien normale, à l'exception toutefois de ses régions postérieures où encore une fois apparaît — quoique sur une étendue assez restreinte — l'élimination d'une masse de cellules indifférentes entre les deux lèvres de la gouttière et au-dessous de celles-ci. Ici apparaissent aussi les formations en „boutons“,

décrivées à l'observation *in toto*. Une de ces dernières a attiré spécialement notre attention, à savoir celle qui était située asymétriquement par rapport à la gouttière (ou, à ce niveau — à la ligne) primitive, et dans son bout distal. Sur les coupes on voit (microphotogr. 10, Pl. II) que la surface dorsale de la gouttière devient ici presque absolument plane, et la masse principale médiane de l'ecto-mésoderme en prolifération se prolonge du côté droit en ectoderme ordinaire, extra-embryonnaire — en accusant progressivement l'épaisseur de 30 μ , 24 μ , 20 μ , 16 μ , jusqu'à 12 μ . D'autre part, du côté gauche cette masse médiane, épaisse de 40 μ — s'amincit brusquement en passant immédiatement en ectoderme périphérique, épais de 9 μ —10 μ seulement. Dans cet endroit l'ectoderme s'abaisse brusquement vers le côté ventral, en formant un pli, profond de 36 μ et large de 60 μ . Au-dessus de ce pli, à une distance de 20 μ de son fond — nous voyons la coupe du „bouton“, aux dimensions de 50 μ et 40 μ environ, et composé d'éléments en état de désagrégation assez avancée. Aussi bien les contours de cette formation, que ses rapports au pli ectodermique sous-jacent — paraissent nous prouver que ce pli s'est formé par la voie d'une élimination localisée d'une partie de l'ectoderme — vers la région dorsale du blastoderme, comme pour former ici instantanément, *in situ*, — une couche ectodermique extra-embryonnaire. Il paraît qu'un surplus bien sensible de matériel ectodermique présentait ici auparavant un obstacle à la formation d'une telle couche dans ses dimensions normales.

* * *

Nos observations que nous venons d'exposer nous permettent de constater que le „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux peut être étudié avec beaucoup plus de succès dans les cas d'une anomalie „en bouton“ de cette formation — que dans sa forme ordinaire, où une plus petite quantité de ma-

tériel ectodermique s'élimine du blastoderme et où celui-ci subit beaucoup plus vite une désagrégation spéciale. Pour compléter les tableaux décrits — je citerai encore quelques cas analogues, dans lesquels le caractère et la génèse de tels „boutons ectodermiques“ s'accentuent encore plus nettement.

Sur notre microphotographie 11 (Pl. II) nous voyons, à un agrandissement de 50 diamètres — la région caudale *in toto* d'un embryon de la Poule, incubé pendant 38 heures et pourvu de quatre paires de protosomites. La longueur totale de cet embryon était de 3 mm., celle de sa gouttière primitive — de 1 mm. Cette gouttière s'élargit brusquement vers le niveau du noeud de Hensen en formant une sorte de sa terminaison antérieure en massue, large de 0 mm. 26. A l'intérieur de cet élargissement nous voyons un espace plus clair, de forme circulaire et de 0 mm. 15 en diamètre. Au centre de cet espace se trouve une agglomération sombre, à l'aspect d'un „bouton“ arrondi, de 0 mm. 13 de diamètre. La surface supérieure de cette formation (bien visible sur notre microphotographie) montrait une structure granuleuse, ce qui correspondait, évidemment, à l'état de désagrégation du matériel cellulaire dont cette agglomération était composée. A part cela, un peu en avant du noeud de Hensen, à une distance de 0 mm. 15 du niveau de ce dernier et de 0 mm. 17 à gauche du trajet de la corde dorsale, on voit dans le bord latéral de la plaque nerveuse — un second „bouton“, un peu plus petit, de 0 mm 1, et dont la surface dorsale accusait l'aspect moins granuleux.

Sur les coupes transversales menées par le niveau du noeud de Hensen on constate que dans la région antérieure du bord de la gouttière primitive — la masse ecto-mésodermique a atteint ici une épaisseur bien considérable (jusqu'à 130 μ) et que la dépression de la gouttière n'était ici prononcée qu'assez faiblement. Immédiatement en arrière de cette région apparaît le tableau représenté sur notre microphotographie 12 (Pl. II). Les lèvres latérales de la gouttière primitive sont ici écartées — à son niveau

supérieur — de 200 μ l'une de l'autre, et entre elles se trouve un amas de cellules fortement modifiées, large vers le haut de 120 μ et plus bas de 100 μ , et haut de 140 μ dont 66 μ fait saillie au-dessus du niveau apparent du fond de la gouttière primitive. Ce fond est ici en réalité situé beaucoup plus bas, car la masse de cellules en dégénérescence pénètre très profondément, de sorte que la couche d'éléments non atteints par le processus pathologique et qui constituent le fond véritable de la gouttière — n'est épaisse que de 18 μ seulement... Dans la partie inférieure de l'amas en nécrose on voit nettement une limite bien accusée — entre cet amas et le tissu intact du fond: cette limite s'est formée, évidemment, sur la surface supérieure de celles restées normales.

Au sein d'une telle masse s'éliminant du fond de la gouttière — nous voyons les éléments pour la plupart déjà profondément altérés et se désagrégant en agglomérations de granules de détritus, de coloration variée. La majorité de ces éléments se colore assez faiblement, grâce à quoi toute cette formation se découpe sur le fond des bords de la gouttière par son teint plus pâle. Les dimensions de ces cellules nécrotiques sont sensiblement agrandies: le diamètre de quelques-unes d'elles atteint jusqu'à 30 μ ! Les éléments plus rapprochés au fond de la gouttière sont pour la plupart moins modifiés, quoique on y voit nettement la solution du rapprochement réciproque normal; par places on voit ici tout de même — la division caryocinétique, bien nette et normale, survenant dans les noyaux de cet amas destiné à la désagrégation si proche!...

L'ensemble de cette masse centrale nous permet facilement — sur quelques coupes surtout — de constater une certaine indépendance entre sa partie supérieure et l'inférieure. Au sein de cette partie supérieure le processus de nécrosation s'est poussé beaucoup plus loin, et aussi entre ces deux parties on voit encore les traces bien nettes d'une limite qui séparait auparavant ces deux couches l'une de l'autre, et qui forme le fond apparent

déjà mentionné de la gouttière. En prenant aussi en considération — une différence assez évidente du degré de désagrégation de la couche éliminée supérieure et de celui de la couche plus profonde, nous pouvons conclure à ce que le processus de la formation de toute cette masse anormale devait s'accomplir en deux phases distinctes et successives. Ainsi, pour commencer, dans la masse ectodermique épaisse vers le noeud de Hensen et très fortement accrue en hauteur — mais probablement aplatie dans sa partie dorsale — s'est produit l'élimination d'une certaine partie de matériel ectodermique et grâce à ce à ce qui n'était pas ici, probablement, trop profonde auparavant. Cette partie, éliminée la première — forme à présent le „bouton“ faisant saillie en haut entre les lèvres latérales de la gouttière. Mais ensuite le processus ne s'est pas borné à l'élimination de ce premier „bouton“: la masse, toujours assez volumineuse, du fond de la gouttière primitive, non atteinte pour le moment par le procès d'élimination et de nécrose — soit sous l'influence du voisinage immédiat — du haut — d'éléments déjà en voie de désagrégation, soit (et ce qui serait, à mon avis, beaucoup plus probable) à cause de cela que l'épaisseur du fond de la gouttière primitive continuait à surpasser encore sensiblement ses dimensions normales — a subi à son tour le même processus de dégénérescence. Il est survenu ici pour la seconde fois une élimination spécifique d'une nouvelle portion d'éléments, situés au-dessous de ceux qui ont été déjà séparés, et les cellules de cette seconde portion, dans le stade que nous avons fixé — ont conservé encore leur structure moins modifiée. Cette seconde portion, inférieure, s'éliminant de la masse ecto-mésodermique proliférée d'une façon exagérée — réduit enfin la profondeur de la gouttière primitive aux dimensions qui correspondent — proportionnellement — à l'accroissement inaccoutumé des lèvres latérales de cette gouttière.

L'ensemble du tableau que nous venons de décrire, et surtout de la partie supérieure de la masse „éliminée“ faisant saillie vers le côté dorsal en forme d'un „bouton“ en champignon— nous permet de supposer qu'une telle élévation de masses pareilles au-dessus de la région qui leurs a donné naissance — n'est qu'un phénomène secondaire, dû pas autant à la prolifération de ses éléments, que plutôt à l'augmentation de leur volume, accompagnant les processus pathologiques de la désagrégation des masses cellulaires „éliminées“.

Comme nous l'avons déjà signalé en décrivant l'aspect *in toto* de notre embryon — vers son côté gauche, en avant du niveau du noeud de Hensen et dans les limites de la région latérale de la plaque nerveuse — on apercevait encore un second „bouton“ aux dimensions plus petites. Notre microphotogr. 13, Pl. II nous présente la structure de cette formation. Au-dessus du pli de l'ectoderme extra-neural qui s'infléchit ici en bas, nous trouvons une agglomération, ovale sur les coupes, mesurant 96 μ et 60 μ — de cellules également distendues et en voie de dégénérescence. Il est à remarquer que cette formation s'est ici trouvée dans une région à laquelle correspond symétriquement du côté droit de l'embryon — une plaque nerveuse largement étalée, épaisse de 44 μ . Par contre — l'épaisseur de l'ectoderme du pli situé *au-dessous* de la masse éliminée n'est que de 16 μ , et ainsi cette couche acquiert ici le caractère de l'ectoderme extra-neural. L'ensemble nous suggère l'idée qu'il devait ici avoir lieu l'élimination d'une partie de l'ectoderme — comme ayant pour but de débarrasser cet endroit d'un surplus inaccoutumé de matériel, et de réduire ainsi la couche ectodermique à son épaisseur normale...

* * *

Dans le dernier cas que nos venons de décrire, grâce à un processus assez insolite d'une élimination à deux reprises du surplus de matériel ectodermique au sein du noeud de Hensen, et à l'agglomération en deux couches superposées comme "en deux étages" des produits de cette élimination: de plus anciens, plus modifiés pathologiquement, et puis plus récents, conservant leur structure moins atteinte — nous avions l'occasion de saisir presque *in flagranti* le moment principal de ce processus, c. à d. l'élimination d'une certaine partie du matériel ectodermique — d'une ébauche trop accrue en épaisseur. Mais, et dans ce cas même, la partie supérieure de la masse isolée a déjà pris la configuration très différente de la normale et il serait assez difficile de déchiffrer — en s'appuyant sur ce tableau — les relations primitives entre cette masse et le fond de la gouttière. Mais nous allons trouver dans un autre embryon dont la description va suivre les relations encore plus primitives — entre la masse ectodermique en voie d'élimination et le matériel qui l'a produit, relations dont l'étude nous fixera désormais définitivement sur la signification de tout ce processus.

C'était aussi un embryon de Poule, incubé à l'étuve pendant 38 heures également, et atteint d'anomalies multiples, bien curieuses. A peu près vers le centre du blastoderme, dont le diamètre était de 16 mm. environ — il y avait ici une aire transparente ovale (à comparer la microphotogr. 14, Pl. II), longue de 4 mm. 2 et large de 2 mm. 25, renfermant le corps d'un embryon anormal dont la longueur était de 3 mm. Ce corps n'était représenté que par une gouttière assez étroite et uniforme, aux bords très rapprochés vers la ligne médiane et sensiblement épaisse — qui se prolongaient suivant tout le trajet de l'embryon, sans montrer aucune différence extérieure saisissable entre la gouttière primitive et la gouttière nerveuse qui semblent passer

ici l'une à l'autre sans aucune délimitation définissable¹⁾. A l'examen *in toto* on pouvait distinguer ici une seule paire de protosomites, peu nettes, situés à une distance de 1 mm. 05 de l'extrémité céphalique de l'embryon; cette région antérieure avait, elle aussi, l'aspect de bourrelets fortement rétrécis, ressemblant tout à fait au reste de la gouttière.

Vers la région caudale de l'embryon les bords de la gouttière étaient encore plus épais que vers l'avant, en formant des plis dont les bordures s'infléchissent vers l'intérieur de la gouttière.

A part cela, dans l'aire opaque — aussi bien dans la partie céphalique que caudale du blastoderme — il y avait ici encore deux plis longitudinaux, présentant aussi *in toto* l'aspect des gouttières géantes. Le pli situé dans la région postérieure de l'aire opaque — semblait même s'unir avec le bout caudal de la gouttière primitive de l'embryon.

En ne nous arrêtant point sur le caractère spécial des anomalies énumérées — nous devons souligner qu'au sein de tout cet embryon s'accomplissaient les processus de la formation des gouttières, très fortement prononcés aussi bien aux niveaux de la gouttière nerveuse en formation qu'à ceux de la gouttière primitive. En même temps — dans l'une et dans l'autre — nous voyons de très nombreux „globules épiaxiaux“, soit déjà tout à fait éliminés, soit en voie de formation, ce qui présente pour nous un intérêt tout spécial.

Ainsi p. ex. dans la partie postérieure de la gouttière primitive — nous voyons sur une coupe (à comparer la micropho-

¹⁾ J'ai observé plusieurs fois une telle transition immédiate de la gouttière médullaire en gouttière primitive dans les embryons de Poule et de Colombe — et je considère ce phénomène comme une forme spéciale de variation individuelle. Il me semble bien probable que c'étaient justement de tels cas exceptionnels — qui ont suggéré autrefois à K. E. v. Baer l'hypothèse erronée sur la formation de la gouttière nerveuse comme d'un prolongement en avant de la gouttière primitive. (A comparer plus haut, pages 177—178).

togr. 15, Pl. II) — l'agglomération très forte de matériel ecto-mésodermique, formant une sorte de gouttière double dont toutefois la partie gauche seulement (représentée sur la microphotographie) correspond à la gouttière primitive proprement dite. L'épaisseur de l'ecto-mésoderme atteint ici jusqu'à 100 μ , tandis que la profondeur de la dépression de la gouttière, dessinée en forme d'un triangle aigu—était de 40 μ . La configuration générale de cette dépression différait sensiblement de la normale—qui s'arrondit ordinairement en des contours beaucoup plus doux. Entre les lèvres de cette gouttière, en ne touchant pas déjà à ses bords — est situé un „globule épiaxial“ arrondi, à un diamètre de 40 μ environ. Il est composé d'éléments assez pâles, mais ne se dissociant pas encore, pourvus de grands noyaux — jusqu'à 12 μ de diamètre, et de protoplasma renfermant les granulations peu nombreuses, faiblement colorées. Les bords arrondis de cette formation sont comme entourés par une membrane délicate, mais de sa surface inférieure, dirigée vers la gouttière, sort un prolongement à structure granuleuse. L'ensemble de ce tableau témoigne d'une élimination récente d'une partie de la masse ectodermique, après quoi s'est formé sur la surface de l'ectoderme — une gouttière spéciale...

Que les choses se sont bien passées ainsi et non autrement—cela nous est prouvé par notre microphotographie 16 de la Planche II. Nous avons ici un des documents le plus curieux et convainquants en matière de la génèse des formations en question. On voit ici la coupe de la même gouttière primitive, mais d'un autre niveau, situé plus vers l'avant de l'embryon. Vers la surface dorsale de la masse ecto-mésodermique, épaisse de 90 μ , — se délimite une partie de l'ectoderme, accusant la forme — sur la coupe — d'un coin, dirigé par son bout aigu vers le bas, et différant sensiblement du tissu intact destiné à former le bord d'une gouttière naissant de la sorte. La hauteur de ce „coin“ est de 50 μ environ, et le maximum de sa largeur — vers le haut — jusqu'à 44 μ . Les bords: inférieur et

latéraux du „coin“ adhèrent encore étroitement à la surface de la masse ectodermique non modifiée, mais sa partie supérieure s'élève à une hauteur de 20 μ au-dessus de la surface dorsale de l'ectoderme, en formant ici une saillie à l'aspect d'un champignon et aux contours irréguliers. Dans la structure histologique de ce „coin“ — nous frappent les mêmes traits caractéristiques que nous avons déjà constatés dans les éléments du „filament épiaxial“ et des „boutons“ définitivement éliminés de l'ectoderme: c. à d. la faible coloration de cellules, l'augmentation considérable de leur volume et les agglomérations de granulations. Il est ainsi évident que de tels amas cellulaires délimités de la masse ectodermique normale — commencent bien tôt à subir les processus nécrotiques et se décomposent. Un des phénomènes liés avec une telle nécrose est justement l'augmentation en volume de toute la masse délimitée, laquelle ne peut ensuite rester contenue dans les limites d'un „nid“ primitif au sein duquel a eu lieu „l'élimination“ si caractéristique.

De la comparaison des données que nous venons de rapporter, il s'en suit donc indubitablement que le „fil axial“ de Dursy et la „ligne épiaxiale“, comme les „globules épiaxiaux“ de Duval — présentent le résultat d'un processus localisé dans le fond de la gouttière primitive ou nerveuse, et qui consiste en une élimination d'une partie de l'ectoderme, ev. de l'ecto-mésoderme. Ainsi ces formations n'ont absolument rien de commun avec le „bouchon de Rusconi“ des embryons d'Amphibiens, car il est absolument exclu au cours de leur formation — n'importe quelle participation d'éléments de nature endodermique.

Le „filament épiaxial“ ou les „boutons“ ectodermiques de la même provenance présentent les formations qu'on ne rencontre qu'assez rarement dans l'embryogénie d'Oiseaux. Il ne me semble pas du tout que des modifications spéciales, définissables, survenant dans les conditions extérieures d'incubation — puissent avoir une influence déterminante sur leur apparition. Car, quoique Stefanow (loc. cit.) souligne l'influence de l'incubation interrompue ou du refroidissement des oeufs — qu'il a appliqué — j'avais maintes fois l'occasion de constater, aussi bien sur mon propre matériel que sur les embryons préparés au Laboratoire de Zoologie de la Soc. d. Sciences par M-lle W. Zaremba-Cielecka et par M. H. Zagrodzinski qui ont trouvé des cas très nombreux de „filaments“ et „boutons“ ectodermiques dans les conditions tout à fait normales d'incubation et dans les saisons diverses — que ces formations naissent d'une façon bien spontanée, parmi les nombreux embryons dépourvus de cette anomalie spécifique. Au fait, il arrive parfois que dans quelques lots d'oeuf de Poule ces formations apparaissent dans un pourcentage sensiblement élevé — mais pour la plupart elles sont plutôt d'une rareté bien exclusive. Il n'y a ici rien d'étonnant, vu qu'en général la „répartition statistique — pour ainsi dire — des anomalies embryonnaires subit des variations très larges et tout à fait imprévoyables. Ainsi, p. ex. j'ai trouvé dans mon matériel tératogénique une quantité presque énorme de monstres platyneuriques (17) et, au contraire, très peu d'Omphalocéphaliens, tandis qu'Ét. Rabaud trouvait ces derniers en abondance et n'a presque pas rencontré de stades jeunes de Platynéurie. Parfois même on rencontre en quantité frappante — les monstruosités doubles, si rares en général, — ainsi, p. ex. M. H. Zagrodzinski a récemment trouvé dans notre Laboratoire de Zoologie — plus qu'une dizaine de diplogénèses embryonnaires au cours de quatre mois seulement. Ces données, quoique bien vagues, nous montrent néanmoins — avec quelle restriction

nous devons recevoir les hypothèses sur la prétendue influence „spécifique“ d'un tel ou autre agent externe sur la formation d'une telle ou autre anomalie évolutive.... La dépendance de la formation du „filament épiaxial“ ou des ébauches homologues — d'un facteur externe définissable quelconque — me paraît aussi, pour le moment au moins, n'être que bien problématique.

* * *

Nous passons à présent à la question, la plus importante au point de vue théorique — de la signification morphogénique du filament épaxial. Nous avons prouvé que — en laissant déjà de côté l'hypothèse de v. Baer sur les relations de cette formation avec l'ébauche de la corde dorsale — l'opinion de M. Duval sur l'homologie entre ce „filament“ et le „bouchon de Rusconi“, ainsi que sur la nature endodermique de cette formation — était tout à fait erronée et dépourvue de fondement. Parmi les auteurs qui ont encore plus tard soulevé la même question — je citerai ici H. Schauinsland (18). Il attribue au „filament“ l'origine mésodermique, mais malgré cela le désigne sous le nom du „Dotterpropf“. Dans la légende accompagnant son dessin d'une coupe transversale par la région médiane de la gouttière primitive chez un embryon de *Suta cyanops* (Pl. XLIII, fig. 98), Schauinsland écrit:

„Die Entstehung des Mesoblast aus dem Ektoblast, welches sich seitlich von der Primitivrinne geradezu umbiegt und in das Mesoblast hineinwuchert, ist deutlich erkennbar.“

Aus der Mitte der Primitivrinne sieht man eine Zellenmasse (die nur als Mesoblast angesehen werden kann) emporquellen („Dotterpropf“). Dieser Vorgang, welcher sich an diesem Präparat im Verlauf des ganzen Primitifstreifens beobachten lässt, ist sehr wahrscheinlich gleichbedeutend mit dem Auftreten eines „Axenfadens“, wie ihn ältere Autoren (Dursy, Kupffer) im Grunde der Primitivrinne beschreiben.

Übrigens ist diese Erscheinung nicht völlig konstant. Am häufigsten sah ich solch' einen Dotterpropf in der Primitivrinne bei Sula-Embryonen, vermisste ihn aber auch bei anderen Vogelarten nicht ganz. Von zwei gleichaltrigen Embryonen kann der eine den Propf sehr deutlich zeigen, während er bei dem anderen fehlt. Ebenso ist oft die Bildung an einem Teil des Primitivstreifens deutlich sichtbar, während sie an einem anderen nicht vorhanden ist.

Es will mir scheinen, dass das Emporquellen jener mesodermalen Zellmassen immer die Begleitercheinung einer ausnahmsweise starken Wucherung des Primitivstreifen-Ektoblast zur Bildung des mittleren Keimblattes ist; auch in dem vorliegenden Fall, bei welchem die Zellen derart eingestülpt werden, dass die Ektodermränder des Streifens nach innen umbiegen und auseinanderweichen, trifft das zu". (l. cit. page 130).

Le soi-disant „bouchon vitellin“ dans le fond de la gouttière primitive chez *Sula* — avait dans le cas décrit par Schauinsland les dimensions assez restreintes et ne se soulève que très peu au-dessus de ce fond, dont les lèvres s'infléchissent en bas vers les côtés. Sur le dessin de cet auteur, exécuté très soigneusement, on voit que la masse cellulaire qui constitue ce „bouchon“ devient déjà indépendante des amas mésodermiques qui adhèrent à ses côtés. Même d'après Schauinsland elle est d'origine ectodermique, quoique sa différenciation s'accomplit par d'autres voies que celles que nous avons observées dans la majorité de cas décrits jusqu'ici. Je croirais que la région antérieure de la gouttière primitive de notre embryon des microphotographies 11 et 12 (Pl. II) — présente une certaine modification d'un tel processus qui consiste en ce qu'une partie de matériel formatif devient indépendante des phénomènes morphogéniques survenant dans le vrai foyer „gastruléen“ („mésostomal“). Nous avons là plutôt à faire avec une modification de ce processus poussée très loin, jusqu'à sa forme extrême. A vrai dire, nous voyons là des formes mixtes: d'abord une individualisation se-

condaire d'une masse de mésoderme exagérément proliféré et non utilisé pour la formation du corps embryonnaire, — et puis l'„élimination“ primitive et immédiate de matériel ectodermique *in situ originali*. Nous avons ici également, grâce à ce processus double, le tableau de la formation „en deux étages“ d'une masse indifférente — mais par les autres moyens que dans le cas représenté sur notre microphotographie 7, car dans ce dernier cas nous constatons une indépendance primitive de matériel purement ectodermique (en haut) — et de la masse mésodermique (en bas), quoique à un autre niveau (microphotographies 8 et 9) ces deux masses peuvent en partie se mêler définitivement l'une à l'autre, en produisant une formation en apparence homogène.

Là où les bords latéraux de la gouttière primitive s'infléchissent vers le bas et puis symétriquement à l'extérieur vers les côtés — le rôle du „bouchon“ ou du „filament“ peut être joué par une partie du mésoderme mis à découvert de la sorte — et qui à cause de sa position médiane ne peut pas être utilisé pour les buts ordinaires de la morphogénèse (à comp. les microphot. 8 et 9, Pl. II). Tout de même, comme nous l'avons déjà eu maintes fois l'occasion de constater au cours de ce travail — ce processus de la formation „mésodermique“ du bouchon n'est pas le seul possible, et même il paraît être assez rare. Au contraire, le „filament épiaxial“ ou sa forme modifiée sous l'aspect des épaississements „en boutons“ — ne naît qu'exclusivement aux dépens de l'ectoderme, et cela toujours dans certaines conditions morphogéniques, strictement définies.

Ces conditions consistent en un épaississement exagéré du matériel ectodermique apparaissant à la suite d'un accroissement inusité en épaisseur — soit des dérivés de l'ectoderme même, soit de l'ecto-mésoderme. Ce dernier processus a lieu dans le tissu de la gouttière primitive, tandis que l'ectoderme seul peut

subir une prolifération anormale, soit dans les parois du tube médullaire en formation, soit dans la plaque nerveuse étalée, soit enfin dans les régions extra-neurales de la couche ectodermique, parfois même situées assez loin des parties axiales, figurées de l'embryon.

Nous avons vu que dans tels cas *il survient une individualisation très typique du sein d'un matériel anormalement épaisse* — d'une telle région et d'une telle quantité du tissu superflu et inutile, après l'élimination de laquelle l'endroit qui reste prend un aspect normal pour une ébauche embryonnaire donnée et pour le stade évolutif correspondant.

Ainsi donc, quand dans notre embryon de la microphotographie 11 (Pl. II) la masse de l'ectoderme en prolifération au sein du noeud de Hensen a acquis une telle épaisseur qu'en présence d'un tel surplus localisé du matériel formatif il ne pouvait être déjà question de la formation d'une gouttière par la voie ordinaire — le processus d'élimination d'un groupe géant de cellules de la surface, pénétrant très profondément dans ce matériel — a conduit dans son résultat final mais par un moyen tout différent de l'ordinaire — à la formation dans l'endroit de séparation des lèvres de la gouttière primitive — d'une gouttière à la configuration de son fond et de ses bords latéraux — relativement normale... Le même processus, et d'une manière bien frappante, a aussi lieu dans notre cas représenté sur la microphot. 16 (Pl. II). Ici la formation de la dépression de la gouttière, avec ses contours réduits aux relations idéalement normales — qu'on rencontre dans les gouttières ordinaires, s'ébauchant par la voie tout à fait différente — s'accomplit, comme nous le voyons *ad oculos*, par une élimination massive et surveillant d'emblée — justement d'une telle quantité de matériel ectodermique laquelle devrait être éloignée pour que dans la place qu'elle occupait — une gouttière normale puisse apparaître.... Il est

à souligner le fait que ce processus ne se passe point d'une façon lente, par degrés, mais tout d'un coup, comme en exécutant un plan arrêté d'avance, et en embrassant une région strictement „prévue“ pour que la configuration normale du fond de la gouttière puisse se réaliser... Ainsi, et la quantité et la disposition d'un ensemble de cellules voué à être mis dehors — sont ici comme définies et „prédestinées“ d'emblée à l'élimination du sein d'une agglomération ecto-mésodermique, primitive-vement homogène.

Dans tout ce phénomène, assez bizarre et portant un caractère incontestablement finaliste — on est frappé par les traits typiques d'un processus de régulation. L'élan désordonné, excessif, de prolifération ectodermique — aboutit ici d'abord à la formation d'une couche trop épaisse, qui dans sa configuration primitive est absolument incapable de se transformer en gouttière par le relèvement normal de ses bords. Mais quand le besoin se présente — même s'il n'était pas absolument justifié dans cet endroit¹⁾ par une nécessité morphogénique de la formation d'une gouttière, cette dernière s'accomplit par le concours d'un procès différent de l'ordinaire, mais néanmoins strictement équifinal avec celui-ci, où le rôle principal incombe à l'élimination de matériel dont la présence fait obstacle à la réalisation de la forme à obtenir d'une ébauche donnée...

Nous devons constater ici une ressemblance surprenante entre la formation de la dépression des gouttières par la voie de l'élimination du „fil épiaxial“ — et les phénomènes que j'ai décrits récemment (17) dans la morphogénèse de l'encéphale et de la moelle des monstres platyneuriques.

¹⁾ J'ai ici en vue cette circonstance que parfois la formation d'une gouttière, p. ex. au sein d'une ligne primitive, n'est pas du tout nécessaire pour le rôle morphogénique ultérieur de cette ébauche. Car les embryons tout à fait normaux se forment au cours du développement d'une gouttière primitive presque dépourvue d'une dépression accentuée.

Dans le système nerveux central des Platyneuriens — le processus tératogénique primitif, caractérisant le type même de l'anomalie, et consistant surtout en un accroissement très accentué en largeur de tous les composants de l'embryon — conduit à la formation d'une plaque nerveuse géante, étalée en surface, s'étendant largement des deux côtés de la corde dorsale. Dans ces cas il ne saurait être même question de la fermeture par la voie normale d'une telle plaque — en un tube nerveux clos. Mais néanmoins la formation de la lumière dans des ébauches de la moelle fermée, le plus souvent divisées par la schistopoïèse (Ét. Rabaud) en plusieurs tubes parallèles — se réalise ici grâce à l'intervention de curieuses régulations — équifinales avec les processus de la fermeture normale du tube nerveux. Ainsi il apparaît ici — soit un „clivage interne“ ou l'éloignement réciproque des groupes de cellules de la masse nerveuse — par une voie semblable au processus de la formation normale de la lumière dans la moelle des embryons de Téléostéens, soit l'élimination „en coin“ d'une partie superflue de matériel formatif vers la surface dorsale de la plaque nerveuse, — soit, enfin, l'individualisation spéciale d'un „noyau“ indifférent à l'intérieur de la masse nerveuse, dont les cellules, ainsi que les éléments des formations éliminées en „coins“, — sont ensuite vouées à la dégénérescence et à la désagrégation.

L'individualisation des „coins“ de l'ectoderme nerveux de la surface, aussi bien que la formation des „noyaux“ isolés à l'intérieur de la masse de l'ébauche de la moelle — n'apparaissent, évidemment, que vers les périodes où grâce à une prolifération incessante des éléments de la plaque nerveuse platyneurique — survient un accroissement très considérable surpassant sensiblement la norme usuelle de l'épaisseur de cette plaque dans la direction dorso-ventrale. Si les processus de régulation interviennent ici plus tôt, c. à d. quand l'épaisseur d'une telle plaque n'a pas encore transgressé ses dimensions ordinaires — le cours même de ces processus se rapproche plus à des voies morpho-

géniques usuelles, c. à d. ils s'opèrent par une fermeture partielle de certaines régions de la plaque en un tube, ou en plusieurs formations tubiformes disposées les unes à côté des autres.

L'individualisation des masses ectodermiques en „coins“, longeant la surface dorsale de la plaque platyneurique, — aboutit ou immédiatement à la formation d'une gouttière nerveuse aux dimensions et contours plus ou moins proches aux normales dans les endroits d'où ces „coins“ ont été éliminés—ou bien elle rend plus facile la fermeture ultérieure des bords d'une gouttière formée de la sorte. En tous cas nous constatons ici toujours l'éloignement d'une telle quantité de la substance superflue, et dans telles proportions—lesquelles sont indispensables pour la formation ensuite d'une gouttière ou tube médullaires aux dimensions normales, ou un peu au-dessous des normales.

L'homologie avec les phénomènes intervenant au cours de la formation des ébauches abortives du type du „filament épiaxial“ — n'est ici que vraiment surprenante! Bien que, s'il s'agit du „filament épiaxial“—cette formation ne soit que d'une valeur morphologique tout à fait secondaire, vu le caractère provisoire et passager de la ligne et de la gouttière primitives mêmes — nous avons ici néanmoins un exemple des voies de régulation tout à fait spéciales, tendant à rendre possible la formation d'une dépression en gouttière — quand ce phénomène embryogénique se trouve empêché par une hyperprolifération du matériel devant servir de terrain pour un pli en gouttière. Nous n'observons les „filaments épiaxiaux“ et les formations homologues „en boutons“ qu'assez rarement, ce qui pourrait s'expliquer, à mon avis, par le concours de deux circonstances suivantes. D'abord—dans beaucoup de cas, chez les embryons autrement bien normaux, la dépression de la gouttière primitive n'est souvent que très superficielle, plus prononcée seulement vers son bout céphalique. On peut donc supposer que l'apparition de cette gouttière dans sa forme typique n'est pas du tout une *conditio sine qua non* de la morphogénèse normale et qu'ainsi il n'est guère indispensa-

ble qu'une telle gouttière trop plane s'approfondisse par la voie d'un processus régulateur de l'élimination d'un „fil épiaxial“ — c. à d. d'un processus, somme toute, assez compliqué. Ensuite, le besoin d'une telle régulation ne paraît s'imposer que dans les cas d'une prolifération trop exagérée du matériel ecto-mésodermique de la ligne primitive — et de telles anomalies de cette ligne ne sont en général que bien peu fréquentes. Dans mon matériel, très abondant en ce qui concerne les stades de la ligne et de la gouttière primitives chez les Oiseaux — je trouvais parfois les cas bien curieux d'un accroissement très énergique de ces formations en épaisseur, qui atteint parfois des proportions surprenantes — mais ce n'étaient que des cas assez rares et généralement pas plus fréquents que ceux où apparaît le „filament épiaxial“.

Ainsi nous sommes, paraît-il, bien autorisés à admettre que le filament épiaxial présente une formation apparaissant dans des lignes primitives anormalement épaissies — comme le résultat d'une régulation du processus de la formation de la gouttière primitive, empêché par une accumulation excessive de matériel cellulaire sur le côté ventral de la ligne.

Toutefois, l'origine du „filament épiaxial“ peut être double. Dans la majorité des cas il s'ébauche par la voie d'élimination *in situ* — d'une partie de matériel de provenance exclusivement ectodermique. Mais quelquefois il peut aussi revêtir et le caractère mésodermique, à savoir dans des cas ressemblant à celui observé par Schauinsland chez *Sula cyanops*. Là et le caractère de la gouttière primitive même prend un aspect spécial, or, au lieu d'une dépression longitudinale peu accentuée, comme cela arrive le plus souvent dans des embryons d'Oiseaux — les bords (lèvres) de cette gouttière s'infléchissent ici très abruptement vers le bas et puis à l'extérieur, de sorte qu'une partie de matériel mésodermique, qui se trouvait dans le fond primitif de la gouttière approfondie de cette manière — reste comme une masse

neutre. On devrait se représenter le cours de ce processus de la façon suivante: La ligne primitive, dont la paroi ventrale prolifère activement une quantité considérable d'éléments ecto-mésodermiques (quoique à un degré normal) — commence à se transformer en une gouttière assez profonde, dont le fond s'infléchit à droite et à gauche, en se prolongeant en mésoderme latéral. Mais comme cette disjonction latérale des bords inférieurs du fond de la gouttière était précédée par une agglomération assez forte de la masse mésodermique suivant la ligne médiane de tout ce foyer de prolifération — une partie assez importante de cette masse ne peut déjà s'incorporer dans ces lèvres, à cause de sa position médiane, et aussi parce que le rôle vraiment actif dans tout ce processus n'est joué que par les couches du fond de la gouttière au caractère ectodermique. Ainsi cet amas médian de mésoderme, non entraîné par le procès du plissement qui s'étend symétriquement et loin à l'extérieur — reste sans une union morphogénique avec les autres formations ecto-mésodermiques de tout le foyer formatif. Comme on le voit — une pareille non-utilisation d'une région devenue indifférente aux buts de morphogénèse — est le point de départ de la dégénérescence et de la désagrégation ultérieures des éléments d'une telle région superflue. Il me semble que nous avons ainsi le droit de considérer dans les deux phénomènes décrits ci-dessus: dans l'*„élimination“* d'une portion de l'ectoderme, inutile pour la formation d'une gouttière, et dans l'isolement du mésoderme resté inactif dans le fond de la gouttière primitive, mis à découvert par l'infléchissement des bords inférieurs de cette gouttière — l'expression des processus appartenant à la catégorie de **régulations équifinales**. Nous avons ici de même dans ces deux phénomènes un principe fondamental commun, quoique réalisé par des voies bien différentes: celui d'un *„sacrifice“* d'une certaine région (parfois même de dimensions importantes) de matériel embryonnaire, accumulé au-

paravant par une prolifération suractivée et désordonnée au sein d'un centre formatif donné. Il est aussi curieux que ces régulations commencent à intervenir si tôt, tâchant de réparer les anomalies survenues grâce à un développement inusité d'un foyer évolutif esquissant les premiers linéaments de l'embryon. Mes observations antérieures sur les anomalies de la ligne primitive m'autorisent à conclure que cette dernière, présentant en principe le premier signe des processus morphogéniques strictement localisés — peut parfois montrer une tendance à la croissance bien immodérée de ses éléments. Dans quelques cas cette prolifération surabondante des cellules de l'écusson embryonnaire, en devenant de plus en plus désordonnée — s'élargit sur toute l'étendue de cet écusson (19) et alors les processus réellement morphogéniques subissent une déviation complète, en perdant même la faculté de former le corps même de l'embryon et en transformant tout l'écusson en un complexe „désorienté“ (Ét. Rabaud) de la masse ecto-mésodermique épaisse. Mais quand ce procès anormal se borne à la ligne primitive seule — alors, comme nous l'avons vu, malgré l'épaisseur inusitée de cette ligne, sont encore possibles les régulations efficaces, lesquelles peuvent ramener, dans son résultat définitif — tout le centre formatif à un point en partant duquel la morphogénèse ultérieure normale redevient encore possible... En sacrifiant un nombre plus ou moins considérable d'éléments produits auparavant en vain, — il se rétablit de nouveau le type plus ou moins normal du développement, même par rapport aux formations d'ordre apparemment d'importance secondaire, comme p. ex. la dépression longitudinale de la gouttière primitive.

Bien que, comme nous l'avons mentionné, cette gouttière n'ait qu'une signification provisoire — le seul fait de son rétablissement secondaire dans des cas anormaux où sa formation ordinaire se trouve empêchée, — devrait nous indiquer qu'elle peut exercer un certain rôle morphogénique plus important. Or, il serait difficile à concevoir pourquoi une formation si passa-

gère, comme la gouttière primitive, doit s'accomplir même quand cela exigerait la mise en mouvement des processus régulateurs compliqués, accompagnés d'une perte considérable de matériel cellulaire. Il me semble que la signification réelle de la gouttière primitive doit être recherchée précisément dans les tableaux qui ressemblent à celui présenté par Schauinsland chez *Sula*, et que je rencontrais aussi assez souvent dans les embryons du Corbeau freux¹⁾ (*Trypanocorax frugilegus* L.) D'ailleurs, on voit le même phénomène aussi chez nos embryons anormaux: à comp. les microphotogr. 8 et 9, Pl. II. L'infléchissement bien caractéristique des deux moitiés du fond de la gouttière — vers les bords extérieurs de l'écusson embryonnaire, paraît témoigner ici de l'orientation des produits de la prolifération ecto-mésodermique, c. à d. des masses du mésoderme métastomal — dans les directions symétriques et périphériques. Or, à cette orientation des masses mésodermiques — correspond la dépression longitudinale suivant la région dorsale de la ligne primitive, car d'une telle dépression dépend la ligne de distribution symétrique du matériel mésodermique — jusque-là commun dans les stades précédents. Car, si le mésoderme ne se détachait pas que d'une surface uniforme et aplatie du côté ventral de la ligne primitive — alors il serait plutôt à prévoir qu'il s'accumulerait en quantité énorme vers la région médiane du germe, au-dessous du trajet de la ligne primitive. Le sillon de la gouttière pare à cette éventualité, comme une formation qui détermine la distribution du mésoderme vers les côtés...

Nous avons vu que la dépression de la gouttière primitive se forme par l'élimination d'un „filament épiaxial“ — dans les cas d'une agglomération abondante de la masse ectodermo-mésodermique. Le fait d'une telle accumulation de mésoderme suivant le trajet de la ligne primitive peut aussi témoigner de ce que sans la formation d'une gouttière — le matériel mésodermi-

¹⁾ A comparer notre microphotographie 43 de la Planche V.

que resterait désorienté, et sa distribution latérale ne dépend que de la direction imprimée par les bords de la gouttière primitive à toute cette masse mésodermique...

Je serais porté à croire que même si nos remarques n'épuisaient pas la question de la valeur morphogénique de la gouttière primitive — on devrait tout de même les prendre en considération en évaluant le rôle de cette formation „provisoire“, apparaissant si constamment dans le développement d'Oiseaux et de Mammifères, et même dans celui de Reptiles — sous l'aspect de la „gouttière métastomale“.

Parallèlement à l'„élimination“ des régions inutiles de matériel formatif accumulé à l'excès dans un endroit inusité — et dont le résultat est l'apparition du „filament épiaxial“ dans la partie dorsale de l'embryon, — il peut intervenir encore un autre processus, de nature régulatrice également, et agissant encore d'une façon différente de ceux que nous avons décrits. Son but est aussi de ramener aux dimensions et proportions normales — une ébauche monstrueusement déformée par une hyperprolifération cellulaire localisée. Ce procès est à constater, dans sa forme bien caractéristique, dans le „noeud“ anormal, ecto-mésodermique, dans la région céphalique de la gouttière primitive (*vide supra* — pages 187—188 et 191—194) de notre embryon des microphotogr. 3 et 4 de la Pl. I. Ici, vers le niveau du noeud de Hensen excessivement épaisse, à la dépression de la gouttière très faiblement prononcée, et à la prolifération mésodermique peu accentuée dans la direction périphérique — toute la masse ecto-mésodermique a subi une „fragmentation frontale“ survenue dans le plan horizontal, grâce à quoi s'est ici séparée la masse supérieure, au caractère d'une gouttière primitive et aux dimensions presque normales — de la masse placée au-dessous d'elle. Cette masse mésodermique inférieure, inutile à la configuration nor-

male de l'ébauche, fait saillie vers le côté ventral du blastoderme en déprimant fortement vers le bas la couche de l'endoderme vitellin. Comme nous l'avons déjà mentionné, le contour normal et la limite inférieure nettement dessinée d'une ligne (presque gouttière) primitive „régularisée“ de la sorte (à comparer la microphotogr. 6, Pl. I) — nous prouvent qu'il ne s'agissait ici d'aucun „artefactum“. Dans la fente délimitant ces deux masses au caractère mésodermique sont disséminées les cellules en voie de dégénérescence: les signes caractéristiques témoignant d'une fragmentation de deux amas cellulaires, où les éléments restés „neutres“ sont condamnés toujours à la nécrose...

Je me permettrai aussi de souligner ici une analogie bien évidente — entre une telle élimination d'un surplus de masse mésodermique du côté ventral de la ligne primitive anormale — et la „fragmentation frontale“ que j'ai décrite dans quelque formes de l'accroissement de la plaque nerveuse des monstres platyneuriques (17, pages 85—90, microphotographies 8 et 9). Quand chez les monstres de cette catégorie l'épaisseur de la plaque platyneurique commence à surpasser trop sensiblement les dimensions correspondantes d'une ébauche nerveuse normale — il s'opère au sein d'une telle plaque un „clivage interne“ dans la direction horizontale, aboutissant à la formation de deux plaques indépendantes, superposées l'une à l'autre... Or, nous voyons qu'un processus strictement de la même catégorie s'accomplice et au sein du matériel de la ligne primitive anormalement épaisse dans la direction dorso-ventrale! Tout en soulignant, encore une fois, le caractère régulateur d'un tel type des processus évolutifs — je dois appuyer de nouveau sur le fait que j'ai déjà soulevé dans mes travaux antérieurs — que la régulation ainsi prononcée semble prouver l'existence d'un principe évolutif général, consistant en ce que les dimensions absolues d'une ébauche embryonnaire donnée,

indépendamment de son caractère et de sa valeur morphogénique — ne peuvent pas sur un niveau transversal donné dépasser les limites de leur grandeur normale.

Nous avons constaté jusqu'ici le phénomène d'une „élimination de surface“ de tissu empêchant la formation d'une configuration et des dimensions normales des ébauches d'un caractère évolutif si différent comme la gouttière primitive et le sillon nerveux. Le même processus peut encore s'effectuer et dans les limites de l'ectoderme périphérique (extra-neural et extra-gastral) — comme nous le prouvent nos microphotographies 10 et 13 de la Planche II. Ainsi nous devons constater le caractère général de ce phénomène, comme d'un facteur de régulation, assez répandu d'ailleurs, comme nous venons de le prouver. En ne jugeant que d'après mes propres matériaux — une telle „élimination“ ne s'observe plus dans les stades après 3—4 jours du développement du Poulet. Je croirais, tout de même, que cette observation devrait être contrôlée, car, théoriquement, rien ne s'oppose à ce que des régulations pareilles interviennent et au cours du développement ultérieur.

Tout en ne voulant pas m'engager dans le domaine de pathologie qui m'est bien étranger, je me permettrais néanmoins d'attirer l'attention des pathologistes sur la possibilité de ce que les produits en désagrégation, engendrés par des processus régulateurs que je viens de décrire — puissent bien rester dans quelques ébauches d'organes importants de l'embryon, p. ex. dans son canal épendymaire. Est-ce que la présence dans ces organes de pareilles formations nécrotiques — ne peut pas devenir ensuite la source des processus d'ordre pathologique, survenant dans les périodes post-embryonnaires, peut-être même plus tard?...

II. Le „bouchon métastomal“ des embryons de Reptiles.

La question du „bouchon vitellin“ ou plutôt du „bouchon métastomal“ dans le développement des embryons de Reptiles, comme d'une formation soi-disant homologue avec le „bouchon de Rusconi“ d'Amphibiens — se présente sous un aspect encore plus complexe, ou plutôt compliqué par divers auteurs qui n'ont pour la plupart soulevé ce problème qu'en passant — que la question de la signification du „filament épiaxial“ chez les Oiseaux. Et c'est d'autant plus curieux que dans l'embryogénie de Reptiles ce „bouchon vitellin“ présente une formation apparaissant constamment et toujours, quoique ses dimensions soient soumises à des variations assez sensibles chez les embryons de la même espèce et même d'un même „stade“ évolutif. A part cela cette ébauche, quoique en général revêtant un aspect assez uniforme chez les Reptiles — acquiert ici un caractère parfois bizarre quant à l'endroit et la période de son développement, ce qui a donné libre carrière à des considérations bien divergeantes sur son origine, sur son sort ultérieur, sur son rôle morphogénique et sur sa valeur morphologique.

A mon avis, — cette divergence de vues sur le rôle du „bouchon“ des embryons jeunes de Reptiles — tant qu'il m'était possible d'en juger d'après l'analyse de littérature qui était à ma portée — était provoquée surtout par la divergence d'opi-

nions sur la signification du processus de „gastrulation“ elle-même dans cette classe des Vertébrés. A un degré encore plus élevé que dans l'embryogénie d'Oiseaux — se sont ici répercute deux points de vue radicalement opposés l'un à l'autre: la tendance à ramener à tout prix les phénomènes de gastrulation chez les Reptiles et chez les Amniotes en général — au schéma connu et assez uniforme de gastrula des Anamniotes, et — d'autre part, une résignation assez justifiée actuellement, il me semble, par les faits évidents — abandonnant les tendances pareilles. Cette résignation se base surtout sur le fait incontestable que la soi-disant „gastrulation“ des Amniotes n'a pour son foyer unique que les régions centrales du blastoderme, et surtout le centre de l'aire transparente. Nous devons aussi, à l'heure actuelle, avouer définitivement que les processus qui se passent au centre du germe des Vertébrés supérieurs n'ont rien de commun avec les phénomènes quelconques survenant vers la périphérie du blastoderme même, ni vers la partie caudale de *l'area pellucida*, et que, de plus, ces processus ont leur point de départ principal, sinon unique — dans l'ectoderme primitif. Une confusion sensible d'idées, une accumulation de malentendus que nous constatons presque à chaque pas dans toute la littérature, si vaste, concernant ces questions — n'est dûe que surtout à la théorie de Will sur la soi-disant „plaque primitive“ („Primitivplatte“). Cette théorie, qui a duré le plus longtemps parmi les autres du même genre, et qui ne cesse pas encore d'exercer son influence même à l'heure actuelle — a découlé d'une tendance de ramener le schéma de gastrulation chez les Amniotes en général et chez les Reptiles en particulier — au type *Selachii-Amphibia*. Le sens intime de cette théorie consiste en la recherche d'un foyer gastruléen — vers la zone de transition entre les micro- et macromères, d'une localisation d'invagination de la gastrula exclusivement dans cette zone où avoisinent immédiatement les éléments pour ainsi dire „prédestinés“ (par son caractère histologique et surtout

par sa petite teneur en vitellus) à former la couche ectodermique — avec les éléments riches en vitellus, c. à d. avec un matériel par excellence endodermique... Mais comme il était impossible de trouver une telle „zone de limite“ chez les Sauropsidés — dans la partie caudale externe du blastoderme, et comme le fait d'une gastrulation s'accomplissant ici vers le centre est devenu trop évident — tous les efforts dans la direction de la théorie de Will se sont portés à la recherche dans les limites de l'*area pellucida* — d'une région qui pourrait correspondre aux caractères de cette „Grenzzone“ de Götte. Will et ses partisans ont essayé de trouver, et parfois l'essayent même à présent, surtout dans la „plaque primitive“ de Reptiles (et aussi dans la ligne primitive d'Oiseaux) justement un endroit où la différenciation des composants du blastoderme en ectoderme primitif et l'endoderme vitellin — s'est arrêtée *ab origine* et ne suit pas le cours d'évolution des autres régions de l'aire transparente. D'après la théorie de la „plaque primitive“ cela devrait être une formation spéciale, laquelle conserverait, au milieu du blastoderme qui se différencie en deux couches distinctes — une union primitive de ces couches, déjà séparées dans tout le reste de l'*area pellucida*. Dans la plaque primitive — l'ectoderme primitif et l'endoderme vitellin (le „paraderme“) auraient conservé ainsi leurs rapports qui ont existé vers la fin de segmentation... Cette formation, conservant les relations évolutives retardées vis à vis du reste du blastoderme l'environnant — devrait apparaître, ou plutôt rester comme telle dans une région située en arrière de l'écusson embryonnaire („Embryonalschild“) et, comme on le prétendait, tout à fait indépendamment de cet écusson. Cette dernière opinion était basée sur quelques observations détachées et qui ne sauront pas être généralisées, et aussi elle présentait la conclusion de ce fait que la nature indubitablement ectodermique de l'écusson embryonnaire constituait une difficulté première à y trouver l'emplacement d'une „plaque“ endodermique ou même de structure mixte. Dans un de mes travaux

précédents (20) j'ai fait remarquer que la théorie de Will n'a été développée jusqu'à ses dernières conséquences logiques que par le seul Todaro (21, 22). Dans l'exposé de cet auteur — le caractère de la „plaque primitive“, ainsi que la signification de la formation qui, chez les Reptiles, serait homologue avec le „bouchon de „Rusconi“ — étaient enfin définis d'une façon précise, ne laissant guère de place aux sous-entendus ni imprécisions. C'est que Todaro, en partant de ce point de vue que la „plaque primitive“ de Will ne contient à vrai dire que les éléments exclusivement endodermiques, destinés ensuite à subir l'invagination gastruléenne, et que dans les limites de cette plaque l'endoderme se trouve ainsi à découvert sur la surface dorsale du blastoderme — fait remarquer que Will n'a pas donné d'explication de ce phénomène bizarre de l'endoderme se trouvant à nu vers l'extérieur... En se basant sur ses observations concernant la formation des feuillets germinatifs chez le *Seps chalcides* (*Chalcides lineatus*) — Todaro prétendait qu'au cours du développement de ce Lézard a lieu une dégénérescence et disparition des éléments de l'ectoderme, recouvrant la masse cellulaire endodermique de la plaque primitive. Ainsi, ce n'est que grâce à un tel processus secondaire que cette masse endodermique se trouve sur le même niveau avec l'ectoderme de l'écusson embryonnaire, — sur la surface dorsale du germe. La plaque primitive, même avant l'invagination du prostoma — aurait ainsi représenté le blastopore, dont les lèvres correspondraient à la région d'une union secondaire des bords libres de l'ectoderme — avec le matériel endodermique de la plaque...

Mes propres observations, portées sur le même matériel, c. à d. sur les embryons du *Chalcides lineatus* Leuck. (20, pages 158—160) ont démontré tout le côté illusoire de l'opinion de Todaro sur la soi-disant disparition de l'ectoderme vers le niveau de la plaque primitive, et j'ai constaté que cette „plaque“, ainsi que tout le reste de l'écusson embryonnaire, est

d'origine exclusivement ectodermique. Il ne saura pas ici même être question d'aucuns processus de dégénérescence localisée de l'ectoderme. La structure prétendue „endodermique“ de la plaque primitive (ou mieux de „la plaque gastruléenne“ ou „plaque mésostomale“) — est le résultat d'une prolifération locale et très active des éléments **ectodermiques** dans la région postérieure de l'écusson embryonnaire, et qui forme ici une masse commune ecto-mésodermique.

Comme on le sait, c'est dans les limites de la plaque „gastruléenne“, le plus souvent vers sa région antérieure, que s'accomplit la formation du prostoma ou de l'invagination considérée comme gastruléenne. La région de cette plaque située en arrière de la fente du prostoma — présente justement le matériel dont une partie formera ensuite le „bouchon métastomal“ („Metastom-pfropf“ de Ballowitz) qu'on nomme aussi le „bouchon vitellin“ („Dotterpfropf“ des auteurs). Ainsi, la vraie nature du „bouchon métastomal“ ne saura être définie que surtout par celle de la région caudale de la „plaque gastruléenne“ même.

D'accord avec les observations antérieures de Mitrophanova (23) sur la formation de la plaque gastruléenne chez *Lacerta agilis* et *Tropidonotus natrix* — l'ensemble de mes études sur la génèse de cette plaque chez *Chalcides lineatus*, *Lacerta ocellata* et *Lacerta muralis* — confirme sa nature incontestablement **ectodermique** — suivant toute l'étendue de cette formation et, par conséquent, et dans sa région située en arrière du prostoma. Le caractère purement ectodermique de la „plaque“ s'accentue le plus nettement chez les embryons de *Lacerta ocellata*, où elle prend l'aspect — inusité pour les autres Reptiles — d'une ligne primitive typique, tout à fait ressemblant à celle des embryons d'Oiseaux et de Mammifères, comme j'avais l'occasion de le démontrer en 1903 et 1905 (24, 25). Suivant tout le trajet de la ligne primitive de *Lacerta ocellata* on peut bien constater son caractère ectodermique bien typique: quand donc il se forme dans sa partie céphalique une invagination du

prostoma en fente transversale, comme chez les embryons de tous les Reptiles — toute la région de cette ligne située en arrière de cette fente garde sur une étendue beaucoup plus grande que chez les autres Reptiles — sa structure ecto-mésodermique. Ce qui est en contradiction évidente avec la désignation de l' „Entoderminassiv“, laquelle était appliquée par divers auteurs, et récemment par A. Greil (26), à toute cette région de la lèvre postérieure du prostoma.

Nous prenons comme point de départ de toutes nos considérations sur la signification morphologique du „bouchon métastomal“ — le fait de l'origine indubitablement ectodermique et de la structure ecto-mésodermique de toute la plaque „gastruléenne“ et ainsi — dans les phases suivantes à celle du prostoma — et de sa partie postérieure qui donne justement naissance à ce „bouchon“. Ce fait, vérifié par moi sur toute la série d'espèces de Reptiles — reste en opposition évidente avec les vues de nombreux auteurs sur la nature du „bouchon“ dans lequel ils s'obstinent à voir une formation homologue avec le „bouchon vitellin“ des embryons d'Amphibiens.

Tout en me gardant d'essayer d'exposer ici une analyse complète des travaux, si nombreux, qui ont traité la question du „bouchon“ prétendu „vitellin“ chez les Reptiles — je me permettrai de m'arrêter sur les plus importants parmi eux.

Il paraît que c'était Kupffer (27) qui le premier a signalé cette formation en 1882. Il a décrit chez *Lacerta agilis* une ébauche du „bouchon“ comme un dérivé de la lèvre postérieure du prostoma: „Am hinteren Ende beginnt die Umschliessung des Urmundes durch die Medullarplatten, die Verengerung desselben schreitet fort und der Zapfen, z, zeigt sich nach wie vor von der hinteren Urmundlippe ausgehend“. (l. cit. page 10, Pl. I, fig. 2 et 3). Le même auteur cite quelques formes de variations indi-

viduelles survenant dans les contours extérieurs du prostoma chez *Coluber Aesculapii* et dans deux cas (Pl. IV, fig. 40, *f* et *g*) nous montre un phénomène du dédoublement longitudinal de la lèvre postérieure se transformant déjà en „bouchon“: „Abgesehen von einigen Unregelmässigkeiten, wie Kerben in der vorderen Urmundlippe, ist namentlich ein Umstand daran bemerkenswerth, die beiden, schliesslich ganz symmetrisch ausgebildeten Wülste an der hinteren Urmundlippe, oder die Zwillingszapfen, *zz*, wie ich sie ich bezeichnen will. Der einfache Zapfen, deran dem Ei von *Lacerta agilis* so ausgeprägt hervortrat, Fig. 2 und 3, ist also keineswegs eine allgemeine Erscheinung an den Reptilieneiern“.

„Das deutliche Hervortreten der Zwillingszapfen fällt mir der beginnen den Schliessung des Urmundes zusammen. Die Furche Zwischen den Zwillingszapfen zeigt sich bisweilen am hinteren Ende erweitert, ehe dieselbe sich schliesst. Diese Verhältnisse erfordern noch eine speciellere Untersuchung, als es bei dieser Gelegenheit ausgeführt worden ist“. (Ibidem — pages 13—14).

Nous reviendrons encore au cours de ce travail à cette question soulevée par Kupffer — du dédoublement du „bouchon“, en étudiant les cas tout à fait semblables dans les blastodermes de *Lacerta ocellata*.

La question de homologie du „bouchon“ de Reptiles avec le „bouchon de Rusconi“ d'Amphibiens s'est dégagée spécialement du travail bien connu d'O. Hertwig (2, 1883). Mais vers ce temps-là c'était Mitsukuri et Ishikawa qui ont les premiers souligné cette prétendue homologie (en 1886). En même temps Strahl (28) a figuré quelques cas de ce „bouchon“ sur les coupes des embryons de *Lacerta agilis*, mais il ne s'est pas arrêté sur la valeur de cette formation.

Mitsukuri et Ishikawa ont les premiers (29) consacré une attention spéciale à la question du „bouchon“ („yolk-plug“)

dans le développement d'un Chélonien — *Trionyx japonicus* — en se prononçant d'une façon catégorique pour sa homologie avec le „bouchon de Rusconi“. Ils désignent par le terme de „yolk-plug“ — déjà la lèvre postérieure du prostoma, en affirmant que „This area we consider to be the remnant of the yolk-plug of Rusconi found in the Amphibian embryos. This will become clear in the later stages“ (l. cit., page 21). Les mêmes auteurs ont aussi les premiers souligné la différence de structure du „bouchon“ et de l'ectoderme des lèvres du prostoma: „The considerable space between the two lateral lips of the blastopore ist filled almost entirely by a plug (yk. p.) of considerable size, which projects upwards from the axial mass of cells as far as the level of the general surface of the embryo. The difference between the ectoblast and this plug is at once unmistakeable and striking. While the cells in the ectoblast are columnar and always arranged perpendicularly to the surface, the cells in the plug are polygonal and without any definite arrangement“ (ibid., page 28).

Will dans un des premiers de ses travaux sur le développement de Gecko — *Platydactylus mauritanicus* (30, page 598), note que „Der anfangs kreisrunde Blastoporus wird zunächst durch jene Zellenmasse, welche ich dem Dotterpropfe der Amphibien verglichen habe, teilweise verstopft“.

Mehnert nomme le „bouchon“ chez *Emys lutaria-taurica* — „Caudalknot“: „Querschnitte durch den Caudalknoten der Emys l. t. lassen erkennen, dass derselbe ein Derivat der unteren Urdarmwand (resp. des Primitivknotens) und des eigentlichen Primitivstreifens (hintere Urmundlippe) ist. Die Zellen des Caudalknotens quellen anfänglich aus dem offenen Prostoma heraus und zeigen auf Querschnitten eine völlige Übereinstimmung mit denjenigen Bildern, welche von dem Dotterpropfe der Amphibien schon seit langen Zeit bekannt ist“ (31, page 423).

„Schon relativ früh erlangt der anfänglich aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Caudalknoten ein complicirtes Gefüge. Sehr bald nachdem der Caudalknoten mit seiner Spitze in die zwischen den beiden Medullarfalten frei bleibende Medullarfurche einzugreifen beginnt, erkennt man auf Querschnitten in der Achse des Caudalknotens ein relativ scharf abgegrenztes, concentrisch angeordnetes Zellennetz (Fig. 32, ax)“ (ibidem, page 424).

Sur la fig. 32 du travail de Mehnert le bouchon „vitellin“ est situé sur la surface de la gouttière métastomale et il est tout à fait séparé de celle-ci. Je dois remarquer que jusqu'ici il ne m'est jamais arrivé d'observer à l'intérieur d'un tel „bouchon“ — la présence d'une masse centrale, spécialement différenciée, dont nous parle Mehnert.

Dans trois travaux plus étendus de Will (32, 33, 34), où cet auteur a établi d'une façon définitive l'ensemble de sa théorie de la „plaque primitive“ — nous trouvons, dans une déduction logique du caractère purement endodermique qu'il a attribué à cette plaque — et les définitions appropriées du „bouchon vitellin“. Dans son mémoire traitant l'embryogénie du *Platydactylus facetanus* Schreib.—Will écrit: „Wir sehen, dass nur der vordere Abschnitt (de la plaque primitive) sich an der Bildung der Einstülpung betheiligt, während der hintere sich lediglich auf die Zellenwucherung beschänkt, im Niveau der Keimscheibe liegen bleibt resp. über das Niveau derselben vorragt und das Homologon des Dotterpfropfes der Amphibiengastraula darstellt, der bei den Amnioten passender als Entodermpfropf bezeichnet werden dürfte.“ (32, page 34).

Entre les lèvres de la gouttière métastomale, qui constituent, d'après Will, un „champ latéral“ („Randfeld“)—se trouve un „champ médian“ („Mittelfeld“): „Wie bei den Anamniern, steht auch beim Gecko der Entodermpfropf nur einen Theil des Mittelfeldes oder, bei weiterer Ausbildung der Urdarmhöhle, der ventralen

Urdarmwand dar, der dann als eine locale Verdickung der letztern einen Theil des Blastoporus pfropfartig verstopft. Wie sich ferner aus des weitern Betrachtung ergeben wird, stellt der Entodermpfropf keine bestimmte, sondern ein wandelbare Grösse dar, die nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch in der einzelnen individuellen Entwicklung auffalenden Veränderungen unterliegt“ (ibidem, page 124).

Dans le développement de *Cistudo lutaria* Gesn.—Will trouve les mêmes relations (33): „Auch hier verstopft der Entodermpfropf wie beim Gecko und den Amphibien den grössten Theil des aus der Epibolie hervorgegangenen Blastoporus“ (l. cit., page 542). Après l'invagination.... „der Rest der Primitivplatte den übrigen grössten Theil des Blastoporus noch als Entodermpfropf verstopft.“ (ibid., page 556).

Dans diverses espèces de *Lacerta* Will (34) constate la même nature de son „bouchon vitellin“ et émet l'opinion que: „Primitivstreif der Amnioten kein einheitliches morphologisches Ganzes darstellt, sondern dem Dotterpfropf plus den Urmundlippen der Anamnien homolog ist“. (page 76)... „wird die Primitivplatte in zwei Zonen gegliedert, in ein Mittelfeld (Entodermpfropf), welches dem Dotterpfropf der Amphibien homolog ist, und ein Randfeld, welches den Urmundlippen der Amphibien entspricht“. (ibidem, page 79).

Dans le même travail de Will nous trouvons des figures intéressantes: 47a—47d (Pl. 7), où l’„Entodermpfropf“ chez *Lacerta muralis* commence à montrer les signes non équivoques de dégénérescence de ses éléments.

Ensuite Mitsukuri a attribué une signification spéciale et importante au „bouchon vitellin“. Dans son travail sur le développement de *Chelonia cacouana* (35) il essaye d'établir l'homologie entre le „bouchon“ de Reptiles et le „blastopore

vitellin“ de Sélaciens (ce qui était ensuite contesté par O. Hertwig — 13, page 844). Mitsukuri a vu même dans les stades relativement assez avancés — les restes du „bouchon vitellin“ dans les limites de la zone d'amnios — au-dessous de la région caudale des embryons de ce Chélonien. Le dessin de cet auteur (35, Pl. X, série XIII^m) nous présente, en effet, le tableau d'un amas à l'aspect apparemment vitellin — où, tout de même, en me basant sur mes propres observations — je verrais plutôt les produits d'une désagrégation définitive du „bouchon métastomal“, qui s'était développé dans ce cas d'une façon exagérée. Nous aurons encore l'occasion de revenir à cette ressemblance frappante des éléments d'un „bouchon“ en voie de désagrégation — avec les amas de provenance vitelline, comme à un fait, à mon avis, d'importance décisive.

Dans les écrits d'auteurs plus récents, comme p. ex dans ceux de Voeltzkow (36) nous trouvons, en général, les vues moins radicales sur la valeur morphologique du „bouchon vitellin“, auquel on commence déjà à attribuer moins d'importance. Il est probable que cela se trouve en rapport avec l'influence décroissante de la théorie de Will dont l'exagération commence à être ressentie, à ce qu'il paraît. Tout de même Voeltzkow traite encore la question de la gastrulation chez les Reptiles sous l'angle de la théorie de Will, quoiqu'il ne paraît pas la considérer comme une résolution définitive. En même temps, en représentant sur ses dessins (p. ex. — 36, page 300, fig. 3a, 8, 9 et page 302, fig. 5a, 9, 10) la région qui correspond au bouchon „gastruléen“ et en le traitant comme un dérivé endodermique — il écrit à propos du „Caudalknot“ comme il suit: „Es wird dieser Caudalknoten von verschiedenen Autoren homologisiert dem Dotterpfropf der Amphibien. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschliessen. Est ist der Caudalknoten weiter nichts als die schärfer ausgeprägte hintere Urmundlippe und also seiner ganzen Lage und seinem Ursprung nach nichts

anderes als der vorderste verdickte Rest der Primitivplatte, der sehr lange persistirt und erst später durch Überwachsung und seitliches Verschmelzen mit den Falten des Medullarrohres zum Verschwinden gebracht wird“. (ibidem, page 301).

On ressent aussi le même ton critique par rapport au „bouchon vitellin“ de Reptiles considéré comme homologue du „bouchon de Rusconi“ des embryons d’Amphibiens — et dans le grand travail de Schauinsland (18). Il emploie souvent, il est vrai, le terme d’„Entodermknopf“ mais en ne soulignant pas son homologie avec le „bouchon“ d’Amphibiens. Il se prononce même d’une façon explicite (page 35) pour la formation du mésoderme au sein de la ligne primitive... „und seine Entstehung einzig und allein dem oberen Keimblatt verdankt, da es anfangs an keiner Stelle mit dem unteren zusammenhängt“. Pourtant: „Aus Primitivstreifen (nebst Sichel) der Sauropsiden kommt häufig auch eine Primitivrinne (und Sichelrinne) zur Ausbildung als Zeichen einer besonders lebhaften Wucherung seiner Zellen zur Bildung des Mesoderms. Letztere kann so stark sein, dass sich die Ränder der Primitivrinne einfalten und geradezu einstülpeln, wobei dann oft — auch bisweilen bei den Vögeln — eine Zellmasse (Dotterpropf) mesodermaler oder mesodermaler-entodermaler Natur aus der Rinne hervorquillt. Eine „Epibolie“ des Entoderms durch das Ektoderm findet an dieser Stelle keinesfalls statt“.

Il faut bien avouer qu’après l’origine ectodermique du mésoderme reconnue par l’auteur — une supposition sur la nature „mésodermo-endodermique“ du „bouchon vitellin“ nous paraît assez peu conséquente. Ce n’est que l’influence persistante de la théorie de Will qui serait censée de nous expliquer une telle conclusion inattendue.

Chez Schauinsland nous trouvons aussi la description plus détaillée d’une formation singulière qui présente, à mon avis, une forme spéciale du „bouchon gastruléen“, à savoir de l’„Entodermknopf“, situé très loin vers l’avant, jusqu’au bord

antérieur de la lèvre postérieure, pénétrant dans la cavité sous-germinale, et qui constitue la limite céphalique ventrale du canal de v. Kupffer¹⁾). Ce „bouton“ apparaît constamment chez *Sphenodon*: „Ich finde ihn bei Sphenodon in allen jüngeren Stadien stets an der ventralen Mündung des Urdarms, bezüglich des daraus entstehenden Canalis neuretericus. Später wird er in diesen Kanal selbst hineingezogen und in älteren Stadien, wenn der Kanal schon fast völlig verschwunden ist, kann er ebenfalls noch nachgewiesen werden; er liegt dann innerhalb des Medullarrohrs und zwar in Zusammenhang mit einer Zellenmasse, welche dasselbe kaudalwärts abschliesst“. (l. cit., page 134).

Sur la fig. 112 (Pl. XLV) du même travail de Schauinsland nous voyons clairement que les éléments de cet „Entodermknopf“ diffèrent sensiblement du reste de la masse cellulaire de la lèvre postérieure. Sur les figures 122 et 123 de la Pl. XLVI (*Sphenodon*, coupes transversales) nous voyons aussi des amas pareils, soit unis avec la paroi inférieure de „l'intestin primitif“, soit logés librement au-dessous de celle-ci. De même sur les fig. 134—135 de la Pl. XLVII. Ensuite: „... diese Zellenmasse die sich übrigens nicht etwa durch eine schärfere Grenze von dem sie umgebenden Mesoderm, sondern nur durch ihre etwas abweichende Form und Färbbarkeit unterscheidet, zunächst die mediane Partie der ventralen Urdarmwand bildet, dann aber hinter der dorsalen Urdarmöffnung (Figg. 140 und 141) nach oben als ein nicht unbedeutender Zellpropf (Dotterpropf) emporquillt. Je jünger der Embryo ist, desto länger ist der Urdarm, je älter er wird, desto mehr verkürzt sich

¹⁾ Une formation de même genre, quoique aux dimensions beaucoup plus petites, était déjà signalée auparavant par Mitsukuri et Ishikawa dans un embryon de *Trionyx japonicus* (29, Pl. III, fig. 16). Je ne voudrais toutefois affirmer qu'il s'agissait là d'éléments différenciés en forme d'un „Entodermpropf“ — et non de cellules constituant une „languette“, qui reste après la perforation du canal de v. Kupffer et que j'ai décrite chez *Chalides lineatus* (20, pages 106—109).

der letztere und desto mehr quellen die eben beschriebenen Zellen als Profi hervor". (ibid. page 139). Plus loin, sur la page 143, l'auteur souligne encore une fois la continuité entre le „bouchon“ faisant saillie au-dessus de la surface supérieure de la gouttière — et l'„Entoblastknopf“ situé dans la cavité sous-germinale.

A mon avis — le point de vue le plus raisonnable était pris jusqu'ici par rapport à la question du „bouchon“ soi-disant „vitellin“ de Reptiles — par E. Ballowitz. Cet embryogéniste non seulement avait à sa disposition un matériel le mieux assorti et le plus abondant, mais, ce qui plus est, il a réussi à se soustraire à un degré considérable — à l'influence de la suggestion exercée, comme nous l'avons bien vu, sur nombreux auteurs — par la conception de la „plaque primitive“ d'origine endodermique. Ballowitz opérait, en plus, avec un matériel exclusivement heureux: dans le groupe d'Ophidiens qu'il étudiait (Couleuvre, Vipère) — les formations dont il s'agit ici s'accentuent d'une manière beaucoup plus prononcée que chez les autres Reptiles, puis elles se conservent plus longtemps au cours de stades successifs, et ainsi leur appréciation juste devient ici plus accessible.

Dans son premier travail (37) Ballowitz introduit la conception même du „Métastoma“, comme d'un stade des embryons de Reptiles où l'invagination primitivement transversale du „prostoma“ — se transforme en une formation allongée dans la direction céphalo-caudale du germe, et qui correspond à la gouttière primitive des autres Amniotes. Au-dessous de la paroi ventrale de la „gouttière métastomale“ („Metastomrinne“) l'endoderme n'apparaît que comme „dunne Zellenlage“. A part cela: „Im Grunde der Metastomrinne erhebt sich oft eine merkwürdige Leiste, die von Ektoblastemgewebe gebildet wird¹⁾ und sogar ziemlich weit nach hinten aus der Rinne

¹⁾ Non souligné dans l'original.

hervorragen kann“. (l. cit. page 86). Au fur et à mesure que les lèvres latérales du „métastoma“ s’approchent vers la ligne médiane... „indem sie das in der Rinne befindliche Gewebe zum Teil überwallen und damit zusammenfliessen. Dabei wird ein Teil dieses Gewebes zusammengedrängt, so dass sich im vorderen Teil der Metastomspalte ein sehr auffälliger Gewebspfropf von verschiedener Grösse und verschiedenem Aussehen vorfindet“. Sur les coupes par un telle région: ... „treffen wir hier zwischen den Zellenwülsten den Säulenförmigen Querschnitt des aus Ektoblastengewebe bestehenden Pfropfes an, dessen Oberfläche oft merkwürdig unregelmässig, wie im Zerfall begriffen, aussieht. Ich habe Grund zu der Annahme, dass hier Zellen abgestossen werden und zu Grunde gehen. Unterhalb des Pfropfes zieht das wohl differenzirte dünne Entoderm vor der einen zur anderen Seite hinweg“.

„Dieser Pfropf verkleinert sich bei fortschreitender Entwicklung mehr und mehr und schwindet schliesslich ganz“. (ibidem, pages 86—87).

Puis le même auteur décrit un exemple bien curieux de la dégénérescence de l'épithélium dans la lèvre antérieure du prostoma d'un embryon de Couleuvre, vers la limite entre son ectoderme et l'ébauche de la corde dorsale (ibid., figg. 8 et 11, page 88). Le canal de v. Kupffer était ici exceptionnellement court. Le bord antérieur en dégénérescence du prostoma était formé de cellules fortement distendues, agrandies en forme de sphères irrégulières, provenant d'une prolifération spécifique localisée du tissu épithelial. Dans un tel „Epithelwucherung“: „Sehr merkwürdig ist auch das blasige Aussehen der Zellen und die unregelmässige Form der intensiv färbbaren Kerne und Kernbröckel dieser Zellen“...

A de tels cas, — d'ailleurs assez rares — Ballowitz a consacré ensuite une communication spéciale (38), présentée à la Société Médicale de Greifswald. Il a remarqué que sur 900 embryons du *Tropidonotus* il n'a trouvé que 15 cas d'une telle

élimination de matériel épithélial de la lèvre antérieure du „blastopore“, en même temps il y décrit la dégénérescence du „bourrelet métastomal“ („Metastomleiste“) chez les embryons de Vipère. Ce „bourrelet“ ne présente pas un caractère strictement épithélial, mais c'est plutôt „die obersten Zellenlagen eines noch mehr indifferenten Gewebes, von welchem sich nur erst das Endoderm abgespalten hat, während eine Sonderung im Ektoderm und Mesoderm noch nicht erfolgt ist. Ich habe diese Gewebsform Ektoblastem genannt. (l. cit., page 266). D'après Ballowitz il s'agit ici d'une sorte de „rajeunissement“ („Anfrischung“) du tissu embryonnaire — à un endroit où bientôt le canal de v. Kupffer va se refermer.

Dans la discussion qui a suivi la communication de Ballowitz — M. Bonnet a tout de même soutenu que: „Der bei Schlangenembryonen abgestossene Pfropf am Urmunde entspricht wohl dem Dotterpfropf der Amphibien“...

Dans son travail plus étendu (39) sur la gastrulation chez la Couleuvre (*Tropidonotus natrix* Boie.) — Ballowitz s'arrête d'une façon plus détaillée sur la signification et l'origine des formations à la configuration d'un „bouchon“ dans les régions du prostoma et du métastoma. Il revient ici de nouveau au phénomène de la prolifération suivie de dégénérescence de l'épithélium dans le bord postérieur de la lèvre antérieure — dont il était question dans sa note précitée et qu'il traite encore comme „eine Art physiologischer Degeneration des Lippenepithels“ (l. cit., page 724); l'apparition de ces formations aurait annoncé la fermeture du blastopore; l'auteur s'arrête ici sur cette opinion, en revenant toujours à son idée sur le „rajeunissement“ des bords du métastoma qui devront se souder suivant la ligne antéro-postérieure du germe. Et encore: „Das indifferenten Ektoblastengewebe der Unterwand scheint die Anfrischung nicht nöthig zu haben“. (ibidem, page 728). Décidément, d'après Ballowitz, — les formations de cette catégorie (c. à d. provenant de la lèvre antérieure de l'invagination prostomale) n'ont rien

de commun avec le „bouchon vitellin“ d'Amphibiens, quoiqu'il paraît plutôt l'admettre pour le „Metastomfropf“ qu'il a trouvé dans le développement de la Vipère.

A mon avis, parmi les trois coupes longitudinales par l'épithélium anormalement épaisse et en voie de dégénérescence — de la lèvre antérieure du *Tropidonotus*, figurées par Ballowitz (l. cit., Pl. XXXIII, fig. 43, 44 et 45) — nous trouvons surtout sur la fig. 45 — un surplus frappant de matériel constituant ce bord postérieur de la lèvre antérieure. Toute cette région en dégénérescence doit, selon toute évidence, après sa séparation définitive — s'éliminer comme pour arrondir les contours de l'ébauche à leur forme normale. On peut, d'ailleurs, parler aussi d'un certain surplus de matériel et dans les cas représentés sur les figg. 43 et 44 du même travail. Pour le moment je me bornerai à remarquer que s'il s'agissait réellement d'un besoin de „rajeunissement“ quelconque de la surface des lèvres de l'inagination gastruléenne — et surtout localisé dans sa lèvre antérieure — ce phénomène devrait se produire beaucoup plus fréquemment que dans des cas si rares constatés par Ballowitz dans son matériel si riche. Je reviendrai, d'ailleurs, à cette question à l'occasion d'un cas tout semblable que j'ai trouvé dans mon propre matériel.

Enfin, dans sa monographie classique (40) consacrée à l'embryogénie de la Vipère (*Pelias berus* Merr.) — Ballowitz dans beaucoup de passages attire une attention spéciale sur l'origine et le rôle du bouchon métastomal. Il se prononce ici également d'une façon assez définie sur sa signification morphologique en soulignant son rapport le plus intime avec le matériel ectodermique de la lèvre postérieure du prostoma et du métastoma. Il est à ajouter que c'est chez la Vipère spécialement que le bouchon métastomal, malgré les variations individuelles assez sensibles quant à sa grandeur et ses dimensions — est très fortement prononcé. Quoique je ne voudrais pas surcharger mon texte de citations — je me vois forcé de reproduire ici une sé-

rie de passages pris dans la monographie de Ballowitz, car ce travail bien remarquable présente un recueil le plus important de documents concernant la question qui nous intéresse.

Le „bouchon“ fait son apparition, d'après Ballowitz, vers la période de transformation du prostoma en métastoma. Das les embryons de cette période.... „fällt vor allem ein eigen-tümliches Gebilde in die Augen, welches als weisslicher Ppropf, hinter dem Urmund in die Erscheinung tritt und in die Metastomrinne gewissermassen eingeklemmt ist. Der Ppropf ragt aus der Tiefe hervor und ist ringsherum durch einen dunkel Schatten abgesetzt: hinter ihm rücken die Seitenlippen der Metastomrinne wieder aneinander. Er zeigt verschiedene Grösse und tritt auch verschieden weit an der Oberfläche heraus;...“

„In seinen Aussehen erinnert dieser Ppropf, welchen ich als Metastom ppropf bezeichnen will, ausserordentlich an den im Urmund der Amphibien auftretenden Dotter ppropf“ (40, page 127).

En s'arrêtant sur la comparaison de la signification du „bouchon métastomal“ (je croirais qu'il serait assez commode de retenir ce terme et l'appliquer aux embryons d'Amniotes en général, sinon à ceux de Reptiles seuls)— avec les tableaux précédemment décrits (37, 38, 39) de la hyperprolifération anormale de l'épithélium dans la lèvre antérieure du prostoma chez *Tropidonotus natrix* — Ballowitz arrive à conclure que ce sont des formations appartenant à des catégories tout à fait différentes. Je me range personnellement du côté de cette opinion, vu, entre autres, que la lèvre antérieure du prostoma n'est soumise qu'exceptionnellement à des processus pareils.

Plus loin (page 129) le même auteur, en se basant sur ses dessins dans le texte (28b et c, page 128) fait remarquer que les bords latéraux du métastoma.... „setzen sich deutlich von der aus *Ektoblastem*¹⁾ bestehenden *interlabialen Zellmasse*²⁾ ab, welche mit dem *freien*³⁾ Entoderm den Grund der Meta-

¹⁾, ²⁾, ³⁾ Non souligné dans l'original.

stomrinne ausfüllt. Nach vorn geht diese Zellmasse direkt in die Unterwand des Kupferschen Kanals über; an ihrer sonst glatten Oberfläche fällt eine deutliche, mediane Einkerbung auf, zu deren beiden Seiten die Zellenmasse ein wenig abgerundet hervortritt“.... „Zwischen den vorwachsenden Seitenlippen quillt gewissermassen das interlabiale Zellengewebe als pilzförmige, ganz isolirte Masse hervor, welche nach oben sich verbreitert und mit einer unebenen, rauhen, mit Detritus bedeckten Fläche (il s'agit ici de la fig. 29-b, page 130) die Seitenlippen überragt“.... „... Es besteht aus mehreren Zelllagen; dicht unter seiner, wie zerfetzt ausschenden Oberfläche lagen in den folgenden Schnitten mehrere Mitosen“. (page 131).

La désignation du matériel du „bouchon“ comme „interlabiale Ektoblastem“ (page 132) est très intéressante. Puis nous trouvons encore la remarque que „.... das Verwachsen der Seitenlippen bei Ausbildung der Metastomrinne so energisch erfolgt, dass an dem dazwischen gelegenen Gewebe auffällige Kompressionserscheinungen entstehen“... (page 134). „.... Durch diesen Seitendruck entstehen die oben beschriebenen, im *vorderen*¹⁾). Teil der Metastomrinne gelegenen Pfröpfe, deren Form schon ihre Entstehungsursache verrät“...

Le bouchon métastomal à forme allongée, situé entre deux lèvres latérales de la gouttière du métastoma très fortement rapprochées l'une à l'autre — était désignée ici par Ballowitz (comme précédemment) sous le terme du „bourrelet métastomal“ („Metastomleiste“, page 141). Il attribue l'origine de cette formation — aussi à l'action comprimante des lèvres latérales de la gouttière métastomale (page 143).

Enfin Ballowitz présente de la façon suivante le rapport des formations qu'il a décrites — aux données de la littérature:

„Auch dotterpfropfähnliche Bildungen wurden bei anderen

¹⁾ Non souligné dans l'original. *Vide infra.*

Reptilien mehrfach beschrieben. So bildet Will von manchen Stadien des *Platydactylus* einen länglichen Blastoporusspalt ab, in dessen Mittellinie sich eine Leiste erhebt, deren Form an die von mir oben beschriebene Metastomleiste erinnert. Dieser Autor bezeichnet die ganze, hinter der Vorderlippe zwischen den vorwachsenden Epithelwülsten gelegene Zellenmasse als „*Entoderm-pfropf*“, eine Bezeichnung, welche ich nicht für sehr glücklich gewählt halte *da der Pfropf aus Ektoblastem besteht*¹⁾, und das Entoderm isolirt darunter hinweg zieht, wenn auch diese Bezeichnung für die dem Dotterpfropf der Amphibien gleichzusetzende Bildung vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus berechtig sein mag. Die Auffassung, welche Will über die morphologische Bedeutung und die Art des Urmundverschlusses entwickelt, kann ich nicht teilen. Vor allem muss ich auf das Bestimmeste betonen, dass ich die scharfe Abgrenzung des Ektoderms von dem interlabialen, indifferenten Gewebe, auf welche Will seine Auffassung über den Reptilienblastoporus basiert, (siehe bei *y* seiner Figuren) niemals angetroffen habe“. (ibidem, page 145—146).

En abordant la question soulevée par Mitsukuri — du développement phylogénique des oeufs de Reptiles et de la réduction du matériel vitellin qu'ils renferment — Ballowitz écrit (ibid., pages 176—177):

„Ich stimme darin Mitsukuri bei, dass auch ich in der interlabialen, zwischen den Seitenlippen des Blastoporus hinter dessen Vorderlippe gelegenen Zellenmasse den letzten Rest dieses primären Dotters sehe“.

„Dass nun dieser Rest des primären Dotters an Reptiliенkeim von zelligen Elementen gebildet wird, welche sich zwischen den Seitenlippen der linear werdenden Metastomrinne in Form eines Dotterpfropfes, ähnlich wie bei den Amphibien, vordrängen, scheint mir darauf hinzudeuten, dass das Reptilienei während einer bestimmten Epoche seiner Stammesge-

¹⁾ Non souligné dans l'original.

schichte den primären Dotter wieder mehr oder weniger verloren hat und wieder zum holoblastischen oder diesem nahestehenden Typus zurückgekehrt ist. Hervorzuheben ist, dass eine epitheliale Hinterlippe, wie sie an der Amphibiengastrula so deutlich hervortritt, an der Dottergastrula der Reptilien, speciell der Kreuzotter, nicht zu Beobachtung kommt“.

Il est aussi à noter les cas assez nombreux où Ballowitz présente sur ses figures dans le texte — la présence du détritus provenant comme le résultat de la désagrégation des éléments du bouchon métastomatal.

Dans la monographie de Peter traitant le développement de *Lacerta agilis* et écrite d'après le schéma général des „Normentafeln“ de Keibel — nous ne trouvons qu'un court passage se rapportant au „bouchon vitellin“: „Zwischen den beiden Schenkeln des Hufeisens (c. à d. des bords latéraux du métastoma) quillt ein Stück des eingeschlossenen Gewebes hervor, es macht den Eindruck, als ob das Zwischenfeld zusammengeschoben würde. Dieser Knopf, Wills Mittelfeld, Mitsukuris Yolk-plug, ist in Fig. 7 deutlich erkennbar und auch in Fig. 8 noch nicht geschwunden“. (41, page 57).

„Ein nach-hinten-drängen des von den Blastoporuslippen eingefassten Dotterpfropfes, wie es Mitsukuri für drei Schildkrötenarten beschreibt und nach Wills Figuren für die Eidechse vermutet, findet bei *Lacerta agilis* sicher nicht statt, wie mich eine speziell daraufhin gerichtete Untersuchung lehrte. Dieses Gebilde findet sich bei Fig. 8 am vorderen Ende des Primitivstreifens, nicht wie bei den Cheloniern hinter dem Kaudalende desselben. Später giebt es seine Selbständigkeit auf und geht wahrscheinlich in der Bildung des Kaudalknotens auf. Jedenfalls nimmt es an dem Aufbau des Embryo teil und wird nicht hinter den Schwanzknoten eliminiert, wie bei jenen“. (Ibidem, page 58).

En même temps (1903) O. Hertwig, dans le grand „Handbuch“ publié sous sa direction (13) a donné une série de cou-

pes des embryons de *Lacerta muralis*: sur une d'elles (page 843, fig. 454) on voit le „bouchon vitellin“ de grandes dimensions, faisant saillie du fond de la gouttière métastomale; „In hinteren Teil der Rinne erhebt sich vom Boden ein Fortsatz (*dpf*), der auf einer grösseren Anzahl von Schnitten angetroffen wird und nach Lage und Aussehen dem Rusconi'schen Dotterpfropf der Amphibieneier entspricht. Er scheint von einem gewissen Stadium an bei allen Reptilien zur Ausbildung zu gelangen“. (pages 842—843). Puis Hertwig passe en revue les opinions précitées de Will, Schauinsland, Mehnert et Mitsukuri, en contestant l'idée d'une homologie entre le „bouchon“ de Reptiles et le „blastopore vitellin“ de Sélaciens, émise par ce dernier auteur. Enfin, d'après Hertwig (l. cit. page 845): „In ihrem vordersten Teil enthält die Rinne bei der Eidechse keinen Dotterpfropf“.

Ainsi donc, nous voyons qu'à l'exception de Ballowitz (et — jusqu'à un certain point — de Voeltzkow) la plupart des embryologistes se prononcent plutôt en faveur d'une homologie entre „le bouchon métastomal“ et „le bourrelet métastomal“ („Metastomleiste“) de Reptiles d'une part, l'identité de ces deux formations étant constatée par Ballowitz — et le „bouchon vitellin“ de Rusconi chez les Amphibiens — de l'autre. Cette opinion tend à persister jusqu'à l'heure actuelle, ce qui m'a justement poussé à l'étude plus d'étaillée de ce problème.

Parmi les travaux les plus récents — nous rencontrons l'opinion sur le „Dotterpfropf“ de Reptiles comme sur une formation correspondant exactement au bouchon de Rusconi, — opinion se conformant strictement aux exigences de la théorie de la „plaque primitive“ de Will comme de la seule qui puisse expliquer la „gastrulation“ chez les Reptiles — surtout dans le grand „Atlas“ de Greil (26). Nous voyons ici sur la Pl. V, les figu-

res 23 et 24, reproduites d'après Wenckebach, et 34, 35, 36, 37 — d'après Mitsukuri et Will — et partout le matériel formant la lèvre postérieure du prostoma et du métastoma est ici considéré comme d'origine incontestablement endodermique. Toute cette masse est désignée ici — naturellement! — par le terme de l' „Entodermmassiv“... Sur la fig. 35 un „bouchon“ bien typique est défini comme un „Propfförmiges Vortreten des zentralen Entodermmassives“ (page 111 du texte). De même la fig. 65 de la Pl. VIII est expliquée comme représentant „Querschnitt durch das freiliegende zentrale Entodermmassiv, welches von beiden Seiten her durch andrängendes prostomales Ektoderm zusammengeschoben wird und daher leistenförmig vortritt (Dotterpfropf)“. Il s'agit ici d'un embryon de *Lacerta muralis* (page 159 du texte). De cette manière, partout dans son ouvrage — Greil se range (en 1914!) du côté de la théorie de Will et d'une des conséquences nécessaires de cette théorie, à savoir de homologie parfaite entre le „bouchon“ des embryons d'Amniotes et le „bouchon de Rusconi“ d'Amphibiens...

Enfin, dans la dernière édition (1915) du Manuel bien connu d'O. Hertwig (42) nous trouvons un passage suivant, traitant le sort ultérieur de l'invagination du prostoma des embryons de Reptiles: „Der Urmund stellt längere Zeit einen queren Spalt dar; später krümmt sich seine vordere Lippe halbmondförmig, mit nach hinten gerichteter Konkavität; sie wird hufeisenförmig und umfasst einen kleinen nach aussen vorspringenden Höcker, welcher sich dem Rusconi'schen Dotterpfropf vergleichen lässt“. (page 210).

Le point de départ de mes propres recherches sur le développement et le sort ultérieur du „bouchon du métastoma“ (j'insisterais ici encore une fois sur ce terme bien approprié, proposé par Ballowitz) — étaient mes matériaux à l'embryogénie

du *Chalcides lineatus* Leuck. Chez ce Lézard cette formation apparaît sous l'aspect d'un amas cellulaire parfois fort considérable, et ainsi il me fallait l'étudier de plus près — vu l'importance que sa structure peut présenter pour l'appréciation de la nature véritable de toute la région prétendue „gastruléenne chez les Reptiles¹⁾). En disposant, outre les embryons du *Chalcides* — d'une série évolutive très assortie de *Lacerta ocellata* Daud., et d'une série presque non moins complète de *Lacerta muralis*, comme aussi d'embryons du *Tropidonotus na-trix* et du *Platydactylus mauritanicus* — il m'était possible d'étudier la question du bouchon métastomal non seulement dans son cours normal du développement chez les espèces énumérées — mais aussi et dans les formes diverses de ses variations individuelles. Ces variations du „bouchon“ revêtent parfois les formes bien inusitées, et peuvent jeter quelque lumière sur le mécanisme même de la formation de la gouttière métastomale de Reptiles.

1. Le bouchon métastomal des embryons de *Lacerta muralis* Laur.

Parmi quelques centaines d'embryons de *Lacerta muralis* que j'ai recueillis en 1902 et 1905 au Laboratoire Russe de Zoologie à Villefranche s/m. — j'ai trouvé plusieurs dizaines de blastodermes se rapportant aux stades de prostoma et métastoma, ainsi qu'à ceux du commencement de neurulation, où, comme on le sait, le bouchon métastomal se dessine le plus fortement. L'étude de ce matériel m'a conduit surtout à conclure que les embryons de *Lacerta muralis* montrent une variabilité individuelle non moindre que celle qui était constatée

¹⁾ A comparer ma „Théorie du mésostoma“ (43). De même Rabl vient de publier récemment des considérations très intéressantes sur ce sujet (à comparer la III-ème partie de ce travail).

à une échelle si étendue par K. Peter (41, 44) chez *Lacerta agilis*, ou celle que j'ai mentionnée chez *Lacerta ocellata* (24). S'il s'agissait, néanmoins, d'une caractéristique générale de la configuration du prostoma chez *Lacerta muralis* — possible à établir même malgré toutes les variations qu'elle puisse montrer — je dirais que le plus souvent nous avons ici à faire avec invagination assez étroite en forme de poche inclinée et à la lèvre postérieure assez faiblement développée. C'est à cette dernière circonstance qu'il faudra, probablement, attribuer la cause de ce que le bouchon métastomatal, dont l'origine n'est dûe qu'au matériel contenu dans cette lèvre postérieure du prostoma — n'apparaît chez *Lacerta muralis* que relativement assez tard, car seulement vers la période de neurulation déjà bien accentuée. Dans quelques cas seulement, c. à d. assez rarement, vue l'abondance de mon matériel, — j'avais l'occasion de constater la présence d'un épaississement longitudinal spécial, situé en arrière du prostoma, tandis que celui-ci conservait encore son aspect primitif — d'une fente étirée dans le sens transversal. Dans de tels cas la formation du „bourrelet métastomatal“ („Metastomleiste“ de Ballowitz) s'accomplit le plus souvent d'une façon hétérochronique, avant la transformation du prostoma transversal — en une fente en fer à cheval, dirigeant ses branches latérales vers l'arrière. Je ne m'arrêterai pas ici sur ce phénomène, car nous aurons encore l'occasion d'y retourner et de l'étudier d'une façon plus détaillée — sur un matériel plus propice que j'ai trouvé dans les cas analogues dans le développement de *Lacerta ocellata*.

Dans les embryons de *Lacerta muralis* à la plaque nerveuse bien développée, pourvus de bourrelets nerveux déjà épaisse et d'ébauche du plis proamniotique — le bouchon du métastoma commence à se montrer plus saillant, tandis qu'avant ces stades il n'est pour la plupart qu'assez faiblement prononcé. Dans quelques cas cette formation peut ici même atteindre les dimensions très considérables — et alors il est plus facile de

saisir ses relations avec les autres composants de la région téloblastique du germe. Un de ces cas est représenté sur notre microphotographie 17 (Pl. III). Nous avons ici la partie caudale d'un embryon dans le stade précédent l'apparition des premiers protosomites distincts. Le corps embryonnaire, long de 1 mm. 08, était pourvu d'une plaque nerveuse large de 0 mm. 53 dans sa région antérieure, de 0 mm. 34 vers la moitié de sa longueur, et de 0 mm. 4 au niveau du téloblaste. Ce dernier se présentait ici sous l'aspect d'une formation sombre à l'aspect d'un croissant vers son arrière, d'une largeur commune de 0 mm. 36, et pourvu vers l'avant d'une „lèvre antérieure“, longue de 0 mm. 048. Sur ce „croissant“ du téloblaste, comme en sortant de sa surface antérieure — est situé le „bouchon métastomal“ aux dimensions de 0 mm. 092 et 0 mm. 12. Il a ici la forme d'un amas très opaque au contour irrégulier de son bord antérieur qui se prolonge en arrière vers la „lèvre“ du métastoma.

Sur la série de coupes transversales menées par la région caudale de cet embryon on voit que le „bouchon“ avait ici la forme d'une large langue épaissie, croissant de la lèvre postérieure également très épaisse — vers l'avant, et s'élargissant au-dessus de la gouttière métastomale au hiatus énorme. Sur la troisième coupe de l'avant en arrière, en commençant par le bord antérieur du „bouchon“, la partie ventrale de cette formation est déjà liée avec le fond de la gouttière du métastoma (à comparer la microphotogr. 18, Pl. III) — en sortant de celui-ci en forme d'un champignon. Sa hauteur est ici de 60 μ , et il est large de 100 μ dans sa partie supérieure et de 64 μ — vers le bas. La configuration générale des bords internes de la gouttière métastomale, et surtout celle de la fente au fond arrondi, large de 20 μ , qui sépare le bord de la gouttière du tissu du bouchon vers son côté droit (ce qui correspond sur la microphot. 18 au côté gauche de l'embryon) — paraît exclure sans aucun doute la supposition sur la formation du bouchon comme

le résultat d'une pression exercée sur la masse de ses composants — par les bords latéraux de la gouttière.

Sur les coupes situées plus en arrière cette fente conserve ses contours et ses dimensions, tandis que la fente de l'autre côté du bouchon s'aplanit peu à peu, et ainsi de ce côté le bouchon même s'unit avec le reste de la masse du téloblaste; la gouttière métastomale devient ainsi assez fortement asymétrique.

Suivant toute la série de coupes — la structure histologique du bouchon ne diffère pas sensiblement de celle des autres éléments ectodermo-mésodermiques de cette région. On ne peut pas constater ici de moindres traces de dégénérescence de ses cellules, ce qui est facile à concevoir vu le stade encore bien jeune de cette formation.

Sur notre microphotographie 19 (Pl. III) nous voyons *in toto* la région postérieure d'un autre embryon de *L. muralis*, dont le bouchon métastomal a atteint un stade un peu plus avancé que celui de l'embryon précédent. A part cela cette formation a ici une configuration un peu différente et les dimensions plus petites — plus rapprochées, paraît-il, aux „normales“, car dans l'embryon de la microph. 17 nous avions eu à faire plutôt avec un accroissement exagéré du „bouchon“, quoique il n'était guère monstrueux, vu que de tels embryon se rencontrent assez souvent. Dans notre second embryon, long de 1 mm. 2, avec un „sillon précérébral terminal“ („präcerebrale Grenzrinne“) bien accentué, et pourvu d'ébauches de deux paires de protosomites peu distincts *in toto* mais visibles sur les coupes — la région téloblastique se présentait sous l'aspect d'une sombre formation ovale, assez sensiblement élargie dans le sens transversal et aux dimensions de 0 mm. 36 et 0 mm. 24.

Vers le centre du téloblaste était logé le bouchon du métastoma en forme d'un bouton aux bords bien délimités, long de 0 mm. 048 et large de 0 mm. 072. Sa partie postérieure adhère immédiatement à la masse commune du téloblaste, tandis que vers l'avant de sa partie céphalique et des deux côtés

il reste une fente étroite mais profonde, qui le sépare de la lèvre antérieure du métastoma. La gouttière métastomale n'est pas visible. L'observation *in toto* ne nous montre qu'à un faible degré la différence entre la structure des éléments du bouchon et celle des tissus voisins. En tous cas, cette formation est ici beaucoup plus petite et plus régulièrement arrondie que dans l'embryon précédent.

Cet embryon fut débité en une série de coupes longitudinales dont deux sont représentées sur nos microphotographies 20 et 21 de la Planche III. Sur la première on voit la région médiane du bouchon métastomal, formé par un groupe de cellules aux dimensions communes de 40 μ et 24 μ , faisant une légère saillie du bord de la lèvre antérieure, à l'endroit désigné sur la microphotographie par l'astérisque. Quoique ce complexe cellulaire fait encore ici la partie intégrale de la lèvre postérieure — on peut constater facilement à l'aide d'un fort grossissement qu'il commence déjà à se délimiter dans sa région d'arrière — de l'ensemble de l'„Entodermmassiv“ (?) des auteurs. Ainsi il aurait bientôt rompu toute union avec le reste de cette masse, ce qui devrait entraîner fatalement la dégénérescence et la désagrégation de ses éléments. Grâce à une telle délimitation du bouchon — le reste de la lèvre postérieure du métastoma aurait ici obtenu une autre configuration de sa région supérieure-antérieure, en devenant plus déclive vers l'arrière. Une configuration pareille apparaît déjà sur les coupes latérales, voisines, de la même lèvre métastomale, comme nous le voyons sur la microphotographie 21, c. à d. sur la troisième coupe à gauche de la précédente. Cette coupe a passé par le bord latéral du „bouchon“ et ici on voit très nettement la limite séparant ses éléments du tissu de la lèvre même, ce qui correspond exactement à la forme „en bouton“ de cette formation vue *in toto*. Dans cette partie latérale du bouchon on peut déjà constater les premiers signes de la désagrégation de quelques cellules qui le composent, et le détritus granuleux qui en provient commence

à s'accumuler vers sa surface dorsale et ventrale. L'ensemble de ce tableau témoigne de processus d'élimination „du bouchon“ de la surface d'une partie antérieure de la lèvre postérieure — par une voie correspondant le plus exactement possible à l'élimination d'éléments du „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux, que nous avons décrite dans la première partie de ce travail, ainsi qu'à celle de formations „en coins“ qui se séparent de la surface dorsale de la plaque nerveuse des monstres platyneuriques.

Dans les stades ultérieurs de son développement — le bouchon métastomal chez *L. muralis* prend l'aspect semblable à celui que nous présente notre microphotogr. 22 (Pl. III). C'est la partie postérieure d'un embryon dont la longueur totale était de 1 mm. 14, et qui était pourvu de deux paires de protosomites mieux accentués que chez l'embryon précédent. Le capuchon céphalique de l'amnios était ici assez nettement prononcé. Dans la région téloblastique, longue de 0 mm. 28 et large de 0 mm. 36, à une distance de 0 mm. 12 du bord caudal du téloblaste, apparaît le „bouchon“ bien fortement dessiné, en forme d'un bouton arrondi, aux bords périphériques sensiblement délimités. Quoique ce bouton adhère par sa partie postérieure immédiatement à la lèvre caudale du métastoma — néanmoins il paraît à l'examen *in toto* être définitivement séparé et indépendant du tissu de cette lèvre. Le diamètre de ce bouchon était de 0 mm. 048. Sa structure, même à l'observation *in toto* à l'aide d'un objectif plus fort (p. ex. „DD“ de Zeiss, appliqué avec les précautions nécessaires) — se révèle déjà un peu différente de celle des autres régions du téloblaste qui l'avoisinent immédiatement: on peut remarquer dans sa masse des granulations plus sombres, lesquelles, comme l'a prouvé l'examen des coupes — correspondent aux noyaux cellulaires plus fortement colorés et s'apprétenant à la désintégration caryoréctique. En général, contrairement à ce que nous avons vu dans deux embryons précédents, — ici le caractère nécrotique de cette formation se trahit même *in toto*.

Les coupes longitudinales, dont l'une est représentée sur la microphotographie 23, — nous montrent que chez cet embryon la lèvre postérieure du métastoma s'infléchit très fortement vers l'avant en formant une sorte de promontoire, long de 24 μ et épais de 10—30 μ , recouvrant en grande partie l'entrée du canal neuro-entérique (on plutôt du *canalis rectus* suivant la terminologie de Ballowitz) — de son côté dorsal. C'est grâce à la présence de ce promontoire que l'ouverture externe du *canalis rectus* était ici si peu visible *in toto*. Au sein de la masse du bouchon on constate les signes de dégénérescence qui commence, à savoir la coloration intense mais diffuse (par l'hématoxyline de Boehmer) des noyaux, accompagnée d'une vacuolisat ion simultanée des corps cellulaires. On voit donc ici que la désintégration du matériel du bouchon métastomal peut survenir même avant la séparation complète de cette formation — du reste de la masse de la lèvre postérieure. Ce tableau nous rappelle les relations analogues que nous avons constatées p. ex. dans la dégénérescence *in situ* du matériel destiné à la formation du „fil épiaxial“ chez le Poulet — dans le cas représenté sur notre microphotogr. 16, Pl. II.

Ainsi chez *L. muralis*, en présence du développement en général assez faible de la lèvre postérieure du prostoma — la gouttière métastomale n'est prononcée ensuite en longueur que d'une façon très insignifiante, et le matériel d'où le bouchon du métastoma prend son origine a les dimensions plutôt restreintes. Ce bouchon se forme néanmoins — aux dépens de la partie médiane de la lèvre postérieure, poussée le plus loin vers l'avant et parfois même se prolongeant au-dessus de l'entrée du *canalis rectus*.

Vu le développement assez faible ici du sillon double du métastoma — la formation du bouchon ne saurait aucunement être attribuée à la pression exercée par les bords de cette gouttière sur le matériel au caractère morphogéniquement indifférent, situé entre les deux branches de cette gouttière. Ce faible dé-

veloppement de la gouttière métastomale est aussi la cause de ce que le „bouchon“ ne revêt jamais (dans les cas normaux, au moins) chez les embryons de *L. muralis* — l'aspect d'un „bourrelet métastomal“ („Metastomleiste“ de Ballowitz) étroit et allongé.

Quant à la période vers laquelle le bouchon chez *L. muralis* commence à subir la désintégration des éléments qui le composent — il est très difficile d'établir ici une „norma“ définie quelconque, car il m'arrivait de rencontrer des embryons pourvu même de quatre paires de protosomites, et où l'aspect et la structure „du bouchon“ ne révélaient que les premiers signes seulement de dégénérescence, mais ils étaient encore bien éloignés de la phase de la désagrégation définitive de cette formation.

2. Le bouchon dans le développement du *Chalcides lineatus* Leuck.

Avant d'aborder la question de la formation, de la structure et du sort ultérieur du bouchon métastomal chez *Lacerta ocellata* — je dois m'arrêter sur la même formation chez *Chalcides*, car, malgré la parenté systématique beaucoup plus proche entre *L. muralis* et *L. ocellata*, cette dernière possède un „bouchon“ au caractère tout spécial, se rapprochant plutôt à celui du bouchon d'Ophidiens qu'à celui des embryons d'autres *Lacertilia* étudiés sous ce rapport. D'autre part — entre les bouchons du *Chalcides* et de *L. muralis* on constate des ressemblances assez frappantes, quoique chez *Chalcides* cette formation est un peu plus prononcée. Il me semble que ces ressemblances dépendent surtout de ce que chez *Lac. muralis*, aussi bien que chez *Chalcides* — la lèvre postérieure du prostoma est développée assez faiblement, quoique d'une façon différente: chez *L. muralis* toute la région située en arrière du prostoma ne se

développe en général qu'assez peu, tandis que chez *Chalcides* apparaît ici une ligne primitive aux dimensions considérables, quoique d'une épaisseur insignifiante, comme j'avais l'occasion de le démontrer récemment. Cette ligne primitive, revêtant l'aspect spécial d'un „bouclier d'Amazones“ (20, pages 122—123) disparaît assez tôt, avant la transformation du prostoma en métastoma.

Au cours de mon travail sur le développement du *Chalcides* je m'arrêtai plusieurs fois sur le bouchon métastomal des embryons de ce Lézard, en le décrivant autant qu'il était indispensable pour la caractéristique des stades successifs de leur développement. Maintenant je puis présenter — suivant la remarque énoncée à la page 160 de ce travail — les résultats d'une étude plus d'étaillée de cette formation et l'illustrer plus précisément en utilisant les clichés du mémoire précédent auxquels je joins quelques microphotographies nouvelles, que j'ai prises récemment.

Comme on le sait de mon travail précité — les embryons du *Chalcides* vers la phase de la transformation de leur prostoma en métastoma — revêtent l'aspect d'un écusson embryonnaire terminé en arrière par la figure de la lèvre antérieure du prostoma en forme d'un fer à cheval assez considérablement étiré dans le sens transversal (20, pages 126—129, fig. 5¹) — et microphotographies: 15 de la Pl. II et 25 de la Pl. III, ibidem). Dans l'espace contenu entre les deux branches de ce fer à cheval, qui se dirigent par leurs bouts postérieurs vers la ligne médiane, — on ne voit ici aucunes traces d'un épaissement quelconque de la lèvre postérieure. Ainsi et la formation des premières ébauches du bouchon métastomal doit être ici réglée aux stades plus avancés, ce qui a aussi lieu, comme nous l'avons vu, dans la grande majorité des embryons de *Lacerta muralis*. Ce n'est qu'au stade des ailes mésodermiques accrues

¹) A la page 38 du texte polonais du même travail (20).

déjà assez loin vers l'avant, chez un embryon de 0 mm. 72 environ de longueur, que la vraie gouttière métastomale commence à se dessiner. Dans l'embryon dont la partie téloblastique est représentée sur la microphotogr. 24 (Pl. III) de ce travail — cette gouttière n'est que très raccourcie, car elle n'a que 0 mm. 036 seulement en longueur. Au milieu de cette gouttière nous voyons ici un bouchon en forme de languette, long de 0 mm. 072. Déjà à l'observation *in toto* on constate ici les signes de dégénérescence survenant dans le tissus du bouchon; ce dernier ne s'étend pas à l'avant au bord de la lèvre antérieure de sorte que l'entrée du *canalis rectus* est ici presque totalement découverte. J'ai décrit la structure de ce bouchon (l. cit., page 132) comme il suit:

„Sur les coupes transversales par la région téloblastique de cet embryon on voit que dans le bout postérieur du métastoma les amas latéraux de l'ecto-mésoderme atteignent une épaisseur de 60 μ ; entre eux, suivant la ligne médiane, entre la couche ectodermique visiblement tendue et l'endoderme, on voit des amas cellulaires relâchés. Plus vers l'avant ce tableau change de cette façon que les bords latéraux de l'ecto-mésoderme, en s'approchant vers le centre de la coupe — forment une gouttière métastomale, très profonde (50 μ) et large de 40 μ . Le fond de cette gouttière n'est composé que d'une couche mince (8 μ) de cellules endodermiques; dans la gouttière apparaît le „bouchon métastomal“ — un amas de cellules, de 32 μ environ en diamètre. Ces cellules, déjà dans ce stade si jeune, montrent les signes de dégénérescence et de désagrégation. Quelques coupes encore plus en avant — cette désagrégation gagne le fond même de la gouttière (microphot. 40, Pl. V), grâce à quoi ses bords latéraux se séparent l'un de l'autre et le canal neuro-entérique apparaît ouvert.“.

A cette description il faut ajouter encore que sur les coupes situées en arrière de celles qui viennent d'être décrites, et qui ont passé par le bouchon même — les dimensions de celui-

ci sont bien restreintes en comparaison avec l'épaisseur des lèvres du métastoma. En jugeant par le stade général de l'embryon, le bouchon ne devrait se former ici qu'assez récemment — et déjà il est devenu le terrain des processus de désagrégation. Il est aussi assez curieux que les bords de la gouttière métastomale s'allongent ici *au-dessous* de la surface ventrale du bouchon qui se trouve ainsi complètement séparé de l'endoderme vitellin. D'autre part, sur quelques coupes on aperçoit au sein du bouchon, à côté d'éléments en dégénérescence — ceux qui persistent à se diviser par la voie caryocinétique.

En jugeant par un tableau pareil on pourrait admettre que le bouchon métastomal du *Chalcides*, apparaissant relativement bien tardivement et commençant à tomber en désagrégation si tôt — n'a ici qu'une existence de bien courte durée et qu'on devrait s'attendre à ne trouver à sa place dans les stades ultérieurs — que des amas de détritus provenant de sa décomposition définitive. Or, comme nous l'avons mentionné pour les embryons de *Lacerta muralis* (pages 242-243) — on trouve et chez ceux du *Chalcides* des différences individuelles très étendues, touchant aussi bien la configuration que la durée de persistance du bouchon. Celui-ci peut bien se conserver — sans montrer aucun signe de dégénérescence — chez les embryons des stades beaucoup plus avancés, en atteignant aussi les dimensions beaucoup plus considérables.

La réduction sensible de la longueur de la gouttière métastomale et l'épaisseur de ses lèvres latérales dans les embryons du *Chalcides* — peut parfois aboutir à masquer presque entièrement dans le tableau *in toto* — la présence même du bouchon métastomal: cela arrive même dans les cas où celui-ci est bien développé tout en prenant une forme spéciale. A vrai dire — ces cas se rapportent aux phases d'une nécrose et désintégration précoces (comparativement avec l'ensemble des embryons de cette espèce) — du tissu du bouchon. Le téloblaste d'un de ces embryons est reproduit sur notre microphotogr. 25,

Pl. III. La gouttière métastomale se termine ici à l'avant par un espace un peu élargi et plus clair, correspondant à l'entrée du *canalis rectus*. En arrière de cet élargissement — on aperçoit à peine les traces vagues du bouchon métastomal, long de 0 mm. 096 et large de 0 mm. 04 environ. Il n'a, toutefois, que des contours très peu précisés.

Sur les coupes longitudinales (microphotographies 26 et 27, Pl. III) on se rend bien compte de la cause du tableau si indécis du bouchon observé *in toto*. On voit ici que la partie céphalique de la lèvre postérieure qui se transforme en bouchon, bien que sa structure histologique diffère déjà sensiblement de celle des tissus intacts du reste de la lèvre — demeure ici encore en un contact immédiat avec la surface de cette masse saine. Celle-ci revêt ici un aspect d'une pente douce se penchant en arrière — à la suite de l'élimination du „bouchon“. Il est évident que de telles relations ne peuvent pas être saisies à l'observation *in toto*, car alors toute la région située en arrière du prostoma présente un tableau presque uniforme.

Le bouchon même a ici — sur la coupe médiane — la forme d'une massue haute de 50 μ et large de 14 μ au niveau de sa base, s'élargissant vers le haut jusqu'à 34 μ . Il est penché vers l'arrière en formant un angle de 70° environ avec le niveau de l'endoderme vitellin. Les détails de la structure histologique du bouchon sont reproduits assez exactement sur notre microphotographie 27. On constate ici la coloration singulièrement faible de ses éléments — en comparaison avec les cellules intactes des autres feuillets de l'embryon — et la limite très nette qui sépare la surface néo-formée de la lèvre postérieure — du bouchon qui s'est ici éliminé. A côté des cellules pâles et pourvues de nombreuses granulations fines du bouchon en massue — on voit, plus bas, les agglomérations de détritus, formé des grains de coloration plus intense — qui s'insinuent dans le *canalis rectus* et qui proviennent, sans doute, des régions inférieures du bouchon qui ont subi plus tôt la désintégration pathologique.

Tout ce tableau témoigne évidemment de la séparation secondaire du matériel constituant le bouchon métastomatal — qui survient par un processus rappelant dans ses moindres détails l'élimination d'éléments du surplus de la plaque nerveuse chez les monstres platyneuriques. La saillie que fait la partie supérieure de la massue du „bouchon“ au-dessus de la surface plane de la lèvre postérieure (et qui est ici de 10 μ) — ne saurait être, à mon avis, interprétée comme le résultat de la pression exercée sur tout cet amas par les lèvres latérales de la gouttière métastomale. L'ensemble de ces formations s'oppose à cette hypothèse de pression mécanique quelconque: cette saillie n'est dûe alors qu'à une distension des cellules du bouchon, survenue à la suite de processus pathologiques qu'elles ont subi. Une telle augmentation de volume d'un complexe en voie d'élimination était déjà constatée dans nos observations antérieures sur la formation du „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux.

Sur nos microphotographies 28 et 29 de la Planche IV nous avons un téloblaste d'un autre embryon du *Chalcides* dont la longueur totale était de 1 mm., et pourvu de deux paires de protosomites distincts et d'une troisième en voie de différenciation. Le bouchon métastomatal, comme chez l'embryon précédent, ne se distinguait ici *in toto* que très faiblement; il était long de 0 mm. 035. Sur les coupes transversales on voit que dans les régions de ce bouchon situées vers l'avant (microphotogr. 29) — les processus de désagrégation ont déjà gagné la base de cette formation, mais plus vers l'arrière sa structure conserve encore son caractère normal. La gouttière métastomale était ici en réalité prononcée beaucoup plus fortement suivant toute la longueur du téloblaste qu'on ne l'aurait supposé en jugeant d'après le tableau *in toto*, car là elle n'était pas visible qu'à cause de la masse du bouchon qui remplissait son creux. Ce bouchon avait ici sur les coupes les contours d'un X ou d'un haltère, aminci vers l'endroit où les deux lèvres de la gouttière s'approchaient l'une à l'autre — et s'élargissant vers le haut et vers le bas.

Ainsi — de tels tableaux nous pourraient suggérer l'idée que le bouchon chez *Chalcides* subit une désagrégation bientôt après son apparition. Toutefois, les autres exemples, reproduits sur nos microphotogr. 30 et 31 (Pl. IV), nous prouvent qu'il n'en est rien. Ces deux embryons, dont nous voyons ici les régions caudales, et surtout le second d'eux — se rapportent aux stades évolutifs plus avancés que tous ceux qui ont été décrits jusqu'ici, et toutefois le „bouchon“ apparaît ici même avec une netteté beaucoup plus grande. Dans l'embryon de la microphot. 30, qui avait déjà trois paires de protosomites — nous voyons *in toto* un fort bouchon du métastoma, en forme d'une languette, élargie vers l'avant de 0 mm. 048 et dont le trajet suivant la longueur de la gouttière métastomale était visible sur 0 mm. 084. Sur les coupes transversales cette formation avait les contours d'une massue, haute de 75 μ , composée de la partie supérieure, arrondie, de 40 μ environ de diamètre — et de l'inférieure, en forme d'un cou, large de 15 μ . Dans la partie arrondie du bouchon les cellules étaient disposées sans aucun ordre apparent, tandis que vers le bas on voit ici des formations fibrillaires, orientées suivant la longueur du „cou“.

L'embryon de la microphot. 31, où nous avons *in toto* sa partie postérieure, était beaucoup plus avancé que les précédents — par rapport à l'état de sa gouttière médullaire, de l'ébauche du *proamnios*, et à la configuration de tout son téloblaste. J'ai décrit la région du bouchon métastomal de cet embryon d'une façon assez détaillée — dans mon travail monographique sur le développement du *Chalcides* (20, pages 139—142). Ainsi je ne donne ici que quelques passages de ce mémoire:

„....Le téloblaste passe en arrière en un épaissement très fort, nettement délimité, en forme d'une cuillère: l'épaisseur de son bord opaque est ici de 0 mm. 11. De sa limite antérieure fait saillie le „bouchon métastomal“, long de 0 mm. 06; l'extrémité antérieure du bouchon, arrondie en massue, était large de 0 mm. 036“.

Dans la région du téloblaste, examinée sur les coupes transversales.... „la corde dorsale disparaît, la face ventrale du blastoderme s'aplanit, et les bords de la gouttière médullaire passent dans ceux de la gouttière métastomale. Du fond de celle-ci le „bouchon métastomal“ fait une saillie énorme (microphotogr. 49) ¹⁾. L'épaisseur des lèvres latérales du téloblaste est de 100 μ , la profondeur de sa gouttière — de 84 μ , sa largeur varie de 90 μ à 18 μ de haut en bas. Le fond de la gouttière métastomale est séparé de la cavité sous-germinale par une zone d'éléments ecto-endodermiques, épaisse de 20 μ ...“

„Le „bouchon“ du métastoma atteint ici des dimensions inusitées. Il a la forme d'une masse dont le bout inférieur est enfoncé dans la masse ectodermo-endodermique du fond de la gouttière, et le supérieur s'élève jusqu'au niveau de ses bords dorsaux. Ainsi la hauteur de ce bouchon est de 90 μ , tandis que sa largeur croît de 14 à 35 μ . Quant à sa structure histologique — sa partie supérieure a l'aspect à peu près normal, aux éléments intacts, tandis que vers le bas les cellules du „bouchon“ commencent à se désagréger“.

„Sur les coupes voisines, situées plus en arrière, tout le tableau change de telle façon que le fond de la gouttière métastomale raccourcie s'élève assez brusquement vers le haut (microph. 50, Pl. V) ²⁾ et l'épaisseur de ses couches s'agrandit de sorte que le „bouchon“ paraît croître des niveaux s'élevant progressivement. Les éléments de ce bouchon conservent ici la structure normale. Enfin, toutes les traces du bouchon disparaissent, la gouttière métastomale s'aplanit définitivement, et toute la région reçoit l'aspect d'un téloblaste typique, en forme d'une masse ecto-méso-endodermique, très fortement développée ici, et revêtant sur les coupes transversales l'aspect d'une lentille (mi-

¹⁾ Cette microphotographie est reproduite au № 32 (Pl. IV) du présent travail.

²⁾ Microphotographie 33 (Pl. IV) de ce travail.

croph. 51)¹⁾, large de plus de 200 μ et épaisse de 120 μ dans sa partie médiane“.

Il est encore à ajouter ici qu'au sein du téloblaste, où le matériel du bouchon du métastoma se dissout dans la masse cellulaire commune — on peut encore constater sur quelques coupes une délimitation assez distincte des deux bords de la gouttière métastomale dont les agglomérations ecto-mésodermiques, en s'orientant symétriquement vers les côtés externes—laisset entre elles un groupe de cellules indifférentes qui n'entrent pas dans ces deux bords: ce sont les traces de la région la plus postérieure du „bouchon“.

* * *

En comparant nos matériaux qui se rapportent au développement du „bouchon métastomal“ chez *Lacerta muralis* et *Chalcides lineatus* — nous devons constater l'apparition tardive de cette formation chez les embryons de ces deux espèces, ainsi que son développement très restreint en longueur. Cela dépend, à mon avis, des dimensions réduites de la gouttière métastomale même. En tout cas — des faits que nous venons de rapporter il découle que le bouchon métastomal — quelle que soit la période de son apparition — est une formation du caractère ecto-mésodermique, naissant à l'endroit où la masse de l'ecto-mésoderme commence à s'infléchir vers les deux côtés périphériques du germe. Le bouchon reste ici comme un complexe neutre entre les deux ébauches symétriques, et il reste ainsi inutilisable aux buts immédiats de morphogénèse. Grâce à sa position entre les deux bords de la gouttière métastomale, à la formation de laquelle il ne participe point — il devient non seulement inutile, mais même présente une masse empêchant la disjonction de ces bords vers la

¹⁾ Micrphot. 34 du travail présent.

droite et la gauche. Ainsi il aboutit à être éliminé de ces bords qui réussissent à se former malgré sa présence et puis, comme un complexe indépendant et isolé du reste — il est condamné à la disparition par la voie d'une nécrose.

Ce processus nécrotique, comme nous l'avons vu, et ce qui est surtout facile à constater chez *Chalcides* (à comparer la microphot. 27, Pl. III) — s'accentue surtout vers la partie antérieure du bouchon. C'est, d'ailleurs, facile à comprendre, car la gouttière métastomale elle-même se différencie d'avant en arrière, et ainsi sa région la plus ancienne, qui s'est formée la première, doit aussi devenir plus tôt le terrain de la nécrose du matériel inutile qui s'est ici trouvé en surplus.

Enfin, l'ensemble des tableaux décrits semble parler contre l'hypothèse de la pression mécanique exercée par les bords de la gouttière métastomale sur le matériel blastodermique situé entre ces bords — comme d'un facteur décisif dans la formation du bouchon du métastoma. L'étude de la même formation chez *Lacerta ocellata*, dont les embryons présentent un matériel très commode pour l'analyse de nombreuses questions embryogéniques — nous fournira aussi des preuves nouvelles, confirmant notre vue sur l'indépendance du „bouchon“ des facteurs mécaniques de la pression latérale.

3. Le développement du bouchon métastomal chez *Lacerta ocellata* Daud.

Les formations d'ordre „gastruléen“ (plutôt — mésostomal) se présentent chez *Lacerta ocellata* dès leur commencement jusqu'à la perforation du canal de v. Kupffer (*canalis rectus*) — d'une façon tout à fait différente des autres Reptiles étudiés jusqu'à présent sous ce rapport. C'est qu'elles sont représentées par une ligne primitive, allongée suivant l'axe céphalo-cau-

dal de l'embryon (Tur, 24, 25), à l'aspect typique pour la même formation chez les embryons d'Oiseaux, et dont la longueur atteint jusqu'à 0 mm. 9. La partie importante de cette ligne primitive dépasse en arrière la région de l'écusson embryonnaire („Embryonalschild“) et pénètre dans l'*area pellucida*, quoique sa partie céphalique soit située toujours dans les limites de l'écusson, un peu plus près de son bord caudal. L'invagination du prostoma, dessinée par une ligne transversale droite, ou courbée légèrement en arrière — apparaît dans le région antérieure de la ligne primitive, c. à d. située dans l'écusson embryonnaire, et cette invagination découpe de la longueur totale de la ligne — 0 mm. 25 environ pour la lèvre antérieure du prostoma (à comparer la microphot. 35, Pl. IV). Bientôt après la formation de l'invagination prostomale en forme d'une poche dirigée vers l'avant — la partie considérable de la ligne primitive située en arrière de cette invagination disparaît, grâce à quoi déjà vers le stade de la perforation du fond du prostoma — on ne peut pas apercevoir *in toto* aucunes traces de cette ligne. Ainsi le prostoma de *L. ocellata* revêt bientôt l'aspect typique pour les embryons de tous les autres Reptiles. De toute la ligne primitive si allongée il ne reste plus qu'une lèvre postérieure de l'invagination prostomale, assez épaisse, qui s'étend suivant 0 mm. 2 environ suivant l'axe du germe. Ensuite le prostoma, étendu transversalement, commence à se transformer successivement en métastoma, par la voie d'un infléchissement vers l'arrière des deux bords externes de la fente, et cela d'une façon même plus classique que celle décrite pas Mitsukuri (35) pour les embryons d'un Chélonien. Mais, tandis que chez *Chelonia cacouana* la transformation du prostoma en une figure de fer à cheval aux branches dirigées en arrière ne s'accomplit, d'après Mitsukuri, que chez les embryon des stades relativement avancés, car vers l'apparition de la gouttière médullaire et du capuchon céphalique de l'amnios — chez *Lacerta ocellata* la métamorphose complète du prostoma a lieu dans les stades beaucoup plus précoce.

Cette transformation s'achève ici bien avant l'apparition des bourrelets nerveux et elle accompagne les premières phases de la différenciation de la corde dorsale. Quand la gouttière métastomale est déjà définitivement formée — les ailes mésodermiques de l'embryon ne s'avancent vers la partie céphalique que sur une étendue de $\frac{2}{3}$ environ de la longueur totale de l'écusson embryonnaire. Ainsi ces transformations s'accomplissent ici même plus tôt que chez les embryons de Vipère (à comparer: Ballowitz, 40, Pl. IV, figg. 98—103).

Il me semble qu'une telle accélération de la formation du métastoma — en comparaison avec les embryons d'autres Reptiles — pourrait être attribuée à la présence chez *Lac. ocellata* d'une ligne primitive allongée du type d'Oiseau. Cette ligne constitue un foyer de la prolifération du matériel ecto-mésodermique lequel, en se dispersant ensuite dans les régions situées plus loin du prostoma, comme nous l'avons mentionné — reste toutefois à l'endroit situé en arrière de l'invagination, en formant sa lèvre postérieure très fortement prononcée. Ce sont justement les conditions favorisant l'apparition du métastoma dans sa forme la plus typique, et où la quantité de matériel cellulaire destiné à la formation du bouchon métastomal doit être très considérable.

Je dois ajouter ici que c'est pour la première fois dans ce travail, à ma connaissance au moins, que les détails de la transformation du prostoma en métastoma examinée *in toto* — soient présentés sur les préparations colorées, examinées et microphotographiées dans la lumière transmise — „par transparence“. La plupart des travaux dans ce domaine n'était accompagnée que par les dessins pris de la surface des blastodermes non colorés — dans la lumière réfléchie (p. ex. dans les travaux de Will, Ballowitz et beaucoup d'autres). Bien que de tels dessins soient très élégants, grâce aux effets de la plastique qu'un tel procédé rend possibles à obtenir — je serais néanmoins porté à soutenir qu'il serait beaucoup mieux de s'appuyer ici

sur les préparations microphotographiées dans le baume de Canada. Car avec les manipulations soignées nous pouvons toujours éviter les amas d'éléments vitellins ou les accumulations parablastiques qui s'entassent parfois vers la paroi ventrale du blastoderme en masquant les contours des parties figurées du germe. Dans de telles préparations — le défaut de plastique du tableau général se rachète par la possibilité de déchiffrer les détails insaisissables de seule surface externe, comme p. ex. — la longueur de l'invagination prostomale, ou l'étendue des branches de la gouttière métastomale. Je n'ai que trop souvent regretté, en étudiant les dessins si artistiques de Ballowitz dans sa monographie sur le développement de la Vipère (40) — que ces tableaux si intéressants de surface n'étaient pas complétés par les dessins pris dans la lumière transmise.

* * *

En ne m'arrêtant pas, ici au moins, sur les détails se rapportant aux contours de la fente du prostoma et aux variations individuelles de ces contours que j'ai constatées chez les embryons de *Lacerta ocellata* dans les stades qui précèdent la formation du métastoma — je commencerai par la période où s'accentue déjà le procès de l'infléchissement vers l'arrière des bords latéraux de l'invagination prostomale. Grâce à ce procès — la région du blastoderme qui dans les stades précédents représentait la partie médiane de la lèvre postérieure du prostoma — se délimite nettement et apparaît embrassée par les bords de la gouttière métastomale en formation — se transformant peu à peu en matériel d'où le „bouchon du métastoma“ prend son origine.

Sur notre microphotographie 36 (Pl. IV) nous avons la partie postérieure d'un écusson embryonnaire de *L. ocellata* se rapportant aux premières phases de la formation du métastoma. La longueur totale de cet écusson était de 1 mm. 56, et sa lar-

geur — de 1 mm. 2. De ses deux côtés on voyait les „ailes“ du mésoderme s'étendre vers l'avant sur un trajet de 1 mm. 2. Dans l'aire transparente, en arrière et des deux côtés de l'écusson se dessinaient les ébauches de l'*area vasculosa*, longue de 3 mm. 6 et large de 2 mm. 15. Le prostoma se transformant en métastoma a les contours d'un fer à cheval, délimitant la lèvre postérieure longue de 0 mm. 165 et large de 0 mm 072—0 mm. 18 d'avant en arrière. Ainsi toute cette lèvre commence à revêtir ici le caractère d'un bouchon métastomal, à l'aspect d'une formation triangulaire comprise entre les deux branches latérales de la gouttière métastomale, longues de 0 mm. 18 chacune. L'angle formé par ces deux branches est de 45° environ.

Sur les coupes transversales qui ont passé par le niveau du *canalis rectus* on voit que dans presque toute la lumière du conduit de v. Kupffer se trouvaient de nombreux amas de détritus, qui apparaît aussi dans la région antérieure de la gouttière métastomale. Cette dernière, à un niveau où la partie céphalique du „bouchon“ n'est pas encore visible — a sur les coupes l'aspect d'une gouttière au fond plat¹⁾, étendu transversalement à 92 µ et où l'épaisseur de la couche ecto-mésodermique, limitant ce fond du bas, avec l'endoderme vitellin qui y adhère, était de 40 µ environ. Les bords latéraux de la gouttière s'élevaient au-dessus du niveau du fond à 56 µ.. L'infléchissement de ces bords vers les côtés et la prolifération du mésoderme dirigée vers la périphérie étaient ici prononcés très fortement. Sur les coupes situées immédiatement en arrière de ce niveau — vers la partie médiane du fond de la gouttière, apparaît une petite élévation dirigée en haut: c'est la région céphalique du „bouchon“. De la surface dorsale de cette excroissance

¹⁾ Le contour plat du fond de la gouttière primitive se trouve parfois et dans les embryons d'Oiseaux, surtout dans les cas où cette gouttière est prononcée très fortement. Un de tels cas — chez Corbeau freux (*Trypanocorax frugilegus* L.) vient d'être représenté dans ma „Théorie du mésostoma“ (43, microphotographie 11), et je le reproduis sur la microphot. 43 (Pl. V) de ce travail.

se détachent bien distinctement les éléments cellulaires, subissant ensuite les procès nécrotiques et donnant l'origine à des amas de détritus mentionné ci-dessus.

Cette excroissance, correspondant à la partie antérieure du bouchon métastomal,— s'agrandit vers les niveaux du métastoma situés plus en arrière, et s'élargit peu à peu vers les côtés. Enfin, la déclivité de ses bords externes touche aux limites latérales de la gouttière métastomale et en même temps sa surface dorsale s'élève jusqu'au niveau des bords supérieurs de la gouttière. On peut même observer à ce niveau un dédoublement léger de la masse du bouchon dans sa partie dorsale, ce qui n'était ici guère visible à l'examen *in toto* et qui est reproduit sur notre microphotogr. 37, Pl. IV. La masse entière du bouchon, mesurant ici 15 μ en épaisseur et 130 μ en largeur — se divise vers le haut en formant deux bourrelets arrondis séparés par une dépression longitudinale. Cette dépression s'aplanit progressivement vers la région caudale de la gouttière métastomale, en suivant l'aplanissement correspondant de la gouttière elle-même. Il est à noter que suivant les $\frac{2}{3}$ postérieurs du bouchon — les éléments de sa surface dorsale ne montrent pas encore les signes de désagrégation que nous avons constatés vers la région antérieure de cette formation.

L'ensemble de ces tableaux ne nous permet, ici non plus, d'accepter l'hypothèse d'une pression mécanique quelconque qu'auraient exercé les bords de la gouttière métastomale sur le „bouchon“ qu'ils embrassent. La possibilité seule de la formation d'une dépression suivant la surface dorsale du bouchon — présente sous ce rapport un argument assez décisif.

Les phases ultérieures de la transformation du prostoma en métastoma s'accomplissent chez la grande majorité des embryons de *L. ocellata* par la voie „classique“ d'accroissement vers l'arrière de bords externes du prostoma et de leur rapprochement progressif vers la ligne médiane. Ainsi le matériel compris entre ces deux bords devient de plus en plus étroit et prend de

plus en plus l'aspect d'un typique bouchon métastomal définitivement constitué. Sur notre microphotographie 38, Pl. IV nous voyons un tel métastoma achevé, chez un embryon dont l'écusson embryonnaire mesurait 1 mm. 35 en longueur et 0 mm. 96 en largeur. L'aire vasculaire était ici un peu plus développée que chez l'embryon précédent. Les ailes mésodermiques ne s'étendaient ici vers l'avant que de 1 mm. 1, mais vu les dimensions plus restreintes dans ce cas de l'écusson embryonnaire — nous devons considérer cet embryon comme plus âgé que le précédent.

Le métastoma est ici limité de l'avant par la lèvre antérieure dont l'épaisseur dans la direction antéro-postérieure était de 0 mm. 085 environ — et des deux côtés par les lèvres latérales, épaisses de 0 mm. 12 chacune. Ces lèvres latérales sont ici beaucoup plus sombres que chez le premier embryon où leur structure ne différait pas sensiblement du fond général des régions avoisinantes de l'écusson embryonnaire. La gouttière du métastoma a ici le contour sensiblement allongé et ses bords sont situés presque parallèlement l'un à l'autre, s'écartant un peu seulement vers la partie terminale postérieure du métastoma; la largeur de cette gouttière est de 0 mm. 086 vers l'avant, et de 0 mm. 107 vers l'arrière. Le bouchon même à ici déjà l'aspect d'une languette très rétrécie dans sa partie antérieure et s'élargissant un peu en arrière, longue de 0 mm. 215 et large de 0 mm. 102 — à 0 mm. 025. Le bout céphalique du bouchon arrive presque à toucher le bord antérieur du métastoma, mais on peut constater déjà à l'examen *in toto* qu'il ne se prolonge pas ici dans la région invaginée du *canalis rectus*. Le tissu du bouchon se colorait ici beaucoup plus fortement que chez l'embryon précédent où il ne différait pas par sa coloration des régions du téloblaste situées en arrière de lui.

Je ne donne pas ici la description des coupes de cet embryon, car elles ne différaient pas de celles des autres em-

bryons dans le stade du bouchon métastomal définitivement formé dont la description va suivre plus loin.

Une phase suivante des métamorphoses du bouchon se voit dans les embryons dans lesquels les bords latéraux du métastoma s'approchent encore davantage vers la ligne médiane, grâce à quoi le bouchon même acquiert la forme du „bourrelet métastomal“ („Metastomleiste“ de Ballowitz) situé au fond d'une gouttière fortement rétrécie. Nous avons les exemples de tels „bourrelets métastomaux“ sur nos microphotographies 39 et 40 (Pl. IV). La première d'elles représente un embryon entier de *L. ocellata* dans le stade du métastoma achevé¹⁾, et la seconde — la région caudale d'un autre embryon du même Lézard dans un stade identique, avec le „bourrelet“ typique — à un plus fort grossissement.

L'embryon de la microphot. 39 était pourvu d'un écusson embryonnaire long de 1 mm. 45 et large de 1 mm. 2. La longueur de la gouttière métastomale, contenant un bourrelet étroit a atteint déjà 0 mm. 19. L'état évolutif des ailes mésodermiques qui formaient ici la figure caractéristique du „papillon“ (Ballowitz) et celui des ébauches de l'aire vasculaire — démontrait un stade plus avancé que celui du second des embryons décrits. L'embryon de la microph. 40 se rapportait aussi à un stade semblable, quoique même encore plus âgé, vu le rétrécissement des contours de son écusson embryonnaire. Celui-ci mesurait 1 mm. 4 en longueur et 1 mm. 2—0 mm. 6 en largeur. Les îlots sanguins de l'*area vasculosa* étaient ici nettement dessinés et commençaient déjà à former des anastomoses. Les ailes mésodermiques se prolongeaient beaucoup plus vers l'avant que chez tous les autres embryons mentionnés jusqu'ici.

Dans la région métastomale de cet embryon nous voyons

¹⁾ Il m'est impossible de donner ici la microphotographie *in toto* de cet embryon à un agrandissement plus fort que de 27 fois $\frac{1}{2}$, car il était débité en série de coupes — déjà il y a quelques ans, avant que j'eus étudié d'une façon plus spéciale la structure des formations métastomales.

un tableau qui correspond en général aux relations qui existent dans le même endroit de l'embryon de la microphot. 39, et qui sont ici représentées à un plus fort agrandissement. Sur le fond des lèvres latérales épaissies du métastoma s'étend ici la gouttière allongée, aux bords strictement parallèles l'un à l'autre, plus rapprochés que chez l'embryon de la microph. 38. La longueur de cette gouttière est de 0 mm. 18, sa largeur—de 0 mm. 06 seulement. Le „bourrelet“ du métastoma longeant le fond de la gouttière est aussi long de 0 mm. 18, et sa largeur ne dépasse pas 0 mm. 03. Le bout antérieur du bourrelet se prolonge jusqu'à l'orifice externe du *canalis rectus*.

Sur les coupes transversales de l'embryon de la microph. 39 (à comparer la microphof. 41, Pl. IV) on voit que le bouchon métastomal, réduit ici à la forme d'un bourrelet allongé et étroit — se présente comme un amas cellulaire s'élevant du fond de la gouttière, de 45 μ en hauteur et de 34 μ en largeur. Les éléments de ce bouchon passent vers le bas en masse ecto-mésodermique, épaisse de 50 μ , et dont les bords latéraux se prolongent en mésoderme paraxial. Même dans ce cas, malgré le rapprochement réciproque si considérable des deux bords latéraux de la gouttière métastomale vers la ligne médiane du germe (leur éloignement ne dépasse pas ici 64 μ seulement) — et malgré la réduction de la masse du bouchon à un bourrelet si étroit — il ne saura pas être question d'une „pression mécanique“ de la part des lèvres de la gouttière sur le tissu du bouchon. Des deux côtés de celui-ci nous voyons les dépressions en forme des gouttières — délimitant les bords latéraux du bouchon de ceux de la gouttière métastomale; ces dépressions, larges de 14 μ —18 μ , se terminent vers la base du bouchon en des contours arrondis dont l'aspect seul suffit à exclure toute idée sur une pression quelconque...

Les éléments du bouchon ne montrent pas encore de signes directs de dégénérescence, quoique la surface dorsale de toute cette formation à déjà perdu son aspect lisse et uniforme.

Ainsi, dans deux derniers embryons nous avons à faire avec le bouchon métastomal développé en forme d'un bourrelet long, fortement rétréci, logé suivant tout le trajet d'une gouttière du métastoma très nettement prononcée. Ces embryons nous représentent le maximum du développement de cette formation, laquelle, en commençant pas ce stade, va subir l'involution de plus en plus accentuée au cours des stades ultérieurs. Cette involution peut toutefois apparaître même de très bonne heure — ou plutôt, quand le bouchon ne se développe que très faiblement dès son origine et quand sa masse bien restreinte se désagrège autant plus tôt — il peut disparaître définitivement déjà dans les stades vers lesquels chez les autres embryons de *L. ocellata* il se présente encore sous son aspect le plus typique. Notre microphotographie 42 de la Planche V nous présente un des embryons de cette catégorie. L'état général du développement de ce germe correspondait au stade du blastoderme de la microphotogr. 40¹⁾). Son écusson embryonnaire était long de 1 mm. 5 et large — dans sa partie antérieure — de 1 mm. 1; les ailes de mésoderme s'étendaient ici assez loin vers l'avant. La région du téloblaste, qui nous frappe à l'observation *in toto* par sa coloration intense, mesurait 0 mm. 48 en longueur et autant en largeur. On voit là la gouttière du métastoma, bordée de lèvres latérales très fortement épaissees, longue jusqu'à 0 mm. 26 et large de 0 mm. 05 environ suivant tout son trajet, à l'exception de son bout caudal où les bords de la gouttière s'écartent vers les côtés à une distance de 0 mm. 19 l'une de l'autre. Le long de toute la gouttière métastomale on ne peut apercevoir *in toto* aucunes traces distinctes du bouchon, et ce n'est²⁾ que vers son extrémité postérieure qu'on

¹⁾ Il m'était impossible de donner la microphotographie de cet embryon à un agrandissement plus fort — pour les mêmes raisons qui m'ont forcé à me restreindre à un grossissement de 27 fois $\frac{1}{2}$ pour l'embryon de la microphot. 39.

²⁾ Une telle absence de bouchon métastomatal chez les embryons plus jeunes que les autres chez lesquels cette formation est encore très nettement

voit un amas insignifiant aux contours triangulaires, dirigé par son excroissance en languette vers l'intérieur de la gouttière métastomale élargie à cet endroit. A part cela, dans la région médiane et antérieure de la gouttière on peut remarquer sur son fond des agglomérations éparses de grains minuscules qui n'avaient pas toutefois, à l'examen *in toto*, de caractère cellulaire.

Sur la série des coupes transversales on pouvait bien constater qu'en effet — le développement très accentué des lèvres latérales de la gouttière du métastoma, dont l'aspect rappelle ici à s'y méprendre la structure d'une gouttière primitive typique des embryons d'Oiseaux (au moins dans quelques formes spéciales du développement de celle-ci — à comparer notre microphotographie 43, Pl. V) était ici accompagné par un „arrêt de développement“ évident des éléments du bouchon métastomal proprement dit. La grande partie des composants de ce bouchon a déjà subi la désagrégation finale dont témoigne la présence—dans la quantité insignifiante, d'ailleurs—des amas détritiques qu'on trouve dans le *canalis rectus*, et aussi dans la gouttière même. Ces amas étaient composés de granulations fines à structure indéfinissable, mesurant de 2 μ à 1 μ en diamètre, et de sphéroïdes de 10 μ — 20 μ à l'aspect spongieux et remplis de vacuoles nombreuses, mais sans aucunes traces des noyaux cellulaires.

développée — s'observe aussi chez les embryons du *Platydactylus* décrits par Will, à savoir sur les figures 26 et 27 de la Pl. 3 de son travail (32). Le second de ces embryons, aux ailes mésodermiques poussées vers l'avant beaucoup moins que chez le premier — présente en comparaison avec celui-ci „Ein wenig jungerer Embryo, an dem nicht desto weniger die Bildung der Primitivrinne bereits vollendet ist“ (page 154 du texte). Nous ne voyons là aucunes traces du bouchon et les bords de la gouttière métastomale sont ici très rapprochés l'un à l'autre, tandis que chez l'embryon de la fig. 26 le bouchon est considérablement allongé. Un autre embryon (fig. 25) se rapportant au même stade que celui de la fig. 27—montre encore un contour de la gouttière métastomale très primitif, triangulaire, ce qui témoigne de sa formation récente, et où le bouchon du métastoma reste encore sensiblement large dans sa partie postérieure.

Sur les coupes qui ont passé par les parties céphaliques de la gouttière métastomale — la largeur de celle-ci était de 38 μ à l'endroit du maximum de rapprochement réciproque de ses bords, tandis que le fond même de cette gouttière était ici large de 80 μ . La surface de ce fond était bien aplatie sans traces d'une excroissance médiane quelconque laquelle pourrait correspondre aux rudiments du „bouchon“. Le tissu ecto-mésodermique n'est ici représenté que par deux rangées de cellules d'épaisseur commune de 14 μ . Par contre — les lèvres latérales de la gouttière s'élèvent ici à une hauteur de 80 μ au-dessus du fond de celle-ci.

Plus vers l'arrière nous rencontrons dans la même gouttière métastomale le tableau représenté sur la microphotogr. 44 (Pl. V). Ici la distance entre les bords de la gouttière est de 32 μ et la largeur de son fond — de 60 μ . De ce fond s'élève une excroissance — triangulaire sur les coupes — haute de 15 μ : cette excroissance présente la seule trace du bouchon métastomatal de cet embryon.

Il me semble qu'un certain „arrêt du développement“ du bouchon métastomatal pourrait être ici mis en rapport avec le développement très fort des lèvres latérales du métastoma et avec leur rapprochement non moins prononcé — vers la ligne médiane du germe. Grâce à ce rapprochement il devait ici se produire la pénurie de matériel indifférent — compris dans le territoire ecto-mésodermique très restreint, entre les bords de la gouttière métastomale.

A côté de cas pareils d'un arrêt total du développement du bouchon — nous rencontrons chez *Lacerta ocellata* comme un phénomène assez fréquent (et qui, par contre, n'est qu'assez rare chez les embryons d'autres Lézards) — un autre type de configuration du bouchon, qui consiste en son arrêt partiel, limité à la région antérieure de la gouttière métastomale, tandis que vers l'extrémité caudale de la même gouttière — le bouchon se développe d'une façon assez prononcée. Ce phénomène est

d'autant plus curieux que nous n'avons jusqu'ici d'indications que sur une configuration tout à fait contraire — du bouchon métastomal par rapport au trajet de la gouttière du métastoma, c. à d. sur son développement plutôt vers la partie antérieure de cette gouttière, accompagné par sa disparition vers le bout caudal. Nous le voyons p. ex. sur les figures 100, 101, 103, 110 et 114 (Pl. V et VI) de la monographie de Ballowitz sur le développement du *Pelias berus* (40) et sur les figg. 7 et 8 (Pl. I) du travail de K. Peter sur celui de *Lacerta agilis* (41). Ainsi il est à souligner spécialement — le fait de l'apparition assez fréquente chez *L. ocellata* d'une forme du bouchon métastomal semblable à celle que nous représentons sur notre microphotogr. 45, Pl. V. Il est à noter que cette forme du bouchon se rencontre ici assez souvent et dans tous les stades évolutifs dans lesquels cette formation est visible en général, c. à d. en commençant par la phase de la gouttière métastomale formée — jusqu'aux stades des embryons pourvus de 2—3 paires de protosomites déjà nettement différenciés.

Sur la microphotogr. 45 nous avons la région caudale, vue *in toto*, d'un embryon dans le stade qui correspondait à celui de l'embryon de la microphot. 42 — quant au caractère général de l'accroissement des ailes mésodermiques vers l'avant. Son aire transparente mesurait 6 mm. 6 environ en longueur et 4 mm. 2 en largeur. Les ébauches de l'*area vasculosa* étaient assez peu développées. L'écusson embryonnaire, long de 1 mm. 57, était large de 1 mm. 2 vers avant et de 0 mm. 75 vers l'arrière. Les ailes mésodermiques s'étendaient de 1 mm. 25 vers l'avant de l'écusson. La région téloblastique, à la coloration intense, était longue de 0 mm. 32 et large de 0 mm. 34. Nous voyons ici la gouttière métastomale, limitée de l'avant par la lèvre antérieure assez faiblement dessinée — et des deux côtés — par les lèvres latérales très fortes, de 0 mm. 144 d'épaisseur chacune. La longueur de la gouttière était de 0 mm. 193; sa largeur: de 0 mm. 05 en avant et de 0 mm. 082 en arrière.

La partie céphalique de la gouttière métastomale, suivant un trajet de 0 mm. 108 en commençant par le bord de la lèvre antérieure est dépourvue de traces quelconques du „bouchon“: on n'y voit que le fond assez transparent de la gouttière se penchant vers le canal de v. Kupffer. D'autre part — la moitié postérieure de la gouttière est occupée par le bouchon métastomatal très fort, à l'aspect d'une formation sombre, longue de 0 mm. 096 et large jusqu'à 0 mm. 06. Sur les coupes longitudinales médianes (à comparer la microphot. 46, Pl. V) qui ont passé par le milieu du bouchon et de la gouttière métastomale — il est évident que la partie antérieure de celle-ci ne renferme aucunes formations qui ressembleraient aux traces du bouchon tandis que le vrai bouchon métastomatal commence à une distance assez considérable du bord antérieur de l'invagination prostomale. Il a l'aspect d'un promontoire (désigné sur la microphotographie par l'astérisque) s'élevant brusquement au-dessus de la surface de la lèvre postérieure, aux contours arrondis et dont le bord antérieur a 40 μ —50 μ en hauteur. De ce promontoire — vers la partie caudale de l'embryon s'étend une couche cellulaire, se rétrécissant progressivement en forme d'un coin et passe peu à peu en feuillet mince, purement ectodermique, des régions périphériques du blastoderme. Les éléments de ce bouchon ne portent pas encore de traces de dégénérescence, mais tout le caractère de cette formation témoigne de son individualisation commencée, de son indépendance qui s'accentue — du reste de la masse ecto-mésodermique, laquelle est située au-dessous du bouchon en formant les couches cellulaires dont le prolongement immédiat vers l'avant constitue la région antérieure du fond de la gouttière, libre de tout matériel superflu dont seule la partie caudale est ici chargée.

Ainsi nous avons ici à faire avec une telle constitution de la gouttière métastomale où le surplus de matériel ecto-mésodermique s'est trouvé à une distance assez considérable du niveau de l'invagination primitive du prostoma. Grâce à cette circon-

stance la gouttière du métastoma a revêtu, dès son début, suivant le parcours de sa moitié antérieure — le caractère typique de la gouttière primitive.

* * *

Dans tous les embryons de *Lacerta ocellata* que nous avons décrits jusqu'ici on constate le même type principal de la transformation du prostoma en métastoma et de la formation du bouchon métastomal qui apparaît simultanément avec la gouttière. Nous avions ici partout l'infléchissement progressif vers la partie caudale de l'embryon — des bords latéraux, externes, de la fente de l'invagination du prostoma, qui ont été primitivement étirés dans le sens transversal. Grâce à ce processus il survient une délimitation de plus en plus accentuée — d'une région du matériel ecto-mésodermique contenu entre les bords de la gouttière métastomale se formant de la sorte — et cette délimitation aboutit directement à la formation du „bouchon“. Avant de passer à la description des faits qui vont nous prouver que chez *L. ocellata* la formation du bouchon du métastoma ne s'accomplit pas toujours et nécessairement d'après ce schéma qu'on considère comme général et obligatoire — je me permettrai de signaler encore une forme particulière du développement du métastoma, liée spécialement avec les relations des bouts terminaux des branches latérales de sa gouttière — avec les contours de l'écusson embryonnaire même.

Chez tous les embryons que nous venons d'étudier — les bords de la gouttière métastomale (ou ses „lèvres latérales“), même sans distinction de stade plus ou moins avancé de sa formation — finissent toujours avant la limite caudale de l'écusson embryonnaire, en ne l'atteignant jamais. Les contours de cet écusson sont chez *L. ocellata* dessinés pour la plupart de telle façon que vers les phases du métastoma ses limites caudales ne

s'accentuent pas trop nettement, et d'autre part toute la région téloblastique, la gouttière métastomale comprise, est encore située vers l'avant assez loin de ces limites. En tous cas — dans la grande majorité des embryons — les bouts postérieurs de la gouttière métastomale se dissolvent dans le tissu du blastoderme à une certaine distance du bord caudal de l'écusson. Mais ce n'est pas toutefois une règle générale. Chez quelques embryons (parmi les centaines que j'ai étudiés dans ces stades) j'ai constaté des relations un peu différentes et assez curieuses. Là — les deux branches de la gouttière s'étendent non seulement à la limite caudale de l'écusson embryonnaire — dans ces cas dessinée toujours très nettement — mais elles se prolongent ensuite suivant cette limite en la contournant — à droite et à gauche, en se dirigeant en avant, et en longeant sur une certaine étendue les bords postéro-latéraux de l'écusson.

Des relations pareilles sont représentées sur notre microphotographie 47, Pl. V. Je m'arrêterai ici sur une telle configuration de la gouttière métastomale, en vue de la signification théorique qu'on a attribué à des tableaux pareils dans l'embryogénie de Reptiles et même d'Oiseaux. La figure du „croissant“ („Sichel“) qui se forme dans ces circonstances, nous rappelle, évidemment, le croissant qui se dessine dans la région caudale des embryons des Sélaciens en voie de gastrulation. D'où — à travers les conceptions déjà si surannées de Koller sur les soi-disant „Sichelknopf“ et „Sichelhörner“ (45) dans le développement d'Oiseaux — nous avons dans la littérature des retours bien fâcheux à mon avis — tendant à attribuer à de telles formations „en croissant“ — des valeurs morphologiques d'ordre spécial et primitif. Nombreux auteurs ne peuvent pas se réconcilier jusqu'à l'heure actuelle avec l'idée que les formes diverses des „croissants“ n'apparaissent dans l'embryogénie des Vertébrés supérieurs — que d'une façon bien accidentelle et de pure convergence. Chez les Reptiles — surtout dans les em-

bryons du *Crocodilus madagascariensis* — de telles branches latérales de la gouttière primitive ont été figurées par Voeltzkow. Les dessins de cet auteur (46, Pl. II, figg. 13-a, 14-a, 15-a et 16-a) nous montrent dans les blastodermes de ce Crocodlien — les „Seitenfurchen“ de dimensions gigantesques, et s'étendant très loin vers l'avant de l'écusson embryonnaire des deux côtés de celui-ci. Ajoutons que ces „sillons latéraux“ paraissent se former ici indépendamment du métastoma, ce que semble nous montrer la fig. 15-c de la même planche. Dans son autre travail (47) Voeltzkow présente les coupes de l'embryon désigné par le № 13-a dans le mémoire précédent. Ici, surtout sur la fig. 10 (Pl. XXXII), nous voyons la coupe par les „Seitenfurchen“, qui rappellent, au fait, mais d'assez loin, le tableau d'une gouttière primitive ramifiée. Tout de même la couche ectodermique est ici bien précisément séparée des agglomérations mésodermiques sous-jacentes et il est évident que celles-ci ne proviennent nullement d'une prolifération ecto-mésodermique qui serait ici spécialement localisée.

En revenant à notre embryon de *L. ocellata* aux „sillons latéraux“ (microphot. 47) il est surtout à noter que nous avons ici à faire avec un tableau examiné dans la lumière transmise, et non réfléchie, appliquée par Voeltzkow et les autres. Malgré cela la netteté de ces sillons, surtout du côté gauche de l'écusson embryonnaire, est ici assez considérable. Il me semble que l'examen des formations pareilles dans la lumière réfléchie peut bien aboutir à des résultats peu exacts, car quand l'on expose la surface de l'embryon à un fort faisceau de rayons — même les plis le plus insignifiants paraissent être plus forts et plus profonds. Ainsi notre microphotographie reproduit les formations en question avec beaucoup plus d'exactitude.

C'était un embryon se rapportant au même stade évolutif que les derniers que nous avons décrits. Les dimensions de son écusson embryonnaire étaient de 1 mm. 44 et de 1 mm. — 0 mm. 6. Les ailes mésodermiques s'avançaient de 1 mm. 05.

Les ébauches de l'aire vasculaire étaient longues de 2 mm. 4 et larges de 1 mm. 85; le réseau d'ilots sanguins n'était pas encore très compliqué.

La gouttière du métastoma était longue de 0 mm. 18 et large de 0 mm. 107; le „bouchon“ mesurait 0 mm. 168 et 0 mm. 06—0 mm. 082. Ainsi, en jugeant par la largeur du bouchon et par la convexité encore assez faible du bord antérieur du métastoma — le stade de la formation de la gouttière métastomale n'était ici qu'assez précoce. Les bords postérieurs de cette gouttière, en s'écartant vers les côtés, contournent les bords externes de l'écusson embryonnaire en formant deux „Seitenfurchen“ dont celle de la gauche s'étend vers l'avant suivant la longueur de 0 mm. 36, et celle de la droite — de 0 mm. 24. En dehors de la partie postérieure de l'écusson délimité de la sorte, — s'étend, en partant de la région caudale du „bouchon“ — une zone en forme de croissant, d'un territoire plus sombre que l'*area pellucida*, large de 0 mm. 7 (dans le sens transversal) et longue de 0 mm. 18 suivant l'axe de l'embryon.

La série de coupes transversales nous a montré que les relations qu'on observe ici vers le bord postérieur de l'écusson embryonnaire, à l'endroit où on voit *in toto* les prolongements de la gouttière métastomale en forme des „sillons latéraux“ — n'ont rien de commun avec la structure de la gouttière au vrai sens du mot: ici le tissu ecto-mésodermique des parties centrales de l'écusson subit un amincissement assez brusque, accompagné de la formation simultanée d'une légère dépression dirigée du haut en bas. De cette façon la couche, épaisse p. ex. de 50 μ — passe immédiatement en un feuillet mince de l'ectoderme extra-embryonnaire de 12 μ —20 μ d'épaisseur seulement. La disposition du feuillet ectodermique dans la région avoisinante à l'écusson — où ce feuillet s'infléchit au-dessous du bord de l'écusson — nous rappelle, à un certain degré, les relations analogues survenant parfois dans les embryons d'Oiseaux atteints de Platyneurie, où la partie centrale de l'ectoderme extra-neural

s'infléchit aussi au-dessous du bord externe de la plaque nerveuse platyneurique.

Quant au „bouchon“ même — sa structure ne diffère pas sensiblement dans ce cas de la norma habituelle. Il est à noter toutefois que sa partie antérieure était pourvue d'une base très large à l'aide de laquelle il s'unissait avec le fond de la gouttière métastomale, tandis que plus près de sa partie caudale — cette base se rétrécit un peu, de sorte que le contour du bouchon devient presque circulaire sur les coupes. Or, on rencontre ordinairement les relations inverses: à comparer les microphotographies 49 et 50 (Pl. V).

Ainsi donc, il est clair qu'il est impossible d'établir une homologie quelconque entre les „sillons latéraux“ et la „gouttière métastomale“ — et de considérer celle-là comme le prolongement de ces sillons vers l'avant. Ils ne sont que l'expression externe des relations qui existent dans l'endroit où l'ectoderme de l'écusson embryonnaire s'amincit brusquement en passant en celui des régions extraembryonnaires du germe. Même les dépressions de ces sillons accessoires ont ici, à un degré assez considérables — le caractère des *artefacta*, provoqués par l'action du réactif fixateur sur un endroit où voisinent entre elles les deux couches d'épaisseur et de consistance différentes. On ne saurait en tous cas considérer ces formations comme un foyer accessoire spécial de la prolifération mésodermique, à côté du foyer principal axial, c. à d. de la ligne primitive, du prostoma et des lèvres latérales du métastoma. Il n'est pas douteux que ces sillons — s'ils ont toutefois une signification particulière et ne sont pas tout simplement des *artefacta* accidentels — n'apparaissent jamais avant la formation du métastoma, ni avec une relation génétique quelconque avec celui-ci, mais, au contraire — leur formation est plus tardive et suit d'assez loin la différenciation définitive des centres mésodermogènes réels. Si même on arrive à constater — ce que j'ai eu l'occasion d'observer quelquefois — l'apparition de tels sillons latéraux dans les stades plus

jeunes que la transformation du prostoma en métastoma — toujours dans ces cas ces „sillons“ se forment d'une façon tout à fait indépendante de l'invagination prostomale et sans aucune relation avec celle-ci. J'ajouterai que la formation de ces „Seitenfurchen“ est aussi liée avec la différenciation de la région postérieure de l'écusson embryonnaire, qui s'épaissit ici d'une façon spéciale au cours de la transformation de toute cette région — en un téloblaste“ typique (*vide infra*).

* * *

Enfin, je dois mentionner ici la question de certaines variations individuelles assez curieuses, qui apparaissent parfois dans le mode de la formation du bouchon du métastoma chez *L. ocellata*. Le caractère de ces variations peut même nous éclairer sur la signification morphogénique du „bouchon“, de la gouttière métastomale, et sur leur rapport avec le prostoma.

Comme je l'ai déjà mentionné — la formation du métastoma commence chez *L. ocellata* à un stade après la perforation achevée du canal de v. Kupffer, et le développement de la gouttière métastomale, d'après le schéma général de Mitsukuri, procède par l'infléchissement en arrière des bords latéraux du prostoma. Avant le commencement de cette métamorphose la courbe concave du contour de la lèvre antérieure se dirige nettement vers l'arrière.

Cet infléchissement typique des bords latéraux du prostoma commence chez *Lac. ocellata* presque toujours après la formation définitive du *canalis rectus*, quoique il m'arrivait parfois de constater la perforation complète de ce canal même chez les embryons conservant le contour assez primitif du prostoma, à la lèvre antérieure étirée un peu en arrière en forme d'une languette légèrement arrondie. En tout cas la formation d'un vrai métastoma typique doit être, en principe, précédée par l'in-

fléchissement de la concavité de la fente de l'invagination prostomale vers l'arrière. Le bouchon métastomal, lui-même, présente alors le résultat immédiat de l'accroissement dans la direction caudale des bords du prostoma, et de l'isolement dans la région médiane du germe, qui s'ensuit de ce processus — du matériel provenant de la lèvre postérieure. Ce matériel se trouve ainsi entre les bords latéraux de la gouttière formée par les prolongements des bords externes de l'invagination primitive.

J'ai constaté, toutefois, chez *L. ocellata* toute une série de déviations spécifiques, de variations embryonnaires individuelles, qui peuvent témoigner que bien que chez la majorité des embryons de ce Lézard tout ce processus s'accomplisse en suivant strictement le schéma général sus-indiqué — les modes tout à fait différents de la formation du bouchon du métastoma ne sont ici aucunement exclus du cercle de possibilités évolutives. Ces autres procédés de sa formation sont parfois liés avec une hétérochronie assez curieuse, où l'apparition du bouchon n'est pas liée nécessairement avec un degré assez avancé du développement de la gouttière métastomale, mais — tout au contraire, ce bouchon peut se former d'une façon très accentuée même en présence d'une gouttière très faiblement développée.

Ces variations indiquent également que la formation de la gouttière métastomale et de son „bouchon“ n'est liée par aucun lien nécessaire de corrélation avec le stade de perforation du canal de v. Kupffer et avec une différenciation avancée des „ailes“ mésodermiques: les formations d'un caractère indubitablement métastomal peuvent apparaître déjà dans les stades plus précoce, où leur présence n'était pas signalée jusqu'ici.

Enfin, l'examen de ces variations nous prouve que les bords latéraux de la gouttière métastomale ne se forment point forcément comme les prolongements de ceux de l'invagination du prostoma, se dirigeant dans la direction caudale: ils peuvent

bien se former aussi comme les dépressions autonomes et indépendantes de la fente même du prostoma.

* * *

Notre microphotographie 48 (Pl. V) représente la région du métastoma d'un embryon de *Lacerta ocellata* dont l'état général montrait les caractères se rapportant à un stade évolutif sensiblement plus jeune que ceux des autres embryons que nous avons décrits. Cet embryon était situé au centre d'une aire transparente de 4 mm. 5 en diamètre, et avait la forme d'un écusson embryonnaire allongé et pyriforme, long de 1 mm. 56 et large de 1 mm. 27 — 0 mm. 68. Dans les limites de cet écusson on ne voyait encore aucunes traces des „ailes“ de mésoderme et ainsi son aspect général rappelait ici celui des germes dans le stade de la ligne primitive ou dans les premières phases de la formation du prostoma. En arrière de la fente prostomale se prolongeait ici du bord de l'écusson embryonnaire une formation plus sombre aux contours comme d'une „barbe“ longue de 0 mm. 45 et large de 0 mm. 72. Des bords postérieurs et latéraux de ce prolongement s'étiraient en rayonnant vers l'*area pellucida* — les formations minces et peu transparentes à l'aspect des ébauches sanguines très précoce. A part ces formations il n'y avait ici aucunes autres traces de l'aire vasculaire, ce qui correspondait au stade général, bien jeune, de tout ce germe.

La région du téloblaste prise dans son ensemble mesurait ici 0 m. 48 environ en longueur et 0 mm. 36 en largeur. La lèvre antérieure était longue de 0 mm. 19 environ; l'invagination du prostoma, s'orientant déjà ici légèrement en arrière par sa courbure de concavité, était large de 0 m. 14. Les bords latéraux de cette invagination passent bien distinctement dans le tissu indifférent du blastoderme et ils ne montrent aucune union avec les bords de la gouttière métastomale. Cette dernière se forme d'une façon tout à fait autonome et in-

dépendante du prostoma — par la voie de la formation des deux sillons latéraux distincts, s'orientant vers l'arrière et commençant en dedans des extrémités latérales du prostoma.

Cette gouttière métastomale, s'étirant encore assez largement vers les côtés, a ici 0 mm. 2 en longueur et 0 mm. 075—0 mm. 18 en largeur. Ses bouts antérieurs sortent d'au-dessous des bords latéraux du prostoma et puis ils embrassent le bouchon métastomal de dimensions assez considérables. Celui-ci pénètre par son bout céphalique, sensiblement rétréci jusqu'à 0 mm. 024,— au-dessous du bord de la lèvre antérieure du prostoma. Plus en arrière le „bouchon“ s'élargit jusqu'à 0 mm. 085, après quoi il se rétrécit de nouveau à 0 mm. 072, pour s'élargir encore une fois vers sa partie postérieure jusqu'à 0 mm. 158.

La série de coupes transversales nous montre que la gouttière métastomale s'est ici formée réellement, comme l'indiquait déjà son aspect *in toto* — d'une façon tout à fait indépendante, sans aucun rapport avec l'invagination de la „poche“ du prostoma. A part cela nous constatons aussi un fait assez important que la formation du bouchon métastomal, même très fortement prononcé, n'est liée par aucune corrélation immédiate avec le degré de profondeur de la gouttière même, ou, autrement, que même la gouttière très faiblement dessinée peut contenir une masse très forte du „bouchon“. J'ai rencontré assez fréquemment des cas de ce genre, dont le plus typique est celui de l'embryon de la microphotographie 52 (Pl. VI) dont nous nous occuperons plus loin. Quant au germe dont il s'agit ici — nous avons à faire encore avec un autre phénomène, non moins curieux, à savoir: la formation du bouchon métastomal, prononcée dans sa forme bien typique, a eu lieu ici dans un stade relativement très précoce, avant la perforation du canal de v. Kupffer (*canalis rectus*) de Ballowitz! En réalité, l'invagination du prostoma, assez large vers sa partie céphalique, n'arrive pas ici au contact, mê-

me superficiel, avec la couche de l'endoderme vitellin. Cela indique un stade de „gastrulation“ très précoce, ce qui correspond, d'ailleurs, à l'état général de tout cet embryon.

D'autre part le contour de la région céphalique du bouchon métastomal apparaît ici déjà au niveau de la partie postérieure de la lèvre antérieure du prostoma — sous la forme d'une petite agglomération (de 24 μ en diamètre) de cellules, en excroissance du fond de l'invagination prostomale. Cela correspond à la région du bout antérieur, fortement rétréci, du bouchon qui pénètre, comme nous l'avons constaté *in toto* — au-dessous du bord de la lèvre antérieure. Immédiatement en arrière de ce niveau le bouchon s'agrandit considérablement et sa configuration inusitée, ainsi que l'aspect de la gouttière métastomale qui se forme ici par une voie peu fréquente, sont représentés sur notre micropotographie 49, Pl. V. Nous sommes frappés ici d'abord par le contour bizarrement aplati et arrondi doucement vers les côtés — de la gouttière même, dont la dépression très faible présente un contraste évident avec la masse si forte du „bouchon“ métastomal. Quand l'épaisseur de toute cette ébauche, mesurée de la surface supérieure du blastoderme à l'endoderme vitellin s'enfonçant en demi-cercle vers la cavité sous-germinale, est ici de 160 μ — le fond de la gouttière métastomale n'est éloigné que de 50 μ seulement de cette surface dorsale, et les lèvres latérales de la gouttière s'écartent l'une de l'autre vers les côtés jusqu'à 140 μ Le développement si fort du bouchon même est ici d'autant plus étonnant: il se présente à ce niveau, comme nous le voyons sur la micropotographie, comme une formation „cordiforme“ sur la coupe, dirigée par sa partie plus large aux bords doucement arrondis vers le haut, et s'unissant par sa région plus étroite, comme par un pédoncule — avec le fond de la gouttière métastomale, si large encore. La largeur de ce bouchon dans sa région supérieure est de 82 μ , et vers le bas, près du fond de la gouttière — de 30 μ seulement, tandis que sa hauteur est de 65 μ dont 15 μ environ fait saillie au-dessus du

bord supérieur gauche de la gouttière, et 27 μ — au-dessus du bord droit, plus aplati. Quant au caractère histologique du „bouchon“ — ses éléments conservent encore en général la structure des cellules tout à fait saines et ressemblent à tous les égards à ceux des cellules ectodermiques du fond et des lèvres de la gouttière, ce qui est facile à comprendre vu la formation évidemment si récente du bouchon. Malgré cela dans quelques cellules isolées de ce bouchon commencent à apparaître déjà des granulations fines, de 1 μ environ en diamètre, et qui présentent les premières traces du processus pathologique imminent, quoique leur nombre n'est ici que très insignifiant.

Sur la coupe représentée sur la microphotogr. 49, et encore plus sur les autres coupes voisines — on voit, en appliquant un grossissement très fort (p. ex. l'objectif à immersion 2 mm. de Zeiss), qu'entre les cellules de couches inférieures du „pédoncule“ du bouchon et les éléments du fond de la gouttière métastomale commence à se dessiner une délimitation assez nette, témoignant d'une solution de continuité histologique qui se prépare entre ces deux régions. Ainsi il faudrait ici s'attendre à ce qu'au cours du développement ultérieur d'un tel „bouchon“ qui s'est différencié de si bonne heure — celui-ci se séparerait bientôt définitivement du fond de la gouttière, ce qui probablement aurait entraîné sa prompte désagrégation.

Sur la série de coupes situées plus en arrière du niveau décrit — l'aspect du „bouchon“ et ses relations avec le fond de la gouttière métastomale changent de telle façon que simultanément avec un élargissement peu sensible de la partie dorsale du bouchon (ce qui est déjà visible sur le tableau *in toto*) — le „pédoncule“, c. à d. sa région inférieure, l'unissant avec le fond de la gouttière — s'élargit progressivement jusqu'à ce que toute cette formation acquiert le contour presque orthogonal sur la coupe. Ce tableau est représenté sur notre microphotographie 50, Pl. V. Nous voyons ici que, la largeur de la surface dorsale du bouchon mesurant 85 μ — 90 μ , sa base s'élargit à 100 μ .

et sa hauteur n'est que de 40 μ seulement. En même temps il est à constater que vers ce niveau caudal de toute cette formation la gouttière métastomale s'aplatit encore plus considérablement et les espaces qui séparent des deux côtés les bords externes du bouchon de ceux des lèvres latérales de la gouttière — deviennent de plus en plus larges. En réalité: au niveau de notre dernière microphotographie la distance réciproque entre les deux lèvres latérales de la gouttière atteint déjà 170 μ , tandis que sa profondeur n'est ici que de 30 μ . D'autre part — quand au niveau de la microphot. 49 les fentes entre les bords de la gouttière et les parois latérales du „bouchon“ n'atteignent que 8 μ seulement en largeur — aux niveaux situés plus en arrière le bouchon est séparé des lèvres de la gouttière par les fentes larges de 26 μ à 30 μ ! Il est aussi à remarquer que dans les régions antérieures du bouchon tout le tissu qui le compose a le caractère plus ou moins parfaitement homogène, tandis que vers l'arrière nous pouvons encore distinguer ici une couche externe, purement ectodermique, et la masse de mésoderme située au-dessous de celle-ci. Cette couche externe passe ici immédiatement en ectoderme des bords de la gouttière et dans de telles conditions il n'est pas, naturellement, question — d'une limite quelconque séparant la masse principale d'éléments du bouchon — des cellules du fond de la gouttière métastomale.

Puisque c'est un fait incontestable que la formation du „bouchon“, ainsi que celle de la gouttière métastomale même — s'accomplice toujours dans la direction céphalo-caudale de l'embryon, c. à d. du niveau de l'invagination primitive du prostoma vers l'arrière — alors les relations qu'on puisse constater vers les niveaux postérieurs de la gouttière et du bouchon dans les stades relativement si jeunes du développement de ces formations — correspondent aux relations plus primitives, révélant les phases initiales de l'individualisation du bouchon. Cela est bien à noter, et nous aurons encore à revenir

à cette question après avoir étudié le cycle total du développement de cette formation, car c'est surtout en partant des configurations pareilles que nous pourrons essayer d'élucider la valeur morphogénique du bouchon, ainsi que les conditions mécaniques de son évolution.

* * *

Notre microphotographie 51 (Planche VI) nous représente un autre cas de la formation précoce et anormale du bouchon et de la gouttière métastomale chez *Lacerta ocellata*. Nous avons ici également à faire avec un stade embryonnaire assez précoce, quoique plus avancé que celui de l'embryon précédent, surtout sous ce rapport que la perforation du *canalis rectus* était ici déjà achevée. Malgré cela tout le caractère de l'écusson embryonnaire, ses contours et ses dimensions, la structure du réseau endodermique dans sa région antérieure, et surtout la configuration de la lèvre antérieure de l'invagination prostomale — témoignent d'un stade relativement très jeune, dans lequel il ne devrait pas être encore question de traces quelconques de la gouttière du métastoma, ni de son „bouchon“.

Cet embryon, situé dans une aire transparente longue de 5 mm. 4 et large de 3 mm. 75, à l'écusson embryonnaire long de 1 mm. 65 et large de 1 mm. 24—0 mm. 9, était pourvu, comme l'embryon précédent, d'un prolongement de sa partie caudale en forme d'une „barbe“, et qui présentait l'ébauche première, et très faible encore, des éléments vasculaires. La lèvre antérieure du prostoma, épaisse — dans la direction céphalo-caudale du germe — de 0 mm. 12 et large — dans la direction transversale — de 0 mm. 13, a conservé encore le contour propre aux stades très jeunes, car elle s'allonge dans sa partie médiane — vers l'arrière, en formant une sorte de languette ovale, se prolongeant de 0 mm. 03 en dehors du niveau des bords latéraux du prostoma, dans la direction du bouchon métastomatal à l'aspect spécifique, et qui s'est

ici formé de trop bonne heure. Une telle configuration de la lèvre antérieure n'apparaît normalement chez *Lacerta ocellata* que vers les phases initiales de la formation du prostoma et elle se transforme bientôt en un sillon transversal en forme d'une poche, après quoi sa convexité se dirige vers l'arrière. Ainsi la persistance de son contour si primitif doit être considérée dans ce cas comme l'expression d'une variation individuelle spéciale.

En arrière de cette lèvre en languette on voit le bouchon métastomal dédoublé, ou plutôt tout à fait double, composé de deux moitiés plus étroites, dont la droite est située dans le plan de symétrie de l'embryon, et la gauche est sensiblement déplacée vers le côté correspondant, de sorte que sa partie antérieure s'approche immédiatement au bord même du prostoma. Le bouchon droit est plus distinctement dessiné: il est large de 0 mm. 036 dans sa partie antérieure, de 0 mm. 106 vers l'arrière, et long de 0 mm. 13. Il est délimité du bouchon gauche par un sillon très net, situé asymétriquement, mais assez profond, dirigé, surtout dans sa partie postérieure, — vers la gauche. La longueur de ce sillon est de 0 mm. 2. Le bouchon gauche, beaucoup moins distinct que le droit, et un peu plus large, ne se délimite à l'extérieur que par un sillon très faible tandis que du côté droit du bouchon droit la dépression en gouttière (métastomale?) s'accentue assez nettement suivant un trajet de 0 mm. 13.

La série de coupes transversales nous a permis de constater qu'en réalité — la partie médiane du bord antérieur du prostoma, s'infléchissant fortement en arrière, se prolonge au-dessus de la gouttière largement étalée. Dans cette gouttière sont situés deux bouchons tout à fait indépendants l'un de l'autre, et séparés par une gouttière, profonde de 40 μ , tandis que les deux gouttières externes, délimitant les bouchons des côtés, surtout celle de gauche — sont beaucoup moins profondes. Cette gouttière médiane se prolonge assez loin vers l'arrière et puis elle revêt sur les coupes le contour d'une dé-

pression triangulaire, profonde de 26 μ , à un niveau où l'épaisseur totale de la masse ecto-mésodermique est de 110 μ ; plus loin elle disparaît définitivement.

Nous reviendrons encore à la question des bouchons métastomaux doubles, soulevée déjà par v. Kupffer qui les a observés chez *Coluber Aesculapii* (27) — dans un des chapitres suivants, traitant les anomalies du métastoma. Je remarquerai ici seulement que de telles gouttières simples, logées au sein du matériel compris entre les lèvres latérales différenciées du métastoma ont été aussi signalées par Ballowitz chez *Pelias berus* (40, pages 149 et 150, figg. 35b—f et 36b) comme de vraies „Metastomrinnen“. Mais les embryons de la Vipère dont il s'agissait dans la monographie de Ballowitz se trouvaient dans les stades sensiblement plus avancés, où apparaissait déjà la gouttière nerveuse bien constituée.

* * *

Enfin, notre microphotographie 52 (Pl. VI) représente un cas bien singulier de l'apparition très précoce et fortement prononcée du „bouchon du métastoma“ — également dans un stade très jeune et semblable à celui des deux embryons précédents, quoique il en diffère par l'accroissement beaucoup plus considérable de la masse même du bouchon, aussi bien que par sa pénétration vers l'avant, poussée très loin.

C'était un embryon de *L. ocellata* à l'aire transparente longue de 5 mm. 4 et large de 3 mm. 6. L'écusson embryonnaire, assez fortement allongé et aux contours pyriformes, mesurait 1 mm. 6 en longueur et 1 mm. 2—0 mm. 9 en largeur. Comme nous le voyons — ces dimensions se rapprochent sensiblement à celles de l'embryon précédent. L'autre ressemblance était ici prononcée aussi par la perforation définitive du fond du prostoma et par la formation du *canalis rectus*. Sous tous les autres rapports c'était aussi un embryon aux caractères évolutifs assez primitifs. La région du prostoma, représentée sur notre

microphotographie *in toto*, montrait un épaississement excessif de la lèvre antérieure, étirée transversalement de 0 mm. 42, tandis que sa largeur, comme d'un bandeau sombre, fortement coloré, mesurée dans la direction antéro-postérieure dans sa partie médiane, était de 0 mm. 18. L'invagination prostomale en forme d'une „poche“, conservant encore l'aspect d'une fente orientée dans le sens strictement transversal, était longue de 0 mm. 108. Les bords latéraux du prostoma ne s'infléchissaient pas encore vers l'arrière, quoique on voyait déjà ici des traînées peu distinctes, plus claires sur le fond général très sombre, qui se prolongeaient de ces bords vers l'arrière et qui devraient se transformer ultérieurement en lèvres latérales de la gouttière du métastoma.

En arrière du prostoma nous voyons le tableau bien frappant du „bouchon“, apparaissant ici en forme d'un cône allongé, coloré très fortement et très opaque, s'élargissant progressivement de l'avant vers l'arrière, et dont la partie antérieure, fortement effilée, non seulement touche à la lèvre de l'invagination prostomale, mais pénètre au-dessous de celle-ci (ce qui est déjà bien visible à l'observation *in toto*) en se dirigeant plus loin dans la profondeur de la cavité du prostoma... Les dimensions de ce bouchon si extraordinairement développé étaient les suivantes: longueur totale (de la partie visible — à l'extérieur du prostoma) — 0 mm. 18, largeur dans sa région antérieure — de 0 mm. 012 environ, et dans la région caudale — jusqu'à 0 mm. 084.

En étudiant la série de coupes transversales de cet embryon d'avant en arrière nous constatons les tableaux successifs suivants: sur la sixième coupe en comptant du niveau où le *canalis rectus* s'ouvre dans la cavité sous-germinale — au milieu de la fente de „l'archentéron“ — apparaît sur sa paroi ventrale un petit amas de cellules, qui, trois coupes plus loin en arrière, revêt l'aspect représenté sur notre microphotographie 53, Pl. VI. On voit ici la lumière du *canalis rectus*, large de 64 μ .

et haute de 24 μ : de son fond fait saillie à l'intérieur une formation spéciale, en un amas de 3—4 cellules sur la coupe, large de 26 μ et haute de 18 μ , à la surface supérieure arrondie, et se délimitant assez visiblement des éléments voisins dont elle ne diffère pas, d'ailleurs, par sa structure histologique. Plus en arrière le caractère de cet amas reste le même, mais ses dimensions s'agrandissent progressivement. A un niveau où l'on voit vers le haut de la microphotographie (54, Pl. VI) la terminaison caudale de la lèvre antérieure, situé plus en arrière que le précédent et où la lumière de l'entrée de l'archentéron mesure 86 μ et 30—40 μ — le même amas cellulaire atteint déjà 24 μ en hauteur et 32 μ en largeur. Aux niveaux situés encore plus en arrière on voit déjà la région du bouchon visible *in toto*; ses dimensions croissent ici considérablement et en même temps apparaissent les relations bien curieuses dans la structure de la gouttière métastomale même. Celle-ci n'est ici développée que très faiblement, au moins en comparaison avec la masse du bouchon. Sur notre microphotographie 55 nous avons le niveau correspondant à la moitié antérieure de ce bouchon. La gouttière du métastoma, étalée ici très largement, jusqu'à 180 μ environ, n'a que 30 μ à peine en profondeur. Le bouchon même a ici le contour assez régulièrement arrondi, de 50 μ environ en diamètre, et quoiqu'il adhère suivant un espace assez large (de 40 μ environ) au fond de la gouttière — il est assez nettement délimité du tissu de celui-ci par une zone mince mais distincte, formée par les surfaces supérieures des cellules de ce fond. Les éléments du „bouchon“ ne révèlent encore ici aucun signes pathologiques.

Suivant tout le reste du trajet du bouchon vers l'arrière le caractère et la structure de ses composants, aussi bien que le caractère très primitif de la dépression de la gouttière métastomale — ne diffèrent pas sensiblement du tableau décrit précédemment. Seules, les dimensions absolues du bouchon deviennent de plus en plus considérables. Ainsi sur notre micro-

photographie 56, qui représente la coupe par la région caudale du bouchon, à un niveau où celui-ci était encore bien visible *in toto* — nous voyons que tandis que l'étalement de la gouttière reste également très large — le „bouchon“ atteint jusqu'à 64 μ en largeur et 54 μ en hauteur. La base de cette formation, dans l'endroit de son union avec le fond de la gouttière, mesure aussi 54 μ en largeur; la limite entre le tissu du bouchon et celui du fond de la gouttière n'est plus ici visible. Encore plus en arrière — la proéminence du bouchon s'aplatit de plus en plus et en même temps la dépression de la gouttière métastomale, en s'élevant progressivement, s'approche au niveau dorsal du blastoderme. Tout de même — en arrière de la région dans laquelle les deux dépressions latérales de la gouttière s'aplanissent définitivement — le prolongement du „bouchon“ s'étend encore suivant un trajet assez considérable en forme d'un amas de matériel ecto-mésodermique, épais de 60 μ environ, et large jusqu'à 100 μ . Dans cet endroit l'aspect de ce prolongement postérieur du „bouchon“ rappelle le plus exactement que possible la structure de la ligne primitive, propre spécialement à *Lacerta ocellata*, et laquelle disparaît ordinairement dans sa partie postérieure vers le stade où à l'avant l'invagination prostomale acquiert les dimensions plus accentuées. Cela peut bien nous suggérer la supposition que c'est justement le matériel contenu dans la ligne primitive qui puisse servir à la formation du „bouchon du métastoma“... Le cas décrit est aussi intéressant sous ce rapport que nous avons ici à faire avec un bouchon formé de très bonne heure, et dans le stade où le règnes de la ligne primitive allongée, typique pour *Lacerta ocellata* — ne pouvait pas encore s'accomplir totalement. Nous voyons ici néanmoins que c'est bien la région caudale de cette ligne qui présente la suite immédiate du „bouchon“ formé d'une façon trop précoce dans la partie céphalique de cette ligne... Ces configurations, bien curieuses pour les rapports entre le „bouchon“ et le matériel de

la ligne primitive — ne sauraient pas tout de même être généralisées sur le cours normal de morphogénèse de ce Lézard, car, comme nous le savons, le règne de la ligne primitive précède ici ordinairement, et de très bonne heure, l'apparition des premières traces du bouchon. Ainsi nous n'avons ici à faire qu'avec une forme particulière de variation individuelle, assez importante, comme nous le verrons plus loin, pour l'analyse de la signification du bouchon métastomal en général.

La pénétration de la partie céphalique du bouchon, poussée si loin dans le cas décrit jusqu'à l'intérieur de l'invagination du prostoma — présente également un phénomène rare dans le développement normal de *Lacerta ocellata*. Nous avons, en effet, constaté ici les relations justement contraires (page 270—272): il arrive même que le „bouchon“ n'est représenté que dans la partie postérieure de la gouttière et il manque absolument vers l'avant... Nous avons à citer ici une observation spéciale se rapportant au phénomène pareil, à savoir celle de Schauinsland (18) sur les embryons du *Sphenodon*, où cet auteur a décrit sous le nom de „Entodermknopf“ — un amas singulier de cellules, pénétrant très loin vers l'avant, et qui constitue la terminaison antérieure de la lèvre postérieure — dans le *canalis rectus*. Nous avons déjà cité plus haut (à comp. la page 231) ce passage textuellement, ainsi il ne nous reste qu'à remarquer que la génèse de cette formation devient tout à fait facile à expliquer en comparant p. ex. la fig. 112 (Pl. XLV) du travail de Schauinsland — avec nos microphotographies 53 et 54 (Pl. VI). Ainsi, vu le fait d'une pénétration poussée si loin dans la cavité prostomale — des éléments du „bouchon“ situés dans le fond du *canalis rectus* — même quand la masse principale de cette formation se développe surtout en arrière du prostoma — nous arrivons à la conclusion bien légitime sur la possibilité d'un accroissement (ou plutôt d'une persistance), poussée encore plus loin dans la direction céphalique — des éléments de la même catégorie. Ces éléments peuvent bien se trouver ainsi dans

le bout antérieur de la lèvre postérieure, directement dans la cavité sous-germinale. Même ils peuvent se trouver sur le côté ventral de la lèvre postérieure, ce qu'on voit justement chez *Sphenodon*. De tels tableaux peuvent, d'une façon bien facile à comprendre, devenir un argument en faveur de la théorie, bien erronée à mon avis, sur le caractère endodermique de ce type de formations. Une fois leur parenté immédiate avec le bouchon métastomal établie — le terme de „l'Entodermknopf“ devient ici non moins déplacé que par rapport au bouchon même, car ce sont bien les formations d'origine exclusivement ectodermique, ou ecto-mésodermique. Il est aussi à remarquer que Schauinsland lui-même se rendait bien compte de l'origine commune de ces deux formations, en écrivant (18, pag. 143) à propos du bouchon: „...Ek₁ ist die aus der Primitivrinne hervorquellende Zellenmasse, die nach vorne und unten hin noch immer mit dem an den ventralen Urdarmöffnung gelegenen Entoblastknopf (Fig. 159 ek) zusammenhängt“. Ainsi nous avons ici un exemple de plus — de ce que jusqu'à quel point la conception de la „plaqué primitive“ de Will a embrouillé les vues sur les problèmes dont la solution beaucoup plus simple était si facile à trouver!...

Dans notre dernier embryon de *L. ocellata* le développement si fort du bouchon vers l'avant — présente, comme nous l'avons dit, un phénomène exceptionnel pour cette espèce. Chez d'autres espèces de Reptiles il peut bien devenir plus normal, là surtout où la partie céphalique du bouchon se développe d'ordinaire plus fortement que sa région postérieure. Cela était signalé par Ballowitz chez *Pelias berus* et par Peter chez *Lacerta agilis*. Dans ces cas la pénétration des éléments en question plus loin dans l'intérieur du *canalis rectus* devient beaucoup plus facile, jusqu'à la réalisation de leur forme extrême qui paraît être normale pour les embryons du *Sphenodon*.

* * *

En nous appuyant sur cette série de variations individuelles particulières dans les modes du développement du bouchon et de la gouttière du métastoma chez *Lacerta ocellata* — nous pourrons arriver à quelques conclusions sur la génèse et la valeur de ces formations, lesquelles sont parfois beaucoup plus difficiles à saisir par la voie de l'étude des phénomènes normaux de leur évolution. Mais avant de passer à ces conclusions — je m'arrêterai encore brièvement sur le sort ultérieur des formations en question au cours des stades plus avancés du développement normal de ce Lézard. Généralement — la durée du bouchon métastomal chez *L. ocellata*, malgré ses dimensions si fortes dans les phases jeunes, n'est pas très longue et son involution commence assez tôt, beaucoup plus tôt que p. ex. chez *Pelias berus*, où, d'après Ballowitz, cette formation persiste au cours d'une longue série de stades, après celui du „métastoma“ typique. Comme nous l'avons signalé — la transformation du bouchon en un „bourrelet métastomal“, très étroit et même parfois subissant très tôt une involution totale, s'accomplit chez *L. ocellata* dans les phases évolutives où les „ailes mésodermiques“ latérales n'atteignent pas encore le bord antérieur de l'écusson embryonnaire et quand il n'est pas encore question de la plaque nerveuse proprement dite. En commençant par ces stades, l'involution du „bouchon“ ou plutôt du bourrelet avance très vite en parcourant parallèlement à la consolidation progressive des contours externes de la région téloblastique des embryons. Ainsi dans le stade de 4 paires de protosomites, dans la grande majorité des embryons que j'ai étudiés — il ne reste plus que des traces à peine reconnaissables des formations en question. C'est pour cela que je me bornerai ici à la description des deux embryons seulement, se rapportant aux stades plus avancés: d'un pourvu d'une plaque nerveuse encore assez largement étalée et de deux paires de protosomites, et d'un autre, avec 4 paires de protosomites, une gouttière ner-

veuse déjà distincte, et une ébauche du capuchon céphalique de l'amnios.

* * *

Le premier de ces embryons est représenté *in toto*, à un agrandissement de 27 fois et demi (grossissement que j'emploie d'ordinaire pour les embryons de *L. ocellata*¹) — sur notre microphotographie 57, Pl. VI, et sa région téloblastique — à un grossissement plus fort — sur la microphotogr. 58. Dans ce stade le „bourrelet métastomal“ encore bien distinct s'engage déjà définitivement dans la voie de désintégration progressive. L'aire transparente de cet embryon, aux contours assez irréguliers, mesurait 6 mm. 7 environ en diamètre. Son aire vasculaire, qui commence du bout antérieur de l'écusson embryonnaire déjà fortement allongé — était longue de 3 mm. et large de 3 mm. 2. Les ébauches des vaisseaux sanguins se sont ici développés nettement, en formant les anastomoses, en réseau très fin encore.

La longueur du corps de l'embryon était de 1 mm. 5. Sa largeur — de 0 mm. 9 vers l'avant, et de 0 mm. 445 au niveau du téloblaste. Les ébauches nerveuses se présentaient sous l'aspect d'une plaque étalée, encore sans les traces de la dépression de la gouttière médullaire. On voit ici deux paires de protosomites nettement dessinés et les traces d'une troisième en voie de formation. La corde dorsale, bien distincte, était large — au niveau des protosomites — de 0 mm. 12.

La région du téloblaste, très distincte grâce à sa coloration intense, avait 0 mm. 3 environ en longueur. Ses détails sont représentés sur la microphotogr. 59. La lèvre antérieure du métastoma mesurait dans la direction céphalo-caudale 0 mm.

¹) Vu la différence très sensible dans les dimensions absolues des embryons des espèces différentes dans les mêmes stades — il est nécessaire de choisir pour les embryons de chaque espèce donnée — un grossissement approprié et appliqué constamment. J'ai choisi p. ex pour les embryons microphotographiés *in toto* — le grossissement de 40 fois pour *Chalcides linearis*, et de 27 fois $\frac{1}{2}$ pour ceux de *Lacerta ocellata*.

048 seulement, mais chacune de ses lèvres latérales était large (dans le sens transversal) de 0 mm. 19. Entre celles-ci on voit la gouttière métastomale longue de 0 mm. 156 et large de 0 mm. 048—0 mm. 06 d'avant à l'arrière. Dans cette gouttière est situé le „bouchon“ à l'aspect d'un „bourrelet“, long de 0 mm. 145 et large de 0 mm. 015—0 mm. 04. Déjà à l'examen *in toto* ce bourrelet accusait les caractères d'une formation en voie de dégénérescence pathologique, dont témoigne son aspect granuleux et le contour dentelé de ses bords. Il est à souligner que les bords externes des lèvres latérales du téloblaste sont ici délimités très nettement du tissu périphérique, extra-embryonnaire — à l'aide des dépressions latérales, arrondies, profondes, rappelant les contours des soi-disant „gouttières-latérales“ semblables à celles que nous avons déjà vues dans les stades plus jeunes, p. ex. dans l'embryon de la microphot. 47, Pl. V.

Sur les coupes transversales nous voyons ici, en effet, un tableau du bouchon en pleine involution. La gouttière métastomale est étroite et très profonde, le „bourrelet“ également très étroit, est suivant tout son parcours beaucoup moins haut que les bords supérieurs de la gouttière, de sorte que le point culminant du bourrelet n'atteint nulle part le niveau de ces bords. Dans la gouttière profonde pe 70 μ et large de 68 μ — 50 μ de haut en bas — le „bourrelet“ se présente sous l'aspect d'une formation haute de 45 μ et large de 10—25 μ , dont la partie supérieure, en état de dégénérescence évidente, paraît se détacher déjà de son reste inférieur. Il est donc clair que les heures de cette ébauche sont déjà comptées et que toute cette formation provisoire achève son existence éphémère.

Vers le côté gauche de la même microphotographie on voit en haut un plissement spécial, accentuant la limite entre la région du téloblaste différencié et l'ectoderme extra-embryonnaire. C'est un tableau tout à fait identique avec celui des coupes transversales de l'embryon de la microphotographie 47, Pl. V, où apparaissaient les soi-disant „Seitenfurchen“. Nous avons

ainsi la preuve que de telles formations en sillons n'ont rien de commun avec le vrai foyer formatif, et qu'elles ne sauront être sous aucun rapport comparées avec les divers „croissants“ qu'on observe dans la vraie gastrulation chez les Vertébrés inférieurs.

Enfin, j'ai à signaler ici la phase terminale des transformations du „bouchon métastomal“ — chez un embryon de *Lacerta ocellata* au quatre paires de protosomites et au capuchon céphalique amniotique bien accentué. Son aspect général, et celui de sa région téloblastique à un plus fort grossissement, sont représentés sur nos microphotographies 60 et 61 de la Planche VII. Les dimensions de l'aire transparente de cet embryon étaient de 6 mm. et 5 mm. 3. Dans l'aire vasculaire ovale, pourvue d'ilots sanguins très fortement développés et aux dimensions de 3 mm. et 2 mm. 55 — était situé le corps embryonnaire long de 1 mm. 26. Sa région céphalique était large de 0 mm. 45 et son téloblaste — de 0 mm. 3. Nous constatons donc ici, en comparaison avec les stades précédents — un rétrécissement très sensible du téloblaste. On distingue dans cet embryon les régions suivantes: vers l'avant — les bourrelets cérébraux très fortement prononcés et l'ébauche de l'intestin céphalique long de 0 mm. 14, puis la région de protosomites dont trois paires définitivement achevées et la quatrième en formation; la gouttière médullaire sur tout son trajet est pourvue de bords fortement relevés. Dans le téloblaste, long de 0 mm. 18, la lèvre antérieure n'est épaisse que de 0 mm. 24, mais ses lèvres latérales ont chacune 0 mm. 12 en largeur. La gouttière du métastoma, déjà sensiblement réduite, n'est longue que de 0 mm. 14 et large de 0 mm. 06 dans sa partie antérieure — et de 0 mm. 024 vers l'arrière. A l'observation *in toto* on ne peut pas constater ici aucunes traces distinctes du bouchon métastomal, soit en forme d'un amas cellulaire arrondi, soit en celle de „bourrelet“.

Les coupes transversales par la région téloblastique de cet embryon ont démontré que c'est seulement dans la partie anté-

rieure de la gouttière métastomale, immédiatement en arrière de l'entrée du *canalis neuro-entericus* que se trouvent les traces faibles du détritus représentant les derniers vestiges du bourrelet métastomal en pleine désagrégation. Ce tableau est représenté sur notre microphotographie 62, Pl. VII. Ainsi le stade décrit doit être considéré comme une phase terminale où les formations métastomales disparaissent totalement chez *L. ocellata*. Il est à noter, néanmoins, que dans quelques embryons de ce Lézard j'ai trouvé dans le même stade les traces plus conservées du „bouchon“, mais ce n'étaient que des exceptions et le gros de ces embryons montrait les relations semblables à celles qui ont été représentées sur nos trois dernières microphotographies. Si nous faisions attention à ce que l'état évolutif général de tels embryons se rapproche assez précisément à celui du stade dernier que nous avons décrit chez *Chalcides lineatus* (à comp. la page 255—257 et microphotogr. 31, Pl. IV), dans lequel le bouchon métastomal peut encore conserver les dimensions très considérables — nous arrivons à conclure que chez *L. ocellata* cette formation disparaît de très bonne heure, quoique dans les stades précédents il se forme constamment et atteint une grandeur imposante. Cette grandeur, parfois même frappante, du „bouchon“ et du „bourrelet“ — peut être, à mon avis, liée avec l'existence de la ligne primitive allongée, laquelle, comme nous le savons, se développe chez ce Lézard sous un aspect inusité pour les embryons d'autres Reptiles.

Avant de passer à la discussion de la valeur théorique des matériaux que nous avons recueillis à propos du „bouchon“ chez *Lacerta ocellata* — nous devons encore nous arrêter sur quelques détails nouveaux que j'eus l'occasion de trouver dans la même région étudiée chez les embryons de la Couleuvre (*Tropidonotus natrix*) et du Gecko (*Platydactylus mauritanicus*). La comparaison de tous ces matériaux nous permettra alors de discuter les caractères morphogéniques les plus importants de la formation embryonnaire provisoire dont nous nous occupons ici.

4. „L'expulsion de l'épithélium“ de la lèvre antérieure du prostoma chez *Tropidonotus natrix* Boie.

Dans mon matériel se rapportant à l'embryogénie de Reptiles — les embryons de la Couleuvre n'étaient, jusqu'ici au moins, représentés qu'à un nombre assez restreint. D'autre part, en ce qui concerne le développement du „bouchon métastomal“ — cette formation a été déjà décrite chez cette espèce d'une façon assez minutieuse par Ballowitz (37, 39). Je ne soulèverai donc ici qu'une seule question, notamment celle d'un phénomène bizarre, découvert également par Ballowitz, et qui consiste en une „expulsion de l'épithélium“ („Epithelabstossung“), spécialement constatée par cet auteur chez *Tropidonotus* et laquelle n'était, à mon savoir, observée nulle part ailleurs. Dans son premier travail (37) Ballowitz décrit la dégénérescence de l'épithélium du bord postérieur de la lèvre antérieure chez un embryon pourvu de bourrelets médullaires distincts, et le tableau *in toto* de ce cas (l. cit. page 86, fig. 8) nous démontre que cette région en voie de dégénérescence bizarre se délimite ici en une formation arrondie, sphérique — du reste des ébauches avoisinantes. Une telle „expulsion“ d'une région dégénérée, ayant pour but, d'après l'auteur, — un „rajeunissement“ („Anfrischung“) du tissu (39) a été — au cours d'une discussion qui a eu lieu à ce propos au sein de la Société Médicale de Greifswald (1901) — qualifiée par le Prof. Bonnet comme un processus aboutissant à la formation d'un homologue du „bouchon vitellin“ des embryons d'Amphibiens ..

C'est surtout à cause de cette dernière opinion que je me permets de donner ici la description détaillée d'une de mes préparations de prostoma chez la Couleuvre, dans laquelle ce phénomène a apparu d'une façon très nette et précise. De tels cas ne sont nullement fréquents¹⁾ (Ballowitz n'en a trouvé

¹⁾ A comparer la page 233.

que 15 sur 900 embryons), et c'est pour cela que leur étude approfondie serait à souhaiter. Ensuite, je tenais à l'analyse de mon cas sur une préparation colorée, montée dans le baume de Canada, adaptée à la microphotographie dans la lumière transmise, et ensuite débitée en coupes sériées transversales, car Ballowitz n'a présenté son matériel *in toto* que dans la lumière réfléchie exclusivement, sans coloration préalable¹⁾ et puis il l'a débité en coupes longitudinales. Ainsi mes données peuvent corroborer les observations de Ballowitz qui avait, en outre, affaire à des stades plus avancés que celui de mon cas.

L'aspect *in toto* de notre embryon du *Tropidonotus* est représenté par nos microphotogr. 63 et 64 de la Pl. VII, dont la seconde nous donne — à un grossissement plus fort, de 80 diamètres — la région seule du prostoma avec la partie médiane, spécialement dégénérée, de la lèvre antérieure.

Cet embryon a atteint le stade où les ailes de mésoderme lui rendent l'aspect d'un „papillon“ („Schmetterlingsfigur“ de Ballowitz), mais il n'était pas ici encore question d'un „erste Andeutung der Rückenfurche“ quelconque, comme dans les cas mentionnés par Ballowitz. Quand aux rapports survenant dans la région du téloblaste — nous avons ici le tableau d'une des phases de la transformation du prostoma en métastoma. Il est, néanmoins, impossible d'établir une comparaison exacte entre ce tableau et quelqu'un de ceux figurés par Ballowitz, vue la variabilité très large, à ce qui paraît, des embryons de la Couleuvre dans ces stades, aussi bien que grâce à l'impossibilité de comparer l'aspect d'une préparation montée dans le baume — avec celui des préparations dessinées dans la lumière réfléchie. A part cela — nous avons ici encore à faire avec une formation spéciale qui n'était nulle part signalée dans les travaux de Ballowitz (bien probablement parce qu'elle n'est pas

¹⁾ Cet auteur fait aussi allusion aux préparations colorées par le carmin boracique et étudiées dans le baume de Canada, mais il n'en donne point de figures.

visible à l'observation des blastodermes examinés de la surface) — à savoir avec une ligne primitive assez typique, située en arrière de la lèvre antérieure du prostoma. Est-ce que cette formation n'apparaît qu'accidentellement chez *Tropidonotus*, comme p. ex. la „gastrulation prostomoïdale“ chez les embryons d'Oiseaux, ou bien a-t-elle tout simplement passé inaperçue jusqu'ici dans le développement de la Couleuvre? En tout cas, la présence de cette ligne, conservée suivant un parcours assez considérable, pourrait témoigner aussi — en comparaison avec les relations survenant sous ce rapport chez *Lacerta ocellata*, où, comme nous le savons, une telle ligne présente la formation constante et normale — d'un stade de notre embryon, beaucoup plus précoce que ceux des cas de Ballowitz.

Notre embryon était situé dans une aire vasculaire mesurant plus de 4 mm. en diamètre. La longueur de sa région centrale — du bord antérieur de l'écusson embryonnaire jusqu'au bout caudal de la ligne primitive — était de 1 mm. 35, dont la distance entre le bord céphalique de l'écusson et la lèvre antérieure du prostoma était de 0 mm. 96. La largeur de l'écusson mesurée avec les „ailes“ de mésoderme qui masquent déjà ici le contour propre de l'écusson = 1 mm. 2 environ. Le maximum de longueur de ces „ailes“ était de 1 mm. 05, et vu leur contour visible sur la microphotographie 63 — il y reste encore vers la partie antérieure de l'écusson une „région didermique“ assez étendue, longue de 0 mm. 45 et large jusqu'à 0 mm. 66.

Dans le téloblaste nous voyons l'invagination du prostoma large de 0 mm. 265, limitée de l'avant par la lèvre antérieure, dont les bords latéraux s'accroissent déjà sensiblement vers l'arrière et vers les côtés, en formant la figure typique d'un „fer à cheval“, c. à d. du tableau apparaissant d'ordinaire comme le premier signe de la transformation du prostoma en métastoma. Justement au milieu de la lèvre antérieure il nous frappe une délimitation inaccoutumée et très prononcée d'une région

assez considérable de cette lèvre, ayant un contour irrégulièrement quadrilatéral, en forme d'une masse sombre, longue (dans la direction céphalo-caudale du germe) de 0 mm. 085 et large de 0 mm. 097 (à comparer la microphotogr. 64, Pl. VII). Déjà à l'observation *in toto* à l'aide de l'objectif apochromatique de 16 mm. de Zeiss ou d'achromate "DD" — on pouvait se convaincre facilement que cette agglomération médiane révélait une structure anormale, différant visiblement de celle des régions avoisinantes latérales de la lèvre antérieure du prostoma: son bord postérieur était légèrement inégal, comme chagriné, et tout son tissu avait le caractère granuleux... Ce qui est plus curieux — toute cette partie médiane, en dégénérescence, était délimitée des régions latérales saines, intactes, de la même lèvre, à l'aide de deux incisions très accentuées, qui se dirigeaient des bords postérieurs, libres, de la lèvre — vers l'avant. Ces incisions étaient disposées d'une façon bien symétrique, et chacune d'elles pénétrait à l'avant sur une étendue de 0 mm. 024. De telle façon toute cette partie en voie de dégénérescence était ici délimitée d'emblée du reste du tissu intact. Grâce à cela toute la lèvre antérieure du prostoma est ici composée de trois parties: une médiane, atteinte par le processus pathologique, située transversalement par rapport à l'axe principal du germe, et les deux latérales, symétriques, qui s'infléchissent légèrement vers l'arrière. Des bords externes de ces dernières — leurs prolongements s'étendent en arrière et puis à l'intérieur en formant le "fer à cheval" mentionné, ou le complexe du métastoma naissant, dont l'ensemble est large de 0 mm. 72. Les branches postérieures de ce fer à cheval s'approchent vers la ligne médiane, de sorte que la distance entre ses bouts est de 0 mm. 15 environ.

Au sein d'un espace plus clair, contenu entre les branches du "fer à cheval", à une distance de 0 mm. 037 de la lèvre antérieure — nous trouvons ici une formation qui n'était pas encore signalée sous cet aspect chez les embryons de Couleuvre,

à savoir — une ligne primitive bien distincte, longue de 0 mm. 275 et large de 0 mm. 048 environ.

Cet embryon fut débité en une série de coupes transversales, quoique les coupes longitudinales pourraient bien donner ici un tableau plus complet sous le rapport des relations entre la masse médiane en dégénérescence de la lèvre antérieure — et l'ectoderme de la surface dorsale de l'embryon avec l'ébauche de la corde dorsale. Mais vu que nous trouvons de telles coupes longitudinales pratiquées dans les cas tout à fait analogues — justement dans les travaux précités de Ballowitz — je voulais étudier de plus près sur les coupes transversales le caractère de ces „incisions“ symétriques séparant la portion médiane de la lèvre — de ses régions latérales. En même temps il était plus facile — d'étudier sur une telle série de coupes la structure de la ligne primitive, accentuée ici d'une façon tellement inusitée pour la plupart des Reptiles.

Nos microphotographies 65—68 de la Planche VII nous représentent quatre coupes de cette série, se rapportant aux niveaux divers de la région téloblastique de l'embryon.

Au niveau de la moitié de longueur de l'écusson embryonnaire on pouvait constater qu'il n'y avait pas encore ici aucune dépression de la plaque nerveuse qui aurait témoigné d'une formation proche de la gouttière médullaire. La corde dorsale était assez bien prononcée suivant presque toute la longueur de l'écusson embryonnaire. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'avant à la région de la lèvre antérieure du prostoïma — après avoir constaté que le *canalis rectus* est ici constitué définitivement et prononcé d'une façon normale — on peut observer quelques signes de dégénérescence, apparaissant dans la région médiane de l'ectoderme. Enfin, en arrivant au niveau où apparaît la région antérieure des „incisions“ que nous avons signalées — et qui séparent la partie médiane de la lèvre antérieure de ses bords latéraux — nous voyons le tableau représenté sur la microphot. 65.

Vers le centre de la coupe est ici située une masse cellulaire, déjà définitivement délimitée vers son bord gauche — du bord correspondant de la lèvre antérieure intacte. Le bord interne de ce dernier, en passant en mésoderme latéral, s'infléchit ici vers le bas et à gauche en revêtant ainsi le contour propre à la lèvre latérale du métastoma¹⁾. Du côté droit on voit ici encore la partie médiane, en voie de dégénérescence — s'unir avec le bord latéral correspondant, intact, à l'aide d'un pont cellulaire, épais de 30 μ . La masse médiane, large ici de 100 μ et épaisse de 56 μ — commence déjà à manifester les signes de désintégration, prononcées par l'apparition des vacuoles dans ses éléments, par la dégénérescence caryoréctique des noyaux et par l'aspect inégal, comme élimé, de sa surface dorsale, tandis que, comme nous le voyons sur cette microphotographie — la même surface de l'ectoderme des régions latérales, saines, reste normale et unie. La microphotogr. 65 nous montre en plus la voie par laquelle s'est produit l'isolement de la masse médiane: les „incisions“ visibles *in toto*, qui séparent cette masse du tissu intact — correspondent aux intervalles se formant du côté inférieur de la masse ectomésodermique, qui de ce côté justement se détache de la région dégénérée en formant un coude arrondi vers la limite correspondante. Je ferais remarquer qu'un processus de ce genre paraît être un phénomène général — comme la réaction sur la dégénérescence localisée d'une partie centrale du blastoderme. J'ai constaté des tableaux analogues dans les cas des „blastodermes zonaux“, où le tissu intact, entourant le lieu endommagé, se comporte aussi de telle façon que l'ectoderme s'infléchit

¹⁾ Ce tableau est bien net sur toutes les trois microphotographies (65—67) se rapportant aux coupes passées par la région du prostoma de cet embryon, quoiqu'il se soient formé ici les fentes artificielles dans la masse mésodermique. Cette préparation, faite en 1904 pendant mon excursion d'été dans le gouvernement de Kowno — a souffert un peu au cours de son séjour *in toto* de plusieurs années dans le baume de Canada. Cela ne s'est, cependant, nullement répercuté sur ses détails les plus importants.

vers le bas et s'unit avec la couche de l'endoderme (16). Dans notre cas dernier s'est accompli l'union des bords de la couche ectodermique — avec le mésoderme qui prolifère ici en grande quantité — de l'amas de l'ectoderme.

Sur la microphotographie 66 (Pl. VII), qui représente la coupe suivante à la précédente vers l'arrière — nous voyons la masse médiane déjà complètement séparée des parties latérales, non dégénérées de la lèvre. Les bords internes de ces dernières s'arondissent ici symétriquement, en formant un tableau d'une gouttière métastomale typique... Le tissu de la masse médiane, large de 100 μ et épaisse de 52 μ , est ici encore plus sensiblement modifié: ses contours internes sont ici encore plus inégaux et il se remplit davantage de granulations nombreuses. Il est donc évident que le procès de désintégration s'accomplissait ici suivant la direction d'arrière en avant. La microphotographie 67 nous le prouve d'une façon encore plus explicite: elle se rapporte à une coupe correspondant au niveau terminal du bord caudal de la région atteinte. Nous n'avons ici, à vrai dire, qu'un amas se tenant ensemble à peine — de détritus granuleux, dans lequel on ne distingue qu'avec difficulté les débris peu nombreux des noyaux cellulaires.

A ce niveau l'épaisseur de la couche ecto-mésodermique, qui forme le fond de la gouttière métastomale issue d'une façon si inusitée — n'est, mesurée avec le feuillet endodermique très mince, que de 50 μ seulement. Immédiatement en arrière de la région de la lèvre dégénérée cette épaisseur s'accroît à 60 μ , puis à 80 μ , et, enfin, vers le milieu de la coupe apparaît ici un épaississement spécial de toute cette masse, correspondant à la ligne primitive que nous avons observée *in toto*. Plus ou moins vers la moitié de la longueur de cette ligne nous voyons les relations représentées sur notre microphotogr. 68: l'épaisseur de la couche de l'ecto-mésoderme atteint 105 μ vers le milieu de la coupe, et la largeur de la ligne est la même. De ses deux côtés on voit les rétrécissements symétriques de cette

couche, dans lesquels celle-ci n'est épaisse que de 75—80 μ : une telle différence d'épaisseur suffit bien pour fournir à l'observation *in toto* le contour d'une ligne spéciale. Il est hors de doute qu'au cours des transformations ultérieures de notre embryon — notamment de celles du prostoma en métastoma — le matériel contenu dans cette ligne aurait été employé — dans sa grande partie — à la formation du „bouchon“ et puis d'un „bourrelet métastomal“ allongé.

* * *

Notre description du cas de „l'expulsion“ de l'épithélium d'une partie de la lèvre antérieure du prostoma nous démontre que c'est bien un phénomène de la même catégorie que ceux dont Ballowitz nous a le premier signalé l'existence. Nos préparations semblent élucider d'une façon définitive le procédé par lequel s'accomplit la délimitation de cette masse d'épithélium dégénéré — du reste de tissu de la lèvre. A part cela nous avons dans notre cas à faire avec le processus plus avancé de cette dégénérescence, dont les stades plus précoce étaient observés par Ballowitz (quoique dans les phases plus âgées de développement d'embryons eux-mêmes). Nous avions aussi l'occasion de constater ici *in flagranti* — le procès de nature jusqu'à un certain point „régulatrice“ — qui survient dans les bords latéraux, intacts de la lèvre — à la suite de l'élimination de la masse désintégrée. Le résultat de cette régulation spécifique — est la formation dans cette région, si fortement poussée en avant — des relations qui ne surviennent ordinairement que beaucoup plus vers l'arrière, notamment des relations propres aux bords latéraux de la gouttière du métastoma. En ne pré-jugeant en rien la valeur morphogénique de ce processus qui n'a probablement, aucune signification pratique constante, car il n'apparaît, comme nous le savons, que dans des cas assez rares — nous devons tout de même constater que ce phénomène

ne, de nature régulatrice, s'accomplit ici suivant le schéma du procès normal, propre à la région la plus proche au point de vue topographique à la région donnée, c. à d. à la région du métastoma.

Il est évident que mes observations, aussi bien que les recherches de Ballowitz, ne puissent trancher en aucun sens la question ni des causes ni de la signification de ce processus bizarre qui consiste en la dégénérescence partielle d'une formation, restant intègre chez tous les autres Reptiles et qui ne fait que se transformer dans les stades ultérieurs du développement. Tout de même il est hors de doute — contrairement à l'opinion de Bonnet — que les formations de cette catégorie ne sauront être comparées sous aucun rapport — avec le „bouchon vitellin“ des embryons d'Amphibiens! De tous les matériaux que nous avons rassemblés au cours de ce travail — découle que même le „bouchon métastomal“ ne saura être comparé avec aucune formation de caractère endodermique: d'autant plus une homologie pareille ne saurait être établie avec une région qui correspond à la surface dorsale des embryons d'Anamniotes!

Un fait reste ici néanmoins curieux, notamment celui que le caractère histologique de la dégénérescence décrite rappelle exactement l'aspect du „filament épiaxial“ et du „bouchon métastomal“ en voie de désintégration — que nous avons décrits dans les embryons d'autres Sauropsidés. De notre point de vue il n'y a ici rien de surprenant: car ici et là le matériel ectodermique seul est le substratum de ces phénomènes d'ordre dégénératif....

5. Le sort du bouchon métastomal dans les stades avancés du développement du *Platydactylus mauritanicus*.

Dans mon matériel concernant le développement du *Platydactylus (Tarentula) mauritanicus*¹⁾ je ne possède qu'un nombre assez restreint d'embryons chez lesquels le bouchon du métastoma était prononcé d'une façon accentuée. D'ailleurs, dans le travail bien connu de Will (32) la question du développement de cette formation comme d'un „Entodermpfropf“ — le produit du „champ médian“ („Mittelfeld“), était traitée assez minutieusement, quoique sous la lumière de sa théorie connue, bien partielle. Je voudrais attirer ici l'attention sur le sort ultérieur de ce soi-disant „bouchon vitellin“ — dans les stades évolutifs plus avancés que ceux qui ont été traités par Will dans sa monographie sur le *Platydactylus*. Rappelons-nous que c'est justement l'embryogénie de ce Lézard qui était censée fournir les documents les plus convainquants en faveur de la théorie sur le caractère endodermique de la „plaque primitive“ et, par conséquent, et du „bouchon vitellin“, lequel n'est en somme qu'une expression de la phase ultérieure des transformations de cette „plaque“.

Dans le travail de Will nous ne trouvons point de dessins des coupes par le métastoma définitivement formé chez *Platydactylus*, surtout dans les stades plus âgés de l'existence de cette formation, quoique, comme nous le prouvent les figures se rapportant aux embryons étudiés par cet auteur *in toto* — (l. cit. Pl. 4) — la gouttière métastomale, prononcée très fortement dans les stades du type des „ailes du papillon“ du mésoderme — reste ici plus tard encore, en conservant ses contours bien nets. Les dessins de séries №№ 62—69 (ibidem, Pl. 11) se rapportent

¹⁾ Ce matériel, aussi bien que celui de *Chalcides lineatus*, *Lacerta ocellata* et *Lacerta muralis* — était recueilli en 1902 et 1905 au Laboratoire Russe de Zoologie à Villefranche s./mer.

aux coupes des embryons plus jeunes que le stade de la gouttière nerveuse bien dessinée; cela se rapporte même aux séries 68 et 69, où les relations dans la gouttière métastomale accusent encore un caractère très primitif — et nulle part on ne voit ici d'éléments du „bouchon“ s'élever du fond de la gouttière et subir le processus involutif. D'autre part, sur la fig. 39 (Pl. 5) du même travail, nous avons trois coupes passées au niveau du conduit de v. Kupffer — chez un embryon à un métastoma encore très faiblement accentué, au début seulement de sa formation — et nous voyons ici les éléments du „bouchon“ fortement modifiés, remplis de granulations, soit faisant saillie au-dessus de la surface de la gouttière, soit remplissant la lumière du conduit. A propos de ces formations Will écrit: „Häufig fand ich, wie z. B. in Fig. 39 und 64, den Kupffer'schen Gang kurze Zeit vor seinem Verschluss mit zelligen Elementen angefüllt, die theils eingewanderte Dotterzellen (Nachfurchungszellen) sind, theils aber auch mit dem Entodermpropf in Verbindung zu stehen schienen. Es war jedoch unmöglich festzustellen, ob und wie solchen Elementen beim Verschluss des Ganges ein wirklicher Anteil zukommt“. (l. cit. page 134).

Ainsi donc, Will a ici souligné la possibilité d'une origine double des formations de cette catégorie, mais néanmoins toujours de provenance „endodermique“... Ces „eingewanderte Dotterzellen“ nous rappellent à s'y méprendre les éléments „vitellins“ de Gasser (*vide supra*), sortant sur la surface des formations strictement ectodermiques, et les relations, partiellement admises par cet auteur, de ces formations avec le „bouchon vitellin“ — se lient, évidemment, avec la doctrine générale de l'„Entodermmassiv“... A part cela, la structure fortement granuleuse de ces amas cellulaires, aurait, naturellement, témoigné non seulement de leur origine endodermique, mais même de la persistance dans leur sein — des granulations vitellines... Je suis porté à croire que c'est justement cette structure granuleuse de détritus qui se forme comme le résultat final de la désintégration.

tion des composants purement ectodermiques du „bouchon“ — qui était une des sources principales, sinon la cause unique — de tout ce malentendu tellement répandu dans la littérature, et dont l'éclaircissement présente un des buts principaux de ce travail.

Comme on le voit sur les dessins de Will — les embryons du *Platydactylus*, malgré que leur bouchon métastomal soit d'ordinaire assez fortement prononcé au début (à comparer: l. cit., fig. 25 et 26, Pl. 3) — revêtent bientôt dans leur région téloblastique un caractère spécial, qui consiste en une gouttière métastomale très profonde, dans laquelle on n'aperçoit pas *in toto* aucunes traces d'éléments du bouchon ou du „bourrelet“. Quelquefois (ibid., fig. 27) un tel état des choses apparaît même dans les stades plus jeunes, et nous avons alors à faire avec des configurations rappelant quelques variations individuelles chez *Lacerta ocellata* (à comparer notre microphotographie 42, Pl. V). Une telle gouttière profonde persiste chez *Platydactylus*, même au cours des stades plus avancés. J'ai eu l'occasion de constater sur mon matériel que non seulement elle reste très accentuée, même après le stade figuré par Will sur sa fig. 33, Pl. 4, mais qu'elle y est parfois même plus développée que sur cette figure qui représente toutefois un embryon le plus âgé de tous ceux qui ont été décrits par cet auteur. Au surplus, justement dans ces phases beaucoup plus avancées — on peut constater encore les traces bien évidentes du „bouchon métastomal“ dans les limites de la gouttière; elles acquièrent ici l'aspect d'une masse de cellules en désintégration, très typique, émigrant du fond de la gouttière.

Comme un des exemples de tels embryons je décrirai ici un germe du *Platydactylus mauritanicus*, représenté *in toto* sur notre microphotographie 69, Pl. VIII. Les contours de cet embryon n'étaient pas suffisamment nets sur tout le parcours de son corps, grâce à des agglomérations assez considérables de vitellus qui ont ici adhéré à la surface ventrale du blastoderme

pendant la fixation à l'aide de l'acide nitrique de 3%¹⁾). Malgré cela on peut se rendre compte de ce qu'il s'agit bien ici d'un stade beaucoup plus avancé que celui de la fig. 33 de Will. La longueur totale du corps de cet embryon était de 1 mm. 45. Dans sa région céphalique, élargie assez considérablement dans le sens transversal (jusqu'à 0 mm. 54), on distingue l'ébauche de l'intestin céphalique, longue de 0 mm. 2, aussi bien que les bourrelets cérébraux très forts. Puis—la gouttière nerveuse, aux bords déjà sensiblement épaisse, s'étendait de l'arrière de l'intestin céphalique jusqu'au bord antérieur du téloblaste — suivant la longueur de 0 mm. 84 environ. Elle se rétrécissait progressivement d'avant vers l'arrière — de 0 mm. 24 à 0 mm. 084, en s'élargissant ensuite encore en avant du téloblaste à 0 mm. 18. Le nombre de paires de protosomites n'était pas ici à relever *in toto* à cause des agglomérations vitellines signalées.

Dans la partie caudale de cet embryon nous trouvons le téloblaste de très grandes dimensions (à comparer aussi la microphotogr. 70, Pl. VIII), à la gouttière métastomale dirigée un peu de travers par rapport à l'axe de l'embryon même. Le téloblaste a ici l'aspect d'un corps oval, très sombre, long de 0 mm. 48 et large de 0 mm. 384. A une distance de 0 mm. 2 du bord antérieur du téloblaste apparaît la gouttière métastomale, très étroite mais très profonde, qui s'étend vers l'arrière suivant le parcours de 0 mm. 145.

Sur la série de coupes orientées perpendiculairement à l'axe longitudinal du téloblaste on a constaté que la gouttière nerveuse était ici proche à sa fermeture en un tube clos, sauf dans la région voisine au téloblaste, où elle restait encore étalée largement en surface. La même configuration large et aplatie se voit ici et dans la partie antérieure du téloblaste, quoique sur cette sur-

¹⁾ En général j'emploie pour la fixation des embryons de Reptiles le mélange fixateur de Zenker. Il convient toutefois moins aux germes du Gecko, et c'est pour cela que j'ai recouru ici à l'acide nitrique (3%), que j'emploie toujours pour les embryons d'Oiseaux.

face plane, vers son milieu, on peut observer des groupes séparés de cellules transparentes, qui émigrent du sein de la masse cellulaire unie. Enfin, vers la partie antérieure de la gouttière métastomale nous trouvons le tableau représenté sur notre microphotogr. 71, Pl. VIII. La masse du téloblaste, large de 350 μ et épaisse — dans sa partie médiane — de 125 μ , présente ici dans sa surface dorsale une dépression peu profonde, ne pénétrant que de 20 μ vers le bas. Dans cette dépression se trouve une agglomération de cellules, faisant saillie vers le haut, de 50 μ en hauteur et de 30—10 μ en largeur. Cette agglomération se compose d'éléments pâles, faiblement colorés, remplis de granulations également pâles du protoplasma en désagrégation. A côté des cellules qui ont encore conservé leurs contours — gisent les granulations séparées, éparses — évidemment les restes des autres cellules, déjà définitivement dégénérées. La solution de continuité, bien visible sur la microphotographie — dans la ligne uniforme de la limite dorsale du rang épithérial des cellules intactes de la masse téloblastique — nous prouve que la dite agglomération présente une partie d'éléments du téloblaste, soumise à une involution spéciale. De l'endroit où cette solution de continuité a lieu — fait justement saillie la masse en question. La partie inférieure de cette masse, après sa séparation et élimination complètes — aurait contribué à l'approfondissement du fond de la gouttière métastomale — à une profondeur de 50 μ environ. En comparant ce tableau avec l'ensemble de faits que nous avons déjà signalés — nous n'aurons pas de doutes en ce qui concerne sa signification: c'est, évidemment, une sorte de la formation secondaire du bouchon métastomal par la voie de l'élimination d'un „coin“, ce qui doit servir à rendre la gouttière du métastoma plus profonde. Il est même assez probable que les éléments du bouchon primitif ont ici complètement disparu.

Sur les coupes suivantes vers l'arrière, qui ont passé par le niveau de la plus grande profondeur de la gouttière métasto-

male, où celle-ci atteint 90 μ et même plus — nous ne trouvons pas de tableaux d'une telle élimination des cellules du fond de la gouttière. Nous ne voyons ici que des traces des éléments qui ont subi déjà depuis longtemps le processus de dégénérescence — éparses sur les niveaux divers. Ainsi sur notre microphotographie 72 — vers le côté droit interne de la gouttière — nous avons un amas de formations, soit vésiculeuses, soit remplies de granulations fines — mais dans lesquelles il est déjà impossible de déchiffrer les traces de leur structure cellulaire primitive. A mon avis — ce sont les vestiges du „bourrelet“ métastomal, disparu comme ensemble depuis quelque temps.

En présence du phénomène décrit — d'une formation secondaire du bouchon métastomal dans les régions antérieures du téloblaste, par la voie de l'élimination des éléments de la surface de la gouttière primitive pas suffisamment profonde — nous sommes portés à supposer que même la dégénérescence d'une certaine partie de la lèvre antérieure du prostoma — observée parfois dans les germes du *Tropidonotus* — pourrait appartenir à la même catégorie de processus involutifs. Car n'oublions pas que cette dégénérescence spécifique entraîne une telle configuration des feuillets embryonnaires dans cette région — qui correspond à leurs rapports normaux au sein du métastoma... Ainsi et la désintégration spécifique de la lèvre chez *Tropidonotus*, et l'élimination secondaire des éléments cellulaires de l'avant de la gouttière chez *Platydactylus* — auraient-elles pour but d'élargir vers l'avant du germe le système de configurations provisoires tendant à la production simplifiée et accélérée du mésoderme périphérique, ce qui s'accomplit justement au sein du matériel contenu dans les bords de la gouttière du métastoma?...

6. Quelques anomalies du bouchon et de la gouttière du métastoma chez les Reptiles.

Pourachever, je me permettrai de m'arrêter encore ici sur quelques phénomènes spéciaux de la formation anormale du bouchon du métastoma et de l'invagination prétendue „gastruléenne“ que j'ai eu l'occasion de rencontrer au cours de l'étude du matériel qui m'a servi pour le travail présent. Nous avons déjà mentionné quelques anomalies du bouchon métastomal chez *Lacerta ocellata* qui nous ont permis d'arriver à la conclusion sur l'indépendance relative entre les bords latéraux du métastoma et les bords externes de la fente de l'invagination prostomale. A présent nous aurons à étudier: a) le dédoublement du bouchon du métastoma, et b) une anomalie du prostoma très rare et non décrite jusqu'ici, qui consiste en ce que celui-ci revêt l'aspect non d'une invagination en forme d'une „poche“ ou „fente“ orientée transversalement, mais d'une dépression circulaire, arrondie, et d'un trou rond dans la surface de blastoderme.

Le dédoublement du bouchon métastomal présente une anomalie qu'on ne rencontre pas très rarement chez les embryons de *Lacerta ocellata*. Dans le matériel que nous avons examiné jusqu'ici — nous avons vu un tel dédoublement poussé même à une individualisation complète des deux bouchons — dans l'embryon de la microphotogr. 51, Pl. VI. La gouttière qui séparait là les deux moitiés du bouchon était même plus profonde que les deux sillons externes de la gouttière métastomale, et se prolongeait plus loin que ceux-ci vers l'arrière. A part cela nous avons vu qu'un dédoublement du bouchon — à un degré plus restreint, évidemment — peut être même constaté dans les cas où à l'observation *in toto* on ne relève aucunes traces

d'une schistopoïèse pareille. Un de ces cas est représenté par notre microphotogr. 36 (Pl. IV), où seulement l'examen des coupes (microphotogr. 37) a démontré que la masse du bouchon s'est ici divisée suivant sa ligne médiane et par une dépression longitudinale peu profonde — en deux saillies séparées, parcourant parallèlement l'une à l'autre.

Nous avons déjà rappelé l'observation de v. Kupffer (27) sur deux cas de tels „Zwillingszapfen“ dans les embryons du *Coluber Aesculapii*. Nous trouvons aussi des tableaux semblables dans le travail de Peter (41), et notamment celui de la fig. XII-a, sur la planche dans le texte après la page 56, où: „Blastoporus schickt 2 kurze Längschenkel nach hinten, doch finden sich innerhalb derselben 2 längere ein Zwischenfeld einfassende Furchen“.

Chez *Lacerta ocellata* j'ai observé quelquefois le dédoublement du bouchon métastomal même dans les stades bien précoce, quand l'inflétrissement caractéristique des bords latéraux du prostoma vers l'arrière ne commençait encore à s'accentuer que très faiblement. Un des cas le plus curieux à cet égard présente l'embryon de ce Lézard — de la microphotographie 73 (Pl. VIII). Il se rapportait à un stade assez avancé de l'accroissement vers l'avant des „ailes mésodermiques“, et était déjà pourvu d'ébauches vasculaires bien accentuées. Les dimensions de son aire transparente, légèrement allongée, étaient de 6 mm. 6 et 6 mm. 3; l'aire vasculaire était longue de 2 mm. 7 et large de 3 mm.; l'écusson embryonnaire mesurait 1 mm. 5 et 1 mm.

Le prostoma de cet embryon, qui commençait ici à se transformer visiblement en métastoma, avait encore la configuration d'une invagination presque anormalement élargie dans le sens transversal, car sa largeur n'était qu'encore de 0 mm. 12. De ses bords latéraux se dirigeaient en arrière les lèvres latérales du métastoma, en divergeant vers leur région caudale de 0 mm. 18; la longueur de la gouttière métastomale ainsi formée n'était ici que de 0 mm. 12: c'était alors un métastoma assez

court. A l'intérieur de cette gouttière on apercevait un bouchon métastomal double, en forme de deux formations sombres, arrondies vers leurs régions antérieures, en forme de languettes qui finissaient à 0 mm. 04 en arrière de la lèvre antérieure du prostoma.

La gauche de ces formations était longue de 0 mm. 108, la droite — de 0 mm. 11. Elles étaient larges de 0 mm. 048 chacune, et séparées entre elles par une fente de 0 mm. 02 de largeur. Vers l'arrière les contours des deux „bouchons“ se perdaient dans la masse sombre, commune, de l'ecto-mésoderme.

Les coupes transversales de cet embryon nous ont prouvé qu'en réalité — la gouttière du métastoma en formation était ici excessivement élargie dans sa partie céphalique, car la distance entre ses bords latéraux mesurait 140 μ . Quelques coupes plus en arrière — apparaissent déjà deux saillies, indépendantes l'une de l'autre, surgissant du fond de la gouttière, et qui correspondent aux deux „bouchons“ vus *in toto*. Notre microphotographie 74 nous montre leur grandeur relative et leur position réciproque. Elles atteignent 55 μ en hauteur, au-dessus du fond de la gouttière métastomale, et sont séparées l'une de l'autre par une gouttière médiane, profonde de 40 μ . La gouttière du métastoma, représentée par les deux sillons externes, a ici les bords dessinés en pentes assez douces. Des deux côtés de cette gouttière le processus de l'infléchissement de l'ecto-mésoderme en dehors — s'accomplit ici d'une façon bien normale, comme dans une gouttière métastomale ordinaire, mais, naturellement, de chaque côté interne des deux bouchons nous voyons — au lieu d'un tableau de l'infléchissement symétrique de la masse ecto-mésodermique — le sillon médian, situé entre ces deux bouchons...

Il me semble qu'il faudrait rechercher les causes d'une anomalie de ce genre — dans l'élargissement inusité — en comparaison avec la norme — des bords latéraux du métastoma dans le sens transversal. Par suite d'un tel élargissement ces bords embrassent une quantité surabondante de matériel situé entre

• eux sur la surface de blastoderme. Bien qu'une certaine partie de ce matériel soit entraînée immédiatement dans les plissements latéraux de la gouttière — sa partie médiane, néanmoins assez considérable, reste en forme de la masse „indifférente“, qui sert ordinairement à la formation du „bouchon métastomal“. Or, il semble se confirmer ici — même dans les cas où cette masse médiane ne joue ensuite aucun rôle morphogénique immédiat — un principe que j'ai émis déjà maintes fois dans ce travail ainsi que dans mes travaux précédents — que la grandeur absolue d'une ébauche embryonnaire donnée ne peut jamais sur sa coupe transversale transgresser une certaine norma définie — celle de ses dimensions ordinaires. Au moment où cette „norma“ est surpassée — il doit toujours intervenir le phénomène du dédoublement d'une telle ébauche dans la direction transversale; dans nos cas de dédoublement du bouchon métastomal nous avons justement à faire avec un processus de ce genre.... Ce processus est, sans aucun doute, apparenté le plus intimement à ce type de dédoublements embryonnaires qui a été désigné par Ét. Rabaud (48, 49) par le terme de la „Schistopoïèse“, et dont l'explication se lie immédiatement, à mon avis — avec le principe morphogénique que j'ai énoncé — de l'intransgressibilité des dimensions normales des ébauches embryonnaires.

* * *

L'anomalie qui consiste en un contour arrondi d'invagination du prostoma a un certain rapport avec la question du bouchon métastomal, parce que dans une telle anomalie nous rencontrons aussi le phénomène de la dégénérescence secondaire d'une quantité assez considérable de matériel blastodermique. Ce matériel est ici voué à la disparition grâce à sa position dans une région „indifférente“, qui ne saura être

employée dans les conditions spéciales de morphogénèse locale. C'est une anomalie très rare; j'arrive à cette conclusion en me basant sur l'absence absolue de données immédiates de la littérature à ce sujet — aussi bien que sur le fait que je n'ai pu trouver dans mon matériel — qui compte pourtant plusieurs centaines d'embryons de Reptiles — que deux cas seulement de l'anomalie de ce genre.

Un de ces cas se rapporte à l'embryon de *Lacerta ocellata*, le second — à celui de *L. muralis*. Le premier a atteint un stade un peu plus avancé que le second, car il est déjà arrivé à la phase de la perforation définitive du *canalis rectus* géant, tandis que l'autre n'était que dans le stade du prostoma avant la perforation. Malgré cela je commence ici par donner la description du premier de ces cas, vu qu'il est plus typique, et représente mieux les traits essentiels de cette anomalie.

L'embryon de *L. ocellata* pourvu d'un anormal „prostoma circulaire“ (microphotographie 75, Pl. VIII) — au point de vue de ses dimensions, de sa configuration générale, et de l'accroissement du mésoderme périphérique — correspondait plus ou moins à un stade que nous avons figuré chez ce Lézard sur notre microphotographie 42, Pl. V. Il était situé dans une aire transparente presque circulaire, de 4 mm. 8 environ en diamètre. Les ébauches de son aire vasculaire n'étaient qu'à peine esquissées. L'écusson embryonnaire, long de 1 mm. 2, rétrécissait légèrement son contour vers l'arrière et se terminait vers l'avant par une excroissance triangulaire, bizarrement aiguë. La largeur de cet écusson était de 0 mm. 75 dans sa région antérieure, et de 0 mm. 6 au niveau du prostoma anormal. Les „ailes“ mésodermiques, assez bien prononcées au sein de l'écusson même, et moins accentuées vers leur périphérie, s'avancent vers le bout céphalique du germe suivant un parcours de 1 mm. environ.

Le trou du prostoma de forme circulaire, situé à une distance de 0 mm. 215 en avant du bord postérieur de l'écusson embryonnaire, révélait — comme nous le voyons sur notre mi-

crophotogr. 76, prise à un agrandissement plus considérable — les contours d'une tache transparente, régulièrement arrondie, de 0 mm. 12 de diamètre. Ses bords internes étaient très nettement dessinés *in toto*, en s'arrondissant doucement, sans aucunes traces d'inégalités ni de granulations qui pourraient témoigner d'un processus pathologique quelconque lequel aurait abouti à une telle configuration inusitée de l'invagination du prostoma. La lèvre antérieure de cette invagination était relativement assez transparente, ou, au moins, elle n'accusait pas d'épaississement ordinaire; la lèvre postérieure (en tant que le terme même de la „lèvre“ soit applicable dans ce cas) est, au contraire, plus assombrie dans sa région interne, quoique son épaississement paraît ici être aussi peu prononcé.

A l'intérieur du trou circulaire de cette „bouche primitive“ on observe à l'examen *in toto* quelques amas beaucoup plus transparents que le tissu environnant, et qui ne révèlent point les caractères d'éléments morphologiquement différenciés. C'étaient bien et exclusivement les agglomérations de détritus, comme nous l'a prouvé l'examen des coupes séries.

Les coupes longitudinales dont l'une, médiane, est représentée sur notre microphotographie 77 (Pl. VIII) nous ont démontré que la perforation du fond de l'invagination gastruléenne devait ici s'accomplir déjà depuis longtemps et qu'il s'est formé un *canalis rectus* conduisant en hiatus énorme dans la cavité sous-germinale. La distance entre la lèvre antérieure, c. à d. entre le coude formé par l'ectoderme et l'ébauche de la corde dorsale, et le bord de la lèvre postérieure, a atteint — sur la coupe — 80 μ . Il est évident que dans de telles conditions la lèvre postérieure ne peut pas pénétrer au-dessous du bord antérieur du canal droit — mais les deux lèvres sont situées presque dans le même plan horizontal, l'une en arrière de l'autre.

L'épaisseur très réduite de la lèvre antérieure que nous avons signalée *in toto* — s'explique ici, en effet, par un amincissement assez considérable des couches qui la composent.

L'ectoderme n'a ici que 20 μ environ d'épaisseur, et l'ébauche de la corde dorsale — de 26 μ . Cette dernière s'amincit vers l'avant jusqu'à 10 μ , mais près de la région antérieure de l'écusson embryonnaire elle atteint une épaisseur de 34 μ . La corde dorsale pénètre ici suivant l'étendue de 0 m. 685 vers l'avant de l'écusson, ce qui témoigne aussi de la formation depuis bien longtemps achevée du canal de v. Kupffer.

La lèvre postérieure du prostoma a le bout céphalique comme aiguisé légèrement de haut et de bas, et toute sa masse prend la forme d'une lentille convexe. Le maximum de son épaisseur est de 84 μ . La masse ecto-mésodermique qui la compose ne s'étend vers l'arrière que suivant une étendue de 200 μ environ.

Sur toute la série de coupes qui ont passé par l'ouverture anormale de ce prostoma on voit dans l'espace contenu entre ses deux lèvres — une agglomération très considérable de détritus. Celui-ci est composé d'amas de granulations, colorées intensivement en noir par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, mesurant de 1—2 μ en diamètre — et aussi de grains encore plus petits et pâles. Tout l'aspect de cette masse de détritus (bien visible sur la microphotogr. 77) nous démontre que le processus de désintégration de cette région de blastoderme qui devait disparaître dans cet endroit pour rendre possibles les relations qu'on constate actuellement — devait bien se produire déjà depuis quelque temps.

Un tableau, rappelant sous certains rapports celui que nous venons de décrire — était figuré par Ballowitz sur la page 143 de sa monographie sur le développement de la Vipère (40, fig. 34-a). Nous voyons là une coupe longitudinale d'un embryon du *Pelias berus* chez lequel les deux lèvres du *canalis rectus* — l'antérieure et la postérieure — étaient également très éloignées l'une de l'autre suivant un plan horizontal, et entre ces lèvres il y avait aussi un amas de détritus: „Man sieht den grossen, offenen, relativ langen Metastomspalt, welcher direkt von

oben nach unten in die Subgerminalhöhle hineingeführt“. Toutefois il s'agit ici d'un stade beaucoup plus avancé que dans le cas que nous venons de décrire chez *L. ocellata*, car c'était bien là un embryon pourvu de bourrelets cérébraux distincts, quoique encore peu relevés, et d'un „bourrelet métastomal“ déjà très long et rétréci (ibidem, Pl. V, fig. 112). La configuration de la lèvre antérieure du blastopore était ici bien curieuse: „Die Vorderlippe des Blastoporus ist als kleiner Vorsprung sehr deutlich und ragt nach hinten hin frei vor. Dahinter ein offenes *lochartiges*¹⁾, direkt von oben nach unten durchführendes Metastom, an welches sich nach hinten hin eine lange, breite, zum grössten Teil von einer Metastomleiste eingenommene Metastomrinne auschliesst“.... Nous voyons donc que dans ce cas de Ballowitz les dimensions des restes du prostoma étaient beaucoup plus petites que celles chez notre embryon, mais aussi — qu'une telle configuration de l'invagination du prostoma n'exclue pas du tout la formation — au cours du développement ultérieur — de la gouttière métastomale et de son „bourrelet“.

Le contour anormal du prostoma chez notre embryon de *L. ocellata*, l'éloignement réciproque si considérable de ses deux lèvres, aussi bien que l'élargissement si fort vers les côtés du diamètre de l'invagination — comparés avec la quantité si grande de détritus accumulé dans la lumière du *canalis rectus* monstrueux — tout cela pourrait bien nous suggérer l'hypothèse que cette région entière était le terrain d'un processus pathologique spécial que j'ai décrit (16) dans les embryons d'Oiseaux du type des „blastoderms zonaux“. Dans de tels blastoderms, en effet, il s'accomplit toujours la formation des trous, s'élargissant progressivement vers la périphérie, et accusant le plus souvent le contour arrondi. Ces trous ne se forment qu'autour des régions du blastoderme qui ont subi une désagrégation pathologique. Or, dans notre dernier cas on pourrait supposer aussi que la forme

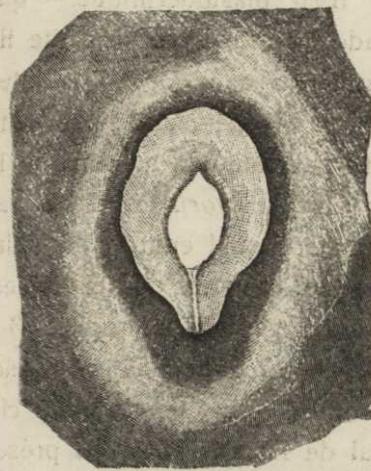
¹⁾ Non souligné dans l'original.

circulaire du prostoma était le résultat d'un phénomène pareil, de caractère régulateur, où les bords internes du tissu resté intact s'arrondissent en unissant sa couche ectodermique avec l'endoderme — d'une façon dont le processus analogue s'accomplit justement dans les bords de l'invagination prostomale chez les Reptiles — et puis ils croissent de la manière spécifique autour de la région endommagée. Il était alors à supposer que dans le prostoma *ab origine* normal de notre embryon — il devait se produire un procès d'une désintégration localisée (de la lèvre postérieure, probablement) et que l'accroissement en cercle du *cannalis rectus* n'était qu'un phénomène secondaire, qu'une expression d'une régulation spéciale, tendant à se réaliser....

En réalité — il n'en était rien. Cela nous est prouvé aussi bien par la structure des bords latéraux du prostoma circulaire, qui est tout à fait normale et où on ne trouve aucunes traces d'une désintégration morbide quelconque, que par la comparaison de ce cas avec un autre embryon au prostoma circulaire, tout à fait analogue avec le premier, et que j'ai trouvé dans un blastoderme de *Lacerta muralis*. Nous donnons plus loin la description de cet embryon, lequel, en représentant le stade beaucoup plus précoce du développement de la même anomalie — nous témoigne que celle-ci naît dès son commencement dans la forme indiquée et qu'elle n'a rien de commun avec les régulations intervenant dans la formation des blastodermes „zonaux“.

Je me suis permis de m'arrêter sur cette question vu que nous avons dans la littérature une observation se rapportant à un cas de la dégénérescence partielle du type „zonal“ chez le Poulet, et qu'on cite parfois comme un exemple d'une „gastrula atavique“ chez les Oiseaux (?!). Ce cas rappelle en apparence sous certains rapports nos cas du prostoma circulaire. C'est l'observation de Tichomiroff (50). Vu qu'elle a été publiée dans un périodique russe peu répandu — et, par conséquent, peu accessible — nous reproduisons ici dans le texte le fac-simile du dessin de

Tichomiroff. C'est bien un document curieux, un exemple typique d'un malentendu, si fréquent, hélas, dans la littérature embryologique — et qui consiste en ce qu'on attribue à des formations de nature tératologique, ou, ce qui pis est, et qui avait justement lieu dans ce cas — de nature pathologique — la signification des „relations primitives“, „ataviques“, qui auraient, dit-on, jeté la lumière sur les problèmes le plus compliqués du domaine de l'évolution normale dans un groupe zoologique donné. Dans la préparation de Tichomiroff (embryon de Poule, incubé à l'étuve pendant plus de 24 heures, à une température „point élevée“) — nous voyons dans la partie antérieure de la gouttière primitive un trou énorme, béant, qui conduit de la surface du blastoderme — à la cavité sous-germinale, ou, d'après l'auteur, à l'„archentéron“... Cette dernière définition était basée, évidemment, sur l'opinion (erronée, comme nous le savons actuellement) de M. Duval qui attribuait à la cavité sous-germinale d'Oiseaux — le rôle de la cavité gastruléenne. Tichomiroff, et quelques autres auteurs après lui, — voyaient dans ce cas et dans d'autres de même catégorie — l'expression d'un „retour atavique“ à la forme primitive de gastrula chez les embryons d'Oiseaux.. Or, les résultats de mes recherches antérieures sur la dégénérescence „zonale“ — présentent la génèse du cas de Tichomiroff et des autres de même genre — sous un aspect tout à fait différent. Le trou énorme dans la région



Blastoderme de Poule, avec un trou dans la partie antérieure de la gouttière primitive. D'après Tichomiroff. L'auteur a remarqué que sur ce dessin on a, par mégarde, oublié d'accentuer l'ébauche de la corde dorsale.

céphalique de la ligne primitive n'a aucune valeur „atavique“, et l'embryon lui-même n'est pas du tout une „gastrula véritable“, mais ce trou n'est bien que le résultat secondaire d'un processus pathologique, de la dégénérescence d'une certaine quantité de tissu blastodermique — qui devait se produire ici dans un stade très précoce. Ensuite il est intervenu un procès d'ordre régulateur dans les bords internes du blastoderme, entourant la région dégénérée. Les formations de cette catégorie n'apparaissent pas toujours au sein de la gouttière primitive, comme dans un *locus minoris resistentiae*: elles peuvent bien surgir dans n'importe quel endroit de l'aire transparente et même de l'aire opaque, dont un des exemples nous est présenté par l'embryon du Poulet de la microphot. 3 (Pl. I) de ce travail.

Ainsi donc, malgré quelques ressemblances, tout à fait apparentes, — la „gastrulation circulaire“ dans notre embryon anormal de *Lacerta ocellata* présente un phénomène d'un ordre catégoriquement différent de la soi-disant „gastrulation primitive“ dans le cas de Tichomiroff. J'ai eu l'occasion, grâce à un hasard heureux, d'observer la formation d'un tel prostoma circulaire inusitée — dans un embryon de *L. muralis*, chez lequel le commencement même de ce phénomène pouvait être surpris *in flagranti*.

* * *

J'ai trouvé le germe de *Lacerta muralis* avec la dépression prostomale circulaire — en 1902, à côté des trois autres embryons provenant de la même femelle, mais dans lesquels, bien qu'ils fussent dans le même stade du développement — on n'observait pas d'anomalie pareille. L'écusson de l'embryon anormal se trouvait au milieu de l'aire transparente longue de 3 mm. 6 et large de 4 mm. 2; l'écusson même mesurait 1 mm. 2 en longueur et 0 mm. 95 en largeur. A une distance de 0 mm. 18 environ du bord postérieur de l'écusson embryonnaire se trouvait ici l'invagination du prostoma, en forme d'une dépression de

forme strictement circulaire, très nettement transparente *in toto*, de 0 mm. 108 de diamètre. Comme nous le voyons sur la microphotographie 78 (Pl. VIII) qui présente la région de ce prostoma à un agrandissement assez fort — les bords internes de cette dépression sont ici, comme dans le cas précédemment décrit, tout à fait unis et nets, comme découpés. Il est à ajouter que ce tableau était un peu obscurci par les amas assez considérables de granulations de vitellus qui sont ici resté, en adhérant à la surface ventrale du blastoderme. Grâce à cela on pourrait admettre p. ex. que du bord du prostoma vers l'arrière de l'écusson embryonnaire s'étend ici une trainée spéciale plus transparente: ce n'est, en réalité, qu'un endroit où les grains vitellins ont adhéré moins abondamment que dans les régions voisines, ce qui n'a, évidemment, aucune valeur morphologique.

Au centre de cette dépression prostomale circulaire le fond est plus transparent, mais déjà à l'observation *in toto* avec un objectif suffisamment fort — on pouvait se rendre ici compte que ce fond a la structure cellulaire et n'est point composé d'agglomérations détritiques, comme dans le cas précédent.

Sur la série de coupes longitudinales — qui ont toutefois passé ici un peu de biais par rapport à l'axe céphalo-caudal du blastoderme — on voit que la perforation du *canalis rectus* n'était pas encore achevée chez cet embryon. Le fond de la dépression du prostoma est ici un peu plus profond que celui de notre microphotographie 79 (Pl. VIII), représentant la coupe médiane, quoique un peu oblique, de la région du prostoma — mais ce fond n'est perforé nulle part. Ainsi — le contour circulaire de ce prostoma a apparu *ab origine* dans sa forme actuelle et l'éloignement anormal de sa lèvre postérieure de l'antérieure présente ici un phénomène primaire, et non un résultat de l'accroissement secondaire vers la périphérie de ses bords, comme cela a lieu constamment dans les monstruosités „zonales“. Nous voyons ici partout la déclivité perpendiculaire du bord de la lèvre antérieure, et le fond de l'invagination ne

s'insinue pas au-dessous de ce bord, comme dans les cas normaux. La distance entre les points culminants des deux lèvres — au niveau de la coupe de la microphotogr. 79 — est de 130 μ . Il est donc évident qu'une seule voie possible de réalisation du canal de v. Kupffer en présence d'une telle configuration des lèvres — consiste en une résorption du fond du prostoma, contenu entre les bords de celui-ci. La désintégration des éléments de ce fond, s'accomplissant *in situ* — doit ensuite conduire forcément à un tel aspect du *canalis rectus* et à une telle position réciproque des deux lèvres — que nous avons vus sur la microphotogr. 77, c. à d. chez l'embryon plus âgé de *L. ocellata*, où cette désintégration du fond du prostoma était déjà achevée. Nous trouvons les traces non douteuses d'une telle dégénérescence dans les amas de détritus entre les deux lèvres — sur notre microph. 77.

Ainsi, nos deux embryons au „prostoma circulaire“ chez *L. muralis* et *L. ocellata* — présentent, selon toute évidence, deux stades successifs de la même anomalie évolutive, grâce à quoi nous pouvons nous rendre compte de son cours. Naturellement, cela ne nous explique point les causes de la formation d'un tel prostoma inusité, naissant en forme d'une dépression perpendiculaire à la surface du blastoderme et d'un diamètre très considérable — au lieu d'une invagination en fente transversale étroite, dirigée d'arrière en avant. Nous avons ici à faire avec un processus mécaniquement différent du normal, et qui est lié avec la dégénérescence d'une quantité très importante de matériel formatif, beaucoup plus grande que celle vouée à la disparition au cours du développement normal de la même région embryonnaire. L'ouverture énorme du *canalis rectus* est toutefois capable d'une régulation dans les stades ultérieurs — ce qui nous est prouvé par le cas du germe de la Vipère observé par Ballowitz. En effet, dans ce cas nous avons le droit de supposer l'existence d'une telle anomalie dans les stades antérieurs — et, malgré cela, et contrairement à ce qui se

pas avec les trous s'élargissant sans cesse dans les „blastodermes zonaux“ — il s'ensuivit ici un processus bien opposé: celui d'un rétrécissement secondaire d'une telle ouverture prosto-male—vers les périodes où le *canalis rectus* primitif tend à l'oblitération de sa lumière...

Il est bien possible qu'une anomalie de ce genre, qui consiste en une extension exagérée de la région „gastruléenne“, pourrait être considérée par certains embryogénistes comme le point de départ de la formation de *spina bifida*, s'accentuant dans le téloblaste, et cela conformément aux opinions bien connues à ce sujet d'O. Hertwig (51). Il me semble toutefois que l'ensemble de travaux dans cette matière d'Ét. Rabaud (52, 53) et des miens (17) a démontré d'une façon assez décisive que la *spina bifida* n'est qu'un cas particulier de la monstruosité platiyneurique, spécialement localisée. Elle présente ainsi un type tout spécial d'anomalie évolutive qui n'est lié que d'assez loin avec les déviations morphogéniques du foyer chordogène des embryons des Vertébrés.

La ressemblance entre les processus accompagnant l'anomalie du „prostoma circulaire“, et les phénomènes qui s'accompagnent au sein du „filament épiaxial“ et du „bouchon métastomatal“ — consiste en ce que dans tous ces cas apparaît une certaine „inertie évolutive“ spéciale. Cela entraîne ensuite la dégénérescence et la désagrégation des éléments qui sont devenu morphogénétiquement inutiles, et se sont trouvés dans une région indifférente au point de vue des besoins évolutifs. L'analyse plus détaillée de la valeur théorique de ce phénomène bizarre, et, comme nous l'avons vu — assez répandu dans les stades embryonnaires jeunes — fera l'objet de la troisième partie de ce travail.

III. Comparaisons. Considérations générales. Conclusions.

Le „bouchon métastomal“ chez les Mammifères. Les observations que j'ai recueillies ici à propos du développement du „filament“ et du „bouchon“ dans les embryons d'Oiseaux et de Reptiles — semblent démontrer que quoique l'origine de ces deux formations est un peu différente chez ces deux classes d'Amniotes — néanmoins l'un et l'autre n'ont que la même signification morphologique. En somme, ces formations représentent toujours les agglomérations de matériel d'origine ectodermique qui s'est trouvé au sein du foyer mésodermogène de forme allongée (c. à d. de la gouttière primitive, de la gouttière métastomale, et, en général — des formations mésostomales) et vers le côté dorsal de ce foyer. L'élimination de ce matériel s'accomplice toujours — malgré le caractère divers des processus qui y aboutissent — comme l'effet de sa position par rapport aux lèvres latérales de la gouttière. Ainsi ce matériel peut bien jouer le rôle d'un amas cellulaire soit indifférent vis à vis de la prolifération latérale du mésoderme (chez les Reptiles) — soit empêchant cette prolifération (Oiseaux).

Malgré la structure spécifique des œufs de Mammifères et l'allure bien spéciale des premières phases de leur embryogénie — les périodes du métastoma, c. à d. la formation de la ligne et de la gouttière primitives peuvent être, *mutatis mutandis*,

réduits, comme on le sait, au schéma général du développement de tous les Amniotes. Il paraît que personne ne mettra plus en doute à l'heure actuelle — leur homologie parfaite avec les formations embryonnaires correspondantes chez les Oiseaux et chez les Reptiles. Ainsi, on doit étendre cette homologie et sur leur „bouchon métastomal“, lequel parfois — quoique pas trop fréquemment — revêt chez les embryons de Mammifères une forme assez accentué. Notamment, j'ai ici en vue les formations signalées par Éd. van Beneden dans le développement de Chauve-souris et par Carius — chez le Lapin. Le dessin de ce dernier auteur est surtout bien connu: on le reproduit constamment dans presque tous les manuels d'Embryologie: il représente la coupe transversale par la gouttière primitive du Lapin, pourvue d'un „bouchon“ très fortement prononcé et comme comprimé entre les lèvres latérales, sensiblement épaissies, de la gouttière. Entre autres — ce dessin est reproduit partout par O. Hertwig (13, page 927, fig. 605, et 42, page 229, fig. 223). Ce tableau nous rappelle sous tous les rapports — les configurations que nous avons signalées dans les „bouchons“ des embryons de Reptiles, et il est bien intéressant, vu qu'on voit ici nettement — *in flagranti* — que le matériel de ce bouchon s'individualise progressivement et dans la direction du haut vers le bas, comme en suivant le plissement des masses ectomesodermiques latérales qui constituent les lèvres de la gouttière. Quoique la région inférieure de ce bouchon s'unit ici avec l'amas de cellules mésodermiques du fond de la gouttière en formation — en une masse commune, l'individualité et l'indépendance de la couche endodermique s'accentue ici néanmoins assez nettement. Cette couche, à l'aspect — pour le moment — de l'endoderme „vitellin“, est ici représentée par une rangée différenciée de cellules allongées dans le plan horizontal et fusiformes sur les coupes. On ne découvre ici les moindres traces d'une union quelconque de cette couche endodermique avec la masse du mésoderme du fond de la gouttière. Ainsi,

bien qu'on ait mentionné quelquefois la coalescence intime de tous les trois feuillets germinatifs au sein du foyer „gastruléen“ chez les Mammifères — la participation de l'endoderme à la formation du „bouchon“ paraît être ici non moins impossible que chez les embryons des Sauropsidés. Cette vue était, d'ailleurs, déjà émise par Keibel qui attribuait aux formations de cette catégorie l'origine exclusivement mésodermique, contrairement à l'opinion d'Ed. Van Beneden qui y voyait un homologue avec le „bouchon vitellin“ des Amphibiens. Je le fais remarquer exprès, vu que dans l'édition récente du manuel d'O. Hertwig (42, page 229) cette formation continue à être traitée comme „sogar eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung“...

Je dois aussi souligner le fait assez curieux que la formation du bouchon“ chez les Mammifères s'accomplice par la voie du même processus morphogénique que chez les Reptiles, et ainsi autrement que chez les Oiseaux: nous avons ici, tout à fait comme dans les embryons de Reptiles — la persistance *in situ* du matériel non entraîné dans les parois de la gouttière métastomale, et non, comme chez les Oiseaux — une élimination immédiate de la surface de l'embryon — d'un matériel qui empêche mécaniquement la formation de cette gouttière. Tout en ne m'engageant dans aucunes considérations d'ordre „phylogénique“ — je ferai remarquer que même ce détail, relativement peu important, de la morphogénèse des Mammifères, se joint à tant d'autres qui témoignent de sa parenté plus proche au type évolutif des Reptiles qu'à celui des Oiseaux.

De la catégorie de formations que nous avons décrites ici chez les Sauropsidés — s'approchent aussi incontestablement celles observées il y a déjà quelque temps par le Cte Spee dans la région du canal neuro-entérique chez le Cobaye et le Lapin (54). L'aspect anormal de ces formations et leur désintégration suivie par l'agglomération de détritus — semblent indiquer que

nous avons ici à faire aussi avec une modification spéciale du „bouchon“.

Je ne dispose pas de mon propre matériel concernant l'embryogénie de Mammifères dans les stades en question, et ainsi je ne puis pas me prononcer davantage. Je me borne à faire remarquer ici les „convergences“ qui mériteraient bien une étude approfondie. Il est hors de doute que vu l'intérêt renaisant qu'on porte aux phases initiales du développement des Mammifères et qu'on peut bien constater dans la littérature récente (p. ex. à propos de la formation si curieuse comme le „canal notochordal“ etc.) — la question des formations dont nous nous occupons ne tardera plus longtemps à être étudiée de plus près et dans cette classe de Vertébrés.

* * *

Deux types du „bouchon“: d'Oiseau et de Reptile. Au cours de ce travail nous avons établi trois modalités assez différentes — de morphogénèse des formations qui constituent néanmoins une catégorie commune, celle du „bouchon métastomatal“ au sens large de ce terme. Cette catégorie se divise en deux types principaux: celui d'Oiseau et de Reptile. Une de ces modalités se prononce dans l'élimination immédiate des éléments de la surface de la gouttière primitive — simultanément avec la formation même de cette gouttière, et ces éléments ne sont jamais entraînés au fond de la gouttière: c'est le „filament épiaxial“ *sensu strictiori* des embryons d'Oiseaux. Ici la gouttière primitive elle-même s'écarte sensiblement du type qu'on devrait considérer comme primitif—celui de la gouttière métastomale qui se forme en principe par la voie d'une dépression double aux bords parallèles. La gouttière d'Oiseaux en se formant d'emblée sous l'aspect d'une dépression longitudinale simple — se débarrasse par la voie d'une élimination typique d'un surplus de cellules de sa surface dorsale, ce qui n'ar-

rive, d'ailleurs, que dans quelques cas, généralement assez rares. L'origine et la signification purement ectodermique des éléments d'un tel „filament épiaxial“ ne saura donc être mise en doute. Ces éléments se désagrègent *in situ*, et leur séparation du matériel blastodermique facilite la formation même de la dépression de la gouttière.

L'origine du „bouchon du métastoma“ proprement dit se présente tout à fait autrement: celui-là apparaît aussi parfois et chez les Oiseaux p. ex. dans les cas qui ressemblent à celui décrit par Schauinsland chez *Sula cyanops* (*vide supra*, pages 205—206), quoique c'est surtout dans l'embryogénie de Reptiles qu'il prend son aspect le plus caractéristique. Ce type de „bouchon“ se forme chez les Oiseaux quand une partie d'éléments du fond de la gouttière, très profonde dans le sens vertical et s'élargissant aussitôt vers les côtés, — n'entre pas dans la constitution des masses mésodermiques latérales, mais fait saillie de la gouttière vers le haut. Toute cette formation revêt alors un aspect purement mésodermique et vers les côtés s'attache au matériel dû au mésoderme latéral. Il est inutile d'ajouter que l'origine primitivement ectodermique d'un tel bouchon est aussi hors de doute.

Enfin, la troisième modalité — et le second type spécial — est représenté par le „bouchon“ des embryons de Reptiles. Le caractère spécifique de cette formation dépend d'un mécanisme morphogénique de la formation de la gouttière métastomale elle-même, qui chez les Reptiles diffère totalement de celui des Oiseaux. Car, tandis que dans les embryons d'Oiseaux apparaît toujours une dépression longitudinale simple de la gouttière primitive, tout au plus s'élargissant fortement vers le niveau de son fond (comme dans les cas du type *Sula*) — chez les Reptiles la gouttière du métastoma se forme en deux moitiés symétriques, en deux dépressions latérales s'approchant progressivement l'une de l'autre et de la ligne médiane du germe. Le matériel qui doit servir à la

formation du „bouchon métastomal“ — est contenu entre ces deux dépressions longitudinales, dans la lèvre postérieure du prostoma, de sorte que pendant assez longtemps la surface dorsale de ce matériel constitue le prolongement immédiat de la surface générale de tout le blastoderme. Grâce au rapprochement progressif vers la ligne médiane des deux moitiés latérales de la gouttière métastomale — les régions périphériques de ce matériel se trouvent peu à peu entraînées dans les parois de cette gouttière. La structure principale de la partie médiane du „bouchon“ ainsi formé — dans ces phases initiales de sa formation ne subit encore point de modifications appréciables. La nature ectodermique de ce bouchon reste incontestable presque jusqu'aux derniers moments de son existence, comme nous le prouvent les tableaux représentés sur nos microphotographies: 18 (Pl. III), 32, 33 et 37 (Pl. IV) et 49—50 (Pl. V).

Au cours des phases ultérieures du développement — la dégénérescence des éléments du „filament épiaxial“ et du „bouchon“ dépend de circonstances assez variées. Le „filament épiaxial“ d'Oiseaux déjà dès le moment de sa formation perd le contact avec les régions de la gouttière primitive non atteintes de son „élimination“, et devient bientôt le terrain des processus de désintégration qui modifient très profondément sa structure primitive jusqu'à la rendre méconnaissable. Je n'ai ici en vue, naturellement, que le „filament épiaxial“ *sensu stricto*, c. à d. le vrai „Axenfaden“ de Dursy, du type représenté p. ex. sur nos microphotogr. 1 et 2 (Pl. I), car de telles modifications de ce filament que nous avons sur les microphot. 3—10 ou 11—12— présentent les complications atypiques, bien que très précieuses pour l'analyse du processus fondamental. Comme nous l'avons indiqué ci-dessus (pages 185—186) un tel filament proprement dit se désagrège immédiatement après s'être formé — en un amas de détritus bien caractéristique. L'origine et le sort ultérieur du „bouchon“ ou du bourrelet médian qui peuvent apparaître chez les Oiseaux, chez *Sula* p. ex., — se présente tout à fait autre-

ment. Ici ces formations proviennent du matériel de nature ecto-mésodermique et elles peuvent parfois apparaître sous le même aspect et chez les embryons de Reptiles (p. ex. dans notre embryon de *Lacerta ocellata* des microphotogr. 42 et 44, Pl. V). Il est ainsi difficile, évidemment, de se ranger sans restrictions du côté de l'opinion de Schauinsland (*vide supra*, pages 205—206) qui prétendait qu'une telle formation soit „wahrscheinlich gleichbedeutend“ avec le „filament“ de Dursy. Le filament du type *Sula* présente une catégorie différente de l'„Axen-faden“ et qui se rapproche plutôt du „bourrelet métastomal“ („Metastomleiste“) de Ballowitz, quoique, à son tour, il est redénable de son origine à un processus différent de celui qui donne naissance à ce „bourrelet“. Car n'oublions pas que le vrai „bourrelet du métastoma“, même de cet aspect qu'il a pris sur notre microphotogr. 44 chez un embryon de *L. ocellata* — n'est que le stade final du développement, ou plutôt de la regression lente du „bouchon“ proprement dit. Celui-ci, ainsi que le „bourrelet“ typique — se forme au sein de la vraie gouttière métastomale, c. à d. à double dépression.

Ainsi donc, nous avons: a) chez les Oiseaux — un „filament épiaxial“ vrai, du type décrit par Dursy et Duval, b) chez les Oiseaux également — un bourrelet ecto-mésodermique logé dans le fond de la gouttière, du type décrit par Schauinsland chez *Sula*, et enfin: c) chez les Reptiles — le vrai bouchon métastomal et le bourrelet du métastoma; ce dernier se présente soit sous la forme *ab origine* spécifique, soit (beaucoup plus fréquemment) comme le stade final du développement du „bouchon“.

Chez les Reptiles le vrai „filament épiaxial“ n'apparaît jamais, ce qui est bien facile à comprendre, car de telles formations ne peuvent surgir qu'au sein d'une gouttière primitive si min-

ple. Le bourrelet du type *Sula*¹⁾ apparaissant dans la gouttière simple d'embryons d'Oiseaux devrait être plutôt considéré comme une formation ne s'approchant que par pure convergence au vrai bouchon métastomal.

Quoique, comme on le sait, la gouttière primitive des embryons de Mammifères prend son origine par la voie d'un processus se rapprochant à celui de la formation d'une telle gouttière chez les Oiseaux et non de la gouttière métastomale de Reptiles — néanmoins le „bouchon“ des Mammifères (ressemblant à la formation figurée p. ex. par Carius) devrait être plutôt comparé avec le vrai bourrelet métastomal. Il est à remarquer que ce bourrelet, aussi bien chez les Oiseaux que chez les Mammifères — ne présente nullement une formation constante, mais ne se rencontre que plutôt assez rarement. Ce n'est, évidemment, que le résultat des conditions spéciales de morphogénèse, liées avec l'apparition d'une gouttière primitive se formant d'emblée sous l'aspect d'une dépression longitudinale simple.

* * *

¹⁾ Je l'appelle „le type *Sula*“, vu que le travail de Schauinsland est généralement connu, quoique l'observation de cet auteur n'était ni première, ni unique. Ainsi Nassonow a décrit déjà en 1894, chez les embryons de l'Autruche (55) — dans le bout postérieur de la gouttière primitive:... „le fond de la gouttière (Entodermpropf des auteurs) passant vers l'avant dans l'endoderme gastral, et des côtés dans la plaque entéro-fibrillaire du mésoderme“ (page 36). Sur les dessins de Nassonow (Pl. III, fig. 22 et 23) le fond de la gouttière primitive fait une saillie assez considérable vers le haut, même en atteignant le niveau des lèvres latérales de cette gouttière: il a donc ici le caractère bien prononcé du „bouchon“ de Reptiles, et même rappelle exactement le „champ médian“ („Mittelfeld“) de Will. L'examen détaillé des figures de Nassonow, exécutées avec une précision minutieuse, nous prouve la nature au moins mésodermique de ce fond de la gouttière au développement bien spécial.

L'origine ectodermique du filament épaxial et du bouchon métastomal était déjà tant de fois soulignée au cours de ce travail qu'il est bien inutile d'y revenir. Je dois toutefois rendre ici compte de mes opinions dans tout ce problème, lié si intimement avec la question de la gastrulation chez les Vertébrés supérieurs et celle de leurs feuillets germinatifs.

Je viens de publier récemment mes vues sur les formations dites „gastruléennes“ chez les Amniotes dans ma „Théorie du mésostoma“ (43). En me bornant strictement au terrain de faits accessibles à l'analyse immédiate — j'ai exprimé mon opinion, trop radicale peut-être, que la „gastrulation“ proprement dite n'existe point chez les Amniotes, et que les formations prétendues gastruléennes n'y jouent qu'un rôle exclusivement chordo- et mésodermogène, en se concentrant seulement dans un foyer de caractère ectodermique. Dans un travail récent et très intéressant de C. Rabl (56) nous trouvons le passage suivant: „Das Urmundgebiet oder die Primitivplatte ist also keineswegs als Ektoderm aufzufassen, und es ist daher durchaus verfehlt, zu sagen, die Chorda, das embryonale Entoderm oder das Entoderm des Urdarmsäckchens und das Mesoderm seien ektodermale Bildungen. Das wäre gerade so verfehlt, wie wenn man das ganze Blastoderm eines Amphioxus oder einer Cynthia als Ektoderm bezeichnete“ (page 339). Or, à mon avis, nous ne devons pas oublier la présence dans les embryons d'Amniotes — de l'endoderme vitellin, ou „paraderme“, qui se trouve déjà définitivement différencié vers les stades où commencent à se produire les processus morphogéniques dans le „Urmundgebiet“ de Rabl. La présence de cette couche endodermique fait jusqu'à tel point changer l'ensemble évolutif, qu'il ne saura plus être ici question d'une comparaison quelconque de la blâstula d'Amniotes avec celle de *Cynthia* ou d'*Amphioxus*. Rappelons-nous également du rôle formatif si important de cet endoderme „vitellin“, que nous avons bien le droit de considérer comme un homologue

parfait de l'endoderme d'invagination chez les Anamniotes! D'autre part je ne considère nullement l'ectoderme „primitif“ comme une source exclusive de mésoderme, vu que les éléments au caractère mésodermique peuvent se détacher également — quoique en une quantité assez restreinte — et du parablaste, aussi bien que de l'endoderme de la région de la „plaque complémentaire“ („Ergänzungsplatte“) de Bonnet¹⁾. A part cela, nous avons le droit, et même nous sommes forcés par l'observation impartiale des faits accessibles dans ce domaine — à considérer l'ectoderme de l'écusson embryonnaire comme un foyer exclusif des processus embryogènes qui se déroulent au cours de la formation du prostoma, de la gouttière primitive, de la corde dorsale, et du mésoderme axial. Les formations au caractère du „filament épiaxial“ et du „bouchon métastomal“, malgré toutes les considérations en vogue sur „les deux phases de gastrulation“ — doivent aussi leur origine à cet ectoderme de l'écusson, par des voies que nous avons décrites. C'est bien en vain qu'on tâchera d'introduire, à l'exemple de Heider — la différence entre „randständige“ et „flächenständige“ *discogastrula*: cela ne saura sauver la conception surannée de la gastrula appliquée à l'embryogénie des Vertébrés supérieurs. Même si nous acceptions le terme de l'„*épigastrula*“, proposé autrefois par Rabl (57) pour désigner la gastrula discoïdale des Amniotes — nous devrons néanmoins réduire à l'ectoderme seul tous les processus „gastruléens“, tant que nous voudrons nous libérer une fois pour toutes de l'influence de la théorie de Will sur la plaque primitive, et nous avons déjà vu combien cette théorie a causé de malentendus dans les conceptions fondamentales d'embryogénie. Rabl (56, page 330) admet l'homologie, proposée par Will — de la partie postérieure de la plaque primitive avec le „bouchon vitellin“ d'Amphibiens. Il ajoute toutefois que: „Unrichtig ist aber meines Erachtens die Auffassung des sog. Dot-

¹⁾ J'ai en vue de consacrer bientôt une étude spéciale à cette question de la „plaque complémentaire“ de Bonnet.

terpfropfes der Reptilien als Entodermpfropfes“.... Il soutient aussi „dass der sog. Dotterpfropf der Amnioten unmöglich Entoderm sein kann, sondern Mesoderm ist“. (ibidem). En fin de compte — en posant ainsi la question on aboutit forcément à renverser tout l'échafaudage de conceptions de Will, car notons bien que ce serait une discussion toute formelle — de nous arrêter sur la question, si la région invaginée de matériel ectodermique, ev. la partie située entre les deux branches de la gouttière métastomale — va perdre ainsi son caractère primitivement ectodermique et devient *ipso facto* une partie de la couche mésodermique...
com

La masse de l'ectoderme, en prolifération abondante vers le bas — au sein du foyer métastomatal, acquiert, en effet, le caractère de *l'ecto-mésoderme* (ou plutôt — de l'ecto-mésenchyme) et je la désigne comme telle, aussi bien dans ce travail que dans mes publications précédentes. Mais c'est surtout dans les limites du bouchon métastomatal de Reptiles et dans les stades précoce de son développement que le caractère exclusivement ectodermique, au moins des couches supérieures du bouchon — ne laisse aucun doute. On pourrait ici paraphraser les mots de Wenckebach, cités par Rabl (56), page 328): „Es ist.... nicht der Raum, sondern die Wand, die eine Höhle charakterisiert“. L'emplacement dans la région téloblastique de l'embryon, et la configuration même du bouchon métastomatal de Reptiles, ressemblant à celle du bouchon de Russconi des Amphibiens — ne prouvent aucunement sa homologie avec ce bouchon „vitellin“, car là son matériel est exclusivement endodermique, tandis que le bouchon métastomatal n'est formé que par l'ectoderme seul.
com

Est-ce qu'on pourrait mettre en doute la nature ectodermique de la région dorsale du bouchon — sur des tableaux tels que p. ex. nos microphotographies 37, 49 ou 50? Et si même un aspect plus „mésodermique“ (comme Rabl l'aurait dit) est

Prace Wydz. III. № 25. „Nič osiowa i czop metastomalny“.

revêtu par la même formation dans les cas représentés sur les microphotogr. 41, 59, ou enfin 71 — cela s'explique par le fait que nous n'avons ici plus à faire avec le bouchon dans ses phases évolutives les plus jeunes et les plus typiques, mais plutôt avec les bourrelets métastomaux, déjà fortement modifiés. Dans ces derniers la structure primitive du bouchon subit déjà de graves changements secondaires. Ces modifications aboutissent à ce que les éléments du bouchon perdent — dans sa couche dorsale — la disposition des cellules en palissade, typique pour l'épithélium de la surface de l'écusson embryonnaire, les axes de ces cellules prennent les orientations variées et le contour de sa surface externe devient de plus en plus irrégulier.... A mon avis — la cause d'une telle métamorphose secondaire des éléments du bouchon devrait être attribuée soit aux déplacements de nature mécanique causés par l'action d'étirement vers les côtés (mais nullement de „compression“ — *vide infra*) exercée par les lèvres du métastoma, soit à la dégénérescence simultanée des composants du bouchon, comme d'une masse morphogéniquement indifférente.

Je me suis permis de m'arrêter sur cette question, quoique les préparations sur lesquelles je m'appuie parlent d'elles-mêmes, mais vu l'échafaudage si imposant de malentendus qu'on constate dans la littérature — je ne croirais d'être inutile une révision des vues sur la vraie nature du „bouchon vitellin“ des Amniotes. Cette révision doit aboutir, à mon avis, — à la négation de homologie de cette formation chez tous les Vertébrés. En attendant, nombre d'embryogénistes, même actuellement, en suivant l'influence de la théorie de gastrulation chez les Amniotes, comprise dans le sens de la théorie de Will sur la „plaque primitive“ ou des théories analogues, continuent à regarder comme les formations au caractère endodermique — même le bourrelet du fond de la gouttière primitive (comme chez *Sula*), même le „filament épiaxial“ de Dursy — car ces formations doivent leur origine à la plaque primitive!... Or, je dois ici souligner encore

une fois que ces trois catégories de variations du „bouchon métastomatal“ chez les Sauropsidés que j'ai décrites — n'ont rien de commun avec le „bouchon de Rusconi d'Amphibiens, sauf une certaine analogie de position par rapport au foyer chordogène. En évaluant la signification de ces formations—oubliions une fois pour toutes sa ressemblance toute externe avec le „bouchon“ d'Amphibiens, oubliions le dessin devenu célèbre et reproduit (p. ex. 42, page 203, fig. 168) dans tous les manuels — celui d'O. Hertwig, représentant la coupe transversale d'un embryon de Triton, avec un „bouchon“ endodermique faisant saillie vers le haut, dans la direction des lèvres du blastopore.... Car nous n'avons là qu'un phénomène d'une ressemblance purement convergente avec le bouchon métastomatal d'Amniotes, qui se forme aux dépens d'un matériel tout différent et par la voie des processus morphogéniques d'un tout autre ordre!

* * *

La valeur „phylogénique“ du bouchon métastomatal. Les considérations sur le caractère phylogénique des formations embryonnaires commencent actuellement à paraître de plus en plus rarement dans la littérature embryologique. Nous avons vu sous ce rapport trop d'efforts stériles, pour continuer, à l'exemple des quelques décennies passées, d'envisager dans les moindres détails embryogéniques—des influences de phylogénèse. Mais quand il s'agit du „bouchon vitellin“ — les considérations de cet ordre s'imposent, grâce à la littérature si abondante, traitant la question de l'unité du schéma gastruléen chez tous les Vertébrés, et au rapport immédiat qui existe entre le „bouchon“ et le processus de „gastrulation“ chez les Amniotes. Car d'une part c'est une formation très caractéristique pour les embryons de la plupart des Anamniotes — et d'autre part son apparition sous l'aspect analogue (à mon avis) chez les Am-

niores — nous force directement (sous l'influence des recherches poussées pendant si longtemps dans cette direction) d'essayer de construire les schémas qui auraient illustré les transitions graduuelles entre le „bouchon de Rusconi“ et le „bouchon métastomal“, correspondant aux... changements successifs de type même et du mécanisme de gastrulation. Ces considérations m'ont aussi, entre autres, conduit à étudier toute cette question.

La nature endodermique du „bouchon de Rusconi“ chez les *Anamnia* d'une part, et celle exclusivement ectodermique (ce qu'il me semble être bien prouvé dans ce travail) du „bouchon métastomal“ des *Amniota* de l'autre — pourraient être jusqu'à un certain point interprétées dans l'ordre d'idées „phylogénique“ — par la curieuse théorie de Schimkewitsch (58, 59), qu'il a désignée par le nom de la „théorie de méthorisis“. Elle consiste en ce que lorsqu'un organe quelconque se forme aux dépens de deux ébauches voisines mais de provenance différente — alors la limite qui sépare ces ébauches peut subir un tel déplacement qu'enfin une de ces ébauches sera chargée seule de la formation de l'organe en question. Or, si nous tiendrons à déduire la gastrula des Vertébrés supérieurs de telles formes de la gastrulation des *Anamnia* où apparaît le „bouchon vitellin“ de l'origine indubitablement endodermique — alors, vue la „perte de vitellus“ dans les couches supérieures de la „discogastrula“ — on pourrait expliquer par la „méthorisis“ la translation graduelle du substratum formatif du bouchon — de l'endoderme à l'ectoderme, jusqu'à ce que ce dernier se chargerait exclusivement de la production de cette formation embryonnaire provisoire....

Il me semble toutefois qu'une telle direction d'idées ne saura point contribuer à élucider cette question, tout en nous entraînant à échafauder des théories et hypothèses secondaires. Ni la „méthorisis“ de Schimkewitsch ni la „substitution“ de Kleinenberg — ne sauront nous expliquer la conservation si constante — malgré le „cours de phylogénèse“ si compliqué et

varié — d'une formation de valeur morphogénique si passagère. A mon avis nous n'avons qu'à souligner le caractère de convergence dans la ressemblance entre le »bouchon vitellin« et le „bouchon métastomal“, tout en laissant de côté les liens hypothétiques de phylogénèse qui pourraient exister entre ces deux formations. Car l'ensemble de faits que nous avons rassemblés quant à l'origine et la structure du bouchon du métastoma — semble nous prouver que c'est une formation tout à fait *sui generis*, non seulement sans homologie avec le bouchon de Rusconi des Vertébrés inférieurs, mais apparaissant chez les Amniotes comme une ébauche nouvelle, présentant le résultat des processus morphogéniques spéciaux, qui se déroulent ici dans le foyer mésodermogène....

Le mécanisme de la formation du bouchon métastomal. Dans la première partie de ce travail nous avons déjà étudié d'une façon détaillée le „filament épiaxial“ d'Oiseaux et les modifications de cette formation qui prennent l'aspect de „boutons“ ectodermiques, croissant parfois même jusqu'aux amas géants de l'ectoderme. Le mécanisme de la formation „du „filament“ est, comme nous l'avons indiqué, tout à fait comparable à celui que nous avons précédemment décrit dans les plaques nerveuses anormales des monstres platiyneuriques en voie de régulation secondaire. Ici nous allons nous occuper du mécanisme de développement du bouchon métastomal du type reptilien. En principe cette formation doit être considérée comme homologue du filament épiaxial, bien qu'elle se développe par une voie toute différente qu'on pourrait plutôt comparer à celle du second type du filament épiaxial — du type *Sula*. Le vrai bouchon se forme comme le résultat du développement de la gouttière métastomale, c. à d. de la gouttière dessinée d'abord par deux bords éloignés assez sensiblement.

ment l'un de l'autre et dont chacun apparaît comme une dépression plus ou moins indépendante, ou plutôt comme une moitié de la gouttière primitive du type *Aves-Mammalia*. Les rapports entre la gouttière métastomale et l'invagination primitive, transversale, du prostoma — peuvent être assez variés, comme nous l'avons vu dans la seconde partie de ce travail. Le type essentiel des relations entre le prostoma et le métastoma est sans aucun doute celui de la transformation immédiate du prostoma qui a été décrit par Mitsukuri chez la Tortue, quoique, comme nous le témoignent nos observations sur les variations individuelles spéciales chez les embryons de *Lacerta ocellata* (à comparer les pages 277—292) — il est bien possible et un autre type de ces relations, qui consiste en ce que la gouttière métastomale prend la naissance comme une formation autonome, tout à fait indépendante des bords externes, primitifs, de l'invagination du prostoma. Dans les cas typiques le processus de la formation du métastoma et de son bouillon s'accomplit de la façon représentée sur nos microphotographies 36, 38 et 40 de la Pl. IV: les bords de la fente prostomale s'infléchissent vers l'arrière et puis se rapprochent graduellement l'un de l'autre et vers la ligne médiane du germe — en formant la gouttière métastomale de plus en plus étroite. Le matériel blastodermique contenu entre les deux moitiés symétriques de cette gouttière se transforme peu à peu en un „bouillon“, et ensuite en un bourrelet métastomal. Le mécanisme de la formation de chacune de ces moitiés symétriques de la gouttière métastomale consiste en ce qu'en commençant par chaque bord externe de l'invagination du prostoma — il s'accomplit un plissement unilatéral du matériel ecto-mésodermique: ce procès a pour son point de départ et son substrat fondamental — l'ectoderme. Du côté ventral de ce matériel ectodermique se détachent en même temps en abondance vers la périphérie du germe — les éléments mésodermiques. Le plissement, c. à d. la formation d'une dépression dans la surface jusqu'ici plane du

blastoderme, ainsi que la prolifération incessante de masses mésodermiques — s'accomplissent exclusivement dans la direction centrifuge, c. à d. se dirigent vers la périphérie de l'écusson embryonnaire: ainsi la moitié droite de la gouttière métastomale s'infléchit vers le bas et à droite, et la moitié gauche — vers le bas et à gauche. Chacun de ces plissements actifs est asymétrique par rapport aux éléments contenus entre les deux branches de la gouttière métastomale, c. à d. aux éléments qui vont constituer ensuite le „bouchon“ du métastoma proprement dit. Ces éléments jouent un rôle passif vis à vis des plissements qui entraînent le tissu blastodermique de haut et de plus en plus intensivement — et au fur et à mesure que le processus bilatéral de la formation de la gouttière se propage d'avant à l'arrière — ils sont graduellement incorporés, des deux côtés, dans le matériel qui constitue les deux bords de la gouttière du métastoma. C'est ainsi seulement qu'on peut expliquer le phénomène du rapprochement progressif des deux moitiés de cette gouttière vers la ligne médiane, ce qui est accompagné, évidemment, par le rétrécissement correspondant du bouchon métastomal même. Le rétrécissement de ce dernier aboutit finalement à la formation d'un „bourrelet“ du métastoma, très étroit — en comparaison avec la largeur primitive du „bouchon“ dans les stades initiales de son développement.

Quand le matériel du „bouchon“ est assez abondant dès son origine — alors, malgré sa réduction importante au cours du rapprochement centripète des bords internes du métastoma — le „bourrelet“ métastomal reste pendant assez longtemps, et subit ensuite la désintégration *in situ*, ce qui paraît se produire quand les processus de formation de la gouttière et du mésoderme ont atteint leur maximum et sont devenus stationnaires. Mais quand la gouttière métastomale commence à prendre dès les premiers moments de sa formation — une forme trop rétrécie, alors presque tout le matériel ecto-mésodermique médian se

distribue entre les parois internes des plissements du métastoma, et ainsi les éléments du bouchon ne sont représentés que très faiblement, ou même font totalement défaut. Un de ces cas a justement lieu dans l'embryon de *Lacerta ocellata* de notre microphotographie 42, Pl. V. Nous n'avons alors, au surplus, qu'un bouchon très aminci, ressemblant au „filament“ des embryons d'Oiseaux du „type *Sula*“ (à comparer la microphot. 44, Pl. V). D'ailleurs, vues les variations individuelles assez larges en ce qui concerne la profondeur de la gouttière métastomale chez les Reptiles — il peut arriver qu'un pareil „engloutissement du bouchon par la gouttière“ se prononcerait même dans des cas où celui-ci possédait dans ses stades jeunes des dimensions assez considérables, car il peut ensuite être entraîné presque totalement par les bords latéraux trop forts de la gouttière...
asol en tianos ins leis in uol ans baejoo xhab

Mais le processus inverse est aussi bien possible: le développement très faible d'éléments du bouchon même, prononcé dès son origine soit dans la région antérieure, soit dans la postérieure de la gouttière métastomale en formation — peut causer une absence partielle de bouchon, qui peut ainsi ne pas être représenté que seulement vers l'avant ou vers l'arrière de cette gouttière. Sur notre microphotographie 45 (Pl. V) nous voyons chez un embryon de *Lacerta ocellata* — l'absence totale de bouchon dans la moitié antérieure de la gouttière, tandis que vers la partie caudale de celle-ci il est prononcé assez nettement. Soulignons que pour *L. ocellata* c'est bien une exception, une forme spéciale de variation individuelle. Ainsi il m'est difficile de m'accorder avec l'opinion d'O. Hertwig qui croit que „In ihrem vordersten Teil enthält die Rinne bei der Eidechse keinen Dotterpfropf“ (13, page 845). D'autre part nous voyons chez Ballowitz (40) que dans les embryons de *Pelias berus* le bouchon est généralement plus prononcé dans sa partie antérieure que dans celle d'arrière.
asol en tianos ins leis in uol ans baejoo xhab

Là où la gouttière métastomale est en principe très raccourcie (p. ex. chez *Lacerta muralis*) — le bouchon, lui aussi, a la longueur très réduite et prend l'aspect d'une formation „en bouton“. Toutefois le mécanisme de son développement y est le même que chez les Chéloniens, chez *L. ocellata* (dans les cas typiques) et chez les Ophidiens. Même le bouchon de dimensions assez importantes peut se former chez les espèces qui ne possèdent la lèvre postérieure du prostoma que très faiblement développée — p. ex. chez *Chalcides lineatus*. Cela doit être attribué, paraît-il, à une certaine „mobilisation prolifératrice“ secondaire, survenant dans la région située en arrière du prostoma, immédiatement avant l'apparition de la gouttière métastomale.

Comme nous l'avons vu — le métastoma peut aussi se former (au moins chez *Lacerta ocellata*) et d'une façon tout à fait indépendante des bords latéraux de l'invagination du prostoma — par la voie du développement d'une gouttière métastomale autonome (cf. les microphotogr. 48, Pl. V et 51, Pl. VI). Néanmoins le type essentiel d'une telle gouttière reste le même, c. à d. elle se compose de deux moitiés symétriques séparées par la masse indifférente du „bouchon“. Pour la plupart — dans de tels cas la dépression de la gouttière n'est pas trop profonde, mais le bouchon même acquiert ici les dimensions assez grandes. En plus — un tel bouchon apparaît le plus souvent déjà dans les stades où normalement il ne devait pas encore être prononcé du tout, à savoir dans ceux qui précèdent la perforation du *cannalis rectus*...

L'embryon de *Lacerta ocellata* représenté *in toto* sur notre microphotogr. 52, et dont on voit les coupes sur les microphot. 53—56 (Pl. VI) — peut servir d'exemple d'une forme extrême de telles variations individuelles, où nous avons à faire même avec un mécanisme fondamental différent de celui de la formation du bouchon et de la gouttière métastomale. Car, même laissant de côté le fait du développement de la gouttière indépendamment des bords latéraux

du prostoma — nous devons ici porter notre attention sur la croissance exagérée de la masse du bouchon, accompagnée d'un contour très aplati des bords de la dépression en gouttière à peine accentuée. En rapprochant se fait avec le stade généralement assez précoce de tout cet embryon (à part de la formation du *canalis rectus*) et en comparant les tableaux qu'on voit ici avec les relations à établir dans l'embryon de la microphot. 48 (Pl. V) — aussi bien *in toto* que sur les coupes (microphot. 49 et 50) — nous aboutirons à des conclusions assez curieuses, concernant la génèse de tels „bouchons“ de dimensions anomalies, apparaissant sur le fond (ou plutôt sur la surface faiblement enfoncée) des gouttières métastomales aplatis.

Le bouchon métastomal de pareilles dimensions géantes ne saura point être le résultat du mécanisme que nous venons de décrire — des plissement profonds des branches latérales de la gouttière métastomale, car ces plissements ne sont ici encore que bien faibles, et leurs dépressions dans la surface du blastoderme ne pourraient pas éliminer dans la région médiane — une telle quantité de matériel indifférent, situé suivant une région-limite entre les deux lèvres du métastoma. D'autre part, même la quantité très restreinte de mésoderme proliféré ici du côté ventral de la gouttière — témoigne aussi de la faible intensité du processus mésostomal à peine ébauché... Il ne nous reste ainsi qu'une seule conclusion: que dans des cas semblables le „bouchon du métastoma“ se forme par la voie d'un processus tout à fait spécial, non homologue avec le processus ordinaire, bien qu'équivalant avec celui-ci. Ce procédé spécial, semblable à celui de la formation du „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux, doit consister en une élimination suivant la ligne médiane de la région située en arrière du prostoma — d'une masse de matériel ectodermique, accumulé dans cet endroit d'une façon trop précoce et dans une quantité exagérée. Une telle élimination nous rappelle, évidemment, le processus analogue dans la plaque

nerveuse des monstres platyneuriques, dans le „filament épiaxial“ d’Oiseaux, et aussi l’élimination que nous avons décrite (page 310) — d’éléments du bouchon métastomal secondaire chez *Platydactylus mauritanicus*...

Il est assez facile de comprendre que le processus de ce genre n’était jusqu’ici constaté que chez la seule *Lacerta ocellata*, car c’est justement chez ce Lézard qu’on a trouvé une ligne primitive allongée du type des embryons d’Oiseaux. Dans la grande majorité des cas cette ligne primitive disparaît bien-tôt après la formation définitive de l’invagination du prostoma, mais il est bien possible qu’elle persiste parfois pendant plus longtemps, même en devenant le siège d’une prolifération intense de ses éléments, dont les vestiges nous montre sans aucun doute l’embryon de la microphotogr. 52. Nous aurions ainsi dans ce cas à faire avec une hétérochronie évolutive bien curieuse qui consiste en un développement exagéré des éléments du bouchon métastomal — devançant la formation de la gouttière même du métastoma. Cette dernière ne pourra ici se former qu’après s’être débarrassée — à l’aide d’une élimination spéciale — du surplus de matériel lequel dans le cours normal du développement serait — partiellement, au moins, — entraîné à constituer ses parois internes... Il est aussi bien curieux qu’un tel bouchon précoce, hétérochronique — apparaît sous l’aspect bien typique pour la même formation, laquelle ordinairement n’est engendrée que par un procédé tout à fait différent.

Je serais porté à considérer comme un des résultats de la formation hétérochronique du bouchon métastomal de l’embryon de la microphotogr. 52 — la pénétration (ou plutôt — la persistance) de ses éléments si profondément dans l’intérieur du *canalis rectus*, comme nous le montrent nos microphotogr. 53 et 54. C’est bien un tableau normal et typique pour les embryons du *Sphenodon* (Schauinsland, 18), mais pas pour tous les autres Reptiles. Ainsi Ballowitz (40, page 129) a constaté chez la Vipère — au fond du *canalis rectus* — „eine deutliche, mediane Ein-

kerbung“... Or, cette présence des éléments du „bouchon“ dans le fond de l'invagination du prostoma — je l'expliquerai de telle sorte que dans notre embryon de *Lacerta ocellata* la différenciation de la masse du bouchon (formé précocement, grâce à l'épaisseur exagérée du matériel de la ligne primitive)—devait s'accomplir dans les phases très jeunes, probablement aussitôt après la formation des premières traces de l'invagination du prostoma, et alors dans un stade rapproché à celui de l'embryon de la microphot. 35 (Pl. IV). Vu qu'un tel bouchon anormal devait se prolonger vers l'avant jusqu'au bord postérieur du prostoma, alors pendant que celui-ci s'enfonçait obliquement vers l'avant — il s'est trouvé entraîné dans le creux de l'invagination...

J'ai déjà mentionné les formations de cette catégorie (cf. pages 230 — 232, et 290 — 291) mais pénétrant encore plus vers l'avant, et qui ont été décrites par Schauinsland chez *Sphenodon*. C. Rabl décrit récemment (56, pages 344—346, fig. 10) dans les embryons du même Reptile — un „Knopf“ géant situé vers le bout céphalique de la lèvre postérieure du prostoma et vers l'orifice antérieur du *canalis rectus* — dans les termes suivants: „Schauinsland bezeichnet diesen Knopf als „Entodermknopf“ und vergleicht ihn, wie schon erwähnt, mit einer ganz ähnlicher, von Mitsukuri und Ishikawa bei *Trionyx japonicus* beschriebenen Bildung. Ich bemerke dazu, dass ich an meinen Serien von Emyskeimscheiben keinen derartigen Knopf sehen kann; auch Mehnert und Will haben hier keinen gesehen. Meine Hatteriapräparate lassen nun aber kaum einen Zweifel darüber zu, dass nicht bloss der äussere Überzug des Knopfes, sondern der ganze Knopf *ektodermaler Natur ist*¹⁾, und das gleiche scheint merkwürdigerweise auch vom „Dotterpfropf“ späterer Stadien zu gelten. Die zentralen Zellen des Knopfes zeigen ebenso wie später die des Ppropfes ein sehr eigenständliches Aus-

¹⁾ Non souligné dans l'original.

sehen. Sie enthalten sehr intensiv sich färbende chromatische Körner, Krümel und Schollen, die vielleicht auf eine Karyolyse zu beziehen sind. Mit Dotterkörnern haben diese Gebilde nicht zu tun“ (loc. cit., page 345).

On voit donc que Rabl arrive aux mêmes conclusions que celles que j'ai énoncées dans ce travail — en me basant sur le matériel se rapportant aux autres espèces de Reptiles. Je ferais ici remarquer que les paroles de cet auteur, citées dernièrement, paraissent être en une certaine contradiction avec son affirmation sur le caractère exclusivement mésodermique du bouchon (cf. pag. 337).

En revenant à la question du mécanisme de la formation du bouchon métastomal — je me permets de m'arrêter encore sur le problème de la soi-disant „pression mécanique“, laquelle, au dire de quelques auteurs, aurait dû être exercée par les bords latéraux de la gouttière du métastoma sur la masse du bouchon enfermée entre ceux-ci. Ballowitz affirme „dass das Vorwachsen der Seitenlippen bei Ausbildung der Metastomrinne so energisch erfolgt, dass an dem dazwischen gelegenen Gewebe auffällige Kompressionserscheinungen entstehen“ (40, page 134). Cette compression aurait dû ensuite devenir la cause de la désintégration des éléments du bouchon... O. Hertwig admet également (13, page 844) la pression latérale sur le „Dotterpropf“ lequel „wird... seitlich zusammengepresst und in die Höhe gehoben“.....

Or, l'ensemble de mes propres observations à cet égard me conduit aux conclusions tout à fait contraires. J'ai déjà mentionné quelquefois dans la seconde partie de ce travail (pages : 244 — 245, 248, 254, 258, 263) que la configuration du fond de la gouttière métastomale, c. à d. des deux sillons symétriques qui longent des deux côtés la base du „bouchon“ — démontre explicitement, elle-même, qu'une pareille compression mécanique est ici tout à fait impossible. En effet, non seulement dans les stades précoce de la formation du bouchon mé-

tastomal, quand les deux moitiés de la gouttière sont encore très éloignées l'une de l'autre, et les dépressions des sillons latéraux ne sont qu'à peine ébauchées (à comparer les microphotographie 36 et 37, Pl. IV), et quand alors il n'existe la moindre probabilité d'une pareille „pression latérale“, — mais même dans les stades où apparaît le „bourrelet“ métastomal fortement rétréci—aucun des tableaux que nous avons étudiés et figurés ne peut pas témoigner de l'existence d'une telle compression mécanique. Sur notre microphotographie 41 (Pl. V), très instructive à cet égard, où nous voyons un bourrelet métastomal typique, déjà fort étroit,—des deux côtés de celui-ci le fond de la gouttière se dessine aux contours doucement arrondis, dont l'aspect témoigne bien de l'impossibilité d'une pression quelconque qui aurait été exercée par les bords internes du métastoma sur le tissu du bourrelet situé entre ceux-ci. Même dans les stades encore plus avancés, quand ce bourrelet s'engage dans la voie de désintégration définitive et de désagrégation (à comparer les microphotogr. 58 et 59, Pl. VI)—le fond de la gouttière métastomale conserve toujours le même intervalle arrondi vers le bas—entre la masse du bourrelet et les lèvres de la gouttière. Et même plus, cette gouttière déjà dans le stade d'une disparition complète du bouchon et du bourrelet—conserve les mêmes contours (microphotogr. 62, Pl. VII et 72, Pl. VIII), ce qui nous prouve bien qu'en général, même en absence des formations médianes — les bords internes de la gouttière du métastoma ne révèlent aucune tendance à se toucher immédiatement.

En laissant de côté le fait que la configuration du bouchon et ses rapports avec les bords de la gouttière dans les cas de l'apparition précoce, hétérochronique, du bouchon, comme nous les voyons p. ex. sur les microphotographies: 49, Pl. V et 55 — 56, Pl. VI—excluent également toute l'idée sur la „pression“ de la part des lèvres latérales de la gouttière,—même dans la formation du bouchon chez *Chalcides lineatus* une telle pression nous paraît être aussi bien improbable. En apparence il semblerait

que le contour en forme de massue que nous voyons sur les microphotogr. 32 et 33 (Pl. IV) — des coupes transversales du bouchon de ce Lézard, comparé avec la dépression très étroite de la gouttière métastomale même — pourrait témoigner de l'action comprimante des bords latéraux, très hauts, de cette gouttière. Mais ici même nous n'avons aucun fondement pour admettre que les fentes qui séparent des deux côtés le tissu du bouchon des bords de la gouttière, fentes bien étroites mais nettement dessinées — seraient des *artefacta* quelconques, des résultats d'un retrécissement artificiel du bouchon, ou d'un éloignement secondaire des lèvres du métastoma, dû à l'influence du liquide fixateur. Quant à l'épaississement du bouchon vers sa région supérieure, qui atteint le niveau des lèvres et même le dépasse — ce n'est, comme je l'ai fait remarquer plus haut (page 254), que le résultat secondaire d'un enfllement bien caractéristique des éléments du bouchon qui se préparent à la dégénérescence et à la décomposition: cela ne saurait nullement être attribué à une action mécanique quelconque.

Tous ces faits nous autorisent ainsi à conclure qu'au cours de la formation du bouchon métastomal et de sa transformation en „bourrelet“ — il s'accomplit l'incorporation graduelle du matériel contenu dans la lèvre postérieure du prostoma — dans les masses latérales de la double gouttière du métastoma, qui se plissent symétriquement vers le bas et à l'extérieur. Le reste de ce matériel, non utilisé dans ce processus, persiste dans la région médiane entre les deux lèvres latérales de la gouttière. Ce matériel restant ne subit aucune pression mécanique de la part de ces lèvres, et la dégénérescence ultérieure du tissu de ce bouchon n'est que le résultat de la position spéciale de cette formation.

En une relation étroite avec le problème des rapports mécaniques qui existent dans les bords de la gouttière métastomale en voie de formation, et du bouchon qui naît grâce à l'accroissement de ces bords vers l'arrière — se trouve aussi le phéno-

mène bien curieux du dédoublement du bouchon métastomal dont il était question dans la seconde partie de ce travail (pages: 225, 263, 284—286, 312—315). Il paraît que ce phénomène n'est point trop rare, car il était déjà mentionné par v. Kupffer, K. Peter, et par Mitsukuri et Ishikawa (29, page 29 — 30). Dans mon matériel je le rencontrais surtout chez *Lacerta ocellata*; parfois même, comme nous l'avons constaté chez l'embryon des microphotographies 36—37 (Pl. IV) — un tel dédoublement, quoique assez faiblement prononcé, peut exister lorsqu'il ne laisse aucunes traces sur le tableau *in toto*. Le cas le plus typique de cette anomalie nous est fourni par l'embryon du même Lézard représenté sur nos microphotographies 73 et 74 de la Pl. VIII. Chez un autre embryon (microphotographie 51, Pl. VI) nous avons une gouttière médiane, très fortement dessinée, qui sépare les deux moitiés du bouchon dédoublé (à comp. pages 284 — 286). Or, cette gouttière médiane, qui accentue le dédoublement survenu au sein de la masse indifférente située entre les deux sillons latéraux du métastoma,—présente l'expression d'une „schistopoïèse“ spécifique (Ét. Rabaud). Comme je l'ai déjà remarqué — un pareil dédoublement arrive dans des cas où la masse du bouchon s'accroît démesurément en largeur, ou plutôt — quand les branches latérales de la gouttière métastomale s'écartent trop vers les côtés. J'expliquerais le mécanisme d'une telle schistopoïèse du bouchon trop élargi — de la façon suivante:

Dans les conditions normales, quand la région qui engendre le bouchon du métastoma a la largeur ordinaire — entre les deux branches latérales de la gouttière métastomale se trouve une telle quantité de matériel ecto-mésodermique laquelle suffit pour former un bouchon simple, ou plutôt laquelle peut conserver son intégrité au cours du processus des plissements qui s'effectue des deux côtés de ce matériel. Mais quand les deux moitiés de la gouttière en voie de formation s'éloignent trop sensiblement l'une de l'autre — alors au sein de la masse

médiane surgit un troisième sillon comme l'expression d'un certain effort régulateur par rapport à chacun des sillons latéraux: le but de cet effort serait de ramener les dimensions de la gouttière et du bouchon—aux normales. Ce sillon médian tient l'équilibre à chacune des deux gouttières latérales simultanément, et c'est à cause de cela qu'au sein de ce sillon intermédiaire il ne peut pas se produire des plissements du matériel mésodermique vers les côtés, si caractéristiques pour la vraie gouttière du métastoma. C'est grâce à cette action double des deux gouttières latérales sur celle du milieu—que celle-ci se réduit à une simple dépression dans la surface du blastoderme, sans la prolifération mésodermique orientée dans une direction déterminée quelconque.

* * *

Dégénérescence et désagrégation du filament épiaxial et du bouchon métastomal. Nous avons vu au cours de ce travail que le „filament épiaxial“ d'Oiseaux, aussi bien que le „bouchon métastomal“ de Reptiles, malgré la différence des procédés qui leurs donnent naissance dans la surface du blastoderme,— sont des formations vouées à la disparition inéluctable vers la phase finale de leur développement. Nous avons mentionné également que les tableaux qui accompagnent cette dégénérescence, c. à d. les amas de granulations, les restes spécifiquement colorés des noyaux en nécrose caryorétiqute et du cytoplasma désagrégé — peuvent rappeler à s'y méprendre les granulations de vitellus (à comparer p. ex. la microphotographie 12, Pl. II), ce qui est devenu la cause d'un malentendu fondamental dans tout ce problème— c. à d. de ce qu'on a attribué aux éléments du „filament“ et du „bouchon“ l'origine endodermique, voire même vitelline... Ce malentendu a trouvé son expression directe dans les travaux de Gasser (10), de Duval (11, 12), de Mitsukuri (35), et d'une façon plus ou

moins indirecte s'est répercuté sur presque toute la littérature où on a discuté cette question. Il me semble que les faits recueillis dans le présent travail ont élucidé définitivement ce problème: les soi-disant agglomérations vitellines se sont montré être les produits de la désintégration des éléments de nature exclusivement ectodermique, qui n'ont absolument rien à voir avec les formations endodermiques ou vitellines quelconques.

Cette désagrégation du „filament“ et du „bouchon“ résulte de leur isolement morphogénique, de leur inertie évolutive. Nous ne connaissons, en général, qu'assez peu d'exemples d'une telle dégénérescence normale d'une ébauche embryonnaire. On peut citer ici les anciennes observations de v. Mihalkovics (60) et de Korányi (61) sur la dégénérescence d'une partie de matériel formatif pendant le développement de la lentille de l'œil chez les embryons des Vertébrés, et surtout des Mammifères. Dans mon matériel concernant le développement du système nerveux des monstres platyneuriques (17) j'ai recueilli toute une série d'observations sur l'élimination des portions, parfois assez considérables, du tissu superflu — laquelle aboutit à ramener une ébauche donnée aux configurations plus au moins rapprochées des normales: ce sont, sans aucun doute, les phénomènes de nature régulatrice. Le même caractère régulateur doit aussi être attribué, comme nous l'avons prouvé dans la première partie de ce travail — aux formes diverses du „filament épiaxial“ et des „boutons“ ectodermiques, qui contribuent chez les embryons d'Oiseaux à la formation, par des voies équifinales, des contours normaux de la gouttière primitive.

Chez les Reptiles cette question se présente un peu autrement. Ici le „bouchon du métastoma“ apparaît comme une formation constante, normale, accompagnant toujours le développement de la gouttière métastomale. Les variations de grandeur et de durée de cette formation, qu'on constate chez les différentes espèces de Reptiles, ou même dans les limites de chaque es-

pèce séparément, — sans excepter les cas de l'élimination du bouchon formé prématurément — ne changent en rien sa signification principale comme d'une masse indifférente au point de vue de morphogénèse, située suivant la ligne de démarcation entre les deux foyers mésodermogènes symétriques, qui dirigent leur activité prolifératrice dans les deux directions opposées. Grâce à une telle position du „bouchon“ — ses éléments se trouvent dans un état d'inertie formative, deviennent morphogénétiquement inutiles. Cette inutilité se répercute bien-tôt sur leur viabilité, dont l'ébranlement évident se prononce par leur désagrégation, lente mais inévitable, constatée dans tous les cas connus.

Les tableaux histologiques de cette désagrégation sont, comme nous l'avons vu, strictement les mêmes que ceux surveillant dans les éléments éliminés du filament épiaxial des embryons d'Oiseaux. Ici on a aussi les dispositions illusoires, rappelant en apparence les amas de granulations vitellines, avec lesquelles les formations en question n'ont toutefois rien de commun.

Conclusions:

1. Le „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux et le „bouchon métastomal“ apparaissant dans le développement de Reptiles (et de Mammifères) — présentent les formations embryonnaires provisoires, qui n'ont rien de commun avec le „bouchon de Rusconi“ ou le „bouchon vitellin“ d'Amphibiens.

2. Le terme de „bouchon vitellin“ („Dotterpfropf“, „Entodermpfropf“) doit être rayé de la terminologie appliquée à l'embryogénie des Am-

nioles et remplacé par celui de „bouchon métastomal“.

3. Le „filament“ et le „bouchon“ d'Amniotes— sont les formations qui se développent secondairement au cours des processus „gastruléens“ ou plutôt mésodermogènes. Le premier d'eux se forme par la voie de l'élimination de la surface d'une ligne primitive trop développée en épaisseur — d'un matériel présentant l'obstacle à ce que la gouttière primitive acquière sa configuration normale. Le second — par celle de la persistance entre les deux branches de la gouttière métastomale — du matériel indifférent, non utilisé pour les buts de la mésodermogénèse.

4. Le filament épiaxial, aussi bien que le bouchon métastomal, se forment aux dépens du matériel exclusivement *ectodermique* et n'ont aucunes relations avec la couche endodermique. Le terme de l'„Entodermmassiv“, appliqué à la lèvre postérieure du prostoma de Reptiles qui engendre le „bouchon“ — devrait être abandonné définitivement.

5. Entre le bouchon métastomal des *Amniota* et le bouchon de Rusconi des *Anamnia* il n'y a qu'une analogie topographique, exclusivement de convergence. Toutes les considérations d'ordre phylogénique devraient être laissées ici de côté.

6. „L'Entodermknopf“ de Schauinsland, qui apparaît vers le bout antérieur de la lèvre postérieure du prostoma, après la perforation du *canalis rectus*,— présente un caractère identique avec

celui d'un vrai bouchon métastomal, et il est d'origine purement ectodermique.

7. Le bouchon métastomal des embryons de Mammifères se forme par une voie se rapprochant du bouchon de Reptiles, plutôt que de celle du filament épiaxial, typique pour les embryons d'Oiseaux.

8. Les éléments du „filament“, comme ceux du „bouchon“ sont voués à une inertie évolutive dont il s'ensuit la dégénérescence et la désagrégation ultérieure de ces formations.

9. Les produits de cette désagrégation revêtent l'aspect d'amas granuleux, qui ressemblent en apparence aux éléments vitellins, ce qui est devenu la cause d'une interprétation erronée de la signification de ces formations, comme des dérivés de l'endoderme.

10. Dans le développement du „filament“, aussi bien que dans celui du „bouchon“, n'apparaissent aucun phénomènes de compression mécanique, laquelle se serait répercutée sur l'aspect spécifique de ces formations et sur leur dégénérescence ultérieure.

11. Les phénomènes de dédoublement du bouchon métastomal chez les Reptiles doivent être classés dans la catégorie des dédoublements schistopoïétiques. C'est un procès de nature régulatrice.

12. Dans quelques formes du développement anormal du „filament épiaxial“ et du „bouchon métastomal“ — apparaissent les phénomènes

d'ordre régulateur qui témoignent en faveur du principe morphogénique — de la constance des dimensions normales d'une ébauche embryonnaire donnée.

Laboratoire de Zoologie
de la Société des Sciences de Varsovie.

Mai 1916 — Novembre 1917.

Explication des planches de microphotographies.

Toutes les microphotographies ci-jointes ont été prises au Laboratoire de Zoologie de la Société des Sciences de Varsovie, à l'aide d'un grand appareil horizontal de Leitz, avec les systèmes suivants:

Grossissements de 18 et de 23 fois	$\frac{1}{2}$	— „microsummar“ 42 mm. de Leitz.
Grossissements de 27 fois	$\frac{1}{2}$	— objectif „a ₃ “ de Zeiss.
Grossissements de 40 et de 50 fois		— objectif „aa“ de Zeiss.
Grossissements de 80 et de 110 fois		— objectif „AA“ de Zeiss.
Grossissements de 150 fois		— objectif „B“ de Zeiss.
Grossissements de 250, de 300 et de 450 fois		— objectif „DD“ de Zeiss.

Les microphotographies prises à l'aide de „microsummar“ ont été exécutées sans l'oculaire. Dans tous les autres cas on a appliqué l'oculaire ordinaire de Huyghens (N° 2 de Zeiss). Les différents grossissements obtenus à l'aide du même objectif—dépendaient des déplacements correspondants du verre dépoli.

Planche I.

1. Embryon du Poulet, incubé pendant 36 heures environ — photographié *in toto* de la surface dorsale. Les éléments du filament épiaxial, sous l'aspect des amas granuleux, fortement colorés, — sont logés dans le creux de la gouttière primitive, et sont aussi disséminés assez abondamment le long de la gouttière nerveuse en formation. $\times 23$ fois $\frac{1}{2}$.
2. Région caudale de l'embryon de la microphotographie précédente, vue du côté ventral. On voit plus distinctement la structure granuleuse du filament épiaxial. $\times 50$.
3. Vue *in toto* (du côté dorsal) d'un embryon du Poulet incubé pendant 54 heures. Anomalies diverses. Vers la région droite de *l'area vasculo-*

sa — le trou de la dégénérescence „zonale“ localisée. Les régions: médianes et postérieure de la moelle montrent l'accroissement de caractère platyneurique. Un amas géant de matériel cellulaire dans les limites du noeud de Hensen. Gouttière primitive très profonde, avec des agglomérations anomalies suivant son parcours. $\times 23\frac{1}{2}$.

4. Le bout caudal de l'embryon de la microphotographie précédente. Les détails des anomalies du noeud de Hensen et des amas ecto-mésodermiques disposés le long de la gouttière primitive. $\times 50$.

5. Coupe transversale de la gouttière nerveuse de l'embryon de la microphotographie 3—en avant du niveau de protosomites, non loin des bourrelets cérébraux. Élimination d'un groupe de cellules ectodermiques de la paroi droite de la gouttière. $\times 300$.

6. Coupe du même embryon au niveau du noeud de Hensen anormal. Au-dessous de la masse principale de l'ecto-mésoderme on voit un amas mésodermique à part, séparé de celle-ci par une fente. $\times 300$.

7. Coupe du même embryon située en arrière de la précédente. La formation de la dépression de la gouttière primitive par la voie de dégénérescence *in situ* d'une masse de cellules située entre les bords de la gouttière à naître. L'amas mésodermique inférieur — indépendant du fond de la gouttière. $\times 300$.

Planche II.

8. Coupe transversale de l'embryon de la microphotographie 3, Pl. I— située en arrière de celle de la microphot. 7. Le fond de la gouttière primitive a disparu définitivement; à sa place s'est trouvé la masse ecto-mésodermique de l'amas inférieur. $\times 300$.

9. Coupe du même embryon, encore plus en arrière. La masse ecto-mésodermique, située entre les deux bords de la gouttière primitive, prend l'aspect d'un soi-disant „bouchon vitellin“. $\times 300$.

10. Même embryon. Coupe par le bout caudal, fortement aplati, de la gouttière primitive, au niveau du „bouton“ ectodermique (à comparer *in toto* la microphotographie 4, Pl. I). On voit du côté gauche un groupe de cellules ectodermiques éliminées, et la dépression qui leurs correspond en forme d'un pli où l'épaisseur de la couche ectodermique s'est rapprochée à la normale. $\times 300$.

11. Microphotographie *in toto* de la région caudale d'un embryon du Poulet, incubé pendant 38 heures et pourvu de 4 paires de protosomites. Dans l'extrémité céphalique, fortement élargie, de la gouttière primitive, on voit un amas sombre à la surface inégale et granuleuse. Vers la gauche et en avant du noeud de Hensen — un autre amas du même genre, plus petit, situé dans le bord latéral de la plaque platyneurique. $\times 50$.

12. Coupe transversale au niveau de l'amas cellulaire anormal de la partie antérieure de la gouttière de l'embryon de la microphotographie précédente. L'agglomération de cellules en dégénérescence, semblables, en apparence, aux granulations vitellines. Cette masse en dégénérescence se compose de deux

parties: l'une supérieure, distendue et faisant saillie au-dessus du niveau des lèvres latérales de la gouttière, et l'autre inférieure — qui présente le matériel après l'élimination duquel la gouttière aurait obtenu sa profondeur normale. $\times 300$.

13. Coupe du même embryon au niveau d'un „bouton“ ectodermique, situé vers le bord de la plaque nerveuse. On voit la masse éliminée de cellules en nécrose (granulations!) et la couche mince de l'ectoderme extra-neural. $\times 300$.

14. L'aire transparente d'un blastoderme du Poulet, après 38 heures d'incubation. Le corps de l'embryon à l'aspect d'une gouttière homogène aux bords sensiblement épaisse. Vers le haut — les bourrelets nerveux bien étroits. $\times 18$.

15. Coupe transversale par la gouttière primitive de l'embryon de la microphotographie précédente. Un groupe de cellules récemment éliminé, situé au-dessus de la dépression en gouttière, formée par l'élimination de ce groupe. $\times 300$.

16. Coupe du même embryon située un peu plus vers l'avant. L'élimination d'une portion de l'ectoderme en forme d'un „coin“ qui reste encore *in situ* dans la gouttière formée de la sorte. La structure des éléments de la masse éliminée diffère sensiblement de celle des cellules voisines, intactes. $\times 300$.

Planche III.

17. Microphotographie *in toto* de la région caudale d'un embryon de *Lacerta muralis*, dans le stade précédent l'apparition de la première paire de protosomites. Bouchon vitellin de grandes dimensions. $\times 110$.

18. Coupe transversale par la partie antérieure du „bouchon“ de l'embryon de la microphotogr. précédente. Les deux moitiés de la gouttière mé-tastomale sont prononcées d'une façon asymétrique; vers la droite le fond de la gouttière a un contour sensiblement arrondi. $\times 300$.

19. Région du téloblaste d'un embryon de *Lacerta muralis* pourvu d'ébauches, assez peu prononcées, de deux paires de protosomites. Un stade plus avancé du développement du „bouchon“ où celui-ci prend l'aspect d'une formation „en bouton“. $\times 110$.

20. Coupe longitudinale médiane de l'embryon de *L. muralis* de la microphotogr. précédente. *Canalis rectus* — achevé. Dans l'endroit indiqué par l'astérisque — la partie supérieure - antérieure de la lèvre postérieure commence à s'individualiser en forme d'un „bouchon“ qui reste encore uni avec le reste du tissu de cette lèvre. $\times 300$.

21. Coupe longitudinale du même embryon, située un peu à gauche de la précédente. Le „bouchon“ (*) coupé par le côté; ses éléments sont ici indépendants de ceux de la lèvre postérieure. Premiers signes de la désintégration du bouchon. $\times 300$.

22. Région postérieure d'un embryon de *L. muralis* pourvu de deux paires de protosomites achevés et de capuchon céphalique de l'amnios. Le "bouchon" — sous l'aspect d'un bouton arrondi, se délimitant nettement du tissu avoisinant du téloblaste, et renfermant des granulations sombres. $\times 110$.
23. Coupe longitudinale médiane de l'embryon de la microphotogr. 22. Dans l'endroit marqué par l'astérisque on voit le "bouchon", comme un prolongement de la lèvre postérieure, encore uni avec celle-ci, mais révélant déjà des signes de dégénérescence. $\times 300$.
24. Région téloblastique d'un embryon du *Chalcides lineatus* dans le stade du métastoma récemment formé et du "bouchon" en forme de languette. $\times 110$.
25. Embryon du *Chalcides* d'un stade plus avancé que le précédent. Gouttière métastomale sensiblement élargie vers sa région antérieure. Le bouchon métastomal masqué et peu visible. $\times 110$.
26. Coupe longitudinale médiane de l'embryon de la microphotogr. 25. Le bouchon métastomal, se délimitant de la lèvre postérieure, quoique adhérent encore fortement à celle-ci et penché en arrière, — se distingue par l'aspect spécifique de ses cellules en voie de dégénérescence — des éléments intacts du reste du germe. Le *canalis neuro-entericus* rempli de détritus fourni, probablement, par les éléments du "bouchon" en désagrégation. En avant du "bouchon" — les restes de la membrane vitelline. $\times 150$.
27. La région du bouchon métastomal de la microphotographie précédente — à un plus fort grossissement. On voit les détails histologiques de la structure du complexe éliminé de la lèvre postérieure. $\times 450$.

Planche IV.

28. Le téloblaste d'un embryon du *Chalcides* pourvu de deux paires de protosomites et d'une troisième en voie de différenciation. Le bouchon métastomal assez peu distinct à l'observation *in toto*. $\times 110$.
29. Coupe transversale par la région antérieure du bouchon de l'embryon de la microphotographie précédente. La base de ce bouchon a déjà subi le processus dégénératif. La gouttière du métastoma très étroite. $\times 250$.
30. Le téloblaste d'un embryon du *Chalcides* aux trois paires de protosomites. Bouchon métastomal fortement prononcé. Métastoma au caractère primitif. $\times 110$.
31. Le téloblaste d'un embryon du *Chalcides* aux trois paires de protosomites et à la gouttière nerveuse distincte. La gouttière du métastoma disparue en apparence. Le "bouchon" très fortement développé. $\times 110$.
32. Coupe transversale par la région antérieure du bouchon métastomal de l'embryon de la microphotographie 31. Maximum de profondeur de la gouttière. $\times 250$.

33. Coupe transversale du même embryon à un niveau plus en arrière. La gouttière métastomale devient moins profonde et en même temps le „bouchon“ paraît se raccourcir. $\times 250$.

34. Même embryon. Coupe transversale par la région postérieure du téloblaste. Le bouchon métastomal disparaît dans la masse commune très fortement épaisse—de matériel ecto-méso-endodermique. $\times 250$.

35. Embryon de *Lacerta ocellata* dans le stade de l'apparition de l'invagination du prostoma dans la partie antérieure de la ligne primitive. La région post-prostomale de la ligne conserve encore son aspect primitif. $\times 27\frac{1}{2}$.

36. Prostoma d'un embryon de *Lacerta ocellata* se transformant en métastoma par l'accroissement vers l'arrière des bords latéraux de l'invagination prostomale. $\times 80$.

37. Coupe transversale par le métastoma de l'embryon de la microphotographie précédente — vers le niveau de la moitié de sa longueur. On voit un dédoublement léger du „bouchon“ qui était invisible sur le tableau *in toto*. $\times 300$.

38. Métastoma de *L. ocellata* définitivement formé. Le bouchon métastomal prend l'aspect d'une formation fortement allongée qui se serait transformée bientôt en un „bourrelet“ typique. $\times 80$.

39. Embryon de *L. ocellata* avec la „figure de papillon“ des ailes méso-dermiques, et avec un métastoma transformé en une gouttière longue et étroite, pourvue d'un mince „bourrelet métastomale“. $\times 27\frac{1}{2}$.

40. Région postérieure de l'écusson embryonnaire d'un autre embryon de *L. ocellata* dans le stade évolutif s'approchant de celui de l'embryon de la microphotogr. précédente. Gouttière métastomale avec le „bourrelet“. $\times 80$.

Planche V.

41. Coupe transversale de l'embryon de la microphotogr. 40, Pl. IV — par le bourrelet du métastoma. $\times 300$.

42. Embryon de *L. ocellata* pourvu d'une gouttière métastomale très profonde mais avec un „bouchon“ fortement réduit. Stade correspondant à peu près à celui du blastoderme de la microphotogr. 40. $\times 27\frac{1}{2}$.

43. Coupe transversale par la gouttière primitive d'un embryon du Corbeau freux (*Trypanocorax frugilegus* L.). Les lèvres latérales s'infléchissent fortement à l'extérieur — près du fond de la gouttière très profonde. $\times 300$.

44. Coupe transversale par la région postérieure de la gouttière métastomale de l'embryon de *L. ocellata* de la microphotographie 42. Le bouchon du métastoma n'est prononcé que par une proéminence de forme triangulaire et de dimensions insignifiantes — du fond de la gouttière très profonde. 300.

45. Région caudale d'un embryon de *L. ocellata* dans le stade rapproché de ceux des embryons des microphogr. 40 et 42. Dans la gouttière métastomale

stomale très profonde—le bouchon du métastoma n'est prononcé que dans sa partie postérieure. $\times 80$.

46. Coupe longitudinale médiane par la région métastomale de l'embryon de la microphotographie précédente. Les éléments du bouchon proprement dit sont ramassés sous l'aspect d'un coin situé horizontalement (marqué par l'astérisque), à la surface antérieure arrondie, assez éloigné de la lèvre antérieure du métastoma, et sensiblement délimité du tissu de la lèvre postérieure. $\times 300$.

47. Région postérieure de l'écusson embryonnaire d'un embryon de *L. ocellata* dans le stade final de la formation du métastoma. Les bords latéraux postérieurs de la gouttière métastomale s'écartent vers les côtés en formant les „gouttières latérales“ („Seitenfurchen“), longeant les bords externes de l'écusson. $\times 80$.

48. Région postérieure d'un écusson embryonnaire de *L. ocellata* — dans un stade plus jeune que ceux des embryons du même Lézard des microphotographies précédentes. Une forme spéciale de variation individuelle. L'invagination du prostoma à la courbure insignifiante. La gouttière métastomale, faiblement prononcée, commence de l'avant indépendamment des bords externes du prostoma. Le bouchon développé assez fortement. $\times 80$.

49. Coupe transversale de l'embryon de la microphotogr. précédente—au niveau de la partie antérieure du bouchon métastomal. La gouttière singulièrement peu profonde, et le bouchon même a l'aspect d'une formation cordiforme, s'unissant avec le fond de la gouttière à l'aide d'un pédoncule assez étroit. $\times 300$.

50. Coupe du même embryon au niveau de la partie postérieure du bouchon. La gouttière métastomale encore plus aplatie. Dans la masse du bouchon on peut distinguer la couche externe, ectodermique — et interne, mésodermique. $\times 300$.

Planche VI.

51. Région du prostoma d'un embryon de *Lacerta ocellata* pourvu d'une gouttière métastomale anormale et formée précocement. La lèvre antérieure du prostoma s'étire en languette vers l'arrière. Le bouchon métastomal dédoublé, avec une gouttière médiane qui le longe en tournant vers la gauche. $\times 80$.

52. Une forme singulière de variation individuelle dans la structure du bouchon métastomal chez un embryon de *L. ocellata*. La gouttière métastomale encore presque invisible, et en même temps le bouchon s'est très fortement développé et pénètre à l'intérieur du prostoma. $\times 80$.

53. Coupe transversale de l'embryon de la microphotophie 52 à un niveau situé à neuf coupes en arrière du bout céphalique du *canalis rectus*.

Dans la lumière de ce conduit on voit le prolongement du bouchon métastomatal — faisant saillie du fond sous l'aspect d'un amas cellulaire spécial. $\times 300$.

54. Coupe du même embryon au niveau du bord postérieur de la lèvre antérieure du prostoma. Les éléments du „bouchon“ se distinguent nettement du reste des parois de l'entrée du *canalis rectus*. $\times 300$.

55. Même embryon. Coupe au niveau de la moitié antérieure du bouchon. La gouttière métastomale très peu profonde — en contraste avec le développement très fort du bouchon. $\times 300$.

56. Même embryon. Coupe par la partie postérieure du bouchon du métastoma. $\times 300$.

57. L'embryon normal de *L. ocellata*, pourvu de deux paires de prosomites et de la plaque nerveuse encore largement étalée. La région téloblastique très fortement colorée. $\times 27\frac{1}{2}$.

58. Le téloblaste de l'embryon de la microphotographie précédente, à un plus fort grossissement. La gouttière métastomale, fortement raccourcie, contient un „bourrelet“ qui commence à regresser. $\times 80$

59. Coupe transversale de l'embryon de la microphotographie précédente — au niveau du téloblaste. Le „bourrelet métastomatal“ est sensiblement rétréci et accuse les signes de dégénérescence. Du côté gauche de la microphotographie — une „gouttière latérale“, délimitant les couches du téloblaste de l'ectoderme extra-neural. $\times 300$.

Planche VII.

60. Embryon de *Lacerta ocellata* à quatre paires de prosomites: phase définitive des transformations du bouchon métastomatal. $\times 27\frac{1}{2}$.

61. La région téloblastique de l'embryon de la microphotographie précédente. Tout le téloblaste sensiblement rétréci — en comparaison avec les stades antérieurs. La gouttière métastomale, fortement réduite, s'élargit un peu dans sa partie céphalique. On ne voit *in toto* aucunes traces du bouchon ni du „bourrelet“ métastomatal. $\times 80$.

62. Coupe transversale par la région antérieure de la gouttière métastomale du même embryon. Dans la dépression, déjà assez réduite, de la gouttière — on voit les restes de détritus du „bourrelet“ désagrégé. $\times 300$.

63. Embryon de la Couleuvre (*Tropidonotus natrix*) au stade de la transformation du prostoma en métastoma. Une ligne primitive bien prononcée. La partie médiane de la lèvre antérieure du prostoma subit une dégénérescence spécifique. $\times 40$.

64. La région du prostoma de l'embryon de la microphotographie précédente à un plus fort grossissement. On voit les détails de la région en voie de dégénérescence — de la lèvre antérieure et des incisions qui séparent cette région des parties latérales, intactes, du prostoma. $\times 80$.

65. Coupe transversale de l'embryon de la Couleuvre des deux microphotographies précédentes, menée par le niveau des incisions qui délimitent la

partie dégénérée de la lèvre du prostoma. A gauche — la masse nécrosée s'est séparée du tissu intact, et à droite elle est encore liée avec le bord latéral correspondant. $\times 300$.

66. Coupe du même embryon, un peu en arrière de la précédente. La masse médiane de la lèvre antérieure du prostoma, profondément dégénérée — s'est séparée définitivement des régions latérales intactes de cette lèvre. Les bords internes de celles-ci s'arrondissent symétriquement en formant le tableau de la gouttière métastomale typique. $\times 300$.

67. Coupe du même embryon au niveau du bord postérieur de la région altérée de la lèvre antérieure. La masse de la région atteinte se présente sous l'aspect d'un amas de détritus granuleux. $\times 300$.

68. Coupe du même embryon vers la moitié de la longueur de sa ligne primitive. $\times 300$.

Planche VIII.

69. Embryon du *Platydactylus mauritanicus* pourvu de l'ébauche bien prononcée de la gouttière nerveuse et de l'intestin céphalique. Le téloblaste de dimensions considérables, avec la gouttière métastomale située obliquement. $\times 40$.

70. Région du téloblaste du même embryon, à un plus fort grossissement. $\times 110$.

71. Coupe transversale par la région antérieure du téloblaste du même embryon du *Platydactylus*. Dans l'endroit marqué par l'astérisque on voit un amas de cellules en dégénérescence qui est dû à une formation secondaire du bouchon métastomatal, par la voie de l'élimination d'un "coin" spécial. $\times 250$.

72. Coupe par la région moyenne de la gouttière métastomale du même embryon. Vers le bord interne droit de la gouttière on voit un amas de détritus (*) qui présente le reste d'un bourrelet métastomatal désagrége. $\times 250$.

73. Partie postérieure d'un écusson embryonnaire de *Lacerta ocellata*. Le prostoma commence à se transformer en un métastoma anormalement large. Au sein de ce dernier on voit un bouchon métastomatal double. $\times 80$.

74. Coupe transversale par le bouchon double de la microphotographie précédente; les deux moitiés du bouchon sont séparées l'une de l'autre par une gouttière médiane, plus profonde que la propre gouttière du métastoma. $\times 300$.

75. Embryon de *Lacerta ocellata* avec un prostoma anormal, circulaire. $\times 27\frac{1}{2}$.

76. Région postérieure de l'écusson embryonnaire de *L. ocellata* de la microphotogr. 75 à un plus fort grossissement. (La base de la figure a été, par erreur, tournée à droite). $\times 80$.

77. Coupe longitudinale médiane du même embryon de *L. ocellata*. Un *canalis rectus* géant, comme le résultat de la perforation du fond du prostoma circulaire. Entre les deux lèvres — un fort amas de détritus. $\times 250$.

78. Région postérieure d'un écusson embryonnaire de *Lacerta muralis* avec un prostoma circulaire. Stade précédent la formation du *canalis rectus*. $\times 80$.

79. Coupe médiane longitudinale (un peu oblique) par la région du prostoma de l'embryon de la microphotographie précédente. On voit que la formation d'un „prostoma circulaire“ s'accomplit par une invagination géante, survenant dans la surface du blastoderme, et aux contours et dimensions inaccoutumés. $\times 250$.

— 7 —

... et le coquillage étudier les modifications éventuelles qui
se font au métastoma et au bouchon de lèvre. Ces deux éléments du
bouche sont étudiés au cours de l'embryogenèse chez les reptiles, principalement
chez Lacerta muralis et Chalcides lineatus. Les modifications éventuelles
du bouchon et du métastoma sont étudiées dans les stades avancés de
l'embryogenèse chez les oiseaux et les amphibiens. Les modifications
du bouchon et du métastoma sont étudiées dans les stades avancés de
l'embryogenèse chez les amphibiens.

TABLE DES MATIÈRES.

	Page
Introduction	169
I. Le „filament épiaxial“ des embryons d'Oiseaux, et ses modifications	181
II. Le „bouchon métastomal“ des embryons de Reptiles .	219
1. Le bouchon métastomal des embryons de <i>Lacerta mu-</i> <i>ralis Laur.</i>	242
2. Le bouchon dans le développement du <i>Chalcides li-</i> <i>neatus Leuck.</i>	249
3. Le développement du bouchon métastomal chez <i>La-</i> <i>certa ocellata Daud.</i>	258
4. „L'expulsion de l'épithélium“ de la lèvre antérieure du prostoma chez <i>Tropidonotus natrix Boie</i> .	297
5. Le sort du bouchon métastomal dans les stades avan- cés du développement du <i>Platydactylus mauri-</i> <i>tanicus</i>	306
6. Quelques anomalies du bouchon et de la gouttière du métastoma chez les Reptiles	312
III. Comparaisons. Considérations générales. Conclusions .	327
Explication des planches de microphotographies	359

Prace z Pracowni Zoologicznej Tow. Nauk. Warsz.

Travaux du Laboratoire de Zoologie de la Société des Sciences de Varsovie.

1913.

- № 1. **Jan Tur:** „O potworach podwójnych w stadyach wczesnych rozwoju kaczki“ („Sur les monstres doubles dans les embryons très jeunes du Canard.“). Sprawozd. T. N. W., t. VI, zesz. 6.
- № 2. **Jan Tur:** „O zachowaniu się parablastu w naświetlanych radem zarodkach żarłacza psiego (*Scyllium canicula*).“ („Sur le parablaste des embryons de la Petite Roussette, soumis à l'action du radium.“). Sprawozd. T. N. W., t. VI, zesz. 6.
- № 3. **Jan Tur:** „O rozwoju „parablastycznym“ zarodków żarłacza psiego (*Scyllium canicula Cuv.*), naświetlanych promieniami radu w stadyach wczesnych“ („Sur le développement parablastique des très jeunes embryons de *Scyllium canicula Cuv.* soumis à l'action du radium“). Lwów. „Kosmos“, t. XXXVIII.
- № 4. **Ryszard Błędowski i Kazimierz Demel:** „Mięczaki Ojcowa. Część I. Pulmonata Geophila“ („Die Molluskenfauna von Ojców (gouv. Kielce) I Teil. Pulmonata Geophila“). Sprawozd. T. N. W., t. VI, zesz. 9.

1914.

- № 5. **Jan Tur:** „O tworzeniu się blastodermy īdyka (*Meleagris gallopavo L.*)“ („Sur la formation du blastoderme du Dindon (*Meleagris gallopavo L.*)“) Sprawozd. T. N. W., t. VII, zesz. 8.
- № 6. **Wacław Roszkowski:** „Wypławki: *Planaria alpina Dana* i *Planaria gonocephala Dugès* w Ojcowie“ („*Planaria alpina Dana* et *Planaria gonocephala Dugès à Ojców*“), Sprawozd. T. N. W., t. VII, zesz. 8.
- № 7. **Ryszard Szretter:** „Inwersja zarodków kurczęcia i jej stosunek do budowy pola naczyniowego (L'inversion des embryons de la Poule et son rapport au développement de l'aire vasculaire“). Sprawozd. T. N. W., t. VII, zesz. 9.

1915.

- № 8. **Jan Tur:** „Nowy typ potworności: „enterotelia.“ („Un type nouveau de monstruosité: l'Entérotélie“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 3.
- № 9. **Wacław Roszkowski:** „Przyczynki do poznania fauny herpetologicznej Polski“ („Contributions à l'étude de la faune herpétopologique de Pologne“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 3.
- № 10. **W. Roszkowski i A. Żebrowska:** „O budowie pochewek prącia u błotniarek (*Limnaea Lam.*)“ („Sur la structure des poches du pénis chez les Limnées (*Limnaea Lam.*)“). Prace T. N. W., Wydz. III. № 9.
- № 11. **Jan Tur:** „O pewnej nader powikłanej potworności podwójnej w zarodku kurczęcia“ („Sur une diplogénèse très compliquée dans le blastoderme du Poulet“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 4.
- № 12. **Jan Tur:** „O normalnej asymetrii w rozwoju pola naczyniowego zarodków ptaków“ („Sur l'asymétrie normale dans le développement de l'aire vasculaire des embryons d'Oiseaux“). Sprawozd. T. N. W. t. VIII, zesz. 5.
- № 13. **Jan Tur:** „Nowy przypadek potworności podwójnej zarodkowej kaczki“ („Un cas nouveau de diplogénèse embryonnaire du Canard“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 6.
- № 14. **Wacław Roszkowski:** „Muszle błotniarki pospolitej (*Limnaea ovata Drap.*)“ („Les coquilles de *Limnaea ovata Drap.*“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 6.
- № 15. **Stanisław J. Przyłęcki:** „Badania statystyczne nad rozmnażaniem się rozwielitek (*Daphnia pulex de Geer*)“ („Études statistiques sur les pontes des Daphnies (*Daphnia pulex de Geer*)“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 6.
- № 16. **Stanisław J. Przyłęcki:** „Badania statystyczno-porównawcze nad rozmnażaniem się rozwielitek (*Simocephalus vetulus O. F. Müller* i *Bythotrephes longimanus F. Leydig*)“ („Études statistiques comparées sur les pontes de Cladocères (*Simocephalus vetulus O. F. Müller* et *Bythotrephes longimanus F. Leydig*)“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 6.
- № 17. **Janusz Domaniewski:** „Nowa odmiana pokrzewki: *Sylvia communis volgensis* subsp. *nova*.“ („Sur une forme nouvelle de fauvette grise. *Sylvia communis volgensis* subsp. *nova*“). Sprawozd. T. N. W. t. VIII, zesz. 7.
- № 18. **Janusz Domaniewski:** „O wschodnich formach *Passer montanus L.*“ („Sur les formes orientales de *Passer montanus L.*“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 7.
- № 19. **Stefania Librachówna:** „Szczególna forma potworności potrójnej w zarodku kurczęcia“ („Une forme singulière de monstruosité triple dans l'embryon du Poulet“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 7.
- № 20. **Jan Tur:** „Nowe badania nad rozwojem układu nerwowego potworów platyneurycznych“ („Nouvelles recherches sur le développement du système nerveux des monstres platyneuriques“). Prace T. N. W. Wydz. III, № 11.

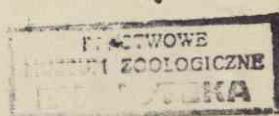
- Nº 21. **Janusz Domaniewski**: „Materyał do ornitofauny ziem polskich“ („Materiaux à la faune ornithologique de Pologne“). Sprawozdania T. N. W., t. VIII, zesz. 8.
- Nº 22. **Stanisław Sumiński**: „Materyał do fauny ważek (Odonata) ziem polskich“ („Materiaux à la faune des Odonates de Pologne“). Sprawozd. T. N. W., t. VIII, zesz. 9.

1916.

- Nº 23. **Juliusz Zweibaum**: „Wpływ braku tlenu na aparat jądrowy Paramaecium caudatum.“ („L'effetto dell'asfissia sull'apparechio nucleare del Paramaecium caudatum“). Sprawozd. T. N. W., t. IX, zesz. 2.
- Nº 24. **Jan Tur**: „Badania nad rozwojem Chalcides lineatus Leuck.“ („Recherches sur le développement du Chalcides lineatus Leuck.“) Prace T. N. W., Wydz. III, № 17.
- Nº 25. **Jan Tur**: „Przyczynek do historyi rozwoju okolicy ogonowej zarodków ludzkich.“ („Contribution à l'histoire du développement de la région caudale des embryons humains“). Sprawozd. T. N. W., t. IX, zesz. 6.

1917.

- Nº 26. **Jan Tur**: „Teorya mezostomy“ („Théorie du mésostoma“). Sprawozd. T. N. W., t. X, zesz. 2.
- Nº 27. **Z. Zakolska**: „O pewnych anomaliah w owogenezie u Dixippus morosus“ („Sur quelques anomalies dans l'ovogénèse chez Dixippus morosus“). Sprawozd. T. N. W., t. X, zesz. 2.
- Nº 28. **Gustaw Potworowski**: „Studya teratogenetyczne“ („Études tératogéniques“). Prace T. N. W., Wydz. III, № 21.
- Nº 29. **S. Tenenbaum**: „Przyczynek do historyi rozwoju osłon jajowych u Haematopinus suis L.“ („Contribution à l'histoire du développement des enveloppes de l'oeuf du Haematopinus suis L.“). Sprawozdania T. N. W., t. X, zesz. 3.
- Nº 30. **Stanisław Sumiński**: „O budowie i rozwoju narządów kopulacyjnych samczych u Anax imperator Leach. (Odonata, Aeschninae)“. („Sur la structure et le développement des organes copulateurs mâles chez l'Anax imperator Leach. (Odonata, Aeschninae)“). Prace T. N. W. Wydział III, № 22.
- Nº 31. **Jan Tur**: „Nić osiowa“ i „czop metastomalny“ w rozwoju owodniowców (Amniota). Studyum embryologiczno - porównawcze. („Filament épiaxial“ et „bouchon métastomal“ dans le développement des Amniotes. Essai d'embryogénie comparée“). Prace T. N. W. Wydział III, № 25.



SPIS WYDAWNICTW Towarzystwa Naukowego Warszawskiego.

I. Sprawozdania z posiedzeń Tow. Nauk. Warsz. za lata:

r. I (1908), r. II (1909), r. III (1910), r. IV (1911), r. V (1912), r. VI (1913),
r. VII (1914), r. VIII (1915), r. IX (1916).

II. Prace Wydziału I-go:

- Nr. 1. Kazimierz Nitsch: Z historyi polskich rymów. 1912.
Nr. 2. Kazimierz Wójcicki: Wiersz „Barbary Radziwiłłówny“ A. Felińskiego. 1912.
Nr. 3. Tytus Benni: Samogłoski polskie. 1912 r.
Nr. 4. Kazimierz Wójcicki: Historia literatury i poetyka. 1914.
Nr. 5. Kazimierz Wójcicki: Ośmiozgłoskowiec trocheiczny polski. 1916.
Nr. 6. Kazimierz Wójcicki: Wyspiański i Szuski. 1917.
Nr. 7. Tytus Benni: Metoda palatograficzna w zastosowaniu do spółgłosek polskich. 1917.

III. Prace Wydziału II-go:

- Nr. 1. Henryk Konic: Materyał do dziejów Komisji Rządzącej. 1910.
Nr. 2. Ig. Tad. Baranowski: Materyał do dziejów wsi polskiej. 1910.
Nr. 3. Ig. Tad. Baranowski: Księgi referendarskie. 1910.
Nr. 4. Witold Schreiber: Badania nad antropologią dzieci chrześcijańskich, żydowskich i karaimskich w Galicyi. 1910.
Nr. 5. Bronisław Bouffali: Teorya odpowiedzialności organów władzy administracyjnej we współczesnym prawie politycznym. 1911.
Nr. 6. Stanisław Poniatowski: O wpływie błędów obserwacyjnych na wskaźniki antropologiczne. 1912.
Nr. 7. Jan Jakubowski: Studya nad stosunkami narodowościowemi na Litwie przed Unią Lubelską. 1912.
Nr. 8. Aleksander Kraushar: W sprawie fundacji naukowej T-wa im. Józefa Aleksandra Jabłonowskiego, wojewody nowogrodzkiego w Lipsku. 1912.
Nr. 9. Edward Bogusławski: Dowody autochtonizmu Słowian na przestrzeni, zajmowanej przez nich w wiekach średnich. 1912.
Nr. 10. Ludomir Sawicki: Studya nad Abisynią. 1913.
Nr. 11. Kazimierz Wachowski: Jomsborg. 1914.

- Nr. 12. Kazimierz Konarski: Polska przed odsieczą wiedeńską r. 1683. 1914.
- Nr. 13. Edward Trojanowski: Rodowód godła herbowego Warszawy. 1917.
- Nr. 14. Leon Kozłowski: Badania archeologiczne na górze Klin w Iwanowicach, pow. Miechowskiego. 1917.
- Nr. 15. Studya nad dziejami prawa polskiego prywatnego. 1917.
- I. Leon Babiński: O sposobach utwierdzania działań spadkowych na podstawie praktyki ksiąg sądowych wielkopolskich z końca XIV i początku XV wieku.
- II. Roman Kuratów-Kuratowski: O zdolności cywilnej kobiet zamężnych w Małopolsce w w. XIV.

IV. Prace Wydziału III-go:

- Nr. 1. Z. Weyberg: Syntezy pirogenetycznych glinokrzemianów zasadowych. 1908.
- Nr. 2. Władysław Janowski: Współczesne metody badania serca. 1910.
- Nr. 3. Marian Eiger: Topografia zwojów nerwowych wewnętrzsercowych u świnki morskiej, myszy białej i człowieka. 1911.
- Nr. 4. Edward Loth: Badania antropologiczne nadmięśniami murzynów. 1913.
- Nr. 5. Jan Czekanowski: Zarys metod statystycznych w zastosowaniu do antropologii. 1913.
- Nr. 6. Stanisław Poniatowski: Badania antropologiczne nad kośćmi skokową. 1913.
- Nr. 7. Jan Lewiński: Utwory dyluwialne i ukształtowanie powierzchni przedlodowcowej dorzecza Przemszy. 1914.
- Nr. 8. Bronisław Rydzewski: Próba charakterystyki paleobotanicznej Dąbrowskiego Zagłębia węglowego. 1915.
- Nr. 9. Wacław Roszkowski i Anzelma Żebrowska: O budowie pochwek prącia u błotniarek (*Limnaea Lam.*). 1915.
- Nr. 10. Stanisław Pawłowski: Ze studiów nad zlodowaceniem Czarnochory. 1915.
- Nr. 11. Jan Tur: Nowe badania nad rozwojem układu nerwowego potworów platyneurycznych. 1915.
- Nr. 12. Jan Krassowski: O ruchu planetoid typu $\frac{3}{4}$ (Thule). 1916.
- Nr. 13. January Kołodziejczyk: Stosunki florystyczne jeziora Świtezi. 1916.
- Nr. 14. Jadwiga Loth-Niemirycz: Badania anatomiczne i antropologiczne nad kanałem wyrostków poprzecznych (*canalis transversarius*) kręgów szyjowych człowieka i małp. 1916.
- Nr. 15. W. Pogorzelski: Badania teoretyczne ilości ciepła, otrzymywanych na kuli ziemskiej, z uwzględnieniem strat promieniowania w atmosferze. 1916.
- Nr. 16. Jan Lewiński: Z morfologii i geologii stepów czarnomorskich. 1916.

- Nr. 17. Jan Tur: Badania nad rozwojem Chalcides lineatus Leuck. 1916.
- Nr. 18. Janusz Domaniewski: Fauna Passeriformes okolic Saratowa. 1916.
- Nr. 19. Henryk Raabe: Pokolenia jesienne Amoebidium parasiticum. 1916.
- Nr. 20. Jan Samsonowicz: Utwory dewońskie wschodniej części gór Świętokrzyskich. 1917.
- Nr. 21. Gustaw Potworowski: Studya teratogenetyczne. 1917.
- Nr. 22. Stanisław Sumiński: O budowie i rozwoju narządów kopulacyjnych samczych u Anax imperator Leach. (Odonata, Aeshninae). 1917.
- Nr. 23. Stanisław Małkowski: O wydmach piaszczystych okolic Warszawy. 1917.
- Nr. 24. Edward Loth: Odmiany tętnicy szyjnej głębskiej (a. cervicalis profunda) i tętnicy szyjnej wstępującej (a. cervicalis ascendens). 1917.
- Nr. 25. Jan Tur: „Nić osiowa” i „czop metastomalny” w rozwoju owodniowców (Amniota). Studium embryologiczno-porównawcze. 1917.

V. Wydawnictwa Wydziału I-go:

- Nr. 1. Aleksander Brückner: Jana hr. Potockiego prace i zasługi naukowe. 1911.
- Nr. 2. Prace Komisy do badań nad historią literatury i oświaty. Tom I-szy 1914.
- Nr. 3. Kazimierz Wójcicki: Forma dźwiękowa prozy polskiej i wiersza polskiego. 1912.
- Nr. 4. Manfred Kridl: Listy Juliusza Słowackiego. 1915
- Nr. 5. Maurycy Mann: „Poganka” Narcyzy Żmichowskiej. 1916.
- Nr. 6. Stanisław Słoński: Psałterz Puławski. 1916.

VI. Wydawnictwa Wydziału II-go:

- Nr. 1. Władysław Konopczyński: Dyaryusze sejmowe z w. XVIII-go i Dyaryusz sejmu z roku 1748. Tom I—II. T. I—1911. T. II—1912.
- Nr. 2. Marceli Handelsman: Dyaryusze Sejmów Księstwa Warszawskiego. Zeszyt I. Dziennik posiedzeń izby poselskiej sejmu roku 1809. 1913.
- Nr. 3. Teodor Wierzbowski: Przywileje królewskiego miasta stołecznego Starej Warszawy, 1376 — 1772. 1913.

VII. Wydawnictwa wydziału III-go:

- Nr. 1. Władysław Gorczyński: Materyał do poznania opadów w Królestwie Polskiem. 1912.
- Nr. 2. Edward Flatau: Migrena. 1912.
- Nr. 3. Paleontologia Ziemi Polskich. № 1. Józef Siemiradzki: Gąbczaki jurajskie ziem polskich. 1913.
- Nr. 4. Władysław Gorczyński: Materyał, zebrane w r. 1911 na stacjach Sieci Meteorologicznej Warszawskiej. 1913.

- Nr. 5. Zygmunt Wóycicki: Obrazy roślinności Królestwa Polskiego. — 1912 — 17 r.
- Nr. 6. Henryk Dziedzicki: Atlas organów rozrodczych u Mycetophilidae. — 1915 r.
- Nr. 7. Edward Flatau: Prace z pracowni neurobiologicznej. T. I. 1916.
- Nr. 8. Kazimierz Stołyhwo: Prace z Pracowni antropologicznej. T. I. 1916.
- Nr. 9. Bolesław Rychłowski: Materiały do Hydrologii Król. Polsk. i ziem przyległych. 1917.

VIII. Roczniki Tow. Nauk. Warsz.

Rok VI (1913), rok VII (1914), rok VIII (1915), rok IX (1916).

DO NABYCIA WE WSZYSTKICH KSIĘGARNIACH NASTĘPUJĄCE DZIEŁA
 wydane z zapomogi Kasy Pomocy dla osób pracujących na polu naukowem
 im. D-ra Med. JÓZEFA MIANOWSKIEGO, lub ofiarowane na rzecz Kasy.

NAUKI PRZYRODNICZE.

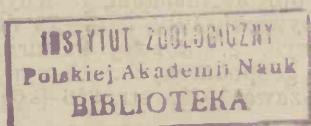
M. f.

Berdau Feliks dr.	Flora Tatr, Pienin i Beskidu Zachodniego, 1890, VI + 827 + 55	7 50
Bonnet Robert dr.	Rozwój zwierząt kręgowych i człowieka (Embryologia). Podręcznik dla studentów. Wyd. Dr. Antoni Kuczyński, przeł. Henryk Zagrodziński. 1918, XVI + 658 rys. 377.	15 —
Braun Julian.	Badania w dziedzinie azotowych związków organicznych i ich pochodnych (1900 — 1908), 1908, VII — 238.	2 50
Chmielewski Z.	Podręcznik analizy chemiczno-rolniczej 1905, 169	1 50
Domaniewski Janusz.	Fauna Passeriformes okolic Saratowa. Wydanie Tow. Nauk.	1 —
Wykładowski B.	Zarys metodyki elementarnego kursu historyi naturalnej. Wyd. W. Jezierski. 1909, 38.	1 25
Dziedzicki H.	Atlas organów rozrodczych (hypopygium) typów Winnertz'a i gatunków znajdujących się w jego zbiorze Mycetophiliidów (24 × 32), 1915, 16 tabl. XXI	3 75
Dzieje myśli. Tom I zesz. I.	O rozwoju metod badań naukowych. Wiedza ludów pierwotnych. Dzieje astronomii. Rys rozwoju fizyki. W opr. Wł. Heinricha, Ludwika Krzywickiego, Stanisława Kramsztyka i Ludwika Brunera, 1907, XXXI + 296, z 82 ilustracjami w tekście	3 75
— Tom I zesz. 2.	Rozwój historyczny pojęć chemicznych. Szkic ewolucji pojęć w mineralogii. Zarys rozwoju matematyki: a) rozwój matematyki do końca XVI w., b) zarys rozwoju geometrii w starożytności, wiekach średnich i w epoce odrodzenia, c) rozwój matematyki od początku w. XVII. W opr. Leona Marchlewskiego, Józefa Siomy, Michała Feldbluma, Władysława Smosarskiego i Stefana Kwietniewskiego, 1911, 279, z 33 illustr.	3 75
— Tom II zesz. 1.	Historia ogólnej nauki o ziemi (geografi — geologii). Dzieje nauk biologicznych. Dzieje antropologii. Dopełnienie do historii fizyki. W opr. Wacława Nałkowskiego, Józefa Nusbauma, Ludwika Krzywickiego i L. Brunera. 1907, 471, 40 ilustracji w tekście, 2 tablice	5 —
— Tom II zesz. 2.	Dzieje psychologii. Dzieje językoznawstwa. W opr. S. Lorii i J. Baudouina de Courtenay. Warszawa, 1909, str. 302	3 75
Faraday M.	Dzieje świecy. Przekład M. i St. Kalinowskich. 1914. XXIII + 105 fig. 35	1 —
Filipowicz Kazimierz dr.	Wiadomości początkowe z botaniki (po-ług dziefa d-ra Le Maout: „Leçons élémentaires de botanique”) z 194 drzeworytami w tekście, 1884, III+225+II (kart.) — 60	

Gorczyński Wł., Kosińska St.	O temperaturze powietrza w Polsce. Osobne odziecie z tomu XXIII Pamiętnika Fizyograficznego. (23×29), 1916, 262+XXVIII tabl.	3 —
Grzybowski J. prof.	Przeglądowa mapa geologiczna ziem polskich z tekstem objaśniającym z trzema przekrojami, pod red. prof. J. Morozewicza, wyd. Zyg. Weyberg. 1912, 139, 1 mapa kol.	2 50
Guenther Konrad.	Zagadnienia życia w świetle darwinizmu. Z upo- ważn. autora spolszczyli Ad. Kudelski i Kazimierz Kulwieć. 1906, XIX + 425	5 —
Holleman A. F. prof.	Podręcznik chemii nieorganicznej, z 3 niem. wyd. przeł., według 7 wyd. niem. poprawił K. Jabłczyński wyd. 2. 1910, X+410+I nlb.	3 75
Joubert J.	Zasady elektryczności. Z czwartego wydania francus- kiego przełożył Maryan Grotowski. 1915. XV + 507 z 354 rys. w tekście	7 50
Klein P.	Meteorologia ogólna. Przełożył R. Merecki. Warszawa. 1915 VII + 437 sprostowania str. 7.	4 50
Kołodziejczyk January.	Stosunki florystyczne jeziora Świtezi 1916, 92 + V tabl.	1 25
Kontkiewicz S.	Krótki podręcznik mineralogii. 1907, V + 228 + 3 tabl. (Karton).	2 50
Kozłowski Leon.	Badania archeologiczne na górze Klin i Iwanowic- ach, powiatu Miechowskiego, z 61 rysunkami w tekście. T. N. W. 1917, 60 + IV	1 25
Kozłowski Wł. M.	Zasady przyrodoznawstwa w świetle teoryi poznania. 1905, 311	1 —
Kraszewski W.	Podręcznik do badań produktów spożywczych, przed- miotów nityku domowego i wykrywania ważniejszych Alka- loidów. 1917, IX+158+tabl. XXVII	4 50
Kulwieć Kazimierz.	Chrząszcze polskie. Klucz do określania owa- dów tępokrywowych, dla użytku młodzieży, amatorów i ogrod- ników. 1907, 227.	1 50
Loth E.	Wskazówki do badań antropologicznych na człowieku ży- wym. 1914. IV + 71	2 —
Malinowski Edmund dr.	Świat roślin. O kształtach roślin, powsta- waniu gatunków, krażeniu soków w roślinach. 1912, VI + 2 nbl 145+2 nbl + 108 rys. + 2 tabl. barwne	— 75
Małkowski Stanisław.	O wydmach piaszczystych okolic Warszawy. T. N. W. 1917, 46 + 2 tabl. + IV	1 25
Mendel Grzegorz.	Badania nad mieszkańcami roślin. Z wydania E. v. Tschermaka przełożyła W. Wolska. 1915. 67.	1 25
Merczyn H.	Teoria prądu elektrycznego. Zarys zasadniczych praw ustalonego i nieustalonego prądu elektrycznego i towa- rzyszących mu zakłóceń magnetycznych. Podstawy elektro- magnetycznej teorii światła. 1905, IX + 92	2 —
Merecki R.	Klimatologia ziem polskich. Warszawa. 1914. 313	4 50
Męczkowska T. i Rychterówna St.	Zbiór ćwiczeń i doświadczeń z przyrody martwej (202 doświadczenia z 112 rysunkami) 1915. 156.	2 —
Męczkowska T. i Rychterówna St.	Ćwiczenia z przyrody żywnej. — 166 ćwiczeń z botaniki, 106 z zoologii i 155 rysunków. 1917.	3 —
Miłobędzki Tadeusz.	Szkoła analizy jakościowej. 1917, VIII — 400. (Karton)	7 20
Mohn H.	Zasady meteorologii, przełożył St. Kramsztyk. 1888, XVI + 318+VI, z 46 drzeworytami i 25 tablicami litografowanymi.	—
Natanson Ludwik dr. med.	Teoria jestestw idyodynamicznych. 1883. 112 + IV	— 50

Neumayr M. prof. II. Geologia opisowa, przeł. z 2 niem. wyd. J. Lewiński i K. Koziorkowski; dopełnienia poczynili: K. Bohdanowicz i J. Grzybowski. Wydał J. Morozewicz. 1908, XVI + 674 + 343 rys. w tekście, 2 mapy barwne, 9 tabl. 1 kolor. (wyczerpane)	10 —
Nusbaum Józef dr. Zasady anatomii porównawczej. I. Wiadomości wstępne i anatomia porównawcza zwierząt bezkręgowych; 212 rys. w tekście, oraz 5 tablic litografowanych. 1899, III + 744 + XXI.	
II. Anatomia porównawcza zwierząt kręgowych z 134 drzewor. 1903, X + 552	5 —
Nusbaum Józef dr. Zootomia praktyczna. Wydana staraniem dra Jana Tura, z 100 drzeworytami. 1908, VIII + 263	5 —
— Szlakami nauki ojczystej. Życiorysy znakomitych biologów polskich 18 i 19 w. wydał Jan Tur. 1916, III × 230 + 11 portr.	3 75
Pamiętnik Fizyograficzny , wydany staraniem E. Dziewulskiego i B. Znatowicza, wyd. K Kulwieć i K. Stołyhwo. Tomów 24.	
Pawłowski Stanisław. Ze studiów nad zlodowaceniem Czarnohory 1915, 61, XI tabl.	1 25
Perkin Molwo Ph. D. Krótka preparatyka nieorganiczna, przełożył Roman Alpern pod redakcją p. Harabaszewskiego. 1907. 251, fig. 27	3 50
Pogorzelski W. Badania teoretyczne ilości ciepła, otrzymywanych na kuli ziemskiej, z uwzględnieniem strat promieniowania w atmosferze	1 25
Poincaré H. Teoria Maxwella i fale Hertza. 1917, IX + 112	0 00
Pol G. Słownik łacińsko-polski nazw gatunk. roślin, (12+17), 1904, 59	1 25
Poradnik dla Samouków. Wskazówki metodyczne dla studyjących poszczególne nauki. Wydawnictwo A. Heflicha i St. Michałskiego. Wyd. nowe. Tom I-szy w opracowaniu J. Łukasiewicza, Z Janiszewskiego, St. Kwietniewskiego, St. Mazurkiewicza, W. Sierpińskiego i St. Zaremba. (15×23), 1915, XXXIX+619, z 34 fig. w tekście i 1 tabl.	
— Tom II-gi wyd. nowe. Fizyka, GEOFIZYKA, Meteorologia w opr. M. Smoluchowskiego, M. P. Rudzkiego i R. Mereckiego, 1917.	
Pożaryski M. Podstawy naukowe elektrotechniki łącznicie z zasadami pomiarów, 1915, X+415, z 427 rys. w tekście	6 40
Roszkowski W. i Żebrowska A. O budowie pochewek prącia u błotniarek 1915, 53, II tabl.	1 25
Routh E. J. Statyka teoretyczna z licznymi przykładami z 2-go wyd. angielskiego przeł. Z. Straszewicz. 1916. X + 453, rys. 59	7 50
Rydzewski Bronisław. Próba charakterystyki paleobotanicznej Dąbrowskiego Zagłębia Węglowego. 1915. 86, tabl. 5.	1 25
Siemiradzki J. Gąbczaki jurajskie ziem polskich (Paleontologia ziem polskich pod red. J. Lewińskiego № 1), 1913, 49 + tabl. VIII.	3 75
Silberstein Ludwik. Elektryczność i magnetyzm. I. 1908, VIII + 366 II. 1910, 304 . . . 7 50 III. cz. I, 1913, 173 . . . 4 50	8 75
Słownik Geograficzny Królestwa Polskiego i innych krajów słowiańskich. Tomów 14. Komplet	150 —
Świat i człowiek. Zeszyt I, wyd. 2. Pojęcie rozwoju. Wszechświat i jego rozwój. Rozwój ziemi, opr. I. Waserberg, S. Kramsztyk, W. Nałkowski, 1908, XVI + 215 + 82 ilustr. + 3 t. kolor.	3 90
Zeszyt II, wyd. 2. Rozwój życia organicznego. Genealogia roślin. Genealogia zwierząt. Pochodzenie człowieka. Rozwój człowieka, opr. J. Nusbaum, Z. Wóycicki, J. Eismond, K. Stołyhwo, L. Krzywicki, 1912, 321 + 73 illustr. + 1 tabl.	4 —
Zeszyt III, wyd. 2. Rozwój kultury. Rozwój mowy. Rozwój stosunków gospodarczych. W opr. L. Krzywickiego i K. Appela. Warszawa 1912, str. 356 + 65 ilustr.	4 50

Zeszyt IV, wyd. 2. Rozwój społeczny. Rozwój psychiczny. Rozwój w dziejach sztuki. Znaczenie rozwoju. W opr. L. Krzywickiego, M. Borowskiego, Wł. Tatarkiewicza i F. Znańieckiego. Warszawa, 1913, str. 355 + 5 ilustr.	5 —
Szafer Władysław dr. O geograficznem rozmieszczeniu i hodowli roślin lekarskich w Polsce. Wydał prof. Władysław Mazurkiewicz. 1918, str. 16 + 2 tabl.	2 —
Szokalski W. T. Początek i rozwój umysłowości w przyrodzie, 1885, VIII + 468	— 50
Tenenbaum Szymon. Fauna koleopterologiczna wysp Balearskich. 1915. 150 + IV	2 —
Tombeck D. i Gouard E. Chemia przemysłowa, przełożył J. Harabaszewski. 1915, VII + 422 fig. 183	4 50
Treadwell F. P. Chemia analityczna jakościowa. Przekład M. Dominiakiewicza i S. Przemyskiego pod redakcją i z udziałem J. Harabaszewskiego. 1917, 641	9 —
Tur Jan. Nowe badania nad rozwojem układu nerwowego potworów platyneurycznych. 1915. 128	3 75
Tur Jan. Badania nad rozwojem Chalcides lineatus Leuck. 1916. 175	3 75
Warming E. Zbiorowiska roślinne. Zarys ekologicznej geografii roślin. Z wydania niem. E. Knoblaucha przeł. z upom. autora E. Strumpf i J. Trzebiński. 1900, XV + 450.	3 75
Witkowski Aug. prof. Uniw. Jagiellońskiego. Zasady fizyki. Tom I, wyd. 4-te. (Fizyka ogólna. Dynamiczne własności materyj. Akustyka). 1915, XX + 535 + 205 rys.	6 —
Tom II, wyd. 2 (Ciepło. Fizyka cząsteczkowa. Promieniowanie). 1908, X + 651 + 285 fig. + 2 tabl. kolor.	6 —
Tom III. (Elektryczność i magnetyzm). 1912, IX + 1 nlb. + 655 + 326 fig.	6 —
W. K. Rzeki i jeziora, tekst objaśniający do mapy hydrograf. dawnej Słowiańsko-życzajnej, część półn.-zachod. 1883, II + 25 + 1 nlb.	5 —
Wóycicki Zygmunt. Obrazy roślinności Królestwa Polskiego. Zeszyt I. Roślinność niziny Ciechocińskiej. 1911, 12 nlb. + tabl. 10 + 20 str. nlb. objaśnień	2 50
Zeszyt II. Roślinność wyżyny Kielecko-Sandomierskiej. 1912, 22 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt III. Roślinność wyżyny Kielecko-Sandomierskiej 1912, 22 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt IV. Roślinność Bolesławia i Olkusza. 1913, 31 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt V. Roślinność Ojcowa. 1913, 39 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt VI. Roślinność Ojcowa. 1913, 26 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt VII. Roślinność okolic Częstochowy i Olsztyna. 1914, 30 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt VIII. Roślinność pasma Wzgórz Kazimierskich. 1914 — 1916. 27 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt IX. Roślinność pasma wzgórz Kazimierskich. 1914 — 1917. 24 + 10 tabl.	2 50
Zeszyt XI. Roślinność Miodoborów. 1914 — 1917. 38 + 10 tabl.	2 50
„Ziemia“ Tygodnik Ilustrowany. Redaktor i wydawca K. Kulwieć. Rocznik	15 —



Inst. Zool. PAN
Biblioteka

P1601