

Beiträge
zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. II.

Die Bildung der Keimblätter

von *Podocnemis madagascariensis* Grand.

Von

Dr. A. Voeltzkow.

Mit 4 Tafeln und 8 Abbildungen im Text.

Ogleich gerade über die ersten Entwicklungsvorgänge bei Schildkröten, besonders der Keimblätterbildung, aus neuerer Zeit eine Reihe recht ausführlicher Publikationen vorliegen, erschien mir doch eine Nachuntersuchung nicht uninteressant und der Mühe lohnend, da die Autoren zum Teil zu recht abweichenden Resultaten in ihren Arbeiten gelangten. Leider ist mir auf der Heimreise fast mein gesamtes Material der Keimscheiben von *Chelone* auf unerklärliche Weise abhanden gekommen; meine Untersuchungen beschränken sich daher ausschließlich auf *Podocnemis madagascariensis*, von welcher Süßwasserschildkröte ich während meines Aufenthaltes auf Madagaskar Gelegenheit hatte, ein reiches Material von Keimscheiben zu erlangen. Auch die Frage nach dem Durchbruch des Urdarms ist mir nicht vergönnt zur Entscheidung zu bringen, da die frühesten, dem Eileiter entnommenen Eier den Durchbruch schon vollendet zeigten.

Auf eine Besprechung der hierher gehörenden Arbeiten will ich verzichten, da dieselbe in den neueren Arbeiten, besonders in denen von Mehnert und Will, schon in

genügend ausführlicher und zusammenfassender Weise gegeben worden ist, und mich darauf beschränken, hier nur die Befunde bei *Podocnemis* mitzuteilen und an der betreffenden Stelle dann die abweichenden oder zustimmenden Resultate anderer Forscher anzuführen.

Podocnemis madagascariensis ist eine Süßwasserschildkröte, die eine Größe von etwa 40—50 cm Länge erreicht. Sie bewohnt größere Seen und Teiche, mit Vorliebe Stellen mit überhängenden felsigen Ufern, unter denen sie Schutz finden kann. Da der erste Teil der Entwicklung im Eileiter durchlaufen wird und auch das Auffinden frisch abgelegter Eier mit Schwierigkeiten verknüpft ist, so mußten die Tiere in größerer Anzahl zur Zeit der Eiablage gefangen und dann in der Gefangenschaft gehalten werden. Nur ausnahmsweise wurden die Schildkröten mit dem Netz gefangen, für gewöhnlich erbeuteten wir sie mit einer gewöhnlichen Angel; als Köder dienten Fleischstückchen.

Die Anzahl der im Eileiter befindlichen Eier schwankte zwischen 16 und 22 Stück. Die Eier sind hartschalig und haben eine ovale Form von 3,4—4 cm Länge und 2,2—2,5 cm Breite. Taf. XXVI, Fig. 2 zeigt die Umrisse in natürlicher Größe. Zur Erlangung der jüngsten Stadien wurde von den dem Eileiter frisch gefangener Schildkröten entnommenen Eiern zur Hälfte die Eischale entfernt und unter $\frac{1}{2}\%$ Chromsäure das schnell darin gerinnende Eiweiß mit Nadel und Pincette vom Dotter abpräpariert, was einige Vorsicht erfordert, und dann in toto in $\frac{1}{2}\%$ Chromsäure gehärtet. Nach einigen Stunden wurde der Keim unter Chromsäure abgeschnitten und mit einem Uhrschälchen abgenommen. Dies muß möglichst rasch geschehen, da sonst der hervorfliessende Dotter die Flüssigkeit treibt und der Keim verloren geht. Letzterer wurde hierauf für sich in 0,25% Chromsäure weiter gehärtet, später nach dem Auswaschen in Alkohol von steigender Konzentration übergeführt und schließlich in 80% Alkohol aufbewahrt, und zwar jede Keimscheibe für sich in einem Gläschen mit flachem Boden, auf dem sie durch einen zarten Wattlepfropf festgehalten und an der Bewegung gehindert wurde.

Die Keimscheibe war leicht aufzufinden durch den am frischen Dotter als weißlicher Fleck sich darstellenden Embryonalschild, der an frischen Eiern stets oben erscheint.

Die Abbildungen der Keimscheiben sind von einem Zeichner nach den ungefärbten Chromsäurepräparaten gezeichnet worden mit dem neueren Zeichenapparat von Seibert in Wetzlar. Die mit a bezeichneten Bilder geben die bei auffallendem Licht gezeichneten Flächenansichten der Dorsalseite, die mit b gekennzeichneten die der betreffenden Nummer zugehörige Flächenansicht von der Ventralseite.

Ich habe absichtlich eine größere Reihe von Oberflächenbildern, sowohl von der Oberseite wie von der Unterseite, gegeben, da ich mit Mehnert¹ der Ansicht bin, daß ein gutes Oberflächenbild zum Erkennen der topographischen Verhältnisse besser geeignet ist als eine Reihe von Schnitten, aus denen man sich mühsam das Gesamtbild erst aufbauen muß. Ebenso halte ich die Untersuchungen mit schwachen Lupenvergrößerungen für den geeignetsten Weg zum Erkennen der Detailverhältnisse der Keimscheiben. Nimmt man starke Vergrößerungen, so verschwinden dieselben oder werden undeutlich, und geringe Unterschiede der Textur, die bei schwachen Vergrößerungen, oft schon bei der Betrachtung mit bloßem Auge plastisch hervortreten, verwischen sich.

Zu bemerken wäre noch, daß die Entwicklungsvorgänge der Ober- und Unterseite in späteren Stadien geringen zeitlichen Schwankungen unterliegen, sodafs z. B. die Entwicklung der Oberfläche manchmal hinter der der Unterseite ein wenig zurückbleibt oder voraneilt; jedoch hat dies keine weitere Bedeutung, mußte indessen zum richtigen Vergleich der Flächenbilder bemerkt werden.

Die jüngsten mir zur Verfügung stehenden Keimscheiben sind auf Taf. XXVI dargestellt worden. Wir erkennen auf der Keimscheibe den nicht in der Mitte, sondern excentrisch nach hinten gelegenen, scharf hervortretenden Embryonalschild, die *Area embryonalis* Mehnerts, l. c., umgeben von einer ringförmigen helleren Zone, der *Area pellucida*, und das Ganze ringsum eingefasst von der dunkleren *Area opaca*. Ein Embryonalschild scheint für die Schildkröten eine ganz gewöhnliche Erscheinung zu sein. Es differenziert sich von dem Blastoderm die centrale Partie als Embryonalschild (Kupffer), embryonic disk (Clark). Es ist die schon von Baer und Remack für die entsprechende Region am Blastoderm des Hühnerkeimes gebrauchte Bezeichnung Schild ganz zutreffend, da dies Feld wirklich durch sein weißliches Aussehen und seine Dicke innerhalb des Blastoderms hervortritt.

Im hinteren Abschnitt des herzförmig ausgeschnittenen Embryonalschildes erblicken wir schon mit unbewaffnetem Auge eine dunklere Stelle, das Prostoma mit dem gleichfalls als dunklere Partie erscheinenden Primitivknoten. Der Urmund erscheint in diesem Stadium als ein zur medianen Achse des Schildes quergestellter Spalt, dessen Schenkel etwas nach vorn gebogen sind. Die vordere Lippe ist aufgewulstet und geschlossen. Die Schenkel der hinteren Urmundlippe biegen sich nach vorn um, jederseits dem Verlauf des Randes des

¹ Mehnert, E. Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*: Morphologische Arbeiten von Schwalbe 1892, Bd. 1, p. 365—495.

Embryonschildes folgend und dessen hintere verdickte Grenze bildend. Zwischen den Basen der Schenkel der hinteren Urmundlippe, entsprechend jenem früher erwähnten herzförmig ausgeschnittenen Teil des hinteren Randes der Area embryonalis, finden wir eine Partie, die im Niveau tiefer liegt als die umgebenden Teile des Embryonschildes, also im selben Niveau sich befindet wie das übrige Blastoderm, aus dem ja die aufgewulsteten Ränder des Prostomas plastisch hervortreten. Wir können diese Zellmasse als Primitivplatte auffassen. Sie setzt sich in der Regel schräg, manchmal auch gerade, streifenförmig nach hinten fort bis zum Rande der Keimscheibe, woselbst sie an beiden Seiten umbiegt und dem Rand der Keimscheibe folgend dieselbe halb umfaßt.

Dadurch erhalten wir das Bild zweier Sichel, einer äußeren am Rande der Keimscheibe, dem Dotter angelagert, verlaufend und einer inneren, von den hinteren Lippen des Urmundes ausgehend und den hinteren Rand des Embryonschildes begrenzend. Verbunden sind beide Sichel durch den von vorn nach hinten ziehenden Verbindungsstrang. In der Ansicht von unten sind die Verhältnisse noch schärfer ausgeprägt. Die innere Sichel, die wulstartig hervortritt und nach ihren freien Enden zu verstreicht, geht nach ihrer Mitte zu über in eine knopförmig erhabene Zellmasse, die wir als Primitivknoten bezeichnen. Der Verbindungsstrang und die äußere Sichel sind weniger hervortretend.

Vor dem Primitivknoten, dessen stark hervorspringende Masse nach vorn zu steil abfällt und nach hinten zu allmählich verläuft, finden wir die untere Ausmündung des schon durchgebrochenen Urdarmes, die in diesem Stadium breit und nischenartig erscheint. Wie ein Vergleich der Ober- und Unterseite ergibt, dringt der Urdarm schräg nach vorn gegen die Keimhöhle vor. Sofort in die Augen fällt außerdem noch die ausgesprochen netz- oder balkenförmige Struktur der Unterfläche, auf die wir noch zurückkommen werden.

Wie wir später sehen werden, ist dieses Sichelbild der Ausdruck für eine stärkere Anhäufung von Zellen, die mit der Zellmasse der Primitivplatte in ununterbrochener Verbindung stehen, aber in den peripherischen Teilen vom Ektoderm überzogen sind. Ehe wir jedoch auf diese Verhältnisse des näheren eingehen, wollen wir das Schicksal dieser Sichel, soweit es sich bei der Betrachtung der Flächenbilder der Keimscheiben erkennen läßt, weiter verfolgen.

Am schärfsten ausgeprägt finden wir die Sichelbildung im nächsten Stadium Taf. XXVI, Fig. 2 a und b. Die Lippen des Urmundes haben sich stärker gewulstet und die äußere Sichel hat sich etwas von dem Rande der Keimscheibe entfernt. In Gemeinschaft damit

erscheinen die Spitzen der Sichel ein wenig zurückgezogen und ihre mittlere Partie verdickt. Dadurch verkürzt und verstärkt sich der Verbindungsstrang etwas und erscheint mehr gerade.

Die Konzentration des Zellenmaterials der äußeren Sichel nach der Mitte zu dauert auch noch im nächsten Stadium, Taf. XXVI, Fig. 3, an und es legt sich nun fast das ganze Material dieser Sichel unter fortschreitender Verkürzung und Verbreiterung des Verbindungsstranges von hinten an den Embryonschild, bis wir schließlich noch ein wenig später die äußere Sichel völlig verschwunden und die innere Sichel im Oberflächenbilde nur noch schwach ausgeprägt finden. Durch dieses Anlagern des Materials der äußeren Sichel und durch Wucherung der zentralen Teile der inneren Sichel erfährt der Embryonschild im hinteren Abschnitt einen Zuwachs, und dadurch ist der Urmund, der früher hart am Rande der Area embryonalis seine Lage hatte, völlig in den Embryonschild hineingerückt. Während früher der Embryonschild im hinteren Teil herzförmig ausgeschnitten erschien und die Primitivplatte im Niveau tiefer als die Lippen des Urmundes gelagert war, ist dieser Niveauunterschied jetzt ausgeglichen durch den Zuwachs des Materials der Sichel. Dadurch erscheint die hintere Urmundlippe nunmehr geschlossen und sogar etwas höher aufgewulstet als die vordere. Als Rest der äußeren Sichel finden wir am hinteren Rande der Area embryonalis nun eine kleine knopfförmige Verdickung. Eine Sichelrinne ist in diesen und auch in späteren Stadien nicht zu beobachten.

Während dieser Vorgänge hat die Area pellucida ein flockiges Aussehen angenommen und die Abgrenzung des Embryonschildes ist weniger deutlich geworden, eine Erscheinung, die später noch weiter geht und auch leicht ihre Erklärung findet.

Wie man auf Schnitten sofort erkennt, ist das Bild des Embryonschildes bedingt durch ein Höherwerden der Zellen der Area embryonalis, unter gleichzeitiger pallisadenförmiger Aneinanderordnung derselben, also durch eine Verdickung des Blastoderms, während die Area pellucida der optische Ausdruck dafür ist, daß in ihrem Bereich die Embryonalschicht dünner ist als in ihrer Umgebung, und wie Mehnert, l. c., richtig angiebt, der Flächenausdehnung der subgerminalen Höhle entspricht. Da nun später diese Längszunahme der Zellen des Embryonschildes sich auch peripher auf die Area pellucida, wenn auch nicht in so hohem Grade, erstreckt, um ganz allmählich in die flachen Zellen derselben überzugehen, verwischt sich die scharfe Abgrenzung des Embryonschildes gegen seine Umgebung.

Einso scheint nun der Embryonschild dem hinteren Rande der Area opaca näher zu liegen, was auch der Fall und ganz natürlich ist, da ja, wie besprochen, eine Vergrößerung

des Embryonalschildes nach hinten stattgefunden hat. Bei Keimscheiben, bei denen von vornherein die Area embryonalis dem Rande der Area pellucida mehr als sonst genähert lag, kommt dann durch diese Wachstumszunahme des hinteren Randes des Embryonalschildes letzterer fast an den Rand der Area pellucida zu liegen.

Über die Herkunft der Sichel vermag ich nichts anzugeben, da mir jüngere Stadien fehlen, ebenso muß ich die Frage offen lassen, ob ihre Zellmasse ektodermalen oder entodermalen Ursprungs ist; sicher ist, daß in diesen Stadien beide Sichel, mit Ausnahme der zentralen Partie, am Übergange in die Primitivplatte von einer dünnen Lage des Ektoderms überzogen sind. Es ist wohl anzunehmen, daß sie den gleichen Ursprung haben, wie die Primitivplatte, also Stellen der Keimanlage darstellen, an denen die Sonderung in Ektoderm und Entoderm unterblieben ist, und daß sie erst nachträglich vom Ektoderm überwachsen werden. Gegen ihren Ursprung als Ektodermwucherung spricht, daß ihr Material zur Vermehrung des Primitivknopfes beiträgt und daß sie vom Ektoderm in einer gleichmäßigen einzelligen Lage überzogen werden.

Es ist klar, daß außer der Umlagerung der Masse der Sichelhörner zum Verschwinden des Bildes der Sichel auch eine Wucherung benachbarter Entodermzellen und die Verdickung der Ektodermlage beitragen wird; zum größten Teil wird aber das Material direkt umgelagert.

Sehen wir uns nach ähnlichen Gebilden bei den Schildkröten um, so müssen wir die Frage nach der Herkunft der Sichel, ob ektodermal oder entodermal außer acht lassen, da zur Entscheidung dieser Frage die entscheidenden jüngeren Stadien nicht vorliegen und wollen uns auf eine Zusammenstellung der Angaben über sichelähnliche Gebilde beschränken, ohne auf ihre Abstammung einzugehen.

Was zunächst die innere Sichel anbetrifft, so entspricht dieselbe der Sichel der Autoren und diese Übereinstimmung ergibt sich sofort durch einen Blick auf die einschlägigen Arbeiten. Nach Kupffer¹ und ² erstrecken sich bei *Emys europaea* „von dem Knopfe (Primitivknopf) aus symmetrisch nach beiden Seiten die Hörner der Sichel als beginnende peripherische Ausbreitung des Mesoderms“, und ferner „an dem Mesoderm kann man bald nach seinem Erscheinen drei Abschnitte unterscheiden, einen Teil, der von dem Gastrula-

¹ Kupffer. Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs: Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Jahrgang 1882, p. 15.

² Kupffer & Bencke. Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878, p. 9.

munde aus, entsprechend der hinteren Grenze des Embryonalschildes sich beiderseits lateralwärts erstreckt und die Bildung der Sichel bedingt.“

Auch Mitsikury und Ishikawa¹ beschreiben bei *Trionyx japonicus* Schlegel eine Sichel, „At the part where the embryonic shield posteriorly joins the area opaca there is a considerable transverse thickening shown both in the dorsal and ventral views, in the latter covered with yolk matter. This undoutly corresponds to the „sichel“ or sickle which Kupffer describes in a similar Lacerta embryo.“ Ebenso hat Mitsikury² später bei *Clemmys japonica* eine vom Ektoderm überzogene Sichel aufgefunden und giebt im Text davon ein Flächenbild von der Unterseite, woraus sich sofort die Übereinstimmung mit der inneren Sichel ergibt. Er sagt, sie schiene später ganz zu verschwinden, was genau auf die innere Sichel zutrifft. Wie sich aus Mehnerts³ Abbildungen von *Emys lutaria taurica* klar ergibt, ist seine Mesodermsichel identisch mit der inneren Sichel, jedoch läßt er daraus seine Gefäßsichel hervorgehen. Ich glaube, daß Mehnert zwei auch zeitlich verschiedene Gebilde identifiziert hat, da ja die innere Sichel dem hinteren Rande des Embryonalschildes angelagert ist, während die Gefäßsichel Mehnerts am Rande der Keimscheibe gelegen ist und erst viel später auftritt, zur Zeit wenn schon die Differenzierung des unteren Keimblattes erfolgt ist.

Der Ausdruck Mesodermsichel dürfte überhaupt nicht ganz zutreffend sein, da in diesen Stadien eine Sonderung des Entoderms in Mesoderm und Enteroderm noch nicht eingetreten ist, sondern sich noch überall eine einheitliche Zellmasse unter dem Ektoderm vorfindet; es wäre deshalb wohl angebrachter, sie Sichel des Primitivknötens zu nennen.

Die Primitivsichel Will's⁴ bei *Cistudo lutaria* Gesn. tritt ganz an die Oberfläche und ist vom Ektoderm vollständig frei. Sie geht nach Will dadurch in die Mesodermsichel über, daß ihr hinterer Rand, besonders aber die seitlichen Sichelhörner, allmählich vom Ektoderm von hinten und von den Seiten her überwachsen werden, sodafs dann nur der mittlere Teil

¹ Mitsikury & Ishikawa. On the Formation of Germinal Layers in Chelonia: Quarterly Journal of Microscopical Science, London 1887, Tome 27, New Series, p. 20.

² Mitsikury. On the Process of Gastrulation in Chelonia: Journal of the College of Science Imperial University Japan, Tokyo 1894, Vol. VI, p. 265.

³ Mehnert. Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*. Morphologische Arbeiten v. Schwalbe 1892, p. 405.

⁴ Will. Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (*Cistudo lutaria* Gesn.): Zoolog. Jahrb., Abt. für Anat. und Ontogenie, 1893, Bd. VI, p. 530 ff.

als rundliche Primitivplatte von dem ektodermalen Übergang frei bleibt. Nach Will ist diese Primitivsichel verschwunden bei beginnender Einstülpung des Urmundes. Er vergleicht diese Sichel, die nach ihm die Ausgangsform darstellt für die Primitivplatte, mit der Koller'schen Sichel beim Hühnchen. Es wäre möglich, daß sich diese Sichel auf die äußere Sichel beziehen ließe, jedoch kann ich bei dem Mangel von Abbildungen diese Frage nicht entscheiden.

Auch bei anderen Reptilien finden wir eine Sichel angegeben, so von Kupffer, l. c. p. 8, für *Lacerta agilis*; „Im engen Anschluß an die hintere Lippe des Urmundes gewahrt man eine beiderseits in zugespitzte Hörner ausgehende, halbmondförmige Bildung, die ich als Sichel bezeichne.“

Für *Hatteria* berichtet in neuester Zeit Schauinsland¹ das Gleiche: „Während es (das Mesoderm) im Bereich der Primitivplatte mit dem Ektoderm zusammenhängt, breitet es sich sonst frei von demselben von hier nach hinten, seitwärts und auch nach vorn aus; indem dabei die am meisten peripher gelegenen Teile — das gefäßbildende Mesoderm — anfangs den übrigen Partien, namentlich nach vorn, etwas voraneilen, kommt auch hier bei der *Hatteria* das Bild einer Mesodermisichel zur Ausbildung.“

Auch bei den Vögeln ist nach Gasser² eine derartige Bildung bekannt: „Was also der Sichel zu Grunde lag, war eine flügelartige Verbreiterung der Ektodermverdickung des Primitivstreifens.“

Ich glaube alle diese, von den verschiedenen Autoren beschriebenen Gebilde lassen sich ohne jede Schwierigkeit mit der inneren oder Mesodermisichel identifizieren.

Über eine äußere Sichel finden wir dagegen nur wenige Angaben.

Mehnert, l. c. p. 407, fand bei einigen dem Eileiter der *Emys* entnommenen Eiern schon bei der Betrachtung mit bloßem Auge ein scharf ausgeprägtes Bild, welches mit der von Koller beschriebenen Sichel übereinstimmte. In dem einen Falle war selbst eine dem Sichelknopfe Kollers zu vergleichende Verbreiterung derselben angedeutet. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, daß der in zwei Keimschichten gesonderte Keim an seiner äußersten Peripherie stellenweise von einer Zone von feinen Dotterkörnchen umzogen war, welche im Flächenbilde als Sichel imponierten.

¹ Schauinsland. Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden: Anat. Anzeiger XV, Bd. 1899.

² Gasser. Beiträge zur Kenntnis der Vogelkeimscheibe: Archiv f. Anat. und Entwicklungsgeschichte 1882, p. 394 und 395.

Er hebt ausdrücklich hervor, daß bei diesen Keimen ein Embryonalschild noch keineswegs abgegrenzt war. In späteren Stadien hat er vergeblich danach gesucht.

Koller¹ beschreibt am unbebrüteten Ei des Huhns am inneren Rande der Area opaca ein Gebilde, welches sich durch besondere Weise mehr oder weniger abhebt und eine halbmond- oder sichelförmige Figur darstellt mit einem mittleren verdickten Teil, dem Sichelknopf, späterhin mit einer Sichelrinne; manchmal rückt die Sichel in den Bereich der Area pellucida, ein Befund, der besonders in späteren Stadien bei der Bebrütung häufiger wird. Beim Auftreten des Embryonalschildes stößt derselbe nach hinten an die Sichel. Der als Sichelknopf bezeichnete Teil hat sich bedeutend vergrößert, die Sichelhörner erscheinen meistens verkürzt. Schließlich setzt sich der Primitivknopf nach vorn fort in den Primitivstreif, während die Seitenhörner sehr undeutlich geworden sind, in Gemeinschaft damit die Abgrenzung des Embryonalschildes verschwunden ist und die Area pellucida eine gleichmäßig gefärbte Scheibe darstellt.

Ich bin geneigt, dieses Gebilde auf die äußere Sichel von *Podocnemis* zu beziehen, besonders da wir auch bei *Podocnemis* Stadien vorfinden, in welchen diese Sichel vom Rande der Area opaca ab in die Area pellucida verlagert ist. Erschwert ist die Beurteilung dadurch, daß beim Huhn der Embryonalschild bald seine scharf umschriebene Abhebung einbüßt und dadurch die Lagebeziehungen der Sichel schwer zu erkennen sind. Was mich aber in dieser Ansicht bestärkt, ist, daß nach Koller auch beim Huhn der Primitivstreif nicht median gelagert war, sondern seitlich in einer seiner normalen Lage parallelen Richtung, sodafs er vollständig einer Keimscheibenhälfte angehörte; dabei wich er immer von der gradlinigen Form ab und sah wie gebogen aus. (Koller l. c. p. 325 und Taf. I, Fig. IV B).

Diese Beschreibung stimmt ganz genau mit dem Befund bei *Podocnemis*, wie ein Blick auf Taf. XXVI, Fig. 1 ergibt, wo auch der Verbindungsstrang jene eigentümliche von der Medianen abweichende Lage und die beschriebene gebogene Form aufweist.

Will erwähnt für *Cistudo lutaria* Gesn. ein Stadium, in welchem eine Sichel mit Sichelknopf vorhanden ist. Er betrachtet diese als Ausgangsform der Primitivplatte und vergleicht sie mit der Koller'schen Sichel beim Hühnchen; dieselbe würde also der äußeren Sichel bei *Podocnemis* entsprechen.

Es ist nun möglich, daß manchmal, besonders bei Vögeln, die Anlage der äußeren

¹ Koller, C., Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung: Sitzungsberichte der Math.-Naturw. Klasse d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. 80. Bd. III. Abt., p. 316. 1879.

und inneren Sichel fast an derselben Stelle erfolgt und nur zwei zeitlich verschiedene Gebilde darstellt, deren Erkenntnis aber gerade durch diese Lagerung an gleicher Stelle sehr erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht wird, sodafs also auch beim Huhn zwei zeitlich getrennte Sicheln vorkommen, jene Primitivsichel Kollers und dann die Sichel der Autoren. Wir können also die äufsere Sichel als Primitivsichel bezeichnen und die innere als Mesodermisichel oder Sichel des Primitivknotens.

Während die Primitivsichel durch Umlagerung ihr Zellmaterial zur Bildung des Primitivstreifens beisteuert, zeigt die Mesodermisichel die beginnende Ausbreitung des Mesoderms an und verliert später ihr deutliches Aussehen, weil sich in ihrem Bereich durch Wucherung weitere Zellen des Mesoderms anlagern, wodurch das früher deutlich hervortretende Sichelbild zum Verschwinden gebracht wird. Man kann diesen Vorgang ganz gut an den Abbildungen auf Tafel XXVI verfolgen, an denen man bei der Betrachtung der Flächenbilder von der Unterseite erkennen kann, wie durch Brückenbildung von den Wänden des Urdarmes zur inneren Sichel, also durch Wucherung der ursprünglich mesodermfreien Zone, wohlverstanden des zukünftigen Mesoderms, die ursprünglich scharf hervortretende innere Sichel an Deutlichkeit abzunehmen beginnt.

Auch bei *Podocnemis* kann der Embryonalschild derartig excentrisch im hinteren Teil der Area pellucida gelagert sein, dafs zwischen Area opaca und Embryonalschild nur ein kleiner Zwischenraum noch übrig bleibt, sodafs also die Area intermedia, wie wir den Embryonalschild ringförmig umgebenden Teil der Area pellucida nach Wills Vorgang nennen können, an dieser Stelle fast verschwunden ist, weshalb dann besonders in späteren Stadien der Embryonalschild mit seinem hinteren Rand fast an die Area opaca heranreicht.

Obschon Mehnert l. c. besonders betont, dafs er das Dottersichelbild von *Emys lutaria taurica*, also eine äufsere Sichel bemerkt hat bei Keimscheiben, bei denen ein Embryonalbezirk noch nicht abgegrenzt war und dafs er später nach Differenzierung des Schildes vergeblich danach gesucht hat, möchte ich sein Dottersichelbild doch auf meine äufsere Sichel beziehen, da es ja möglich wäre, dafs dies gerade das Ausgangsstadium für die Entwicklung der Sicheln darstellt, entsprechend der Koller'schen Sichel, namentlich da er auch eine dem Sichelknopf Kollers vergleichbare Bildung daran gesehen hat. Es wäre ja möglich, dafs in diesem frühen Stadium diese Sichelanlage noch so wenig ausgeprägt sich erwies, dafs sie sich im Flächenbild, aber noch nicht auf Schnitten, deutlich hervorhob und dafs ihm vielleicht gerade die folgenden Stadien mit stärkerer Ausbildung der Sichel und der ersten Anlage des Primitivstreifens nicht zur Verfügung standen.

Mehnert hat dieses Bild nur zweimal gesehen, während ich gerade aus diesen Sichel-Stadien ein reichliches Material aufzuweisen habe. Es könnte vielleicht sein, daß diese Stadien rasch vorübergehen und mir gerade der Zufall eine gröfsere Anzahl zugeführt hätte, hervorgerufen dadurch, daß die frisch gefangenen Tiere manchmal noch ein paar Tage in der Gefangenschaft gehalten wurden, ehe die Entnahme der Eier aus dem Eileiter erfolgte und daß durch die Verhinderung der Eiablage eine retardierte Entwicklung eingetreten sei; möglich aber auch, daß bei *Podocnemis* infolge der schärferen Ausbildung und der verhältnismäßigen Gröfse des Embryonalschildes dieses Stadium länger andauert und alle Verhältnisse klarer und deutlicher erscheinen als bei anderen Schildkröten.

Ich entsinne mich übrigens, bei *Chelone imbricata* ähnliche Bilder gesehen zu haben mit fast kreisförmiger, dem Rande der Area opaca folgender äußerer Sichel, jedoch ist mir, wie oben bemerkt, das Glas mit den Keimscheiben von *Chelone* auf der Reise verloren gegangen und es ist mir deshalb nicht möglich, darüber Genaueres anzugeben, da ich versäumt hatte, von diesen Stadien Zeichnungen anzufertigen. Betrachten wir übrigens die Abbildung von Mitsikury (l. c. p. 264, Fig. A) und diejenige von Mehnert (l. c. Taf. XVIII, Fig. 10^b und 13^b), welche Stadien mit bereits durchgebrochenem Urdarm darstellen, so bemerken wir hinter dem Primitivknoten eine knopfförmige Verdickung, welche von Mehnert als medianer Knoten des Primitivstreifs bezeichnet wird und auferhalb des eigentlichen Embryonalschildes gelegen ist. Dies entspricht ganz genau meinen Stadien nach Anlagerung des Materials der äußeren Sichel, sodafs wohl anzunehmen ist, daß auch bei *Clemmys* und *Emys* sich die vorhergehenden Stadien bei genauerem Nachforschen in Übereinstimmung mit dem Befund bei *Podocnemis* werden bringen lassen, besonders da auch Mitsikury l. c. betont, daß in seinen jüngsten Stadien der Primitivknopf zum größten Teil auferhalb des Embryonalschildes liegt, und daß er später in den Schild hineinrückt.

Will¹ giebt von einem Stadium von *Platydictylus facetanus* Schreib. mit schon durchgebrochenem Urdarm eine Abbildung, welche in Bezug auf die Sichel fast ganz meiner Figur 2^a auf Taf. XXVI entspricht. Nach ihm veranlassen die mesodermalen Seitenflügel der Primitivplatte unmittelbar hinter dem Embryonalschilde eine leichte Erhebung von sichel-förmiger Gestalt, die aber als Sichel im eigentlichen Sinne nicht mehr zu bezeichnen ist, weil sie bereits vom Ektoderm überwachsen ist. Er deutet dieselbe als Kupffers Sichel;

¹ Will. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydictylus facetanus* Schreib.); Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. und Ontogenie 1893, Bd. VI, Taf. 3, Fig. 24.

ich möchte sie aber eher auf meine äußere Sichel beziehen, da sie hinter dem Embryonalschild in der Area intermedia gelegen ist, während die Kupffer'sche Sichel sich, entsprechend der hinteren Grenze des Embryonalschildes, lateralwärts erstreckt und auch in seiner Zeichnung zu erkennen ist.

Trotzdem mir jüngere Stadien fehlen und ich deshalb die Schilderung des Entstehens des Primitivstreifens nicht geben kann, möchte ich doch andeuten, wie dieselbe vielleicht zu denken wäre. Es wäre ja möglich, daß die von Mehnert l. c. beschriebene sogenannte Dottersichel der Vorläufer der äußeren Sichel darstellt; wir hätten alsdann hier ein Gebilde, wie es Koller l. c. als erste Anlage des Primitivstreifens beschreibt, nämlich excentrisch in Form einer Sichel am inneren Rande der Area opaca, zu einer Zeit, in welcher noch keine Spur eines Embryonalschildes angelegt ist. Der mittelste verdickte Teil dieser Sichel, von Koller als Sichelknopf bezeichnet, verlängert sich bedeutend, dabei manchmal einen gebogenen Verlauf nehmend, nach dem Zentrum der Keimscheibe zu und stellt den Primitivstreifen dar, während gleichzeitig damit die Area embryonalis sich auszubilden beginnt. Sein vorderes Ende tritt in den Embryonalschild hinein, der dadurch herzförmig ausgeschnitten erscheint. Während sich die Partie vor der vorderen Spitze des Primitivstreifens lippenartig aufwulstet, beginnt der vordere Teil des Primitivstreifens sich sackförmig einzustülpen als Urmund und stellt nach dem Durchbruch den Urdarm dar. Zu gleicher Zeit bilden sich durch Wucherung vom Primitivknoten aus, der ja nichts anderes darstellt als die hintere untere verdickte Wandung der Durchbruchsöffnung, flügelartige Fortsätze als beginnende seitliche Fortsetzungen des zukünftigen Mesoderms, während sich das Gewebe des Primitivstreifens durch Umlagerung der äußeren oder Primitivsichel stärker konzentriert und nun den Embryonalbezirk von hinten begrenzt und die hintere Urmundlippe bildet. Schließlich ist die äußere Sichel verschwunden und ihr Material im Primitivstreifen angehäuft, während die innere oder Mesodermsichel zwar bestehen bleibt, auf dem Flächenbild aber undeutlich wird, da sie ja nur die Ausbreitung des Mesoderms darstellt und ihre scharfen Begrenzungen durch weitere Anlagerungen von Mesoderm verliert.

Es ist dies Ganze nur eine vollkommen hypothetische Annahme, die ich nur angeführt habe, um die Aufmerksamkeit späterer Forscher auf diesen Punkt zu lenken.

Fassen wir alles Angeführte zusammen, so erkennen wir, daß wir zwei Sichelvornamen voneinander scheiden müssen. Eine äußere, welche die Ausgangsform der Primitivplatte darstellt und der Koller'schen Sichel beim Hühnchen, der Primitivsichel Wills bei *Platydictylus* und *Cistudolularia* und der äußeren Sichel bei *Podocnemis madagascariensis* entspricht, und

eine innere, entsprechend der Sichel der Autoren, gleich Mesodermsichel, Sichel des Primitivknotens, Kupffer'sche Sichel, innere Sichel bei *Podocnemis*.

Unabhängig davon ist die Gefäßsichel Mehnerts, die viel später auftritt, nachdem das Bild des Embryonalschildes schon längst verschwunden ist und, dem Rande der Keimscheibe folgend, dem Dotterwall angelagert ist, also dann die Stelle der äußeren Sichel eingenommen hat.

Ich möchte auch vorschlagen, zu unterscheiden zwischen dem Primitivknoten und dem Primitivknopf. Letzterer ist die mediane Verdickung der Primitivsichel oder äußeren oder Koller'schen Sichel, während der Primitivknoten die Verdickung des hinteren unteren Abschnittes der Urdarmwandung, also die mediane Verdickung der inneren oder Mesodermsichel oder Sichel der Autoren darstellt.

Ehe wir zur Schilderung der Entstehung des Mesoderms übergehen, wollen wir erst die Veränderungen verfolgen, welche der Keim schon bei der Betrachtung der Flächenbilder erkennen läßt, unter Zuhilfenahme der im Text abgebildeten Querschnittserien.

Auf Tafel XXVII sehen wir eine Reihe von Keimscheiben dargestellt sowohl in der Ansicht von der Ober- wie von der Unterseite. Die Zeichnungen sind bei auffallendem Licht nach ungefärbten Chromsäurepräparaten angefertigt, weil gerade derartige gut gehärtete Präparate die größten Feinheiten klar erkennen lassen, während umgekehrt die Färbung häufig störend wirkt und die Schärfe des Bildes beeinträchtigt.

Es ist nur der Embryonalbezirk gezeichnet, soweit sich derselbe deutlich erkennen läßt; bei weiterer Entwicklung werden ja, wie früher bemerkt, die Umrisse des Embryonalschildes undeutlich und dann ist keine scharfe Abgrenzung der Area embryonalis gegen die Area intermedia mehr zu erkennen. Dadurch scheint ein Wachstum des Embryonalbezirkes stattgefunden zu haben, während sich thatsächlich jedoch nur die gegenseitigen Grenzen verwischen, denn in allen diesen Stadien und noch viel später ist ein Wachstum der Keimscheibe als solcher nicht zu konstatieren. Durch dies Verwischen der Grenzen erscheint dann naturgemäß das Bild der Area pellucida und Area opaca schärfer ausgesprochen.

Betrachten wir nun die Abbildungen der Flächenansichten von der Dorsalseite, so sehen wir, wie die hintere Lippe des Urmundes, der ja in den vorhergehenden Stadien herzförmig ausgeschnitten erschien, sich allmählich zu schließen beginnt. Zu gleicher Zeit macht sich aber an der vorderen Urmundlippe das Auftreten einer seichten Einkerbung bemerkbar, die auch schon Mehnert l. c. in seiner Figur 10a von *Cistudo lutaria taurica* andeutet. Zur selben Zeit etwa erkennen wir vor dem Urmund eine hellere Partie, die in der Mitte

eine leichte Furche aufweist, sich nach vorn ausbreiten. Etwas später vertieft sich diese Rinne, besonders in ihrem mittleren Abschnitt, während sie nach vorn zu sanft verstreicht, nach hinten aber sich fortsetzt durch jene Einkerbung der vorderen Urmundlippe in den Urmund hinein. Am schärfsten finden wir diese Rinne, die ja auch für *Crocodilus madagascariensis* charakteristisch ist¹, und die wir dort als Richtungsfurche oder Rückenrinne bezeichneten und auf die wir später noch zurückkommen werden, in den Figuren 9—11 auf Taf. XXVII ausgeprägt. Später wird dieselbe, wie wir auf den folgenden Bildern sehen, fast völlig ausgezogen und ausgeglichen. Man kann sie als Vorläufer der Medullarrinne auffassen; eine besondere Bedeutung und prinzipielle Wichtigkeit ist ihr wohl nicht beizulegen, wenn man sie nicht etwa als homolog dem Kopffortsatz des Primitivstreifens bei Vögeln betrachten will.

Betrachten wir die Abbildungen der Keimscheiben von der Unterseite, so fällt uns sofort ein leicht erhabenes lichtereres Netz- oder Balkenwerk in die Augen, welches sich von dem Grunde der Keimscheibe abhebt. Dieses Netzwerk ist schon von Mitsikury, Will und Mehnert beobachtet worden und letzterer giebt davon eine Reihe vortrefflicher Zeichnungen.

Mehnert betrachtet dies im Flächenbild ernierte Netz als den Ausdruck für die aus dem Verbinde des Urdarm-epithelhofes (scl. oberer Urdarmwand) losgelösten Mesodermstränge, welche sich im Furchungsspalte centrifugal zwischen Ektoderm und Paraderm weiter vorschieben. Ich bin mit Mitsikury der Ansicht, daß dieses Netzwerk einfach der Oberflächenansdruck ist für die Zellen, die sich vom Primitivknoten über die Ventralseite des Embryonalschildes ausbreiten, also durch Entodermstränge gebildet wird, die in starker Wucherung begriffen und bestrebt sind, sich nach allen Seiten auszubreiten.

Will l. c. erklärt für *Cistudo lutaria* Gesn. diese eigenartige Zeichnung durch den unregelmäßig spongiösen Bau der dorsalen Urdarmwandung in ihrem vorderen Abschnitt, was aber wohl kaum zutreffend ist, da sich ja aus den Zeichnungen ein aktives Wachstum dieses Netzwerkes auch seitlich über den Bereich der oberen Urdarmwandung hinaus nachweisen läßt, während gerade der mittlere Teil der Urdarmwandung niemals diesen Bau, sondern eine epithelartige Glättung aufweist. Durch Vacuolenbildung wird dies Netzwerk

¹ Voeltzkow. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodilus madagascariensis* Grand.: Voeltzkow, Wissenschaftliche Ergebnisse der Reisen in Madagaskar und Ostafrika in den Jahren 1883—1895 Bd. II, Taf. II in: Abhandlungen der Senckenberg. naturf. Gesellschaft zu Frankfurt a. M. 1890, Bd. XXVI.

nicht vorgetauscht. Die Seiten sind so plastisch, dafs man sie bei seitlichem Aufblick auf die an einer Seite gehobene oder senkrecht gestellte Keimscheibe leistenartig erhaben über die Unterseite des Embryonalschildes verlaufen sieht. Mehnert l. c. hat dieser Masse den Namen Mesodermhof gegeben, der insofern nicht ganz unzutreffend ist, wenn man sich vor Augen hält, dafs thatsächlich diese Zellmasse ja das gesamte Mesoderm plus Enteroderm in sich vereinigt und sich in seiner Masse als Mesoderm darstellt in dem Augenblick, wo die Sonderung des Entoderms in zwei Schichten perfekt geworden ist; denn es wird dabei ja fast die ganze Masse des Entoderms zum Mesoderm mit Ausnahme des im grofsen und ganzen einschichtigen, sich als ganz dünnes Blatt darstellenden Enteroderms.

Diese netzförmige Struktur der Unterseite verschwindet später unter Zunahme der Entodermzellen und durch dichteres Aneinanderlagern derselben. Schon Mehnert l. c. macht darauf aufmerksam, dafs, wie schon aus einer oberflächlichen Betrachtung hervorgeht, die peripherische Ausbreitung des Mesodermhofes nicht mit der Area embryonalis (scl. Embryonalschild) zusammenfällt, was ganz richtig ist; jedoch kann ich seiner Angabe nicht beistimmen, dafs die Anlage dieser Zellmasse am cranialen Ende beginne und von dort aus rückwärts schreite, sondern gerade das Gegenteil ist der Fall. Es breitet sich die Zone des Netzwerkes unter dem Embryonalschild von der Stelle, an welcher der Durchbruch des Urdarms erfolgt, radiär nach der Peripherie des Schildes aus und zwar vom Primitivknoten aus hauptsächlich nach vorn, jedoch auch seitlich, und gerade dadurch wird ja das Bild der inneren Sichel, die in früheren Stadien sehr scharf abgesetzt erschien, undeutlich und zum Verschwinden gebracht.

Ich möchte hier noch erwähnen, dafs gerade zur Zeit, wenn im Oberflächenbild die innere Sichel so scharf ausgesprochen erscheint, dieses Bild nicht blofs hervorgerufen wird durch das Zellmaterial der Sichel allein, sondern dafs darauf auch zum Teil der aufgewulstete hintere Rand des Embryonalhofes und das fast plötzliche Übergehen der hohen Pallisadenzellen dieser Partie in die platten Zellen der Area intermedia von Einflufs ist. Jedenfalls trägt später, trotzdem das Material der inneren Sichel nicht verschwunden ist, beim allmählichen Übergreifen der hohen Zellen des Embryonalbezirkes auf die Area intermedia, das Verschwinden dieses scharf ausgesprochenen Randes dazu bei, das Bild der inneren Sichel bei der Betrachtung des Flächenbildes von der Oberseite zu verwischen. Für die Betrachtung von der Unterseite hat dies weniger Bedeutung; nur wird hier, wie oben erwähnt, das Bild der Sichel weniger deutlich durch Wucherung der Zellen des Primitivknotens und Anlagerung des Materials desselben, wodurch die Niveauunterschiede zum Teil

verwischt werden. Ob nun dies Hervorwölben des hinteren Randes sich als Folgeerscheinung der Ansammlung der Zellen der inneren Sichel darstellt, oder ob die Zellen der inneren Sichel sich dem Hervorwölben des Randes folgend ansammeln und seitwärts ausbreiten, ob also erst die Ausbildung dieses hinteren Randes des Embryonalschildes und darauf erst das Auftreten der inneren Sichel erfolgt oder umgekehrt, oder ob beides Hand in Hand geht, vermag ich bei dem Fehlen jüngerer Stadien nicht zu entscheiden.

Ich will gleich hier kurz auf die weiteren Veränderungen eingehen, welche bei der Betrachtung der Oberflächenbilder sichtbar sind, und die wir auf Taf. XXVIII dargestellt finden. Wir sehen, daß sich die Rückenrinne ganz ausgezogen hat, daß jedoch der Primitivknoten, wenn auch in etwas mehr abgeflachter Gestalt und etwas weniger scharf ausgeprägt, erhalten geblieben ist.

Die vordere Urmundlippe ist gleichfalls in ihrer Masse zurückgetreten und hat sich abgeflacht, sodafs sie auf Schnitten nicht mehr über das Niveau der Umgebung hervortritt. Dadurch nun, daß sich die Medullarwülste stärker erheben und sich gleichzeitig die Medullarrinne vertieft und sich nach hinten auf die vordere Urmundlippe ausdehnt, wird die ganze Masse der vorderen Urmundlippe, deren Spaltung in zwei Hälften ja schon in den vorhergehenden Stadien durch eine Furche angedeutet war, durch diese sich nach hinten verlängernde Medullarrinne vollständig gespalten und ihre Masse den Wänden der Medullarfalten angelagert. Da sich zu gleicher Zeit die hintere Urmundlippe schärfer ausprägt und sich zungenförmig zwischen die sie seitlich umfassenden hinteren Enden der Medullarwülste verschiebt, erhalten wir das in Fig. 16 auf Tafel XXVIII dargestellte Stadium mit wohl ausgebildetem Caudalknoten Mehnerts.

Auf der Unterseite erkennen wir die erste Anlage des Kopfes, ebenso am caudalen Ende den noch immer persistierenden Primitivknoten. Derselbe setzt sich später weniger scharf ab, wird flacher und schliesslich ganz von den Darmfalten umschlossen und in das Darmlumen aufgenommen.

Die weiteren Veränderungen, wie Verschluss der Medullarrinne, Anlage des Amnions, weitere Ausbildung des Kopfes und Kopfdarmes, verlaufen in der bekannten Weise und sind aus den Abbildungen ohne Kommentar ersichtlich.

Untersuchen wir die auf Taf. XXVI und XXVII abgebildeten und oben besprochenen Stadien auf Schnitten, wie ihn uns zum Beispiel Fig. 24 auf Tafel XXIX und ferner die Querschnittserien Textfigur 2a und 3a darstellen, so finden wir im ganzen Bereich der Keimscheibe zwei Zellschichten, die scharf voneinander getrennt sind.

Die oberflächliche Zellschicht, das Ektoderm, besteht aus einer Lage flacher Zellen, die im Bereich des Embryonalschildes sich verdicken, höher werden und sich pallisadenförmig nebeneinander stellen. Nach vorn zu werden sie niedriger und gehen allmählich in die Zellen der Area intermedia über; am hinteren Rande aber setzen sie sich scharf gegen die Zellen der Area intermedia ab. Man ersieht dies recht klar aus dem Längsschnitt Fig. 28 auf Taf. XXIX. Die untere Lage besteht aus rundlichen, zum Teil auch sternförmigen Zellen und stellt eine einheitliche Masse dar, das Entoderm, welches von einer Sonderung noch nichts erkennen läßt.

Nur eine Stelle ist von dieser Differenzierung frei und zwar jene hinter dem Urmund gelegene, welche wir als Primitivplatte bezeichnen. Betrachten wir irgend einen Querschnitt durch die Primitivplatte, wie ihn uns zum Beispiel der Schnitt 7, Textfigur 2a, Seite 296 zeigt, so erkennen wir sofort, daß das Ektoderm gegen die Primitivplatte nicht scharf abgesetzt erscheint, sondern daß ein ganz allmählicher Übergang zwischen beiden besteht.

Ob nun in noch früheren Stadien, also vor dem Durchbruch des Urdarmes, das Ektoderm von der Primitivplatte scharf abgegrenzt ist und eine Verschmelzung von Ektoderm und Entoderm, wie Will l. c. angiebt, erst sekundär und in verhältnismäßig später Zeit erfolgt, vermag ich bei dem Mangel jüngerer Stadien nicht zu entscheiden. Es soll sich dieser Unterschied nach Will, l. c. p. 549, auch in dem Tinktionsvermögen des Ektoderms und der Primitivplatte ausprägen, indem letztere stets wegen der reicheren Dottermenge blasser gefärbt erscheint. Davon habe ich nichts bemerken können. Auch Mitsikury l. c. war nicht imstande eine scharfe Trennungslinie aufzufinden von Entoderm und Ektoderm an der Grenze gegen die Primitivplatte.

Die Fig. 29, Taf. XXIX ist ein Sagittalschnitt durch die Mitte des Urmundes, dargestellt vom Stadium Fig. 2, Taf. XXVI, mit bereits durchgebrochenem Urdarm. Wir erkennen sofort die starke Anhäufung von Zellmaterial im Primitivknoten, und sehen, wie sich diese Zellmasse, allmählich an Stärke abnehmend, nach hinten fortsetzt bis zum Dotterwall, wo wir wieder eine leichte Zellanhäufung des Entoderms vorfinden, entsprechend der äußeren Sichel. In diesem breiteren Teil überzieht das Ektoderm in dünner Lage das Material der Primitivplatte und geht nach vorn ohne scharfe Grenze in dasselbe über.

In der auf folgender Seite stehenden Textfigur ist ein sagittaler Schnitt durch die Seitenpartie des gleichen Stadiums wiedergegeben. Wir erkennen hier ganz deutlich, wie die Ektodermzellen an dem hinteren Rande des Embryonalschildes plötzlich an Höhe abnehmen und in eine Lage platter Zellen übergehen, die im Bereich der Area intermedia nach hinten ziehen.



Hinterer Teil eines seitlichen Sagittalschnittes mit den beiden Sichel. Vergr. 10fach.
a. S. = äußere Sichel, i. S. = innere Sichel; x = Rand des Embryonalhofes.

Die Hauptmasse der inneren Sichel, deren Material sich kontinuierlich in das des Primitivknotens fortsetzt, ist, wie wir sehen, am inneren hinteren Rande des Embryonalschildes angehäuft. Von dort aus nach hinten setzt sich eine zarte, im großen und ganzen einzellige Zellschicht bis zum Rande der Keimscheibe fort, wo dem Dotter angelagert, wir wieder eine Anhäufung von Zellen des Entoderms vorfinden, entsprechend der äußeren Sichel.

Bei der Schilderung der Bildung des Mesoderms kann man absehen von einer Trennung in gastrales und prostomiales Mesoderm, welche, da beide zusammengehören, doch nur eine künstliche sein würde, um so mehr als der Verlauf der Bildung bei beiden in gleicher Weise sich abspielt.

Die Sonderung der unteren Keimblätter erfolgt erst ziemlich spät. Betrachten wir Schnitte durch die auf Tafel XXVI dargestellten Keimscheiben, wie sie uns Fig. 24 auf Taf. XXIX und die Textfiguren 2a und 3a wiedergeben, so finden wir überall nur 2 Keimblätter entwickelt, ein einschichtiges, nur im Bereich des Embryonalschildes durch Höhenzunahme der Zellen stärker erscheinendes Ektoderm, und darunter ein mehrschichtiges, besonders im medianen Teil verdicktes Entoderm, welches sich nach den Seiten hin allmählich verflacht und sich in einer dünnen, häufig nur einzelligen Zelllage über die Grenze des Embryonalschildes bis zur Area opaca fortsetzt. Eine Ausnahme bildet die Primitivplatte, an welcher Ektoderm und Entoderm allmählich ineinander übergehen. Das Einzige, was sich sonst am Entoderm konstatieren läßt, ist, daß sich längs der Medianlinie die Zellen etwas fester aneinander gelegt haben und eine mehr radiäre Lage annehmen.

Auch in sämtlichen auf Tafel XXVII abgebildeten Keimscheiben sind bis Fig. 12 nur erst zwei Keimblätter vorhanden. Von jetzt an bemerken wir, wie Fig. 25, Taf. XXIX, ein Querschnitt durch die Mitte der Keimscheibe vom Stadium Fig. 13, Taf. XXVIII, zeigt, eine Veränderung. Wir sehen, wie an der unteren Grenze des Entoderms gegen die Keimhöhle zu im Entoderm Spalträume auftreten, zeitlich am frühesten an den Seiten, jedoch auch an

anderen Stellen beginnend, während sonst noch das Entoderm in kontinuierlichem Zusammenhang sich darstellt. Eingeleitet wird dieser Prozefs durch eine Art Auflockerung dieser Partien und losere Anordnung der Zellen an diesen Stellen.

Dadurch, dafs diese Spaltung weiter fortschreitet, vergleiche Taf. XXIX, Fig. 26, welche einen Schnitt durch die Keimscheibe, Taf. XXVIII, Fig. 14, wiedergiebt, wird eine Sonderung herbeigeführt in eine untere, zum grofsen Teil einschichtige Lage, welche das sekundäre Entoderm oder Enteroderm darstellt, und in ein oberes Stratum, welches die ganze Masse des früheren Entoderms umfafst, mit Ausnahme jener abgespaltenen Lage, und die Anlage des Rumpfmesoblasts, das Mesoderm, darstellt.

In Fig. 26 ist diese Abspaltung schon fast völlig durchgeführt, mit Ausnahme einer Stelle bei +. Bemerkenswert ist diese Stelle übrigens deshalb auch, weil hier das Enteroderm stets eine gröfsere Stärke aufweist. Während sonst das Enteroderm sich in einzelliger Lage abhebt, finden wir hier stets ein starkes Lager von Enterodermzellen. Es ist diesem Gebilde wohl keine weitere Bedeutung beizulegen, da, soweit ich sehen konnte, dasselbe später ausgeglichen wird.

Im Stadium Taf. XXVIII, Fig. 16, ist diese Sonderung des unteren Keimblattes, wie der Querschnitt Taf. XXIX, Fig. 27 beweist, vollständig durchgeführt.

Diese Spaltung des Entoderms erstreckt sich aber nicht bis zur Mitte, sondern die Partie unter der Chorda bleibt davon frei und letztere wird erst später von Enteroderm von den Seiten her unterwachsen.

Es wird also, wie wir gesehen haben, der Urdarm nicht zum Darmepithel, sondern dieses wird angelegt vom sekundären Entoderm oder Enteroderm.

Das gesamte Material für das zukünftige Mesoderm liegt demnach schon im Entoderm in genügender Stärke fertig gebildet vor, auch in den Seitenpartien, und es wandelt sich die ganze Masse des Entoderms um in das Mesoderm, mit Ausnahme einer im grofsen und ganzen einschichtigen, sich abspaltenden unteren Zelllage, welche das Enteroderm darstellt

Betrachtet man die Litteratur über die Bildung des Mesoderms bei den Reptilien, so sind darüber alle neueren Beobachter, die sich mit der Untersuchung desselben beschäftigt haben, einig, dafs dasselbe entodermalen Ursprunges ist; jedoch in Bezug auf die Art dieser Bildung weichen die Ansichten auseinander.

Ein Teil der Autoren nämlich läßt das Mesoderm entstehen als paarigen Divertikel des Urdarmepithels, so Hoffmann¹ und Weldon² für *Lacerta*, Mitsikury und Ischikawa³ für *Trionyx japonicus*, Mitsikury⁴ für *Chelonia couana*. Auch Wenkebach⁵ läßt bei *Lacerta agilis* das gastrale Mesoderm sich entwickeln aus dem oberen Teile der Urdarmwand neben der Chorda, also aus der Grenzstelle zwischen Chorda und Darmtentoderm, während das peristomiale Mesoderm aus dem Rande des Blastoporus entsteht.

Dagegen läßt Willl. c. das gastrale Mesoderm, sowohl für *Itatydactylus mauritanicus*, wie für *Lacerta* und *Cistudo Intaria* Gesn. auftreten in Form paariger Mesodermplatten, die anfänglich durch große Zwischenräume getrennt sind und wahrscheinlich dadurch entstanden sind, daß durch an den seitlichen Rändern des Urdarmes auftretende Urdarmfalten ein Teil der dorsalen Urdarmwand unterwachsen wird. Diese unterwachsenen Mesodermplatten nähern sich allmählich der Mittellinie infolge des Vorwachsens der erwähnten Urdarmfalten. Die unterwachsene obere Urdarmwandung wird zum somatischen, das obere Blatt der Urdarmfalte zum splanchnischen Blatt des Mesoderms, während das untere Blatt des letzteren das definitive Darmepithel liefert. Dann kommen die beiden Mesodermplatten, sobald die Urdarmfalten die Chorda erreicht haben, proximal zur Verschmelzung und Abschnürung vom Entoderm, und der Unterwachsungsprozefs findet sodann dadurch seinen Abschluß, daß die untere entodermale Lamelle der Urdarmfalten ihr Vorwachsen allein fortsetzt und hierdurch die Chorda zur Unterwachsung bringt. Schließlich läßt Mehnert l. c. seinen Rumpfesoblast, der mit dem gastraln Mesoderm der Autoren identisch ist, entstehen vor dem Blastoporus als ein Derivat der oberen Urdarmwand. Es treten nämlich in der oberen Urdarmwand Vakuolen auf, die an Größe zunehmen und schließlich zu einer Spaltung derselben führen in erstens eine untere von ganz niedrigen Zellen gebildete Lage, welche das eigentliche Enteroderm oder Epithel des bleibenden Darmrohrs repräsentiert und zweitens

¹ Hoffmann, C. K. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 40, S. 214—246. 2 Taf.

² Weldon, A. R. Note on the early development of *Lacerta muralis*: Quart. Journal of microscopical science. Bd. 23, p. 133—144. 3 Taf. 1883.

³ Mitsikury and Ischikawa. On the formation of the germinal layers in *Chelonia*: Quart. Journal of microscop. sc. 1886, S. 17—47. 4 Taf.

⁴ Mitsikury, K. Further studies on the formation of the germinal layers in *Chelonia*: Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. V, pt. 1. 1891.

⁵ Wenkebach. Der Gastrulationsprozefs bei *Lacerta agilis*: Anatom. Anzeiger 1891. Nr. 2; p. 57—61. Nr. 3, p. 72—77.

in ein oberes lockeres, von sternförmigen, vielverästelten Zellen gebildetes Stratum, welches die Anlage des Rumpfmesosoblastes darstellt. Der Ort der ersten Rumpfmesosodermbildung ist das craniale Ende der oberen Urdarmwandung.

Wie wir gesehen haben, tritt ja auch bei *Podocnemis madagascariensis* eine Spaltung des Entoderms ein, welche zur Sonderung desselben in ein im großen und ganzen einschichtiges unteres Blatt, das Enteroderm, und ein oberes kompakteres, die ganze Masse des Entoderms, mit Ausnahme der abgespaltenen unteren Schicht, umfassendes oberes Blatt, das Mesoderma, führt. Nur tritt die Abspaltung nicht am cranialen Ende sondern zuerst am caudalen Ende auf.

Mehnert l. c. beschreibt zwei aus dem Urdarmlumen in die Mesoblastmassen hineinragende Divertikel und betrachtet diese Urdarmdivertikel als eine herorragende Rumpfmesosoblastbildungsstätte. Er nimmt als bewiesen an eine Homologie der Coelomdivertikel der Evertebraten und der Urdarmdivertikel der Vertebraten, und bezeichnet deshalb letztere auch als Coelomdivertikel.

Ich muß gestehen, daß ich mich dieser Auffassung nicht anschließen kann. Nach meinen Untersuchungen, und wie man auch aus den Abbildungen der Schnittserien und den Oberflächenbildern ersieht, sind diese Coelomdivertikel nichts weiter als die seitlichen, bei dem Durchbruch des Urdarms stehen gebliebenen Wände desselben, die, nach innen röhrenförmig ausgewölbt, auf dem Querschnitt das Bild derartiger Divertikel vortäuschen. Darauf beruht es auch, daß, wenn ein Längsschnitt durch den Keim nicht genau von vorn nach hinten, sondern etwas seitlich gelegt worden ist, man das Bild eines verhältnismäßig langen, vorn geschlossenen Urdarmes, dessen mittlerer Teil aber bereits durchgebrochen erscheint, erhalten kann. Später verschwinden diese Divertikel dadurch, daß sie einfach ausgezogen werden, nicht dadurch, daß sich ihre Wände aneinanderlegen. Mehnert (l. c. p. 436) giebt übrigens selbst zu, daß ihr Lumen vollständig obliteriert und nicht zum Coelom im Sinne der Gebrüder Hertwig, oder zur Pleuro-peritoneal-Höhle Remak's wird.

Eine ähnliche Anlage des Mesoderms und Enteroderms durch Differenzierung aus einem gemeinsamen Material beschreibt auch Schauinsland¹ in seiner soeben erschienenen Arbeit über *Hatteria*.

Von der Ausbildung einer Zwischenplatte im Sinne Will's l. c. und von Faltenbildungen und einer Unterwachsung seitens des Entoderms ist ebensowenig etwas zu bemerken,

¹ Schauinsland. Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anatom. Anzeiger XV. Bd. Nr. 17 18. 1899. Mit 2 Taf.

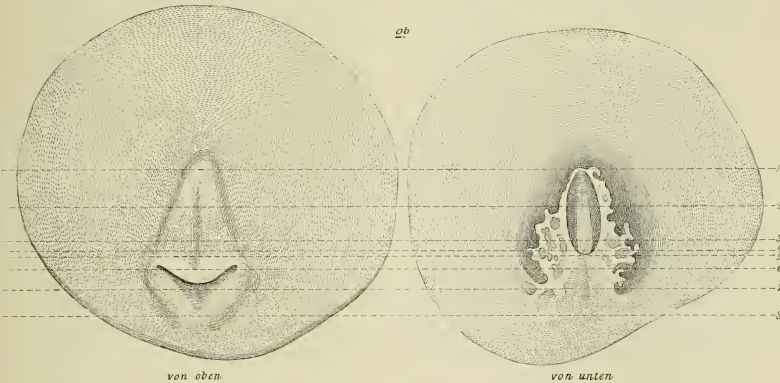
wie von Coelomdivertikeln. Auch von einem Vordringen von Mesodermplatten gegen die Medianebene ist keine Spur vorhanden, sondern es findet gerade umgekehrt das Ausbreiten des Mesoderms von der Mitte nach den Seiten zu statt, und das ganze Entoderm stellt eine einheitliche, nach den Seiten schwächer werdende Zellmasse dar. Die Sonderung des unteren Blattes des Entoderms in Mesoderm und Enteroderm oder sekundäres Entoderm



Podocnemis mad. Vergr. 80fach. Querschnittserie durch die Keimscheibe vom Stadium 2b. Die Nummern der Schnitte entsprechen den Ziffern der punktierten Linien in 2b, sodafs ohne weiteres sofort bei jedem Schnitt die Schnitttrichtung zu ersehen ist.
 ec = Ektoderm; en = Entoderm; ud = Urdarm; r = Rand des Embryonalschildes; pr = Primitivplatte.

erfolgt vielmehr bei *Podocnemis mad.* durch Differenzierung, indem sich das Entoderm sondert in ein dünnes unteres Blatt, das Enteroderm und ein stärkeres darüberliegendes, das Mesoderm. Ausgeschlossen bleibt von dieser Differenzierung nur der mittelste Teil der Urdarmwandung, der die Anlage der Chorda darstellt und erst von Enteroderm unterwachsen wird.

Überblicken wir aufmerksam die Flächenbilder der Keimscheiben von der Unterseite, die uns sämtlich Stadien mit schon durchgebrochenem Urdarm vorführen, so drängt sich unwillkürlich die Vermutung auf, daß der Urdarm vor seinem Durchbruch nicht weiter



Podocnemis mad. Embryonschild. Vergr. 25 fach.

nach vorn gereicht haben kann als bis zur vorderen Grenze der Zellmassen des Mesodermhofes und bei *Podocnemis madagascariensis* niemals die von Will l. c. für *Cistudo lutaria* Gsn. vermutete Länge erreicht haben kann. Die Annahme Wills von einem fast bis an das vordere Ende der Area embryonalis reichenden Urdarmsack, wie ein solcher beim Gecko auftritt, ist ja für Schildkröten auch völlig hypothetisch und stützt sich nur auf die Abbildungen von Agassiz und Clark¹ bei *Ozotheca odorata* und *Malacoclemmys palustris*. Er giebt selbst zu (l. c. p. 557), daß bis jetzt noch kein Schildkrötenembryo mit vollständig entwickeltem, noch nicht durchgebrochenem Urdarm, aufgefunden sei.

¹ L. Agassiz and H. F. Clark. Contributions to the Natural History of the U. St. of America. Vol. 2, part 3. Embryology of the turtle. Boston 1857.

Beim Durchbruch des Urmundes nach unten geht der vorderste unterste Teil der Urdarmwandung zu Grunde; ihr hinterer ventraler, verdickter Abschnitt bleibt bestehen und bildet die untere Grenze eines schräg nach vorn verlaufenden Kanals, den wir als Kupffer'schen Gang zu bezeichnen haben.

Betrachten wir eine Querschnittserie durch diese Stadien, wie sie in Textfigur 2a wiedergegeben ist und außerdem einen sagittalen Längsschnitt durch die Mitte einer solchen Keimscheibe, z. B. Fig. 29, Taf. XXIX, so finden wir den Urdarm bereits durchgebrochen. Die Cylinderzellen der vorderen Urmundlippe gehen am Umschlag kontinuierlich über in die Zellen des Urdarmes, dessen obere Wandung bildend; jedoch läßt sich keinerlei Sonderung derselben in zwei Schichten erkennen. Die Erhöhung dieses Teiles wird der Hauptsache nach wohl durch die Einstülpung des Urmundes selbst bedingt, wodurch die vordere Lippe des Urmundes stark gewulstet erscheint. Hervorgerufen sind sie außerdem dadurch, daß sich die Wände des Einstülpungsackes stark verdickt haben, zum Teil auch dadurch, daß die Cylinderzellen in der hinteren Region des Schildes wirklich an Höhe zugenommen haben.

Im hinteren Abschnitt geht das Entoderm direkt in das Gewebe der Primitivplatte über; es bildet die Umschlagsstelle die hintere Grenze des Urdarmes. Es ist dies jener knopfförmig hervortretende Teil der unteren Urdarmwandung, den wir als Primitivknoten bezeichnet haben. Auch hier ist allem Anschein nach an dieser Bildung die Verdickung der Wandung des Einstülpungsackes stark beteiligt gewesen, jedoch tritt gleichfalls eine Vermehrung der Masse ein durch Anlagerung von seiten der äußeren Sichel, und es findet sicher auch eine aktive Wucherung statt.

Während in diesen Stadien die Primitivplatte, da eine eigentliche hintere Urmundlippe nicht ausgeprägt war, im Niveau etwas tiefer lag als der hintere Rand des Embryonal-schildes, bemerken wir mit fortschreitender Ausbildung der hinteren Urmundlippe, wie der Kupffer'sche Gang seine schräge Richtung verliert und sich mehr gerade zu stellen beginnt. Dadurch wird die Zellmasse des Primitivknotens schärfer zusammengepresst und nach oben vorgewölbt in Gestalt eines Hügels, sodafs wir das von den Autoren als Dotterpfropf oder Entodermpfropf bezeichnete Gebilde erhalten. Dem Gebilde ist dieser Name beigelegt worden da es den Anschein erweckt, als verstopfe es einen Teil des Blastoporus. Dadurch erhalten wir im Oberflächenbilde nun eine wohl ausgebildete hintere Urmundlippe.

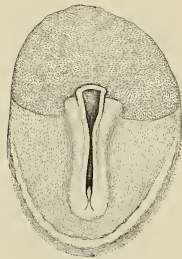
Eine Querschnittserie durch dies Stadium ist in der Textfigur 3a auf Seite 300 dargestellt worden. Wir sehen, daß der Chordawulst weniger scharf ausgeprägt erscheint als in der Querschnittserie Textfigur 2a. Der Urdarm ist breit und spaltförmig, von oben nach unten abgedacht

und erweckt den Anschein, als bilde er zwei Divertikel. An dem Querschnitt 9, der die hintere Urmundlippe getroffen hat, sehen wir, wie das Material des Entoderms förmlich hervorquillt und nach den Seiten ohne scharfe Grenze in das Entoderm übergeht. Weiter nach hinten finden wir das Ektoderm das Entoderm in zarter Lage überziehend und auf dem letzten Schnitt die äußere Sichel tangential getroffen.

Diese hintere Urmundlippe sendet später einen cranialen Fortsatz aus, welcher die dorsale Öffnung des neurenterischen Kanals überwölbt und sich an seiner Basis mit dem hinteren seitlichen Abschnitte der Medullarfalten vereinigt, was auch Mehnert l. c. für *Cistudo lutaria taurica* beschreibt. Besonders schön sieht man diese Bildung bei *Chelone imbricata* (Textfigur 4), wo dieser Fortsatz eine schlank keulenförmige Gestalt besitzt und von dem hinteren Ende der Medullarfalten umfaßt wird. Es ist dies nicht etwa eine ausnahmsweise scharf ausgeprägte Form, sondern diese ausgesprochene Ausbildung des Caudalknotens ist auch den andern Keimscheiben von *Chelone imbricata* aus diesen Stadien eigentümlich.

Später verschmilzt der Caudalknoten seitlich mit den Falten des Medullarrohrs und kommt dadurch allmählich zum Verschwinden mit Ausnahme seiner vordersten Spitze, die noch lange als dreieckiger Zipfel zu erkennen ist, aber schließlicly auch verschwindet und wohl mit zum Aufbau des hinteren Schwanzabschnittes verwendet wird.

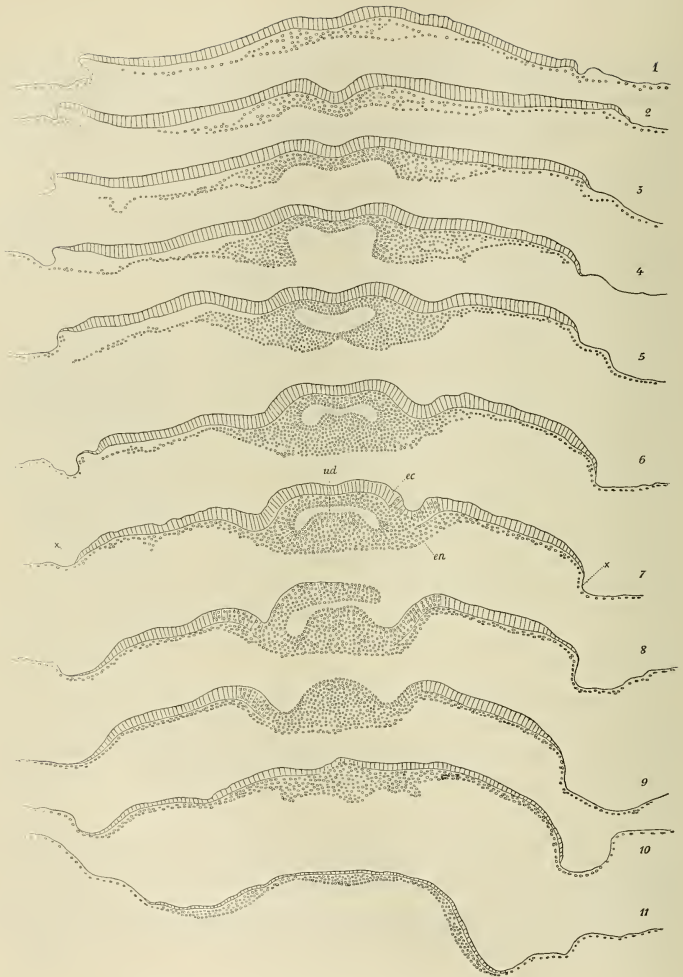
Ein derartiges Gebilde ist nicht nur bei Schildkröten — ich erinnere an die Angaben Mitsikury's und Ischikawa's l. c. bei *Trionyx japonicus*, von Mitsikury¹ für *Clemmys japonica* und *Chelonia caouana*, von Kupffer² für *Emys europaea*, von Mehnert l. c. für *Cistudo lutaria taurica* — und anderen Reptilien beschrieben worden, wie von



Chelone imbricata, Ansicht von oben. Vergr. 13fach. Medullarfalten umfassen hinten den keulenförmig ausgeprägten Caudalknoten.

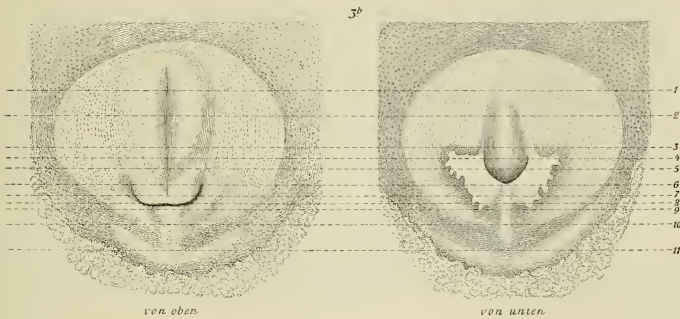
¹ K. Mitsikury, On the Fate of Blastopore, the Relations of the Primitive Streak, and the Formation of the Posterior End of the Embryo in Chelonia, together with Remarks on the Nature of Meroblastic Ova in Vertebrates: Journal of the College of Science Imperial University. Japan Vol. X, Part I. Tokyo 1896.

² Kupffer, C. Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifens: Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abt. 1882, S. 1—28, und 139—154.



Podocnemis mad. Querschnittserie durch Stadium 3b. Vergr. 80fach.
 ec = Ektoderm; en = Entoderm; ud = Urdarm; r = Rand des Embryonschildes.

Will¹ für *Platydictylus mauritanus*, Strahl² und Kupffer l. c. für *Lacerta*, Kupffer l. c. für *Coluber aesculapii*, sondern auch für Vögel bekannt, wie von Kupffer l. c. für den Sperling; dann von Heape³ für *Talpa europaea* und von Bonnet⁴ für Wiederkäufer und scheint demnach eine allgemeine Verbreitung zu besitzen. 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 scharfer ausgeprägte hintere Urmundlippe und also seiner ganzen Lage und seinem Ursprung nach nichts anderes als der vorderste verdickte Rest der Primitivplatte, der sehr lange persistiert



Podocnemis mad. Keimscheibe mit Embryonalschild. Vergr. 25fach.

und erst später durch Überwachsung und seitliches Verschmelzen mit den Falten des Medullarrohres zum Verschwinden gebracht wird.

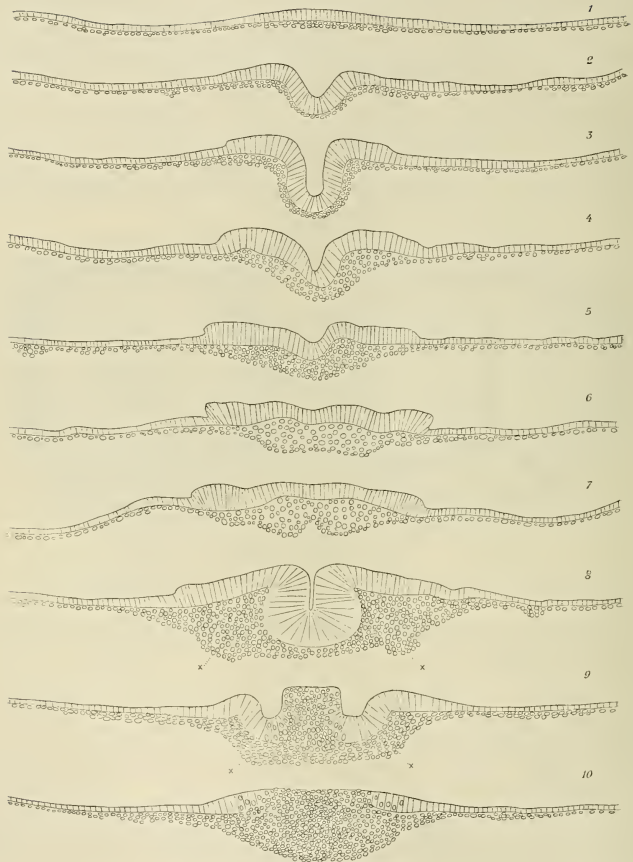
¹ Will, L. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydictylus facetanus* Schreib.): Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. und Ontogenie. Bd. VI, 1893.

² Strahl, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*: Archiv. f. Anatomie und Physiologie. Anatom. Abt. 1882.

³ Heape, W. The development of the mole (*Talpa europaea*): Quart. Journ. of microsc. science. 1886.

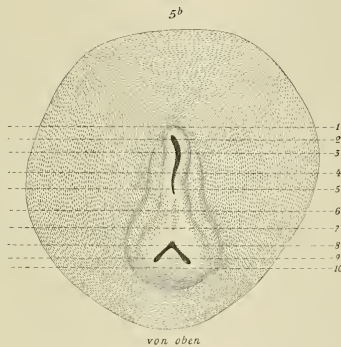
⁴ Bonnet, R. Über die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifens bei den Embryonen der Säugetiere: Anatom. Anzeiger III. Jahrg. 1888.

5^a



Podocnemis mad. Querschnittserie durch Stadium 5 b. Vergr. 110 fach.

Wie aus den Oberflächenbildern hervorgeht und durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt wird, ist zeitweilig von einer ventralen Öffnung des Kupffer'schen Ganges nichts mehr zu bemerken. Es vertieft sich allerdings unter dem Caudalknoten die Medullarrinne in etwas, ist aber nach unten völlig abgeschlossen. Zwar läßt sich eine radiäre Anordnung der darunter liegenden Zellmasse manchmal erkennen, jedoch von einem Gang ist nichts mehr zu bemerken und das Lumen des Urdarmes ist völlig verschwunden, sodafs wir in diesem Stadium thatsächlich keine Verbindung zwischen Ektoderm und Entoderm mehr haben.



Polocnemis mad. Vergr. 25 fach.

Ein beginnender Verschluss des Kupffer'schen Ganges läßt sich schon im Stadium Fig. 8, Taf. XXVII konstatieren, wo die untere Ausmündung desselben nicht ohne weiteres mehr zu erkennen ist; sie wird aber deutlich, wenn man den Embryo hebt und von unten unter den Primitivknoten sieht, wobei dieselbe als nischenartige Vertiefung erscheint. Die Untersuchung auf Schnitten bestätigt das Bestehen eines feinen Ganges. Die Breitenausdehnung ist noch beträchtlich, jedoch die Höhengausdehnung des Kupffer'schen Ganges stark vermindert; es ist also wohl anzunehmen, dafs der endgiltige Verschluss durch Berührung und Verschmelzen der oberen und unteren Wandung erfolgt.

Im Stadium Fig. 10 auf Taf. XXVII ist dieser Verschluss perfekt geworden. Es ist dies Stadium auch in der Flächenansicht daran sofort erkennbar, dafs es uns die

stärkste Ausbildung der Rückenrinne aufweist. Eine Querschnittserie dieses Stadiums ist in der Textfigur 5a auf Seite 302 dargestellt worden.

Es ist in diesem Stadium das ausgesprochene Bild des Embryonalschildes schon fast gänzlich zum Verschwinden gebracht, dagegen prägt sich die mittelste Partie schärfer aus, und zwar, wie sich aus den Schnitten ergibt, durch thatsächliche Verdickung des Ektoderms, besonders der vorderen und mittleren Teile, die sich auch seitlich schärfer abgrenzen, sodafs wir berechtigt sind, besonders im Hinblick auf die weitere Ausbildung dieser Partie, dieselbe als Medullarplatte zu bezeichnen. Während früher der Embryonalbezirk angezeichnet war durch seine Pallisadenzellen, im Gegensatz zu den flachen Zellen der Area intermedia, ist dieser Unterschied nun auch im mikroskopischen Bilde verwischt und es gehen die Pallisadenzellen der Medullarplatte, natürlich unter Abnahme ihrer Höhe, in die nun gleichfalls als Pallisadenzellen ausgebildeten Zellen der Area pellucida über.

Wie der Querschnitt 7 auf Seite 302 erweist, ist zwar auf der Ventralseite eine Einkerbung vorhanden und auch die Rückenrinne vertieft sich noch beträchtlich, jedoch von einer Kommunikation zwischen Ventral- und Dorsalfäche ist in diesem Stadium nichts mehr zu bemerken.

Erst später tritt von neuem an Stelle des Kupffer'schen ein neu auftretender Gang, der von den Autoren als *Canalis neurentericus* s. st. bezeichnet worden ist.

Dieser Verschluss scheint nur von ungemein kurzer Dauer zu sein, denn schon im Stadium Fig. 13 auf Taf. XXVIII finden wir den neuen Durchbruch in der Ausbildung begriffen. Zwei in ihrer Entwicklung und zeitlich verschiedene Kommunikationen zwischen Ektoderm und Entoderm, oder zwischen Medullarrohr und Darmfläche sind ja schon verschiedentlich nachgewiesen worden; um nur die Fälle bei Schildkröten anzuführen, erwähne ich die Angaben von Mehnert l. c. für *Emys lutaria taurica*, von Will l. c. für *Emys lutaria* Gesn. und von Kupffer l. c. für *Emys europaea*. Während jedoch früher der Kupffer'sche Gang in das Prostoma mündete, haben sich jetzt die äußeren Verhältnisse geändert und es mündet nun der neurenterische Kanal zwischen den Medullarwülsten in das Medullarrohr und wird vom Caudalknoten überwölbt.

Der ventrale Eingang in den neurenterischen Kanal hat eine wechselnde Lage. Er findet sich bald auf der Höhe der knopfförmigen Verdickung, dem Schwanzknoten, bald am vorderen, gegen die Chorda abgeflachten Teile desselben. Der definitive Verschluss dieses Kanals erfolgt erst ziemlich spät und ist individuell zeitlichen Schwankungen unter-

worfen. So ist er zum Beispiel schon geschlossen im Stadium Fig. 16, Taf. XXVIII, wo sich unter dem Caudalknoten die Medullarrinne zwar vertieft, aber wo sie nach unten völlig abgeschlossen ist. Auf der Ventralseite läßt sich wohl noch eine schwache Einkerbung erkennen, die Verbindung aber ist schon aufgehoben, während er in Figur 11 noch nachweisbar und in Figur 18 gerade im Verschluss begriffen ist. Im großen und ganzen kann man sagen, daß er mit dem beginnenden Verschluss der Medullarrinne zum Verschwinden gebracht wird.

Sieht man sich Keimscheiben, bei denen das Entoderm noch nicht besonders stark entwickelt ist, wie Figur 5 und 7 auf Tafel XXVII, von der Unterseite an, so erkennt man bei auffallendem Licht in der Mitte vor dem Urdarmhof einen medianen Wulst, der in den jüngeren Stadien auf Tafel XXVI nicht vorhanden war, und welcher nach Mehnert's l. c. Auffassung die erste Anlage der Chorda darstellen soll und von ihm Chordawulst genannt worden ist.

Es ist richtig, daß sich dieser Wulst cranialwärts verbreitert und sich dabei abflacht, um zuletzt im Niveau des unteren Keimblattes ohne jede scharfe Grenze zu verschwinden. Caudalwärts wird dieser Wulst schmaler, tritt jedoch dafür in diesem Teil stärker hervor und verliert sich schließlich in den Urdarm hinein und entzieht sich so den Blicken. Während in diesen Stadien der Chordawulst stabartig deutlich hervortritt, erscheint er später, besonders in seinem caudalen Abschnitt, weniger scharf abgegrenzt.

Untersuchen wir diese Stadien auf Querschnitten, wie sie uns die Textfiguren 2a und 3a darstellen, so finden wir, besonders im Bereich des Urdarmhofes, eine leistenartige Hervorwölbung, bestehend aus Zellen des Entoderms, die längs der Mittellinie fester aneinander gefügt und zum Teil etwas radiär angeordnet sind, während die seitlich davon befindlichen eine mehr sternförmige Gestalt besitzen und lockerer angeordnet sind. Nehmen wir Schnitte durch jüngere Stadien zur Hand, an welchen ein Chordawulst noch nicht ausgeprägt ist, so finden wir auch dort schon diese mediane Partie des Urdarmhofes, welche ja die obere Wandung des Urdarmes darstellt, in gleicher Weise ausgezeichnet durch das festere und radiäre Gefüge dieser medianen Partie. Es stellt sich also dieser Chordawulst dar als eine mediane Verdickung der oberen Urdarmwandung.

Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß von einer Sonderung des Entoderms bis jetzt nichts zu bemerken ist, und daß es keine Abgrenzung dieser mittleren Partie gegen die seitlichen giebt, daß vielmehr das ganze Entoderm eine einheitliche, nach den Seiten

zu sich verjüngende Masse darstellt, die nur gegen die Mitte hin ein etwas festeres Gefüge aufweist und sich nach der Keimhöhle zu epithelartig glatt abgegrenzt zeigt, was ja auch natürlich ist, da jede Masse, die an einen Hohlraum grenzt, das Bestreben hat, sich dort fester aneinander zu legen, ohne dafs sich dabei ein richtiges Epithel auszubilden braucht.

In etwas späteren Stadien, wenn der Chordawulst im Flächenbilde weniger deutlich hervortritt, finden wir auf Schnitten diese mittlere Partie weniger scharf ausgeprägt. In noch älteren Stadien ist von einer stabförmig hervortretenden medianen Verdickung kaum mehr etwas zu bemerken. Es ist dies leicht zu verstehen. Thatsächlich flacht sich zwar der Chordawulst etwas ab, indem er sich gleichzeitig verbreitert, hauptsächlich jedoch wird das Bild eines ausgesprochenen Chordawulstes im Flächenbilde dadurch verwischt, dafs sich die benachbarten Partien durch Wucherung verstärken, sodafs nun ein allmähliches Verstreichen der mittleren Partie in das umgebende Gewebe erfolgt. Diese Vorgänge beziehen sich wohlverstanden nur auf den caudalen, im Bereich des Urdarmhofes gelegenen Abschnitt des Chordawulstes.

Wie sich aus den Oberflächenbildern ergibt, und wie besonders die mikroskopische Untersuchung erweist, finden wir zur Zeit des Auftretens des Chordawulstes auf der Oberseite in der Mediane eine Furche verlaufen, die sich nach hinten auf die vordere Urmundlippe fortsetzt und sich manchmal als eine Einkerbung derselben darstellt. Es ist nun keine Frage, dafs diese Rinne zur Herausmodellung des Chordawulstes beitragen mufs. In den Stadien auf Tafel XXVI, wo wir keine Rückenrinne ausgeprägt sehen, fehlt auch ein Chordawulst. Es ist ja richtig, dafs auch bei ihnen in der Mediane die Zellen der oberen Urdarmwandung fester und leicht radiär aneinander geordnet sind, jedoch von einem vorspringenden Chordawulst ist nichts zu bemerken. Es scheint demnach wohl sicher die Anlage der Rückenrinne mit ein Moment für die starke Ausbildung des Chordawulstes darzustellen.

Man wird dies sofort zugeben, wenn man sich die Spannungsverhältnisse an dieser Stelle, also im Bereich des Urdarmhofes, vergegenwärtigt. Wie wir sahen, findet thatsächlich längs der Mittellinie eine starke Wucherung und Zellvermehrung statt, ohne dafs die Masse nach den Seiten zu genügenden Raum zur Ausdehnung findet, da die tief einschneidenden und weit nach vorn reichenden Schenkel des Urmundes als Hemmungen für eine seitliche Ausbreitung der centralen Zellmasse sich darstellen. Es ist also nur eine ganz geringe Vertiefung längs der Mittellinie, wie sie durch die sich ausbildende Rückenrinne gegeben ist, erforderlich, um bei der starken Spannung ein nach vorn gerichtetes — denn ein Aus-

weichen caudalwärts ist infolge der Wandung des Urdarmes doch nicht ermöglicht — Hervorquellen nach innen längs der Mediane auszulösen. Hand in Hand geht damit, wie oben bemerkt, aber auch eine aktive Wucherung und Vermehrung des Zellmaterials dieser Partie, sodafs wir den Chordawulst aufzufassen haben als eine mediane Verdickung der oberen Urdarmwandung, auf dessen scharfes Hervortreten jedoch die Anlage der Rückenrinne nicht ohne Einflufs ist.

Das Gebilde nun, welches in Figur 9—11 auf Tafel XXVII in so scharfer Weise zum Ausdruck kommt, zeigt eine wesentlich andere Beschaffenheit und hat mit der Anlage der Chorda nichts zu thun.

Es hat sich, wie Figur 9 auf Tafel XXVII zeigt, die Rückenrinne weit nach vorn verlängert, und sich dabei besonders in ihrem mittleren Abschnitt so stark vertieft, dafs sie nach innen zum Teil völlig scharfe Ränder besitzt; ausserdem ist sie mit ihren Rändern erhaben über die Oberfläche der Keimscheibe hervorgetreten. Auf der Unterseite prägt sich diese Rinne nun, besonders im Stadium Figur 10 und 11 auf Tafel XXVII, als stabförmiger Wulst aus mit unterhöhlten Rändern, der stellenweise förmlich frei auf der Unterseite zu liegen scheint.

Nehmen wir nun eine Schnittserie zur Hand, wie sie uns die Textfigur 5a auf Seite 302 wiedergibt, so finden wir folgendes: Wie wir sahen, flacht sich nach vorn zu der Chordawulst ab, um allmählich im Niveau des Entoderms fast völlig zu verschwinden. In diesem und in den noch weiter cranialwärts gelegenen Partien nun erreicht die Rückenrinne ihre höchste Ausbildung. Betrachten wir einen Schnitt durch die Mitte der Rückenrinne, wie Schnitt 3 der Textfigur 5a, so sehen wir, dafs hier von einer Wucherung der medianen Zellpartie keine Andeutung zu entdecken ist, dafs vielmehr gerade im Gegensatz zum caudalen Abschnitt diese Partie die dünnste Stelle der Keimscheibe darstellt, ebenso dafs auch hier das seitliche Entoderm nur eine geringe Dicke aufweist.

Diese Rückenrinne zieht sich dann bald von hinten nach vorn vorschreitend, immer weiter aus, bis wir in Figur 12 auf Tafel XXVII nur noch einen Rest von ihr erkennen können. Es ist also das auf Tafel XXVII in Figur 10 und 11 auf der Dorsalseite stabförmig hervortretende Gebilde weiter nichts als der sich auf der Unterseite als Leiste ausprägende mittlere und vordere Teil der hier stark vertieften Rückenrinne.

Die Anlage der Chorda erfolgt nun in der Weise, dafs sich von hinten beginnend auf der Unterseite längs der Medianlinie eine flache Rinne auszubilden beginnt, welche wir als Chordarinne aufzufassen haben, und die sich auch auf den Flächenansichten

der Unterseite als dunkler Streifen ausprägt; siehe Tafel XXVII, Fig. 12 b und 13 b bei Ch. r. Nach hinten vertieft sich diese Chordarinne und geht schliesslich über in einen geschlossenen Gang, der von Mehnert l. c. als Chordakanal bezeichnet worden ist und der an Stelle des früheren Prostoma in das Lumen des Medullarrohres ausmündet. Er befindet sich anscheinend an Stelle des früheren Kupffer'schen Ganges und ist von uns bei seiner Beschreibung als *Canalis neurentericus* s. str. bezeichnet worden.

Nach vorn zu flacht sich die Anlage der Chorda, die stets dorsalwärts gegen das Ektoderm anstößt, ganz bedeutend ab, sodafs sie manchmal nur 1—2 Zellagen stark, dafür aber sehr breit gedrückt erscheint, und sie wird noch weiter nach vorn schliesslich ganz un deutlich. Dieser mediane vordere Abschnitt ist die dünnste Partie der Keimscheibe und durch seine Armut an Zellen ausgezeichnet, was ja auch nicht zu verwundern ist, da infolge der Anlage der Medullarfalten und Medullarrinne und durch das Auftreten der Chordarinne längs der Mediane gleichzeitig von oben und unten ein Druck auf diese mittlere Zellmasse ausgeübt wird. Erst später, bei weiterer Ausbildung und stärkerem Hervortreten der Medullarwülste, wie in Fig. 14 und folgenden, ändert sich dies Verhältnis, und es findet eine Konzentration der Zellmasse und demgemäfs Verdickung längs der Mediane statt. Dadurch erscheint nun die Chorda in ihrer ganzen Ausdehnung als Strang, der seinerseits einen Druck ausübt, und so, wie in Figur 20 auf Taf. XXVIII, sich fast völlig in das Ektoderm der Medullarrinne, welches sich dabei emporwölbt, eingedrückt zeigt.

Die Differenzierung der Chorda gegen das umgebende Gewebe greift Platz zur Zeit, wenn das Entoderm sich zu spalten beginnt in seine zwei Blätter, und mit vollendeter Ausbildung des Mesoderms und Enteroderms ist auch die Bildung der Chorda in allen Teilen vollendet.

Wie schon früher bei der Schilderung des sich bildenden Mesoderms beschrieben worden, bleibt die Chordaanlage von der Spaltung des Entoderms frei, und es setzt sich das Enteroderm als eine Schicht platter Zellen an die Ränder der Chordarinne an. Im weiteren Verlauf der Entwicklung schiebt sich diese Schicht von beiden Seiten her nach der Mitte zu unter die Chorda, sodafs wir nun unter der Chorda gleichfalls das Enteroderm in zarter Lage hinziehend vorfinden. Ein Blick auf die Figuren auf Tafel XXIX wird uns diese Verhältnisse klar erscheinen lassen.

Wie wir sahen, erfolgt also die Anlage der Chorda im hinteren Abschnitt aus dem Material der oberen Wandung des neurenterischen Kanales, indem längs der Mittellinie in der noch indifferenten Zellmasse die Zellen sich in eigentümlicher Weise radiär und fester aneinander

ordnen, sich mehr und mehr von dem umgebenden Gewebe differenzieren und schliesslich als selbständiger Strang auftreten. Diese Differenzierung schreitet später von hinten nach vorn vor, und die Chordaanlage geht schliesslich cranialwärts unmerklich in die Masse des Entoderms über. Eine ungefähr gleiche Anlage der Chorda beschreibt Mehnert l. c. für *Emys lutaria taurica* und neuerdings auch Schauinsland l. c. für *Hatteria punctata*, nur sind die Deutungen verschieden.

Da jedoch die Thatsachen der Beobachtung bei den verschiedenen Autoren in den wesentlichen Punkten vollkommen übereinstimmen, ist es schliesslich nur eine Frage der Terminologie, ob die Chorda sich aus dem Entoderm oder Mesoderm entwickelt und es erklären sich die widersprechenden Angaben über die Anlage der Chorda durch das verschiedene Alter der zur Untersuchung gelangten Stadien. Nehmen wir ein jüngeres Stadium zur Untersuchung, so finden wir im Bereich der Anlage der Chorda nur erst zwei Keimblätter und erklären dieselbe daher als entodermal; untersuchen wir aber ein älteres Stadium, so finden wir an derselben Stelle drei Keimblätter und würden, wenn uns nicht jüngere Stadien zum Vergleich zur Verfügung ständen, die Anlage als mesodermal bezeichnen.

Es ist also, wie wir gesehen haben, bei *Podocnemis madagascariensis* die Chorda im caudalen Teil ein Derivat der oberen Wandung des neurenterischen Kanales, im cranialen ein Derivat des Entoderms.

Ich habe absichtlich in meiner Besprechung der Bildung der Chorda dieselbe in ihrem hinteren Abschnitt sich anlegen lassen aus der dorsalen Wandung des neurenterischen Kanales und nicht aus der oberen Urdarmwand. Es befindet sich zwar anscheinend der neurenterische Kanal an der Stelle des früheren Kupffer'schen Ganges, und auch die Zellmassen beider sind wohl die nämlichen. Da jedoch ein zeitweiliger Verschluss der Verbindung zwischen Ektoderm und Entodermfläche eintritt, und es mir unmöglich war, die Umlagerung der Elemente beider Kanäle ineinander direkt zu beobachten, weil in jenen Zwischenstadien häufig eine indifferente Zellmasse ohne nachweisbare radiäre Anordnung an die Stelle der früheren Kommunikation tritt, und mir ausserdem in den jüngeren Stadien keine Beziehungen des Chordawulstes Mehnert's zur Chordaanlage sicher nachweisbar waren, so kann ich der Chorda kein so frühes Auftreten zusprechen, wie es Mehnert thut. Es fällt die Anlage der Chorda vielmehr zeitlich zusammen mit der Sonderung des Entoderms und der zu gleicher Zeit sich dokumentierenden Eröffnung des Canalis neurentericus.

Resultate.

1. Wir haben zu unterscheiden eine äußere und eine innere Sichel. Die äußere oder Primitivsichel stellt die Ausgangsform der Primitivplatte dar und entspricht der Koller'schen Sichel beim Hühnchen, der Primitivsichel Will's bei *Platydictylus* und *Cistodoluria* Gesn. Die innere Sichel entspricht der Sichel der Autoren, ist also identisch mit der Mesodermsichel, Sichel des Primitivknotens und Kupffer'scher Sichel.

2. Es kommen keine Zwischenplatten, keine Coelomdivertikel noch Faltenbildungen vor, sondern es geht aus dem gemeinsamen indifferenten Material des Entoderms durch Spaltung das Mesoderms und Enteroderms hervor. Frei bleibt von dieser Spaltung die mediane Zellpartie, die Anlage der Chorda.

3. Die Chorda sondert sich aus dem unteren Keimblatt zur Zeit, wenn die Spaltung desselben sich bemerkbar macht. Die Ausschaltung aus dem umgebenden Gewebe beginnt zuerst am hinteren Teile und schreitet von dort aus cranialwärts fort und äußert sich im hintersten Abschnitt anfangs durch radiäre Anordnung und festeres Gefüge der medianen Zellen der oberen Wandung des neurenterischen Kanales. Nach schärferer Differenzierung und nach vollendeter Bildung des Mesoderms wird sie vom Enteroderm unterwachsen. Es ist also die Chorda im caudalen Teil ein Derivat der oberen Wandung des neurenterischen Kanales, im cranialen ein Derivat des Entoderms.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1899-1902

Band/Volume: [26 1899-1902](#)

Autor(en)/Author(s): Voeltzkow Alfred

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. II. Die Bildung der Keimblätter 275-310](#)