

avec leur abdomen, et répètent cet acte à de courts intervalles, ce qui produit un bruit très marqué qu'on entend surtout bien lorsque le nid est dans un tronc d'arbre“. Ich fand diese Beobachtung Forel's wiederholt bei *Camponotus ligniperdus* bestätigt und habe ihr Nichts hinzuzufügen. Dass dieses Alarmsignal von den Ameisen selbst wahrgenommen werde, ist nicht zu bezweifeln; sonst wäre es kein Alarmsignal. Allein es bleibt noch die Frage, ob jene Wahrnehmung eine Gehörswahrnehmung ist oder eine Gefühlswahrnehmung, welche durch die leise Erschütterung der Unterlage vermittelt wird. Die Ameisen haben ja Tasthaare auch an den Füßen. Günstiger für die Lösung dieses Zweifels wären manche unserer Myrmiciden, die ihre zornige Aufregung durch heftiges Auf- und Abbewegen des Hinterleibes ausdrücken, wobei sie die Basis des ersten Stielhengliedes an das Metanotum zu reiben scheinen. Leider sind die betreffenden Arten mit Ausnahme der allzu phlegmatischen *Myrmica rubida* fast zu klein, um die betreffende Lautäußerung deutlich wahrnehmen zu können. Nur einmal habe ich eine derartige Wahrnehmung gemacht, die ich vor zwei Jahren in einer Arbeit über die Fühler der Insekten (in: Stimmen aus Maria-Laach, 40. Bd. (1891) S. 214) veröffentlichte. Da sie in fachwissenschaftlichen Kreisen wohl noch unbekannt sein dürfte, teile ich sie hier nochmals mit. An einem warmen Tage hatte ich eine starke Abteilung einer Kolonie von *Myrmica ruginodis* in ein leeres Glasgefäß gesetzt. Die Ameisen waren sehr aufgeregt und bewegten heftig ihren Hinterleib auf und ab. Bei dieser Bewegung, die von einer großen Menge Individuen gleichzeitig ausgeführt wurde, vernahm ich ein leises zirpendes Geräusch, das mich an das Zirpen eines in den Früchten der Schwertlilie lebenden Rüsselkäfers (*Mononychus pseudacori*) erinnerte. Leider ist es mir nicht geglückt, diese Wahrnehmung bei späteren Versuchen zu wiederholen.

In Entom. Monthl. Mag., XIV, 1878—79, S. 187 findet sich von A. H. Swinton eine „Note on the stridulation of *Myrmica ruginodis* and other *Hymenoptera*“. Er beobachtete, dass eine kleine Arbeiterin (nicht ein Männchen, wie Sw. meinte) den Hinterleib rasch auf- und abbewegte. Er untersuchte und fand hierauf vermutliche Schrillorgane an der Basis des Hinterleibes und am zweiten Stielhenglied.

Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren¹⁾.

Von **Basilus Lwoff**,

Privatdozent an der Universität in Moskau.

Die ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen über die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren haben mich zum Schlusse geführt,

1) Diese Mitteilung bildet die unmittelbare Fortsetzung meines Aufsatzes „Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus*“. Biolog. Centralbl., Bd. XII, Nr. 23/24.

dass alle zur Zeit herrschenden Theorien über Gastrulation und Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren mit den Thatsachen nicht harmonieren. Alle diese Theorien wollen in der für alle Chordaten charakteristischen Einstülpung nichts anderes als die Gastrulation sehen, obgleich diese Einstülpung in der Mehrzahl der Fälle in keiner Beziehung zur Bildung des Darmes steht. Dies hat zur Folge, dass man bei den höheren Wirbeltieren keine Stütze mehr hat, um die primären Keimblätter zu unterscheiden. Von der Ueberzeugung ausgehend, dass das echte Entoderm immer durch Einstülpung gebildet werden soll, ist man in dieser Richtung so weit gegangen, dass man bei Amnioten das untere Blatt, aus dem der Darm gebildet wird und das dem Entoderm der niederen Wirbeltiere homolog ist, nicht für das Entoderm hält, sondern für etwas, was keine Homologie mit den niederen Wirbeltieren zulässt (Paraderm etc.); als Entoderm aber bezeichnet man die Ektodermzellen, die nach innen sich einstülpen oder hineinwachsen, aber an der Bildung des Darmes keinen Anteil nehmen. — Oder es wird angenommen, dass sowohl die Zellen des unteren Blattes, aus denen der Darm gebildet wird, wie die eingestülpten Ektodermzellen als Entoderm zu bezeichnen sind, aber das untere Blatt, aus dem der Darm gebildet wird, wird als sekundäres oder cenogenetisches Entoderm, die eingestülpten Zellen aber, welche die Anlage der Chorda und des Mesoderms darstellen, als primäres oder palingenetisches Entoderm bezeichnet. Es ergibt sich also nach dieser Auffassung, dass der Darm aus dem cenogenetischen Entoderm, die Chorda aus dem palingenetischen Entoderm gebildet wird. Um die Unhaltbarkeit dieser Auffassung deutlich zu sehen, braucht man nur zu fragen, was phylogenetisch älter ist: der Darm oder die Chorda?

Indem man in dem für alle Wirbeltiere eigentümlichen Einstülpungsprozesse die Gastrulation in ihrer ursprünglichen Einfachheit sehen will, will man natürlich auch in diesen vermeintlichen Gastrulae einen Gastrulamund auffinden und bei allen Wirbeltieren die Homologie der dorsalen und ventralen Lippe des Blastoporus feststellen. Aber die Ansichten verschiedener Forscher in Bezug auf diese Fragen gehen so weit auseinander, dass damit der beste Nachweis geliefert wird, wie unbestimmt die Vorstellungen darüber sind, was als Gastrulation zu bezeichnen ist. Ebenso viele Meinungsverschiedenheiten herrschen über den Gastrulamund. Nach der Ansicht einiger Embryologen entspricht der Blastoporus bei den meroblastischen Eiern dem Umwachsungsrande des Dotters. Andere Embryologen hingegen heben hervor, dass der Umwachsungsrand keineswegs dem Blastoporus entspricht: er sei eine Besonderheit der meroblastischen Eier etc. Diese Schule schlägt vor, diejenige Stelle des Keimes als Urmund zu bezeichnen, an welcher eine Einstülpung von Zellen stattfindet (bei den Selachiern der hintere Teil des Keimscheibenrandes, bei den Amnioten der Primitivstreifen und die Primitivrinne). Aber das ist noch

nicht Alles. Es gibt auch Embryologen, die annehmen, dass der Blastoporus stets nach der neuralen Seite des Tieres gekehrt ist und hier längs einer medianen Linie zum Verschluss kommt, welche als Gastrularaphe bezeichnet wird. Auf solche Weise soll nach dieser Auffassung das Nervensystem an der Stelle der Gastrularaphe sich entwickeln, indem die Ränder des Blastoporus sich in die Medullarwülste verwandeln sollen!

In dieser kurzen Mitteilung kam ich freilich nicht auf Besprechung aller Theorien eingehen, welche die entsprechenden Entwicklungsvorgänge der Wirbeltiere auf Gastrulation zurückführen, mit andern Worten in der Gastrulation eine Universalerklärung für die Keimblätterbildung sehen wollen, als ob keine anderen Vorgänge in diesen Stadien existieren könnten. Es hat viele Versuche gegeben, die Gastrulationstheorie bei allen Wirbeltieren durchzuführen, aber alle diese Theorien sind meiner Ansicht nach gezwungen und unnatürlich. Es bleibt übrig die Frage zu stellen, ob es nicht möglich ist diese Vorgänge etwas anders zu deuten, ohne die Tragweite der Gastrulationstheorie auf die Spitze zu treiben?

Meine Untersuchungen haben mich zum Schlusse geführt, dass eine solche Auffassung, welche in dem Einstülpungsprozesse keine Gastrulation, sondern einen für alle Chordaten eigentümlichen Vorgang sieht, nicht nur möglich, sondern geradezu notwendig ist, wenn man die ersten Entwicklungsvorgänge verschiedener Wirbeltiere mit einander vergleichen und dabei die strenge Homologie der primären Keimblätter beibehalten will. Ich habe die Keimblätterbildung bei folgenden Tieren untersucht: bei *Amphioxus*, *Petromyzon*, von Amphibien beim *Axolotl*, von Schachiern bei *Pristiurus* und *Torpedo*, von Knochenfischen bei *Labrax*, *Julis*, *Gobius*, von Reptilien bei *Lacerta*. Meine Untersuchungen über die Entwicklung des *Amphioxus* habe ich schon publiziert¹⁾. Im Folgenden will ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über diese Entwicklungsvorgänge bei den erwähnten Wirbeltieren veröffentlichen, insofern es nötig ist, um meine Auffassung zu begründen. Ob ich gleich diese Auffassung ebensowohl eigenen Untersuchungen, wie dem sorgfältigen Studium der Litteratur verdanke, werde ich doch hier, um die Grenzen einer vorläufigen Mitteilung nicht zu überschreiten, von der Litteratur so gut wie ganz absehen. Die Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur sowohl wie die eingehende Schilderung meiner Untersuchungen soll in einer ausführlichen Arbeit, die demnächst erscheint, folgen.

Ehe ich zur Schilderung meiner Ergebnisse übergehe, will ich einige wichtige Punkte in dieser Frage betonen. Zuvörderst soll erörtert werden, ob die zur Zeit herrschende Schule Recht hat, wenn sie die Einstülpung bei den Wirbeltieren als Gastrulation auffasst? Um diese Frage zu beantworten, muss man ermitteln, was eigentlich

1) Biol. Centralblatt, Bd. XII, Nr. 23/24.

unter Gastrulation zu verstehen ist? was in diesem Prozess typisch und was zufällig und nebensächlich ist?

Als Gastrulation wurde der Prozess der Einstülpung bezeichnet, der zur Bildung der Darmhöhle führt, wodurch eine deutliche Gastrula (eine Darmlarve) gebildet wird. Aber der Prozess der Darmbildung vollzieht sich nicht immer durch Einstülpung; manchmal geht dieser Prozess so vor sich, dass die Zellen, die später den Darm bilden (Entodermzellen), von den äußeren Zellen (Ektodermzellen) umwachsen werden und die Darmhöhle später durch Auseinanderweichen der Entodermzellen entsteht. Dieser Prozess der Umwachsung wurde von vielen Forschern für homolog der typischen Gastrulation gehalten, und ich glaube mit Recht, da in beiden Fällen der Prozess im Wesentlichen darin besteht, dass die den Darm bildenden Entodermzellen nach innen zu liegen kommen und von den Ektodermzellen umgeben werden. Ob dieser Prozess in Form der Einstülpung oder der Umwachsung sich vollzieht, ist von untergeordneter Bedeutung. Daraus folgt, dass man nur solchen Prozess als Gastrulation bezeichnen kann, durch den die Entodermelemente eingestülpt oder umwachsen werden, durch den also vor allem die Bildung des Darmes eingeleitet wird. An dieser Auffassung muss man festhalten, wenn man will, dass die Gastrulation überhaupt irgend welche bestimmte Bedeutung hat. Das ist der erste Punkt, den man in dieser wichtigen Frage berücksichtigen muss

Der zweite Punkt betrifft die Unterscheidung der primären Keimblätter. Wenn man die bilateral-symmetrischen Chordaten von einer radial-symmetrischen gastrulaähnlichen Form ableiten will, so muss man an der Homologie des Ektoderms und Entoderms solcher gastrulaähnlichen Form mit dem äußeren und inneren Keimblatt der Chordaten festhalten. Da aber das Entoderm der gastrulaähnlichen Form vor allem den Darm bildet, so muss man bei der Bestimmung der Keimblätter zunächst ins Klare bringen, welche Elemente oder welche Schicht den Darm bildet. Diese Schicht muss man Entoderm nennen, gleichviel ob von diesen Zellen noch etwas anderes außer dem Darme gebildet wird oder nicht.

Hier will ich nicht auf die Frage eingehen, ob die typische Gastrulation, d. h. Invagination einen primären oder sekundären Modus der Entodermbildung darstellt. Gleichviel, bei der Deutung der Zustände bei den Wirbeltieren nehme ich an, dass die bilateral-symmetrischen Chordaten von einer radial-symmetrischen gastrulaähnlichen Form abstammen, da in der Entwicklung der niederen Chordaten eine, obgleich etwas modifizierte Gastrula nicht zu verkennen ist. Dabei müssen wir bei der Homologisierung der Keimblätter der Chordaten den Standpunkt nicht aus den Augen verlieren, dass das innere Blatt der Gastrula (Entoderm) den Darm bildet, das Ektoderm — die äußere Bedeckung; sonst verliert die Homologisierung

jede Bedeutung. Darum werden wir als Entodermzellen jene Zellen bezeichnen, aus denen der Darm entsteht, gleichviel, ob von diesen Zellen noch etwas anderes oder nichts mehr gebildet wird.

Wenn wir von diesem Standpunkte aus die Zustände bei dem *Amphioxus* und den Wirbeltieren vergleichen, so ergibt sich Folgendes. Die Furchung des Eies geht so vor sich, dass wir bei den holoblastischen Eiern als Resultat der Furchung eine Blastula vor uns haben, deren eine Hälfte von den kleineren Blastomeren (Mikromeren), die andere Hälfte von den größeren Blastomeren (Makromeren) gebildet wird. Der Unterschied zwischen Mikro- und Makromeren ist dadurch zu Stande gekommen, dass die ersteren sich rascher vermehren als die letzteren. Da die raschere Vermehrung der Mikromeren auch nach der Bildung der Blastula fort dauert, so beginnen die Mikromeren sich über die Makromeren auszubreiten und sie zu umwachsen. Da, wo wir eine einschichtige Blastula vor uns haben (bei *Amphioxus*), vollzieht sich dieser Vorgang so, dass die Makromeren eingestülpt werden; da, wo die Blastula mehrschichtig ist (bei *Petromyzon*, Amphibien), werden die Makromeren einfach von den Mikromeren umwachsen. Da diese Makromeren den Darm bilden, so kann man sie mit vollem Rechte als Entodermzellen bezeichnen; die Mikromeren dagegen, die sich von den Makromeren merklich unterscheiden und die äußere Bedeckung bilden, sind als Ektodermzellen zu bezeichnen. Ich will diesen Standpunkt näher begründen. Ich finde keinen Grund, von den ersten Eiteilungen, vielleicht von der ersten äquatorialen Teilung an (wie es einige Forscher thun) eine ektodermale und eine entodermale Hälfte zu unterscheiden. Ich finde eine solche Unterscheidung in diesem Stadium unbegründet, da jede derartige vermeintliche Entodermzelle in zwei oder mehrere Zellen sich teilen kann, von denen eine später ihrer Lage nach zur Ektodermzelle, die andere zur Entodermzelle wird. Die Unterscheidung des Ektoderms und des Entoderms ist nur dann möglich, wenn die Blastula schon gebildet ist und die Makromeren von den Mikromeren umwachsen werden. Es ist dabei nebensächlich, ob die Makromeren eingestülpt oder umwachsen werden. Ich nenne sie Entodermzellen nicht wegen der Einstülpung, sondern bloß darum, dass sie den Darm bilden. Den Prozess aber, infolge dessen die Entodermzellen nach innen zu liegen kommen und von den Ektodermzellen umgeben werden, kann man dem Gastrulationsprozesse homologisieren. Dieser Prozess ist als eine Vorbereitung zur Bildung des Darmes zu betrachten. Aber außer diesem Prozesse der Gastrulation, durch den die Bildung des Darmes eingeleitet wird, macht sich an der Seite, die später zur Dorsalseite des Tieres wird, ein anderer Prozess bemerkbar, der die Einstülpung der Ektodermzellen nach innen darstellt und den ich die dorsale Einstülpung bezeichnen will. Diese dorsale Einstülpung ist ganz unabhängig von der Gastrulation und hat mit der

Bildung des Darmes nichts zu thun; sie bildet die gemeinsame ektoblastogene Anlage der Chorda und des Mesoderms.

Diese Auffassung, die hauptsächlich bei der Untersuchung der Entwicklung des *Amphioxus*, des *Petromyzon* und des *Axolotl* gewonnen wurde, konnte ich auch bei der Deutung der Entwicklungsvorgänge der Teleostier und Selachier durchführen, wie dieselbe denn auch durch die Entwicklung der Amnioten aufs evidenteste bestätigt wird.

Nach diesen präliminären Bemerkungen will ich zur Schilderung meiner Befunde übergehen.

Meine Untersuchungen über die Keimblätterbildung bei *Petromyzon* beginnen mit dem Stadium der Blastula. Die Blastula schließt eine exzentrische, näher dem oberen Pole gelegene Höhle ein, deren Decke von kleineren Blastodermzellen, deren Boden von mehreren Schichten von größeren, dotterreicheren Zellen, die zu Entodermzellen werden, gebildet wird. Ich konnte dabei die Vermehrung und die Ausbreitung der Blastodermzellen (resp. Ektodermzellen) über die dotterreicheren Zellen (Entodermzellen) konstatieren. Es lassen sich in den Ektodermzellen zahlreiche Mitosen beobachten. In einer Schnittserie durch ein solches Stadium habe ich die Mitosen gezählt. Es ergab sich dabei, dass die Entodermzellen 5 Mitosen, die oberflächlichen Ektodermzellen 23 Mitosen enthielten. Auf solche Weise geschieht die Umwachsung der größeren Entodermzellen durch kleinere Ektodermzellen, wodurch die ersteren nach innen zu liegen kommen und von den Ektodermzellen umgeben werden. Gleichzeitig kann man an einer Seite, die zur dorsalen Seite des Embryo wird, eine besonders rege Vermehrung der Ektodermzellen bemerken, und hier an einer Stelle, die das hintere Ende des Embryo markiert, beginnt die Einstülpung der Ektodermzellen nach innen. Dadurch wird eine Höhle gebildet, die gewöhnlich als Gastrulahöhle oder Urdarmhöhle bezeichnet wird und deren dorsale Wand von den eingestülpten Ektodermzellen gebildet wird. Aber diese Einstülpung bildet nur die dorsale Wand der Höhle, darum bezeichne ich sie als dorsale Einstülpung. Die ventrale Wand der Höhle wird von den Entodermzellen gebildet, die nicht eingestülpt sind, sondern früher hier gelegen waren. Diese Verhältnisse kann man auf Medianschnitten durch solche Stadien sehr deutlich sehen. Auf solchen Schnitten sieht man, dass die Ektodermzellen vom dorsalen Umschlagsrande aus nach innen wachsen und die dorsale Wand der Höhle bilden; die ventrale Wand wird dagegen von den Entodermzellen gebildet. Man sieht auch den verschiedenen Charakter der Zellen der dorsalen und ventralen Wand. Die ersteren sind epithelartig gelagert und bilden die Fortsetzung der Ektodermzellen, die vom Umschlagsrande aus nach

innen wachsen. Die Zellen der ventralen Wand der Höhle haben eine rundliche oder polyedrische Form und sind nicht epithelartig gelagert. Sie bekommen den regulären epithelartigen Charakter später, wenn der Darm aus ihnen entsteht. Bei der Zählung der Mitosen in einer Serie von Sagittalschnitten ergab sich, dass die Entodermzellen 4 Mitosen (vorzüglich im vorderen Teile der Höhle) enthielten, die Ektodermzellen 24 Mitosen (vorzüglich auf der dorsalen Seite; unter ihnen 7 am Umschlagsrande), die eingestülpten Ektodermzellen 4 Mitosen.

Ich muss ganz besonders hervorheben, dass die Entodermzellen, die später den Darm bilden, nicht eingestülpt werden; sie erfahren nur einige Verschiebungen infolge der dorsalen Einstülpung, wodurch die Furchungshöhle zum Schwunde gebracht wird. Es werden nur Elemente eingestülpt, aus denen die Chorda und das Mesoderm entstehen, und zwar geschieht diese Einstülpung so, dass die Ektodermzellen vom Umschlagsrande aus hineinwachsen und die kontinuierliche dorsale Platte, die ektoblastogene Anlage der Chorda und des Mesoderms bilden. Ich finde keinen Grund die Zellen der dorsalen Wand der Höhle nur darum Entodermzellen zu nennen, weil sie nach innen hineinwachsen (sich einstülpen). Ebenso finde ich keinen Grund die Höhle auf diesem Stadium als Gastrulahöhle oder Urdarmhöhle zu bezeichnen. Auf diesem Stadium ist noch keine Darmhöhle vorhanden. Sie wird später gebildet, wenn die Entodermzellen auseinanderweichen und die epitheliale Wandung bilden.

Aus dem zentralen Teile der dorsalen Platte differenziert sich die Anlage der Chorda, die beiden seitlichen Teile derselben zusammen mit den angrenzenden Zellen des Entoderms bilden die Mesodermanlagen. Es lässt sich gewöhnlich keine scharfe Grenze zwischen den ektoblastogenen und entoblastogenen Mesodermzellen ziehen, denn die sich einstülpenden Zellen wachsen hinein, indem sie den Entodermzellen dicht anliegen. Nachdem die Chordaanlage von den seitlichen Mesodermanlagen sich abgesondert hat, wachsen die Ränder des Entoderms gegen einander, um die Darmwandung zu schließen, aber ehe dies geschieht, wird die Chordaanlage in die dorsale Darmwand vorübergehend eingeschaltet. Indem die Ränder des Entoderms weiter unter die Chorda wachsen, wird die Chorda ausgeschaltet, die Ränder des Entoderms vereinigen sich und bilden jetzt die von allen Seiten geschlossene Darmhöhle.

Dieselben Entwicklungsvorgänge konnte ich auch bei *Axolotl* beobachten. Einige Punkte sprechen hier noch mehr zu Gunsten meiner Auffassung, als bei *Petromyzon*. Indem die größeren Entodermzellen von den kleineren Ektodermzellen umwachsen werden, beginnt die dorsale Einstülpung. Diese Einstülpung ist nichts anderes als das Hineinwachsen der Ektodermzellen, die vom Umschlagsrande

aus nach innen wachsen und die zusammenhängende dorsale Zellenplatte bilden, welche wie bei *Petromyzon* die ektoblastogene Anlage der Chorda und des Mesoderms darstellt. Zur Bildung der Darmhöhle dient diese Einstülpung keineswegs. Der Darm wird durch Auseinanderweichen und Verschiebung der Entodermzellen gebildet, die nicht eingestülpt sind, sondern früher hier gelegen waren und durch ihre relative Größe, durch Gehalt an Dotterkörnchen und teilweise durch Pigmentmangel nach wie vor von den kleineren Ektodermzellen sich unterscheiden lassen. Indem die dorsale Einstülpung vor sich geht, bildet sich allmählich durch Auseinanderweichen der Entodermzellen die Höhle, die später zur Darmhöhle wird. Die Bildung der Wandung dieser Höhle geht ebenso vor sich wie bei *Amphioxus* und *Petromyzon*, d. h. die Entodermzellen weichen so auseinander, dass sie zuerst die ventrale und die seitliche Begrenzung des Darmes bilden, der dorsale Teil aber noch offen ist. Daher kommt es, dass die Chordanlage, die sich von den seitlichen Mesodermanlagen gesondert hat, an der Begrenzung der Darmhöhle vorübergehend Anteil nimmt. Später vereinigen sich die Entodermzellen unter der Chorda, die auf solche Weise wieder ausgeschaltet wird. Was die seitlichen Teile der hineingewachsenen dorsalen Platte betrifft, welche die ektoblastogene Anlage des Mesoderms darstellen, so sind sie von Anfang an von der Begrenzung der Darmhöhle ausgeschlossen durch die zwischenliegenden Entodermzellen, die sich zum Teil an die ektoblastogenen Mesodermzellen anschließen, um ihren Beitrag zur Bildung des Mesoderms zu liefern.

Ich darf nicht verschweigen, dass nicht alle Amphibien diese Verhältnisse bieten. Nach der Schilderung einiger Forscher stellen die Anuren einen solchen Fall dar, wo die Chorda von Anfang an von der Begrenzung der Darmhöhle ausgeschlossen ist. Leider habe ich selbst in dieser Hinsicht keine Erfahrung, da ich die Entwicklung der Anuren nicht untersucht habe. Aber wenn diese Angabe richtig ist, dann schließen sich die Anuren in dieser Hinsicht an die Seelachier und Knochenfische an, wie es weiter gezeigt werden soll.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass auch bei Amphibien die dorsale Einstülpung und die Bildung des Darmes auseinanderzuhalten sind. Es sind zwei verschiedene Prozesse, die nur darum einige Beziehung zu einander haben, weil in einem Organismus die Bildung zweier benachbarter Organe immer gewisse Berührungs- oder Anknüpfungspunkte zeigt. Was die Bildung des Mesoderms angeht, so entsteht dasselbe sowohl aus Ektoderm als aus Entoderm, und zwar nicht nur in den schon erwähnten seitlichen Mesodermanlagen, sondern auch in dem sogenannten ventralen Mesoderm, wo auch keine scharfe Grenze zwischen den ektoblastogenen und entoblastogenen Mesodermzellen zu ziehen ist. Ich kann aber in dieser kurzen Mitteilung ohne Abbildungen auf diese Einzelheiten nicht näher

eingehen und muss deren Schilderung auf die spätere ausführliche Arbeit verschieben.

Indem ich zur Schilderung der korrespondierenden Entwicklungsvorgänge in den meroblastischen Eiern der Selachier und Knochenfische übergehe, muss ich vor allem jenen Embryologen entgegen treten, die nach dem Vorgange von Häckel in dem Dotter nur eine Vorratskammer, aus der der Keim den Nahrungsstoff entnimmt, sehen und den Dotterelementen jede Beteiligung an der Bildung des Embryos absprechen wollen. Obgleich jetzt diese Ansicht als ein Anachronismus anzusehen ist, gibt es doch auch heutzutage einige Forscher, die annehmen, dass der Dotter bei Knochenfischen und Selachiern an der Furchung keinen Anteil nehme. Im Widerspruch mit diesen Embryologen muss ich angeben, dass nach meinen Befunden sowohl bei Knochenfischen als bei Selachiern das ganze Entoderm (der definitive Darm und das entoblastogene Mesoderm) seinen Ursprung den Dotterelementen verdankt.

Ich werde die Schilderung meiner Untersuchungen mit den Knochenfischen beginnen, da sie sich, indem sie weniger Dotter enthalten, in diesen Vorgängen näher an die Amphibien anschließen als die Selachier, bei denen dieselben Entwicklungsvorgänge wahrscheinlich infolge der größeren Quantität des Dotters mehr abgeändert sind. Bei allen von mir untersuchten Knochenfischen (*Labrax*, *Julis*, *Gobius*) lässt sich keine scharfe Grenze zwischen den Blastodermzellen und dem Dotter bemerken. Die unteren Blastodermzellen sind so innig mit dem darunter liegenden Dotter verbunden, dass keine sie trennende Linie zu sehen ist. Diese Zellen teilen sich äquatorial und zwar so, dass die obere Tochterzelle sich absehnürt und zu den Blastodermzellen gesellt, die untere dagegen mit dem Dotter in Verbindung bleibt. Keine Spur von Furchungshöhle habe ich bei allen von mir untersuchten Knochenfischen gesehen. Nachdem das Blastoderm sich gebildet hat und die Blastodermzellen den Dotter zu umwachsen beginnen, kann man an der Oberfläche des Dotters eine kontinuierliche protoplasmatische Schicht mit Kernen, um welche manchmal Zellkonturen zu sehen sind, bemerken. Es ist die intermediäre Schicht der Autoren, deren Kerne — direkte Abkömmlinge von Kernen der unteren Blastodermzellen — als Merocyten oder Periblastkerne bezeichnet wurden. Das Vorhandensein so vieler Kerne ohne Zellkonturen ist wohl durch rasche Kernteilung ohne entsprechende Zellteilung zu erklären. Ich muss hervorheben, dass diese Kerne nicht zu Grunde gehen, wie einige Forscher wollen, sondern neue Zellen bilden, die am Aufbau des Embryos Anteil nehmen. Ich werde diese Kerne einfach Dotterkerne nennen.

Nach der Bildung des Blastoderms kann man eine mehr oder weniger deutliche Grenze zwischen dem Blastoderm und Dotter, oder

richtiger zwischen dem Blastoderm und der intermediären Schicht, die zum Dotter gehört, bemerken. Doch kann man nach wie vor die äquatoriale Teilung der Dotterkerne und die Bildung neuer Zellen sehen, die vom Dotter sich abspalten und zu den Blastodermzellen sich gesellen. Jetzt, nachdem die Umwachsung des Dotters durch die Blastodermzellen begonnen hat, ist es Zeit die primären Keimschichten zu unterscheiden. Ich halte das ganze Blastoderm, dessen Zellen den Dotter umwachsen, für das Ektoderm, der Dotter aber mit den Dotterkernen ist als Entoderm zu bezeichnen, da der Darm aus diesen Dotterelementen entsteht.

Indem ich zur Schilderung der weiteren Entwicklungsvorgänge übergehe, die die Bildung der Chorda und des Mesoderms einleiten, muss ich hervorheben, dass ich bei keinem der von mir untersuchten Knochenfische eine Einstülpung beobachtet habe. Bekanntlich behaupten einige Forscher, dass das Mesoderm bei Knochenfischen durch Einstülpung sich bildet, die anderen geben hingegen an, dass es durch Spaltung der Blastodermzellen entsteht. Obgleich ich selbst keine Einstülpung gesehen habe, so glaube ich annehmen zu können, dass kein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Vorgängen existiert, wie sie von verschiedenen Forschern beschrieben sind; da die Einstülpung auch hier zur Bildung des Darmes in keiner Beziehung steht und nichts anderes ist als das Wachstum des umgeschlagenen Blastodermrandes nach vorn. In beiden Fällen also sind dieselben Blastoderm- resp. Ektodermelemente im Spiele, und es ist nebensächlich, ob die Zellen von Anfang an so gelagert sind, dass die zusammenhängende Anlage der Chorda und des Mesoderms durch Abspaltung vom oberen Teil des Blastoderms (der Anlage des Nervensystems) entsteht oder diese Anlage durch Verschiebung der Zellen vom Umschlagsrande aus nach vorn sich bildet. Gleichviel — durch Abspaltung oder durch die sogenannte Einstülpung — bildet sich die zusammenhängende Anlage der Chorda und des Mesoderms aus denselben Elementen (Ektodermzellen), aus denen auch das Nervensystem sich entwickelt. In dieser Anlage differenziert sich der zentrale Teil (die Chordaanlage) von den seitlichen Teilen, aus denen das Mesoderm entsteht. Aber auch hier lässt sich konstatieren, dass die Entodermzellen an der Bildung des Mesoderms Anteil nehmen, indem die aus den Dotterkernen entstehenden Zellen sich abspalten und den übrigen Mesodermzellen sich anschließen. Auf solche Weise kann man hier, wie bei anderen Wirbeltieren, eine doppelte Quelle des Mesoderms (eine ektoblastogene und entoblastogene) unterscheiden. — Indem die Bildung der Chorda und des Mesoderms vor sich geht, bildet sich an der Oberfläche des Dotters aus den Dotterkernen die kontinuierliche Zellschicht, die dem Darm Ursprung gibt. Auf solche Weise verdankt der Darm auch bei Knochenfischen seine Entstehung keiner Einstülpung, sondern entsteht aus den Derivaten von Dotterkernen.

Indem die Blastodermzellen den Dotter umwachsen, beginnen die sich vermehrenden Dotterkerne sich über den Dotter auszubreiten, so dass bald die ganze Peripherie des Dotters mit diesen Kernen versehen ist. Der Annahme vieler Forscher, dass diese Kerne zu Grunde gehen, ohne an der Bildung des Embryos Anteil zu nehmen, muss ich entschieden entgegenreten. Es wurde schon erwähnt, dass die Dotterkerne den Darm bilden und sich an der Bildung der seitlichen Mesodermanlagen beteiligen. Aber ich muss hinzufügen, dass auch die in dem unteren (ventralen) Teile des Dotters befindlichen Kerne eine Rolle in der Bildung des Embryo spielen; denn ich sehe hier auf meinen Präparaten Mitosen, und man kann sehen, dass die sich hier aus den Dotterkernen bildenden Zellen sich abtrennen und den Blastodermzellen, die den Dotter umwachsen haben, anschließen. Ich möchte annehmen, dass diese Zellen dem ventralen Mesoderm der Amphibien homolog sind. In späteren Stadien kann man sehen, dass die Dotterkerne an der Bildung der Leber Anteil nehmen, indem die aus diesen Kernen entstehenden Zellen sich zum Teil direkt in die Leberzellen verwandeln. Die wichtige Rolle der Dotterkerne darf also keinem Zweifel unterliegen.

(Schluss folgt.)

Ueber cranio-cerebrale Topographie.

(Schluss.)

Nach beendiger Injektion blieben die Köpfe 24 Stunden in horizontaler Lage. Um die so präparierten Köpfe zu Messungen vorzubereiten, wurde folgendermaßen mit ihnen verfahren:

1 cm oberhalb der Augenbrauen und der Prot. occipit. externa wurde durch die Weichteile ein Schnitt bis auf den Knochen geführt. Nach Entfernung der Weichteile wurde die Länge und Breite des Schädels gemessen, um danach den Schädelindex zu berechnen. Damit die Haut sich nicht verschiebe, wurde dieselbe vorn am oberen Rand der Orbita und hinten am Hinterhauptshöcker befestigt. Dann wurden am Rand des Hautschnittes 4 Trepanations-Oeffnungen gemacht, 2 vorn und 2 hinten in einer Entfernung von 1 cm zu beiden Seiten der Medianlinie.

Dann wurde jederseits eine an der Stirn und eine am Hinterkopf gelegene Oeffnung vereinigt, indem ein Längsschnitt in sagittaler Richtung parallel mit der Pfeilnaht und ein zweiter Längsschnitt horizontal über die Schuppe des Schläfenbeins weggeführt wurde. Nach Entfernung der beiden Knochenstücke jederseits bleibt demnach nur in der Mitte eine etwa 2 cm breite Knochenlamelle nach. Nun wurden die Hirnhäute sorgfältig entfernt, dann die herausgelösten Knochenstücke wieder an ihre Stelle gelegt und zur Sicherheit mit Heftpflaster befestigt. Dann wurde der so präparierte Kopf in einem Hohlzylinder festgestellt und dann der Encephalometer angelegt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Lwoff Basilius

Artikel/Article: [Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. 40-50](#)