

- [35] E. Ziegler, Können erworbene pathologische Eigenschaften ererbt werden und wie entstehen erbliche Krankheiten und Missbildungen? Beitr. zur pathol. Anatomie, I. Bd.; Die neuesten Arbeiten über Vererbung und Abstammungslehre und ihre Bedeutung für die Pathologie, ibidem Bd. IV; Ueber Tuberkulose und Schwindsucht. Sammlung klin. Vorträge, Nr. 151, 1878

Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren.

Von **Basilus Lwoff**,

Privatdozent an der Universität in Moskau.

(Schluss.)

Jetzt will ich zu den Selachiern übergehen.

Obgleich die Selachier zur Zeit das Lieblingsobjekt der Embryologen sind, so herrscht dennoch keine Uebereinstimmung über viele wichtige Entwicklungsvorgänge derselben, vor allem über die Entstehung des Darmes. Während einige Forscher die Entstehung des Darmes durch Einstülpung annehmen, geben die anderen an, dass der Darm sich aus den Dotterkernen bildet. Andererseits, während einige Forscher auf solche Weise den Dotterkernen eine wichtige Rolle zuschreiben, wollen die anderen ihnen jede Beteiligung an der Bildung des Embryos absprechen. Nach meinen Befunden muss ich annehmen, dass nicht nur der Darm, sondern das ganze Entoderm aus den Dotterkernen entsteht, während die Blastodermzellen das Ektoderm darstellen. Die Bildung des Darmes aus den Dotterkernen ist auf allen Stadien so deutlich, dass ich nicht verstehe, wie diese Thatsache bestritten werden kann. Aber andererseits muss ich bestätigen, dass eine Art Einstülpung (Blastodernumschlag) am hinteren Rande der Keimscheibe zu bemerken ist. Meine Befunde versöhnen also zum Teil die Angaben verschiedener Forscher, denn ich bestätige sowohl die Entstehung des Darmes aus den Dotterkernen, als das Vorhandensein der Einstülpung. Aber diese Einstülpung oder Umbiegung der Blastodermzellen hat auch hier mit der Bildung des Darmes nichts zu thun. Darum sehe ich darin keinen Gastrulationsprozess, sondern wie bei anderen Wirbeltieren, das Hineinwachsen der ektoblastogenen Anlage der Chorda und des Mesoderms, das vom hinteren Umschlagsrande nach vorn vor sich geht. Mit den Knochenfischen stimmen die Selachier auch darin überein, dass nicht nur die Umbiegung der Blastodermzellen am hinteren Umschlagsrande, sondern auch die Abspaltung der Zellen stellenweise zu bemerken ist. Diese beiden verschiedenen Prozesse — die Bildung des Darmes aus den Dotterkernen und die ektoblastogene Einstülpung — vollziehen sich gleichzeitig so, dass, während die Ektodermzellen am hinterem Umschlagsrande sich einstülpen, die kontinuierliche Entodermschicht aus den Dotterzellen, die dem Darm Ursprung gibt, sich bildet. Die sich einstülpenden Blastodermzellen bilden keineswegs die Darm-

wandung, sie liegen nur, indem sie hineinwachsen, so dicht den echten aus den Dotterkernen entstandenen Entodermzellen an, dass beide verschiedene Anlagen — die eingestülpte ektodermale und die in loco aus den Dotterkernen entstandene entodermale — innig mit einander zusammenhängen. Es ist um so schwerer eine Grenze zwischen beiden Anlagen zu ziehen, als in den seitlichen Mesodermanlagen beiderlei Zellen im innigen Zusammenhange stehen.

Die Chordaanlage ist von der Begrenzung der Darmhöhle durch die eigentlichen Entodermzellen ausgeschlossen, und bildet einige Zeit einen Anhang der dorsalen Darmwandung. Was das Mesoderm angeht, so lässt sich in Uebereinstimmung mit Rückert das axiale und das periphere Mesoderm unterscheiden. An der Bildung dieser nur topographisch verschiedenen Teile des Mesoderms beteiligen sich sowohl die Ektoderm- als Entodermzellen. Diese zwei Quellen der Mesodermzellen sind sehr deutlich zu sehen, aber die ausführliche Beweisführung muss ich auf die spätere Arbeit verschieben. Nur eins will ich hier noch kurz erwähnen. Aus dem Mitgeteilten ist ersichtlich, dass ich die Selachier keineswegs für primitive Formen halte, von denen andere Tiere abzuleiten sind. Ich finde keinen Grund, die Amphibien von den Selachiern herzuleiten, wie einige Forscher es thun. Das heißt die einfachen und primitiven Verhältnisse von den verwickelten und abgeänderten ableiten wollen. Obgleich die Selachier in vielen Punkten primitive Zustände aufweisen, sind doch ihre Verhältnisse infolge der allzugroßen Quantität des Nahrungsdotters so abgeändert, das sie ebensowenig, wie die Knochenfische, als Stammform anderer Tiere betrachtet werden können.

Bei *Lacerta* bietet es keine Schwierigkeit, die zwei primären Keimblätter zu unterscheiden, weil wir hier als Resultat der Furchung eine zweiblättrige Keimscheibe vor uns haben. Am hinteren Rande der Keimscheibe kann man eine rege Vermehrung und infolge dessen eine Wucherung der Ektodermzellen beobachten. Diese Wucherungsstelle im Ektoderm, die bei Amnioten als Primitivknopf, Primitivplatte, Primitivstreifen und ich weiß nicht wie sonst bezeichnet wird, gibt den Ursprung der ektoblastogenen Anlage der Chorda und des Mesoderms, die als eine zusammenhängende Zellenplatte von dieser Stelle aus nach vorn zwischen beide primären Keimblätter hineinwächst. In der Mitte des Primitivstreifens, doch näher dessen vorderem Ende, lässt sich eine Einsenkung beobachten, von der die Einstülpung eingeleitet wird. Auf solche Weise entsteht der Umschlagsrand, an dem die Zellen der Nervensystemanlage und die Zellen der Chordaanlage in einander umbiegen und wo zahlreiche Mitosen zu sehen sind. Die Richtung dieser Mitosen zeigt aufs evidenteste, dass die Zellen der Chordaanlage vom Umschlagsrande aus nach vorn wachsen. Diese Einstülpung führt keineswegs zur Bildung des Darmes, denn alle ein-

gestülpten Zellen gehen in die Bildung der Chorda und des Mesoderms auf; der Darm aber entsteht aus den Zellen des primären unteren Keimblattes. Ich habe keinen Grund den Einstülpungsprozess hier als Gastrulation zu bezeichnen, denn dieser Prozess steht hier in keiner Beziehung zur Bildung des Darmes. Einige Forscher beschreiben zwar bei Reptilien eine sackartige Einstülpung und halten die Höhle derselben für die Urdarmhöhle. Aber dieser Befund beweist meiner Ansicht nach nicht das, was diese Forscher beweisen wollen, sondern gerade das Gegenteil, denn aus ihrer Schilderung ist ersichtlich, dass obgleich die Einstülpungshöhle existiert, dennoch ihre Wände sich an der Bildung des Darmes nicht beteiligen und dass die Einstülpungshöhle keineswegs zur Darmhöhle wird.

Wir sehen also auch hier in der Einstülpung einen für die Wirbeltiere eigentümlichen Vorgang — die Bildung der ektoblastogenen Anlage der Chorda und des Mesoderms. Auch hier tritt die Chordalanlage, nachdem sie sich von den seitlichen Mesodermanlagen gesondert hat, in vorübergehende Verbindung mit den Entodermzellen, indem sie in die letzteren eingeschaltet wird; später aber wird die Chorda wieder ausgeschaltet. Dieser Prozess wurde schon von vielen Forschern zutreffend geschildert.

Was das Mesoderm betrifft, so kann man hier das axiale und das periphere Mesoderm unterscheiden. Das axiale Mesoderm bildet sich zu beiden Seiten der Chorda aus der schon beschriebenen ektoblastogenen Anlage, aber auch die vom Entoderm sich abspaltenden Zellen nehmen Anteil an der Bildung dieser Mesodermanlagen. Das periphere Mesoderm bildet sich aus den Entodermzellen. Zum peripheren Mesoderm gehört auch das Mesoderm am hinteren Rande des Primitivstreifens, welches auch aus den Entodermzellen entsteht.

Aus meinen Untersuchungen ergeben sich folgende wichtige Schlussfolgerungen:

1) In der Einstülpung bei *Amphioxus* sind zwei verschiedene Vorgänge zu unterscheiden: a) die Einstülpung der Entodermzellen, die den Darm bilden (der palingenetische Prozess — die Gastrulation); b) die dorsale Einstülpung der Ektodermzellen, die die ektoblastogene Anlage der Chorda und des Mesoderms bildet (der cenogenetische Prozess).

2) Bei allen Wirbeltieren kann man diese zwei Vorgänge — die Entstehung des Darmes aus den Entodermzellen und die Bildung der Anlage der Chorda und des Mesoderms aus einer Wucherung der Ektodermzellen — unterscheiden. Bei keinem Wirbeltier bildet sich der Darm durch Einstülpung. Die Entodermzellen werden von den Ektodermzellen umwachsen, und der Darm entsteht durch Auseinanderweichen der Entodermzellen. In der Umwachsung kann man eine modifizierte Gastrulation sehen. Aber dieser Prozess wird je weiter,

desto mehr unterdrückt. Bei den meroblastischen Eiern, wo der Dotter sehr groß ist (Selachier, Sauropsiden), modifiziert sich der Prozess der Umwachsung infolge der Anpassung an die neuen Verhältnisse so sehr, dass die Gastrulation so gut wie ganz unterdrückt ist. Die dorsale ektodermale Einstülpung besteht dagegen bei allen Wirbeltieren als ein eigentümlicher Vorgang, der mit der Bildung des Darmes nichts zu thun hat und als eine Neubildung¹⁾, nämlich als das Hineinwachsen der ektoblastogenen Anlage der Chorda und des Mesoderms zu betrachten ist. Diese Anlage entwickelt sich aus den Ektodermzellen und hat einen gemeinsamen Ursprung mit der Anlage des Nervensystems.

3) Bei keinem Wirbeltier kann man eine echte Gastrula sehen, es ist darum unthunlich den Gastrulamund im eigentlichen Sinne und zwar die dorsale und ventrale Lippe desselben aufzusuchen, weil die ursprünglichen Verhältnisse durch die Neubildungen so gut wie ganz verwischt sind. Darum lasse ich diese Frage außer Betracht. Alle Versuche, die dorsale und ventrale Lippe des Gastrulamundes bei verschiedenen Wirbeltieren zu homologisieren, halte ich für gezwungen und unnatürlich.

4) Es ist nur eine Stelle des Keimes, deren Homologie bei allen Wirbeltieren sich durchführen lässt, nämlich die Stelle, von der aus die Einstülpung²⁾ der Ektodermzellen ausgeht, mit anderen Worten wo das Hineinwachsen der ektoblastogenen Anlage der Chorda und des Mesoderms beginnt.

5) Der sogenannte *Canalis neurentericus* erscheint mir in ganz anderem Lichte. Es ist kein Kommunikationsrohr zwischen dem Nervensystem und Darmkanal. Wie der Umschlagsrand eine Uebergangsstelle zwischen den Zellen der Nervensystemanlage und der Chordanlage darstellt, so ist dieser Kanal als morphologischer Ausdruck dieses Ueberganges anzusehen. Darum kann er als ein Kommunikationskanal zwischen dem Nervenrohr und der Chordarinne oder Chordahöhle betrachtet und als *Canalis neurochordalis* bezeichnet werden. Dieser Kanal entsteht infolge des genetischen Zusammenhanges zwischen Nervensystem- und Chordanlage.

6) Die Thatsache, dass die Anlage der Chorda und des Mesoderms als eine zusammenhängende Zellenmasse aus einer mit dem Nervensystem gemeinsamen Anlage entsteht, kann im phylogenetischen Sinne verwertet werden. Daraus folgt, dass man bei den Versuchen die bilateral-symmetrischen Chordaten von den radial-symmetrischen

1) Daraus ist ersichtlich, dass ich von der herkömmlichen Auffassung, nach welcher das hintere Ende des Keimes, wo die Einstülpung sich bemerkbar lässt, primitivere Zustände aufweisen soll, im wesentlichen abweiche.

2) In der Mehrzahl der Fälle ist das eigentlich keine echte Einstülpung, sondern bloß das Hineinwachsen der Zellen oder die Umbiegung des Umschlagsrandes.

eölenteratenähnlichen Formen abzuleiten sich erinnern muss, dass die Chorda und das zu beiden Seiten derselben gelegene Mesoderm keineswegs aus dem dorsalen Teil des Darmes, sondern aus der hineingewachsenen Wucherung der Ektodermzellen entstehen. Da dieses ektoblastogene Mesoderm hauptsächlich zur Bildung der Muskulatur verwendet wird, so kann man die ganze ektoblastogene Anlage als Chordamuskelanlage bezeichnen. Darin, dass diese Anlage einen gemeinsamen Ursprung mit der Nervensystemanlage hat, bieten die Chordaten einen direkten Anschluss an die Anneliden, wo, nach den Untersuchungen von Kleinenberg, die Muskulatur auch aus der gemeinsamen Neuromuskelanlage entsteht. Ich glaube, die Aehnlichkeit wird noch durch das Vorhandensein des Kopfschildes (resp. Bauchschildes) bei Anneliden gesteigert, der nach seiner Lage und seiner Beziehung zum Nervensystem und den Muskeln und nach seinem Bau der Chorda sehr ähnlich ist. Dann könnte man annehmen, dass diese zusammenhängende Neurochordamuskelanlage schon bei den Tieren aufgetreten war, die als gemeinsame Vorfahren der Chordaten und der Anneliden zu bezeichnen sind. Hier mag die Chorda aus einer ektodermalen Anlage als ein axiales Gebilde entstanden sein, das zur Befestigung einerseits der Muskulatur, andererseits des Nervensystems diente. Die weitere Entwicklung und Differenzierung verschiedener Teile dieser zusammenhängenden ektodermalen Anlage könnte verschiedene Wege eingeschlagen haben. Bei den Anneliden erfuhr die Chordanlage keine weitere Entwicklung. Vielleicht jedoch lässt sich bei einigen Anneliden ein Homologon der Chorda in dem epithelialen blasigen Gewebe¹⁾ nachweisen, das außer gewisser Aehnlichkeit in dem Bau auch darin einige Aehnlichkeit mit der Chorda hat, dass es zur Befestigung sowohl des Nervensystems, wie der Seitenmuskulatur dient.

Die Ascidien haben einen anderen Weg eingeschlagen. Hier befindet sich die Chorda nur im Schwanz. Die Entstehung eines solchen Tieres, wie eine Ascidienlarve, könnte man sich so vorstellen, dass die am hinteren Ende durch Vermehrung der Zellen entstandene Wucherung, die die Chordamuskelanlage darstellt, nicht nach vorn zwischen Darm und äußere Bedeckung wächst, wie bei Wirbeltieren, sondern einen Anhang bildet, in dem aus der gemeinsamen Anlage die Chorda und die Seitenmuskulatur sich differenzieren. Es ist hervorzuheben, dass die Seitenmuskeln nur zu beiden Seiten der Chorda, d. h. nur im Schwanz der Larve vorhanden sind; in dem Ascidienkörper aber, wo keine Chorda ist, ganz fehlen. Dies zeigt zur genüge, dass die Seitenmuskulatur und die Chorda hier keineswegs aus den Entodermelementen (dorsalem Teil des Darmes), wie es gewöhnlich angenommen wird, sondern aus einer besonderen zusammenhängenden,

1) Ueber dieses chordaähnliche Gebilde bei den Anneliden werde ich später besonders berichten.

wie ich glaube, ektodermalen Anlage entstehen. Bei *Amphioxus* und den Wirbeltieren geht die Wucherung der Ektodermzellen vom hinteren Rande aus so vor sich, dass die Chordamuskelanlage nach vorn zwischen beide primäre Keimblätter wächst und auf solche Weise eine Zellenplatte bildet, die zwischen dem Nervensystem und dem Darm gelegen ist. Das Hineinwachsen dieser Anlage vom hinteren Umschlagsrande aus kann als Erbstück von den Vorfahren betrachtet werden, da auch bei Ascidien die Wucherung am hinteren Rande stattfindet. Aber dieser Vorgang konnte später insofern modifiziert werden, als bei einigen Wirbeltieren neben dem Wachstum vom Umschlagsrande aus auch die Abspaltung der Ektodermzellen sich bemerkbar lässt. Von diesem Standpunkte aus stellt die dorsale Wand der *Amphioxus*-Gastrula, die dorsale Wand der entsprechenden Stadien der Petromyzen und der Amphibien, das Blastoderm der Selachier und Knochenfische, der ektodermale Teil der Keimscheibe mit dem Primitivstreifen und Kopffortsatz der Amnioten eine zusammenhängende Anlage dar, aus der das Nervensystem, die Chorda und die Seitenmuskulatur sich entwickeln.

7) Die Thatsache, dass die Chorda, ob sie gleich aus einer ektoblastogenen Anlage entsteht, doch mit den Entodermzellen in eine vorübergehende Verbindung tritt, kann auch im phylogenetischen Sinne verwertet werden. Dies weist darauf hin, dass die Chorda bald nach ihrem Auftreten mit dem Darm in innige Beziehung getreten war, vielleicht auch zur Befestigung desselben zu dienen anfing. Diese Verbindung aber ist als eine sekundäre zu betrachten.

Diese Auffassung will ich der zur Zeit herrschenden Gastrulationstheorie gegenüberstellen. Ich hebe nochmals hervor, dass ich die eingehende Schilderung meiner Untersuchungen und die ausführliche Beweisführung, sowie die Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur auf die spätere Arbeit verschiebe. Hier wollte ich meine Auffassung so kurz als möglich begründen.

Moskau, im November 1892.

Die Selbstverstümmelung bei Phryganeidenlarven.

In einer Arbeit von Contejaud: Sur l'autotomie chez la taterelle et le lézard (Compt. rend. 1890, Tome CXI p. 611 und Naturwiss. Rundschau 6. Bd. Nr. 1 p. 13) wird die eigentümliche Erscheinung besprochen, dass Heuschrecken, wenn sie an ihren Sprungbeinen erfaßt werden, dieselben in der Regel im Stich lassen.

Mehr noch als diese biologische Eigentümlichkeit verdient es ein von Dr. Franz Werner im zoologischen Anzeiger (von V. Carus XV. Jahrgang Nr. 384 p. 58) beschriebenes Phänomen mit dem Namen Selbstverstümmelung belegt zu werden. Verfasser beobachtete nämlich, dass gewisse Laubheuschrecken, besonders *Ephippigera vitium*, Barbi-

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. 76-81](#)