

Die Furchung und Entwicklung
der Keimblätter bei *Ceratodus forsteri*.

Von

Richard Semon,
Prinz-Ludwigshöhe bei München.

Mit den Tafeln XXX—XXXIV und 2 Figuren im Text.

Einleitung.

Nachdem ich vor 7 Jahren in meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus forsteri* (1893) die Vorgänge bei der Furchung und Gastrulation, soweit dieselben bei äusserer Betrachtung wahrnehmbar sind, ziemlich eingehend beschrieben und bildlich dargestellt habe, komme ich erst nach langer Unterbrechung dazu, meine damalige Darstellung durch die innere Untersuchung zu ergänzen. Ausser verschiedenen anderen Gründen war zum guten Theil mein überwiegendes Interesse an gewissen organogenetischen Fragen (Entwicklung der paarigen Flossen, des Zahnsystems) Schuld daran, dass ich der Untersuchung der Furchung und Keimblätterbildung, bei denen sich auf Grund der Oberflächenbetrachtung eine weitgehende Uebereinstimmung mit Amphibien, Ganoiden und Petromyzonten vermuthen liess, erst spät wieder meine Aufmerksamkeit zuwandte. Was mir ferner diese Untersuchung weniger verlockend erscheinen liess, war auch die Erwägung, dass im Laufe des letzten Jahrzehnts gerade auf diesen Gebieten Fragen aufgetaucht sind, die sich ohne fortlaufende Untersuchung des lebenden Objects, theils ohne, theils mit experimentellem Eingriff, kaum entscheiden lassen. Ich denke dabei vorwiegend an das Studium der Wachstumsverschiebungen der Theile gegen einander.

Auch hatte ich bei diesen Untersuchungen eine Reihe von technischen Schwierigkeiten zu überwinden. Dieselben ergaben sich aus der Grösse der Eier und der Brüchigkeit des ungefurchten oder nur wenig gefurchten Dotters. Zwar gelang die Anfertigung von Schnittserien, wenn die Eier in nicht zu hartes Paraffin mit der nöthigen Vorsicht (möglichst kurzes Verweilen in absolutem Alkohol, Toluol und heissem Paraffin) eingebettet wurden, zur Zufriedenheit. Aber ich habe keine zuverlässige Methode gefunden, um gewöhnliche Paraffinschnitte der Furchungsstadien nachträglich zu färben. Welche Aufklebemittel ich auch anwenden mochte, fast regelmässig löste sich im Alkohol und noch mehr in den wässerigen Lösungen ein Theil des Dotters vom Objectträger ab. So blieb da, wo für die jüngeren Stadien complicirtere Färbungen angewendet werden sollten, nichts anderes übrig, als Celloidineinbettung anzuwenden. Mit recht gutem Erfolge habe ich mich auch der combinirten Celloidin-Paraffineinbettung bedient. Zum Aufkleben bediente ich mich meist der japanischen Methode, durch die eine vollkommene Entfaltung und glatte Ausbreitung der verhältnissmässig grossen Schnitte erzielt wurde. Nach dem Trocknen und vor dem Einlegen in Toluol wurden Schnitte durch jüngere Stadien, bei denen, da sich die Dotterpartikel so leicht vom Glase ablösen, meist auf eine nachträgliche Färbung verzichtet wurde, noch mit einer dünneren Schicht von Collodium-Ricinusöl überzogen. Hierdurch gelang es während der Toluolbehandlung, jede Ablösung der spröden, schlecht haftenden Dotterpartikel vom Objectträger zu verhindern.

Vom Beginn der Gastrulation an gelang die nachträgliche Färbung der mit Eiweiss aufgeklebten Schnitte meist ohne Schwierigkeit. Mit Vortheil wurde das EHRlich-BIONDI'sche Gemisch angewendet. Auch die VAN GIESON'sche Färbung in der Modification von HANSEN (Anat. Anz., 1898) kann ich zur Untersuchung

der Keimblätterbildung bei dotterreichen Eiern sehr empfehlen, weil man durch sie, ohne den Dotter zu überfärben, eine gute Hervorhebung der Zellgrenzen und damit eine Verschärfung des mikroskopischen Gesamtbildes erzielt.

Die Structur des Eies und seiner Hüllen.

Das Ovarialei.

Es liegt nicht im Plane der vorliegenden Untersuchung, auf die Histologie der Ovarien und auf die Ovogenese näher einzugehen¹⁾. Doch gebe ich zur Ergänzung der guten topographischen Abbildung des weiblichen Genitalsystems, die wir GÜNTHER (1871) verdanken, einen Schnitt durch eine blattförmige Falte eines unreifen Ovariums bei schwacher Vergrößerung (Taf. XXX, Fig. 1). Erst verhältnissmässig wenige Eier haben in demselben eine etwas beträchtlichere Grösse erreicht, und auch ihr Durchmesser muss sich noch etwa um das 12-fache vermehren, bis das Ei als ausgewachsen zu betrachten ist. Ein unausgewachsenes Ei in seiner einschichtigen Follikelepithelhülle ist in Fig. 2 bei 220-facher Vergrößerung dargestellt. Der Dotter ist auf diesem Stadium noch ausserordentlich feinkörnig. Im Keimbläschen ist das Kerngerüst nur noch undeutlich wahrnehmbar. Die zahlreichen runden Keimflecke liegen grösstentheils perlschnurartig der Kernmembran an; nur vereinzelte und meistens kleinere liegen im Inneren des Keimbläschens. Die äusserst dünne Kernmembran färbt sich weder mit Karmin noch mit Hämatoxylin.

Bei dem weiteren Wachsthum sind besonders die Veränderungen in der Structur des rasch anwachsenden Dotters bemerkenswerth. Aus den feinsten Körnchen werden kleine Kügelchen, die allmählich messbare Dimensionen erreichen, und auch, nachdem das Ei schon ausgewachsen ist, während der eigentlichen „Reifung“ noch dauernd an Grösse zunehmen. In den ausgewachsenen, aber noch unreifen Ovarialeiern beobachtet man eine ziemlich regelmässige Zunahme der Grösse der kugelförmigen Dotterelemente von der Peripherie nach dem Centrum des Eies. Auf gewisse Veränderungen in dieser Anordnung bei der Reifung der Eier komme ich unten zurück.

Die regressive Metamorphose des Keimbläschens hat sich in den ältesten Stadien der Ovarialeier, die mir zur Verfügung standen, die schon ganz oder nahezu die Grösse der abgelegten Eier besitzen, bereits eingeleitet. Die Kernmembran und das Kernnetz sind verschwunden, die Reduction der Keimflecke hat in ausgiebigem Maasse begonnen, das ganze Gebilde hat gewöhnlich schon seine Wanderung vom Centrum zum animalen Pole begonnen, liegt in einzelnen Fällen bereits in der Nähe des letzteren.

Die Ausstossung der Richtungskörper habe ich nicht beobachtet, wohl aber sah ich einmal an einem in Furchung begriffenen Ei ein ausgestossenes Richtungskörperchen dem Ei an seinem animalen Pole anliegen (vergl. meine Arbeit von 1893, Taf. I, Fig. 30).

1) An dieser Stelle möchte ich mittheilen, dass bei *Ceratodus* die functionirende Niere (Urnere) vom Hodensecret durchströmt wird, mithin als „Nebenhoden“ functionirt. Das Sperma nimmt dabei durch die MALPIGHI'schen Körperchen seinen Weg, ganz ähnlich wie ich dies früher bei *Acipenser* geschildert und abgebildet habe (Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891). Zur Zeit der Geschlechtsreife findet man bei den männlichen Thieren einen Theil der MALPIGHI'schen Körperchen und der abführenden Nierenkanäle dicht mit Sperma erfüllt. — Ich mache hier diese summarische Angabe, weil über die Abführwege des Hodensecrets bei den Dipnoern bisher nichts bekannt war, und ich nicht weiss, ob ich demnächst Gelegenheit haben werde, ausführlicher auf den Gegenstand zurückzukommen.

Was die Hüllen der ausgewachsenen, aber noch nicht völlig reifen Ovarialeier anlangt, so gesellt sich bei älteren Follikeln zu dem einschichtigen Follikelepithel (*fe*) eine bindegewebige Theca folliculi (Taf. XXX, Fig. 3 *thf*). Die Eizelle selbst besitzt im Ovarium auch in den spätesten Stadien, die mir zur Untersuchung vorlagen, also zur Zeit des Aufsteigens des Keimbläschens zum animalen Pole und der Auflösung seiner Kernmembran nur eine einzige Hülle, die Dotterhaut (Fig. 3 *dh*), eine structurlose, kaum 1 μ dicke Membran, die als Membran der Eizelle, also nicht als eine selbständige, vom Dotter ablösbare Hülle aufzufassen ist. Wenn sie sich einmal vom Dotter abhebt, so haften ihr regelmässig zahlreiche Dotterkugeln und Pigmentkörnchen an. Dieser Dotterhaut liegt das Follikelepithel auf das engste an. Eine Hülle, die sich dem sogenannten „Chorion“ anderer Wirbelthiereier vergleichen liesse, findet sich nicht.

Das Ei nach seiner Ablage.

Leider kann ich über die Vorgänge von der Bildung und Ausstossung der Richtungkörperchen an bis zum Beginn der Furchung keine Angaben machen, da ich für diese Perioden kein Material besitze. Was die Structur des Dotters der abgelegten Eier anlangt, so ist eine weitere Volumensvermehrung der einzelnen Dotterkugeln bemerkenswerth. In der äussersten Peripherie beträgt ihr Durchmesser durchschnittlich 4 μ , um centralwärts auf das 5- bis 6-fache zu steigen. Die grössten Dotterelemente finden sich aber meist nicht genau im Centrum, sondern, wie besonders auf den Figuren 8, 10, 12 auf Taf. XXXI angedeutet ist, etwas excentrisch gegen den vegetativen Pol zu verschoben. In diesem Bezirk sind die Dotterelemente am lockersten gelagert, oft von excessiver Grösse und dann nicht mehr kugelförmig, sondern von unregelmässiger Gestalt. Ich halte es indessen für sehr wohl möglich, dass in frischem Zustande auch diese Dottertheile Kugelform besitzen, und es nur nicht gelingt, bei der Conservirung die Gestalten dieser mächtigen Massen correct zu fixiren. Uebrigens herrschen, wie auch ein Vergleich der Figuren 8—13 auf Taf. XXXI lehren wird, in der Lage und Vertheilung der groben Dotterelemente bei den verschiedenen Eiern grosse individuelle Schwankungen, die von vornherein gegeben, nicht etwa erst durch den fortschreitenden Furchungsprocess bedingt sind.

Wenn ich mich nun zu den Hüllen des abgelegten Eies wende, so muss ich vorausschicken, dass, da meine Zeit während des Sammelns der Eier durch wichtigere Aufgaben ganz ausgefüllt war, ich es unterlassen habe, die Eihüllen in frischem Zustande zu studiren. Meine Beschreibung hat sich in Folge dessen an das conservirte Material zu halten. Obwohl sich nun an solchem über die Zahl und allgemeine Beschaffenheit der Eihüllen sichere Resultate wohl erreichen lassen, ist ein Gleiches bezüglich ihrer Dickenverhältnisse nicht der Fall, da die Gallerte der äusseren Hüllen unter der Einwirkung der Reagentien starken Schrumpfungen unterworfen ist. Auch wird vielleicht (?) durch die Conservirung eine festere Aneinanderlagerung der Hüllen bedingt, und mögen mit wässriger Flüssigkeit erfüllte Räume zwischen gewissen Schichten durch die Behandlung beseitigt worden sein. Ich komme darauf noch unten zurück. Was ich also gebe, ist die Beschreibung der Eihüllen, wie sie sich an conservirten Präparaten darstellen. Die Untersuchung erfolgte an Celloidinschnitten durch die ganzen, von ihren Hüllen umgebenen Eier. Die Schnitte wurden theils gefärbt, theils ungefärbt in Wasser, Glycerin und Balsam studirt.

Das *Ceratodus*-Ei ist nach seiner Ablage ins Wasser von 3 Hüllen umgeben, die ich als Dotterhaut, innere und äussere Gallerthülle bezeichne (Taf. XXX, Fig. 4).

Die Dotterhaut (*dh*) ist, wie schon oben erwähnt, nichts anderes als die Membran der Eizelle und könnte deshalb vielleicht passender nach REMAK als „Eizellenmembran“ bezeichnet werden. Doch

behalte ich ersteren Namen als den zur Zeit zur Bezeichnung der entsprechenden Hülle bei anderen Vertebraten üblicheren bei. Als integrierender Bestandtheil des Eies entspricht ihre Oberfläche in jedem Furchungsstadium dem jeweiligen Oberflächenrelief des Eies, im Gegensatz zu den übrigen nach aussen auf sie folgenden Eihüllen, deren Gestalten den Veränderungen der Oberfläche des Eies nicht folgen. Dieses Verhältniss wird durch Fig. 4, Taf. XXX, illustriert. Dabei ist aber hervorzuheben, dass dort insofern schematisirt worden ist, als die Dotterhaut überhaupt bei dieser (20-fachen) Vergrösserung eingetragen wurde. Da ihre Dicke kaum 1μ beträgt, so hat man Mühe, sie bei 200-facher Vergrösserung wahrzunehmen, und man dürfte sie correcterweise selbst bei dieser nur durch eine ganz dünne Linie markiren.

Auf die Dotterhaut folgen die eigentlichen selbständigen Eihüllen, die man ihrer Beschaffenheit nach als Gallerthüllen bezeichnen kann. Ich unterscheide deren zwei, eine innere und eine äussere.

Die innere Gallerthülle (*ig*, auf Fig. 4, Taf. XXX, durch rothe Farbe gekennzeichnet), besitzt an den conservirten Objecten eine Dicke von $0,02$ mm. Eine eigenthümlich blasige Structur, die auf allen meinen Schnitten durch verschiedenartig conservirte Eier wiederkehrt und diese Schicht von der äusseren Gallerthülle unterscheidet, ist möglicherweise ein Product der Reagentien, lässt aber bei der Constanz ihres Auftretens auf eine eigenartige, von der äusseren Gallerthülle abweichende chemische Constitution schliessen. Hierfür spricht auch ihr besonderes Verhalten Farbstoffen gegenüber, deren jeder, den ich angewendet habe, ihr Farbentöne gaben, die sie sehr merklich von denen der äusseren Gallerthülle unterschieden. Nach innen gegen die Dotterhaut wie nach aussen gegen die äussere Gallerthülle ist sie deutlich abgesetzt; aber während die innere Contour eine scharfe ist, bildet die äussere auf meinen Schnitten eine unregelmässig gezackte Linie, der sich die äussere Gallerthülle überall fest anschmiegt. Ich glaube, dass diese innige Anlagerung der äusseren an die innere Gallerthülle auch im frischen Zustande statthat und nicht durch die Conservirung veranlasst ist. Andererseits vermuthe ich die Anwesenheit einer Flüssigkeitsschicht zwischen Dotterhaut und innerer Gallerthülle, die dem Ei gestatten, sich innerhalb der inneren Gallerthülle zu drehen. Eine sichere Entscheidung kann aber nur die Untersuchung frischen Materials bringen.

Die äussere Gallerthülle (*ag*) liegt, wie erwähnt, bei meinen conservirten Eiern der inneren Gallerthülle allseitig stets fest an. Im conservirten Zustande besitzt diese Schicht eine Dicke von $0,6$ mm. Gerade sie dürfte aber durch Schrumpfung besonders stark, vielleicht um die Hälfte ihrer Dicke verkleinert sein. Im conservirten Zustande lassen sich an ihr constant 3 Zonen unterscheiden, eine innerste schmale, eine mittlere sehr breite, eine äussere wiederum schmale, die sich in Structur und Verhalten gegen Farbstoffe unter einander unterscheiden, aber nicht durch schärfere Grenzlinien von einander abgesetzt sind. Aus letzterem Grunde sind die 3 Zonen nur als verschiedenartige Differenzirungen ein und derselben Schicht aufzufassen.

Ich unterlasse eine nähere Schilderung der Structuren der beiden Gallerthüllen, weil höchst wahrscheinlich im frischen Zustande beide Hüllen ganz oder doch nahezu structurlos sind.

Bezüglich der Provenienz der Hüllen steht fest, dass die Dotterhaut, die sich schon an ausgebildeten Ovarialeiern findet, ein Product der Eizelle selbst ist, das sich überhaupt nicht ohne Verletzung des Dotters von letzterem abziehen lässt. Obwohl ich nicht die verschiedenen Phasen der Bildung der Gallerthüllen vom Platzen des Follikels an bis zum Austritt des Eies aus dem Oviduct verfolgen konnte, unterliegt es für mich keinem Zweifel, dass innere wie äussere Gallerthülle Ausscheidungsproducte der Schleimhaut des Oviducts sind. Die Differenz ihrer Constitution ist höchst wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass ihre Ausscheidung zu verschiedener Zeit und an einem verschiedenen Ort des Oviducts erfolgt ist. Weitere Untersuchungen haben hierüber Aufschluss zu geben.

Wie ich schon in meiner ersten Publication (1893) erwähnt habe, werden die *Ceratodus*-Eier einzeln zwischen die Blätter und Stengel der Wasserpflanzen abgelegt und nicht an dieselben oder an einander angeklebt. So fehlt ihnen auch eine couche agglutinante ou adhésive (VAN BAMBEKE, 1880b), die bei vielen Amphibieneiern als äusserste Eihülle eine so wichtige Rolle spielt.

Furchung.

In meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus forsteri* (1893) habe ich auf Taf. I die Furchung vom Zweizellenstadium (Stadium 2) an bis zur vollen Ausbildung der Blastula (Stadium 11) in Oberflächenbildern dargestellt. Was ich jetzt nach Untersuchung von Schnittserien zu bringen habe, diene als Ergänzung meiner damaligen bildlichen Darstellung und Beschreibung. Da ich die Oberflächenbilder in der vorliegenden Arbeit nicht von neuem abdrucken kann, bitte ich den Leser, bei der Lectüre die ältere Untersuchung mit zur Hand zu nehmen.

Ich werde mich im Folgenden darauf beschränken, die Furchung des *Ceratodus*-Eies in ihren Grundzügen darzustellen. Auf die grosse Variabilität im Auftreten der Furchen sei hier nochmals hingewiesen. Alle Varianten aber zu erwähnen oder gar abzubilden, hätte nur dann einen Sinn, wenn eine solche Darstellung vom Gesichtspunkt einer bestimmten Fragestellung aus geschähe. Als rein descriptive Aufzählung scheint mir ihr Werth mit der aufgewendeten Mühe für Leser und Autor in keinem Verhältniss zu stehen.

Um eine Uebersicht des inneren Verlaufes der Furchung zu geben, musste bei der verhältnissmässig bedeutenden Grösse der Eier eine schwache Vergrösserung genommen werden, wenn die ganzen Schnitte durch die Eier dargestellt werden sollten. Ich habe deshalb eine 26-fache Vergrösserung gewählt (Taf. XXXI, Fig. 8—15) und glaube, dass die Durchmusterung dieser Tafel zusammen mit der von Taf. I meiner Arbeit von 1893 ein gutes Bild des Ablaufes der Furchung gewähren wird. Freilich musste bei dieser Vergrösserung auf die Wiedergabe der Kernverhältnisse verzichtet werden. Die langen Axen der Kernspindeln und der ruhenden Kerne der sich furchenden *Ceratodus*-Eier sind durchschnittlich nur $\frac{1}{20}$ mm lang. Bei der gewählten Vergrösserung würden die Spindeln also kaum grösser als 1 mm zu zeichnen gewesen sein, eine zu grosse Zumuthung an das Auge des Zeichners wie des Lesers. Auch sieht man bei so schwacher Vergrösserung am Präparat selbst in der Gegend der Kerne nur einen lichten Fleck im Dotter, keine weiteren Structures. Dieser lichte Fleck entspricht jedesmal einer Stelle im Ei, welche frei ist von Dotter oder wenigstens von grösseren Dotterkugeln. Erst bei Anwendung von stärkeren Vergrösserungen sieht man den ruhenden (Taf. XXX, Fig. 5) oder sich theilenden (Fig. 6, 7) Kern, umgeben von einem Hofe dotterfreien Protoplasmas. Dies möchte ich zur Erklärung der lichten Flecken in den Figuren 8—15, vorausschicken. Auf die Vertheilung des Dotters im sich furchenden Ei ist schon im vorigen Abschnitt hingewiesen.

Die erste Furche ist eine meridionale (verticale). Sie theilt das Ei genau in zwei Hälften und schreitet meist sehr bald bis zum vegetativen Pole vor (vergl. meine Arbeit von 1893, Taf. I, Fig. 2 u). Zuweilen aber verzögert sich dieses Umgreifen bis zum Auftreten der zweiten Meridionalfurche (1893, Fig. 3 u und 4 u). Nach innen pflegt diese Furche bald bis auf die etwas excentrisch gegen den vegetativen Pol gerückte Partie des groben Dotters durchzuschneiden (vergl. vorliegende Arbeit, Taf. XXXI, Fig. 8). Dieser grobkörnige Dotter scheint überhaupt dem Durchschneiden der Furchen zunächst grosse Schwierigkeiten entgegenzusetzen, die im Laufe der Furchung dadurch überwunden werden, dass die kolossalen Dotterelemente allmählich zerspalten, in kleinere Kugeln aufgelöst werden. Dieser Process nimmt aber immer

einige Zeit in Anspruch, und bis in die vierte (Taf. XXXI, Fig. 11), meistens sogar bis in die siebente Theilungsphase hinein (Fig. 13) besitzt das sich furchende Ei einen excentrisch gegen den vegetativen Pol verschobenen, ungefurchten Kern groben Dotters. Ganz streng genommen, ist die Furchung bis zu dieser Phase keine totale. Das Ei mit seiner excentrisch gegen den vegetativen Pol verschobenen Masse gröbsten Dotters nimmt eine gewisse Zwischenstellung zwischen telolecithalem und centrolecithalem Typus ein, wodurch bei seiner Furchung Anklänge an die superficielle Furchung hervortreten (Taf. XXXI, Fig. 13). Ich komme darauf unten noch einmal zurück.

Nachdem sich die beiden Kerne des Zweizellenstadiums von neuem getheilt haben und auseinandergerückt sind, erfolgt das Auftreten der zweiten Furche, wieder einer meridionalen, die genau senkrecht auf der ersten, zuerst am animalen Pole sichtbar wird und meistens im Laufe der nächsten oder übernächsten Theilungsphase bis zum vegetativen Pole fortgeschritten ist (Aeussere Entwicklung, 1893, Taf. I, Fig. 5 u). Gewöhnlich wulstet diese zweite Meridionalfurche die Oberfläche des Eies nicht ganz so tief ein wie die erste. Auch sie ist zunächst nicht im Stande, den Kern groben Dotters im Inneren des Eies zu theilen. In der animalen Hemisphäre des Eies vollzieht sich dagegen ihr Einschneiden in die Tiefe meist verhältnissmässig rasch (vorliegende Arbeit, Taf. XXXI, Fig. 9).

Das nächste (dritte) Furchungsstadium ist bei regelmässig sich furchenden Eiern durch das Auftreten zweier weiterer Meridionalfurchen¹⁾ gekennzeichnet, die je 2 der bisher gebildeten Quadranten halbiren (1893, Taf. I, Fig. 60, vorliegende Arbeit Taf. XXXI, Fig. 10). Das Resultat ist die Zerlegung des Eies in 8 gleich grosse Blastomeren, die im Inneren noch durch den Kern groben Dotters unter einander zusammenhängen. Die Furchung ist bis hierher als eine annähernd äquale zu bezeichnen. Doch kann es vorkommen, dass die eine der beiden letztgenannten, eigentlich coordinirten Meridionalfurchen um ein Geringes früher auftritt als die andere (1893, Taf. I, Fig. 50). Auch wird zuweilen schon auf diesem Stadium die Furchung ganz unregelmässig, indem in grösserer Ausdehnung oder auch nur in begrenzteren Bezirken senkrecht oder schief auf die Meridionalfurchen gerichtete Furchen auftreten. Ueberhaupt sei nochmals darauf hingewiesen, dass die Darstellung der Furchung auf Taf. I meiner Arbeit von 1893 zwar in jedem einzelnen Falle genau nach der Natur gezeichnet, doch factisch insofern etwas schematisch geworden ist, als aus einem grösseren Material solche Objecte ausgewählt wurden, bei denen sich die grösste Regelmässigkeit im Auftreten und der räumlichen Orientirung der Furchen offenbarte. Kaum 30 Procent des Materials fügt sich aber genau diesen Regeln. Dennoch betrachte ich die gegebene Darstellung mit ihrer Auslese des Regelmässigen als die einzig rationelle (wie sie denn auch in der überwältigenden Mehrzahl der Fälle von den Embryologen bei Darstellung der Furchung eines Eies angewendet wird), weil sich zweifellos in jenem Bruchtheil der sich regelmässig furchenden Eier der eigentliche Typus der *Ceratodus*-Furchung ausprägt, und ein Eingehen auf die zahlreichen Abweichungen nur dann einen Sinn hätte, wenn man den Ablauf der Furchung weniger regelmässig sich theilender Eier an einem und demselben Ei im

1) Ich drücke mich hier und im Folgenden der Bequemlichkeit halber so aus, möchte aber nicht verabsäumen, den Schematismus dieser Ausdrucksweise durch folgende, allgemein zutreffende Darlegung H. VIRCHOW'S (1896) hervorzuheben: „Das, was man gemeinhin eine „Furche“ (besser „Spalte“) nennt, ist schon bei dem zweiten Theilungsvorgange keine Einheit mehr, da bei diesem Vorgange zwei Stücke zu zerlegen sind, also 2 Spalten auftreten. Diese zwei Spalten (Furchen) erscheinen nur dadurch als Einheit, dass sie (zeitlich) zugleich auftreten und (räumlich) so liegen, dass ihre Ebenen zusammenfallen. Beim dritten Segmentationsvorgange, gleichviel ob sich derselbe durch eine ringförmige oder durch 2 neue meridionale Spalten äusserst, treten 4 Einzelspalten auf, welche in dem einen Falle (Ringspalte) in einer Ebene, in dem anderen Falle (2 meridionale Spalten) in zwei Ebenen liegen. In letzterem Falle erscheint der Vorgang schon nicht mehr räumlich, wenn auch zeitlich als Einheit. Bei dieser Art der Betrachtung tritt an die Stelle der üblichen abstracten, sozusagen transcendenten Auffassung der Furchen bezw. des Segmentationsvorganges die concrete reale Fassung, welche wohl der Anschauung aller Autoren entspricht, die den Segmentationsvorgang beobachtet haben.“

lebenden Zustände verfolgen würde, wie dies beispielsweise EBNER (1893) an den Eiern von *Triton cristatus* gethan hat¹⁾.

Bei regelmässigem Ablauf der Furchung pflegt erst in der vierten Theilungsphase die erste Latitudinalfurchung (Horizontalfurchung) aufzutreten²⁾. Sie theilt das Ei in 8 Mikromeren, die den animalen Pol umlagern, und 8 Makromeren, die den darunter gelegenen Theil des Eies ausmachen (1893, Taf. I, Fig. 7). Die Makromeren sind zur Zeit des Auftretens der ersten Latitudinalfurchung zuweilen am vegetativen Pole noch nicht alle deutlich von einander geschieden. Auch hängen sie centralwärts meist noch durch den ungetheilten Kern groben Dotters unter einander zusammen. Doch kann zuweilen schon auf diesem Stadium der Widerstand, den jener grobe Dotter der Furchung entgegengesetzt, nahezu überwunden sein (vorliegende Arbeit Taf. XXXI, Fig. 11). Bemerkenswerth für dieses Stadium ist auch das Auftreten der Furchungshöhle zwischen den Mikromeren (Taf. XXXI, Fig. 11 *f/h*). Dieselbe gewinnt im Laufe der weiteren Furchung rasch an Ausdehnung (Fig. 12—15).

Die nächsten beiden Theilungsphasen sind durch das Auftreten einer zweiten und dritten Latitudinalfurchung charakterisirt. Durch jede werden weitere 8 Theilstücke von den Makromeren abgetrennt (1893, Taf. I, Fig. 8 und 9). Doch treten von der fünften Theilungsphase an sehr häufig Unregelmässigkeiten auf, was besonders darauf beruht, dass die 8 Einzelfurchen, die eine solche, ja nur ideale, Latitudinalfurchung zusammensetzen, nicht in eine Ebene fallen.

Eine Unterscheidung solcher idealer Furchungsebenen ist von der siebenten Theilungsphase an überhaupt nicht mehr möglich (1893, Fig. 10, Schnittbild desselben Stadiums in der vorliegenden Arbeit Taf. XXXI, Fig. 13). Bis zu diesem Stadium findet man die Kerne der Makromeren nur in deren oberen Abschnitten, d. h. in der Nähe der Furchungshöhle. Durch fortgesetzte weitere Theilung entsteht nun eine grosszellige (Fig. 14), aus dieser eine kleinzellige Blastula (Fig. 15) mit grosser Furchungshöhle und sehr deutlich ausgeprägtem Unterschied der Zellengrösse am animalen und vegetativen Eipol.

Zusammenfassende Betrachtung über die Furchung des *Ceratodus*-Eies und Vergleichung mit der Eifurchung der anderen Anamnier.

Die Furchung des *Ceratodus*-Eies ist, wie sich aus dem eben Mitgetheiltem ergibt, eine totale, inäquale. Sie gleicht in ihren Grundzügen der Furchung aller nicht meroblastischer Wirbelthiereier, also der Petromyzonten, Ganoiden, Urodelen und Anuren. Die Eier der höheren Säugethiere (Marsupialier und Placentaler) bleiben bei diesen Betrachtungen als zweifellos secundär holoblastische unberücksichtigt.

Unter den Wirbelthiereiern mit totaler inäqualer Furchung repräsentiren die *Ceratodus*-Eier einen Typus, der sich zwar eng an den der Urodelen anschliesst, aber doch auch sein Eigenthümliches besitzt.

Diese Eigenthümlichkeit besteht vor allem in dem Umstande, dass bei den Urodelen (ebenso wie bei den Anuren und Petromyzonten) die Ebene der dritten Theilungsphase in der Regel eine latitudinale,

1) Vergl. über diesen Punkt auch die vortrefflichen Ausführungen von ROUX, Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VI, p. 295, Anm.

2) In Wirklichkeit sind es natürlich 8 Einzelfurchen. Vergl. die Anmerkung auf p. 308.

bei *Ceratodus* dagegen in der Mehrzahl der Fälle eine meridionale ist. Diese Differenz erscheint indessen nur von geringer Bedeutung, wenn man berücksichtigt, dass auch bei *Ceratodus* gar nicht selten schon in der dritten Theilungsphase in kleineren Bezirken oder auch in weiterer Ausdehnung latitudinale Furchung auftritt, und andererseits nach GRÖNROOS bei Urodelen die latitudinale Furchung der dritten Phase häufig in meridionale übergeht. Bezüglich der Tritonen sagt dieser Autor (1890): „Die dritte Furche, welche zwar in der Mehrzahl der Fälle horizontal liegt, bietet von diesem Verhalten bis zum meridionalen Verlaufe, die entsprechende Theilungsebene von der horizontalen bis zur verticalen Lage, alle Abstufungen.“ Und bezüglich der Furchung des Eies von *Salamandra maculosa* (1895): „Die dritte Furche ist in ihrem Verlaufe nicht constant, indem sie bald in latitudinaler, bald in meridionaler oder schräger Richtung verläuft.“

Wir sehen also, dass ein gewisser Gegensatz in der Furchung des *Ceratodus*-Eies einerseits, der Eier der Tritonen und Salamander andererseits in dieser Beziehung wohl vorhanden ist, dass er aber durch die an sich berechnete Methode, für jede Art aus einem grösseren Material statistisch einen festen Typus der Furchung zu construiren, eine ungebührliche Verschärfung erfährt.

Im Uebrigen ist die Uebereinstimmung bei der Furchung der Dipnoereier und der Urodeleniereier eine sehr grosse, eine Uebereinstimmung, die sowohl bei der Oberflächenbetrachtung als auch bei der inneren Untersuchung hervortritt. Ich erinnere daran, dass wie bei *Ceratodus* im Inneren des Eies, etwas excentrisch gegen den vegetativen Pol verschoben, noch häufig bis in die siebente Theilungsphase hinein ein Kern groben Dotters zurückbleibt, so auch bei den Urodelen nach GRÖNROOS (1890) „die inneren Partien der unteren Halbkugel verhältnissmässig lange ungetheilt bleiben“. In beiden Fällen klingt hierdurch die inäquale Furchung an die superficielle an, oder anders ausgedrückt, die Eier mancher Wirbelthiere mit inäqualer Furchung sind gar nicht so ausgesprochen telolecithal, wie man gewöhnlich annimmt, sondern besitzen im Inneren (excentrisch gegen den vegetativen Pol verschoben) einen Kern grössten Dotters. Hiermit stehen die Beobachtungen von P. und F. SARASIN (1887) am nahezu meroblastischen Cöcilienei, dessen Furchung in mancher Beziehung sich dem superficiellen Typus nähert, in vollem Einklang. Auch das meroblastische Selachierei besitzt nach RÜCKERT (1899) einen centralen Kern grössten Dotters. Vielleicht ist überhaupt diese Erscheinung bei Wirbelthiereiern verbreiteter, als man bisher angenommen hat, was durch erneute vergleichende Untersuchung festzustellen wäre.

Während die Eier der Petromyzonten und der Anuren entschieden ausgeprägter holoblastisch sind als die der Urodelen und des *Ceratodus*, was sich durch ein rascheres Umgreifen und Durchschneiden der Furchen kundgibt, ist von den Eiern der Ganoiden, soweit dieselben bisher untersucht worden sind, das Gegentheil hervorzuheben. Wenngleich die Angaben der Autoren gerade über die Ausdehnung der Furchen nach dem vegetativen Pole noch stark schwanken (vergl. die Literatur bei H. E. ZIEGLER, 1900), kann darüber doch kein Zweifel obwalten, dass sich die Furchung bei *Acipenser*, *Lepidosteus* und *Amia* viel mehr dem meroblastischen Typus nähert als bei den Eiern der eben genannten Wirbelthiere.

Es kann ja keinem Zweifel unterliegen, dass es in vielen Fällen wesentlich die Zunahme des Nahrungsdotters ist, die den Theilungsprocess der Eizelle schrittweise zu einem inäqualen, zuletzt meroblastischen macht. Um nur die Wirbelthiere zu berücksichtigen, wird uns dies durch die grossen meroblastischen Eier der Myxinoiden, Selachier, Cöcilien, Sauropsiden und Monotremen ad oculos demonstrirt. Doch darf man nun deshalb noch nicht glauben, dass die Grösse der Eier und damit die Menge des Nahrungsdotters nun in allen Fällen zum Charakter der Furchung in einem einfachen Verhältniss stehe. Folgende kleine Tabelle für einige Wirbelthiereier mit inäqualer Furchung zeigt, dass dies durchaus nicht der Fall ist:

		ungefähre Grösse der enthülsten Eier
Furchung typisch inäqual	{	<i>Petromyzon fluviatilis</i> 1 mm
		<i>Rana temporaria</i> 2 „
Furchung stärker inäqual, Anklänge an superficielle Furchung	{	<i>Triton alpestris</i> 1,6 „
		<i>Ceratodus forsteri</i> 3 : 2,7 „
Furchung noch stärker inäqual, dem meroblastischen Typus der Furchung sich nähernd	{	<i>Aeipenser sturio</i> 2,8 „
		<i>Lepidosteus osseus</i> 3,5 „
		<i>Amia calva</i> 2 „

Noch deutlicher aber tritt die Thatsache, dass die Menge des Dotters zum Charakter der Furchung nicht in einem einfachen Verhältniss steht, bei Berücksichtigung der Eier der Teleostier hervor, die sich bei meist geringer, zuweilen winziger (der Durchmesser mancher pelagischer Teleostiereier erreicht noch nicht 1 mm) Grösse doch stets meroblastisch furchen.

Offenbar wirkt auf den Charakter der Furchung nicht nur die absolute Menge des Nahrungsdotters ein, sondern auch das Verhältniss der Menge des Nahrungsdotters zum Bildungsdotter, sowie die Art der Vertheilung und Durchmischung beider Elemente, Details, die meines Wissens bei grösseren Wirbelthiereiern überhaupt noch nicht genauer studirt und verglichen worden sind, da man sich bisher immer nur auf die Untersuchung der gröberen Verhältnisse des Dotters und höchstens auf die speciellere Beschreibung der Keimscheibe meroblastischer Eier beschränkt hat.

Meiner Ansicht nach wird der Charakter der Furchung durch eine ganze Reihe verschiedenartiger Factoren bestimmt: erstens durch das Verhältniss der Menge des Nahrungsdotters zu der des Bildungsdotters; zweitens durch die Art ihrer Durchmischung und Vertheilung; drittens durch die qualitative Beschaffenheit des Nahrungsdotters, d. h. die chemische Constitution und morphologische Structur (Grösse und Form der Bestandtheile) des Nahrungsdotters, viertens endlich durch die im Bildungsdotter wirkenden lebendigen Kräfte, die grosse Unbekannte, die sich ja bisher noch jeder menschlichen Analyse entzieht. Diese Unbekannte, die Resultante der chemischen und morphologischen Structur der lebendigen Substanz, ist natürlich für jede Art verschieden. Sie wirkt neben den anderen, oben genannten Factoren mitbestimmend auf den Charakter der Furchung, wie sie ja die ganze Entwicklung des Eies zum ausgebildeten Organismus beherrscht. Aber gerade bei der Furchung dotterreicher Eier sind auch die anderen oben genannten Factoren, Menge, Constitution und Vertheilung des Nahrungsmaterials, von schwerwiegender Bedeutung.

Je näher die Formen, deren Eier wir vergleichen, mit einander verwandt sind, um so ähnlicher wird auch die gröbere, feinere und feinste Eistruetur sein, um so ähnlicher also die Factoren, die den Charakter der Furchung bestimmen, um so ähnlicher mithin dieser selbst. So dürfen wir uns denn auch nicht wundern, dass bei der Veränderung nur eines dieser Factoren, beispielsweise der Veränderung der absoluten Menge des Nahrungsdotters, der Charakter der Furchung nur verhältnissmässig langsam, sozusagen widerstrebend verändert wird. Die Menge des Nahrungsdotters ist bei manchen Urodeleneiern stark vermehrt (*Salamandra maculosa*, Eigrösse 4–5 mm), der Furchungscharakter trotzdem nur schwach nach der meroblastischen Seite hin verschoben.

Umgekehrt macht eine sehr beträchtliche Verminderung der Menge des Nahrungsdotters, die wir bei vielen Teleostiern beobachten, ihre Eier noch nicht gleich zu holoblastischen. Jede grössere Wirbelthierabtheilung besitzt einen gewissen Gruppentypus der Furchung, der zwar im Grunde von der Menge des Nahrungsdotters mitbedingt wird, der aber doch bei mässigen Schwankungen dieser Menge ziemlich zäh

festgehalten wird. Bei excessiver Veränderung dieses einen Factors wird natürlich schliesslich auch der ganze Charakter der Furchung verändert (meroblastische Eier der Myxinoiden unter den Cyclostomen, der Cöcilien unter den Amphibien, typisch holoblastische Eier der Placentier unter den Säugethieren).

Lehrt uns somit die vergleichende Betrachtung der Eifurchung der Wirbelthiere, dass jede grössere Gruppe ihren eigenen Furchungstypus besitzt, der trotz Schwankungen in der Grösse der Eier ziemlich zäh festgehalten wird, so liegt es umgekehrt nahe, aus dem Charakter der Eifurchung verschiedener, nicht allzu entfernt stehender Thiere Rückschlüsse auf ihre nähere oder entferntere Verwandtschaft zu machen. Derartige Schlüsse sind, wenn mit der nöthigen Vorsicht und Umsicht gezogen, nicht ohne Berechtigung, aber sie sind ohne jeden productiven Werth, da sie nur schattenhaft die äussersten Umrisse der Verwandtschaft andeuten, und man durch Vergleichung der ausgebildeten Geschöpfe unvergleichlich weiter kommt.

Der Charakter der Eifurchung des *Ceratodus*, dem sich nach der kürzlich erschienenen Untersuchung von KERR (1900) der von *Lepidosiren* eng anschliesst, wenn er sich auch etwas mehr dem meroblastischen Typus nähert, steht dem Gruppentypus der Eifurchung der Urodelen recht nahe, wie schon oben ausführlicher begründet worden ist. Der Hauptunterschied liegt darin, dass bei *Ceratodus* die Furchung in der dritten Phase meist (nicht immer) in meridionaler, bei Urodelen meist (nicht immer) in latitudinaler Ebene erfolgt. Die Furchung des *Ceratodus*-Eies unterscheidet sich auf der anderen Seite von der Furchung der uns bekannten Ganoideneier dadurch, dass sie sich sehr viel weniger dem meroblastischen Typus nähert als jene. Dafür stimmt sie mit der Ganoidenfurchung darin überein, dass die erste Latitudinalfurche meist erst in der vierten Theilungsphase auftritt. Brauchbare phylogenetische Schlüsse lassen sich meiner Ansicht nach in beiden Fällen weder aus der Uebereinstimmung noch aus der Differenz ziehen.

Ueber die von RABL (1889)¹⁾ aufgeworfene Frage, ob die verhältnissmässige Armuth an Nahrungsdotter der Amphibieneier als eine secundäre zu betrachten sei, die auf dem Wege von den Selachiern über die Ganoiden zu den Amphibien eingetreten sei, habe ich mich schon in meiner Arbeit von 1893 ausgesprochen. Dem habe ich heute kaum etwas hinzuzufügen. Wir haben keinerlei Grund, die Amphibien, sei es durch Vermittelung der Ganoiden, sei es ohne dieselbe in so directe Beziehung zu den Selachiern zu setzen, dass wir sie als ihre directen Abkommen betrachten und sogar ihre Fortpflanzungsverhältnisse von denjenigen der recenten Selachierformen ableiten müssten. Dass die Amphibien von Stammformen abzuleiten sind, deren einigermaassen getreues Abbild die jetzt lebenden Selachier darstellen, erscheint mir aus Gründen der vergleichenden Anatomie fast aller Organsysteme sogar ausgeschlossen. Natürlich liegt es mir fern, eine engere Stammesverwandtschaft sämmtlicher Ichthyopsiden zu leugnen, aber wer will — selbst unter Berücksichtigung des reichen paläontologischen Materials — ein annähernd getreues Abbild der ausgestorbenen Ichthyopsiden-Stammgruppe zeichnen, oder gar, worauf es in unserem Falle vor allem ankommt, über die Beschaffenheit und Furchung ihrer Eier zuverlässige Angaben machen?

Wenn somit kein phylogenetischer Grund vorliegt, die Ganoiden, Dipnoer oder Amphibien einigermaassen direct von Formen, die den recenten Selachiern im Wesentlichen gleichen und auch ihre meroblastische Eifurchung theilten, abzuleiten, könnte der behauptete secundäre Schwund des Dotters am Ganoiden- oder Amphibienei nur durch eigenartige Erscheinungen bewiesen werden, die in der Ontogenie der betreffenden Formen hervortreten. Ich wüsste aber keine einzige Eigenthümlichkeit der Amphibien- oder Ganoidenentwicklung zu nennen, deren Bedeutung unserem Verständniss durch die Ableitung von Formen mit dotterreicheren Eiern näher gerückt würde. GRÖNROOS war (1890), anscheinend unabhängig

1) RABL hat später (1892) das von ihm zuerst zu Grunde gelegte Schema des Wirbelthier-Stammbaumes bedeutend modificirt. Dass er aber an seinen 1889 ausgesprochenen Grundanschauungen über die Schwankungen des Dottergehalts der Eier in den von ihm supponirten Bahnen festhält, beweisen seine neueren Bemerkungen (1896, p. V, VI).

von RABL zu der Anschauung gelangt, „dass die gegenwärtig holoblastischen Amphibieneier sich aus meroblastischen Formen entwickelt haben“, und dass „die meroblastischen Eier der Gymnophionen und vielleicht einiger anderer Amphibien als Ueberbleibsel aus jenem früheren Zustande aufzufassen sind“. In einer eingehenden Untersuchung, die derselbe Forscher (1896) dem Salamanderei gewidmet hat, einem Urodelenei, das sich noch mehr dem meroblastischen Typus nähert als die früher von ihm untersuchten Eier der Tritonen, macht er jedoch das Zugeständniss, dass sich „aus den Furchungserscheinungen allein nicht mit Sicherheit entscheiden lässt“, ob die „meroblastiformen Momente im phylogenetischen Sinne auf eine bereits durchgemachte oder auf eine erst sich vorbereitete Meroblasticität zu beziehen sind“. GRÜNROOS verspricht, auf diese Frage bei der Besprechung der Gastrulationserscheinungen zurückzukommen. Vorläufig darf jedenfalls die Behauptung, in der phylogenetischen Reihe von den Petromyzonten zu den Amphibien habe zuerst eine gewaltige Zunahme des Dotters, dann eine fast ebenso grosse Abnahme stattgefunden, als unbewiesen gelten. Aehnlich könnte man ja auch behaupten, schon die Petromyzonten besässen secundär dotterarme Eier, weil die entschieden sehr viel tiefer stehenden Myxinoiden grosse, dotterreiche Eier mit mesoblastischer Furchung besitzen. So direct deckt sich systematische Stellung mit der Beurtheilung von speciellen Verhältnissen der Organisation, die wie die Organe der Fortpflanzung ganz besonders grossen Schwankungen unterworfen sind, durchaus nicht. Wie schwankend ist doch die Grösse der Eier oft innerhalb derselben Gattung¹⁾!

Da, wo die phylogenetische Reihe einigermaassen feststeht und nicht allzu grosse Lücken aufweist, gewährt ihre Berücksichtigung in der That manchen wichtigen Gesichtspunkt in der Beurtheilung der Furchung. Ein solcher Fall liegt bei den Teleostiern vor, die wir, was wohl allseitig zugegeben wird, durch *Amia* mit den Ganoiden verknüpfen können. GEGENBAUR, der nur sehr selten und mit grösster Vorsicht über Verwandtschaftslinien positive Aussprüche thut, weil ihm bei seiner genauen Kenntniss aller Organsysteme die ungeheure Schwierigkeit, eine Verwandtschaft entfernterer Gruppen mit wenigen Worten zu charakterisiren, jeden Augenblick vorschwebt, äussert sich doch über diese Frage sehr bestimmt folgendermaassen (1898): „An die Ganoiden schliessen sich als jüngere Zustände die Teleostier oder Knochenfische an, besonders an die Lepidosteinen, mehr noch an Amiaden. Man kann *Amia* sogar als einen Teleostier betrachten, dessen Organisation einige Ganoidencharaktere bewahrt hat.“

Angesichts dieser, wohl von Niemand angefochtenen phylogenetischen Reihe stellen sich der folgenden Betrachtung BALFOUR's (1881) grosse Schwierigkeiten in den Weg: „Die Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung des Teleostiereies sind am leichtesten verständlich, wenn wir dasselbe als ein Elasmobranchierei betrachten, das ausserordentlich verkleinert ist. Es ist in der That sehr wahrscheinlich, dass die Teleostier wirklich von einem Fischtypus mit viel grösseren Eiern abstammen. Das Vorkommen einer meroblastischen Furchung, trotzdem das Ei gewöhnlich kleiner ist als dasjenige der Amphibien, von *Aciptenser* u. s. w., bei welchen die Furchung vollständig ist, und ebenso die solide Entstehung zahlreicher Organe findet ihre ganz ungezwungene Erklärung, wenn wir diese Hypothese annehmen.“

Wie ist aber hiermit in Einklang zu bringen, dass auch diejenigen Glieder, die den Anschluss der Teleostier an die Urfische (ich sage mit Absicht nicht Selachier, da es sich bei der Verknüpfung der Teleostier und Ganoiden nach unten nicht direct um Selachier, sondern um eine unbekannte Stammgruppe handelt) vermitteln, also vor allen Dingen *Amia*, Eier von viel mehr holoblastischem Typus der Eifurchung besitzen als sowohl Selachier als auch Teleostier? RABL (1889) sucht diese Schwierigkeit zu beseitigen, indem er ausführt: „Von den Selachiern zu den Ganoiden schrumpft wieder die Menge des Nahrungs-

1) Die von mir gesammelten Eier des *Arius australis* besitzen einen Durchmesser von nur wenig über 3 mm, die des *Arius boakii* einen solchen von über 10 mm.

dotters zusammen, und die Furchung wird wieder zu einer totalen, freilich mit sehr ungleich grossen Furchungskugeln. — — In der Richtung zu den Knochenfischen nimmt nun abermals die Menge des Nahrungsdotters zu, und die Furchung wird wieder zu einer partiellen.“ Gegen den ersten Theil dieser Aufstellung, die die Ganoiden von Selachiervorfahren mit grossen meroblastischen Eiern ableitet und den Ganoiden secundär holoblastische Eier zuschreibt, habe ich mich schon oben gewendet. Aber noch anfechtbarer ist die zweite RABL'sche Behauptung: „in der Richtung zu den Knochenfischen nimmt nun abermals die Menge des Nahrungsdotters zu.“ Bei der überwiegenden Mehrzahl der Teleostier ist doch eher das Gegentheil der Fall; sie besitzen meistens nicht grössere, häufig sehr viel kleinere Eier als die Ganoiden.

Alle diese Schwierigkeiten sind nicht vorhanden, wenn man erstens die ganz unbegründete Ableitung der Ganoiden von Selachiern mit grossen, meroblastischen Eiern aufgibt und damit das Vorurtheil fallen lässt, die Ganoideneier für secundär holoblastisch zu halten. Zweitens aber ist die These als unerwiesen aufzugeben, von den Ganoiden zu den Teleostiern habe eine Zunahme des Nahrungsdotters stattgefunden. Denn der Schluss, wenn die Furchung meroblastisch wird, hat die Menge des Nahrungsdotters zugenommen, ist unbegründet. Schon oben habe ich darauf hingewiesen, dass unter den Factoren, die den Charakter der Furchung bedingen, nicht nur das gegenseitige Mengenverhältniss beider Dotterarten, sondern auch die Art ihrer gegenseitigen Vertheilung sowie ihre qualitative Beschaffenheit eine wichtige Rolle spielt. Gerade in einer Veränderung der beiden letzteren Factoren, nicht wie sonst gewöhnlich des ersteren, scheint bei den Teleostiern die Ursache des Uebergangs der inäqualen Ganoidenfurchung zur rein meroblastischen zu liegen. Die grossen Differenzen in der chemischen Constitution des Teleostierdotters im Vergleich mit dem Dotter anderer Wirbelthiere sind bekannt. Bedingen dieselben doch ja auch für den Embryologen bedeutende Schwierigkeiten bei seinen Untersuchungen. Auch morphologisch besitzt der Teleostierdotter viel Eigenartiges, was sich ganz besonders stark in den Fällen ausspricht, in welchen die Dottermasse aus einer einzigen sehr grossen Dotterkugel besteht.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass qualitative Aenderungen des Dotters, nicht in erster Linie die quantitative Zunahme des Nahrungsdotters, bei den Ganoiden beginnend und sich über *Amia* zu den Teleostiern fortsetzend, den Furchungsprocess erschweren und ihn successive aus einem totalen inäqualen in einen meroblastischen verwandeln. Aus qualitativen Veränderungen der Dotterstructur erklären sich dann wohl auch noch sonstige Eigenthümlichkeiten der Teleostierentwicklung.

Vorgänge bei der Gastrulation.

Die Bildung des Urdarms.

Die äusserlich sichtbaren Vorgänge bei der Gastrulation habe ich schon in meiner früheren Arbeit (1893, Taf. II, Fig. 12—21) abgebildet. Wie ich damals angab, zeigt sich der Gastrulamund als ein kleiner, nahezu geradliniger Querspalt an der Unterfläche des linsenförmigen Eies (Stadium 12). Der Spalt tritt aber meist nicht genau in der Mitte der Unterfläche auf, sondern gewöhnlich in einem mittleren Bezirk zwischen Centrum und Aequator. Doch ist seine Lagerung durchaus keine ganz constante, wie sowohl die Oberflächenbilder meiner früheren Arbeit (1893, Fig. 12—16) als auch die medianen Sagittalschnitte der vorliegenden Arbeit (Taf. XXXII, Fig. 16—20) lehren, wobei zu bemerken ist, dass er sich in Fig. 16 ungewöhnlich stark ventralwärts verlagert zeigt. Aus dem queren Spalte wird allmählich ein Halbkreis oder auch oft eine mehr hufeisenförmige Bildung, deren Concavität nach unten, also gegen den vegetativen

Pol, deren Convexität nach oben, also gegen den Aequator gerichtet ist. Indem die Schenkel des Halbkreises oder Hufeisens nach abwärts wachsen und sich vereinigen, kommt ein geschlossener, zuweilen kreisförmiger, meist aber unregelmässig elliptischer Urmund zu Stande, der in seinem Umkreis den Dotterpfropf umfasst (1893, Taf. II, Stadium 14 und 15). Die Zellen des Dotterpfropfes zeichnen sich vor allen benachbarten Zellen durch bedeutende Grösse aus, auch vor denen, die den Urmund ventralwärts begrenzen. Bald verengert sich nun der weite Urmund zu einem kleinen Längsspalt, welcher die Zellen des Dotterpfropfes nicht mehr äusserlich hervortreten lässt (1893, Taf. II, Stadium 16).

Wenden wir uns nun zur näheren Untersuchung der bisher erwähnten Stadien, so geben uns die auf Taf. XXXII dargestellten medianen Sagittalschnitte ein Bild der verschiedenen Phasen der Gastrulation. Fig. 16 stellt einen medianen Sagittalschnitt durch Stadium 12 dar. Die Bildung der Urdarmhöhle hat hier soeben begonnen, ob auf diesem Stadium durch einen Spaltungsprocess inmitten der Dotterzellen oder aber durch einen wirklichen Invaginationsprocess, vermag ich nicht zu entscheiden. Sicher aber verläuft der weitere Fortgang der Gastrulation unter Mitwirkung lebhafter Wucherungsprocesse, die von der dorsalen Urmundlippe ausgehen, wie gleich gezeigt werden soll. Ueber das Fortschreiten der Gastrulation geben uns die Figuren 17—19 Aufschluss. Das überall mit deutlichem Lumen versehene Urdarmsäckchen zeigt aber in Bezug auf seine Wandung ein verschiedenartiges Verhalten. Die Zellen seiner dorsalen, unter dem Ektoderm liegenden Wandung sind kleiner, den Ektodermzellen ähnlicher und gehen in letztere an der zuerst geradlinigen, dann hufeisenförmigen dorsalen Urmundlippe (*umdl*) ganz allmählich über. Man findet in ihnen und an der dorsalen Urmundlippe zahlreiche Mitosen; manchmal (nicht immer) ist die dorsale Urdarmwand schon bei Beginn der Gastrulation ein kleines Stück nach innen von der Umschlagstelle sogar eingerollt (vergl. besonders Fig. 17), alles unzweideutige Zeichen, dass hier ein lebhafter Wucherungsprocess der Zellen stattfindet. Dieser Process ist wohl sicher eine der Ursachen, die die craniale Ausdehnung des Urdarms bewirkt. Daneben mögen besonders in den ersten Phasen der Gastrulation Spaltungsprocesse im Zusammenhange der Dotterzellen eine Rolle spielen.

Die ventrale Wandung des Säckchens wird von Dotterzellen gebildet, die cranialwärts und seitlich ohne scharfe Grenze in die von der dorsalen Urmundlippe aus einwuchernde dorsale Urdarmwand („dorsale Platte“ LWOFF'S, 1894) übergehen. In gleichem Schritte mit dem cranialen Vorwärtswachsen der dorsalen Urdarmwand geht die Ausdehnung der Höhlung des Urdarmsäckchens vor sich. Ich bezeichne sie als Gastrulahöhle (*gstrh* Fig. 16—19). In dem Maasse, wie sich die Gastrulahöhle ausdehnt, verdrängt sie allmählich die Furchungshöhle (Fig. 16—19). In den Entwicklungsstadien, in denen sich beide Höhlen ihrer Ausdehnung nach etwa die Wage halten, sind sie zuweilen stellenweise nur durch eine einzige Schicht Dotterzellen von einander getrennt. Ein Einreissen dieser Schicht und dadurch eine Vereinigung beider Höhlen habe ich aber niemals beobachten können, obwohl ich auf diesen Punkt besonders geachtet habe. Eine solche secundäre Vereinigung der Furchungs- und Gastrulahöhle wird bekanntlich von O. SCHULTZE (1888) und KEIBEL (1893) bei Anuren, von LWOFF (1894) und GRÖNROOS (1898) bei Urodelen, von BRAUER (1897) bei Gymnophionen als ein bei gewissen Formen (*Salamandra*, *Hypogeophis*) constantes, bei anderen gelegentliches Vorkommniss geschildert. Sind die Beobachtungen richtig, so handelt es sich wohl um eine, wahrscheinlich zuerst bei Amphibien auftretende Cänogenese. Bei *Ceratodus* fand ich, wie gesagt, beide Höhlen stets auf allen Stadien deutlich gesondert.

Bei dieser Gelegenheit ist es angebracht, etwas näher auf die Schicksale der Furchungshöhle des *Ceratodus* einzugehen und dabei auf das Stadium der kleinzelligen Blastula zurückzugreifen. Im Blastulastadium $10\frac{1}{2}$ nimmt die Furchungshöhle ungefähr die ganze obere Hälfte des linsenförmigen Eies ein (Fig. 14). Die sie deckende einschichtige Zellenlage können wir schon jetzt als Ektoderm bezeichnen. Die

Zellenmasse der unteren Eihälfte bildet dagegen ein noch undifferenziertes Blastoderm, so dass nicht nur am vegetativen Pole, sondern überhaupt bis zum Aequator hin eine Unterscheidung von Schichten unmöglich ist. Im Fortschreiten der Entwicklung, im Stadium II, das aber immer noch ein Blastulastadium ist, greift nun die Furchungshöhle über den Aequator hinab spaltförmig nach unten (Fig. 15), sie spaltet dadurch eine äussere Zellschicht, die wir dann entsprechend als Ektoderm bezeichnen können, von der einheitlichen Dotterzellenmasse ab. Oder man kann auch sagen: in dem Maasse, als sich die äusserste Zellenlage an der Oberfläche des Blastoderms der unteren Eihälfte *in situ* zu einem Epithel ordnet, grenzt sich diese dann als Ektoderm zu bezeichnende Schicht durch einen Spalt von der darunter liegenden Zellenmasse, die dann als Entoderm zu bezeichnen ist, ab, und dieser Spalt ist nichts anderes als die Fortsetzung der Furchungshöhle. Wenn dann auf Stadium 12 (Fig. 16) die Gastrulation beginnt, hat sich bis auf einen relativ kleinen Abschnitt ventralwärts von der dorsalen Urmundlippe die Sonderung des Ektoderms von dem Entoderm schon vollzogen. Ueberall, wo beide Schichten gesondert sind, erstreckt sich also zwischen sie ein zuweilen nur äusserst feiner, immer aber deutlicher Spaltraum, der als ein Derivat der im Uebrigen allmählich verschwindenden Furchungshöhle aufzufassen ist (Fig. 16—20). Dieser Spaltraum erhält sich auch lange zwischen dem Ektoderm und der dorsalen Wand der Gastrulahöhle, was, wie nachher gezeigt werden soll, von besonderer Bedeutung ist.

Die Sonderung von Ektoderm und Entoderm erfolgt also meiner Ansicht nach bei *Ceratodus* in der unteren Eihälfte wesentlich durch einen Delimitationsprocess. Ich habe nach meinen Präparaten keinen Grund, den Vorgang als eine Epibolie aufzufassen, eine Auffassung, zu der man bei diesem Object nur durch künstliche und gezwungene Deutungen gelangen könnte. Alle meine zahlreichen Schnitte durch ältere Blastulastadien sprechen für eine Differenzirung des Ektoderms der unteren Eihälfte *in situ*, keine für eine Epibolie. Bekanntlich besteht zwischen den Autoren ein lebhafter Streit, ob bei den Amphibien die entsprechenden Prozesse im Sinne einer Delimitation oder einer Epibolie zu deuten seien. Da ich für die Amphibien keine eigenen Erfahrungen besitze, halte ich, was diese betrifft, bei diesem Streite mit meinem Urtheil zurück. Im Grossen und Ganzen ist ja die Uebereinstimmung der Bilder bei der Furchung und Gastrulation des *Ceratodus* einerseits und besonders der Urodelen unter den Amphibien andererseits eine auffallend grosse. Doch gelten meine Angaben, wo ich nicht ausdrücklich, gestützt auf die Literatur, generalisire, immer nur für mein Object, das sich durch grosse Deutlichkeit und Unzweideutigkeit sowohl der Oberflächen- als auch der Schnittbilder auszeichnet.

In Stadium 14 (Medianschnitt Taf. XXXII, Fig. 19, Querschnitt Taf. XXXIII, Fig. 22) hat sich die Gastrulahöhle unter Verdrängung der Furchungshöhle weit nach vorn ausgedehnt. Ihr Dach besteht im grössten Theil ihrer Ausdehnung aus einer einschichtigen Zellenplatte, die sich an der dorsalen Urmundlippe (*umdl*) in das Ektoderm umschlägt. Nicht selten finden sich auf diesem Stadium Spuren einer Einrollung der eingestülpten Zellschicht etwas innen von der eigentlichen Umschlagsstelle. Cranialwärts (Fig. 19) und seitlich (Fig. 22) geht die einschichtige, das Dach der Gastrulahöhle bildende Platte continuirlich in das Entoderm über, das von den grossen, dotterreichen Zellen gebildet wird. Ein Spaltraum der Gastrulahöhle erstreckt sich im cranialen Abschnitt der Gastrula wie im Stadium 12 $\frac{1}{2}$ (Fig. 17) und 13 (Fig. 18), so auch im Stadium 14 in diese entodermale Zellenmasse hinein. In diesem am meisten cranial gelegenen Abschnitt ist das Dach der Gastrulahöhle demnach auf dem vorliegenden wie auch auf den jüngeren Stadien mehrschichtig. Eine Sonderung der Schichten ist aber nicht eingetreten und deshalb eine weitere Unterscheidung derselben auf diesem Stadium noch unmöglich. Die Dotterzellen haben sich überall da, wo sie an der Auskleidung der Gastrulahöhle theilnehmen, epithelial geordnet. Ich möchte bei dieser Gelegenheit nachtragend erwähnen, dass eine ähnliche epitheliale Anordnung der Dotterzellen auch

da wahrzunehmen ist, wo sie in Gastrulastadien die Auskleidung der Furchungshöhle und ihrer Derivate bilden.

Die Furchungshöhle ist in Stadium 14 (Fig. 19) als solche bis auf einen minimalen Rest an der Kuppe der Gastrularve verschwunden. Ein Derivat von ihr hat sich aber, wie oben erwähnt, als feiner Spalt zwischen dem einschichtigen Ectoderm und den Zellschichten, die die eigentliche Auskleidung des Urdarms bilden, ausgedehnt. Nur in der ventralen Partie des Urmundes ist die Ausdehnung jenes trennenden Spaltes an der Umschlagsstelle des Ektoderms in das dotterreiche Entoderm unterblieben.

Die Nahtlinie inmitten der Rückenfläche der älteren Gastrularven (ektodermale Mediannaht).

Ehe wir auf die Untersuchung der Schnitte durch ältere Stadien eingehen, haben wir zunächst auf die bei äusserer Betrachtung wahrnehmbaren Veränderungen einzugehen, und lasse ich hier wörtlich meine im Jahre 1893 gegebene Beschreibung folgen:

„In Stadium 16 hatte sich der Urmund zu einem kleinen Längsspalt verengert, der auf der ventralen Hälfte der Gastrula ein wenig unter dem Aequator liegt (15s). Jener Längsspalt bleibt aber nicht stationär, sondern er zeigt in den folgenden Stadien ein eigenthümliches Längenwachsthum gegen die Dorsalseite hin. In 17h ist er schon länger geworden, hat aber den Aequator noch nicht überschritten (17o). In Stadium 18 hat er den Aequator um etwas überschritten und reicht auf die dorsale Fläche der Gastrula ein kleines Stück herüber.

Dieser vorderste Abschnitt ist indessen kein offener Spalt mehr, die Wände des Spaltes haben sich vielmehr zu einer linearen Naht, der Urmundnaht (*unn* Fig. 18), vereinigt. Im nächsten Stadium ist der zur Naht geschlossene Urmundspalt über die ganze Dorsalfläche der Gastrula herübergewachsen (19h, 19o). Auf diesem Stadium beginnen sich die Medullarwülste zu erheben; man sieht, dass die Urmundnaht genau bis zum queren Verbindungswulst der beiden Medullarwülste (queren Gehirnwulst) reicht (Fig. 19o, 20o).

Die Nahtlinie durchläuft nun die von ihr durchmessene Oberfläche nicht genau im Niveau, sondern sie liegt im Grunde einer flachen Rinne, die der von O. HERTWIG und Anderen bei Amphibien beschriebenen »Rückenrinne« entspricht.

Dass die Naht durch Verwachsen der Ränder des Urmundes gebildet wird, geht unmittelbar aus der Vergleichung der Stadien 17h, 18h, 19h hervor. Besonders charakteristisch ist Stadium 19h. Dabei handelt es sich um eine ganz typische, gezackte Nahtlinie, die stark an die Nähte des Schädels erinnert und durch nichts anderes entstanden sein kann als durch das Zusammenlegen zweier Spaltränder mit vorspringenden, in einander greifenden Ecken (vergl. besonders Stadium 19 und 20).

Es ist klar, dass die Urmundränder nicht allein im vorderen Urmundbezirk verwachsen sind, sondern dass die Längenausdehnung des gesammten Urmundes, das heisst des offenen Theiles, plus dem durch die Naht verschlossenen ausserordentlich an Länge zugenommen hat. Um sich davon eine deutliche Vorstellung zu machen, vergleiche man Stadium 16 mit Stadium 19, 20 und 21. Im ersteren nimmt der Urmund eine kleine Strecke auf der Ventralseite etwas unterhalb des Aequators ein. In den älteren Stadien ist er etwas höher hinauf gerückt und seine offene Strecke liegt etwa im Aequator (20s); von dieser aus erstreckt sich aber ein nahtförmig geschlossener Abschnitt über die ganze Dorsalseite der Larve hinüber bis zum queren Verbindungswulst der Medullarwülste.

Die Naht sahen wir entstanden durch Aneinanderlegen der Ränder einer Spalte. Eine offene Spalte findet sich aber fortdauernd während aller Stadien (16–21) unter oder auf dem Aequator. Wie kann diese

Spalte eine Naht liefern, die schliesslich die ganze Dorsalseite durchquert? Offenbar dadurch, dass immer, wenn sich vordere Abschnitte der Spalte schlossen und dorsalwärts verschoben wurden, von hinten her ein Nachschub stattfand, der neue Theile an die Stelle der alten Spaltränder setzte. Dabei bleibt aber an dieser Stelle fortdauernd die Configuration eines offenen Spaltes erhalten.“

Bei der weiteren Erörterung des Gegenstandes äusserte ich dann die Vermuthung, dass eine ähnliche Naht, die natürlich nicht mit der bekannten HERTWIG'schen Rückenrinne (*sillon médian* VAN BAMBEKE) zu verwechseln ist, sich auch bei den Amphibien finden werde, wo sie bis dahin ebensowenig wie bei einem anderen Wirbelthier beschrieben worden war. Gewisse Andeutungen in der Literatur (vergl. VAN BAMBEKE (1893) liessen mich zu dieser Ansicht gelangen.

Meine Vermuthung wurde durch eine von BRAUS (1895) unternommene Prüfung dieser Verhältnisse bei *Triton* vollkommen bestätigt, und diese Feststellung hat besonderen Wert noch dadurch, dass die Untersuchung hier am lebenden Objecte vorgenommen wurde, die Möglichkeit, dass es sich um ein durch die Conservirung erzeugtes Kunstproduct handle, also ausgeschlossen ist.

Trotzdem durch die Entdeckung einer Naht, die sich von späteren Gastrulastadien an bis zum Schlusse des Medullarrohrs über die ganze Rückenfläche vom Urmund bis zum queren Gehirnwulst erstreckt, für die Ontogenie der Wirbelthiere ein Novum geschaffen war, hat diese neue Thatsache doch merkwürdig wenig Beachtung gefunden. Vielleicht, weil sich damit ohne Feststellung des Verhaltens dieser Naht auf Schnitten nicht allzuviel anfangen liess.

Schon lange habe ich deshalb eine ergänzende Untersuchung meines Befundes als ein unumgängliches Erforderniss betrachtet und wende mich nunmehr im Folgenden dieser Aufgabe zu.



Fig. A. Oberflächenansicht von Stadium 15 $\frac{1}{2}$, von unten.

Auf beistehender Textfigur A gebe ich zunächst noch eine Ergänzung meiner 1893 veröffentlichten Oberflächenbilder. Der noch weite Urmund, in dessen Tiefe man den ansehnlichen, aus grossen Zellen bestehenden Dotterpfropf erblickt, steht gerade im Anfange seiner Verengung zu einem kleinen Längsspalt. Das Stadium ordnet sich also zwischen das von mir 1893 abgebildete Stadium 15 und Stadium 16. Besonders bemerkenswerth ist es nun, dass in diesem Falle schon jetzt an der dorsalen Urmundlippe das

erste Auftreten der Naht auf das deutlichste wahrzunehmen war. In der Mehrzahl der Fälle lässt sich sonst erst in Stadium 17—18, also nach der Zusammenziehung des Urmundes zu einem Längsspalt, die erste Andeutung der Naht erkennen. Auf Fig. 23, Taf. XXXIII, gebe ich einen Schnitt, der den Urmund des in der Textfigur dargestellten Objectes quer getroffen hat. Zum Studium der an der dorsalen Urmundlippe beginnenden und von dort allmählich über die Mitte der Dorsalfläche bis in die Gegend des queren Gehirnwulstes fortwachsenden Naht habe ich die Stadien 18—21 am geeignetsten gefunden, in denen sich auch die Naht bei Oberflächenbetrachtung in den verschiedenen Phasen ihrer Ausdehnung am besten erkennen lässt.

Die Figg. 24—27 auf Tafel XXXIII sind sämtlich einer Querschnittserie von 20 μ Dicke durch das Stadium 19 entnommen. Fig. 24 stellt den 7. Schnitt vom caudalen Ende des Eies an dar, Fig. 25 den 16., Fig. 26 den 21., Fig. 27 den 48. Schnitt. Von Stadium 17—19 an befindet sich der Urmund in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht mehr 50—70° unterhalb des Aequators des linsenförmigen Eies, wie dies in jüngeren Stadien die Regel bildet, sondern er liegt im Aequator oder doch nur wenige Grade unter demselben. So kommt es, dass in der Schnittserie von Fig. 24—27 durch Stadium 19 schon der erste Schnitt den Urmund getroffen hat und der 7., in Fig. 24 dargestellte, ihn eben noch offen zur

Anschauung bringt. 9 Schnitte weiter, Fig. 25, ist er bereits geschlossen. Dieser Schnitt trifft die dorsale Urmundlippe, in der sich das Ektoderm nach innen in die dorsale Wand der Gastrulaböhle umschlägt (vergl. auch den medianen Sagittalschnitt Taf. XXXII, Fig. 20). Die Schichten (Ektoderm sowohl als auch eingestülpte Schicht) sind in der Gegend der Umschlagsstelle auf diesen Stadien in Folge der lebhaften, raschen Vermehrung ihrer zelligen Elemente mehrschichtig geworden. Von einer Längsfaltung der dorsalen Urdarmwand in Folge ihres raschen Wachstums wurde schon oben gesprochen (vergl. besonders Fig. 17). In älteren Gastrulastadien findet man in der Gegend der Umschlagsstelle auf Querschnitten ganz constant auch eine Querfaltung der dorsalen Urdarmwand, wie sie in Fig. 25 und 26 so deutlich zu erkennen ist. Nach innen von der Umschlagsstelle sind das Ektoderm und die dorsale Urdarmwand regelmässig durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt, den man auf sämtlichen sagittalen Median-schnitten (Taf. XXXII, Fig. 16–21) und besonders schön auf dem Querschnitt durch diese Stelle (Taf. XXXIII, Fig. 26) sieht. Noch weiter cranialwärts legt sich dann die dorsale Urdarmwand oft in der Medianlinie dicht an das Ektoderm an. Genauere Untersuchung lehrt aber stets, dass hier nicht etwa eine Verbindung oder gar ein Uebergang beider Schichten statthat (Fig. 27, 29, 30, 31), der ja auch durch die völlige Lösung der Schichten cranialwärts von der Umschlagsstelle (Fig. 26) als primärer Zustand ausgeschlossen erscheint und nur durch nachträgliche, secundäre Verwachsung zu erklären sein würde. Da aber eine genauere Untersuchung die Schichten stets deutlich getrennt erscheinen lässt, ist auch die Idee einer secundären Verbindung gegenstandslos, und handelt es sich, wie gesagt, nur um eine innige Anlagerung im medianen Abschnitt.

Untersuchen wir nun die eben geschilderten Schnitte mit Rücksicht auf die bei äusserer Betrachtung der Eier so deutliche Naht, so haben wir in Fig. 24 noch den offenen Urmund vor uns, in Fig. 25 die Umschlagsstelle der dorsalen Urmundlippe, in deren Gewebe sich eine mediane Trennung, zuweilen durch einen Spalt, häufiger auch bloss durch eine scharfe Grenzlinie deutlich erkennen lässt. Bei weiterer Durchmusterung der Serie sehen wir dann das Ektoderm sich von der dorsalen Urdarmwand lösen, und beide Schichten auf eine Strecke durch einen ansehnlichen Zwischenraum von einander getrennt (Fig. 26). Die Trennungslinie ist im Ektoderm noch durchaus deutlich, aus der dorsalen Urdarmwand, die hier noch immer eine Querfaltung zeigt, ist sie aber verschwunden, und so verhält sich die Sache weiter in allen mehr cranialen Schnitten, soweit eben die bei Oberflächenbetrachtung sichtbare Naht gereicht hat. Mit einem Worte: Ein medianer Spalt, stellenweise auch nur eine Trennungslinie durchsetzt im jeweiligen Bereich der oberflächlich sichtbaren Nahtlinie, von der Zusammenlegung der seitlichen Urmundlippen zur dorsalen Urmundlippe beginnend, das Ektoderm. In der dorsalen Urdarmwand ist cranialwärts vom Umschlagsrande nichts jenem Ektodermsspalt Entsprechendes zu entdecken. Schnitte, die in jüngeren Stadien (16–18), bevor die Naht die Gegend des queren Gehirnwulstes erreicht hat, das Ei vor dem cranialen Ende der Naht treffen, zeigen auch das Ektoderm ungespalten, also in dem Zustande, in dem wir es in Fig. 22 sehen.

Die Spaltung des Ektoderms in der Medianlinie und das Verhalten der dorsalen Urdarmwand ist bei stärkerer Vergrößerung für Stadium 18 $\frac{1}{2}$ in Fig. 29, für Stadium 21 in den Figg. 30 und 31 dargestellt. Fig. 29 giebt einen Querschnitt wieder, der das Ei am Anfange seines hinteren Drittels getroffen hat. Sehr deutlich tritt in dieser Schnittserie im Bereiche der Naht die vollkommene paarige Theilung des Ektoderms durch einen medianen Spalt hervor. Im vorderen Drittel war bei diesem Präparat noch keine Naht wahrzunehmen; in der Schnittserie hört ganz entsprechend mit dem Aufhören der Naht im Oberflächenbilde auch die Spaltung des Ektoderms auf.

In dem älteren Stadium 21 durchsetzt dagegen die Naht die ganze Dorsalfäche bis zum queren Gehirnwulst. Der Schnitt Fig. 30 hat die Gegend zwischen hinterem und mittlerem Drittel des Eies, der Fig. 31 die zwischen mittlerem und vorderem Drittel getroffen. Die dorsale Urdarmwand (dorsale Platte) liegt gerade in der Medianlinie, also im Bereiche der Naht dem Ektoderm dicht an; zuweilen legt sie sich hier firstförmig in die durch die mediane Theilung des Ektoderms entstandene Spalte. Nie aber lässt sich an ihr selbst hier eine mediane Spaltung erkennen, ebensowenig ein Umschlag oder eine sonstige Verbindung mit dem Ektoderm (Fig. 29, 30, 31).

Ergänzend habe ich noch zu bemerken: Die Spaltung des Ektoderms lässt sich in der überwiegenden Mehrzahl meiner Serien durch Stadium 17—21 an den meisten Schnitten, die die Naht getroffen haben, nachweisen. Ihre Deutlichkeit ist in den Figg. 27, 29, 30, 31 bei Wiedergabe der den Zeichnungen zu Grunde liegenden Schnitte durchaus nicht übertrieben. Doch begegnet man auch Stellen innerhalb der Serien, an welchen die Spaltung weniger deutlich ist, während sie cranialwärts und caudalwärts davon unverkennbar hervortritt. An solchen Stellen hat wahrscheinlich eine durch Wachsthumsvorgänge bedingte festere Aneinanderpressung der Spaltränder stattgefunden. So erkläre ich es mir auch, dass die Spaltung gerade im Bereiche der Umschlagstelle in der dorsalen Urmundlippe oft weniger deutlich ist als cranialwärts davon, obwohl sie sich auch hier bei genauerer Betrachtung nachweisen lässt (Fig. 25). An dieser Stelle herrschen wohl besondere Druck- und Spannungsverhältnisse.

Nachdem ich in Obigem eine Anzahl Ergänzungen des Thatachenmaterials betreffs der von mir im Jahre 1893 beschriebenen Naht gegeben habe, erscheint es mir angebracht, die Entstehungsweise der Naht, soweit sich zur Zeit darüber Ansichten äussern lassen, zu erörtern.

Auf drei Wegen kann man sich, soweit ich den Gegenstand übersehe, die Naht als entstanden vorstellen. Entweder die Naht entsteht durch einen wohl vom Urmunde aus beginnenden Spaltungsprocess in situ des ursprünglich ungespaltenen dorsalen Ektoderms. — Oder die Naht ist auf den Schluss des Urmundes zurückzuführen. — Oder endlich die Naht entsteht durch Wachsthumsverschiebungen, die vom Ektoderm der seitlichen Urmundlippen ausgehen, und bleibt auf das Ektoderm beschränkt.

Von diesen drei Auffassungen hat die Annahme, die Spaltung sei in situ vom Urmund aus in dem ursprünglich einheitlichen Ektoderm der Dorsalfäche erfolgt, meiner Ansicht nach nur geringe Wahrscheinlichkeit für sich. Es ist kaum einzusehen, was der ganze Process, die Bildung eines solchen Spaltraums, aus dem nichts weiter wird, und der ebenso bald wieder verschwindet, wie er gekommen ist, für eine Bedeutung haben könnte, ganz gleich, ob wir diese Bedeutung auf phylogenetischem oder auf entwicklungsphysiologischem Gebiete suchen wollten. Auch eine passive Zersprengung des einheitlichen Ektoderms, etwa durch den Druck der darunter liegenden, in energischem Wachstum und offenbar in starker Spannung befindlichen dorsalen Urdarmwand, vermag ich mir nur schwer vorzustellen. Damit ist natürlich noch keine Widerlegung dieser Auffassung gegeben. Bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse über jene Naht kann es sich bei ihrer Erklärung noch nicht um einen sicheren Beweis, sondern nur um einen grösseren oder geringeren Grad von Wahrscheinlichkeit handeln.

Die zweite Auffassung der Naht als einer nahtförmig geschlossenen Fortsetzung des offenen Urmundes bis zum queren Gehirnwulst habe ich in meiner ersten Publication über den Gegenstand (1893, p. 37—39) vertreten. Diese Auffassung lässt sich in dieser Form nach den oben mitgetheilten Feststellungen nicht mehr festhalten, und zwar aus folgenden Gründen:

1) Vor dem Auftreten der Naht (Stadium 16—17) ist der Gastrulationsprocess der Hauptsache nach bereits beendigt (Stadium 12—14, Fig. 16—19); und keinerlei Beobachtungen sprechen dafür, dass sich

zwischen Stadium 15 und 19¹⁾ so starke Wachstumsverschiebungen im Ei vollzogen, dass daraus eine Rotation sämtlicher Theile um etwa 180° resultiren würde. Da das *Ceratodus*-Ei linsenförmig, nicht wie das der meisten Amphibien kugelig ist, man somit gute topographische Anhaltspunkte hat, ist es wenig wahrscheinlich, dass solche grossartigen Verschiebungen sich nicht in der einen oder anderen Weise auf den Schnittbildern durch die successiven Stadien documentiren sollten.

2) Aber selbst zugegeben, dass sich die supponirten grossen Wachstumsverschiebungen zwischen Stadium 15 und 19 der Feststellung mittelst der von mir angewandten morphologischen Methode entziehen sollten: am stärksten spricht gegen die Auffassung jener Naht als directes Product des Urmundschlusses der Umstand, dass die ganze Erscheinung sich auf das Ektoderm beschränkt und die darunterliegende dorsale Urdarmwand (dorsales Entoderm GÖRTE, dorsale Platte LWOFF) durchaus ungespalten und einheitlich bleibt, auch mit dem Ektoderm in der ganzen Länge der Naht cranialwärts von der Umschlagsstelle bis zum queren Gehirnwulst nicht zusammenhängt, wenn sie sich auch gewöhnlich in der Mittellinie an das Ektoderm anlegt. Dass es sich aber dabei um ein blosses Anlegen handelt, lässt sich sowohl an den einzelnen Schnitten durch genauere Untersuchung, noch überzeugender aber durch den Umstand beweisen, dass nahezu constant ein wenig cranialwärts von der Umschlagsstelle ein ansehnlicher Zwischenraum zwischen Ektoderm und dorsaler Urdarmwand zu finden ist (Sagittalschnitte Fig. 16—23 und besonders Querschnitt Fig. 26). Erst cranialwärts von dieser Stelle findet eine Berührung der dorsalen Urdarmwand mit dem Ektoderm in der Medianlinie statt. Hierdurch scheint mir unmittelbar bewiesen zu werden, dass es sich bei jener Anlagerung um ein durchaus secundäres Phänomen handelt. Jedenfalls dürfen wir sagen, dass die dorsale Urdarmwand an jener Naht- bzw. Spaltbildung unbetheiligt ist, dass es sich dabei vielmehr cranialwärts von der dorsalen Urmundlippe um eine ganz auf das Ektoderm beschränkte Erscheinung handelt.

Es bleibt noch die letzte der drei von mir aufgestellten Möglichkeiten, nämlich die Auffassung der Naht als Ausdruck von Wachstumsverschiebungen, die sich auf das Ektoderm beschränken. Man könnte sich das Zustandekommen der Naht oder des Ektodermspaltes so erklären, dass von Stadium 16 an im Ektoderm ein lebhaftes Wachstum, das von den seitlichen Urmundlippen medianwärts und cranialwärts gerichtet ist, stattfindet. Die paarigen Wachstumsströme treffen im Ektoderm der dorsalen Urmundlippe zusammen, bleiben aber vorläufig durch einen Spalt oder wenigstens eine Trennungslinie geschieden. Sie schieben, in der Medianlinie fortwachsend, das dort autochthone ungespaltene Ektoderm vor sich her oder auch seitlich fort, wo es vielleicht als Material der beiden paarigen Medullarwülste und des queren Gehirnwulstes mit zur Verwendung kommt.

Diese ganze Wachstumsverschiebung findet über der dorsalen Urdarmwand hin statt. Diese letztere ist selbst in einem lebhaften, cranialwärts gerichteten Wachstum begriffen, wie besonders ihre Wulstungen (Fig. 17, 26) beweisen. Aber eine mediane Naht tritt in ihr cranialwärts vom Urmund nicht in Erscheinung, und ihre directe oder indirecte Betheiligung bei dem Zustandekommen der medianen Spaltung des Ektoderms erscheint mir mindestens recht zweifelhaft.

Auch diese dritte Auffassung der Naht bleibt, soweit sie Wachstumsvorgänge voraussetzt, hypothetisch. Denn jene Wachstumsverschiebungen sind vorläufig nur theilweise sicher beobachtet (Vorwachsen der ektodermalen Naht vom Urmund bis an die Gegend des queren Gehirnwulstes), zum anderen Teil, da sich eine Entstehung des Spaltes in situ nicht anschliessen liess, nur erschlossen. Unterstützt wird jener Schluss allerdings noch durch die Beobachtung, dass der Umschlagsrand der seitlichen und der dorsalen

1) Damit soll nicht geleugnet werden, dass vom Ende der Furchung bis zum Abschluss der Gastrulation noch sehr bedeutende Umlagerungen der Theile gegen einander eintreten.

Urmundlippe Schauplatz einer äusserst lebhaften Zellvermehrung ist, deren Producte höchst wahrscheinlich nicht nur der dorsalen Urdarmwand, sondern auch dem Ektoderm zu gute kommen.

Endlich könnte ich noch für die zuletzt besprochene Auffassung der Naht die bekannten Versuche Roux's (1888) anführen, der durch Zerstörung der ersten Anlage der dorsalen Urmundlippe bei *Rana* einen Bildungsdefect im queren Gehirnwulst erhielt; verletzte er die Blastula oder die schon beginnende Gastrula seitlich am Äquator, so zeigte sich später ein Defect annähernd in der Mitte eines Medullarwulstes.

Nun sind allerdings diese Versuche bei *Rana* und nicht bei *Ceratodus* angestellt. Aber meine 1893 geäusserte Vermuthung, dass die in Frage stehende Naht sich auch bei den Amphibien finden würde, ist für die Urodelen 2 Jahre später durch BRAUS (1895) bestätigt worden, und vieles spricht dafür, dass die Verhältnisse bei den Anuren ähnlich liegen.

Ferner ist gegen die Heranziehung der ROUX'schen Experimente einzuwenden, dass sowohl die Methoden Roux's, als auch die von ihm aus seinen Experimenten gezogenen Schlüsse von verschiedenen Seiten einer scharfen Kritik unterzogen worden sind (vergl. die diesbezügliche Literatur bei LWOFF, 1894, und KOPFSCH, 1900). Indessen scheint mir gerade gegen die beiden oben erwähnten Experimente, die uns hier besonders interessiren, etwas Stichhaltiges bisher nicht eingewendet worden zu sein. Ich glaube somit, dass die ROUX'schen Experimente uns vielleicht auf den Weg hinweisen, durch dessen weitere Verfolgung sich uns später einmal ein volles Verständniss der ektodermalen Mediannaht eröffnen wird. Dabei möchte ich noch besonders betonen, dass die Wachstumsprocesse, die bei *Ceratodus* zur Bildung der Naht führen, nicht mit der Gastrulation zusammenfallen, sondern erst beginnen, wenn dieselbe der Hauptsache nach bereits abgeschlossen ist. Dies darf bei Heranziehung der ROUX'schen Experimente nicht ausser Acht gelassen werden.

Ueberhaupt liegt es mir fern, mich für die Richtigkeit jener dritten, vielleicht plausibelsten Auffassung schon jetzt zu engagiren. Die Entscheidung der Frage und die völlige Aufklärung des Sachverhalts kann eben weder durch Untersuchung von conservirtem Material, noch durch daran angeknüpfte Reflexionen allein gegeben werden. Diese Aufgabe wird vielmehr neuen Beobachtungen des lebenden Objectes mittelst der neuen verbesserten Methoden und weiteren Experimenten zufallen. Glücklicherweise brauchen diese Untersuchungen nicht in einem improvisirten Laboratorium im australischen Busch, sie können in einem wohlausgestatteten Institut Europas oder Amerikas vorgenommen werden, da die Naht bei den Urodelen in ganz ähnlicher Weise auftritt und sich ebenso schön ausprägt wie bei *Ceratodus*. Vorläufig beschränke ich mich darauf, ihr Vorhandensein nachgewiesen und ihr topographisches histologisches Verhalten festgestellt zu haben. Erst wenn ihre Provenienz mit entwicklungsphysiologischen Methoden gründlich studirt sein wird, wird es an der Zeit sein, die Frage aufzuwerfen, ob ihr irgend welche phylogenetische Bedeutung beizumessen ist.

Als ich jener Naht im Jahre 1893 den Namen „Urmundnaht“ beilegte, hielt ich sie für die Nahtlinie, in der sich der Urmund geschlossen hätte. Die oben mitgetheilten Beobachtungen haben uns gelehrt, dass diese Deutung eine zu weitgehende ist, obwohl das Gebilde allerdings in enger Beziehung zu dem Urmund entsteht und auch structurell von ihm beeinflusst ist. Dies berechtigt aber noch nicht, es Urmundnaht zu benennen. Ich möchte daher diesen Namen, der leicht falsche Vorstellungen erwecken könnte, annulliren und schlage vor, ihn durch den ganz indifferenten „ektodermale Mediannaht“ zu ersetzen. Es muss späterer Forschung überlassen bleiben, festzustellen, ob eine ektodermale Mediannaht etwa nur bei Dipnoern (*Ceratodus*) und Amphibien (*Triton*) vorkommt, oder ob sie, beziehungsweise eine verwandte Bildung eine weitere Verbreitung bei der Entwicklung der Wirbelthiere hat, ohne bisher den Beobachtern aufgefallen zu sein. Die Erfahrungen, die ich selbst mit der ektodermalen Mediannaht des *Ceratodus* sowohl

an Oberflächenbildern, als an Schnitten gemacht habe, lassen letzteres als sehr möglich erscheinen. Besonders fällt dabei ins Gewicht, dass das Gebilde in der Entwicklung nur eine verhältnissmässig kurze Zeit (meist nur zwischen Stadium 18 und 23) einigermaassen deutlich zu erkennen ist.

Die Differenzirung des axialen Mesoderms und der Chorda.

Wir greifen, um auf die Differenzirung des axialen Mesoderms und der Chorda einzugehen, auf das Gastrulastadium 14 zurück (Fig. 19 medianer Sagittalschnitt, Fig. 22 Querschnitt), in welchem die cranialwärts vorwärts wachsende Gastrulahöhle die Furchungshöhle nahezu vollständig verdrängt hatte. Das Dach der Gastrulahöhle wird in diesen Stadien von der sog. „dorsalen Platte“ gebildet, die nahe der Umschlagsstelle häufig gefaltet, eingerollt und auch mehrschichtig ist (vergl. auch Fig. 17), dann aber, cranialwärts sich glatt ausbreitend, einschichtig ist und endlich noch weiter cranialwärts allmählich in das Entoderm übergeht (Fig. 19). Auf Querschnitten etwa durch die Mitte der Gastrula bildet diese Schicht, deren Zellen der Grösse nach zwischen Ektodermzellen und entodermalen Dotterzellen in der Mitte stehen, die Wölbung des etwa halbkreisförmigen Urdarmquerschnittes, während die Dotterzellen die Basis bilden. Oben und überhaupt im weitaus grössten Theil der Wölbung ist die dorsale Urdarmwand hier einschichtig. Erst an oder nahe der Basis, wo der Uebergang in die Dotterzellen stattfindet, geht auch die Einschichtigkeit verloren (Fig. 22). Was ferner an dieser Schicht bemerkenswerth ist, ist ihre vollkommene Einheitlichkeit. Weder in der Medianlinie noch sonst an irgend welchen anderen Stellen lässt sich eine Andeutung von Theilungen irgend welcher Art wahrnehmen.

Hier möchte ich noch näher auf einen Punkt eingehen: den „Uebergang“ der dorsalen Platte am cranialen Ende und an den Seitentheilen der Basis der Urdarmhöhle, von dem ich schon verschiedentlich gesprochen habe, und der als solcher in den Figg. 16—19, Fig. 22 und am Urmund in Fig. 23 abgebildet worden ist. BRAUER hat in einer ausführlichen Arbeit (1897) die Gastrulation und Keimblätterbildung der Gymnophionen geschildert, und fast alle seine Resultate stehen in vollem Einklange mit dem, was ich über die Bildung des Mesoderms, der Chorda, der Darmwandung bei *Ceratodus* mitzuthellen haben werde. In einem Punkte aber zeichnen sich seine Befunde vor den meinigen, ebenso vor denen anderer Autoren, mit denen er sich sonst in Uebereinstimmung befindet, aus: er vermag, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl seiner Abbildungen, eine scharfe Grenze zwischen den Zellen der dorsalen Urdarmwand (dorsalen Platte) und den sie berührenden Zellen der Seitenwände des Urdarms, die mit gröberen Dotterkörnern erfüllt sind, zu ziehen. Nur in wenigen Fällen scheint auch an seinem Object eine scharfe Grenzbestimmung unmöglich gewesen zu sein. Am Ei des *Ceratodus*, einem sonst für Untersuchung der Gastrulation und Keimblätterbildung sehr günstigen Object, liegen in diesem Punkte die Verhältnisse entschieden weniger günstig als bei *Hypogeophis*. Weder der Pigmentgehalt noch die Grösse der Dotterelemente noch endlich die Form der Zellen geben an den Stellen, wo sich die Zellen der dorsalen Urdarmwand und der seitlichen Urdarmwände berühren, ein sicheres Kriterium der Unterscheidung. Ich muss daher betonen, dass ich dem Beispiel einer so scharfen Grenzbestimmung in diesem Punkte bei meinem Object nicht zu folgen vermag und an den kritischen Stellen von einem Uebergang der Zellen der dorsalen Urdarmwand in das Entoderm, nicht von einer blossen Berührung sprechen muss. Aber selbst die vollkommene Correctheit einer so scharfen Grenzbestimmung, wie BRAUER sie bei seinem Object giebt, vorausgesetzt, die Continuität der dorsalen Urdarm-

wand mit dem anstossenden Entoderm ist auch bei dem BRAUER'schen Object im Beginn des Gastrulationsprocesses gewahrt, wie z. B. seine Textfiguren C, Ja, Ka und Tafelfiguren 45, 46, 47 beweisen.

Ohne also, wie gesagt, im Stande zu sein, das Gebiet der von der dorsalen Urmundlippe aus wohl vornehmlich durch Einwucherung erzeugten dorsalen Urdarmwand so scharf zu bestimmen, wie BRAUER dies bei *Hypogeophis* thun zu können glaubt, ist doch seine ungefähre Ausdehnung auch auf meinen Präparaten hinreichend deutlich, wie aus einer Vergleichung meiner Figg. 16—19, 22 und 23 ersichtlich ist. Ich habe jene dorsale Platte mit ihren mässig dotterreichen Zellen auf den Tafeln XXXII—XXXIV überall durch einen mittleren Farbenton von dem dotterarmen Ektoderm das heller, und dem dotterreichen Entoderm, das dunkler getönt wurde, unterschieden.

Aus jener zunächst völlig einheitlichen Schicht differenzirt sich im Laufe der weiteren Entwicklung die Chorda und das Mesoderm.

Vergleichen wir den Querschnitt Fig. 22 durch Stadium 13—14 mit dem Querschnitt Fig. 27 durch Stadium 19, so fallen uns folgende Veränderungen auf. Im Ektoderm nehmen wir in der dorsalen Medianlinie in dem älteren Stadium die Spaltung wahr, in der im Schnitte die inzwischen aufgetretene, oben ausführlich erörterte Mediannaht zum Ausdruck kommt. Der Querschnitt der darunter befindlichen dorsalen Urdarmwand (dorsalen Platte) zeigt dieselbe geweblich zwar immer noch einheitlich, gewisse Biegungen und Verdickungen deuten aber schon auf eine bevorstehende Sonderung in einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte. Lateral ist die Schicht jetzt beiderseits bis in die äusserste Spitze ganz scharf vom Entoderm gesondert, was, wie erwähnt, in jüngeren Stadien (Fig. 22) bei meinem Objecte nicht der Fall war, wogegen nach BRAUER bei *Hypogeophis* diese Sonderung eigentlich schon vom Anfang des Gastrulationsprocesses an wahrnehmbar sein soll.

Während die Dorsalfläche der Larve auf Fig. 22 noch zweiblättrig erschien, ist sie im Stadium 19 (Fig. 27) bis auf einen kleinen medianen Bezirk dreiblättrig geworden. Diese Veränderung ist dadurch erfolgt, dass von den Seiten her die Entodermzellen der Basis der Urdarmhöhle die dorsale Platte unterwachsen haben, ein Process, der in seinem weiteren Fortschreiten auch durch einen Vergleich der stärker vergrösserten Figg. 29—32 ersichtlich ist. Durch diese Unterwachsung hat sich das Lumen des Urdarms von Stadium 13—14 (Fig. 22) bis Stadium 19 (Fig. 27) sehr erheblich verkleinert, und diese Verkleinerung schreitet noch fort, bis endlich auch der mediane Streifen völlig unterwachsen ist (Fig. 33). Durch Ausschaltung der Zellschicht, die bisher die dorsale Decke des Hohlraums gebildet hat, aus seiner Begrenzung ist somit aus dem Urdarm der bleibende Darm geworden.

Wie man sieht, erinnern die eben geschilderten Vorgänge, die Unterwachsung der dorsalen Urdarmwand durch Entodermzellen bei der Bildung der Epitheldecke des definitiven Darmes in hohem Grade an die Schilderungen, die GOETTE (1890), LWOFF (1894) und BRAUER (1897) von den entsprechenden Processen bei Petromyzonten und Amphibien gegeben haben. Bei Gymnophionen, wo dieser Process am genauesten studirt worden ist, scheint freilich die Unterwachsung der dorsalen Platte durch Entodermzellen mehr von vorn nach hinten, weniger, wie es bei *Ceratodus* vorwiegend geschieht, von den Seiten her dorsalwärts und medianwärts zu erfolgen. Dieser Unterschied ist aber von keiner tieferen Bedeutung, da nach BRAUER bei *Hypogeophis* mit der Unterwachsung von vorn nach hinten eine solche von den Seiten dorsalwärts gegen die Mitte Hand in Hand geht. Auch ist nicht zu vergessen, dass bei jenen Amphibien die Verhältnisse deshalb etwas complicirter liegen als bei *Ceratodus*, weil bei ihnen im cranialen Abschnitt der Larve die Gastrulahöhle sich mit der Furchungshöhle verbindet, ein cänogenetischer Vorgang, zu dessen Ausgleich eine Anzahl complicirterer Wachsthumprocesse nothwendig sind.

Im Princip gleichen sich aber die Vorgänge der Unterwachsung der dorsalen Platte durch Entodermzellen bei *Ceratodus*, Petromyzonten und Amphibien durchaus. In den Stadien 16–21 ist bei *Ceratodus* die Thatsache der Unterwachsung eigentlich auf jedem Schnitte dadurch deutlich zu erkennen, dass die von den Seiten nach oben wachsenden Zellen mit dem Massiv der Dotterzellen ganz unverkennbar in Continuität stehen, von den Zellen der dorsalen Platte aber ebenso deutlich gesondert, stellenweise sogar durch Lücken- und Spalträume getrennt sind (Fig. 27, 28, 29, 30, 31 und besonders 32). Von Stadium 18 an ist auch bei *Ceratodus* an den Seitenrändern der dorsalen Platte eine Abgrenzung gegen das Entoderm nachzuweisen (Fig. 27, 28), die in jüngeren Stadien (Fig. 22) bei diesem Object und an meinen Präparaten wenigstens nicht erkennbar war.

Die ursprünglich einschichtige dorsale Platte — nur in der Nähe des Umschlagsrandes in der Hauptwachstumszone war sie schon früher stellenweise mehrschichtig — zeigt nun auf Querschnitten zunächst zwei symmetrische Verdickungen, in deren Bereich sie mehrschichtig geworden ist. Hierdurch wird auf dem Querschnitt eine gewisse Sonderung des medianen, vorläufig noch einschichtigen Abschnittes von den in seiner Nachbarschaft verdickten, an den seitlichen Rändern spitz auslaufenden Seitentheilen bedingt. Diese Sonderung ist die erste Andeutung der Auftheilung der bisher ganz einheitlichen Schicht in Chorda und axiales Mesoderm.

Sehr schön sieht man jene beginnende Sonderung bei doch noch erhaltener Einheitlichkeit in den Figg. 30 und 31. In Fig. 32 hat sich ein mittlerer Streifen, den wir nun als Chordaanlage bezeichnen können, durch Auftreten zweier scharfer Trennungslinien von den beiden Seitentheilen, den Anlagen des axialen Mesoderms, geschieden. Doch ist auch jetzt noch durch die Configuration des Ganzen einerseits die Zusammengehörigkeit von Chorda und Mesoderm, andererseits die heterogene Beschaffenheit der durch Unterwachsung jetzt die Chordaanlage berührenden Entodermzellen vollkommen deutlich.

Im Stadium 21 zeigt sich dann auch die erste Andeutung einer Segmentirung des Mesoderms. Gewöhnlich lassen sich im folgenden Stadium (22) schon 3–4 deutlicher abgegrenzte Urwirbel unterscheiden; cranialwärts und caudalwärts davon sind andere kenntlich, deren Sonderung noch nicht zum Abschluss gelangt ist. Die Segmentirung schreitet während der folgenden Stadien rasch vorwärts. Stadium 24 besitzt gewöhnlich schon 7–8 deutlich gesonderte Urwirbel.

Auf Stadium 23–24 (Fig. 33) sehen wir die Auftheilung der dorsalen Platte in Chorda und Mesoderm vollendet. Auch der Unterwachsungsprocess hat durch Zusammentreffen der seitlich emporwachsenden Entodermzellen in der Mittellinie unter der Chorda seinen Abschluss gefunden; die definitive Epitheldecke des Darmes ist gebildet. Die Medullarwülste haben sich gegen die Mittellinie zu stark genähert und eingebogen; der dorsale Abschluss des Medullarrohrs steht unmittelbar bevor. Von der ektodermalen Mediannaht vermag ich in diesem Stadium auf Schnitten nichts mehr wahrzunehmen, manchmal sogar schon in jüngeren Stadien nicht (Fig. 32), während bei äusserer Betrachtung die Naht gewöhnlich noch im Stadium 23 sichtbar ist (vergl. meine Arbeit von 1893, Taf. III). Diese gelegentliche Schwierigkeit, die Naht in älteren Stadien auf Schnitten noch nachzuweisen, verdient besonders hervorgehoben zu werden, damit ein negatives Resultat spätere Untersucher, die sich für das Vorkommen der Naht bei anderen Wirbelthiergruppen interessiren, nicht verleitet, vorschnell nach Durchsicht weniger Schnittserien ein bestimmtes Urtheil abzugeben. Es ist zu erwarten, dass, wenn die Naht oder etwas ihr Verwandtes überhaupt bei anderen Wirbelthieren ausser den Dipnoern und Amphibien vorkommt, was ich für sehr wahrscheinlich halte, sie nur während einer kurzen Periode und während derselben nur bei besonderer Aufmerksamkeit des Beobachters wahrnehmbar sein wird.

Das Schicksal des Blastoporus und die Bildung des Afters.

In meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus* (1893) habe ich ausführlich die Umbildungen des zunächst einen Querspalt, dann ein Hufeisen, dann einen Kreis bildenden Blastoporus bis zu seiner Verengerung in einen schmalen Längsspalt, aus welchem dann die ventrale Medullarnaht hervorzuwachsen scheint, geschildert und auf Taf. II und III bei Oberflächenbetrachtung abgebildet. Was die weiteren Schicksale dieses zum Längsspalt umgebildeten Blastoporus betrifft, so äusserte ich mich darüber damals folgendermaassen: „Bei blosser Betrachtung der Oberflächenverhältnisse hat es den Anschein, als ob aus dieser Urmundöffnung direct der After hervorginge. Es ist aber sehr möglich, dass der Vorgang ein etwas complicirter ist, und verschiebe ich die gründliche Erledigung der Frage nach der Bildung des Afters, des Canalis neurentericus und der Schwanzknospe auf die nächste Abhandlung, die unter Zuhilfenahme der Schnittmethode dem genaueren Studium der ersten Entwicklungsstadien gewidmet sein soll.“

In meinem Arbeitsplan ist nun insofern eine Aenderung eingetreten, als ich zunächst die Untersuchung der Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus*, dann seiner Zahnentwicklung vorgenommen habe. Jetzt bei Untersuchung der Keimblätterentwicklung komme ich auf die damals gestellte Aufgabe zurück.

Erst nachdem sich zwischen Stadium 15 und 16 der weite, entweder elliptische oder kreisförmige Urmund zum Längsspalt verengert hat und der Dotterpfropf in seiner Tiefe verschwunden ist, kommt es zur schärferen Ausbildung einer ventralen Urmundlippe (*umvl*), wie sie uns in voller Ausprägung auf dem

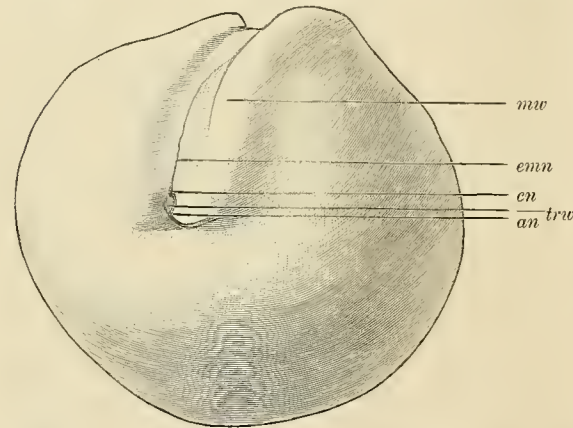


Fig. B. Oberflächenansicht von Stadium $23\frac{1}{2}$, halb von hinten, halb von der Seite. *mw* Medullarwulst, *emn* ektodermale Mediannaht, *en* Canalis neurentericus, *trw* Trennungswulst, *an* After.

sagittalen Medianschnitt Fig. 20, Taf. XXXII entgegentritt. Bis in das dort dargestellte Stadium 21 hinein sind aber sonst an der Ausmündung des Blastoporus keine tiefer greifenden Aenderungen eingetreten, abgesehen davon, dass die Mündung, wie ich schon 1893 beschrieben habe, in die Tiefe des rautenförmigen Schlitzes (*Sinus rhomboidalis*, SCOTT und OSBORN, 1880), den die caudalen Ausläufer der Medullarwülste zwischen sich offen lassen, zu liegen gekommen ist. In den Stadien 22—24 lässt sich nun bei günstigen Objecten auch bei Oberflächenbetrachtung erkennen, dass inmitten des kleinen Längsspalt, der den ehemals einheitlichen Blastoporus repräsentirt, jetzt ein kleiner Höcker emporragt. Die Abbildung eines derartigen günstigen Objectes, das dem Stadium 23—24 angehört, ist in beistehender Textfigur B gegeben. Wir sehen durch den Höcker (*trw*) den vorher einheitlichen Längsspalt in zwei hinter einander liegende Oeffnungen getheilt: eine vordere (*en*) und eine hintere (*an*). Bei vielen Objecten liegt der Höcker zu sehr in der Tiefe des engen Spaltes, um ihn bei Oberflächenbetrachtung wahrzunehmen. Viel deutlicher aber und durchaus constant tritt jene Theilung an medianen Sagittalschnitten, am besten durch das Stadium 23 hervor (Fig. 21a). Zwischen dorsale und ventrale Urmundlippe schiebt sich hier ein auf dem medianen Sagittalschnitt etwa kugelig Wulst (*trw*) ein, durch dessen Kuppe eben jener Höcker der Oberflächenansicht gebildet wird. Von

der ventralen Lippe des ehemaligen Urmundes ist jener Wulst durch eine feine Passage getrennt, die von aussen her in den Darm führt. Jene Oeffnung ist, wie die Untersuchung älterer Stadien lehrt, die bleibende Afteröffnung. Von der dorsalen Urmundlippe ist der Wulst in der Medianlinie durch einen ausserordentlich feinen Spalt (*en* in Fig. 21a) geschieden, der hier am caudalen Ende der ventralen Medullarnaht eine Communication des Darmes mit der Aussenwelt vermittelt. Dieser Spalt — von einem eigentlichen Lumen ist nur sehr selten etwas wahrzunehmen — ist der *Canalis neurentericus*. Eines weiteren Beweises bedarf das nach der Topographie des Ganzen nicht.

Die Bedeutung des die beiden Spalte trennenden Wulstes wird durch Untersuchung der auf den Medianschnitt folgenden Sagittalschnitte klar. In Fig. 21b ist der fünfte Sagittalschnitt nach dem Medianschnitt Fig. 21a dargestellt. Dorsale und ventrale Urmundlippe sowie der Trennungswulst sind noch gerade im Anschnitt (*umdl'*, *umvl'*, *trw'*) getroffen. Die beiden Spalte sind verschwunden. Urmundlippen und Trennungswulst gehen continuirlich in einander über. Der Wulst wird also dadurch gebildet, dass in der Medianlinie die seitlichen Urmundlippen sich in der Tiefe des *Sinus rhomboidalis* in mittleren Abschnitten vereinigt haben, dadurch den Blastoporus in zwei Spalten theilend, einen mehr dorsal gelegenen *Canalis neurentericus* und einen mehr ventral gelegenen After.

In etwas älteren Stadien ist nicht nur der Spalt zwischen der dorsalen Lippe und dem Trennungswulst, sondern sogar jede Scheidung zwischen beiden Gebilden auch in der Medianlinie verschwunden, der *Canalis neurentericus* also rückgebildet, während sich das Lumen des Afters erweitert hat. Aus der Region, die durch Verschmelzung der dorsalen Urmundlippe mit den beiden seitlichen und dem ihnen zugehörigen Trennungswulst entstanden ist, beginnt die Schwanzknospe hervorzuspriessen.

Die oben gegebene Darstellung von der Theilung des Blastoporus in *Canalis neurentericus* und After durch Aneinanderlegung der seitlichen Urmundlippen bei *Ceratodus* entspricht vollkommen den grundlegenden Beobachtungen, die SCHANZ (1887) bezüglich des Schicksals des Blastoporus bei *Triton* angestellt hat. Auch die Sagittalschnitte der betreffenden Stadien scheinen in beiden Fällen sehr ähnliche Bilder zu liefern. Im Oberflächenbilde scheint allerdings der trennende Wulst bei *Triton* nicht sichtbar zu sein oder sich wenigstens nicht scharf genug abzusetzen, um ihn zu identificiren. Auch bei *Amblystoma* geht nach MORGAN (1890) aus dem Blastoporus durch einen analogen Theilungsprocess wie bei *Triton* und *Ceratodus* sowohl der neurentericische Kanal als auch der After hervor. Die weniger einfachen Prozesse bei der Bildung des Afters der Anuren betrachte ich mit SCHANZ und MORGAN als etwas von den Verhältnissen der Urodelen Ableitbares. An letztere schliessen sich auch der Schilderung BRAUER's nach die Gymnophionen an. Wenn KERR (1900) für *Lepidosiren* erklärt: „the blastopore becomes the cloacal opening. Of this there can be in *Lepidosiren* happily no question“ und: „there is no neurenteric canal“, so möchte ich hinter diese Angaben so lange ein Fragezeichen setzen, bis nähere Auskunft darüber vorliegt, ob sie auf blossere äussere Inspection hin gemacht, oder durch Studium von Schnittserien der betreffenden Stadien gewonnen sind.

Schlussbetrachtungen über die Keimblätterbildung bei *Ceratodus*.

Meine Untersuchungen über die Gastrulation und Keimblätterbildung haben ergeben, dass diese Prozesse bei *Ceratodus* in überraschend ähnlicher Weise verlaufen wie bei den Amphibien, ganz besonders bei den Urodelen. Nur eine wesentlichere Differenz scheint vorzuliegen. Bei *Ceratodus* fliessen Furchungs- und

Gastrulahöhle, wie es scheint, nie zusammen, während eine derartige Vereinigung ein bei einigen Amphibienformen constantes, bei anderen gelegentlich auftretendes Phänomen zu sein scheint.

Obwohl ich davon überzeugt bin, dass eine gewisse nähere Verwandtschaft zwischen Amphibien und Dipnoern besteht, möchte ich in der bedeutenden Uebereinstimmung in ihrer Gastrulation und Keimblätterbildung keinen neuen Beweis für diese Auffassung erblicken; derartige Beweise scheinen mir sehr viel unzweideutiger im Gebiete der Organogenie und der vergleichenden Anatomie zu liegen. Eine genauere Kenntniss der Ganoidenentwicklung, als sie zur Zeit vorhanden ist, wird höchst wahrscheinlich jene Uebereinstimmung im wesentlichen, vielleicht hie und da etwas gemindert, auch bei jener Fischklasse hervortreten lassen. Finden wir das Prototyp dieser ganzen Entwicklungsform doch in kaum veränderter Form bei den Petromyzonten wieder. Aus einer vergleichenden Betrachtung der Gastrulation und Keimblätterbildung der Cranioten scheint mir nur hervorzugehen, dass der ursprüngliche Charakter der Wirbelthierentwicklung bei gewissen Formen durch starke Vermehrung des Dotters (recente Selachier und Amnioten) oder durch qualitative Veränderung und eigenthümliche Vertheilung desselben (Teleostier) stark verändert worden ist. Wo er sich erhalten hat (Petromyzonten, Ganoiden, Dipnoer, Amphibien), lässt sich aus dieser einen Uebereinstimmung noch durchaus nicht eine besonders nahe Verwandtschaft der betreffenden Formen folgern.

Was nun die Auffassung der Vorgänge selbst bei der Gastrulation und Keimblätterbildung anlangt, so haben mich meine Untersuchungen bei *Ceratodus* zu folgenden Resultaten geführt.

1) Die Urdarmhöhle, die später durch gewisse Wachstumsprocesse zur Darmhöhle umgebildet wird, entsteht durch einen Process, bei welchem sowohl Invagination von Ektodermzellen an der dorsalen Urmundlippe als auch Spaltungen im Verbands der Dotterzellen zusammen eine Rolle zu spielen scheinen.

2) Aus der dorsalen Decke des Urdarms (dorsales Entoderm GOETTE's, dorsale Platte LWOFF's) bildet sich die Chorda und das axiale Mesoderm.

3) Chorda und axiales Mesoderm entwickeln sich also aus einer ursprünglich völlig einheitlichen Anlage. Die Auftheilung derselben ist ontogenetisch ein secundärer Vorgang. Es scheint mir kein einziger Grund vorzuliegen, von einer paarigen Anlage des Mesoderms zu reden.

4) Das Epithel der dorsalen Wölbung des bleibenden Darmes wird dadurch gebildet, dass die dorsale Decke des Urdarms, aus der Chorda und axiales Mesoderm werden, durch Entodermzellen unterwachsen wird.

5) Der Blastoporus wird bei *Ceratodus* dadurch, dass seine seitlichen Lippen sich an einer mittleren Strecke aneinanderlegen und verschmelzen, in 2 Kanäle getheilt: den Canalis neurentericus und ventral von diesem den After. In dieser Beziehung besteht eine grosse Uebereinstimmung zwischen *Ceratodus* und den Urodelen, sowie auch den Gymnophionen.

6) Die „ektodermale Mediannaht“ ist ein Ektodermspalt, der sich von der dorsalen Lippe des Urmundes aus in gewissen Stadien durch die ganze Länge der Medullarplatte bis in die Gegend des queren Gehirnwulstes erstreckt. Die darunter befindliche dorsale Urdarmwand wird von dieser Spaltbildung nicht betroffen. Obwohl die Bildung also in den Urmund ausläuft und auch ihrer Entstehung nach in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang mit ihm steht, darf sie doch nicht als nahtförmig geschlossener Urmund bezeichnet und „Urmundnaht“ benannt werden, wie ich es früher gethan habe. Ihre Entstehung scheint die Naht Wachstumsprocessen zu verdanken, die vom Ektoderm der seitlichen Urmundlippen und ihrer Umgebung ausgehen. Bis nicht weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Naht am lebenden Object und ergänzende Experimente vorliegen, bleibt ihre Entstehungsweise jedoch hypothetisch.

Durch die Aufstellung der zweiten, dritten und vierten These schliesse ich mich auf das engste der GOETTE'schen Darstellung dieser Vorgänge bei Amphibien und Petromyzonten (1875, 1890) an, denen im

Wesentlichen besonders ¹⁾ O. SCHULTZE (1888a und b), LWOFF (1894) und BRAUER (1897) gefolgt sind ²⁾. Für die abweichenden Auffassungen von CALBERLA (1877), O. HERTWIG (1883, 1892), SCHWINK (1889), ERLANGER (1890, 1891) und Anderen ergab sich aus der Untersuchung meines Objects keine Bestätigung.

Durch die erste der von mir aufgestellten Thesen möchte ich erstens meiner Anschauung Ausdruck geben, dass bei der Gastrulation von *Ceratodus* (und wohl noch manchen anderen Anamniern) sowohl Invaginations- als auch Delaminationsprocesse eine Rolle spielen; zweitens aber möchte ich gegen LWOFF (1894) die Auffassung vertreten, dass durch jene Processe ein wirklicher „Urdarm“ gebildet wird, d. h. ein Rohr, aus dessen später wieder etwas verengerter Lichtung das Lumen des bleibenden Darmes hervorgeht. Bei *Ceratodus* lässt sich das ganz deutlich verfolgen. Aus dem Umstande, dass die dorsale Decke des Rohres (dorsale Platte) nicht in die Wandung des bleibenden Darmes mit aufgenommen, vielmehr durch unterwachsende Entodermzellen aus demselben ausgeschaltet wird, lässt sich meiner Ansicht nach in keiner Weise der Schluss ziehen, dass Urdarm und bleibender Darm genetisch nicht auf einander zu beziehen seien. Das Gegentheil scheint mir besonders bei *Ceratodus* klar zu Tage zu liegen.

Das letzte der von mir aufgeführten Resultate, die nähere Kenntniss der von mir 1893 aufgefundenen ektodermalen Mediannaht, kann in seiner Bedeutung erst präcisirt werden, wenn neue vergleichend-morphologische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen uns über die Verbreitung der Bildung in den verschiedenen Wirbelthierklassen belehrt und über die Mechanik ihrer Entstehung sicheren Aufschluss gegeben haben werden.

Verzeichniss der citirten Literatur.

- BALFOUR, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie, Bd. II (deutsche Ausgabe 1881).
 VAN BAMBEKE, CH., Formation des feuillets embryonnaires et de la notocorde chez les Urodèles. Bull. Acad. Royale de Belgique, Série 2, T. I, 1880a.
 —, Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie, T. I, 1880 b.
 —, Le sillon médian ou raphé gastrulaire du Triton alpestre. Bull. Acad. Royale de Belgique, T. XXV, 1893.
 BELLONCI, G., Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Atti della R. Accademia dei Lincei, Serie 3, Memor., Vol. XIX, 1884.
 BRAUER, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. X, 1897.
 BRAUS, H., Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, N. F. Bd. XXII.
 CALBERLA, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.
 V. EBNER, V., Die äussere Furchung des Tritoneies. Festschrift für A. A. ROLLET, Jena 1893.
 V. ERLANGER, R., Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anz., Bd. VI, 1891.
 —, Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien und sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb., Bd. VI, 1890.
 GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. I, Leipzig 1898.

1) Vergl. ferner BELLONCI (1884).

2) Nicht unerwähnt möchte ich es lassen, dass für die Amnioten die mesodermale Entstehung der Chorda von KÖLLIKER (1879, p. 272 f.) vertreten und allen entgegenstehenden Angaben gegenüber unentwegt festgehalten worden ist.

Jenaische Denkschriften. IV.

28

S e m o n, Zoolog. Forschungsreisen. I.

43

- GOETTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig 1875.
- , Entwicklungsgeschichte des Flussneunages. Abhandl. zur Entwicklungsgesch. d. Thiere, Heft 5, Hamburg und Leipzig 1890.
- GRÖNROOS, R., Ueber die Eifurchung bei den Tritonen. Dissertation, Helsingfors 1890.
- , Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders. Anatomische Hefte von MERKEL und BONNET, Abt. I, Heft 18, 1896.
- , Die Gastrula und die primitive Darmhöhle des Erdsalamanders. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- GÜNTHER, A., Description of *Ceratodus*. Philosoph. Transact. R. Soc. London, Vol. CLXI, 1871.
- HERTWIG, O., Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883.
- , Urmund und Spina bifida. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXIX, 1892.
- HOUSSAY, F., Études d'embryologie sur les Vertébrés. Archiv. de Zool. expériment, Série 2, T. VIII, 1890.
- KEIBEL, F., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Morphologische Arbeiten von G. SCHWALBE, 1893.
- KERR, J. G., The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa*. Philosoph. Transact. R. Soc., London. Series B, Vol. CXCII, 1900.
- KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, Leipzig 1879.
- KOPSCH, FR., Ueber das Verhältniss der embryonalen Axen zu den drei ersten Furchungsebenen. Monatsschr. f. Anat. und Phys., Bd. XVII, 1900.
- LAMPERT, K., Zur Genese der Chorda dorsalis beim Axolotl. Inaug.-Dissert., Erlangen 1883.
- LWOFF, B., Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren, Moskau 1894.
- MORGAN, T. H., On the Amphibiau blastopore. Stud. Biol. Lab. G. Hopk. Univ., Vol. IV, 1890.
- RABL, C., Theorie des Mesoderms. I. Morph. Jahrb., Bd. XV, Heft 2, 1889.
- , Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morph. Jahrb., Bd. XIX, Heft 1, 1892.
- , Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig, W. Engelmann, 1896.
- ROBINSON, A., and ASHETON, R., The formation and fate of the primitive streak. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXII.
- ROUX, W., Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Anat. Anz., Bd. III, 1888.
- RÜCKERT, J., Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift für KUPFFER, Jena 1899.
- SARASIN, P. und F., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle, *Ichthyophis glutinosus*. Ergeb. naturw. Forsch. auf Ceylon, Bd. II, 1887—93.
- SCHANZ, FR., Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXI, N. F. Bd. XIV, 1887.
- SCHULTZE, O., Die erste Entwicklung des braunen Grasfrosches. Festschrift für KÖLLIKER, 1888a.
- , Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda von *Rana fusca*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888b.
- SCHWINK, F., Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien, München 1889.
- SCOTT, W. B., and OSBORN, E. F., On some points in the early development of the common newt. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XIX, 1879.
- VIRCHOW, H., Furchungsbilder von *Amia calva*. Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde, Jahrg. 1896, No. 3.
- ZIEGLER, H. E., Die neueren Forschungen in der Embryologie der Ganoiden. Zool. Centralbl., Jahrg. VII, 1900.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	303—304
Die Structur des Eies und seiner Hüllen.	
Das Ovarialei	304—305
Anmerkung betreffs der Abführwege des Hodensecrets. Dotter. Keimbläschen. Ausstossung der Richtungskörper. Eihüllen.	
Das Ei nach der Ablage	305—307
Structur des Dotters. Eihüllen: Dotterhaut. Innere Gallerthülle. Aeussere Gallerthülle. Provenienz der Hüllen.	
Furchung	307—309
Erste (Meridional-)Furche. Excentrisch gegen den vegetativen Pol verschobener Kern groben Dotters; dadurch Anklänge an superficielle Furchung. Zweite (Meridional-)Furche. Dritte (Meridional-)Furche. Vierte Furche: erste Latitudinalfurche. Auftreten der Furchungshöhle. Sodann Auftreten einer zweiten und dritten Latitudinalfurche. Grosszellige Blastula, kleinzellige Blastula.	
Zusammenfassende Betrachtungen über die Furchung des Ceratoduseies und Vergleichung mit der Furchung anderer Anamnier	
	309—314
Vergleichung der Furchung des <i>Ceratodus</i> -Eies mit der der Urodeleneier (<i>Triton</i> , <i>Salamandra</i>). Auch bei diesen Anklänge an superficielle Furchung. Vergleichung mit der Furchung der Ganoideneier (<i>Aeipenser</i> , <i>Lepidosteus</i> , <i>Amia</i>). Factoren, die den Charakter der Furchung bestimmen. Sind die Eier der Amphibien secundär holoblastisch? Aenderung des Furchungscharakters bei den Teleostiern wohl weniger auf quantitative Vermehrung des Nahrungsdotters als auf qualitative Veränderung des letzteren und Besonderheiten in der Vertheilung von Nahrungsdotter und Bildungsdotter zurückzuführen.	
Vorgänge bei der Gastrulation.	
Die Bildung des Urdarms	314—317
Auftreten des Urmundes. Fraglich, ob das erste Auftreten einer Urdarmhöhle auf einen Spaltungsprocess inmitten der Dotterzellen oder auf einen wirklichen Invaginationsprocess zurückzuführen ist. Im weiteren Verlauf sicher lebhaftere Einwirkung von der dorsalen Urmundlippe aus. Faltungen der dorsalen Urdarmwand (dorsalen Platte). Verdrängung der Furchungshöhle durch die Urdarmhöhle. Kein Durchbruch der einen Höhle in die andere bei <i>Ceratodus</i> . Weitere Schicksale der Furchungshöhle. Sonderung des Ektoderms vom Entoderm in der unteren Eihälfte durch Delamination.	
Die Nahtlinie inmitten der Rückenfläche der älteren Gastrularven (ektodermale Mediannaht)	317—323
Die Naht bei äusserer Betrachtung. Verhältniss zur Rückenrinne. Spalt bzw. Naht geht vom Urmund aus, durchsetzt aber cranialwärts von der dorsalen Urmundlippe nur das Ektoderm, nicht die dorsale Urdarmwand. Drei Möglichkeiten, die Entstehung der Naht zu erklären. Entscheidung der Frage bleibt weiteren, entwicklungsphysiologischen Untersuchungen vorbehalten. Vorkommen der Naht bei anderen Wirbethieren.	

Plz 10 34 + 11 + 1 2012
- 1/1/12

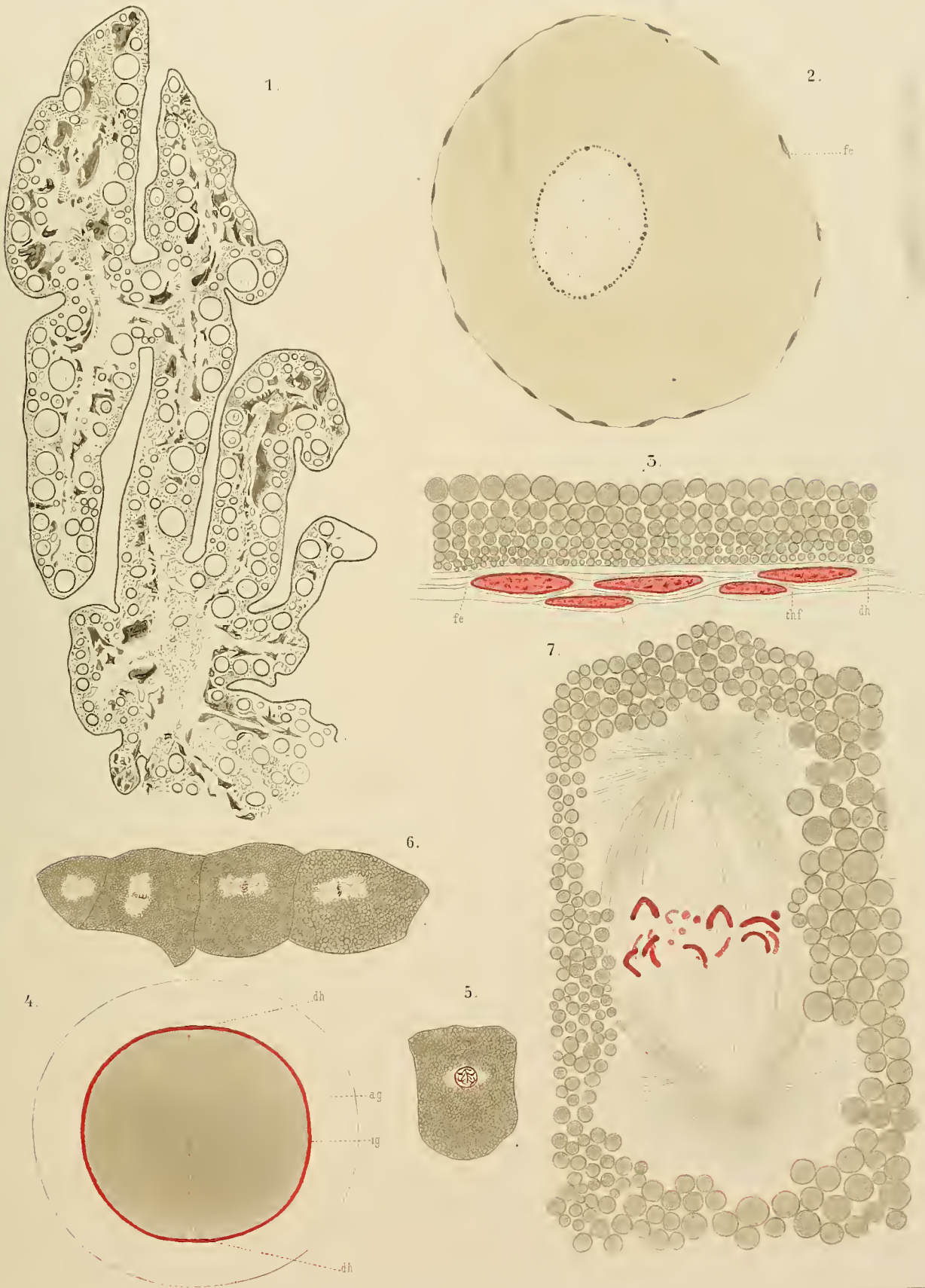
	Seite
Die Differenzirung des axialen Mesoderms und der Chorda	323—325
<p>Zunächst vollkommene Einheitlichkeit der dorsalen Urdarmwand (dorsalen Platte). Ihr Uebergang in die Seitenwände des Urdarms. Seitliche Unterwachsung der „dorsalen Platte“ durch Entodermzellen von der Basis des Urdarms aus. Dadurch Ausschaltung der „dorsalen Platte“ aus der Begrenzung des Hohlraums, der nun nicht mehr den Namen Urdarm zu führen hat, sondern als bleibender Darm zu bezeichnen ist. Sonderung der „dorsalen Platte“ in Chorda und axiales Mesoderm. Beginn der Segmentation des Mesoderms.</p>	
Das Schicksal des Blastoporus und die Bildung des Afters	326—327
<p>Der Blastoporus wird in späteren Stadien (23—24) dadurch, dass sich seine seitlichen Lippen an einer mittleren Strecke aneinanderlegen und verschmelzen, in zwei Kanäle getheilt, den Canalis neurentericus und ventral von diesem den After. Der gewöhnlich nur spaltförmige Canalis neurentericus verfällt sehr bald der Rückbildung. Aus dem von den seitlichen Urmundlippen gebildeten Trennungswulst beginnt bald darauf die Schwanzknospe hervorzuspriessen.</p>	
Schlussbetrachtungen über die Keimblätterbildung bei <i>Ceratodus</i>	327—329
Verzeichniss der citirten Literatur	329—330

Tafel XXX.

Tafel XXX.

ag äussere Gallerthülle. *ig* innere Gallerthülle.
dh Dotterhaut. *thf* Theca folliculi.
fe Follikelepithel.

- Fig. 1. Schnitt durch eines der blattförmigen Falten eines unreifen Ovariums von *Ceratodus* (ausgewachsenes Individuum). Vergr. 18.
- „ 2. Schnitt durch ein unreifes, unausgewachsenes Ovarialei. Vergr. 220.
- „ 3. Schnitt durch die Peripherie eines ausgewachsenen aber noch unreifen Ovarialeies, dessen Dotterhaut sich schon deutlich differenzirt hat. Aussen von derselben das Follikelepithel und die Theca folliculi. Vergr. 1250.
- „ 4. Schnitt durch ein abgelegtes Ei bei Beginn der Furchung (Zweizellenstadium), um die Hüllen desselben: Dotterhaut, innere Gallerthülle (rothe Farbe) und äussere Gallerthülle zu zeigen. Die Dickenverhältnisse der Hüllen sind nach conservirtem, nicht nach frischem Material eingetragen. Wahrscheinlich ist besonders der Durchmesser der äusseren Gallerthülle in Folge von Schrumpfung bei der Conservirung verringert worden. Vergr. 16.
- „ 5. Schnitt durch ruhende Zelle aus der dorsalen Schicht einer Blastula, Stadium 10, Vergr. 100.
- „ 6. Schnitt durch in Theilung begriffene Zellen desselben Stadiums. Vergr. 100.
- „ 7. Schnitt durch eine einzelne Zelle desselben Stadiums. Vergr. 1250.
-



Tafel XXXI.

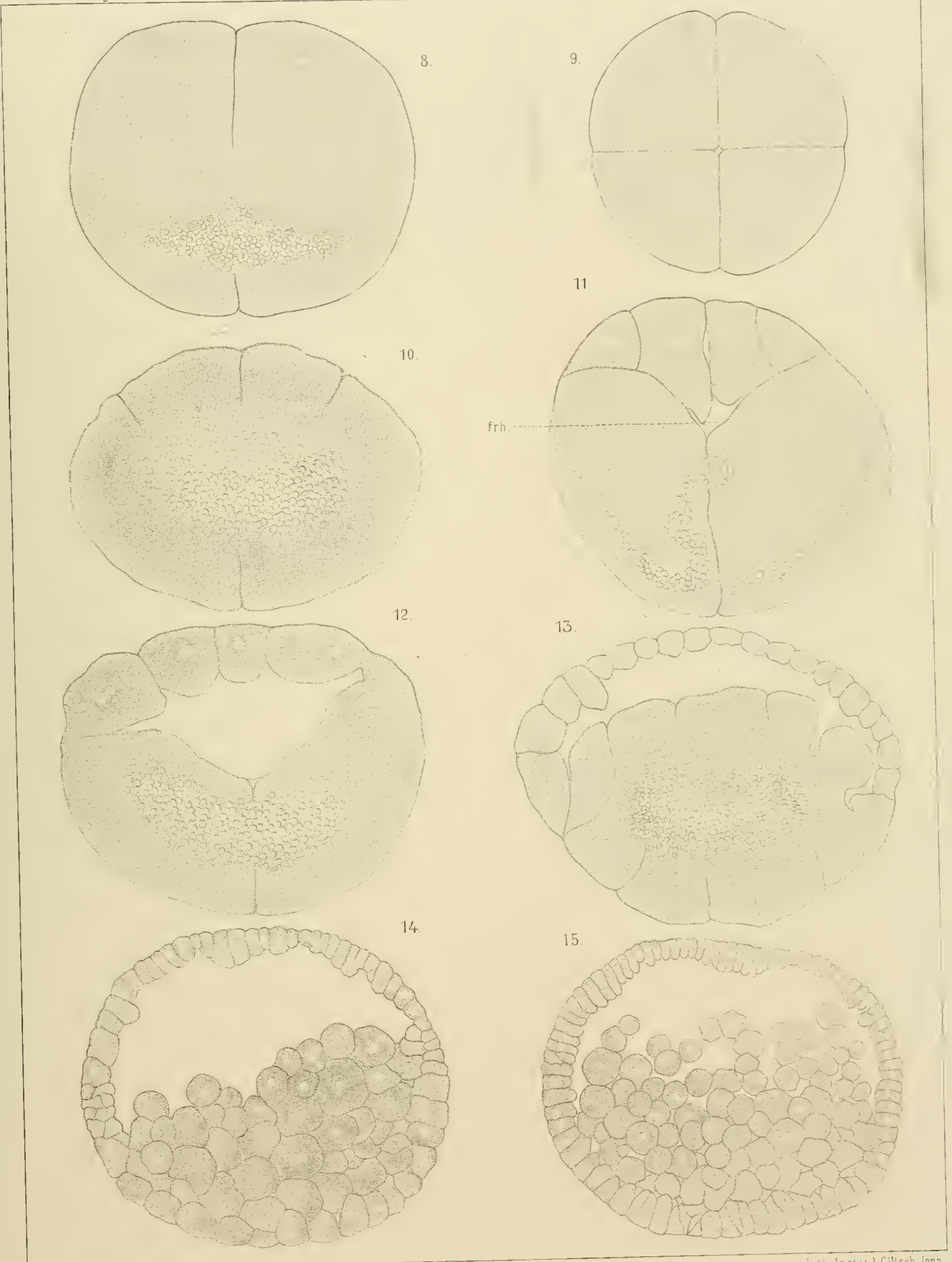
Tafel XXXI.

Alle Figuren bei 26-facher Vergrößerung.

(Die hellen Partien innerhalb der Zellen stellen nicht etwa die Kerne, sondern die ganze dotterfreie Region im Bereich der Kerne da.)

frh Furchungshöhle.

- Fig. 8. Meridionalschnitt durch Stadium 2.
„ 9. Latitudinalschnitt durch das obere Viertel von Stadium 4.
„ 10. Meridionalschnitt durch Stadium 6.
„ 11. „ „ „ 7.
„ 12. „ „ „ 7—8.
„ 13. „ „ „ 10.
„ 14. „ „ „ 10—11.
„ 15. „ „ „ 11.
-



Tafel XXXII.

Tafel XXXII.

Alle Figuren bei 35-facher Vergrößerung.

Ektoderm hellster Ton.

Anlage des axialen Mesoderms und der Chorda mittlerer Ton.

Entoderm dunkelster Ton.

<i>an</i> After.	und After (Product der seitlichen Urmund-
<i>ch</i> Anlage der Chorda.	lippen).
<i>cn</i> Canalis neurentericus.	<i>trw'</i> seitlicher Anschnitt dieses Trennungswulstes.
<i>ddep</i> Epithel der dorsalen Darmwandung.	<i>umd'</i> dorsale Urmundlippe.
<i>frh</i> Furchungshöhle.	<i>umd'</i> seitlicher Anschnitt derselben.
<i>gstrh</i> Gastrulhöhle.	<i>umv'</i> ventrale Urmundlippe.
<i>trw</i> Trennungswulst zwischen Canalis neurentericus	<i>umol'</i> seitlicher Anschnitt derselben.

Fig. 16. Medianer Sagittalschnitt durch Stadium 12.

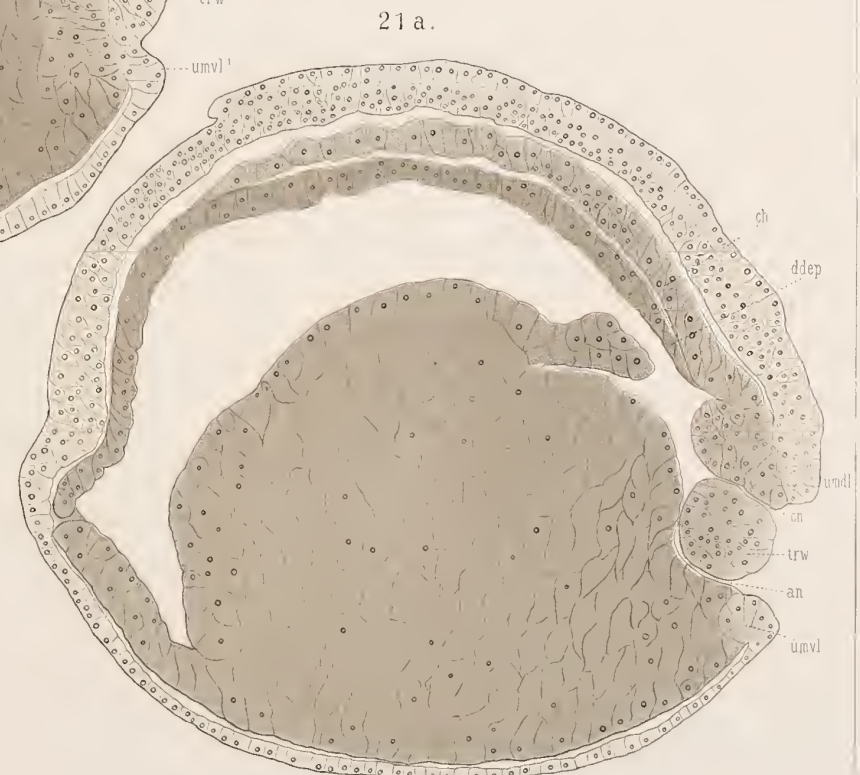
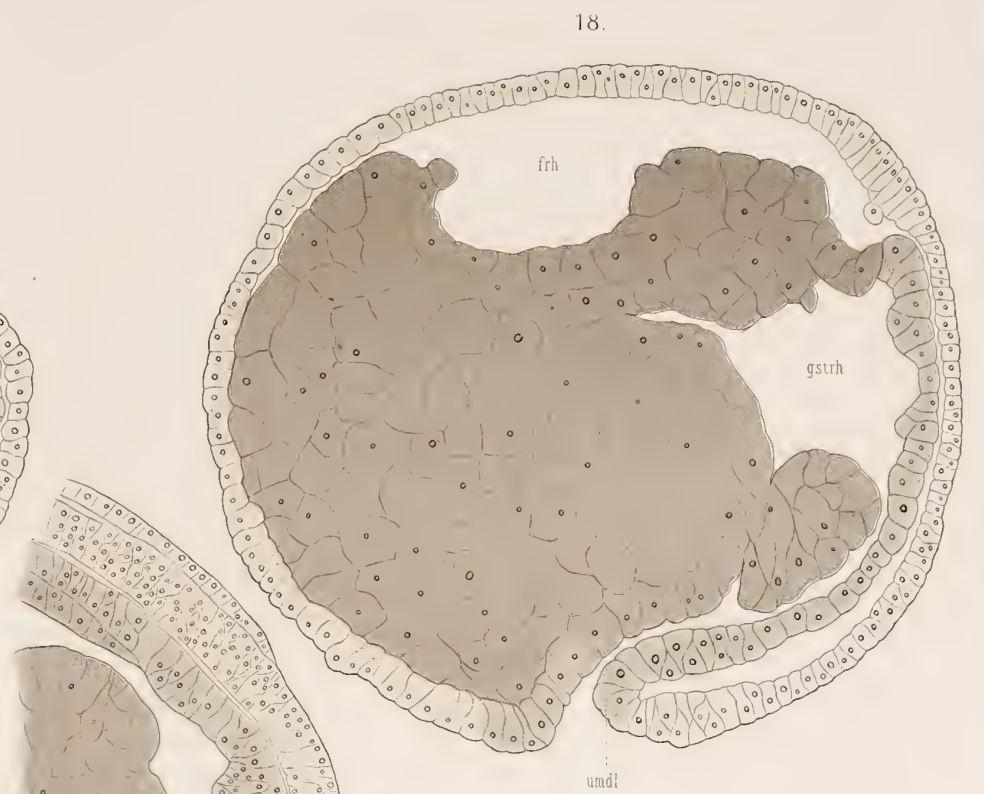
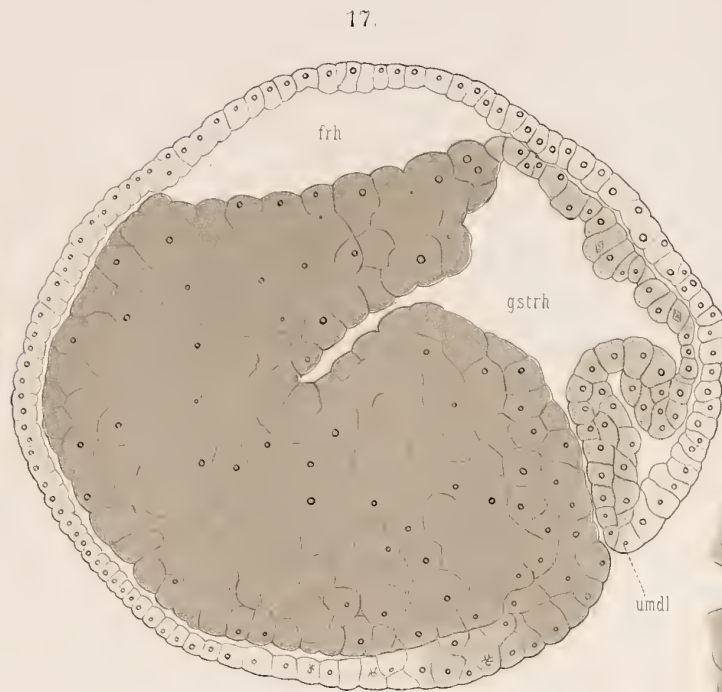
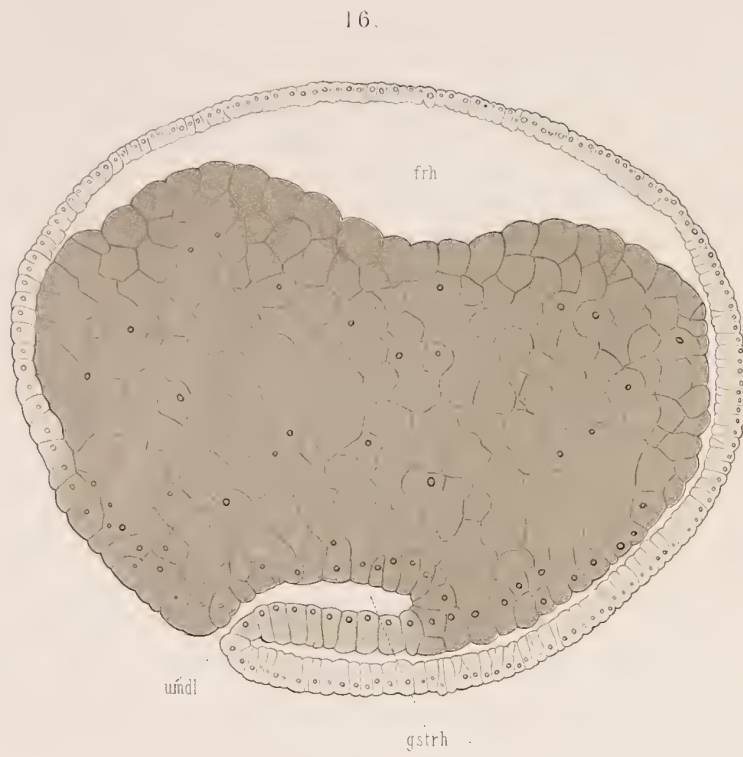
„ 17.	„	„	„	„	12 ¹ / ₂ .
„ 18.	„	„	„	„	13.
„ 19.	„	„	„	„	14.
„ 20.	„	„	„	„	21.

(Schnittrichtung in letzterer Serie nicht ganz genau sagittal.)

„ 21a. Medianer Sagittalschnitt durch Stadium 23.

(An der Chordaanlage bemerkt man im cranialen Abschnitte leichte Schrumpferscheinungen.)

„ 21b. Der 5. Schnitt seitlich vom Medianschnitt derselben Serie wie Fig. 21a. Dorsale Urmundlippe, Trennungswulst und ventrale Urmundlippe sind in die seitlichen Urmundlippen übergegangen, doch sind ihre Contouren noch eben angedeutet (*umd'*, *trw'*, *umdv'*).



Tafel XXXIII.

Tafel XXXIII.

Alle Figuren bei 35-facher Vergrößerung.

Ektoderm hellster Ton.

Anlage des axialen Mesoderms und der Chorda mittlerer Ton.

Entoderm dunkelster Ton.

emn ektodermale Mediannaht.

- Fig. 22. Querschnitt durch den mittleren Körperabschnitt von Stadium 13–14.
„ 23. Querschnitt mitten durch den Urmund von Stadium 15–16 (vergl. Textfigur p. 318).
„ 24. Querschnitt durch den Urmund von Stadium 19.
„ 25. Der 9. cranialwärts auf den in Fig. 24 dargestellten folgende Schnitt derselben Serie (Schnitt-
dicke 20 μ).
„ 26. Der 5. auf den letzteren folgende Schnitt derselben Serie.
„ 27. Der 27. auf den letzteren folgende Schnitt derselben Serie.
„ 28. Querschnitt durch das hintere Körperdrittel von Stadium 21. Die ektodermale Mediannaht war in
dieser Serie nicht deutlich wahrnehmbar.
-



Tafel XXXIV.

Tafel XXXIV.

Alle Figuren bei 100-facher Vergrößerung.

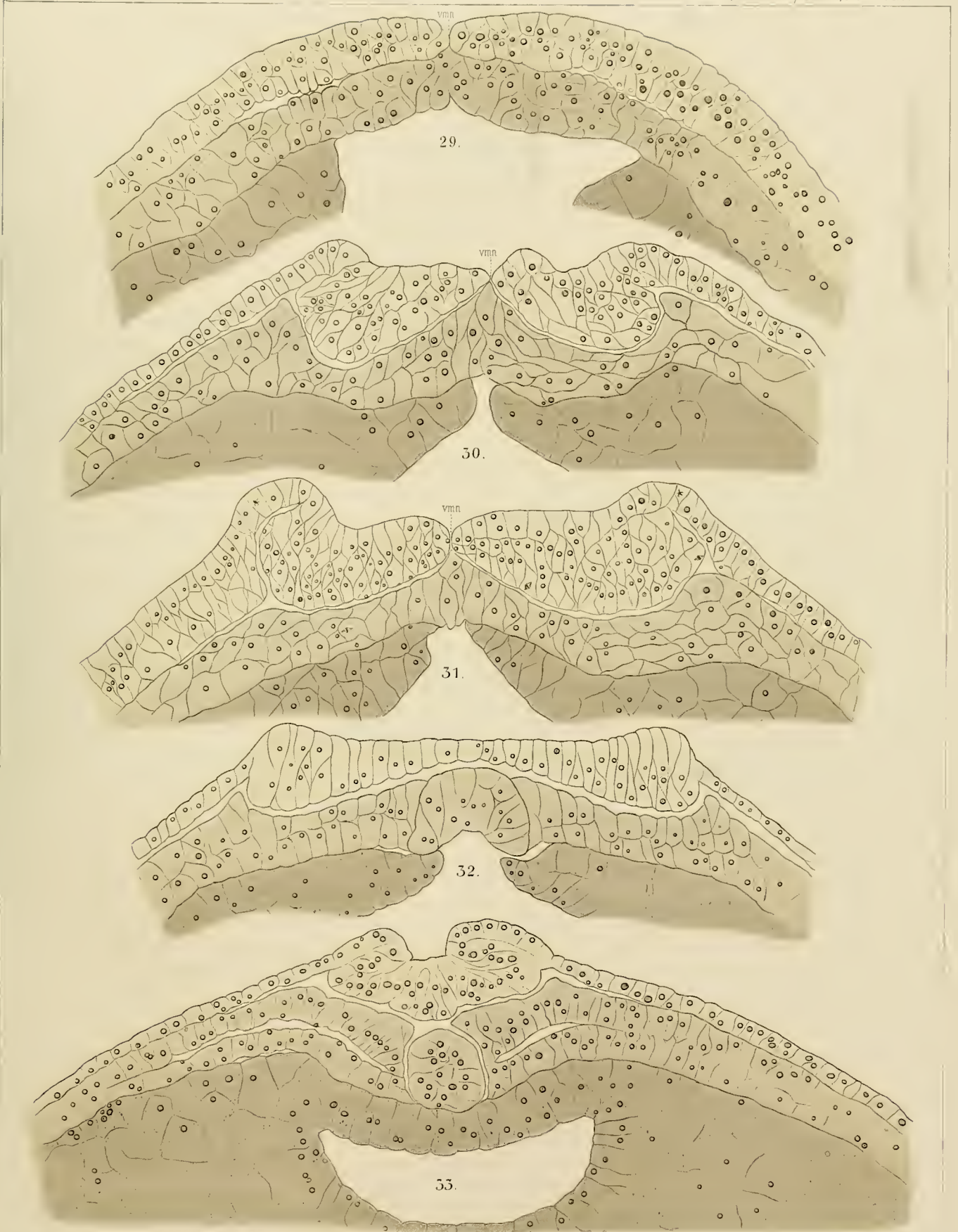
Ektoderm hellster Ton.

Anlage des axialen Mesoderms und der Chorda mittlerer Ton.

Entoderm dunkelster Ton.

emn ektodermale Mediannaht.

- Fig. 29. Querschnitt durch den Anfang des hinteren Körperdrittels von Stadium 18—19.
- „ 30. Querschnitt durch die Gegend zwischen hinterem und mittlerem Körperdrittel von Stadium 21.
- „ 31. Querschnitt durch die Gegend zwischen mittlerem und vorderem Körperdrittel desselben Objectes wie Fig. 30.
- „ 32. Querschnitt durch den Anfang des hinteren Körperdrittels eines Objectes, Stadium 21, das in Bezug auf die Ausbildung und Sonderung der Chorda und des axialen Mesoderms etwas weiter fortgeschritten war als das den Figg. 30 und 31 zu Grunde liegende Object, in Bezug auf die Entwicklung der Medullarwülste aber hinter jenem zurückstand. Die ventrale Medullarnaht war in dieser Serie nicht deutlich wahrnehmbar (Fig. 28, Taf. XXXIII, giebt einen mehr caudal gelegenen Schnitt derselben Serie wieder).
- „ 33. Querschnitt etwas caudalwärts von der Körpermitte durch Stadium 23—24.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: [4_1](#)

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: [Die Furchung und Entwicklung der Keimblätter bei Ceratodus forsteri. 301-332](#)