

Entwicklungsgeschichte
des
Kopfes und des Blutgefäßsystemes
von
Ceratodus forsteri.

Erster Theil:
Gesammtentwicklung bis zum Beginn der Blutzirkulation.

Von

Alfred Greil,
Innsbruck.

Mit den Tafeln XLIV—XLVIII, LVII—LX, LXII/LXIII, LXXII—LXXIV, LXXVI—LXXIX,
LXXXI—LXXXIV und 264 theilweise bunten Figuren im Text.



V-VIII 1888 - Prof. '1

Vorwort.

Seit der an Hühnerkeimen angestellten grundlegenden Pionirarbeit des Altmeisters der vergleichenden Ontogenie, dessen Andenken die vorliegenden Untersuchungen gewidmet sind, seit dem Erscheinen der Monographien BALFOUR's und GOETTE's über die Entwicklungsgeschichte zweier Anamnier, seit der Herausgabe des DUVAL'schen Atlas der Embryogenese des Hühnchens ist, abgesehen von den übersichtlichen KEIBEL'schen Normentafeln, der Versuch nicht wiederholt worden, die Entstehung und den Ausbau der Organisation eines Wirbelthieres in allen einzelnen Etappen der Entwicklung in geschlossener Darstellung zu schildern, um das Ineinandergreifen der in allen Schichten und Richtungen gleichzeitig fortschreitenden Entwicklungsvorgänge, die strenge gegenseitige Abhängigkeit und innere Anpassung der einzelnen in beengtem und ringendem Wachstume entstehenden Situationen und der in diesen einsetzenden geweblichen Sonderungen und Erwerbungen in ihrer Gesamtheit einheitlich und harmonisch zu veranschaulichen. Das Lohnende und Dankbare einer solchen abgerundeten Untersuchung empfand der Verfasser bei einer, auf O. HERTWIG's grundlegenden Ermittlungen über die Keimblätterbildung fussenden und die Cölmtheorie bestätigenden Bearbeitung der Urodelenentwicklung in vollem Maasse, als er mit der Aufgabe betraut ward, am kostbaren SEMON'schen *Ceratodus*-Material die Entstehung des Herzens zu schildern. Schon eine flüchtige Durchmusterung der Serien liess erkennen, dass sich *Ceratodus*, das lebende Fossil der Lurchwerdung zur Durchführung der an Urodelen nahezu vollendeten Arbeit viel besser eignen würde und die Ontogenie der Amphibien auf jener des Molchfisches basiren müsse. In sehr erfreulicher und dankenswerther Weise willigte der verdienstvolle Züchter, Bearbeiter und Erforscher des trefflichen Materiales, Herr Professor SEMON, sowie Herr Geh. Rat Professor FÜRBRINGER und der so überaus conciliante Verleger, Herr Dr. G. FISCHER, dessen äusserstes Entgegenkommen mich zu grösstem Danke verpflichtet, in die wesentliche Erweiterung des anfangs so eng gesteckten Rahmens des Beitrages zu den SEMON'schen Forschungsreisen ein. So konnte im Anschlusse an SEMON's Darlegungen über die Furchung und Keimblätterbildung des *Ceratodus*, in Ausnützung der an Amphibien gesammelten Erfahrungen — sowohl für die Technik der Behandlung des in vollem Maasse und grösster Liberalität freigestellten Embryonenmateriales, wie hinsichtlich der Untersuchung und des Reconstructionsprogrammes — daran gegangen werden, die Entwicklung des *Ceratodus* mit den modernen Hilfsmitteln der plastischen Reconstruction einer geschlossenen, systematischen Bearbeitung zu unterziehen. Mit aller Hingabe theilten sich sodann die Herren Dr. med. LOTHAR EBERSBERG, cand. med. JOSEF GASSER und JOSEF HAERDTL in die schwierige Arbeit der bildlichen auf $\frac{2}{5}$ verkleinerten Wiedergabe der Wachsplattenmodelle. Mit künstlerischem Geschicke hat Herr J. WENZL in Wien einige prägnante mikroskopische Bilder angefertigt, die von WERNER und WINTER in trefflicher Weise reproducirt wurden. Meine Frau war mir unermüdlich bei der Anfertigung der Textabbildungen behilflich. So blieb also in Würdigung der phyletischen Dignität und der Kostbarkeit des Materiales kein Hilfsmittel der Darstellung unversucht, um die Anschaulichkeit der erhobenen, auch durch zahlreiche, entsprechend ausgewählte und etwas schematisirte Serienschnittbilder im Texte illustrierten Befunde zu erhöhen und damit an einer so primitiven Form eine neue breite Grundlage zu einer umfassenden vergleichenden Embryogenie der Wirbelthiere zu gewinnen. — Unser Bestreben ist doch darauf gerichtet, Einblick in die Bedingungen des Wachsthums, der zellenstaatlichen Sonderungen und Organbildungen, des Ringens und der geweblichen Differenzirung der Zellcomplexe zu erlangen —

soweit dies eben durch morphologische Untersuchungen möglich ist. Nur der umfassende Vergleich der ganzen lückenlosen Stadienfolge des in aller Anschaulichkeit reconstructiv durchgearbeiteten Werdeganges der Wirbelthiere kann über die Bedingungen der grossen einheitlichen Entwicklungsbahnen, der Wachstums- und Differenzirungslagen und die Eigenart ihrer phyletischen Wiederholung und Variation bei der Erwerbung der Gestaltungen Aufschluss geben und damit Einblick in das Wesen des biogenetischen Grundgesetzes und des Vererbungsmechanismus gewähren. Der morphologische Vergleich der zellenstaatlichen Wachstumserscheinungen und der geweblichen Sonderungen deckt an diesen so mannigfach variierten Naturexperimenten auch bereits wichtige Bedingungen solcher Entscheidungen und Erwerbungen insbesondere der Differenzirungsbereitschaft gleichartiger Zellen auf, wieweil die letzten Fragen die Cellularphysiologie betreffen und vorwiegend auf biochemischen und mikrophysikalischen Gebiete liegen.

Die ersten vier Capitel behandeln die Gesamtentwicklung des *Ceratodus* im Anschlusse an SEMON'S Darlegungen bis zum Beginne der Blutcirculation (d. h. bis zum Stadium 38) und hinsichtlich der Schwanzentwicklung auch ältere Stadien. In den drei folgenden Capiteln stehen die Vorgänge, welche sich im Bereiche des *Ceratodus*-Kopfes, vor dem achten Segmentpaar abspielen, die Leistungen und Erwerbungen des vorderen unsegmentirten und des sich segmentirenden Kopfabschnittes, insbesondere die Eigenart ihres Wachstumes und gegenseitigen Ringens im Vordergrund des Interesses. Bildet doch das Kopfproblem, seit GOETHE am Lido an einem ausgebleichten Schafschädel seine geistvolle Hypothese aufstellte, das vornehmste, durch seine complexe Beschaffenheit so überaus verlockende Hauptproblem der Morphologie, da es den ausdrucksvollsten und wesentlichsten Erwerb der Wirbelthierorganisation behandelt. Die Wurzeln dieses Problems der Urgeschichte des Kopfes, welches nicht zu sehr in Einzelfragen zersplittert werden darf, liegen in der Frage, wie und unter welchen Bedingungen des beengten, in allerletzter Linie im polarbilateralen Eiwachsthum begründeten ungleichen und geradezu überschäumenden Wachstumes die dorsalen und die visceralen Formationen, ihre Sonderungen und gewaltigen Leistungen im vorderen Körperabschnitte entstehen, welche Unterschiede das nach vorn und nach hinten gerichtete Wachstum der dorsalen Abschnitte der Keimblätter aufweist, welche Widerstände und Auswege, welche Entspannungen in diesem Ringen der Zellcomplexe und Gewebe zustande kommen. So liegen also die Fundamente zur rationellen Erfassung des Kopfproblems durchaus auf ontogenetischen, entwicklungs-dynamischen Gebiete und die Entwicklung wird als complexer Vorgang des cellulären und zellenstaatlichen Wachstumes und der Ausnützung der auf diese Weise durchaus epigenetisch geschaffenen Situationen und Differenzirungslagen auch zum bedeutsamsten Documente der Vergangenheit, zum verlässlichsten Berather in der Frage nach dem phyletischen Erwerbe des Craniums. Wenn wir die Bedingungen und Etappen des ontogenetischen Erwerbes was immer für einer Formation in möglichster Anschaulichkeit restlos in ihrer Combination und Variabilität im Vergleiche niederer und höherer Formen aufgedeckt haben werden, dann ist der ontogenetische Process erklärt, und dann wird auch der phyletische Erwerb dieser Wachstumsbedingungen und -erscheinungen bei den Ascendenten nicht mehr nur vermuthungsweise discutirt werden. — Die mannigfachen Instanzen des complexen Erwerbes des Wirbelthierkopfes erheischen eine besonders sorgfältige, übersichtliche und exacte Reconstruction der auf einander folgenden Entwicklungslagen und -Zustände, denn nur auf diese Weise kann die Dynamik der Cephalogenese, das Ringen der einzelnen in beengten überaus kräftigen und anhaltenden Wachstum entstandenen, sich ausbreitenden, bedrängenden und concurrirenden Derivate der Keimblätter und deren selbstständige und gemeinsame Erwerbungen von den ersten Anfängen in all' den so vielseitigen Complicationen erfasst werden. Haben wir aber an der überaus markanten Ontogenese einer so wichtigen und ursprünglichen holoblastischen Form, wie *Ceratodus*, des recenten Vertreters des im Devon weit ausgebreiteten Geschlechtes der Lurchfische, des Vorläufers der Amphibien, die Principien der Entwicklungsdynamik erkannt und den epigenetischen Charakter des Werdeganges klargestellt, dann werden auch markante Vertreter anderer Wirbelthierclassen und -ordnungen in derselben Weise reconstructiv durchzuarbeiten sein, wozu in der Literatur bereits werthvolle Ansätze vorliegen. Auf den ersten Blick werden dann die einheitlichen fundamentalen Entwicklungsbedingungen von den Sonderbedingungen dieses morphologischen Geschehens aus einanderzuhalten sein, es werden insbesondere die secundär erworbenen zum Theil durch veränderte Aussenbedingungen und Nebenumstände hervorgerufenen Varianten der Cephalogenese offenkundig werden. So

wird sich Glied an Glied in der Vergleichungskette zur Controlle und Erweiterung der an primitiven Formen gewonnenen Erfahrungen reihen.

Die Bearbeitung des Gefäßsystemes schliesst naturgemäss im ganzen Verzweigungsgebiete auch die Behandlung der Entstehung und Lagerung der nachbarlichen Gebilde ein, zu welchen die Gefässe in topische Beziehungen treten, oder welche durch den Verlauf des ernährenden Blutstromes unter günstige Stoffwechselbedingungen, in eigenartige Wachstums- und Differenzirungslagen von weiter Perspective gerathen. So leiten und compliciren die Gefässe den Weg der Untersuchung in so weitgehendem Maasse, dass die Analyse der Entstehung und des Ausbaues des Gefäßsystemes wichtige Partien der Gesamtentwicklung insbesondere der entwicklungs-dynamisch so überaus interessanten Topogenese erschliesst.

Stets wurde nach einem innigen Anschlusse an die Darstellungen, welche in den vorhergehenden Lieferungen des Reisewerkes gegeben sind, getrachtet, um diese durch Einordnung in ein harmonisches Gesamtbild voll zur Geltung zu bringen, andererseits die Ontogenie des *Ceratodus* möglichst abzurunden und Lücken auszufüllen. Manches wird noch späterer Detailuntersuchung und der Controlle und Erweiterung durch den Vergleich vorbehalten bleiben; immerhin wird aber, wenigstens in den grossen Zügen ein gewisser Grad von Geschlossenheit und Einheitlichkeit der Darstellung zu erreichen sein. Die vorliegende descriptive Analyse behandelt ausschliesslich das SEMON'sche *Ceratodus*-Material bis zum Stadium 48 (18 mm Körperlänge). Die Organisation zweier *Ceratodus*-Jungfische von 50 und 62 mm, welche wir der Liberalität weiland Professor VAN BENEDEN's verdanken, ist bereits in voller Bearbeitung und wird im Vergleiche mit den Befunden an einem *Protopterus*-Jungfische der STUHLMANN'schen Sammlung andernorts zu veröffentlichen sein, woselbst auch eine zusammenfassende, vergleichende Darstellung der Craniogenese gegeben werden wird.

Das Bestreben, die an *Ceratodus*-Embryonen erhobenen Befunde im Vergleiche mit den an anderen Anamiern, insbesondere den Amphibien zum grossen Theil in eigenen Untersuchungen erhobenen Befunden zu verwerthen, führte in den ersten vier Capiteln zu einer die förderliche Grenze überschreitenden Weiterung der Darstellung. Heute erscheint dieser Schritt überhastet und verfrüht, zumal lediglich in Folge zeitlicher Beschränkung nicht in ausreichender Menge Untersuchungsmaterial gewonnen und auch die Literatur nicht vollständig berücksichtigt werden konnte. Das letzte Wort wird in vielen Fragen erst dann gesprochen werden können, wenn die in Vergleich gestellten Species in gleichartiger, einheitlicher Weise untersucht und vor allem reconstructiv durchgearbeitet sind. An den in monographischen Abhandlungen niedergelegten Abbildungen übersichtlicher Modelle und von in verschiedenen Ebenen gelegten, auf einander bezogenen Schnitten durch Embryonen correspondirender Entwicklungsgrade wird erst über die Art und die Bedingungen der betreffenden Erscheinungsweisen und ihrer Varianten ein einwandfreies Urtheil gefällt werden können. Es wurde daher in den Capiteln V—VII in Befolgung eines von Excellenz E. HAECKEL gegebenen Rathschlages eine engere Concentration auf die Schilderung der bei *Ceratodus* erhobenen Befunde angestrebt, wobei die Erhebungen an anderen Formen in der Deutung zwar verwerthet, jedoch nicht in solcher Breite erörtert wurden, wie in den vorhergehenden Capiteln. Jene verfrühten, namentlich die Keimblätterbildung der Amnioten behandelnden, vergleichenden Bemerkungen der vier ersten Capitel sollten in einem besonderen Nachtrage zu denselben ergänzt und berichtigt werden, welcher jedoch aus vollkommen berechtigten äusseren Gründen von der Redaction namentlich hinsichtlich der Abbildungen so erheblich eingeschränkt werden musste, dass diese Darlegungen selbständig zusammengefasst wurden, um ERNST HAECKEL, dem Begründer der Gasträatheorie, bei Vollendung seines 80. Lebensjahres überreicht zu werden.

Die Abfassung dieser vergleichenden und berichtigenden Darlegungen über die Embryogenese der Wirbelthiere führte nun in allgemeiner erkenntnisstheoretischer Beziehung zu einem Umschwunge der Anschauung über das Wesen der Entwicklung. Die vier ersten Capitel sind noch im Banne der Mosaiktheorie und der Determinantenlehre geschrieben, in der Erwartung, dass die von den Entwicklungsmechanikern mit so verblüffender Zuversicht vertretenen Deutungen experimentell erzwungener Erscheinungen an Wirbellosen eine einwandfreie verlässliche Basis für die von ihnen vertretenen präformistischen und neoevolutionistischen Theorien seien und principiell auch für Wirbelthiere Geltung hätten. Schon damals ergaben sich ganz im Stillen Zweifel an der Zuverlässigkeit dieser Auffassungen, und so schien es dem Verfasser in Anbetracht der grossen Tragweite solcher Entscheidungen unabweisbar, die wichtigsten Bollwerke der Mosaiktheorie und Determinantenlehre einer objectiven Prüfung zu unterziehen, was für einen sich vorwiegend auf die Wirbelthiere beschränkenden Anatomen immerhin ein kleiner Entschluss war und den Abschluss des Beitrages zum Reisewerke erheblich verzögerte. Jene objective Prüfung der Versuchsergebnisse an Wirbellosen ergab nun, dass die betreffenden Experimente zumeist ohne die entsprechenden Gegenproben angestellt, und die letzteren nicht einmal calculirt

worden sind. Es lassen sich daher aus dem heute vorliegenden Material trotz seiner Reichhaltigkeit durchaus keine Beweise für die Mosaiktheorie und die Lehre von organbildenden Substanzen u. dgl. *Mystica* ableiten. Ein Theil der bei der Lectüre der an *Amphioxus* und Ascidien, an Echiniden, Mollusken, Anneliden und Nemertinen, an Ctenophoren und an Nematoden erhobenen Experimentalbefunde sich aufdrängenden offenen Fragen und Einwände wurde in den inzwischen erschienenen „Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems“ erörtert, in denen auch weitere, allgemeine Consequenzen aus dem neu gewonnenen Einblicke in das epigenetische Princip der ontogenetischen zellenstaatlichen Erwerbungen und des biogenetischen Grundgesetzes gezogen worden sind. Unter dem Eindrücke dieser Excursionen ins Gebiet der Wirbellosen, welche namentlich hinsichtlich der Bedingungen und Erscheinungen der zumeist einfacheren ersten Entwicklungsstadien eine lehrreiche Mannigfaltigkeit aufweisen, wurden die Capitel V—VII von anderen Gesichtspunkten als die vorhergehenden abgefasst; sie werden die Ueberlegenheit einer dem epigenetischen Grundcharakter der Entwicklung d. h. der epigenetischen Evolution cellulärer Potenzen in einem Zellenstaate Rechnung tragenden descriptiven Analyse der Wachstums- und der Differenzirungserscheinungen über die Voraussetzungen und die Forschungsmethodik der Entwicklungsmechaniker erweisen, welche ERNST HAECKEL in weit ausschauendem Blicke und klarer Kritik als thöricht und unfruchtbar bezeichnet hat. Die Unzulänglichkeit der vier ersten Capitel wurde nach Thunlichkeit in den folgenden Capiteln und im Schlussworte eingeschränkt und soweit es möglich war, manches ergänzt, denn die Entwicklung ist in erster Linie wie ein Ringkampf in all' den epigenetisch sich ergebenden Phasen des stets beengten und ungleichen Theilungswachsthumes zu verfolgen, welches als complexe celluläre Erscheinung die rohe Kraft des zellenstaatlichen Bauens bedeutet. An zweiter Stelle steht die structurelle Productivität des Zellplasmas in den unzähligen und mannigfaltigen Differenzirungslagen der Histogenese. Die Leistungen und Erwerbungen der epigenetischen Evolution und Anpassung solch vereinter cellulärer Thätigkeit, die Erscheinungen der Entwicklungsdynamik müssen von allem Anfange an verfolgt werden, denn an einzelnen herausgegriffenen Stadien sind die nächsten bereits bestehenden und erworbenen Bedingungen der jeweiligen Situationen, der Wachstums- und Differenzirungslagen nur unvollkommen zu erkennen und zu überblicken. Die descriptive Analyse der Entwicklungsdynamik, d. h. der Bedingungen der Entfaltung cellulärer Potenzen und Functionen bei der Begründung, und dem Ausbaue eines Zellenstaates macht uns vorsichtiger und sicherer bei der Schilderung, Beurtheilung und Vergleichung der auf einander folgenden Entwicklungszustände und jeweils bereits vollzogenen Erscheinungen. Manche gewagte Speculation wäre unterblieben und als indiscutabel erachtet worden, wenn der Frage „was geschieht“ die Frage nach dem „wie“ unmittelbar gefolgt wäre. Die Aufdeckung aller Bedingungen des Geschehens, der Erwerbungen vereinter cellulärer Wirksamkeit unter Bedingungen, welche nur die Gemeinsamkeit im Zellenstaate schaffen kann, ohne jede willkürliche Bevorzugung von Einzelbedingungen — indem „Eins wie Alles“ geachtet wird, ist das einzige Hauptziel der Forschung, die einzige Richtlinie zur Erlangung einer eindeutigen Erklärung, zur klaren Erkenntniss der Erscheinungen und Erwerbungen cellulärer und zellenstaatlicher Thätigkeit in der Ontogenese und Phylogenese — und das verlässlichste Kriterium der vergleichenden Morphologie.

Die Schwierigkeiten, welche sich der Erforschung der Entwicklungsdynamik entgegenstellen, mehren sich bei jedem Entwicklungsschritte; sie können nur durch gemeinsame Arbeit des Morphologen mit dem Physiologen und Chemiker überwunden werden; um so wichtiger erscheint es vor allem, die grundlegenden ersten Phasen, welche einfachere Verhältnisse darbieten, klar zu erfassen und die Ausgangssituation in ihrer Eigenart und Entstehung zu analysiren. Aber auch bei diesen einfacheren, in den ersten Entwicklungstagen und -wochen an kleineren primitiven Zellenstaaten sich abspielenden Vorgängen und Erwerbungen bleibt noch manche Frage offen, manche Entscheidung kann vielleicht, wenn es äussere Bedingungen und Umstände gestatten, auf Grund eines von der descriptiven Analyse der Entwicklung klipp und klar aufgestellten Programmes durch Experimentaluntersuchungen einer eclatanten Controle und Entscheidung, einer Probe aufs Exempel unterzogen werden. Es erheben sich neue Fragen und neue Ziele im Einzelnen, doch stets im Rahmen der von ERNST HAECKEL 1875 abgesteckten „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“, für die es kein Gestern geben wird, denn sie leiten immerdar nach vorn zur sicheren und erhebenden Erforschung der Wahrheit.

Innsbruck, Weihnachten 1912.

Alfred Greil.

Inhaltsübersicht.

Capitel I. Entwicklungsvorgänge bis zur Vereinigung der Medullarwülste.

Vergleichende Darstellung der Furchung, Gastrulation und der ersten Phasen der Längenentwicklung des *Ceratodus*, der Amphibien und des *Amphioxus*.

SEMON's Angaben über die Furchung des *Ceratodus*-Eies 661. — Entstehung der Dotterzellenmasse 661. Gastrulation, Auftreten des Urmundes 662. — Gastrulation bei *Amphioxus*, Befunde CERFONTAINE's 662. — Längenentwicklung des *Amphioxus*-Keimes 663. — Verhalten der Eiaxe zur Längsaxe des Keimes 664. — Die Angaben CERFONTAINE's 665. — Der axiale Keimbezirk der *Amphioxus*-Gastrula 665. — Die Gastrulation bei *Triton* 666. — Die Bildung der Urdarmhöhle bei *Ceratodus* 686. — Die morphologische Bedeutung der Dotterzellenmasse 667. — Die Längenentwicklung der *Ceratodus*- und der *Amphioxus*-Gastrula 668. — Einfluss der Dotterzellenmasse auf die Längenentwicklung des Keimes 669. — Der Vorgang der Verengung des Urmundes bei Amphibien (Beobachtungen am lebenden Objecte) — Entwicklungsvorgänge an der dorsalen Urmundlippe von *Triton* 670. — Der axiale Keimbezirk der *Triton*-Gastrula 671. — Die Längenentwicklung der *Triton*-Gastrula, das Auftreten der intermediären Zone 673. — Veränderungen der Gleichgewichtslage während der Längenentwicklung der Amphibiengastrula 675.

Beschreibung des Stadiums **21** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung, plastische Reconstruction 676. — Schnittbilder 677. — Innenansicht der dorsalen Urmundlippe, Verhalten des Ektoderms daselbst 680. — Ablenkung der Längenentwicklung 680.

Das Stadium **22** der *Ceratodus*-Entwicklung 681.

Das Stadium **23** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 682. — Medianschnitt, Verhalten der Urdarmhöhle 682. — Verhalten des Mesoderms 683. — Befunde an Querschnitten 683.

Das Stadium **24** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung und plastische Reconstruction 685. — Medianschnitt und Urdarmhöhle, innere Mundbucht 685. — Querschnitte durch die Kopfanlage 686.

Das Stadium **25** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung, plastische Reconstruction 687. — Querschnitte durch den vorderen axialen Keimbezirk 688. — Die Längenentwicklung der Kopfanlage 691. — SEMON's Darstellung der Entwicklung des Mesoderms 691. — Die Bildung des axialen Mesoderms bei *Triton* 692. — Befunde bei *Necturus* 693.

Ergebnisse der experimentellen Untersuchung über das Längenwachstum des Amphibienkeimes.

Verhalten bei der PFLÜGER'schen Zwangslage 694. — Befunde an durch Einschnürung fixirten Eiern 695. — Beobachtungen an markirten Eiern 697. — Die Lagerung des proximalen und des distalen Körper-

endes 699. — Beziehungen der Eiaxe zur Längsaxe des Keimes, die Einstellung der frontalen Körper-ebene 700. — Zur principiellen Auffassung des Gastrulationsvorganges 701. — Beobachtungen über die erste Anlage und die Längenentwicklung des Kopfabschnittes und insbesondere der Hirnplatte 702. — Die Entfaltung des axialen Keimbezirkes 705.

Capitel II. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 26—29 (bis zur Bildung der Prostoma- [neurenterischen] Naht).

Das Stadium 26 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung, plastische Reconstruction des Ektoderms, Mesoderms und Entoderms 707. — Befunde an Quer- und Längsschnitten durch die Kopfanlage 708. — Erstes Auftreten der freien Mesodermzellen 709.

Das Stadium 27 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung der Kopfanlage, Reconstruction 709. — Befunde an Schnitten durch den vorderen axialen Keimbezirk 710. — Befunde an Schnitten durch den terminalen, distalen, axialen Keimbezirk 712. — Verhalten des peristomalen Mesodermkeimes 713. — Beziehungen zum axialen Mesodermkeim 714.

Das Stadium 28 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 715. — Verhalten des Mesoderms und des Entoderms 716. — Querschnitte durch die Kopfanlage 717.

Das Stadium 29 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung, ektodermale Gebilde 719. — Mesoderm und Entoderm 720. — Querschnitte durch die Kopfanlage 721. — Längs- und Querschnitte durch das distale Körperende; die Entstehung der neurenterischen Verbindung 725. — Die Auskrümmung der Körperaxe 726.

Zusammenfassendes über die Bildung des axialen Mesoderms und des Chordablastems im Kopfgebiete 727. — GREGORY'S Angaben hierüber 728. — Befunde an urodelen Amphibien, bei *Triton* 729. — Befunde bei *Necturus* 730. — Befunde an Selachiern 731. — Auftreten und Ausbreitung der freien Mesodermzellen bei *Triton* 733, — bei *Necturus* 734, — bei *Bombinator* und anderen Anuren 734, — bei Selachiern 737.

Capitel III. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 30—33 (bis zur Vereinigung der paarigen Pericardialhöhlen).

Die Entfaltung des Hirnrohres, die Streckung und Abschnürung der Kopfanlage 739.

Das Stadium 30 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung, Reconstruction des Ektoderms, Mesoderms und Entoderms 740. — Frontalschnitte durch den Vorderkörper 741. — Querschnitte durch den Vorderkopf 746. — Querschnitte durch das Medullarrohr 747.

Das Stadium 31 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Verhalten des Medianschnittes 747. — Reconstruction 748. — Frontalschnitte durch den Vorderkörper 749. — Gesamtausbreitung der freien Mesodermzellen 753. — Verhalten des unsegmentirten Mesoderms und dessen Beziehungen zum segmentirten Mesoderm des Kopfgebietes 755. — Verhalten des Ektoderms an der Ventralseite des Vorderkopfes 756. — Befunde GREGORY'S 757. — Vergleich mit den Befunden an Selachiern 758, — an Amphibien 759. — Gestaltung des vorderen Endes der Urdarmwand, Vergleich mit den Verhältnissen bei Selachiern 760, — bei Amphibien 762. — Die Entstehung der präoralen Mesodermabschnitte 763.

Das Stadium 32 der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung, Medianschnitt und Reconstruction 763. — Querschnitte durch den Vorderkopf 764. — Frontalschnitte durch die Herzgegend 767. — Querschnitt durch die Hinterkopfgegend 768. — Die Gestaltung des distalen Körperendes 770. — Verhalten des peristomalen Mesoderms 772.

Das Stadium **33** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Verhalten des Medianschnittes 773. — Reconstruction 773. — Die Streckung des Körpers 774. — Gestaltung der Ventralseite des Vorderkopfes, Querschnitte durch die Riechplatte 775. — durch die Hypophysenanlage 776. — die Herzanlage 777. — Frontalschnitte durch die Herzgegend 778. — Verhalten des ventralen Mesodermrandes 779. — zu den Seitenplatten 780. — Befunde bei *Triton* 780. — Querschnitt durch die Hinterkopfgegend 781.

Die Differenzierung der Myotome 782.

Allgemeines über die Ursache und den Verlauf des Abschnürungsvorganges 783.

Zusammenfassendes über die Bildung des Endocardiums.

Die Herkunft der Zellen des Endocardiums. Das Angioskleroblastem 784. — Das Angiohämoblastem 786. Befunde bei *Triton* 786. — bei *Salamandra maculata* 787. — bei *Megalobatrachus maximus* 788. — Befunde an anuren Formen 791. — bei Selachiern 792. — bei Teleostiern 794. — Die Bilateralität der Anlage des Endocardiums 795.

Capitel IV. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 34–38 (bis zum Beginn der Blutcirculation).

Die Streckung des Kopf- und Rumpfabschnittes, die Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes 796.

Das Stadium **34** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Äußere Gestaltung, Verhalten der Darmhöhle 797. — Reconstruction des Entoderms 798. — Differenzierung des Mesoderms 799. — Die Anordnung der Kopfhöhlen, Gestaltung der Pericardialhöhle 800. — Reconstruction des hinteren Körperabschnittes 801. — Quer- und Frontalschnitte durch den Vorderkopf 801. — durch die Herzgegend 805. — Differenzierung des Angiohämoblastems 807. — Varietät der Vornierenanlage 809. — Quer- und Längsschnitte durch das caudale Körperdrittel 810. — Die Gestaltung der terminalen Appositionszone 812. — Lagerung der einzelnen Componenten der neurenterischen Verbindung 812. — Die Vorgänge am hinteren Körperende während der Streckung des Körpers. Entstehung der neurenterischen Verbindung, ihr ursprüngliches Verhalten, die neurenterische Zone des axialen Keimbezirktes 813. — Weitere Gestaltung der neurenterischen Verbindung 814. — Der Einfluss der Dotterzellenmasse auf die Längenentwicklung, insbesondere auf die Gestaltung der neurenterischen Verbindung 815. — Die Bildung des Schwanzes 816. — Die Varianten dieses Vorganges 817. — Die morphologische Bedeutung des Canalis neurentericus 820. — Die Entstehung und morphologische Bedeutung des Trigemini-complexes 821. — Die Beziehungen der Ciliarplakode zum Ganglion ophthalmicum, Vergleich mit den Befunden an Amphibien, insbesondere an Gymnophionen 822. — Das Verhalten der axialen Mesodermstränge der Visceralbögen zu den freien Mesodermzellen 822.

Das Stadium **35** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Äußere Gestaltung 823. — Querschnitte durch die Herzregion und das Angiohämoblastem 823. — KELLICOT's Angaben 824.

Das Stadium **36** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Äußere Gestaltung, die Streckung des Körpers 825. — Reconstruction des Vorderkörpers 826. — Quer- und Frontalschnitte durch den Vorderkörper 827. — durch die Herzregion 830. — durch die Körpermitte 832. — Differenzierung des Angiohämoblastems 833. — KELLICOT's Angaben 834.

Das Stadium **37/38** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Allgemeine Gestaltung, Medianschnitt 834. — Gestaltung des Entoderms, Anlage der Hauptstämme des Gefäßsystems 835. — Anordnung des axialen Mesoderms 836. — Derivate des Ektoderms 836. — Frontalschnitte durch den Vorderkörper 837. — Die Differenzierung der Dorsalsegmente 842. — Verhalten der

Somitenscheide zur Chorda dorsalis 843. — Die Basalmembran des Ektoderms 843. — Querschnitte durch den Vorderkopf 844. — durch die Herzanlage 845. — durch die Vornierenregion 846. — Varietät am Gefäßsystem 847. — Die Gestaltung des caudalen Körperdrittels. Reconstruction der terminalen Appositionszone 848. — Medianschnitt durch das hintere Körperende 849. — Querschnitte durch das hintere Rumpfdrittel und die Schwanzanlage 850.

Zusammenfassendes über die Längenentwicklung des Embryos 853. — Die einzelnen Phasen der Längenentwicklung 854. — Die Leistungen der seitlichen und ventralen Abschnitte des Urmundrandes 855. — Experimentelle Aufschlüsse, Schnür- und Isolirungsversuche am *Triton*-Keim 856. — Verwerthung der Befunde mit Rücksicht auf die Conrescenztheorie 858. — Die Spina bifida, experimentelle Erzeugung 860. — Erklärungsversuche 862. — Die abnorme Ablenkung der Längenentwicklung 863. — Der Ausgleich der Spaltbildung 864. — Die Conrescenztheorie 865. — Die prospective Bedeutung der beiden ersten Blastomerenpaare 866. — Ergebnisse experimenteller Untersuchungen 867. — Die Erzeugung von Hemiembryonen 867. — Die Entwicklungspotenz der vier ersten Blastomeren 869.

Zusammenfassendes über die Anlage des Blutgefäßsystems.

Die Herkunft der Zellen der epithelialen Gefäßwand, das Angioskleroblastem, die Angiosklerotome 871. — Die Bindegewebskeime 872. — Das Angiohämoblastem 873. — Stellung des Angiosklero- und des Angiohämoblastems im System des Mesoderms 874. — Die übrigen Leistungen dieser Mesodermabschnitte 874. — Die Ausbildung der Gefäßwand und des Endocardiums 875. — Beziehungen des Bindegewebs- zum Gefäßkeime 876. — Die Mesenchymtheorie 877. — Ueber die epitheliale Natur der Gefäß- und Blutzellen 878. — Allgemeines über die Anlage und den Ausbau des Gefäßsystems 879. — Der differenzirende Einfluss der Correlationen 880. — Das Angiosklero- und Angiohämoblastem der Urodelen 881, — der Anuren 882. — Das Angioskleroblastem der Selachier 883.

Die Anlage des Angiohämoblastems bei meroblastischen Anamniern.

Vorbemerkungen: Die Furchung und Gastrulation meroblastischer Anamnier. Befunde an Selachiern 885, — an Teleostiern 888. — Vergleich mit dem Verhalten der Holoblastier, die morphologische Bedeutung des Keimscheibenrandes der meroblastischen Anamnier 889. — Die Längen- und Flächenentwicklung der Selachierkeimscheibe 892. — Einfluss der Randspannung 894. — Die Entstehung der Incisura neurenterica 894. — Die Nahtbildungen 895. — Die Entstehung des Canalis neurentericus 896. — Die Anlage des Mittel- und Enddarmes 897. — Die Bildung des Schwanzes 898. — Kritik der Conrescenztheorie 899. — Ergebnisse experimenteller Untersuchungen 900. — Die Längen- und Flächenentwicklung der Teleostierkeimscheibe, Bildung des Endknopfes 902, — unter abnormen Bedingungen 903. — Die Bildung des Schwanzes 904. — Bau und Lage der KUPFFER'schen Blase 905. — Die morphologische Bedeutung der KUPFFER'schen Blase 906. — Ergebnisse experimenteller Untersuchungen am Keimscheibenrande der Salmoniden 906. — Der axiale Keimbezirk des Keimscheibenrandes 908. — Vergleich mit dem Verhalten holoblastischer Anamnier 911. — Die Entstehung der hinteren Spaltbildungen der Forelle 912. — Deutung der Befunde 914. — Die Organisation der Duplicitas anterior 917. — Erklärung der Befunde 918.

Die Anlage des Angiohämoblastems bei meroblastischen Anamniern: bei Selachiern 921, — bei Teleostiern 922. — Die Befunde bei *Gobius capito* 922.

Die Anlage des Angiohämoblastems bei den Amnioten.

Vorbemerkungen: Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei meroblastischen Amnioten 924, — die Sonderung des einheitlichen Urmundgebietes in zwei selbständige Abschnitte 925. — Die Trennung und Entfaltung des peristomalen Mesoderms (Angiohämoblastems) bei Reptilien und Vögeln 926. — Das Dottergefäßsystem meroblastischer Amnioten und Anamnier 928. — Die Gastrulation holoblastischer Säuger 929. — Die morphologische Bedeutung des Entoblastwalles. Vergleich mit dem Keimwall meroblastischer Amnioten 930. — Die Leistungen der beiden selbständig gewordenen Urmundabschnitte, ihre Betheiligung am Aufbau des Embryos 932. — Allgemeines über den Gastrulationsvorgang bei den Amnioten 933.

Capitel V. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 39–44 (bis zur Entstehung der Kiemenknötchen, erste Woche des Freilebens).

Umwandlung des Embryos zum Jungfisch. Allgemeine Veränderung der äusseren Form und der inneren Organisation 935.

Das Stadium **39** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 937. — Verhalten des Entoderms 938, — des paraxial entstandenen Mesoderms 939. — Gefässsystem 939. — Ventralseite des Vorderkopfes 942. — Frontalschnittserie (Fig. 265–273) 942–950. — Querschnittbilder (Fig. 274–277) 950–952. — Entstehung der Sinneslinien und ihrer Nerven 953

Das Stadium **40** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Seitenansicht des Embryos 956. — Medianschnitt 956. — Seitenansicht des Modelles 957. — Ventralansicht des Entoderms 959. — Reconstruction des caudalen Körperendes 959. — Frontalschnittbilder (Fig. 278–283) 960–964. — Querschnittbilder (Fig. 284–285) 965–966. — Innenansicht des Herzschlauches 966–967.

Das Stadium **41** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung des eben ausgeschlüpften Jungfisches 967. — Medianschnitt 968. — Seitenansicht des Modelles 969. — Ventralansicht des Entodermmodelles 971. — Innenansicht des Herzens 971. — Kiemendarm 972. — Sagittalschnitt durch das orale Darmende 972. — Frontalschnittserie (Fig. 286–293) 972–982. — Querschnitte (Fig. 294–297) 983–986.

Das Stadium **42** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 986. — Medianschnitt 987. — Ventralansicht des oralen Darmendes und der Mundgegend 988. — Seitenansicht des Vorderkörpers 990. — Frontalschnittserie (Fig. 298–305) 992–1002. — Querschnitte (Fig. 306–315) 1002–1008.

Das Stadium **43** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 1008. — Medianschnitt 1009. — Ventralansicht der Leber 1013, — Gestaltung des Herzens 1013, — des paraxialen Mesoderms 1014, — der Splanchnopleura 1015, — des Schwanzes 1016. — Frontalschnitte (Fig. 316–329) 1016–1032. — Querschnitt durch die Herzregion (Fig. 330) 1032. — Sagittalschnitte (Fig. 331–333) 1033–1034. — Querschnitte durch die Recessbildungen (Fig. 334–339) 1034–1038

Das Stadium **44** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 1038–1039. — Gestaltung der subektodermalen Gebilde 1039–1041. — Seitenansicht der branchialen Formationen 1041–1042. — Der zweite Myotomfortsatz 1043. — Ventralansicht der Reconstruction 1046–1047. — Kiemendarm 1048. — Herz und grosse Gefässe 1049–1053. — Medianschnitt 1054. — Querschnitte (Fig. 341–344) 1055–1058. — Frontalschnitte durch einen Jungfisch Stadium 43^{1/2} (Fig. 345–348) 1059–1061. — Querschnitte (Fig. 349–381) 1061–1088. — Modell der Splanchnopleura des Vorderkörpers 1089–1093. — Die Recessbildungen bei *Salamandra* und *Triton* 1093. — Verhalten der seitlichen Schlundtaschenränder. — Entstehung der Kiemen bei Urodelen 1094. — Verhalten des oralen Darmendes in correspondirenden Stadien der Tritonentwicklung 1095.

Capitel VI. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 45–47 (vom Auftreten der vorderen bis zur Entstehung der hinteren Extremitätenknospen, von der zweiten bis zur sechsten Woche des Freilebens).

Übersicht der wichtigsten Formveränderungen und epigenetischen Erwerbungen 1096–1097.

Das Stadium **45** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 1097. — Medianschnitt 1098. — Seitenansicht des Modelles 1100, — Ventralansicht des Modelles 1106. — Frontalschnittbilder (Fig. 382–398) 1107–1110. — Querschnittbilder (Fig. 395–398)

1119—1121. — Uebergangsstadium Stadium $45\frac{1}{2}$. — Knorpelskelet 1121—1126. — Querschnittbilder (Fig. 399—405) 1126—1130. — Sagittalschnittbilder (Fig. 406—408) 1131—1134.

Das Stadium **46** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 1131—1134. — Seitenansicht des Modelles 1135—1142. — Ansicht der Eingeweide 1143—1148. — Medianschnitt 1145—1147. — Querschnittbilder (Fig. 409—448) 1147—1186. — Plastische Reconstruction der Splanchnopleura 1186—1189. — Stadium $46\frac{1}{2}$: Ventralansicht der Reconstruction des Entoderms und des Gefässsystemes 1189—1197. — Gestaltung des Kopfskeletes 1196—1200. — Verhalten des oralen Darmendes 1201, — der grossen Darmdrüsen 1201—1202. — Frontalschnittbilder (Fig. 452—475) 1202—1232.

Das Stadium **47** der *Ceratodus*-Entwicklung.

Aeussere Gestaltung 1233, — Medianschnitt 1234—1237. — Gestaltung des Kopfskeletes 1237—1240. — Modell des Vorderkörpers, linke Seitenansicht des Mittelstückes 1241—1245. — Innenseite des linken Seitentheiles 1246—1248. — Aussenseite des linken Seitenstückes 1249—1253. — Vordere Extremität 1254. — Lateral gelegene Formationen des Kopfes 1255—1258. — Rechte Seitenansicht des Modellmittelstückes 1259—1263. — Correspondirende Innenansicht des rechten Modelltheiles 1263—1264, — dessen Aussenansicht 1265—1267. — Ventralansicht 1268—1270. — Orale Ansicht des Modelles 1270. — Frontalschnittbilder (Fig. 477—503) 1271—1306. — Sagittalschnittbilder (Fig. 504—517) 1307—1332.

Capitel VII. Entwicklungsvorgänge im Stadium 48 (sechste bis zehnte Woche des Freilebens).

Aeussere Gestaltung 1333—1334. — Medianschnitt 1334—1340. — Gestaltung des Gehirnes 1335—1337. Ventrale Formationen des Vorderkopfes 1338. — Lagerung des Herzens 1339. — Ventralansicht des gesammten Kopfgebietes 1341—1351. — Gestaltung des Herzens 1352—1354. — Dorsale und ventrale Ansichten des Kiemendarmes und der branchialen Formation 1355—1362. — Seitenansicht des Modelles des Vorderkörpers 1363—1366. — Innenansicht des Modelles 1367—1368. — Dorsalansicht 1369—1370. — Modell der vorderen Extremität 1370. — Ventralansicht des knorpeligen Neurocraniums 1371—1373. — Dorsalansicht des Neurocraniums 1374—1377. — Querschnittbilder (Fig. 522—575) 1378—1427. — Frontalschnittbilder (Fig. 576—600) 1428—1470.

Schlussbetrachtungen 1471—1489.

Literaturangaben 1490—1492.

I. Entwicklungsvorgänge bis zur Vereinigung der Medullarwülste (Stadium 25).

In seinem Beitrage „Die Furchung und die Entwicklung der Keimblätter“ hat SEMON (1901) die ersten Entwicklungsvorgänge am *Ceratodus*-Ei dargestellt und gezeigt, wie die ersten Blastomeren bei ihrer Theilung förmlich um die Herrschaft über den grobkörnigen, centralen Dotterkern ringen, der sie bis in die dritte Theilungsphase zusammenhält und daran verhindert, so wie beim *Amphioxus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 1—5) unter Bildung einer centralen Furchungshöhle auseinanderzuweichen. Die beiden ersten Furchen sind in typischer Weise genau senkrecht auf einander gestellt und treten am animalen Pole auf. Ein von SEMON auf Taf. 31, Fig. 9 abgebildeter Latitudinalschnitt durch ein Vierzellenstadium lässt Grössenunterschiede zwischen den beiden Blastomeren, mithin eine gewisse Bilateralität erkennen, die ich im Texte nicht erwähnt finde. Dieser, sicherlich vollkommen objectiv dargestellte Befund erscheint — sofern nicht ein Schiefschnitt vorliegt! — mit Rücksicht auf die bei anderen Wirbelthieren erhobenen ähnlichen Befunde, sowie die von VAN BENEDEN (1884) an *Clavellina*, von CERFONTAINE (1905) an *Amphioxus* gemachten Beobachtungen von grossem Interesse. Die beiden grösseren Blastomeren dürften der späteren Ventralseite, die beiden kleineren der späteren Dorsalseite entsprechen. In der dritten Theilungsphase wird das Ei meist (nicht immer) durch zwei weitere Meridionalfurchen in 8 Blastomeren getheilt — anders als bei den Urodelen, deren dritte Furchungsebene, so wie beim *Amphioxus*, in der Regel latitudinal eingestellt ist (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 16). Von dieser Phase an, welcher zunächst drei latitudinale Theilungen folgen, vollzieht sich die weitere Durchfurchung in ganz unregelmässiger Weise, ja schon in der dritten Theilungsphase weisen kaum 30 Proz. der Eier in voller Regelmässigkeit den vorerwähnten Typus auf (p. 307). „Durch fortgesetzte weitere Theilungen, die von der 7. Phase an nicht mehr in ihrem weiteren Ablauf verfolgt werden können, entsteht nun eine grosszellige und aus dieser eine kleinzellige Blastula, mit grosser Furchungshöhle und sehr deutlich ausgeprägtem Unterschied in der Zellgrösse am vegetativen und animalen Eipole“ (p. 309). Bereits im Stadium 10 beginnt nun ein Process, der bei den Wirbelthieren allgemein verbreitet ist. Durch tangentielle Theilungen werden von den Makromeren des vegetativen Poles, aber auch von den übrigen Elementen der Blastula Tochterzellen ins Innere abgefurcht, die also keinen Antheil an der Begrenzung der äusseren Oberfläche nehmen und frei in der die Furchungshöhle erfüllenden Flüssigkeit suspendirt erscheinen. Auf diese Weise sammelt sich im Innern der Blastula ein anfangs locker gefügter Zellcomplex an, der sich auch durch selbständige Theilung seiner Elemente weiter vermehrt und die sog. Dotterzellenmasse repräsentirt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 18 [Schema]; SEMON, Taf. 31, Fig. 13, 14). Solche Zellen fehlen der Coeloblastula des *Amphioxus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 5), dessen einschichtiger Wandung nur die äussere Zellschichte entspricht. Der Umstand, dass diese Dotterzellenmasse von sämmtlichen, zu so verschiedenartigen Leistungen qualificirten Elementen der Blastula nach innen abgefurcht wird, ist bestimmend

für die morphologische Beurtheilung derselben. Bei *Ceratodus* wird die Dotterzellenmasse zum grössten Theile von den Elementen der vegetativen Eihälfte abgefurcht, mit denen sie in innigen Zusammenhang tritt. Die Blastomeren des animalen Poles ordnen sich in eine Schichte, die das Dach der Furchungshöhle bildet. Bei den Amphibien bilden die Elemente des animalen Poles eine zwei- bis drei- (*Triton*) oder mehrschichtige Zellplatte, mit der die von ihr abgefurchten centralen Dotterzellen nur lose zusammenhängen. Bei *Triton* ordnen sich dann diese Schichten in eine einfache Lage cylindrischer oder prismatischer Zellen ein. Damit wird dann ein Zustand erreicht, der bei *Ceratodus* schon vom Auftreten der Furchungshöhle an besteht (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 11—15, sowie RUFFINI's Photogramme, 1907).

Nicht minder erheblich beeinflusst die Dotter(zellen)masse den Ablauf der Gastrulation, welchen SEMON an zahlreichen Oberflächenansichten zur Darstellung gebracht hat. An der Unterfläche des linsenförmigen Eies (Stadium 12) gewöhnlich in einem mittleren Bezirke zwischen dem Centrum des vegetativen Poles und dem Aequator, entsteht ein nahezu geradliniger Querspalt, der sich mit seinen Enden wie bei den Amphibien zu einer halbkreis- oder hufeisenförmigen Einsenkung vergrössert (p. 314). Indem die Schenkel des Hufeisens nach abwärts wachsen und sich vereinigen, kommt ein geschlossener, zuweilen kreisförmiger, meist aber elliptischer, hufeisenförmiger Urmund zu Stande, der in seinem Umkreise den Dotterpfropf umfasst (Stadium 14, 15, p. 315). Ueber die einleitenden Vorgänge im Innern der Blastula, bzw. Gastrula macht SEMON keine weiteren Angaben, er konnte nicht entscheiden, ob die Bildung der Urdarmhöhle „durch einen Spaltungsprocess inmitten der Dotterzellen, oder aber durch einen wirklichen Invaginationsprocess stattgefunden hat. Sicher aber verläuft der weitere Fortgang der Gastrulation unter der Wirkung lebhafter Wucherungsprocesses, die von der dorsalen Lippe ausgehen“ (p. 315). „Das überall mit einem deutlichen Lumen versehene Urdarmsäckchen“, bemerkt SEMON weiter, „zeigt in Bezug auf seine Wandung ein verschiedenartiges Verhalten. Die Zellen seiner dorsalen, unter dem Ektoderm liegenden Wandung sind klein, den Ektodermzellen ähnlicher und gehen in letztere an der zuerst geradlinigen, dann hufeisenförmigen dorsalen Urmundlippe allmählich über. Man findet in ihnen und an der dorsalen Urmundlippe zahlreiche Mitosen — alles unzweideutige Zeichen, dass hier ein lebhafter Wucherungsprocess der Zellen stattfindet. Dieser Process ist wohl sicher eine der Ursachen, welche die craniale Ausdehnung des Urdarmes bewirkt.“ „Die ventrale Wand des Säckchens wird von Dotterzellen gebildet, die cranialwärts und seitlich ohne scharfe Grenze in die von der dorsalen Lippe aus einwuchernde dorsale Urdarmwand übergehen. In gleichem Schritte mit dem cranialen Vorwärtswachsen der Urdarmwand geht die Ausdehnung der Höhlung des Urdarmsäckchens vor sich“ (p. 315).

Ich werde auf die letzten, an urodelen und anuren Amphibienformen leicht zu bestätigenden Befunde bei Besprechung der Längenentwicklung des Keimes zurückkommen. Da in dem mir zur Untersuchung überwiesenen Material die jüngeren Stadien (bis 20) nicht vertreten waren, so kann ich über die ersten Phasen der Gastrulation bei *Ceratodus* keine eigenen Befunde vorbringen und will daher zur Erörterung der von SEMON aufgeworfenen Frage, „ob die Bildung der Urdarmhöhle durch eine Delamination oder eine wirkliche Invagination erfolgt“, auf die am *Amphioxus*- und Amphibienei erhobenen Befunde verweisen.

Das *Amphioxus*-Ei hat vor kurzem CERFONTAINE (1905) zum Gegenstande einer eingehenden Untersuchung gemacht. Seinen Ausführungen sind eine grosse Anzahl trefflicher Abbildungen beigegeben, von denen eine kleine Auslese auf Taf. LXXXI/LXXXII copirt ist. Fig. 8 (nach Taf. 19, Fig. 13) stellt das einleitende Phänomen der Gastrulation dar: die etwas grösseren Zellen des vegetativen Poles vermehren sich rascher, erscheinen daher dichter zusammengedrängt, werden höher und gewinnen, indem die Dotterkörnchen an ihre basale Seite rücken, eine radiäre Anordnung. In Folge der Raumbeugung sind die Axen der Kerntheilungsfiguren nicht parallel, sondern schief zur äusseren Oberfläche eingestellt (Fig. 8 nach Taf. 13, Fig. 14). Die weitere Oberflächenvergrösserung des entodermalen Feldes der Blastula findet nun offenbar in der zunehmenden Spannung der

äquatorialen Zone einen gewissen Widerstand. Dies führt zu einer Einsenkung, die an einer dorsalexcentrisch gelegenen Stelle des vegetativen Poles einsetzt (Fig. 8 und 9 nach Taf. 19, Fig. 15), woselbst schon im Blastulastadium Abkömmlinge des dorsalen Blastomerenpaares besonders rege proliferieren (vergl. Taf. 19, Fig. 3). Allmählich greift die Invagination auf das gesammte Gebiet des vegetativen Poles über und führt unter Verdrängung der Furchungshöhle zur Bildung eines weit geöffneten Urmundes (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10, 11, nach Taf. 19, Fig. 16; Taf. 20, Fig. 4). Damit ist die der Coeloblastula folgende Urform der Metazoen erreicht, die *Gastraea*. — Diese beiden Phasen der Gastrulation, die Abplattung und Einsenkung des Entodermfeldes der Blastula, soll die nachstehende Abbildung in schematischer Darstellung veranschaulichen (Textfig. 1). Die innere, ausgezogene Linie stellt den äusseren Contour der Blastula dar, die gestrichelte Linie ein folgendes Entwicklungsstadium, in welchem die relativ grössere Zellvermehrung am Entodermfelde des vegetativen Poles eine raschere Oberflächenvergrösserung (in der Richtung der ungefederten Pfeile) zur Folge hat, als im übrigen Bereiche der Blastula. Bei der weiteren Oberflächenvergrösserung (punktirte Linie) finden die Zellen in der Ebene der Abplattung in Folge des passiven Widerstandes der Randzone nicht genügend Platz zur Ausbreitung und drängen sich ins Innere der Coeloblastula ein (punktirte Pfeile), entweder central oder an einer dorsalexcentrisch gelegenen Stelle (eng punktirt). Die äusserste punktirt-gestrichelte Linie stellt eine folgende Phase der Invagination und Oberflächenvergrösserung dar.

Im Laufe der weiteren Entwicklung findet nun an beiden Blättern der Gastrula, insbesondere aber an der Randzone des weit geöffneten Urmundes eine lebhaftere Zellproliferation statt, womit sich die Längsentwicklung der Gastrula einleitet (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 11, 12, nach Taf. 20, Fig. 4, 5). Im gesammten Umkreise des letzteren ist die Zellvermehrung in regem Gange, und zwar

sowohl am inneren wie am äusseren Blatte der Gastrula. Durch diese Oberflächenvergrösserung erfährt die Urdarmhöhle auch in der Längsaxe der Blastula bzw. Gastrula eine erhebliche Volumszunahme. Zugleich macht sich aber schon frühzeitig zwischen dem dorsalen und ventralen Rande der Gastrula insofern ein Unterschied bemerkbar, als der erstere mehr geradlinig sich verlängert, während der letztere sich in leichtem Bogen (Textfig. 1) dorsalwärts emporkrümmt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10—12, letztere nach Taf. 20, Fig. 8). Dadurch wird der Urmund zu einer dorsalexcentrisch gelegenen, quergestellten Oeffnung verengt (vergl. Textfig. 2, welche nach CERFONTAINE's Abbildung 9 die Umrisse des Urmundrandes in drei aufeinanderfolgenden Stadien angeibt, sowie die Richtung der gefiederten Pfeile in Fig. 1).

Die Gastrula gewinnt dadurch die bekannte birnförmige Gestalt. In dieser Entwicklungsphase entsteht am Grunde der Gastrula, ein wenig dorsal vom animalen Pole, also ebenfalls dorsalexcentrisch, eine Ausladung ihrer zweischichtigen Wandung, die nun ihr vorderes Ende bildet (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 11—14, nach Taf. 20, Fig. 5, 8, 11). Das eine Polkörperchen, welches wenigstens annähernd die ursprüngliche Lage des animalen Poles kennzeichnet, liegt dann stets ein wenig ventral vom vorderen Ende der Gastrula. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese Ausladung der Gastrula der bereits von HATSCHKE (1868) beobachteten stärkeren Krümmung des Gastrulagrundes entspricht. Ungefähr um das Maass der Entfernung des Gastrulagrundes vom Polkörperchen weicht dann die Richtung der Längsaxe bzw. der Längsentwicklung des

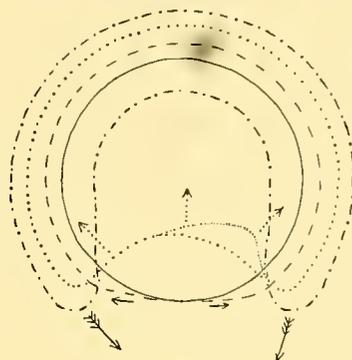


Fig. 1.

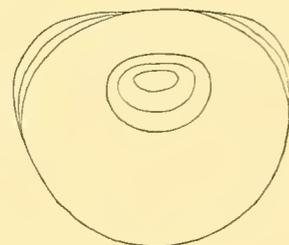


Fig. 2.

Thieres von der ursprünglichen Gastrula- bzw. Blastulaaxe ab. Diese beiden Axen sind in Fig. 12, Taf. LXXXI/LXXXII gestrichelt bzw. punktirt eingetragen. — Das weitere Längenwachsthum erfolgt nun vollkommen ungehindert in gerader Linie, vorwiegend durch die Proliferation des Urmundrandes, dessen dorsale Lippe ein Wachsthumscentrum zur Bildung der axialen Organe des Embryos darstellt. Dieser Process schreitet so lange fort, bis die Rumpflänge relativ erreicht ist, dann überwiegt auf ganz kurze Strecke das Wachsthum der dorsalen Lippe zur Bildung des Schwanzes.

Ich habe im Vorstehenden versucht, unter Verweis auf einige Copien der CERFONTAINE'schen Abbildungen in aller Kürze ein Bild der ersten Entwicklungsvorgänge an der *Amphioxus*-Gastrula — soweit diese für den Vergleich mit den Amphibien und dem *Ceratodus* von Interesse sind — zu entwerfen, und bin dabei in mehrfacher Hinsicht von den Ausführungen CERFONTAINE's abgewichen. Es schien mir nämlich, als ob CERFONTAINE bei der Schilderung seiner Befunde die Stellung des Polkörperchens in etwas einseitiger Weise berücksichtigt hätte. Das Polkörperchen findet sich, wie CERFONTAINE p. 320 selbst angiebt (in Uebereinstimmung mit SAMASSA, 1898), am animalen Pole oder in der unmittelbaren Nähe desselben. Vergleichen wir nun an seinen Tafeln die einzelnen von verschiedenen Keimen stammenden optischen Durchschnitte unter einander und mit den ihnen entsprechenden medianen Durchschnitten, so zeigt sich, dass hinsichtlich der Lagerung dieser Gebilde eine ziemlich erhebliche Variationsbreite herrscht, die uns bei der Verwerthung dieser Marken zur Vorsicht mahnt. So weist z. B. CERFONTAINE darauf hin, dass in den ersten Phasen der Gastrulation (Taf. 19, Fig. 6—8) das Polkörperchen dem (antero-)dorsalen Rande des Blastoporus viel näher liege, als dem (postero-)ventralen, während sich an den correspondirenden Schnitten als Verhältnisse die Werthe 51 : 53 (Fig. 14), 44 : 53 (Fig. 15), 54 : 53 (Fig. 16) ergeben, also im zweiten Falle eine nicht unerhebliche Variation, im dritten fast das Gegentheil vom Befunde an den optischen Durchschnitten! — Dieser scheinbaren Verkürzung der dorsalen Wand der Gastrula misst nun CERFONTAINE eine grosse Bedeutung bei, es soll daselbst das Ektoderm unter Erscheinungen einer *Inflexion* — etwa nach der Art, wie man einen Gummiball eindrückt — um den Rand des Blastoporus ins Innere eingestülpt werden. Um so beträchtlicher erscheint nun CERFONTAINE die spätere Längenausdehnung der dorsalen Urdarmwand — vorübergehend soll die ventrale Lippe relativ stationär bleiben — während an den Medianschnitten die directen Entfernungen der dorsalen und ventralen Lippe annähernd in demselben Verhältnisse zunehmen und in Fig. 4, Taf. 20, 56 : 56 betragen. — Sobald dann jene, von CERFONTAINE gar nicht als solche erwähnte vordere Ausladung der Urdarmwand auftritt, erscheint die über die Oberfläche gemessene Entfernung erheblich grösser. — Die bereits von SAMASSA (1898) u. A. constatirte Erhebung der ventralen Lippe und die hierdurch bedingte, dorsalexcentrische Verengerung des Urmundes erwähnt auch CERFONTAINE, misst ihr jedoch eine geringe Bedeutung zu. — Nach CERFONTAINE's Darstellung würde die Gastrulation beim *Amphioxus* nur am Beginne, beim Auftreten jener dorsalexcentrisch gelegenen und sich rasch erweiternden Delle unter den Erscheinungen einer Invagination sich vollziehen. Schon frühzeitig sollen sich am Rande der Lippe ektodermale Zellen ins Innere umschlagen und zwar zuerst an der dorsalen Lippe und von da gegen die Ventralseite fortschreitend. Der Effect dieser „Epibolie“ wäre der, dass nur der Grund und der Boden der Urdarmhöhle von wirklichem Entoderm gebildet würde, die gesammte Decke aber als dorsaler Abschnitt einer ringförmigen, ventralwärts sich verschmälernden, den Eingang in die Urdarmhöhle begrenzenden Inflexionszone ektodermalen Ursprunges anzusehen wäre, und mithin auch die in diesem Gebiete entstehende Chorda und Mesodermanlage. — Bei dieser Auffassung (die übrigens auch LWOFF theilt) geht CERFONTAINE von der Annahme aus, dass die etwas dotterreicheren und grösseren Zellen des vegetativen Poles weniger activ seien und sich daher nicht so rasch vermehren könnten, wie die etwas kleineren Elemente am Aequator der Blastula. — An den Abbildungen von Medianschnitten durch junge Gastrulae finden sich im invaginirten Zellgebiete, im centralen Bereiche des vegetativen Poles keineswegs weniger Mitosen vor, als in der äusseren Zellschichte der

Gastrula. Zudem sind die Axen dieser Kerntheilungsfiguren so eingestellt, dass die Oberflächenvergrößerung und Einsenkung der Makromeren ganz deutlich in die Erscheinung treten. An den Urmundabschnitten der von CERFONTAINE abgebildeten Schnitte fällt uns nicht auf, dass die Karyokinesen am äusseren Faltenblatte und an der Umschlagstelle zahlreicher seien als im inneren Blatte. Vielmehr weisen die dargestellten Befunde darauf hin, dass beide Blätter zugleich in einem regen Flächenwachsthum begriffen sind, was eben zu einer, am ganzen Rande ziemlich gleichmässig fortschreitenden Verlängerung der Gastrula führt. Von einer Inflexion des Ektoderms kann somit beim *Amphioxus* wohl nicht die Rede sein. Es ist anzunehmen, dass die Zellterritorien, welche die Chorda und zu deren Seiten die axialen Mesodermrinnen bilden, das dorsomediane Chordablastem und zu beiden Seiten desselben die axialen Ursprungszonen des Mesoderms, schon bei Beginn der Gastrulation durch ihre Lagerung zu diesen Leistungen bestimmt werden. Sie invaginiren sich in räumlichem Zusammenhang mit dem Entodermfeld und bilden mit diesem die Urdarmwand, von welcher sie sich erst später ablösen. Gerade im Bereiche der ersten Chorda- und Mesodermanlage beginnt die Invagination, und darin kommt die Prävalenz der dorsalen Urmundlippe zum Ausdruck. Das innere Blatt der letzteren wird von diesen Organanlagen, ihr äusseres vom Ektoderm, bzw. von dem das Neuralrohr bildenden Bezirke des letzteren gebildet. Diese beiden Blätter der dorsalen Urmundlippe repräsentiren den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos. Sie bestehen aus selbständigen, wahrscheinlich schon im Blastulastadium zu den verschiedenen Leistungen determinirten Zellcomplexen, die schon gleich beim Beginn der Gastrulation ihr definitives Lageverhältniss zu einander einnehmen. Wir wollen dieses Zellterritorium als den axialen Keimbezirk bezeichnen.

Eine weitere Differenz zwischen CERFONTAINE's Abbildungen und Darlegungen besteht hinsichtlich der Einstellung und Verengung des Blastoporus bzw. der Längenentwicklung des Embryos. Nach CERFONTAINE's Angaben sollte der weite Blastoporus in keinem Stadium direct nach hinten, sondern dorsocaudalwärts gerichtet sein. Diese Auffassung ist die logische Consequenz seiner Annahme hinsichtlich der geringen Entfernung der dorsalen Urmundlippe vom Polkörperchen. Deshalb bezeichnet CERFONTAINE die dorsale Urmundlippe als „lèvre antérodorsale“, die ventrale als „lèvre postéroventrale“. Die Verengung des weiten Urmundes soll durch eine Conrescenz der seitlichen Lippen am bord antérodorsal erfolgen „malgré que le fait de la soudure de deux lèvres latérales ne puisse être observé directement“ (p. 343). Im Gegentheile, CERFONTAINE's Abbildungen lassen eine Conrescenz mit aller Sicherheit ausschliessen. Ich verweise nur auf die trefflichen Totalansichten der Taf. 18, an denen im Bereiche der dorsalen Urmundlippe aber auch nicht die Spur einer Gastrularaphe wahrzunehmen ist. Diese Abbildungen bestätigen also die von KOWALEWSKY (1868), KLAATSCH (1897) und SAMASSA (1898) vertretene Anschauung (allmähliches Vorwachsen des gesammten Urmundrandes), die mit der Conrescenztheorie unvereinbarlich ist. Dagegen tritt an diesen Abbildungen die Erhebung der seitlichen und ventralen Urmundabschnitte, welche ohne Nahtbildung zu einer dorsalexcentrischen Verengung des Urmundes führt, sehr deutlich in Erscheinung. Es wurde ferner bereits oben darauf hingewiesen, dass an den Median-schnittbildern der Tafeln 19 und 20 bis zum Auftreten jener Ausladung der vorderen Urdarmwand die mittlere Entfernung zwischen dem Polkörperchen und der dorsalen bzw. ventralen Urmundlippe bei der Verlängerung des Keimes annähernd in gleichem Maasse zunimmt. Der weite Urmundrand ist, wie dies auch die vorerwähnten Autoren darstellen, annähernd parallel dem Äquator der Blastula eingestellt; erst später tritt die ventrale Lippe ein wenig vor. Dieses Verhalten dürfte zum Theil wohl darauf zurückzuführen sein, dass die ventrale Lippe ein einfacher Umschlagsrand ist und ausser den beiden primären Keimblättern keine Organanlagen producirt, daher rascher vorwachsen kann als die dorsale Lippe, die den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos darstellt. Jene von HATSCHEK (1868) und CERFONTAINE postulierte Winkelstellung zwischen der Hauptaxe der Blastula und der Längsaxe des Embryos kommt erst secundär durch jene Aus-

ladung der vorderen Wand der Blastula zu Stande, die möglicherweise als eine Erscheinung der Längsentwicklung des Keimes zu betrachten ist. Diese Winkelstellung der beiden Axen bereits in das frühe Gastrulastadium einzuzichnen und daraus im Sinne HATSCHEK'S zu deduciren, dass die Rückenfläche des Embryos im Gastrulastadium zum grössten Theile vom Urmunde eingenommen werde, ist ein ganz willkürliches Beginnen.

RUFFINI'S Photogramme nach Medianschnitten durch Gastrulastadien von *Triton cristatus* weisen ganz ähnliche Verhältnisse auf, wie meine Sagittalschnitte durch Gastrulae von *Triton alpestris*. Sie bilden eine werthvolle Ergänzung und Bestätigung der leicht schematisirten Schnittbilder, die HERTWIG seinen classischen Untersuchungen über die Bildung des mittleren Keimblattes der Amphibien (1883) beigegeben hat. Die Gastrulation setzt auch bei *Triton* an einer circumscribten, meist etwas unterhalb der Randzone GOETTE'S, näher dem vegetativen Pole als der Aequatorialzone, dorsalexcentrisch gelegenen Stelle des Eies ein. An dieser Stelle vermehren sich die äusseren Zellen der Blastula, denen von innen her die von ihnen abgefurchten Dotterzellen angelagert sind, reger als in den nachbarlichen Bezirken. Unter ähnlichen Erscheinungen wie beim *Amphioxus* werden die Zellen höher, nehmen eine langgestreckte, keulenförmige Gestalt an und drängen sich ins Innere des Keimes ein, wobei sie die ihnen angelagerten Abschnitte der Dotterzellenmasse zurückschieben. Es handelt sich hierbei, wie ich namentlich gegen GURWITSCH (1896) hervorheben möchte, nicht um ein Hineingezogenwerden der oberflächlichen Zellschichte, sondern um ein actives Eindringen derselben. Ihre erheblich verschmälerten distalen Enden bilden, dicht an einander gedrängt, den Grund der noch seichten Einsenkung des Urdarmes (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19, 20), die in derselben Weise nach den beiden Seiten hin zu einer hufeisenförmigen Rinne verlängert wird. Die gegenüberliegenden ventralen und ventrolateralen Randabschnitte des kreisförmig begrenzten Urdarmfeldes werden, ebenso wie die centralen Abschnitte des letzteren, durch die von ihnen abgefurchte Dotterzellenmasse daran gehindert, sich ins Innere des Eies einzusenken. Ihre beiden Faltenblätter, das äussere ektodermale und das innere entodermale (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19, 20 schwarze, bezw. gelbe Kerne), bleiben im Gegensatz zum *Amphioxus* durch die Dotterzellenmasse geöffnet und treten erst in späteren Entwicklungsstadien wulstförmig vor. Vor allem aber werden die centralen, dem vegetativen Pole der Blastula angehörigen Makromeren durch die zum grössten Theile von ihnen abgefurchte Dotterzellenmasse daran gehindert, sich so wie beim *Amphioxus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20, 21 mit 8, 9) ins Innere einzusenken und der Ektodermis der Gastrula zu nähern. Sie befinden sich zwar auch in reger Proliferation und schieben sich an der Oberfläche der Dotterzellenmasse, die ihnen bei dieser Bewegung vielleicht in ihren oberflächlichen Schichten mitfolgt, am Boden der niedrigen Urdarmhöhle ins Innere vor. Diese Zellbewegung veranschaulichen die trefflichen am lebenden Ei des Axolotls und des braunen Grasfrosches aufgenommenen Photogramme von KOPSCH (1895). — Gleichzeitig hat sich die dorsalexcentrische Einsenkung — so wie beim *Amphioxus* — erheblich vertieft (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10 und 22) und gegen den Aequator hin parallel der äusseren Oberfläche ausgedehnt.

Die Uebereinstimmung der von SEMON abgebildeten Medianschnitte durch junge Gastrulastadien von *Ceratodus* mit den bei Amphibien — speciell den urodelen Formen — erhobenen Befunden ist eine so auffällige, dass uns die Entscheidung der von SEMON aufgeworfenen Frage, ob die Bildung der Urdarmhöhle durch eine wirkliche Invagination, oder durch einen Spaltungsprocess in der Dotterzellenmasse erfolgt, nicht schwer fallen wird. Es handelt sich dabei sicherlich um einen typischen Invaginationsvorgang, speciell die Gestaltung der dorsalen Urmundlippe bezw. der Decke der Urdarmwand erfolgt in einer Weise, die ganz an die Verhältnisse beim *Amphioxus* erinnert. Ein Spaltungsprocess in der Dotterzellenmasse kann wohl bei gewissen Anurenformen vorgetäuscht werden, deren Urdarmhöhle vorübergehend scheinbar bis zum Verschwinden eingengt ist, bei *Ceratodus* jedoch liegen die Verhältnisse viel klarer. Jedenfalls sind keinerlei Vergleichsmomente für die bei niederen Wirbellosen (Cnidarien, besonders Hydroiden) bestehenden Verhältnisse gegeben, bei denen das Entoderm

durch eine sogenannte polare Einwucherung vom vegetativen Pole aus entsteht und erst durch eine nachträglich eintretende Dehiscenz ausgehöhlt wird. Die Planulaformen dieser Wirbellosen entwickeln sich nach CLAUS aus einer einschichtigen Coeloblastula, deren vegetativer Pol von einer Lage hoher prismatischer Zellen gebildet wird. Von diesem Pole aus senken sich erst einzelne, dann mehrere Zellen ins Innere, schieben sich an der Innenseite der Zellenblase empor (vergl. KORSCHOLT-HEIDER, Fig. 14) und verdrängen die Furchungshöhle. Dabei handelt es sich im Wesentlichen ja auch um einen Invaginationprocess, mit der Eigenart, dass die Zellen des vegetativen Poles vorübergehend ihre epitheliale Anordnung aufgeben und sich nicht als napfförmig ausgehöhlter, sondern als solider Zellencomplex ins Innere eindringen. Bei einem Gastropoden (der *Patella*) findet nach PATTEN (1886) Aehnliches statt (vergl. KORSCHOLT-HEIDER, Fig. 589—590). In ähnlicher Weise erscheint auch die Bildung der axialen Mesodermflügel bei den Cranioten modificirt. Dem geschilderten Vorgange entspricht beim *Ceratodus* und den Amphibien die Invagination des entodermalen Feldes der Blastula. Die Entstehung der Dotterzellenmasse hingegen hat mit ihm nichts gemein.

Die Dotterzellenmasse ist ein von sämtlichen Zellen der Blastula nach Maassgabe ihrer Grösse und ihres Dottergehaltes, sowohl von den Elementen des späteren Ektodermfeldes, Chordablastems und des Mesodermkeimes, als auch des Entodermfeldes — hauptsächlich allerdings vom letzteren — nach innen abgefurchtes zelliges Nahrungsmaterial, welches, wie noch ausführlicher gezeigt werden soll, sich am Aufbau der Keimblätter nicht beteiligt. Es ist ein abortives, nach innen abgefurchtes Material, das sich allmählich von seinem Mutterboden der äusseren Zelllage der Blastula abspaltet. Dieses auch für *Triton* leicht zu bestätigende Verhalten hat SEMON für *Ceratodus* ausführlich geschildert: „Im Fortschreiten der Entwicklung, im Stadium 11, das aber immer noch ein Blastulastadium ist, greift nun die Furchungshöhle über den Aequator hinab, spaltförmig nach unten, sie spaltet dadurch eine äussere Zellenschichte, die wir dann entsprechend als Ektoderm bezeichnen können, von der eigentlichen 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 Schichte durch einen Spaltungsprocess 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 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“ (p. 316). SEMON bemerkt also vollkommen richtig, dass sich dieser Vorgang noch im Blastulastadium, also vor Beginn der Gastrulation abspielt. Er greift nicht auf das Gebiet des vegetativen Poles der Gastrula über, so dass die Dotterzellenmasse nicht vollkommen von der äusseren Zellschichte des Blastoderms gesondert erscheint, die der einschichtigen Wand der Coeloblastula des *Amphioxus* entspricht. Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass, wie noch zu zeigen sein wird, das Entodermfeld der Blastula, die Makromeren des vegetativen Poles, von denen sich die Hauptmasse der Dotterzellen abfurcht, das Schicksal der letzteren theilen und abortiv werden, sie bleiben daher mit ihnen in innigerem Zusammenhange, als die übrigen Zellen des Blastoderms. Die Art und Weise, wie die Dotterzellenmasse entsteht, erinnert zwar einigermaassen an die ganz atypisch erfolgende Bildung des Entoderms der Geryoniden, welches in einer eigenartigen und von dem Verhalten bei den übrigen Wirbellosen abweichenden Weise durch Delamination gebildet wird (vergl. KORSCHOLT-HEIDER, p. 29). Auch die Art und Weise, wie sich im Inneren der Invaginationsgastrula einer Holothurie jene amöboiden Zellen ansammeln — ein Verhalten, welches HERTWIG in seiner Mesenchymtheorie berücksichtigt — lässt sich zum Vergleiche heranziehen. Dieser Vorgang vollzieht sich ebenso wie die Ablösung der Dotterzellenmasse — die man geradezu als ein dotterbeladenes Mesenchym bezeichnen könnte — unabhängig vom Gastrulationsprocess. Er hat mit der Bildung des inneren Keimblattes nichts zu thun. Das Zellterritorium des inneren Keimblattes ist beim Beginne der Gastrulation an der äusseren Zellschichte der Blastula ebenso

determinirt, wie das Ektodermfeld, das Chordablastem, das Ursprungsfeld des axialen und des peristomalen Mesoderms. Die Urdarmhöhle entsteht so wie beim *Amphioxus* durch die Invagination eines bestimmten Territoriums der oberflächlichen Zellschichte der Blastula und wird ausschliesslich von diesem begrenzt.

Nur diese oberflächliche Zellschichte entspricht dem Entoderm der *Amphioxus*-Gastrula (vergleiche Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 9 u. 21, 10 u. 22, gelbe Kerne). Die Dotterzellen kann man vor allem deshalb nicht als Entoderm bezeichnen, weil sie eben von sämtlichen Territorien des Blastoderms, der äusseren Zellschichte der Blastula nach innen abgefurcht werden, mithin auch Abkömmlinge von mesodermalen und ektodermalen Elementen der Blastula enthalten (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 18, 19). Die Abfurchung einer Dotterzellenmasse ins Innere der Coeloblastula ist als eine — wenigstens theilweise — Befreiung der Elemente des Blastoderms von dem ihnen beigegebenen Ballast des Nahrungsdotters aufzufassen, als eine Erscheinung, die sich erst mit der Zunahme des Nahrungsdotters einstellt und durch sie hervorgerufen wurde. An der dotterarmen Coeloblastula des *Amphioxus* sind die Bedingungen zu ihrer Entstehung noch nicht gegeben, dieselbe bleibt daher einschichtig. Die Dotterzellenmasse hat daher keineswegs den morphologischen Werth eines inneren Keimblattes, sondern ist als ein zelliges, sich selbst verarbeitendes Nahrungsdepot zu betrachten, an welches das gesammte Blastoderm, vor allem aber das Entoderm Material abgiebt. Die Bildung der Dotterzellenmasse und die Gastrulation sind zwei vollkommen selbständige Processe, die neben einander ablaufen. Physiologisch kann die Dotterzellenmasse die Rolle des Entoderms als Dotter verarbeitendes Organ übernehmen, und von diesem Gesichtspunkte aus finden die atypischen Verhältnisse bei den Geryoniden eine Erklärung. Das Darmepithel der Wirbelthiere hingegen wird, wie für *Ceratodus* genauer gezeigt werden soll, ausschliesslich von dem invaginirten Entodermfeld der oberflächlichen Zellschichte der Blastula, des sogenannten Blastoderms, gebildet, welch' letzteres der einschichtigen Wand der Coeloblastula des *Amphioxus* entspricht.

Die Vergrösserung der Urdarmhöhle kommt einerseits durch die Vertiefung der Urmund-einsenkung, andererseits durch das Flächenwachsthum bezw die Längenentwicklung der Gastrulawand, speciell der dorsalen Urmundlippe zu Stande. Letztere weist bei *Ceratodus* am Medianschnitt (vergl. SEMON, Taf. 32, Fig. 16) eine ganz ähnliche Anordnung auf wie beim *Amphioxus*. Die beiden einschichtigen Faltenblätter, das innere Chordablastem und das ektodermale äussere Blatt, das Neuralfeld der Blastula, sind einander unmittelbar angelagert. Bei *Triton* hingegen sind, wie auch RUFFINI's Photogramme deutlich erkennen lassen, anfänglich zwischen den beiden Blättern Dotterzellen eingeschoben (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20), die von ihnen abgefurcht wurden und bei der weiteren Längenausdehnung der Decke der Urdarmhöhle immer weiter von der Urmundlippe zurückweichen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21, 22). Dann ist jener Zustand erreicht, der bei *Ceratodus* von vornherein besteht. Wie auch RUFFINI ausdrücklich hervorhebt, sind am Wachsthum der dorsalen Urmundlippe alle dieselben zusammensetzenden Zellcomplexe betheilt. Hierbei kommt also vor allem an der inneren Wand das dorsomediane Chordablastem, zu dessen beiden Seiten die axialen Mesodermursprungszonen und das Entoderm s. st., am äusseren Blatte das Neuralfeld und das übrige Ektoderm in Betracht. Diese Felder sind in ihrer — vermuthlichen — ursprünglichen gegenseitigen Lagerung im Schema Taf. LXXXIV, Fig. 1 eingetragen, welches eine Blastula vom vegetativen Pole aus betrachtet darstellt (siehe Tafelerklärung) und repräsentiren in ihrer Gesammtheit den axialen Keimbezirk der Blastula.

Die Längenentwicklung der Amphibien- und *Ceratodus*-Gastrula setzt gleich nach dem Beginn der Invagination ein und erfolgt zunächst, wie beim *Amphioxus*, durch das intussusceptionelle Flächenwachsthum der Gastrulawand, insbesondere des Urmundrandes. Diese Zellbewegung vollzieht sich in derselben Weise, wie bei der letzteren Form, sie wird nur durch die Dotter(zellen)masse in andere Bahnen gelenkt. Beim *Amphioxus* kann sich der Urmundrand vollkommen frei und ungehindert in caudaler Richtung entfalten. Die dorsale Lippe wächst geradlinig vor. Bei den Amphibien hingegen werden die frei vortretenden dorsalen

und dorsolateralen Randabschnitte durch die mit der Dotterzellenmasse innig zusammenhängenden ventralen und ventrolateralen Randabschnitte zurückgehalten. Letztere bestehen nur virtuell, da sie durch die zum Theil von ihnen abgefurchte Dotterzellenmasse geöffnet gehalten werden. Die dorsale Urmundlippe wird dadurch gezwungen, sich an der Oberfläche des Keimes in dessen medianem Meridiane vorzuschieben und das frei liegende Entodermfeld der Dotterzellenmasse zu überwachsen, welch' letzteres sich beim *Amphioxus* ungehindert invaginiren kann. Auf diese Weise wird die dorsale Wand der Urdarmhöhle gegen den vegetativen Pol hin verlängert (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 9—12 mit Fig. 21—23). Ihre Längenausdehnung erfolgt parallel der Oberfläche des Eies, nicht, wie beim *Amphioxus*, parallel der Eiaxe. An der Einengung des Urmundes nehmen auch dessen übrigen Abschnitte theil, die erst später wulstförmig vortreten. Dieser Vorgang lässt sich bei Formen, deren Entoderm-(Dotter-)feld durch hellere Färbung ausgezeichnet ist (Anuren), mit freiem Auge verfolgen und führt schliesslich zum vollständigen Verschwinden des immer kleiner werdenden sog. Dotterpfropfes. Bei dieser Verengung des Blastoporus macht sich eine Erscheinung bemerkbar, die bei den Wirbelthieren sehr verbreitet ist. Während beim *Amphioxus* der Urmund zu einer quergestellten, dorsalexcentrisch gelegenen Oeffnung verengt wird und eine sagittale Einstellung des Spaltes zu den grössten Seltenheiten gehört (SAMASSA 1898), ist letzteres Verhalten bei den Wirbelthieren die Regel. Die seitlichen Urmundränder wachsen rascher vor als die ventralen, und so wird der Urmund zu einer median gestellten Spalte verengt.

In Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse wachsen also die einzelnen Urmundsnitte bei *Ceratodus* und den Amphibien nicht wie beim *Amphioxus* mit einander, sondern sich gegenseitig in der freien Entfaltung hemmend, gegen einander vor. Daraus ergeben sich die von KOPSCH¹⁾ am lebenden Keim des Axolotls und des braunen Grasfrosches auf photographischem Wege festgestellten Zellbewegungen, die im Ektodermfelde radiär gegen den Urmundrand gerichtet sind. (Ueber die Zellbewegung im Entodermfeld, also innerhalb des Urmundrandes, siehe p. 666.) Diese Zellbewegungen entsprechen durchaus jenen Vorgängen am *Amphioxus*-Keim, die dessen Längenenwicklung einleiten. Sie haben demnach mit dem eigentlichen Gastrulationsprocesse nichts zu thun, denn dieser ist bei *Amphioxus* als beendet anzusehen, wenn sich das innere Zellblatt der Gastrula, die Urdarmwand, dem äusseren ektodermalen Blatte angelagert und die Furchungshöhle verdrängt hat. An diesen Vorgang schliesst sich unmittelbar das zum Theil intussusceptionelle Längen- bzw. Flächenwachsthum der Gastrula an, das zunächst zu einer Verengung des Urmundes führt. Die ventralen und seitlichen Abschnitte des Urmundrandes werden hierbei zum Theil gewissermassen aufgebraucht. Dass bei den dotterreicheren Amphibien die Urdarmhöhle nicht so geräumig ist, wie beim *Amphioxus*, das Entodermfeld, durch die zum grössten Theile von ihm abgefurchte Dotterzellenmasse zurückgestaut, theilweise an der Oberfläche freiliegt, dass ferner die geöffneten Faltenblätter der ventralen Randabschnitte des Urmundes bei ihrem Bestreben, sich dem vegetativen Pole bzw. der dorsalen Urmundlippe zu nähern, das Entodermfeld vor sich herdrängen müssen, das letztere also zusammengeschoben wird, anstatt sich, wie beim *Amphioxus*, in gleichem Maasse wie das Ektodermfeld auszudehnen — sind Verhältnisse, die durch die Dotteransammlung bedingt werden und das beim *Amphioxus* so einfache Bild einigermaassen compliciren.

Die Photogramme von KOPSCH¹⁾ beweisen demnach, dass — abgesehen von den Vorgängen am Entodermfelde — an der Oberfläche der Eikugel Zellbewegungen stattfinden, die in radiär auf den Urmundrand gestellten Meridianen erfolgen. Die Zellbewegungen im Entodermfelde erfolgen scheinbar in der Fortsetzung der Verlaufsrichtungen in den seitlichen und ventralen (ektodermalen) Bezirken der Eikugel, sie erscheinen beim Vergleiche mit den Verhältnissen beim *Amphioxus*, dessen Entodermfeld sich vollkommen ungehindert dem Ektoderm anlagern kann, durch die Dotterzellenmasse dorsalwärts ins Innere des Eies abgelenkt. Diese Zellbewegungen

1) Herr KOPSCH hatte gelegentlich des Berliner Anatomencongresses die Freundlichkeit, mir auch die Originalaufnahmen zu demonstrieren.

im Entodermfelde gehören der eigentlichen Gastrulations- (Invaginations-)Phase an, während die schon frühzeitig einsetzenden Zellbewegungen am Ektodermfelde den Beginn der Längenentwicklung des Keimes anzeigen, welche sich seitlich und ventral durch intussusceptionelles, am Urmundrande wohl auch durch appositionelles Wachstum vollzieht. — Dagegen sind diese Photogramme kein einwandfreier Beweis dafür, dass an den Randpartien des Urmundes, wie KOPSCH meint, ein Umschlag von Zellen ins innere Keimblatt stattfindet (p. 183 ff.). Die Photogramme stellen lediglich die Zellbewegungen an der äusseren, undurchsichtigen Schichte des zwei-blättrigen Keimes dar und gestatten über die Vorgänge, die sich in der tieferen Schichte abspielen, kein abschliessendes Urtheil. Es ist aus verschiedenen Gründen anzunehmen, dass sich an der sich der photographischen Darstellung entziehenden inneren Schichte ähnliche Vorgänge abspielen, wie an der äusseren. Wenn sich am Urmundrande gelegene Zellen theilen — in ähnlicher Weise, wie beim *Amphioxus*, vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10/11 — und die eine Tochterzelle etwas gegen die Dorsalseite, die andere ein wenig nach innen zu rückt und diese Bewegung sich bei der photographischen Daueraufnahme am Urmundrande als verschwommener Streifen markirt, so ist dieser Befund noch kein Beweis für die principiell sehr bedeutungsvolle Annahme, dass bis zum Schluss des Gastrulationsprocesses andauernd Zellen der äusseren (ektodermalen) Schichte der Gastrula in das innere Keimblatt rücken und sich dort dem Chordablasten und der axialen Mesodermursprungszone angliedern. Der Umstand, dass in den beiden Faltenblättern der Urmundlippe annähernd gleichviel Kerntheilungsfiguren anzutreffen sind, weist vielmehr darauf hin, dass beide Blätter in regem Flächen- bzw. Längenwachstum begriffen sind und nicht das innere Blatt Zellmaterial vom äusseren erhält. Allem Anschein nach bildet die Randzone des Urmundes eine Hauptproliferationsstätte und spielt daher bei der Längenentwicklung des Keimes eine hervorragende Rolle. In dieser Hinsicht sind die entsprechenden Abschnitte des Crustaceenkeimes, das hintere Ende der sogenannten segmentbildenden Zone von Interesse (vergl. KORSCHULT und HEIDER, Fig. 247). Der von KOPSCH geschilderte Vorgang dürfte also nur zu Beginn der Invagination, solange sich die Urdarmwand der Neuralplatte noch nicht angelagert hat, mit gewissen Modificationen bestehen. Ist dies aber einmal geschehen, dann sind bereits beide Blätter zu ihren Leistungen qualificirt.

Ueber die Betheiligung der einzelnen Territorien des Ektodermmantels der Blastula bzw. Gastrula an deren Längen- und Flächenwachstum geben die von BARFURTH (1895) gleichfalls an *Siredon*-Keimen vorgenommenen Anstichversuche Aufschluss, insbesondere jene combinirten Verletzungen, bei welchen zugleich ein Extraovat am animalen Pole und an der Pigmentgrenze der Morula (also nahe dem künftigen Urmundrande) gesetzt wurde. Es zeigte sich, dass in dem einen Falle das Extraovat des schwarzen Poles sich innerhalb eines Tages um 70° , das andere um 10° nach abwärts verschoben hatte. In einem zweiten Falle war das erstere binnen 48 Stunden an die Seite des letzteren gerückt, in einem dritten Falle war das erstere um 45° , das zweite Extraovat um 30° gegen den vegetativen Pol hingerrückt, in 2 weiteren Fällen ergaben sich ähnliche Verhältnisse (p. 367 und 368). (In welchen Meridianen diese Zellbewegungen erfolgen, ist nicht angegeben.) Diese Versuchsergebnisse weisen darauf hin, dass am Ektodermfelde, und zwar am animalen Pole, ein reges, intussusceptionelles Wachstum stattfindet. Dass die Zellbewegungen in der äquatorialen Region des Ektodermfeldes beim Beginn der Gastrulation etwas geringer sind, dürfte wohl auf den Widerstand der Dotterzellenmasse zurückzuführen sein, der sich am animalen Pole nicht in solchem Grade unmittelbar fühlbar machen dürfte. Es ist wohl anzunehmen, dass die Wirkung der Schwerkraft beide Extraovate im selben Sinne beeinflusst, die Verschiebungen also relativ annähernd richtige Verhältnisse zeigen.

Da in dem mir zugewiesenen Untersuchungsmateriale die jüngeren Entwicklungsstadien (bis Stadium 20) nicht vertreten waren, so will ich die ersten Entwicklungsvorgänge an der Wachstumszone der dorsalen Urmundlippe für *Triton alpestris* schildern, einer Urodelenform, deren Embryonen auch

in ihrer äusseren Gestalt, sowie in der Anordnung der Dotterzellenmasse denen von *Ceratodus* ähnlich sind. Meine Befunde von *Triton* bestätigen in allen wesentlichen Punkten die klassischen Untersuchungen HERTWIG's an *Triton* (1883). Ich habe es daher unterlassen, Schnittbilder beizufügen, und nur zur Ergänzung der HERTWIG'schen Darstellung eine plastische Reconstruction eines Embryos angefertigt (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 1, Ansicht von der vegetativen Seite), der zwischen die Stadien Taf. 12, Fig. 3 und 4 HERTWIG's einzureihen wäre und dem Stadium 15 von *Ceratodus* entspricht. Der Dotterpfropf (*D.pf.*) bzw. das Entodermfeld der Blastula liegt noch theilweise frei, die dorsale Urmundlippe ist halbmondförmig begrenzt, die Furchungshöhle nahezu vollständig verdrängt (vergl. Medianschnitt Taf. 13, Fig. 4 HERTWIG, sowie Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21). Vom freigelegten inneren Faltenblatte der Decke der Urdarmhöhle nehmen zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone flügelartige Zellcomplexe ihren Ursprung, die axialen Mesodermflügel (*a. M. fl.*). Sie sind seitlich von freien convexen Rändern begrenzt. Die (rechterseits dargestellte) Ursprungszone lässt sich vom Rande der dorsalen Urmundlippe aus bis über den Aequator des Eies hinaus verfolgen, woselbst sie verschmälert endigt. Der zwischen den beiden Ursprungszone gelegene dorsomediane Abschnitt der Urdarmwand bildet das Chordablastem (*Ch.bl.*). Letzteres, sowie die Mesodermflügel liegen der ektodermalen äusseren Platte der dorsalen Urmundlippe unmittelbar an, welches in der Abbildung nur am Urmundrande zu sehen ist. Es ist anzunehmen, dass die einzelnen Abschnitte der dorsalen Urdarmwand, das Chordablastem und die paarigen Ursprungszone der axialen Mesodermflügel, schon beim Beginne der Gastrulation durch ihre Lagerung zu diesen Leistungen qualificirt sind und im Blastulastadium als axialer Keimbezirk eine Anordnung aufweisen, die auf Taf. LXXXV, Fig. 1 dargestellt ist. Das Territorium des Chordablastems (grün) dürfte mit den axialen Mesodermursprungszone (braun) zungenförmig in das entodermale Feld (gelb) einragen, mit welchem es die Urdarmwand bildet und sich einstülpt. Die zwischen dem ektodermalen (grau) und entodermalen Feld verlaufende rot punktirte Linie entspricht der Ursprungszone des erst später sich vervollständigenden peristomalen Mesoderms, die bei der Invagination in den Urmundrand zu liegen kommt. Diese Ursprungszone ist im vorliegenden Stadium erst in ihrem dorsolateralen Abschnitte in Thätigkeit und liefert im unmittelbaren Anschlusse an die axialen Ursprungszone einen ventralen Randabschnitt der Mesodermflügel. An der Stelle, wo die gegen den Rand hin sich verdünnenden Mesodermflügel am breitesten sind, dürfte beim vorliegenden Embryo deren erste Anlage stattgefunden haben, worauf sich die beiden Ursprungszone zugleich mit den übrigen Componenten des axialen Keimbezirk nach vorn und rückwärts durch intussusceptionelles Wachstum verlängerten. — Die Schnitte der Serie, nach welcher das Modell angefertigt wurde, stimmen mit den von HERTWIG auf Taf. 15, Fig. 6; Taf. 13, Fig. 9; Taf. 14, Fig. 10 und 9; Taf. 15, Fig. 17 dargestellten Schnittbildern überein. Der erste dieser Schnitte ist durch die dorsale Urdarmwand geführt und zeigt die an ihrem Ursprunge 2—3 Zellen starken Mesodermflügel im Zusammenhange mit der Decke der Urdarmhöhle. Der Schnitt geht durch die Aequatorialzone des Eies. „Aehnliche Bilder bemerkt man“, wie auch HERTWIG p. 300 angiebt, „noch auf den nächstfolgenden Schnitten, dann aber ändert sich das Bild, indem etwas weiter nach dem Kopfende des Eies zu der Mesoblast schwindet und die beiden primitiven Keimblätter sich unmittelbar berühren.“ In diesem Gebiete (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1 und 2) liegt also das invaginirte Entodermfeld dem äusseren Keimblatte unmittelbar an, weiter vorne am Grunde der Urdarmhöhle schieben sich zwischen beide Epithelschichten Dotterzellen ein (vergl. RUFFINI, Fig. 9). Der Schnitt Taf. 13, Fig. 9 (HERTWIG) ist offenbar knapp unterhalb des freien Randes der dorsalen Urmundlippe geführt und trifft die peristomal entstandene Randzone der Mesodermflügel, die aus den dorsolateralen Abschnitten des Urmundrandes hervorgesprosst ist. An meinem Objecte konnte ich die Spalte zwischen den Mesodermflügeln und der Dotterzellenmasse nicht so weit medialwärts verfolgen. HERTWIG bemerkt übrigens selbst (p. 298), dass „sie von beiden (d. h. dem Ektoderm und den grossen Dotterzellen), namentlich aber vom Ektoderm durch einen Spaltraum eine Strecke weit gesondert

sind.“ Ein Schnitt durch die Mitte der seitlichen Randabschnitte des Blastoporus bot dasselbe Bild dar, wie es HERTWIG von einem correspondirenden Schnitte durch einen viel älteren Embryo, dessen Medullarwülste sich bereits einander näherten, abgebildet hat (Taf. 14, Fig. 10). HERTWIG selbst bemerkt darüber (p. 328): „Von der Anlage eines mittleren Keimblattes ist noch nichts wahrzunehmen. Die seitliche Urmundlippe ist verdickt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt. Ihr inneres Blatt oder das primäre Entoblast hängt unmittelbar mit der Dottermasse zusammen.“ Ueber den Schnitt durch die ventrale Begrenzung des Urmundes (Taf. 15, Fig. 17) bemerkt HERTWIG folgendes (p. 300): „Man sieht Entoblast und Dottermassen, welche anderswo durch einen Spalt getrennt sind, eine Strecke weit verschmolzen und die Dotterzellen in grosser Ausdehnung in kleinere Elemente von der Grösse der Mesoblastzellen zerfallen.“ „Auf einem weiteren Schnitte, der nicht mitdargestellt wurde, ist die Verschmelzungsstelle kleiner geworden, dann wird die Trennung überall eine vollständige. Die Zone kleiner Zellen im Dotter wird immer beschränkter und verliert sich rasch vollständig, so dass in kurzer Entfernung vom Blastoporus dem Ektoblast ausschliesslich grosse Dotterzellen anliegen.“ Mit dieser vollkommen richtigen, objectiven, auch für *Triton alpestris* zutreffenden Beschreibung stimmt indes die Beschriftung der betreffenden Abbildung nicht überein. Der kleinzellige Complex, welcher zwischen dem Ektoderm und der Dotterzellenmasse eingeschaltet ist, wurde als Mesoderm bezeichnet, während er eigentlich einen Theil der Urdarmwand repräsentirt. Auch an einem Sagittalschnittbilde (Taf. 13, Fig. 4) durch eine junge Gastrula findet sich bereits eine wohl abgegrenzte ventrale Mesodermanlage vor, die ich sowohl bei *Triton alpestris* wie bei *Ceratodus* an dieser Stelle erst viel später auftraten sah. Wie kann übrigens in einem so jungen Stadium am ganzen Rande des Urmundes Mesoblast vorhanden sein, wenn in älteren Stadien, deren Nervenrohr sich bereits zu schliessen beginnt, an den ventrolateralen Abschnitten noch „nichts davon wahrzunehmen“ ist? Es waren also an den betreffenden Schnitten wohl artificiell entstandene Spalten vorhanden, welche bei den etwas brüchigen Objecten nur allzu leicht entstehen und eine Sonderung des kleinzelligen Entoderms der Blastoporuslippe von der zum Theil von ihr selbst abgefurchten Dotterzellenmasse verursachten.

Die weitere Entwicklung des axialen Keimbezirkes der dorsalen Urmundlippe, d. h. jenes Wandabschnittes der Gastrula, an welchem das Wachsthum relativ am intensivsten ist und sämtliche Axengebilde des Körpers erzeugt werden, erfolgt in einer Weise, die für die Cranioten charakteristisch ist. Beim *Amphioxus* verlängert sich dieser dorsale axiale Keimbezirk fast ausschliesslich nach hinten, und apponirt nach vorn zu die Axengebilde des Körpers, die Chorda, die axialen Mesodermflügel, das Neuralrohr. An der Bildung des sogenannten Kopffortsatzes betheiligt er sich als solcher nicht. Die bereits abgeschnürte Chorda bildet selbständig nach vorn einen Fortsatz aus, das vorderste Ursegmentpaar entwickelt nach vorn einen hohlen Fortsatz, dessen mediale Wand zur Seite der Chorda Muskelfibrillen apponirt. Der Urdarm buchtet sich schon frühzeitig ein wenig nach vorn und oben dorsalexcentrisch aus — auch das Neuralrohr verlängert sich ganz wenig nach vorn und endigt in einiger Entfernung vom vorderen Ende des Kopffortsatzes mit einer Anschwellung seiner Wand, der rudimentären Hirnanlage (HATSCHKE 1881). Der Kopffortsatz des *Amphioxus* ist eben im Wesentlichen ein Steuerapparat. Hinsichtlich des Verhaltens des vordersten Mesodermabschnittes sind CERFONTAINE's Angaben von Interesse, dass das zuerst auftretende (chronologisch vorderste) Ursegment sehr lange mit dem Darne in offener Communication bleibt — bis in eine Entwicklungsphase, in der sich bereits die 7 folgenden Ursegmente abgeschnürt haben. Dieser Umstand lässt darauf schliessen, dass die zuerst apponirte Zone des Körpers nicht am vorderen Ende der Mesodermrinnen, sondern in geringer Entfernung von demselben etwa in der Mitte der anfangs einheitlichen Wachsthumzone gelegen war. CERFONTAINE bezeichnet die vor dem chronologisch ersten Ursegmentpaare auftretenden HATSCHKE'schen Entodermsäckchen als topographisches vorderstes Ursegmentpaar, eine Angabe, die, solange das Schicksal dieser Ausstülpungen nicht bekannt wird, einer gewissen Reserve begegnen dürfte.

Anders verhält es sich bei den Cranioten, deren vorderer Kopfabschnitt durch die Differenzierung der gesammten dorsalen Wachstumszone, des axialen Keimbezirkes, zu Stande kommt. Nicht die bereits abgeschnürte Chorda, sondern das Chordablastem, nicht das erste Ursegment, sondern die axialen Ursprungszonen des Mesoderms verlängern sich nach vorn und produciren die nach den beiden Seiten hin sich ausbreitenden vorderen Abschnitte der Mesodermflügel, die bis ans vordere Kopfe reihen. — Im Einzelnen ergeben sich bei *Triton* folgende Verhältnisse. Anfänglich verlängert sich der dorsale, axiale Keimbezirk durch intussusceptionelles Wachstum sowohl nach vorn, wie nach hinten. Dann bleibt ein mittlerer Abschnitt stationär, während ein vorderer und ein hinterer Abschnitt das Wachstum fortsetzen. Dies macht sich vor allem am Verhalten der Mesodermursprungszone bemerkbar. Auch diese ist anfangs einheitlich und zeigt eine Längenausdehnung, die der Ausdehnung des axialen Keimbezirkes entspricht. Dann beginnen sich die Mesodermflügel in ihrer Mitte von der Urdarmwand abzuschneiden. Die so entstandene intermediäre Zone wird nun immer länger, die durch sie gesonderten Mesodermkeime (Ursprungszonen) weichen immer mehr auseinander, behalten aber dieselbe relative Längenausdehnung bei. In späteren Stadien werden sie sogar kürzer. Anfänglich ist im Bereiche dieser intermediären Zone das Chordablastem in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. Diesen Zustand weist der jüngste von mir untersuchte *Ceratodus*-Embryo auf (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 4). Dann wird auch das Chordablastem an der Stelle, wo sich die axialen Mesodermflügel zuerst losgelöst haben, vom Entoderm unterwachsen und aus der Begrenzung der Urdarmhöhle ausgeschaltet. In derselben Region beginnen sich späterhin auch die Medullarwülste zu erheben und sich zum Rohre zu schliessen; hier setzt auch die segmentale Gliederung der Mesodermflügel ein. Die intermediäre Zone repräsentirt also den zuerst angelegten, insofern ältesten Abschnitt der axialen Gebilde, in dieser Region beginnt auch die weitere Differenzierung der letzteren. Diese Zone wächst als solche relativ nicht mehr in die Länge, sie wird durch das andauernde Wachstum der beiden durch sie von einander gesonderten Abschnitte des ursprünglich einheitlichen dorsalen (axialen) Keimbezirkes verlängert. Dies zeigt sich insbesondere nach dem Auftreten der dorsalen Segmentierung sehr deutlich. — Auf diese Weise erscheint nun das ursprünglich intussusceptionelle in ein appositionelles Wachstum verwandelt. Hierbei macht sich jedoch schon frühzeitig zwischen den beiden Abschnitten des axialen, dorsalen Keimbezirkes insofern ein Unterschied bemerkbar, als der hintere, terminale, von der dorsalen Urmundlippe begrenzte Abschnitt speciell in der Randzone eine besondere Steigerung seiner Proliferation aufweist. Dies ist an der relativ grösseren Anzahl der Kernteilungen zu erkennen, deren Vermehrung übrigens intermittierend, nicht gleichmässig andauernd, zu erfolgen scheint. Es entsteht also im dorsalen Urmundrande ein Proliferationscentrum, von welchem die Zellvermehrung nach vorn allmählich abflaut. Insofern herrscht hier ein reines appositionelles Wachstum vor. Von diesem hinteren axialen Keimbezirke aus wird die Neuralplatte, die seitlichen Mesodermflügel mit ihrem peristomal entstandenen Randstreifen, ferner die am vorderen Ende des axialen Mesodermkeimes zusammenhängenden beiden übrigen Componenten der Urdarmwand, das Chordablastem und das Entoderm gegen die intermediäre Zone hin angelegt, wodurch diese in caudaler Richtung verlängert wird. Hierbei muss der terminale Keimbezirk im selben Maasse zurückweichen. — Innerhalb des vorderen Keimbezirkes ist an keiner Stelle eine besonders rege Proliferation zu bemerken. Die Zellvermehrung und Verlängerung erfolgt gleichmässig auf der ganzen Strecke derselben; ganz allmählich lösen sich, von der intermediären Zone ausgehend, die axialen Mesodermflügel los, die in diesem Bezirke keine peristomal entstandene Randzone erhalten können. Es erscheint also im vorderen Keimbezirke das appositionelle mit dem intussusceptionellen Wachstum combinirt. Zum mindesten tritt das erstere nicht so auffällig in Erscheinung, wie im terminalen, dorsalen Keimbezirke.

Diese Gestaltung des axialen Keimbezirkes soll das nebenstehende Schema veranschaulichen (Textfig. 3 a). Die ausgezogenen Linien stellen einen Medianschnitt durch eine schon ziemlich weit entwickelte Gastrula dar. Das punktirte Feld (gegenüber der Bezeichnung *App.c.*) giebt die ursprüngliche Ausdehnung der Mesoderm-

flügel an, deren caudales Ende bis an den dorsalen Urmundrand heranreicht, dessen ursprüngliche Stellung mit einem * bezeichnet ist. Damit ist auch die ursprüngliche Lage des dorsalen, axialen Keimbezirkes gegeben. Die gegen die Mitte des Eies einander folgenden gestrichelten und punktierten Linien zeigen in ihren umgebogenen dorsalen Abschnitten die Grenzen des Keimbezirkes, bzw. der Mesoderm-Ursprungszonen, mit ihren ventralen, bogenförmig verlaufenden Abschnitten die Ausbreitung der Mesodermflügel an. Ihre dorsale Ursprungszone erscheint in den drei ersten Phasen noch einheitlich, dann durch jene intermediäre Zone, gewissermassen das Centrum der Apposition (*App. c.*), in einen vorderen und hinteren Abschnitt gesondert. Die Pfeile an der Convexität der Neuralplatte (*N. pl.*) zeigen die Richtungen an, in welche die Axenorgane verlängert werden, die gestrichelten äusseren Pfeile die Richtungen, in denen die beiden Abschnitte des axialen Keimbezirkes auseinanderweichen. Der längere Pfeil zwischen der innersten punktierten und gestrichelten (Mesodermrand) Linie entspricht der Richtung, in der vom dorsolateralen Urmundrande aus der ventrale, peristomal entstandene Randstreif der Mesodermflügel apponirt wird.

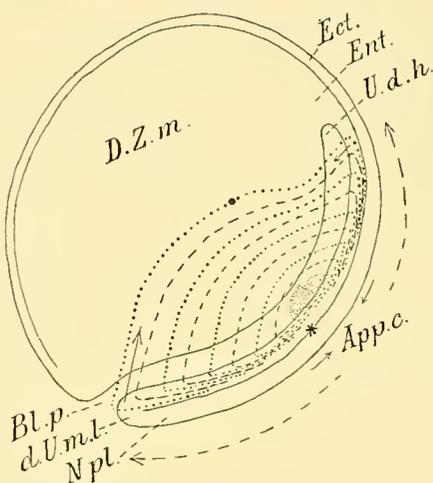


Fig. 3a.

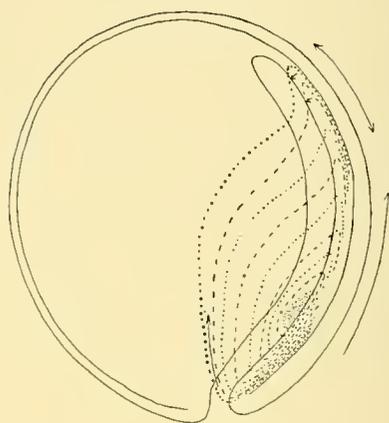


Fig. 3b.

An der äusseren Oberfläche der Gastrula (bezw. Neurula) macht sich die Entfaltung des dorsalen Keimbezirkes einerseits durch das allmähliche Vorrücken, bezw. Zurückweichen der den terminalen Keimbezirk begrenzenden dorsalen Urmundlippe, andererseits durch die Verlängerung der sog. Rückenrinne nach vorn bemerkbar. Ueber das Auftreten der letzteren macht HERTWIG (1883) folgende Angaben: „Nach vorn vom Urmund und in geringer Entfernung von ihm senkt sich die Oberfläche des Eies zu einer kleinen Furche ein, die mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt. Anfänglich kurz, verlängert sie sich mehr und mehr nach vorn und nimmt schliesslich die ganze Dorsalfläche des Eies ein. Mit der gleichgerichteten Urmundspalte fliesst sie weder anfangs noch auch später zusammen, sondern bleibt von ihr durch einen queren Wall getrennt, wodurch deutlich bewiesen wird, dass beide Bildungen vollkommen unabhängig von einander sind. Da mit der Verlängerung der Rückenrinne nach vorn auch das Ei in eine mehr ovale Form übergeht, ist auf diesem Stadium die Orientirung über Bauch und Rückenfläche, über vorn und hinten in hohem Grade erleichtert“ (p. 297). Dieselben Verhältnisse zeigen sich auch an der Oberfläche des Eies von *Triton alpestris* und, wie der Vergleich der Abbildung HERTWIG's (Taf. 12, Fig. 6) mit SEMON's Abbildung (Taf. 2, Fig. 20) ergibt, auch bei *Ceratodus*. Allerdings erscheint die Rückenrinne, den Abbildungen nach zu schliessen, bei *Ceratodus* etwas abgeflacht. — Was die Entstehung der Rückenrinne anbelangt, so kommt dieselbe ganz passiv dadurch zu Stande, dass sich zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone der Urdarmwand — des Chordablastems — die Mesodermflügel

verdicken, zellreicher werden und das sie bedeckende Ektoderm ein wenig vorwölben. Dass die Rückenrinne nicht am dorsalen Rande des Urmundes ausläuft, ist darauf zurückzuführen, dass im Bereiche dieser Appositionszone beide Faltenblätter der dorsalen Urmundlippe verdickt sind und daher als querer Wall an der Oberfläche des Keimes vortreten.

Die Rückenrinne wird also von einem dorsomedianen Abschnitte der Neural- (Medullar-)Platte gebildet, die sich durch intussusceptionelles Wachstum nach den beiden Seiten hin erheblich verbreitert. Die Längenentwicklung der Neuralplatte bezw. der Rückenrinne dürfte zu Beginn der Differenzierung der dorsalen Urmundlippe, d. h. vor dem Auftreten jener intermediären Zone, vorwiegend durch intussusceptionelles Wachstum, nach dem Auftreten des letzteren von Seiten des terminalen Keimbezirkes durch Apposition erfolgen. Im Bereiche der cranialen Wachstumszone scheint auch an der Neuralplatte das intussusceptionelle Wachstum auch späterhin vorzuherrschen.

Die Urdarmwandabschnitte der beiden Wachstumszonen müssen, indem sie zugleich mit dem Ektoderm gegen einander die ihnen zugehörigen axialen Gebilde (Chorda, Mesoderm, Entoderm) produciren und auseinanderweichen, die Dotterzellenmasse vor sich herschieben. Der Widerstand der letzteren wird der vorderen Wachstumszone durch den vorn an das Chordablastem und die Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel anschliessenden freien, d. h. von der Dotterzellenmasse abgelösten Abschnitt des invaginierten Entodermfeldes übermittelt, welches gleichfalls in regem intussusceptionellen Wachstum begriffen ist. Dieser Entodermabschnitt liefert die Wand der inneren Mundbucht und die sogenannte entodermale Abschnürungs- oder Grenzfalte (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 2 *n.f.*, *i.M.b.*, *Gr.f.*; Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21—23). Auf den hinteren Keimbezirk, die terminale Appositionszone, wird der Widerstand der Dotterzellenmasse durch die seitlichen Urmundränder übertragen, die in dieser Hinsicht wie Strebepeiler wirken. Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass in Folge der Dotteransammlung die einzelnen Randabschnitte des Urmundes nicht wie beim *Amphioxus* sich miteinander ungehindert in caudaler Richtung entfalten können, sondern gegen einander vorwachsen und sich gegenseitig in ihrer Entfaltung hemmen. Bei diesem „Kampf der Theile“ siegt nun die schon von vornherein mit einer grösseren Entwicklungspotenz ausgestattete dorsale Lippe und schiebt sich mit dem gesammten, spaltförmig verengten Urmund im medianen Meridian des Eies gegen den vegetativen Pol und über diesen hinaus vor. Der ventrale Urmundrand wird also zurückgeschoben, anstatt sich, wie beim *Amphioxus*, zugleich mit dem dorsalen in caudaler Richtung zu entwickeln.

Durch diese, von beiden Seiten her erfolgende Zusammenschiebung der Dotterzellenmasse wird nun der Schwerpunkt des Eies und damit dessen Gleichgewichtslage derart verändert, dass eine Rotation des Eies in der Medianebene entgegen der Richtung des Uhrzeigers, um ca. 90° die Folge ist. Dann erscheint die Rückenrinne nach oben, der Blastoporus nach hinten gewendet (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 4, mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21—22, in welchen das Ei in annähernd seiner ursprünglichen Stellung orientirt ist; vergl. Tafelerklärung).

Von dem Phänomen der Aufwärtsdrehung kann man sich bekanntlich am lebenden Objecte durch eine entsprechende Rückdrehung des Eies sehr leicht überzeugen. Da die Dotterzellenmasse bilateralsymmetrisch angeordnet oder zum mindesten ausbalancirt ist (sonst könnte ja die Rückenrinne und die Medianebene nicht vertical eingestellt sein), so müsste die Rotation auf einem isolirten Medianschnitt in Erscheinung treten. Reconstruiren wir einen solchen Medianschnitt, in dem wir ihn bei stärkerer Vergrösserung auf Carton zeichnen, die Hohlräume der Furchungs- und Urdarmhöhle aussparen und durch das Centrum eine horizontale Axe führen, so gewinnen wir ein instructives Demonstrationsmodell. Allerdings müsste das Experiment unter Flüssigkeit vom specifischen Gewichte des eiweisshaltigen Inhaltes dieser Höhlen ausgeführt werden — doch es handelt sich ja nicht um die Darstellung minutiöser Ausschläge.

Sowohl an Medianschnitten durch Gastrulae von *Triton* wie an solchen von *Ceratodus* macht sich am Beginn der Längenentwicklung an der dorsalen Urdarmlippe eine Einrollung bemerkbar (vergl. Taf. 13, Fig. 4 und 5, HERTWIG; Fig. 10, RUFFINI; Taf. 32, Fig. 19, 21, SEMON), die an der inneren Oberfläche der Urdarmwand zur Bildung einer queren Furche führt. Es liegt die Annahme nahe, dass dieser nur vorüber-

gehende Zustand durch die Rückstauung der sich gegen die Dotterzellenmasse vorwärtsschiebenden dorsalen Urmundlippe verursacht werde, deren Widerstand durch die seitlichen Urmundränder auf sie übertragen wird.

Nach welcher Seite die Dotterzellenmasse mehr zusammengeschoben wird, nach vorn oder nach hinten, lässt sich an Präparaten nicht mit Sicherheit feststellen. Es kommen zweierlei Möglichkeiten in Betracht: entweder es überwindet die dorsale Lippe durch Vermittlung der seitlichen Urmundränder den vorgelagerten Widerstand der Dotterzellenmasse und schiebt sich in einer dem Fortgange der Apposition der axialen Gebilde entsprechenden Ausdehnung über den vegetativen Pol an die gegenüberliegende Seite des Aequators vor, oder es erfolgt in dieser Richtung eine Anstauung des apponirten Materials, und ein Ausweichen des letzteren gegen den animalen Pol hin, oder endlich drittens: es erfolgt ein Ausweichen nach der Dorsalseite hin. Ein dem zweiten analoger Fall würde eintreten, wenn wir eine in der Längenentwicklung begriffene *Amphioxus*-Gastrula so fixiren könnten, dass der Urmund einer nachgiebigen Unterlage anliegt. Die Gastrula würde sich, soweit sie den elastischen, dem Urmunde vorgelagerten Widerstand überwinden könnte, in caudaler Richtung, im Uebrigen aber in entgegengesetzter Richtung verlängern. Der Wachstumsprocess an sich würde dadurch nicht die geringste Veränderung erleiden, es würden, wie unter normalen Umständen, von jenem terminalen, axialen Keimbezirke aus nach vorn immer neue Abschnitte der axialen Gebilde des Körpers apponirt werden, es wäre nur das punctum fixum mit dem punctum mobile vertauscht. Genau dasselbe könnte die Dotterzellenmasse am Amphibien- oder *Ceratodus*-Keim bewirken. Die beiden Möglichkeiten sind in den Textfigg. 3 a und 3 b berücksichtigt. Die beiden Schemata unterscheiden sich vor allem dadurch, dass im letzteren (3 b) die Intervalle zwischen den einzelnen gestrichelt und punktirt angegebenen Linien, welche die Ausbreitung des Mesoderms, bezw. das Auseinanderweichen seiner Ursprungszonen der (beiden Wachstumszonen) darstellen, vorn, d. h. im Bereiche der animalen Keimhälfte grösser sind, als in der Nachbarschaft des Blastoporus. Darüber, nach welcher Richtung die Längenentwicklung unter normalen Verhältnissen erfolgt, kann nur die Beobachtung am lebenden Objecte Aufschluss geben, deren Ergebnisse am Schlusse dieses Capitels erörtert werden sollen.

Wir wenden uns nun zur Beschreibung des **Stadiums 21** der SEMON'schen Normentafel. Von demselben Modell, welches in Fig. 4 der Taf. LVII/LVIII in der linken Seitenansicht dargestellt ist (vergl. p. 673), stammt auch die Abbildung der hinteren Eihälfte Taf. LVII/LVIII, Fig. 2. Das Ektoderm erscheint nicht wie in der Seitenansicht durch einen Medianschnitt auf der einen Hälfte vollkommen entfernt, sondern in der Umgebung des Blastoporus erhalten. Letzterer bildet einen sagittal gestellten engen Spalt, an dessen Begrenzung die seitlichen Urmundränder einen viel grösseren Antheil nehmen als die dorsale und ventrale Urmundlippe (vergl. auch Taf. 2, Fig. 21, SEMON). An der Dorsalseite des Keimes bemerken wir in geringer Entfernung von der Medianebene den einen Medullarwulst, welcher in der Urmundregion verstreicht. Der rechte Mesodermflügel ist an seinem Ursprunge abgetragen, so dass das Entoderm der seitlichen Urdarmwand frei zu Tage liegt. Die hintere, terminale Mesodermursprungszone ist schmal und hat eine Längenausdehnung, die etwa einem Viertel der ganzen Länge der Mesodermflügel entspricht. Die craniale Ursprungszone ist etwas kürzer und verschmälert sich nach vorn, während bei der caudalen Ursprungszone das Umgekehrte der Fall ist. Zwischen den beiden Ursprungszonen erscheint das Mesoderm von dem rinnenförmig gestalteten, noch in die dorsale Urdarmwand eingeschalteten Chordablastem, sowie dem dorsolateralen Entoderm bereits abgelöst. — Die caudale Ursprungszone reicht bis an die dorsolateralen Randabschnitte des Urmundes heran. Diese äussersten, peristomalen Abschnitte der Ursprungszone sind es nun, welche einen, vorläufig nicht genau abgrenzbaren, Randstreifen der Mesodermflügel nach vorn apponiren (vergl. Textfig. 3 a, Richtung des Pfeiles zwischen der äussersten gestrichelten und punktirtten Linie). Der vordere Randabschnitt der Mesodermflügel wird von dem verschmälerten vorderen Ende der cranialen Ursprungszone gebildet, welcher indes keine Beziehungen zum

Urmundrande aufweist, und in Folge dessen rein axiales Mesoderm apponirt. Sicherlich werden auch bei *Ceratodus* ebenso wie bei *Triton* die ursprünglich einheitlichen Mesodermursprungszonen (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 1) bis an den Urdarmrand reichen und daselbst mit dorsolateralen peristomalen Ausläufern endigen, so dass der Randstreifen der Mesodermflügel bis in die Gegend jener intermediären, zuerst apponirten Zone peristomalen Ursprunges ist. Diese Stelle ist in der Textfig. 3 a durch einen grösseren Punkt in der äusseren Linie gekennzeichnet.

Von den beigegebenen Schnittbildern stellt das erste (Textfig. 4) einen Querschnitt durch die Mitte des Keimes dar, in deren Bereiche die solide angelegten, gegen den freien Rand zu sich verdünnenden Mesodermflügel bereits isolirt erscheinen. Der Process der Ausschaltung der Mesodermflügel bzw. ihrer Ursprungszonen aus dem Verbande der Urdarmwand vollzieht sich auch bei *Ceratodus* nicht unter so typischen Erscheinungen einer Unterwachsung wie beim *Amphioxus*. Immerhin können aber die Befunde im Sinne der Cölomtheorie gedeutet werden. Bisweilen weist die Chordarinne (*Ch.bl.*) eine asymmetrische Gestaltung auf und tritt keilförmig gegen die erheblich verdickte Medullarplatte vor (Textfig. 5), ein Verhalten, welches anscheinend nicht als ein Artefact zu betrachten ist. Schnitte durch die axiale Ursprungzone des Mesoderms ergeben das in Textfig. 6 dargestellte Bild. Die Chordarinne erscheint abgeflacht, zu beiden Seiten derselben wird die Urdarm-

wand von den axialen Mesodermursprungszonen gebildet, in deren Bereiche die Urdarmhöhle dorsolaterale Ausladungen aufweist. Das Auftreten der letzteren zeigt den Beginn der Unterwachsung an. Die benachbarte seitliche Urdarmwand verdickt sich lateralwärts immer mehr und geht in das Massiv der Dotterzellen über. Zwischen den Zellen der Decke der Urdarmhöhle und den Elementen der Dotterzellenmasse macht sich, abgesehen von den Grössenunterschieden, auch insofern eine Differenz bemerkbar, als die ersteren viel kleinere und sich auch etwas schwächer tingirende Dotterplättchen enthalten als die letzteren. Der Uebergang der kleineren, in Differenzirung begriffenen Zellen der Decke in die grossen, schollenförmigen Bodenzellen erfolgt fast unvermittelt, ungefähr in einer Ebene, die vom Grunde der zwischen den Mesodermflügeln und der Dotterzellenmasse

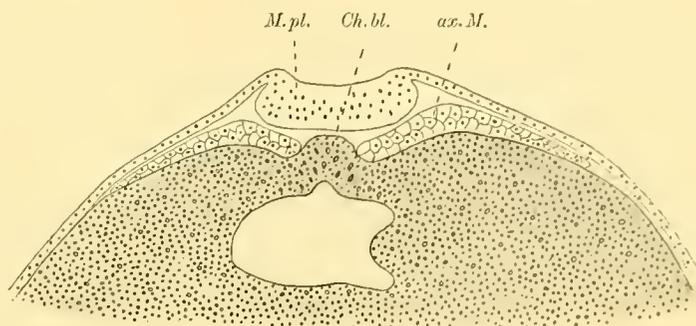


Fig. 4.

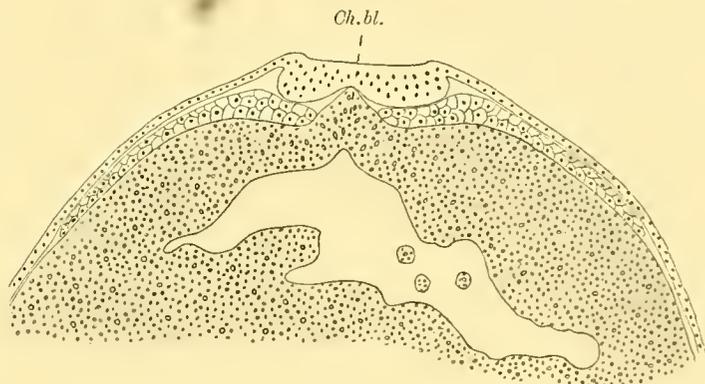


Fig. 5.

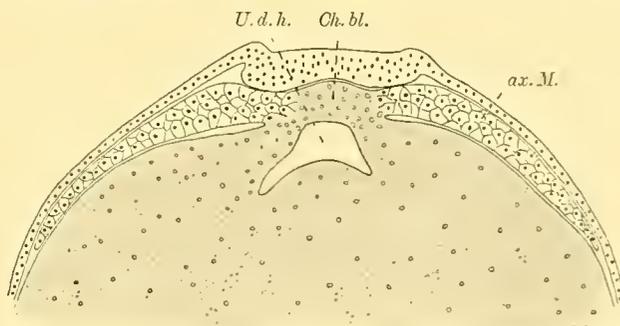


Fig. 6.

eingreifenden Spalte aus gegen den Boden der Urdarmhöhle ein wenig geneigt ist. An dieser Stelle sind an lädirten Objecten häufig Einrisse vorhanden. (Da es sich nicht sicher feststellen lässt, wie weit die Unterwachsung der Mesodermursprungzone durch die angrenzende seitliche Darmwand im Vollzuge begriffen ist, so wurden, um eine zu weit gehende Schematisierung der Abbildungen zu vermeiden, die einzelnen Territorien der dorsalen Urdarmwand nicht besonders gekennzeichnet und sämtliche Kerne ihrer Zellen punktirt-geringelt eingetragen.) —

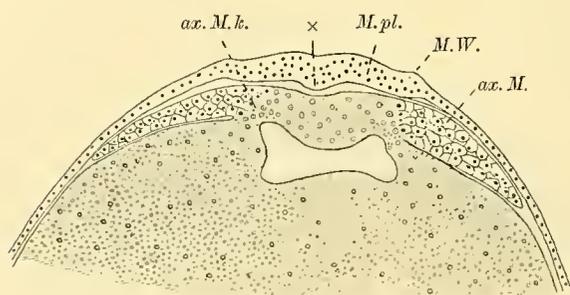


Fig. 7.

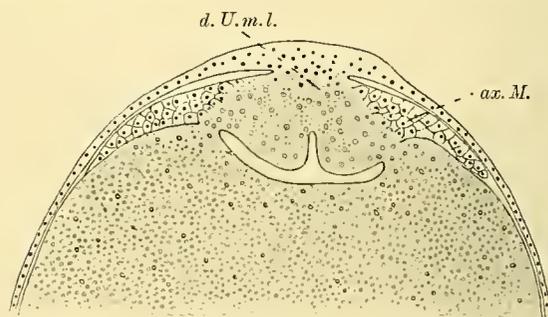


Fig. 8.

Gegen den Schnitt der Textfig. 7 hin verbreitert sich die Urdarmhöhle, ihre Decke verdickt sich in der Mitte und springt wulstförmig ins Innere vor. Auch die Mesodermursprungszonen weichen auseinander und bilden die Wand tief einschneidender dorsolateraler rinnenförmiger Ausladungen der Urdarmhöhle. Das Verhalten der grobscholligen Dotterzellen zu den kleinzelligen, dorsolateralen Wandabschnitten der Urdarmhöhle ist dasselbe wie im vorhergehenden Schnitte. Ein 0,07 mm weiter zurückliegender Schnitt ist in Textfig. 8 abgezeichnet. An der inneren Oberfläche jenes dorsomedianen Zellenwulstes der Decke der Urdarmhöhle — der terminalen Appositionszone — schneidet eine Rinne ein, die in die dorsale Begrenzung des Urmundes ausläuft. Das Ektoderm steht mit der dorsalen Urdarmwand im Zusammenhange — es ist also die dorsale Urmundlippe angeschnitten (vergl. Textfig. 11, Medianschnitt). Von den dorsolateralen Abschnitten der Urdarmwand nehmen die axialen Mesodermflügel ihren Ursprung. Deutlicher als am vorhergehenden Schnitte erkennt man, dass die seitlichen Ausladungen der Urdarmhöhle nicht mit der Mitte der Mesodermursprungzone zusammenfallen, sondern deren ventralem Rande entsprechen, mithin also keine sogenannten Mesodermbildungsgrinnen sind. Der

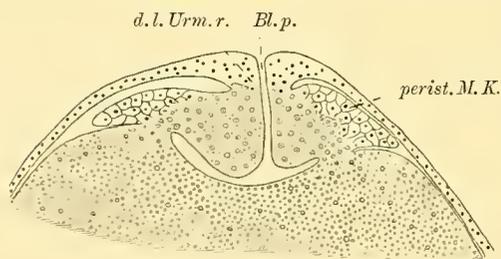


Fig. 9.

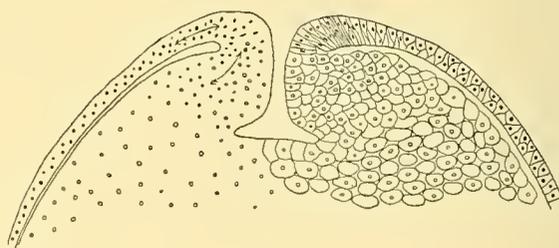


Fig. 10.

Schnitt in Textfig. 9 ist durch die dorsolateralen Randabschnitte des Urmundes geführt und trifft die caudalen Enden der Mesodermflügel. Die Urmundränder treten nach innen wulstförmig vor und sind einander fast bis zur Berührung genähert. Der Uebergang der kleinzelligen Mesodermursprungzone und der schmalen an sie anschließenden Abschnitte des Entodermfeldes der Gastrula in die Dotterzellenmasse erfolgt unvermittelt im Bereiche einer Linie, welche den Grund der seitlichen rinnenförmigen Ausladungen der Urdarmhöhle mit der Spalte zwischen der Dotterzellenmasse und den an ihrer Oberfläche sich ausbreitenden Mesodermflügeln verbindet

Die oberflächlich gelegenen Elemente der Dotterzellenmasse, welche ebenfalls dem Entodermfeld der Blastula angehören (vergl. Taf. LXXXIV/LXXXV, Fig. 1) und den morphologischen Werth eines inneren Keimblattes haben — sie entsprechen ja der ventralen Wand des *Amphioxus*-Urdarmes — haben ganz das Aussehen der Dotterzellen angenommen, sind gegen das Lumen abgeplattet, im Uebrigen abgerundet oder durch gegenseitigen Druck polygonal gestaltet und mit grobkörnigen Dotterpartikelchen beladen. — Ein Schnitt durch die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundes ist in Textfig. 10 dargestellt. Das Lumen zeigt die Begrenzung eines umgestürzten T und wird von beiden Seiten durch die wulstförmig vortretenden seitlichen Urmundlippen eingeengt. Am Rande der Urmundlippe geht das aus hohen, zu einem mehrzeiligen Epithel an einander gefügten Zellen bestehende Ektoderm in die kleinzellige Urdarmwand über, die breit mit der Dotterzellenmasse zusammenhängt. An diesem Urmundabschnitte ist noch kein peristomales Mesoderm entwickelt. Die ventrale Urmundlippe (vergl. Medianschnitt Textfig. 11) erscheint nicht so scharf gegen die Dotterzellenmasse abgesetzt. Auch hier vermittelt eine schmale kleinzellige Zone den Uebergang des Ektoderms in die Dotterzellenmasse (in der Abbildung mit punktiert-geringelten Kernen angegeben). Ein so scharf umgrenzter und durch die vorwachsenden Urmundränder zusammengeschiebener Dotterpfropf, wie z. B. bei den Anuren, kommt bei *Ceratodus* nicht zur Ausbildung (vergl. SEMON, Taf. 2, Fig. 14, 15; Taf. 32, Fig. 16—20). Die ventrale Urmundlippe schiebt das ihr vorgelagerte Entoderm bzw. das Dotterfeld ganz allmählich vor und überlagert dasselbe nicht in solcher Weise, wie dies bei Anuren, in geringerem Grade auch bei *Triton* der Fall ist.

Die Anhäufung jener kleinen Zellen an den seitlichen und ventralen Abschnitten des Urmundrandes ist wohl als eine Stauungserscheinung aufzufassen, die in letzter Linie durch die Dotterzellenmasse bedingt wird. Beim *Amphioxus* können diese Randabschnitte vollkommen frei und ungehindert dorsocaudalwärts vorwachsen, beim *Ceratodus* und den Amphibien müssen sie aber die Dotterzellenmasse bzw. das an der Oberfläche der letzteren freiliegende Entodermfeld vor sich herschieben. Erst allmählich treten sie an der Oberfläche

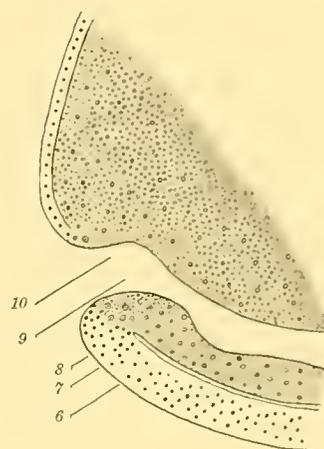


Fig. 11.

des Keimes wulstförmig vor, indem sie die Dotterzellenmasse (s. 1) überlagern. Ist nun der Blastoporus durch das im Eiradius erfolgende Flächenwachsthum seiner seitlichen Randabschnitte zu einem schmalen Spalt verengt, dann erscheint ein weiteres Vorwachsen in dieser Ebene unmöglich. Dies hat eine weitere Anstauung des fortwährend proliferirenden Materials der betreffenden Randabschnitte zur Folge, die sich auch an der äusseren Oberfläche durch das Vortreten der Urmundregion bemerkbar macht (vergl. SEMON, Taf. 2, Fig. 17 h, 18 h—21 h). In dieser Weise wirken also die einzelnen Randabschnitte des Urmundes auf einander ein. Die Rückstauung des ektodermalen und ento-mesodermalen Materials der seitlichen Urmundlippe ist in Textfig. 10 durch doppelspitzige Pfeile zum Ausdruck gebracht. Am Ektoderm kann sich diese Rückstauung leichter ausgleichen, weil sie sich auf eine grössere Fläche vertheilt. Die sich ansammelnden Elemente der Urdarmwand hingegen finden an der Dotterzellenmasse einen erheblichen Widerstand. — Durch die Ueberwachsung des an der Oberfläche der Dotterzellenmasse freiliegenden, scheinbar derselben zugehörigen Entodermfeldes kommen nun jene seitlichen Ausladungen der Urdarmhöhle zu Stande (vergl. Schnitt 8—10; HERTWIG, Taf. 13, Fig. 9; Taf. 14, Fig. 18), die nicht im Sinne der Enterocölie als Mesodermbildungsrippen gedeutet werden dürfen. Solche Rippen müssten dem freien Lippenrande mehr genähert sein und in der Mitte der Mesodermursprungzone eingreifen. Würde die Dotterzellenmasse nicht abgefurcht werden — wie z. B. beim *Amphioxus* — dann würden diese seitlichen Ausladungen der Urdarmhöhle überhaupt nicht in dieser Form vorhanden sein, die

innere Oberfläche der Urmundlippen würde in einer Flucht in die seitliche Innenfläche der Urdarmhöhle übergehen.

Die plastische Vorstellung der dargestellten Verhältnisse soll die in Taf. LVII/LVIII, Fig. 19 dargestellte Innenansicht der dorsalen Urdarmwand vermitteln. Man erkennt, wie sich die nach innen wulstförmig vortretende dorsale Urmundlippe (die terminale Wachstums- oder Appositionszone *t. W. z.*) — sich gewissermaßen gabelnd — in die ebenso gestalteten seitlichen Urmundränder fortsetzt. Letztere verstreichen gegen den ventralen Urmundrand. Die Rinnen, welche die so entstandene hufeisenförmig gekrümmte Vorwölbung umgeben, laufen nach vorn zu in die Chordarinne aus (vergl. Textfig. 10—6). Die ventrale Schnittfläche des Modelles gehört bereits dem Gebiete der Dotterzellenmasse bzw. des ihr aufliegenden Entodermfeldes an. Die vordere Schnittfläche entspricht der Ebene des Schnittes der Textfig. 6. — Der Mesodermflügel der einen Seite ist von unten her betrachtet dargestellt. Sein Randstreif reicht bis an den seitlichen Urmundrand heran. Die Fig. 18 derselben Tafel veranschaulicht das Verhalten der inneren Oberfläche des Ektoderms in der Urmundregion. Es erscheint gewissermaßen am Urmundrande durchschnitten und nach der Seite umgeklappt. An der Schnittfläche bemerken wir zunächst, dass die Umschlagstelle am Firste der beiden Faltenblätter der dorsalen Lippe viel dicker ist, als an den seitlichen und ventralen Randabschnitten (vergl. auch Textfig. 11). Eine kleine, dorsomediane, zungenförmige Verdickung (×) erstreckt sich vom Blastoporusrande auf eine ganz kurze Strecke nach vorn. Sie ist in der Textfig. 7 ebenfalls mit einem × bezeichnet. Zu beiden Seiten der dorsalen Urmundlippe wölben sich an der inneren Oberfläche des Ektoderms die verdickten lateralen Ausläufer der Medullarplatte vor (*M. w.*), die sich ganz allmählich verflachen. Dagegen erscheinen die weiter vorn gelegenen Abschnitte der Medullarplatte scharf gegen das nachbarliche, einschichtige, aus cubischen Zellen bestehende Entoderm abgesetzt (vergl. Textfig. 6). An dieser Stelle treten an der äusseren Oberfläche die Medullarwülste vor (Taf. LVII/LVIII, Fig. 2).

Ebenso wie an der äusseren und inneren Oberfläche ist auch an den Querschnitten durch den Urmundrand das indifferente Zellmaterial der dorsalen Urmundlippe, d. h. der caudalen Wachstumszone, die das Blastem für die axialen Organe enthält, von den ebenfalls in Proliferation begriffenen, ursprünglich seitlichen Urmundrändern nicht scharf abzugrenzen. Dies wird vor allem dadurch verursacht, dass die seitlichen Wandabschnitte der Gastrula, bzw. Neurula, so rasch vorwachsen und den anfänglich so ausgedehnten Urmund zu einem schmalen, sagittal gestellten Spalt verengern, der nicht einmal die Breite des Chordablastems besitzt (vergl. Taf. 2, Fig. 14—21, SEMON; Taf. LVII/LVIII, Fig. 1, 2). Es erscheint also das ganze, anfänglich auf einen viel grösseren Umfang vertheilte Randmaterial des Urmundes zusammengesoben, und dessen zu verschiedenen Leistungen determinirte Territorien sind dann viel schwieriger abzugrenzen als an jungen Gastrulastadien oder *Amphioxus*-Larven. Die Verhältnisse werden noch dadurch complicirt, dass die fortwährend nach vorn die Axengebilde apponirende und mit einer viel grösseren Entwicklungspotenz ausgestattete dorsale Lippe bei ihrem Vordringen den übrigen Urmundrand im medianen Meridian des Keimes vor sich herschieben muss und daher den Widerstand der Dotterzellenmasse zu überwinden hat, der durch die seitlichen Urmundlippen auf sie übertragen wird. Dadurch wird die Anstauung des Zellenmaterials an der dorsalen Urmundlippe noch erheblich gesteigert. — Diese Umstände erscheinen nun dazu geeignet, die Längsentwicklung des Keimes von der Medianen nach den beiden Seiten hin abzulenken. Die thatsächlichen Befunde, vor allem die erhebliche Verbreiterung der Mesodermursprungszone an den dorsolateralen Urmundabschnitten (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 2), machen es sehr wahrscheinlich, dass an dieser Stelle des dorsalen Keimbezirkes eine Anstauung der Zellen stattfindet. Ursprünglich (vergl. Textfig. 12 a), bei weit geöffnetem Urmunde, waren die beiden axialen Mesodermkeime in einer Flucht mit der Begrenzung der dorsalen Lippe gelegen. — Auch Chordablastem kann in diesen dorsolateralen — oder eigentlich dorso-dorsolateralen — Abschnitten des Urmundrandes enthalten sein. Es ist also anzunehmen,

dass zugleich mit dem Vorwachsen der rein seitlichen Randabschnitte des Urmundes auch die dorsolateralen Theile der terminalen Wachstumszone der dorsalen Urmundlippe stärker vortreten, so dass der Rand der letzteren immer mehr concav wird und namentlich auch an der inneren Oberfläche eingefurcht erscheint. Die nebenstehende Abbildung (Textfig. 12 b) soll dieses Verhalten veranschaulichen. Das Chordablastem ist quer- gestrichelt, die axiale Mesodermursprungszone grob, die peristomale fein punktirt. Auf diese Weise kommt auch noch ein Teil der axialen Mesoderm-Ursprungszone in das dorsolaterale Gebiet des Urmundrandes zu liegen. — Ein ähnliches Verhalten würde eintreten, wenn der terminalen Wachstumszone eines vegetabilischen Sprosses ein stabförmiger, elastischer Widerstand vorgelagert wäre. Es würde in Anpassung an diesen Widerstand zu einer Einfurchung, zu einer Bifurcation des conisch gestalteten Vegetationskegels kommen, die so lange bestehen bliebe, bis der Widerstand überwunden ist. Es ist aber immer dasselbe Zellterritorium des Sprosses, welches eingespalten erscheint, es handelt sich also keineswegs etwa um eine fortlaufende Nahtbildung und eine fortschreitende Vereinigung vorher getrennt angelegter Theile. Solange der vorgelagerte Widerstand nachgiebig ist, werden die von der terminalen Wachstumszone proximalwärts apponirten Gebilde einheitlich sein, die passiv entstandene Einspaltung des freien Endes wird sich nicht auf sie fortsetzen. Ist aber der Widerstand unnachgiebig, dann würde die Gabelung auch auf die von dem terminalen Wachstumscentrum producirten Gebilde übergreifen.

Bei *Triton alp.* und *taen.* liegen nun genau dieselben Verhältnisse vor, wie bei *Ceratodus*. Dies bestätigt auch ein Vergleich der von ROETHIG (1901) an *Triton taen.* gewonnenen Photogramme mit den vorbesprochenen Schnittbildern von *Ceratodus*. Was ROETHIG im Schnitte 1 als eingestülptes Entoderm bezeichnet, ist ein von den vortretenden seitlichen Urmundlippen überwachsener Abschnitt des Entodermfeldes. Wie bei *Ceratodus* entspricht die seitliche Ausladung der Urdarmhöhle nicht der Mitte der Ursprungszone der Mesodermflügel, sondern dem Ende der Spalte zwischen den letzteren und der Dotterzellenmasse und ist auch demgemäss zu beurteilen (vergl. p. 679). Ob es gerechtfertigt ist, die dargestellten Bilder als Beweise einer Urmundnaht, die Rückenrinne als ein Product der Verschmelzung der Urmundränder zu betrachten, wird erst nach der Darstellung der gesamten Längenentwicklung des Keimes, sowie der Entstehung des peristomalen Mesoderms zu erörtern sein.

Embryonen aus dem **Stadium 22** (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 22 s, 22 h, Normentafel *Ceratodus*, Fig. 22) unterscheiden sich von solchen aus dem Stadium 21 vor allem durch das stärkere Vortreten der Medullarwülste, die an ihrem vorderen Ende durch den sogenannten queren Hirnwulst in Verbindung treten. In ihren mittleren Abschnitten, in der späteren Cervicalregion, nähern sie sich bereits einander, so dass die Neuralanlage lyraförmig gestaltet erscheint. In diesem Gebiete, im Bereiche jener intermediären Zone (vergl. p. 673) beginnt auch an dem zugehörigen, bereits isolirten Mesodermabschnitte die Sonderung der Dorsalsegmente¹⁾. Die axialen Mesodermflügel (vergl. Schnittbild Textfig. 13) werden in ihren dorsalen Abschnitten höher, treten zu beiden Seiten der Medullar-

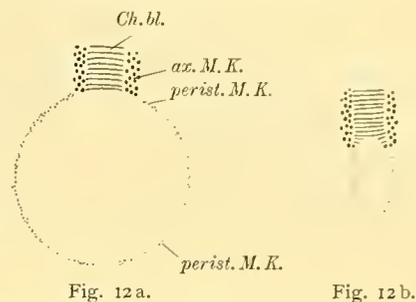


Fig. 12 a.

Fig. 12 b.

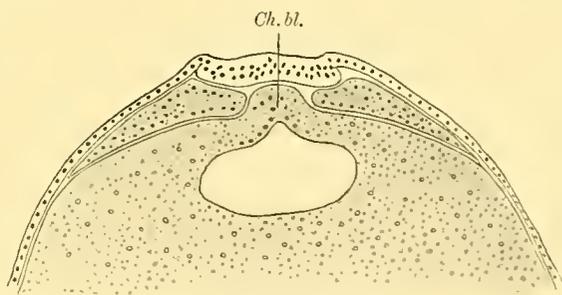


Fig. 13.

1) Da der Ausdruck Ursegmente für die die ganze Breite der Mesodermflügel einnehmenden Segmente des *Amphioxus* zu reserviren ist, bezeichne ich die sogenannten Urwirbel als Dorsalsegmente.

platte ein wenig vor. Ihre Zellen nehmen ein epitheliales Gefüge an und ordnen sich in zwei Schichten, während in den seitlichen Abschnitten eine Sonderung in zwei Blätter noch nicht bemerkbar ist. Letztere bestehen in ihrem Randabschnitte nur aus einer Zelllage, die der Dotterzellenmasse zwar innig anliegt, aber doch deutlich von ihr abgrenzbar ist. Die Mesodermflügel drängen sich mit keilförmig zugespitzten Rändern zwischen das Ektoderm und die Dotterzellenmasse ein. Das Chordablastem bildet

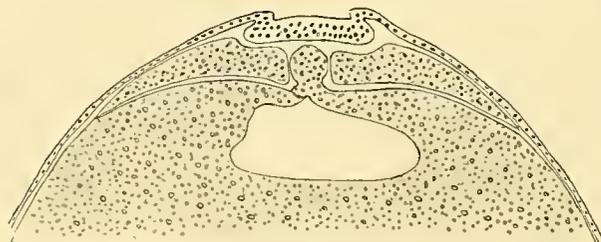


Fig. 14.

wie im Schnitte 4 eine Rinne und erscheint in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. An einem durch die Mitte des Keimes geführten Schnitte (Textfig. 14) tritt bereits der Process der Abschnürung der Chorda und deren Unterwachsung durch das benachbarte Entoderm in Erscheinung. Dieser Vorgang spielt sich in derselben Weise ab wie bei *Triton* und zeigt deutliche Anklänge an die Verhältnisse beim *Amphioxus*. — Durchschnitte durch die Urmundregion ergaben dieselben Bilder wie beim vorhergehenden Stadium.

Im **Stadium 23** hat die Längenentwicklung des Keimes schon erhebliche Fortschritte gemacht. Beim Vergleiche der Seitenansichten (SEMON, Taf. 3, Fig. 23 s, mit Taf. 2, Fig. 20 s; Normentafel 1, Fig. 23) zeigt sich, dass die Neuralplatte die ganze Dorsalseite und die beiden Pole des linsenförmigen Eies einnimmt. Die Längenzunahme erfolgt hauptsächlich durch die Differenzirung der caudalen Appositionszone, das intussusceptionelle Wachstum des vorderen Keimbezirkes macht keine so erheblichen Fortschritte. Zugleich mit der an der äusseren Oberfläche vortretenden Medullarplatte hat auch die Urdarmwand und mit dieser die Urdarmhöhle an Ausdehnung zugenommen. Letztere zeigt, wie das auf Taf. LIX/LX, Fig. 1 dargestellte, auf den Medianschnitt projecirte Ausgussmodell veranschaulicht, einen dem Profil des Keimes entsprechenden sichelförmigen Verlauf. Durch das Auseinanderweichen der beiden dorsalen Keimbezirke wird die Dotterzellenmasse von vorn und hinten zusammengeschoben und wölbt sich nun dorsalwärts, gegen die Urdarmhöhle vor, deren Boden sie bildet. Die Urdarmhöhle ist in ihrem mittleren und vorderen Abschnitte sehr geräumig. Nach vorn zu, woselbst die Medullarwülste lyraförmig auseinanderweichen, wird sie bei gleicher Breitenausdehnung allmählich niedriger und weist an ihrer Dorsalseite eine leichte Concavität auf. Das Profil der Urdarmhöhle entspricht ziemlich genau der Contour der Medullarplatte und zeigt am vorderen Ende der Neuralplatte — im Bereiche des sog. queren Hirnwulstes — eine leichte Vorwölbung. Unterhalb der letzteren verschmälert sich die Urdarmhöhle zusehends und endigt schliesslich kielförmig zugespitzt am Uebergange des vorderen epithelialen Entodermfeldes in die Dotterzellenmasse (vergl. p. 675). Bei einem anderen Embryo desselben Alters gingen vom blinden Ende der Urdarmhöhle seitliche, in die Dotterzellenmasse vorgreifende Divertikel aus. Gegen den Urmund zu nimmt die Urdarmhöhle in allen Dimensionen ab und zeigt einen querovalen Durchschnitt. Kurz vor dem Urmunde befindet sich jene dorsale, durch die Einrollung der Urmundlippe entstandene Ausladung, die auch auf die seitlichen Ränder übergreift und bereits an den Querschnitten der Textfigg. 7—10 gezeigt wurde. Die dorsale Urmundlippe ist wulstförmig begrenzt, die ventrale so wie im Stadium 22 nahezu rechtwinklig abgesetzt. Der Urmund ist eine in sagittaler Ebene eingestellte Spalte, die in der Mitte durch eine partielle gegenseitige Anlagerung der seitlichen Urmundränder unterbrochen erscheint. Eine Verschmelzung der Urmundränder konnte ich an dieser Stelle nicht mit voller Sicherheit constatiren. Auch der Umstand, dass im nächsten Stadium der Urmund wieder vollkommen einheitlich erscheint, spricht gegen die Annahme einer Sonderung des Urmundes (dieses Stadiums) in einen dorsalen und ventralen Abschnitt (Canalis neurentericus und After).

In der mittleren Region des Keimes ist nun die Chorda bereits auf eine längere Strecke isolirt und von der Darmwand unterwachsen. Im Bereiche der vorderen und hinteren Wachstumszone ist das Chordablasterm noch in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1). Die Mesodermflügel erscheinen in noch grösserer Ausdehnung isolirt, als die Chorda, sie sind in Folge der steten Appositionsthätigkeit der hinteren Wachstumszone erheblich verlängert worden, und im selben Maasse sind ihre beiden Ursprungszonen auseinandergewichen. In diesem Stadium sind 5 Dorsalsegmente vorhanden (vergl. Taf. XLV, Fig. 1, welche die vorderen zwei Drittel des Keimes darstellt, durch einen schräg durch die Dotterzellenmasse geführten Schnitt begrenzt). Im Bereiche der Dorsalsegmente weisen die Mesodermflügel ihre grösste Breitenausdehnung auf. Dies sind deren älteste Abschnitte. Nach vorn zu verschmälern sich die Mesodermflügel und laufen in zwei streifenartige Zellencomplexe aus, die in geringer Entfernung vom queren Hirnwulste endigen. — Auch nach rückwärts gegen den Urmund hin nehmen die Mesodermflügel allmählich an Breite ab (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 3, Hinteransicht des Keimes). Ihre caudale Ursprungszone reicht nun schon fast bis an die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundes heran, und sie sind in diesem Gebiete sicherlich rein peristomal. Es ist also vor allem die Längenausdehnung des Mesoderms — durch die stete Apposition von seiten der caudalen und cranialen Keimbezirke — in rascher Zunahme begriffen. Das zum Theil intussusceptionelle Flächenwachsthum nach den beiden Seiten hin schreitet etwas langsamer fort. Die Dotterzellenmasse liegt dem Ektoderm noch in grosser Ausdehnung unmittelbar an. Der freie Rand der Mesodermflügel ist keilförmig zugespitzt und wirft daher an der äusseren Oberfläche des Keimes keinerlei Erhebung auf. Er zeigt, wie aus den Tafelabbildungen zu ersehen ist, einen geschweiften Contour. Da und dort treten einzelne im Verbanne der Mesodermflügel befindliche Zellen ein wenig vor — ein Verhalten, welches bei der Herstellung der Modelle nicht berücksichtigt wurde, da es in erster Linie darauf ankam, die allmähliche Ausdehnung der Mesoderms zur Darstellung zu bringen. Insofern sind die betreffenden Abbildungen ein wenig schematisirt. Ein Zusammenhang der Randstreifen des Mesoderms mit der Dotterzellenmasse war nirgends zu beobachten. Die Mesodermflügel hängen nur im Bereiche der beiden dorsalen Ursprungszonen mit der Urdarmwand zusammen, im Uebrigen sind sie vollkommen frei.

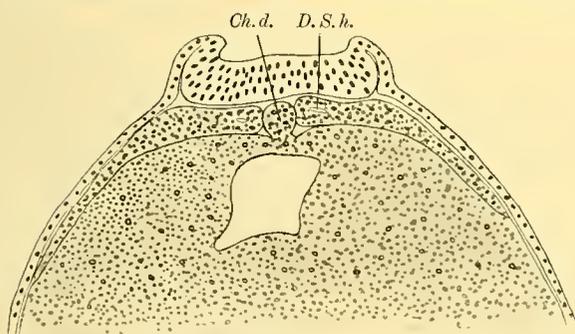


Fig. 15.

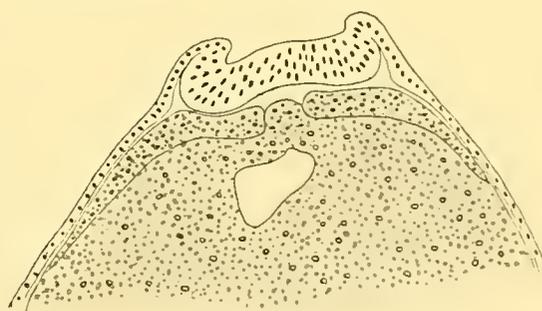


Fig. 16.

Anbei sind einige Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Keimes abgebildet, deren erster (15) durch die Gegend des vordersten Dorsalsegmentes geführt ist (Textfig. 15), in dessen Innerem bereits ein spaltförmiges Lumen aufgetreten ist (*D.S.h.*). Die Chorda ist erst in Ablösung begriffen und wird von dem seitlich benachbarten Entoderm unterwachsen. Etwas weiter nach vorn (Schnitt 16) bietet die Chordaanlage dasselbe Verhalten dar wie der Schnitt 13 des vorhergehenden Stadiums (p. 681). Die Mesodermflügel haben sich weiter nach den beiden Seiten hin ausgebreitet, die Medullarwülste sind in Erhebung begriffen. Die Urdarmhöhle war bei diesem Embryo nicht so geräumig, wie bei dem zur Darstellung des Ausgusses benütztem (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1). — Der Schnitt 17 erreicht bereits die craniale Ursprungszone des axialen Mesoderms, die in Taf. XLV,

Fig. 3 braun punktiert eingetragen ist. Das dorsomediane Chordablastem, die beiden axialen Mesodermkerne und die dorsolateralen Entodermabschnitte bilden das Dach der Urdarmhöhle, die nach vorn zu an Breite rasch zunimmt. Der von dem Entodermfelde der Dotterzellenmasse gebildete Boden der Urdarmhöhle weist eine unebene höckerige Oberfläche auf. — Der Schnitt 18 ist durch jenes Gebiet geführt, in dem sich die Mesodermflügel ziemlich rasch verschmälern und daher einen concaven freien Rand besitzen. An ihrem Ursprunge finden

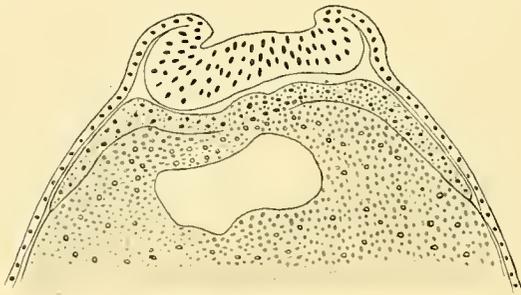


Fig. 17.

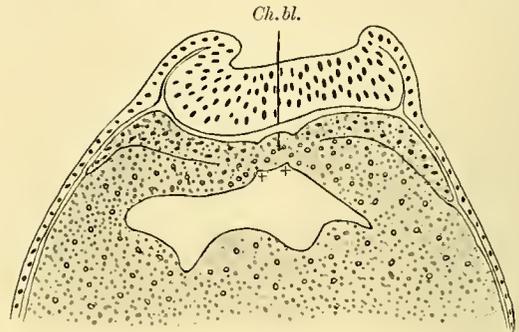


Fig. 18.

sich rinnenförmige Einsenkungen (××), die caudalwärts mit einander convergiren und in die seichte Chordarinne des Abschnittes der Textfig. 17 übergehen. Es hat den Anschein, als ob die, diese Rinnen lateral begrenzenden, lippenförmigen Erhebungen des Entoderms durch die beginnende Unterwachsung der axialen Mesodermkerne und des Chordablastems hervorgerufen würden, welche den Process der Abschnürung der Mesodermflügel und der Chorda einleitet (Textfig. 18). Das Chordablastem (Chordaentoderm) wird im Schnitt 18 von einer einschichtigen Lage hoher prismatischer Zellen gebildet, während im Schnitt 17 die dorsomediane Urwand aus mehreren Zellschichten besteht, deren innerste dem Lumen zugekehrte wohl durch die Unterwachsung gebildet worden ist. (Die Kerne

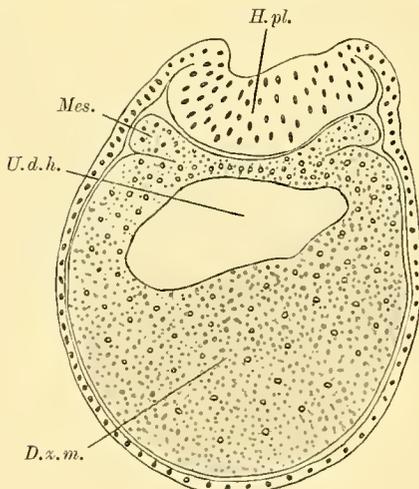


Fig. 19.

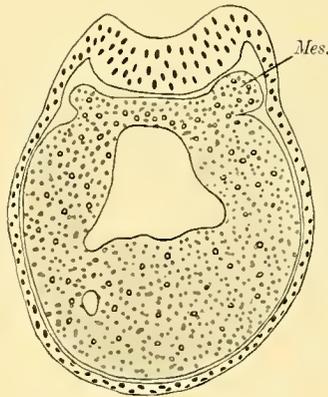


Fig. 20.

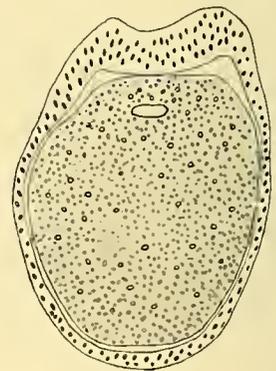


Fig. 21.

dieser Schicht sind geringelt eingetragen.) — Weiter nach vorn zu (Schnitt 19) werden die Mesodermflügel immer schmaler, die Ausdehnung der Urdarmhöhle nimmt in allen Dimensionen ab (Textfig. 19). Die beiden Ursprungszonen des Mesoderms weichen etwas auseinander, die zwischengelegene einschichtige Zone der Urdarmwand verbreitert sich. — Der Schnitt 20 trifft das vordere leistenförmig vortretende, etwas gewulstete Ende des linken Mesodermflügels (Textfig. 20). — Der Schnitt 21 ist durch den queren Hirnwulst gelegt (Textfig. 21) und

kappt die darunter gelegene Ausladung der Urdarmhöhle ab (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1). Er ist durch das mesodermfreie Gebiet geführt.

Im **Stadium 24** haben sich die Medullarwülste schon nahezu in ganzer Ausdehnung einander fast bis zur Berührung genähert (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 24s). An ihrem caudalen Ende weichen sie auseinander und verflachen sich zu beiden Seiten des spaltförmig verengten Urmundes. An ihrem vorderen Ende biegen sie in einander um (querer Hirnwulst). Ihr vorderer Abschnitt erscheint im Vergleiche zum übrigen, der im Radius der Eioberfläche gekrümmt ist, ein wenig abgeflacht. Am Mesodern (vergl. Taf. XLV, Fig. 3) zählen wir 7 durch segmentale Spalten von einander abgegrenzte Dorsalsegmente. Beim Vergleiche der auf Taf. XLIV, Fig. 1 und 3 abgebildeten Modelle, sowie der entsprechenden Sagittalschnitte zeigt sich, dass die erste intersegmentale Spalte des Stadiums 24 dem vorderen Ende der Mesodernflügel sowie dem queren Hirnwulste fast um eine Segmentbreite näher liegt, als im Stadium 23. Dieser Befund würde, wie ich bereits (1907) angegeben habe, dafür sprechen, dass vor der ersten segmentalen Spalte des Stadiums 23 noch eine weitere aufgetreten sei. Berücksichtigt man jedoch die nicht unerhebliche Variation in der Längenentwicklung der Embryonen, so kann der an 2 Embryonen gemachte Befund noch nicht als vollwerthiger Beweis gelten, das thatsächlich das erste nach vorn und hinten abgegrenzte Dorsalsegment des Stadiums 23 dem zweiten Segmente des Stadiums 24 entspricht. Diese Frage kann nur an einem grösseren Untersuchungsmateriale — mir standen nur 5 Embryonen aus beiden Stadien zur Verfügung — mit Sicherheit gelöst werden. — Das vorderste cranial- und caudalwärts abgegrenzte Dorsalsegment ist übrigens nicht das erste der definitiven Reihe, denn dieses grenzt sich oralwärts nicht durch eine segmentale Spalte ab und wird erst bei seiner histologischen Differenzirung, durch die Ausbildung des ersten Myotoms als solches erkennbar.

An dem (combinirten) Medianschnitt der Taf. LIX/LX, Fig. 2 sind die Ränder der noch nicht mit einander vereinigten Medullarwülste noch nicht zu sehen, sondern nur der dorsomediane Wandabschnitt der Neuralplatte. Da die Erhebung der Medullarwülste eine geringe Einsenkung der letzteren bedingt, tritt der quere Hirnwulst deutlicher vor, als im Stadium 23. — Mit der Neuralplatte hat auch die Chorda an Länge zugenommen, und zwar weniger nach vorn hin, als in caudaler Richtung. Es zeigt sich also, dass die Längenentwicklung dieser Gebilde vor allem durch die Apposition von Seiten des hinteren Keimbezirkes erfolgt. Das Ende der Grenzlinie zwischen der (in der Abbildung gestrichelt angegebenen) Chorda dorsalis und dem dorsalen Entoderm entspricht der Stelle, wo die seitlichen Entodermabschnitte die Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel unterwachsen. Von dieser Stelle an bis zum Rande der dorsalen Blastoporuslippe erscheint das Chordablastem in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. Am Rande der Urmundlippe geht das letztere am Medianschnitte in die Neuralplatte über. — Die Urdarmhöhle ist in ihrem mittleren Abschnitte — wohl in Folge der Zusammenschiebung der Dotterzellenmasse — erheblich eingeeengt, nur ihr vorderer (Kopf-)Abschnitt ist verbreitert geblieben. Am hinteren Abschnitte der Urdarmhöhle finden wir wiederum jene seitlichen Ausladungen vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1, sowie die Textfigg. 8—10), welche durch das Vortreten der seitlichen Urmundlippen bzw. die Ueberlagerung des die Dotterzellenmasse gegen die Urdarmhöhle begrenzenden Entodermfeldes entstanden sind. Jene dorsomediane Ausladung ist offenbar durch das weitere Vordringen der terminalen Appositionszone zum Verstreichen gebracht worden. Der Urmund erscheint als eine einheitliche, median gestellte, von beiden Seiten eingeengte Spalte. Am vorderen Ende der dorsalen Urdarmwand ist die innere Mundbucht aufgetreten (*e. M. b.*).

Die nachstehenden Abbildungen stellen Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Keimes dar, deren Ebenen in die Skizze Textfigg. 28 eingetragen sind. Der Schnitt Textfigg. 22 ist durch die innere Mundbucht gelegt (*i. M. b.*), die sich deutlich gegen die Umgebung abgrenzt. — Das folgende Schnittbild 23 veranschaulicht die Veränderung, die sich in der Ebene des Schnittes 20 vom Stadium 23 im Bereiche der

vorderen Commissur der Medullarwülste, des sogenannten queren Hirnwulstes vollzogen hat (Textfig. 23). Die beträchtlich vergrößerten, vorderen Abschnitte der axialen Mesodermflügel gehen zu beiden Seiten einer dorso-medianen Zone aus der Urdarmwand hervor, die an dieser Stelle etwas verdickt ist und gegen das Lumen der Urdarmhöhle vortritt. Die dorsomediane Zone wird, wie insbesondere Medianschnitte durch die leicht gewellte Decke der Urdarmhöhle lehren, von einer einschichtigen Lage hoher, prismatischer Zellen gebildet. Auch in

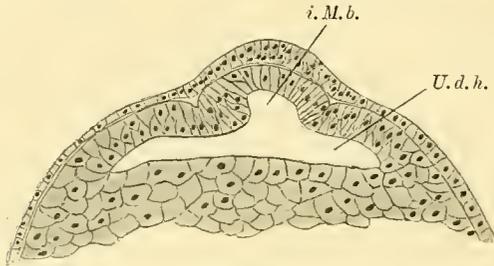


Fig. 22.

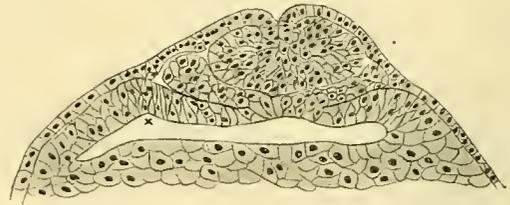


Fig. 23.

der Ebene der Schnitte 24 und 19 haben die Mesodermflügel an Umfang erheblich zugenommen und erscheinen an ihren seitlichen Rändern etwas verdickt (Textfig. 24). Die Proliferation des Mesoderms hat im vorderen Abschnitte des Keimes eine Vorwölbung der dorsolateralen Urdarmwand nach innen zur Folge. Letztere erscheint daher an der inneren Oberfläche deutlich von der seitlichen Wand abgesetzt. Der so gebildeten Furche (x) entspricht an der äusseren Oberfläche des Entoderms (vergl. Taf. XLIV, Fig. 4), sowie am Ausgussmodelle der Urdarmhöhle (Taf. LIX/LX, Fig. 2) eine Vorrangung (x). Auch das dicht anliegende noch einschichtige Ektoderm wird durch die vorderen Abschnitte der Mesodermflügel etwas vorgewölbt, so dass es in der Oberflächenansicht (SEMON Taf. 3, Fig. 24) den Anschein hat, als würde die durch die innere Mundbucht aufgeworfene

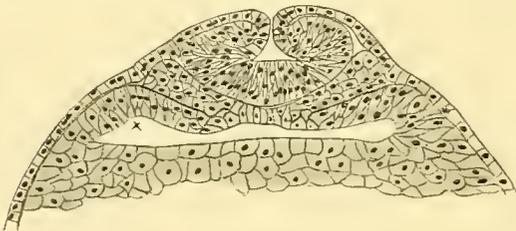


Fig. 24.

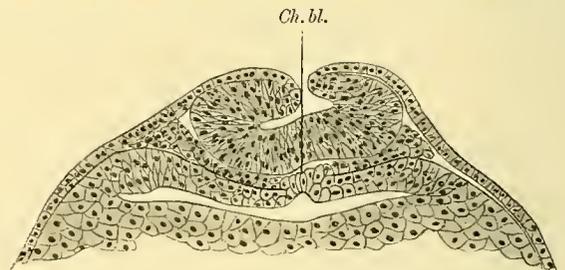


Fig. 25.

Erhebung nach beiden Seiten hin verstreichen. Dort, wo dies der Fall ist, etwa in der Ebene des Schnittes 25, beginnt sich das Mesoderm seit- und ventralwärts vorzuschieben und endigt dann mit keilförmig zugeschärftem, freiem Rande. Dieser ruft eine ganz gleichmässige Abhebung des Ektoderms hervor (Textfig. 25). In dieser Region ist auch am Ektoderm von einer dorsolateralen Vorwölbung nichts zu sehen. Vergleichen wir diesen

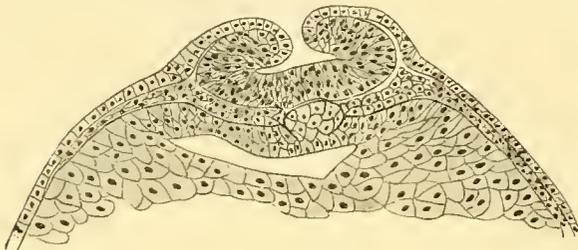


Fig. 26.

Schnitt mit dem correspondirenden Schnitt 18 vom vorhergehenden Stadium, so zeigt sich, dass die gegen das Lumen zu vorspringenden lippenförmigen Erhebungen des Entoderms der dorsalen Urdarmwand sich schon fast bis zur Berührung genähert haben, so dass es — so wie im Stadium 23 in der Ebene der Schnitte 6, 9 und 8 — zur Bildung einer dorsomedianen Rinne gekommen ist, deren Grund von einer ganz

schmalen, zwischen die Ursprungszonen des Mesoderms eingeschalteten, einschichtigen dorsomedianen Zone der Urdarmwand gebildet wird. — Bis in die Ebene dieses Schnittes reicht die vordere Ursprungszone der Mesodermflügel, der vordere Keimbezirk. In der Ebene des Schnittes 26 erscheinen die axialen Mesodermflügel vom Entoderm bereits gesondert (Textfig. 26). An der Decke der Urdarmwand ist von einer dorsomedianen Rinne nichts mehr zu sehen, es besteht daselbst eine anscheinend einheitliche, ziemlich beträchtliche Verdickung der Urdarmwand, an welcher sich bereits die von beiden Seiten vorgreifende Abgrenzung eines dorsalen grösseren Zellcomplexes bemerkbar macht. Die Abschnürung erscheint im folgenden Schnitte 27, welcher mit den Schnitten 6, 7 und 9 zu vergleichen wäre, bereits vollzogen (Textfig. 27). Es ist zur Isolirung eines zwischen der Neuralplatte und dem Entoderm gelegenen stabförmigen Zellcomplexes, der Chorda dorsalis, gekommen, welchem zu beiden Seiten die Mesodermflügel anliegen (Textfig. 28).

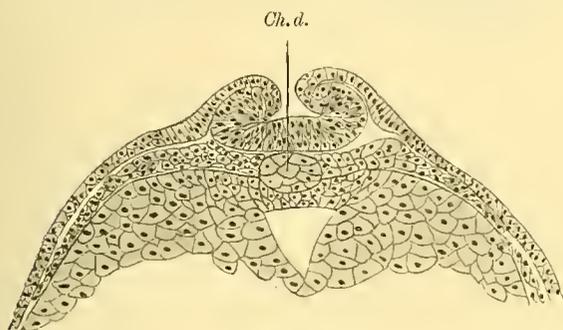


Fig. 27.

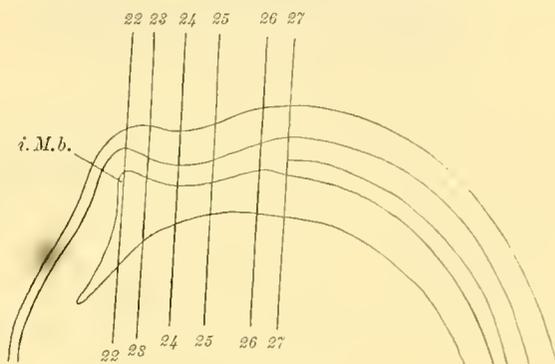


Fig. 28.

Das **Stadium 25** ist durch die beginnende Verschmelzung der Medullarwülste charakterisirt, welcher Vorgang im Bereiche der Hirnplatte einsetzt und allmählich caudalwärts fortschreitet (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 25 o). Das vordere Ende des so entstandenen Neuralrohres wird von einem hufeisenförmig gekrümmten Wulste umsäumt, der gegen das segmentirte Gebiet hin verstreicht. Die Nahtstelle des Medullarrohres ist an der äusseren Oberfläche des Keimes durch eine mediane Furche gekennzeichnet, die sich caudalwärts, gegen den Urmund hin verbreitert. In dieser Region liegt der zuletzt apponirte Abschnitt der Neuralplatte noch frei. Die Medullarwülste sind erst in Erhebung begriffen (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 25).

Nach Entfernung des Ektoderms zeigt sich an dem auf Taf. XLIV, Fig. 5 abgebildeten Modelle, dass die innere, entodermale Mundbucht das vordere Ende des Neuralrohres ein wenig überragt. Die verschmälerten vorderen Abschnitte der axialen Mesodermflügel reichen nun zu beiden Seiten so weit vor, wie das Neuralrohr in der Mitte. Diese vorderen Abschnitte des Mesodermflügels werfen nun mit der inneren Mundbucht jene hufeisenförmig gebogene Wulst auf, welche die Hirnanlage umsäumt. An den dorsalen Abschnitten der Mesodermflügel sind nunmehr 10 Dorsalsegmente von einander gesondert. Ungefähr an der Stelle, wo sich die vorderen Abschnitte der Mesodermflügel zu verbreitern beginnen, wölbt sich unter ihnen eine leistenförmige Ausladung des Urdarmes vor, die Anlage der ersten Schlundtasche (vergl. Taf. XLIV, Fig. 6 *I. Schl. t.*). Letztere erscheint caudalwärts und seitlich deutlich abgesetzt, nach vorn verstreicht sie allmählich. Die vordere, langgestreckte Ursprungszone des Mesoderms wird in der Seitenansicht durch diese Schlundtasche zum Teil verdeckt und reicht nach vorn bis an die Wand der inneren Mundbucht. — Die caudale Ursprungszone ist auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 5 dargestellt und erstreckt sich über den ganzen seitlichen und ventrolateralen Rand des Urmundes. Dieser peristomale Theil der Mesodermursprungszone geht ohne Grenze in den zu beiden Seiten des Chordablastems gelegenen axialen Abschnitt derselben über. — Die Dotterzellenmasse liegt an der Ventralseite des Keimes noch in grosser Ausdehnung dem Ektoderm unmittelbar an.

Wir wenden uns nun der Betrachtung einiger Querschnitte zu, die durch die vorderen (Schnittbilder 29—33) und hinteren Mesodermursprungszonen (36—39) geführt sind. — Vorn erstrecken sich die Mesodermkeime, wie bereits erwähnt, auf die Wand der inneren Mundbucht (Textfig. 29). Sie haben sich durch intussusceptionelles Wachstum zugleich mit den übrigen Componenten des vorderen dorsalen Keimbezirkes nach vorn verlängert.

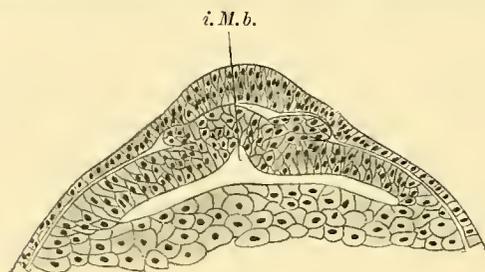


Fig. 29.

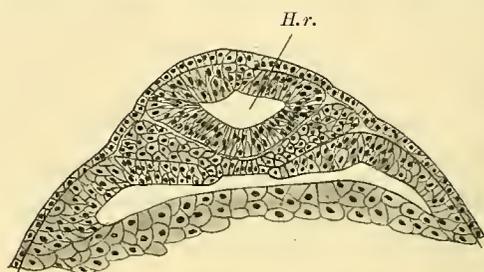


Fig. 30.

Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel sind noch schmal und wölben das Ektoderm ein wenig vor. — Auf einem durch den vordren Abschnitt des Hirnrohres gelegten Querschnitte (Textfig. 30) erscheinen die beiden Ursprungszonen des Mesoderms — wie im Schnitte 24 vom Stadium 24 — durch jene einschichtige epitheliale dorsomediane Zone der Urdarmwand, das Chordablastem, gesondert. Von den benachbarten dorso-lateralen Abschnitten der Urdarmwand sind sie durch lippenförmig vortretende Erhebungen der letzteren abgegrenzt, deren Auftreten ebenso wie im Schnitte 18 auf die beginnende Unterwachsung der Mesodermkeime

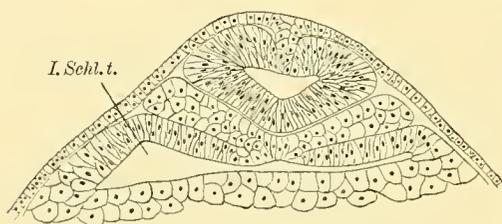


Fig. 31.

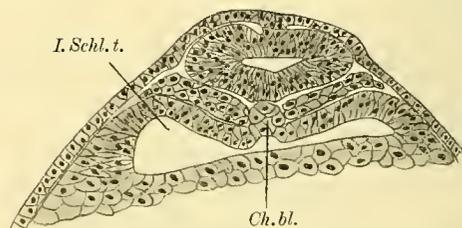


Fig. 32.

durch das seitlich benachbarte Entoderm schliessen lässt. Caudalwärts (Textfig. 31) convergiren die durch diese Vorsprünge erzeugten Rinnen und laufen in eine leichte dorsomediane Einsenkung aus. In demselben Maasse wird auch jene dorsomediane Zone der Urdarmwand immer schmaler. Auch die beiden Mesodermursprungszonen rücken näher an einander. Die Unterwachsung der Mesodermkeime und des Chordablastems

macht also rege Fortschritte. In der Ebene des Schnittes 32 erscheinen die axialen Mesodermflügel von der Urdarmwand bereits abgeschnürt (Textfig. 32). So kommt in der Ebene des Schnittes 25 vom Stadium 24 ein Verhalten zu Stande, welches im Stadium 24 erst in der segmentirten Region Platz gegriffen hat. — Die Schnitte 32 und 33 zeigen besonders deutlich, wie nach erfolgter Ablösung des Mesoderms das dorsomediane Chordablastem mit dem seitlich angrenzenden Entoderm eine niedrige an ihrem Grunde verdickte Falte bildet (Textfig. 33), die sogenannte

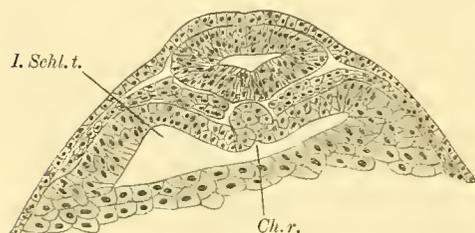


Fig. 33.

Chordarinne (*Ch. r.*). Diese Rinne wird durch die medialwärts gerichtete Bewegung ihrer beiden Blätter — der Umschlagsstelle des Chordablastems in das Entoderm — allmählich geschlossen (Textfig. 34). Auf diese Weise wird also das Chordablastem von dem benachbarten Entoderm unterwachsen und von der Begrenzung

der Urdarmhöhle ausgeschaltet. Alsdann beginnt es sich in der bereits oben geschilderten Weise von der Darmwand zu isolieren und zum Chordastrange umzubilden. — Bei der Untersuchung der Querschnitte 32 und 33, die durch die caudale Hälfte des erweiterten, vorderen (zum Teil Kopf-)Abschnittes der Urdarmhöhle gelegt sind, zeigt sich ferner, dass die Decke der letzteren unter den sie bedeckenden Mesodermflügeln dorsolateralwärts ausladet — an einer Stelle, wo im vorhergehenden Stadium (vergl. Schnitt 25, 26) keine Erhebung vorhanden war.

Diese Ausladungen sind die ersten Anlagen der hyo-
mandibularen Schlundtaschen. Sie verdecken in
der Seitenansicht das Chordablastem.

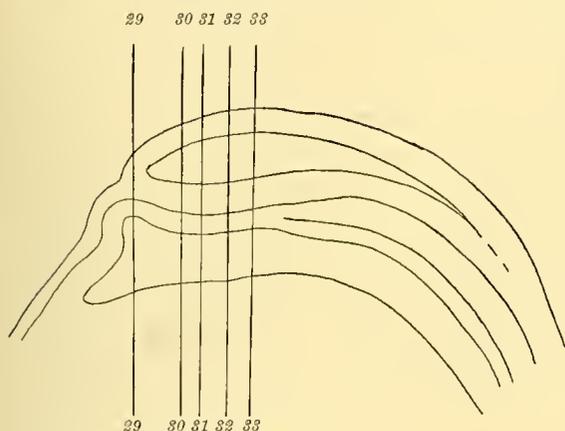


Fig. 34.

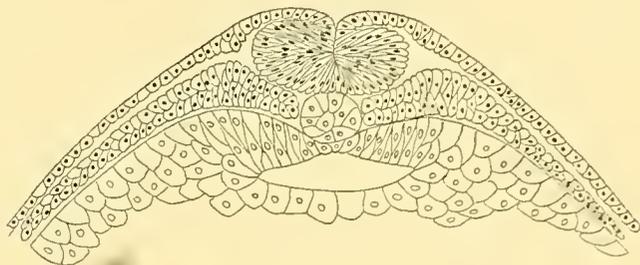


Fig. 35.

Das Neural- bzw. Hirnröhr besitzt ein quergestelltes, spaltförmiges Lumen, welches gegen die Mitte des Keimes immer enger wird und endlich vollkommen verschwindet (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 3). Dieses Verhalten ist dadurch zu Stande gekommen, dass sich die Medullarwülste nicht nur mit ihren freien Rändern, sondern an ihrer ganzen Oberfläche dicht aneinander gelegt haben. Wie Querschnitte durch die mittlere Region des Keimes deutlich erkennen lassen (Textfig. 35), berühren sich die oberflächlichen Zellen der beiden Hälften im Bereiche einer feinen medianen Grenzlinie mit ihren freien Flächen — ein Verhalten, welches an Median-schnitten aus begreiflichen Gründen nicht zu constatiren ist. Gegen die Berührungsfläche senkt sich eine in der Fortsetzung der Medullarnaht gelegene Rinne spitzwinklig ein. Die Chorda und die axialen Mesodermflügel sind in diesem Gebiete schon längst vom Entoderm unterwachsen und isolirt. — Caudalwärts wird die Berührungsfläche immer schmaler, die Bodenschichte der Medullarplatte höher und die mediane Rinne an der äusseren

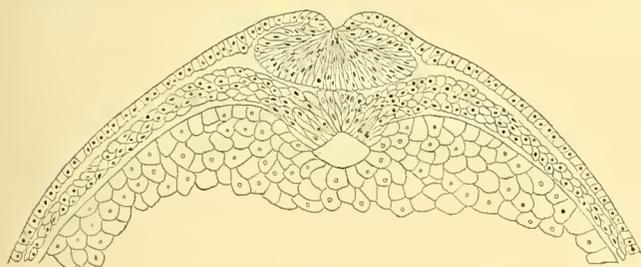


Fig. 36.

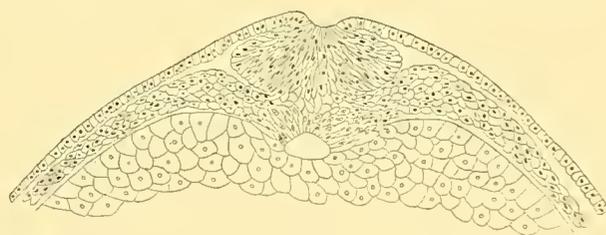


Fig. 37.

Oberfläche flacher. In der Ebene des Schnittes 36 erscheinen die Medullarwülste noch nicht mit einander vereinigt (Textfig. 36); in den folgenden Schnitten sind sie erst in Erhebung begriffen. — Die Bildung des Neuralrohres erfolgt demnach in dieser Region insofern etwas atypisch, als sich die Medullarwülste nicht frei erheben und mit ihren Randabschnitten verwachsen, sondern ihr Zellmaterial sich gewissermaassen entlang der Oberfläche der Medullarplatte gegen die Medianebene bewegt, woselbst es sich unter Bildung einer medianen Grenzebene zusammenschiebt. — Im Schnitt 36 sind bereits die hinteren Ursprungszonen des axialen Mesoderms, die Meso-

dermkeime der hinteren Appositionszone getroffen, die zu beiden Seiten des Chordablastems gelegen sind. Zwischen den axialen Mesodermflügeln und den sich erhebenden Medullarwülsten tritt nach innen eine leistenförmige Verdickung des noch nicht in zwei Schichten gesonderten Ektoderms vor, dem keine weitere Bedeutung zukommt. Sie ist in formaler Anpassung entstanden. — Der Schnitt 37 trifft bereits die dorsale Urmundlippe. Das Chordablastem geht ohne Grenze in die Neuralplatte über, die beiderseits von den axialen Mesodermflügeln durch tief eingreifende Spalten gesondert erscheint (Textfig. 37). Das Lumen des Urdarmes ist nun erheblich eingengt (vergl. auch Taf. LIX/LX, Fig. 3) und zeigt einen dreieckigen Querschnitt. — Der Schnitt der Fig. 38 ist nahe dem freien Rande der dorsalen Urmundlippe geführt, welcher jenen terminalen Keimbezirk begrenzt, der das Neuralrohr, die Chorda und die axialen Mesodermflügel nach vorn zu apponirt. Eine präcise Sonderung der einzelnen Componenten dieses Keimes für die Axengebilde des Rumpfes ist unmöglich (Textfig. 38). Es lässt sich nur sagen, dass die Bildungsstätte für die Neuralplatte dorsal, das Chordablastem ventral und die axialen Mesodermursprungszonen zu deren beiden Seiten gelegen sind. Letztere gehen am Schnitte ohne Grenze in die seitliche Darmwand über, das Entoderm im engeren Sinne, welches gleichfalls von dieser Region aus nach vorn zu apponirt wird. — Ein Schnitt durch die ventrolateralen Abschnitte des Urmundes ist in der Textfig. 39 dargestellt. Die einander zugekehrten Zellterritorien repräsentiren die Ursprungszonen für das peristomale Mesoderm, den peristomalen Mesodermkeim (*p.Mes.K.*). Das keilförmig begrenzte peristomale Mesoderm breitet sich von hier an der Oberfläche der Dotterzellenmasse nach den beiden Seiten

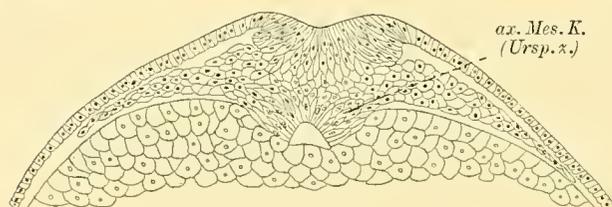


Fig. 38.

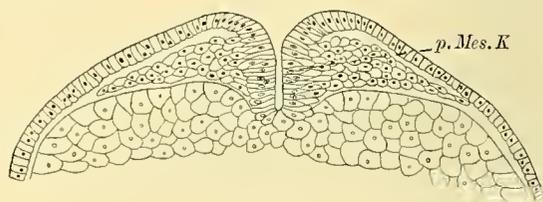


Fig. 39.

hin aus. Der Grund der rinnenförmigen Einsenkung wird vom Entodermfeld der Dotterzellenmassen gebildet. Ebenso wie am Schnitte 38 vermissen wir jene seitlichen Ausladungen des Lumens, welche die Schnitte 9 und 10 vom Stadium 24 aufweisen. Auch am Ausgussmodell Taf. LIX/LX, Fig. 3 ist von solchen Ausladungen nichts mehr zu sehen. Bei der Wanderung der dorsalen Urmundlippen, bezw. der ganzen Urmundregion und der dadurch bedingten Anstauung des Zellmaterials sind diese Ausladungen zum Verschwinden gebracht worden.

Die Ausdehnung des ventralen, unterhalb der inneren Mundbucht gelegenen Abschnittes der Urdarmhöhle ist beträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen. Ein geradezu excessives Verhalten war bei dem Embryo vorhanden, von welchem das auf Taf. LIX/LX, Fig. 3 abgebildete Ausgussmodell der Urdarmhöhle stammt. In diesem Falle erstreckt sich die Urdarmhöhle fast über die ganze Ventralseite des Embryos, zahlreiche zum Theil einander entgegenstrebende Divertikel greifen in die Dotterzellenmasse ein. — Meist ist die Urdarmhöhle asymmetrisch gestaltet.

Die Art und Weise, wie der terminale Keimbezirk der dorsalen Urdarmlippe nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirt, unterscheidet sich nun sehr deutlich von der Art, wie diese Gebilde (Neuralrohr, Chorda, axiales Mesoderm) im Bereiche des vorderen dorsalen Keimbezirkes verlängert werden. Die dorsale Urmundlippe ist ein Proliferationscentrum, welches den Keim für sämtliche Axengebilde repräsentirt. In der vorderen Wachstumszone, die gewissermaassen einen Spross dieses terminalen Keimbezirkes darstellt, ist ein derartiges Centrum nicht vorhanden. Die Urdarmwand entfaltet sich mit ihren Componenten — dem Chorda-

blastem und den axialen Ursprungszonen der Mesodermflügel — bis zu einem gewissen Grade selbständig und ohne unmittelbaren Zusammenhang mit dem Ektoderm der Neuralplatte. Immerhin haben diese beiden Komponenten des dorsalen Keimbezirkes wenigstens bisher mit einander gleichen Schritt gehalten. Hier herrscht intussusceptionelles Wachstum vor. Auf diese Weise kommt die innere Mundbucht und die gleichzeitige Verlängerung der Mesodermursprungszonen nach vorn zu Stande. Es lässt sich keine Stelle angeben, wo, wie z. B. an der dorsalen Urmundlippe, das Wachstum besonders rege wäre, es schreitet vielmehr an den beiden primären Keimblättern des Vorderkopfes nahezu gleichmässig fort. Der stete Nachschub des Mesoderms von Seiten der proliferirenden axialen Ursprungszonen erfolgt auf appositionellem Wege, aber die Urdarmwand als solche, sowie die Neuralplatte bzw. das Neuralrohr wachsen intussusceptionell in die Länge. Zwischen beiden bestehen gewisse correlative Beziehungen, die in den späteren Stadien noch deutlicher in Erscheinung treten werden. — Die Längenentwicklung des Vorderkopfes, insbesondere seiner Urdarmwand kann im vorliegenden Stadium relativ als beendet angesehen werden. In der Folge werden die Mesodermflügel nach beendeter Appositionsthätigkeit ihrer Ursprungszonen sammt diesen aus dem Verbande des Entoderms austreten, vom Entoderm successive unterwachsen werden. Dieser Vorgang schreitet in caudocranialer Richtung fort, so dass — ebenso wie beim *Amphioxus* — das vordere Ende des Mesoderms zuletzt isolirt wird. — Die Entwicklung des Vorderkopfes schlägt also schon frühzeitig andere Bahnen ein, als das terminale caudale Längenwachstum des Körpers, und erfolgt selbständig, unabhängig vom letzteren. Durch intussusceptionelles Wachstum der beiden Hauptkomponenten des vorderen, dorsalen Keimbezirkes — der Urdarmwand mit dem Chordablastem und den axialen Mesodermursprungszonen sowie der ektodermalen Neuralplatte wird ein beim *Amphioxus* in der ersten Anlage befindlicher und einseitig specialisirter Körperabschnitt zu selbständiger und eigenartiger Entfaltung gebracht.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Befunde, welche an der Auslese einer grösseren Anzahl eigens zum Studium dieser Verhältnisse neu angefertigter Schnittserien erhoben wurden, weichen in einem Punkte von der SEMON'schen Darstellung der Entwicklung des Mesoderms (SEMON, 1901) ab.

Nach SEMON's Darstellung soll die ganze, von der dorsalen Urmundlippe ins Innere des Eies vorgewachsene, invaginierte dorsale Urdarmwand — der dorsalen Platte LWOFF's entsprechend — in toto zur Bildung des Mesoderms und der Chorda aufgebraucht und das Epithel der dorsalen Darmwand dadurch gebildet werden, dass die ursprüngliche Decke der Urdarmwand von beiden Seiten her unterwachsen wird. Da sich die erste Anlage des Mesoderms in den Stadien bis 20 abspielt, so kann ich aus dem oben erwähnten Grunde diese Verhältnisse nicht durch tatsächliche Befunde illustriren. Die Kenntniss der entsprechenden Entwicklungsvorgänge am Urodeleni sowie die Untersuchung der ersten Anlage des Mesoderms an den beiden dorsalen Keimbezirken der *Ceratodus*-Gastrula ermöglichten es mir aber immerhin, zu einer Klärung dieser principiell sehr wichtigen Frage beizutragen. In der Deutung des von SEMON auf Taf. 33, Fig. 22 abgebildeten Querschnittes stimme ich mit SEMON vollkommen überein. Es liegt ein Schnitt durch die Mitte eines jungen zweischichtigen *Ceratodus*-Keimes vor, dessen inneres Keimblatt zu beiden Seiten des Bodens der Urdarmhöhle ohne Grenze in die Dotterzellenmasse bzw. deren Entodermfeld übergeht. Der Schnitt trifft jenen Entodermabschnitt, der später die epitheliale vordere und ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes bildet. Wie SEMON richtig hervorhebt, wird die Decke der Urdarmhöhle von der „durch Einwucherung entstandenen dorsalen Urdarmwand“ gebildet und erscheint zunächst völlig einheitlich (p. 324). Genau dieselben Bilder bieten *Triton*-Keime von derselben Entwicklungsstufe dar. Mit diesem Querschnitt vergleicht SEMON einen zweiten (Taf. 33, Fig. 27), der uns bereits vor eine vollzogene Thatsache stellt. Auch bei *Triton* zeigt sich an der correspondirenden Stelle dieselbe Anordnung der Schichten, nur mit dem einen Unterschiede, dass die Begrenzung der Urdarmhöhle allenthalben von einer continuirlichen Zellschichte

gebildet wird, von welcher zu beiden Seiten einer dorsomedianen epithelialen Zone die axialen Mesodermflügel hervorsprossen und sich nach den beiden Seiten hin mit freien, keilförmig zugeschärften Rändern ausbreiten. An *Ceratodus*-Keimen aus den Stadien 21—25 bieten sich speciell im Bereiche des vorderen dorsalen Keimbezirkes (vergl. Schnittb. 24, 30) ganz ähnliche Bilder dar. In dieser Region konnten wir — ebenso wie am hinteren Keimbezirke (vergl. Schnittb. 20—16, 23—25, 29—33, 38—36) das Hervorsprossen der Mesodermflügel aus der dorsalen Urdarmwand deutlich verfolgen. Sollte nun dieser fundamentale Process in dem zuerst auftretenden, anfangs eng umgrenzten und einheitlichen dorsalen Keimbezirke in anderer Weise erfolgen, als in den von diesem unmittelbar abstammenden, gewissermaassen seine Thätigkeit fortsetzenden vorderen und hinteren Abschnitten? — Es wurde bereits oben erwähnt, dass die Elemente der Dotterzellenmasse sich durch ihre Grösse und plumpe Gestalt, sowie durch den Umfang der in ihnen enthaltenen Dotterpartikelchen von den Epithelzellen der dorsalen und seitlichen Urdarmwand unterscheiden und in späteren Stadien ziemlich unmittelbar in die letzteren übergehen. Diese Stelle bietet einen locus minoris resistentiae dar, an welchen an den brüchigen Objecten nicht selten Einrisse und kleine Spalten entstehen. Dadurch kann eine Unterbrechung der die Urdarmhöhle auskleidenden Zellschichte vorgetäuscht werden. Ich habe sowohl bei *Triton*- wie an *Ceratodus*-Keimen zahlreiche Stellen vorgefunden, die ganz dieselben Verhältnisse darbieten, wie die von SEMON abgebildeten Schnitte, dazwischen und an schönen Serien fast ausnahmslos aber die von mir dargestellten Verhältnisse, die ich für die natürlichen Zustände halte. — Der von SEMON geschilderte Unterwachsungsprocess besteht an der dorsalen Urdarmwand entschieden zu Recht. Man kann hierfür keine bessere Ausdrucksweise finden, als sie SEMON gebrauchte: „Durch die Ausschaltung der Zellschichte, die bisher die dorsale Decke des Hohlraumes gebildet hat, aus seiner Begrenzung ist somit aus dem Urdarm der bleibende Darm geworden“ (p. 324). Damit hat SEMON den Moment treffend gekennzeichnet, bis zu welchem man in dieser Region von einer Urdarmwand sprechen darf. Die Divergenz unserer Anschauungen betrifft nur die Ausdehnung dieses Processes. Meine Befunde zeigen, dass derselbe nur auf die axialen, in die dorsale Urdarmwand eingeschalteten Mesodermkeime und das zwischengelegene Chordablastem beschränkt ist, die Mesodermflügel als solche aber nicht unterwachsen werden. Die letzteren breiten sich vielmehr frei zwischen dem Ektoderm und der seitlichen Urdarmwand bzw. der Dotterzellenmasse lateralwärts aus. — So erscheint also ein äusserer Grund als Ursache meiner Meinungsverschiedenheit mit jenem hochverdienten Forscher, dessen Unsicht und Sorgfalt wir das kostbare Untersuchungsmaterial zu danken haben.

Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die Bildung des axialen Mesoderms bei *Triton* in ganz ähnlicher Weise erfolgt wie bei *Ceratodus*. Meine Befunde bestätigen die Untersuchungen von HERTWIG (1883) und SCHWINK (1889), welche aber die Entstehung des Mesoderms im Kopfgebiete nicht eingehender berücksichtigten, in allen wesentlichen Punkten. Ich finde in den Angaben HERTWIG's und SCHWINK's nur die eine Thatsache zu wenig hervorgehoben, dass auch im vorderen Körpergebiete durch geraume Zeit hindurch eine mesodermbildende Zone der Urdarmwand in Thätigkeit ist, die Bildung des Mesoderms also nicht nur in caudaler Richtung fortschreitet. In letzter Linie stammt ja auch die craniale Mesodermursprungszone von der dorsalen Urmundlippe ab, sie erscheint gewissermaassen als ein selbständig gewordener Abschnitt der letzteren. — Das Ektoderm weist keinerlei Beziehungen zur Mesodermbildung auf. Es existirt weder ein Primitivstreif im Sinne JOHNSON's (1884) noch SCHULTZE's (1889). Ueber die Auffassung, welche sich BRACHET (1902, 1907) und RUFFINI (1907) auf Grund ihrer Untersuchungen an Anuren gebildet haben, will ich mich an anderer Stelle äussern, da meine eigenen diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht zum Abschlusse gebracht sind. — Den Ausführungen LWOFF's (1894) möchte ich auf Grund meiner an *Triton* erhobenen Befunde das eine entgegenhalten, dass die Urdarmhöhle stets ausschliesslich von der invaginirten Urdarmwand begrenzt wird. Es wäre geradezu eine Absurdität, behaupten zu wollen, dass bei dieser Form die Invaginationshöhle nicht die erste

Anlage der Urdarmhöhle wäre, sondern nur eine Grenzspalte zwischen der sich nach vorn bewegenden ektodermalen dorsalen Platte und der darunter liegenden passiven Entodermmasse, in welcher erst später durch ein Auseinanderweichen der Zellen die Höhle entstehen soll. Ich hatte zwar keine Gelegenheit, diese Verhältnisse an *Siredon* zu untersuchen, kann aber unmöglich annehmen, dass in einem so fundamentalen Vorgange zwischen den beiden Urodelenformen so tiefgreifende Unterschiede bestehen sollten. Uebrigens steht mit der vorhin citirten Angabe (p. 126) eine weitere Bemerkung (p. 127) im Widerspruche, nach welcher nur die seitlichen Theile der dorsalen Platte in der Bildung des Mesoderms aufgehen und von den Entodermzellen unterwachsen werden, während der mittlere Theil der Platte, aus welchem die Chorda hervorgeht, von diesen Zellen nicht unterwachsen wird, und darum an der Begrenzung der (Urdarm-)Höhle Antheil nimmt. — Die Angabe, dass die primäre dorsale Urdarmwand (die dorsale Platte) sich erst secundär in diese Gebilde (Chorda und Mesodermflügel), sondern soll, steht mit meinen Befunden an *Triton* und an einigen *Siredon*-Keimen in directem Widerspruche. Auch bei dieser Form erfolgt die paarige, bilateral-symmetrische Anlage der Mesodermflügel in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Ceratodus* und bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Bildung der Chorda. — Was die Stellungnahme LWOFF's gegen RABL's (1897) Bezeichnungen: gastraler und peristomaler Mesoblast anbelangt, so erscheint mir dieselbe völlig unberechtigt. Bei *Ceratodus* lässt sich ebenso wie bei *Triton* ein aus der anfänglich indifferenten dorsalen Urdarmwand hervorsprossender, vorderer, gastraler (axialer) Abschnitt des Mesoderms von einem unmittelbar anschliessenden hinteren Abschnitte unterscheiden, welcher während der ganzen Entwicklung direct aus dem Blastoporusrande seinen Ursprung nimmt und daher sehr treffend als peristomaler Mesoblast bezeichnet werden kann. Die Unterscheidung berücksichtigt also vor allem die topischen Verhältnisse. Die axialen Mesodermkeime grenzen mit ihrer distalen Schmalseite an den Blastoporusrand, der peristomale Mesodermkeim liegt in dem letzteren.

Auch die von Miss PLATT (1894) gegebenen Abbildungen von Querschnitten durch *Necturus*-Embryonen lassen in mancher Hinsicht Vergleiche mit dem bei *Ceratodus* erhobenen Befunde zu, wenn gleich ich der Deutung, die diesen Bildern gegeben worden ist, nicht in jeder Beziehung folgen kann. Als einen ganz charakteristischen Schnitt möchte ich den auf Taf. 37, Fig. 2 abgebildeten bezeichnen, der hinsichtlich der ersten Anlage der Chorda dorsalis ganz ähnliche Verhältnisse darbietet wie meine Textfig. 8. Dagegen lässt in den Figg. 1, 3, 5 und 6 dieser Tafel die ganze Anordnung der Mesodermzellen auf eine nicht ganz einwandfreie Beschaffenheit der Präparate schliessen; solche Bilder kommen insbesondere dann zu Stande, wenn die Objekte zu lange in heissem Paraffin gelegen waren. Es können daher diese Abbildungen zum Vergleiche mit den bei *Ceratodus* bestehenden Verhältnissen nicht herangezogen werden. Ich möchte daher die Angabe der Miss PLATT, dass die Mesentodermzellen in situ aus der dorsalen Urdarmwand auswandern und sich erst später in zwei Schichten anordnen (p. 914, 916), mit einiger Reserve aufnehmen. Auch jene, im Schnittbilde 6, Taf. 37 dargestellte, asymmetrisch gelegene Vertiefung in der ventralen Hirnwand ist sicher als ein Artefact zu betrachten, welches mit der Einkrümmung des Hirnröhres nichts zu thun hat. Ich habe solche, nicht ganz einwandfreie Stellen auch bei *Triton*-Embryonen zu sehen bekommen, deren Conservirungszustand zu wünschen übrig liess.

Bei der Entscheidung der oben (p. 676) angeregten Frage, nach welcher Richtung die Längsentwicklung des Keimes erfolgt, kommt in erster Linie die Beobachtung des in der sogenannten PFLÜGER'schen (1883) Zwangslage sich entwickelnden Keimes in Betracht, welche, wie ROUX (1887) bemerkt, „das Ei von allen Versuchen am wenigsten in abnorme Verhältnisse bringt“. In der durch ungenügende Quellung der Gallerthüllen hergestellten Zwangslage wird das Drehungsvermögen des Eies derart behindert, dass es den durch die Wachstumsvorgänge und Materialverlagerungen im Innern bedingten Veränderungen des Schwerpunktes bzw. der Gleichgewichtslage nicht folgen kann und daher in seiner ursprünglichen Stellung fixirt erscheint. An solchen Eiern lassen sich nun die Lageveränderungen der dorsalen Urmundlippe deutlich verfolgen. Es zeigt

sich bei *Rana* (ROUX, 1887, p. 348; 1888, p. 409), „dass der Urmund, wie auch sonst dicht unterhalb des Eiäquators angelegt wird, indem ein zuerst ganz schmaler, dann breiterer hyperbolisch gestalteter und weiterhin hufeisenförmiger schwarzer Saum entsteht, ferner dass dieser schwarze Saum mehr und mehr nach unten, auf die weisse Hemisphäre übergreift, dann durch Vereinigung der seitlichen Enden seiner Schenkel zu einem anfangs weiten schwarzen Ringe sich zusammenschliesst, welcher mehr auf der der Anlagestelle des Urmundes entgegengesetzten Hälfte der Unterseite des Eies sich befindet und innerhalb dessen der noch nicht bedeckte Rest der weissen Hemisphäre (Dotterpfropf) sichtbar ist. Dieser Ring verengt sich mehr und mehr von der Seite der ersten Urmundanlage her, so dass schliesslich bloss ein kleines Loch übrig bleibt, welches der Stelle der ersten Urmundanlage fast entgegengesetzt situirt ist. — In dieser so gebildeten, an ihrer Aussenfläche schwarzen „Dorsalplatte“, welche gegen den Boden des Gefässes gewendet ist, und auf dem Durchschnitte sich zunächst nur aus einer äusseren und inneren Schichte gebildet erweist, entstehen dann die beiden Medullarwülste in ihrer ganzen Lage und sind stets so orientirt, dass der quere Hirnwulst etwa an der Stelle der ersten Anlage des Urmundsaumes entspricht, während das hintere Ende der Medullarwülste neben der Stelle des letzten Restes des Urmundes gelegen ist“. PFLÜGER (1883) fasst seine klassischen Darlegungen in den Satz zusammen: „Die Oeffnung RUSCONI's läuft nach ihrer Entstehung von einer Stelle des Eiäquators auf dem Eimeridian nach der gegenüberliegenden Stelle des Aequators durch die nach abwärts gekehrte weisse Hemisphäre, ohne dass die Axe des Eies sich bewegt. Der Bogen, den die Oeffnung RUSCONI's beschreibt, ist nun allerdings nicht gleich 180° , weil sie ja stets in der äussersten Entfernung von dem unteren Pole doch von dem Aequator etwas entfernt bleibt. Der durchlaufene Bogen beträgt aber sicher mehr als einen Rechten. Uebrigens ist er nicht bei allen Eiern gleich gross“ (p. 38). BORN (1893) konnte diese Beobachtungen an axial comprimierten Froscheiern bestätigen. „Der Urmund tritt an der Unterseite, in der Nähe des Randes der kreisförmigen Platte auf. Ist er geschlossen, so liegt er wieder dicht am Rande der Unterseite — jedenfalls seiner ersten Bildungsstätte gerade gegenüber, — Die Rückenwülste treten auf der Unterseite auf und bleiben auf derselben, auch wenn das Ei schon länglich zu werden beginnt. Es liegt dann der geschlossene Urmund an dem einen Ende der Unterseite, mitunter etwas auf die Oberseite hinaufragend, ebenso wie die quere Kopfplatte der Medullarwülste sich am entgegengesetzten Ende bis auf die obere Seite hinaufzickt. Der Bauch ist nach oben gewendet“ (p. 615).

Auf eine andere Weise, durch Einschnürung des Eies in der ersten Furche, haben HERTWIG (1893), v. EBNER (1893), SPEMANN (1901, 1902) u. A. die Eier von *Triton taeniatus* in Zwangslage gesetzt. Die erste Furche ist, wie insbesondere SPEMANN an einem umfassenden Versuchsmateriale feststellen konnte, bei *Triton taeniatus* in der Regel senkrecht auf die zukünftige Medianebene, frontal eingestellt. Die Ligatur geht also beim Beginne der Gastrulation quer durch das Entodermfeld des vegetativen Poles. Die dorsale Lippe kommt auf der einen, die ventrale auf der anderen Seite der Ligatur zur Anlage. Die Gastrula wird durch eine mässige Einschnürung in dieser Stellung festgehalten und daran verhindert, bei der nun folgenden Umlagerung der Dotterzellenmasse sich emporzudrehen¹⁾. Wie SPEMANN für *Triton taeniatus* ausführlich geschildert und durch

1) Ich habe an *Triton alpestris* solche Versuche angestellt und kann auch für diese Species angeben, dass die erste Furchungsebene in der Regel senkrecht auf die Medianebene, frontal eingestellt ist. Hinsichtlich der Methode möchte ich folgendes bemerken. Mir schien es nicht unbedingt nothwendig, die äussere Klebschichte, die bei der Fixirung des Eies gute Dienste leistet, zu entfernen. Bei entsprechend intensiver Beleuchtung kann man auch durch sie hindurch die bekannten Vorgänge der Gastrulation und der Erhebung der Medullarwülste an der Oberfläche des Keimes ganz gut verfolgen. Die auf natürlichem Wege befruchteten und auf Grashalme abgelegten Eier wurden zur Hälfte von ihrer Unterlage abgelöst und das betreffende Stück des Grashalmes abgeschnitten. Das andere in Verbindung mit dem Eie belassene Stück des Halmes wurde mittelst eines Stafives auf dem Boden einer Glasschale angedrückt. Bei den auf diese Weise fixirten Eiern war es nun verhältnissmässig leicht und mit wenig Zeitaufwand verbunden, mittelst zweier Epilationspincetten die Schlinge eines Frauen- oder Kinderhaares um die gerade am animalen Pole einschneidende erste Furche zu legen. Die Eier wurden dann in einer den natürlichen Verhältnissen annähernd entsprechenden Stellung durch auf die Halmstücke gelegte Glasringe fixirt. Es hat sich gezeigt, dass der normale Gang der Entwicklung durch diese Manipulationen nicht wesentlich beeinflusst wurde und doch durch die — wenn auch nicht gerade unbedingte — Aufhebung der Drehfähigkeit eine ziemlich verlässliche Orientirung ermöglicht wurde.

zahlreiche Skizzen veranschaulicht hat, zeigt sich 4 Stunden nach Beginn der Gestrulation (1901, Vers. 120) der Urmund hufeisnförmig gestaltet. Dabei hat sich die obere Urmundlippe der Ligatur ein wenig, doch nicht viel genähert, während der ventrale Rand des vegetativen Feldes bedeutend näher an der Ligatur liegt, als zu Beginn der Gastrulation. — Der Dotterpfropf lag vor seinem Verschwinden genau unter der Ligatur. — Nach 27 Stunden „haben sich die Medullarwülste mit ihrem hinteren Ende unter der Ligatur durchgezwanzt“ (p. 452, 453).

Diese, an in Zwangslage gehaltenen *Triton*-Keimen, angestellten Beobachtungen erweisen, dass die dorsale Urmundlippe (bezw. der hintere axiale Keimbezirk) unter normalen Verhältnissen thatsächlich — indem sie nach vorn die Axengebilde (zum mindesten des segmentirten Körpers) apponirt — allmählich über den vegetativen Pol zurückweicht. Sie überlagert dabei zunächst das freiliegende Entodermfeld der Dotterzellenmasse (den sogenannten Dotterpfropf), welches sich, wie die KOPSCHE'Schen Photogramme beweisen, ihr entgegengesetzt nach innen zu bewegt — eine Erscheinung, die als eine behinderte und durch die Dotterzellenmasse abgelenkte Invaginationsbewegung aufzufassen ist. Zugleich mit der dorsalen Urmundlippe schieben sich auch die übrigen Randabschnitte des Urmundes vor, wodurch das Entodermfeld des Dotterpfropfes auch von diesen Seiten her überwachsen und eingeengt wird. Jedenfalls ist an dieser Bewegung, die, wie die oben erwähnten Experimente von BARFURTH (1894) lehren, durch das intussusceptionelle Wachstum des Ektodermfeldes gefördert wird, auch die ventrale Urmundlippe beteiligt, nach der einen Angabe SPEMANN'S sogar in erheblichem Grade. Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass dieses Vorwachsen ein die Längenentwicklung einleitender Vorgang ist, und insbesondere das Verhalten der ventralen Urmundlippe beim *Amphioxus* berücksichtigen, so werden wir die beobachteten Verhältnisse geradezu als selbstverständlich finden. — Die dorsale Urmundlippe weicht aber, wie die erwähnten Beobachtungen lehren, auch noch über den vegetativen Pol hinweg, auf die gegenüberliegende Seite zurück. In der Phase, wo die dorsale Lippe, indem sie nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirt, den vegetativen Pol überschreitet, hat sich gewissermaßen jener Kampf der Theile zu Gunsten der Dorsalseite entschieden. Die an den Urmund grenzenden ventralen und seitlichen Abschnitte des Ektodermfeldes bleiben in Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse — welche sich nicht in gleichem Maasse in die Länge streckt, in dem die dorsale Urdarmwand verlängert wird — in ihrem intussusceptionellen Wachstum zurück, während die dorsale Lippe, indem sie nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirt, immer weiter gegen die Ventralseite hin zurückweicht. Auf diese Weise kommt jene einseitige Längenentwicklung zu Stande, die zur Einkrümmung des Embryos führt. Das Centrum des vegetativen Poles der Blastula, welches anfänglich annähernd mit der Mitte des Dotterpfropfes zusammenfällt, rückt nun gleichfalls mit dem zu einem sagittalen Spalte verengten Urmund relativ und absolut im medianen Meridian des Eies zurück und gegen den Aequator empor. Es liegt also in der Urmundspalte. In der Region, welche zu Beginn der Gastrulation das ausgedehnte Entodermfeld einnimmt, welches sich nur in seinem marginalen Abschnitte regelrecht invaginiren kann, im Uebrigen aber durch die von ihm abgefurchte Dotterzellenmasse daran verhindert wird, breitet sich nun ein Theil der Medullarplatte bezw. der Rückenrinne aus. — Wenn sich also thatsächlich im Bereiche der sogenannten vegetativen Eihälfte ein grosser Theil der Medullarplatte entwickelt, so ist derselbe doch nicht aus dem Material des vegetativen Poles hervorgegangen, denn dieser wird ja vom Entodermfeld gebildet. Der betreffende Abschnitt der Medullarplatte ist vielmehr durch die rege Appositionsthätigkeit eines im Blastulastadium ganz unscheinbaren und eng begrenzten, dorsal in der äquatorialen Zone gelegenen Ektodermbezirkes hervorgegangen, welcher am Rande der dorsalen Urmundlippe in die invaginirte dorsale Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermursprungszonen) übergeht.

Von besonderem Interesse ist nun ein von SPEMANN (1901, p. 234 und 235) beschriebener Fall, welcher eine in der Ebene der ersten (frontalen) Furche ein wenig schräg geschnürte Gastrula betrifft. In

diesem Falle hatte sich die Medullarplatte nicht mit ihrem hinteren, sondern mit ihrem vorderen Ende am animalen Pole der Gastrula unter der Ligatur hindurch gezwängt. Das hintere Ende der Medullarwülste lag unmittelbar vor der Ligatur, am vegetativen Pole der Blastula. Offenbar war daselbst der wulstförmig vortretenden Wachstumszone das weitere Vorwärtsschieben im medianen Meridian durch den Druck der Ligatur unmöglich gemacht, während das allmählich auslaufende vordere Ende der Neuralplatte sich am animalen Pole leichter unter der Schlinge hindurchschieben konnte. Der vordere Abschnitt der Neuralplatte liegt dann am medialen Pole und greift daselbst auf die Ventralseite über. In anderen Fällen (1902, p. 454) kann das Medullarrohr bei stärkerer Schnürung ganz auf der Seite der dorsalen Urmundlippe bleiben, weder am animalen noch am vegetativen Pole die Ligatur passiren. — „Es legt sich dann aber nach und nach mehr parallel zur Ligatur, und das wieder in verschiedener Weise, je nachdem die beiden Hälften gleich oder in Folge ungenauer Schnürung ungleich gross geworden sind. Alle diese Variationen kamen in zahlreichen Fällen zur Beobachtung.“ — In solchen Fällen zeigt sich, dass unter abnormen Verhältnissen, bei hochgradiger einseitiger Behinderung der Längenentwicklung auch die im Schema 3b dargestellten Verhältnisse eintreten können. Die dorsale Urmundlippe kann durch den ihr vorgelagerten Widerstand zu einem *Punctum fixum* werden und die Längenzunahme erfolgt scheinbar nach vorne hin. Der Vorgang der Längenentwicklung selbst, d. h. die Appositionsthätigkeit der dorsalen Urmundlippe wird durch solche Verhältnisse nicht im mindesten beeinträchtigt.

Eine lehrreiche Ergänzung und Controlle erfahren die an in Zwangslage sich entwickelnden Amphibienkeimen gemachten Beobachtungen durch die Feststellung der Lageveränderungen der einzelnen an der Oberfläche des Keimes sichtbaren Gebilde — vor Allem des Urmundes zu gewissen, zufällig vorhandenen oder künstlich gesetzten (Anstich- oder Brenn-)Marken. Bei der Verwerthung solcher Befunde ist indess, wie insbesondere SCHULTZE (1889), BARFURTH (1894) und WILSON (1900) bemerkt haben, gewisse Vorsicht geboten, weil auch unter dem Einflusse der Schwerkraft und anderer Factoren die Stellung der Extraovate verändert werden kann. Die ersten, grundlegenden Versuche in dieser Richtung unternahm ROUX (1888). Beim Anstich der Blastula am oberen (schwarzen) Pole zeigte sich, „dass der Defect oder die Narbe ausnahmslos auf der Bauchseite und bezw. speciell bloss auf dem Bauche des Embryos sich vorfand“ (p. 527) [soll wohl heissen: nicht im Bereiche der Dotterzellenmasse, also in der späteren Kopfreion]. Bei Zerstörung der ersten Anlage der Urmundlippe fand sich das eine Mal „ein Bildungsdefect im queren Hirnwulste“ (p. 527), „beim Anstechen des Aequators der Morula an der Stelle der künftigen ersten Urmundanlage wiederholt ein circumscripfter Defect in der Mitte des Medullarrohres“ (p. 525). Es ist nicht angegeben, auf welches Stadium sich dieses bezieht. Die Mitte des Medullarrohres kann in jungen Stadien, wenn noch wenig Material apponirt ist, auch der Grenze des segmentirten Kopfgebietes entsprechen. „Fand die Verletzung unten in der Mitte des weissen Poles statt, so war später äusserlich kein Defect wahrnehmbar Verletzte ich das Ei bei beginnender Gastrulation an der Urmundlage gegenüberliegenden Stelle des Aequators, so war ein Defect am caudalen Körperende die Folge“ (p. 538). Wie ROUX selbst angiebt, sind diese Versuche „nicht so fein, dass ich auf Grund des hier berichteten Befundes der Angabe dieses Forschers (HIS) entgentreten konnte, dass der quere Hirnwulst nicht in der ersten Anlage der dorsalen Urmundlippe, sondern unmittelbar vor derselben liege und seinerseits nicht nur Conrescenz entstehe. Eben deshalb habe ich meine verschiedenen Marken um 90° aus einander gelegt, da es sich nicht um ein feines Detail, sondern entsprechend dem seinerzeitigen Nichtwissen um die Hauptlagerungsverhältnisse handelte“ (p. 528).

Durch sorgfältige Versuche, deren Ergebnisse durch zahlreiche Skizzen veranschaulicht sind, konnte KING (1902) an *Bufo lentiginosus* folgendes feststellen. Bei Verletzung des animalen Poles zeigte sich, dass der Blastoporus genau gegenüber am entgegengesetzten Pole zur Anlage kommt und annähernd concentrisch verengt wird, mithin ein radiäres Vorwachsen des gesammten Urmundrandes stattfindet. In der Nähe des Defectes am

animalen Pole kommen später die Haftpapillen oder das vordere Ende des Neuralrohres zur Anlage (Versuch 1). Würde das ektodermale Blatt unmittelbar über dem Rande der dorsalen Urmundlippe verletzt (Versuch 4), so findet sich später der Defect am hinteren Ende der Neuralplatte. In diesem Falle ist also das Extraovot an der Stammzone der Medullarplatte gesetzt worden und mit dieser allmählich zurückgewichen. Dieser Befund weist darauf hin, dass der im Bereiche der unteren Eihälfte gelegene Abschnitt der Neuralplatte nicht durch eine Concrescenz der Urmundränder, sondern durch Apposition von Seiten des terminalen Keimbezirkes der dorsalen Urmundlippe gebildet wird. Dasselbe Ergebniss erhielt EYCLESHYMER (1898) bei *Bufo lentiginosus* und *Amblystoma* (vergl. Taf. 35, Fig. 41—45; Taf. 36/37, Fig. 73—76, 77—80, 81—83). Würde der betreffende Abschnitt der Neuralplatte nach der Auffassung von ROUX u. A. durch Concrescenz den seitlichen Urmundränder entstehen, dann müsste die Stichmarke stationär bleiben. Auf diese Verhältnisse wird am Schlusse des IV. Capitels noch zurückzukommen sein. — Ist die Stichmarke ganz knapp am Rande der dorsalen Urmundlippe gelegt, dann kann dieselbe in Folge der geringgradigen, durch Stauung bedingten, vorübergehenden Einrollung der dorsalen Lippe in die Concavität des Urmundrandes zu liegen kommen. Dass es sich dabei jedoch nicht um eine Inflexion des Ektoderms, um ein Umschlagen des äusseren in das innere Blatt handelt, beweisst das Ergebniss des Versuches. Es ist stets zu bedenken, dass zugleich mit dem äusseren auch das innere Blatt nach vorne die Axengebilde des Rumpfes apponirt und beide schon bei Beginn der Gastrulation am Urmundrande ihr definitives Lageverhältniss einnehmen. — Wenn nun der Anstich in der äquatorialen Zone des Ektodermfeldes, über die Mitte der dorsalen Lippe gesetzt wurde, so blieb die Marke stationär (Versuch 5). Dieses Ergebniss stimmt auch mit dem von ROUX beim Anstich der correspondirenden Stelle einer *Rana*-Blastula beobachteten Verhalten überein (1888, p. 525). EYCLEHEYMER (1898) verzeichnet dasselbe Ergebniss für *Bufo* und *Amblystoma* (Taf. 35, Fig. 50—56). Offenbar wurde jene intermediäre, zuerst apponirte Zone getroffen, welche in einer stationär bleibenden Region gelegen ist. Die Urmundlippe rückt in dem Maasse, als sie die Axengebilde des Rumpfes apponirt, von der Marke zurück, die etwa der Grenze zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Kopfabschnitte entsprechen dürfte. — Eine in der Mitte zwischen dem dorsalen Urdarmrande und dem animalen Pole gesetzte Verletzung (Versuch 7) fand sich später am vorderen Ende der Neuralplatte, am queren Hirnwulste. Dieser Befund bestätigt die bereits von PFLÜGER (1883) bei Berücksichtigung der Pigmentvertheilung geäusserte Vermuthung, dass das vordere Kopfeude über den Aequator der Blastula zu liegen komme. Er steht auch mit dem Ergebnisse der Versuche, die EYCLESHYMER (1898) an derselben Species, sowie an *Aeris grillus* und *Amblystoma* angestellt hat — abgesehen von graduellen Differenzen — im Einklange. Darüber, ob diese Stelle schon von vornherein zur Bildung der Neuralplatte determinirt ist, oder ob sich das zuerst auf eine enger begrenzte Stelle beschränkte Neuralfeld der Blastula (vergl. Taf. 85, Fig. 1) durch intussusceptionelles Wachsthum nach vorn zu verlängert, giebt das Experiment keinen verlässlichen Aufschluss. Dasselbe gilt für die Beurteilung des Versuches 10, in welchem in einer mittleren Zone zwischen dem Aequator und dem dorsalen Urmundrande zu beiden Seiten, nahe der Frontalebene, Anstiche gemacht wurden. Diese Marken kommen später an den Rand der in dieser Region ziemlich breiten Hirnplatte zu liegen, deren Breitenzunahme sicherlich durch intussusceptionelles Wachsthum erfolgt. Es ist anzunehmen, dass hierbei anfänglich die benachbarten indifferenten Ektodermabschnitte, in denen wahrscheinlich die Verletzung gesetzt worden ist, im Wachsthum zurückbleiben und sich dann später bei der Erhebung und Verschmelzung der Medullarwülste — ebenfalls intussusceptionell — verbreiten. Es ist sehr wohl möglich, dass sich die Neuralplatte an die Marken heranschiebt und dieselben bei ihrer Erhebung medialwärts bringt, so dass diese dann sogar im Bereiche des Nahtstelle angetroffen werden können. — Da sich die Stammzone der Medullarplatte, indem sie diese nach vorn apponirt, zurückschiebt, so können seitlich benachbarte Abschnitte des indifferenten Ektoderms, die anfänglich zu beiden Seiten des Urmundrandes gelegen und durch Stichmarken gekennzeichnet sind, in späterem Entwicklungsstadium in die Nachbarschaft der dorsalen Lippe gelangen und von dem nach

den beiden Seiten hin sich verbreiternden, zuletzt apponirten Abschnitte der Neuralplatte in ähnlicher Weise medialwärts bewegt werden, wie dies vorhin angegeben wurde. Auf solche Weise ist wohl das Ergebniss des Versuches 11, sowie eines von ROUX für die Concrescenztheorie verwerteten Versuches (1888, p. 528) zu erklären.

Sind diese Anstichmarken den seitlichen und ventralen Randabschnitten genähert, dann werden sie von den sich annähernd concentrisch vorschiebenden ektodermalen Lippen mitgezogen und kommen dann in den Urmundrand zu liegen (Versuch 18—20), woselbst in späteren Stadien eine geringgradige Einrollung stattfindet. So wird noch eine um 160° vom Rande der dorsalen Urmundlippe entfernte, diesem gegenüberliegende ventrale Stelle des Ektodermfeldes in die ventrale Lippe einbezogen und mit dieser centralwärts bewegt. Eine 180° entfernte Marke bleibt stationär und befindet sich in einem Gebiete, jener einseitigen, durch die Dotterzellenmasse hervorgerufenen Behinderung der Längenentwicklung (Versuch 15).

SCHULTZE (1889) war in der glücklichen Lage, zahlreiche Eier (*Rana fusca*, *Siredon*) mit natürlichen Localisationsmarken (meist „oberflächliche Furchungskugeln, die in späteren Stadien der Furchung aus unbekanntem Gründen zurückgeblieben waren“) in ihrer weiteren Entwicklung beobachten zu können. Bei den Marken, die im Bereiche der vegetativen Hemisphäre gelegen waren, zeigte sich, dass sie, wenn ihre Entfernung von der Stelle des ersten Auftretens der dorsalen Urmundlippe nicht 95° (im medianen Meridian) überschritt, im Bereiche des Dotterpfropfes oder wenigstens in der ventralen Urmundlippe verblieben. Etwas weiter von dieser Stelle entfernte Marken wurden zwar dem Centrum des vegetativen Poles genähert, gehörten aber nicht mehr dem Bereiche der ventralen Urmundlippe an. Bei manchen Eiern waren auch natürliche Marken im Bereiche der animalen Hemisphäre, in der Nachbarschaft des animalen Poles gelegen. In einem Falle (17) war eine Marke in der Medianebene ca. 125° von der dorsalen Urmundlippe (bei deren erstem Auftreten) entfernt, vor dem Verschwinden des Dotterpfropfes betrug diese Entfernung 165° . In anderen Fällen ergaben sich geringere Totalverschiebungen.

Die Ergebnisse der Anstichversuche bestätigen die Beobachtungen an den geschnürten und den in Zwangslage gehaltenen Eiern vor allem in dem einen wesentlichen Punkte, dass die Einengung des Urmundes durch ein nahezu concentrisches Vorwachsen des gesammten Urmundrandes erfolgt, und zwar ohne Erscheinungen einer Concrescenz. Die ventrale Urmundlippe bleibt also nicht stationär, sondern schiebt sich etwa im Ausmaasse von 30° gegen das Centrum des vegetativen Poles vor, vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20—23, in denen die ursprüngliche Einstellung des Urmundrandes mit * angegeben ist¹⁾. — Was nun weiter geschieht, sobald einmal der Urmund durch das stärkere Vortreten seiner seitlichen Lippen zu einem am vegetativen Pole gelegenen, sagittal gestellten Spalt verengt ist, hängt ganz vom Verhalten der Ventralseite ab. Bleibt diese in ihrem intussusceptionellen Wachsthum zurück, so wie dies bei vielen Urodelen der Fall ist, dann muss die nach vorn die Axengebilde des Rumpfes apponirende dorsale Urmundlippe über das Gebiet des vegetativen Poles nach der gegenüberliegenden Seite der Gastrula zurückweichen (wie dies das eine SPEMANN'sche Experiment in ganz unzweideutiger Weise erwiesen hat; vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 23). Bei *Triton* bleibt die Ventralseite sehr lange in ihrem Wachsthum zurück, es kommt zu einer geradezu extremen Einkrümmung (vergl. Fig. 170), in deren Endphase die Schwanzknospe sich an der Seite des Vorderkopfes vorbeischiebt. In diesem extremen Falle weicht die dorsale Urmundlippe um mindestens 140° , wahrscheinlich aber noch mehr über den vegetativen Pol zurück — vom Ueberschreiten der frontalen Furchungsebene an mit dem überwachsenen Entodermfeld (Dotterpfropf). — Bleibt jedoch die Ventralseite bei ihrem intussusceptionellen Wachsthum nicht soweit zurück, erfolgt schon frühzeitiger eine ausgleichende Umlagerung (Streckung) der Dotterzellenmasse, dann überschreitet die dorsale Urmundlippe den vegetativen Pol nicht oder nur ganz wenig und vorüber-

1) Durch ein Versehen wurden die Figg. 22 und 23 nicht in der richtigen Lage in die Tafel eingefügt. Die Stellung des animalen Poles konnte nachträglich noch angegeben werden (A.P.).

gehend. Es ergeben sich dann für das Zurückweichen der dorsalen Urmundlippe Winkelmaasse von $70-75^{\circ}$, wie dies für die Anuren fast allgemein angenommen wird. — Es wird bei der Besprechung der späteren Stadien für *Ceratodus* gezeigt werden (und dasselbe gilt für die Amphibien), wie die dorsale Urmundlippe während der Streckung des Embryos wieder um das genaue Winkelmaass der Einkrümmung von der ventralen Gastrulahälfte im medianen Meridian des Eies zurückweicht, um dann schliesslich am vollständig gestreckten Embryo wieder in der Ebene zu liegen, in der sie beim Beginn der Gastrulation bei ihrem ersten Auftreten eingestellt war. Diese Ebene ist annähernd parallel mit der einen der beiden ersten Furchungsebenen, welche das ventrale vom dorsalen Blastomerenpaare des Vierzellenstadiums scheidet. Die ganze Wanderung der dorsalen Urmundlippe gegen den vegetativen Pol (eventuell über diesen hinaus) und wieder zurück ist mithin nur eine durch die Dotteransammlung an der Ventralseite bedingte, vorübergehende Ablenkung der Längsentwicklung, die dem *Amphioxus* erspart geblieben ist. Das Ausmaass dieser Ablenkung, d. h. die Grösse des Winkels, in welchem sich die dorsale Urmundlippe im medianen Meridian verschiebt, ist von ganz untergeordneter Bedeutung und bei den verschiedenen Species jedenfalls — wahrscheinlich auch individuell — verschieden. Es hängt ganz von dem Zeitpunkte ab, in welchem die Streckung bzw. die Umlagerung der Dotterzellenmasse beginnt. Erfolgt diese frühzeitig — wie bei den Anuren — dann ist auch der Ablenkungswinkel klein; erfolgt sie sehr spät (*Triton*), dann kann dieser Winkel ziemlich erhebliche Werthe annehmen.

Es ergibt sich somit, dass SCHULTZE Recht behalten hat, wenn er sich gegen die von ROUX postulierte Concreescenz der seitlichen Urmundlippen, gegen eine Verengung des Urmundes durch eine in craniocaudaler Richtung fortschreitende Vereinigung seiner Ränder ausspricht. Dagegen verfällt SCHULTZE in das andere Extrem, wenn er die dorsale Urmundlippe gewissermaassen als ein Punctum fixum ansieht und die allmähliche Näherung der in der vegetativen Hemisphäre gelegenen Marken an den dorsalen Urmundrand als eine reine Totalverschiebung der ersteren betrachtet. Beide Urmundränder bewegen sich vielmehr gegen einander, und zwar der dorsale wahrscheinlich rascher, als der ventrale. Dies vollzieht sich aber ohne Nahtbildung, in Folge der intussusceptionellen und später appositionellen Entfaltung des dorsalen axialen Keimbezirkes. Bei Beantwortung der Frage, was mit dem weiten Urmundrande geschieht, müssen wir vor allem darauf hinweisen, dass derselbe schon bei seinem ersten Auftreten durch die Dotterzellenmasse erheblich ausgedehnt wurde und daher relativ einen viel grösseren Durchmesser aufweist als beim *Amphioxus*. Der Urmundrand muss sich in Folge dessen auch über eine viel grössere Fläche centripetalwärts ausbreiten, und es ist wohl anzunehmen, dass hierbei, also beim Längen- und Flächenwachsthum der Gastrula sein Material zum Theil wohl durch Apposition aufgebraucht und bei der zunehmenden Verkleinerung des Durchmessers auch die weitere Proliferation eine geringere wird. Dies betrifft selbstverständlich nur die seitlichen und ventralen Randabschnitte, und zwar ganz im Allgemeinen. Bei der Entfaltung der in ihnen enthaltenen peristomalen Mesodermkeime tritt sogar im Urmundrande eine sehr erhebliche Steigerung der Proliferation ein.

So erscheint also das überraschende Dilemma, welches zwischen den Auffassungen von ROUX und SCHULTZE bestand, und welches letzterer auch sehr treffend gekennzeichnet hat: „Der Gegensatz zwischen den beiden Auffassungen ist also nachgerade scharf genug, indem ROUX in diejenige Stelle die Kopfanlage verlegt, an welcher ich den Schwanz entstehen lasse“ (p. 2) — einigermassen gelöst. Man kann in diesen jungen Stadien weder von einer Kopf- noch von einer Rumpf- oder Schwanzanlage sprechen. Es besteht nur ein dorsaler Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos, dessen freier Rand, die dorsale Urmundlippe, am jeweiligen hinteren Ende des Keimes gelegen ist. Diese Zone apponirt nach vorn der Reihe nach die Axenorgane der einzelnen Körperabschnitte. Diesem dorsalen Keimbezirke gehört auch das Blastem für das gesammte Neuralrohr an. Die seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes und die entsprechenden Abschnitte der Gastrulawand liefern — ganz allgemein gesprochen — auch die betreffenden Abschnitte des Körpers, an

deren Aufbau sich allerdings Derivate des dorsalen Keimbezirkes in ganz erheblicher Weise betheiligen. Es ist also vollkommen ausgeschlossen, dass unter normalen Verhältnissen Abschnitte des Medullarrohres in den seitlichen Urmundrändern angelegt werden bezw. dortselbst Zellen zu ihrer Bildung determinirt sind. Andererseits kann ich SCHULTZE nicht Recht geben, wenn er meint, dass (auch) das Material für den Rücken in der oberen protoplasmareicheren Hemisphäre des Eies liegt (p. 25), weil zum mindesten sämtliche Derivate der Urdarmwand von einem eng umschriebenen, unterhalb des Aequators gelegenen Zellterritorium abstammen, welches sich als erstes invaginirt.

Bei der Entscheidung der von KARL ERNST V. BAER aufgeworfenen Frage, welche Axe des Eies der definitiven Längsaxe des Embryos entspricht, kommt das durch die vorübergehende Ablenkung der Längenentwicklung geschaffene Verhalten gar nicht in Betracht. Es zeigt sich, dass die oben für den *Amphioxus* geschilderten Verhältnisse (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 12) auch für die holoblastischen Anamnier Geltung haben. Die Axe des Eies ist in der Richtung vom animalen zum vegetativen Pole annähernd parallel zu der den medianen Meridian des Eies tangirenden und durch die dorsale Urmundlippe (bei ihrem ersten Auftreten) gehenden kephalocaudalen Axe des gestreckten Embryos — oder divergirt mit dieser ein wenig nach vorn hin. Im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung kann die Eiaxe vorübergehend in einer von den vielen radiär angeordneten ventridorsalen Transversalebene gelegen sein (*Triton*). Dies ist aber eine ganz kurze Zeit bestehende Erscheinung, die den definitiven Verhältnissen keineswegs entspricht. In der Norm und bei der ursprünglichen Einstellung des virtuellen Embryos (dessen sämtliche Axengebilde von der dorsalen Urmundlippe gebildet werden) ist die Eiaxe annähernd parallel der Körperaxe eingestellt. — In ganz extremen Fällen, wenn, wie z. B. bei den Meroblastiern die Dotteransammlung eine relativ geradezu kolossale wird, können beide Axen mit einander einen rechten Winkel bilden, der Embryo entwickelt sich in Folge des grossen Krümmungsradius nahezu gestreckt in einer tangentialen Ebene. — Niemals darf aber aus dem Verhalten des Embryos während jener Phase des einseitig behinderten Längenwachstums geschlossen werden, dass die eine der beiden ersten Furchungsebenen das Material für die vordere und die hintere Körperhälfte scheidet, wie dies ROUX (1902), p. 614) auch neuerlich behauptet hat. Es wird im Verlaufe der weiteren Darstellung noch weiter bewiesen und ausgeführt werden, dass sämtliche Axengebilde von der dorsalen Urmundlippe, also von bestimmten Abkömmlingen des dorsalen Blastomerenpaares gebildet werden, dass also in der Regel die eine der beiden Furchungsebenen — wie dies auch SPEMANN erschlossen hat — thatsächlich einer frontalen Ebene entspricht. Es wird ferner gezeigt werden, dass die Abkömmlinge des ventralen Blastomerenpaares nur einen ventralen Abschnitt des Ektoderms, einen zugehörigen Theil des peristomalen Mesoderms und der abortiven Dotterzellenmasse sowie des Entodermfeldes liefern, sich also am Aufbau des Embryos mit ganz geringen Antheilen betheiligen. — Die frontale Ebene des Keimes geht annähernd durch die Mitte des Blastoporus und die von diesem gebildete Afteröffnung. Sie wird bei der excessiven Einkrümmung des Embryos gegen die Ventralseite hin in einem Winkel ausgebogen, der dem Winkelausmaasse des Vordringens der dorsalen Urmundlippe auf der ventralen Eihälfte entspricht. Bei der Streckung des Embryos nimmt sie wieder ihre ursprüngliche Stellung an, ja sie weicht sogar etwas nach der Dorsalseite zurück (bei den stark überstreckten Anurenlarven, vergl. Fig. 172, vorübergehend sehr erheblich).

Ich stimme also mit KOPSCH (1900) darin überein, dass die auf die Medianebene senkrecht stehende Furchungsebene des Zweizellenstadiums nicht einer transversalen Ebene entspreche. — KOPSCH ist vielmehr der Ansicht, dass die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Axe im Embryo „von der cranialen unteren Seite zur caudalen und oberen Seite“ verläuft, und sucht dies an einigen schematischen Skizzen zu erweisen. Ich bin auf Grund morphologischer Erwägungen zu einer ähnlichen Auffassung gelangt, stimme also in dieser Hinsicht KOPSCH zu. Doch will mir scheinen, als ob KOPSCH für das Stadium der Fig. 5, also vor dem Ver-

schwinden des Blastoporus, bevor noch die dorsale Urmundlippe den vegetativen Pol überschreitet (wenn dies überhaupt bei *Rana* geschieht), die Axe etwas zu schief eingezeichnet hätte. Das Centrum des Dotterpfropfes dürfte wahrscheinlich central — mit Rücksicht auf den vegetativen Pol — gelegen sein. Es wäre also die Axe um ca. 15° im Sinne des Zeigerlaufes der Uhr zurückzudrehen. — Um Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich jedoch darauf hinweisen, dass die in den betreffenden Skizzen — speciell 1 und 2 — schraffirt angegebenen Felder einander nicht nur nicht „ganz genau,“ sondern auch nicht einmal annähernd entsprechen. (Auch der Titel der betreffenden Abhandlung ist geeignet, einen solchen Eindruck zu erwecken.) Es ist nicht zu rechtfertigen, wenn KOPSCHE den ganzen vegetativen-dorsalen Quadranten der Blastula, welchem die ganze dorsale Urmundlippe angehört, mit den Abkömmlingen des betreffenden Blastomerenpaares des Achtzellenstadiums identificirt. Der Sonderung der animalen von den vegetativen Blastomeren der Dorsalseite kommt wahrscheinlich ein ähnliches Moment zu, wie der frontalen Furchungsebene. Die ersten Mikromeren stellen unzweifelhaft im Vergleiche mit den ersten Makromeren ein besonders qualificirtes Material vor. Ihre Abkömmlinge zeigen, wie insbesondere v. EBNER (1893) gezeigt hat, eine besondere Activität — auch im Vergleiche mit jenen der Ventralseite. Sicherlich sind sie auch — wahrscheinlich sogar in hervorragendem Maasse — im axialen Keimbezirke vertreten, zugleich mit den Abkömmlingen der Makromeren, die wohl in erster Linie dem Entodermfelde der Blastula angehören.

Hinsichtlich der principiellen Auffassung des Gastrulationsvorganges möchte ich nochmals betonen, dass derselbe im Wesentlichen eine typische Invaginationerscheinung ist, die durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse auf der Ventralseite einseitig behindert wird. Es wurde bereits oben auf die Photogramme von KOPSCHE aufmerksam gemacht, an denen die active — durch die Dotterzellenmasse etwas dorsalwärts abgelenkte — Bewegung des Entodermfeldes der Gastrula deutlich zu ersehen ist. Es handelt sich also um ein actives, selbständiges Proliferiren (vergl. p. 662, 666) der in der unteren Hälfte freiliegenden Urdarmwand der Blastula (Entodermfeld, Chordablastem, axiale Mesodermursprungszonen) und nicht um eine passive Verlagerung, um ein Verdrängt- oder Eingestülptwerden. Dies möchte ich mit Rücksicht auf die von ROUX (1902) neuerlich vertretene Auffassung besonders betonen. (Es heisst dort p. 611: Entsprechend meinen früheren Angaben werden diese Dotterzellen in der That dabei etwas invaginirt, eingestülpt: erstens indem sie durch die vorwachsende Dorsalplatte nach innen gedrängt werden oder ausweichen und zweitens bei der nachträglichen Ausweitung der Urdarmhöhle: dazu kommt drittens, wie aus den Bildern KOPSCHE's zu folgern ist, eine geringe Invagination in Folge der hinten von lateral gegen die Medianebene hin an den Dotterzellen stattfindenden Bewegung.) Dabei ist zu bemerken, dass das freiliegende Entodermfeld an der Oberfläche der Dotterzellenmasse der ventralen sich ungehindert und regelrecht invaginirenden Urdarmwand des *Amphioxus* entspricht. — Beim *Amphioxus* ist der Invaginationsvorgang beendet, sobald die Furchungshöhle verdrängt und die einschichtige Urdarmwand sich dem einschichtigen Ektoderm angelagert hat. Zu dieser Zeit oder schon früher beginnt das intussusceptionelle Längen- und Flächenwachsthum der Gastrulawand, in deren dorsaler Lippe bald ein appositionelles Wachsthum Platz greift. Die ventralen und seitlichen Randabschnitte des Urmundes wachsen annähernd in gleichem Tempo vor. In solch typischen Fällen der Längenentwicklung kann doch von einer Epibolie keine Rede sein — man müsste höchstens das Lumen als den überwachsenen Theil betrachten! Dass das Urdarmlumen des *Amphioxus* bei den Amphibien zum grossen Theile von den Dotterzellen eingenommen und von der Ventralseite her eingeengt wird, der betreffende Abschnitt daher in seiner intussusceptionellen Längen- und Flächenentwicklung behindert wird, sind Veränderungen von secundärer Bedeutung, die durch den von ROUX neuerdings propagirten Ausdruck bilaterale Epibolie (1902, p. 611) keineswegs treffend gekennzeichnet werden.

Es wurde oben darauf hingewiesen, dass sich die Gastrula des *Amphioxus* durch intussusceptionelles und appositionelles Wachsthum vor allem in caudaler Richtung verlängert, während bei den Cranioten auch eine

erhebliche Verlängerung nach vorn stattfindet. Die vorerwähnten Versuche und Beobachtungen an lebenden Objekten lassen nun auch gewisse Rückschlüsse auf die Ausdehnung dieses, durch intussusceptionelles Wachstum nach vorn verlängerten Körper-(Kopf)abschnittes zu. Hierbei kommen speciell die Versuchsergebnisse von KING (1902) in Betracht, aus denen hervorgeht, dass der quere Hirnwulst der Neuralplatte in einem gewissen Entwicklungsstadium etwa in der Mitte zwischen dem Rande der eben auftretenden dorsalen Urmundlippe und dem animalen Pole gelegen ist. Wie später noch weiter auszuführen sein wird, entspricht diese Stelle jedoch nicht dem vorderen definitiven Kopfe, weil zur Zeit des Schlusses der Medullarwülste und auch in den folgenden Entwicklungsstadien eine nicht unerhebliche relative Längenzunahme der Hirnanlage, sowie der Urdarmwand (Bildung der inneren Mundbucht) stattfindet. Es dürfte also wahrscheinlich das definitive vordere Kopfe — wie dies auch EYCLESHYMER (1898) vermuthet hat — in der Region des animalen Poles zur Entwicklung kommen und jene zuerst apponirte, äquatorial gelegene, intermediäre Zone (vergl. Fig. 3a), später der Region entsprechen, wo sich die Medullarwülste zuerst zusammenschliessen, die axialen Mesodermflügel und die Chorda zuerst selbständig werden und die ersten Segmente entstehen — mithin an der Grenze zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Kopfabschnitt gelegen sein. Auch dieser vordere Körperabschnitt wird in Folge des Vorhandenseins der Dotterzellenmasse eingekrümmt angelegt — wie ein flüchtiger Blick auf Taf. LIX/LX lehrt, und streckt sich erst später in eine Ebene, die annähernd parallel zur primären Eiaxe eingestellt ist. — Da der Keim für die gesamte dorsale Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermursprungszonen, Entoderm) im Blastulastadium an der Oberfläche der unteren (vegetativen) Eihälfte gelegen ist, im Radius der Krümmung in das benachbarte Ektodermfeld übergeht (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1) und sich erst bei der Gastrulation gegen die Innenseite des letzteren bewegt, so ergiebt es sich von selbst, dass sich dieser Keim durch intussusceptionelles Wachstum in einem Winkelausmaasse von ca. 90—100° gegen den animalen Pol verlängern muss, um an dieser Stelle das orale Darmende bilden zu können. Es ist nun schon von vornherein wahrscheinlich, dass das der dorsalen Urdarmwand benachbarte und mit ihr die dorsale Urmundlippe bildende Neuralfeld der Blastula eine dem Chordafeld entsprechende Längenausdehnung besitzt und nicht schon in früheren Stadien gegen den animalen Pol hin emporreicht. Das Neuralfeld dürfte sich vielmehr zugleich mit der dorsalen Urdarmwand durch intussusceptionelles Wachstum nach oben vergrößern, während beide Blätter im Bereiche jenes Appositionscentrums zugleich ihre appositionelle Thätigkeit beginnen, die zur Verlängerung der Axengebilde in caudaler Richtung führt. Für die Urdarmwand lässt sich dieser Vorgang also per exclusionem feststellen, weil eben zu Beginn der Gastrulation unter dem Ektodermfeld der oberen (animalen) Eihälfte die Furchungshöhle bzw. die Dotterzellenmasse gelegen ist, diese wird von der ins Innere sich vorschiebenden Urdarmwand verdrängt, welche im Bereiche des Vorderkopfes die innere Mundbucht bildet. — Ueber das Verhalten der Neuralplatte geben die vorerwähnten Versuche und Beobachtungen keinen sicheren Aufschluss. Wenn Marken, die zu Beginn der Gastrulation in der Mitte zwischen dem Rande der dorsalen Urmundlippe und dem animalen Pol gesetzt werden, später am vorderen Ende der Neuralplatte liegen, so kann dies auf zweierlei Weise zu Stande kommen: entweder ist das Zellterritorium stationär geblieben — dann wären diese Abschnitte der Neuralplatte in situ entstanden — oder die Neuralplatte hat sich durch intussusceptionelles Wachstum aus einem zum Beginn der Gastrulation eng umschriebenen, in der Äquatorialzone gelegenen Zellterritorium entwickelt und ist nach ganz allmählicher Verdrängung der benachbarten indifferenten Ektodermportionen — die möglicher Weise im Wachstum zurückbleiben — in das Bereich der in die letzteren gesetzten Marken gekommen. Möglicher Weise könnte sich die Neuralplatte auch unter oberflächlich gelegenen Lokalisationsmarken vorschieben. Dass thatsächlich ein sehr erhebliches, intussusceptionelles Längenzunehmen im vorderen Abschnitte der Neuralplatte herrscht, beweisen auch die folgenden Entwicklungsstadien, in denen es zu einer maximalen Einkrümmung des vom Ektoderm vollkommen isolirten Hirnröhres kommt (vergl.

Taf. LIX/LX). — Da die Pigmentirung keine scharfe Abgrenzung der äquatorialen Zone nach oben ermöglicht — diese vielmehr, wie insbesondere WILSON (1900) gezeigt hat, schon frühzeitig speciell in der dorsalen Eihälfte auf diese Zone übergreift (vergl. auch PFLUEGER 1883), so lässt sich auch bei der Betrachtung der äusseren Oberfläche keine sichere Entscheidung treffen. Eher ist dies z. B. bei Selachiern möglich, an deren Keimscheiben man thatsächlich eine allmähliche centripetale Verlängerung der am dorsalen Urmundrande auftretenden Neuralplatte nachweisen kann, die mit der Invagination bzw. mit der Verlängerung der Urdarmrinne gleichen Schritt hält. — Auch mit Rücksicht auf die phylogenetische Gestaltung des beim *Amphioxus* so unscheinbaren und einseitig specialisirten Kopfabschnittes erscheint eine allmähliche und gleichzeitige Entwicklung der beiden Komponenten der Kopfanlage — der Urdarmwand und der Neuralplatte — in hohem Grade wahrscheinlich.

Von ausschlaggebender Bedeutung dürften jedoch bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse die ausserordentlich interessanten Ergebnisse von medianen Durchschnürungen sein, die SPEMANN (1903) an *Triton*-Keimen ausgeführt hat. Auch bei *Triton* kommt es ab und zu vor, dass die in der Regel senkrecht auf die Medianebene frontal eingestellte erste Furche der letzteren entspricht. (Einen solchen Anachronismus der Furchung haben auch ROUX [1885, p. 327] u. A. wiederholt beobachtet.) Bei der Einschnürung solcher Eier in der ersten Furchungsphase erhielt nun SPEMANN Doppelbildungen, Fälle von *Duplicitas anterior* in allen verschiedenen Graden, deren Anordnung von der Intensität und dem Zeitpunkte der Einschnürung abhängig war. Ich will aus den zahlreichen, von SPEMANN beobachteten Fällen einige typische herausgreifen: Object (00,48, p. 619). Längs einer der beiden ersten Furchen sehr schwach eingeschnürt — nach 2 Tagen die Medullarplatte durch Pigmentirung deutlich, von niederen Wülsten umgeben — Ligatur stark angezogen — nach 18 Stunden Wülste weiter zusammengerückt — nach weiteren 3 Stunden Wülste hoch aufgeworfen, wie gewaltsam am Schlusse verhindert und aufgestaut — von einer eigentlichen Verdoppelung vorn nichts zu sehen. Ligatur gelöst. Der Schluss der Wülste erfolgt vorn sichtlich. Schluss einfach ohne Gabelfurche — nach 7 Stunden immer noch tiefe Furchen zwischen den beiden Wülsten, die hinten noch klaffen. 12 Stunden nachher sieht das Vorderende ganz normal aus mit primären Augenblasen. Das Vorderende entwickelt sich ganz normal (p. 621). Auch in einem anderen Falle (Object 00,46, p. 617) wurde eine starke Einschnürung vorgenommen, noch ehe die Medullarwülste deutlich waren. Nach 8 Tagen zeigte das Vorderende eine ganz schwache Verdoppelung. Das Vorderhirn (*Lobi olfactorii*) war doppelt (?), dagegen sind die Augen in normaler Zahl vorhanden, ebenso die Riechgruben. Der Grad der Verdoppelung steht in gar keinem Verhältnisse zum Grade der Nachschnürung. — Aus diesem Verhalten ergibt sich zunächst das eine, dass durch die Ligatur eine in Entwicklung begriffene, craniale Wachstumszone (Neuralfeld, Urdarmwand) nicht wesentlich in ihrer intussusceptionellen Entfaltung behindert wird. Denn vom Auftreten der Medullarplatte an erfolgt noch ein sehr erhebliches relatives Längenwachsthum sowohl der Urdarmwand (Bildung der inneren Mundbucht) als auch der Neuralplatte (Einkrümmung des Hirnrohres). Würde also die Neuralplatte schon im Stadium der beginnenden Gastrulation determinirt sein, d. h. die Anlage der Neuralplatte, wenn auch nicht sicht- und abgrenzbar von der dorsalen Urmundlippe gegen den animalen Pol emporreichen, dann wäre durch die Ligatur kein Hindernis für ihre weitere Entfaltung gegeben.

Object 00,99, p. 608: Zu Beginn der Gastrulation in der Medianebene eingeschnürt — nach 43 Stunden *Duplicitas anterior*, an den um 120° nach vorn divergirenden Neuralplatten die Medullarwülste schon ziemlich eng zusammengerückt, innere Wülste scheinen etwas schwächer als die äusseren. In diesem Stadium conservirt (vergl. Fig. 20, 21). — Bei einem anderen, in gleicher Weise behandelten Embryo (01,2, p. 608) zeigte sich, dass die Zahl der Augen und Hörblasen vermehrt, die Chorda nicht gegabelt ist. — Wäre das Ektodermfeld zwischen der dorsalen Lippe und dem animalen Pole schon zu Beginn der Gastrulation zur Bildung der Neuralplatte determinirt und eventuell durch Anstichmarken gekennzeichnet, dann würde die Ligatur deren

intussusceptionelles Wachstum voraussichtlich nicht behindert haben. Es zeigt sich aber gerade im Gegenteil, dass dieses Feld indifferent bleibt und von der dorsalen Urmundlippe aus nach den beiden Seiten um ca. 120° divergierend, sich zwei Wachstumszonen entfalten, die schräg über die äquatoriale Zone hinweg nach den seitlichen Abschnitten der oberen Eihemisphäre divergieren. An dem einheitlich gebildeten Urmundrande hängen sie mit einander zusammen und apponieren gemeinschaftlich die Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes.

Von besonderem Interesse ist nun der Erfolg schräger Schnürungen: z. B. Object 00,64—03, p. 431 im Zweizellenstadium eingeschnürt, nicht genau längs der ersten Furche, sondern im spitzen Winkel zu ihr — dann ofort stark nachgeschnürt — am nächsten Tage begann die Gastrulation. Nach 2 Tagen zeigte sich als Folge der starken Schnürung eine weitgehende Verdoppelung des Vorderendes. Von den (annähernd gleich langen, um ca. 160° divergierenden) Medullaranlagen war die linke, auf der kleineren Seite des schräg eingeschnürten dorsalen Urmundrandes gelegene deutlich schwächer als die rechte, ihre Wülste schon ganz zusammengedrückt, während die der rechten noch klafften. Als die Doppelbildung nach weiteren 5 Tagen conservirt wurde, hatte das rechte Vorderende einen ganz normalen Kopf mit kurzen Kiemenstummeln und Kieferbogenfortsätzen; der Kopf des linken Vorderendes dagegen war sehr defect, namentlich die Spitze des Hirnes. Kiemenstummel waren deutlich, die Kieferbogenfortsätze in der Mitte zu einem verschmolzen. — In einem anderen Fall (00,81, p. 433) bildete die Ligatur einen Winkel von ca. 45° mit der Medianebene. — Am Embryo war später das rechte Vorderende normal, das linke defect. — Auch in diesem Falle hat sich aus einem kleinen, dorsolateralen Abschnitte der scheinbar noch indifferenten dorsalen Urmundlippe durch intussusceptionelles Wachstum die Kopfanlage in ein unter normalen Verhältnissen von der Neuralplatte ganz abseits gelegenes Gebiet des Ektodermfeldes entwickelt, welches vom medianen Meridian des Eies weit entfernt ist, niemals also zur Bildung der Neuralplatte bestimmt sein konnte. Die auf diese Weise entstandene Neuralplatte weist dieselbe Längenausdehnung auf, wie die andere an normaler Stelle (in der Richtung von der dorsalen Lippe zum Äquator sich entwickelnde). Beide Wachstumszonen gehen am Urmundrande in einander über und bilden eine einheitliche terminale Appositionszone.

Wurde endlich die starke Einschnürung schon im Furchungsstadium vorgenommen, so ergaben sich Doppelbildungen von der Kategorie des *Dicephalus tetrabrachius*: z. B. Object 01,40, p. 577. Längs der ersten Furche eingeschnürt, nach 2 Tagen erster Beginn der Gastrulation, getrennte Einstülpung an den beiden Keimhälften, nach weiteren 4 Stunden sind die oberen Urmundlippen der beiden Hälften im Fortgange der Gastrulation mit einander in Verbindung getreten — nach 14 Stunden Urmund U-förmig — nach weiteren 24 Stunden Urmund Längsspalt, von ihm gehen nach rechts und links unter einem wenig spitzen Winkel zwei Medullarfurchen aus, dunkel pigmentirt. Abgrenzung der Medullarplatten nach der Seite durch Pigmentirung möglich, nach vorn noch nicht. — Nach 22 Stunden Medullarwülste geschlossen, Embryonen bis weit nach hinten getrennt. Ligatur gelöst. — Nach 5 Tagen conservirt. — Es liegt ein *Dicephalus tetrabrachius* vor. Die beiden Thiere sind seitlich und ventral mit einander verwachsen. Die Medianebenen divergieren von hinten nach vorn, und zwar dorsal mehr als ventral, so dass auch der Winkel, welchen sie auf Querschnitten mit einander bilden, nach vorn zu immer grösser wird. Die beiden so zusammenhängenden Embryonen sind vorn völlig getrennt, bis hinter die Anlagen der innenständigen vorderen Extremitäten. Von hier an verschmelzen sie mit ihren ventralen Innenseiten mehr und mehr, während der dorsale Flossensaum bis gegen die Schwanzspitze hin doppelt bleibt. Die Medullen verlaufen etwa $\frac{2}{3}$ der Strecke zwischen der Gabelung der Körper und dem After völlig getrennt von einander — dann lagern sie sich an einander — Spuren der Verdoppelung sind noch viel weiter nach hinten zu verfolgen. — In diesem Falle hat also eine frühzeitige künstliche Sonderung des noch indifferenten und regulirbaren, in der dorsalen Urmundregion gelegenen Zellterritoriums der Blastula zur Entfaltung zweier

vollwerthiger und äquipotenter Wachstumszonen geführt, die sich senkrecht auf die Mitte der beiden seitlichen Abschnitte der entzwei getheilten primären dorsalen Urmundlippe nach vorn zu in divergirenden Richtungen entfaltet haben. Unter der Ligatur stehen diese beiden äquipotenten Wachstumszonen mit einander im Zusammenhange, sie apponiren eine Zeitlang neben einander selbständig die gedoppelten Axengebilde des Rumpfes, vereinigen sich erst später zur Bildung eines einheitlichen, unpaaren Schwanzabschnittes. Die Gestaltung des Flossensaumes wird von der terminalen Wachstumszone nicht unmittelbar beeinflusst und ist eine selbständige Erscheinung.

„Wenn man das gesammte Anlagenmaterial eines *Triton*-Keimes in genügend jungen Stadien median durchtrennt, so entstehen bekanntlich zwei Embryonen von verminderter Grösse und anscheinend ziemlich normalen Proportionen“ (p. 567). Damit ist auch für *Triton* der Beweis für die völlige Unregelmässigkeit des noch indifferenten Zellenmaterials der Blastula erbracht, welches auch — in zwei totipotende Hälften getheilt — zwei bilateralsymmetrische Organismen zu erzeugen im Stande ist.

Die Ergebnisse der SPEMANN'schen Experimente machen es also im hohen Grade wahrscheinlich, dass sich auch die Hirnanlage aus einem circumscribten, der dorsalen Urmundlippe angehörigen Zellterritorium des Ektodermfeldes entwickelt, welches sich zugleich mit der invaginirten dorsalen Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermursprungszone, Entoderm) — den übrigen Componenten des dorsalen axialen Keimbezirkes — durch intussusceptionelles Wachstum nach vorn gegen den animalen Pol hin entfaltet, in einer Richtung, die senkrecht auf den Scheitel der dorsalen Urmundlippe verläuft und unter normalen Verhältnissen — in der Regel — mit einer der beiden ersten Furchungsebenen zusammenfällt. Die gesammte Anlage differenzirt sich bilateralsymmetrisch zu einer auf dem Scheitel der dorsalen Urmundlippe senkrechten Ebene. Wird durch Einschnürung in der Medianebene das in frühen Stadien noch vollkommen unregulirbare Material der dorsalen Urmundregion in seiner primär-medianen Entfaltung behindert (sei es direkt oder indirekt, durch Anstauung des vorgelagerten indifferenten nachbarlichen Zellmaterials), dann kann sich dasselbe in zwei äquipotentielle Complexe sondern, die sich nun in divergirenden Richtungen nach vorn entfalten. — Je später diese Behinderung eintritt, d. h. je mehr Material schon in seiner definitiven Lagerung — speciell im Bereiche jenes Appositionscentrums — angelegt ist, desto kleiner wird die Duplicitas anterior. Dabei ist jedoch auffallend, dass auch die vorderen Wachstumszonen noch in einem Zeitpunkte, wo sie durch einen bereits apponirten Kopfabschnitt (Grenzgebiet des segmentirten und unsegmentirten Körpertheiles) von der terminalen Wachstumszone vollkommen getrennt sind, die Fähigkeit bewahrt haben, sich mit Rücksicht auf die Symmetrieebene total umzureguliren, d. h. statt einem zwei bilateralsymmetrische Systeme zu bilden — nach beiden Seiten hin divergirend die paarigen Gebilde des vorderen Kopfendes zu produciren.

Es beeinflussen und dirigiren in erster Linie also doch gewisse Correlationen die Entfaltung der dorsalen Wachstumszone — der Neuralplatte, des Chordablastems der axialen Mesodermursprungszone und des Entoderms. Der einen Erscheinung scheint ein gesetzmässiger Charakter zuzukommen, dass nämlich die Längsentwicklung dieses sich zum Teil invaginirenden Zellmaterials stets senkrecht auf den Scheitel des dorsalexcentrisch zuerst entstehenden Urmundrandes erfolgt und das Chordablastem sich an dessen Scheitel, dorsomedian entwickelt. Wird die ursprüngliche, normale Anordnung des dorsalen Urmundrandes noch vor dessen Auftreten gestört, dann kann das Zellmaterial der noch virtuellen dorsalen Urmundlippe schon im Blastulastadium gewissermaassen entzwei getheilt werden. Es entstehen dann zwei neben einander liegende, mit ihren medialen Ausläufern zusammenhängende äquipotente dorsale Urmundlippen, womit zwei Medianebenen inducirt erscheinen. Damit ist nun eine neue Orientirung des ursprünglich annähernd bilateralsymmetrisch zu einer der beiden ersten Furchungsebenen angeordneten, durch dieselben keineswegs unbedingt gesonderten Zellmaterials gegeben, welches sich nun senkrecht auf die Scheitel der beiden selbständig

gewordenen Urmundlippen entfaltet. So wird also der virtuelle Embryo in seinen wesentlichen (axialen) Gebilden von einem engbegrenzten in der Region der späteren dorsalen Urmundlippe gelegenen Zellterritorium der Blastula, dem sogenannten axialen, dorsalen Keimbezirk, repräsentirt, welches aber in diesem Stadium noch vollkommen unregulirt werden kann, unter normalen Verhältnissen aber so orientirt ist, dass die eine der beiden ersten Furchungsebenen — wenigstens in der Regel — durch den Scheitel der in Entstehung begriffenen, dorsalen Urmundlippe geht. Diese Prävalenz — um nicht zu sagen relative Totipotenz — der dorsalen Urmundlippe offenbart sich schon beim Beginne der Gastrulation, indem die dorsale Urdarmwand sich zuerst invaginirt. Dieser für die Wirbeltiere und viele Bilaterien unter den Wirbellosen charakteristische Typus hat sich durch eine einseitige Specialisirung und besondere Differenzirung — vielleicht durch Vermittelung eines Trochophorastadiums — aus dem primär monaxonen (protaxonen) Typus entwickelt. Von einer festen Determination jenes dorsalen Zellterritoriums der Blastula kann daher vor Beginn der Gastrulation, vor dem Auftreten des dorsalen Urmundrandes nicht die Rede sein. Das auf Taf. LXXXV, Fig. 1 abgebildete Schema soll denn auch nur die unter normalen Verhältnissen sich ausbildenden Lagebeziehungen der einzelnen organbildenden Bezirke des Keimes in ihrer Projection auf die Oberfläche der Blastula veranschaulichen. Unter normalen Verhältnissen repräsentirt also ein eng umschriebenes — den Eiäquator nach oben wahrscheinlich nicht überschreitendes Zellterritorium der Blastula, in welchem die Gastrulation dorsalexcentrisch einsetzt, den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos.

Von den beiden ersten Furchungsebenen kommt entschieden der frontalen Ebene eine viel grössere Bedeutung zu, als der Medianebene. Die Medianebene kann auch noch im Blastulastadium verändert werden, es können durch künstliche Eingriffe zwei Medianebenen inducirt werden. Bei der Frontalebene hingegen ist dies, wie noch später gezeigt werden wird, unmöglich. Diese Furche scheidet also bereits besonders qualificirtes, activeres Material von dem ventralen Blastomerenpaar. Stets sind auf der Dorsalseite die Blastomeren kleiner, sie theilen sich auch rascher, und speciell im Bereiche des ersten Auftretens der dorsalen Urmundlippe — also im Territorium des axialen Keimbezirkes — sind die Zellen kleiner als in den übrigen äquatorialen Regionen. — Wie insbesondere KOPSCH (1900) hervorgehoben hat, kann von einer ganz exacten Sonderung der Abkömmlinge der zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Blastomeren überhaupt keine Rede sein. Hier herrscht vielmehr — wie dies auch v. EBNER (1893) betont hat — ein beständiges Durcheinanderwogen der benachbarten Zellen. Es entsteht — wie KOPSCH treffend bemerkte — eine zerknitterte, gebogene, gewundene Platte, deren Richtung gar keine Beziehungen zur Symmetrieebene hat“ (p. 14). Es liegt auch gar kein Grund vor, speciell mit Rücksicht auf die Anlage der Chorda z. B. eine genaue unverrückbare Abgrenzung der Abkömmlinge der ersten Blastomeren anzunehmen. Dazu kommt, dass, wie auch ROUX angegeben hat, Abweichungen zwischen der ersten Furchungsebene und der Medianebene im Ausmaasse bis zu 29° — KOPSCH giebt noch höhere Werthe an — vorkommen. Daraus ergibt sich ferner, dass auch die Sonderung des besonders qualificirten Materiales der Dorsalseite anfangs nicht an eine bestimmte Ebene gebunden sein kann.

II. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 26—29 (bis zur Bildung der Prostoma- [neurenterischen] Naht).

Im **Stadium 26** hat die Vereinigung der Medullarwülste in caudaler Richtung weitere Fortschritte gemacht. Wie im vorhergehenden Stadium, wird der caudale Abschnitt des Medullarrohres solid angelegt und erst allmählich von der cranialen Seite her ausgehöhlt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 4). Die Vereinigung der Medullarwülste schreitet in dem Maasse vorwärts, als die Neuralplatte vom terminalen axialen Keimbezirke aus apponirt wird. Auch die Ablösung des Neuralrohres vom Ektoderm ist bereits im vollen Gange. — Die breite Hirnanlage tritt sowohl in der Seiten- wie in der Dorsalansicht deutlich vor und endigt vorn mit einer unpaaren Vorwölbung in der Gegend des bereits obliterirten Neuroporus anterior (vergl. SEMON, Taf III, Fig. 26 o, 26 s). Unterhalb der letzteren tritt die conische Ausladung der inneren Mundbucht vor (vergl. Taf. LIX/LX *i. M. b.*). — Der vordere erweiterte Abschnitt der Urdarmhöhle weist an dem Embryo, von welchem das Ausgussmodell stammt, einen normalen Umfang auf. Ihr Boden wird von der gegen das Lumen sich vorwölbenden Dotterzellenmasse gebildet, die im Bereiche der seitlichen Ausladungen derselben in die epitheliale seitliche und dorsale (Ur-)Darmwand übergeht. — An der Seitenansicht des auf Taf. XLIV, Fig. 7 abgebildeten Modelles sind am Mesoderm keine wesentlichen Veränderungen gegenüber dem Vorstadium wahrzunehmen. Es sind 11—12 Dorsalsegmente angelegt. Das Entoderm (vergl. Taf. XLIV, Fig. 8) zeigt in einiger Entfernung von der inneren Mundbucht in der unmittelbaren Nähe des seitlichen Randes der Mesodermflügel die wulstförmige Vorrangung der ersten Schlundtasche, welcher eine ebensolche Ausladung der Urdarmhöhle entspricht.

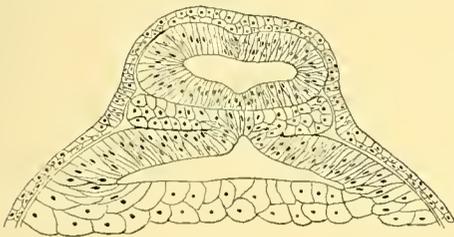


Fig. 40.

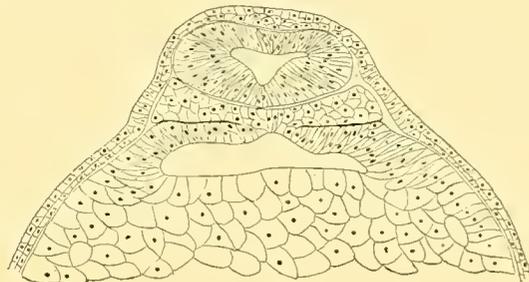


Fig. 41.

Von den beistehend abgebildeten Querschnitten entspricht der erste (40) dem Schnitte 23 vom Stadium 24 und ist dicht hinter der inneren Mundbucht durch den Embryo gelegt. Die letztere läuft caudalwärts in eine seichte, dorsomediane Rinne aus. Diese wird von hohen cylindrischen oder prismatischen Zellen gebildet (Textfig. 40), welche in einschichtiger Lage geordnet sind. Seitlich schliessen sich an diese dorsomediane Zone die axialen Mesodermursprungszonen an. Die seitlichen Ränder der Mesodermflügel überragen in diesem Gebiete nur wenig den Seitencontour des Hirnrohres. — Etwas weiter caudal (Schnitt 41) schieben sie sich bereits keilförmig zwischen die seitliche Urdarmwand und das Ektoderm vor. Vergleicht man diesen Schnitt mit dem ihm entsprechenden Schnitte 30 des vorhergehenden Stadiums, so zeigt sich ganz deutlich der Effect jener medialwärts gerichteten Ausbreitung des Entoderms (Textfig. 41), die zur Bildung jener dorsomedianen Rinne führt. Dieser Vorgang vollzieht sich in diesem Gebiete in ganz ähnlicher Weise, wie weiter caudal (vergl. Schnitt 31—35)

nur mit dem einen Unterschiede, dass die zwischengelegene, dorsomediane Zone der Urdarmwand in ihrem Wachstum augenscheinlich zurückbleibt, denn es sind im Schnitte 41 nur wenige hohe prismatische Zellen zwischen den Ursprungszonen des Mesoderms eingeschoben. Der folgende Schnitt 42 zeigt sozusagen dieselbe Stelle nach vollzogener Abschnürung des Mesoderms (Textfig. 42). Auch an diesem Schnitte fällt beim Vergleiche mit Schnitten durch das Gebiet der Chordaanlage (16, 32, 33) die geringe Ausdehnung der dorsomedianen Zone der Urdarmwand auf, welche dem Chordablastem jener Schnitte entspricht. Demgemäss ist auch die der Chordarinne entsprechende Einsenkung der dorsalen Urdarmwand recht unansehnlich. Dass aber auch hier eine

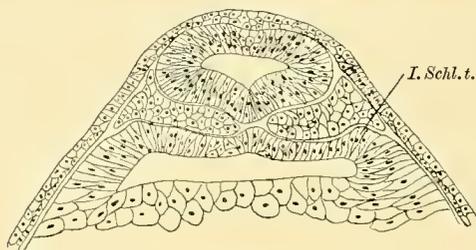


Fig. 42.

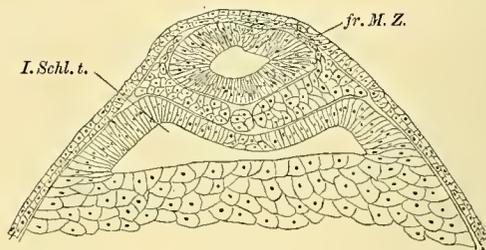


Fig. 43.

Zellverschiebung stattfindet, die der Bewegung jener lippenförmigen Vorsprünge der Urdarmwand entspricht, wird durch das Vorkommen ganz abgeplatteter, parallel der inneren Darmwand gelagerter Zellen wahrscheinlich gemacht, deren Stellung in ganz auffälliger Weise von der epithelialen Anordnung der übrigen und benachbarten Zellen abweicht. Auch im folgenden, eine gute Strecke weiter caudal gelegenen Schnitte 43 (vergl. Schnitt 44), der die Chorda dorsalis vom Entoderm bereits abgelöst zeigt (Textfig. 43), bemerken wir eine derartige Anordnung der Zellen. An diesem Schnitte sind insbesondere beim Vergleiche mit correspondirenden Schnitten durch jüngere Embryonen (Schnitt 32) die ersten Schlundtaschen deutlich zu erkennen. Sie befinden sich, wie bereits erwähnt, hart am seitlichen Rande des Mesoderms; ihre oralen Enden sind im Schnitte 42 getroffen.

Das Verhalten der dorsalen Urdarmwand zur Chorda dorsalis veranschaulicht der beistehend abgebildete Medianschnitt 44, auf welchen wir bei der Besprechung des folgenden Stadiums zurückkommen werden (Textfig. 44).

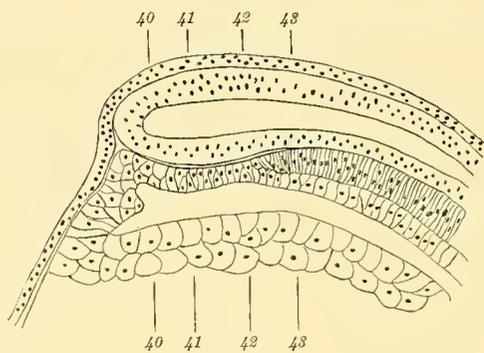


Fig. 44.

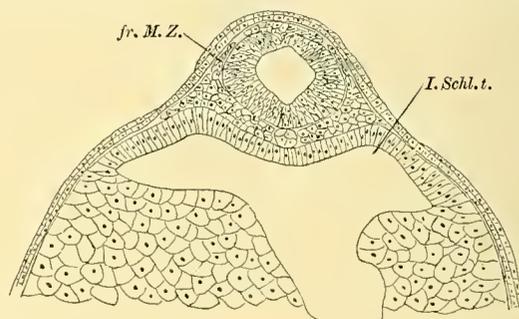


Fig. 45.

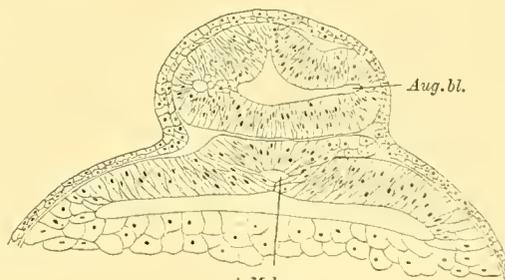
Wie bei jüngeren Embryonen, so läuft die Chorda auch am vorliegenden Schnitte oralwärts in die epitheliale, einschichtige dorsale Urdarmwand aus, die dem Hirnröhre in ganzer Ausdehnung unmittelbar anliegt. An der Stelle, wo dieser Uebergang erfolgt, findet sich an der Innenseite der Urdarmwand eine leichte Einsenkung, die der auf Querschnitten deutlicher in Erscheinung tretenden dorsomedianen Rinne entspricht.

Der Schnitt 45 entspricht seiner Lage nach dem Schnitte 43, stammt aber von einem etwas älteren Embryo (Stadium 26 $\frac{1}{2}$). Er zeigt die ersten Schlundtaschen bereits vom axialen Mesoderm überlagert, dessen ventrolaterale Kanten sich zungenförmig über sie hinwegschoben (Textfig. 45). Aber auch die dorsolateralen Kanten des

Mesoderms zeigen eine auffallende Proliferation. Von dieser Kante lösen sich nämlich spindelförmige Zellen los, die sich dorsalwärts, zwischen dem Ektoderm und dem Hirnröhre vorschoben. Auch im Schnitte 43 finden sich einige solche freigewordene Mesodermzellen in lockerem Verbande. Ihre Zelleiber sind in der Abbildung punktiert angegeben (*fr. M. Z.*). Ihnen entgegen schiebt sich von der Nahtstelle des Hirnröhres ausgehend ein abgeplatteter Zellcomplex vor, die Trigemiusanlage (*Tr.*). Beide Zellgruppen sind bei Embryonen dieses Alters noch deutlich von einander abgrenzbar.

Im **Stadium 27** beginnt die Kopfanlage des Embryos an der Oberfläche des Dotters (s. 1.) deutlicher vorzutreten (vergl. SEMON, Taf. 3, Fig. 27 o, 27 s). Diese Erscheinung ist vor allem auf das rege, intus-susceptionelle Wachstum der Hirnanlage zurückzuführen, welches zu einer Verbreiterung und Verlängerung des vorderen Hirnabschnittes führt. Die Verbreiterung des vordersten Hirnabschnittes ist der einleitende Vorgang zur Bildung der Augenblasen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 1, *Aug. bl.*), die unter dem sie bedeckenden Ektoderm nur wenig vortreten. Die Verlängerung des Hirnröhres führt dazu, dass die entodermale Mundbucht von diesem immer mehr überlagert wird und in Folge dessen von der Oberfläche zurücktritt. Das Neuralrohr gewinnt nun im Kopfgebiete die Vorherrschaft. — Unmittelbar hinter den Augenblasen hat sich von der Nahtstelle des Neuralrohres ausgehend, jener Zellcomplex der Trigemiusganglienleiste, an dessen Aussenseite ventralwärts vorgeschoben, dem wir bereits im Schnitte 45 begegnet sind. Es ist die breite, massige Anlage des Trigemius (Taf. XLV/XLVI, Fig. 1 *Trig.*), die, caudalwärts deutlich begrenzt, nach vorn zu sich etwas auflockert. Schräg gegenüber von der Trigemiusanlage erscheint der bisher vollkommen einheitliche Mesodermmantel von der ersten Schlundtasche durchbrochen (*I. Schl. t.*). Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel haben sich ein wenig verbreitert und sind von den Anlagen der Augenblasen überlagert worden. Ungefähr in der Mitte zwischen der ersten Schlundtasche und dem ersten Dorsalsegmente hat sich das Ektoderm plakodenförmig verdickt. Die so entstandene Hörplatte (*H. pl.*) wölbt sich nach innen zu vor, ist daher an der äusseren Oberfläche nicht deutlich erkennbar. Die Zahl der Dorsalsegmente hat sich auf 16 vermehrt. Der freie Rand des Mesoderms zeigt einen der Krümmung der Körperaxe entsprechend concaven Verlauf. Die paarig angelegten Mesodermflügel gehen nun an der Ventralseite des Blastoporus in einander über (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 6). Die caudale Ursprungszone des Mesoderms umgreift hufeisenförmig den Urmundrand und endet zu beiden Seiten des dorsomedianen Chordablastems. Noch ist dieser zuletzt entstandene, ventromediane Abschnitt des peristomalen Mesoderms (*v. M.*) schmal und unansehnlich. — Die craniale Mesodermursprungszone wird in der Seitenansicht zum Theil von den Augenblasen, zum Theil von der ersten Schlundtasche verdeckt. Sie ist in den Abbildungen Taf. XLV/XLVI, Fig. 2 und Taf. LVII/LVIII, Fig. 6 braun punktiert angegeben.

Zwei Serien von Abbildungen, die nach Querschnitten durch den vorderen und hinteren Körperabschnitt gezeichnet sind, sollen die einzelnen Veränderungen in diesen Körpergebieten zur Darstellung bringen (Ebenen der Schnitte in Fig. 55 und 60). Die Schnitte der ersten Reihe treffen den Embryo ein wenig schräg. — Der Querschnitt 46 ist durch



i. M. b.

Fig. 46

die conische Ausladung der inneren Mundbucht geführt, die durch eine faltenförmige Einsenkung des Ektoderms ventralwärts begrenzt wird (Textfig. 46, vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5 *Gr. f.*). Rechterseits ist das vordere Ende des axialen Mesodermflügels angeschnitten, welches von der dorsolateralen Wand der Bucht seinen Ursprung

nimmt. — Ein folgender, durch den caudalen Rand der Augenblasen geführten Schnitt (47) zeigt beim Vergleiche mit dem correspondirenden Schnitte 40 durch den Embryo 26 die dorsomediane Rinne an der Decke der Urdarmhöhle bereits völlig verstrichen und die Ursprungszonen des Mesoderms einander fast unmittelbar genähert (Textfig. 47). Noch deutlicher tritt dies im Schnitte 48 zu Tage, der mit dem Schnitte 41

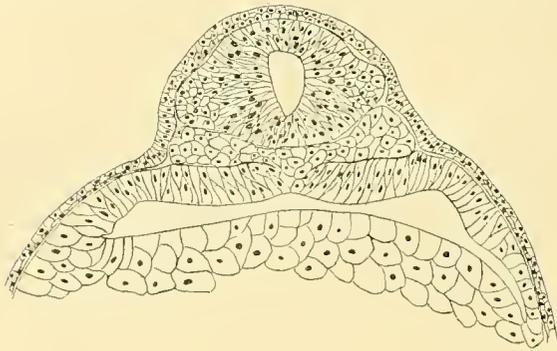


Fig. 47.

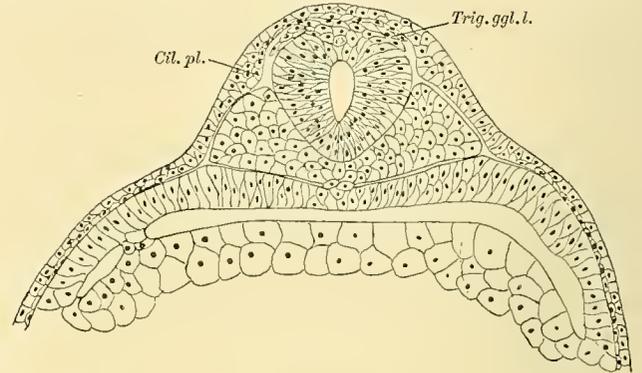


Fig. 48.

zu vergleichen wäre. Von den hohen prismatischen Zellen, die in einfacher Schichte den Grund jener dorsomedianen Rinne gebildet haben, ist nichts mehr zu sehen. An ihre Stelle ist ein Zellcomplex getreten, welcher als eine einheitliche dorsomediane Ursprungszone der beiden Mesodermflügel erscheint, deren Abschnürung von der Urdarmwand bereits bis auf zwei Zelldurchmesser vollzogen ist. Der Schnitt geht durch die noch ziemlich ausgedehnte Anlage des Trigemini (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 1 *Trig.*, Textfig. 48). Schräg ventralwärts gegenüber, gerade über der dorsolateralen Kante des Mesoderms, befindet sich eine circumscribte Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms, die wir ihrer Lage wegen als Ciliarplakode bezeichnen wollen (*Cil. Pl.*) Der Schnitt 49 a zeigt — der schiefen Schnittführung entsprechend — auf beiden Seiten etwas differente Bilder Linkerseits steht das Mesoderm noch mit der Urdarmwand im Zusammenhange, rechterseits erscheint es von ihr bereits abgeschnürt (Textfig. 49 a, b). Der benachbarte Schnitt 49 b der 12 μ dicken Serie zeigt auf beiden Seiten

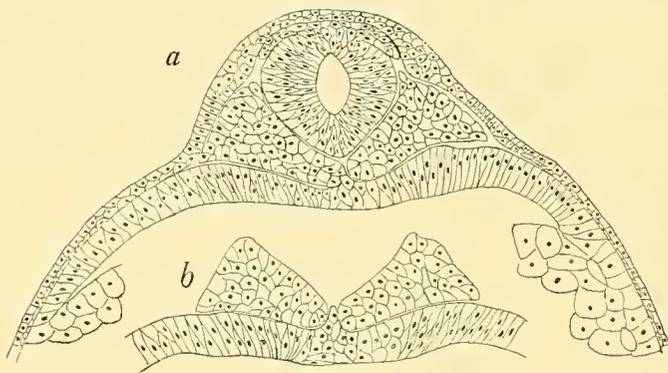


Fig. 49 a und b.

die Mesodermflügel vom Entoderm abgelöst, welches zwischen ihnen einen kielförmigen Vorsprung bildet. — Der nächste Schnitt 50 lässt sich unschwer auf den correspondirenden Schnitt 42 vom Stadium 26 zurückführen, in welchem die Mesodermflügel bereits von der Urdarmwand losgelöst waren, die in ihrem dorsomedianen Abschnitte aus einer einfachen Lage hoher, epithelialer Zellen bestand. Zweifellos hat auch in diesem Gebiete eine medialwärts gerichtete Bewegung der angrenzenden, ehemals die Ursprungszone des Mesoderms unter-

wachsenden Darmwand stattgefunden (Textfig. 50), denn wir bemerken an der inneren Oberfläche der letzteren jene abgeplatteten Zellen (vergl. Schnitt 42, 43) nunmehr auch in der Mittelebene. Die hohen prismatischen Zellen der ehemaligen dorsomedianen Zone, des Chordablastems, erscheinen von der Begrenzung der Urdarmhöhle ausgeschaltet und bilden nun in unregelmässiger Anordnung die Fortsetzung des kielförmigen, dorsomedianen Vorsprungs der Darmwand des vorhergehenden Schnittes. Dieser Vorsprung erscheint jedoch durch die Massen-

zunahme der Mesodermflügel, die in der Medianebene zusammenstossen und die dorsale Darmwand gänzlich überlagern, von dem Hirnröhre abgedrängt. Die niedrige, durch die Mesodermflügel gewissermaassen comprimirt dorsomediane Leiste setzt sich nun caudalwärts, der dorsomedianen Zone bzw. dem Chordablastem früherer Stadien entsprechend, kontinuierlich in die Chorda dorsalis fort (vergl. Fig. 54). Letztere erscheint im folgenden Schnitte 51 getroffen (Textfig. 51). Dieser Schnitt zeigt die Trigemiusanlage (*Tr.*) in ihrer grössten Breitenausdehnung, dem Hirnröhre dicht angelagert. Jene Gruppe freier Mesodermzellen, die sich von der dorsalen

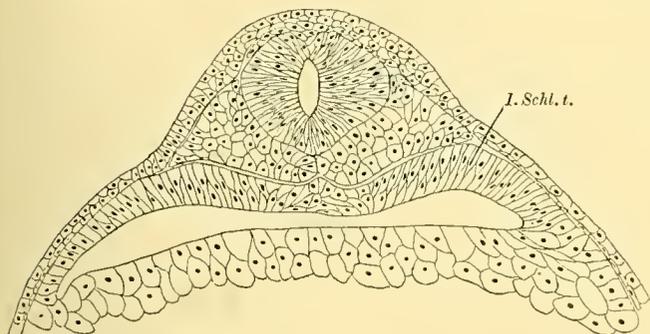


Fig. 50.

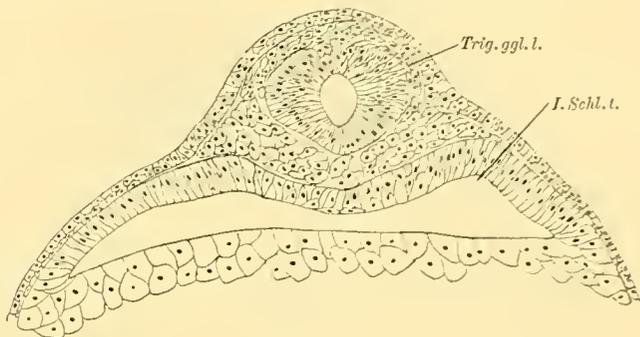


Fig. 51.

Kante der axialen Mesodermflügel aus dorsalwärts vorschiebt, kommt so dicht an die ihr entgegenwachsende Ganglicianlage des Trigemius zu liegen, dass es bei der fast gleichartigen Beschaffenheit des noch indifferenten Zellmaterials an manchen Stellen schwer fällt, die beiden dicht an einander gedrängten und sich an einander vorbeischiebenden, aus spindelförmigen Elementen bestehenden Zellcomplexe abzugrenzen. Nur bei Berücksichtigung der ersten Anlage dieser genetisch vollkommen verschiedenen Zellcomplexe, sowie der Ausbreitung der freien Mesodermzellen an Stellen, wo keine Ganglianlagen vorhanden sind, kann in dieser Frage ein Urtheil gewonnen werden. In der Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 1 ist diese vordere Gruppe freier Mesodermzellen (schematisirt) eingetragen. — Die Schnitte 50 und 51 weisen ausserdem die vorderen Abschnitte der ersten Schlundtaschen auf (*I. Schl. t.*) die gewissermaassen in statu nascendi vom Mesoderm überwachsen werden (Textfig. 52). Der Schnitt 53 trifft sie an ihrer grössten Erhebung, die in der Seitenansicht des Embryos die Chorda dorsalis vollkommen verdeckt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 2). Bei dem Embryo, von welchem die abgebildeten Querschnitte

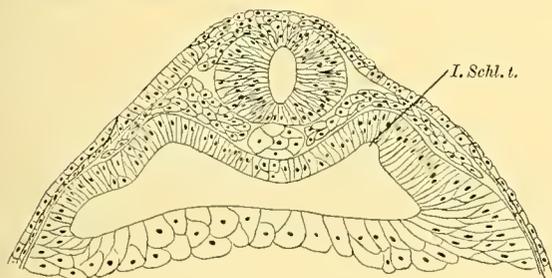


Fig. 52.

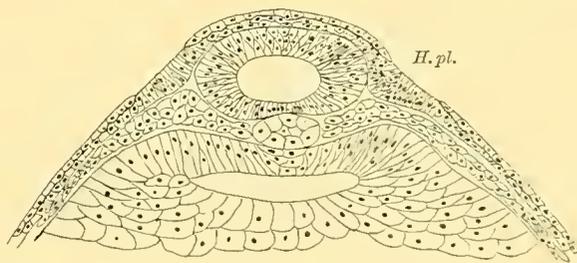


Fig. 53.

stammen, haben die Schlundtaschen das Mesoderm noch nicht durchbrochen. Letzteres erscheint in der Ebene des Schnittes 53 bereits über die ganze Seitenwand der Urdarmhöhle vorgeschoben (vergl. Schnitt 43, 45), hat also die zuerst auftretenden caudalen Abschnitte der ersten Schlundtaschen in der zwischenliegenden Entwicklungsphase überwachsen (Textfig. 53). — Auffallend ist am Schnitte 52, dass das Ektoderm über den ersten Schlundtaschen noch einschichtig ist, und aus hohen, stellenweise auch prismatischen Zellen besteht, die sich in die Sinnesschichte der benachbarten, zweischichtigen Abschnitte des Ektoderms fortsetzen, dessen Deckschichte demnach gegenüber

den ersten Schlundtaschen fehlt (Textfig. 52). — Als ein typisches Gebilde der Sinnesschichte des Ektoderms tritt im folgenden Schnitte 53 die Hörplatte auf (*H.pl.*), die als eine circumscribed Verdickung derselben an die vorerwähnte Zone des Ektoderms unmittelbar anschliesst und wie diese einer Deckschichte entbehrt. Die Axe der Kernteilungsfiguren ist meist senkrecht auf die äussere Oberfläche eingestellt, die Kerne zeigen eine mehrzeilige Anordnung. Das Neuralrohr erscheint auf diesem Schnitte, der durch den vorderen Abschnitt der Hörplatte geführt ist, vom Ektoderm an der Nahtstelle vollkommen gesondert. In den vorhergehenden Schnitten (im Bereiche der Trigeminoanlage) ist die Sonderung erst im Vollzuge begriffen. An der Nahtstelle ist das Ektoderm meist dreischichtig, seine Elemente beginnen sich erst in ein epitheliales Gefüge einzuordnen. Ebenso weist auch das Entoderm an der Stelle, wo es die Chorda unterwachsen hat, noch keine epitheliale Anordnung seiner Elemente auf.

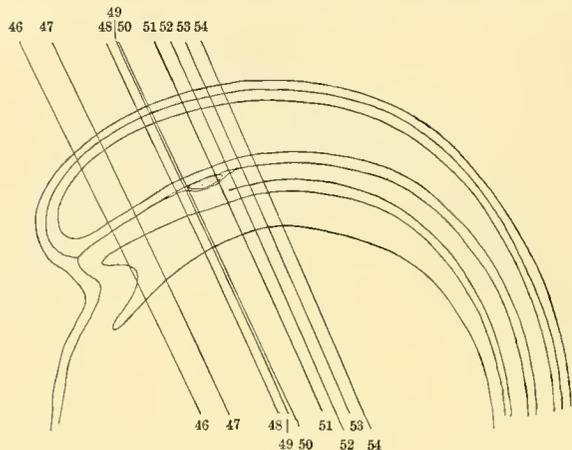


Fig. 54.

Der erste durch das Gebiet des hinteren Abschnittes des axialen Keimbezirkes, bzw. der terminalen Appositionszone geführte Schnitt der zweiten Serie (55) zeigt das Neuralrohr vom Ektoderm bereits gesondert. Dass das Neuralrohr solide erscheint, ist ein vorübergehender Zustand,

der durch die oben geschilderte, atypisch erfolgende Vereinigung der Medullarwülste zu Stande kommt (Textfig. 55). Das Ektoderm ist an der Naht- und Ablösungsstelle einschichtig, in der Umgebung bereits in zwei Schichten gesondert. An der dorsalen Urdarmwand lässt sich das dorsomediane Chordablastem nicht scharf von den axialen Ursprungszonen des Mesoderms sondern, an welche gegen die Dotterzellenmasse das Entoderm s. st. anschliesst. Die axialen Mesodermflügel sind in diesem Gebiete noch nicht segmentiert. An ihrer Ursprungsstelle drei bis vier Zellagen stark, verschmälern sie sich ventralwärts, bei ihrer Ausbreitung über die Dotterzellenmasse zu einer ein- bis zweischichtigen Zelllage. — In einem folgenden Schnitte 56 hängt die solide Stammzone (Appositionszone) des Neuralrohres breit mit der dorsalen Urdarmwand zusammen (vergl. auch Schnittbild 59, Textfig. 56). An einem entsprechenden Schnitte durch einen jüngeren Embryo

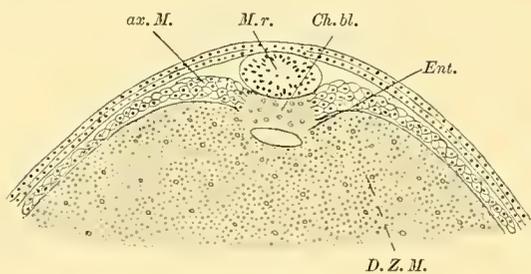


Fig. 55.

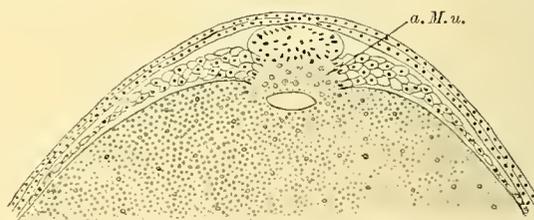


Fig. 56.

würde man sagen, es ist die dorsale Urdarmlippe an der Umschlagsstelle des Ektoderms in die Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermkeime) getroffen. Das ektodermale Faltenblatt hat sich in dieser Region bereits erheblich verdickt, zu einem soliden Neuralrohr zusammengeschoben und vom benachbarten Ektoderm an der Nahtstelle abgelöst. — In der Ebene des Schnittes 57 ist dieser Prozess noch in vollem Gange. Der spitzwinkelige Einschnitt zwischen der Anlage des Neuralrohres und dem benachbarten Ektoderm weist darauf hin, dass die in atypischer Weise erfolgende Erhebung der Neuralwülste bereits stattgefunden hat. Die Ab-

lösung der ektodermalen Körperdecke hat an der breiten Nahtstelle noch nicht begonnen. Es liegen also dieselben Verhältnisse vor, wie an dem bei etwas stärkerer Vergrößerung gezeichneten Schnitte der Fig. 37 — nur mit dem einen Unterschiede, dass eine dorsomediane Einsenkung an der äusseren Oberfläche fehlt (Textfig. 57). Mit dem Chordablastem, so wie den axialen Ursprungszonen der Mesodermflügel steht die Neuralplatte in breitem Zusammenhange. Eine schmale Entodermzone bildet die seitliche Wand des engen,

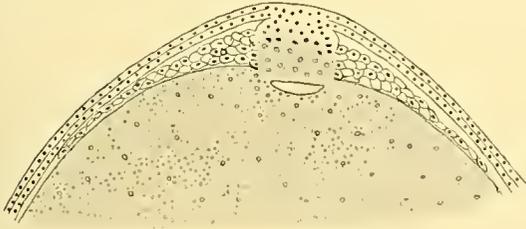


Fig. 57.

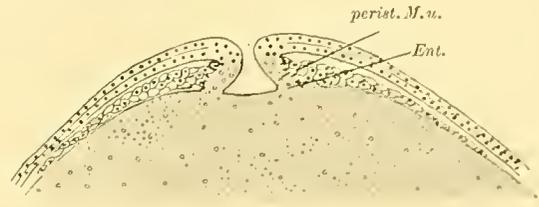


Fig. 58.

biconvex oder planconvex begrenzten Urdarmlumens. Der Schnitt geht also durch die Proliferationszone der dorsalen Urmundlippe, die nach vorne zu die Axengebilde des Embryos apponirt. An ihrem freien Rande (vergl. Textfig. 59) hat die dorsale Urmundlippe noch ihre ursprüngliche Gestaltung bewahrt. — Ein Schnitt durch die seitlichen Ränder des Urmundes ist in Textfig. 58 dargestellt; er wäre mit dem durch die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundrandes vom Stadium 25 geführten Schnitte 39 zu vergleichen, in welche die spaltförmige Oeffnung desselben nahezu planparallel begrenzt erscheint. Der durch die Mitte der seitlichen Ränder geführte Schnitt 58 lässt noch Reste jener seitlichen Ausladungen des Lumens erkennen, die in früheren Stadien viel tiefer waren (vergl. Schnitt 9) und durch das Vortreten der seitlichen Urmundränder entstanden sind. An das Ektoderm schliesst sich unmittelbar die peristomale Ursprungszone des Mesoderms (der peristomale Mesodermkeim) an, die das Ektodermfeld vom Entoderm trennt. Letzteres bildet die oberflächliche Begrenzung der Dotterzellenmasse, die zum grossen Theil von ihm abgefurcht wurde. Nur die schmalen, zwischen den Mesodermkeim und die Dotterzellenmasse eingeschalteten seitlichen Abschnitte des Entoderms bewahren ihr epitheliales Gefüge. — Dieselben Verhältnisse bieten sich an der ventralen Urmundlippe dar (Schnitt 59), die nicht so markant gegen die Dotterzellenmasse abgesetzt ist, wie die seitlichen Randabschnitte. Der ventromediane Theil des peristomalen Mesoderms ist noch ganz schmal und schiebt sich allmählich zwischen die Dotterzellenmasse und das in diesem Gebiete noch einschichtige Ektoderm vor.

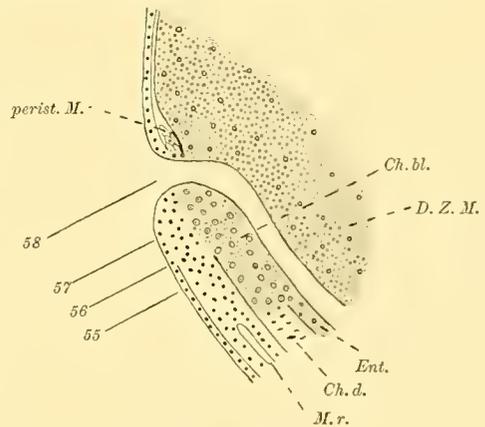


Fig. 59.

In diesem Entwicklungsstadium erscheint nun die bisher ventral unterbrochene peristomale Ursprungszone des Mesoderms vervollständig. Der peristomale Mesodermkeim ist in ganzer Ausdehnung in Thätigkeit und zeigt nun eine hufeisenförmige Anordnung. Dorsolateral schliesst er unmittelbar an die axialen Ursprungszonen der Mesodermflügel an. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Zellen, welche die zuletzt angelegten ventralen und ventrolateralen Abschnitte des peristomalen Mesoderms liefern, schon am Beginne der Gastrulation an der späteren Ursprungstelle dieser Mesodermabschnitte gelegen waren, an der

Grenze des Ektoderm- und Entodermfeldes. Die peristomale Mesodermursprungszone war wohl schon beim Beginne der Gastrulation geschlossen — wenngleich erst in einem latenten Zustande — und wurde nicht etwa durch intussusceptionelles Wachstum von der Dorsalseite her vervollständigt. Diese Auffassung, zu deren Gunsten auch die Ergebnisse experimenteller Untersuchung sprechen, liegt dem Schema der Taf. LXXXIV, Fig. 1 zu Grunde, in welches die peristomale Ursprungszone des Blastulastadiums (knapp vor Beginn der Gastrulation) eingetragen ist (roth punktirt). Sie bildet mit dem Territorium der axialen Mesodermkeime (braun) und des Chordablastems (grün) einen Ring, welcher das Entodermfeld (gelb) vom Ektodermfeld (grau) scheidet. Wenn sich das Entodermfeld zugleich mit dem Zellterritorium der axialen Mesodermkeime und dem Chordablastem invagirt, kommt der peristomale Mesodermkeim in den Urmundrand zu liegen. Bei der durch das Vorwachsen der Urmundränder verursachten Verengung des Blastoporus wird die peristomale Ursprungszone erheblich verkürzt. Diese Erscheinung ist zum Theil eine Folge der Längenentwicklung der Gastrula, sowie der allmählichen Umwandlung des weiten Blastoporus in die enge Afteröffnung. Die Proliferation des peristomalen Mesodermkeimes beginnt nicht gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung des Urmundrandes, sondern schreitet allmählich dorsoventralwärts vor. Die ventromedialen Abschnitte des peristomalen Mesoderms sind ontogenetisch, wahrscheinlich auch phylogenetisch die jüngsten. — Die seitlichen und ventralen Abschnitte des Urmundrandes unterscheiden sich somit hinsichtlich ihrer Leistungen sehr erheblich von der dorsalen Urmundlippe, die den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos den sogenannten, axialen Keimbezirk, darstellt. Dieser Randabschnitt erscheint daher auch erheblich verdickt. Da die Verdickung sich — im Ausmaasse von etwa 30 μ auch auf die angrenzenden dorsolateralen Randabschnitte fortsetzt, so ist anzunehmen, dass die oben erwähnte, durch das stärkere Vortreten der seitlichen Ränder verursachte Gestaltveränderung der dorsalen Urmundlippe noch besteht (partielle Bifurcation), die dorsolateralen Randabschnitte also noch Theile der ursprünglichen dorsalen Lippe darstellen (vergl. Schema, Fig. 12 b).

Die beiden bilateralsymmetrisch angeordneten axialen Mesodermursprungszone setzen sich also am Urmundrande unmittelbar in die hufeisenförmig gekrümmte peristomale Mesodermursprungszone fort. Sie apponiren (soweit sie dem hinteren Abschnitte des axialen Keimbezirk angehören, zugleich mit den angrenzenden lateralen Abschnitten des letzteren schon vom ersten Auftreten des Mesoderms an die ventralen Randstreifen der Mesodermflügel nach vorn zu (vergl. Schema Fig. 3). Diese Randstreifen haben nun in Folge der weiteren Entfaltung der peristomalen Ursprungszone eine erhebliche Verbreiterung erfahren. Da sich das peristomale Mesoderm bei seiner ersten Anlage nicht vom axialen Mesoderm unterscheiden und abgrenzen lässt, so kann das gegenseitige Oberflächenverhältniss dieser beiden Abschnitte des scheinbar einheitlichen Mesodermmantels vorläufig nicht genauer bestimmt werden. Es lässt sich nur sagen, dass die peristomale entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel sich gegen die ventrolateralen Randabschnitte des Urmundes erheblich verbreiten und am ventralen Urmundrande in einander übergehen. Das peristomale Mesoderm unterscheidet sich, abgesehen von seinen Leistungen, auch in seiner ganzen Anordnung vom axialen Mesoderm, wenngleich es mit diesem unmittelbar zusammenhängt. Die axialen Mesodermursprungszone verlaufen in der Axenrichtung des Körpers und grenzen mit der medialen Längsseite an das dorsomediane Chordablastem, mit ihrer hinteren Schmalseite reichen sie ebenso wie das letztere an den dorsalen Urmundrand heran. An dieser Stelle setzen sich die axialen Ursprungszone unmittelbar in die hufeisenförmige peristomale Ursprungszone fort, deren Längsrichtung nicht, wie die der axialen Ursprungszone senkrecht, sondern parallel dem Urmundrande angeordnet ist. Die peristomale Ursprungszone bildet einen integrierenden Bestandtheil des Urmundrandes und apponirt das peristomale Mesoderm in Richtungen, die senkrecht auf den Urmundrand verlaufen, während das axiale Mesoderm annähernd senkrecht auf die Längsaxe des Körpers, parallel dem Urmundrande, sich ausbreitet. Die charakteristische Eigenart, das Hauptmerkmal des axialen Mesoderms, besteht also darin, dass seine Ursprungszone zu beiden Seiten des

Chordablastems gelegen sind, parallel der Körperaxe verlaufen und in dieser Richtung sich auch beim Beginne der Längenentwicklung durch intussusceptionelles Wachstum vergrößert haben. Ich ziehe daher die von RÜCKERT vorgeschlagene Bezeichnung der von RABL gebrauchten Benennung (*gastrales Mesoderm*) vor, welche dieses Verhalten nicht berücksichtigt. Wenn man mit diesem Ausdrucke andeuten will, dass die axialen Mesodermkeime einen Theil der invaginierten Urdarmwand darstellen, so hat derselbe gewiss seine Berechtigung dem Stamme der Worte *Gastraea*, *Gastrula* liegt, ja gewissermaassen der Invaginationsbegriff zu Grunde. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass der mit dem Entodermfeld invaginierte Keim für die Chorda und das axiale Mesoderm beim Beginne der Gastrulation im Vergleiche zur grossen Ausdehnung des ersteren von einem engbegrenzten Zellterritorium gebildet wird (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1), und erst bei der Längenentwicklung der *Gastrula* sich durch intussusceptionelles Wachstum in der Richtung der Körperaxe entfaltet. Es dürfte also in dieser Hinsicht am Beginne der Gastrulation der Unterschied zwischen dem peristomalen und axialen Mesodermkeim ein recht geringer sein. — Dazu kommt, dass wahrscheinlich auch das peristomale Mesoderm bei der Gastrulation ein wenig mit invaginiert wird. Es fällt nämlich auf, dass der peristomale Mesodermkeim im Schnitte 58 nicht genau am Rande des Urmundes, sondern an dessen Innenseite gelegen ist. Allerdings lässt sich nicht genau angeben, inwiefern dieses Verhalten durch das Vordrängen des in regem intussusceptionellen Flächenwachstum begriffenen Ektoderms verursacht wird. Das Entoderm kann in Folge der Dotteransammlung mit dieser Ausbreitung nicht gleichen Schritt halten. — Wenn man sich ganz genau ausdrücken wollte, müsste man von einem axial, bezw. peristomal entstandenen Mesoderm sprechen. Den Einwand, dass die axialen Mesodermkeime nicht ganz genau in der Medianebene liegen, sondern paarig angeordnet sind, dürfte wohl Niemand mit Ernst machen; übrigens bezeichnet auch RABL die bei der Auflösung der Sklerotome entstehenden freien Mesodermzellen als „axiales Bindegewebe“.

Aus dem Dargestellten ergibt sich somit, dass der axiale und der peristomale Mesodermkeim zusammen mit dem Chordablastem (Taf. LXXXV, Fig. 1) zu Beginn der Gastrulation einen dorsal gegen das Entoderm zu verbreiteten Ring bilden, der das letztere vom Ektodermfeld trennt. Dieser verbreitete Abschnitt des Ringes wird nun bei der Gastrulation zugleich mit dem Entodermfelde invaginiert und erscheint dann in die dorsale Urmundlippe eingeschaltet. Der gesammte Ring liegt dann im Rande des Urmundes. Insofern ist also der axiale Mesodermkeim der dorsale Abschnitt eines peristomalen Mesodermkeimes (s. lat.). Bei der Längenentwicklung der *Gastrula* vergrößert sich nun das dorsale Chordablastem und die ihm beiderseits benachbarten axialen Mesodermkeime durch intussusceptionelles Wachstum in der Richtung der Längsaxe des Körpers. Dann reichen diese axialen Mesodermkeime nur mehr mit ihrer caudalen Schmalseite bis an den dorsalen Urmundrand heran, ihre axiale Längenausdehnung überwiegt nun. Dadurch unterscheiden sie sich von dem übrigen schmal gebliebenen Theil des hufeisenförmig gekrümmten Mesodermkeimes, dessen Längsseite mit dem Urdarmrande zusammenfällt und welcher daher als peristomaler Mesodermkeim *sensu strictiori* zu betrachten ist. Der letztere nimmt also an der Längenentwicklung keinen Antheil, er wird im Gegentheile durch die sich vorschiebenden Urmundränder erheblich verkürzt und würde bei unbehinderter Längenentwicklung des Körpers (z. B. beim *Amphioxus*) zur Zeit seiner Entfaltung in einer annähernd senkrecht auf die Längsaxe angeordnete Ebene eingestellt sein.

In **Stadium 28** erscheint das Kopfbende des Embryos in der Seitenansicht schon deutlich vom Dotter abgesetzt (vergl. SEMON Taf. 3, Fig. 28 s; Taf. XLV/XLVI, Fig. 3). Dieses Verhalten ist, wie namentlich der Vergleich der Medianschnitte (Taf. LIX/LX, Fig. 4, 5, 6) erkennen lässt, vor Allem durch zwei Momente bedingt: erstens, wie bereits bei der Besprechung des vorhergehenden Stadiums erwähnt wurde, durch die Längenzunahme des Hirnrohres und Breitenentwicklung seines vorderen Abschnittes (Bildung der Augen-

blasen); zweitens durch eine, unmittelbar unter der inneren Mundbucht erfolgenden Vorwölbung des Entoderms, die zur Bildung einer queren Falte führt, welche die Mundbucht von dem ventralen vordersten Ende der Urdarmhöhle, dem sogenannten ventralen Darmlumen (*v. D. l.*) abgrenzt. Wir wollen diese Falte, welche im Laufe der weiteren Entwicklung immer weiter vordringt und aus deren Zellmaterialie die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes, die Lungen- und Leberanlage hervorgehen, als Grenzfalte (*G. f.*) bezeichnen. Sie entspricht, um auch dies gleich hier vorwegzunehmen, der vorderen Darmplatte meroblastischer Formen und weist bei den anderen holoblastischen Anamniern ganz ähnliche Verhältnisse auf. — Das Ektoderm folgt dem Vordringen der entodermalen Falte nicht im gleichen Maasse, so dass an dieser Stelle zwischen den beiden Keimblättern ein kleiner Spalt entsteht.

An dem, nach Hinwegnahme des Ektoderms freiliegenden Mesoderm fällt an dem auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 3 abgebildeten Modelle vor allem die zunehmende Ausbreitung an der Ventralseite des Embryos auf; immer enger schliesst sich sein Ring, an dessen Bildung auch der in die ventrale Blastoporuslippe eingelagerte peristomale Mesodermkeim regen Antheil nimmt. Schräg gegenüber der Trigemusanlage ist das Mesoderm im Bereiche eines länglich ovalen Feldes von der ersten Schlundtasche durchbrochen. Caudal von dieser Schlundtasche bemerken wir in der auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 4 abgebildeten Seitenansicht eine zweite, ihr parallel verlaufende Ausladung des Entoderms, die erste Anlage der zweiten Schlundtasche (*II. Schl. t.*), welche unter dem Hörgrübchen (*H. g.*) vortritt.

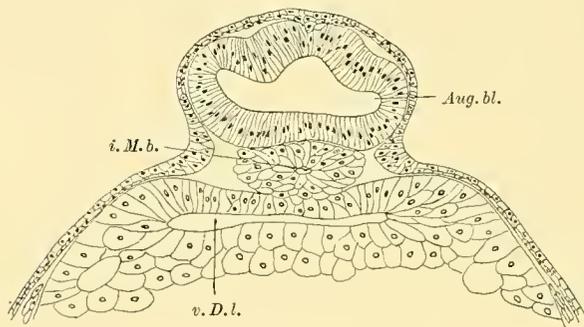


Fig. 60.

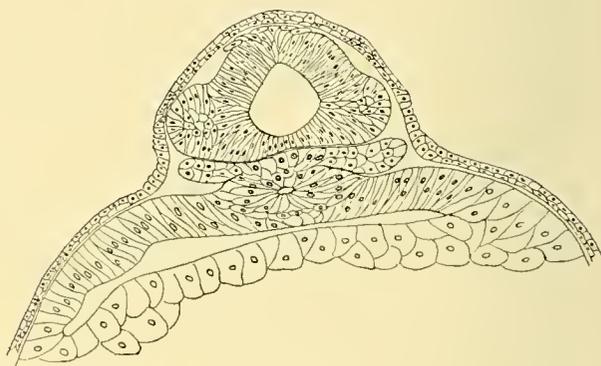


Fig. 61.

Die Erhebung des Vorderkopfes über den Dotter ist bereits so weit vorgeschritten, dass ein durch die Augenblasen, senkrecht auf das Profil des Vorderkopfes geführter Querschnitt (Schnitt 60) die Wandung der entodermalen Mundbucht schon fast völlig isolirt trifft (Textfig. 60). Von beiden Seiten her schneidet eine der Concavität der entodermalen Grenzfalte entsprechende Spalte zwischen die ventrale Wand der entodermalen Mundbucht und der vorderen Wand des ventralen Darmlumens (*v. D. l.*) ein. Die Bildung des axialen Mesoderms hat noch nicht bis in die Ebene des vorliegenden Schnittes vorgegriffen, der Querschnitt durch die Wandung der entodermalen Mundbucht weist allenthalben denselben Bau auf. Die dorsale Wand der Mundbucht wölbt die ventrale Wandung des Hirnrohres etwas nach innen vor. Letzteres hat sich in diesem Bereiche vom Ektoderm noch nicht völlig losgelöst. Das vordere Ende des axialen Mesoblast erreicht der Schnitt 61, der mit dem Schnitt 46 durch den Embryo 27 zu vergleichen wäre. Die beiden, von der dorsalen Urdarmwand entspringenden Mesodermflügel breiten sich nach den beiden Seiten zwischen der vorderen Wand des ventralen Darmlumens und den Augenblasen bzw. dem Hirnrohre aus und nehmen caudalwärts an Umfang beträchtlich zu (Schnitt 62). Mit der Nahtstelle des Hirnrohres hängen zwei streifenförmige, paarig angelegte Zellcomplexe zusammen, deren erstes Auftreten wir bereits in den Schnitten 45, 48—52 bemerkt haben. Es ist der vordere Abschnitt (der

Trigeminusanlage s. l.), die wir nun bis in die Ebene des Schnittes 68 verfolgen können (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 3). Schon bei jüngeren Embryonen konnten wir uns ferner davon überzeugen, dass sich von der dorsalen Mesodermkante gegenüber dieser Ganglienanlage freie Mesodermzellen lösen — und sich zunächst dorsalwärts gegen die Ganglienanlage zu ausbreiten (vergl. Schnitt 43, 45, 49, 50). Diese Zellen haben sich inzwischen beträchtlich vermehrt (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 3); wir treffen sie bereits in der Ebene des Schnittes 62 an, der seiner Lage nach den Schnitten 47 und 40 entspricht. Sie haben sich in der Ebene der

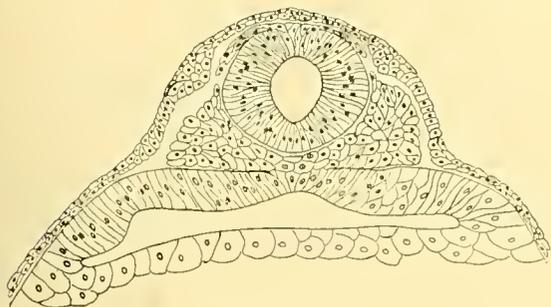


Fig. 62.

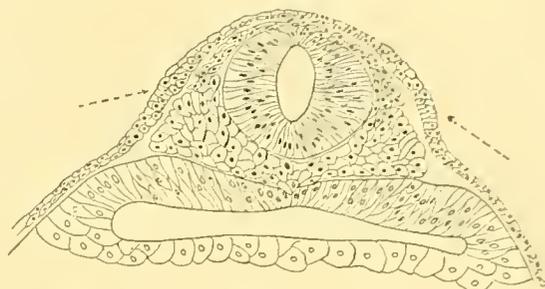


Fig. 63.

Schnitte 43, 45, 51, 65 so dicht an die von der Dorsalseite her sich ausbreitenden ektodermalen Zellen der Ganglienleiste des Trigeminus herangeschoben, dass es streckenweise ganz unmöglich wird, die beiden Zell-complexe gegen einander abzugrenzen (Textfig. 63). Vor allem deshalb, weil auch die noch indifferenten Elemente der Ganglienleiste eine spindelige Form besitzen und sich auch in ihrer ganzen Anordnung von jenen freien Mesodermzellen nicht unterscheiden. Es war mir also unmöglich, in den abgebildeten Schnitten mit Sicherheit eine scharfe Grenze zwischen den beiden Zellcomplexen festzustellen. Am ehesten wäre dies im Schnitte 63 ausführbar, in welchem die fraglichen Zellgruppen gerade im Begriffe sind, sich in einander bzw. an einander vorbei zu schieben. Vermuthlich dürfte die Grenze in der Verlängerung der gestrichelten Linien zu suchen sein (Textfig. 63). Dagegen erscheint das caudale Ende der Trigeminusanlage mit aller Deutlichkeit abgegrenzt, weil in diesem Bereiche sich von der dorsalen Mesodermkante noch keine freien Mesodermzellen abgelöst haben. Die Ausbreitung dieser Zellen ist aus der Pause der Taf. XLV/XVI, Fig. 3

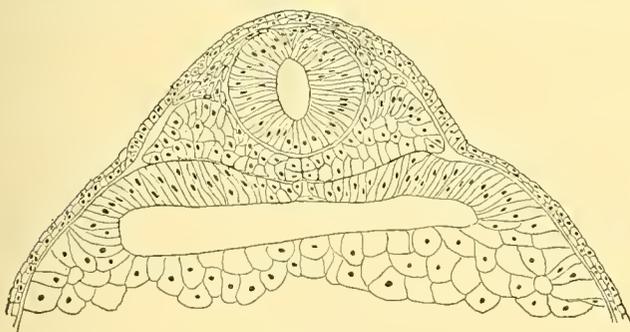


Fig. 64.

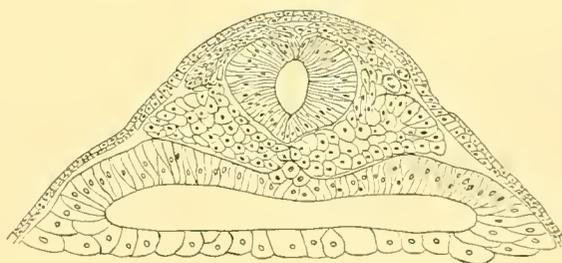


Fig. 65.

zu ersehen. Die Mesodermflügel sind im Schnitte 61 noch annähernd bilateralsymmetrisch angeordnet, im Schnitte 63 hingegen sind deren Ursprungszonen einander so weit genähert, dass es den Anschein hat, als würden die beiden Mesodermflügel dorsomedian zusammenhängen und von einer einheitlichen dorsomedianen Verdickung der Urdarmwand ihren Ausgang nehmen, obwohl in früheren Stadien die beiden Ursprungszonen des Mesoderms auch in diesem Bereiche zu beiden Seiten einer einschichtigen dorsomedianen Zone gelegen waren. Auch der folgende Schnitt 64, in welchem die Mesodermflügel von ihrem Mutterboden

abgelöst erscheinen und in der Medianebene auf einander stossen, lässt die ursprüngliche Bilateralität der Mesodermanlage deutlich erkennen. Von dem an einer correspondirenden Stelle des Embryos 27 vorhandenen kielförmigen dorsomedianen Vorsprunge der Urwand (vergl. Schnitt 49 b) ist nun mehr eine kleine Vorrangung zu sehen. Caudalwärts nimmt dieser Fortsatz an Grösse zu, schiebt sich trennend zwischen die beiden Mesodermflügel ein (Schnitt 65) und geht schliesslich in die Chorda dorsalis über (Schnitt 66). Dieses Verhalten tritt

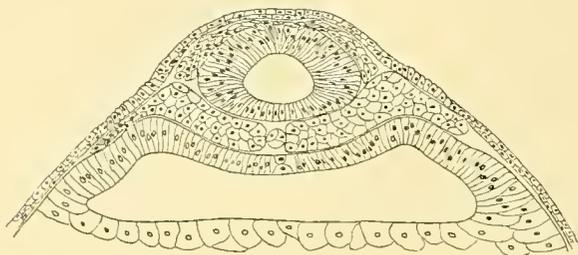


Fig. 66.

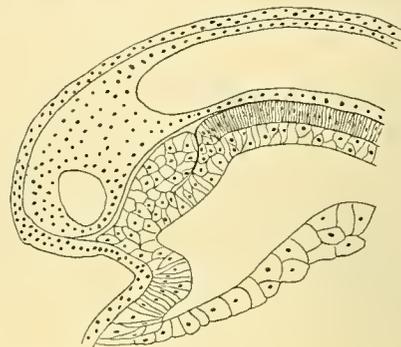


Fig. 67.

besonders deutlich an einem medianen Sagittalschnitte (Schnitt 67) hervor, an welchem auch die scharfe Abgrenzung dieses vorderen Ausläufers in der Chorda dorsalis von den vor ihm gelegenen Mesodermflügeln hervorgehoben werden soll. Dass die letzteren in diesem Gebiete paarig angeordnet sind, und die einander benachbarten Zellen in der Medianebene auf einander stossen, lässt sich begreiflicher Weise an einem medianen Sagittalschnitte nicht erkennen. Wohl aber zeigt sich beim Vergleiche des Schnittes mit dem Schnitte 54, dass die von beiden Seiten und auch in caudocranialer Richtung erfolgende Abschnürung der Mesodermflügel weitere Fortschritte gemacht hat.

Die ersten Schlundtaschen haben, wie bereits bei der Besprechung der Seitenansicht des Modells erwähnt wurde (Taf. XLV/XLVI, Fig. 3), das vorgelagerte Mesoderm mit ihren dorsalen Abschnitten durchbrochen, ihre seitlichen Ränder berühren in diesem Bereiche (vergl. Schnitt 68) das Ektoderm, welches an dieser Stelle aus einer Schichte hoher, im Schnitte pallisadenförmig an einander gereihter prismatischer Zellen besteht (Textfig. 68).

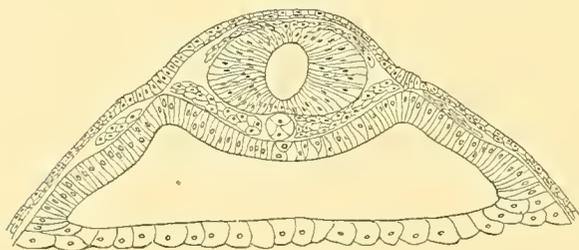


Fig. 68.

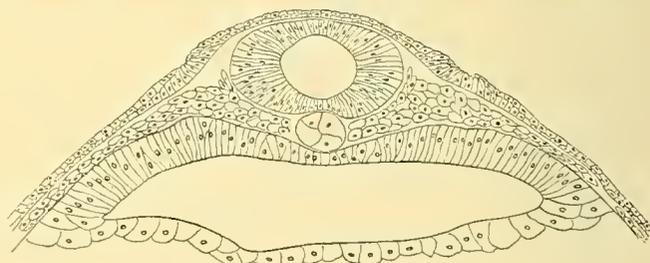


Fig. 69.

Diese Zellen des Ektoderms gehören einer seitlichen Längszone desselben an, die im Bereiche der noch wenig vortretenden Ciliarplakode beginnt (Schnitt 62) und sich von da bis an die Hörplatte verfolgen lässt (Schnitt 69, 70). Im Bereiche der letzteren erscheint das einschichtige Ektoderm grubchenförmig eingesunken (Schnitt 70), es hat in der letzten Entwicklungsphase (vergl. Schnitt 53) eine erhebliche Oberflächenvergrößerung stattgefunden. Der Vergleich mit jüngeren Stadien lehrt, dass es im Bereiche dieser Zone überhaupt noch nicht zur Sonderung einer Sinnes- und Deckschichte gekommen ist (Textfig. 27), dass insbesondere die prismatischen, hohen Zellen, welche die Wand des Hörgrübchens sowie die Berührungsstelle mit der ersten Schlundtasche bilden, direct aus dem

indifferenten einschichtigen Ektoderm hervorgegangen sind. Da sich diese Zellen in die Sinnesschichte der benachbarten zweischichtigen Gebiete des Ektoderms fortsetzen, und, wie wir noch sehen werden, im Laufe der weiteren Entwicklung von deren Deckschichte überwachsen werden, so können wir wohl diese Zellen der Sinnesschichte zurechnen. Gegenüber der vorderen Hälfte des Hörgrübchens nimmt von der Nahtstelle des Hirnrohres die noch allseitig deutlich abgrenzbare Anlage des Acusticofacialis ihren Ursprung (Schnitt 70) und

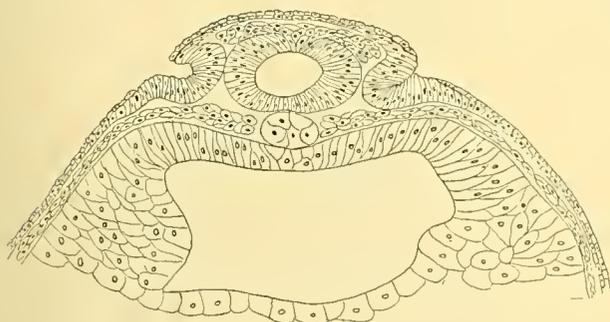


Fig. 70.

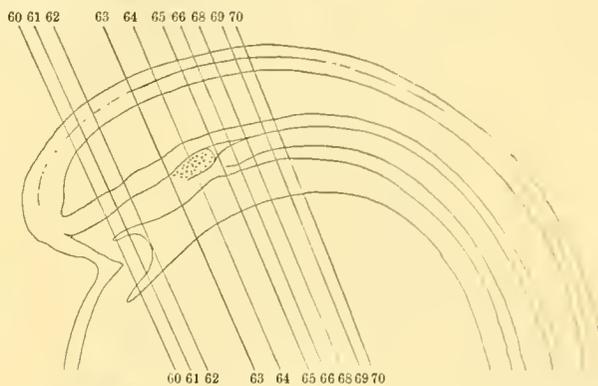


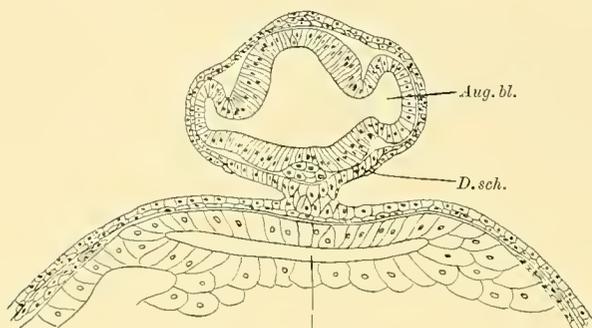
Fig. 71.

etwas oral von der letzteren (Schnitt 69), beginnen sich bereits einige wenige freie Mesodermzellen von der dorsalen Kante der Mesodermflügel abzulösen (vergl. auch Pause der Taf. XLV/XLVI, Fig. 3), deren weitere Ausbreitung wir im nächsten Stadium verfolgen werden.

Im **Stadium 29** hat sich das Kopfbende des Embryos schon in ganz markanter Weise über den Dotter erhoben (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 29). Diese Erscheinung ist in erster Linie auf das stete, intussusceptionelle Längswachstum des Hirnrohres zurückzuführen, welches auch die beginnende Einkrümmung desselben in der Mittelhirnregion zur Folge hat (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 6, Taf. LIX/LX, Fig. 7) — dass aber auch der Abschnürungsvorgang weitere Fortschritte gemacht hat, erkennt man beim Vergleiche der Abbildungen 4 und 6 der Taf. XLV/XLVI an der Vertiefung und seitlichen Verbreiterung der sogenannten Grenzfalte, deren Negativ sich im Ausgussmodell der Urdarmhöhle (Taf. LIX/LX, Fig. 7) als eine quere Furche repräsentirt. Die entodermale Wand dieser Falte zeigt ein sehr reges intussusceptionelles Wachstum. Es erscheint nun das ganze Gebiet der entodermalen Mundbucht sowie der ersten Schlundtaschen von der Dotterzellenmasse, bzw. der Wand des ventralen Darmlumens gesondert, welches in unregelmässiger Weise ventral und zu beiden Seiten in die Dotterzellenmasse eingreift. Caudal von der ersten Schlundtasche bemerken wir nun auch am Ausgussmodelle (Taf. LIX/LX, Fig. 7) die Ausladung der zweiten Schlundtasche, die, wie die Seitenansicht des auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 5 abgebildeten Modells zeigt, das Mesoderm bereits durchbrochen hat. Die vordere Wand der entodermalen Mundbucht spitzt sich schnabelförmig zu und schiebt sich keilförmig zwischen das Ektoderm und vordere Ende des Hirnrohres vor, welches sich vom ersteren noch nicht völlig abgelöst hat. Das Entoderm hält also am vorderen Kopfabschnitte bei seinem Längenwachstum nicht gleichen Schritt mit dem Hirnrohre. Dieser Umstand dürfte wohl eine unmittelbare Veranlassung zur Entstehung jener Einkrümmung in der Mittelhirnregion sein, welche im Laufe der weiteren Entwicklung immer mehr zunimmt.

Das Mesoderm lässt nur mehr einen verhältnissmässig kleinen Abschnitt der Ventralseite des Embryos frei — nämlich die ventrale Wand der entodermalen Mundbucht und die ventralen Abschnitte der Grenzfalte, sowie der Dotterzellenmasse. Die seitlichen, ventral von den zweiten Schlundtaschen gelegenen Ausläufer der Grenzfalte werden von den axialen Mesodermflügeln vollkommen überlagert. — Die dorsale Begrenzung des

unsegmentierten vorderen Abschnittes der letzteren verläuft in einer wellenförmigen Linie und weist im Bereiche des Hörgrübchens, sowie der Trigemiusanlage leichte Einsenkungen auf. An der letzteren macht sich bereits die Sonderung in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt bemerkbar. Die Dorsalsegmente sind um ca. 2 Paare vermehrt. In dem seitlich an die Dorsalsegmente anschliessenden Mesoderm ist vom 5. Segmente angefangen, eine continuirliche, leistenförmige solide Verdickung aufgetreten (vergl. Taf. XLV/XLIV, Fig. 6 *V.n.*), die gegenüber des 5. und 6. Segment deutlicher vortritt und weiter caudalwärts allmählich verstreicht. Diese an dem noch continuirlichen Uebergange der Dorsalsegmente in die Seitenplatten aufgetretene Bildung repräsentirt die erste Anlage der Vorniere.



vt. D. l.
Fig. 72.

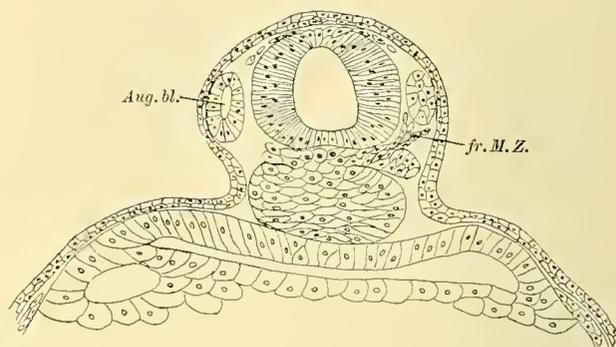


Fig. 73.

Die schnabelförmige Ausdehnung des oralen Abschnittes der Urdarmwand (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 7) erscheint auf Querschnitten (vergl. Schnitt 72) als eine biconvex begrenzte, solide Zellgruppe zwischen der ventralen Wand des Hirnröhres und dem in dieser Region noch einschichtigen Ektoderm eingeschoben, welches letzteres an der lateralen und dorsalen Seite des Vorderkopfes zweischichtig ist. Gerade unter dem Augenblasenstiel hört jedoch die Deckschicht (*D. sch.*) beiderseits ganz unvermittelt auf, während sich die Sinneschicht in eine aus etwas höheren Zellen bestehende Schicht fortsetzt, welche die ventrale Wand des Hirnröhres und jene Ausladung der entodermalen Mundbucht überkleidet. Die Begrenzung der Deckschicht ist so prägnant, dass auch in der Ventralansicht des Kopfes (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 29) der einschichtige Teil des Ektoderms sich deutlich von dem benachbarten zweischichtigen Bezirke unterscheiden lässt. SEMON bezeichnete die durch

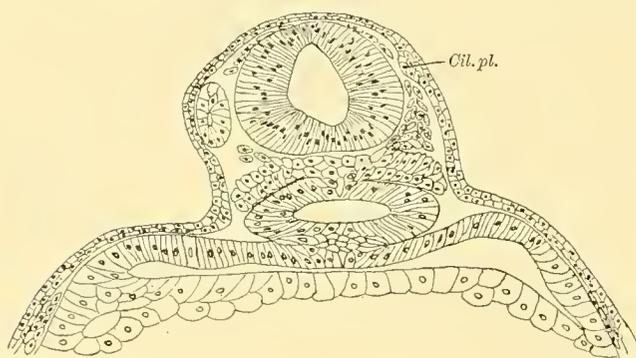


Fig. 74.

den Mangel der Deckschicht hervorgerufene, unmittelbar unter den Augenblasen gelegene leichte Einsenkung der Oberfläche als Geruchsgrübchen, ein Terminus, dessen Anwendung mir insofern etwas verfrüht erscheint, als in diesem Stadium die Ausbildung des Geruchsorganes noch nicht begonnen hat und im Laufe der weiteren Entwicklung nur ein Theil des noch sehr ausgedehnten, der Deckschicht entbehrenden, eigentlich noch indifferenten einschichtigen Bezirkes des Ektoderms, die Riechplakode liefert. — Der Schnitt 73 trifft den Embryo rechterseits gerade durch den hinteren

Pol der caudalwärts sich verwölbenden Augenblase, am vorderen Ende der Mesodermflügel. In der Umgebung der Augenblasen finden sich einige zerstreute freie Mesodermzellen. Die in der Mitte etwas eingesunkene epitheliale, orale Wand des ventralen Darmlumens liegt der Wand der entodermalen Mundbucht

innig an. Zwischen die beiden Wandabschnitte senkt sich zu beiden Seiten das Ektoderm ein. — Die entodermale Mundbucht eröffnet der folgende Schnitt 74 (Textfig. 74), welcher mit dem Schritte 61 durch den Embryo 28 zu vergleichen wäre. Die in beiden Schnitten etwas verschiedene Einstellung der Augenblasen erklärt sich zum Theil aus dem raschen intussusceptionellen Längenwachsthum des Hirnröhres, dessen vorderes Ende die caudalwärts sich verwölbenden Augenblasen ein wenig mit sich zieht. Zwischen dem Mesoderm und der Urdarmwand greift von beiden Seiten her eine tiefe Spalte ein, so dass die Abschnürung der Mesodermflügel schon bis nahe an deren vorderes Ende erfolgt ist. Von der dorsalen Kante der Mesodermflügel

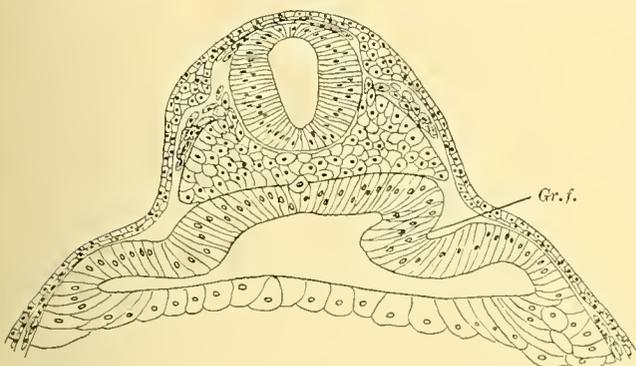


Fig. 75.

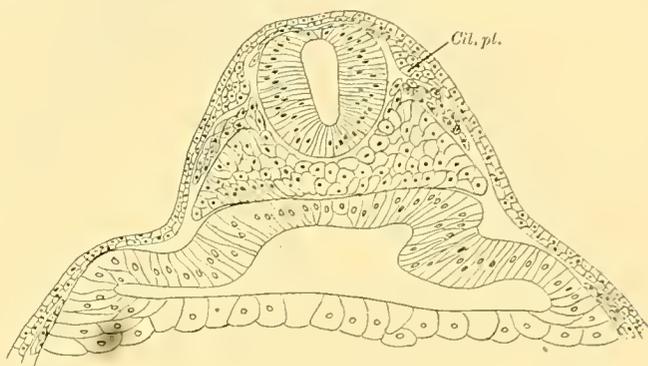


Fig. 76.

sondert sich ein dichter Schwarm lose an einander gefügter spindelförmiger Zellen, die den hinter den Augenblasen befindlichen Raum vollkommen ausfüllen (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Wir begegnen ihnen auch in den folgenden Schnitten (Textfig. 75), von denen der nächste (Schnitt 75) bereits die seitlichen Ausläufer der entodermalen Grenzfalte trifft. Der Schnitt entspricht seiner Lage nach dem Schritte 62 vom Embryo 28. Beim Vergleiche der beiden Schnitte zeigt sich, dass sich die freien Mesodermzellen auch auf die Aussenseite der Mesodermflügel ausgebreitet haben, von deren dorsomedianen Abschnitten sie ihren Ursprung nahmen. Letztere sind schon bis auf eine schmale Zellbrücke, von der Urdarmwand abgeschnürt und gehen in der Medianebene direkt in einander über. Der folgende Schnitt 76 zeigt das Mesoderm vollkommen von der Darmwand abgeschnürt, auch die leichte dorsomediane Einsenkung an der Stelle des früheren Zusammenhanges ist verstrichen (Textfig 76). Es schiebt sich nun zwischen die Darmwand und das Hirnröhre ein scheinbar einheitlicher mesodermaler Zell-complex ein, der zu beiden Seiten das Gebiet der entodermalen Grenzfalte noch nicht erreicht und an seiner Aussenseite von freien Mesodermzellen überlagert ist. Etwas weiter caudal, im Schritte 77, zieht durch das Mesoderm eine feine mediane Grenzlinie hindurch, so dass es deutlich in zwei Hälften geschieden erscheint. Es bestehen hier ganz ähnliche Verhältnisse wie im Schritte 64 (Textfig. 64), nur mit dem einen Unterschiede, dass die beiden Mesodermflügel an Umfang beträchtlich zugenommen haben. Der Schritt trifft die entodermale Grenzfalte an ihren seitlichen Enden, die bereits von den Mesodermflügeln überlagert werden. Letztere erscheinen im Schritte nur durch einen

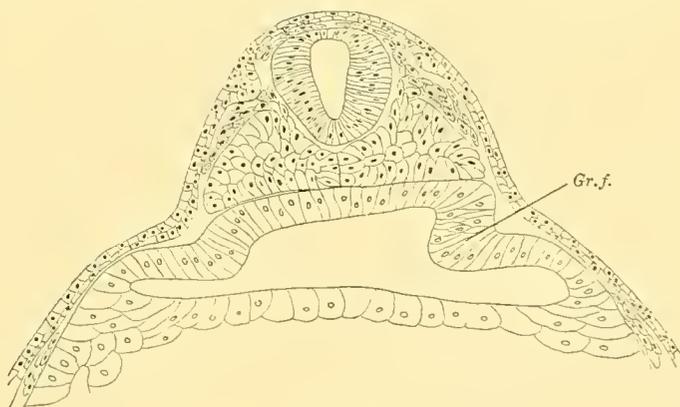


Fig. 77.

kleinen Zwischenraum von den ventralen Rändern des Rumpfmesoderms getrennt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Die freien Mesodermzellen breiten sich an der Aussenseite der Mesodermflügel sowie des Hirnrohres zwischen

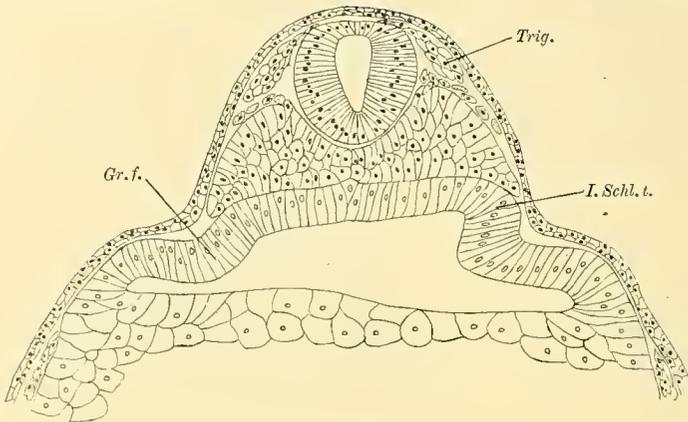


Fig. 78.

diesem und jener plakodenartigen Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms, der Ciliarplakode (*Cil. pl.*) aus, die knopfförmig und von der Umgebung deutlich abgesetzt, nach innen zu vorspringt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 5 *Cil. pl.*). Die paarige Anordnung des Mesoderms tritt nun an allen folgenden Schnitten deutlich in Erscheinung, so z. B. im Schnitt 78, in welchem sich ebenso wie im Schnitte 65, zwischen den beiden Mesodermflügeln eine kleine Vorrangung der dorsalen Darmwand bemerkbar macht, die einen Rest der ursprünglichen Verbindung der

Chorda dorsalis mit der dorsalen Urdarmwand, bezw. dem Chordablastem darstellt. Diese Verbindung hat sich inzwischen gelöst, so dass die Chorda dorsalis nunmehr ein freies, etwas zugespitztes vorderes Ende besitzt¹⁾, welches zwischen die beiden Mesodermflügel einragt (vergl. Schnitt 78—81). Das relative Längen-

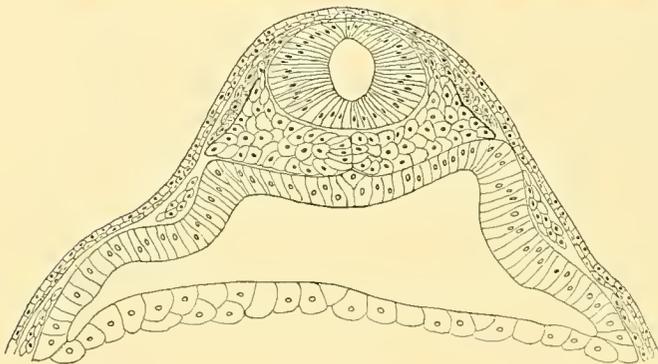


Fig. 79.

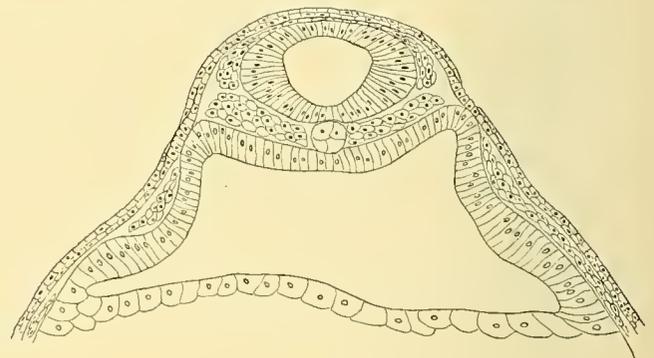


Fig. 80.

wachstum des vorderen Chordaendes hat damit sein Ende erreicht. — Der Schnitt 79 ist durch den etwas verschmälerten mittleren Abschnitt der Trigeminalanlage gelegt, die ihre Verbindung mit der Nahtstelle des Hirnrohres bereits gelöst hat und an die Seitenfläche desselben gerückt ist. In ihrer Nachbarschaft finden

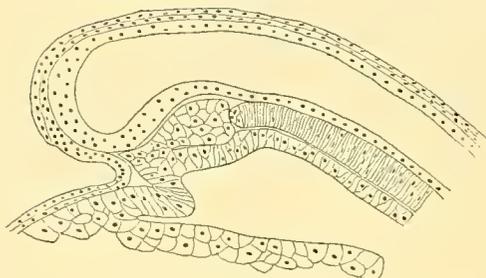


Fig. 81.

sich zahlreiche freie Mesodermzellen, deren Verbreitung aus der Pause zur Taf. XLV/XLVI, Fig. 5 zu ersehen ist (Textfig. 80). Der hintere Rand der zellreichen Trigeminalanlage (vergl. Schnitte 80, 82) wird, wie im vorhergehenden Stadium, von den freien Mesodermzellen nicht überlagert und ist daher gegen die Umgebung deutlich abgegrenzt. Die Zellen der Trigeminalanlage sind dichter an einander gefügt, der ganze Complex erscheint an Querschnitten kommaförmig gestaltet.

¹⁾ In der Abbildung 7 und 9 der Taf. LIX/LX ist das vordere Chordaende durch ein Versehen nicht zur Darstellung gekommen.

Die Sinnesschichte des Ektoderms erscheint nun gegenüber den vorderen Abschnitten der ersten Schlundtaschen von der Deckschichte überkleidet (vergl. Schnitt 79). Im Bereiche ihres dorsalen Abschnittes hingegen liegt die letztere frei zu Tage (vergl. Schnitte 80, 82) und wird von einer einfachen Lage hoher, nach innen zu vorspringender prismatischer Zellen gebildet. Caudal von der ersten Schlundtasche ist beiderseits eine zweite faltenartige Erhebung der einschichtigen, epithelialen Darmwand aufgetreten, die Anlage der zweiten Schlundtasche (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 6, Schnitt 82, 83), die erst in ihren dorsalen Abschnitten das Mesoderm durchbrochen hat. An der Durchbruchstelle zeigt das unmittelbar anliegende Ektoderm eine ähnliche Beschaffenheit, wie im Bereiche der dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtasche. Die verdickte, nach innen zu vortretende Sinnesschichte liegt frei, die Deckschichte erscheint unterbrochen. Die in Folge des Fehlens der Deckschichte des Ektoderms etwas eingesunkene, den

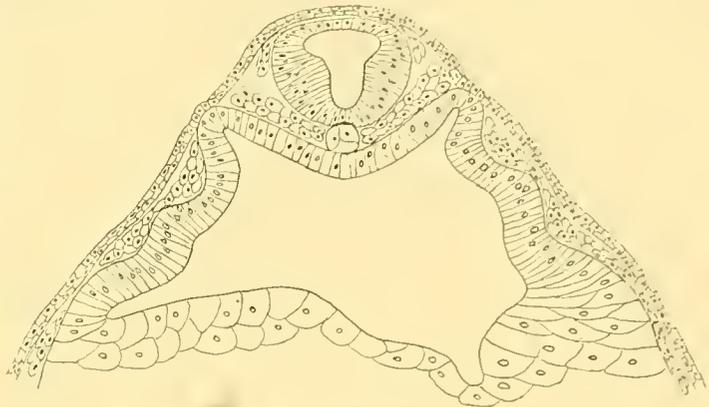


Fig. 82.

Berührungszonen der Schlundtaschen entsprechenden Stellen lassen sich bei geeigneter Beleuchtung auch an der äusseren Oberfläche der Embryonen erkennen und erscheinen als äussere Visceralfurchen. Durch die dorsal- und seitwärts vortretenden Schlundtaschen wird nun die Chorda dorsalis in der Seitenansicht der auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 6 und Taf. LIX/LX, Fig. 7 abgebildeten Modelle fast völlig verdeckt. Eine Linie, welche die oberen, dorsalen Enden der ersten Schlundtaschen mit einander verbindet, trifft die Chorda an ihrer dorsalen Begrenzung. Die Ausladungen der ersten Schlundtaschen laufen ventralwärts gegen die innere Mundbucht aus.

Die Schlundtaschen entstehen ebenso wie die vordere Grenzfalte durch ein lokalisiertes intussusceptionelles Flächenwachsthum der aus hohen pallisadenförmig aneinander gereihten Zellen bestehenden einschichtigen Darmwand (vergl. Schnitte 83—91). Diese Oberflächenvergrößerung findet an einem Abschnitte der Urdarmwand statt, der schon bei der Gastrulation die der Hirnplatte zugekehrte Decke der Urdarmhöhle gebildet und bei der Längenzunahme des Vorderkopfes durch intussusceptionelles Wachsthum erheblich nach vorn verlängert hat. Diese epithelialen, vom invaginirten dorsalen Abschnitte des Entodermfeldes der Blastula stammenden seitlichen und vorderen Wände der Urdarmhöhle sind den mit ihnen in unmittelbarem Zusammenhange stehenden oberflächlichen, das Lumen begrenzenden Elementen der Dotterzellenmasse ihrer Herkunft nach vollkommen gleichwerthig. Die letzteren repräsentiren den ventralen Abschnitt des invaginirten Entodermfeldes der Blastula (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1), von welchem sich der grösste Theil der Dotterzellenmasse nach innen abgefurcht hat. Ein kleinerer Theil der letzteren stammt von dem invaginirten dorsalen Abschnitte des Entodermfeldes, ferner von dem gleichfalls invaginirten

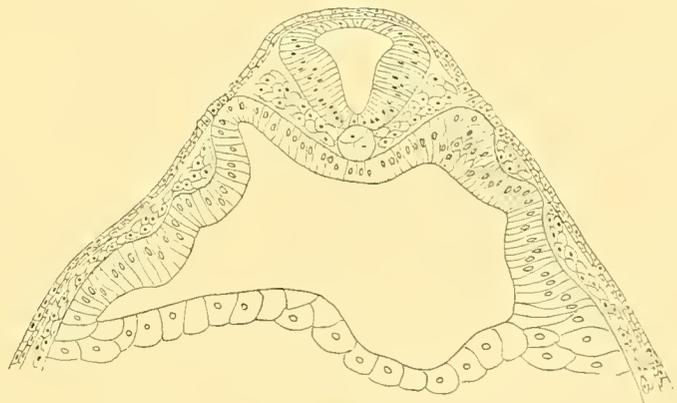


Fig. 83.

Die letzteren repräsentiren den ventralen Abschnitt des invaginirten Entodermfeldes der Blastula (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1), von welchem sich der grösste Theil der Dotterzellenmasse nach innen abgefurcht hat. Ein kleinerer Theil der letzteren stammt von dem invaginirten dorsalen Abschnitte des Entodermfeldes, ferner von dem gleichfalls invaginirten

Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen. Er hat sich aber schon frühzeitig von diesen losgelöst, und ist bei der Invagination nach vorn verschoben worden (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19–23). Die Elemente der oberflächlichen Entodermlage der Dotterzellenmasse weisen, wie die Querschnitte zeigen, dieselbe Beschaffenheit auf, wie die grossen Dotterzellen. Sie sind gegen das Lumen zu plan begrenzt, im Uebrigen durch gegenseitigen Druck polyedrisch gestaltet, reich mit Dotterblättchen beladen. Im Bereiche der zwischen den Seitenwänden und dem Boden der Urdarmhöhle einspringenden Winkel gehen sie ziemlich

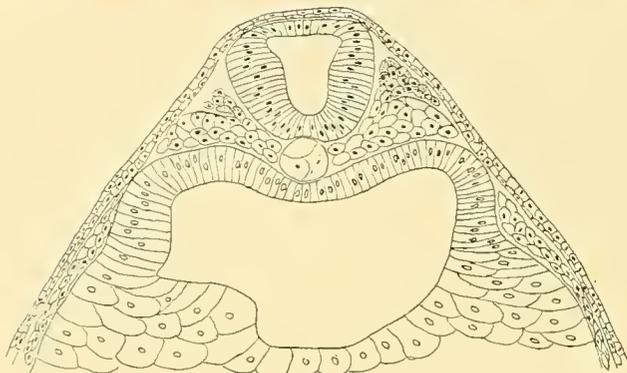


Fig. 84.

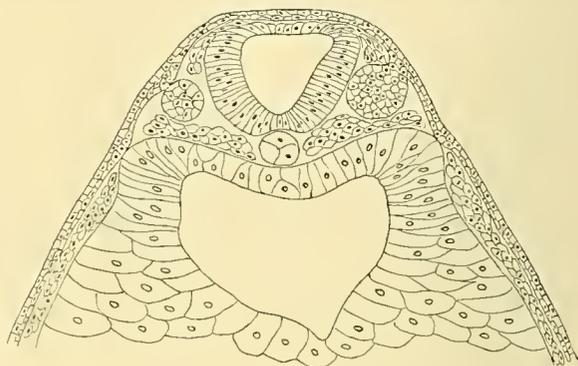


Fig. 85.

unvermittelt in das epitheliale Gefüge dieser seitlichen und vorderen Wandabschnitte über. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die oberflächliche Entodermanlage der Dotterzellenmasse der ventralen Wand des *Amphioxus*-Darmes entspricht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19–23 mit Fig. 7–13).

Auch in der vor dem bereits in Abschnürung begriffenen Hörbläschen gelegenen Region des Embryos ist es an den dorsomedialen Abschnitten des Mesoderms zur Abspaltung freier Mesodermzellen gekommen, die sich an der Vorderseite des Hörbläschens bis gegen die Anlage des Acusticofacialis verschieben (vergl. Schnitte 83, 84), sowie die Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Caudal von dem Hörbläschen ist gleichfalls eine noch kleine Gruppe freier Mesodermzellen aufgetreten (vergl. Fig. 86), die von der dorsalen Kante des hinter der Hörblase gelegenen Abschnittes des unsegmentirten Mesoderms abstammen und sich zur Anlage des Glossopharyngeus-vagus ganz ähnlich verhalten, wie die vorderste Gruppe freier Mesodermzellen zur Trigemiusanlage (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 5). Im Medianschnitte 87 sind die Ebenen der vorbesprochenen Schnitte approximativ angegeben ¹⁾.

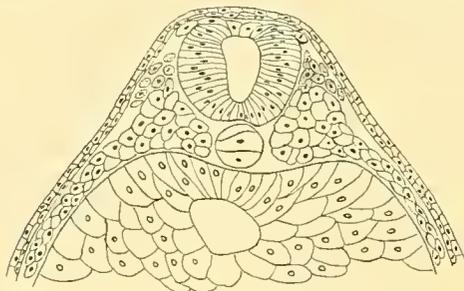


Fig. 86.

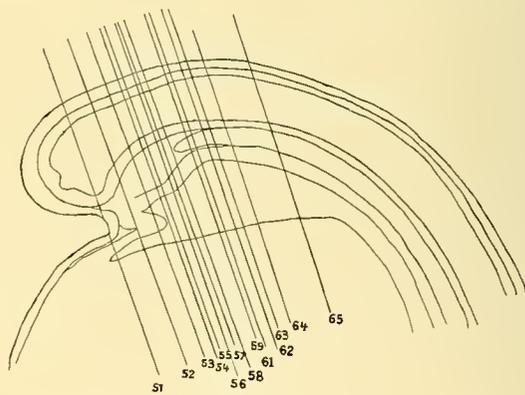


Fig. 87.

1) In Folge nachträglicher Einschübe sind die betreffenden Ziffern um 21 Nummern zurück. Es entspricht also:

No. 51 – 72	No. 55 – 76	No. 58 – 79	No. 62 – 83
„ 52 – 73	„ 56 – 77	„ 59 – 80	„ 63 – 84
„ 53 – 74	„ 57 – 78	„ 61 – 82	„ 64 – 85
„ 54 – 75			

An einem Medianschnitte durch den distalen Körperabschnitt (vergl. Fig. 88) erscheint nun die oberflächliche Schichte des Ektoderms vom Neuralrohre und dem terminalen, axialen Keimbezirke abgespalten, so dass die unmittelbare, dorsale Begrenzung des Urmundes nicht mehr wie die früheren Stadien (vergl. Schnitt 59) von der dorsalen Urmundlippe oder dem mit dieser identischen axialen Keimbezirke, sondern von einer einfachen Ektodermschichte gebildet wird. Diese geht am Medianschnitte unmittelbar in die solide Stammzone des Medullarrohres über, welches, wie bereits oben erwähnt, nicht als Rohr, sondern als solides Gebilde nach vorn apponirt wird. Das Lumen beginnt erst weiter proximal (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 7). Es hat sich also eine Sonderung der terminalen Appositionszone (des axialen Keimbezirkes) vom Blastoporus vollzogen, der sich in den folgenden Entwicklungsstadien zum After umwandeln wird. Die Abspaltung des Ektoderms von der Stammzone des Medullarrohres ist nur gewissermassen das äusserlich wahrnehmbare Phänomen einer Erscheinung, die bei anderen Wirbelthierformen, deren Medullarwülste sich bis an ihr distales Ende mit ihren freien Rändern aneinander legen und zum Rohre schliessen, in viel auffälligerer Weise zu Tage tritt.

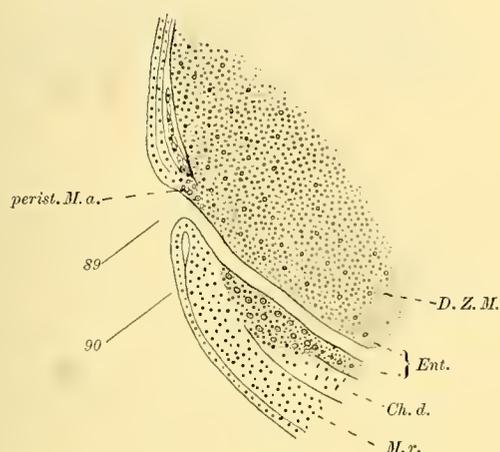


Fig. 88a.

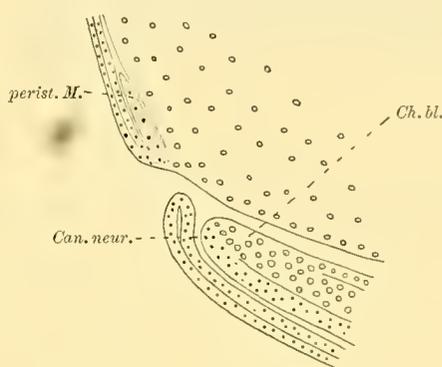


Fig. 88b.

Würde dies auch bei *Ceratodus* der Fall sein, dann würde das in Fig. 88b dargestellte Verhalten resultiren, es würde zur Bildung eines sogenannten Canalis neur(o)entericus kommen. Es würde die Erhebung und Vereinigung der Medullarwülste auch auf den distalsten, am Urmundrande in die axialen Mesodermkeime umbiegenden Abschnitt des Ektoderms übergreifen und es würde auf diese Weise zwischen dem Medullarrohre und der Urdarmhöhle durch einen bei seinem ersten Auftreten ganz kurzen Rohrabschnitt eine Verbindung hergestellt werden (Prostomanaht). Die proximale Wand dieses Canalis neurentericus würde vom Chordablastem und die seitlich an dieses anschliessenden hinteren Enden der axialen Mesodermkeime, die distale Wand nach erfolgter Ablösung der beiden median vereinigten Ektodermblätter von einem Ektodermabschnitte gebildet werden, der proximalwärts in die dorsale Wand des Neuralrohres übergeht, distalwärts aber, am dorsalen Afterrande in die äussere Körperdecke sich umschlägt. Mit diesem Vorgange wird die Bildung des Afters eingeleitet. — Der ventrale Urmundrand verhält sich in diesem Entwicklungsstadium noch ebenso wie im vorhergehenden Stadium, der peristomale Mesodermkeim ist in reger Proliferation begriffen. Ein Durchschnitt durch die seitlichen Ränder des Urmundes (Textfig. 89) zeigt ebenfalls den peristomalen Mesodermkeim in voller Tätigkeit. Am Ektoderm macht sich eine den Urmund ringförmig umgebende faltenartige Vorwölbung bemerkbar, die auch an der äusseren Oberfläche deutlich in Erscheinung tritt (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 29). Diese wulstförmige Erhebung wird also nicht etwa durch das peristomale Mesoderm hervorgerufen. Letzteres ist an seinem Ursprunge allerdings mehrschichtig, peripherwärts verdünnt es sich aber rasch zu einer einschichtigen Lage, die dann den Randstreif der axialen Meso-

dermflügel bildet. — Der Schnitt 90 ist mit dem Schnitte 57 vom Stadium 27 zu vergleichen. Er ist durch das Proliferationszentrum der dorsalen Urmundlippe geführt, welches den Keim für das Neuralrohr, die Chorda und die axialen Mesodermflügel darstellt. Die beiden Schnitte unterscheiden sich vor allem dadurch, dass die Ablösung des Ektoderms von der Anlage des Neuralrohres bzw. der terminalen Wachstumszone bereits in ganzer Ausdehnung vollzogen erscheint. In Folge dieses Umstandes tritt die dorsale Urmundlippe nicht mehr, wie in früheren Stadien, frei an der Oberfläche des Keimes zu Tage. Es musste daher an dem auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 7 abgebildeten Modelle das oberflächliche Ektoderm abgetragen werden. Das Modell zeigt ferner das hintere Ende des axialen Mesodermkeimes in seinem unmittelbaren Zusammenhange mit dem hufeisenförmig gestalteten peristomalen Mesodermkeim (*a. M. u.*, *p. M. u.*).

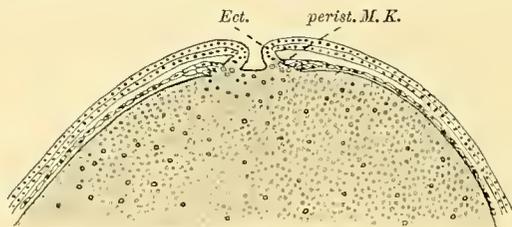


Fig. 89.

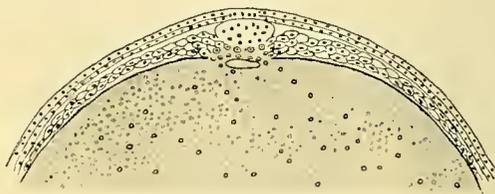


Fig. 90.

In diesen Stadien vollzieht sich in der Längenenwicklung des Keimes eine Aenderung, die auch in der äusseren Gestalt, insbesondere aber an medianen Sagittalschnitten deutlich erkennbar ist. Im Bereiche des caudalen Drittels des Embryo zeigt sich eine mit der Längenenwicklung in gleichem Maasse zunehmende Ausbauchung der Körperaxe sowie der äusseren Contour des Embryos, während die Urmundregion sich dem Gebiete der Grenzalte nur wenig nähert, jedenfalls nicht in einer Weise, die der auch in der Vermehrung der Dorsalsegmente zum Ausdruck kommenden Längenzunahme entspricht. Der Widerstand der von beiden Seiten zusammengeschobenen Dotterzellenmasse hat offenbar dazu geführt, dass der proximalwärts fortwährend die Axengebilde des Embryos apponirende, terminale axiale Keimbezirk nur ganz wenig gegen das Kopfende des Keimes zu vorrückt, nahezu stationär bleibt, zu einem Punctum fixum wird. Die von ihm apponirten Theile weichen proximalwärts zurück und verursachen eine im caudalen Körperdrittel immer stärker hervortretende Krümmung der Körperaxe. Es ist möglich, dass der erste Anstoss zu dieser Erscheinung durch die Dotterzellenmasse gegeben wurde, die in dem Maasse, als sie von der caudalen und cranialen Seite her zusammengeschoben wurde, dorsalwärts ausweichen musste. — Jedenfalls wird aber die dorsale Urmundlippe (die terminale Appositionszone) auf diese Weise gewissermaassen entlastet, da sie den Widerstand der Dotterzellenmasse nicht mehr zu überwinden braucht. Zweifellos wird auch bereits in früheren Stadien bei der durch die Dotteransammlung behinderten Längenenwicklung des Keimes dieser Ausweg benützt, doch scheint bisher die Längenzunahme des Körpers doch hauptsächlich in distaler Richtung gegen die Aequatorialzone zu sich vollzogen zu haben (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20—23). Dafür spricht der Umstand, dass die Entfernung zwischen dem Blastoporus und dem Kopfende bisher immer geringer geworden ist (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1—7). Zum mindesten ist die Ventralseite in ihrer Längenenwicklung in Folge der Behinderung durch die Dotterzellenmasse erheblich zurückgeblieben.

Die dadurch bedingte Zusammenkrümmung des Embryos erreicht nun in den Stadien 29—30 ihr Maximum. Schon im vorliegenden Stadium greift die zum Theil entlastete terminale Wachstumszone der dorsalen Urmundlippe nicht mehr auf die dorsolateralsten Abschnitte des Urmundrandes über. Nach erfolgter Ablösung der oberflächlichen Ektodermsschichte zieht sie sich immer mehr vom seitlichen Urmundrande zurück und gewinnt nun wieder jene dorsale Anordnung, die sie am Beginne der Gastrulation aufwies und bei Formen, deren Längen-

entwicklung sich unbehindert in caudaler Richtung vollziehen kann (z. B. *Amphioxus*), auch während der ganzen Entwicklung bewahrt.

In der eben beschriebenen Entwicklungsphase ist die Anlage des axialen Mesoderms im Kopfgebiete einem gewissen Abschlusse nahe und es ergibt sich nunmehr die Frage, wie die Modificationen, welche dieser Process in der prächordalen Region erfährt, beim Vergleiche mit den charakteristischen Entwicklungsvorgängen, die sich in der chordalen Region abspielen, zu beurtheilen sind. In der That weisen die Bilder, welche uns Querschnitte durch die beiden Regionen bieten (beispielsweise Schnitt 80 und 76), auf den ersten Blick anscheinend erhebliche Unterschiede auf, die jedoch in der Serie einander nicht unvermittelt gegenüberstehen. — Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die erste Anlage des axialen Mesoderms auf der ganzen Strecke, bis in das Gebiet der entodermalen Mundbucht, sowohl in der späteren chordalen wie prächordalen Region in derselben Weise erfolgt (vergl. Schnitt 18 mit 19, 24, 30). Es entsteht durch eine circumscribte Proliferation der dorsalen Urdarmwand, im Bereiche zweier bilateralsymmetrisch angeordneter Ursprungszonen, die eine schmale, epitheliale, dorsomediane Zone zwischen sich fassen. Die Unterschiede, welche sich in beiden Regionen ergeben, sind vor allem durch die verschiedene Differenzirung dieser dorsomedianen Zone des Chordablastems bedingt. Während sich diese bis in das Gebiet der Trigeminusanlage, etwa bis an die Ebenen der Schnitte 18, 26, 32, 16, 45, 51, 66, 80, zu einer typischen Chorda dorsalis entwickelt, in dem sie als Chordablastem (Chordaentoblast) nach Abschnürung der axialen Mesodermflügel von den benachbarten Entodermzellen unterwachsen wird und sich dann von diesen sondert, wird dieser Process in der prächordalen Region nur in seinen ersten Phasen durchlaufen. Es kommt wohl noch zur Bildung einer dorsomedianen Rinne (vergl. Schnitt 25 und 42), jedoch nicht mehr zu einer völligen Unterwachsung der dorsomedianen Zone, die schon in dem unmittelbar an die Chorda anschliessenden Gebiete augenscheinlich im Wachstum zurückbleibt und jenen kieförmigen Vorsprung der Urdarmwand bildet, in welchen die Chorda dorsalis ausläuft, sich gewissermaassen in ihn verjüngend. Dieser kieförmige Vorsprung wird oralwärts immer kleiner und verschwindet schliesslich vollkommen. Es lässt sich also Schritt für Schritt eine nach vorn zu fortschreitende Verschmälerung, eine Reduction der dorsomedianen Zone, des Chordablastems nachweisen, die zu einer Zeit erfolgt, in welcher der vordere Darmabschnitt ein erhebliches intussusceptionelles, relatives Längenwachstum aufweist; ihre unmittelbare Folge ist das Zusammenrücken und die schliessliche Vereinigung der seitlich angrenzenden axialen Mesodermkeime, die Entstehung einer scheinbar einheitlichen, dorsomedianen Ursprungszone des Mesoderms im vorderen Kopfgebiete, woselbst das Mesoderm ursprünglich ebenfalls paarig angelegt wurde (vergl. Schnitte 30, 31, 41, 47, 48, 63). In dem Maasse, als sich die Chorda nach vorn zu verjüngt, bezw. ihre Ausbildung unterbleibt, nähern sich auch die von ihrem Mutterboden abgeschnürten Mesodermflügel, bis sie schliesslich in der Medianebene auf einander stossen und die Darmwand, insbesondere jenen kieförmigen Vorsprung derselben, vom Hirnröhre abdrängen (vergl. Schnitte 49, 50, 65, 78, 64, 77). Sie sind aber in dieser Region noch paarig angeordnet und lassen so die ursprüngliche Bilateralität ihrer Anlage erkennen. Weiter vorn aber, wo die Reduktion des Chordablastems zu einer Zeit erfolgt, wo die Mesodermflügel noch mit ihrem Mutterboden zusammenhängen, lösen sich diese von der einheitlich gewordenen dorsomedianen Ursprungszone als ein scheinbar einheitlicher breiter Zellcomplex los, der sich wie ein querer Riegel zwischen das Entoderm und die Hirnwand einschiebt und keinerlei Spuren seiner ursprünglichen Bilateralität erkennen lässt (vergl. Schnitte 41, 47, 63, 48, 75, 76). In dieser Weise vollzieht sich der Process in späteren Stadien auch in dem vordersten, aus der Wand der entodermalen Mundbucht hervorgehenden Abschnitte des axialen Mesoderms, aus welchem sich im Laufe der weiteren Entwicklung die Ciliarhöhlen und ihr sogenannter Verbindungsstrang entwickeln. Dieser Zustand, dem eine bilateralsymmetrische Anlage des Mesoderms voranging, ist demgemäss als ein secundäres Verhalten zu bezeichnen. — So sehen wir

also, dass die oralwärts fortschreitende Reduction des Chordablastems derjenige Factor ist, welcher jene Unterschiede im Verhalten des chordalen und prächordalen Abschnittes des axialen Mesoblasts hervorruft.

Es wäre noch die Frage zu erörtern, ob die geschilderten Verhältnisse des prächordalen Mesoderms nicht auch durch die Annahme erklärt werden könnten, dass sich die in der Fortsetzung der Chorda dorsalis bzw. des Chordablastems gelegene dorsomediane Zone der Urdarmwand im Vorderkopfgebiete als solche an der Bildung des Mesoderms betheilige — etwa in der Weise, dass die Proliferation der Urdarmwand allmählich von den paarigen Ursprungszonen des Mesoderms auf die zwischenliegende dorsomediane Zone übergreifen würde, die dann nicht der Reduction verfiere, sondern in der Mesodermbildung aufgehen würde. Wenn diese Annahme zuträfe, dann müsste wohl das von dieser dorsomedianen Zone sich abschnürende Mesoderm mit dem sich von der Darmwand ablösenden Zellmaterial des Chordablastems zusammenhängen, es müsste sich die Chorda dorsalis oralwärts in das prächordale Mesoderm fortsetzen. Dies ist aber, wie die Sagittalschnitte 67 und 81 lehren, thatsächlich nicht der Fall; sowohl der orale Ausläufer der Chorda (Schnitt 67), wie das abgeschnürte vordere Chordaende selbst (Schnitt 81) erscheinen scharf gegen das prächordale Mesoderm abgegrenzt. — Wie käme ferner, wenn die obige Annahme richtig wäre, die paarige Anordnung der Mesodermflügel in der unmittelbar vor der Chorda gelegenen Region zu Stande? Es müsste also unter allen Umständen unmittelbar vor dem Chordaende eine gewissermassen intermediäre Zone bestehen, die sich weder im Chordagewebe differenzirt, noch an der Mesodermbildung beteiligt. So würde also die obige Annahme einen gewissen Gegensatz zwischen dem vorderen Bezirke der dorsomedianen Zone und dem Chordablastem postulieren, während doch die thatsächlichen Verhältnisse auf einen ganz allmählichen Uebergang der beiden Gebiete, insbesondere auf eine successive erfolgende Reduction des Chordablastems hinweisen, die doch naturgemäss zu einem völligen Verschwinden der dorsomedianen Zone als solcher führen muss. Eine weitere Stütze erhält diese Auffassung durch das an anderer Stelle zu erörternde Verhalten der Selachier, bei welchen Formen die Chorda dorsalis in dem fraglichen Gebiete tatsächlich zur Anlage und Abschnürung — nachher allerdings wieder zur Rückbildung kommt. — Der Nachweis im einzelnen, d. h. die präzise Entscheidung, ob alle Zellen der ursprünglichen dorsomedianen Zone der Darmwand verbleiben, oder ob nicht vereinzelt Zellen dieser Schichte ins Mesoderm hineingerathen, dürfte in Anbetracht der durch das Längenwachsthum und der Grössenzunahme des Embryos bedingten Verschiebung und Bewegung des Zellmaterialies wohl schwer möglich sein. Darin liegt wohl auch nicht der Schwerpunkt der ganzen Frage, die doch zur Entscheidung drängt, ob die Chorda und das Mesoderm aus einer gemeinsamen Anlage — etwa einer Chordamesodermplatte — hervorgeht, oder ob beide Bildungen bei ihrer Entstehung und ersten Anlage (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1) eine gewisse Selbständigkeit wahren.

* Ueber die erste Anlage und Differenzirung des Kopfmesoderms von *Ceratodus* berichtete bereits GREGORY (1905), dessen Ausführungen ich in manchen Punkten bestätigen kann. So hat GREGORY bei der Besprechung des Stadiums 23, 1/2 auf die paarige Anlage des Mesoderms hingewiesen und betont, dass dasselbe aus zwei leistenförmigen Verdickungen der dorsalen Urdarmwand seinen Ausgang nimmt. Bei der Darstellung der weiteren Entwicklung der prächordalen Abschnitte des Mesoderms ist GREGORY von der Vorstellung befangen, dass die innere Mundbucht (*mühi*) schon bei ihrer ersten Anlage als präoraler Darm, als eine dorsal- und oralwärts sich verjüngende Ausladung des Kopfdarmes zu betrachten und dem von KUPFFER (1894) für *Petromyzon* beschriebenen präoralen Darm zu vergleichen sei. — Ich hatte nun keine Gelegenheit, *Petromyzon* zu untersuchen. Die Uebereinstimmung der thatsächlichen Befunde (vergl. KUPFFER, Taf. 1, Fig. 1 mit Abb. auf Taf. LIX/LX) ist aber eine so auffällige, dass ich nicht anstehe, den präoralen Darm (*d*) KUPFFERS als die entodermale Mundbucht, die sogenannte Leberbucht als das ventrale Darmlumen zu erklären. FRORIEP (1893)

hat in der Copie der betreffenden Abbildung KUPFFERS (Fig. 1), die der entodermalen Grenzfalte entsprechende Einsenkung des Ektoderms als Mundbucht bezeichnet, was sich nicht rechtfertigen lässt. — Von einem „Kopfdarme“ kann nun in dem betreffenden Stadium 26/27, in welchem die ventrale Grenzfalte des Entoderms und die ersten Schlundtaschen in Anlage begriffen sind, wohl noch nicht gesprochen werden, von einem solchen kann erst dann die Rede sein, wenn diese Falte sich weiter vorgeschoben hat und den ursprünglich einheitlichen vorderen Abschnitt der Urdarmhöhle in den dorsalen Kiemendarm und das ventrale Darmlumen gesondert hat. — Wie GREGORY in einem viel älteren Stadium (34/35, vergl. Fig. 13) den durch die Einkrümmung des Hirnröhres bedingten Darmscheitel als präoralen Darm auffassen konnte, ist mir unverständlich geblieben. — Es ist eine Konsequenz der vorerwähnten Anschauung, wenn GREGORY auch das im Gebiete der inneren Mundbucht auftretende Mesoderm als präoralen Mesodermsabschnitt bezeichnet. — Mit der Behauptung GREGORY's, dass der prächordale Abschnitt des Mesoderm als „eine einfache unpaare Zellplatte den Raum zwischen Hirnboden und Darmwand überbrückt und das orale Ende der Chorda, sowie die oralen Ausläufer der paarigen Mesodermanlagen in sich aufnimmt“ (p. 647), kann ich mich nicht einverstanden erklären. Ich habe vielmehr an neu angefertigten Serien constatiren können, dass die Chorda dorsalis stets in die dorsomediane Zone der Urdarmwand, bezw. das Chordablastem übergeht und sich von diesem, niemals aber vom Mesoderm abschnürt, welches gerade im fraglichen Gebiete seine paarige, bilateralsymmetrische Anordnung sehr deutlich erkennen lässt. Auch hat G. in dem auf Fig. 6 abgebildeten Sagittalschnitte die vordere Grenze der Chorda wohl infolge einer ungünstigen Färbung des Schnittes nicht sehen können und lässt sie kontinuierlich in das prächordale Mesoderm übergehen, ein Verhalten, welches sich an keiner der von mir eigens zum Studium dieser Verhältnisse angefertigten Serien nachweisen liess. Dagegen ist in der citirten Abbildung das Verhalten des prächordalen Mesoderms zur dorsalen Darmwand richtig wiedergegeben. Dass GREGORY, wie er selbst sagt (p. 651), die sogenannten präoralen Mesodermsabschnitte in späteren Stadien nicht mehr finden konnte, mag wohl darauf zurückzuführen sein, dass er über die Gestalt- und Lageveränderungen, welche der vordere Darmabschnitt, vor allem das Gebiet der inneren Mundbucht im Laufe der Entwicklung erfährt, nicht vollkommen orientirt war. Um Missverständnissen beim Vergleiche unserer Abbildungen vorzubeugen, möchte ich noch darauf hinweisen, dass die Zellgruppe, welche G. in seiner Abbildung 8 als Ganglienleiste (*Ggl.*) bezeichnet, von freien Mesodermzellen gebildet wird. — Von GREGORY's „Ergebnissen“ (p. 659) kann ich somit den ersten Passus, der von der paarigen Anlage des Mesoderms handelt, vollinhaltlich bestätigen. Dagegen bin ich betreffs seiner weiteren Angabe: „Die Seitenwände des Urdarmes wachsen nach innen, um sich in der Mittellinie zu vereinigen. Von da ab steht ein einheitliches Urdarmdach in Form einer einzigen Platte, dessen Bildung in caudal-oraler Richtung fortschreitet und sich bis in die vordere Ausbuchtung den präoralen Darm hinein erstreckt. An dieser Stelle erfährt der Process eine Verzögerung und die ungeglicderte Chordamesodermsplatte bleibt für einige Zeit im Zusammenhang mit den Darmzellen“, zu einer anderen Ansicht gelangt. Dieser Umstand mag es entschuldigen, wenn meine Darstellung der diesbezüglichen Verhältnisse vielleicht einen etwas ungebührlichen Raum einnimmt.

Es erübrigt noch auf die Befunde Rücksicht zu nehmen, die sich hinsichtlich des Verhaltens des vorderen Chordaendes, des prächordalen Mesoderms sowie der Bildung der freien Mesodermzellen bei anderen Anamnioten ergeben. Untersuchen wir zunächst urodele Amphibien (z. B. *Triton alpestris*), so zeigt sich bei Embryonen einer entsprechenden Entwicklungsstufe, dass die in der vorderen Fortsetzung des Chordablastems gelegene und von den beiderseitigen Ursprungszonen des Mesoderms eingefasste einschichtige dorsomediane Zone der Urdarmwand in ganzer Ausdehnung etwas verdickt und zu einer flachen Rinne gestaltet ist, die sich caudalwärts in die Chordarinne fortsetzt, oralwärts in die innere Mundbucht ausläuft. Die Chorda dorsalis setzt sich noch bei Embryonen mit 7 Dorsalsegmenten etwa in der Gegend des späteren Darmscheitels nach vorn in einen kielförmigen Vorsprung der dorsomedianen Urdarmwand fort, der sich jedoch nur eine kurze Strecke

weit — etwa bis in die Gegend des Zwischenhirns — nach vorn erstreckt, woselbst die epitheliale einschichtige dorsomediane Zone lange Zeit — noch bei Embryonen im Stadium der stärksten Zusammenkrümmung — dem Hirnröhr unmittelbar anliegt. Nach erfolgter Abschnürung des vorderen Chordaendes lösen sich auch die Zellen, welche in deren unmittelbaren Fortsetzung gelegen, jenen kielförmigen Vorsprung bilden, von der Urdarmwand ab und bilden vorübergehend in kettenförmiger Anordnung gewissermaassen einen vorderen Ausläufer der Chorda. Alsobald gerathen sie jedoch ausser Verbindung und verlieren sich, denn die Chorda dorsalis überschreitet auch bei *Triton* nicht die Convexität des gleichzeitig mit der Hirnkrümmung auftretenden Darmscheitels. — Jenen kielförmigen Vorsprung der Urdarmwand können wir auch bei *Triton* als ein rudimentär gewordenes Chordablaster ansprechen. Die prächordal gelegenen Abschnitte der paarigen axialen Mesodermflügel sind bei *Triton* im Vergleiche mit denen von *Ceratodus* sehr zellarm, sonst wäre es wohl nicht möglich, dass die dorsale Darmwand auch noch lange nach erfolgter Abschnürung der Chorda in solcher Ausdehnung unmittelbar der Hirnwand anlagern kann. Die Mesodermzellen schieben sich, die beiden Wandabschnitte von einander abdrängend, erst zur Zeit der stärkeren Einkrümmung des Hirnröhres medialwärts vor, wenn sich die medialen Abschnitte der Mesodermflügel aufzulockern und in freie Mesodermzellen umzuwandeln beginnen. — Der unmittelbar hinter der Hypophysenanlage gelegene, vorderste Abschnitt der Urdarmwand bietet bei *Triton* dieselben Verhältnisse dar, wie bei *Ceratodus*. Hier rücken die axialen Mesodermkeime immer näher zusammen, um schliesslich in einander überzugehen, so dass dann das Mesoderm als ein scheinbar einheitlicher unpaarer Zellcomplex aus der dorsalen Urdarmwand seinen Ursprung nimmt und sich wie ein querer Riegel zwischen die dorsale Darmwand und die Hirnwand einkeilt. Der Process der Mesodermbildung erstreckt sich auch bei *Triton* bis ans vordere Ende der dorsalen Urdarmwand.

Die schematischen Längsschnitte, welche Miss PLATT (1894) für *Necturus mac.* entworfen hat (vergl Taf. 37, Fig. 11 und b) lassen hinsichtlich der Beziehungen des prächordalen Mesoderms zur Darmwand ganz ähnliche Verhältnisse erkennen, wie meine Abbildungen 67 und 80. Wie bei *Triton* scheint auch bei *Necturus* der unmittelbar vor dem Chordaende gelegene Abschnitt des Mesoderms — Miss PLATT bezeichnet ihn als mediane Zellenmasse — nicht so zellreich zu sein wie bei *Ceratodus*. — Miss PLATT macht ferner einen Unterschied zwischen dem vor der Hyomandibulartasche gelegenen Mesodermabschnitt (den sogenannten Mandibularsomiten) und den axialen Mesodermflügeln, indem die Zellen des ersteren jenseits von diesem zerstreut aus der Urdarmwand auswandern sollen. Demgegenüber ist zu bemerken, dass sowohl bei *Triton* wie bei *Ceratodus* der unsegmentirte Abschnitt der axialen Mesodermflügel bis an deren vorderes Ende, aus welchem die Ciliarhöhlen hervorgehen, in seiner ersten Anlage vollkommen einheitlich erscheint und sich caudalwärts ohne Grenze in das erste Dorsalsegment bzw. die zugehörigen Seitenplattenabschnitte festsetzen. Die Angabe, dass bei *Necturus* die ersten Schlundtaschen das Mesoderm nicht durchbrechen, sondern von diesen umwachsen werden, kann ich für *Triton*, wenigstens was die zuerst auftretenden dorsalen Abschnitte dieser Schlundtasche betrifft, bestätigen. Diese Ausladung tritt so frühzeitig auf, und ist dem Ektoderm so dicht angepresst, dass sie der Ausbreitung des Mesoderms thatsächlich gewissermaassen im Wege steht, dieselbe behindert. Der übrige Abschnitt der allmählich ventralwärts vorwachsenden Schlundtasche durchbricht jedoch das vorgelagerte Mesoderm. Bei *Ceratodus* wird die erste Schlundtasche, wie wir gesehen haben, sozusagen in statu nascendi vom Mesoderm überwachsen und durchbricht es dann bei ihrem weiteren Vortreten. Diesem Unterschiede ist wohl keine weitere Bedeutung beizumessen, er wird durch eine gewisse zeitliche Verschiedenheit im Auftreten der ersten Schlundtasche und der Ausbreitung des Mesoderms hervorgerufen.

Ganz ähnlich liegen die Dinge auch bei *Bombinator* und anderen Anuren. Auch bei dieser Species senkt sich die Chorda dorsalis noch zur Zeit des Schlusses der Neuralplatte in eine zwischen den axialen Ursprüngen der Mesodermflügel gelegene dorsomediane Zone der Urdarmwand ein, die aus hohen prismatischen

Zellen besteht und in ganzer Ausdehnung der Hirnwand unmittelbar anliegt. So wie im Rumpfgewebe, lässt sich auch am vorderen Abschnitte der Chorda dorsalis, deren unmittelbarer Zusammenhang mit der dorsalen Urdarmwand, so wie ihre Selbständigkeit den beiden Mesodermflügeln gegenüber deutlich nachweisen. Ich fand also GOETTE's Angabe, dass die Chorda eine Bildung des mittleren Keimblattes ist und sich „der Axenstrang als Anlage der Wirbelsaite von den lateralwärts abfallenden Seitentheilen oder den Segmentplatten (auch Urwirbelplatten) sondert“ (p. 156), an meinen Präparaten nicht bestätigt. Es ist unbedingt daran festzuhalten, dass das Chordaablastem und die beiden axialen Ursprungszonen des Mesoderms selbständige Abschnitte der dorsalen Urdarmwand sind, die sich neben einander entwickeln. Auch hinsichtlich des Verhaltens des vorderen Chordaendes stimmen meine Präparate nicht mit den Abbildungen Taf. 2, Fig. 34—37; Taf. 3, Fig. 63, 64, 71 des GOETTE'schen Atlas überein; ebenso fand ich auch an ihnen die Angabe: „Im vordersten Kopftheile fließen die Segmentplatten und die Wirbelsaite zu einer einfachen Zellenlage zusammen, welche am Rande des Kopftheiles gleich den übrigen Segmentplatten in die Seitenplatten übergehen. Ob nun die frühzeitige starke Ausbildung der Hirnplatte als die Hemmungsursache jener theilweisen Verkümmern der medianen Theile des mittleren Keimblattes anzusehen ist“ (p. 200), nicht vollkommen erwiesen. Es zeigte sich vielmehr, dass das vordere Ende der Chorda ganz so wie bei *Triton* und *Ceratodus* an correspondirender Stelle, etwas vor dem Darmscheitel, in eine Verdickung der dorsalen Urdarmwand ausläuft, die an dieser Stelle kielförmig vorspringt; vor dieser Stelle aber liegt die einschichtige dorsomediane Zone der Urdarmwand zwischen den Ursprüngen der Mesodermflügel der Hirnwand bis dicht an die Hypophysisanlage unmittelbar an. Es existirt also von vornherein kein medianer Abschnitt des mittleren Keimblattes. Erst später, wenn sich die ohnedies ziemlich locker an einander gefügten Zellen der von der Darmwand abgeschnürten Mesodermflügel vollständig von einander lösen, schieben sich diese freien Mesodermzellen zwischen die Hirnwand und die dorsale Darmwand ein und bilden dann die betreffenden Abschnitte des Primordialcraniums und der Kopfgefäße. — Ebenso wie bei *Triton* lösen sich auch bei *Bombinator* von jenem kielförmigen Vorsprunge der dorsomedianen Urdarmwand, in welchen die Chorda dorsalis ausläuft, nach deren Abschnürung Zellen los, die, anfänglich zusammenhängend, in der unmittelbaren Fortsetzung der Chorda gelegen sind, dann aber sich von einander trennen und sich zerstreuen. Die Chorda dorsalis überschreitet auch bei *Bombinator* nicht das Gebiet des Darmscheitels. Dass ein vorderer, „unvollkommene Fortsetzung der Wirbelsaite“ vorübergehend besteht, war bereits GOETTE bekannt, desgleichen die unmittelbare Anlagerung des vorderen Abschnittes der dorsomedianen Urdarmwand an die Hirnwand. Doch hatte GOETTE übersehen, dass diese schon von vornherein als primär besteht. GOETTE glaubt vielmehr, dass hier ein medianer Theil des mittleren Keimblattes „verschwinde, möglicher Weise nach beiden Seiten hin verdrängt werde“ (p. 207).

Ein, wie es scheint, sehr primitives Verhalten bieten hinsichtlich der Ausbildung der Chorda dorsalis die Selachier dar. Bei diesen Formen wird, wie schon RÜCKERT (1887) und RABL (1897) angegeben haben, und wie ich für *Scyllium* und *Acanthias* bestätigen kann, die Chorda sehr weit nach vorn, bis nahe an das vordere Darmende angelegt, woselbst sie geraume Zeit mit der Urdarmwand in Verbindung bleibt. Wie insbesondere RÜCKERT bemerkt hat, erfolgt die Bildung der Chorda in deren vorderstem Abschnitte jedoch in atypischer Weise, es wird nämlich nicht mehr eine zwischen den Ursprüngen der Mesodermflügel gelegene, dorsomediane Zone als Chordaentoblast von beiden Seiten her von der angrenzenden Darmwand unterwachsen und dann von dieser als stabförmiges Gebilde angeschnürt, sondern es lösen sich die Zellen, welche die Fortsetzung der Chorda bilden, von der verdickten dorsomedianen Zone der Urdarmwand ab, die nach wie vor die Begrenzung des Lumens bildet und daher nicht als Chordaentoblast bezeichnet werden kann. Wie FRORIEP (1902) hervorgehoben hat, nimmt der vor dem Darmscheitel bzw. vor dem dorsorostralen Ende der Chorda gelegene Theil der Chordaanlage niemals die Charaktere typischen Chordagewebes an, sondern

verfällt der Rückbildung, so dass man mit FRORIEP einen caduci- und perennichordaten Abschnitt des Kopfes unterscheiden kann. Der Umstand, dass bei Selachiern eine, wenn auch „unvollkommene Fortsetzung“ der Chorda in ganz ähnlicher Weise, wie bei Amphibien und *Ceratodus*, aber in viel grösserer Ausdehnung, nämlich nahe bis ans vordere Darmende zur Ausbildung kommt, war mit einer der Gründe, die mir dafür zu sprechen schienen, dass bei diesen Formen die Ausbildung des vordersten Chordaabschnittes gewissermassen unterdrückt erscheint und sich nur der erste Ansatz zur Chordabildung, nämlich der Bestand einer zwischen den Ursprungszonen der Mesodermflügel gelegenen epithelialen dorsomedianen Zone der Urdarmwand, die nur unmittelbar vor dem vorderen Ende der definitiven Chorda eine kielförmige Verdickung bildet, in der Ontogenese nachweisbar ist. Es ist wohl anzunehmen, dass bei den Vorfahren dieser Formen die Chorda eine grössere Ausdehnung besessen habe. Es ist also wahrscheinlich in der Stammesentwicklung zu einer von vorn nach hinten fortschreitenden partiellen Rückbildung der Chorda dorsalis gekommen, die möglicher Weise durch die Einkrümmung und mächtigere Entfaltung des Hirnrohres bedingt ward. Bei Selachiern wiederholt sich in der Ontogenese der Process der Bildung und Rückbildung eines vordersten Chordaabschnittes auf einer viel grösseren Strecke, als bei *Ceratodus* und den Amphibien. Daraus ergibt sich, dass das eigenartige Verhalten des prächordalen Mesoderms bei *Ceratodus*, insbesondere die scheinbare Vereinigung der beiden Mesodermflügel in einem Gebiete, wo sie bei ihrer ersten Anlage noch getrennt waren, und auch bei Selachiern durch den rudimentären vorderen Chordabschnitt wenigstens geraume Zeit hindurch getrennt bleiben, als ein secundärer, durch den Ausfall der Chorda bedingter Zustand anzusehen ist. — Es kommt bekanntlich auch bei Selachiern ganz vorn unmittelbar hinter der Infundibularregion, welche die Chordaanlage nicht erreicht, zu einer Verschmelzung der beiden Mesodermflügel, die sich hier als eine einheitliche quere Zellplatte von der verdickten Urmundwand ablösen, in welche sich von der caudalen Seite her die Chorda einsetzt. Auf diese Weise entsteht der sogenannte Verbindungsstrang der beiden Prämandibularhöhlen, deren Homologa ich bei *Ceratodus* aus später zu erörternden Gründen als Ciliarhöhlen bezeichne. Dieser Verbindungsstrang wird dann secundär ausgehöhlt, so dass eine Communication zwischen diesen Höhlen zu Stande kommt. Ein ähnlicher Zustand ist, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, wie wir noch sehen werden, bei *Ceratodus*-Embryonen aus dem Stadium 38 nachweisbar. Was die Bildung dieser Communication bei Selachierembryonen anbelangt, so kann ich die Angabe der M. PLATT (1891): „The median cells, anterior to the point of the notochord soon begin to show signs of degeneration, and their place is later occupied by several small cavities or breaks in the tissue, which finally fuse with one another and with the paired premandibular cavities to form the single premandibular cavity of later embryonic life“ (p. 257, 258) bestätigen. Ich konnte mich sowohl an *Acanthias*-, wie an *Scyllium*-Embryonen davon überzeugen, dass in diesem anfangs soliden Verbindungsstrange eine ganze Anzahl von Lückenräumen, ein förmliches Wabenwerk entsteht, auch die Prämandibularhöhlen erwiesen sich bei vielen Embryonen abgekammert und mit Divertikeln versehen, also ganz unregelmässig gestaltet. Diese Höhlenbildung ist entschieden als etwas ganz Secundäres zu betrachten, und ich kann mich daher der Auffassung FRORIEP's, dass das räthselhafte, mediane Verbindungsstück der Prämandibularhöhlen oder des ersten VAN WIJHE'schen Somiten nichts anderes ist, als ein abgeschnürtes Stück des Urdarms, und ferner das Aequivalent der Chorda, welche als Axenfaden dorsale und ventrale Gebilde scheidet, selbstverständlich nur in der oberen Wand des medianen Verbindungsstückes zu suchen ist“ (p. 589), nicht theilen. Dieses Verbindungsstück erscheint mir vielmehr als ein Derivat der verdickten dorsalen Urdarmwand, dessen unpaare Anordnung nur dadurch zu Stande kommen konnte, dass in diesem vordersten Theile die Bildung der Chorda dorsalis unterblieben ist. Das „Aequivalent der Chorda“, welches an dieser Stelle nicht existirt, sondern vielmehr unterdrückt erscheint, wäre zwischen den Prämandibularhöhlen zu suchen, die beim Bestand einer Chorda ohne Verbindung wären. Diese Höhlen stehen ebenso wie ihr queres Verbindungsstück mit der Urdarmhöhle in keiner ursprünglichen Beziehung, sondern sind vielmehr secundäre Lückenbildungen in den

vorher soliden Mesoblastmassen. Ebenso wenig konnte ich mich vom Bestehen einer primären Communication zwischen den Mandibularhöhlen und dem Darmlumen überzeugen und möchte glauben, dass dem diesbezüglichen Befunde der Miss PLATT (1891) ein Artefact zu Grunde gelegen hat. Die Auffassung KUPFFER's (1902), dass die beiden vordersten Kopfhöhlen rudimentäre Kiementaschen seien, die mit dem Verluste des alten Mundes, dem Palacostoma, ausser Function gesetzt sind (p. 522), dürfte heutzutage wohl keine Anhänger mehr finden.

Was nun die Bildung der freien Mesodermzellen und deren Beziehungen zu den Ganglienanlagen betrifft, so wollen wir zunächst die Verhältnisse bei Urodelen und Anuren, dann die bei Selachiern ins Auge fassen. Bei *Triton* zeigt sich, dass diese beiden Formationen nahezu gleichzeitig, so wie bei *Ceratodus* bald nach Schluss des Hirnrohres auftreten. Zuerst entwickelt sich die Trigemiusanlage (s. l.), ihr folgt die Acustico-facialis- und schliesslich die Glossopharyngeus-Vagusanlage, die das vordere Ende der Ganglienleiste des Rumpfes bildet. Die Trigemiusanlage s. st. bildet eine ziemlich ausgedehnte, von der Nahtstelle des Hirnrohres ausgehende Zellplatte, die unmittelbar hinter den Augenblasen, an der Grenze des späteren Zwischen- und Mittelhirnes beginnt und im Bereiche des Rautenhirnes etwa bis an die Querschnittsebene des vorderen Chordaaendes reicht. Diese Zellplatte ist namentlich caudalwärts gegen die Umgebung deutlich abgegrenzt. Anfänglich ist auch die ventrale Grenze des Zellcomplexes bestimmbar, dann lockert er sich jedoch ein wenig auf und lässt sich dann nicht mehr scharf von den sich ihm entgegenschiebenden freien Mesodermzellen abgrenzen, die sich in drei Gruppen, hinter den Augenblasen, vor und hinter dem Hörgrübchen von den dorsomedialen Abschnitten der Mesodermflügel ablösen. Bei ihrem Austritte aus den Mesodermflügeln sind diese Zellen, sowie alle Elemente der letzteren ziemlich gross, reich mit Dotterplättchen beladen und eiförmig oder polyedrisch. Bald nehmen sie eine spindelige Gestalt an und bilden in ihren Zelleibern Pigmentkörnchen, der Dotterinhalt wird resorbirt — sie beginnen sich zu differenziren. Da und dort begegnet man Anfangs zwischen den kleinen spindeligen Zellen noch grossen schollenförmigen Elementen, die in der Differenzirung noch etwas zurückgeblieben sind. — Diese freien Mesodermzellen lassen sich nun deutlich von den noch indifferenten Zellen der Mesodermflügel, an deren Aussenseite sie sich ventralwärts ausbreiten, unterscheiden, dagegen fällt es schwer, sie gegen die ganz ähnlich gestalteten, gleichfalls in Differenzirung begriffenen äussersten Zellen der Ganglien- bzw. Nervenanlage abzugrenzen, da beide Zellcomplexe sich in einander schieben. So ist es z. B. schlechterdings unmöglich, an Embryonen im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung die vordere Grenze der Trigemiusanlage genau anzugeben, dagegen grenzt sich dieser Zellcomplex nach rückwärts deutlich ab, weil so wie bei *Ceratodus* diese Stelle zwischen der vorderen und mittleren (präotischen) Gruppe freier Mesodermzellen gelegen ist. Später jedoch, wenn sich die Zellen der Ganglienanlagen dichter zusammenschliessen, wird ihre Abgrenzung leichter durchführbar. Dass sich die freien Mesodermzellen vom Orte ihrer Entwicklung weg sehr rasch ausbreiten und in reger Proliferation begriffen sind, erkennt man am deutlichsten am vorderen Kopfe in der Umgebung der Augenblasen, welches Gebiet die Ganglienanlage nicht erreicht. Auch die Stellung der Kerntheilungsfiguren ist in den beiden hart an einander grenzenden Zellcomplexen eine verschiedene, in den Zellen der Ganglienleiste ist deren Axe meist senkrecht auf die Oberfläche des Hirnrohres eingestellt, in den freien Mesodermzellen jedoch meist parallel zur äusseren Körperoberfläche, was auf eine mehr flächenhafte Ausbreitung schliessen lässt.

Der Vergleich meiner Abbildungen 55—57 mit der Abbildung 22, Taf. 34 der Publikation der Miss PLATT (1894) über die ontogenetische Differenzirung des Ektoderms bei *Necturus* lässt, was das thatsächliche Verhalten anbelangt, eine gewisse Uebereinstimmung zwischen den beiden untersuchten Formen vermuthen. — Differenzen dürften wohl nur hinsichtlich der Deutung der Befunde und der Wahl der abgebildeten Präparate bestehen. Das, was Miss PLATT als Trigemiusanlage in so inniger Beziehung mit einer Verdickung des Ektoderms abbildet, erscheint bei *Ceratodus* zum guten Theile als ein von der Trigemiusanlage nicht deutlich ab-

grenzbarer Complex freier Mesodermzellen, welcher jedoch zu der ihm unmittelbar anliegenden Verdickung des Ektoderms, die ich als Ciliarplakode bezeichnet habe, keine anderen als nachbarliche Beziehungen aufweist. Letztere lässt sich bei *Ceratodus* an Schnitten, welche senkrecht auf ihre Oberfläche gelegt sind, ganz deutlich von den benachbarten spindeligen ektodermalen (der Ganglienleiste angehörigen) und mesodermalen Zellen unterscheiden. Ich weiss sehr wohl, dass an Schiefschnitten die Abgrenzung dieser beiden, genetisch vollkommen verschiedenen Zellcomplexe sehr erschwert, ja unter Umständen unmöglich sein kann; hatte ich doch selbst Anfangs, beeinflusst durch die Darstellung der Miss PLATT, bei flüchtiger Untersuchung an dieser Stelle einen Zusammenhang zwischen diesen beiden Gebilden vermuthet. Durch geeignete Färbung der Zellmembranen konnte ich diese Frage an dem mir überwiesenen, vorzüglich conservirten *Ceratodus*-Material in einer, wie ich hoffe, vollkommen eindeutigen Weise entscheiden. Es bleibt dahingestellt, ob sich bei *Necturus* gleich günstige Verhältnisse vorfinden. Die Angabe der Miss PLATT: „Bis zu dem in Fig. 19 gegebenen Stadium sind die Zellen durch den ganzen Embryo mit Dotter gefüllt und die Bestimmung der Zellumrisse ist ebenso gut eine Sache des Vermuthens wie des Sebens“ (p. 936), lässt dies gerade nicht erwarten. Bei der Untersuchung der weiteren Differenzirung des fraglichen Zellcomplexes hat Miss PLATT ganz richtig erkannt, dass aus demselben nicht nur Ganglien, sondern auch Bindegewebe entstehen. Miss PLATT kommt also zu folgendem Ergebnis: „Die aus der Neuralleiste und aus den dorsolateralen und epibranchialen Verdickungen des Ektoderms ausgehenden Zellen bilden nicht allein Nerven, denn eine jede dieser Anlagen trägt sowohl zur Bildung des mesodermalen Bindegewebes“ wie zur Bildung der Ganglien bei, und nachdem Ganglien und „Bindegewebe“ sich von einander getrennt haben, schliessen sich Ektodermzellen noch weiter den beiden Abtheilungen an“ (p. 962). Ich muss sowohl für *Triton* wie für *Ceratodus* die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Bindegewebes ganz entschieden in Abrede stellen und dem Ausdrücke seine Berechtigung absprechen. Ueber das Verhalten der Hirnganglien, insbesondere des Trigeminus zum Ektoderm, wird noch an anderer Stelle zu berichten sein.

Die von Miss PLATT beschriebene Verdickung des Ektoderms an der Stelle, wo sich der Kopf zu erheben beginnt (im Bereiche des Neuroporus anterior), sehe ich auch bei *Ceratodus*, kann ihr aber nicht die Bedeutung zumessen, die sie nach Miss PLATT besitzen soll, sie entspricht der Stelle, wo sich die Medullarwülste mit einander vereinigt haben, findet sich dementsprechend auf der ganzen Strecke dieses Zusammenschlusses und verstreicht später. Die beiden Leisten, welche eine bandförmige, zur Seite des Neuralrohres verlaufende Zone begrenzen sollen, und von Miss PLATT als dorsolaterale und epibranchiale Leisten beschrieben wurden, finden sich bei *Ceratodus* in übereinstimmender Anordnung wie bei *Triton* als ganz unbedeutende Einsenkungen des Ektoderms, welche die sich verwölbenden seitlichen Ränder der vordersten Abschnitte der Mesodermflügel begrenzen (vergl. Fig. 30, 40, 41). Es ist bezeichnend, dass die untere dieser Leisten, die sogenannte epibranchiale Leiste, gerade dort verstreicht, wo die Mesodermflügel, an Breite zunehmend, sich auf die Oberfläche der Dotterzellenmasse ausbreiten und ihre zugeschärften Ränder sich keilförmig zwischen das Ektoderm und Entoderm, bezw. die Dotterzellenmasse einschieben (vergl. Schnitte 23, 49, 25). Ich habe auch nicht bemerken können, dass die zwischen diesen Leisten gelegene seitliche Zone des Ektoderms sich irgendwie von der Umgebung unterscheidet.

Bei *Bombinator* tritt die Ganglienleiste im Kopfgebiete ebenso wie bei *Rana* (vergl. CORNING's Angaben 1899), lange vor Schluss des Neuralrohres, insofern also viel früher als bei *Ceratodus* und den Urodelen auf. Sie erscheint als eine circumscribte, leistenförmige Verdickung der Sinnesschichte des unmittelbar an die Neuralplatte anschliessenden Ektodermbezirkes, die zu den selbständigen Anlagen des Trigeminus, Acusticofacialis und Glossopharyngeus-Vagus auswächst. Während der Erhebung der Neuralwülste setzen sich diese Verdickungen der Sinnesschichte zunächst von der Neuralplatte ab, rücken jedoch nicht mit den Neuralfalten empor, sondern bleiben zur Seite des Hirnrohres liegen, mit dessen Nahtstelle sie durch eine dünne Verbindungsplatte wenigstens

vorübergehend im Zusammenhange bleiben. Kurz nach der Ablösung des Hirnröhres vom Ektoderm löst sich auch der Zusammenhang der Hirnganglien mit der Nahtstelle des Hirnröhres und erst verhältnissmässig spät auch jener mit dem Ektoderm. Es tritt bei diesen Anuren die Ganglienleiste nicht während oder nach der Vereinigung der Neuralwülste aus der Nahtstelle des Hirnröhres hervor, wie z. B. bei *Ceratodus*, sondern bereits geraume Zeit vorher, noch im Stadium der weit offenen Hirnplatte. Der Mutterboden, aus dem die Ganglienleiste hervorgeht, ist in beiden Fällen derselbe; die etwas verschiedene Art der Anlage wird lediglich durch die zeitliche Verschiedenheit der Ausbildung bedingt. Die erste Anlage der Ganglienleiste hat GOETTE zweifellos gesehen, aber nicht als solche erkannt, sie ist in den Abbildungen, Taf. 37, Fig. 63—65, 74 mit dem Buchstaben *h* (Sinnesplatte) bezeichnet. Auf die Ganglienanlage hat folgende Angabe GOETTE's Bezug: „Wenn aber die Sinnesplatte einige Zeit nach ihrer Entstehung an die Hirnplatte angeschmiegt blieb, so hat sie sich nunmehr in der hinteren Hälfte des Kopftheiles von derselben entfernt. Dies geschieht auf die Weise, dass die Hirnplatte sich von der Seite zur Mitte zusammenzieht, die Sinnesplatte in der genannten Region ihr aber nicht folgt, sondern an der früheren Stelle liegen bleibt, wobei das Verbindungsstück zwischen beiden sich ausdehnt (p. 168). Beachtenswerth ist nun der folgende Satz: „Indem sich aber der untere Bauch der Hirnplatte zurückzieht, wird die Spalte, die früher ihre Trennung bewirkte, weit geöffnet und in dem Maasse, als dies geschieht, wird der neu entstehende Raum mit einer Neubildung des mittleren Keimblattes, nämlich mit den äusseren Kopfsegmenten, angefüllt, welche, zwischen der Hirn-, Sinnes- und Segmentplatte eingeschlossen, einen beiläufig dreieckigen Durchschnitt zeigen.“ Ueber die Herkunft dieser „äusseren Segmente“ bemerkt GOETTE: „Im Kopftheile erfolgt die Zellenansammlung nicht in der ganzen Breite, sondern vorherrschend an der äusseren Kante, von wo aus sie in den schon mehrfach erwähnten Raum des Wulstes in dem Maasse hineinwächst, als derselbe sich entwickelt.“ Diese von mancher Seite in Zweifel gezogenen Angaben GOETTE's sind vollkommen richtig. GOETTE unterscheidet bekanntlich 4 äussere Kopfsegmente, von denen die drei ersten thatsächlich mesodermale Bildungen sind, und den drei grossen Gruppen der freien Mesodermzellen entsprechen die in der Gegend des Vorderhirnes, vor und hinter der Gehörblase aus der dorsalen Kante der Mesodermflügel austreten und sich dorsalwärts an der Seite des Hirnröhres und ventralwärts an der Oberfläche der Mesodermflügel bezw. der Visceralbögen ausbreiten. Wahrscheinlich ist im 1. und 2. Segmente aber auch die Anlage des Trigemini bezw. des Acusticofacialis noch mit enthalten, da GOETTE diese Nerven von den Segmenten ableitet. Das vierte äussere Kopfsegment wird jedoch ausschliesslich von der mächtigen Anlage des Glossopharyngeus-vagus gebildet, ist also nicht, wie GOETTE meinte, mesodermalen Ursprunges. Die zugehörigen sogenannten inneren Segmente existiren als solche nicht. Es lässt sich wohl in ähnlicher Weise, wie bei *Ceratodus* und *Triton* eine gewisse Gliederung der dorsalen Kante der Mesodermflügel nachweisen, die jedoch keineswegs als Ausdruck einer Metamerie aufgefasst werden darf. — Von besonderer Mächtigkeit ist bei *Bombinator* die im Bereiche des Vorderhirns auftretende Gruppe freier Mesodermzellen, das 1. Segment GOETTE's, welches sehr frühzeitig, noch vor Schluss des Hirnröhres in Erscheinung tritt und zunächst im Innern der Hirnfalte sich sammelt, die daher in ihrem vorderen Abschnitte sehr beträchtlich vorspringt. Hierzu bemerkte schon GOETTE: „Jeder Frontalschnitt lehrt, dass jener wulstige Rand, welcher das abgestumpfte Kopfbende umschreibt, nicht der Ausdruck einer soliden, etwa vom dorsalen Kopfwulste auslaufenden Bildung ist, sondern durch eine Ausbauchung der unveränderten und aus allen drei Keimblättern zusammengesetzten Körperwand des Embryo entsteht“ (p. 204). Durch die lateralwärts vortretenden Augenblasen wird dieses Zellpolster seitlich verschoben und wirft dann jene Vorwölbung des Ektoderms auf, die in der Taf. 3, Fig. 43 und 44 des Atlas von GOETTE mit dem Buchstaben *d* bezeichnet ist. Der ventralwärts, im Gebiete des Mandibularbogens vorwachsene Abschnitt der vordersten Zellgruppe bedingt die Vorwölbung des sogenannten Kieferwulstes (vergl. Taf. 3, Fig. 45, 46 c). Ueber das weitere Schicksal und die Derivate der sogenannten Kopfsegmente ist sich GOETTE wohl nicht recht ins Klare gekommen. Ebenso wie für

Ceratodus noch ausführlicher gezeigt werden wird, bildet auch bei *Bombinator* die von der dorsalen Mesodermkante sich ablösende Gruppe freier Mesodermzellen nur den zuerst sich differenzirenden Theil eines umfangreichen und sich nach allen Seiten zwischen den Keimblättern verbreitenden Zellmaterials, welches im Gebiete des unsegmentirten Mesoderms durch die Auflockerung des gesammten dorsomedianen Mesodermabschnittes eine sehr beträchtliche Vermehrung erfährt und die Stützgewebe und Gefässe des Kopfes liefert. Aus diesem Grunde ist es nicht angebracht, zwischen den medialen Abschnitten der primären Mesodermflügel und der zuerst auftretenden Gruppe der freien Mesodermzellen einen durchgreifenden Unterschied zu machen. Nach GOETTE'S Auffassung erzeugen die äusseren Kopfsegmente „die Lederhaut, das subkutane Bindegewebe und einen seitlichen Bewegungsapparat, dessen Muskeln eben so wenig wie die der Gliedmaassen und der äussere schräge Bauchmuskel der Körperaxe parallel laufen. Letzteres trifft nicht zu, denn sämtliche Kopf- und Visceralmuskeln differenziren sich unmittelbar aus den Mesodermflügeln und nicht aus den äusseren Segmenten. Ueber die Derivate der inneren Kopfsegmente bemerkt GOETTE, dass sie sich „im Innern in Muskelbündel verwandeln“, ferner, „rund um die Muskeln ebenfalls Bindegewebe“ „und zur Seite des Hirnes Ganglien und Nervenwurzeln liefern“ (p. 217). Letztere Angabe erscheint uns verständlich, wenn wir bedenken, dass in gewissen Entwicklungsphasen die Abgrenzung der Ganglienanlagen von den freien Mesodermzellen sehr erschwert ist und *Bombinator* gerade nicht das günstigste Object ist, um diese Sonderung durchzuführen. GOETTE hatte also, um dies nochmals hervorzuheben, die erste Anlage der freien Mesodermzellen richtig erkannt, dagegen jene der Hirnganglien nicht richtig beurtheilt und beide Bildungen zu wenig aus einander gehalten.

In das entgegengesetzte Extrem verfielen bei der Kritik der GOETTE'Schen Befunde CORNING (1899) und SEWERTZOFF (1892). CORNING deutet nämlich die 4 lateralen Kopfsegmente GOETTE'S als Anlagen des Trigemino-Acusticofacialis, Glossopharyngeus und Vagus. Die freien, nach seiner Bezeichnung peripheren Mesodermzellen sollen durch directe Umwandlung des primären „centralen“ Mesoderms hervorgehen. Immerhin bewahrt CORNING in dieser Frage eine gewisse Reserve, die auch in folgenden Angaben zum Ausdruck kommt und verständlich wird, so heisst es p. 219: „die Nervenanlage zeigt lateralwärts gegen das Ektodem hin eine scharfe Grenze, während eine solche gegen das Mesoderm nicht in gleichem Grade vorhanden ist“. — „Am medialen Umfang der Nervenanlage kommt es dagegen nicht zur Bildung einer klar erkennbaren Grenzschichte, die Zellen der Nervenanlage sind hier nicht mehr so dicht zusammengedrängt, erhalten in Folge dessen geradezu das Aussehen von Mesodermzellen, die in diesem Stadium, wenigstens in der Höhe der Trigeminoanlage, nicht so zusammengedrängt sind wie früher.“ Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass CORNING bei diesem Befunde das Grenzgebiet zwischen der Nervenanlage und den freien Mesodermzellen vor Augen gehabt hat. — Darin hatte CORNING entschieden Recht, dass das letztere äussere Segment GOETTE'S von der Vagusanlage gebildet ist, die indess bei *Bombinator* mit der Glossopharyngeusanlage vereinigt erscheint. Das 3. und vor Allem das 1. Segment GOETTE'S sind aber zweifellos zum grössten Theile, wenn nicht ausschliesslich, mesodermalen Ursprungs. — Ich bemerke nebenbei, dass dem 1. Segment GOETTE'S in der Abbildung 7 der Taf. 9 von CORNING dem vor der Trigeminoanlage gelegenen Zellcomplexe entspricht. Die von CORNING in den Abbildungen 9, Taf. 9, 16, 19, Taf. 10 als Trigeminoanlage bezeichneten Zellcomplexe dürften zum grössten Theile, zum mindesten in ihren ventralen Abschnitten, von freien Mesodermzellen gebildet sein. Für die Entscheidung der Frage, ob die in den Kiemenbögen eingeschlossenen freien oder peripheren Mesodermzellen an Ort und Stelle durch Differenzirung und Ablösung der Zellen der Mesodermflügel entstehen, oder von der Dorsalseite her vorgewachsen sind, scheint mir *Rana* wohl ein etwas ungünstiges Object zu sein, weil die Zellen des axialen Mesoderms gerade in den Kiemenbögen mit einander in einem lockeren Verbinde stehen und daher gegen die Umgebung nicht mit solcher Schärfe abgrenzbar sind, wie z. B. bei *Ceratodus*. Uebrigens lässt ja CORNING diese Frage offen: „Es scheint — über diesen Punkt habe ich mir nicht vollständige Klarheit verschaffen können — dass die Bildung

von Bindegewebe innerhalb des später in den einzelnen Kiemenbögen eingeschlossenen Mesoderms in dorso-ventraler Richtung vor sich geht“ (p. 220). — SEWERTZOFF (1892) endlich ist auf Grund seiner Befunde an Sagittalschnittserien von *Pelobates f.* geneigt, die äusseren Segmente GOETTE's als ektodermale Bildungen anzusehen. Ob Sagittalschnitte geeignet sind, über diese Frage, vor Allem über die Herkunft dieser Zellcomplexe Aufschluss zu geben, lasse ich dahingestellt. Die inneren Segmente findet SEWERTZOFF auf die Region zwischen dem Vagus und dem Hörbläschen beschränkt, sie verschwinden später, so dass dann „in der Kopfregeion vor dem Vagus ein unsegmentirtes Mesoderm zurückbleibt“ (p. 103). — Bei *Bombinator* hingegen überschreitet die Segmentirung nicht das Gebiet des 1. Myotomes. — Bezüglich des Schicksales der äusseren Segmente konnte sich SEWERTZOFF „nicht mit Entschiedenheit äussern“ und nur das Eine feststellen, dass sich die Nerven in diesen „ektodermalen Auswüchsen“ entwickeln.

Es zeigt sich also, dass die fraglichen Zellcomplexe bei den bisher daraufhin untersuchten Amphibien in ganz verschiedenen, zum Theil geradezu conträrem Sinne gedeutet worden sind. So hat GOETTE deren Ursprung als Erster und Einziger richtig erkannt, die Anlagen der Hirnnerven aber übersehen, welche bei ihrem ventralwärts gerichteten Vordringen mit den sich dorsalwärts ausbreitenden freien Mesodermzellen in nachbarliche Beziehungen treten und dann wenigstens in einer gewissen Entwicklungsphase nicht von dessen Elementen scharf zu unterscheiden sind. Es ist daher begreiflich, dass GOETTE die Ganglien von diesem Zellcomplexe ableitet. Miss PLATT hat dagegen die erste Anlage der freien Mesodermzellen nicht erkannt und führt daher Ganglien und „Bindegewebe, Mesektoderm“ auf das äussere Keimblatt zurück. CORNING stellt die Herkunft eines Mesodermabschnittes aus dem Ektoderm entschieden in Abrede, konnte jedoch, ebenso wie SEWERTZOFF, die freien Mesodermzellen von den Ganglienanlagen auch bei ihrem ersten Auftreten nicht unterscheiden und nimmt daher die ersteren zum grössten Theile für die Ganglien in Anspruch. Er lässt die freien Mesodermzellen an Ort und Stelle aus dem centralen Mesoderm sich abspalten, ein Vorgang, welcher nach meinen Befunden nur im dorsomedianen Abschnitte der Mesodermflügel stattfindet. Zu einem ähnlichen Resultate ist BUCHS (1902) bei der Nachuntersuchung der Befunde der Miss PLATT gelangt (s. auch p. 734).

Auch bei Selachiern findet in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Ceratodus* und den Amphibien, eine so innige Anlagerung der von den Mesodermflügeln, bzw. der dorsomedianen Wandung der Kopfhöhlen sich ablösenden freien Mesodermzellen an die von der Nahtstelle des Medullarrohres sich herabschiebenden Nervenanlagen statt, dass es in gewissen Entwicklungsstadien geradezu unmöglich wird, die beiden Gebilde aus einander zu halten. Was die Bildung der Ganglien anbelangt, so erscheint wohl bei *Scyllium* wie bei *Acanthias* der zuerst auftretende Theil des Trigemini auf das Gebiet des vorderen Abschnittes des Rhombencephalon beschränkt und greift nicht über den Isthmus hinaus nach vorn. Im Gebiete des Zwischenhirnes tritt eine distincte Ganglienanlage auf, welche dem oralen Ende der vorderen ziemlich ausgedehnten Trigeminianlage bei *Ceratodus* und den Amphibien entspricht und von Miss PLATT (1892) als primärer Olfactorius und Thalamicus bezeichnet wurde, von denen der letztere im Sinne der Miss PLATT als eine rudimentäre dorsale Wurzel des Oculomotorius aufgefasst wird. Diese rudimentären, sich alsbald auflockernden Ganglienanlagen dürfen jedoch nicht, wie Miss PLATT will, mit den beiden vordersten Kopfhöhlen in Beziehung gebracht werden, sondern kommen nur zwischen die aus der Wandung derselben austretenden freien Mesodermzellen zu liegen, in denen sie sich verlieren. Ebenso schieben sich auch an die Trigeminianlage freie Mesodermzellen heran, die sich schon zur Zeit des Hirnrohrschlusses von der dorsomedianen Wand der Mandibularhöhle ablösen. An die Acusticofacialanlage treten die entsprechenden Derivate der Hyoid- oder 3. Kopfhöhle heran, die sich nur bei ihrem ersten Auftreten von der an ihren Rändern gleichfalls etwas aufgelockerten Nervenanlage unterscheiden lassen. Im Allgemeinen erscheinen allerdings die Zellen der Nervenanlage dichter an einander gefügt und weisen meist eiförmige oder spindelige Formen auf, doch zeigt sich auch da und dort an den freien Mesodermzellen, speziell in der Zellgruppe,

die sich um die Augenblase emporschiebt und in jener, welche sich im Hyoidbogen ventralwärts ausbreitet, vorübergehend eine dichtere Anordnung, so dass die betreffenden Zellgruppen Nervenanlagen täuschend ähnlich sehen. Darauf ist es wohl zurückzuführen, dass man in der Literatur die Nervenanlagen oft in einer Ausdehnung abgebildet finden, die den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. So ist beispielsweise in den Abbildungen der Taf. 3 der NEAL'schen Arbeit (1898) der Trigemiusanlage in der Seitenansicht des Kopfes ein Areal zugewiesen, welches zum grössten Theil von freien Mesodermzellen eingenommen wird. Ueber die ganze Umgebung der Augenblase an der ganzen Aussenseite des Mandibularbogens soll sich die Trigemiusanlage ausbreiten! Auch der Facialis nimmt in den citirten Abbildungen eine viel zu grosse Oberfläche ein, er bedeckt fast den ganzen Hyoidbogen, während er, wie ich an der Abbildung 13 entprechenden Embryonen von *Scyllium* und *Acanthias* feststellen konnte, in solchen Stadien erst im Begriffe ist, sich an der Hinterseite der ersten Schlundtasche in das dorsale Ende des Hyoidbogens einzusenken (Ramus posttrematicus).

In jüngster Zeit hat AGAR (1907) sehr interessante Mittheilungen über die Entwicklung des Kopfmesoderms bei *Lepidosiren* veröffentlicht, denen ich in Bezug auf die vorliegende Frage entnehme, dass in einem jungen Entwicklungsstadium, bei Embryonen aus dem Stadium 20 (GRAHAM) mit drei soliden Schlundtaschen, das Kopfmesoderm zu beiden Seiten bis an die Augenblasen heranreicht. Es besteht 1) aus einem soliden Abschnitte, den AGAR wiederum in eine dorsale „somatic portion“ und in einen Seitenplattenabschnitt sondert, die beide durch das „Mesothelium“ verbunden — und 2) aus losem Mesenchym, welches (Fig. 1) zwischen dem somatischen Mesoderm und dem Ektoderm gelegen ist, und sich vom compacten Mesoderm ablöst. Ueber die ursprüngliche Anordnung, das erste Auftreten und eine eventuelle Gliederung dieses Mesenchyms in einzelne Gruppen vermisse ich nähere Angaben. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass der fragliche abgebildete Zellcomplex der bei *Ceratodus* vor dem Gehörbläschen sich ansammelnden Gruppe freier Mesodermzellen, bzw. dem 2. äusseren Kopfsegmente GOETTE's entspricht. — Ueber das Verhalten der Nervenanlagen finden sich keine Angaben.

III. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 30—33 (bis zur Vereinigung der paarigen Pericardialhöhlen).

Die eingreifenden Veränderungen, welche sich in dieser Entwicklungsperiode in der Gestaltung des Embryos vollziehen, betreffen vor allem das Kopfgebiet. Im Rumpfbereiche macht sich die beginnende Streckung der Körperaxe bemerkbar. — Das Kopfgebiet steht unter dem dominirenden Einfluss der Hirnanlage, deren rasches intussusceptionelles Wachstum schon im Stadium 27 zu einer Ueberlagerung der anfänglich frei vortretenden entodermalen Mundbucht geführt hat (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 3—7). Dieser Process hat nun in seinem Ablauf eine immer stärker werdende Einkrümmung des Hirnrohres zur Folge, die sich bereits im Stadium 29 bemerkbar machte (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 7). Noch im Stadium 28 verlief die Axe des Hirnrohres parallel mit der dorsalen Darmwand, in der Flucht der Chorda dorsalis, im Stadium 29 tritt nun jene Einkrümmung ein, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung immer stärker wird, im Stadium 37 (vergl. Taf. LXI/LX, Fig. 16) bereits einen Halbkreis ausmacht und schliesslich damit ihr Maximum erreicht, dass die anfänglich in einer Ebene vor und hinter der Concavität der Mittelhirnkrümmung gelegenen ventralen Wandabschnitte des Hirnrohres einander unmittelbar berühren. Die in der Nachbarschaft des Neuroporus sich entwickelnde Infundibularregion erscheint dann dem vorderen Ende der Chorda dorsalis unmittelbar angelagert. — Durch diese Veränderungen gewinnt das Profil des Vorderkopfes bereits in den Stadien 30—33 eine charakteristische Rundung, so dass wenigstens vorübergehend die Pinealregion zum vorspringendsten Punkte des vorderen Körperendes wird. — Diese langsam fortschreitende active Bewegung des Hirnrohres übt nun auf das demselben dicht anliegende orale Darmende einen unmittelbaren, gestaltenden Einfluss aus. Die noch im Stadium 30 schnabelförmig vortretende, unter dem vorderen Ende des Hirnrohres gelegene, solide Ausladung der oralen Urdarmwand wird dadurch gewissermassen zurückgeschoben und erscheint schon im Stadium 31, 32 nahezu rechtwinkelig gegen die ventrale Wand der entodermalen Mundbucht abgesetzt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 9, 10). — Zugleich kommt es zur Bildung des sogenannten Darmscheitels, der unmittelbar vor dem vorderen Chordaende gelegen ist. Auch die Einstellung der Schlundtaschen wird durch diesen Process erheblich beeinflusst. Anfänglich, bei ihrem ersten Auftreten fast parallel mit dem Hirnrohr verlaufend, erfahren z. B. die ersten Schlundtaschen zur Zeit der Einkrümmung des Hirnrohres eine Drehung um ihr dorsales Ende, im Ausmaasse von fast 90°, so dass sie bereits im Stadium 33 vollkommen senkrecht auf die Axe des Hirnrohres und auf die Chorda dorsalis eingestellt erscheinen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11, 12).

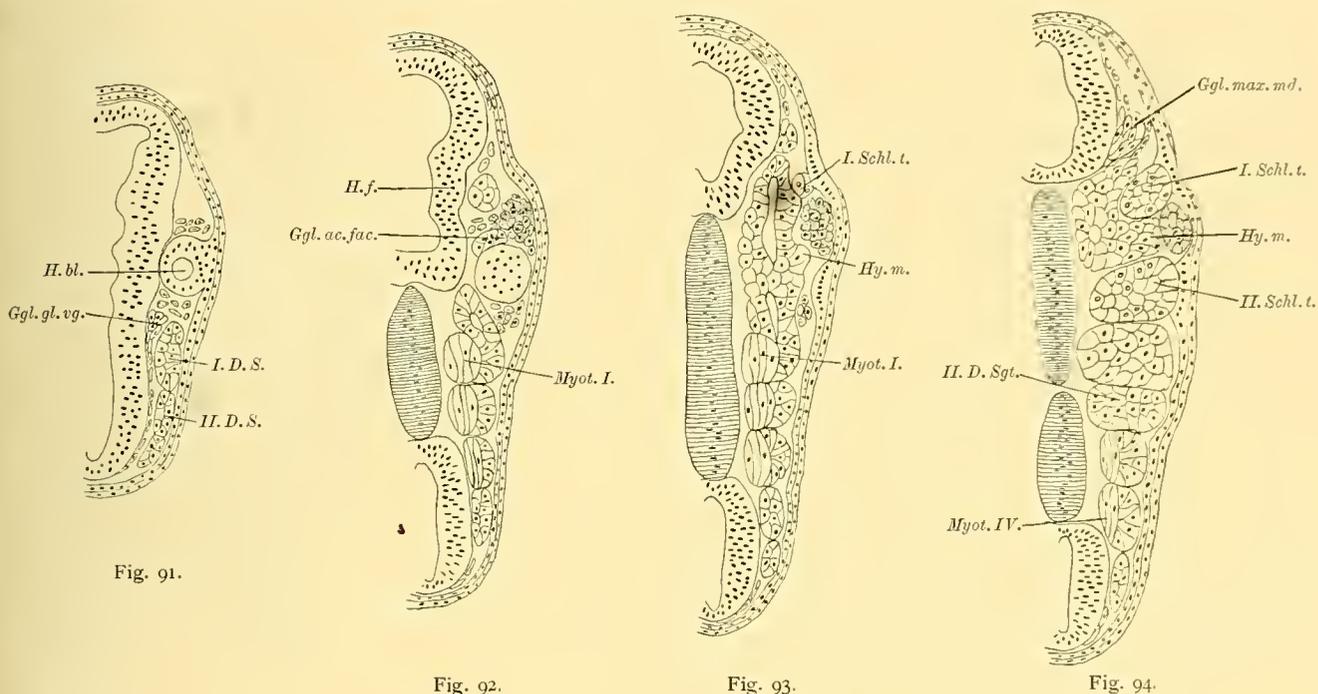
Gleichzeitig mit diesen Vorgängen hat auch die Abschnürung des Vorderkopfes weitere Fortschritte gemacht. Dieser Vorgang führt zur Bildung der ventralen Wand des Kiemendarmes und setzt bereits im Stadium 27 mit der Entstehung der sogenannten entodermalen Grenzfalte ein. Diese Falte greift in den Stadien 30—33 bis in das Gebiet der inzwischen aufgetretenen dritten Schlundtaschen vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5—12), so dass also in diesem Stadium der Kiemendarm bereits eine ansehnliche Längenausdehnung aufweist. Mit der entodermalen Grenzfalte sinkt auch das Ektoderm — wenn auch nicht so erheblich, ein, wodurch die Vergrösserung der Kopfanlage auch an der äusseren Körperoberfläche zum Ausdruck kommt. Die beiden Blätter der entodermalen Grenzfalte werden durch die von beiden Seiten, in deren Concavität sich vorschiebenden Mesodermabschnitte aus einander gedrängt und bergen dann zwischen sich die aus jenen Mesodermabschnitten sich entwickelnde Herzanlage.

Ich wende mich nun der Beschreibung der einzelnen Stadien zu.

Bei Embryonen aus dem **Stadium 30** (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 30 s) hat sich der Vorderkopf bereits so weit vom Dotter erhoben, dass die ganze Region der Augenblasen frei hervorrägt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Dementsprechend greift auch die entodermale Grenzfalte weiter ein, als im vorhergehenden Stadium, sie reicht bis in das Gebiet der 2. Schlundtasche (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8; Taf. XLV/XLVI, Fig. 8) vor. Das Ektoderm schlägt sich in einiger Entfernung vom Grunde der entodermalen Grenzfalte von der Ventralseite des Kopfes auf die Dotterzellenmasse über. Bei einem in der Entwicklung etwas weiter vorgeschrittenen Embryo, von welchem die Abbildung Taf. LIX/LX, Fig. 9 stammt, erscheint die Kopfanlage der Dotterseite dicht angelagert, so dass das Ektoderm am Medianschnitt eine tief einspringende Falte bildet. Zwischen der Umschlagstelle des Ektoderms und dem Grunde der entodermalen Grenzfalte besteht ein spaltförmiger Zwischenraum, der von den beiden Blättern der letzteren — der ventralen Wand des Kiemendarmes und der vorderen Wand des ventralen Darmlumens begrenzt wird. Die seitlichen Abschnitte der entodermalen Grenzfalte erscheinen bereits von den Mesodermflügeln vollständig überlagert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Letztere weisen den beiden vorderen Schlundtaschen entsprechende Durchbrüche auf. Die Ausbreitung des Mesoderms hat also gerade im Gebiete der entodermalen Grenzfalte weiter um sich gegriffen. Aber auch über das vor den ersten Schlundtaschen gelegene Entoderm, speciell über die seitliche Wand der inneren Mundbucht hat sich das Mesoderm ventralwärts ausgebreitet, so dass nur mehr eine schmale ventrale Zone der Mundbucht, sowie der an dieselbe anschliessenden Grenzfalte dem Ektoderm noch unmittelbar anliegt. Dabei zeigt sich, dass der unmittelbar vor der ersten Schlundtasche gelegene — mandibulare — Abschnitt des Mesoderms rascher vorwächst als der angrenzende oralste Abschnitt des letzteren. Es schiebt sich daher der erstere an der caudalen Seite des letzteren vor und erscheint von diesem durch eine kurze Spalte abgegrenzt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Unterhalb der ersten Schlundtasche macht sich am ventralen Rande der Mesodermflügel eine kleine Verdickung bemerkbar, die das vordere Ende der peristomal entstandenen Randstreifen derselben kennzeichnet. Die Mesodermflügel sind auch an dieser Stelle in stetem Vorrücken begriffen, wobei sich die Dotterzellenmasse, an deren Oberfläche sie sich ausbreiten, wallartig anstaut (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 8). Der dorsale Rand der axialen Mesodermflügel weist in deren vorderem, unsegmentirtem Abschnitte eine festonartige Begrenzung auf. Sowohl zwischen den nun vollkommen gesonderten beiden Abschnitten des Trigemini-complexes, der (vorderen) Anlage des Ganglion ophthalmicum und der (hinteren) Anlage des Ganglion maxillomandibulare, als auch zwischen dem letzteren und der an der Seite des Hirnrohres herabgerückten Anlage des Acusticofacialis tritt das axiale Mesoderm dorsalwärts etwas vor, den freien Raum ausnützend. Unterhalb der Anlage des Glossopharyngeus-Vagus liegt noch ein ganz kurzer metotischer Abschnitt des unsegmentirten axialen Mesoderms, der ohne Grenze in das 1. Dorsalsegment übergeht. Dieses ist nur caudalwärts durch die erste segmentale Spalte abgrenzbar. Die Anlage des Ganglion ophthalmicum wird von vorn her durch die Ciliarplakode des Ektoderms überlagert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7 *Cil.pl.*). Das Ganglion acusticofaciale liegt dem Hörbläschen unmittelbar an, dessen dorsolaterale Wand noch mit dem Ektoderm zusammenhängt. Im Bereiche des unsegmentirten Mesoderms machen sich an der seitlichen Wand des Hirnrohres kleine Einfaltungen bemerkbar, die sogenannten Hirnfalten, deren seitliche Ausladungen im Bereiche der Pars maxillomandibularis des Trigemini, sowie des Ganglion acusticofaciale, sowie zwischen diesen Ganglienanlagen und im Bereiche der Hörblase auftreten.

Von der Serie, nach welcher das auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 7 und 8 abgebildete Modell angefertigt wurde, habe ich einige der frontal geführten Schnitte abgebildet (Schnitt 91—102), deren Ebenen in Fig. 109 angegeben sind. Der erste dieser Schnitte (Schnitt 91) ist durch die Region der Hörblase geführt, welche, wie bereits erwähnt, mit dem Ektoderm noch in breitem Zusammenhange steht. Vor und hinter derselben finden sich freie Mesodermzellen, deren Zelleiber in der Abbildung punktiert angegeben sind. Zwischen der Hirnwand und den dorsalen Kanten der Dorsalsegmente ist eine Kette von ektodermalen Zellen eingekeilt, die von der

Nahtstelle des Medullarrohres stammt und die Ganglienleiste repräsentiert (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 8). Die Zellen stehen mit einander in einem etwas losen Verbands. Nur das vordere, die Segmentreihe etwas überragende Ende der Kette besteht aus mehreren dicht gedrängten und fester an einander gefügten Zellen, welche die erste Anlage des Glossopharyngicus-Vaguscomplexes bilden (*Ggl. gl. vg.*). Dieser Zellcomplex ist bereits im vorhergehenden Stadium aufgetreten (vergl. Schnitt 85). — Der Schnitt 92 trifft die Hörblase bereits an ihrer ventralen Wand, welcher die Facialis-Acusticusanlage (*Ggl. ac. fac.*) sich anschmiegt. Vor und hinter der Hörblase, sowie vorn zur Seite des Hirnrohres liegen Gruppen von locker an einander gefügten spindelförmigen, freien Mesodermzellen, die sich von der dorsalen Kante bzw. der dorsomedianen Wand des Mesodermflügels abgelöst haben. Sie füllen den Raum, welcher durch die Vergrößerung der Hörblase zwischen dieser, dem Ektoderm und dem Hirnrohr entsteht, aus (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 8). Die zuletzt aufgetretene, hinter der Hörblase gelegene Zellgruppe liegt einem kommaförmig gestalteten Zellcomplex an, der in epitheliale Gefüge



einen kleinen Hohlraum begrenzt und eine Gruppe von platten Zellen (*Myot.*) seitlich umgibt. Diese letzteren, vom Schnitt flach getroffenen Zellen gehören der medianen Wand des 1. Dorsalsegmentes an, deren ursprünglich epithelial angeordnete Elemente sich zu platten, scheibenförmigen Zellen umwandeln, welche die ganze Länge des Segmentes einnehmen. Durch die in solcher Weise einsetzende Differenzierung des Myotomes wird die Höhle des Dorsalsegmentes zunächst in ihrem dorsalen Abschnitte zur Obliteration gebracht. Durch diese eigenartige Beschaffenheit ihrer Zellen erscheint die mediale Wand des 1. Segmentes deutlich gegen das vor ihr befindliche, unsegmentierte Mesoderm abgegrenzt, welches letzteres kontinuierlich in die seitliche Wand des 1. Segmentes, die sogenannte Cutisplatte, übergeht. Die vordere Abgrenzung des 1. Segmentes ist also eine ganz unvollständige und wird nur durch die histologische Differenzierung des Myotomes ermöglicht. Die 3 folgenden Dorsalsegmente sind — entsprechend der Krümmung des Embryos — im Schnitte etwas schief, nahe ihrer dorsalen Kante getroffen, woselbst die Zellen ihrer medianen Wand einen indifferenten Charakter annehmen und in die Seitenwand des Segmentes übergehen.

Der unmittelbare Zusammenhang der Cutisplatte des 1. Dorsalsegmentes mit dem unsegmentirten Abschnitte des Kopfmesoderms tritt auch im folgenden Schnitte 93 deutlich in Erscheinung, welcher unmittelbar unterhalb der Hörblase durch den Embryo gelegt ist. Der vor dem ersten Myotom gelegene, unsegmentirte Abschnitt des Kopfmesoderms bildet eine längliche, zur Seite des Hirnrohres, bzw. der Chorda gelegene Zellmasse, die von einem centralen Spaltraume durchzogen wird. Vorn grenzt sie an die Trigemiusanlage, die zur Seite des Hirnrohres herabgewachsen ist. Diese centrale Zellmasse weist etwa in ihrer Mitte einen seitlichen Vorsprung auf (*Hy.m.*). Vor diesem findet sich eine Anhäufung von freien Mesodermzellen, die der vor der Hörblase ausgetretenen Gruppe angehört. Vor und hinter dieser Zellgruppe erscheint die Sinnesschichte des allerdings nicht ganz senkrecht auf seine Oberfläche getroffenen Ektoderms verdickt und springt leistenförmig nach innen zu vor. Dem vorderen Vorsprunge liegt eine Gruppe von entodermalen Zellen an, die das dorsale Ende der ersten Schlundtasche (*I.Schl.t.*) bildet. Im Bereiche der Anlagerungsstelle dieser Schlundtasche liegt die Sinnesschichte des Ektoderms frei zu Tage. Die Deckschichte begrenzt dieselbe mit scharfem Rande, wodurch jene rinnenförmige Einsenkung der äusseren Oberfläche zu Stande kommt, welche SEMON auf Taf. 4, Fig. 30 abgebildet hat. — Im folgenden Schnitte 94 ist auch die zweite Schlundtasche in ihrem dorsalen Abschnitte getroffen (*II.Schl.t.*). Ihr seitlicher Rand wird von der Sinnesschichte des Ektoderms rinnenförmig umfasst, welches auch an der Berührungsstelle zweischichtig ist. An der Berührungsstelle der ersten Schlundtasche hingegen fehlt die Deckschichte. Die Durchschnitte durch die beiden Schlundtaschen erscheinen ausserordentlich zellreich, weil die hohen prismatischen Zellen, aus welchen die Wand der Schlundtaschen und des Kiemendarms überhaupt gebildet wird, nahezu quer getroffen sind und daher mosaikartig an einander gefügt erscheinen. — Durch die zweite Schlundtasche wird nun der mit dem 1. Dorsalsegmente zusammenhängende Theil des Mesoderms von dem übrigen, vorderen Abschnitte des axialen Mesoderms getrennt. Das 1. Segment ist in seiner ventralen, dem Darne anliegenden und seitlichen Wandung getroffen. Der vor der zweiten Schlundtasche gelegene Theil des Mesoderms umgibt hufeisenförmig das dorsale Ende der ersten Schlundtasche. Die Concavität des Hufeisens entspricht dem oberen Ende der Durchbruchstelle dieser Schlundtasche. Dieser Zellcomplex weist in seinem Innern kleine, mit einander nicht zusammenhängende Spalträume auf und ist durch die Anlage des Ganglion maxillomandibulare nach vorn begrenzt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). — Das letztere bildet einen caudalwärts deutlich abgrenzbaren Zellcomplex, der sich schon längst von der Nahtstelle des Hirnrohres abgelöst hat und nun dessen ventrolaterale Wand innig anliegt. — An seiner Aussenseite schieben sich freie Mesodermzellen empor. Die vor ihm gelegenen zerstreuten Zellen sind wahrscheinlich ektodermalen Ursprunges und liegen zwischen den beiden Gangliananlagen des Trigemiuscomplexes.

Der Schnitt 95 eröffnet die beiden Schlundtaschen an ihren dorsalen Abschnitten, welche das Mesoderm des Hyoidbogens zwischen sich fassen. Dieses besteht, wie im vorher besprochenen Schnitte, aus zwei Zellcomplexen, die sich an Schnitten, die senkrecht auf die Axe des Bogens geführt sind, ganz deutlich von einander unterscheiden lassen: einem inneren (*ax.M.*), welcher beim Durchbruch der beiden Schlundtaschen gewissermaassen aus dem einheitlichen Mesodermflügel herausgeschnitten wurde, und einer diesem dicht anliegenden äusseren Zellgruppe. Letztere weist zahlreiche Kerntheilungsfiguren auf und gehört jener grossen, vor dem Hörbläschen auftretenden Gruppe freier Mesodermzellen an, die bereits von den vorhergehenden Schnitten getroffen wurde. Die äussersten Ausläufer dieser zwischen dem Ektoderm und dem (primären) Mesoderm sich allmählich ventralwärts ausbreitenden Zellgruppe erscheint im Schnitte 97, ihre gesammte Ausdehnung ist in der Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 7 ersichtlich gemacht. Der Schnitt 95 trifft in etwas schiefer Richtung die vor dem Ganglion maxillomandibulare sich erhebende Mesodermkante (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 7), an welcher die Ablösung der freien Mesodermzellen noch in vollem Gange ist. Die Gangliananlage entsendet lateral- und ventralwärts einen kleinen Fortsatz, die Anlage des Ramus maxillomandibularis (*Ggl.max.md.*). Dieser ist an der Aussenseite des

axialen Mesoderms gelegen und wird von freien Mesodermzellen überlagert. Das Ektoderm ist allenthalben — mit Ausnahme der Berührungszone der ersten Schlundtasche — zweischichtig; an dieser Stelle jedoch liegt die verdickte Sinnesschicht oberflächlich, doch nicht mehr in solcher Ausdehnung, wie im Schnitt 93. Die Zellen der Deckschicht haben sich bereits etwas weiter vorgeschoben und im folgenden Schnitt 96 haben sie die Sinnesschicht an dieser Stelle bereits vollständig überwachsen. Der seitliche Rand der ersten Schlundtasche ist in eine Rinne der Sinnesschicht des Ektoderms eingebettet, wie dies im Schnitt 94 auch bei der zweiten Schlundtasche der Fall vor. Das vor der ersten Schlundtasche gelegene mandibulare Mesoderm wird an seiner Aussenseite von freien Mesodermzellen überlagert. Zwischen seiner (im Schnitt etwas schief getroffenen) dorsalen Kante und der halbkugelig nach innen vortretenden Ciliarplakode schiebt sich die Pars ophthalmica des Trigemini ein (vergl. Taf. XLV/XLI, Fig. 7 *Ggl. ophth.*). Letztere hat sich ebenso wie die

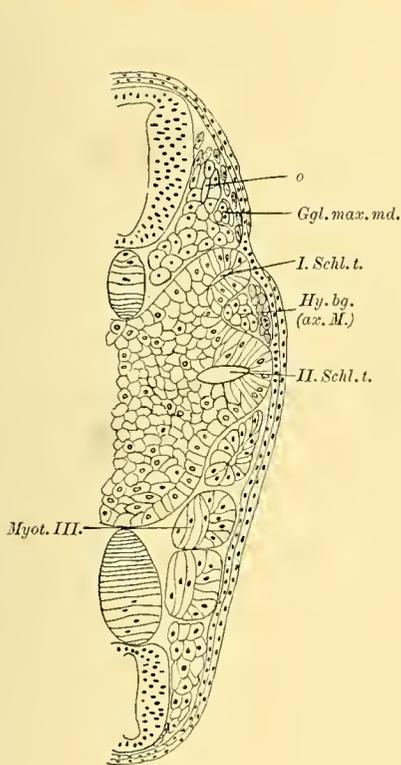


Fig. 95.

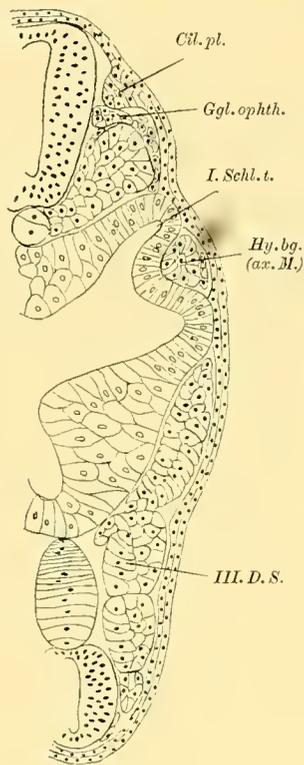


Fig. 96.

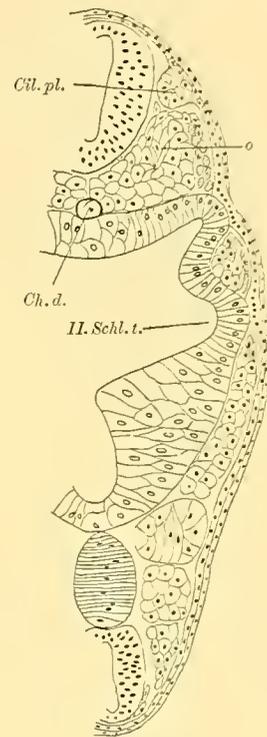


Fig. 97.

von ihr bereits gesonderte Pars maxillomandibularis von ihrer Ursprungsstätte, der Nahtstelle des Hirnrohres, bereits gelöst und ist an dessen Seitenwand ventralwärts gerückt. Die Kopfdarmhöhle erscheint nun in ihrem mittleren Abschnitte eröffnet, caudalwärts verengt sich das Lumen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8). — Die Ebene des Schnittes 97 liegt nur $30\ \mu$ unter der des Schnittes 96 und trifft das vordere Ende der Chorda dorsalis (*Ch. d.*). Die zweite Schlundtasche hat in diesem Gebiete eben erst das Mesoderm durchbrochen und sich dem Ektoderm noch nicht breit angelagert. Die beiden der dorsalen Wand des Kopfdarmes anliegenden axialen Mesodermflügel sind in diesem und den folgenden Schnitten noch paarig angeordnet, die einander benachbarten Zellen stoßen genau in der Medianebene aufeinander. Im Innern der Mesodermflügel sind da und dort kleine, ei- oder tetraederförmig begrenzte Lücken aufgetreten (ϕ), die zum Theil miteinander confluire und auf beiden Seiten des Embryos sowie bei verschiedenen Embryonen desselben Stadiums in ihrer Zahl und Ausdehnung variiren. Von der dorsomedianen Seite dieser Mesodermflügel nehmen noch immer freie Mesodermzellen

ihren Ursprung, welche sich an deren Aussenseite sowie zwischen dem Hirnröhre und der knopfförmig vorspringenden Ciliarplakode (*Cil. pl.*) ausbreiten. In den folgenden Schnitten 98—100 zeigt sich nun, dass die freien Mesodermzellen das axiale Mesoderm auch an der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche umwachsen,

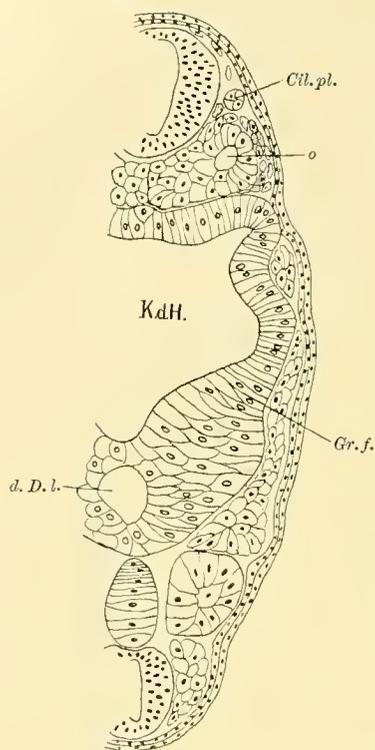


Fig. 98.

indem sie sich an der oralen Begrenzung dieser Durchbruchstellen um den caudalen Rand des Mandibularbogens herum medialwärts vordrängen. Es liegt also der oralen Wand der ersten Schlundtasche ein schmaler Streifen von freien Mesodermzellen an, welcher in der Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 8 eingezeichnet ist. Stets sind diese Zellen von dem namentlich im Bereiche der centralen Lücken zu einem epithelialen Gefüge vereinigten Zellen des axialen Mesoderms deutlich zu sondern, man sieht nirgends, dass sich Zellen der (axialen) Mesodermflügel — abgesehen von deren dorsomedianen Wandabschnitten — aus ihrem Verbinde lösen und den freien Mesodermzellen angliedern würden. Nirgends findet sich eine Kerntheilungsfigur, die in solchem Sinne gedeutet werden könnte. Dagegen sind die Karyokinesen der dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen stets mit ihrer Axe parallel auf die Oberfläche der Mesodermflügel eingestellt (vergl. Schnitt 94, 95, Hyoidbogen). Dazu kommt, dass die äussersten Elemente derselben so plattgedrückt und keilförmig gestaltet sind, dass man es ihnen förmlich ansieht, wie sie sich ganz allmählich zwischen das Ektoderm und das axiale Mesoderm eingedrängt und vorgeschoben haben. Eine autochthone Entstehung dieser Zellen aus den letzteren erscheint also vollkommen ausgeschlossen. Ganz ebenso wie an der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche verhält es sich mit den äussersten Zellen der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Zellgruppe, die sich zunächst an der Aussenseite des Hyoidbogens ventralwärts vorschieben. Auch hier kann es gar keinem Zweifel

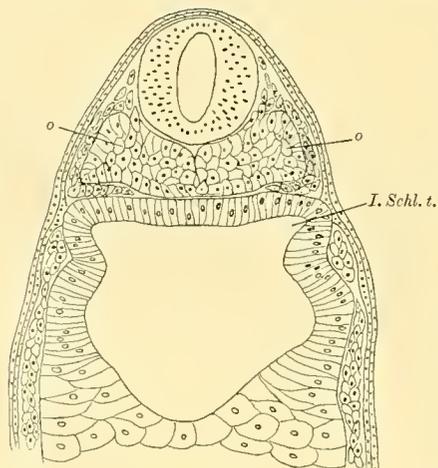


Fig. 99.

unterliegen, dass diese Zellen nicht aus den benachbarten Abschnitten des axialen Mesoderms entstanden sind, sondern von der Dorsalseite her sich ausbreiten, woselbst sie in früheren Stadien aus der rege proliferirenden dorsomedianen Wand der Mesodermflügel ihren Ausgang genommen haben. Es scheint, als ob die Bildung der freien Mesodermzellen nicht continuirlich, sondern gewissermaassen schubweise erfolgen würde. Es beginnt sich die dorsale Mesodermkante namentlich dort, wo Mesodermzellen sich zuerst abgelöst haben, schon wieder deutlicher abzugrenzen, während z. B. in den weiter oral gelegenen Gebieten deren Ablösung noch in vollem Gange ist. Die Mesodermflügel erscheinen bis in die Ebene des Schnittes 99 noch paarig angeordnet, wengleich die strenge Bilateralität bereits da und dort durch kleine Verschiebungen des Zellmaterials in der Medianebene gestört zu werden beginnt. Auf allen zwischen den abgezeichneten gelegenen Serienschnitten greift indess von der dorsalen Seite aus eine mediane Spalte zwischen die beiden Mesodermflügel ein (Schnitt 99), welche in der Ebene des Schnittes 100 in einander übergehen und so ein Verhalten darbieten, welches wir bereits im Schnitt 76 kennen gelernt haben. — Das Mesoderm des Hyoidbogens ist ventralwärts nur so weit isolirt, als die Durchbruchstelle der zweiten Schlundtasche reicht, unterhalb

derselben ist der seitliche Mesodermmantel noch einheitlich und geht ohne Grenze in den Seitenplattenbezirk über, welcher sich bereits in zwei Zelllagen zu sondern beginnt. Die Darmwand besteht aus hohen, in einschichtiger Lage angeordneten, pallasidenförmig an einander gereihten prismatischen Zellen, welche im Bereiche der Grenzfalte (*Gr.f.*) in die noch indifferenten, schollenförmigen Dotterzellen übergehen. So bildet die Wand dieser Falte gewissermaßen die Differenzierungsgrenze der Darmwand. — Der Schnitt 101 bietet hinsichtlich der Beziehungen der dorsalen Darmwand zum Mesoderm ganz ähnliche Verhältnisse dar, wie der Schnitt 74 vom vorhergehenden Stadium. Die beiden Mesodermflügel gehen, da der Durchbruch der ersten Schlundtaschen noch nicht so weit ventralwärts vorgeschritten ist, kontinuierlich in den seitlichen, die Dotterzellenmasse bedeckenden Mesodermmantel über. Zwischen den Mesodermflügeln und dem hinteren Pole der Augenblase breiten sich freie Mesodermzellen aus, welche in diesem Gebiete in Folge der Continuität des Mesodermmantels keine Gelegenheit haben, die Oberfläche des Entoderms zu erreichen.

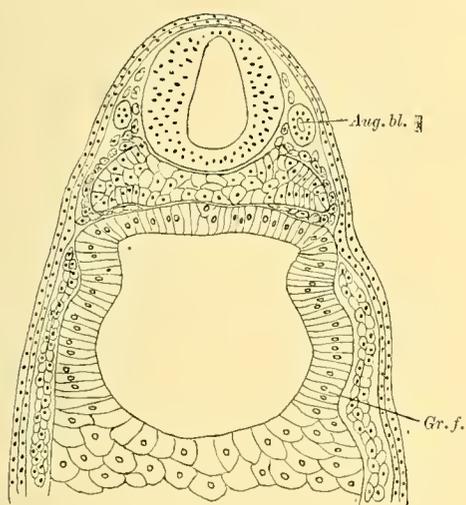


Fig. 100.

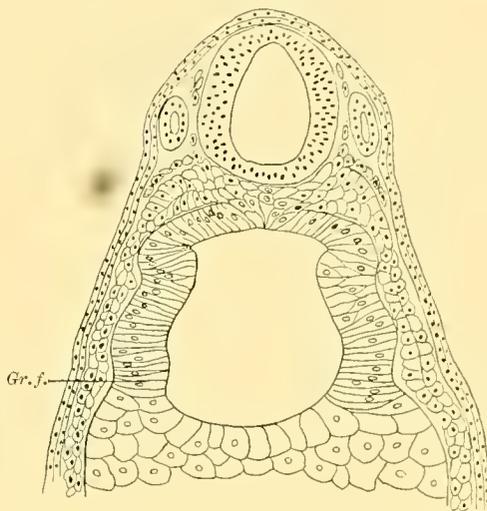


Fig. 101.

Der Schnitt 102 ist durch den First der entodermalen Grenzfalte gelegt und trifft den Augenblasenstiel. Von der dorsalen (Urdarm-)Wand der inneren Mundbucht sprossen zu beiden Seiten die oralen Abschnitte der Mesodermflügel hervor, die sich über die ventralen Ausläufer der ersten Schlundtaschen in den die Dotterzellenmasse bedeckenden Seitenplattenabschnitt des axialen Mesoderms fortsetzen. In dem letzteren ist auf der rechten Seite gerade in der Concavität der Grenzfalte ein im Schnitte dreiseitig begrenzter Cölospalt aufgetreten, die erste Anlage der Pericardhöhle (*P. h.*), während auf der linken Seite die Mesodermzellen an der correspondirenden Stelle noch nicht aus einander gewichen sind. — Im Schnitt 103 ist — in etwas schiefer Richtung — der Grund der inneren Mundbucht getroffen, an deren Seitenwand die ersten Schlundtaschen auslaufen. In der Concavität der entodermalen Grenzfalte liegt rechterseits ein mesodermaler Zellcomplex, welcher dem Randstreifen der axialen Mesodermflügel angehört und unmittelbar an die epitheliale, einschichtige Wand des Pericardsackes anschliesst. Der Mesodermrand weist nämlich im Gegensatze zur gegenüberliegenden Seite eine concave Begrenzung auf und erscheint daher im Schnitte isolirt getroffen (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 7, in welcher das Verhalten der rechten Seite dargestellt ist). Derlei Asymmetrien in der Ausbreitung des Mesoderms konnte ich öfters beobachten, doch kommt ihnen wohl keine weitere Bedeutung zu. Auf der linken Seite des Schnittes erscheint der Mesodermmantel noch kontinuierlich und endigt vorn mit dem mandibularen Mesoderm (*md. M.*), welches von dem oralsten Abschnitte des Kopfmesoderms gesondert ist. Weiter dorsal geht

es kontinuierlich in das letztere über. Dieses Verhalten ist auf das Eingangs erwähnte, ventralwärts gerichtete Vorwachsen des mandibularen Mesoderms zurückzuführen (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 7). Noch deutlicher tritt es im folgenden Schnitte (Schnitt 104) zu Tage, der mit dem Schnitte 73 zu vergleichen wäre. In diesem Schnitte erscheint das orale Ende der Mesodermflügel getroffen und von dem gewissermaßen gekappten

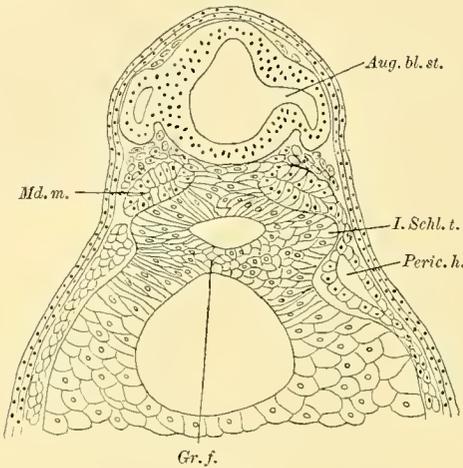


Fig. 102.

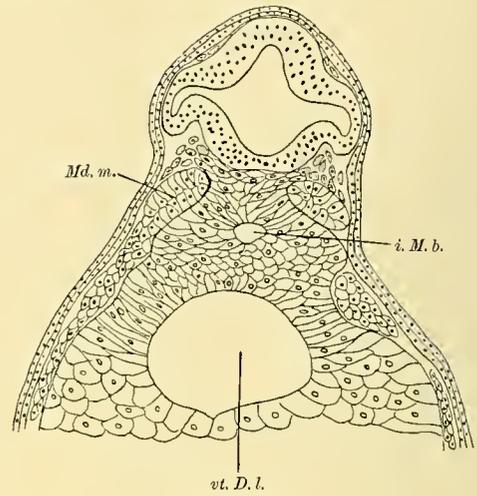


Fig. 103.

ventralen Ende des Mandibularbogens vollständig getrennt. Das Vortreten des letzteren hat auch eine entsprechende ventrolateralwärts gerichtete Vorwölbung an der Ventralseite des Kopfes zur Folge, die auch in der Oberflächenansicht des Embryos hervortritt (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 30). Das vordere Ende der Urdarmwand schiebt sich, wie im vorhergehenden Stadium, schnabelförmig zwischen das Ektoderm und das Hirnröhr ein (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8, sowie Schnitt 105).

In die seitliche Begrenzung dieser Ausladung gehen auch die vorderen Enden des axialen Mesoderms über. Die Ursprungszone der letzteren ist in der Abbildung 8, Taf. XLV/XLVI braun punktiert eingetragen. Der in der Körpermitte gelegene Theil des axialen Kopfmesoderms, der am Medianschnitte keilförmig zwischen die dorsale Darmwand und die ventrale Hirnwand eingeschoben erscheint, ist in derselben Abbildung

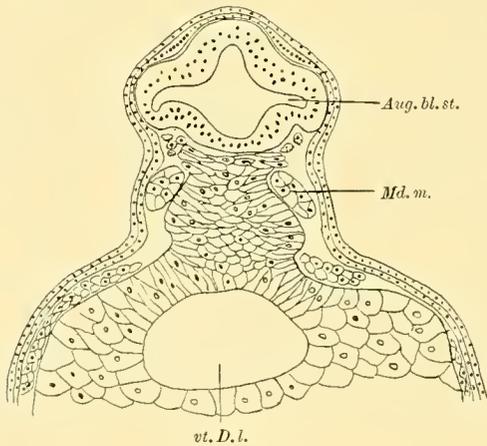


Fig. 104.

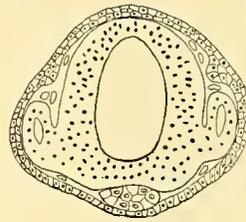


Fig. 105.

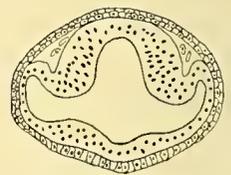


Fig. 106.

in braunem Tone dargestellt. — Das Ektoderm ist an der Ventralseite des Kopfes noch in ziemlich grosser Ausdehnung einschichtig (vergl. Schnitt 106). Die Deckschichte des benachbarten, zweischichtigen Ektodermgebietes ist gegen diesen ventromedianen Bezirk an der äusseren Oberfläche des Embryos deutlich abgesetzt. In der Gegend des Neuroporus anterior ist das Ektoderm vom Hirnröhre bereits isolirt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 8) und erheblich verdickt. Die Ektodermzellen sind an dieser Stelle noch nicht in Schichten angeordnet.

Die Bildung der Ganglienleiste, d. h. die Ablösung ektodermaler Zellen von der Nahtstelle des Medullarrohres (vergl. Schnitt 108) schreitet allmählich caudalwärts fort. Es wurde bereits erwähnt, dass diese Zellen bei *Ceratodus* nicht zu einer wirklichen soliden Leiste zusammengefügt sind, sondern in mehr lockerer Aneinanderlagerung eine Zellkette bilden. — Gleichzeitig macht sich auch eine Verschiebung des Zellmaterials der dorso-lateralen Wand des Medullarrohres bemerkbar (vergl. Schnitt 107 ×), deren Zellen sich an der Aussenseite der Zellen, welche das mittlere Drittel der seitlichen Wand des Medullarrohres bilden, ventralwärts schieben. Letztere (*) vermehren sich in der Folge ziemlich rasch, wobei die Axe der Kernteilungsfiguren meist parallel zur inneren Oberfläche der Wand eingestellt ist. Dadurch werden die ursprünglich das Lumen begrenzenden,

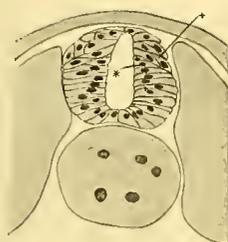


Fig. 107.

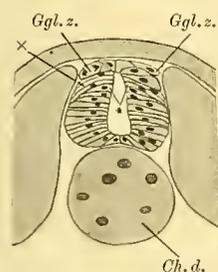


Fig. 108.

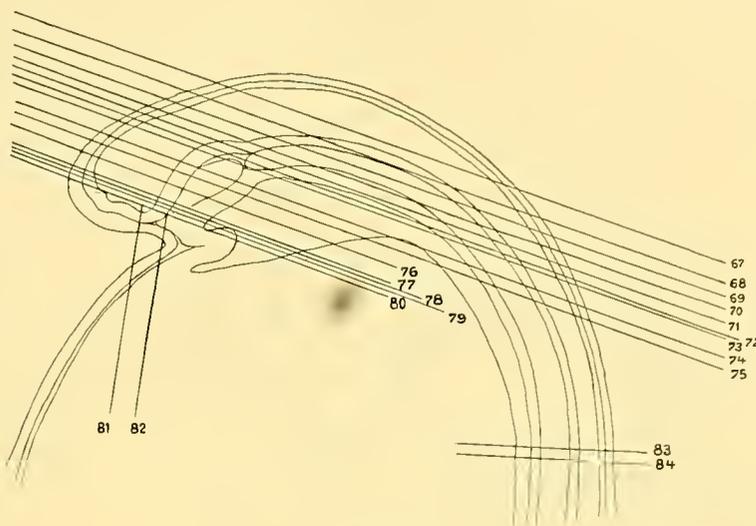


Fig. 109.

mit einem × bezeichneten Zellen lateralwärts, an die Aussenseite der sich dorsalwärts emporschiebenden Zellen verdrängt (*) und kommen so unter die äussere Oberfläche des Medullarrohres zu liegen [Textfig. 108¹⁾]. Diese Zellen fallen durch ihre Grösse und die blassere Färbung ihrer Protoplasmaleiber auf und sind wohl die Vorstufen der sogenannten Hinterzellen.

In der von SEMON als **Stadium 31** gekennzeichneten Entwicklungsphase nehmen die oben erwähnten Prozesse — die Einkrümmung des Hirnrohres und die Abschnürung des Embryos — einen so raschen Fortgang, dass namentlich der Kopfdarm eine bedeutende Gestaltveränderung erfährt. Ich habe daher aus der Mitte dieses Stadiums einen Embryo herausgegriffen (Stadium 30^{1/2}), welcher die bei den Embryonen 30 und 31 bestehenden Zustände vermitteln soll. Vergleichen wir zunächst die Abbildung 8, 9, 10, Taf. LIX/LX, so zeigt sich ganz deutlich, wie durch die zunehmende Einkrümmung des Hirnrohres, durch die allmähliche Näherung der Infundibularregion an das vordere Chordaende der Kopfdarm von vorn her zurückgedrängt wird und wie es zur Bildung eines sogenannten Darmscheitels kommt, der schon im Stadium 31 einen Winkel von ca. 100° ausmacht. Wie

1) Auch die in der Textfig. 109 angegebenen Nummern der Schnittbilder sind durch nachträgliche Einschübe ausser Giltigkeit gesetzt. Es entspricht vielmehr:

No. 67—91	No. 72—96	No. 77—101	No. 81—105
„ 68—92	„ 73—97	„ 78—102	„ 82—106
„ 69—93	„ 74—98	„ 79—103	„ 83—107
„ 70—94	„ 75—99	„ 80—104	„ 84—108
„ 71—95	„ 76—100		

die Ausgüsse des Kiemendarmes erkennen lassen, erfahren mit der dorsalen Darmwand auch die Schlundtaschen eine entsprechende Lage- und Richtungsveränderung. Dies gilt insbesondere für die ersten Schlundtaschen, welche, wie bereits oben erwähnt, zur Zeit ihres ersten Auftretens nahezu parallel mit der Chorda dorsalis verliefen, dann aber gewissermaßen um ihre dorsalen Enden eine Drehung in caudaler Richtung erfuhren, so dass sie im Stadium 31 schon annähernd senkrecht auf die Chorda dorsalis eingestellt sind. Diese Aufrichtung der Schlundtaschen hält mit der Bildung des Darmscheidels gleichen Schritt. Auch die entodermale Mundbucht wurde in ihrer Gestaltung vollkommen verändert. Während sich noch beim Embryo 30 ihr blindes Ende schnabelartig ausladend zwischen das Hirnrohr und das Ektoderm vorschob, wird es beim Embryo 30 $\frac{1}{2}$ zu einer niedrigen conischen Ausladung, die beim Embryo 31 ganz abgestumpft erscheint. Dieses Verhalten steht wohl auch mit der Bildung der Hypophyse in einem gewissen Zusammenhange, die sich als eine quere, leistenförmige Erhebung der Sinnesschichte des Ektoderms zwischen das Entoderm und das Hirnrohr einzuschieben beginnt. — Dagegen hat der Kopfdarm durch das intussusceptionelle Flächenwachstum der entodermalen Grenzfalte in caudaler Richtung eine wesentliche Vergrößerung erfahren, so dass bereits beim Embryo 31 ein

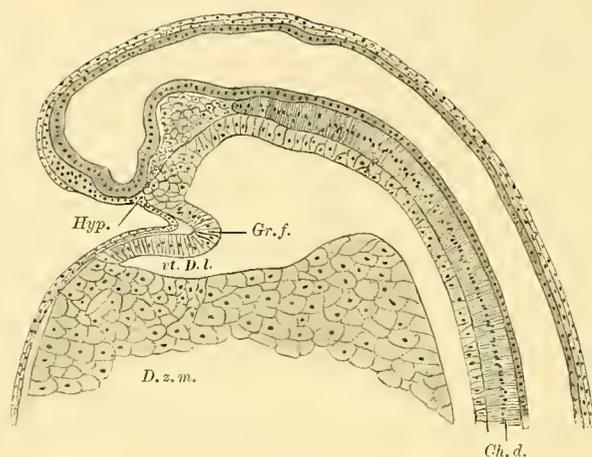


Fig. 110.

kurzer, rohrförmiger vorderer Darmabschnitt besteht, welcher bis in die Region der zweiten Schlundtasche reicht. Die halbmondförmig gestaltete entodermale Grenzfalte schiebt sich, wie auch die Medianschnitte Fig. 110 und Taf. LIX/LX, Fig. 10 erweisen, frei zwischen der Dotterzellenmasse und der dorsalen Darmwand vor, wodurch der ursprünglich einheitliche vordere, erweiterte Abschnitt der Urdarmhöhle in zwei über einander liegende Etagen gesondert wird, die am Rande der Grenzfalte in einander übergehen und sich caudalwärts in den hufeisenförmig gekrümmten Urdarmkanal fortsetzen. Durch das Vordringen der entodermalen Grenzfalte erfährt also der Kiemendarm zugleich mit dem ventralen Darmlumen

eine Vergrößerung auf Kosten des einheitlichen, vorderen erweiterten Abschnittes der Urdarmhöhle. Gegenüber dem freien Rande der entodermalen Grenzfalte bildet die Dotterzellenmasse einen queren Riegel (vergl. Fig. 123), der wohl dadurch entstanden ist, dass die letztere durch das Vordringen der Falte etwas zusammengeschoben wurde (mittelbare Druckwirkung). Gleichzeitig mit der entodermalen Grenzfalte hat sich auch das Ektoderm allerdings nur bis in die Ebene der ersten Schlundtasche vorgeschoben, wodurch die Ventralseite des Kopfes eine erhebliche Vergrößerung erfahren hat (vergl. SEMON Taf. 4, Fig. 31). Demgemäß hat auch die Berührungszone zwischen dem Ektoderm und der ventralen Wand des Kiemendarmes an Umfang zugenommen.

Auch in der Seitenansicht des auf Taf. XLV/LXVI, Fig. 9 abgebildeten Modelles macht sich beim Vergleiche mit der Abbildung 7 (derselben Tafel) die durch die stärkere Einkrümmung des Hirnrohres bedingte Vergrößerung des dorsoventralen Durchmessers des Vorderkopfes bemerkbar. Der Mesodermmantel zeigt eine der entodermalen Grenzfalte entsprechende Einfurchung, die durch die Abschnürung des Kopfes, bezw. das Vordringen der Grenzfalte verursacht wird. In der Concavität der Grenzfalte haben sich die von beiden Seiten ventralwärts verschiebenden axialen Mesodermflügel bereits der Medianebene genähert (vergl. Taf. XLV/LXVI, Fig. 10). An diese ventralen Abschnitte des Mesoderms, welche die Wand der noch paarigen Pericardialhöhlen bilden, schliessen sich unmittelbar jene Verdickungen der ventralen Randstreifen der Mesodermflügel an, die bereits im vorhergehenden Stadium aufgetreten sind und nun weiter caudalwärts vorgegriffen haben (vergl.

Taf. XLV/XLVI, Fig. 9 *P. II., A. h. bl.*). Der freie Rand der Mesodermflügel gewinnt dadurch ein wulstiges Aussehen. — In dem durch die Grenzfalte abgeschnürten, vorderen Kopfgebiete tritt vor Allem die Sonderung der beiden Ganglien des Trigemini-complexes deutlich in Erscheinung. Mit der Vergrößerung des dorso-ventralen Durchmessers des Vorderkopfes hat auch eine Verlängerung der durch die Schlundtaschen von einander gesonderten Abschnitte der axialen Mesodermflügel — der Visceralbögen stattgefunden. Der vor und ventral von der Durchbruchstelle der ersten Schlundtaschen gelegene Mandibularbogen erscheint durch eine ziemlich tiefe Spalte von dem vordersten Endabschnitte des axialen Mesoderms gesondert, dessen Ursprungszone, wie die Abbildung 10 der Taf. XLV/XLVI zeigt, noch in die Urdarmwand eingeschaltet ist.

Weitere Aufschlüsse über das Verhalten des Mesoderms und Ektoderms geben die beigefügten Frontalschnitte, deren Ebenen im Schnittbilde 123 angegeben sind. In Anbetracht der Gestaltveränderung des Vorderkopfes lassen derartige Schnitte die fraglichen Verhältnisse noch am besten erkennen. Die Schnitte sind etwas mehr in caudaler Richtung geneigt, als die Schnitte 91—101, so dass im ersten Schnitte (Schnitt 111) die dorsale

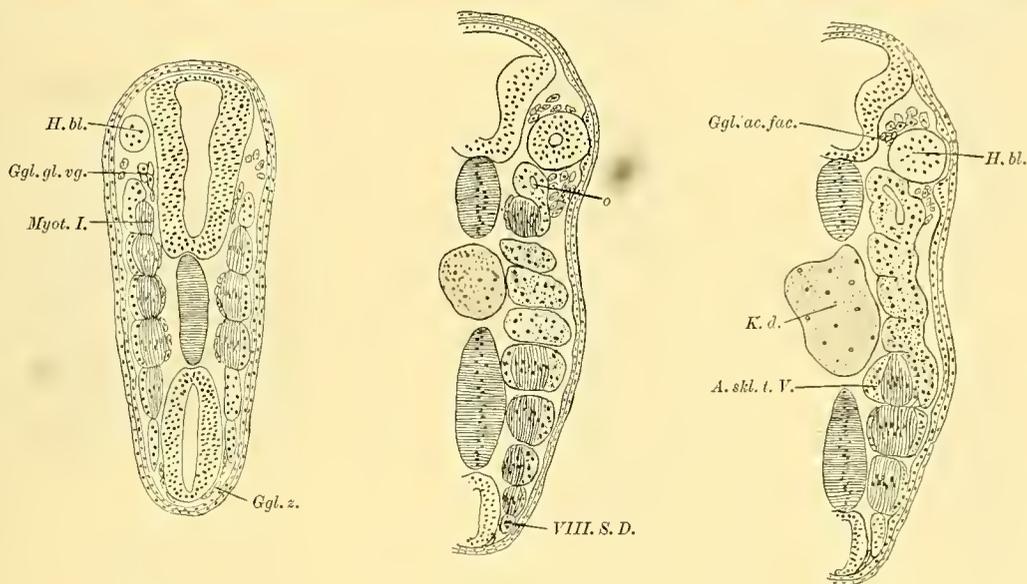


Fig. 111.

Fig. 112.

Fig. 113.

Wand des Hörbläschen zugleich mit den vorderen 6 Dorsalsegmenten zur Ansicht kommt, deren mediale Wände sich bereits im vorhergehenden Stadium zu Myotomen differenziert haben. Zwischen den dorsalen Kanten der Segmente und dem Medullarrohre schieben sich die abgeplatteten Zellen der sogenannten Ganglienleiste (*Ggl. z.*) ein, die vorn mit der Anlage des Glossopharyngeus-Vagus (*Ggl. gl. vg.*) ihren Abschluss findet. An der medialen Wand der Myotome 2—4 werden die (Angio-)Sclerotome sichtbar (vergl. Textfigg. 112, 113), deren Zellen sich bereits aufzulockern und frei zu werden beginnen. Die Angiosclerotome nehmen, wie bei anderen Wirbelthieren, an der Uebergangsstelle des Myotomes in die ventrale, dem Darm anliegende Wand der Mesodermflügel ihren Ausgang (vergl. Schnitt 122) und schieben sich zunächst dorsalwärts zu beiden Seiten der Chorda dorsalis empor. Diese ventrale Wandzone ist, der Krümmung des Embryos entsprechend, im Schnitt 112 flach getroffen. Die laterale Wand des 1. Dorsalsegmentes hängt, so wie im Schnitt 92, unmittelbar mit dem unsegmentirten Abschnitte des Kopfmesoderms zusammen, in welchem eine centrale Höhle (*o*) bemerkbar ist, die etwas weiter ventral (vergl. Schnitt 113) mit dem ventralen Abschnitte der ersten Segmenthöhle communicirt. Vor und hinter dem noch nicht ganz abgeschnürten Hörbläschen finden sich zerstreute, spindelförmige oder ovoid gestaltete freie Mesodermzellen. Der vorderen, unteren Wand der Hörblase liegt die Anlage des Acusticofacialis (*Ggl. ac. fac.*) dicht an. — Im

Schnitte 114 ist das dorsale Ende der zweiten Schlundtasche getroffen (*II. Schl. t.*), die das Mesoderm des Hyoidbogens caudal begrenzt. Dieses steht unter der Acusticofacialanlage mit dem dorsalen Abschnitte der centralen Mesodermflügel im Zusammenhange (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 9), in dessen Inneren sich eine Strecke weit nach vorn eine Spalte verfolgen lässt, die weiter caudal (Schnitt 113) mit der Höhle des 1. Dorsalsegmentes communicirt. Die Anlage des Acusticofacialis ist vorn von freien Mesodermzellen umgeben, die sich nur durch ihre lockere Anordnung von den ganz ähnlich gestalteten, aber dichter zusammen geschlossenen ektodermalen Zellen unterscheiden. An der Dorsalseite, besonders wenn Schiefschnitte vorliegen, ist die Grenze zwischen den Ganglienanlagen und den freien Mesodermzellen schwer zu bestimmen. Hier lehrt vor allem der Vergleich mit früheren und späteren Stadien, dann die Berücksichtigung der ganzen Ausbreitung der freien Mesodermzellen, sowie des Verhaltens derjenigen Stellen, wo keine Ganglien zur Anlage kommen — so z. B. in der Umgebung der Augenblase — das Richtige treffen. — Ein ventrolateraler, ins Mesoderm eingesenkter

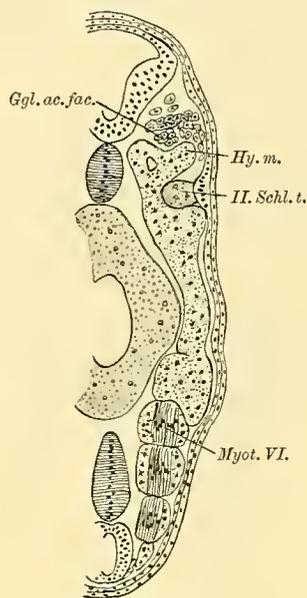


Fig. 114.

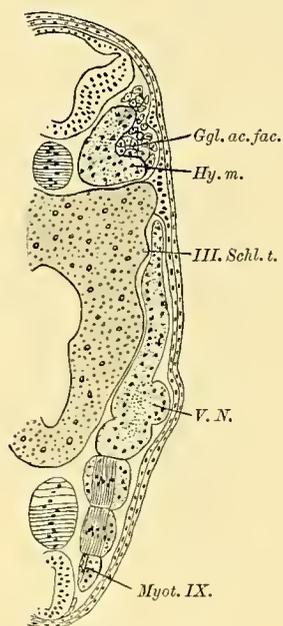


Fig. 115.

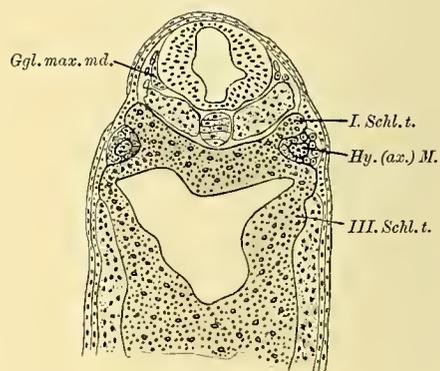


Fig. 116.

Fortsatz der Ganglienanlage lässt sich bis in die Ebene des Schnittes 115 verfolgen. Schräg gegenüber weist die Sinnesschichte des Ektoderms eine Verdickung auf, die das dorsale Ende der ersten Schlundtasche markirt. Hinter der zweiten Schlundtasche tritt eine kleine, leistenförmige Ausladung der seitlichen Wand des Kiemen-darmes vor, die erste Anlage der dritten Schlundtasche (*III. Schl. t.*; vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 10). An der Stelle, wo das 5. Dorsalsegment in den Seitenplattenbezirk übergeht, besteht ein noch solider Vorsprung des Mesoderms, die Anlage des ersten Vornierentrichters (*V. N.*).

Im Schnitte 116 erscheinen die dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtasche, deren seitliche Ränder in die verdickte bzw. erhöhte Sinnesschichte des Ektoderms eingebettet sind. Die Deckschichte fehlt an der Berührungsstelle nur mehr in einem ganz umschriebenen, dorsalen Bezirke. Weiter ventral — etwa von der Ebene des Schnittes 118 ab — ist das Ektoderm zweischichtig. Die zwischen den Durchbruchstellen der beiden vorderen Schlundtaschen gelegene Zone der ursprünglich einheitlichen Mesodermflügel erscheint in den Schnitten 114—117 von einem Mantel freier Mesodermzellen umgeben, die sich in der letzten Entwicklungsphase (vergl. Schnitt 95) auch zwischen dem Darne und dem axialen Mesoderm ausgebreitet, das letztere

gewissermaassen umwachsen haben. Im Schnitte 118 erscheint dieser Mantel freier Mesodermzellen discontinuirlich, indem diese Zellen erst die äussere und die caudale Seite des (axialen) Hyoidmesoderms überwachsen haben. Auch in diesem Gebiete bestehen zwischen den beiden Zellcomplexen keine genetischen, sondern nur nachbarliche Beziehungen. — Der Schnitt 117 ist durch das vordere Ende der Chorda dorsalis und die in gleicher Höhe gelegene Anlage des Ganglion maxillomandibulare (*Ggl. max. md.*) geführt. Letztere hat an Umfang etwas zugenommen und beginnt mit der ventrolateralen Hirnwand in Verbindung zu treten. Ein ventrolateral gerichteter Ausläufer der Ganglienanlage reicht an der Aussen- seite des axialen Mesoderms bis in die Ebene des Schnittes 118. An diesem Schnitte zeigt sich, dass die Umwachsung des axialen Mesoderms des Vorderkopfes durch die freien Mesodermzellen weitere Fortschritte gemacht hat. Ein Vergleich mit den correspondirenden Schnitten 98 und 99 zeigt ferner, dass jene Bilateralität des Mesoderms, die in dessen prächordalem Abschnitte in früheren Stadien so deutlich zum Ausdrucke kam, durch eine — wohl durch die Einkrümmung des Hirnröhres verursachte — Verschiebung des Zellmaterials gestört wurde. Die Zellgrenzen sind in der Medianebene ganz unregelmässig durch einander geschoben. Der Schnitt 117 trifft bereits die seitlichen Ausläufer der entodermalen Grenzfolde (*Gr. f.*), in deren Concavität weiter ventral — wie der Schnitt 119 zeigt — sich die beiden Pericardialsäcke zu entfalten beginnen. Letztere sind noch bilateral-symmetrisch angeordnet; die zu beiden Seiten herabwachsenden Mesodermflügel, in deren ventralen Abschnitten der Cölospalt aufgetreten ist, haben die Medianebene noch nicht erreicht. Das ventrale Ende der zweiten Schlundtasche läuft im Schnitte 119 unter dem Mesodermmantel aus (*II. Schl. t.*), so dass also das Hyoidmesoderm nur ganz unvollständig von den sogenannten Pericardsäckchen gesondert erscheint. — Das vor der ersten Schlundtasche gelegene mandibulare Mesoderm ist bereits in seiner

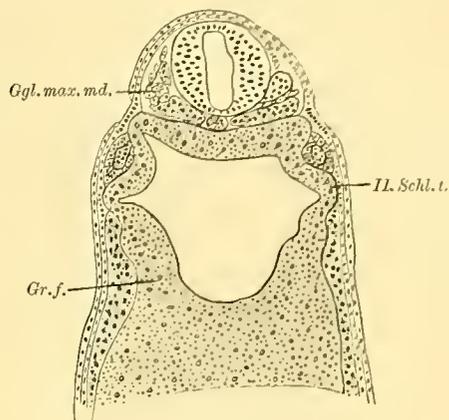


Fig. 117.

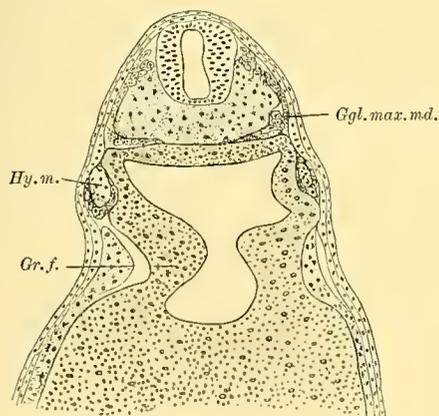


Fig. 118.

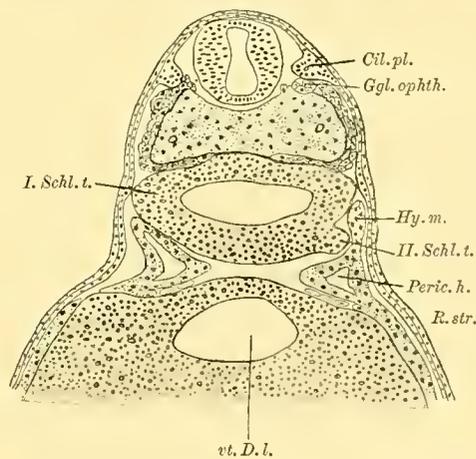


Fig. 119.

ganzen Aussen- und Ventralseite von freien Mesodermzellen umgeben. Allenthalben besteht jedoch zwischen den beiden Zellcomplexen eine scharfe Grenze, nur nicht an der dorsalen Kante der Mesodermflügel. Gegenüber der letzteren tritt an der Innenseite des Ektoderms pilzförmig die Ciliarplakode (*Cil. pl.*) vor, die in ihrem Inneren einen kleinen Hohlraum bildet, der von den in epitheliale Gefüge an einander gereihten Zellen der Sinnes- schichte des Ektoderms begrenzt wird. — Im unmittelbaren Zusammenhange mit der einschichtigen epithelialen

Wand der Pericardialsäcke ist in dem frontal geführten Schnitte 119 (vergl. Textfig. 123) auch das vordere Ende des verdickten Randstreifens (*R. str.*) der axialen Mesodermflügel getroffen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 9). Auf der linken Seite des Schnittes bietet sich ein ähnliches Bild dar, wie auf der rechten Seite des Schnittes 103, sowie des folgenden Schnittes 120. Der in Folge einer ungleichmässigen Ausbreitung der Mesodermflügel ein wenig concav begrenzte Randstreif erscheint zweimal getroffen. Von diesem verdickten, zellreichen vordersten Abschnitte des Randstreifens lösen sich freie Mesodermzellen los, die sich unter der Splanchnopleura der Pericardialsäcke medialwärts gegen die Grenzfalte zu bewegen. — Letztere ist im Schnitte 120 in ihrem mittleren Abschnitte getroffen. Ihre beiden Blätter sind in diesem Gebiete einander noch fast bis zur Berührung genähert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 10, sowie Taf. LIX/LX, Fig. 10). An dem vorliegenden Schnitte erscheint das Mesoderm von der dorsalen Darmwand bereits vollkommen losgelöst (vergl. Schnitt 101) und hängt zu beiden Seiten, unterhalb der Durchbruchstelle der ersten Schlundtaschen continuirlich mit dem vordersten Seitenplattenbezirke zusammen, in welchem die Pericardialhöhlen entstanden sind. Die Mesodermflügel umgeben also am abgebildeten Schnitte zwingenförmig den nahezu dreieckig begrenzten Kiemendarm, der nach vorn in die entodermale Mund-

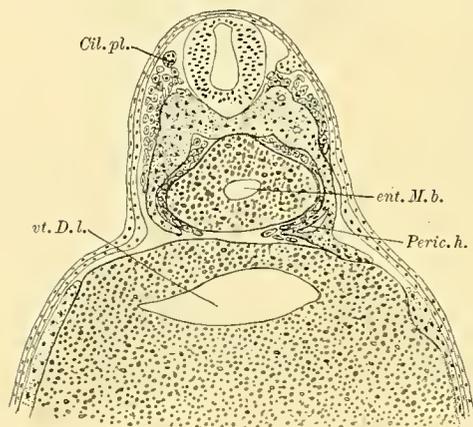


Fig. 120.

bucht ausläuft. — Die freien Mesodermzellen, welche schon im vorhergehenden Stadium an der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche den caudalen Rand des Mandibularbogens umwachsen hatten, haben sich an der Oberfläche des Entoderms weiter ausgebreitet und in die Concavität der entodermalen Grenzfalte eingeschoben, woselbst sie zwischen der Darmwand und den Pericardialsäckchen eingekeilt liegen. Gegen dieselbe Stelle bewegen sich diejenigen freien Mesodermzellen, welche sich in diesem Entwicklungsstadium von dem unmittelbar an die Pericardialsäcke anschliessenden freien Randabschnitte der Mesodermflügel abgelöst haben (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 10). Letztere sind indess noch nicht so zahlreich, wie die von vorn her vordringenden Zellen, die von der hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe stammen. Der bei stärkerer

Vergrösserung abgebildete zweitnächste Schnitt der Serie (vergl. Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 3) weist nur Zellen der letzteren Gruppe auf, die ebenso wie die ersteren der Wandung der Pericardialsäcke innig angelagert sind. Doch zeigt sich nirgends, dass sich aus dem Verbande der Splanchnopleura Zellen ablösen und den freien Mesodermzellen angliedern würden. Zwischen beiden besteht an Schnitten, welche die Wandung der Pericardialhöhle senkrecht treffen, stets eine deutliche durchgreifende Grenzlinie, die nirgends unterbrochen erscheint. Auch in dem bei stärkerer Vergrösserung abgebildeten Schnitte ist der verdickte, zellreiche Randstreif der Mesodermflügel zweimal getroffen, an seinem vordersten, an den Pericardialsack grenzenden Abschnitte und etwas weiter distal. Zwischen den beiden Abschnitten tritt die bei der Ausbreitung der Mesodermflügel zusammengedrückte Dotterzellenschichte wulstförmig vor (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 10).

Bereits im Schnitte 120 erscheint das Mesoderm des Mandibularbogens von den vordersten Abschnitten des axialen Mesodermflügels durch Einschnitte gesondert, die das Ende jener Spalte bilden, die an der äusseren Oberfläche des Mesodermmantels eindringt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 9). Diese Spalte wird in Folge des raschen Vorwachsens des mandibularen Mesoderms immer länger. Die vordersten Abschnitte des axialen Mesoderms hängen an dem auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 3 abgebildeten Schnitte noch mit der dorsalen Urdarmwand zusammen. Ihre Ursprungszonen erscheinen mit einander vereinigt. Sowohl im mandibularen, als im vordersten Abschnitte des Mesoderms bemerken wir kleine centrale Hohlräume. Im Bereiche der dorsalen Mesoderm-

kante dauert die Ablösung von freien Mesodermzellen noch an. Diese dringen auch in die Spalte zwischen dem mandibularen und dem vordersten Mesoderm ein (Schnitt 121) und sammeln sich auch am ventralen Rande des ersteren an, so dass die Mandibularbögen (s. str.), so weit sie Abschnitte des ursprünglichen, axialen Mesodermflügels sind, fast allseitig von freien Mesodermzellen umgeben sind. Sie bilden nun das axiale Mesoderm der Mandibularbögen (s. l.). Der Schnitt 122 trifft das ventrale Ende der Mandibularbögen (rechterseits auch das von freien Mesodermzellen überlagerte Ende des axialen Mesoderms, vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 9). Das allmähliche Vorrücken des Mesoderms verursacht die von SEMON (1893) auf Taf. 4, Fig. 31 dargestellte Vorwölbung des Ektoderms an der ventralen Oberfläche des Vorderkopfes. — Die zellreichen ventralen Randstreifen der Mesodermflügel weichen nun, der Concavität des Mesodermrandes entsprechend, immer weiter auseinander. Im Bereich des sogenannten mesodermfreien Feldes liegt die einschichtige vordere Wand des ventralen Darmlumens dem Ektoderm noch unmittelbar an. Im Schnitte 122 ist auch die Dorsalseite mitgezeichnet. Die Dorsalsegmente hängen mit dem Seitenplattenabschnitte

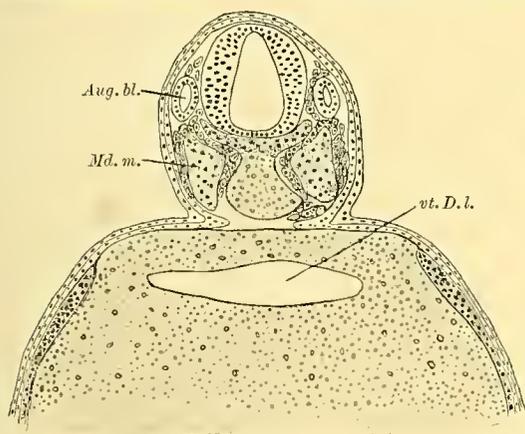


Fig. 121.

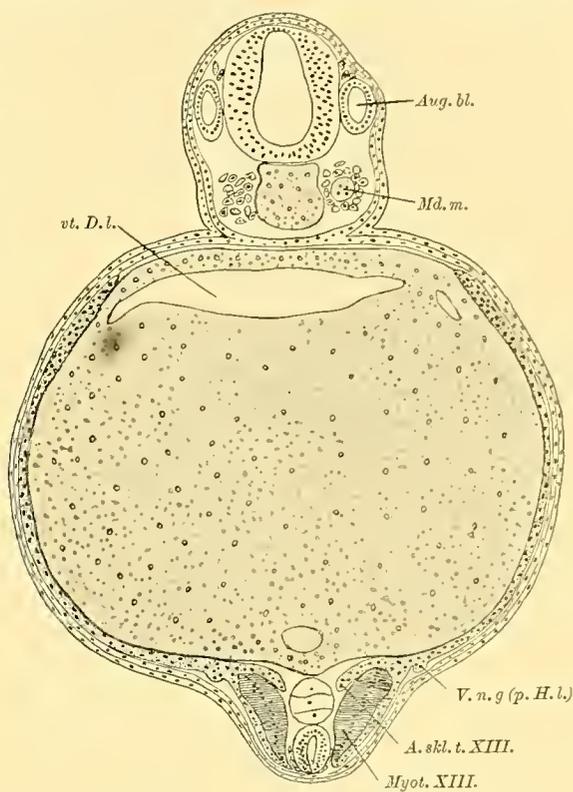


Fig. 122.

der Mesodermflügel noch zusammen. Nahe der virtuellen Grenze dieser beiden Abschnitte ist der primäre Harnleiter in Ablösung begriffen. Ungefähr an der Stelle, wo sich die Mesodermflügel von der (Ur-)Darmwand abgelöst haben, unmittelbar angrenzend an den Myotomabschnitt, sind die Angiosklerotome successive in Bildung begriffen.

Ueberblicken wir die Gesamtausbreitung der freien Mesodermzellen an der äusseren und inneren Seite der primären axialen Mesodermflügel bzw. an der Oberfläche des Entoderms (vergl. die Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 9, 10), so zeigt sich vor Allem, dass diese Zellen je nach ihrem ersten Auftreten eine verschieden grosse Oberfläche bedecken. Die erst im Stadium 30 hinter dem Hörbläschen aufgetretene Gruppe ist noch auf ein eng umschriebenes Gebiet beschränkt, welches einerseits vom Hörbläschen und der Ebene der ersten Myocommas begrenzt wird, andererseits in der dazu senkrechten Richtung nicht weit über die Höhe des dorsalen und ventralen Poles der Hörblase hinausgreift. Die Gruppe von Zellen, welche sich im Stadium 28/29 vor dem Hörbläschen von der dorsomedianen Wand der Mesodermflügel abgelöst haben, hat sich in dem zwischen der Hörblase und der ersten Schlundtasche gelegenen Gebiete ausgebreitet und erstreckt sich im

Hyoidbogen sowohl an der Aussen- wie an der Innenseite des axialen Mesoderms bis an das ventrale Ende dieses Bogens bzw. bis in das Niveau des ventralen Endes der zweiten Schlundtasche. Am weitesten hat sich der zuerst, im Stadium 26 hinter den Augenblasen freigewordene Zellcomplex verbreitet, welcher nun schon fast den ganzen, vor der ersten Schlundtasche gelegenen Theil der Seitenfläche des Vorderkopfes überlagert, mit Ausnahme des über und vor den Augenblasen befindlichen Gebietes. Der zugehörige Abschnitt des axialen Mesoderms erscheint vollständig von diesen Zellen bedeckt, welche sich an dessen Innenseite, an der Oberfläche der vorderen Wand der ersten Schlundtasche, sowie im Bereiche der Concavität der entodermalen Grenzfalte vorgeschoben haben. — In den letzten Stadien konnten wir also das ventral- und dorsalwärts gerichtete, durch eine lebhafte Proliferation geförderte Vordringen dieser Zellen Schritt für Schritt verfolgen. Die Zellen, welche in die Concavität der entodermalen Grenzfalte gelangt sind, erscheinen als die äussersten Ausläufer dieses Complexes und stammen in letzter Linie von der dorsomedianen Wand der axialen Mesodermflügel. — Die Abgrenzung der Mesodermflügel bzw. des axialen Mesoderms des Mandibular- und Hyoidbogens gegen die freien

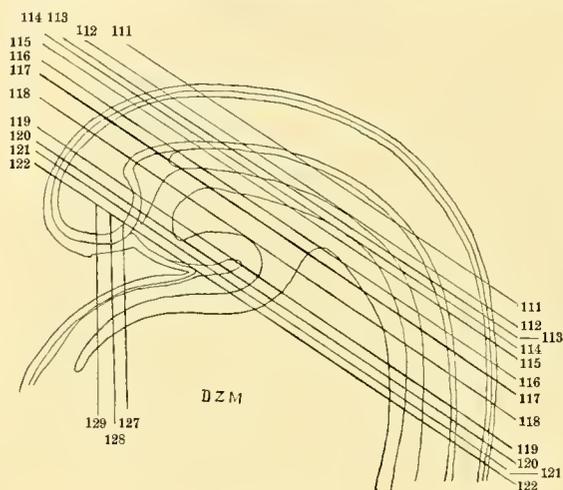


Fig. 123.

Mesoderms Zellen austreten, nirgends, und insbesondere nicht im Gebiete der Seitenplatten bzw. der Pericardialwand sind Kernteilungsfiguren zu sehen, deren Stellung für eine Abgabe von Zellmaterial aus den Mesodermflügeln an die freien Mesodermzellen sprechen würden. Ich kann dies mit aller Bestimmtheit angeben, da ich — offen gestanden — derartige Beziehungen erwartet hatte und eine ganze Reihe von Embryonen eigens zu dem Zwecke verarbeitete, um etwaige genetische Beziehungen zwischen der Splanchnopleura und jenen freien Mesodermzellen festzustellen; dabei wurde ich allerdings gründlich enttäuscht. Als ich dann die fraglichen Zellen durch die verschiedenen Stadien Schritt für Schritt zurückverfolgte, wurde ich auf jene Vorgänge an der dorsalen Kante der Mesodermflügel aufmerksam, von welcher diese freien Mesodermzellen ihren Ursprung nehmen.

Die ganze Anordnung des Mesoderms, sowie insbesondere die Beziehungen des segmentirten Mesoderms zu dem vor der Myotomreihe gelegenen Mesodermabschnitte veranschaulichen vor Allem Sagittalschnitte in sehr übersichtlicher Weise. Ich habe daher drei solche Schnitte abgezeichnet, von denen der eine (Schnitt 124) von einem Embryo, Stadium 30 b, die beiden anderen (Schnitte 125, 126) von einem Embryo, Stadium 31 stammen. Der erste Schnitt, welcher durch das Gebiet der Augenblase, sowie der Ciliarplakode (*Cil. pl.*) gelegt ist, trifft die Dorsalsegmente etwas schief, bei den vorderen von ihnen sind die Myotome angeschnitten, denen dorsal und ventral Zellgruppen anliegen, die der Seiten- bzw. ventralen Wand der Segmente

Mesodermzellen ist auf allen Schnitten, welche diese Abschnitte senkrecht auf ihre Oberfläche treffen — abgesehen von der dorsomedianen Wand der Mesodermflügel — ganz exact durchführbar und wird schon im Stadium 31 noch dadurch erleichtert, dass die spindeligen und verhältnissmässig kleinen freien Mesodermzellen die ihnen aufgespeicherten Dotterkörnchen viel rascher resorbieren, als die indifferenten, grossen, zum Theil in epithelialer Anordnung dicht an einander gefügten Zellen der Mesodermflügel, welche in allen Abschnitten noch eine vollkommen einheitliche Formation darstellen. Dieser Unterschied macht sich auch in der Tinction der Dotterplättchen bemerkbar (vergl. Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 3). — Nirgends — abgesehen von der dorsomedianen Wand — sieht man aus dem innigen Verbinde des axialen

angehören (vergl. Schnitt 122). Das 5. und das 6. Segment sind lateral vom Myotom nahe dem Uebergange ihrer ventralen und seitlichen Wand in den Seitenplattenbezirk getroffen, woselbst noch Reste der Segmenthöhle erhalten geblieben sind. Wie bereits oben erwähnt, greift die erste segmentale Spalte zwischen dem 1. und 2. Dorsalsegmente ein, von denen sich das erstere nur durch Differenzirung des Myotoms nach vorn zu abgrenzt. Die seitlichen und basalen Abschnitte der Wand des 1. Segmentes setzen sich continuirlich in das vor ihm gelegene Mesoderm fort. Ebenso communicirt auch das in dem letzteren aufgetretene Lückenwerk an der Vorder- und Aussenseite des ersten Myotomes mit der ersten Segmenthöhle. Letztere wurde wohl in Folge der etwas geringeren Breitenentfaltung des ersten Myotomes in ihrer Ausdehnung nicht so eingeschränkt, wie die Höhlen der folgenden Segmente. Der vor dem ersten Myotome gelegene Mesodermabschnitt folgt dem Verlaufe der Darmwand und biegt vor der ersten Schlundtasche, der Krümmung des Darmscheidels entsprechend, sichelförmig ventralwärts um. An der dorsalen Begrenzung des Mesoderms prägt sich deutlich jene wellenförmige Linie aus, die einerseits dadurch hervorgerufen wird, dass die Hörblase und die von der Dorsalseite des Hirnröhres an dessen Seitenfläche herabrückenden Ganglienanlagen sich gewissermaassen in das Mesoderm einsenken, andererseits dadurch, dass das letztere nur zwischen diesen Gebilden Platz findet, um sich auszubreiten. Von

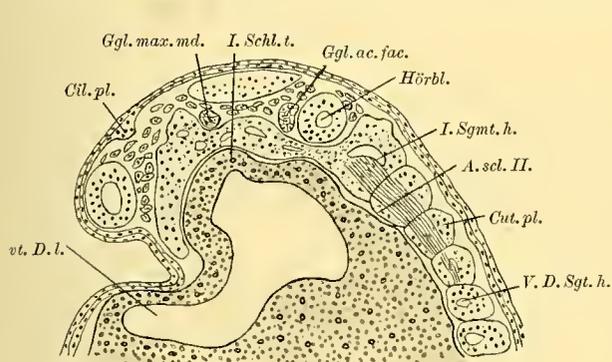


Fig. 124.

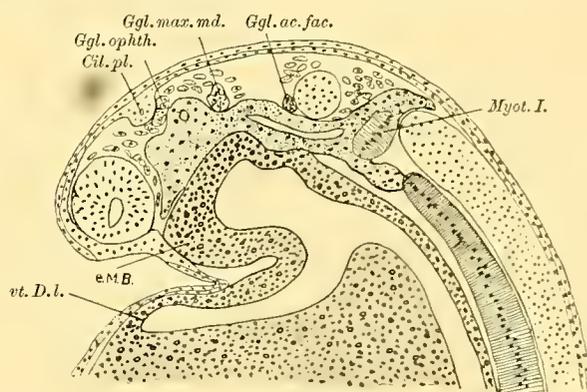


Fig. 125.

einer Segmentirung, d. h. einer Sonderung in einzelne hinter einander gelegene metamere, den Dorsalsegmenten entsprechende Abschnitte ist in dem vor dem ersten Myotome befindlichen Theile des Mesoderms nichts zu bemerken. Wohl treten in dessen Innerem da und dort kleine Lücken und Hohlräume auf, so namentlich in dem dorsal von den beiden vorderen Schlundtaschen gelegenen Mesodermabschnitte. Dabei zeigt sich jedoch, dass diese Lücken nicht nur auf den beiden Seiten eines und desselben Embryos, sondern auch bei einzelnen Exemplaren desselben Stadiums hinsichtlich ihrer Lage und Ausdehnung derartigen Verschiedenheiten unterworfen sind, dass von einer Constanz oder gar einer Gesetzmässigkeit ihres Auftretens nicht gesprochen werden kann. Diese Lücken confluiren mit einander zur Bildung grösserer Hohlräume; so sehen wir beim Embryo 31 den ganzen zwischen der Anlage des Ganglion maxillomandibulare und dem ersten Myotome gelegenen Mesodermabschnitt von einem Längscanal durchzogenen (Schnitt 125), der vor dem ersteren nach aussen umbiegt und in der im Schnitte 112, 113 dargestellten Weise mit der ersten Segmenthöhle communicirt. Auch in dem vor der Trigeminusanlage befindlichen Mesodermabschnitte erscheint ein ziemlich ansehnlicher Hohlraum eröffnet. Sehr deutlich tritt im abgebildeten Schnitte 125 die durch das Hörbläschen und die Nerven- bzw. Ganglienanlagen verursachte Gliederung der dorsalen Mesodermkante zu Tage, welche durch die ventrolateralwärts auswachsenden Fortsätze der Nervenanlagen vervollständigt wird. So sehen wir an der Stelle, wo sich jener Fortsatz des Acusticofacialis entwickelt, an einem weiter lateral geführten Sagittalschnitte (Schnitt 126) den centralen Canal unterbrochen. An diesem Schnitte ist die Sonderung des mandibularen Mesoderms vor

den vordersten Abschnitten des axialen Mesoblasts (*) zu vermerken. Auch die Verteilung der freien Mesodermzellen, ihre Gruppierung in der Gegend der Trigeminusanlage und der Ciliarplakade, sowie vor und hinter dem Hörbläschen lässt sich ganz deutlich erkennen.

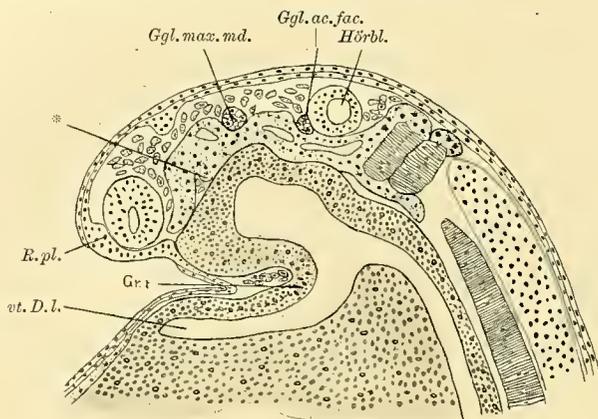


Fig. 126.

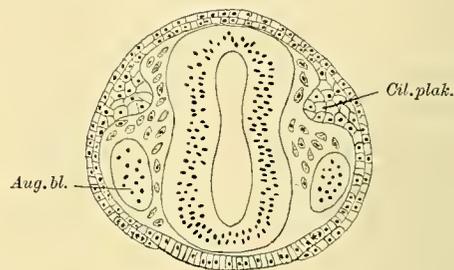


Fig. 127.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Ektoderms an der Ventralseite des Vorderkopfes, worüber einige Querschnitte (Schnitte 127—129) Aufschluss geben sollen. Ein durch den hinteren Pol der Augenblase, sowie der Ciliarplakode (*Cil. plak.*) geführter Querschnitt (Schnitt 127), trifft die Ventralseite des Vorderkopfes in einer Ebene, in welcher im vorhergehenden Stadium noch jene schnabelartige Ausladung der Wand der inneren Mundbucht zu sehen war (vergl. Schnitt 105), die nun wohl in Folge der zunehmenden Einkrümmung des Hirnrohres als solche vollkommen verschwunden ist; das Hirnrohr erscheint dem Ektoderm unmittelbar angelagert. Auf diese Verhältnisse wurde indess bereits oben Rücksicht genommen. In der Anordnung des Ektoderms hat sich nichts geändert. Wie im vorhergehenden Stadium ist das Ektoderm an der Ventralseite des Kopfes in grösserer Ausdehnung einschichtig; die Deckschichte hört beiderseits mit scharfem Rande auf. Entlang diesem Rande findet sich an der äusseren Oberfläche (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 31) eine furchenartige Vertiefung. — In der Transversalebene des Augenblasenstieles (Schnitt 128) erscheint das Ektoderm an der

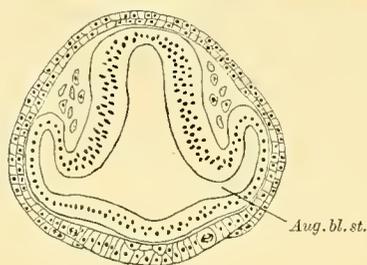


Fig. 128.

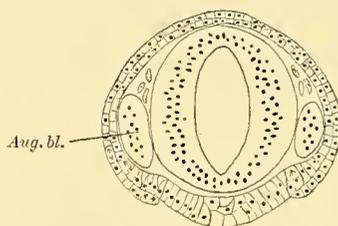


Fig. 129.

Ventralseite des Kopfes im Bereiche einer mittleren Zone etwas verdickt, die pallisadenförmige Anordnung der prismatischen oder cubischen Zellen, ist durch die Einlagerung von plumpen, unregelmässig geformten Zellen gestört. Wir befinden uns hier bereits im Gebiete des ursprünglichen Neuroporus anterior, der Nahtstelle des Hirnrohres. Auch am Medianschnitte durch

den Embryo 30b war diese Verdickung zu bemerken (Schnitt 110). — Die Breitenausdehnung des freiliegenden Bezirkes der Sinnesschichte des Ektoderms ist dieselbe wie im vorhergehenden Schnitte. In diesem Gebiete ist eigentlich das Ektoderm indifferent, noch nicht in zwei Schichten — Sinnesschichte und Deckschichte — gesondert. — Ebenso verhält es sich im folgenden Schnitte 129, welcher durch den vorderen Pol der Augenblase gelegt ist. An diesem Schnitte zeigt sich aber zu beiden Seiten jener ventromedianen, im Bereiche der Nahtstelle des Hirnrohres gelegenen Verdickung eine beträchtliche Erhöhung der Elemente der Sinnesschichte und auch die Stellung der Kernteilungsfiguren weist darauf hin, dass hier eine circumscribte Proliferation der Sinnesschichte des

Ektoderms einsetzt, die — in ähnlicher Weise wie an der Hörplatte — zur Bildung der Riechplatte führt. Diese Verdickung ist, wie der Sagittalschnitt 126 lehrt, nach vorn deutlich abgrenzbar, nicht jedoch gegen die ventromediane Verdickung des Ektoderms, die bereits seit dem Schlusse des Hirnröhres besteht und mit der Anlage der Riechplatte nichts zu thun hat. — Auch die im Bereiche der Riechplatte endigende und diese zum Theile überlagernde Deckschichte weist zahlreiche Kerntheilungsfiguren auf, deren Stellung — aus mehreren Schnitten combinirt — in die Querschnittsbilder eingetragen ist. Die Axen dieser Karyokinesen sind ausnahmslos parallel zur äusseren Oberfläche der Deckschichte bzw. zur Grenzebene zwischen Sinnes- und Deckschichte gerichtet, was auf eine stete Oberflächenvergrößerung dieser Schichte hinweist. Zuweilen findet man auch am medialen Rande der Deckschichte Karyokinesen, die so eingestellt sind, dass die sich abschnürenden Tochterzellen auf das freiliegende Gebiet der Sinnesschichte vorrücken, dieselbe überlagernd. Auch an der Sinnesschichte sind die Axen der Kerntheilungsfiguren meist parallel zur Grenzebene eingestellt, so dass es also nicht den Anschein hat, als würde von der Sinnesschichte Zellmaterial an die Deckschichte abgegeben werden. Die letztere gewinnt ventral vor Allem durch die Proliferation ihrer eigenen Zellen an Ausdehnung und wird, wie wir noch sehen werden, in der Folge den ganzen, zwischen der Mundbucht und dem vorderen Kopfe gelegenen, noch nicht in zwei Schichten differenzirten Ektodermbezirk überwachsen.

Auf die zuletzt beschriebenen Stadien haben einige Angaben GREGORY's (1906) Bezug, die ich zur Klärung der Sachlage in Kürze erörtern will. So bemerkt GREGORY über das Verhalten des Mesoderms im Stadium 29—30 (p. 650): „In der Höhe der ersten Schlundtasche erscheint das Mesoderm aus zwei Zelllagen zusammengesetzt — umschliesst eine deutliche Höhle, umgeben von cubischen Zellen — dieselbe nimmt caudal mehr und mehr ab, wird hinter der ersten Schlundtasche zu einem schmalen Spalt und erscheint wieder in ihrer früheren Form in der Höhe der vorderen Wand des Chordablastems. Hinter der zweiten Schlundtasche nimmt das axiale Mesoderm allmählich die Form eines schmalen Zellstreifens an, der zwischen Hirn, Chorda und Ohrbläschen hinzieht. Von hier ab geht dieser Zellstrang ununterbrochen in den 1. Urwirbel über.“ Diese Angaben kann ich durchaus bestätigen. Auch die maulbeerartige Gruppierung der Hohlräume im vorderen Mesodermabschnitte habe ich an zahlreichen, neu angefertigten Serien in ganz ähnlicher Weise wiederfinden können, wie sie GREGORY abgebildet hat. Bei der Berücksichtigung der thatsächlichen Befunde GREGORY's und nach dem Studium seiner „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische“ (1902) war mir nun seine Angabe (p. 651): „Vergleicht man die Textfigg. 2 und 7, so sieht man das mesodermale Zelllager, das sich oralwärts vom 1. Somiten an erstreckt, in gewissem Sinne segmentirt, und zwar in der von VAN WIJHE mitgetheilten Weise, aber entgegengesetzt den von FRORIEP bei *Torpedo* gemachten Beobachtungen, der im präotischen Abschnitte die Existenz von wirklichen¹⁾ Segmenten leugnete“, nicht ganz verständlich. Weist doeh der Vergleich dieser Abbildungen mit den der vorerwähnten Arbeit (1902) beigegebenen Textfigg. 8 und 9 (p. 184, 187) darauf hin, dass bei *Ceratodus* — mutatis mutandis — ganz ähnliche Verhältnisse bestehen, wie bei *Salmo alsaticus*, hinsichtlich welcher Form GREGORY ausdrücklich bemerkt, dass der vorderste deutlich abgrenzbare Somit hinter dem Hörbläschen liegt und dem 6. Somiten VAN WIJHE's und dem 2. distalen Somiten RABL's zu homologisiren sei. „Es zeigt sich“, bemerkt GREGORY weiter, „in der Region, unmittelbar unter und hinter dem Ohrbläschen beginnend, ein continuirlicher Streifen von Mesoderm, der sich bis an die vordere Abgrenzung der Augenblasen hinzieht. Im ganzen Gebiete vor dem Ohrbläschen, in der sogenannten präotischen Region, erscheint dieses Kopfmesoderm als ein ungliederter solider Zellstreifen — unmittelbar vor und hinter dem Hörbläschen nehmen die Zellen des Kopfmesoderms einen deutlich epithelialen Charakter an. In dieser

1) Im Originale nicht gesperrt.

epithelialen Bildung findet sich central ein sich nach vorn verjüngender Spalt, der sich lumenlos eine kurze Strecke weit in das präotische Mesoderm fortsetzt. Das postotische Mesoderm zeigt an seiner dorsalen wie ventralen Seite eine Gliederung. Es wird dieser Theil durch einsenkende Furchen in zwei Querswülste zerlegt, die in einen vorderen kürzeren (k_1) und einen hinteren längeren (k_2) zerfallen. Es erscheint mir nach den Angaben RABL's nicht zweifelhaft, dass in dem mit k_1 bezeichneten Gebilde, das vom oralen Kopfmesoderm nicht mehr abgegliedert erscheint, der von diesem Autor als erster distaler Somit bezeichnete Abschnitt vorliegt. Es ist nach VAN WIJHE's Angabe der 5. Kopfsomit. — Daraus ergibt sich für die Knochenfische die Schlussfolgerung, dass der mit k_2 bezeichnete Abschnitt des Kopfmesoderms einem allerdings rudimentären Somiten homolog ist (p. 185, 186). Bei *Ceratodus* liegen nun doch im Wesentlichen ganz ähnliche Verhältnisse vor! Auch bei dieser Form ist das vorderste myotomliefernde Dorsalsegment gegen das unsegmentirte Mesoderm nur unvollkommen abgegrenzt und entspricht dem ersten distalen Somiten RABL's bzw. dem 5. Segment VAN WIJHE's. Der vor ihm gelegene Mesodermabschnitt ist „continuïrlich und ungegliedert“, „wirkliche Segmente“ bestehen in diesem Abschnitte nicht. Jener centrale Spalt im unsegmentirten Mesoderm erscheint bei *Ceratodus* — der obwaltenden Tendenz zur Höhlenbildung entsprechend — etwas ausgeweitet und besitzt auch nach vorn hin eine grössere Ausdehnung. — Ich finde also, dass gerade die Verhältnisse bei *Ceratodus* die Auffassung RABL's — und in gewissem Sinne auch die FRORIEP's bestätigen und wir uns von der Existenz von wirklichen Segmenten im otischen und präotischen Bezirke des Kopfmesoderms bei *Ceratodus* nicht überzeugen können.

Was RABL (1891) zunächst für Selachier angegeben hat, gilt auch für *Ceratodus*: „Am Mesoderm jeder Körperhälfte kann ein vorderer unsegmentirter, ein mittlerer segmentirter, dessen dorsaler Theil sich in die Ursegmente gliedert, und ein hinterer, ebenfalls unsegmentirter Abschnitt unterschieden werden. Sowohl Urwirbel wie Seitenplatten des mittleren Mesodermabschnittes setzen sich in das proximale (vordere) und distale (hintere) unsegmentirte Mesoderm fort. Deshalb besitzt der 1. Urwirbel vorn keine scharfe Grenze, er ist nach vorn offen und setzt sich ebenso wie die Seitenplatten continuïrlich in das unsegmentirte Mesoderm des Vorderkopfes fort“ (p. 118, 119). Auch die Communication der ersten Urwirbelhöhle mit dem im unsegmentirten Mesoderm aufgetretenen Lücken- und Hohlraumssystem verhält sich bei *Ceratodus* in ganz ähnlicher Weise wie bei Selachiern. Ebenso erfolgt auch die weitere Differenzirung und theilweise Gliederung des unsegmentirten Kopfmesoderms — die Bildung der einzelnen sogenannten Kopfhöhlen — bei *Ceratodus* in ganz ähnlicher Weise wie bei Selachiern (vergl. meine Taf. XLV/XLVI, Fig. 1, 5 mit den Tafelabbildungen, die RABL seinem Wiener Referate [1892] beigegeben hat). Auch bei *Pristiurus* liegt die erste segmentale Spalte eine gute Strecke weit hinter dem Hörbläschen, so dass nicht nur der präotische, sondern der ganze in der unmittelbaren Umgebung des Hörbläschens gelegene Abschnitt des Kopfmesoderms unsegmentirt ist. Dagegen tritt der correlative Zusammenhang zwischen der schon sehr frühzeitig eintretenden Gliederung der dorsalen Mesodermkante und der Anlage der Hirnnerven, die Branchiomerie des Mesoderms bei Selachiern Anfangs nicht in so unmittelbarer Weise in Erscheinung, wie bei *Ceratodus*. Im Wesentlichen stimmen indess die Befunde vollkommen überein. — Ich kann also auch für *Ceratodus* die Angabe RABL's nicht bestätigen, dass die Abschnitte, in welche der vor dem ersten Myotom gelegene Theil des Kopfmesoderms unvollkommen gesondert erscheint, kaum eine entfernte Aehnlichkeit mit Dorsalsegmenten aufweisen und weder nach der Art ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung, noch nach ihren Beziehungen zu den Nerven mit solchen übereinstimmen. Da, wie oben gezeigt wurde, nicht nur die erste Ausbildung, sondern auch die Segmentirung des Mesoderms in einer, der Cervicalregion entsprechenden Stelle des Keimes einsetzt, so müssen wir bei der Suche nach vorderen Somiten zunächst das vor dem ersten Myotome gelegene Gebiet in Betracht ziehen. Aber gerade in diesem Gebiete vermissen wir jegliche Spur einer Segmentirung, gerade hier wird das Mesoderm von einem einheitlichen Längscanal

durchzogen, der auch zeitlich ganz unabhängig von den Segmenthöhlen auftritt — bei Selachiern z. B. ist die zuerst auftretende (Prä-)Mandibularhöhle schon sehr geräumig, während in den vordersten Somiten noch gar kein Lumen nachweisbar ist. — Die Mesodermabschnitte des Vorderkopfes entsprechen also weder in ihrer Anordnung, noch in ihrer weiteren Differenzierung den Dorsalsegmenten. Wenn letzteres der Fall wäre, dann müssten sie doch durch segmentale Spalten vollständig von einander gesondert sein und wenigstens in ihrer medialen Wand ein epitheliales Gefüge ausweisen. — Es ist also auch an dem sich entwickelnden *Ceratodus*-Kopfe ein vorderer grösserer unsegmentirter, von einem kleineren segmentirten Abschnitte zu unterscheiden; die Grenze zwischen den beiden Abschnitten ist durch das vordere Ende des ersten Myotoms gegeben.

Mit der Auffassung FRORIEP'S (1902) stimme ich also insofern überein, als ich auch bei *Ceratodus* einen hinteren segmentirten — spinalen — von einem vorderen unsegmentirten — präspinalen Abschnitte unterscheiden kann. Differenzen bestehen nur hinsichtlich der Abgrenzung dieser beiden Abschnitte. FRORIEP lässt nämlich entgegen den Angaben RABL'S die Urwirbelreihe ursprünglich bis an das vordere Ende des persistirenden Theiles der Chorda dorsalis, nämlich bis an das rostradorsale Ende der ersten Schlundtaschen, i. e. bis an die Convexität des sogenannten Darmscheitels heranreichen, so dass also diese Stelle der primitiven Grenzlinie zwischen dem präspinalen und spinalen Abschnitte entsprechen sollte, welch' letzterem also die ganze, histologisch als solche charakterisirte Chorda dorsalis angehörte. Der präspinale Abschnitt sollte dann secundär durch die Auflösung der vorderen Urwirbel in Mesenchym, also auf Kosten des spinalen Abschnittes eine Vergrößerung in caudaler Richtung erfahren und zwar in der Weise, dass der präspinale, vor den ersten Schlundtaschen gelegene Abschnitt des Kopfmesoderms „die Matrix für sämtliche Visceralbögen dem sich in Mesenchym auflösenden und zurückweichenden Urwirbelmaterialie auf dem Fusse nachfolgt und so in Gebiete einrückt, die früher von Urwirbeln eingenommen waren“ (p. 44). — Bei *Ceratodus* reicht die Reihe der Dorsalsegmente, so wie es RABL für *Pristiurus* angegeben hat, und wie ich es für *Scyllium st.* bestätigen kann, nicht einmal bis an das Hörbläschen, geschweige denn bis an das dorsale Ende der ersten Schlundtasche heran, so dass also etwa die Hälfte des unsegmentirten Mesoderms parachordal gelegen ist. Dieser Mesodermabschnitt ist nicht secundär in dieses Gebiet eingerückt, sondern autochthonen Ursprunges. Von einer Rückbildung vorderer Segmente, sowie einer nachfolgenden Bewegung des unsegmentirten Zellmaterialies in caudaler Richtung konnte ich bei den untersuchten Formen nichts bemerken.

Am Vorderkopfe von Amphibienembryonen, und zwar urodeler wie anurer Formen, bei denen es nicht zur Bildung von Kopfhöhlen kommt, kann von einer Segmentirung des vor dem ersten Myotome gelegenen Mesodermabschnittes wohl überhaupt keine Rede sein. Dass die „inneren Segmente“ GOETTE'S zum Theil nur mit einander zusammenhängende Ballen eines einheitlichen Mesoderms sind, wurde bereits oben hervorgehoben. — Auch SEWERTZOFF (1892) betont, daß bei *Pelobates* in dem vor der Hörblase gelegenen Mesodermabschnitte eine Segmentirung nicht zu bemerken sei. Zwischen der Hörblase und der Vagusanlage waren im Mesoderm drei Hohlräume zu bemerken, deren Wandung von Zellen gebildet wird, die etwas unregelmässiger angeordnet sind, wie in den Leibsegmenten“ und später wieder verschwinden, so dass in der Kopfreion ein unsegmentirtes Mesoderm zurückbleibt“ (p. 103). — Es ist sehr beachtenswerth, dass auch AGAR (1907) bei *Lepidosiren* in dem vor dem ersten Myotome gelegenen Mesodermabschnitte eine Segmentirung vermisst, und die vordere Grenze des 1. Urwirbels (Myotomes) eine kurze Strecke — meist etwas mehr als eine Urwirbel-länge — gelegen findet.

Aus dem Dargestellten ergibt sich, dass die nur ganz unvollkommen von einander gesonderten und unregelmässig gestalteten Zellcomplexe und Hohlräume, welche der vor dem ersten Myotome gelegene Abschnitt des Kopfmesoderms bei *Ceratodus* und anderen Anamniern aufweist, keine metamere Anordnung besitzen und daher nicht im Sinne VAN WIJHE'S als Somiten aufgefasst werden dürfen. Es handelt sich hierbei um eine ganz

secundäre Erscheinung, die bei der Beurtheilung der Frage, ob bei den Vorfahren dieser Anamnierformen in der otischen und präotischen Region eine segmentale Anordnung bestanden habe und in wie weit der Vertebratenkopf beim Vergleiche mit dem Verhalten des *Amphioxus* als eine mit der Ausgestaltung der Sinnesorgane und des centralen Nervensystems erworbene und weiter ausgestaltete Bildung aufzufassen sei, ohne Belang ist.

Die Art und Weise, wie jene schnabelförmige, bis nahe an die Stelle des Neuroporus anterior heranreichende, zwischen dem Ektoderm und der Hirnwand eingekeilte, solide Ausladung der Urdarmwand, bezw. der vorderen Wandung der entodermalen Mundbucht durch die Einkrümmung des Hirnrohres zurückgedrängt und zum Verschwinden gebracht wird, erscheint mit Rücksicht auf die von Miss PLATT (1892) bei *Acanthias* erhobenen Befunde beachtenswert. Ihrer Publication entnehmen wir, dass bei *Acanthias*-Embryonen, die sich gerade vom Blastoderm zu erheben beginnen, der Darmcanal — bezw. die innere Mundbucht — bis an das vordere Ende der Neuralplatte heranreicht. In diesem Stadium setzt sich das noch aus wenigen Somiten bestehende segmentirte Mesoderm nach vorn in den noch ganz indifferenten unsegmentirten Abschnitt des Mesoblasts fort, der noch mit der dorsalen Urdarmwand zusammenhängt. — Zur Zeit des Auftretens der Mandibularhöhle, die als erste von allen Kopfhöhlen entsteht, hängt deren mediale Wand noch mit der verdickten dorsomedialen Wand des Darmes zusammen, in welche sich auch die Chorda dorsalis einsenkt. Der vordere Abschnitt der Darmanlage bildet ein blind endigendes Rohr, dessen dorsale, verdickte Wand also einerseits mit den Mesodermflügeln, andererseits mit der Chorda dorsalis im Zusammenhange steht. Dieses Verhalten würde demnach etwa einem Zustande entsprechen, der bei *Ceratodus*-Embryonen aus dem Stadium 26 besteht — wenn wir davon absehen, dass bei dieser Form die Chorda dorsalis nicht so weit nach vorn reicht, wie bei Selachiern. — Infolge einer unmittelbar hinter der (vorderen) Commissur der Neuralwülste auftretenden queren Einsenkung, der Neuralplatte sollen nun die Zellen der vordersten Darmabschnitte durch einander geschoben und das Darmlumen zur Obliteration gebracht werden, während sich die dorsale Verdickung nach beiden Seiten hin ausdehnt, gewissermaassen ausweicht. „Corresponding to the depression in the floor of the neural plate, the cells of the alimentary canal below, are closely crowded upon one another, while the lumen they enclose gradually disappears, meanwhile those cells which here formed the thickened middorsal wall of the canal have extended laterally, and a small median groove opening into the canal is found between them“ (p. 252). Diese Spalte, bezw. Grube ist übrigens in der Abbildung ganz undeutlich und wohl nur schematisch eingezeichnet. Nach vollzogener Vereinigung der Neuralwülste soll nun dieser vorderste, bis an den Neuroporus anterior reichende Abschnitt des Darmcanals durch die Einsenkung und unmittelbare Anlagerung des Infundibularabschnittes der Hirnwand an das Ektoderm vom definitiven Darmcanal getrennt werden. Von dem vor und hinter dem Infundibulum gelegenen Zellcomplexe schieben sich nun nach beiden Seiten hin Zellen vor, von denen die hinter demselben gelegenen die Wandung der Prämandibularhöhlen, die vor ihm befindlichen die Wand eines vordersten Kopfhöhlenpaares bilden, der sogenannten „anterior head cavities“. — HOFFMANN (1896) ergänzt die Befunde der Miss PLATT und kommt zu folgendem Ergebnis: „In ganz jungen Entwicklungsstadien streckt sich der embryonale Urdarm als ein breiter solider Zellstrang unterhalb des Theiles des Gehirnes, welcher dem späteren Zwischenhirn entspricht bis zum Neuroporus aus, mit dessen ventraler resp. vorderer Wand er continüirlich zusammenhängt. Schon sehr frühzeitig gliedert sich dieser solide Zellstrang, indem er sich von dem Neuroporus zurückzieht, in drei Partien, eine mittlere und eine bilaterale, die sich caudalwärts hinter dem Zwischenhirn unmittelbar in die Urdarmwand resp. in das aus der Urdarmwand sich anlegende vorderste palingenetische Somitenpaar und die Querbrücke, welche das Paar verbindet, fortsetzen und vor dem Zwischenhirn mit einander in directem Zusammenhange bleiben.“ — „Die axiale Partie bildet sich, für so weit sie unter dem Zwischenhirne liegt, vollständig zurück. Dadurch kommt dieser Hirntheil, der in ganz jungen Entwicklungsstadien durch eine unmittelbare Fortsetzung des embryonalen Urdarmes von der Epidermis getrennt war, jetzt unmittelbar auf die

Epidermis zu liegen. Die paarigen Partien schnüren sich in den späteren Perioden der Entwicklung caudalwärts jederseits vollständig von dem ersten palingenetischen Somiten ab, in ihrem hinteren Abschnitte erhalten sie eine geräumige Höhle, welcher jener der drei vordersten palingenetischen Somiten durchaus ähnlich ist. Aus ihren Wänden entstehen keine Muskelfasern, sondern einfach das Mesenchymgewebe, resp. das embryonale Bindegewebe des Vorderkopfes. Cranialwärts setzen sich die in Rede stehenden Partien, indem sie sich schon frühzeitig in Mesenchymgewebe auflösen, bis zum Vorderende des Kopfes fort, wo sie mit der vor dem Zwischenhirn gelegenen axialen Partie, welche sich ebenfalls in Mesenchymgewebe aufgelöst hat, confluieren“ (p. 256). — An *Scyllium*-Embryonen konnte ich feststellen, dass sich der fragliche Process im Wesentlichen in derselben Weise vollzieht, wie bei *Acanthias*, nur mit dem einen Unterschiede, dass bei dieser Form in den vordersten Abschnitten der Mesodermflügel keine Höhlenbildung auftritt. Auch bei *Scyllium* reicht zur Zeit der Erhebung des Keimes über den Dotter der Urdarm bis an das vordere Ende der Neuralplatte heran. Eine ziemlich breite mediane Zone seiner dorsalen Wand ist verdickt und gibt einerseits den paarigen Mesodermflügeln, andererseits der Chorda dorsalis den Ursprung (axiale Mesodermkeime, Chordablasten), welche letztere bis in das Gebiet des vorderen Endes der Mandibularhöhlen abgeschnürt wird. Die axialen Mesodermkeime reichen dagegen bis an das vorderste Ende der Urdarmwand bzw. der inneren Mundbucht, woselbst sie unter denselben Erscheinungen wie bei *Ceratodus* in einander übergehen. Noch bei Embryonen mit 8 Ursegmenten, deren Medullarwülste sich im Rumpfgebiete bereits an einander gelegt haben, steht der zu beiden Seiten des vorderen Chordaendes gelegene Mesodermabschnitt, welcher die Wandung der zuerst von allen Kopfhöhlen auftretenden (Prä-)Mandibularhöhlen liefert, noch in unmittelbarem Zusammenhange mit dem vordersten Abschnitte der Mesodermflügel und bildet mit diesem eine vollkommen einheitliche Anlage. Ich finde also die Angabe der Miss PLATT, dass die Mesodermplatten mit den Mandibularhöhlen ihr vorderes Ende erreichen, nicht bestätigt. Die Wandung der Mandibularhöhlen geht gerade so wie die vordersten Abschnitte der Mesodermflügel aus der dorsalen Urdarmwand bzw. den in dieser enthaltenen axialen Mesodermkeimen hervor. Ein Unterschied besteht nur darin, dass die dorsale Urdarmwand in diesem vordersten Abschnitte ausschliesslich Mesoderm liefert, im Gebiete der Mandibularhöhlen aber auch noch die median gelegene Chorda dorsalis. — Es verlängert sich also das in die dorsale Urdarmwand eingeschaltete dorsomediane Chordablastem nicht bis ans vordere Ende der letzteren und erscheint in diesem Gebiete gewissermassen in seiner Entfaltung unterdrückt. Dagegen reichen die beiden axialen Mesodermursprungszonen ebenso wie bei *Ceratodus* bis ans vordere Ende der Urdarmwand, woselbst sie infolge des Mangels eines dorsomedianen Chordablastems mit einander vereinigt auftreten. Diese vordersten Abschnitte der dorsalen Urdarmwand produciren die betreffenden Abschnitte des axialen Mesoderms zu einer Zeit, in welcher sich der Keim sehr rasch durch intususceptionelles Wachstum nach vorn verlängert. An dieser Längenentwicklung betheiligen sich die beiden primären Componenten der Kopfanlage — die Neuralplatte und die Urdarmwand mit den in sie eingeschalteten axialen Mesodermkeimen — in ungleichem Maasse. Die Neuralplatte hat ebenso wie *Ceratodus* gewissermassen die Vorherrschaft erlangt. Ihr intususceptionelles Flächenwachsthum geht sehr rasch vor sich, während die Urdarmwand im Wachsthum zurückbleibt. Auf diese Weise entfernt sich das vordere Ende der Neuralplatte, der Bezirk des Neuroporus anterior immer mehr vom vorderen Ende der Urdarmwand, die sich nach vorn zu allmählich verdünnt. Dieser zwischen der Neuralplatte und dem Ektoderm ausgebreitete solide Fortsatz der Urdarmwand der inneren Mundbucht besteht bei *Scyllium* aus dicht an einander gefügten, spindeligen Elementen, zeigt also kein epitheliales Gefüge. Es ist auch kein centrales Lumen vorhanden, welches etwa mit der Darmhöhle communiciren würde. Wohl aber finden sich — besonders an lädirten Objecten — da und dort kleinere, unregelmässig begrenzte, rissige Spalten, die als Artefacte zu betrachten sind. Dieser Zellcomplex wird nun bei der Einkrümmung des Hirnröhres durch die sich dem Ektoderm anlagernde Infundibularwand von der Wand der inneren Mundbucht isolirt. Noch vor der Ablösung

lockert er sich bereits auf und nimmt die Beschaffenheit indifferenten Bindegewebes an. Er breitet sich dann nach beiden Seiten hin aus und liefert so die paarigen Mesodermabschnitte, in denen bei *Acanthias* die vordersten Kopfhöhlen auftreten. Es wird also bei *Scyllium* — und ebenso scheint es sich nach HOFFMANN's Schilderung der tatsächlichen Befunde bei *Acanthias* zu verhalten — nicht das vordere Ende des „Darmcanals“ durch die Einkrümmung des Hirnröhres und die Anlagerung der Infundibularwand an das Ektoderm vom übrigen Darm abgeschnürt, und die Höhlen, welche bei *Acanthias* in den seitlichen Abschnitten dieses axialen Mesodermbezirkes auftreten, sind nicht Derivate der Urdarmhöhle, sondern secundär im Mesoderm entstandene Spalträume. Dies sind also die tatsächlichen Befunde.

Bei *Ceratodus* und den Amphibien besteht hinsichtlich des Verhaltens des vorderen Abschnittes des Kopfmesoderms insofern eine gewisse Übereinstimmung mit dem Verhalten bei jungen Selachierembryonen, als die Bildung der axialen Mesodermflügel bis an das vordere Ende des Kopfdarmes erfolgt. An dieser Stelle gehen die dorsomedianen vereinigten Mesodermflügel, immer schmäler werdend, in jene schnabelförmige, zwischen dem Ektoderm und der Hirnwand sich einkeilende, solide Ausladung der Urdarmwand über, die im Vergleiche mit den Befunden bei Selachiern erheblich verkürzt erscheint. Zu einer weiteren Entwicklung oder gar zu einer passiven Isolirung dieses vordersten Abschnittes der Urdarmwand kommt es jedoch bei *Ceratodus* nicht. Es wird vielmehr durch die Einkrümmung des vorderen Hirnendes das ganze orale Darmende zurückgeschoben und jene schnabelförmige Ausladung zum Verschwinden gebracht. Immerhin verdient schon jetzt hervorgehoben zu werden, dass jene vordersten Ausläufer der paarigen Mesodermflügel vor denjenigen Abschnitten derselben gelegen sind, welche die Wandung der Prämandibularhöhlen (GREGORY) liefern.

Die geschilderten Befunde am vorderen Kopfe weisen darauf hin, dass der orale vorderste Abschnitt der Urdarmwand im Laufe der Ontogenese einer gewissen Rückbildung verfällt. Je weiter wir die dorsale Urdarmwand von der perennichordalen Region aus nach vorn verfolgen, desto mehr weichen die an ihr sich abspielenden Entwicklungsvorgänge im regressiven Sinne von dem typischen Geschehen im segmentirten Gebiete ab. Zunächst tritt das Chordablastem zurück, die Ausbildung der Chorda erscheint unterdrückt, die der paarigen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel verschmelzen mit einander. Die Mesodermflügel nehmen nach vorne zu an Breite ab, sie sind unsegmentirt und werden in ihren Leistungen immer bescheidener. Die dorsale Urdarmwand mit den in sie eingeschalteten axialen Mesodermkeimen überragt das Darmlumen auf eine ansehnliche Strecke und wird entweder von dem sich einkrümmenden Hirnröhre zurückgeschoben, oder theilweise isolirt und nimmt dann (bei Selachiern) die Beschaffenheit des Mesoderms an. Alle diese Erscheinungen vollziehen sich unter dem dominirenden Einfluss der Anlage des Neuralrohres, welches im Vorderkopfe die Vorherrschaft behauptet, und die Urdarmwand in ihrer Entfaltung hindert und sie gewissermaassen unterdrückt. Dies zeigt in anschaulicher Weise ein Vergleich der Fig. 4—10 der Taf. LVI/LX. Im Stadium 26 befindet sich das dorsale Ende der ersten Schlundtasche in ansehnlicher Entfernung vom Grunde der entodermalen Mundbucht, eine breite Querzone der Darmwand schiebt sich zwischen sie ein. In dem Maasse nun, als sich das Neuralrohr verlängert und einkrümmt, wird dieser Darmabschnitt immer mehr eingeschränkt. Die Chorda dorsalis kommt in dieser Zone der Urdarmwand überhaupt nicht mehr zur Entwicklung, sie ist überflüssig geworden. — Wir dürfen wohl annehmen, dass die Ontogenese in diesen Entwicklungsstadien in abgekürzter und veränderter Form Vorgänge wiederholt, die auch in der Phylogenese die Gestaltung des Wirbelthierkopfes in erheblicher Weise beeinflussten. Die ontogenetischen Befunde machen es wahrscheinlich, dass es in der Phylogenese Formen gegeben habe, deren Urdarmwand mit ihren Componenten (dem Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen) in ihrer Längenentwicklung mit dem primitiven gestreckten Hirnröhre gleichen Schritt gehalten hat. — Bei solchen Formen dürfte die Mundöffnung in der Nachbarschaft des Neuroporus eines wie beim *Amphioxus* gestreckten Neuralrohres durchgebrochen sein. Der Kiemendarm

dürfte also nach vorn hin eine grössere Längenausdehnung besessen haben. Für eine solche Annahme werde ich in einem folgenden Abschnitte durch den Nachweis rudimentärer, vor der hyomandibularen Schlundtasche gelegener Schlundtaschenanlagen, sowie bei der Erörterung der morphologischen Bedeutung der Ciliarplakode weitere Belege erbringen. — Bei der zunehmenden Entfaltung des Gehirnes und der vorderen Sinnesorgane musste nun wohl eine Reduction der vorderen Abschnitte der dorsalen Urdarmwand bzw. des Kiemendarmes eintreten. Die Mundbucht wurde durch das sich immer mehr vergrößernde und einkrümmende Hirnröhr allmählich zurückgedrängt, die im vordersten Darmabschnitte ausgebildeten Abschnitte des Kiemensapparates verfielen der Reduction, um anderen Gebilden Platz zu machen. — Von der zurückgedrängten Urdarmwand erhalten sich anscheinend am längsten die in ihr enthaltenen Mesodermkeime, welche bei den Selachiern wenigstens bis zu einem gewissen Grade ihre Potenz beibehalten haben. Dieser Abschnitt der dorsalen Urdarmwand bzw. der axialen Mesodermkeime erscheint nun, da die entodermale Mundbucht (also die angrenzenden ventralen Wandabschnitte) zurückgeschoben ist und in einiger Entfernung vom vorderen Kopfe durchbricht als ein präorales Gebilde. Insofern können wir jenen schnabelförmigen rudimentären Fortsatz der dorsalen Urdarmwand der *Ceratodus*- und Amphibienembryonen als einen präoralen Abschnitt derselben bezeichnen. Der homologe, durch eine partielle Anlagerung des Hirnröhres an das Ektoderm isolirte Zellcomplex bei Selachierembryonen stellt gewissermaassen einen präoralen axialen Mesodermkeim der Urdarmwand dar, deren übrige Componenten in diesem Abschnitte der Rückbildung verfielen. Von ihm aus breiten sich nach den beiden Seiten die präoralen Abschnitte der axialen Mesodermflügel aus, in denen bei *Acanthias* die „anterior head cavities“, die vor den sogenannten Prämandibularhöhlen gelegenen „präoralen Mesoderm- oder Kopfhöhlen“ entstehen.

Im **Stadium 32** hat die Abschnürung des Vorderkopfes bereits in die Region der Hörblase vorgegriffen (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 32s). Das vordere Kopfe erscheint offenbar in Folge der Raumbegrenzung durch die Eihüllen dem Dotter angelagert und, wie bereits SEMON angegeben hat, meist etwas nach der Seite geneigt. Man ist daher gezwungen, an in situ conservirten Embryonen den Medianschnitt aus der Serie zu reconstituieren. An einem solchen Schnitte (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11) zeigt sich der Fortschritt der Einkrümmung des Hirnröhres sowie des Vordringens der entodermalen Grenzfalte, deren Blätter immer mehr auseinander weichen, sehr deutlich. Die Veränderungen am Hirnröhre kommen auch am Profile des Vorderkopfes zum Ausdruck, welcher eine der (Mittel-)Hirnrückkrümmung entsprechende Ausladung aufweist und seine ehemals gleichmässige dorsale Rundung verliert (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 30s, 32s). Diese Verhältnisse lassen auch die beiden Ansichten des auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 11 und 12 abgebildeten Modelles erkennen, an denen vor allem das die Abschnürung des Vorderkopfes einleitende Vordringen der entodermalen Grenzfalte in Erscheinung tritt. Deren ventromedianer Abschnitt ist nun unterhalb der dritten Schlundtasche gelegen — soweit besitzt also der Kiemendarm eine ventrale Wandung. — Im Faltenraum zwischen den beiden Blättern der entodermalen Grenzfalte haben sich die von beiden Seiten her medialwärts vordringenden Pericardialsäcke, die vordersten Abschnitte der Seitenplatten des axialen Mesoderms mit einander vereinigt. Es weist daher das Modell der Taf. XLV/XLVI, Fig. 12, sowie die Fig. 11 der Taf. LIX/LX in der Concavität der Grenzfalte einen medianen Mesodermdurchschnitt auf, während im vorhergehenden Stadium in derselben Ansicht (Taf. LIX/LX, Fig. 10) erst der ventromediale freie Rand des rechten Pericardialsäckchens durch den Spalt der Grenzfalte zu sehen war. Im Uebrigen haben sich — wenn wir vom Verhalten der freien Mesodermzellen absehen — am Mesodermmantel keine wesentlichen Veränderungen vollzogen. Der ventrale, dem Ektoderm unmittelbar anliegende Theil der Dotterzellenmasse, bzw. der vorderen Wand des ventralen Darmlumens wird durch die zunehmende Ausbreitung der Mesodermflügel immer mehr eingeengt. Dies zeigt ein Vergleich der beiden Abbildungen 9 und 10 der Taf. LVII/LVIII, welche zwei modellirte Embryonen aus dem Stadium 32 und 30 von der Ventralseite her betrachtet darstellen. Im

Stadium 31 weist der freie Rand der Mesodermflügel noch eine ziemlich erhebliche Ausdehnung auf und erscheint nahezu herzförmig begrenzt. Im Stadium 32 liegt ein viel kleinerer Abschnitt der Dotterzellenmasse frei, die Mesodermflügel schieben sich von allen Seiten her concentrisch gegen die Mitte vor, wobei auch der ventromedian gelegene Abschnitt des peristomalen Mesoderms an Längenausdehnung zunimmt. Der peristomal entstandene Randstreif der Mesodermflügel verdickt sich durch die stete Proliferation seiner zelligen Elemente immer mehr und erscheint in eine rinnenförmige Einsenkung der Dotterzellenmasse eingebettet (*). Im Stadium 31 hat sich das peristomale Mesoderm von den seitlichen Abschnitten des Urmundes abgelöst, im Stadium 32 auch von dessen ventralem Rande. Es vollzieht sich hier ein ähnlicher Vorgang, wie bei der Ausschaltung der axialen Mesodermflügel aus der dorsalen Urdarmwand. Der Urmundrand ist auf diese Weise zum Afterrand geworden. Der axiale Keimbezirk der dorsalen Urmundlippe wurde schon im vorhergehenden Stadium durch die Ablösung der ektodermalen Körperdecke bzw. durch die Ausbildung der Prostomanakht von der directen Begrenzung des Urmundes, bzw. des Afters ausgeschaltet. Er zieht sich nun immer mehr und mehr zurück. Zwischen ihm und dem After entsteht eine ektodermale Falte, deren inneres Blatt die hintere Wand der Cloake bildet, und durch Vermittelung der neuroenterischen Verbindung in die dorsale terminale Appositionszone übergeht (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 9—11). Wir können nun bereits von einer Cloake sprechen, weil sich der mesodermale primäre Harnleiter (FELIX) (der Vornierengang) zu beiden Seiten in diese Uebergangsstelle eingesenkt hat. Er ist noch solid, seine Wandung zeigt noch keine epitheliale Anordnung. Die in der Abbildung braun punktirt dargestellte axiale Mesodermursprungszone der terminalen dorsalen Appositionszone verschmälert sich gegen diese Uebergangsstelle hin und endigt knapp neben der Einmündungsstelle des primären Harnleiters. Die Mesodermkeime der terminalen Appositionszone weisen nun nach Abschnürung der seitlichen Abschnitte ein ganz ähnliches Verhalten auf, wie in den jüngeren Stadien, bei denen die seitlichen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes noch nicht in Thätigkeit waren. Die gegen die Cloake gewendeten Ausläufer der scheinbar einheitlichen terminalen Mesodermursprungszonen apponiren im Laufe der weiteren Entwicklung die Randstreifen der noch anzulegenden Abschnitte der Mesodermflügel. In diesen Ausläufern bleibt noch ein dorsolateraler Rest des peristomalen Mesodermkeimes beiderseits erhalten.

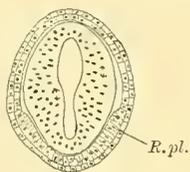


Fig. 130.

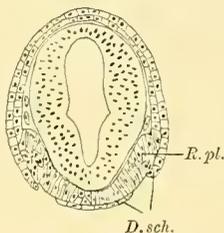


Fig. 131.

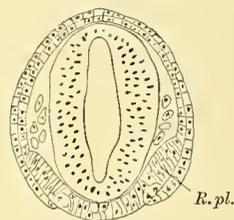


Fig. 132.

Betrachten wir die Ventralseite des Kopfes (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 32), so fallen uns zwischen den Augenblasen und dem vorderen Kopfende zu beiden Seiten leichte Vorwölbungen auf (1901), von denen medial und caudalwärts gegen die Stelle der Mundbucht hin seichte Rinnen verlaufen, die SEMON als Nasenrinnen (*nr.*) bezeichnet hat. Auf Querschnitten (vergl. Textfigg. 130—132) zeigt sich, dass diese Vorwölbungen durch die Riechplakoden bedingt werden, die als Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms entstanden sind und sowohl gegen das Hirnröhre hin (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 *R.pl.*), wie gegen die äussere Oberfläche etwas vortreten. Zwischen diesen beiden bilateralsymmetrisch angeordneten Verdickungen der Sinnesschichte besteht schon von früheren Stadien her eine ventromediane Verdickung des Ektoderms, die noch vom Schlusse des Neuralrohres herrührt. Diese Verdickung des noch indifferenten Ektoderms ist im Verstreichen begriffen, während die benachbarten Riechplakoden eine rege Proliferation zeigen. Es scheint, dass diese ventromedian

gelegene Stelle von der vorderen bzw. dorsalen Seite her durch die Deckschichte des angrenzenden Ektodermbezirkes überwachsen wird. Diese Schichte schicht sich an dieser Stelle zungenförmig gegen die Region der späteren Mundbucht vor und es sprechen keine Anzeichen dafür, dass sie autochthon durch lokale Differenzierung des Ektoderms an Ausdehnung gewinnen würde. Der ventromediane, zungenförmige Vorsprung der Deckschichte begrenzt nun mit den freien Rändern des von beiden Seiten über die Riechplatten sich vorschiebenden Bezirkes der Deckschichte (Schnitt 131) eine schmale frei zu Tage liegende Zone der Riechplatte, die den Grund jener rinnenförmigen Vertiefung an der Ventralseite des Kopfes bildet. Jener ventromediane Ausläufer der Deckschichte reicht noch nicht bis an die Ebene des Schnittes 132, in welcher daher die beiden

Rinnen in einander übergehen, wodurch deren „V“-förmige Anordnung zu Stande kommt. Weiter caudal (Schnitt 133) rücken die freien ventralen Ränder der Deckschichte immer näher, so dass der zwischen ihnen gelegene einschichtige, aus cubischen Zellen bestehende Bezirk des Ektoderms immer schmaler wird. Knapp vor der Stelle, wo sich die entodermale Mundbucht, das orale Darm-

ende an das Ektoderm anlegt, gehen die Ränder der Deckschichte in einander über (Schnitt 134). Die innere (Sinnes-)Schichte weist daselbst eine sehr beträchtliche Vergrößerung, insbesondere Verlängerung ihrer zelligen Elemente auf. So entsteht eine annähernd quer gestellte, das vordere Ende des Entoderms umsäumte Leiste (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 und 3) die Anlage der Hypophyse (*Hyp.*).

Der Schnitt 135¹⁾ trifft den, dem Hirnröhre anliegenden Abschnitt des oralen Darmendes, mit welchem die vordersten Abschnitte der Mesodermflügel im Zusammenhange stehen. Es liegt hier also noch ein Rest der Urdarmwand vor. Zu beiden Seiten schieben sich an der Darmwand die hohen, prismatischen Zellen der Hypophysenanlage (*Hyp.*) empor, welche das vordere Darmende sichelförmig umgiebt. Unmittelbar

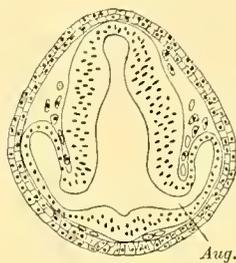


Fig. 133.

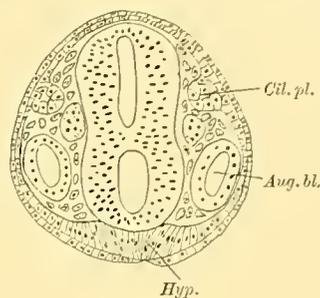


Fig. 134.

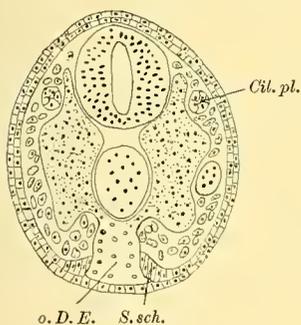


Fig. 135.

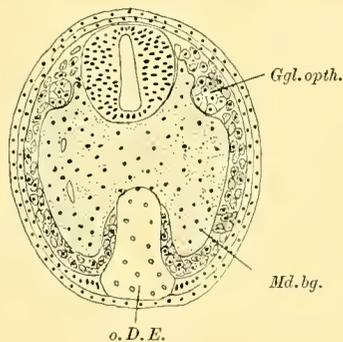


Fig. 136.

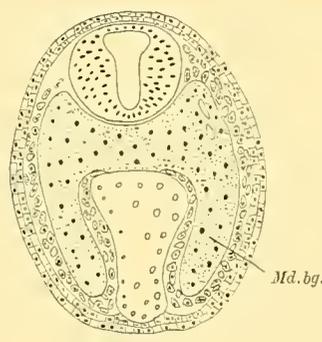


Fig. 137.

hinter der Hypophysenanlage, dort, wo das vordere Darmende dem Ektoderm anliegt, wird diese von einer einzigen Zelllage gebildet, welche sich in die Deckschichte des benachbarten zweischichtigen Ektodermbezirkes fortsetzt. Der Schnitt trifft die Infundibularwand des Vorderhirns, die zu beiden Seiten von den axialen Mesodermflügeln umgeben ist. Letztere erscheinen am folgenden Schritte 136 mit einander median vereinigt und von der etwas schräg getroffenen oralen Darmwand bereits abgelöst. In ihrem Inneren weisen sie unregelmäßig

1) Durch ein Versehen wurde in den Textfig. 135–137 das Entoderm nicht wie bei den übrigen Abbildungen in grauem Tone dargestellt.

zerstreute Lücken auf. An ihrer Aussenseite sind sie von freien Mesodermzellen überlagert, deren Ablösung von ihren dorsomedialen Abschnitten noch andauert. In ihre dorsolaterale Oberfläche ist das Ganglion ophthalmicum eingebettet, welches der in den vorhergehenden Schnitten getroffenen Ciliarplakode unmittelbar anliegt (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). Das orale Darmende erscheint gewissermaßen in das Ektoderm eingesenkt. Dieses wird an der Berührungsstelle der beiden Keimblätter von einer einschichtigen Lage cubischer Zellen gebildet, die sich in die Deckschicht der benachbarten Region fortsetzt. Die Sinnesschicht hört am seitlichen Rande der Berührungszone auf und staut sich geradezu am Entoderm an. Es liegt hier ein Ektodermabschnitt vor, der niemals zweischichtig gewesen war, sich also noch nicht in zwei Schichten differenziert hat. — In der Ebene des Schnittes 137 ist das Ektoderm auch an der Berührungsstelle mit dem vorderen Darmende zweischichtig, die Sinnesschicht umfängt das angelagerte Entoderm in ganz ähnlicher Weise, wie die seitlichen Ränder der Schlundtaschen. Der Durchschnitt durch das vordere Ende des Kiemendarmes erscheint keilförmig gestaltet; ventral und vorn an der Berührungsstelle mit dem Ektoderm ziemlich schmal (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 und 2), verbreitert es sich dorsal- und caudalwärts, woselbst die Mesodermflügel sich bereits von der Darmwand abgelöst haben. Die namentlich beim Vergleiche mit den correspondirenden Schnitten durch jüngere Embryonen (122, 104, 73) ziemlich beträchtliche Verschmälerung der Berührungszone mit dem Ektoderm (vergl. Taf. LXII/LXIII, Ansicht von vorn, Fig. 2), ist wohl eine Folge des ventralwärts gerichteten Vorwachsens der

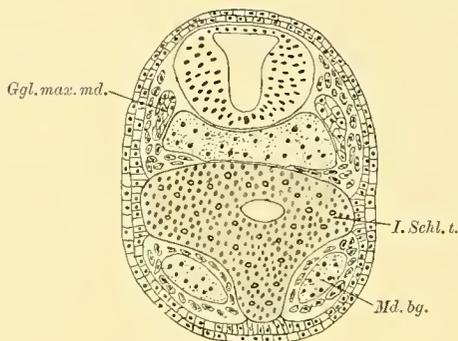


Fig. 138.

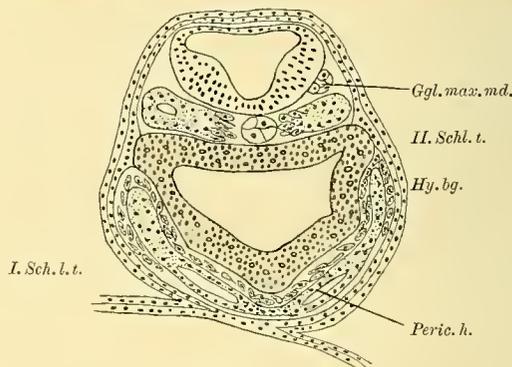


Fig. 139.

Mandibularbogen, welche die Tendenz haben, sich an der Ventralseite des Kiemendarmes mit einander zu vereinigen. Die ventrale Berührungszone zwischen dem Ektoderm und der ventralen Wand des Kiemendarmes nimmt in demselben Maasse in caudaler Richtung an Länge etwas zu, wie die ektodermale Grenzfalte nach innen, d. h. in ventrocaudaler Richtung weiter vorgreift. Dies zeigt sich sehr deutlich beim Vergleiche der Abbildungen 2, 4, 6, 8, 10, 12, Taf. XLV/XLVI. — Der dem Mandibularbogen angehörige Theil der Mesodermflügel erscheint im Schnitt 137 an seiner ganzen, dem Ektoderm sowie dem Entoderm zugekehrten Oberfläche von freien Mesodermzellen umgeben, in seinem Inneren sind einige asymmetrisch angeordnete kleine Lücken vorhanden. Der Schnitt 138 trifft die ersten Schlundtaschen in ihren seitlichen Abschnitten, in welchen die dorsale Verbreiterung der Darmwand (Schnitt 137, Taf. LXII/LXIII, Fig. 11, Dorsalansicht) ausläuft. Die seitlichen Ränder der ersten Schlundtasche sind in rinnenförmige Einsenkungen der Sinnesschicht des Ektoderms eingebettet (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 und 3). Hierbei handelt es sich wohl nicht um eine aktive, sondern um eine passive, durch den Druck der seitlich ausladenden Schlundtaschen bedingte Gestaltung des Ektoderms. Dieser Schnitt trifft ferner die Pars maxillomandibularis, des Trigemini, welche ventrolateralwärts einen Fortsatz bildet, die Anlage des Nervus maxillomandibularis (Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). Ein unmittelbar hinter dem cranialen Ende der Chorda dorsalis gelegter Querschnitt (Schnitt 139) lässt den Kiemendarm fünfeckig begrenzt erscheinen; zu beiden Seiten ragen die Ausladungen der ersten Schlundtaschen und der in ihren ventralen Abschnitten getroffenen

zweiten Schlundtaschen vor; ventral bildet die Darmwand eine kleinere, der Länge nach median verlaufende Ausladung, die Fortsetzung jenes kielförmigen, ventromedianen Vorsprunges am vorhergehenden Schnitte. Dieser Ausladung entspricht an der inneren Oberfläche eine seichte Furche, die am Ausgussmodell (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11) als Leiste erscheint. Dieser Abschnitt der Darmwand wurde in der letzten Entwicklungsphase durch die von beiden Seiten her vordringenden Mesodermflügel, die sich in der Medianebene bereits vereinigt haben, vollständig vom Ektoderm abgedrängt. Ich lasse es dahingestellt, ob jene ventromediane Rinne der Darmwand lediglich dadurch entstanden ist, dass die von beiden Seiten her andrängenden Mesodermflügel die ventrolateralen Abschnitte der Darmwand etwas nach innen zusammengedrängt, vorgedrängt haben, oder ob eine active Ausbuchtung der Darmwand stattfindet. — In der Umgebung des vorderen Chordaendes, im Bereiche des Ganglion maxillo-mandibulare beginnt sich die mediale Wand der Mesodermflügel, in deren Inneren sich kleinere Hohlräume finden, aufzulockern — ein Process, welcher, wie wir noch sehen werden, den ganzen dorsomedianen Abschnitt des unsegmentirten Mesodermtheiles ergreift. Es handelt sich hier im Wesentlichen um dieselbe Erscheinung, wie bei der ersten Ablösung der freien Mesodermzellen von den dorsalsten, dem Hirnrohre benachbarten Mesodermabschnitten, mit welchen dieser Process seinen Anfang nahm. — Im segmentirten Gebiete, woselbst die mediale Wand der Mesodermflügel zum grössten Theile in der Bildung des Myotomes aufgeht, ist dieser Process auf einen eng umschriebenen Bezirk der Wand der Dorsalsegmente beschränkt, das Angiosklerotom. Auch die Angiosklerotome beginnen sich in der Reihenfolge ihrer Ausbildung bereits aufzulockern und freie Mesodermzellen zu liefern, die sich zunächst dorsal- und medialwärts ausbreiten. — Die freien Mesodermzellen, welche im Schnitt 139 zwischen der ventralen Darmwand und dem axialen Mesoderm ventromedianwärts vorgedrungen sind, stammen fast alle von den Zellen ab, die sich hinter den Augenblasen von den dorsomedialen Mesodermabschnitten abgelöst haben. Die Abkömmlinge der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Gruppe sind eben daran, sich am ventralen Ende des Hyoidbogens mit den vom Mandibularbogen aus vordringenden Zellen zu vereinigen (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 11 und 12).

Die im Bereiche der Grenzalte, ventromedian vereinigten axialen Mesodermflügel bilden die epitheliale Wand der noch paarigen vordersten Cöloabschnitte, der Pericardialhöhlen, welche, wie der Frontalschnitt 140 zeigt, bis an die Hinterseite der ersten Schlundtasche vorreichen. In diesem Schnitte erscheint das Cölo nur auf der rechten Seite eröffnet, woselbst es übrigens insofern ein etwas atypisches Verhalten aufweist, als es durch eine dünne Zellwand in zwei Abtheilungen gesondert, gewissermassen abgekammert ist. Zwischen der epithelialen Wand der Pericardialsäcke und dem vorderen Darmende haben sich von beiden Seiten her abgeplattete freie Mesodermzellen eingeschoben, die der ersteren zwar innig anliegen, aber nirgends andere als nachbarliche Beziehungen zu ihr aufweisen. — Ein etwas weiter dorsal geführter Parallelschnitt (Schnitt 141) zeigt die Pericardialhöhlen im Grunde der entodermalen Grenzalte bereits von einander gesondert. Die rechte Pericardialhöhle erscheint wie im vorhergehenden Schnitte durch eine Zellplatte (*) in zwei Abtheilungen gesondert. Zugleich mit den Pericardialsäcken trifft der Schnitt den an diese unmittelbar anschliessenden verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel. Die Verdickung des, wie oben gezeigt wurde, peristomal entstandenen sogenannten Randstreifens greift also nicht auf das Gebiet der Pericardialsäcke über, sie schliesst nur unmittelbar an sie an. Aus diesem Grunde schieben sich auch die von

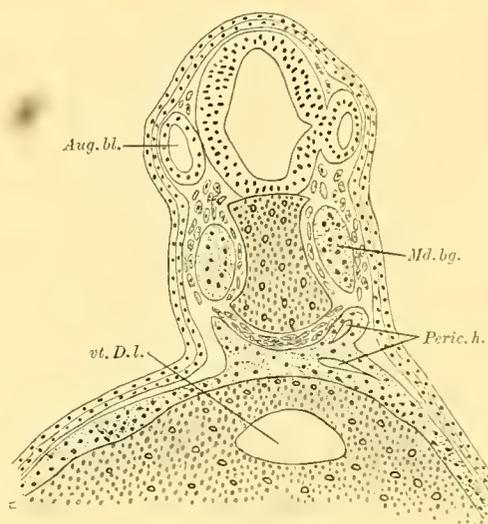


Fig. 140.

jenem verdickten Randstreifen sich ablösenden freien Mesodermzellen unter den Pericardialsäcken medialwärts, gegen die Concavität der Grenzfalte vor, woselbst sie auf die vom Vorderkopfe her, durch das Mandibulargebiet sich vorschiebenden freien Mesodermzellen stossen — die Abkömmlinge jener vordersten, hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 12, Pause). Die verdickten, peristomal entstandenen Randstreifen der axialen Mesodermflügel sind von der Dotterzellenmasse stets deutlich gesondert und in flache, rinnenförmige Einsenkungen ihrer Oberfläche eingelagert (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 9*). Sie treten daher an der äusseren Oberfläche des Embryos nicht vor. Die vordere Wand des ventralen Darmlumens besteht aus hohen prismatischen, pallisadenförmig an einander gereihten Zellen. Sie ist aus dem vordersten Abschnitte der invaginierten dorsalen Urdarmwand hervorgegangen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1) und wird im weiteren Verlaufe der Entwicklung die ventrale Wand des Vorderdarmes und die grossen Darmdrüsen liefern. Die oberflächlichen, das Lumen begrenzenden Elemente der Dotterzellenmasse sind, wie wir gesehen haben, ihrer Herkunft nach, den epithelialen Zellen der vorderen Wand des ventralen Darmlumens gleichwerthig, sie sind ebenfalls

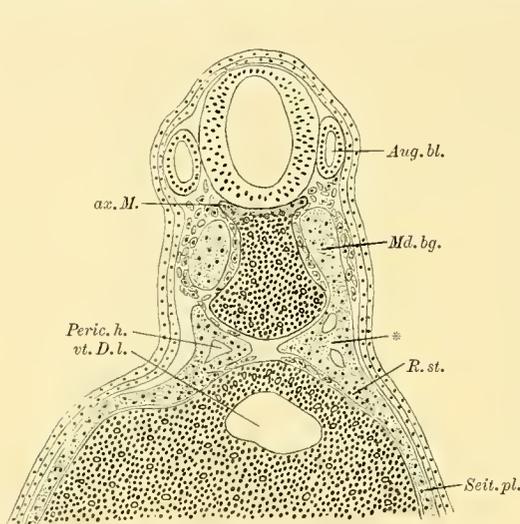


Fig. 141.

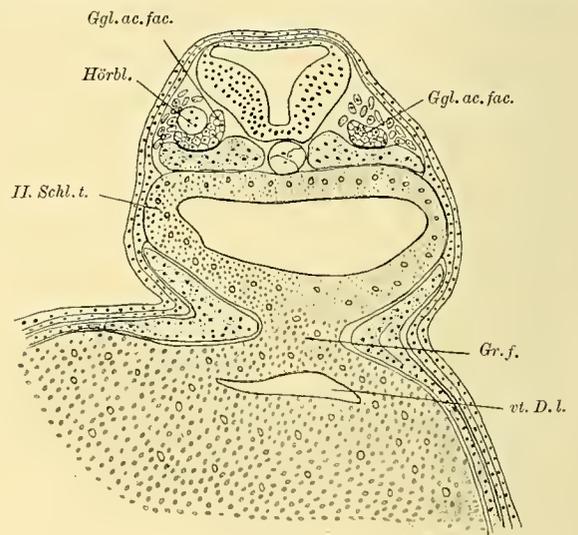


Fig. 142.

Derivate des invaginierten Entodermfeldes (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19—23 und Fig. 7—13), sie haben jedoch ganz die Beschaffenheit der zum grössten Theile von ihnen abgefurchten Dotterzellen angenommen. — Der zweite, im Schnitte getroffene Darmabschnitt, das flach angeschnittene orale Ende des Kiemendarmes, ladet nach den beiden Seiten hin in die ventralen Ausläufer der ersten Schlundtaschen aus. Ihr vorderer, dem Hirnröhre zugekehrter Abschnitt repräsentirt noch ein Stück Urdarmwand, in welches die vordersten Enden der axialen Mesodermkeime eingeschaltet sind. In diesem Gebiete endigen die verschmälerten, vorderen Ausläufer der axialen Mesodermflügel (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). In der Spalte, die zwischen ihnen und dem Mandibularmesoderm besteht (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11), haben sich freie Mesodermzellen angesammelt.

Der Schnitt 142 trifft die zweiten Schlundtaschen, welche noch dem freien, abgeschnürten Abschnitte des Kiemendarmes angehören. Rechterseits ist die hintere Ecke der Pericardialhöhle getroffen. Zwischen den zweiten Schlundtaschen erreicht der Kiemendarm seinen grössten Breitendurchmesser (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 2), ein Verhalten, welches schon im Stadium 30 zu beobachten war. Dagegen erscheint der Zugang zum ventralen Darmlumen (*vt. D. l.*) durch das weitere Vordringen der entodermalen Grenzfalte, bezw. die Abschnürung des Embryos zu einem queren, biconvex begrenzten Spalt eingeengt (Taf. LIX/LX, Fig. 11), der sich caudalwärts

rasch verbreitert und die Dotterzellenmasse durchzieht. Dem dorsalen Abschnitte des Mesoderms liegt dicht die Acusticofacialanlage (*Ggl.ac.fac.*) auf, welche der vorderen Wand der Hörblase unmittelbar benachbart ist (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11). An der Aussenseite dieser Gebilde befinden sich zahlreiche freie Mesodermzellen, welche von den dorsomedialen, dem Hirnröhre zugewendeten Abschnitten der axialen Mesodermflügel stammen und im Hyoidbogen ventralwärts vorgedrungen sind. Die Hörblase ist, wie der folgende Schnitt 143 zeigt, mit der Sinnesschichte des Ektoderms noch an einer eng umschriebenen Stelle im Zusammenhange. Dorsalwärts bildet sie bereits eine kleine Ausladung, die Anlage des Recessus labyrinthi (*R.l.*). Der Schnitt trifft die Grenzfurche (*Gr.f.*) caudal von der zweiten Schlundtasche, hinter welcher, wie die Abbildungen Taf. LIX/LX, Fig. 11; Taf. XLV/XLVI, Fig. 12, zeigen, noch eine dritte Schlundtasche in Bildung begriffen ist. — Einen Schnitt durch das Gebiet der Glossopharyngeus-Vagusanlage stellt die Textfig. 144 dar. Dieser Zellcomplex, mit welchem die Ganglienleiste des segmentirten Körperabschnittes beginnt, nimmt an Ausdehnung beträchtlich zu und schiebt sich über den dorsomedialen Rand des 1. Segmentes hinweg ventrolateralwärts vor (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11).

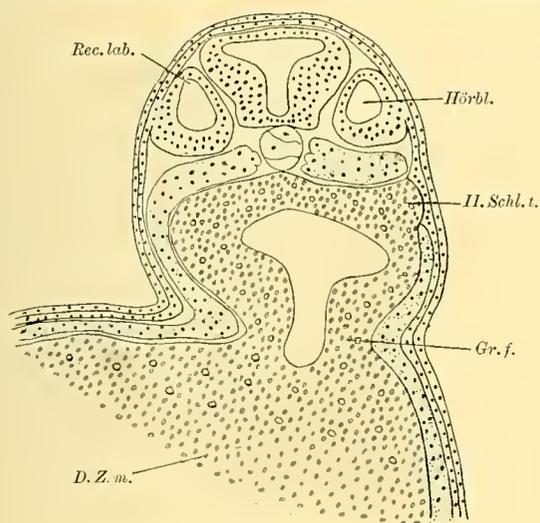


Fig. 143.

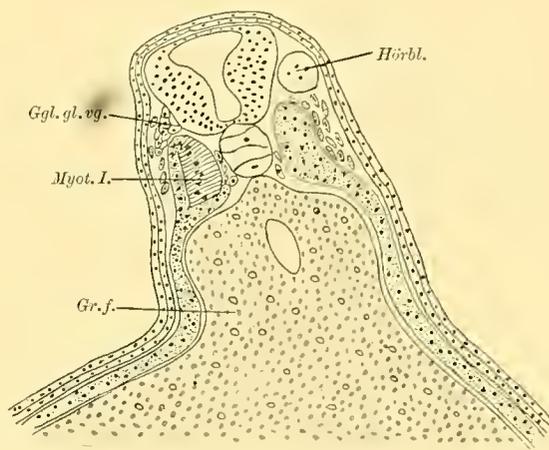


Fig. 144.

Er wird von der hinteren Gruppe freier Mesodermzellen überlagert, welche sich unmittelbar hinter der Hörblase vom unsegmentirten Mesoderm abgelöst hat. Die noch einheitliche Glossopharyngeus-Vagusanlage befindet sich in minimaler Entfernung von der Hörblase, deren caudaler Pol an der rechten Seite des etwas schief geführten Schnittes zu sehen ist. — Der unmittelbar an den Kiemendarm anschliessende Abschnitt des Ektoderms bildet eine wulstförmige Vorrangung, die gegen die Chorda kielförmig ausladet (Anlage der Hypochorda) und von dem engen Darmlumen umzogen wird (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 1 *Hyp.ch.*). Die Anlage des Kiemendarmes wird gegen die Dotterzellenmasse durch die seitlichen Ausläufer der Grenzfurche (Taf. XLV/XLI, Fig. 12 *Gr.f.*) abgegrenzt, in deren Bereiche die grossen unregelmässig, oder auch polyedrisch oder eiförmig gestalteten Dotterzellen in die prismatischen oder cylindrischen Elemente der seitlichen und dorsalen Darmwand übergehen. Mit der Darmwand beginnt sich auch die ganze Hinterkopfregion des Embryos vom Dotter abzuschneiden, was auch in der Seitenansicht des Embryos (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 32 s; vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 11, 12) sehr deutlich zum Ausdruck kommt.

Ueberblicken wir nun die Gesamtausbreitung der freien Mesodermzellen (Taf. XLV/XLVI, Fig. 11, 12, Pause), so zeigt sich, dass diese sich vor allem an der Aussenseite des Mandibularbogens, sowie an der Ventralseite des Kopfes, in der Concavität der entodermalen Grenzfurche erheblich vermehrt haben. Es erscheint

schon fast der ganze vor der zweiten Schlundtasche gelegene Abschnitt der Mesodermflügel von solchen Zellen überlagert. Durch die Ansammlung der freien Mesodermzellen wird namentlich im Bereiche des Mandibular- und des Hyoidbogens das Ektoderm wulstförmig vorgetrieben, so dass die zwischenliegende, mit der ersten Schlundtasche in Berührung stehende Zone des Ektoderms vertieft erscheint. Auf diese Weise kommt es an der äusseren Körperoberfläche zur Bildung der sogenannten ersten äusseren Kiemenfurche, bzw. der beiden ersten Visceralbögen, die in der Seitenansicht (SEMON, Taf. 4, Fig. 32 s) genau wiedergegeben sind.

Es erübrigt noch, die Befunde an Schnitten durch das caudale Körperende darzustellen. Der nebenstehend abgebildete Sagittalschnitt 146 stammt von einem Embryo (Stadium $31\frac{1}{2}$), bei welchem das peristomale Mesoderm vom ventralen Rande des Urmundes noch nicht abgelöst war (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 10). Wir dürfen wohl annehmen, dass der peristomale Mesodermkeim ebenso einen integrierenden Bestandtheil der Urmundlippe bildet, wie das Ektoderm und das Entoderm, d. h. dass derselbe an der Begrenzung des Lumens ebenso Antheil nimmt, wie etwa das Chordablastem und der axiale Mesodermkeim an der dorsalen Begrenzung der

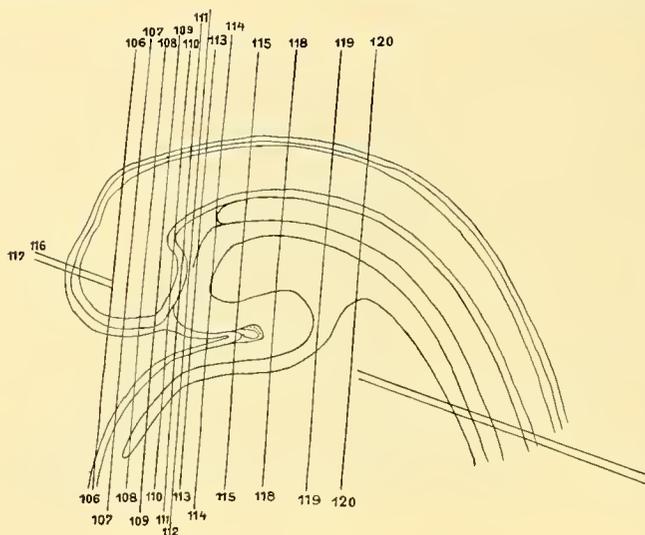
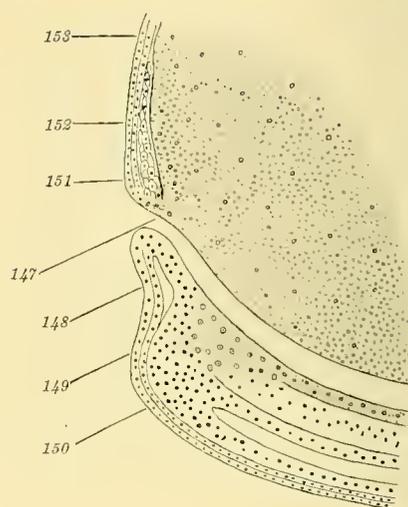
Fig. 145¹⁾.

Fig. 146.

Urdarmhöhle. Von den seitlichen Urmundlippen (Schnitt 147) war das peristomale Mesoderm bereits im vorhergehenden Stadium gesondert (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 10 und 9). Dieser Zustand dürfte wohl durch eine Ausschaltung des peristomalen Mesodermkeimes aus dem Verbands der Urmundlippe zu Stande gekommen sein — schon mit Rücksicht darauf, dass in dem verdickten, abgelösten Mesodermrande eine rege Proliferation herrscht und von hier aus nach erfolgter Ablösung fortwährend Zellmaterial für den sich immer weiter ausbreitenden Mesodermmantel nachgeschoben wird. Diese Oberflächenvergrösserung des Mesodermmantels im Allgemeinen dürfte in der Längsrichtung vor allem durch Apposition von Seiten des Mesodermkeimes, in der Transversalen hingegen durch intussusceptionelles Wachstum zu Stande kommen. — Es dürfte sich also an den seitlichen und ventralen Urmundrändern um einen ähnlichen Process handeln, wie bei der Unterwachsung der axialen Mesodermursprungszonen und des Chordablastems durch das Entoderm. Am Urmundrande geht nun das Ektoderm nach Ausschaltung des zwischengelagerten peristomalen Mesodermkeimes unmittelbar in das Entoderm über. Es bestehen dann Verhältnisse, wie sie die correspondirenden Urmundabschnitte des *Amphioxus* schon

1) Ad Textfigur 145. Corrigenda:

No. 106 — 130	No. 109 — 133	No. 112 — 136	No. 115 — 139	No. 118 — 142
„ 107 — 131	„ 110 — 134	„ 113 — 137	„ 116 — 140	„ 119 — 143
„ 108 — 132	„ 111 — 135	„ 114 — 138	„ 117 — 141	„ 120 — 144

vom Beginne der Gastrulation an aufweisen. Das Ektoderm wirft, wie bereits erwähnt, rings um den After eine Falte auf, so dass die After-, bzw. Cloakenmündung in der Mitte einer kleinen Papille gelegen ist. — Die dorsale Begrenzung des Afters bildet der First jener ektodermalen Falte, die sich beim steten Zurückweichen der terminalen Appositionszone immer mehr verlängert. Ein Querschnitt durch diese Falte, deren inneres Blatt die ventrale (caudale) Wandung der Cloake liefert, ist in Textfig. 148 abgezeichnet. Das Lumen zeigt eine dreieckige Begrenzung. Die eine Wand wird von der oberflächlichen Entodermis der Dotterzellenmasse geliefert. Die beiden seitlichen, im Bogen in einander übergehenden Wände werden zum Theil von entodermalen, zum Theil von ektodermalen Elementen gebildet. Zu beiden Seiten liegen ihnen unmittelbar die abgelösten, verdickten, peristomalen Mesodermkerne an. Diese Falte kommt also dadurch zu Stande, dass sich die terminale Appositionszone der dorsalen Urmundlippe zugleich mit der ganz kurzen neurenterischen Verbindung vom Urmund-(After-)rande zurückzieht, während der die dorsale Begrenzung des Afterrandes bildende ektodermale Umschlag stationär bleibt. Würde dieser Umschlag zugleich mit der

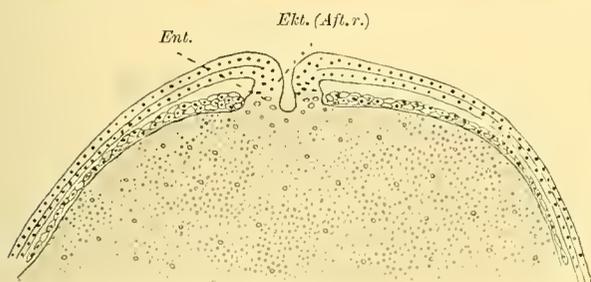


Fig. 147.

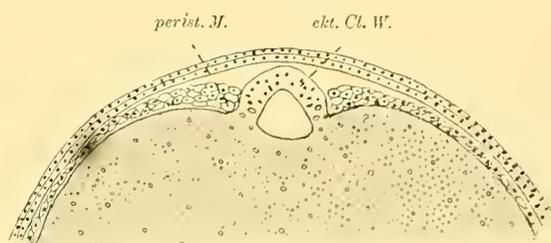


Fig. 148.

terminalen Appositionszone zurückweichen, dann käme es zu einer erheblichen Verlängerung der Urmund-(After-)spalte in caudaler Richtung, und es würden sich in der Ebene des abgebildeten 148. Schnittes ähnliche Verhältnisse ergeben, wie im Schnitte 147. Ohne Berücksichtigung der näheren Umstände könnte man sogar verleitet werden, die Verhältnisse des Schnittes 148 durch eine Connascenz der ektodermalen Ränder der Urmundlippen des Schnittes 147 zu erklären. Davon kann nun aber gar keine Rede sein. — Der Umfang und die Lagerung des Urmundes (Afters) entspricht dem Verhalten der früheren Stadien, in denen die terminale Appositionszone der dorsalen Urmundlippe noch unmittelbar dem Urmundrande angehörte. Der dorsale Rand des Urmundes (After) bleibt stationär, während die terminale, vom oberflächlichen Ektoderm abgelöste Wachstumszone zugleich mit der sie gewissermaassen abschliessenden neurenterischen Verbindung allmählich zurückweicht und das Ektoderm im gleichem Ausmaasse durch intussusceptionelles Wachstum jene faltenartige Duplicatur bildet. Auf diese Verhältnisse wird bei Besprechung des nächsten Stadiums zurückzukommen sein. — Die Abbildungen 149 und 150 stellen Durchschnitte durch die terminale Appositionszone dar, welche nach wie vor den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos repräsentirt. Das innere Blatt jener ektodermalen Falte geht im Bereiche des Schnittes 149 (vergl. Schnitt 146) in die ektodermale Anlage der Neuralplatte über, die als geschlossenes Rohr nach vorn apponirt wird. Auch das dorsomediane Chordablastem der terminalen Wachstumszone grenzt unmittelbar an die Anlage des Neuralrohres. Insofern haben sich die Verhältnisse gegenüber den in Textfig. 88 dargestellten Befunden nicht wesentlich verändert. — Im Schnitte 150 erscheint das Chordablastem von dem Neuralrohre und den axialen Mesodermkernen noch nicht gesondert. Von dieser Region aus wird nach vorn das Zellmaterial für die Chorda, das Neuralrohr, sowie die seitlichen Abschnitte des Entoderms, nach den beiden Seiten die axialen Mesodermflügel apponirt. Wäre nicht die Dotterzellenmasse vorhanden, dann würden — so wie bei *Amphioxus* — auch die ventrolateralen Abschnitte des Entoderms, hauptsächlich wohl durch intus-

susceptionelles Wachstum, in caudaler Richtung an Ausdehnung zunehmen. (Der distalste Abschnitt des primären Harnleiters war bei dem Embryo, von welchem die abgebildeten Querschnitte stammen, noch nicht angelegt.) — Eine präzise Abgrenzung des rein axialen Mesodermkeimes der terminalen Appositionszone, von dem unmittelbar an ihn anschliessenden Rest des peristomalen Mesodermkeimes (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 9) lässt sich aus begreiflichen Gründen nicht durchführen. Nur die allgemeine Gestalt und Begrenzung des Mesodermkeimes lässt

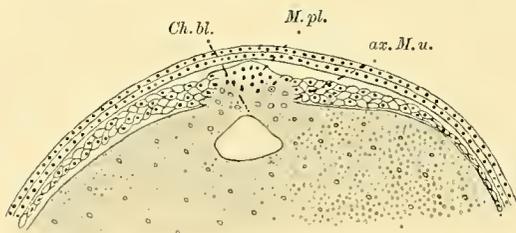


Fig. 149.

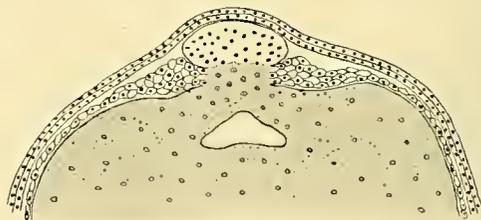


Fig. 150.

dies erschliessen. — Diese beiden Mesodermabschnitte unterscheiden sich vor allem in ihren Leistungen und grenzen sich erst bei ihrer Differenzirung gegen einander ab. Der ursprüngliche Urmundrand ist nicht mehr continuirlich. Es erscheint in Folge des Zurückweichens eines dorsalen, integrirenden Bestandtheiles — der terminalen Appositionszone gewissermaassen gedehnt und entzwei getheilt, und wir haben allen Grund zur Annahme, dass bei dieser Theilung ein unmittelbar angrenzender Abschnitt des peristomalen Mesodermkeimes der seitlichen Urmundränder jener dorsalen, terminalen Wachstumszone verblieben ist und auch im weiteren Verlaufe der Längenentwicklung so wie von Anfang an (vergl. Schema der Textfig. 3) einen Randstreifen der Mesodermflügel liefert.

Verfolgen wir die Serie nach vorn, so zeigt zunächst ein unmittelbar vor dem After gelegener Durchschnitt (Schnitt 151, vergl. auch Textfig. 146) den zuletzt abgelösten ventromedianen Keim des peristomalen Mesoderms verdickt und in Proliferation begriffen. Weiter nach vorn hin (Schnitt 152) bestehen die Mesodermflügel ventral aus einer einschichtigen Lage abgeplatteter Zellen, an denen eine Sonderung peristomal oder axial entstandener Elemente undurchführbar ist. Nach den beiden Seiten hin wird das Mesoderm etwas zahlreicher,

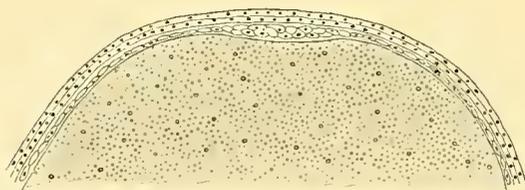


Fig. 151.

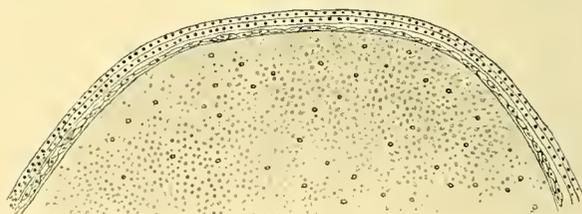


Fig. 152.

seine Elemente beginnen sich in zwei Schichten zu sondern. Im Schnitt 153 ist bereits der freie ventrale Rand der Mesodermflügel getroffen, der in dieser Region noch nicht verdickt ist. Das Mesoderm schiebt sich unter dem dicht anschliessenden Ektodermmantel auf der Oberfläche der plastischen Dotterzellenmasse ventromedianwärts vor und verursacht hierbei an der letzteren eine flache Einsenkung. Weiter oralwärts wird der freie ventrale Rand des Mesoderms immer zellreicher, und in der unmittelbaren Nachbarschaft der Pericardialsäcke (vergl. Schnitt 141) beginnen sich bereits von demselben freie Mesodermzellen abzulösen; hier ist er also bereits in Differenzirung begriffen. Die Pericardialsäcke repräsentiren, wie bereits erwähnt, den vordersten Abschnitt der Seitenplatten, die weiter caudal noch nicht in zwei Lagen gesondert und auch nicht von dem peristomal entstandenen Randstreif der Mesodermflügel gesondert sind. Die Vereinigung der Pericardialsäcke erfolgt im

Bereiche der entodermalen Grenzfalte unter den Erscheinungen einer Connascenz. Möglicherweise vollzieht sich auch in der Region der Schnitte 151 und 152 ein ähnlicher Vorgang, wengleich er hier in Folge der Zusammenkrümmung des Embryos sowie des Umfanges der Dotterzellenmasse auf einer relativ kürzeren Strecke und langsamer erfolgt. Dieser Vorgang wird aber noch dadurch complicirt, dass die präanale Vereinigungszone der Mesodermflügel auch durch die selbständige caudocranialwärts gerichtete Entfaltung des peristomalen Mesodermkeimes der ventralen Urmundlippe eine erhebliche Längenzunahme erfährt. Solange dieser ventromediane Mesodermkeim proliferirt, dürfte die Einengung des mesodermfreien Feldes der Dotterzellenmasse hauptsächlich durch ein concentrisches Vorwachsen der Mesodermflügel zu Stande kommen, wobei auch deren intussusceptionelles Wachstum eine gewisse Rolle spielt.

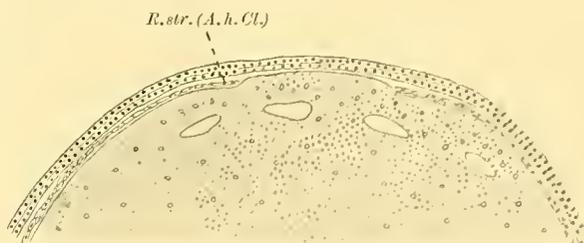


Fig. 153.

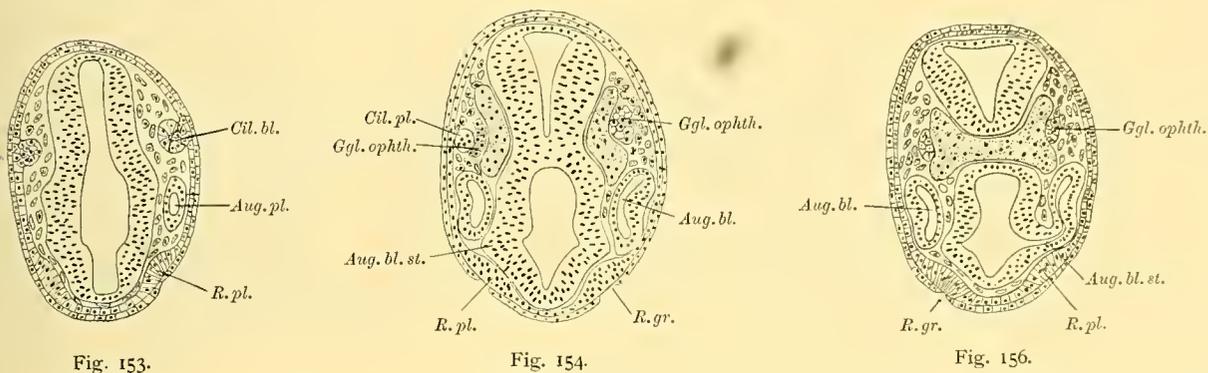
Im **Stadium 33** erreicht die Zusammenkrümmung des Embryos ihr Maximum. Das Kopfende reicht dann bis nahe an die Afteröffnung heran (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12), und bedeckt einen beträchtlichen Abschnitt der Dotterzellenmasse. Die Gesamtkrümmung beträgt ca. 300°. Es kommt also bei *Ceratodus* — wohl in Folge des relativ grösseren Umfanges der Dotterzellenmasse — nicht zu einer so extremen Zusammenkrümmung wie bei *Triton* (vergl. Textfig. 170), bei welcher Form die Kopfspitze im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung den After überragt und sich an ihrer — meistens rechten — Seite die Schwanzknospe in spiralförmiger Krümmung vorbeischiebt. Aber auch bei *Ceratodus* folgt die Axe des Embryos, wie schon SEMON angegeben hat, nicht dem Meridian der Dotterkugel, sondern erscheint ein wenig spiralförmig gedreht. Der Vorderkopf ist — wohl in Folge der Raumbegrenzung durch die gespannten und erst allmählich sich dehnenden Eihüllen — immer auf die Seite geneigt. Von in situ fixirten Embryonen können keine Medianschnitte gewonnen werden. — Die Kopfanlage ist nun bis in die Gegend der zweiten Schlundtaschen vom Dotter abgeschnürt. Die entodermale Grenzfalte greift bis über die dritte Schlundtasche hinaus vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12, sowie Taf. XLV/XLVI, Fig. 13 und 14, welche letztere von einem etwas jüngerem Embryo [Stadium 32½] stammen). Die beiden Blätter der entodermalen Grenzfalte, die ventrale Wand des Kiemendarmes und die vordere Wand des ventralen Darmlumens weichen immer mehr aus einander. Zwischen ihnen haben sich die medialen Wände der paarig angelegten Pericardialhöhlen schon im vorigen Stadium mit einander vereinigt; nun confluiren auch die Lumina (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14). — Die Einkrümmung des Hirnröhres beträgt nun ungefähr 80°, dementsprechend tritt auch die Mittelhirnregion (Taf. LIX/LX, Fig. 12 *M. h. b.*) am Scheitel der Kopfanlage deutlich hervor. Das Hirnröhr erreicht im Gebiete des Rautenhirnes unmittelbar hinter der Trigemusanlage seine grösste Breitenausdehnung. Die beiden Ganglien des Trigemini, das Ganglion ophthalmicum und maxillomandibulare, sind noch immer von einander gesondert. Das erstere hat seine Beziehungen zum Hirnröhre vollständig aufgegeben und caudalwärts einen Fortsatz entwickelt. Dieser ist zum Theil vom axialen Mesoderm überlagert und strebt der Stelle zu, wo das Ganglion maxillomandibulare mit dem Hirnröhre secundär in Verbindung tritt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, 14). Beide Ganglien erscheinen kommaförmig begrenzt. Die Hauptmasse des Ganglion ophthalmicum ist vorn gelegen und der Ciliarplakode unmittelbar angelagert. Der Fortsatz des Ganglion maxillomandibulare schiebt sich an der Oberfläche des axialen Mesoderms, knapp vor der ersten Schlundtasche, ventralwärts vor. Die Anordnung der übrigen Ganglien, sowie der Hirnfalte ist dieselbe geblieben, wie im vorhergehenden Stadium. An der noch immer nicht vollkommen vom Ektoderm abgelösten Hörblase tritt in einiger Entfernung von der Ablösungsstelle der Recessus labyrinthi dorsalwärts vor. — Zwischen dem

Hirnrohre und dem oralen Darmende hat sich die Hypophyse emporgeschoben und dabei das plastische Entoderm zurückgedrängt (Taf. LIX/LX, Fig. 12 *Hyp.*). — Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel hängen noch an einer circumscribten Stelle mit dem oralen Darmende zusammen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14, braun punktiert). Die innere Mundbucht ist schon in den vorhergehenden Stadien durch das Vordringen des sich einkrümmenden Hirnrohres fast gänzlich zum Verschwinden gebracht worden. Mit der Einkrümmung des Hirnrohres erfolgt zugleich eine Erhebung der Chorda dorsalis und der dorsalen Darmwand, während die Schlundtaschen in ihrer Lage dadurch nicht beeinflusst werden. Darauf ist es zurückzuführen, dass die Chorda dorsalis in der Seitenansicht des auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 14 abgebildeten Modelles über den dorsalen Enden der Schlundtaschen in immer grösserer Ausdehnung zum Vorschein kommt, von denen sie in früheren Stadien fast vollkommen verdeckt war (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 4, 6, 8, 10). Im Ganzen sind nun drei Schlundtaschen angelegt, von denen die letzten das Mesoderm noch nicht völlig durchbrochen haben. Hinter diesen erhebt sich die in intussusceptionellem Flächenwachsthum begriffene dorsale Darmwand wulstförmig über die Dotterzellenmasse, von welcher sie durch die in der Vornierengegend auslaufende Grenzfalte (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14 *Gr.f.*) abgesetzt erscheint. — Noch deutlicher als im vorhergehenden Stadium ist der Einfluss der vordringenden entodermalen Grenzfalte auf die Gestaltung der Dotterzellenmasse an dem auf Taf. LIX/LX, Fig. 12 abgebildeten Modelle zu erkennen. Die Dotterzellenmasse erscheint gegenüber dem Firste der entodermalen Grenzfalte zu einem queren Riegel geformt bzw. zusammengeschoben, der das ventrale vom dorsalen Darmlumen scheidet. Das ventrale Darmlumen zeigt in seiner Ausdehnung sehr wechselnde Verhältnisse und ist in seinen peripheren Abschnitten häufig ringförmig gestaltet. Ob diese Anordnung durch eine secundäre Anlagerung und Verwachsung gegenüberliegender Wandabschnitte oder aber — was wahrscheinlicher ist — durch die periphere Vereinigung divertikelförmiger Ausladungen zu Stande kommt, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. — Das enge dorsale Darmlumen weist in der mittleren Körperregion eine meist biconvexe Begrenzung auf. In der Nachbarschaft der terminalen Appositionszone hat sich schon im vorhergehenden Stadium eine kleine Ausladung gezeigt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 11 *p.a.D.*), die der in Verlängerung begriffenen neurenterischen Verbindung angehört. Distal von dieser Gegend beginnt jene ektodermale Falte, deren inneres Blatt die hintere Wand der Cloake bildet. Diese Falte hat in Folge des steten Zurückweichens der terminalen Appositionszone an Länge zugenommen. Ihr First bildet die hintere Begrenzung des Afters.

Die terminale Wachstumszone tritt in dem Maasse, wie sie vom After bzw. vom Dotter zurückweicht, an der äusseren Körperoberfläche vor und erscheint von jener ektodermalen Falte deutlicher abgesetzt, als in den vorhergehenden Stadien. — Vergleichen wir die Medianschnitte Taf. LIX/LX, Fig. 8 und 12 mit einander, so zeigt sich, dass die Krümmung des Embryos im Bereiche seiner caudalen Körperhälfte nicht zugenommen hat, sondern im Gegentheile erheblich zurückgegangen ist. Die Streckung des Embryos hat in der letzten Entwicklungsphase erhebliche Fortschritte gemacht. Der Gesamteindruck der Krümmung der Körperaxe wird vor allem durch das Verhalten des Vorderkopfes bestimmt, der sich in Folge der Raumbegrenzung der Ventralseite des Rumpfes dicht anlagert. Dieses Verhalten führt im vorliegenden Stadium thatsächlich zu einer maximalen Einkrümmung, wengleich die Streckung des Körpers bereits im vollem Gange ist. — Es ist wohl anzunehmen, dass der Tonus bzw. die Contraction der Myotome, welche sich nun auch schon in der distalen Körperhälfte zu differenziren beginnen, ein die Streckung einleitendes Moment bildet. Durch dieses Phänomen wird nun die terminale Appositionszone vollkommen dem hindernden Einflusse der Dotterzellenmasse entzogen und kann sich nun frei und ungehindert in tangentialer Richtung entfalten. — Das Verhalten dieser terminalen Wachstumszone ist vom Beginne der Längenentwicklung an im Wesentlichen dasselbe geblieben. Auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 8 ist diese Zone nach Abtragung des Mesoderms in der Seitenansicht dargestellt. Die Anlage des Neuralrohres setzt sich scheinbar unmittelbar in jene ektodermale Falte fort, welche die caudale Wand der Cloake bildet.

In die letztere senkt sich gerade an der Stelle, wo die terminale Appositionszone gegen die Cloakenwand abgesetzt erscheint, der noch solide primäre Harnleiter ein. Die axialen Mesodermkeime (*a. M. u.*) weisen eine nicht unbeträchtliche Längenausdehnung auf und endigen mit jenen peristomalen Ausläufern (*p. M. u.*) knapp vor den primärem Harnleitern. Vom ventralen Urmund-(After-)rande hat sich das peristomale Mesoderm schon längst abgeschnürt.

Betrachten wir die Ventralseite des Vorderkopfes (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 33), so fällt uns vor allem auf, dass jene „V“-förmige Furche, welche von den Riechplatten ihren Ausgang nahm, in ihren mittleren Abschnitten verstrichen und nur mehr an ihren vorderen Enden erhalten geblieben ist. Letztere sind nahezu in der Mitte jener Vorwölbungen des Ektoderms gelegen, die von den Riechplatten aufgeworfen werden (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 4). Wie die beigelegten Schnittbilder 154, 156 zeigen, kommt diese circumscribte Einsenkung, die wir nun als Riechgrübchen (*R. g.*) bezeichnen können, lediglich durch das Fehlen der Deckschichte zu Stande so dass also ein centraler Abschnitt der Riechplatte — ebenso wie wir es bei der Hörplakode bemerkt haben — der Bedeckung entbehrt und frei zu Tage liegt. Das Verstreichen des mittleren Abschnittes jener Furche wird dadurch hervorgerufen, dass sich die Deckschichte von vorn und von beiden Seiten her über den anfänglich in grösserer Ausdehnung freiliegenden einschichtigen ventromediancn Ektodermbezirk schiebt.



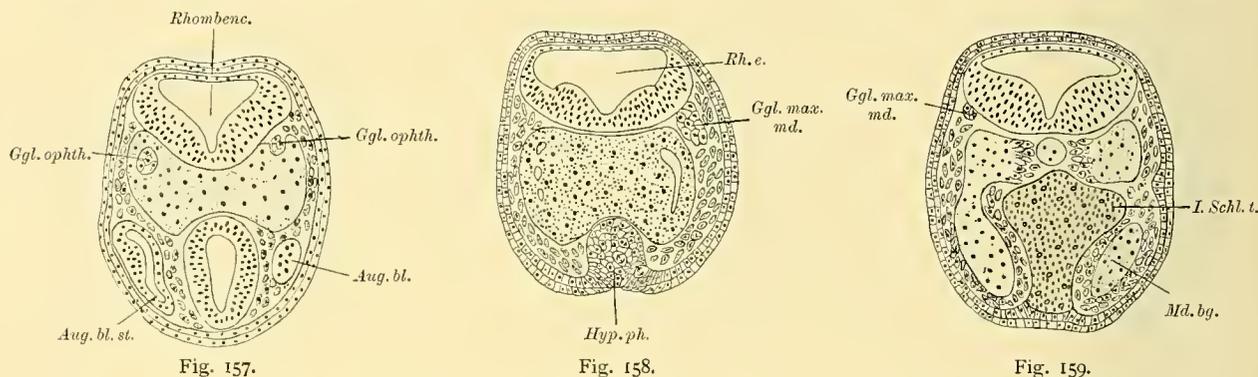
Dies kommt übrigens auch in der kommaförmigen Gestalt des Riechgrübchens zum Ausdruck, welches oralwärts in eine feine Spalte ausläuft. — Im Schnitt 154 ist noch die eigenartige Gestalt der Ciliarplakode bemerkenswerth. Ich habe daher diese Stelle auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1 bei stärkerer (210-facher) Vergrößerung wiedergeben lassen. Diese Plakode ist im Begriffe, sich von der Sinnesschicht des Ektoderms abzuschneiden, deren Derivat sie ist. Sie nimmt daher eine pilzförmige Gestalt an. Im Inneren birgt sie einen kleinen Hohlraum, um welchen die Zellen in epithelialer Anordnung gruppiert sind. Dieses Gebilde ist von der Umgebung vollständig isolirt. — Der Ciliarplakode ist, wie der folgende Schnitt zeigt, an ihrer caudalen Seite das Ganglion ophthalmicum des Trigemini unmittelbar angelagert (vergl. auch Taf. XLV/XLVI, Fig. 13). Letzteres erscheint in eine nischenartige Vertiefung an der äusseren Oberfläche der axialen Mesodermflügel eingebettet und an seiner lateralen Seite von zahlreichen freien Mesodermzellen umgeben. Auf der einen Seite des etwas schief geführten Schnittes ist die unmittelbar hinter der Plakode gelegene Hauptmasse des Ganglions getroffen. Das Ganglion liegt in geringer Entfernung vom dorsalen Pole der Augenblase, deren Umbildung zum Augenbecher der folgende Schnitt 156 veranschaulichen soll. Es zeigt sich, dass die Einstülpung der Augenblase lediglich durch die Proliferation der seitlichen Augenblasenwand zu Stande kommt, die zunächst eine Verdickung des einschichtigen Epithels, dann eine Oberflächenvergrößerung nach innen zur Folge hat. Das Ektoderm zieht über diese Stelle glatt, ohne jegliche Verdickung seiner Sinnesschicht hinweg, ist aber der Augenblase unmittelbar angelagert. — Zwischen den Durchschnitten durch das Vorder- und Rautenhirn sind die vereinigten axialen

15*

100*

Mesodermflügel eingeschoben, welche dorsalwärts und gegen die Augenblasen zu vortreten. Sie sind deutlich gegen die an ihrer Aussenseite und in der Umgebung der Augenblasen zerstreuten freien Mesodermzellen abgrenzbar. — Der Schnitt 157 trifft jenen caudalen Fortsatz des Ganglion ophthalmicum, der sich gegen das Ganglion maxillomandibulare zu entwickelt hat (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, 14). Auf der rechten Seite des Schnittes ist das freie Ende dieses Fortsatzes zu sehen, welches in die dorsale Mesodermkante eingebettet ist. Auf der anderen Körperseite hat sich dieser Fortsatz anscheinend geradezu in das axiale Mesoderm hineingeböhrt, von dem er im Schnitte allseitig umgeben ist. Im folgenden Schnitte 158 ist das Rautenhirn linkerseits gerade zwischen dem Ganglion ophthalmicum und maxillomandibulare getroffen, rechterseits ist das letztere bereits angeschnitten. Es liegt der äusseren Oberfläche der axialen Mesodermflügel unmittelbar an. In den letzteren sind zahlreiche unregelmässig angeordnete centrale Lücken vorhanden, deren Ausdehnung auf beiden Körperseiten und auch individuell verschieden ist. Es liegt ein schiefer Längsschnitt durch das mandibulare Mesoderm vor.

Wie schon der Medianschnitt Taf. LIX/LX, Fig. 12 erkennen lässt, hat sich in der letzten Entwicklungsphase die Hypophysis beträchtlich vergrössert. Sie ist zu einer zungenförmigen Platte geworden, die sich keilförmig zwischen die Hirnwand und das Ektoderm eingeschoben hat. Im Schnitte 158 ist sie der Fläche nach



getroffen, ihre Zellen sind verhältnissmässig klein, in reger Proliferation begriffen und mosaikartig zusammengefügt; am Seitenrande der Hypophysis nehmen sie eine hohe prismatische Gestalt an und gehen, allmählich niedriger werdend, in die Sinnesschichte des benachbarten Ektodermbezirkes über. An einer eng umschriebenen median gelegenen Stelle fehlt die Deckschichte, auch unmittelbar vor der Hypophysenanlage ist das Ektoderm noch einschichtig und besteht aus einer einfachen Lage hoher prismatischer Zellen. Die Untersuchung jüngerer Embryonen ergibt, dass sich an dieser Stelle, ebenso wie im Bereiche der Riech- und Hörplatte die Deckschichte von der Nachbarschaft her vorgeschoben hat, so dass also die Hypophyse, ebenso wie diese Plakoden, unmittelbar aus dem einschichtigen primären Ektoderm hervorgegangen ist. Die Fig. 4 auf Taf. LXII/LXIII zeigt die Hypophysenanlage in der Ansicht von oben (von innen her). — Unmittelbar an die Hypophysenanlage schliesst sich die orale Berührungszone des äusseren und inneren Keimblattes, welches sich, allmählich schmaler werdend, bis in die Gegend der ersten Schlundtaschen erstreckt (Taf. LXII/LXIII, Fig. 4 *or. B. z.*). Auf dem Medianschnitte Taf. LXX/LXXI, Fig. 1 zeigt sich ferner, dass das Ektoderm im vorderen, oralen Bereiche der Berührungszone von der Hypophysenanlage weg einschichtig ist und erst zwischen den ventralen Enden der Mandibularbogen zweischichtig wird. In diesem zweischichtigen Gebiete (Schnitt 159) erscheint das Entoderm in eine Rinne der Sinnesschichte eingebettet. An dieser Stelle war das Ektoderm schon in früheren Stadien zweischichtig geworden, während im vorderen oralen Bereiche ein Abschnitt des primären zweischichtigen Ektoderms erhalten geblieben ist (vergl. Schnitt 44, 67, 81, 110). Die zunächst in caudaler Richtung erfolgende Vergrösserung der vorderen

Berührungszone zwischen dem Ektoderm und Entoderm ist, wie bereits erwähnt wurde, eine Folge der Abschnürung der Kopfanlage und wird durch das Vordringen der entodermalen Grenzfalte und die allmähliche Einziehung des Ektoderms verursacht. Diese Berührungszone überschreitet das Gebiet der entodermalen Mundbucht, auf welches sie anfänglich beschränkt war, nur ganz wenig (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5—12). An der äusseren Oberfläche des Kopfes entspricht ihr eine dreiseitig begrenzte grubchenförmige Einsenkung (SEMONT, Taf. 4, Fig. 33), welche in ihrem caudalen Abschnitte durch das Zusammenrücken der ventralen Enden der Mandibularbögen allmählich eingeengt und zum Verstreichen gebracht wird.

Das mandibulare Mesoderm ist im Schnitte 159 und zwar linkerseits im Zusammenhange mit dem dorsalen Abschnitte des parachordalen, unsegmentirten Mesoderms getroffen, welches sich in der Umgebung der Chorda dorsalis bereits in freie Mesodermzellen aufzulösen beginnt. Die Lage dieses Zellcomplexes ist aus Taf. LIX/LX, Fig. 14, Pausc, ersichtlich. An seiner ganzen Oberfläche ist der mandibulare Abschnitt der Mesodermflügel von den schon früher abgelösten und ventralwärts vorgewachsenen freien Mesodermzellen umgeben. Das Mesoderm des Hyoidbogens ist im Schnitte 160 der ganzen Länge nach getroffen. Es besteht so wie jenes des Mandibularbogens aus einem inneren Zellenstrange, der durch die beiden vorderen Schlundtaschen aus dem anfänglich einheitlichen axialen Mesodermflügel herausgeschnitten wurde, und einem Mantel von freien Mesodermzellen. Die

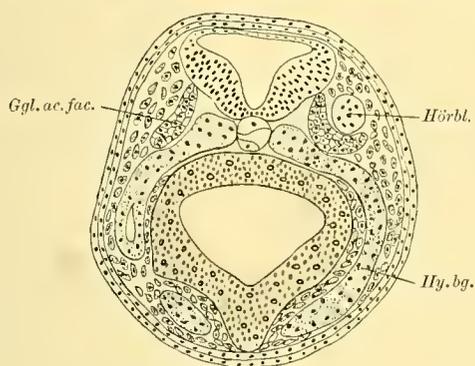


Fig. 160.

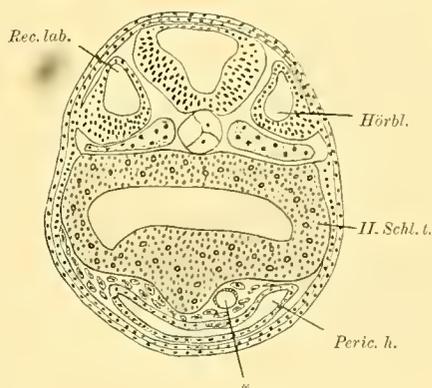
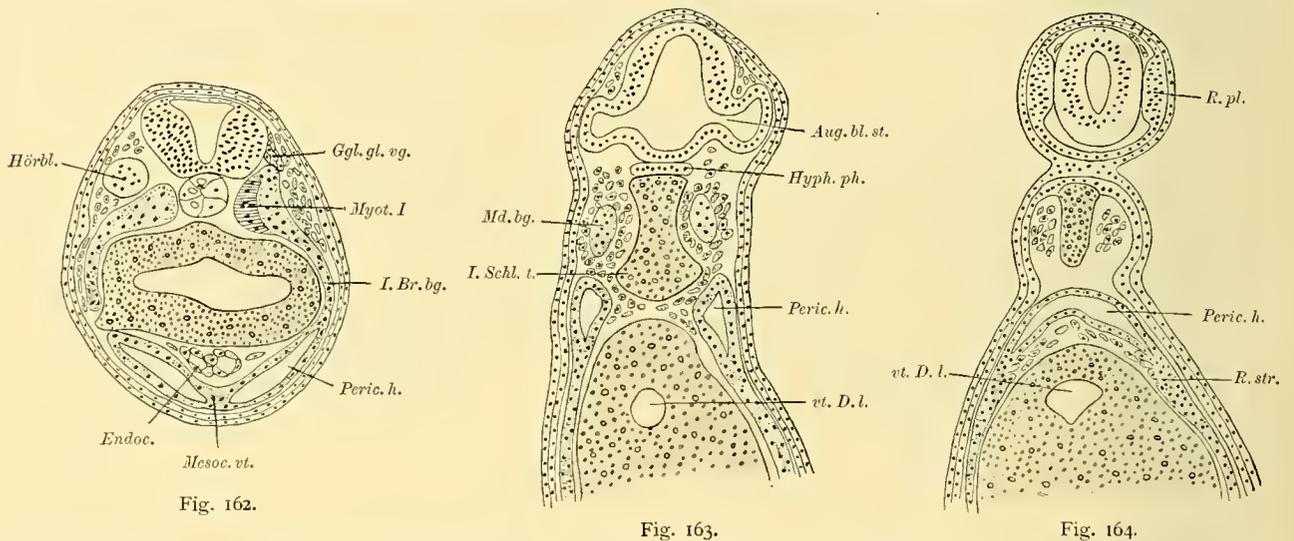


Fig. 161.

Ablösung der letzteren von der dorsomedianen Wand dieser Mesodermflügel ist nahezu beendigt, die ventralwärts gerichtete Ausbreitung dieser Zellen wird vor allem durch ihre Vermehrung bedingt. — Zwischen der Hörblase und der dorsalen Oberfläche der Mesodermflügel ist die Acusticofacialanlage eingekeilt. Der Kopfdarm ladet ventral in einen kielförmigen Vorsprung aus, der vom Ektoderm schon nahezu abgehoben erscheint. Der Schnitt geht durch das caudale Ende der oralen Berührungszone der beiden Keimblätter. — Ein folgender Schnitt 161 ist durch die zweiten Schlundtaschen und die noch immer mit dem Ektoderm im Zusammenhange stehenden Hörbläschen gelegt, deren Recessus labyrinthi (*R.l.*) dorsalwärts dütenförmig ausladen. Zu beiden Seiten liegen die Ränder der zweiten Schlundtaschen dem Ektoderm unmittelbar an. Ventral ist das Entoderm des Kiemendarmes durch das von beiden Seiten her vorgedrungene Mesoderm von dem glatt begrenzten Ektoderm (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 4) abgedrängt worden. Schon im vorhergehenden Stadium hatten sich an dieser Stelle die axialen Mesodermflügel vereinigt, in deren Innerem die paarig angelegten vordersten Cölomabschnitte entstanden waren. Nun sind auch diese mit einander in Verbindung getreten. Es ist zur Bildung einer unpaaren, schon ziemlich ausgedehnten Pericardialhöhle gekommen. Zwischen der dorsalen Wand der Pericardialhöhle und dem Entoderm haben sich freie Mesodermzellen vorgeschoben. Zu beiden Seiten jenes kielförmigen, ventralen Entodermvorsprunges haben sich einige dieser freien Mesodermzellen, die in der Bahn der ersten Arterienbögen gelegen sind, bereits abgeplattet und zu röhren- oder bläschenförmigen Gebilden gruppiert (*). Mit diesem Vor-

gange nimmt die Bildung der Gefäße ihren Anfang. Noch deutlicher tritt dies Verhalten im mittleren Bereiche der eigentlichen Herzanlage, am Schnitte 162 zu Tage, welcher hinter der zweiten Schlundtasche, durch den ersten Branchialbogen gelegt ist. In diesem Schnitte erscheinen die beiden Pericardialhöhlen noch nicht mit einander vereinigt, es besteht also noch ein Mesocardium anterius (*M.v.*). Zwischen der leicht gewölbten ventralen Wand des Kiemendarmes und dem Pericardium ordnen sich die freien Mesodermzellen zu bläschen- oder netzförmigen Gebilden. Die von diesen Zellen umschlossenen unregelmässigen, lacunären Hohlräume öffnen sich auf den Nachbarschnitten zwischen den sie begrenzenden Zellen, welche die Anlage des Endocardiums bilden. — Die Wege, welche diese freien Mesodermzellen genommen haben, um in die Concavität der Grenzfalte zu gelangen, sind aus den beigelegten Abbildungen frontal geführter Schnitte ersichtlich. Der Schnitt 163 zeigt die ventralen Enden der ersten Schlundtaschen, welche die Mandibularbögen von den im Bereiche der entodermalen Grenzfalte gelegenen Pericardialsäcken trennen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13). Um den ventralen, allmählich auslaufenden Rand der Schlundtasche herum haben sich die freien Mesodermzellen von vorn und oben her unter die dem Kiemendarme benachbarte Wand der Pericardialsäcke vorgeschoben. Sie bilden jedoch



nur einen kleinen Theil des Endocardiums — etwa das Endocardium des Bulbusendes und die primäre Gefäßwand des Truncus arteriosus. — Die Hauptbildungsstätte des Endocardiums sind die verdickten, unmittelbar an die Pericardialsäcke anschliessenden vorderen Enden der peristomal entstanden Randstreifen der Mesodermflügel. Diese sind in dem Schnitte 164 getroffen. Von diesen, an die Seitenplattenabschnitte der Mesodermflügel unmittelbar anschliessenden Randstreifen lösen sich fortwährend freie Mesodermzellen los, die sich zwischen den Pericardialsäcken und der epithelialen, vorderen Wand des ventralen Darmlumens medialwärts vorschieben. Im Bereiche des Mandibularbogens sind im Schnitte 164 die freien Mesodermzellen getroffen, die sich an der Oberfläche des axialen Mesoderms ventralwärts ausgebreitet haben (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, Pause). Ein nahezu senkrecht auf diesen Schnitt durch die Concavität der entodermalen Grenzfalte geführter Querschnitt ist auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 4 bei stärkerer Vergrößerung in den Farben des Präparates (Parakarmin-Bleu de Lyon) dargestellt. Von beiden Seiten her haben sich freie Mesodermzellen (*f.M.z.*) gegen die Concavität der Grenzfalte vorgeschoben. Sie sind ebenso deutlich vom Entoderm, wie von der einschichtigen epithelialen Wand der Pericardialhöhle gesondert, welche letztere in Folge der Krümmung ihrer Oberfläche an den einzelnen Schnitten nur an gewissen Stellen genau quer getroffen ist. Die Frage, ob die medialen Wandabschnitte des Pericardiums sich an der Bildung des Endocardiums durch Zellabgabe betheiligen, kann nur an solchen Stellen einwandfrei

entschieden werden, an denen dieselbe senkrecht auf ihre nach allen Richtungen gekrümmte Oberfläche getroffen ist. Es sind daher an jedem Schnitte nur ganz bestimmte Stellen beweiskräftig. Im vorliegenden Schnitte z. B. die dorsalen dem Kiemendarme zugekehrten Abschnitte. Aber auch die dem ventralen Darmlumen zugekehrten Wandabschnitte sind nur wenig schräg getroffen und erscheinen von den Endocardzellen deutlich gesondert. Für diese Stellen bietet eine Sagittalschnittserie vollkommen einwandfreie Befunde. So ist es möglich, an quer, frontal und sagittal geführten Schnitten alle Stellen des Pericardiums auf das fragliche Verhalten zu untersuchen. — Nirgends haben sich nun Befunde ergeben, die dafür sprechen würden, dass die Splanchnopleura der Pericardialsäcke Zellenmaterial an das Endocardium abgibt. Dasselbe gilt von den Beziehungen des verdickten, unmittelbar an das Pericardium anschliessenden Randstreifens des Mesoderms zum Entoderm bzw. zur Dotterzellenmasse. Sowohl dieser selbst, als die von ihm sich ablösenden und gegen die Concavität der Grenzfalte sich verschiebenden Zellen sind sowohl von den hohen epithelialen Zellen der vorderen Wand des ventralen Darmlumens als auch von den grossen scholligen Elementen der Dotterzellenmasse mit aller Sicherheit abgrenzbar. Bei entsprechend differenzirter Färbung zeigt sich, dass sich die Dotterkörnchen in den grossen Dotterzellen viel intensiver anfärben, als die bereits in Differenzirung begriffenen mesodermalen Zellen des verdickten Randstreifens. Letzterer setzt sich lateralwärts in den aus abgeplatteten Elementen bestehenden Seitenabschnitt des Rumpfmesoderms fort.

Der Frontalschnitt 165 ist durch die caudalen, nach beiden Seiten hin zipfelförmig ausladenden Abschnitte der Pericardialhöhle geführt, an welche die ventralen Randstreifen unmittelbar anschliessen. Diese kommen an frontal geführten Schnitten zwischen zwei Seitenplattenabschnitte zu liegen. Vor ihnen befinden sich die im Bereiche der entodermalen Grenzfalte sich entwickelnden Cöloabschnitte des unsegmentirten Kopfmesoderms — die Pericardialsäcke — lateralwärts schliessen an sie die Seitenplattenabschnitte des Rumpfmesoderms an. Aus später zu erörternden Gründen ist der verdickte ventrale Randstreif der Mesodermflügel nicht als ein Abschnitt der Seitenplatten, sondern als ein selbständiger Abschnitt des Mesodermflügel zu betrachten, der sich zu den Seitenplatten ähnlich verhält, wie das Angiosklerotom zum Myotom.

Im Bereiche der Pericardialsäcke, der vordersten Abschnitte der Seitenplatten, giebt es keinen verdickten Randstreifen, hier bilden die Seitenplatten selbst den ventralen Rand der Mesodermflügel. — Der verdickte ventrale Randstreif kommt anscheinend nur denjenigen Mesodermabschnitten zu, welche von dem axialen Mesodermkeimen des hinteren Abschnittes des axialen Keimbezirktes bzw. der terminalen Wachstumszone aus nach vorn apponirt werden. Diese Mesodermkeime reichen schon in den frühesten Stadien auf den dorsolateral benachbarten Urmundrand vor, und diese seitlichen, peristomalen Ausläufer der Mesodermursprungszonen apponiren nach vorn zu den ventralen Randstreifen der Mesodermflügel, welcher demnach peristomalen Ursprunges ist (vergl. p. 674, der Textfig. 3). Der vor jener intermediären, zuerst apponirten Zone gelegene vordere Abschnitt des anfänglichen einheitlichen dorsalen axialen Keimbezirktes hat keine Beziehungen zum Urmunde und liefert wahrscheinlich das ganze unsegmentirte Mesoderm des Kopfes, welchem auch die Pericardialsäcke zum grössten Theile angehören.

Was die Beziehungen der Seitenplatten — insbesondere der vordersten, pericardialen Abschnitte derselben — zu den verdickten Randstreifen der Mesodermflügel anbelangt, so sprechen mancherlei Anzeichen dafür, dass der Seitenplattenabschnitt den Randstreifen ventralwärts überwächst und sich an dessen Oberfläche ausbreitet. Im Schnitte 165 steht der verdickte Randstreif linkerseits mit dem Pericardium im breiten

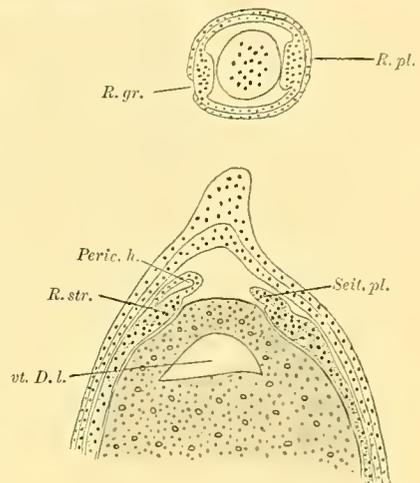


Fig. 165.

Zusammenhang. Die Grenze zwischen den beiden Abschnitten der Mesodermflügel verläuft nahezu parallel mit deren äusserer Oberfläche, während sie ursprünglich wohl senkrecht auf dieselbe eingestellt war. — Die Frage, ob die Seitenplatten den ventralen Randstreifen überwachsen oder ob dieser durch Abspaltung oberflächlicher Zellen sich an der Vergrößerung der Seitenplatten beteiligt, lässt sich speciell in der Region des Schnittes 165 bei *Ceratodus* schwerer entscheiden als z. B. bei *Triton*, weil beide Abschnitte der Mesodermflügel sehr lange — bis zur Differenzirung ihrer Elemente — mit einander in breitem, unmittelbarem Zusammenhange bleiben, und ihre gegenseitigen Beziehungen daher schwerer feststellbar sind. Als ein Anhaltspunkt ist die Richtung der Zelltheilungen zu verwerthen, die in der oberflächlichen Schichte parallel der Oberfläche erfolgen, was auf ein rasches intussusceptionelles Flächenwachsthum der Seitenplatten schliessen lässt. Bei *Triton* hingegen löst sich der verdickte ventrale Randstreif schon frühzeitig von dem benachbarten Seitenplattenabschnitte los, der ihn vollkommen frei überwächst. Zur Darstellung dieser Verhältnisse habe ich zwei den Schnitten 163 und 165 entsprechenden Schnitte aus einer *Triton*-Serie abgezeichnet. Der ventrale Randstreif bildet einen nach aussen deutlich abgegrenzten, compacten Zellcomplex, über welchen sich abgeplattete Zellen vorschieben, die mit den

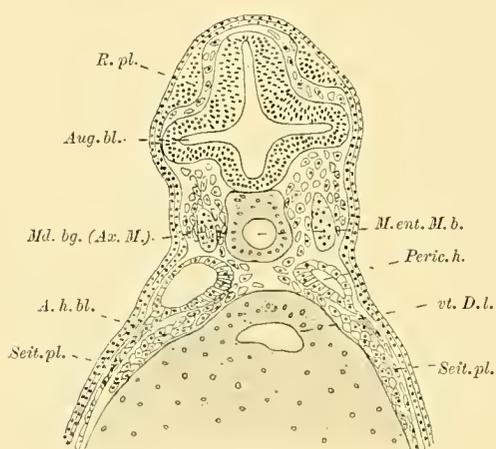


Fig. 166.

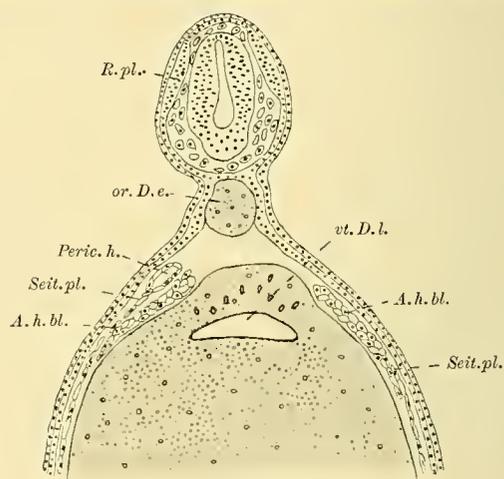


Fig. 167.

Seitenplatten in einer Schichte liegen. Der Umstand, dass schon frühzeitig eine räumliche Trennung des noch compacten, erst in Differenzirung begriffenen Randstreifens von dem benachbarten Seitenabschnitte der Mesodermflügel eintritt, erleichtert die Feststellung der gegenseitigen Beziehungen dieser Abschnitte. Ein Austritt oberflächlicher Zellen aus dem Verbande der Randstreifen und ein Angliedern derselben an den Seitenplattenabschnitt kann unter solchen Umständen der Beobachtung nicht entgehen. Da nun ein derartiges Verhalten nicht nachweisbar ist, die Randstreifen vielmehr gegen die Seitenplatten stets eine regelmässige Begrenzung aufweisen, so kann mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden, dass bei *Triton* — und dasselbe dürfte wohl auch für *Ceratodus* gelten — die Seitenplatten den Randstreifen überwachsen, sich an dessen Oberfläche ventralwärts vorschieben und von ihm kein Zellmaterial zu ihrer Vergrößerung erhalten. Am abgebildeten Schnitte 166 zeigt sich ferner, dass die etwas verdickte innere Wand der Pericardialsäcke (die Splanchnopleura) auch bei *Triton* sich nicht an der Bildung des Endocardiums beteiligt. Hinsichtlich der Herkunft des letzteren verhält sich *Triton* genau so wie *Ceratodus*.

Die Pericardialsäcke setzen sich im Schnitte 162 rechterseits in den zum ersten Dorsalsegment gehörigen Abschnitt der Mesodermflügel fort. Dies ist nur ein zufälliges, durch die schiefe Schnittführung bedingtes Zusammentreffen. Die in diesem Stadium vorliegende Anlage der Pericardialwand gehört zum grössten Theile

dem unsegmentirten Kopfmesoderm an, ist aber, wie wir gesehen haben, bereits im Begriffe, sich caudalwärts über die benachbarten Abschnitte des Randstreifens auszudehnen, dessen vorderes Ende etwa der Grenze zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Kopfmesoderm entspricht. Bei der Beurteilung dieser Verhältnisse ist übrigens die Krümmung der Embryonen mitzubedenken. Diese bedingt, dass die Transversalebene nicht parallel, wie bei gestreckten Embryonen, sondern radiär angeordnet sind, wodurch die Feststellung der Beziehungen zwischen den einzelnen ventralen Mesodermabschnitten zu den zugehörigen dorsalen Abschnitten etwas erschwert wird. — An der dorsalen Kante des im Schnitt 162 getroffenen ersten Dorsalsegmentes tritt das vorderste Ende der Ganglienleiste des segmentirten Körperabschnittes, die Glossopharyngeus-Vagusanlage (*Gl. vg.*), vor (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13). Ein parallel geführter Querschnitt (Schnitt 168) ist durch den ventralen Abschnitt der entodermalen Grenzfalte gelegt, in deren Bereiche sich die Kopfanlage vom Dotter abschnürt. Letztere ist, wie bereits erwähnt, bei in situ conservirten Embryonen dieses Alters meist zur Seite geneigt und erscheint daher im Schnitt der Dotterzellenmasse schief angesetzt. Die entodermale Grenzfalte scheidet den schmalen Zugang zu dem umfangreichen ventralen Darmlumen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12) von der Kiemendarmhöhle, welche sich unmittelbar hinter der dritten Schlundtasche zu einem sagittal gestellten Spalt verengt. Wenige Schritte weiter caudal vereinigen sich die beiden Hohlräume. Wie im vorhergehenden Stadium verstreicht die entodermale Grenzfalte nach den beiden Seiten hin, woselbst sie nun bereits bis in das Gebiet der Vorniere zu verfolgen ist (Taf. XLV/XLVI, Fig. 14 *Gr. f.*). Dorsal bildet die Darmwand eine kielförmige mediane Leiste, welche der Chorda dicht anliegt und sich im Laufe der weiteren Entwicklung zur Hypochorda gestaltet. Die Zellen der Chorda dorsalis sind in dieser Körperregion geldrollenartig an einander gelegt und weisen in ihrem Protoplasma bereits kleine Vacuolen auf. — Das Mesoderm bedeckt den hinter den zweiten Schlundtaschen gelegenen Abschnitt des Entoderms bzw. der Dotterzellenmasse als eine zwei- bis dreischichtige Zellplatte, in welcher eine Schichtung in zwei Blätter nur im Bereiche der Vornierenanlage zu bemerken ist. Dieser Mesodermmantel steht mit den Dorsalsegmenten noch im unmittelbaren Zusammenhange. —

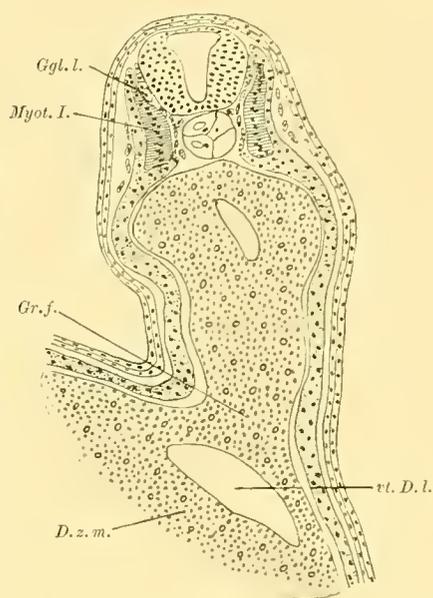


Fig. 168.

Die Auflockerung der Angiosklerotome hat weitere Fortschritte gemacht. Die auf diese Weise frei gewordenen Zellen schieben sich zu beiden Seiten der Chorda und des Medullarrohres dorsalwärts empor, woselbst sie in die unmittelbare Nachbarschaft der ektodermalen Zellen der Ganglienleiste gelangen (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 14, Pause). Die Ganglienleiste tritt nur in ihrem vordersten, Glossopharyngeus-Vagusabschnitte als eine geschlossene Zellgruppe auf, in ihren übrigen Abschnitten jedoch besteht sie aus lose an einander gefügten Zellen, die erst später, bei der Bildung der segmentalen Ganglien einen innigeren Verband eingehen. Diese ektodermalen Zellen schieben sich an der Seite des Neuralrohres herab und sind in ihrer Gestalt und Anordnung den ebenfalls noch indifferenten, freien Mesodermzellen ganz ähnlich, welche sich an der Seite des Neuralrohres emporschieben. Dieser Umstand erklärt es, dass wir diese beiden Zellcomplexe, sobald sie einmal einander dicht benachbart sind, nicht mehr scharf von einander abgrenzen können. Es liegen hier sonach dieselben Verhältnisse vor, wie im Gebiete des Vorderkopfes. Hier wie dort schieben sich die freien Mesodermzellen und die ektodermalen Zellen der Ganglienleiste neben einander vorbei, die einen in dorsalwärts, die anderen in ventralwärts gerichteter Wanderung und Vermehrung begriffen.

In diesem und den beiden vorhergehenden Stadien ist die Differenzierung der Myotome¹⁾ bereits in vollem Gange. Der einleitende Vorgang besteht in einer Abplattung der epithelialen Zellen der medialen, der Chorda zugewendeten Wand der axialen Mesodermflügel (Dorsalsegmente). Er beginnt an den vordersten Segmenten bereits im Stadium 30 und schreitet von da mit der weiteren Längenentwicklung des Keimes weiter caudalwärts fort. Im vorliegenden Stadium weisen die zuletzt angelegten, 5—6 hintersten Paare der 32—34 Segmente in ihrer medialen, einschichtigen, epithelialen Wand noch einen indifferenten Zustand auf. Die vorhergehenden Dorsalsegmente bilden bereits die Angiosklerotome aus und gleichzeitig gestalten sich die Zellen ihrer medialen Wände unter reger Vermehrung zu scheibenförmigen, abgeplatteten Gebilden, welche die ganze Länge und Breite der Myotome einnehmen. Die Membranen der Zellen sind leicht tingierbar. Zwischen den einzelnen Myotomen sowie an deren medialer Oberfläche wird von den Zellen eine structurlose Basalmembran — wohl eine Art Kittsubstanz — ausgeschieden, die namentlich dann deutlich in die Erscheinung tritt, wenn sich die Zellen unter dem Einfluss der conservirenden Agentien von dieser ebenfalls leicht färbaren Membran zurückgezogen haben, geschrumpft sind. Diese Membran umgiebt auf Schnitten wie ein zarter Streifen das Myotom (vergl. Taf. LXXIV, Fig. 1). Die Kerne der abgeplatteten Zellen sind in reger Vermehrung begriffen und sammeln sich zunächst in deren basalen, der Chorda benachbarten Abschnitten an. In der Nachbarschaft der intersegmentalen Grenzen (der Myocommata) kommen nun in dem mit Dotterkörnchen beladenen Protoplasma der Muskelzellen die ersten Fibrillen zur Differenzierung. An Sagittalschnitten (vergl. Taf. LXXIV, Fig. 1) lassen sich diese feinsten Fäserchen noch nicht durch die ganze Länge des Myotomes verfolgen. Mit der Basalmembran stehen sie in innigem Zusammenhange. Auch die Fibrillen treten zuerst in den medialen Abschnitten der Zellen auf. Allmählich werden sie länger und durchziehen dann — gleichfalls zuerst in den medialen Zellabschnitten — die ganze Myotomlänge. Schliesslich werden sie auch in den lateralen, den Cutisplatten zugewendeten Zellabschnitten sichtbar. Sie nehmen die oberflächlichen Schichten der Zellen ein, in deren Mitte sich die Dotterplättchen und die zahlreichen, ganz abgeplatteten, sich wahrscheinlich amitotisch vermehrenden Kerne — letztere in mehreren Reihen — angesammelt haben. Auch diese Differenzierungsprocesse schreiten allmählich caudalwärts fort. Im Stadium 33 sind bereits in den vorderen 20 von den gesammten (ca. 32—34) Dorsalsegmenten Fibrillen nachweisbar — an den vordersten in grösserer Länge, an den hinteren eben in Differenzierung begriffen. Auch innerhalb der einzelnen Myotome setzt der Process nicht in allen Zellen zugleich ein, sondern zuerst in den mittleren Zellen, und erst etwas später in den dorsal- und ventralwärts benachbarten Gebieten.

So können wir also den ganzen Process der ersten Differenzierung der Myotome an einem und demselben Embryo verfolgen, und zwar in zweifacher Folge. An den einzelnen Segmenten selbst, in dem wir zuerst die dorsalen und ventralen, dann die mittleren Zellen der Myotome untersuchen — und an der Myotomreihe, die alle einzelnen Phasen des Processes in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge darbietet. — In derselben Weise schreitet auch die Differenzierung der Chorda dorsalis allmählich caudalwärts fort. In ihren vordersten Abschnitten weist dieselbe bereits das bekannte wabenartige Aussehen auf. In den Zellen sind zahlreiche Vacuolen aufgetreten, die das Protoplasma peripherwärts verdrängen. Caudalwärts werden die Vacuolen kleiner und seltener, die geldrollenartige Anordnung der Chordazellen tritt in Erscheinung. Gegen die terminale Appositionszone hin nehmen die Zellen die unregelmässige Gestalt und Anordnung der noch indifferenten Elemente des Chordablastems an.

Die Chorda und die Myotome sind die in ihrer Differenzierung am weitesten vorgeschrittenen Organe des Embryos. Sie sind auch die widerstandsfähigsten Gebilde desselben. Man kann an den abgestorbenen

1) Ich bezeichne als Myotome nicht im Sinne RABL's das ganze Dorsalsegment nach Ablösung des Sklerotoms (die Hautmuskelpatte), sondern die mediale, muskelbildende Wand der Segmente, welche sich im vorliegenden Stadium noch nicht von den Seitenplatten (bezw. dem Gonotom und Nephrotom) abgelöst haben.

Embryonen alle übrigen Theile des Körpers in der bekannten Weise verquollen und zerstört finden — die Chorda und die Myotome bleiben lange Zeit hindurch geradezu prächtig erhalten.

Die beginnende Streckung des Körpers und die immer weiter vorgreifende Abschnürung des Kopfabschnittes haben in der eben beschriebenen Entwicklungsphase die äussere Gestaltung des Embryos erheblich beeinflusst. Die Abschnürung des Embryos wird durch das Vorgeifen der in regem intussusceptionellen Flächenwachsthum begriffenen entodermalen Grenzfalte, d. h. der vorderen und seitlichen Wandabschnitte der (Ur-)Darmhöhle bewirkt, welcher das Ektoderm allmählich, aber nicht in gleichem Maasse nachfolgt. Zwischen den beiden primären Keimblättern bleibt in der Concavität der entodermalen Grenzfalte eine Spalte, in der sich die Herzanlage entfaltet. — Mit der Grenzfalte wird die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes gebildet und verlängert. Diese Wandabschnitte waren ursprünglich (z. B. Stadium 23) in einer Flucht mit der dorsalen Urdarmwand gelegen und gingen vorn und zu beiden Seiten, im Bereiche jener keilförmigen Ausladung des vorderen erweiterten Abschnittes der Urdarmhöhle (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 1, 2 ff.) in das oberflächliche Entodermfeld der Dotterzellenmasse über. Sie gehörten also scheinbar der Decke der Urdarmhöhle an, die sich im Bereiche jenes vorderen, erweiterten Abschnittes der Urdarmhöhle in flacher Wölbung über die Dotterzellenmasse spannte. Dieses Verhalten ist keineswegs als ein primäres, sondern als ein durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse bedingter Zustand anzusehen. Dem ventral von der entodermalen Mundbucht gelegenen Abschnitt der Decke der Urdarmhöhle des *Ceratodus* — und das Gleiche gilt für die Amphibien und andere Holoblastier — entsprechen die vorderen und ventrolateralen Wandabschnitte etwa des vorderen Drittels der Darmhöhle der *Amphioxus*-Gastrula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 9 und 21, 10 und 22, 11 und 23), dem an der Oberfläche der Dotterzellenmasse frei liegenden Entodermfelde die ventrale Darmwand des mittleren und caudalen Rumpfdrittels des *Amphioxus*. Die Ansammlung der Dotterzellenmasse hatte also nicht nur eine erhebliche Vorwölbung (nach innen), sondern auch eine erhebliche Verbreiterung des ventralen Entodermfeldes zur Folge, wodurch die nachbarlichen, seitlichen und vorderen Abschnitte des letzteren gewissermaassen auseinandergedrängt wurden. Sie gehören nun der Decke der durch die Dotterzellenmasse zu einem concav-convexen Spalt eingeeengten Urdarmhöhle an. Die Gastrula erscheint also durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse nicht so sehr in ihrer Längenausdehnung als vielmehr in ihren transversalen Durchmessern vergrössert — wie wir gesehen haben, wird sie durch die Dotterzellenansammlung in ihrer weiteren Längenentwicklung sogar erheblich behindert. Der Boden, die ventrale Wand der Urdarmhöhle, die beim *Amphioxus* von einem hohen einschichtigen Epithel gebildet wird, welches dem Ektoderm unmittelbar anliegt, wird bei *Ceratodus* von der breiten, annähernd biconvex begrenzten, nach innen mit stärkerer Krümmung vortretenden Dotterzellenmasse eingenommen. Das ventrale Entoderm des vorderen Körperdrittels, welches beim *Amphioxus* annähernd parallel mit der dorsalen Urdarmwand verläuft und vorn in der Wölbung des vorderen Darmendes in diese übergeht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 10—13), wurde bei *Ceratodus* durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse derart nach vorn geschoben, dass es in die flache Wölbung der dorsalen Darmwand eingefügt erscheint. Diese Verlagerung wird nun durch die sogenannte Abschnürung des vorderen Körperendes wieder ausgeglichen, wodurch die ventrale Wand des Kiemendarmes gebildet wird. Die eigentliche Bedeutung dieses Abschnürungsprozesses, bzw. des raschen intussusceptionellen Wachstums der vorderen ventralen Abschnitte der beiden primären Keimblätter besteht aber darin, dass zunächst das Entoderm der Grenzfalte vicariierend für das abortiv gewordene Ektodermfeld der Dotterzellenmasse eintritt und diese zu ersetzen bestimmt ist. So sehen wir denn die entodermale Grenzfalte immer weiter gegen die Körpermitte zu vordringen und sich, namentlich in den späteren Stadien, zur ventralen Wand des Kiemen- und Vorderdarmes zur Anlage der Leber, der ventralen Bauchspeicheldrüsen und der Gallenblase entfalten. Alle diese Gebilde nehmen aus dem in frühen Entwicklungsstadien (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 5—8) ganz unscheinbaren, zwischen der inneren Mundbucht und der Dotterzellenmasse gelegenen, epithelialen Entodermabschnitt

ihren Ursprung. In der Mitte des Körpers wird das abortiv gewordene Entodermfeld der Dotterzellenmasse, welches zugleich mit der letzteren seinen Dotterinhalt gewissermaßen selbst verarbeitet und dann resorbiert wird, von der Dorsalseite her ergänzt (siehe NEUMAYR 1904). — Jener Spalt zwischen der epithelialen Wand der Grenzfalte und dem Entodermfeld der Dotterzellenmasse, das sogenannte ventrale Darmlumen, ist also ein vorderer, ventraler Abschnitt der Urdarmhöhle, der durch den vortretenden Wulst der Dotterzellenmasse von unten her eingeengt worden ist. Würde die Dotterzellenmasse wie beim *Amphioxus* fehlen — dann käme der Urdarmhöhle eine viel grössere Ausdehnung zu, und das ventrale Darmlumen würde eben einen vorderen, ventralen, nicht weiter abgrenzbaren Theil dieser geräumigen Cavität bilden. — Es erscheint daher keineswegs gerechtfertigt, diesen Spalt, das ventrale Darmlumen — wie dies fast allgemein üblich ist — bei Holoblastiern direct als Leberbucht zu bezeichnen. Er entspricht mutatis mutandis der Spalte zwischen der vorderen Darm-
pforte und der Dottermasse meroblastischer Anamnier (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31), die meines Wissens noch niemand als Leberbucht bezeichnet hat. Die Leber nimmt doch, wie insbesondere NEUMAYR (1904) für *Ceratodus* gezeigt hat, aus einem ganz circumscribten Abschnitte der vorderen epithelialen Wand des ventralen Darmlumens ihren Ursprung, ebenso wie die benachbarten ventralen Pancreasanlagen und die Gallenblase.

In den eben besprochenen Entwicklungsstadien nimmt vor allem die Bildung des Endocardiums unser Interesse in Anspruch. Es hat sich gezeigt, dass das Endocardium nicht an Ort und Stelle entsteht, dass weder das Entoderm, noch die Splanchnopleura der Seitenplatten an dessen Aufbau beteiligt sind — sondern dass dasselbe von Zellen gebildet wird, die sich von der caudalen und cranialen Seite her in das Gebiet der entodermalen Grenzfalte bzw. der Pericardialsäcke vorschieben. Diese Zellen stammen von der dorsalen und der ventralen Randzone der Mesodermflügel, dorsal von deren medialsten, zuletzt abgeschnürten Abschnitten. Diese sind im segmentirten Körpergebiete metamer angeordnet und bilden die Angiosklerotome, im unsegmentirten Kopfgebiete hingegen sind sie einheitlich, ungegliedert. Die durch die Auflösung dieser dorsalen Mesodermabschnitte entstehenden freien Mesodermzellen breiten sich zum Unterschiede vom typischen Verhalten der axialen Mesodermflügel nicht in geschlossener Schichte, sondern in ganz lockerer Anordnung zwischen den primären Keimblättern und deren Derivaten aus. Wie im nächsten Capitel gezeigt wird, gehen aus diesen im ganzen Körper sich verbreitenden freien Mesodermzellen die Binde- und Stützsubstanzen, sowie die zugehörigen Abschnitte des Gefässsystemes hervor. Es wurde daher vorgeschlagen, den ganzen, von den dorsomedianen Abschnitten der Mesodermflügel stammenden Complex freier Mesodermzellen als Angioskleroblastem, die Sklerotome als Angiosklerotome zu bezeichnen. In bestimmten, wohl durch Auslese gezüchteten und in der Peripherie vielfach variirenden Bahnen bilden die freien Mesodermzellen die Gefässwandungen; in deren unmittelbarer Umgebung findet ebenfalls unter dem Einflusse gewisser Correlationen eine Differenzirung derselben in die verschiedenen Formen der Stütz- und Binde-substanzen statt. Der für die Erhaltung des Lebens, insbesondere die Ernährung und Athmung so ausserordentlich wichtige Gefässapparat wird zuerst angelegt. Am frühesten macht sich nun diese Differenzirung der freien Mesodermzellen am Endocardium bemerkbar, dessen vorderer Abschnitt von den ventralsten Elementen jener Gruppe freier Mesodermzellen gebildet wird, die sich (schon in frühen Entwicklungsstadien, Stadium 26ff.) hinter den Augenblasen von den dorsomedianen, der Hirnwand anliegenden Abschnitten des Mesodermflügel losgelöst und durch das Gebiet der Mandibularbögen ventralwärts gegen die Concavität der entodermalen Grenzfalte ausgebreitet haben. Erst in der letzten Entwicklungsphase treffen mit diesen Zellen die durch die Hyoidbögen vorgedrungenen freien Mesodermzellen ventral von den ersten Schlundtaschen zusammen. Diese Zellen stammen von den vor den Hörbläschen aufgetretenen Gruppen freier Mesodermzellen.

An der Bildung des Endocardiums betheiligen sich, wie gesagt, nur die ventralsten Ausläufer dieses Zellcomplexes (Angioskleroblastems). Dieses umgibt in den Visceralbögen mantelförmig die durch die Schlund-

taschen von einander getrennten, zum Theil hohlen axialen Mesodermstränge. In den Visceralbögen differenzirt sich eine verhältnissmässig geringe Anzahl freier Mesodermzellen in bestimmten Bahnen und im unmittelbaren Anschlusse an das Endocardium, bezw. der Gefässwand des Truncus arteriosus zu den Vasotheilien der Arterienbögen. Der grösste Theil derselben bildet die mächtigen Knorpelanlagen und die bindegewebigen Apparate, während sich die axialen Mesodermstränge ausschliesslich in Muskelzellen umwandeln. Aber auch jene ventralen, an der Bildung des Endocardiums beteiligten Ausläufer dieses Zellcomplexes, des Angioskleroblastems, haben sich eine vielseitige Differenzirungsfähigkeit bewahrt. Wie noch in einem späteren Capitel gezeigt werden wird, treten an bestimmten Stellen aus dem epithelialen Verbande des Endocardiums Tochterzellen aus, welche sich zu den bindegewebigen Klappenapparaten des distalen Bulbusendes differenziren.

In der Concavität der entodermalen Grenzfalte, zwischen dieser und den ventromedian vereinigten vordersten Seitenplattenabschnitten, den Pericardialsäcken, treffen nun die vom Vorderkopfe her vorgedrungenen Ausläufer des Angioskleroblastems auf die Abkömmlinge jener ventralen Randstreifen der Mesodermflügel. Letztere reichen nicht so weit nach vorn, wie das Angioskleroblastem, welches sich über das gesammte axiale Mesoderm erstreckt. Die sich verdickenden Randstreifen der Mesodermflügel sind auf das vom hinteren Abschnitt des ursprünglich einheitlichen dorsalen, axialen Keimbezirk gebildete Mesoderm beschränkt, von dem sich schon beim Beginne der Längenentwicklung jener vordere, rein axiale Abschnitt abgelöst hat (vergl. Schema der Fig. 3). Dieser hintere Abschnitt der dorsalen Wachstumszone apponirt zugleich mit dem an ihn unmittelbar anschliessenden peristomalen Mesodermkeim nach vorn zu die Mesodermflügel, die daher in dem ganzen zugehörigen — wahrscheinlich den ganzen segmentirten Körperabschnitt umfassenden — Gebiete eine peristomal entstandene Randzone besitzen. Diese Randzone reicht nur bis an das Gebiet jener intermediären, zuerst frei gewordenen Zone der Axengebilde (vergl. p. 674, Fig. 3), welche wahrscheinlich im Grenzgebiete zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Körperabschnitte liegt. Die Pericardialsäcke, die vordersten Abschnitte der axial entstandenen Seitenplatten werden zum grössten Theile von der vorderen Wachstumszone des Kopfes (des unsegmentirten Körperabschnittes) geliefert und bilden selbst die ventrale Begrenzung der axialen Mesodermflügel. Das vordere Ende der peristomal entstandenen ventralen Randstreifen dürfte noch dem Pericardialgebiete der Seitenplatten angehören und von diesem allmählich überwachsen werden. — Die ventralen Randstreifen sind ebenso wie die Seitenplatten als selbständige Mesodermabschnitte zu betrachten. Die Differenzirung derselben beginnt an deren vorderen Enden, welche zuerst apponirt werden und somit deren älteste Abschnitte bilden. Erst allmählich greift dieser Process auf die weiter caudal gelegenen Abschnitte über, die bei der Entfaltung der in den seitlichen und ventralen Urmundabschnitten gelegenen peristomalen Mesodermkeime eine erhebliche Vergrösserung erfahren. Von jenen vorderen Enden lösen sich bereits im Stadium 31 die ersten freien Mesodermzellen los und schieben sich zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm gegen die Concavität der entodermalen Grenzfalte vor, woselbst sie auf die von vorn her vorgedrungenen freien Mesodermzellen treffen und sich mit ihnen zur Bildung des Endocardiums vereinigen. Die Richtungen dieser Zellbewegung und Ausbreitung ist im umstehenden Schema Textfig. 169b mit Pfeilen angegeben (ausgezogene Linien, gegen die Concavität der Grenzfalte weisend). Nach vollzogener Vereinigung lassen sich die von der ventralen und dorsalen Randzone der Mesodermflügel stammenden freien Mesodermzellen (Endocardzellen) nicht mehr von einander sondern. Immerhin kann angegeben werden, dass der grösste Theil des Endocardiums, vor allem derjenige der Kammer- und Vorkammerabtheilung des Herzens, die Wand des Sinus venosus und der Venenschenkel, von den Abkömmlingen der ventralen Randstreifen geliefert wird. Auch diese Zellen haben, ebenso wie jene im distalen Bulbusende, die Fähigkeit, nachdem sie sich bereits in einen epithelialen Verband eingeordnet haben, die bindegewebigen Elemente des Klappenapparates zu produciren. Der weitaus grösste Theil der ventralen Randstreifen liefert, wie im nächsten Capitel gezeigt werden wird, die Blutzellen und die Wandung des Dotter-

gefäßnetzes. Es wurde daher für den verdickten, die Seitenplatten ventral begrenzenden Randstreifen der Mesodermflügel die Bezeichnung Angiohämoblastem vorgeschlagen (1908).

Es hat sich also gezeigt, dass das Endocardium keine selbständige, isolierte, autochthon entstandene Bildung ist, sondern erst durch die Vereinigung der periphersten Elemente zweier Zellkomplexe entsteht,

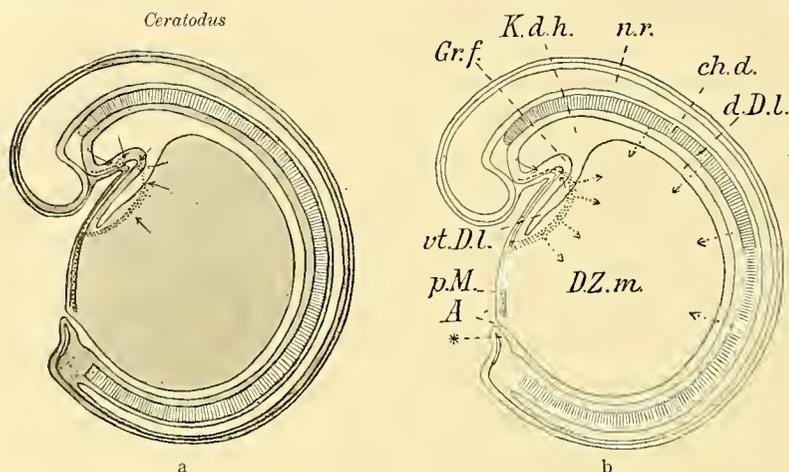


Fig. 169a und b. Medianschnitte durch *Ceratodus*-Embryonen (Stadium 31). Freier, ventrolateraler Rand der Mesodermflügel punktiert, ventrale peristomal entstandene Randzone als punktiertes Feld eingetragen. — Die Pfeile im Schema a sollen die allgemeine Ausbreitung der Mesodermflügel andeuten. Im Schema b geben die gegen die entodermale Grenzfalte weisenden Pfeile die Herkunft bezw. das Vordringen der Endocardzellen an, die übrigen punktierten Pfeile sollen die Ausbreitung der dem Angiohämoblastem (ventral) und dem Angioskleroblastem (dorsal) angehörigen freien Mesodermzellen veranschaulichen (vergl. Capitel IV).

des Angiosklero- und Angiohämoblastems, die in ihrer ganzen Ausdehnung, so zu sagen auf der ganzen Linie im Stande sind, Gefäßzellen zu differenzieren. Das Endocardium nimmt also bei seiner ersten Anlage keinerlei Sonderstellung ein. Erst bei seiner weiteren Ausgestaltung treten gewisse Unterschiede mit den übrigen Abschnitten zu Tage, die bei der Behandlung der späteren Entwicklungsstadien eingehend zu besprechen sein werden.

Hinsichtlich der Herkunft des Endocardiums zeigen die Amphibien dieselben Verhältnisse wie *Ceratodus*. Es wurde oben für *Triton* gezeigt (vergl. Textfig. 166, 167), dass das Endocardium zum

größten Theile von den verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel gebildet wird, welche deren Seitenplattenbezirk ventral begrenzen und peristomalen Ursprunges sind. Nur ein kleiner, vorderer Abschnitt des Endocardiums wird ebenso wie die Wand des Truncus arteriosus und der Arterienbögen von freien Mesodermzellen gebildet, die vom Vorderkopfe her gegen die entodermale Grenzfalte vorgedrungen sind. Die Seitenplatten betheiligen sich auch bei den Amphibien nicht an der Bildung des Endocardiums. Es liess sich besonders für *Triton* in deutlicher Weise zeigen, wie die in der Concavität der Grenzfalte von beiden Seiten her sich vorschiebenden Pericardialsäcke die von den vorderen Enden der verdickten Randstreifen abgelösten Zellen des Endocardiums überlagern, die gleichfalls der Concavität der entodermalen Grenzfalte zustreben. Die Richtung dieser Zellbewegungen ist in dem nebenstehenden Schema angedeutet. Die ventralen Randstreifen sind bei *Triton* im Stadium der maximalen Zusammenkrümmung in Folge der dadurch bedingten Verkürzung der Ventralseite schon von vornherein der Grenzfalte etwas näher als bei *Ceratodus*.

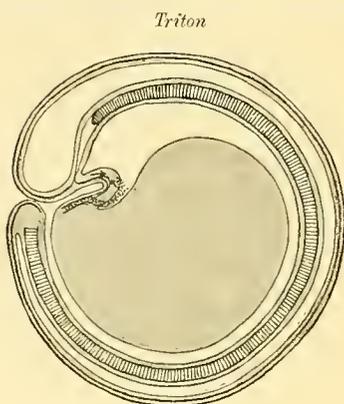


Fig. 170.

Die Bildung des Endocardiums der Amphibien ist bekanntlich von den zahlreichen Untersuchern nicht in übereinstimmender Weise dargestellt worden. In letzterer Zeit wurden die fraglichen Vorgänge bei *Triton* von

MUTHMANN (1904) beschrieben, dessen Ausführungen ich in mancher Hinsicht nicht beipflichten kann. MUTHMANN schickt seinen Angaben über die Entwicklung des Endocardiums einige Bemerkungen über die Gestaltung des vorderen Urdarmabschnittes, speciell über die Bildung der sogenannten Grenzfalte voraus, die bei *Triton* in

derselben Weise entsteht wie bei *Ceratodus*. Diese Falte scheidet die Anlage der entodermalen Mundbucht vom ventralen Darmlumen. Letzteres bezeichnet MUTHMANN als Leberbucht, und den in späteren Stadien etwas verengten Eingang zu dem ventralen Darmlumen gar als Lebergang. MUTHMANN lässt ferner in einem Stadium mit 3 Schlundtaschen (vergl. Fig. 11) die entodermale Grenzfalte seitlich in die Furchen zwischen den beiden ersten Schlundtaschen auslaufen. Gewiss laufen diese Furchen ventralwärts in die Grenzfalte aus, die aber, wie MUTHMANN's Fig. 1 ganz deutlich erkennen lässt — gemäss meiner obigen Darstellung — eine Abschnürungsfurche des vorderen Darmabschnittes darstellt. Es ist nur eine logische Consequenz der eben erörterten Auffassung MUTHMANN's über das Wesen der Grenzfalte, wenn er die in deren Bereiche ventralwärts vordringenden Pericardialsäcke als Abschnitte der Hyoidbögen bezeichnet (p. 21). Als Hyoidbogen kann doch nur der zwischen den beiden vorderen Schlundtaschen gelegene und durch diese isolirte Abschnitt der axialen Mesodermflügel bezeichnet werden. Die Pericardialsäcke sind vielmehr die vordersten Seitenplattenabschnitte, welche ventral von den Durchbruchstellen der Schlundtaschen und im Gebiete der Grenzfalte gelegen sind und im Bereiche der letzteren die Randabschnitte der Mesodermflügel darstellen. Mit den muskelbildenden axialen Mesodermsträngen der Visceralbögen hängen sie in frühen Stadien unmittelbar zusammen, niemals schliesst aber der „Hyoidbogen mit seinen beiden Blättern den Pericardialhohlraum ein“ (p. 21). Zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm fand MUTHMANN in diesem Stadium einige freie Zellen „weder mit dem einen noch mit dem anderen zusammenhängend“ (p. 21). Dies ist vollkommen richtig. Unbewiesen ist aber der folgende Satz geblieben: „Sie stammen bei *Triton* in dieser Region vom Mesoderm und lösen sich in loco von ihnen ab“ (p. 22). Bemerkenswerth ist die Angabe auf p. 25: „Schon in diesem Stadium haben sich von einem Zellstreifen der Splanchnopleura, welcher an die mediale Kante derselben angrenzt, Zellen abgelöst, welche sich durch Theilung vermehren und innerhalb des beschriebenen Raumes in der Mittelebene zusammenschliessen, bevor die beiden Hyoidbögen einander berühren.“ Dies weist darauf hin, dass MUTHMANN auch Bilder gesehen hat, die dem von mir in Textfig. 166 abgezeichneten Schnitte entsprechen. Jener Zellenstreifen ist nichts anderes als das vordere Ende des von den Seitenplatten überwachsenen ventralen Randstreifens. Auch ich kann MUTHMANN's Beobachtung bestätigen, dass „die Endocardzellen sich vor ihrer Vereinigung zu zwei neben einander liegenden Herzzellensträngen ordnen, so dass man dann eine doppelte Herzanlage erkennen kann“ (p. 32). Allerdings bin ich nicht der Ansicht, dass die Herzzellen von den Hyoidbögen geliefert werden. Die durch den Hyoidbogen sich ventralwärts vorschiebenden freien Mesodermzellen nehmen wohl nur an der Bildung des cranialen Truncusastes sowie der zweiten Arterienbögen Antheil.

In der Kritik der Angaben BRACHET's (1898) kann ich MUTHMANN vollkommen zustimmen. Das Entoderm ist bei *Triton* an der Bildung des Endocardiums vollkommen unbetheiligt.

Ueber die Herkunft des Endocardiums bei *Salamandra mac.* spricht sich bekanntlich RABL (1887) mit einiger Reserve aus. Er vermochte diese Frage an dem ihm zur Verfügung stehenden Material nicht mit Sicherheit zu lösen und hält es für möglich, dass das Entoderm an der Bildung des Endocardiums theilhaftig ist. Doch hebt RABL (p. 268) ausdrücklich hervor: „Ich habe namentlich nicht das Geringste finden können, was auf einen Zusammenhang des Endothelsäckchens mit dem Mesoderm der Seitenplatten zu beziehen gewesen wäre.“ Diesen negativen Befund RABL's kann auch ich mit aller Sicherheit bestätigen. Untersuchungen an quer und frontal geführten Schnitten durch Embryonen, die mit Sublimatessig fixirt worden waren, haben ergeben, dass auch beim Salamander die Zellen des Endocardiums — so wie bei *Ceratodus* — von der cranialen und caudalen Seite her sich ins Gebiet der Grenzfalte vorschieben. Sie stammen zum grössten Theile vom vorderen Ende des verdickten ventralen Randstreifens der axialen Mesodermflügel, welcher in Folge der frühzeitigen Streckung des Embryos eine ansehnliche Längenausdehnung besitzt, und sich daher auch nicht so erheblich verdickt wie bei *Triton* (vergl. Textfig. 171). — Wie auch RABL gesehen und abgebildet hat, lässt sich beim Salamander die Sonderung der centralen Mesodermstränge der Visceralbögen von den sie umgebenden freien Mesoderm-

zellen sehr exact durchführen. Beide Schichten sind stets scharf von einander gesondert, die Zellen der axialen Stränge sind viel reicher an Dotterplättchen als die freien, dicht an einander gedrängten Mesodermzellen. Dieses Verhalten haben übrigens bereits SCOTT und OSBORNE (1879) für *Triton taen.* festgestellt (vergl. Taf. 21, Fig. 11, 15). Die axialen Mesodermstränge der vorderen Visceralbögen werden auch bei *Salamandra mac.* von centralen Hohlräumen durchzogen, sind also eigentlich rohrförmig gestaltet. Diese Hohlräume stehen ventral mit dem vordersten Cölomabschnitte, der Pericardialhöhle in offener Communication. Dies ergibt sich ja aus der ursprünglichen Einheitlichkeit der Mesodermflügel von selbst. Dass die Pericardialhöhle anfangs aus zwei getrennten Hälften besteht, ist sicher; ob sie aber, wie RABL weiterhin angiebt, „aus der Vereinigung der ventralen Theile der Hyoidhöhlen mit den darauf folgenden Kiemenbogenhöhlen hervorgeht“ (p. 259), möchte ich bezweifeln. Wie für *Ceratodus* noch eingehender gezeigt werden wird, sind die axialen Mesodermstränge der Visceralbögen zu ganz anderen Leistungen bestimmt, als die ventral unmittelbar an sie anschliessenden vorderen Seitenplattenabschnitte. Die nur kurze Zeit bestehenden Lumina der axialen Mesodermstränge sind

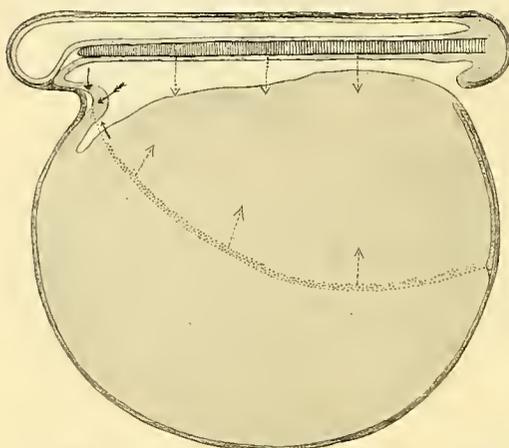


Fig. 171. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Salamandra maculata*; gefiederter Pfeil; Richtung des Vordringens der Seitenplatten (Pericardialsäcke), die übrigen Pfeile wie in Fig. 169b.

keineswegs Abschnitte des Cöloms. Die axialen Mesodermstränge der vorderen Visceralbögen gehören einer mittleren Zone der Mesodermflügel an, die beim Durchbruche der Schlundtaschen in einzelne branchiomere Stränge gesondert wird und ventral in den einheitlich gebliebenen Seitenplattenabschnitt übergeht. Das axiale Mesoderm der vorderen Visceralbögen reicht nur so weit, wie die zwischen ihnen gelegenen Schlundtaschen. Es liefert ausschliesslich die Musculatur der Visceralbögen, deren Gefässe und Knorpel von den freien Mesodermzellen gebildet werden. Der Seitenplattenbezirk reicht, wie auch RABL angegeben hat, nach vorn zu nicht über das Gebiet der Hyoidbögen bzw. der ersten Schlundtaschen hinaus. Der ventral von den Durchbruchstellen der ersten Schlundtaschen gelegene Randabschnitt der axialen Mesodermflügel entfaltet sich zur ventralen Trigeminusmusculatur. — Es vereinigen sich also nicht „die beiden Hälften des Hyoidbogens mit einander“ (p. 258), sondern die an die beiden Hyoidbögen angrenzenden ventralen Seitenplattenabschnitte, es findet ferner „die Pericardialhöhle“ nicht „im Hyoidbogen“, sondern ventral von den Hyoidbögen „ihr vorderes Ende“ (p. 264). Die Pericardialhöhle gehört dem Seitenplattenabschnitte der Mesodermflügel an und entsteht nicht durch die Vereinigung von Visceralbogenhöhlen.

Ueber die Entstehung des Endocardiums bei *Megalobatrachus max.* hat in jüngster Zeit FrL. DE ROOY (1907) berichtet. Es sollen „ausgeschiedene Splanchnopleurazellen sein, die sich später an einander legen und das Endothelrohr des Herzens bilden“ (p. 7). „Beweisende Kernspindeln habe ich in meinen Schnitten nicht nachweisen können, aber die ganz scharf ausgeprägte Gestalt der Zellen, die bisweilen noch halb im Mesoderm liegen, zeigt, dass sie zweifelsohne nicht von den epithelialen Entodermzellen herkommen können.“ Die abgebildeten Schnitte lassen zum Theil eine ganz scharfe Grenze zwischen den Pericardialsäcken und den freien Mesodermzellen (Herzzellen) erkennen (z. B. Fig. 3, 7), andere sind Flachschnitte durch die Splanchnopleura, die ebenso wie die entodermale Grenzfalte sowohl in sagittaler wie in transversaler Richtung gekrümmt ist. Es treffen daher in jeder Serie nur wenige Schnitte an bestimmten Stellen die Splanchnopleura quer und lassen die rein nachbarlichen Beziehungen derselben zu den Herzzellen deutlich erkennen. Das seltene Untersuchungsmaterial, welches FrL. DE ROOY zur Verfügung stand, war offenbar nicht ausreichend, um die Herkunft der

Zellen des Endocardiums in den jüngeren Entwicklungsstadien zu zeigen. Auch bei *Megalobatrachus* scheinen sich die in ganz ähnlicher Weise wie bei *Salamandra mac.* angeordneten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel, das Angiohämoblastem, von der Dotterzellenmasse ebenso deutlich abgrenzen zu lassen wie z. B. bei *Ceratodus* (vergl. Fig. 25, 27).

SCHWINK (90, 91) hat für *Triton* und *Salamandra* den Nachweis erbracht, dass weder die Zellen der entodermalen Grenzfalte, noch jene der Splanchnopleura an der Bildung des Endocardiums betheilt sind. Die Elemente des letzteren sollten sich von der caudalen Seite her gegen das Innere der Grenzfalte vorschieben. Diese Zellen sollen vom Dotterentoderm stammen, und zwar von derjenigen Stelle, wo der „epitheliale Darmoblast“ in die Dotterzellenmasse übergeht. Es ist also SCHWINK offenbar nicht gelungen, jene verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel von der Dotterzellenmasse abzugrenzen, der sie allerdings ganz dicht angelagert sind. Es wurde oben darauf hingewiesen, dass speciell bei *Triton* die erheblich verkürzten Randstreifen der Mesodermflügel tief in die Dotterzellenmasse eingegraben erscheinen.

Frl. K. MARCINOWSKY (1908) klärt ebenso wie MUTHMANN den Irrthum BRACHET's auf und weist darauf hin, dass bei *Siredon*-Embryonen mit 10—11 Urvirbeln die ventromediane Darmwand eine auf kurze Strecke (im Bereiche der entodermalen Grenzfalte) unterbrochene Längsleiste bildet, die als Entoblastkiel der Thyreoidenanlage und als Leberanlage bezeichnet werden. Erstere brachte BRACHET in Beziehung zur Herzanlage. Von einer Leberanlage kann bei so jungen Embryonen wohl noch nicht gesprochen werden. Es handelt sich vielmehr um den zwischen den sich frühzeitig verdickenden Randstreifen der Mesodermflügel gelegenen Abschnitt der vorderen Wand des ventralen Darmlumens. — In der Concavität der entodermalen Grenzfalte sollen sich nach MUTHMANN's Angaben von den medialen Wandabschnitten der Pericardialsäcke „genauer von demjenigen Theile, der dem späteren ventralen Mesenterium, resp. seiner Umbiegung in die Splanchnopleura entspricht“ (p. 48), die Zellen des Endocardiums als freie Mesenchymzellen ablösen. Ihr Ursprungsgebiet ist also das vordere Ende des „ventromedianen Mesoblastbezirkes“ (p. 41). Die angeführten Belege für die Auffassung (Taf. 3, Fig. 10, 11) lassen nur erkennen, dass zwischen den ventromedianen Abschnitten der Pericardialsäcke, ihnen zum Theil dicht angelagert, sich spindelförmige oder verästelte Zellen befinden. Solche freie Mesodermzellen finden sich auch ganz isolirt zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm vor (Fig. 13). Da und dort erscheinen die in einem epithelialen Verbinde stehenden Zellen der Pericardialsäcke durch Spalten von einander getrennt, die wohl als Artefacte anzusehen sind. In ähnlicher Weise ist auch die Fig. 39, Taf. 5 zu beurtheilen, auf welche Frl. MARCINOWSKY grossen Werth zu legen scheint. Soll doch diese Abbildung beweisen, „dass auch noch in späteren Stadien (mit 20 Urvirbeln) von der Splanchnopleura Zellmaterial an das Endocardium abgegeben wird“. Ich sehe in dieser Abbildung auf der linken Seite die Endocardzellen in einer den natürlichen Verhältnissen sicherlich entsprechenden Weise der epithelialen Splanchnopleura angelagert, auf der anderen Seite durch einen wohl durch die Präparation entstandenen Spaltraum von ihr abgehoben. Wie sich die fragliche, an der Grenze der abgehobenen Partie gelegene Endocardzelle zur Splanchnopleura verhält, ist aus der Abbildung nicht mit Sicherheit zu ersehen, da die Zellgrenzen nicht dargestellt sind. Gerade in diesem Gebiete ist zwischen Continuität und Contiguität scharf zu unterscheiden. An den wenigen mir zur Verfügung stehenden Embryonen von *Siredon* habe ich mich keineswegs davon überzeugen können, dass sich die Splanchnopleura an der Bildung des Endocardiums betheilige.

MOLLIER (1906) vertritt im HERTWIG'schen Handbuche (p. 1021 ff.) die Ansicht, dass das Endocardium bei den Urodelen, speciell bei *Triton* von den Elementen der Leibeshöhlenwand geliefert werde. Selbst die Arteria mandibularis, der erste Arterienbogen, soll noch von den aus der Splanchnopleura stammenden Gefässzellen gebildet werden, eine Angabe, die speciell für *Triton* unhaltbar ist. Dass in der Concavität der entodermalen Grenzfalte aus dem Verbinde der Splanchnopleura Zellen in die Anlage des Endocardiums eintreten, muss ich

sowohl für *Triton alp.* wie für *Triton taen.* auf das entschiedenste bestreiten. Ueber die Entstehung und Ausbreitung der freien Mesodermzellen im Vorderkopfgebiete vermissen wir in MOLLIER's Darstellung jegliche Angabe. — Die Deutung und Schilderung der Befunde am ventralen Randstreifen der Mesodermflügel (Angiohämoblastem), woselbst die Bildungsstätte der Gefäss- und Blutzellen sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Seitenplatten befindet und dieselbe ventral begrenzt, richtet sich in erster Linie nach der Beurtheilung der Beziehungen zwischen den axialen und peristomalen Mesodermabschnitten, die mit den von MOLLIER ganz willkürlich als ventrales und dorsales Mesoderm bezeichneten Abschnitten keineswegs identisch sind. Diese beiden Abschnitte sollen etwas dorsal vom grössten Umfange der Dotterzellenmasse in einander übergehen (vergl. Textfig. 725 ×) und sich dadurch von einander unterscheiden, dass der dorsale in die beiden Lamellen der Seitenplatten gesondert erscheint, der ventrale nicht. Letzterer soll vom ventralen und seitlichen Urmundrande ausgehen, wobei es MOLLIER unentschieden lässt, ob er ausschliesslich vom Urmundrande gebildet wird, oder ob sich an seiner Bildung auch der zellige Dotter in der Umgebung des Urmundes beteiligt (p. 1056). Bei dieser Angabe nimmt MOLLIER gar keine Rücksicht auf die Entstehung und Ausbreitung des axialen Mesoblasts sowie auf dessen Beziehungen zum peristomalen Mesoderm. Es ist vollkommen ausgeschlossen, dass der ganze von MOLLIER als ventrales Mesoderm bezeichnete Abschnitt der Mesodermflügel peristomalen Ursprunges ist. Die in den Figg. 725, 728, 733, 734 mit einem × bezeichnete Grenze entspricht lediglich der Stelle, an welcher die auch bei *Ceratodus* solide angelegten Mesodermflügel im Begriffe sind, sich in zwei Lamellen zu sondern. Es ist dies gewissermaassen die Differenzierungsgrenze der Seitenplatten, die allmählich immer weiter ventralwärts rückt und gar keine weitere morphologische Bedeutung hat. Würde das Mesoderm auch bei *Triton* im Sinne der Cöломtheorie gleich von vornherein, so wie beim *Amphioxus*, als geöffnete Falte angelegt werden, dann würde eine solche Grenze überhaupt nicht existiren. Hält man den ventralen, sich verdickenden Randstreifen der Mesodermflügel das Angio-

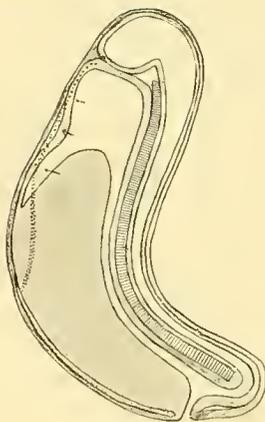


Fig. 172.

hämoblastem, für einen Abschnitt der Seitenplatten, dann erscheint die Angabe, dass die sich von demselben lösenden, freien Mesodermzellen von den Seitenplatten abgegeben werde, verständlich. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass dieser peristomal entstandene Randstreifen nicht bis an die Concavität der entodermalen Grenzfalte heranreicht und dass in dieser Region die einschichtige, epitheliale Wand der Pericardialsäcke den ventralen Rand der Mesodermflügel bildet. — Von diesen Wandabschnitten werden keine Gefässzellen abgegeben, dieselben rücken zugleich mit den unter ihnen sich ausbreitenden freien Mesodermzellen ventromedianwärts in den Faltenraum vor. Die Splanchnopleura der Pericardialsäcke liefert ausschliesslich den sogenannten myoepicardialen Mantel des Herzschlauches.

Wenn wir die Befunde bei den Anuren (*Bombinator*, *Bufo*) zum Vergleiche heranziehen, so müssen wir uns vor allem vergegenwärtigen, dass sich bei diesen Formen der Embryo zur Zeit der Anlage des Herzens im Stadium der maximalen Ueberstreckung befindet (vergl. Textfig. 172, *Bombinator*), oder doch wenigstens vollkommen gestreckt ist (*Rana*, *Bufo*). Es bieten sich daher ganz andere Verhältnisse dar als z. B. bei *Triton*, dessen Schwanzknospe sich in dieser Entwicklungsphase an der Seite des Vorderkopfes vorbeischiebt (vergl. Textfig. 170). Dieses Verhalten der Körperaxe sowie die ganze Anordnung der Dotterzellenmasse bedingen es, dass bei Anuren die entodermale Grenzfalte bei weitem nicht so eng geschlossen (*Bufo*) oder kaum vorhanden ist (*Bombinator*, Textfig. 172). In Folge des geringen Querdurchmessers der Dotterzellenmasse zeigen auch die ventralen Ränder des Mesodermflügels nicht einen so weiten Ausschnitt, wie z. B. bei *Ceratodus* oder *Salamandra* (vergl. Textfig. 169 und 171), sondern erreichen schon frühzeitig die Mittelebene. Ihre ventrale Verdickung reicht scheinbar etwas weiter cranialwärts vor, als bei *Ceratodus*. Sie vertheilt sich der Ueberstreckung entsprechend auf eine

grössere Längenausdehnung. Möglicher Weise kommen in ihrem intussusceptionellen Wachstum auch Variationen vor. Schon frühzeitig beginnen sich die ventralen Randzonen, welche kein so festes Gefüge aufweisen, wie bei *Ceratodus* und den Urodelen, zu proliferieren. Es lösen sich von ihnen freie Mesodermzellen los, die sich medial und cranialwärts verschieben, wobei sie von den unmittelbar an sie grenzenden Seitenplattenabschnitten (Pericardialsäcken) überlagert werden. Sie kommen so in das Bereich der Herzanlage, zwischen das Entoderm und die Splanchnopleura zu liegen. Dieser Vorgang spielt sich im Wesentlichen in derselben Weise ab wie bei *Triton* und *Ceratodus*. Ein Unterschied besteht nur darin, dass erstens das Angiohämoblastem etwas weiter nach vorn reicht — bis ins Gebiet des ersten Branchialbogens — und zweitens die Mesodermflügel zur Zeit der Verdickung ihrer ventralen Randzone der Medianebene schon sehr genähert sind. Diese Zellen bilden aber nur einen — wenn auch den grösseren — Theil des Endocardiums. Ebenso wie bei *Triton* und *Ceratodus* schieben sich auch bei *Bufo* und *Bombinator* von der Dorsalseite des Vorderkopfes her zu beiden Seiten des Kiemendarmes durch die Mandibularbögen freie Mesodermzellen ventralwärts vor, die sich mit den von ventralen Randstreifen stammenden Elementen zur Anlage des Endocardiums vereinigen. Die von vorn her vorgedrungenen Zellen stammen vom sogenannten ersten äusseren Kopfsegmente GOETTE's (1875).

Die Entstehung des Endocardiums bei *Bufo* hat Frl. MARCINOWSKY (1906) in ihrer oben erwähnten Publication eingehend behandelt. Die auf zahlreichen Abbildungen dargestellten Befunde fand ich an meinem Materiale im Wesentlichen bestätigt. Dagegen kann ich mich der Deutung dieser Befunde in manchen Punkten nicht anschliessen. So bezeichnet MARCINOWSKY jene Auflockerung des ventralen Randes der Mesodermflügel, die sich bei jungen *Bufo*-Larven in grosser Ausdehnung — von der Mundbucht weg — vorfindet, als „medio-ventrale Mesenchymbildungszone des Mesoderms“. Es ist richtig, dass bei *Bufo* und *Bombinator* auch die axialen Mesodermstränge der vorderen Visceralbögen, namentlich in ihren ventralen Abschnitten, nicht so dicht gefügt und gegen die Umgebung nicht so deutlich abgrenzbar sind, wie z. B. bei *Ceratodus*. Dies ist jedoch kein Beweis dafür, dass dieselben wirklich zu Bindegewebszellen werden. Bei der Untersuchung älterer Embryonen und Larven zeigte sich, dass auch die aus diesen Mesodermsträngen hervorgehenden, anfänglich aus spindelförmigen Elementen bestehenden Anlagen der quergestreiften Musculatur auch in späteren Stadien nicht so scharf gegen die Umgebung abgegrenzt sind, wie bei *Ceratodus*. Erst später, wenn die Differenzirung der Muskelfasern einsetzt, treten die Zellen mit einander in innigeren Verband und sind dann gegen das Stützgewebe deutlicher abgrenzbar. Letzteres ist jedoch nicht durch eine lokale Auflockerung der axialen Mesodermstränge entstanden, sondern stammt, wie bereits oben erwähnt wurde, von den dorsomedianen Abschnitten der axialen Mesodermflügel, von jenen Gruppen freier Mesodermzellen ab, die GOETTE bei *Bombinator* als laterale Kopfsegmente beschrieben hat. Diese spindeligen Elemente schieben sich allmählich ventralwärts vor, verarbeiten verhältnissmässig rasch die ihnen eingelagerten Dotterplättchen und werden pigmentirt. Sie repräsentiren die vorderen Abschnitte des Angioskleroblastems. Die etwas aufgelockerten ventralen Ränder der Mesodermflügel liefern also nicht in ganzer Ausdehnung, sondern nur in einer das Gebiet der ersten Branchialbögen nach vorn nicht überschreitenden Ausdehnung das Angiohämoblastem, speciell in dessen vordersten Abschnitten den grössten Theil des Endocardiums. Dass von dieser, proliferirenden Randzone sich Gefässzellen nach den beiden Seiten hin ausbreiten und die Dottervenen bilden, hat MARCINOWSKY richtig beobachtet.

MUTHMANN berichtet nur in aller Kürze, dass bei *Bufo* „das Herz aus mesodermalen Zellen entsteht, die vom Hyoidbogen abgegeben werden“ (p. 45), eine Darstellung, welche die topographischen Verhältnisse in ganz unzureichender Weise berücksichtigt.

BRACHET's (1903) Angaben über die Entstehung des Endocardiums bei *Rana* stimmen, wenn wir von der ersten Anlage der verdickten ventralen Randstreifen absehen, mit meinen Befunden an *Bufo* und *Bombinator* überein. Was die Herkunft dieser ventralen Randstreifen anlangt, so lässt BRACHET dieselben an Ort und

Stelle vom Hypoblast abgespalten werden und zieht die Angaben CORNING's (1898) über den Ursprung des Kopfmesoderms zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone der Urdarmwand ohne Grund in Zweifel. Nach BRACHET's Auffassung soll die Delamination an der Ventralseite, auch im Bereiche der vorderen Wand des Darmlumens (membrane pharyngienne) erfolgen und dorsoventralwärts fortschreiten — „isolant toujours deux ou trois couches des cellules (mésoblastiques) à la surface de l'entoblaste gastruléen“ (p. 687). Ich fand CORNING's Angaben über die Bildung des Kopfmesoderms bei *Bufo* und *Bombinator* bestätigt und muss eine Abspaltung dieses Mesoderms von der seitlichen und ventralen Oberfläche des Entoderms entschieden in Abrede stellen. Was speciell das Verhalten im Bereiche der vorderen Wand des ventralen Darmlumens (der membrane pharyngienne) anbelangt, so lässt sich bei *Bombinator* deutlich zeigen, dass dieser aus hohen, prismatischen Zellen bestehende Abschnitt der Darmwand, aus welcher der sogenannte ventrale Entoblastkiel hervorgeht, in den fraglichen Entwicklungsstadien stets dem Ektoderm angelagert ist und erst viel später durch das von beiden Seiten her vordringende Mesoderm von diesem abgehoben wird. Dieses keilt sich zu beiden Seiten dieser oralen Berührungzone so dicht zwischen die beiden primären Keimblätter ein, dass es da und dort auf den ersten Blick den Anschein hat, als würde das Mesoderm aus dem Entoderm hervorsprossen. Bei genauer Untersuchung lässt sich jedoch feststellen, dass es sich hierbei nur um eine innigere Anlagerung handelt. Ich kann also die Angabe BRACHET's, dass sich die vorderen ventralen Abschnitte des Mesoderms, die zum Theil bei der Bildung des Endocardiums in Betracht kommen, von der ventralen Darmwand delaminirt haben, nicht bestätigen. Etwas schwieriger ist — bei Anwendung der gewöhnlichen Conservirungs- und Färbemethoden — der Nachweis in der Körpermitte. Vor allem deshalb, weil in dieser Region weder das Mesoderm noch die Dotterzellenmasse eine so compacte Anordnung ihrer Elemente aufweisen wie z. B. bei *Triton* und *Ceratodus*. Kommt es doch bei *Bombinator* ganz regelmässig vor, dass das ventrale Darmlumen durch circumscribte Spaltbildungen gegen das Ektoderm zu durchbricht. Ich habe mich noch nicht davon überzeugen können, dass in diesem Bereiche eine wirkliche Delamination des Mesoderms stattfindet, und behalte mir vor, nach Abschluss meiner Untersuchung über diese Verhältnisse eingehender zu berichten. — Die Anuren weisen bekanntlich auch in manch' anderer Beziehung ganz eigenartige Verhältnisse auf und sind keineswegs dazu geeignet, bei Untersuchung der Anlage des Mesoderms und der Herkunft des Endocardiums besonders klare Aufschlüsse zu geben. Es wäre besser gewesen, wenn die bei diesen Formen erhobenen Befunde nicht vor der völligen Sicherstellung der Verhältnisse bei den Urodelen in den Vordergrund gerückt worden wären.

Bei den Selachiern (*Scyllium*, *Acanthias*) ergeben sich hinsichtlich der Herkunft des Endocardiums ganz ähnliche Verhältnisse wie bei holoblastischen Anamniern. Bei Untersuchung dieser Formen ist vor allem die durch die veränderte Anordnung und qualitative Beschaffenheit des Nahrungsdotters bedingte Umgestaltung des Keimes zu berücksichtigen. Der Nahrungsdotter ist bei Selachiern so reichlich vorhanden, dass der Furchungskern seine Herrschaft über denselben völlig verliert, eine völlige Durchfurchung des Eies unmöglich wird. Das sich furchende Zellmaterial nimmt, wie an späterer Stelle (Capitel IV) noch eingehender zu erörtern sein wird, nur einen geringen Theil der Oberfläche des voluminösen Eies ein. Bei der Gastrulation macht sich eine weitere, durch dasselbe Moment bedingte Eigenthümlichkeit bemerkbar. Am Amphibienkeim begrenzt der sich verhältnissmässig rasch verengende Urmund ein relativ kleines Entodermfeld der Dotterzellenmasse — den Dotterpfropf — der bei der weiteren Längenentwicklung der Gastrula allmählich von der Oberfläche verschwindet. Bei den Selachiern hingegen ist die dem Dotterpfropf entsprechende Nahrungsdottermasse so umfangreich, dass sich der Keim an der Oberfläche des Eies wie eine kleine Calotte ausnimmt, deren Rand dem engen Urmundrand der Amphibien entspricht. Die in den Textfigg. 173—170 dargestellten Verhältnisse lassen sich indess leicht in einander überführen: der Amphibienkeim durch eine Vergrößerung des Dotterpfropfes in den Selachierkeim — etwa in der Weise, dass die Dottermenge hernienartig innerhalb des Urmundrandes austritt, der

gewissermassen die Bruchforte darstellt. Besonders leicht liesse sich eine solche Veränderung an Schema 172 einer Anurenlarve construiren — man braucht sich bloss die ventrale Rumpfwand in Folge einer Massenzunahme des Dotters um den Scheitel der Grenzfalte umgestülpt zu denken, die dann eine ähnliche Gestaltung erhielte, wie bei den eingekrümmten *Triton*- oder *Ceratodus*-Embryonen. Umgekehrt könnte das Schema der Textfig. 173 in das eines Amphibienkeimes durch eine Verringerung der Dottermenge verwandelt werden, wobei der Urmundrand immer enger und die Dottermenge ins Innere des Eies gedrängt würde. Es ist somit nicht daran zu zweifeln, dass, wie schon HAECKEL (1875), RAUBER (1880), KOLLMANN (1887), RABL (1889) u. A. betont haben, der gesammte Rand der Selachierkeimscheibe dem Urmundrande der Amphibien entspricht. Wie insbesondere RÜCKERT und RABL hervorgehoben haben, entspricht dem vorderen (auf der Kopfseite gelegenen) Abschnitte des Urmundrandes der Selachierkeimscheibe die ventrale Urmundlippe der Amphibien. Diese Auffassung wird noch weiter durch den Umstand gestützt, dass von diesen vorderen und seitlichen Urmundabschnitten bei den Selachiern das peristomale Mesoderm in derselben Weise hervorsprosst und zu denselben Leistungen bestimmt ist wie bei den Amphibien. Es begrenzt ventral die — scheinbar vom Embryo aus, peripherwärts — in

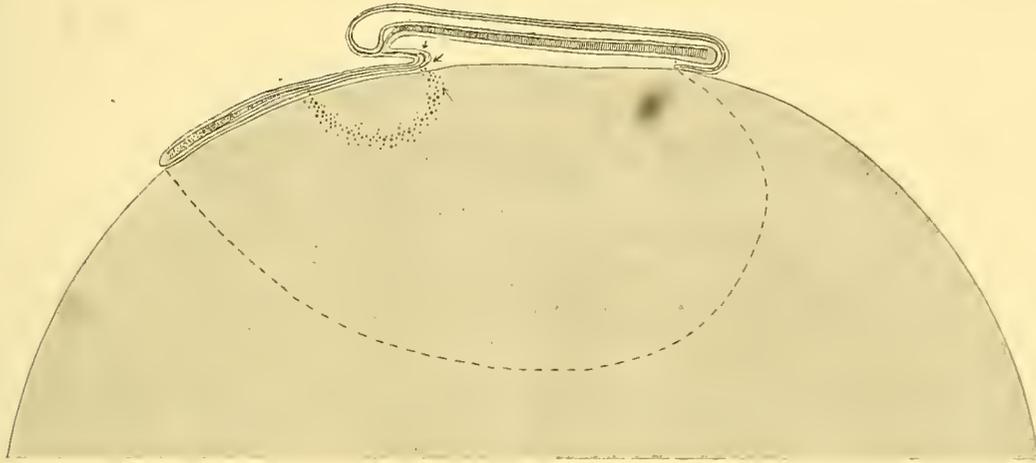


Fig. 173.

Wirklichkeit aber ventralwärts vorwachsenden Seitenplattenabschnitte der axialen Mesodermflügel. Die vordersten Seitenplattenabschnitte sind auch bei den Selachiern in der Gegend jener entodermalen Grenzfalte, der sogenannten vorderen Darmforte, gelegen und bilden die Pericardialsäcke. An sie schliesst sich unmittelbar das vordere Ende jener peristomal entstandenen ventralen Randzone der axialen Mesodermflügel an, welche in dem im Schema Textfig. 173 abgebildeten Stadium gegen die vordere Darmforte concav begrenzt erscheint — genau so wie bei *Ceratodus*. Die Randzone ist namentlich in ihrem ventralen Abschnitte der ganzen Anordnung der Keimscheibe entsprechend (bei *Torpedo*) auf eine viel grössere Fläche ausgebreitet, sie bildet auch nicht, wie bei *Ceratodus* und den Urodelen, einen compacten Zellstrang, sondern erscheint in eine ganz locker angeordnete Zellschicht aufgelöst, die sich zwischen dem Ektoderm und der Dotterzellenschicht ausbreitet. Das peristomale Mesoderm weist daher auch an seinem freien Rande keine so scharfe Begrenzung auf, wie z. B. bei *Ceratodus*. Da und dort schieben sich isolirte Gruppen von freien Mesodermzellen, auch einzelne dieser verästelten oder spindelförmig gestalteten Elemente unter den Seitenplatten gegen den Embryo zu vor, namentlich aber im Gebiete der sogenannten Grenzfalte, wobei sie von den sich gleichfalls ausbreitenden Pericardialplatten überlagert werden. Dort, an der vorderen und seitlichen Begrenzung dieser Falte — welche die vordere Wand des sogenannten Dotterstiles bildet — stauen sich die von beiden Seiten sich vorschiebenden freien Mesodermzellen

an und gelangen in dem Maasse, als die Grenzfalte zurückweicht, der Embryo sich abschnürt, in der Medianebene zur Vereinigung. Diese Zellen stammen also von dem unmittelbar an die Seitenplatten anschliessenden vordersten Abschnitte des peristomalen Mesoderms. Die Richtung, in der sie sich vorschieben, ist im Schema der Textfig. 173 durch den tangential zum punktiert angegebenen inneren Rand der peristomalen Randzone verlaufenden Pfeil angegeben, während der ventralwärts, gegen den Scheitel der Grenzfalte weisende Pfeil die Richtung angiebt, in der sich die Pericardialplatten ausbreiten. Ein kleiner cranialer Theil des Endocardiums des Bulbus cordis sowie die primitive Gefässwand des Truncus arteriosus werden von freien Mesodermzellen aufgebaut, die sich in ganz ähnlicher Weise wie bei *Ceratodus* vom Vorderkopfe her gegen die entodermale Grenzfalte bewegen (dritter Pfeil in Textfig. 173). Die Seitenplatten, s. st., als Abschnitte der axialen Mesodermflügel, sind somit auch bei Selachiern — speciell bei *Scyllium* und *Acanthias* — nicht am Aufbau des Endocardiums betheiligt.

Die Herkunft des Endocardiums der Selachier ist bekanntlich — mit Rücksicht auf die sonst der Untersuchung so günstige Beschaffenheit dieses Materiales — auffallend lange räthselhaft geblieben. Bemerkt doch RABL (1897), einer der erfahrensten Embryologen, in seiner Theorie des Mesoderms: „Was die Entwicklung des Herzens betrifft, so haben meine Untersuchungen, obwohl sie schon seit 3 Jahren darauf gerichtet sind, bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse geführt. — Es gilt dies hauptsächlich in Beziehung auf die Frage nach dem Ursprung des Endothels . . . Mehrere meiner Schnitte scheinen es ganz ausser Zweifel zu stellen, dass sie von den Elementen der visceralen Seitenplatten stammen, indessen kann ich doch die Möglichkeit, dass sie von der Oberfläche des Dotters her eingewandert sind, nicht ganz ausschliessen“ (p. 113). Ueber die Beziehungen dieser Zellen zum peristomalen Mesoderm giebt RABL an dieser Stelle — auch sonst keine weiteren Auskünfte. — Von Niemandem sind bisher Befunde abgebildet worden, die in ganz einwandfreier Weise die Ablösung von Endocardzellen aus dem Verbande der Splanchnopleura des Pericardiums bezeugen.

RÜCKERT (1888) lässt bekanntlich bei *Torpedo* die Zellen des Endocardiums am Orte, wo sich der Herzschauch bildet, einerseits aus der Splanchnopleura austreten, andererseits sich von einer kielförmigen Verdickung der vorderen Wand des Dotterstieles ablösen, der bei den von mir untersuchten Formen aus den bei der Bildung des Urdarmes zusammengeschobenen Entoderm- und Dotterzellen besteht. Bei den von mir untersuchten Formen ist dieser Zellcomplex an der Bildung des Endocardiums vollkommen unbetheiligt, und ich zweifle nicht, dass sich dies auch bei *Torpedo* bestätigen wird. Auch jene innigen Beziehungen der Endocardzellen zu den Seitenplatten, auf die in neuerer Zeit EMMERT (1900) grossen Werth gelegt hat, sind wohl nur scheinbare und werden vor allem dadurch vorgetäuscht, dass die Splanchnopleura nur gegen die Pericardialhöhle eine scharfe Begrenzung aufweist. An ihrer basalen Seite sind die Seitenplattenepithelien bei den Selachiern schon frühzeitig als Bindegewebsepithelien (RABL) mit Fortsätzen versehen und lassen sich daher nicht so markant gegen die an ihnen sich vorbeidrängenden freien Mesodermzellen abgrenzen, wie z. B. bei *Triton* oder *Ceratodus*. Auch an EMMERT's Abbildungen konnte ich keinen einzigen einwandfreien Beweis dafür erblicken, dass sich aus dem Verbande der Splanchnopleura thatsächlich Zellen loslösen und sich am Aufbau des Endocardiums betheiligen. Die so sorgfältig vermerkte Kerntheilungsfigur *a* der Fig. 5 z. B., gehört doch sicher einer Zelle an, die ausserhalb des Verbandes der Seitenplatten liegt, also nicht im Austritte begriffen ist. Die Einstellung der Kerntheilungsfigur *a* am oberen Rande der Seitenplatten in Fig. 6, Taf. 20 wird, durch die bekannte alternirende Anordnung der Splanchnopleurazellen erklärlich, kann also wohl nicht im Sinne EMMERT's verworther werden.

Während bei den bisher besprochenen Anamnierformen, die vom Vorderkopfe her vorgedrungenen Abkömmlinge des Angioskleroblastems an der Bildung des Endocardiums sich nur wenig betheiligen, ist bei den Teleostiern das Umgekehrte der Fall. Wie ich mich an Embryonen von *Trutta fario* überzeugen konnte, besteht die von mancher Seite angezweifelte Angabe, die OELLACHER in seinen klassischen Beiträgen

zur Entwicklungsgeschichte des Forcllenkeimes (1873) niedergelegt hat, thatsächlich zu Recht. OELLACHER bemerkte damals Folgendes: „Ich halte es demnach für das Wahrscheinlichste, dass jene Zellmasse, die ich als die erste Anlage des Herzens bezeichnet habe, aus den Kopfplatten herausgewachsen sei, und zwar von vorn, aussen und oben nach hinten, unten und innen“ (p. 84). Diese Zellmasse bildet nur in ihren ventralsten Abschnitten das Endocardium — oder wenigstens den grössten Theil desselben. Ihre seitlichen Abschnitte entsprechen ohne Zweifel jenem Mantel freier Mesodermzellen, der das axiale Mesoderm der Mandibularbögen umgiebt und sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zu den Gefässen und Stützelementen dieser Visceralbögen differenzirt. Es bestehen also mutatis mutandis dieselben Verhältnisse wie bei *Ceratodus*. WENKEBACH (1886) hat an einer pelagischen Knochenfischform (*Belone*) diese Wanderung der Zellen am lebenden Objecte verfolgen können. „Es gelang mir hier durch die ausserordentliche Durchsichtigkeit vom Dotter und Embryo, festzustellen, dass diese Zellen herrühren von den indifferenten Mesoblastzellen im Kopfe, indem sie von oben herum um den Darm hinwandern, um von beiden Seiten unter demselben zusammenzutreffen, was ich auch an Schnittserien von *Belone* bestätigt fand“ (p. 235). Der höchst wahrscheinlich aus peristomalem Mesoderm bestehende, den ventralen Randstreifen der Mesodermflügel des *Ceratodus* entsprechende Embryonalsaum tritt erst am venösen (vorderen) Ende des Herzschlauches mit den weit vorgeschobenen Abkömmlingen des Angioskleroblastems zusammen, die fast das ganze Endocardium liefern.

Die Annahme, dass das Endocardium von einer ventromedianen Verdickung des Entoderms abstammt und daher bei *Salamandra* und *Triton* unpaar ventromedian angelegt wird, führte nun RABL (1887) und BRACHET (1903) zur Hypothese, dass die doppelte Herzanlage der Knochenfische, Vögel und Säuger auf die primär einfache der Urodelen zurückzuführen sei (RABL, p. 271). Auf Grund eigener Untersuchungen kann ich behaupten, dass insbesondere auch bei *Salamandra* das Endocardium nicht ventromedian, sondern genau so wie bei *Triton* und *Ceratodus* durch die secundäre Vereinigung bilateralsymmetrisch angeordneter Zellcomplexe entsteht, die einerseits vom Vorderkopfe her, andererseits vom vorderen Ende der verdickten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel aus sich gegen die Grenzfalte hin vorgeschoben haben. Das Endocardium entsteht also durch die Vereinigung paariger bilateralsymmetrischer Anlagen, die bei den Holoblastiern in Folge der hierzu günstigeren Anordnung der Dotterzellenmasse frühzeitiger erfolgt, als bei den dotterreichen Meroblastiern — und Formen, die von solchen abstammen. Bei gewissen Säugethieren kann diese Vereinigung derart verzögert sein, dass die beiderseitigen Anlagen des Endocardiums Zeit gewinnen, um sich zu den Endocard-säckchen umzubilden. In solchen Fällen vereinigen sich also nicht die noch isolirten Herzzellen, sondern die bereits schlauchförmig gewordenen paarigen Endocardanlagen. — Die Bilateralität der Endocardanlage erscheint demnach in der Bilateralität des Mesoderms begründet. — Es ist sehr zu bezweifeln, ob die drei bekannten Schemata RABL's wirklich „drei Etappen der phylogenetischen Entwicklung des Herzens darstellen“ (p. 272). Es liegt zwar kein Grund zur Annahme vor, dass das Herz bei den nächsten Vorfahren der Wirbelthiere in bilateralsymmetrischer Anordnung bei einer ausgebildeten Form functionirt habe, aber die Elemente, die es aufbauen, waren sicherlich auch in der Phylogenese bilateralsymmetrisch angeordnet. Insofern wiederholt auch die Ontogenese einen ursprünglichen Zustand, und es würde uns keineswegs überraschen, bei einer fundamentalen Entwicklungshemmung das Herz paarig angeordnet vorzufinden.

IV. Entwicklungsvorgänge während der Stadien 34—38 (bis zum Beginn der Blutcirculation).

Diese Entwicklungsphase ist durch den nahezu vollständigen Vollzug der Streckung des Embryos gekennzeichnet, die namentlich in den Stadien 34—35 besonders rasche Fortschritte macht. Das auffälligste Phänomen ist die Erhebung des Vorderkopfes, dessen Ventralseite noch im Stadium 33 der ventralen Oberfläche des Rumpfes unmittelbar angelagert war, im Stadium 34 bereits senkrecht auf diese steht und im Stadium 37/38 nur ganz wenig mehr ventralwärts eingebogen erscheint. — Die Streckung des Rumpfabschnittes hatte bereits im Stadium 31 eingesetzt, als die dorsale Urmundlippe, die terminale Appositionszone, von der ventralen Urmundlippe zurückzuweichen begann. Im weiteren Verlaufe der Streckung nimmt die Dotterzellenmasse eine wanstförmige Gestalt an. Die bisher in der Längenentwicklung so sehr zurückgebliebene Ventralseite holt gewissermaßen durch rasches intussusceptionelles Wachstum die Dorsalseite ein, womit die Einkrümmung des Embryos rückgängig gemacht wird.

Es wurde bereits bei der Besprechung des vorhergehenden Stadiums darauf hingewiesen, dass die Streckung des Körpers wohl in erster Linie durch die Contraction der Myotome bewirkt wird. Es ist doch eine auffällige Erscheinung, dass dieser Vorgang gerade zu einer Zeit einsetzt, in welcher sich die Myotome zu differenzieren beginnen, und in dem Maße fortschreitet, als auch die Differenzierung der letzteren caudalwärts vorgreift. Wenn wir berücksichtigen, dass das Herz bereits zu einer Zeit pulsirt, in welcher die das Myocardium bildenden Zellen der Splanchnopleura noch ein epitheliales Gefüge und keine Spur von Fibrillen aufweisen, so ist wohl anzunehmen, dass in den Myotomen schon vor der Differenzierung der Fibrillen zum mindesten ein gewisser Tonus besteht, der wohl im Stande sein dürfte, den Vorgang der Streckung einzuleiten. — Dass die Myotomreihe — die, wie wir noch sehen werden, durch gewisse bindegewebige Einrichtungen an das vordere Chordaende verankert wird (vergl. Taf. LXIV, Fig. 2 ×) — bei der Anspannung ihrer Elemente den Bogen zur Sehne verwandelt, ergibt sich wohl von selbst. Auf diese Weise wird der Embryo allmählich gestreckt. — Bei den noch viel hochgradiger zusammengekrümmten *Triton*-Embryonen vollzieht sich dieser Vorgang in derselben Weise. Bei diesen Formen kommt es gelegentlich — besonders unter dem Einflusse der conservirenden Agentien — sogar zu einer Ueberstreckung des Embryos. Derselbe wird gewissermaßen ventralwärts durchgedrückt — eine Erscheinung, die bekanntlich bei Anurenlarven in gewissen Entwicklungsstadien sehr verbreitet ist. — Bei der Streckung des Vorderkörpers dürfte aber wahrscheinlich noch ein zweites Moment eine wenigstens unterstützende Rolle spielen: das intussusceptionelle Flächenwachstum der entodermalen Grenzfalte. Durch dieses nehmen die ventralen und seitlichen Wandabschnitte des caudalwärts sich stetig verlängernden Kiemendarmes an Ausdehnung ziemlich erheblich zu, wodurch die Grenzfalte immer mehr geöffnet und die Ventralseite des Vorderkopfes emporgehoben wird. Die Ausdehnung der Pericardialhöhle dürfte bei der Aufrichtung des Vorderkörpers wohl kaum eine Rolle spielen, man gewinnt den Eindruck, als ob die Vergrößerung der letzteren — bis zu einem gewissen Grade — ex vacuo erfolgen würde.

Bereits im Stadium 33 ist die Rumpflänge relativ erreicht. Die in diesem Stadium angelegten ca. 33 Dorsalsegmente machen mit dem noch nicht segmentirten terminalen Mesodermabschnitte annähernd die relative Rumpflänge des Thieres aus. In diesem Stadium beginnt also bereits die Bildung des Schwanzes. Die

terminale Appositionszone tritt immer mehr am caudalen Körperende vor und kann nun als Schwanzknospe bezeichnet werden.

An der äusseren Oberfläche des Vorderkopfes tritt in der Scheitelregion die Mittelhirnanlage immer deutlicher hervor (vergl. SEMON, 1893, Taf. 4/5, Fig. 34—38). Das Vorderhirn wölbt sich über das orale Darmende vor, dessen Berührungsstelle mit dem Ektoderm durch die noch ganz seichte, ziemlich schmale und langgestreckte äussere Mundbucht — besser -furchen — gekennzeichnet ist. Zu beiden Seiten treten die successive entstehenden Visceralbögen vor. Ventral von ihnen findet sich eine unpaare, durch die sich immer mehr ausdehnende Pericardialhöhle verursachte Vorwölbung. Im Innern derselben beginnt im Stadium 38 bereits der Herzschlauch zu pulsieren.

Im **Stadium 34** macht die Streckung des Embryos, wie bereits erwähnt, namentlich im Bereiche des Vorderkörpers rasche Fortschritte. Die Erhebung und Aufrichtung des Kopfes vollzieht sich in dieser Entwicklungsphase in einem Ausmaasse von ca. 90° , so dass, wie SEMON's Fig. 34 s, Taf. 4 zeigt, die Kopfanlage im Bereiche der Grenzfalte deutlich vom Dotter abgesetzt erscheint, dem sie noch im vorhergehenden Stadium dicht angelagert war. Auch die spiralförmige Drehung der Längsaxe ist gewichen, der Embryo ist wieder in der Medianebene eingestellt. Aber auch im Rumpfbereiche schreitet die Streckung allmählich immer weiter caudalwärts vor. In der Körpermitte verläuft die Axe des Embryos bereits geradlinig, im caudalen Körperabschnitte beschreibt sie noch einen Bogen von ca. 90° . Die terminale Appositionszone tritt am caudalen Körperende knospenartig vor. Ursprünglich dem Kopfe des Embryos zugewendet, divergirt sie nun von diesem in caudocentraler Richtung. — Auf Taf. LIX/LX, Fig. 13 und 14 sind zwei Embryonen median durchschnitten dargestellt, von denen der eine (Fig. 13) etwas jünger ist (Stadium $33\frac{1}{2}$). Bei diesem bildet die ventrale Wand des Vorderkopfes mit der Dotteroberfläche einen Winkel von ca. 60° , beim anderen Embryo ist dieser Winkel bereits zu einem rechten geworden. Besonders deutlich tritt die Aufrichtung des Kopfes im Verhalten der entodermalen Grenzfalte zu Tage, die sich immer weiter öffnet und der Herzanlage Platz zu ihrer Entfaltung gewährt. — Am Vorderkopfe zeigt sich ein weiterer Fortschritt in der Einkrümmung des Hirnrohres, der Beuge des Mittelhirnes, welches sich bereits gegen das Zwischenhirn durch eine niedrige Querfalte abzugrenzen beginnt. Der Einfluss dieses Processes auf die Gestaltung des Kiemendarmes kommt vor allem in der Stellung der Schlundtaschen zum Ausdruck, die im Vergleiche mit ihrer ursprünglichen Einstellung (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 6, 7 ff.) im Ausmaasse von $60-70^\circ$ um ihre dorsalen Enden caudalwärts gedreht erscheinen. Die innere Mundbucht ist vollständig verstrichen, eine mediane Rinne an der inneren Oberfläche der keilförmig verdickten, angestauten Entodermmasse des oralen Darmendes vertritt ihre Stelle. — Der Abgang des ventralen Darmlumens erfolgt nun nicht mehr so weit vorn, wie im vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 12). Die riegel-förmig zusammengeschobene Dotterzellenmasse ist caudalwärts zurückgewichen. — Sie erscheint nun vom Drucke der an ihrer Oberfläche vordringenden Wachstumszonen befreit und nimmt, dem Fortgange der Streckung entsprechend, eine wanstförmige Gestalt an. Am deutlichsten kommt diese Veränderung in der zunehmenden Entfernung der entodermalen Grenzfalte von der Afteröffnung zum Ausdruck, welche letztere früher (als Urmund) dem Kopfe zugekehrt war, nun von demselben abgewendet, caudoventralwärts gerichtet ist. Auch das ventrale Darmlumen hat bei der Streckung der Dotterzellenmasse absolut an Länge zugenommen, wenngleich die relativen Verhältnisse im Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium keine wesentliche Veränderung erfahren haben. Zahlreiche zungenförmige Divertikel erstrecken sich in die Dotterzellenmasse hinein (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 7 v. D. l.). Das enge dorsale Darmlumen beschreibt einen, der Krümmung des Embryos entsprechenden Bogen. Im Bereiche der neurenterischen Verbindung weist es eine caudale Ausladung auf (*p. a. D.*). Unmittelbar ventral von dieser Stelle verbindet eine quere Rinne an der caudalen Cloakenwand die Einmündungs-

stellen der noch soliden primären Harnleiter, der Vornierengänge. Der Endabschnitt des Lumens wendet sich in einem cranialwärts leicht convexen Bogen der Afteröffnung zu. Letztere befindet sich in einiger Entfernung von der terminalen Appositionszone. [Um Missverständnissen beim Vergleiche unserer Abbildungen vorzubeugen, möchte ich darauf aufmerksam machen, dass bei dem von SEMON auf Taf. 4, Fig. 34 dargestellten Embryo die terminale Endknospe (Schwanzknospe) nicht im Contour des Bildes gelegen ist, sondern jenen helmartigen Vorsprung bildet, der etwa die Mitte zwischen der Afteröffnung und dem Contour einnimmt.

An der auf Taf. XLV/XLVI, Fig. 16 dargestellten Seitenansicht des Entoderms fällt ausser der Verbreiterung der entodermalen Grenzfalte vor allem die beträchtliche Zunahme des dorsoventralen Durchmessers des Kiemendarmes auf. Die in früheren Stadien tief eingesunkene dorsale Wand (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 8, 10 ff.) wird nun in der Seitenansicht dorsal von den Schlundtaschen sichtbar, dementsprechend wird auch die Chorda dorsalis nicht mehr von den dorsalen Enden der Schlundtaschen verdeckt. Unmittelbar vor dem abgerundeten Chordaende liegt der durch die Mittelhirnbeuge hervorgerufene Darmscheitel. Etwa von der Region der dritten Schlundtasche an hat sich von der dorsalen (Ur-)Darmwand die Hypochorda abgeschnürt, die mit dieser weiter caudal noch zusammenhängt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14).

Etwas schräg von vorn und von der Seite her betrachtet, weist der Kiemendarm das auf Taf. LXII/LXIII, Fig. 6 dargestellte Verhalten auf. Von der ausgedehnten, zungenförmig begrenzten Berührungszone seines vorderen Endes weg verbreitet sich der Kiemendarm gegen die ersten Schlundtaschen ziemlich rasch — nicht mehr, wie im vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LXIII/LXIV, Fig. 1), ganz allmählich. Die zwischen dem oralen Darmende und den ersten Schlundtaschen gelegenen seitlichen Wandabschnitte erscheinen rinnenförmig eingesunken. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Rinnenbildungen durch die Vergrösserung der Mandibularbögen entstanden sind, die das nachgiebige, entodermale Epithel nach innen zu vorgewölbt haben. Demgemäss weist auch das zugehörige Ausgussmodell (Taf. LXII/LXIII, Fig. 7) an der correspondirenden Stelle leichte Einsenkungen auf, die durch einen medianen Vorsprung von einander getrennt werden. Dem letzteren entspricht die vorerwähnte Rinne an der Innenseite der dorsomedianen, der Hypophyse angelagerten Darmwand. Die ersten Schlundtaschen werden ventralwärts immer schmaler und laufen unmittelbar hinter dem ventrocaudalen Ende jenes kielförmigen, in der Fortsetzung der oralen Berührungszonen gelegenen Vorsprunges der ventralen Wand des Kiemendarmes aus. Zwischen ihren ventralen Enden tritt die noch ganz unansehnliche Anlage der Schilddrüse vor (Taf. LXII/LXIII, Fig. 6 *Thyr.*). Die seitlichen Ränder der zweiten Schlundtasche laden ventrolateralwärts aus und stehen mit dem Ektoderm in breitem Zusammenhange. Bei den ersten Schlundtaschen ist dies nur im Bereiche ihrer dorsalen Abschnitte der Fall (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 5). Die seitlichen Ränder der dritten Schlundtasche haben das Ektoderm nunmehr erreicht. Von der dritten Schlundtasche weg wird der Kiemendarm etwas schmaler und setzt sich in die Anlage des Vorderdarmes fort, der sich gegen die Dotterzellenmasse conisch verbreitert. Letztere nimmt gegen das caudale Rumpfdrittel an Umfang zu. An der äusseren Oberfläche ist sie gegen die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens nicht abgrenzbar. Die beiden an der Ventralseite gelegenen, caudalwärts zuerst divergirenden, dann convergirenden Furchen werden durch die verdickten Randstreifen der Mesodermflügel (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16) hervorgerufen und verlaufen zum grössten Theile im Gebiete der vorderen Wand des ventralen Darmlumens.

Die Dorsalansicht desselben Modelles mit dem Ektoderm (Taf. LXII/LXIII, Fig. 5) lässt auch die Beziehungen der Hypophyse zum oralen Darmende sowie die Anordnung der Riechplatten erkennen. Die erstere ist schon fast bis in die Mitte der Entfernung zwischen dem oralen Darmende und den vorderen Chordaenden vorgewachsen (vergl. auch Taf. LIX/LX, Fig. 14 *Hyp.*) und erscheint an ihrer Basis bzw. Ursprungsstelle nach beiden Seiten hin verbreitert. Dem vorderen Darmende liegt sie unmittelbar an. — Die Riechplatten treten an der inneren Oberfläche des Ektoderms buckelig vor und sind gegen die Umgebung noch nicht deutlich

abgegrenzt. Namentlich caudalwärts flachen sie sich ganz allmählich ab. Den seitlichen Ausläufern der Hypophysenanlage liegen sie etwas näher als im vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 3, 4).

In der Seitenansicht des Hirnröhres (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 16) tritt vor allem die Mittelhirnbeuge hervor. Auch die vordere Verbreiterung des Rautenhirnes wird immer auffälliger. Die Decke desselben beginnt sich bereits zu verdünnen. An der Stelle, wo das Rautenhirn am breitesten ist, sind die beiden Ganglien des Trigemini mit dessen ventrolateraler Wand in Verbindung getreten. Das hintere derselben, das Ganglion maxillomandibulare, kam schon von vornherein in dieser Region zur Entwicklung. Es hat sich bereits im Stadium 30 von der Nahtstelle des Hirnröhres abgelöst — zugleich auch vom Ganglion ophthalmicum gesondert — und ist an der Aussenseite des Hirnröhres ventralwärts gerückt. Das Ganglion ophthalmicum hingegen gehört einer etwas weiter vorn gelegenen Region des Hirnröhres an. Es hat sich im Bereiche des Mittelhirnes — nahe dem Uebergange desselben in das Rautenhirn — von der Nahtstelle abgelöst und erst nachträglich durch Ausbildung jenes caudalen Fortsatzes (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 13, 15) mit dem Ganglion maxillomandibulare vereinigt. Es tritt nun gemeinsam mit diesem mit der verbreiterten Stelle des Rautenhirnes in Verbindung. Wie die Fig. 15 der Taf. XLV/XLVI zeigt, hat die Hauptmasse des Ganglion ophthalmicum ihre nachbarlichen Beziehungen zu der vor ihr gelegenen Ciliarplakode noch unverändert beibehalten. Das Ganglion acusticofaciale und die Anlage des Glossopharyngeus-vagus zeigen in ihrer Anordnung keine wesentliche Veränderung. Letztere bildet das vordere Ende der Ganglienleiste des segmentierten Körpergebietes, welche bereits segmental angeordnete Zellvermehrungen erkennen lässt. Dadurch wird an dieser eine ähnliche Sonderung angebahnt, wie sie in früheren Entwicklungsstadien an der Trigemini-ganglienleiste stattgefunden hat. (Trennung des Ganglion ophthalmicum vom Ganglion maxillomandibulare.)

Auch die allgemeine Gestaltung des Mesodermmantels (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15) hat sich in Folge der Streckung und Erhebung des Vorderkörpers etwas verändert. Die der Abschnürungsstelle bzw. der entodermalen Grenzfalte entsprechende Einfurchung beginnt sich auszugleichen. — Im Gebiete des Vorderkopfes fällt vor Allem die ventrale Verlängerung der beiden ersten Visceralbögen auf, eine Erscheinung, die mit der Zunahme des dorsoventralen Durchmessers des Kiemendarmes im Zusammenhange steht. Die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel haben sich vom Darm abgeschnürt. Sie sind noch schmal und von den Mandibularbögen durch die von der Ventralseite her vorgreifenden Spalten gesondert. An den letzteren bemerken wir (etwa in der Verlängerung des Verweisstriches *Hypoph.* (Taf. XLV/XLVI, Fig. 15) eine kleine Knickung, die in früheren Stadien noch viel deutlicher ausgesprochen war und die Stelle anzeigt, wo der vor der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche gelegene Abschnitt der axialen Mesodermflügel in deren ventral von der Durchbruchstelle befindlichen Randabschnitt überging. Letzterer verläuft zu beiden Seiten des oralen Darmendes. Der Knickungswinkel wird durch die dorsoventrale, intussusceptionelle Verlängerung des Kiemendarmes und der Schlundtaschen allmählich ausgeglichen. — Die Veränderung in der Richtung der Schlundtaschen kommt auch in der Richtung der Visceralbögen deutlich zum Ausdrucke. Hinter der zweiten Schlundtasche haben nun auch die noch kurzen dritten Schlundtaschen das vorgelagerte Mesoderm durchbrochen. — Die festonartige Begrenzung der dorsalen Kante der axialen Mesodermflügel tritt nun immer deutlicher hervor. Zwischen den beiden Ganglien des Trigemini und zwischen dem Ganglion maxillomandibulare und dem Ganglion acusticofaciale wölben sich halbkugelige Ausladungen des Mesoderms vor, die im Inneren kleine Hohlräume bergen, also bläschenförmige Bildungen sind. Diese Hohlräume wurden bisher als Kopfhöhlen bezeichnet, und zwar die zwischen dem Ganglion ophthalmicum und dem Ganglion maxillomandibulare gelegene als zweite oder Mandibularhöhle, die hinter dem letzteren gelegene als dritte oder Hyoidhöhle. Eine vorderste Kopfhöhle, die sogenannte Prämandibularhöhle, kommt erst etwas später, im vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel zur Anlage. Es hat sich nun gezeigt, dass bei *Ceratodus* aus der seitlichen Wand der dritten Kopfhöhle der Musc. masseter,

aus der Wand der zweiten Kopfhöhle der *Musc. temporalis* und der *Musc. obliquus oculi superior* und aus der Wand der Prämandibularhöhle die übrigen Augenmuskeln hervorgehen. Zwischen den *Musc. masseter* und *temporalis* haben sich Rudimente einer prämandibularen Schlundtasche gefunden. Es gehört demnach nur der *Musc. masseter* einem Mandibularbogen s. st., d. h. einem vor der ersten, hyomandibularen Schlundtasche gelegenen Visceralbogen an, der durch den Ausfall einer prämandibularen Schlundtasche mit dem vor ihm gelegenen prämandibularen Visceralbogen, welcher den *Musc. temporalis* liefert, zu einem scheinbar einheitlichen Visceralbogen, dem Mandibularbogen s. l., vereinigt erscheint. Die Pars maxillomandibularis des Trigemini gehörte ursprünglich dem Mandibularbogen (s. st.), die Pars ophthalmica dem Prämandibularbogen zu. Beide sind branchiomere Gebilde. — Das rudimentäre Stützelement des Prämandibularbogens ist der Processus pterygoideus des Quadratum. — Ich bezeichne daher die dritte Kopfhöhle als Mandibularhöhle, die zweite als Prämandibularhöhle und die erste als Ciliarhöhle.

Hinter dem Ganglion acusticofaciale steigt der dorsale Rand der axialen Mesodermflügel allmählich zur dorsalen Kante des ersten Myotomes an. Letztere wird, wie in früheren Stadien, von dem vorderen Abschnitte der Ganglienleiste, der Anlage des Glossopharyngeus-vagus überlagert. — Die Dorsalsegmente beginnen sich nun von den Seitenplatten zu trennen. Nur das erste und die vordere Hälfte des zweiten (in der Taf. XLV/XLVI, Fig. 13 liegt in dieser Hinsicht ein kleines Versehen vor, vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1) bleiben mit den seitlichen Abschnitten der Mesodermflügel im Zusammenhange. Die beiden Nephrostome der Vorniere befinden sich gegenüber den 5. und 6. Segmenten. Im vorigen Stadium noch ziemlich plump gestaltet, sind sie in Folge des Längenwachstumes des zwischen ihnen gelegenen Kanalabschnittes (Hauptkanälchen, FELIX) etwas auseinandergewichen und kommen daher in das Bereich des Myocommas zwischen dem 4. und 5., sowie dem 6. und 7. Dorsalsegmente zu liegen. Sie vereinigen sich nach wie vor gegenüber dem Myocomma zwischen dem fünften und sechsten Myotom, zu einem gleichfalls rasch in die Länge wachsenden Sammelgange (Verbindungsstück). Dieses wendet sich unter conischer Verjüngung in einem ventralwärts convexen Bogen caudalwärts und geht in den primären Harnleiter über. Die im Stadium 33 noch zweilappige, wulstförmige Vornierenanlage hat sich also durch die Verlängerung der beiden Trichterabschnitte zu einem T-förmigen Rohrstück gestaltet, dessen verticaler Schenkel caudalwärts umbiegt.

Im Bereiche der entodermalen Grenzalte haben sich die Seitenplattenabschnitte der axialen Mesodermflügel bereits in ansehnlicher Ausdehnung — von der Gegend der Thyreoidea bis in die Region des 7. Segmentes — mit einander vereinigt (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16; Taf. LIX/LX, Fig. 14). Die Pericardialhöhle reicht ventromedian etwa bis in die Transversalebene des dritten Myocommas, weiter caudal erscheinen die median vereinigten Seitenplattenabschnitte noch solide. Sie haben sich in diesem Gebiete über die verdickten Randstreifen der Mesodermflügel vorgeschoben, welche caudal von der ventromedianen Vereinigungsstelle der Seitenplatten den freien Rand der Mesodermflügel bilden (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15 *A. h. bl.*). Das mesodermfreie Feld der Ventralseite zeigt eine birnförmige Begrenzung und weist dort, wo die Dotterzellenmasse den grössten Umfang hat, auch die grösste Breitenausdehnung aus. Die Verdickung des freien Randes nimmt gegen die caudale, leicht convexe Begrenzung des mesodermfreien Feldes allmählich ab. Zwischen dem mesodermfreien Felde und dem After breitet sich der ventromediane Abschnitt des peristomalen Mesoderms aus (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14; Taf. LVII/LVIII, Fig. 12). Letzteres erscheint in der Umgebung des Afters noch ein wenig verdickt.

Die Afteröffnung befindet sich, wie bereits erwähnt, in einiger Entfernung von der terminalen, helmartig vortretenden Schwanzknospe. Zwischen beiden spannt sich das innere Blatt jener ektodermalen Falte aus, die beim steten Zurückweichen der terminalen axialen Appositionszone immer länger wird (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 11 *v. Cl. w.*). — Die ektodermale Cloakenwand bildet zwischen den Einmündungsstellen der primären Harnleiter eine quere Rinne, die an der äusseren Oberfläche durch eine markante Einsenkung von der ektodermalen

Wand der Schwanzknospe abgesetzt erscheint. Der Scheitel der letzteren wird von der Stammzone des Medullarrohres gebildet. Von der Seite her betrachtet, weist die terminale Appositionszone beim Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 8 und 12) in ihrer Anordnung insofern eine Veränderung auf, als die gegen die Einmündungsstelle der primären Harnleiter sich allmählich verjüngende Stammzone des axialen und peristomalen Mesoderms um die Spitze des peristomalen Ausläufers (*p. M. u.*) gewissermaßen ein wenig gedreht, wie umgestürzt erscheint. Das axiale (proximale) Ende der Stammzone des Mesoderms ist nun distalwärts gewendet. Man gewinnt den Eindruck, als ob die nach vorn zu fortwährend die Axengebilde apponirende terminale Wachstumszone durch die mit ihr in Verbindung stehende ektodermale Falte ein wenig zurückgehalten würde, als ob diese Falte, die sich am caudalen Afterrande in die ektodermale äussere Körperdecke umschlägt, bei ihrem intussusceptionellen Flächenwachstum nicht gleichen Schritt hielte mit der Längsentwicklung der Axengebilde bzw. der Appositionsthätigkeit der Schwanzknospe. — Diese Erscheinung wird in den folgenden Stadien noch viel deutlicher zu Tage treten. Sie zeigt den Beginn der Entwicklung des Schwanzes an.

Wir wenden uns der Betrachtung einiger Schnittbilder zu, deren Ebenen im Medianschnitte Textfig. 187 eingezeichnet sind. Ein durch die Ciliarplakode geführter Querschnitt durch den Vorderkopf (Schnitt 174) zeigt dieses Gebilde noch im Zusammen-

hange mit dem Ektoderm, caudal- und dorsalwärts ein wenig ausladend. Es liegt zu beiden Seiten der Grenze zwischen dem Mittel- und Zwischenhirn in die Aussenfläche der axialen Mesodermflügel eingebettet. Links ventral erreicht der Schnitt die Riechplakode, dorsal trifft er bereits die verdünnte Wand des Rautenhirns. — Fast dieselbe Stelle der Ciliarplakode ist im Schnitt-

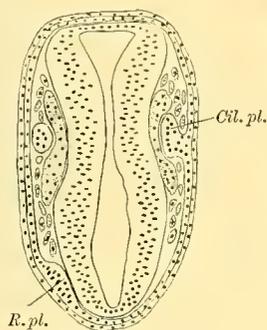


Fig. 174.

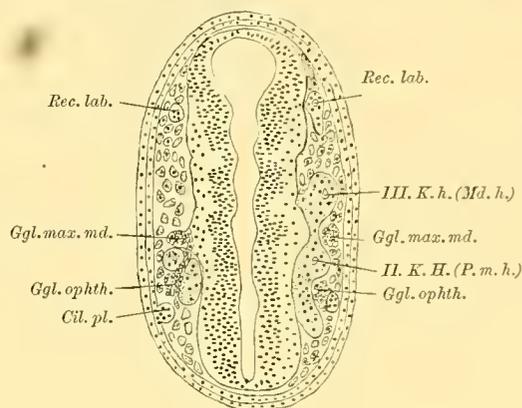


Fig. 175.

Stelle der Ciliarplakode ist im Schnittbilde 175 in ihren räumlichen Beziehungen zum Ganglion ophthalmicum dargestellt, welches der caudalen Seite der Plakode unmittelbar angelagert ist. Auf der linken Seite des Schnittes ist gerade die Verbindung der beiden Trigeminalganglien mit dem Rautenhirn getroffen, welche im Bereiche der vordersten Hirnfalte erfolgt. Das Ganglion maxillomandibulare steht mit der Hirnwand in breitem Zusammenhange. Der caudale, sich conisch verjüngende Fortsatz des Ganglion ophthalmicum tritt von vorn und unten her an die Hirnwand heran. Zwischen den beiden Ganglien wölbt sich die Wand der zweiten Kopfhöhle (Prämandibularhöhle) dorsalwärts vor. Diese ist ebenso wie die dritte Kopfhöhle auf der rechten Seite des Schnittes eröffnet. Gegenüber dem hinteren Abhange der dritten Hirnfalte ist beiderseits der Recessus labyrinthi sichtbar. Im Bereiche der nach aussen vortretenden Erhebungen der Hirnfalten ist die Hirnwand zellreicher als in den zwischengelegenen Abschnitten. Man gewinnt den Eindruck, dass bei der Bildung dieser Falten ausser der Behinderung des Längenwachstumes auch die innere Architektonik der Hirnwand eine gewisse Rolle spielt. — Zahlreiche freie Mesodermzellen füllen in regelloser Anordnung den zwischen den beschriebenen Gebilden und dem Ektoderm frei bleibenden Raum aus. [Das Ganglion ophthalmicum ist der Ciliarplakode so dicht angelagert, dass es an aufgehellten Embryonen unmöglich ist, diese Gebilde von einander zu unterscheiden. Das, was SEMON (1893) auf Taf. 3, Fig. 34 × als *Gangl. Trig.* bezeichnet hat, entspricht diesen beiden Gebilden.]

Die Textfig. 176 stellt einen, zum Schnitte 174 parallel geführten Schnitt dar, der rechterseits die Verbindungsstelle des Ganglion maxillomandibulare mit dem etwas schräg getroffenen Rautenhirn zeigt. Letzteres erscheint durch die median vereinigten axialen Mesodermflügel vom vorderen Durchschnitte durch das Vorderhirn getrennt. Die in den letzteren vorhandenen, paarig angeordneten Hohlräume gehören den zweiten Kopfhöhlen (Prämandibularhöhlen) an. Vom Vorderhirn geht rechterseits der in seiner ganzen Länge getroffene Augenblasenstiel ab, ein enges Rohr, das nach kurzem caudalwärts gerichteten Verlaufe in die Augenblase übergeht. Die laterale Wand der letzteren liegt dem Ektoderm unmittelbar und flach an. Gegen das Lumen tritt sie buckelig vor, so dass dieses zu einem concav-convexen Spalt eingeengt erscheint. Dicht vor dem Augenblasenstiel tritt die Riechplakode nach innen vor (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 5). Das mehrzeilige Sinnesepithel der letzteren entbehrt im Bereiche einer kommaförmig begrenzten centralen Stelle einer Deckschichte und bildet an dieser Stelle den Grund des Riechgrübchens. Eine centrale Einsenkung der Plakode selbst besteht noch nicht. Die Einsenkung des Riechgrübchens wird lediglich durch den partiellen Mangel der Deckschichte hervorgerufen. Der Schnitt 177 ist parallel zum Schnitte 175 durch die inzwischen mit dem Hirnröhre in

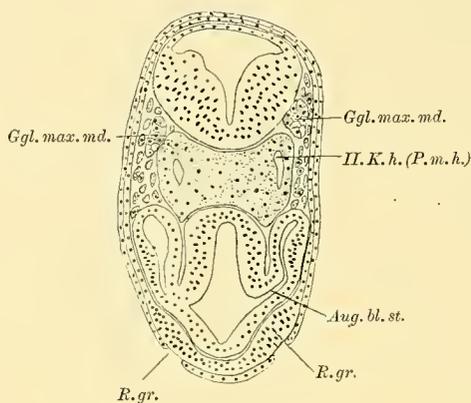


Fig. 176.

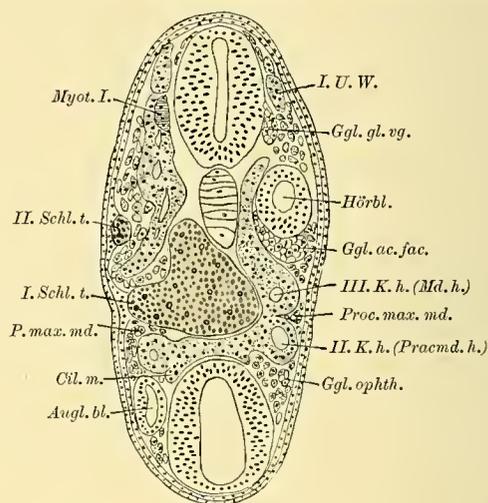


Fig. 177.

Verbindung getretene Anlage des Glossopharyngeus-vagus auf der einen Seite, durch die dorsalen Enden der beiden ersten Schlundtaschen auf der anderen Seite gelegt. Das Ganglion des Glossopharyngeus-vagus liegt unmittelbar auf der dorsalen Kante des ersten Dorsalsegmentes (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). An dessen Aussenseite liegen zahlreiche zerstreute freie Mesodermzellen, die den Raum zwischen der Hörblase und dem 1. Segment ausfüllen. Die ventrale Wand der Hörblase wird an ihrer Vorderseite vom Ganglion acustico-faciale schalenförmig umfasst (*Ggl. ac. fac.*) Vor diesem Ganglion liegen die dritten und zweiten Kopfhöhlen (Mandibular- und Prämandibularhöhlen), deren Wandungen mit einander unmittelbar zusammenhängen. Zwischen ihnen verläuft an der Aussenseite ein ventraler Fortsatz des Ganglion maxillomandibulare (*Proc. max. md.*) nahe dem dorsalen Ende der ersten Schlundtasche herab. Vor der zweiten Kopfhöhle, unmittelbar über dem dorsalem Pol der Augenblase ist rechterseits noch ein Theil des Ganglion ophthalmicum zu sehen. Medial und vor von den zweiten Kopfhöhlen, von ihrer Wand durch eine Spalte gesondert, befinden sich die vordersten Abschnitte der axialen Mesodermflügel (*Cil. m.*), in denen etwas später die Ciliarhöhlen auftreten werden. Die axialen Mesodermflügel stehen zwischen der dorsalen Darmwand und der Hirnwand mit einander noch in solider Verbindung. Die Hypophysenanlage hat sich noch nicht bis in diese Region vorgeschoben. Auf der linken Seite des schief geführten Schnittes erscheinen die Mesodermflügel von der ersten Schlundtasche durchbrochen. Vom Hyoid-

bogen bis zum ersten Myotom erstreckt sich eine einheitliche Mesodermmasse (vergl. Taf. XLVI/XLVI, Fig. 15), in deren Inneren unregelmäßig angeordnete (in ihrer Zahl und Anordnung auf beiden Seiten verschiedene) Hohlräume gelegen sind. An der Aussenseite dieses Mesodermstreifens haben sich freie Mesodermzellen angesammelt, die sich in früheren Entwicklungsstadien vor und hinter der Hörblase von dem dorsalen, dem Hirnröhre anliegenden Abschnitte der axialen Mesodermflügel abgelöst und inzwischen rasch vermehrt haben.

Auf einem Querschnitt durch das orale Darmende (Schnitt 178) zeigt sich, dass das Ektoderm an einer circumscribten Stelle der Berührungszone mit dem Entoderm bereits dehiscent geworden ist. Die Zellen der

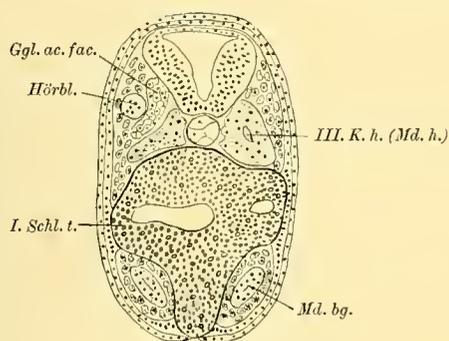


Fig. 178.

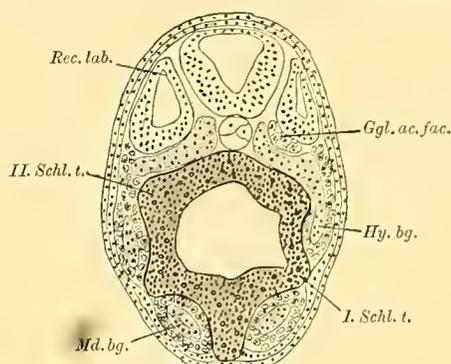


Fig. 179.

Sinnesschichte umfassen in pallisadenförmiger Anordnung das schmale orale Darmende, welches, wie in früheren Stadien, kielförmig gestaltet ist (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 6). Durch das mächtige Vortreten der Mandibularbögen wird das Ektoderm zu beiden Seiten der Berührungszone nach aussen vorgewölbt, wodurch die orale Berührungszone zur dreieckig begrenzten äusseren Mundbucht einsinkt (vergl. SEMON, 1893, Taf. 4, Fig. 34). Die Verdickung der Mandibularbögen ist vor allem auf die Vermehrung der freien Mesodermzellen zurückzuführen. Das axiale Mesoderm der Mandibular- und Hyoidbögen erscheint beim Vergleich mit dem Verhalten der früheren Stadien sogar verschmälert, dagegen dorsoventral verlängert (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). Im dorsalen Bereiche des abgebildeten Schnittes sind auf der einen Seite die vordere Wand der Hörblase mit dem ihr angelagerten Ganglion acusticofaciale auf der anderen Seite die dritte Kopfhöhle (Mandibularhöhle) zu sehen. — Die Hörblase zeigt in diesem Stadium, wie der Schnitt 179 erkennen lässt, einen birnförmigen Durchschnitt. Dorsalwärts ladet der Recessus labyrinthi zipfelförmig aus. Seitlich hat sich das Ektoderm bereits völlig abgeschnürt. Die Stelle, wo die Abschnürung erfolgte, ist in der Nachbarschaft der Ausladung des Recessus labyrinthi gelegen. Der Schnitt erreicht bereits die dorsalen Enden der zweiten Schlundtaschen bzw. die durch diese isolierten dorsalen Abschnitte der Hyoidbögen. Gegenüber den ersten Schlundtaschen treten leistenartige Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms vor, denen die seitlichen Ränder der Schlundtaschen nur mehr ganz lose angelagert sind. Ventralwärts laufen die ersten Schlundtaschen an der Seite des Kiemen darmes als niedrige Leisten aus (vergl. Schnitt 180, sowie Taf. LXII/LXIII,

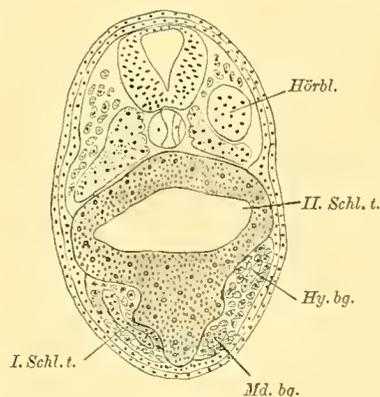


Fig. 180.

Fig. 6), die das Ektoderm nicht erreichen. Es erscheint daher in diesem Bereiche der ventrale Rand der axialen Mesodermflügel noch einheitlich, die Mandibular- und Hyoidbögen vereinigen sich mit einander (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). Diese Mesodermabschnitte sind an ihrer ganzen Oberfläche von freien Mesoderm-

zellen umgeben, die sich durch das Gebiet der beiden ersten Visceralbögen ventralwärts ausgebreitet haben. Zum grösseren Theile stammen sie von der hinter den Augenblasen vom axialen Mesoderm abgelösten Zellgruppe, zum kleineren Theile von der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Gruppe (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16, Pause).

Der annähernd parallel der ventralen Wand des Kiemendarmes geführte Schnitt 181 gehört derselben Serie an, wie die Schnitte 176 und 174. Er ist durch die Mitte des Kiemendarmes gelegt und trifft daher die Schlundtaschen, sowie die Visceralbögen annähernd senkrecht auf ihre Axen. Der Kiemendarm weist im Bereiche der zweiten Schlundtasche seine grösste Breitenausdehnung auf. Sowohl nach vorn, wie nach rückwärts verschmälert er sich (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 5). Die Seitenränder der zweiten Schlundtaschen sind der Sinnesschichte des Ektoderms breit angelagert und werden von dieser rinnenförmig umfassen. Die ersten Schlundtaschen haben sich vom Ektoderm etwas zurückgezogen, die dritten haben erst das ihnen vorgelagerte Mesoderm durchbrochen und sind im Begriffe, sich den ihnen entgegnetretenden, leistenförmigen Verdickungen

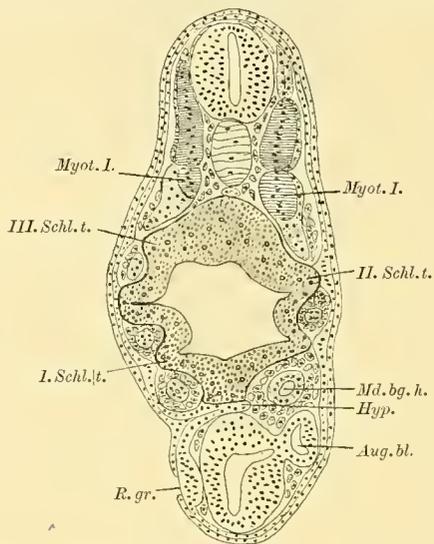


Fig. 181.

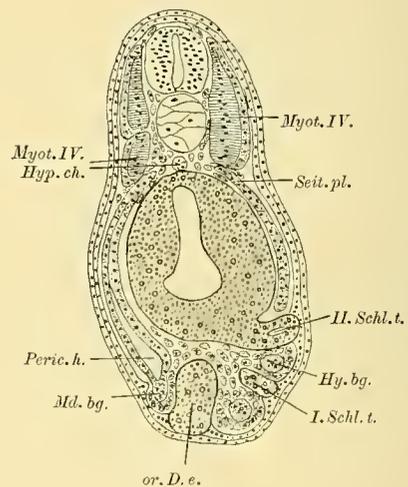


Fig. 182.

der Sinnesschichte des Ektoderms anzulagern. Die Durchbruchsstellen der dritten Schlundtaschen sind noch kurz (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15) und demgemäss auch die ersten Branchialbögen, welche durch sie von den seitlichen Abschnitten der axialen Mesodermflügel getrennt werden. Letztere hängen mit den ersten Myotomen noch zusammen. Das axiale Mesoderm der ersten Branchialbögen ist an seiner Aussenseite von wenigen freien Mesodermzellen überlagert. Diese Zellen sind Abkömmlinge jener Gruppe, die sich hinter dem Hörbläschen von dem dortselbst gelegenen, ganz kurzen metotischen Abschnitt des unsegmentirten Mesoderms abgelöst hat (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, Pause). In diesem Bereiche haben sich also die freien Mesodermzellen noch nicht zwischen das axiale Mesoderm und das Entoderm vorgeschoben. Dagegen ist das axiale Mesoderm der Hyoidbögen vollständig von freien Mesodermzellen umgeben. An beiden Bögen werden die axialen Mesodermstränge in ihren ventralen Abschnitten von einem centralen Lumen durchzogen, welches im Mandibularbogen geräumiger ist. Wie die bei stärkerer Vergrösserung auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 5 abgebildete Stelle aus derselben Serie erkennen lässt, gruppieren sich die Mesodermzellen um dieses Lumen in epithelialer Anordnung. Die Grenze des axialen Mesoderms gegen die dasselbe umfassende freien Mesodermzellen ist allenthalben ganz deutlich zu erkennen. Nirgends werden von den axialen Mesodermsträngen bzw. -röhren Zellen an den peripheren Mantel freier Mesodermzellen abgegeben. Das Epithel des Kiemendarmes besteht aus hohen prismatischen, pallasaden-

förmig an einander gereihten Zellen, die noch mit Dotterplättchen vollbeladen sind. Das Verhalten der Sinneschichte des Ektoderms zu den seitlichen Rändern der Schlundtaschen wurde bereits oben erwähnt. Ein folgender Parallelschnitt 182 ist durch die ventralen Enden der Schlundtaschen gelegt und trifft ventromedian jenen kielförmigen Vorsprung des oralen Darmendes, an dessen beiden Seiten die Mandibularbögen verlaufen. Ein ventraler Abschnitt eines nachbarlichen Schnittes ist auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 6 bei stärkerer Vergrößerung (210-fach) in den Farben des Präparates abgebildet. Die Schlundtaschen zeigen, da der Schnitt schief auf ihre bogenförmig verlaufende Axe geführt ist, nicht so deutlich die epitheliale, einschichtige Anordnung ihrer Wandung, wie im Schnitte der Fig. 5. In den zweiten Schlundtaschen ist auch noch das zipfelförmige ausladende Lumen zu sehen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14). Das axiale Mesoderm der beiden ersten Visceralbögen zeigt, obgleich es nicht ganz quer auf seine Axe durchschnitten ist, doch recht deutlich die epitheliale Anordnung seiner Elemente, die radiär um die ventromedialwärts umbiegende Axe gruppiert sind. Auf der gegenüberliegenden Seite ist gerade der Uebergang des axialen Mesoderms des Mandibularbogens in den vordersten Abschnitt der Seitenplatten, in die Wand der Pericardialhöhle getroffen. Die letztere besteht aus einer einschichtigen Lage cubischer Zellen. Die ventralen Abschnitte der beiden vordersten Visceralbögen sind von dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen umgeben, die sich auch zwischen dem oralen Darmende und der epithelialen Wand des Vorderdarmes (vergl. Textfig. 182) medial von der Splanchnopleura angesammelt haben. Diese letztere Gruppe liegt bereits in der Concavität der sogenannten Grenzfalte und liefert die Gefäßzellen für die primitive Wand des Truncus arteriosus und die Endocardzellen des distalen Bulbusendes. Diese Elemente stammen zum grössten Theile von der in früheren Stadien hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe freier Mesodermzellen. Ihnen haben sich in der letzten Entwicklungsphase auch Zellen beigemischt, welche durch die Hyoidbögen ventralwärts vorgedrungen und Abkömmlinge der vor dem Hörbläschen aufgetretenen Gruppe freier Mesodermzellen sind (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16). Auch in dieser Region ist nirgends ein Austritt von Zellen aus dem Verbands des axialen Mesoderms, sei es der Visceralbögen oder der Seitenplatten, zu bemerken. — Im dorsalen Bereiche des Schnittes 182 sind die dritten und vierten Myotome getroffen, von denen die Seitenplatten der axialen Mesodermflügel bereits getrennt sind. Dorsal biegen die Myotome unter spitzen Winkeln, ventral mit convexer Begrenzung in die Cutisplatten um, die aus der lateralen Wand der Dorsalsegmente hervorgegangen sind. Die Angiosklerotome haben sich schon in früheren Stadien von den vorderen Segmenten getrennt und inzwischen in freie Mesodermzellen aufgelöst. Letztere haben sich dorsalwärts zwischen der Chorda und den Myotomen, medialwärts zwischen der Chorda und der dorsalen Darmwand, gegen die in dieser Region bereits abgelöste Hypochorda hin ausgebreitet. Seitwärts treten sie in die Spalte zwischen den Seitenplatten und den Myotomen ein, ventralwärts drängen sie sich zwischen den Seitenplatten und der Darmwand vor (vergl. Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 16). Alle diese Prozesse lassen sich in ihrem zeitlichen Ablauf im caudalen und mittleren Körperdrittel noch deutlich verfolgen.

Der Schnitt 183 zeigt die Pericardialhöhle in ihrer ganzen Breitenausdehnung eröffnet. Da die beiden Blätter der Seitenplatten lateral vom Darne noch nicht auseinandergewichen sind, so erscheint das Lumen halbmondförmig begrenzt. Ihre beiden Blätter setzen sich, wie bereits am vorhergehenden Schnitte gezeigt wurde, unmittelbar in das axiale Mesoderm der Visceralbögen fort. Conische Ausladungen des Lumens erstrecken sich in die proximalsten Abschnitte der letzteren hinein. Eine Communication der Pericardialhöhle mit den

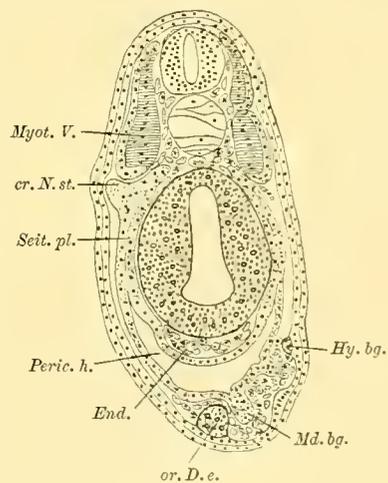


Fig. 183.

centralen Lücken des axialen Mesoderms der Mandibularbögen und mit den zugehörigen Kopfhöhlen habe ich bei *Ceratodus* nicht beobachten können. Es wurde bereits oben erwähnt, dass das ventrale Ende der Mandibularbögen von einem ventralen Randabschnitte der axialen Mesodermflügel gebildet wird (vergl. Taf. XLV/XLVI, Fig. 15). Der ventromediane Abschnitt der Splanchnopleura erscheint über den zwischen ihm und der ventralen Darinwand angesammelten freien Mesodermzellen gegen das Lumen zu wulstförmig vorgebuchtet. Diese Zellen,

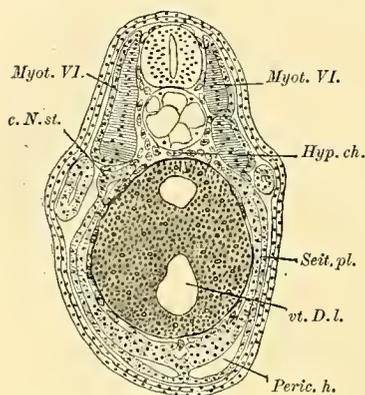


Fig. 184.

die Elemente des Endocardiums haben sich in der letzten Entwicklungsphase wohl erheblich vermehrt — entsprechend der Eröffnung der Grenz-falte — aber nicht weiter differenziert. Da und dort gruppieren sie sich zu bläschen- und rohrförmigen Gebilden, ein kontinuierliches Endocardium besteht aber noch nicht. — Der Durchschnitt durch den Vorderdarm ist nahezu oval begrenzt. Das Lumen ladet ventrolateralwärts ein wenig aus. Die so entstandene Rinne erscheint am Ausgussmodelle als eine Leiste (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14). Sie ist ein Rest jener seitlichen Ausladungen am Eingange in das ventrale Darmlumen (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 10—13), denen keine weitere Bedeutung zukommt. Auf der linken Seite des Schnittes ist gegenüber dem fünften Myotome eine Ausladung der Somatopleura, die Anlage des cranialen Nephrostomas der Vorniere getroffen.

Im Schnitte 184 weist die Pericardialhöhle noch eine paarige Anordnung auf. Es besteht noch ein Mesocardium ventrale, welches der Stelle entspricht, wo sich die von beiden Seiten her vordringenden Seitenplattenabschnitte ventromedian vereinigt haben. Bei ihrem Vordringen haben sie die ventralen verdickten, peristomal entstandenen Randstreifen überwachsen. Diese kommen nun unter sie zu liegen, während sie in früheren Stadien auch an dieser Stelle — so wie jetzt etwas weiter caudal (vergl. Schnitt 186) — die Seitenplatten ventral begrenzen. Mit den Seitenplatten haben sich auch die verdickten Randstreifen ventralwärts vorgeschoben, allerdings nicht so rasch wie diese. Ich habe auch in dieser Region nicht beobachten können, dass sich oberflächliche Elemente der peristomal entstandenen Randstreifen am Aufbau der Seitenplatten beteiligen. Von den verdickten, in reger Proliferation befindlichen Randstreifen lösen sich fortwährend freie Mesodermzellen los, die sich vor allem cranialwärts gegen die Concavität der Grenz-falte zu ausbreiten und den dortselbst angesammelten Elementen des Endocardiums (Herzzellen) sich angliedern. Aber auch dorsalwärts schieben sich diese Elemente bei ihrer weiteren Vermehrung vor, zwischen den Seitenplatten und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens bzw. der Dotterzellenmasse. Ihnen kommen von der Dorsalseite her abgeplattete freie Mesodermzellen entgegen, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen (vergl. auch Pause zu Taf. XLV/XLVI, Fig. 16). Lateral vom Darne sind die beiden Blätter der Seitenplatten einander noch dicht angelagert. Im Bereiche der Vornierentrichter weichen sie auseinander, so

dass in dieser Region ein spaltförmiges Cölom besteht. — Im zweitnächsten Schnitte der Serie (185) ist das Cölom auch ventral noch nicht vorhanden, die Seitenplatten sind ventromedian mit einander durch eine solide Zellbrücke verbunden — so wie bei Embryonen aus dem Stadium 32 im Bereiche der entodermalen Grenz-falte, woselbst sie sich zuerst vereinigt haben. Auch im Schnitte 185 sind die ventralen Randstreifen der axialen Mesodermflügel vollständig von den Seitenplatten überlagert. Namentlich von ihren seitlichen Abschnitten lösen sich fortwährend

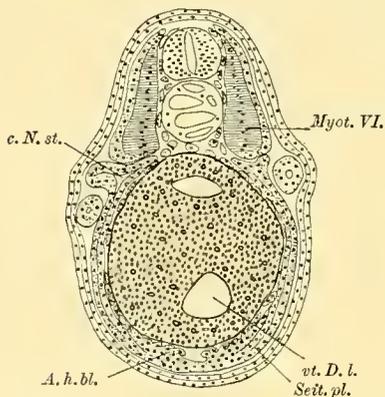


Fig. 185.

freie Mesodermzellen los, die dorsalwärts vordringen und sich an der Oberfläche der Dotterzellenmasse ausbreiten. Sie sind in reger Vermehrung begriffen. Die Axen der Kerntheilungsfiguren sind ausnahmslos parallel zur Oberfläche der Dotterzellenmasse eingestellt. Nirgends finden sich Anzeichen dafür, dass sich von der Splanchnopleura oder gar von der Dotterzellenmasse Elemente ablösen und sich zu den freien Mesodermzellen gesellen würden. Dieselben nachbarlichen Beziehungen weisen auch die von den Angiosklerotomen stammenden freien Mesodermzellen auf, die sich ventralwärts auf der Oberfläche der Dotterzellenmasse ausbreiten.

Ich habe besonders darauf geachtet, ob sich nicht auch vom dorsalen Rande der Seitenplatten freie Mesodermzellen ablösen und frei werden und speciell in diesen Stadien keine Befunde erheben können, die für ein derartiges Verhalten sprechen würden. Die medianwärts sich vorschiebende Seitenplattenkante ist stets scharf begrenzt, und es findet an ihr anscheinend keine Zellabspaltung statt. Ein solcher Vorgang würde uns an dieser Stelle keineswegs überraschen. Solange die axialen Mesodermflügel noch einheitlich sind, liegen ja diejenigen Zellen, welche später die dorsalen Kanten der Seitenplatten bilden, in unmittelbarer Nachbarschaft der Angiosklerotome der Dorsalsegmente (vergl. Textfig. 258). Es wäre also wohl möglich, dass ein Theil des zur Bildung der Angiosklerotome bestimmten Zellmaterials im Zusammenhange mit den Seitenplatten bleibt und sich erst später, wenn sich auch die Myotome von den Seitenplatten abgetrennt haben, differenzirt. Dann würden diese Zellen aus der dorsalen Seitenplattenkante hervorgehen.

Wenige Schnitte weiter caudal ergeben sich Befunde, die auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 7 dargestellt sind. Unter der Sinnesschichte des Ektoderms findet sich eine kontinuierliche Lage abgeplatteter Zellen, die ventral in einschichtiger Lage, seitlich in zwei noch nicht von einander gesonderten Schichten angeordnet sind. Die Zellkerne stehen in diesen Abschnitten meist alternierend. Diese Schichte ist der Seitenplattenabschnitt der axialen Mesodermflügel, welcher nahe an der caudalen Grenze der ventromedianen Vereinigungszone getroffen ist. Zwischen dieser Schichte und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens finden sich in paariger Anordnung die Zellcomplexe der ursprünglichen ventralen Randstreifen der Mesodermflügel, in denen sich bereits weitere Differenzirungsvorgänge abspielen. In dem einen dieser beiden Zellcomplexe erscheint eine Gruppe von dicht an einander gedrängten, kugelig oder eiförmig gestalteten, durch gegenseitigen Druck etwas abgeplatteten Zellen durch einen noch discontinuirlichen Spaltraum von peripheren, zum Theil etwas abgeplatteten Elementen des Zellcomplexes unvollkommen gesondert. Mit diesem Phänomen leitet sich nun der Vorgang der Differenzirung des Zellcomplexes des ventralen Randstreifens ein. Der centrale Ballen rundlicher Zellen repräsentirt die Anlage eines Blutzellenhaufens. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Spaltraum grösser, die centralen Zellen lösen sich von einander und werden zu freien Blutzellen. Die den centralen Zellballen umgebenden peripheren Zellen platten sich ab und bilden die primitive Gefässwand. Im vorliegenden Stadium sind erst zwei circumscribte derartige Blutbildungsherde in den verdickten ventralen Randstreifen aufgetreten. Dieselben bestehen noch zum grössten Theile aus dicht an einander gedrängten, noch indifferenten Zellen. Von den oberflächlich gelegenen Elementen lösen sich fortwährend freie Mesodermzellen los. An der Stelle, wo die in reger Proliferation begriffene Blutinsel liegt, weist die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens eine der Dickenzunahme des Randstreifens entsprechende Einsenkung auf. Sie ist aber deutlich von diesem abgegrenzt. Nirgends auch nur eine Andeutung davon, dass sich etwa entodermale Zellen am Aufbau der Randstreifen beteiligen würden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung greift nun die eben geschilderte Differenzirung der ventralen Randstreifen der Mesodermflügel — der ganzen Anlage des peristomalen Mesoderms entsprechend — im Bereiche des letzteren immer weiter caudalwärts vor. Die ventralen, peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel bilden somit den Mutterboden für die Blutzellen, zugleich mit diesem liefern sie den grössten Theil des Endocardiums und im unmittelbaren Anschluss an dieses einen ventralen Abschnitt des Dottergefäßnetzes. —

Ich habe daher für diesen ventralen, peristomal entstandenen Abschnitt der Mesodermflügel die Bezeichnung Angiohämoblastem vorgeschlagen.

Der etwas weiter caudal geführte Schnitt 186 zeigt das in dieser Region paarig angelegte Angiohämoblastem in seinen ursprünglichen Lagebeziehungen zu den beiderseits an dasselbe unmittelbar anschliessenden

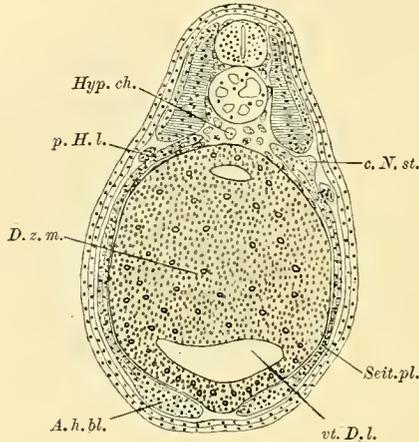


Fig. 186.

Seitenplattenabschnitten der Mesodermflügel. Möglicherweise sind diese bereits im Begriffe, den Randstreifen zu überwachsen. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die Entscheidung dieser Frage bei *Ceratodus* auf gewisse Schwierigkeiten stösst. Die verdickten Randstreifen erscheinen ganz nahe an die Medianebene herangerückt, unter ihnen ist die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens leicht eingesunken. Ob dieses Vorrücken durch eine Eigenbewegung des Angiohämoblastems hervorgerufen wird, erscheint wohl zweifelhaft. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, dass sie durch die in regem, intussusceptionellem Wachstum begriffenen Seitenplatten ventralwärts vorgeschoben werden. Dieser Bewegung bieten die verdickten Randstreifen sicherlich ein gewisses Hinderniss dar. Ein Ausweichen der Seitenplatten muss zu einer Ueber- oder Unterwachsung führen.

Für die Entscheidung der Frage, ob das Angiohämoblastem und seine Derivate ausschliesslich mesodermalen Ursprunges sind, oder ob sich an ihrem Aufbau auch das Entoderm beteiligt, bietet *Ceratodus* insofern sehr günstige Verhältnisse dar, als bei dieser Form die verdickten Randstreifen in der kritischen Entwicklungsphase, d. h. beim Beginne der Streckung in grosser Ausdehnung der bei der Streckung sich ebenfalls verlängernden epithelialen Wand

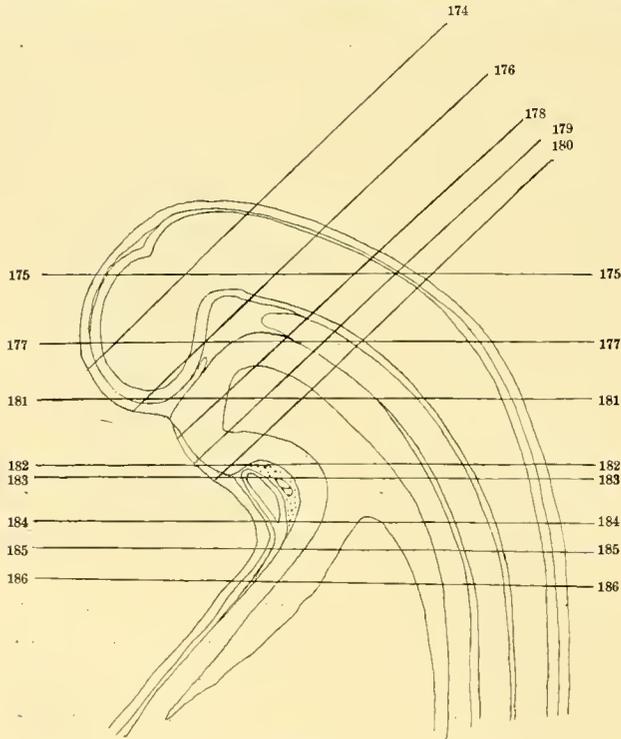


Fig. 187.

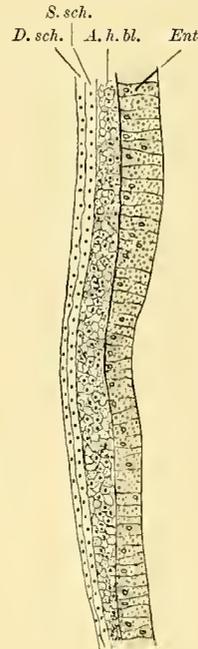


Fig. 188.

des ventralen Darmlumens angelagert sind und sich also auf diesem Boden die Blutbildung abspielt. Die aus 3 Schnitten combinirte Textfig. 183 sowie die auf Taf. LXXII/LXXXIII, Fig. 8 bei stärkerer Vergrösserung dargestellte Stelle zeigen, wie scharf und deutlich die aus hohen, pallisadenförmig an einander gefügten, prismatischen Zellen zusammengesetzte vordere Wand des ventralen Darmlumens von dem an ihrer Oberfläche sich differenzirenden ventralen Randstreifen der Mesodermflügel gesondert ist. In diesem Bereiche könnte eine etwaige Beteiligung des Entoderms an der Bildung der Randstreifen der Beobachtung nicht entgehen. Es liessen

sich aber auch in den späteren Stadien nirgends andere als rein nachbarliche Beziehungen zwischen den beiden Zellcomplexen nachweisen. Ebenso erscheint auch in den weiter caudal gelegenen Gebieten in späteren Stadien die Dotterzellenmasse am Aufbau des an ihrer Oberfläche sich differenzirenden Angiohämoblastems vollkommen unbetheiligt. Der in reger Proliferation begriffene, Blut- und Gefäßzellen liefernde Zellcomplex ist also ausschliesslich ein Derivat des Mesoderms. Er wird von ganz bestimmten peristomal gelegenen Abschnitten des Mesodermkeimes geliefert, die zu dieser Leistung wahrscheinlich schon zu Beginn der Gastrulation bestimmt waren (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 1, rote Punkte). —

Die beiden Querschnitte 185 und 186 waren durch das Gebiet der Vorniere geführt, deren Canalsystem erst in dem proximalen Abschnitte, im Bereiche der Nephrostome durchgängig ist. Unter normalen Verhältnissen kommen bei *Ceratodus*, wie bereits SEMON (1901) angegeben hat, beiderseits nur 2 Vornierentrichter zur Anlage, und zwar gegenüber den 5. und 6. Myotomen. Bei einem Exemplare aus dem Stadium 34 waren nur ausnahmsweise 4 Vornierentrichter vorhanden. Ein glücklicher Zufall wollte es, dass der betreffende Embryo in sagittaler Richtung

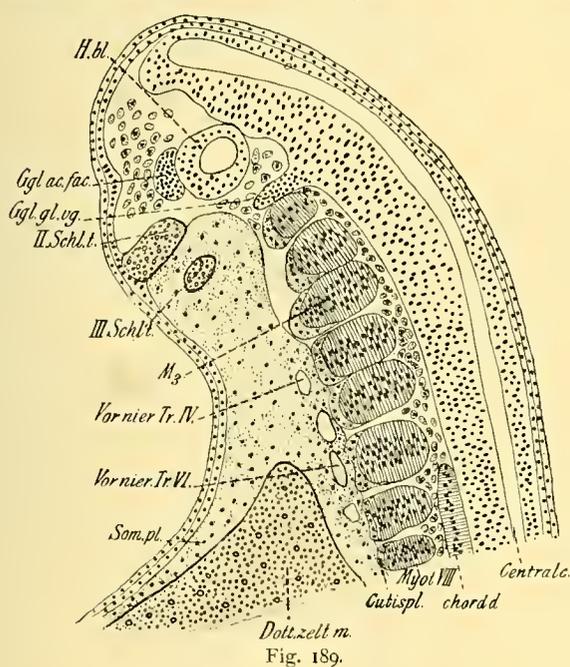


Fig. 189.

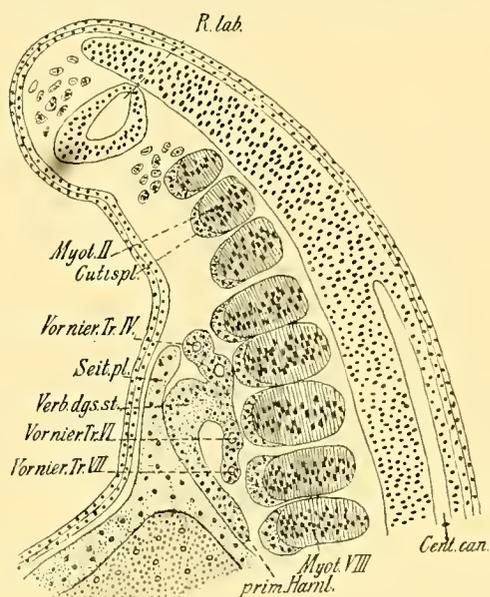


Fig. 190.

und zudem etwas schief geschnitten wurde, so dass die fraglichen Verhältnisse sehr übersichtlich zur Betrachtung kommen. So sieht man auf dem einen Schnitte (189) die Seitenplatten flach getroffen und in dorsalen Abschnitten gegenüber den Myotomen 4—7 segmental angeordnete, kleine Cölomspalten eröffnet, sich in die engen Lumina der 4 Vornierentrichter fortsetzen (Schnitt 190). Der betreffende dorsale Abschnitt des Cöloms tritt also bei seiner ersten Anlage in segmentaler Anordnung auf und wird erst durch das Auseinanderweichen der zwischengelegenen Seitenplattenabschnitte einheitlich. Das noch solide — gewissermaassen ein geschlossenes Rohr darstellende — Sammelrohr biegt in weitem Bogen ventralwärts aus und setzt sich caudalwärts in den primären Harnleiter fort. — Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass dieser Befund als eine atavistische Erscheinung zu beurtheilen ist. Die Dipneusten stammen doch sicherlich von Formen ab, die vielleicht eine viel grössere Anzahl von Nephrostomen der Vorniere besessen haben, giebt es doch noch unter den recenten Anamniern (abgesehen von den Myxinoiden) noch Formen mit 7—11 Vornierentrichtern (Ganoiden, *Amia*). —

Es folgen noch einige Durchschnitte durch das caudale Körperdrittel. Im Schnitt 191 sind die verdickten Randstreifen der Mesodermflügel in ihren ursprünglichen Lagebeziehungen zu den Seitenplatten, nahe

der Stelle getroffen, wo sie im Bereiche des ventromedianen Abschnittes des peristomalen Mesoderms in einander übergehen. In dieser Region sind sie der Dotterzellenmasse aufgelagert, die von zungenförmigen Divertikeln des ventralen Darmlumens durchsetzt erscheint. Der Schnitt 192 ist etwa durch die Grenze des cranialen und mittleren Drittels jenes ventromedianen Abschnittes des peristomalen Mesoderms geführt (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 14) und zeigt die Verdickungen desselben noch in paariger Anordnung, durch eine schmale Zellbrücke mit einander verbunden. An dieser Stelle treffen offenbar jüngere und ältere Abschnitte des peristomalen Mesoderms zusammen.

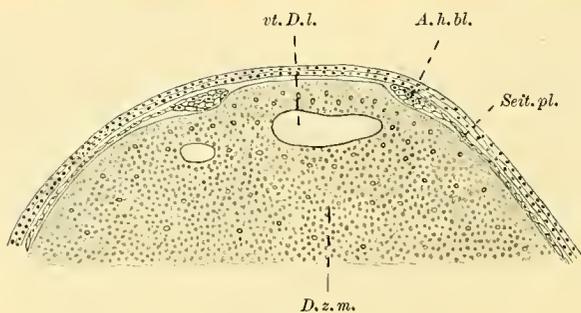


Fig. 191.

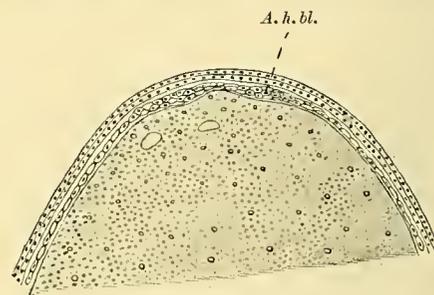


Fig. 192.

Die seitlichen Abschnitte, die verdickten ventralen Randstreifen, wurden schon in einer früheren Entwicklungsphase, zugleich mit den zugehörigen Abschnitten des axialen Mesoderms (ca. 18 Dorsalsegmente) apponiert, der ventromediane Abschnitt hingegen wurde später angelegt und cranialwärts vorgeschoben. Er ist deshalb in seiner Differenzierung etwas zurück. In einem folgenden Schnitte (193) durch das mittlere Drittel des ventromedianen Mesodermabschnittes erscheint die in der Fortsetzung der Randstreifen gelegene Verdickung des peristomalen Mesoderms unpaar und erheblich geringer als im vorhergehenden Schnitte. Bei einem anderen Embryo waren auch in dieser Region leichte Verdickungen zu bemerken, die in ganz seichten, oberflächlichen Einsenkungen der Dotterzellenmasse gelagert waren (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 11 ×). — Viel deutlicher tritt diese paarige Anordnung der Randstreifen bei *Triton* hervor, deren verdickte Randstreifen (die sogenannten Blutzellenstränge) in Folge der durch die maximale Zusammenkrümmung des Embryos bedingten Verkürzung der

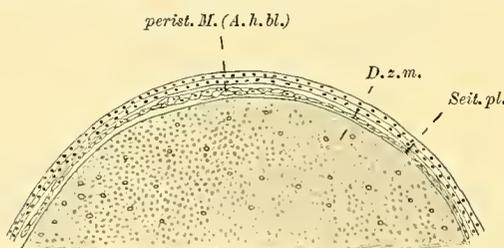


Fig. 193.

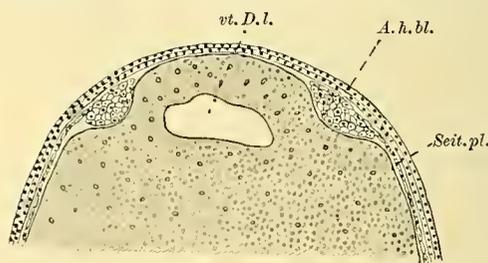


Fig. 194.

Ventralseite viel kürzer und dicker sind als bei *Ceratodus*. Sie erscheinen deshalb auch tief in die Dotterzellenmasse eingegraben. Dies zeigt sich beim Vergleich des nebenstehenden Schnittbildes 194 mit einem correspondirenden Schnitte von *Ceratodus* (191). Deutlicher als bei *Ceratodus* kann man auch erkennen, wie sich der dünne, einschichtige Seitenplattenbezirk über den Blutzellenstrang medialwärts hinwegschiebt. Diese compacte, in die Dotterzellenmasse förmlich eingegrabene Zellmasse setzt dem Vordringen der Mesodermflügel bei *Triton* ein viel grösseres Hinderniss entgegen, als die mehr in die Länge gezogenen Randstreifen von *Ceratodus*. — Diese Verdickungen (*A.h.bl.*) lassen sich nun bei *Triton* in paariger Anordnung bis zum After verfolgen (vergl. Schnitt 195—197 linke Seite). Der letztere Schnitt zeigt ein asymmetrisches Verhalten. Auf der rechten Seite des

Schnittes weist das bereits vom Urmundrande abgelöste Mesoderm an seinem proximalen Rande nur eine ganz geringe Verdickung auf. Es ist dies jene Verdickung des Mesodermkeimes, die auch bei *Ceratodus* vorhanden ist und durch geraume Zeit, auch nach erfolgter Ablösung, noch Zellmaterial nachschiebt. Auf der linken Seite jedoch hat die zur Bildung der Blutzellenstränge führende Proliferation des Mesoderms von vorn her bereits auf dessen pristomalen Rand übergriffen. —

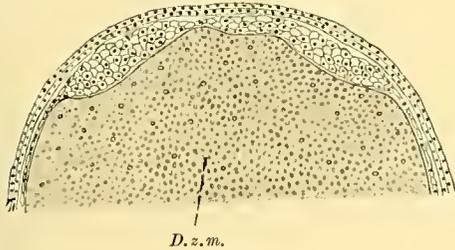


Fig. 195.

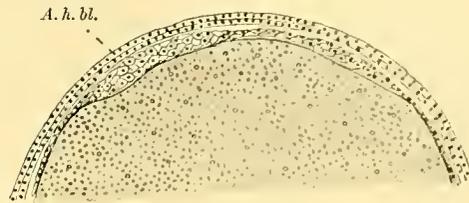


Fig. 196.

Ein Medianschnitt durch das caudale Körperende eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium $34\frac{1}{2}$ (Textfig. 198) unterscheidet sich von dem Medianschnittbilde des Stadiums $32\frac{1}{2}$ (Textfig. 146) vor allem durch die beträchtliche Verlängerung jener ektodermalen Falte, die sich zwischen der Schwanzknospe und dem After ausspannt. Ferner zeigt sich, dass die in früheren Stadien noch in der Flucht der leicht gekrümmten dorsalen Darmwand, bezw. des Chordablastems verlaufende Falte nunmehr in einem nahezu 90° betragenden Winkel gegen die Schwanzknospe abgesetzt ist. Es ist zur Bildung einer caudalwärts gerichteten, conisch begrenzten Ausladung gekommen, deren Ausguss in der Fig. 14, Taf. LIX/LX dargestellt ist. Diese Ausladung bildet das Lumen der in ihren übrigen, distalen Abschnitten soliden neurenterischen Verbindung, welche zwischen der Stammzone des Medullarrohres und dem Enddarme eingeschaltet erscheint. Soweit der Medianschnitt erkennen lässt, wird die ventrale Wand dieses Gebildes vom Ektoderm, die dorsale Wand vom Entoderm (proximal) und dem Chordablastem (distal) gebildet. Die ventrale, ektodermale Wand setzt sich am Scheitel der Schwanzknospe unmittelbar in die solide Stammzone des Medullarrohres fort.

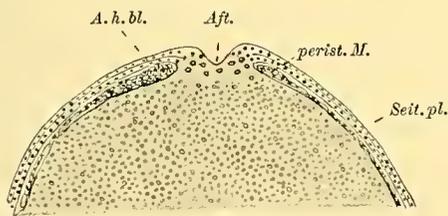


Fig. 197.

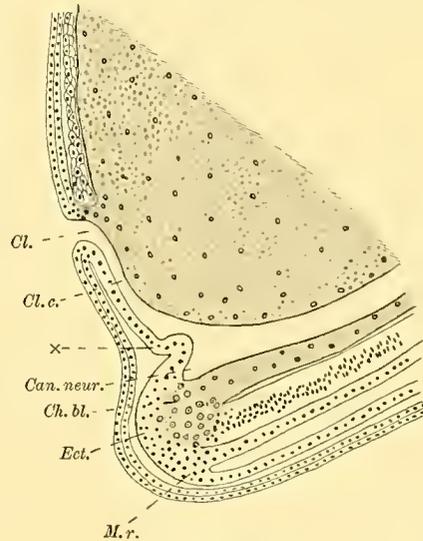


Fig. 198.

Proximal- bzw. ventralwärts biegt sie in jene quere Falte der hinteren Cloakenwand um, die, wie bereits oben gezeigt wurde (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 11), die Einmündungsstellen der noch soliden primären Harnleiter mit einander verbindet. Sie ist an der äusseren Oberfläche durch einen markanten Einschnitt gegen die ventrale, ektodermale Wand der neurenterischen Verbindung abgesetzt. Die ektodermale Cloakenwand biegt am hinteren dorsalen Rande des Afters in die zweischichtige Körperdecke um. — Vom ventralen Urmund bzw. Afterrande hatte sich das peristomale Mesoderm schon im Stadium 32 vollkommen abgelöst.

Vergleichen wir die Seitenansichten der terminalen Appositionszone von Embryonen aus den Stadien 33 und 34 (Taf. LVII/LVIII, Fig. 8 und 12), so fällt uns, abgesehen von der bereits oben vermerkten Veränderung in der Stellung der Mesodermkeime, auch eine erhebliche Verkürzung derselben auf. Die Appositionszone erscheint auf ein viel kleineres Areal zusammengedrängt. Am Medianschnitt besteht hinsichtlich des Chordablastems und des Medullarrohres dasselbe Verhalten. Die Grenzlinien zwischen den bereits gesonderten, bezw. apponirten Abschnitten dieser axialen Gebilde reichen viel weiter gegen den Scheitel der Appositionszone (Schwanzknospe) vor, als in früheren Stadien (vergl. Textfig. 198 mit 146). Das Lumen des Medullarrohres reicht schon bis ins Gebiet der Schwanzknospe vor, das Medullarrohr wird also bereits als solches, d. h. mit centraler Höhlung nach vorn apponirt. — Vergleicht man die Seitenansicht des auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 12 abgebildeten Modelles mit dem Medianschnitte Textfig. 198, so gewinnt man bereits einen gewissen Einblick in die Lagebeziehungen der einzelnen Componenten der neurenterischen Verbindung. Im distalen soliden Abschnitte wird die dorsale Wand von dem Chordablastem, die seitliche Wand von dem axialen und peristomalen Mesodermkeim, die ventrale Wand vom Ektoderm der Prostomanahnt gebildet. Das Chordablastem hängt also seitwärts mit den axialen Mesodermkeimen zusammen. Diese gehen nach vorn in die unansehnlichen peristomalen Mesodermkeime über. Ventral und distal ist zwischen den beiderseitigen Mesodermkeimen das Ektoderm der Prostomanahnt eingeschoben. Am ausgehöhlten, proximalen Abschnitte der neurenterischen Verbindung (Canalis neurentericus) bildet das Entoderm die seitliche und die dorsale Wand. Da es fast unmöglich ist, von Embryonen dieses Stadiums übersichtliche Querschnittsbilder durch die Appositionszone der Schwanzknospe zu erhalten, so habe ich aus einer Anzahl von solchen einen Hohlschnitt durch das Appositionsgebiet reconstruirt (Textfig. 199), welcher die einzelnen Componenten dieses terminalen Keimbezirkes in ihrer Anordnung und gegenseitigen Lagerung erkennen lässt. Der Durchschnitt weist zwei Rohrabschnitte auf: die dorsale (zum Theil) ausgehöhlte Stammzone des Medullarrohres (am blinden Ende getroffen) und den ventralen, in seinem proximalen Abschnitte getroffenen Canalis neurentericus. Dieser würde, wenn er durchgängig wäre,



Fig. 199.

am Scheitel der Schwanzknospe heberartig in das Medullarrohr umbiegen. Da der ideelle Schnitt schief durch den Eingang in den neurenterischen Canal gelegt ist, so zeigt er die beiden, zur Seite des dorsomedianen Chordablastems gelegenen axialen Mesodermkeime durch Entodermabschnitte von den peristomalen Ausläufern der sichelförmig gestalteten Mesodermursprungszone (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 12) getrennt. Zwischen den letzteren bildet das Ektoderm der Prostomanahnt den Boden des neurenterischen Canales. Etwas weiter distal würde das Entodermfeld verschwinden und der Mesodermkeim die ganze Seitenwand des neurenterischen Canales einnehmen. Am Scheitel der Schwanzknospe würden die Mesodermkeime unmittelbar in das Ektoderm der Prostomanahnt übergehen. In dieser Anordnung repräsentirt sich also die terminale Appositionszone der Schwanzknospe. Von hier aus wird das Neuralrohr, die Chorda, das axiale Mesoderm und zugleich mit diesem die ventralen Randstreifen der Mesodermflügel des Schwanzes und zwischen diesen die solide Verlängerung des neurenterischen Stranges, der Verbindung zwischen dem Medullarrohr und dem Enddarm nach vorn apponirt. Letzterer wird dorsal und seitlich vom Entoderm der terminalen Appositionszone, ventral vom Ektoderm des inneren Blattes der Prostomanahnt producirt. Dies zeigt ein Blick auf die Seitenansicht eines älteren Stadiums — Taf. LVII/LVIII, Fig. 13, 14. Vom dorsalen Afterrande zieht sich also zunächst durch die hintere Wand der Cloake, dann in der ventralen Wand des neurenterischen Canales (Stranges) ein ektodermaler Zellstreifen durch das Schwanzgebiet, bis an den Scheitel der Schwanzknospe, woselbst er in die dorsale Wand des Neuralrohres umbiegt.

Die Veränderungen, welche sich in dieser Entwicklungsphase am caudalen Körperende vollzogen haben, sind alle in letzter Linie durch das Zurückweichen der terminalen Appositionszone bedingt. Diese

Bewegung setzt schon im Stadium 30 ein; der Medianschnitt der Textfig. 88 zeigt bereits die ersten Phasen dieses Processes. Hierbei haben wir jedoch die Vorgänge, die sich vor Erreichung der relativen Rumpflänge, also zur Zeit der Streckung des Embryos abspielen, streng von den Vorgängen zu unterscheiden, welche die Schwanzbildung einleiten. Wir wollen, ehe wir die letzteren ins Auge fassen, auf die ersteren nochmals in Kürze zurückkommen.

Es wurde oben gezeigt, wie sich bei *Ceratodus* — und dasselbe ist auch bei Urodelen der Fall — die terminalen, in der Nachbarschaft des Blastoporus auslaufenden Abschnitte der Medullarwülste so dicht zusammenschieben, dass die terminale Stammzone des Medullarrohres solide erscheint. Die äussere, ektodermale Körperdecke spaltet sich also von der dorsalen Nahtstelle einer soliden Stammzone des Medullarrohres ab, die nach vorn fortwährend neue Abschnitte des Medullarrohres apponirt. Dieser Process der Erhebung und vollständigen Vereinigung der Ektodermwülste schreitet nun bis an die dorsalen und dorsolateralen Urmundränder fort, wodurch es zur Bildung einer Prostomanaht kommt, die den Abschluss der Medullarnaht bildet. — Würden sich die Medullarwülste und im unmittelbaren Anschluss an sie die dorsolateralen Urmundränder — soweit sie vom Ektoderm gebildet werden — nur mit ihren Firsten an einander legen und verschmelzen, dann käme es bei *Ceratodus* ebenso wie bei den Anuren zur Bildung eines Canalis neurentericus (vergl. Textfig. 88 a und b). Der so entstandene prostomale Rohrabschnitt ist bei seiner ersten Anlage ganz kurz und bildet den Abschluss des Medullarrohres gegen die Urdarmhöhle hin. Seine Wandung wird allseits nur vom Ektoderm gebildet. So erscheint der ursprüngliche einheitliche Urmund durch die Connascenz seiner dorsolateralen Ektodermabschnitte (Prostomanaht) in eine ventrale und dorsale Oeffnung zerlegt. Die erstere wird zum After, die letztere repräsentirt das Lumen des noch ganz kurzen neurenterischen Canales. Am Ende der Prostomanaht, deren beide Blätter, die dorsale Wand des neurenterischen Canales und die äussere Körperdecke, sich allmählich von einander lösen, biegen diese in einander um, und die Umschlagsstelle bildet die dorsale Begrenzung des Afters. Der freie Rand des Umschlages liegt in der Ebene, in welcher sich das Ektoderm in das Chordablastem (dorsal), in die axialen Mesodermkeime (dorsolateral) und in das peristomale Mesoderm (übrige Randabschnitte des Urmundes) umschlägt. Diese (inneren) Componenten des Urmundrandes sind also bei der Bildung des neurenterischen Canales demselben zwar unmittelbar benachbart, gehören ihm jedoch nicht an, denn derselbe wird ausschliesslich vom Ektoderm begrenzt. Es würde sich also empfehlen, mit Rücksicht auf diese Verhältnisse schon im axialen Keimbezirke der Blastula das Neuralfeld vom Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen durch eine ganz schmale neurenterische Zone abzugrenzen, die bei der Invagination in den Urmundrand zu liegen kommt (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1 n.e.Z.). — In dieser, seiner ursprünglichen Form ist der Canalis neurentericus nichts anderes als der von seinen dorsolateralen Ektodermabschnitten überwölbte dorsale Urmundrand. Die Oeffnung des Canales in das Urdarmlumen erfolgt in der Ebene des Ektodermumschlages.

In dieser seiner ursprünglichen Form bleibt der Canalis neurentericus nahezu unverändert erhalten, bis die relative Rumpflänge erreicht ist. Bei der in dieser Periode der Längenentwicklung erfolgenden Streckung des Körpers weicht nun die terminale Appositionszone, der dorsale axiale Keimbezirk, immer weiter dorsalwärts zurück, während die durch die Dotterzellenmasse in ihrer freien Entfaltung behinderte ventrale Urmund-(After-)lippe nahezu stationär bleibt oder zum mindesten nicht gleichen Schritt hält. Es ergeben sich nun hinsichtlich des Verhaltens der terminalen Appositionszone zweierlei Möglichkeiten, wobei es zunächst ohne Belang ist, ob der Canalis neurentericus durchgängig oder obliterirt ist. Die eine, bei *Ceratodus* realisirte Möglichkeit besteht darin, dass das distale Ende der Prostomanaht, die Stelle, wo die hintere Wand des neurenterischen Canales in die ektodermale Körperdecke umbiegt und den dorsalen Afterrand bildet, ihre Entfernung vom ventralen Afterrande relativ beibehält. In diesem Falle wird sich dieser Umschlag beim Zurückweichen der terminalen Appositionszone allmählich verlängern, es wird beim Bestehen eines Canalis neurentericus ein Verhalten eintreten,

welches in der Textfig. 200a dargestellt ist (vergl. Schnittbild Fig. 146). Das innere Blatt der so entstandenen Falte bildet von der Einmündungsstelle der primären Harnleiter weg die hintere Wand der Cloake und biegt unter fast rechtem Winkel in die distale Wand des neurenterischen Canales um. Der neurenterische Canal selbst wird durch diese Faltenbildung nicht verlängert, dieselbe betrifft lediglich die Umschlagsstelle. In der Gestaltung dieses Canales macht sich beim weiteren Zurückweichen und der Entfaltung der terminalen Appositionszone nur insofern eine Veränderung bemerkbar, als an der dorsalen Urmundlippe, bezw. der proximalen, axialen Wand des Canales der Umschlag des Ektoderms in die Urdarmwand sich etwas aus der ursprünglichen Ebene des Einganges in den Canal dorsalwärts erhebt. Die dorsale Urmundlippe drückt sich gewissermaßen in den Canal hinein. Auf diese Weise gewinnt die Urdarmwand (das Chordablastem und die Mesodermkeime) Antheil an der Begrenzung des neurenterischen Canales, welcher bei seiner ersten Anlage die Umschlagsebene des Ektoderms nicht nach innen überschreitet, also ausschliesslich vom Ektoderm begrenzt ist. Im Uebrigen ist seine Anordnung dieselbe geblieben. — Die zweite Möglichkeit besteht nun darin, dass das distale Ende der Prostomaht, die dorsale Afterwand, mit der terminalen Appositionszone zurückweicht. Dann kommt jene ektodermale

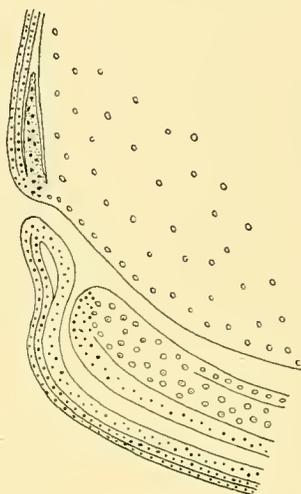


Fig. 200 a.

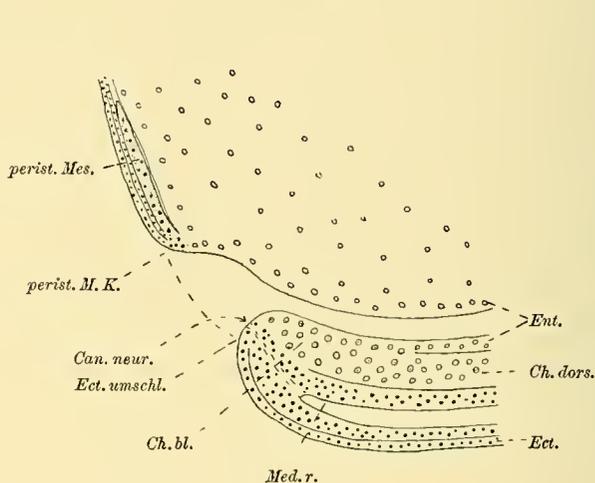


Fig. 200 b.

Falte nicht zur Ausbildung, der Urmund-after würde dann zu einer klaffenden, sagittal gestellten Spalte verlängert werden, gleichviel, ob der Canalis neurentericus durchgängig ist oder nicht (Textfig. 200b *Can. neur.*). Die Seitenränder dieser Spalte würden vor und nach der Ablösung des peristomalen Mesoderms das in den Textfigg. 58, 89, bezw. 147 dargestellte Verhalten zeigen. Dann könnte nachträglich, so wie z. B. bei den Selachiern, durch eine Connascenz der ektodermalen Ränder der Spalte das normale Verhalten (vergl. Textfig. 146) zu Stande kommen. Es wird also in dem in Textfig. 200b dargestellten Zustand eine Spaltbildung vorliegen. — In allen diesen Fällen ist der behindernde Einfluss der Dotterzellenmasse auf die Entfaltung der ventralen und seitlichen Rumpfwand, insbesondere der Darmwand das bestimmende Moment für die Gestaltung der Aftergegend. Würde die Dotterzellenmasse nicht vorhanden sein, dann könnten auch die einzelnen Componenten der ventralen Rumpfwand (das epitheliale Ektoderm, Entoderm und das Mesoderm) mit dem Wachstum der dorsalen Urmundlippe, bezw. der Appositionsthätigkeit des terminalen, dorsalen, axialen Keimbezirkes gleichen Schritt halten, dann würde der ventrale Afterrand bei relativ gleich bleibendem Afterumfang stets der terminalen Appositionszone gegenüberliegen, dann käme es — so wie beim *Amphioxus* — auch nicht zu einer Einkrümmung der Körperaxe. Ein derartiger Zustand ist im nebenstehenden Schema Textfig. 201a

dargestellt. Der Urmundrand — im Medianschnitt die ventrale und dorsale Urmundlippe, bzw. die axiale Wand des neurenterischen Canales — liegt in einer Transversalebene. Der ganz kurze Canalis neurentericus (zwischen den beiden Verweisstrichen gelegen) bildet den distalen Abschluss des Medullarrohres. Das punktierte Feld giebt die Ausdehnung des axialen Mesodermkeimes an, an welchen sich unmittelbar der peristomale Mesodermkeim anschliesst. Die Pfeile geben die Richtungen an, in denen das peristomale, das axiale Mesoderm, das Entoderm, die Chorda und das Medullarrohr vom axialen Keimbezirke aus nach vorn apponirt werden.

So ist denn in der That die Ausbildung jener ektodermalen, zwischen dem Canalis neurentericus und dem dorsalen Afterrande ausgespannten Falte, deren inneres Blatt die hintere Wand der Cloake liefert, eine Erscheinung, die durch das ungleiche Vorwachsen der beiden Urmundlippen bedingt wird. Diese Erscheinung wird in letzter Linie durch die Ansammlung der Dotterzellenmasse hervorgerufen. Sie ist solange ein atypischer Vorgang, als die relative Rumpflänge noch nicht erreicht ist, d. h. der terminale axiale Keimbezirk die Axenorgane des Körpers noch nicht in einer Ausdehnung nach vorn zu apponirt hat, die der relativen Rumpflänge entspricht. Bis zu diesem Zeitpunkt sollte bei unbehindertem Wachstum die ventrale und seitliche Rumpfwand bei ihrem vorwiegend intussusceptionellen Wachstum mit der Appositionstätigkeit der dorsalen Lippe gleichen Schritt halten. —

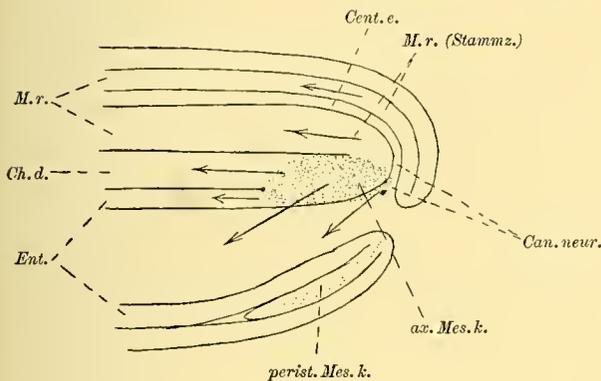


Fig. 201 a.

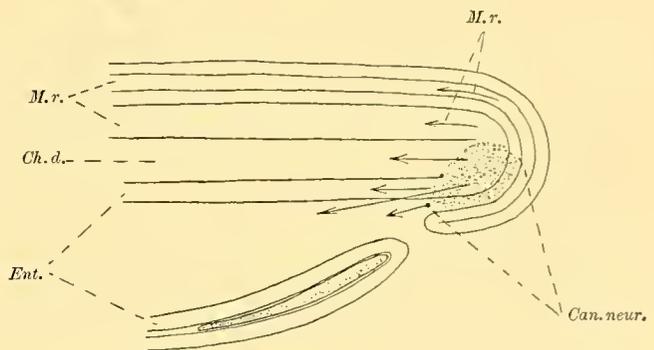


Fig. 201 b.

Die relative Rumpflänge ist nun, wie schon oben erwähnt wurde, im Stadium 33 bereits erreicht. Die weitere Längenentwicklung führt zur Bildung des Schwanzes. Dieser Vorgang ist dadurch charakterisiert, dass die terminale Appositionszone — das Derivat der dorsalen Urmundlippe — sich selbständig entfaltet, d. h. nach vorn die Axengebilde apponirt, ohne dass die ventralen und seitlichen Urmund-(After-)abschnitte weiter caudalwärts vorrücken. Der ventrale Afterrand bleibt von nun an unter allen Umständen stationär, das Flächenwachstum der ventralen Rumpfwand hat relativ seinen Abschluss erfahren. Nun tritt auch bei solchen Formen, deren ventrale und seitliche Urmundabschnitte während der Ausbildung des Rumpfes mit der dorsalen Wachstumszone gleichen Schritt gehalten haben — so z. B. beim *Amphioxus* —, jenes Verhalten ein, welches bei *Ceratodus* in Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse schon zur Zeit der Anlage des Rumpfes besteht. — Versuchen wir es also, die Befunde, die sich im letzten Entwicklungsstadium am hinteren Körperende ergeben haben, in das Schema der Textfig. 201 a, b einzutragen. Hierbei haben wir uns vor allem die Wirkungen zu vergegenwärtigen, die das definitive Stationärbleiben des seitlichen und ventralen Urmund-(After-)randes auf die in steter Bewegung begriffene terminale Appositionszone ausüben muss. Diese beiden Kräfte wirken einander direct entgegen. Die stete Appositionsthätigkeit des axialen Keimbezirkes zwingt diesen, immer

weiter caudalwärts zurückzuweichen. Diese axiale Appositionszone wird von der dorsalen Urmundlippe begrenzt, welche (auch durch die peristomalen Mesodermkeime) mit den stationär bleibenden seitlichen Randabschnitten in Verbindung steht. Bleiben nun diese Abschnitte stationär, so wird dadurch die dorsale Appositionszone in ihrem Zurückweichen unmittelbar behindert, ja am Anfang direct aufgehalten. Diese dorsolateralen Urmundrandabschnitte, in denen die peristomalen Ausläufer der Mesodermkeime enthalten sind, bilden schon vom Beginne der Längenentwicklung an das distale Ende der Appositionszone, die, solange die Längenentwicklung unbehindert vor sich gehen konnte, d. h. die ventralen und seitlichen Abschnitte der Gastrula mit der Dorsalseite gleichen Schritt hielten, in ihrer Anordnung keine Veränderung erlitt. So zeigt also die terminale Appositionszone bei Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes im Wesentlichen dieselbe Gestaltung, wie zu Beginn der Längenentwicklung. (Dies wird bei *Ceratodus* durch jene compensatorische Veränderung zur Zeit der Streckung ermöglicht.) Nun aber, bei Beginn der Schwanzentwicklung, muss sich die terminale Appositionszone dem ihrem Zurückweichen entgegenwirkenden Widerstande in ihrer Gestaltung anpassen und denselben zu überwinden suchen. Die dorsolateralen Abschnitte der terminalen Appositionszone, welche die peristomalen Ausläufer der Mesodermkeime enthalten, sind vorübergehend zu einem punctum fixum geworden. Indem sie nach vorn die Axengebilde apponieren, werden sich die einzelnen Componenten des axialen Keimbezirkes zunächst gewissermaassen in sich selbst zusammendrängen, dann aber über den Widerstand (das punctum fixum) hinweg sich caudalwärts vorschieben. Dabei vollzieht sich in den beiden Mesodermkeimen jene Materialumlagerung, die in deren Begrenzung so deutlich zum Ausdrucke kommt. Es wurde bereits oben auf diese Verhältnisse kurz hingewiesen. Das Schema Textfig. 201b soll sie verdeutlichen. In diesem Schema ist der Durchschnitt durch die axialen Mesodermkeime punktirt eingetragen. Ihr ursprüngliches vorderes und hinteres Ende war im Schema der Textfig. 201a durch grössere Punkte angegeben. Sehen wir nun zu, wie sich die Stellung dieser Punkte verändert hat. Der distale Punkt, welcher dem peristomalen Ausläufer entspricht, ist annähernd stationär geblieben. Der proximale Punkt aber, welcher dem vorderen Ende des axialen Bezirkes entsprach, hat sich über den distalen hinweg zugleich mit dem hinteren Ende der Grenzlinie zwischen der Chorda und dem Entoderm vorgeschoben. Die ursprünglich ventrale (dem Urdarmlumen zugekehrte) Längsseite wurde erheblich verkürzt, während die distale, dem Urmundrande angehörige Schmalseite bedeutend vergrössert wurde. Es ist begreiflich, dass der Mesodermkeim, welcher dem punctum fixum am nächsten liegt, in seiner Gestaltung eine eingreifendere Veränderung erfährt als das dorsomediane Chordablastem. Dieses erscheint wohl etwas verkürzt, hat aber seine Axe unverändert beibehalten. Dasselbe gilt von der Stammzone des Medullarrohres.

Diese Veränderungen haben den bei seiner ersten Anlage ganz schmalen und vom Ektoderm begrenzten Canalis neurentericus in seiner Anordnung und Gestaltung erheblich beeinflusst. Die Urdarmwand hat sich gewissermaassen in den Canalis neurentericus hineingedrängt und die anfänglich ganz schmale, kurze Prostomanat zu erheblicher Verlängerung veranlasst (vergl. den in den beiden Schemata a und b von den gestrichelten Linien eingefassten Bezirk). Dagegen blieb der zwischen dem Chordablastem und der Neuralplatte gelegene Abschnitt der neurenterischen Zone unbeeinflusst, diese hat sich relativ nicht verändert. Die axiale, dorsale Wand des neurenterischen Kanales wird nun zum grössten Theile vom Chordablastem eingenommen, welches sich schon im Stadium 34 vollständig in das Gebiet des neurenterischen Kanales vorgedrängt hat. Die während der Längenentwicklung des Rumpfes mit dem Chordablastem in der flachen Wölbung der Urdarmwand eingeschalteten axialen Mesodermkeime haben sich in die Seitenwand des neurenterischen Kanales eingedrängt und biegen nun in kleinem Radius in die dorsale Wand des neurenterischen Kanales (das Chordablastem) um. Durch dieses ganz allmählich erfolgende Vordrängen der dorsalen Componenten der Urdarmwand wurde nun die Prostomanat (bezw. deren beide von einander schon längst gelöste Blätter) zur Verlängerung angeregt.

Sie schiebt sich nun trennend zwischen die beiden Mesodermkeime ein und bildet so den Boden des neurenterischen Kanales. Jener ektodermale Ring, welcher diesen Kanal bei seiner ersten Anlage umschloss, ist noch erhalten, er scheidet — gerade so wie an der dorsalen anfangs frei liegenden Urmundlippe — die Stammzone des Neuralrohres vom Chordablastem und den axialen Mesodermkeimen. (Die peristomalen Ausläufer der letzteren erscheinen nun in Folge der oben beschriebenen Materialumlagerung von der Stammzone des Medullarrohres weiter entfernt als zur Zeit der Längenentwicklung des Rumpfes.) Das distale, am Scheitel der Schwanzknospe gelegene Schluss- oder Nahtstück des neurenterischen Ringes hat seine Beziehungen zum Afterrande nicht aufgegeben und erscheint nun zu jenem ektodermalen Zellstreifen ausgezogen, welcher die ventrale Wand des neurenterischen Kanales bildet. Am dorsalen Afterrande biegt es nach wie vor in die ektodermale Körperdecke, das äussere Blatt der Prostomanaht, um.

Dem nebenstehenden Schema der Textfig. 202 liegt die Textfig. 198 zu Grunde, unter der Annahme, dass die Ventralseite bis zur Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes mit der Dorsalseite gleichen Schritt gehalten und jene proximale Verlängerung des distalen Umschlages der Prostomanaht (die hintere ektodermale Cloackwand) nicht zur Ausbildung gekommen sei. An diesem Schema kommen beim

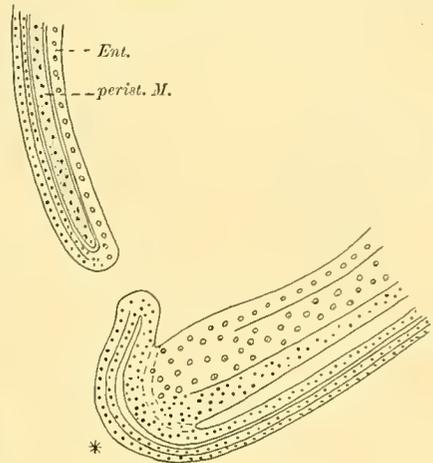


Fig. 202.

Vergleiche mit der Textfig. 200 a die Veränderungen der median gelegenen Wandabschnitte deutlich zum Ausdrucke. Solange die Rumpflänge relativ noch nicht erreicht ist, bleibt der Rand der terminalen Wachstumszone der ventralen After-(Urmund-)lippe zugewendet. Dieses Lageverhältniss ändert sich in dem Momente, als die dorsale Appositionszone sich bei der Anlage der Axengebilde des Schwanzes in tangentialer Richtung vorschiebt und ihr freies Ende sich immer mehr von der ventralen Afterlippe entfernt und abwendet. Die Prostomanaht tritt nun mit der dorsalen Urdarmwand in eine Winkelstellung. Ihr Uebergang in die Stammzone des Medullarrohres erfolgt unter allen Umständen gegenüber dem distalen Ende der terminalen Appositionszone, am Scheitel der Schwanzknospe (in der Abbildung mit einem * bezeichnet).

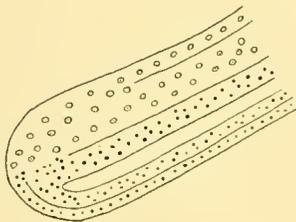
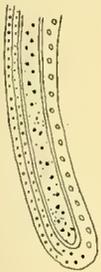


Fig. 203.

Eine zweite Möglichkeit des Ausgleiches der bei der Zunahme der Körperlänge immer grösser werdenden Wachstumsdifferenz zwischen Ventral und Dorsal besteht nun — ebenso wie dies für die Längenentwicklung des Rumpfes bei verzögerter Entfaltung der Ventralseite erörtert wurde — darin, dass der Umschlag der Prostomanaht zugleich

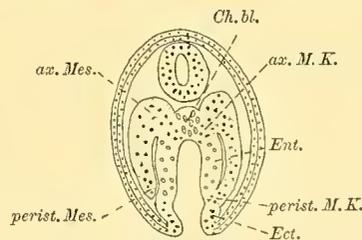


Fig. 204.

mit der terminalen Appositionszone zurückweicht, die dann in ihrer Gestaltung und Zusammensetzung unverändert bleibt. Dann kommt es an der Ventralseite der Schwanzknospe zur Bildung einer Urmundspalte (vergl. Schema Textfig. 203 und Querschnitt Textfig. 204). Im Grunde der Spalte liegt dann das Chordablastem frei. Die

Divergenz der beiden After- bzw. Urmundränder tritt dann am Medianschnitt deutlich in Erscheinung. Ursprünglich war das Chordablastem der ventralen Urmundlippe mit seiner distalen Schmalseite, nun ist es ihr mit seiner ventralen Längsseite zugekehrt. Der Canalis neurentericus — gleichviel ob er durchgängig ist oder nicht — würde in seiner ursprünglichen Anordnung am distalen Körperende erhalten und allseits vom Ektoderm begrenzt sein. In die seitlichen Ränder der Afterspalte würden im Bereiche der Appositionszone die peristomalen Mesodermkeime eingeschaltet sein. Genau so wie im Schnitt 147 würde sich ferner das Ektoderm des Urmund-

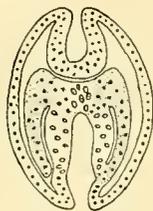


Fig. 205.

randes lippenförmig vorwölben. Bei einer nachträglichen, im Anschlusse an die Prostomanaht erfolgenden Connascenz der Ränder würde das Verhalten des Schnittes Textfig. 199 resultieren, die Prostomanaht würde sich ventral- und proximalwärts verlängern und die ventrale Wand der auf diese Weise ebenfalls proximalwärts bis zur Afterregion verlängerten neuroenterischen Verbindung zu Stande kommen. — Würde auch die Vereinigung der Medullarwülste in einer späteren Entwicklungsphase erfolgen, dann würde ein Zustand resultieren, der in Textfig. 205 dargestellt ist. Jene ventrale Längsrinne würde an der Schwanzspitze in die dorsale Medullar-rinne übergehen. Durch eine Connascenz der Medullarwülste und der in ihrer unmittelbaren Fortsetzung gelegenen ektodermalen Lippen der ventralen Urmund- oder Afterspalte käme dann sekundär das in Textfig. 199 dargestellte Verhalten zu Stande, welches bei *Ceratodus* auf der Ventralseite ohne jegliche Verwachsungsprozesse in die Erscheinung tritt.

In diesen beiden Fällen (Textfig. 204 und 205, von denen der letztere dem Verhalten der Selachier-embryonen nach erfolgter axialer Naht der Caudallappen entspricht) würde der Canalis neurentericus nicht als Rohr, sondern als ventral geöffnete Rinne nach vorn zu apponirt und entsprechend dem Fortgange der Längenentwicklung des Schwanzes verlängert werden. Die dorsale und seitliche Wand der Rinne würde vom Entoderm, der freie Rand vom Ektoderm gebildet werden. Der peristomale Mesodermkeim verbleibt (in späteren Stadien) der terminalen Appositionszone, das Mesoderm wird von dieser aus zugleich mit den übrigen Gebilden des Schwanzes nach vorn apponirt. Solange also auf diese Weise die dorsolateralen Urmundränder verlängert

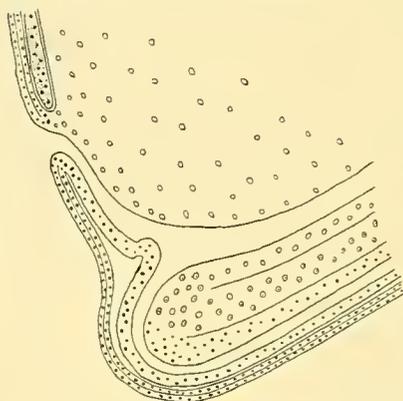


Fig. 206.

werden und, zwar in einem Maasse, welches dem Zurückweichen der terminalen Appositionszone entspricht, bleibt die letztere in ihrer ursprünglichen Gestaltung erhalten. Der axiale Mesodermkeim bewahrt also die im Schema der Textfig. 201 dargestellte Anordnung. Das mechanische Moment zu dessen Umlagerung ist noch nicht gegeben. Wenn sich diese Verhältnisse nicht ändern, dann bleibt dieser Zustand bis zur Beendigung des relativen Längenwachstums des Rumpfes erhalten. Sobald aber die Randabschnitte des Urmundes — etwa nach erfolgter proximaler Verlängerung der Prostomanaht — im Wachstum zurückbleiben, dann ist die oben beschriebene Umlagerung der terminalen Appositionszone die unausbleibliche Folge.

Da nun aber bei *Ceratodus* die ventrale Urmund- bzw. Afterlippe schon während der Anlage des Rumpfes in Folge des behindernden Einflusses der Dotterzellenmasse im Wachstum zurückbleibt, so erscheint schon sehr frühzeitig das bedingende Moment zur Entstehung der vorbesprochenen Bildungen gegeben. — Es wird daher — wie dies unter normalen Verhältnissen der Fall ist — das distale Ende der Prostomanaht durch die Entstehung jener ektodermalen Falte, welche die hintere Wand der Cloake bildet, erheblich proximalwärts verlängert. Hierbei ist es ganz ohne Belang, ob der Canalis neurentericus durchgängig ist oder nicht. Letzteres bildet, wie oben dargestellt wurde, bei *Ceratodus* die Regel (vergl. Textfig. 198 mit 206). Würde bei abnormalem Geschehen das distale Ende der Prostomanaht bzw. der

Umschlag der hinteren Wand des neureuterischen Canales in die ektodermale Körperdecke zugleich mit der terminalen Appositionszone zurückweichen und die seitlichen Urmundränder sich verlängern, dann würde auch die caudale Urmund- oder neureuterische Spalte viel weiter ins Rumpfggebiet vorragen (vergl. Textfig. 207 zwischen + und *). Noch viel eingreifender wären die Veränderungen, wenn sich, wie in dem auf Textfig. 205 und 208 dargestellten Falle, die Medullarwülste erst verhältnissmässig spät schliessen würden. Dann würde die terminale Appositionszone sehr lange ihre ursprüngliche Gestalt der dorsalen Urmundlippe beibehalten, der hintere Körperabschnitt wäre von einer ventralen Längsrinne durchzogen, die sich an seinem Ende in die Medullarrinne umbiegt. In der Regel erfolgt die Prostoma- oder neureuterische Naht, welche diesen Zustand secundär in das normale Verhalten überführt, im Anschlusse an die Medullarnaht. Dass dies jedoch nicht unbedingt so sein muss, beweist eine von SCHWARZ (1898) bei *Rana* beobachtete Varietät, welche die neureuterische Naht von der Medullarnaht isolirt zeigt (p. 218, Fig. VII). Bei einem Selachier wäre dies allerdings in Folge der flachen Ausbreitung der Caudallappen nicht möglich.

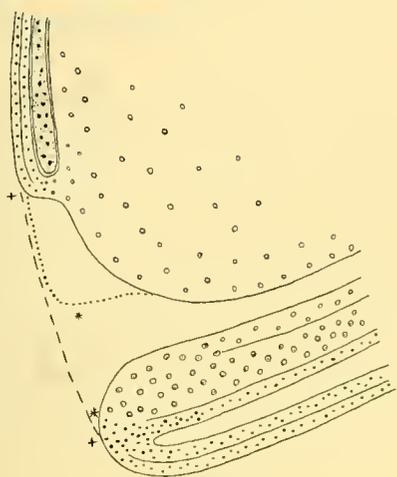


Fig. 207.

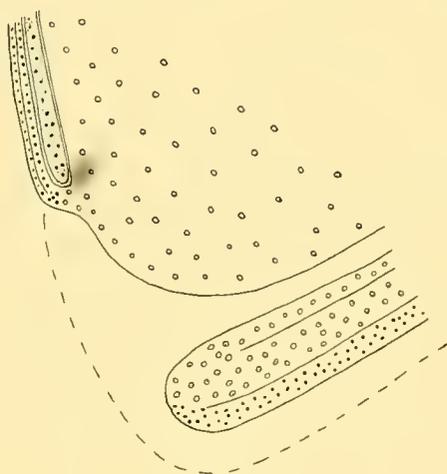


Fig. 208.

Bei der Erörterung der morphologischen Bedeutung des neureuterischen Canales haben wir das Verhalten dieser Bildung vor und nach Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes zu berücksichtigen. Bis zu diesem Moment behält der Canal im Wesentlichen die Anordnung bei, die er bei seiner ersten Anlage aufweist. Sein Auftreten, d. h. die Vereinigung der dorsolateralen Abschnitte des ektodermalen Urmundrandes, die Bildung der Prostoma- oder neureuterischen Naht, leitet die Umwandlung des Urmundes in den After ein. Die seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes können nach erfolgter Ablösung des peristomalen Mesoderms als After- oder Cloakenränder gelten. Mit der Bildung der Prostomanaht erhält auch das Medullarrohr seinen hinteren Abschluss. Solange der neureuterische Canal nicht angelegt ist, wird die dorsale Wand des Urmundes (Afters) vom Chordablastem und dem Neuralrohr begrenzt, es besteht also keine dorsale Afterwand, die Continuität des Afterrandes erscheint unterbrochen und auch die Differenzirung der mesodermalen Hilfsapparate des Afters gestört. So besteht also in der Bildung des ektodermalen, dorsalen Afterrandes und in der Sonderung des axialen Keimbezirkes, der terminalen Appositionszone vom Urmund- bzw. Afterrande die ursprüngliche morphologische Bedeutung des neureuterischen Canales. — Solange nun die Ventralseite mit der Dorsalseite bei der Verlängerung des Körpers gleichen Schritt hält, bleibt der Canal ganz kurz, er wird gewissermaassen nicht weiter beansprucht. Die Umwandlung des Urmundes in den After hat sich vollzogen, und so würde bei schwanzlosen Formen der Canal nach seiner Obliteration keine wesentlichen Formveränderungen erfahren. — Kommt es aber zur Bildung eines Schwanzes, zu einer einseitigen Weiterentwicklung

der Dorsalseite, dann fällt dem Canalis neurentericus die wichtige Aufgabe zu, in der sich nun ergebenden und immer grösser werdenden Wachstumsdifferenz zwischen Ventral-lateral und Dorsal, gewissermassen eine vermittelnde Rolle zu spielen. Die terminale Wachstums-Appositionszone sucht sich vom behindernden Einflusse der stationär bleibenden Abschnitte des Urmund-(After-)randes frei zu machen und bedient sich dabei des neurenterischen Canales gewissermassen als Auskunftsmittel, als Mittel zum Zweck. Dieser Canal wird, wie sein Name so treffend bezeichnet, zum Bindeglied zwischen ventral und dorsal, er wird beim weiteren Vorrücken bzw. Zurückweichen der Schwanzknospe immer mehr und mehr verlängert. Dies kann, wie oben gezeigt wurde, auf verschiedene Weise erreicht werden, mit und ohne Connascenzerscheinungen — das Resultat ist dasselbe — eine neurenterische Verbindung. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Art und Weise, wie bei *Ceratodus* die Gestalt des Afters bei dem einseitigen Vorschieben der terminalen Appositionszone beibehalten wird — abgesehen von den Vorgängen während der Längenentwicklung des Rumpfes — dem phylogenetischen Prozesse der Schwanzbildung viel eher entspricht, als die nachträglichen Verwachsungen der Ränder einer caudalwärts verlängerten Urmundspalte, an deren caudalem Ende noch ein dorsaler Rest des Urmundes in Thätigkeit bleibt.

Anfänglich, bei seiner ersten Anlage, ist also der neurenterische Canal ein ganz schmaler, vom Ektoderm des dorsalen und dorsolateralen Urmundrandes gebildeter Ring (I. Phase), dann drängt sich in ihm beim Beginne der Längenentwicklung des Schwanzes die Urdarmwand der dorsalen Appositionszone allmählich in ihrer ganzen Ausdehnung ein, so dass der Canal nun einen Abschnitt dieser Zone repräsentirt (II. Phase) und nun sich durch Apposition nach vorn verlängert (III. Phase). Auf diese Weise spinnt also gewissermassen die terminale Appositionszone zwischen sich und den seitlichen, stationär bleibenden, durch die Prostomanat mit einander vereinigten Urmundrändern bis zur Beendigung der Längenentwicklung des Schwanzes ein Bindeglied aus, welches ihr das freie Zurückweichen ermöglicht. Dabei ist es im Wesentlichen ohne Belang, ob dieses Bindeglied nun rohr-, strang- oder rinnenförmig gestaltet ist. Die Bedingung für ein freies Zurückweichen ist, dass es gleichzeitig und in gleicher Ausdehnung mit den Axengebilden des Schwanzes apponirt wird. Wie noch später gezeigt werden wird, verfällt diese neurenterische Verbindung allmählich in craniocaudaler Richtung vom Enddarm aus der Rückbildung. — Sie hat sozusagen ihre Rolle ausgespielt und ist überflüssig geworden. — So erscheint also die Ausbildung und Gestaltung des Canalis neurentericus in den drei Phasen seines Bestehens als ein durchaus einheitlicher Vorgang, der die Sonderung der dorsalen Appositionszone von den seitlichen Urmundrändern einleitet, durchführt und vollendet. Demgemäss ist auch der Canal selbst, das Bindeglied, als eine einheitliche Formation zu betrachten. Jener ektodermale Zellstreif, das innere Blatt der Prostomanat bildet einen integrierenden Bestandtheil seiner ventralen Wand. Er lässt sich in letzter Linie auf jene schmale neurenterische Ektodermzone zurückführen, die schon bei Beginn der Gastrulation die Neuralplatte von der Urdarmwand, speciell den Mesodermkeimen sondert. — Diese Umstände veranlassen uns nun, von der bisherigen Gepflogenheit, die in Rede stehende Bildung nur in ihrem distalen, im Bereiche der Appositionszone gelegenen Abschnitte als Canalis neurentericus, in ihrem proximalen, apponirten Abschnitte aber als Schwanzdarm zu bezeichnen, abzukommen. Der Ausdruck Schwanzdarm erweckt nämlich den Eindruck, als würde es sich um eine distale, caudale Fortsetzung des Enddarmes handeln, der in seinem Bau und seiner morphologischen Bedeutung dem Enddarme entspricht, d. h. einen Abschnitt der ventralen Körperwand, ein Derivat der ventralen Gastrulawand enthält. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Die Wandung des sogenannten Schwanzdarmes wird von dorsolateralen Ektoderm- und Entodermabschnitten der Gastrula gebildet. Das ganze Gebilde vom After bis zum Scheitel der Schwanzknospe, in seinem ursprünglich ektodermalen, ferner in seinen apponirenden und (zuletzt entstandenen) apponirten Abschnitten ist als eine einheitliche Formation zu betrachten und in dieser ganzen Ausdehnung als neurenterische Verbindung zu bezeichnen. —

Ich kann daher KOPSCHE (1900) nicht beipflichten, wenn er bei seinen Erörterungen über die morphologische Bedeutung des neurenterischen Canales behauptet: „Ausgehend von der Thatsache, dass der Schwanz (VIRCHOW, 1895) ein dem übrigen Körper morphologisch gleichwerthiger Körperabschnitt sei, in welchem dieselben dorsalen und ventralen Theile vorhanden sind, wie in den übrigen Körperabschnitten, werden wir aus dem Vorhandensein eines postanaln Darmabschnittes und des Canalis neurentericus mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere der Darmtractus am hinteren Körperende ausmündete“ (p. 503, Cloaca neurenterica). Ich will die Möglichkeit keineswegs in Abrede stellen, dass es schwanzlose Vorfahren der Wirbelthiere gegeben habe, bei denen der After am hinteren Körperende gelegen war. Aber das eine kann ich behaupten, dass der hintere Entodermabschnitt solcher Formen nicht dem sogenannten postanaln, sondern einem präanaln Darmabschnitt geschwänzter Formen entspricht. Eine Cloaca neurenterica am Schwanzende ist ein Unding. Es ist also sehr zweifelhaft, ob der Canalis neurentericus wirklich je einmal auch noch eine andere Function gehabt habe als die, unter deren Einflusse er unmittelbar entstanden ist — VAN WIJHE (1884) ist bekanntlich dafür eingetreten — directe Gewebsathmung und Excretion des Medullarrohres, ferner — mit Rücksicht auf die Nachbarschaft des Neuroporus anterior zum Geruchsgrübchen — „Prüfung des einzuführenden Wassers“ (p. 655). Damit sind wohl alle Combinationen erschöpft, aber keine bewiesen.

Die Art und Weise, wie sich in der abgelaufenen Entwicklungsphase die beiden, einer vorderen Ganglienleiste entstammenden Ganglien des Trigemini von einander sondern und secundär, im Bereiche des Rautenhirnes mit einander vereinigen, erinnert an die Befunde, die BRAUER (1904) an Gymnophionen erhoben hat. Es liegen übrigens auch bei den Urodelen ganz ähnliche Verhältnisse vor. BRAUER's Angaben weichen dagegen in einem sehr wichtigen Punkte von meinen Befunden an *Ceratodus* und den Urodelen ab. Bei *Hypogeophis* soll das Ganglion ophthalmicum aus jener Plakode entstehen, die ich für *Ceratodus* als Ciliarplakode beschrieben habe. Diese im Bereiche des vorderen Abschnittes der Ganglienleiste entstehende und an diese unmittelbar angrenzende Verdickung der Sinneschichte des Ektoderms zeigt bei *Hypogeophis* in einem gewissen Entwicklungsstadium eine grubchenförmige Einsenkung und schnürt sich als geschlossenes Bläschen vom nachbarlichen Ektoderm ab (vergl. l. e. Fig. A—D). Dieses Gebilde lässt sich auch bei *Hypogeophis* deutlich von der Ganglienleiste abgrenzen und giebt an dieselbe keine Zellen ab. Diese Plakode soll nun secundär mit dem Ganglion maxillomandibulare in Verbindung treten, welches sich ebenso wie bei *Ceratodus* aus dem hinteren Abschnitte der Ganglienleiste entwickelt (Fig. E, F) — und zum Ganglion ophthalmicum werden. Der vordere Abschnitt der Ganglienleiste aber, der bei *Ceratodus* und den Amphibien in ganz unzweifelhafter Weise sich zum Ganglion ophthalmicum umbildet, soll sich bei *Hypogeophis* in Mesenchymzellen auflösen und nach vorn und ventralwärts in lockerer Anordnung ausbreiten (vergl. Fig. C). Die ganze Anlage und Gestaltung der Ciliarplakode erfolgt nun bei *Hypogeophis* in so übereinstimmender Weise wie bei *Ceratodus*, dass es geradezu unmöglich erscheint, dass einerseits ein und dasselbe Gebilde bei der einen Form sich in ganz atypischer Weise zu einem Ganglion, bei der anderen aber zu einem rudimentären Sinnesorgan entwickelt, welches dann der Rückbildung verfällt — andererseits aber Elemente der Ganglienleiste bei der einen Form das Ganglion ophthalmicum bilden, bei einer anderen sich in Mesenchymzellen auflösen. Es wird im zweiten Theile, bei der Besprechung der späteren Stadien, näher ausgeführt werden, dass sich die Ciliarplakode zum Ganglion ophthalmicum ganz ähnlich verhält, wie das Ganglion des Facialis zur hyomandibularen Plakode. — Die Ciliarplakode ist ein rudimentär gewordenes Sinnesorgan, wahrscheinlich die dorsale Branchialplakode einer ausgefallenen vordersten (präpterygoiden) Schlundtasche, deren Rudimente in späteren Entwicklungsstadien vorübergehend zur Anlage kommen. Das zugehörige Ganglion ophthalmicum dürfte, wie bereits erwähnt, als eine vor dem Ganglion maxillomandibulare gelegene branchiomere Formation zu betrachten sein. — Ich muss also BRAUER's Angabe: „das Ganglion

ophthalmicum entwickelt sich nur aus der Epidermis, ohne irgendwelche Beteiligung der Ganglienleiste, das Ganglion maxillomandibulare dagegen entsteht nur aus der Ganglienleiste, ohne irgendwelche Beteiligung des Ektoderms“ (p. 399) die Thatsache entgegenhalten, dass sowohl bei *Ceratodus* wie bei Urodelen (*Triton*, *Salamandra mac.*, *S. atra*) die beiden Ganglien des Trigemini ausschliesslich und ohne Beteiligung des seitlichen Ektoderms entstehen, dass ferner insbesondere die Ciliar-(Ophthalmicus-)plakode stets vom Ganglion ophthalmicum deutlich gesondert ist und sich an dessen Bildung nicht beteiligt. Die beiden Ganglien sind homodynam, wahrscheinlich branchiomere Gebilde. Darin stimme ich aber mit BRAUER überein, dass sich an der Bildung der Ganglienleiste und ihrer Derivate die Sinnesschicht des benachbarten dorsolateralen Ektodermbezirkes nicht beteiligt, — dass wir ferner „in den Fällen, in welchen die beiden Ganglien (des Trigemini) vollständig getrennt sind, das primitive Verhältniss vor uns haben, dagegen ihre Verschmelzung zum Ganglion semilunare als secundär zu beurtheilen ist“ (p. 399). — Ich vermüthe, dass BRAUER die Ablösung der freien Mesodermzellen von den dorsomedianen Abschnitten der axialen Mesodermflügel übersehen hat. Wahrscheinlich ist auch bei den Gymnophionen in gewissen Entwicklungsphasen die Grenze zwischen der in ihren Randabschnitten möglicher Weise auch etwas aufgelockerten Ganglienleiste und den freien Mesodermzellen schwer zu ziehen. So kam wohl BRAUER dazu, den ganzen Complex der hinter den Augenblasen aufgetretenen Gruppe freier Mesodermzellen als ein Derivat der Ganglienleiste zu betrachten und so dem Mesektoderm der Miss PLATT das Wort zu reden. — Eine sehr werthvolle Bestätigung meiner Befunde an *Ceratodus* war mir die von BRAUER mit besonderem Nachdruck vertretene Angabe, dass sich das axiale Mesoderm der Visceralbögen nicht an der Bildung des peripheren Mantels freier Mesodermzellen beteiligt, die von der Dorsalseite her vorgedrungen sind (p. 393).

Dagegen konnte BUCHS (1902) bei *Necturus* die Grenze „zwischen dem axialen Mesoderm der Visceralbögen und dem dasselbe umgebenden Mantel freier Mesodermzellen an den abgebildeten Schnitten nur mit Mühe entdecken“ (p. 601). Dies ist vor allem darauf zurückzuführen, dass diese Schnitte ganz schief durch die betreffenden Regionen hindurchgeführt sind (z. B. Fig. 28, 28a, 30, 30a). Bei der Entscheidung dieser Frage können ausschliesslich solche Frontalschnitte in Betracht kommen, welche die Visceralbögen quer auf ihre bogenförmig verlaufende Axe treffen — und solche Schnitte dürften wohl auch bei *Necturus* die Sonderung zwischen den beiden Schichten der Visceralbögen erkennen lassen. BUCHS bezeichnet ferner auch das axiale Mesoderm der Visceralbögen als Mesenchym und spricht bei der Schilderung der Differenzirung der Muskulatur von einer „dichteren Gruppierung der Mesenchymzellen“ (p. 602). Dem gegenüber ist zu betonen, dass sicherlich auch bei *Necturus* die axialen, muskelbildenden Mesodermstränge unmittelbare Derivate der axialen Mesodermflügel sind, die durch die Schlundtaschen von einander gesondert wurden. Diese möglicher Weise etwa aufgelockerten Zellstränge entsprechen den axialen Mesodermröhren der Visceralbögen der Selachier, von *Ceratodus* und *Salamandra*. Als Mesenchym — auch im Sinne ZIEGLER's — darf nur der periphere Mantel freier Mesodermzellen bezeichnet werden, der die Gefässe und Stützelemente der Visceralbögen liefert, also dem Angioskleroblastem zugehört. — Nebenbei sei bemerkt, dass auch der Schnitt, an welchem BUCHS eine Zellabgabe von Seiten des Ektoderms an die Hirnganglien beweisen will (Fig. 31, 31a), die betreffende Region in ganz schiefer Richtung trifft und die fraglichen Verhältnisse nicht in einwandfreier Weise erkennen lässt.

Im **Stadium 35** macht die Streckung des Körpers weitere Fortschritte. Der Embryo nimmt allmählich eine retortenförmige Gestalt an. Die Hauptmasse der Dotterzellen bleibt der caudalen Körperhälfte, woselbst sie wanstförmig vorspringt. An der Ventralansicht (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 35) erscheint der Vorderkopf in Folge des Vortretens des Vorderhirnes deutlich gegen die orale Berührungszone zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm abgesetzt. Die spaltförmigen, oralwärts convergirenden Riechgrübchen bzw. -rinnen kennzeichnen

die Stelle, wo die verdickte Sinnesschichte der Riechplakoden frei zu Tage tritt, die Deckschichte fehlt. Die Riechgrübchen werden von wallartigen Vorwölbungen umgeben, die durch die Verdickung der Riechplakoden hervorgerufen werden. Zu beiden Seiten der oralen Berührungszone zwischen dem Ektoderm und Entoderm treten die Mandibularbögen vor, an welche caudal ein ventraler, unpaarer Wulst sich anschliesst, in dessen Bereiche die Herzanlage zur Entwicklung kommt. Letztere bietet auf Querschnitten folgende Verhältnisse dar: Die Pericardialhöhle reicht cranialwärts bis an die ventralen Enden der vorderen Schlundtaschen heran, welche die ursprünglich einheitlichen axialen Mesodermflügel in die einzelnen Visceralbögen sondern (Textfig. 209). Von vorn her tritt die noch unansehnliche Anlage der Thyreoidea gegen die Pericardialhöhle vor. Zu beiden Seiten der letzteren schliessen sich freie Mesodermzellen dichter zusammen und gruppieren sich zu rinnen- und rohrförmigen Bildungen (vergl. Schnitt 209), welche die ersten Anlagen der vordersten Aortenbögen bezw. der

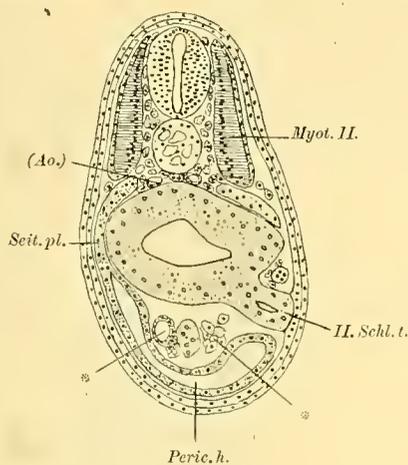


Fig. 209.

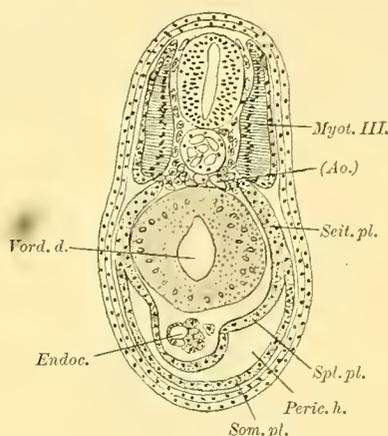


Fig. 210.

cranialen Truncusäste repräsentieren. Diese primitiven Gefässanlagen lassen sich gegen die Herzanlage zu verfolgen (Schnitt 210). Nur ein Theil der von der cranialen und caudalen Seite her in diese Region vorgedrungenen freien Mesodermzellen ist in Differenzirung begriffen. Viele Zellen zeigen noch ihre ursprüngliche spindelförmige oder eiförmige Gestalt. In ihrer Gesamtheit repräsentieren sie in dieser Region die Anlage des Endocardiums. In Folge der stetig fortschreitenden Eröffnung der entodermalen Grenzfalte werden sie auf eine grössere Strecke vertheilt und bilden so einen Zellstrang, über welchen die Splanchnopleura wulstförmig gegen das Lumen der Pericardialhöhle vortritt. Es scheint, dass es sich hierbei um ein selbständiges Flächenwachsthum der Splanchnopleura und nicht um eine mehr passiv erfolgende Vorwölbung durch die in reger Vermehrung begriffenen Elemente des Endocardiums handelt. Ein Mesocardium anterius besteht nur noch in den caudalen Abschnitten der Pericardialhöhle (Schnitt 211), welche durch die immer weiter um sich greifende Abhebung der beiden Blätter der Seitenplatten an Ausdehnung beständig zunimmt. Zwischen der Splanchnopleura und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens liegen die von der caudalen Seite her in diese Region vorgedrungenen freien Mesodermzellen, die sich vom vorderen Ende der ventralen Randstreifen der Mesodermflügel abgelöst haben und noch zur Anlage des Endocardiums gehören. Die vorderen Enden der verdickten Randstreifen sind im Schnitt 212 getroffen. Sie hängen noch mit den Seitenplatten zusammen, die sich an ihrer Oberfläche ventralwärts vor-

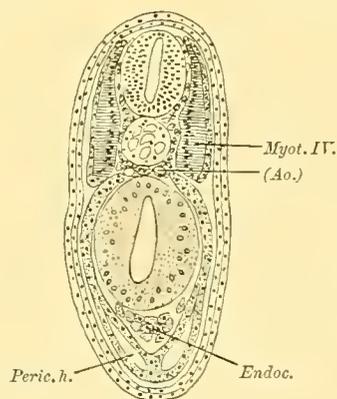


Fig. 211.

geschoben haben. Diese vordersten Abschnitte der verdickten, peristomal entstandenen Randstreifen lösen sich vollständig in freie Mesodermzellen auf, die ausschliesslich zu Gefässzellen werden. Ihre Abkömmlinge bilden den grössten Theil des Endocardiums und die beiden Venenschenkel des Herzens. Diese Abschnitte der Randstreifen sind deshalb nicht so zellreich, wie die caudal unmittelbar an sie anschliessenden Abschnitte (Schnitt 213), die sich zum grössten Theile in Blutzellen, zum geringeren Theile in Gefässzellen differenzieren. Im Schnitt 212 war erst eine gewisse Auflockerung der ventromedian mit einander vereinigten Randstreifen zu bemerken (vergl. Schnitt 181), die von den Seitenplatten allmählich überwachsen werden. Die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens bietet den an ihrer Oberfläche sich entwickelnden Blut- und Gefässanlagen eine glatte Unterlage dar. In dieser Region schieben sich auch zahlreiche, von den verdickten Randstreifen abgelöste freie Mesodermzellen seitwärts zwischen den Seitenplatten und dem Entoderm bzw. der Dotterzellenmasse empor. Diese Zellen bilden die seitlichen Abschnitte des Dottergefässnetzes. Die von den Angiosklerotomen stammenden, abgeplatteten freien Mesodermzellen, die sich von der Dorsalseite her zwischen den Seitenplatten und dem Entoderm bzw. der Dotterzellenmasse ventralwärts schieben, liefern in dieser Region vor allem das Gefässnetz des Vornierenglomerulus. Die übrigen Abkömmlinge der Angiosklerotome sind verästelte oder spindelförmig gestaltete freie

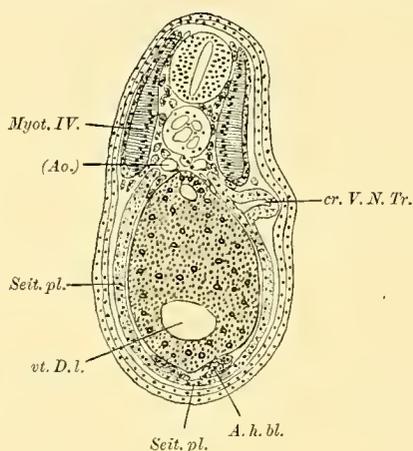


Fig. 213.

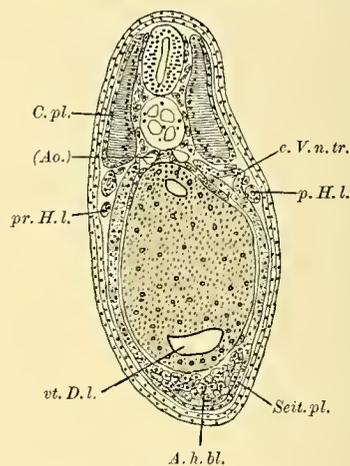


Fig. 212.

Mesodermzellen, die zwischen der Chorda und dem Medullarrohr einerseits, den Myotomen andererseits ein unregelmässiges zartes Gerüste bilden, von der Art, wie dies in Fig. 2, Taf. LXXIV aus dem Vorderkopfgebiete dargestellt ist. Zu beiden Seiten der Hypochorda, in den Bahnen der paarigen Aorten, beginnen sich die freien Mesodermzellen zu vielfach durchbrochenen und discontinuirlichen Röhren zu vereinigen. Sie platten sich ab, lassen ein centrales Lumen frei, welches zwischen den Zellen allenthalben mit den übrigen intercellulären Lücken und Räumen in Communication steht. Durch die Vermehrung und weitere Abplattung dieser freien Mesodermzellen, welche die in ihnen eingeschlossenen Dotterpartikelchen rasch verarbeiten, wird die gitterförmige, durchbrochene Canalwandung immer mehr vervollständigt und das centrale Lumen abgeschlossen. Auf diese Weise, durch lokale Differenzierung der in bestimmten Bahnen gelegenen freien Mesodermzellen kommen die noch stellenweise unterbrochenen ersten Anlagen der Aorten zu Stande.

Mit der Beschreibung eines gleichaltrigen Stadiums (A) beginnt KELLICOT (1905) seine Darstellung der Entwicklung des Gefäss- und Respirationssystems von *Ceratodus*. Bei der Kritik seiner Ergebnisse muss vor allem berücksichtigt werden, dass KELLICOT, wie er selbst (p. 164) angiebt, nicht in der Lage war, jüngere

Embryonen zu untersuchen. KELLICOT geht von der Annahme aus, dass sich das Mesoderm von der Oberfläche der Dotterzellenmasse abspaltet (p. 164 ff.). Diese in Abspaltung begriffenen ventralen und ventrolateralen Mesodermabschnitte werden als Mesentoderm, auch als „parietal mesentery“ bezeichnet. An einigen ganz grob schematisirten Abbildungen wird dieser fragliche Process erörtert, dessen Bestehen ich auf das entschiedenste bestreite. — Den Spaltraum, den ich auch an meinen Präparaten zwischen der Splanchnopleura und den unter ihr angesammelten freien Mesodermzellen — der Anlage des Endocardiums — nachweisen konnte (vergl. Schnitt 210), bezeichnet KELLICOT als „provisional cardiac space“, der allenthalben mit dem benachbarten Spalten des „primary coelom, proto-coel, pseudo-coel“ communiciren soll. Dieser Raum verschwindet dann später. „Where the splanchnopleura becomes applied to the outside of the endothelial tube, or where the loose endothelial cells arrange themselves so as to line the infolded tube of splanchnopleura as the case may be, this provisional space is obliterated and is replaced by the true cardiac cavity“ (p. 149). Von einer Obliteration der intercellulären Spalträume kann doch keine Rede sein! Ich finde es überflüssig, solche Spalträume, die zum Theil gewiss durch Schrumpfung erzeugte Artefacte sind, mit eigenen Namen zu belegen und in graphischen Reconstructionen darzustellen. Es liegen mir zahlreiche, vorzüglich conservirte Embryonen vor, bei denen die einzelnen Keimblätter und deren Derivate einander dicht angelagert sind. Wenn dies in meinen ganz wenig schematisirten Textabbildungen nicht so dargestellt ist, so geschah dies nur im Interesse der Uebersichtlichkeit derselben. — Ebenso wenig wie das Mesoderm im Allgemeinen wird das Endocardium im Besonderen von den ventralen Abschnitten des Entoderms abgespalten. Diese Thatsache möchte ich mit Rücksicht auf die Angaben von KELLICOT als einen vollkommen gesicherten Befund hervorheben.

Im **Stadium 36** ist die Axe des Embryos nur mehr in einem flachen Bogen gekrümmt (vergl. SEMON, Taf. 5, Fig. 36, sowie Taf. LIX/LX, Fig. 15), dessen Scheitel in der hinteren Körperregion gelegen ist. Im Vorderkörper verläuft der Dorsalcontur des Darmes vom Darmscheitel weg fast geradlinig und weist an der Stelle, wo das ventrale Darmlumen beginnt, eine ganz unbedeutende Knickung auf, die an derselben Stelle bereits im vorhergehenden Stadium vorhanden war. Im Bereiche der proximalen Abschnitte des ventralen Darmlumens hat der dorsoventrale Durchmesser bei der Streckung des Embryos eine erhebliche Verkleinerung erfahren. Die Dotterzellenmasse verjüngt sich flaschenförmig gegen das Gebiet der entodermalen Grenzfalte, die sich weiter geöffnet hat. Man gewinnt — insbesondere beim Vergleich der aufgehellten Embryonen (vergl. SEMON, Taf. 4, Fig. 34 und Taf. 5, Fig. 36 ×) den Eindruck, dass die unmittelbar auf die Herzanlage folgenden Körperzone — etwa in der Breite der Vornierenanlage — ventral besonders rasch in die Länge gewachsen wäre. Diese Zone nimmt noch im Stadium 34 ganz allmählich caudalwärts an Umfang zu — im Stadium 36 hingegen erscheint sie von der Dotterzellenmasse durch eine seichte Querfurche abgesetzt und fast cylindrisch gestaltet. — Am Vorderkopfe constatiren wir eine weitere Zunahme der Mittelhirnkrümmung, die bei dem Embryo, von dem der Medianschnitt Taf. LIX/LX, Fig. 15 stammt, wohl kein typisches Verhalten zeigt. Immerhin ist aber eine erhebliche Näherung der Infundibularregion an das vordere Chordaende zu constatiren. Der durch die Einkrümmung des Hirnrohres erzeugte Darmscheitel bildet einen caudoventralwärts offenen Winkel von ca. 90°, sein Scheitel liegt unter dem vorderen Chordaende. — Die im Stadium 34 vorübergehend bestehende (wahrscheinlich durch den Druck des sich einkrümmenden Hirnrohres auf die vorgelagerte ventrale Darmwand hervorgerufene) ventrale Convergenz der Schlundtaschen hat sich wieder ausgeglichen — wohl durch das rasche intussusceptionelle Wachsthum der Darmwand. — Die Schlundtaschen stehen wieder senkrecht auf die Chorda dorsalis und sind zu einander parallel angeordnet. Die Ausladungen der ersten Schlundtaschen gehen ventral in eine quere Rinne über, die sie mit einander verbindet. — Der auf die Schlundtaschenregion folgende Abschnitt erscheint noch stärker

als im vorhergehenden Stadium von beiden Seiten her eingengt; jene seitlichen Ausladungen an der Abgangsstelle des ventralen Darmlumens sind an dieser Stelle verschwunden und auf den proximalen Theil des ventralen Darmlumens beschränkt. Dieses zeigt im Querschnitte eine biconvexe Begrenzung. Erst in der Körpermitte gewinnt das Lumen eine grössere Ausdehnung und treibt in die Dotterzellenmasse seitliche Divertikel. Ebenso wie im vorhergehenden Stadium sind in der Dotterzellenmasse auch isolirte Hohlräume vorhanden. — Unmittelbar hinter dem Abgange des ventralen Darmlumens verengt sich das dorsale Darmlumen zu einem anfangs sagittal, gestellten, dann in dorsoventraler Richtung abgeplatteten Spalt, welcher, der Krümmung des Dorsalcontours bezw. der Chorda folgend, dem After zustrebt. In die Schwanzknospe entsendet es eine trichterförmige, von beiden Seiten her etwas abgeplattete Ausladung, das Lumen des *Canalis neurentericus*. Unmittelbar distal von diesem findet sich an der ektodermalen Cloakenwand jene Querrinne vor, in welche die inzwischen wegsam gewordenen primären Harnleiter (Vornierengänge) münden.

Das Wachsplattenmodell des Vorderkörpers ist auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1 und 2 abgebildet. — Beim Vergleich mit den Figg. 15 und 16 der Taf. XLV/XLVI fällt am Vorderkopfe vor allem die stärkere Krümmung und Wölbung in der Mittelhirnregion auf. Das Mittelhirn beginnt sich bereits gegen das Rautenhirn durch eine quere Furche abzusetzen, die auch am Medianschnitte deutlich in die Erscheinung tritt. Ein Isthmus ist noch nicht vorhanden. Die zur Seite des Vorderhirnes vortretenden Augenblasen sind mit diesem etwas gegen das vordere Chordaende vorgerückt und verdecken in der Seitenansicht Theile des oralen Darmendes (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 22), sowie des Mesoderms. An der lateralen Wand weisen sie eine leichte dellenförmige Einsenkung auf, die als sogenannte Becherrinne (FRORIEP) auf den kurzen Augenblasenstiel übergreift. Letzterer zeigt am Durchschnitte eine ziemlich dicke Wandung (Fig. 1) und senkt sich in den vorderen ventralen Quadranten des Augenbeckers ein. In der Nachbarschaft des dorsocaudalen Quadranten des Augenbeckers liegt die mit dem Ektoderm noch zusammenhängende Ciliarplakode (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1 *Cil. pl.*). Diese ist dem Ganglion ophthalmicum dicht angelagert (*Ggl. oph.*), welches in den dorsalen Rand der axialen Mesodermflügel eingebettet erscheint. Diese Ganglien- und Nervenanlage verzünigt sich gegen das Ganglion maxillomandibulare hin und vereinigt sich mit diesem an der Seite des Rautenhirnes, mit dem sie bereits im vorhergehenden Stadium in Verbindung getreten war. Zwischen diesen beiden Ganglien tritt die Wandung der Prämandibularhöhle (2. Kopf-) vor. Das Ganglion maxillomandibulare entsendet ventralwärts einen kurzen Fortsatz, der an der Aussenseite des Mesoderms annähernd parallel mit der ersten Schlundtasche herab verläuft. Gegen das dorsale Ende dieser Schlundtasche tritt das Ganglion acusticofaciale vor, welches wenigstens an der Aussenseite seine beiden Componenten von einander abgegrenzt zeigt. Zwischen dem Ganglion maxillomandibulare und der Anlage des Acusticofacialis tritt die dritte Kopfhöhle (Mandibularhöhle) vor. Das Ganglion acusticofaciale liegt schalenförmig der vorderen und ventralen Wand der Hörblase an, deren *Recessus labyrinthi* sich caudalwärts umzubiegen beginnt. — Dicht vor dem vorderen Ende des ersten Myotomes, ein wenig von der Hörblase entfernt, gabelt sich die Anlage des Glossopharyngeus-vagus in ihre beiden Componenten. Die Anlage des Glossopharyngeus krümmt sich bei ihrer Vergrößerung hackenförmig nach ventral und vorn gegen das dorsale Ende der zweiten Schlundtasche hin. Die Anlage des Vagus hat sich an der Aussenseite des axialen Mesoderms caudalwärts vergrößert und reicht etwa bis gegen das erste Myocomma vor. Vom Mesoderm verdeckt, hat sich im unmittelbaren Anschluss an die Anlage des Glossopharyngeus-vagus ein benachbarter vorderer Abschnitt der Ganglienleiste, die Anlage des Accessorius deutlicher gegen die Umgebung abgegrenzt. Die übrigen Abschnitte der Ganglienleiste lassen noch keine segmentale Sonderung einzelner Spinalganglien erkennen — wenngleich sich dieselbe bereits deutlich anbahnt. — Das erste und die vordere Hälfte des zweiten Myotomes hängen noch mit den seitlichen Mesodermabschnitten unmittelbar zusammen. Die folgenden Myotome hatten sich bereits im vorhergehenden Stadium von den Seitenplatten abgelöst. Ihre ventralen Kanten beginnen schaufelförmig ventral-

wärts vorzutreten. Sie überlagern hierbei die Seitenplatten. Die ventralen Myotomkanten der 5. und 6. Segmente schieben sich über die Vornierenanlage hinweg. Letztere zeigt sowohl in ihren beiden Hauptcanälchen (Trichterstücken), wie in dem sich schlingenförmig ausbiegenden Sammelgang ein reges Längenwachstum.

Ueber das Verhalten und Differenzirung der freien Mesodermzellen werden in erster Linie Schnittbilder Aufschluss zu geben haben, deren Betrachtung wir uns nun zuwenden (die Ebenen der Schnitte in Fig. 226). Die Fig. 214 stellt einen Querschnitt durch den Vorderkopf dar, der den Augenblasenstiel zugleich mit den dorsalen Enden der ersten Schlundtaschen und dem Ganglion acusticofaciale trifft. Unmittelbar vor dem Augenblasenstiel wölben sich die Riechplatten der Sinnesschichte des Ektoderms nach innen vor, die im Centrum bereits leichte Einsenkungen aufweisen, über welche (am abgezeichneten Schnitte) die Deckschichte glatt hinwegstreicht. So kommt es zur Bildung kleiner, zwischen den beiden Schichten gelegener Spalten (*). Zwischen der dorsalen Darmwand und dem Vorderhirn hat sich die im Schnitte etwas schief getroffene Hypophysenanlage vorgeschoben. — In den vor den ersten Schlundtaschen gelegenen Mandibularbögen ist noch deutlich ein centrales Lumen zu bemerken, um welches sich die Elemente des axialen Mesoderms in epithelialer Anordnung gruppieren. Die axialen Mesodermstränge sind rings von freien, dicht an einander gedrängten Mesodermzellen

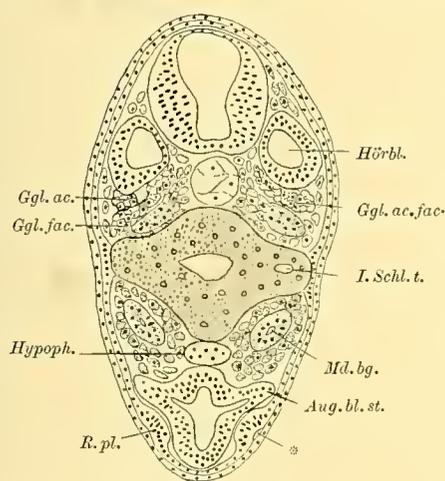


Fig. 214.

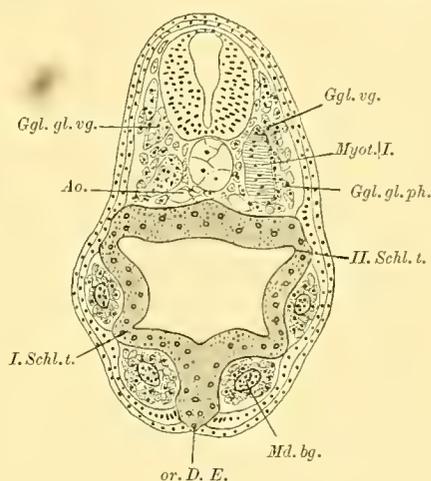


Fig. 215.

umgeben. Im Bereich der dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtaschen sind deren seitliche Ränder der Sinnesschichte des Ektoderms bereits angelagert und werden von einer rinnenförmigen Verdickung derselben umfasst. — Der dorsal vom Darne getroffene Abschnitt des axialen Mesoderms löst sich in seinen dorsomedianen Abschnitten vollkommen in freie Mesodermzellen auf, die sich zunächst in der Nachbarschaft der Chorda dorsalis ausbreiten. Zwischen diesem, dorsal von den ersten Schlundtaschen gelegenen Mesodermabschnitte und der Hörblase ist die Anlage des Acusticofacialis eingekeilt. Auf der rechten Seite des Schnittes erscheinen die beiden Componenten dieser Ganglienanlage von einander gesondert, das Ganglion acusticum legt sich schalenförmig der Hörblase an (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2).

Ein folgender Schnitt 215 trifft ventral das orale Darmende, dorsal die obere Kante des ersten Myotomes, um welche sich die Anlage des Glossopharyngeus-vagus herumschlingt. Auf der linken Seite des Schnittbildes ist der proximale, mit der Hirnwand bereits in Verbindung getretene Abschnitt dieses Zellcomplexes zu sehen, dessen noch indifferente, meist spindel- oder eiförmig gestaltete Elemente dieselbe Anordnung aufweisen wie die Anlagen der übrigen Hirnganglien. Auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1 ist ein derartiger Zellcomplex bei stärkerer Vergrößerung dargestellt (*Ggl. ac. fac.*). Auf der rechten Seite des Schnittbildes 215 sind die beiden Componenten

der Ganglienanlage des Glossopharyngeus-vagus etwas weiter ventral und von einander gesondert getroffen. — Zwischen dem ersten Myotom und der dorsalen Darmwand haben sich die in der Bahn der Aortenwurzeln gelegenen freien Mesodermzellen bereits zur Bildung eines primitiven, rohrförmigen Gefäßabschnittes vereinigt. Die seitlichen Ränder der zweiten Schlundtaschen weisen zum Ektoderm dieselben Beziehungen auf, wie die dorsalen Abschnitte der ersten Schlundtaschen. Die mittleren und ventrolateralen Abschnitte der letzteren ziehen sich bereits vom Ektoderm zurück. Am oralen Darmende erscheint das Ektoderm an einer circumscripiten Stelle dehiscens. Es fehlt daselbst sowohl die Sinnesschicht wie die Deckschicht. Die hohen Zellen der Sinnesschicht schieben sich in pallisadenartiger Anordnung gegen das Entoderm vor. Die Zellvermehrung in den Mandibularbögen (insbesondere der freien Mesodermzellen) bewirkt die Vorwölbung des Ektoderms an der Ventralseite des Vorderkopfes (vergl. SEMON, Taf. 5, Fig. 36 u).

Die nächsten 5 Abbildungen sind nach Frontalschnitten gezeichnet, welche in mancher Hinsicht bessere Uebersichtsbilder ergeben, als Querschnitte. — So zeigt der annähernd durch die Mitte des Kiemendarmes geführte Längsschnitt 216 die drei vorderen Schlundtaschen und die Visceralbögen fast genau quer durchschnitten und lässt ihre Beziehungen zum Ektoderm deutlich erkennen. Hinter der dritten Schlundtasche ist linkerseits

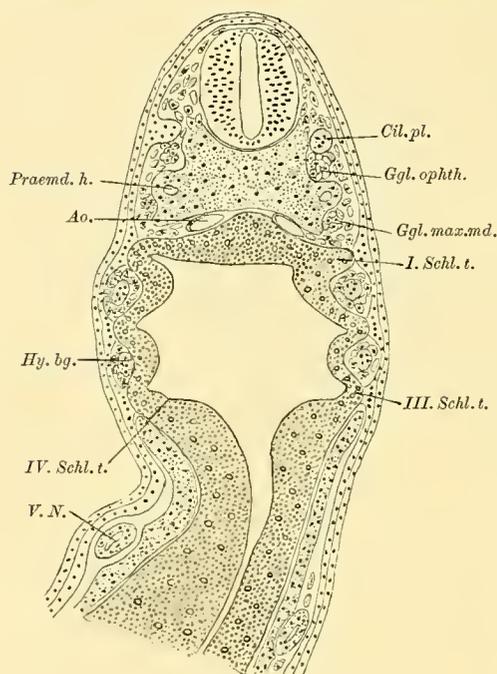


Fig. 216.

die noch ganz unansehnliche Ausladung einer vierten Schlundtasche zu sehen, die in der Seitenansicht des Ausgussmodelles kaum wahrnehmbar ist. — Die geräumige Kiemendarmhöhle geht im Bereiche der seitlichen Abschnitte der sogenannten Grenzfalte in das enge dorsale Darmlumen über, welches unmittelbar über der Dotterzellenmasse getroffen erscheint. In den hinter der Schlundtaschenregion gelegenen Abschnitten sind die axialen Mesodermflügel noch nicht weiter differenziert. — Auch im eigentlichen, noch nicht genau abgrenzbaren Seitenplattengebiete, in der Vornierengegend sind die seitlichen Mesodermabschnitte wohl in zwei Zelllagen gesondert, die aber noch nicht auseinandergewichen sind. Auf der linken Seite des Schnittbildes erscheint die schleifenförmige Ausbiegung des sogenannten Sammelrohres der Vornierenanlage getroffen, dessen Uebergang in den primären Harnleiter noch nicht gekennzeichnet ist. — Das zwischen der dorsalen Darmwand und dem Mittelhirn durchschnitene prächordale Mesoderm zeigt eine vollkommen einheitliche Anordnung, nichts lässt auf seine ursprünglich paarige Anordnung schließen. Bei der Einkrümmung des Hirnrohres haben in dieser Region offenbar Zellverschiebungen stattgefunden. Das aus grossen, noch reich mit Dotterplättchen beladenen Zellen bestehende axiale Mesoderm lässt sich allenthalben, mit Ausnahme seiner dorsalen Kante, scharf von den umgebenden freien Mesodermzellen abgrenzen. Zwischen dem Ganglion maxillomandibulare und dem Ganglion ophthalmicum tritt das Mesoderm nach aussen vor und birgt in diesem Abschnitte die zweite Kopfhöhle (Prämandibulärhöhle). Zwischen dem ventralen Fortsatze des Ganglion maxillomandibulare und der ersten Schlundtasche tritt noch ein kleiner Mesodermstreifen vor, der sich in späteren Entwicklungsstadien an der Bildung der Musc. masseter beteiligen wird. Das Ganglion ophthalmicum ist vorn der Ciliarplakode angelagert, die (linkerseits) mit dem Ektoderm noch zusammenhängt. — Zwischen dem axialen Mesoderm und der dorsalen Darmwand hatten sich schon im Stadium 31 freie Mesodermzellen vorgeschoben (vergl. Schnitt 99). Die am weitesten medial,

in der Bahn der Aortenwurzeln gelegenen Elemente derselben sind gerade daran, diese Gefäßstrecken zu bilden. — Etwas weiter ventral, an einem durch die Grenzfalte, bezw. die ventrale Wand des Kiemendarmes geführten Schnitte (217) vermissen wir in den Bahnen der späteren ersten Arterienbögen Gefäßanlagen. Die freien Mesodermzellen zeigen daselbst noch eine in der Abbildung leicht schematisirte, aus Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1, 2 besser ersichtliche indifferente Beschaffenheit. Sie gruppieren sich noch nicht zu rinnen- und röhrenförmigen Gebilden, wodurch in bestimmten Bahnen die zwischen den freien Mesodermzellen bestehenden Lücken in Gefäßlumina umgewandelt werden. — Zwischen der Hirn- und der dorsalen Darmwand bemerken wir im Schnitte 217 den scheinbar unpaaren vordersten Abschnitt des axialen Mesoderms, welches sich bereits im Stadium 34 von der (Ur-)Darmwand losgelöst hat. Das quere, solide Verbindungsstück der nach beiden Seiten, median von den Augenblasen vortretenden Mesodermflügel ist offenbar durch die mit der Hirnwand vordringende Hypophysenanlage etwas dorsalwärts verschoben worden. Zwischen diesem vordersten Mesodermabschnitte und dem mandibularen Mesoderm greift die schon von früheren Stadien her bekannte Spalte ein, die von freien Mesodermzellen

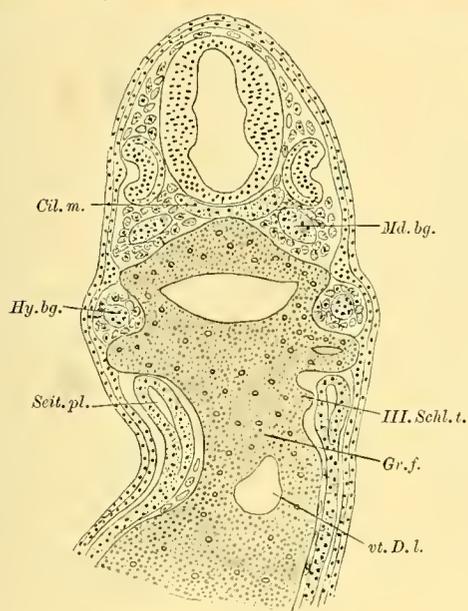


Fig. 217.

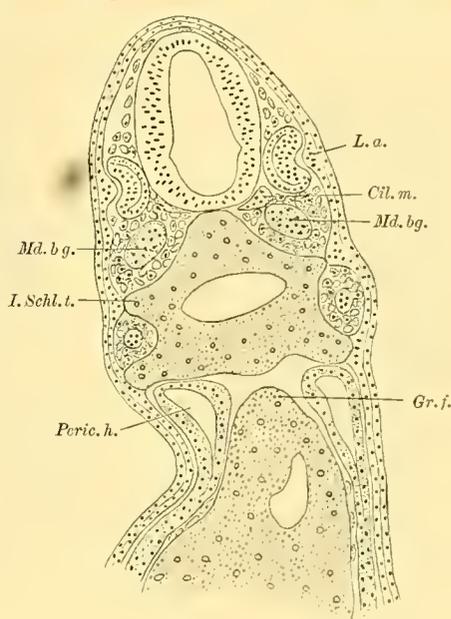


Fig. 218.

ausgefüllt ist. — Rechterseits sind die drei Schlundtaschen in ihren ventralen Abschnitten getroffen. Die dritten Schlundtaschen laufen als niedrige Leisten an der oberen Grenze des Seitenplattenbezirkes (der Pericardialhöhle) aus. In die ventralen Abschnitte der zweiten Schlundtaschen senkt sich das Lumen zipfelförmig ein (vergl. auch Taf. LIX/LX, Fig. 15). Ein folgender Schnitt 218 ist bereits durch die Concavität der entodermalen Grenzfalte gelegt, in deren Bereiche die Seitenplatten unter Bildung der Pericardialhöhle auseinandergewichen sind. Der enge Zugang zum ventralen Darmlumen ist etwas schief durchschnitten und zeigt ebenso wie im Schnitte 217 ganz unbedeutende seitlichen Ausladungen. Die annähernd quer getroffenen beiden vorderen Visceralbögen bestehen aus einem centralen Strang axialen Mesoderms, der von einem Mantel freier Mesodermzellen umgeben ist. Der centrale Strang erscheint namentlich im Hyoidbogen etwas dünner als in früheren Stadien. Seine Längenzunahme ist wohl zum Theil auf Kosten seines Durchmessers erfolgt. Auf der rechten Seite des etwas schief geführten Schnittes ist das flügelartig ausladende vordere Ende des axialen Mesoderms erreicht (*Cil. m.*). Lateral von diesem liegt der Augenbecher, dessen verdickte und eingesunkene äussere Wandung sich der medialen Wand schon bis zur Berührung genähert hat. Gegenüber der dellenförmigen Einbuchtung des

Augenbeckers tritt die halbkugelige Linsenanlage als eine circumscriphte Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms vor.

Interessante Verhältnisse bietet ein gefolgender, durch die Herzanlage (vergl. auch Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2) geführter Längsschnitt dar (219). Wir sehen die an den Schnitten 221 und 222 quer getroffene ventromediane Falte der Splanchnopleura von einem unregelmässigen Fachwerk freier Mesodermzellen ausgefüllt, die in Form von Platten und Strängen den cylindrischen Raum durchziehen und gegen die Splanchnopleura abgrenzen. Das auf diese Weise umwandete Lumen ist die primitive, mit seröser Flüssigkeit erfüllte Herzhöhle. Diese bildet nach vorn, gegen die ersten Schlundtaschen hin zipfelförmige Divertikel, welche die proximalen Abschnitte der ersten Arterienbögen darstellen. Auf der etwas tiefer liegenden rechten Seite des Schnittes ist das vorläufig noch blinde Ende der Anlage des ersten Arterienbogens getroffen. In der zwischen den Schnitten 219 und 217 gelegenen Region vermissen wir eine continuirliche Anlage dieses Gefäßes. Etwas oberhalb des

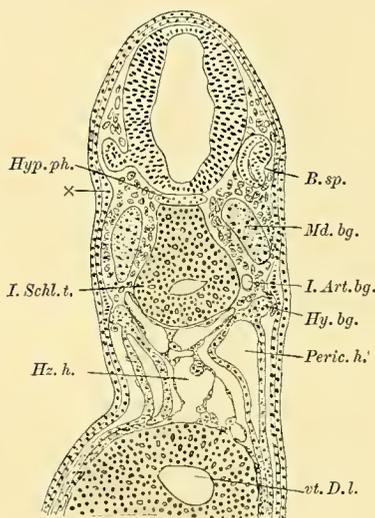


Fig. 219.

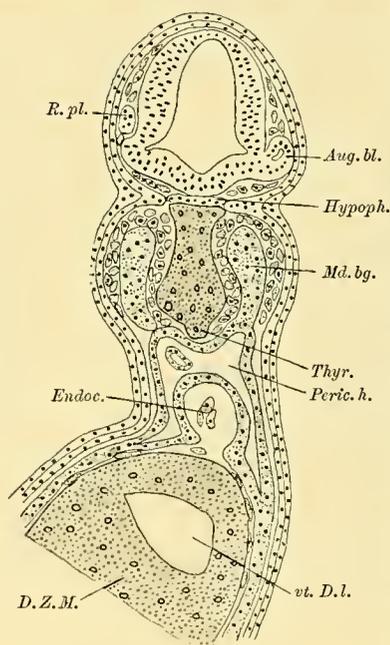


Fig. 220.

Schnittes 218 war zwar an der Stelle, wo später der erste Arterienbogen verläuft, auf zwei Schnitten à 12 μ ein kleines, von freien Mesodermzellen gebildetes Bläschen zu sehen, in den übrigen Schnitten aber auch nicht die Spur einer Gefässanlage. Die dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen waren in der Bahn der ersten Arterienbögen noch indifferent. Auch caudalwärts, an der leicht gewölbten Oberfläche der epithelialen, vorderen Wand des ventralen Darmlumens verbreitert sich das Endocardsäckchen und hängt mit freien Mesodermzellen zusammen, die gleichfalls Abkömmlinge der vorderen Enden der peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel sind. Diese freien Mesodermzellen haben sich auch weiter dorsalwärts an der Innenfläche der Seitenplatten ausgebreitet (vergl. Schnitt 219, 217). Die bei der Erhebung des Vorderkopfes sehr geräumig gewordene Pericardialhöhle steht dorsalwärts mit den Visceralbögen in unmittelbarem Zusammenhange. So sehen wir auf der rechten Seite des Schnittes 219 das axiale Mesoderm des Hyoidbogens, auf der des folgenden Schnittes 220 jenes des Mandibularbogens mit der Wand der Pericardialhöhle im Zusammenhange. Die Mandibularbögen sind in beiden Schnitten in ihren ventral von den Durchbruchstellen der ersten Schlundtaschen gelegenen Abschnitten und daher etwas schief getroffen. Diese ventralen Abschnitte der Mandibularbögen hängen gemeinsam mit denen der Hyoidbögen mit dem Pericardium zusammen und sind aus einer ventralen, axialen entstandenen Randzone der Mesodermflügel hervorgegangen (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1; Taf. XLV/XLVI, Fig. 15, 13). Zwischen den ventralen Abschnitten der Mandibularbögen liegt das keilförmig gestaltete vordere orale Darmende (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2), an dessen Seiten die ersten Schlundtaschen auslaufen. Gegen die Pericardialhöhle tritt die Anlage der Thyreoidea vor. Die Splanchnopleura zeigt über dem Endocardium buckelige Vorwölbungen. Gegen die Hypophysis zu bildet das orale Darmende zwei

Stellen, wo später der erste Arterienbogen verläuft, auf zwei Schnitten à 12 μ ein kleines, von freien Mesodermzellen gebildetes Bläschen zu sehen, in den übrigen Schnitten aber auch nicht die Spur einer Gefässanlage. Die dicht an einander gedrängten freien Mesodermzellen waren in der Bahn der ersten Arterienbögen noch indifferent. Auch caudalwärts, an der leicht gewölbten Oberfläche der epithelialen, vorderen Wand des ventralen Darmlumens verbreitert sich das Endocardsäckchen und hängt mit freien Mesodermzellen zusammen, die gleichfalls Abkömmlinge der vorderen Enden der peristomal

seitliche Ausladungen, die wohl passiv, durch das Herabwachsen und die Breitenausdehnung der Mandibularbögen entstanden sind. Sie liegen dicht neben einer queren Einsenkung des Ektoderms, welche die Wölbung des Vorderhirnes gegen die dreieckige äussere Mundbucht begrenzt (vergl. SEMON, Taf. 5, Fig. 36 u).

Ein Querschnitt durch den cranialen Abschnitt der Herzanlage ist in Textfig. 221 abgebildet. Die Pericardialhöhle erscheint in dieser Transversalebene noch paarig. Zwischen ihre medialen Wandabschnitte hat sich die Anlage der Thyreoidea eingedrängt. Durch diesen knopfförmigen Vorsprung des Entoderms wird die craniale Wand der Pericardhöhle etwas vorgebuchtet. Auch an diesem Schnitte erscheint die Herzhöhle noch ganz unregelmässig, aus kleineren und grösseren, zum Theil mit einander zusammenhängenden Lücken bestehend. Es haben sich noch nicht alle im Faltenraume der Splanchnopleura gelegenen freien Mesodermzellen zur Bildung des Endocardiums vereinigt. In dieser Region dürfen wohl alle in diesem Faltenraume gelegenen Zellen vom Vorderkopfe her sich hervorgeschoben haben, also einen peripheren Abschnitt des Angioskleroblastems repräsentiren. Es handelt sich in diesem Gebiete um die Anlage des distalen Bulbusendes, sowie des Truncus arteriosus. Die Seitenplatten sind nur in ihren ventrolateralen Abschnitten auseinandergewichen. Da der Schnitt durch die caudalen Hälften der zweiten Myotome geht, so endigen die Seitenplatten dorsal mit freien Rändern. Zwischen diesen und der Hypochorda finden sich die Anlagen der Aortenwurzeln, die von den Derivaten der schon längst aufgelösten Angiosklerotome gebildet werden. Diese freien Mesodermzellen haben auch schon die Spalte zwischen den Seitenplatten und den ventralen Myotomkanten benutzt, um nach aussen, unter das Ektoderm zu treten, woselbst sie mit den Abkömmlingen der hinter den Hörbläschen aufgetretenen — noch

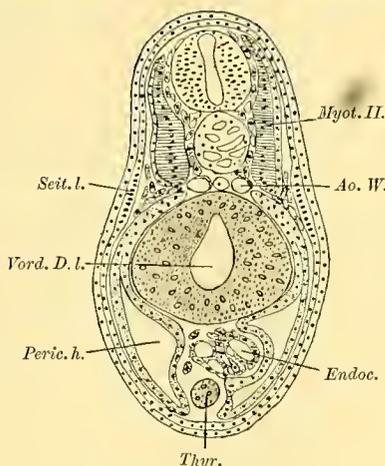


Fig. 221.

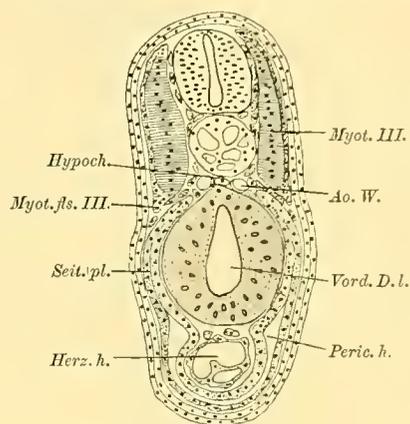


Fig. 222.

vom unsegmentirten Mesoderm abgelösten Zellgruppen zusammenstossen. — Gegenüber dem Spalt zwischen den Seitenplatten und den Myotomen beginnt sich die Sinnesschichte des Ektoderms zur Anlage der Seitenlinie zu differenziren. — Mit dem Schnitte 222 wäre der Schnitt 210 vom vorhergehenden Entwicklungsstadium zu vergleichen, der die Anlage des Endocardiums in einem unvollendeteren Zustande zeigt. Die Herzhöhle ist inzwischen durch die Abplattung und das Auseinanderweichen der im Stadium 35 zum Theil noch enger an einander geschlossenen freien Mesodermzellen geräumiger geworden. Diese Zellen stammen wohl alle von den vorderen Enden der verdickten, peristomal entstandenen ventralen Randstreifen der Mesodermflügel. — Das Lumen des Vorderdarmes weist einen birnförmigen Querschnitt auf und wird allenthalben von hohen prismatischen, reich mit Dotterplättchen beladenen Entodermzellen begrenzt. Der Schnitt ist durch die dritten Myotome gelegt, deren ventrale Kanten an der Aussenseite der Seitenplatten vorwachsen. Ihre Zellen stammen sowohl von der medialen Wand der Dorsalsegmente, wie von der Cutisplatte, die mit dieser nach der Ablösung der Seitenplatten in Verbindung getreten ist. — Caudalwärts gabelt sich die Herzhöhle in zwei zipfelförmige Ausläufer (Schnitt 223), die Anlagen der beiden Venenschenkel des Herzens. In diesem Gebiete ist die Pericardialhöhle noch paarig, es besteht ein Mesocardium anterius. Diese Gefässanlagen sind durch die Differenzirung der im vorhergehenden Stadium an der nämlichen Stelle vorhanden gewesenen freien Mesodermzellen entstanden (vergl. Schnitt 212). Dorsal geht der

Schnitt durch das vierte Myotom, dessen ventraler Fortsatz unmittelbar vor dem cranialen Nephrostom der Vorniere gelegen ist. Letzteres zeigt der folgende Schnitt 224. Auch in diesem Stadium existirt ein Cölomspalt nur im Gebiete des Pericardiums, sowie im Bereiche der Vornierentrichter. In den übrigen Abschnitten der Seitenplatten sind deren beide Lamellen noch nicht auseinandergewichen. Speciell in der Vornierenregion finden sich zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm bezw. der Dotterzellenmasse viele freie Mesodermzellen, deren Umbildung

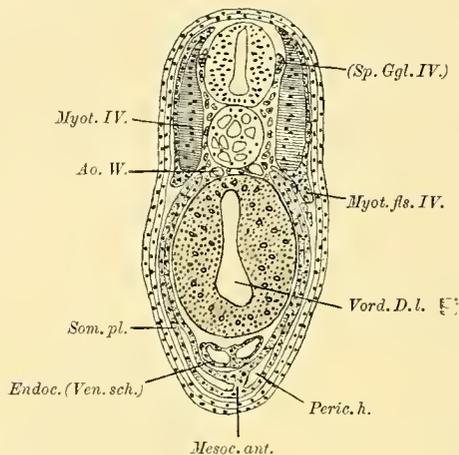


Fig. 223.

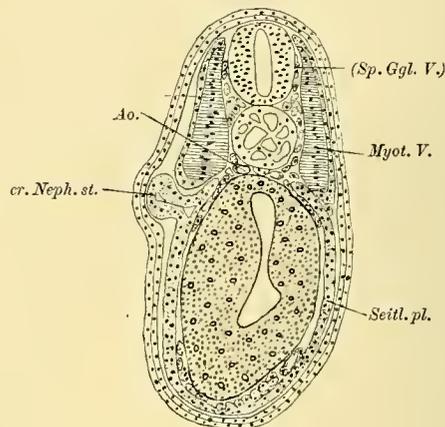


Fig. 224.

zum Glomerulus der Vorniere den nächsten Stadien vorbehalten bleibt. Dagegen sind die paarigen Aorten bereits auf ziemlich lange Strecke angelegt. Die freien Mesodermzellen, welche sie bilden, sind Abkömmlinge der Angiosklerotome. Diese Zellen breiten sich auch dorsalwärts immer weiter aus, woselbst sie auf die sich zu Gruppen zusammenballenden Ektodermzellen der Ganglienanlagen stossen, die von der Ganglienleiste stammen (Schnitt 223, 224). — An der Ventralseite zeigt der Schnitt 224 die noch mit den Seitenplatten zusammenhängenden ventralen Randstreifen schon dicht an einander gerückt (vergl. Schnitt 186) und in Differenzirung begriffen. Es lösen sich von ihnen fortwährend freie Mesodermzellen ab, die vor allem zur Bildung der proximalen Abschnitte der Dottervenen und der Ductus Cuvieri bestimmt sind. — In dem Bereiche des Schnittes 225 ist auch die Blutbildung in vollem Gange. Im Vergleiche mit dem auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 7 dargestellten Zustande ist ein weiterer Fortschritt zu bemerken. Die Lücken zwischen den centralen Zellballen der ventromedian vereinigten Randstreifen und deren peripheren sich abplattenden Zellen haben sich erweitert. Die centralen Zellen sind zum Theil frei geworden und erscheinen nun in der eiveisshaltigen, die Lücke erfüllenden Flüssigkeit suspendirt. Die einzelnen Lücken fliessen zu grösseren spaltförmigen Hohlräumen zusammen, deren abgeplattete Wandzellen den noch einschichtigen Seitenplatten dicht angelagert sind. Diese haben sich, wie bereits erwähnt, anscheinend an der äusseren Oberfläche des Angiohämblastems medialwärts vorgeschoben. In Folge der Streckung der Ventralseite, die gerade im Gebiete der Blutanlagen besonders rasch erfolgt, erscheinen diese am Querschnitte nicht so zellreich wie früher (vergl. Schnitt 213). Sie sind auf eine grössere Strecke vertheilt. Dazu kommt, dass

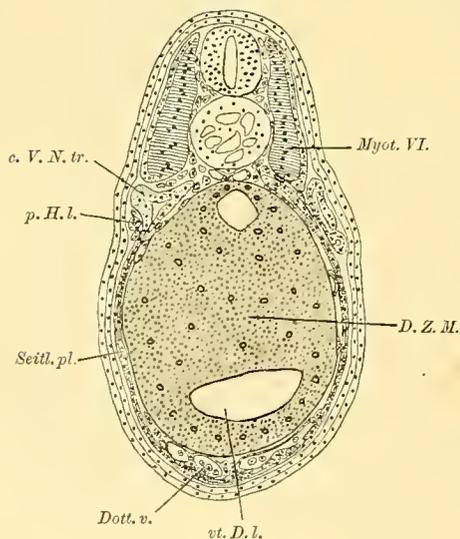


Fig. 225.

gerade im Gebiete der Blutanlagen besonders rasch erfolgt, erscheinen diese am Querschnitte nicht so zellreich wie früher (vergl. Schnitt 213). Sie sind auf eine grössere Strecke vertheilt. Dazu kommt, dass

auch die Differenzierung der ventromedian vereinigten ventralen Randstreifen allmählich caudalwärts vorwärtsschreitet. Die einschichtige, vordere Wand des ventralen Darmlumens und weiter caudal die Dotterzellenmasse sind an der Bildung der Blut- und Gefäßzellen vollkommen unbeteiligt. Diese sind ausschliesslich Derivate der ventralen, peristomal entstandenen Randstreifen des Mesoderms. Zu beiden Seiten finden sich zwischen der Dotterzellenmasse und den Seitenplatten freie Mesodermzellen eingezwängt, die in reger Proliferation begriffen sind. Sie stammen zum grössten Theile vom ventralen Angiohämoblastem und stossen bei ihrer Ausbreitung auf die von der Dorsalseite her vordringenden, anscheinend an Zahl viel geringeren Abkömmlinge der Angiosklerotome. Da und dort beginnen sich diese Zellen bereits rinnenförmig abzuflachen und sich zu kleinen Gefäßzellenzügen zu vereinigen. Aus dieselbe Weise sind auch die in der Rumpfregeion wohl nur in statu nascendi paarig angeordneten Aorten entstanden, die sich zwischen der Hypochorda und der dorsalen Darmwand mit einander vereinigen. Diese Vereinigung erfolgt nicht einheitlich, so dass man auf Medianschnitten (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 15) zwischen der Hypochorda und der dorsalen Darmwand einzelne Lumina bemerken kann, zwischen denen die Vereinigung erst im Vollzuge ist. Das Angiohämoblastem, d. h. die in Differenzierung begriffene Strecke des peristomalen Mesoderms ist in dieser Abbildung punktiert eingetragen (*A. h. bl.*).

An dem frontal geschnittenen Embryo, nach welchem das auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 1 und 2 dargestellte Modell gefertigt ist, waren in der Differenzierung des Angiohämoblastems (der ventral vereinigten Randstreifen) weitere Fortschritte zu bemerken. Die Sonderung der centralen Blutzellen von den peripheren, abgeplatteten Elementen war bereits bis in die Körpermitte erfolgt, und das so entstandene, stellenweise verzweigte Lumen mit der Herzhöhle in Communication getreten. Von diesem ventralen Blut- und Gefäßstrang erstrecken sich nach den beiden Seiten hin blind endigende Gefässanlagen. Allenthalben war die Dotterzellenmasse von in Differenzierung begriffenen, freien Mesodermzellen (Gefäßzellen) überlagert. Die ersten Arterienbögen waren in ihren mittleren Abschnitten noch nicht angelegt. Dagegen waren die Aorten schon auf eine lange Strecke mit einander vereinigt. Im Vorderkopfe waren in der Bahn der Vena capitis medialis, an der Seite des Hirnröhres einzelne, isolirte Gefässanlagen entstanden.

Von einem etwa gleichaltrigen Embryo stammt die auf Taf. LXXII/LXXIII, Fig. 1 abgebildete Stelle eines Querschnittes durch die Gegend der Acusticofacialanlage, welche einen abnormen Befund darbietet. Gerade unterhalb und nach aussen vom vorderen Pole der Hörblase gegenüber der Facialanlage tritt eine zapfenförmige Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms nach innen vor. Sie findet sich etwas über dem dorsalen Ende der ersten Schlundtasche, deren seitlicher Rand von einer im Schnitte schief getroffenen Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms (vergl. Schnitt 216) umfasst wird. Jene plakodenartige Bildung des Ektoderms zeigt einen ganz ähnlichen Bau, wie die Ciliarplakode in jüngeren Stadien. Die noch fragliche Bedeutung dieses Gebildes wird an späterer Stelle zu erörtern sein.

KELLCOT hat einen gleichaltrigen *Ceratodus*-Embryo auf das Verhalten der ventralen Mesodermschnitte untersucht und glaubt auch noch in solchen Stadien deutliche Beweise für die Delamination des Mesoderms von

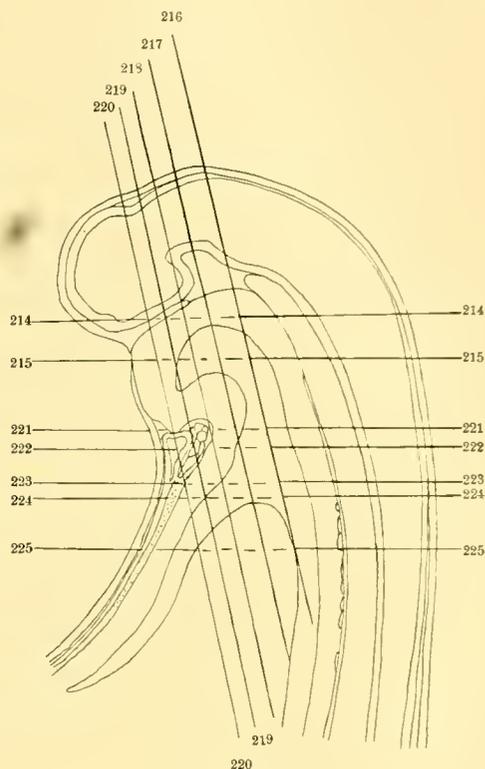


Fig. 226.

der Oberfläche der Dotterzellenmasse gefunden zu haben. Die Somatopleura und Splanchnopleura sollen sich sogar selbständig vom Hypoblast ablösen. „The somatopleura and splanchnopleura seem to be delaminated separately and not as continuous sheets of tissue but interrupted in various places by spots where no delamination has occurred as yet“ (p. 152). Etwa in der Ebene der von mir abgebildeten Schnitte 224 und 225 (vergl. KELLICOT, Taf. 12, Fig. 19) findet KELLICOT die vordere Wand des ventralen Darmlumens (welches übrigens irrtümlich als *liver diverticulum* bezeichnet wird), das Entoderm unregelmässig begrenzt und sich in freie Zellen auflösend. „In this region, too, the ventral surface of the hypoblast becomes quite irregular and exhibits a tendency to split off loose cells, leaving irregularities on the surface of the hypoblast wall“ (p. 166). KELLICOT hatte nur Querschnitte untersucht. An solchen kann, zumal wenn die Schnittfläche etwas nach vorn geneigt ist, die im flachen Bogen verlaufende vordere Wand des ventralen Darmlumens schief getroffen werden. So ergeben sich Trugbilder, die in der von KELLICOT dargestellten Weise gedeutet werden können. Untersucht man aber die fraglichen Stellen an hierzu geeigneten Querschnitten oder an Sagittalschnitten, so ist jeder Zweifel ausgeschlossen. Es zeigt sich mit aller Evidenz, dass das Entoderm sowie die Dotterzellenmasse gegen das Mesoderm hin allenthalben scharf abgrenzbar sind. Die ventralwärts an ihrer Oberfläche sich ausbreitenden axialen Mesodermflügel sind anfänglich einheitlich und differenzieren sich, in derselben Richtung fortschreitend, in die beiden Lamellen der Seitenplatten. Diese Thatsache möchte ich mit besonderem Nachdrucke hervorheben, da gerade *Ceratodus* eine Form ist, an welcher man sich mit aller Sicherheit davon überzeugen kann, dass das Mesoderm zum Entoderm und zur Dotterzellenmasse überhaupt und insbesondere im Bereiche der Blut- und Gefässanlagen lediglich nachbarliche Beziehungen aufweist. Der Ausdruck Mesentoderm hat absolut keine Berechtigung. KELLICOT versucht seine in ausführlicher Darlegung vorgebrachten Befunde mit den von BRACHET (1898) und JOHNSON (1903) vertretenen Auffassungen in Einklang zu bringen und kommt zu dem einigermaassen frappirenden Schluss: „Whether the endothelium be described as of mesoblastic or of hypoblastic origin, appears to me an idle question — an academic question of terminology, resulting in part from a failure to recognize certain differences in time relations“ (p. 169). „Thus we have gradation between the so-called mesoblastic and the so-called hypoblastic origin of the endothelium“ (p. 170). Solche Winkelzüge sind beim heutigen Stande der Frage, und insbesondere am *Ceratodus*-Material vollkommen überflüssig. In dieser Frage giebt es kein Vermitteln, sondern nur eine positive Entscheidung, und diese lautet dahin, dass das Endocardium und die übrige Gefässwand sowie die Blutzellen von ganz bestimmten Abschnitten des Mesoderms geliefert werden.

Im **Stadium 37/38** kommt gewissermaassen Leben in den Embryo. Wie SEMON (1893) bei der Aufzuchtung des Materials beobachten konnte, beginnt der Herzschauch zu pulsiren, der Blutkreislauf setzt ein. — Die Seitwärtsbewegungen des in den allmählich sich ausdehnenden Eihüllen eingeschlossenen Embryos werden immer ausgiebiger. Die Streckung des Vorderkörpers ist nahezu vollendet (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 16; SEMON, 1893, Taf. 5, Fig. 37, 38). Die Chorda verläuft in diesem Körperabschnitte schon nahezu geradlinig, nur in der caudalen Körperhälfte erscheint sie noch ein wenig eingebogen. Die Schwanzknospe liegt nun der Mittelhirnbeuge genau gegenüber. Letztere macht, wie der Medianschnitt zeigt, schon fast einen halben Kreisbogen aus. Die beiden Blätter der sogenannten Sattelfalte (BING, 1905), die Wand des späteren Saccus vasculosus (BING) und der Boden der Rautenhöhle, stehen einander schon fast parallel. Die dorsale Wand des Mittelhirnes erscheint sowohl gegen das Zwischenhirn wie gegen das Rautenhirn deutlich abgegrenzt. Unmittelbar vor der Gegend der Commissura posterior tritt die halbkugelige Ausladung der Epiphyse vor (vergl. Taf. LIX/LX, Fig. 16; Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3 *Epiph.*), die sich aus einer schon im vorhergehenden Stadium an dieser Stelle aufgetretenen Verdickung der Hirnwand entwickelt hat. Auch die erste Anlage des Velums ist bereits zu sehen. Der der Hypophyse anliegende Wandabschnitt des Vorderhirnes beginnt sich bereits zur Chiasmplatte zu ver-

dicken. Unmittelbar vor dieser Verdickung bildet die Hirnwand den Grund einer queren Rinne, des Recessus praeopticus, welche die beiden Augenblasenstiele mit einander verbindet. Beim Vergleiche meiner Abbildung Taf. LIX/LX, Fig. 16, mit BING's Fig. 11, p. 545, fällt hinsichtlich des Verhaltens der Epiphyse eine Differenz auf, die darauf zurückzuführen ist, dass die Serie, nach welcher die Abbildung BING's gezeichnet ist, wie BING selbst bemerkt (p. 546), nicht ganz einwandfrei war. An einer neu angefertigten Serie fand ich an der betreffenden Stelle im Stadium 36 noch keine Ausstülpung vor und muss daher das von BING abgebildete Verhalten als ein Artefact erklären.

Der durch die Einkrümmung des Hirnrohres entstandene Darmscheitel weist eine Winkelöffnung von 90° auf. Dies zeigt sich auch am Ausgusse des Kiemendarmes (Taf. LIX/LX, Fig. 16), an welchem seitlich die Ausladungen der vier Schlundtaschen vortreten. Von diesen ist die zweite die längste. Ihr ventrales Ende überragt den medianen Ventralcontour des Kiemendarmes. Die ersten Schlundtaschen werden ventralwärts immer niedriger und laufen in der Region der Schilddrüsenanlage aus. Die Ausgüsse der vierten Schlundtaschen erscheinen als ganz niedrige, parallel mit den dritten Schlundtaschen verlaufende Leisten, die annähernd senkrecht auf die Chorda eingestellt sind. Der auf die Schlundtaschenregion folgende Vorderdarmabschnitt ist noch kurz, sein Lumen ist beiderseits biconvex begrenzt. Die ventrale Wand dieses Darmabschnittes wird von dem Zellmaterial der sogenannten Grenzfalte gebildet, welche nun weit geöffnet erscheint. Die in ihrer Concavität sich entfaltende Herzanlage biegt etwas nach rechts hin aus (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 9; Taf. XLVII/LXVIII, Fig. 3, 4) und wird daher von einem medianen Sagittalschnitt nicht mehr der Länge nach getroffen. — Die flaschenförmige Gestalt der Dotterzellenmasse tritt in Folge der zunehmenden Streckung des Embryos immer deutlicher hervor. Auch das spaltförmige ventrale Darmlumen ist dementsprechend in die Länge gezogen. Es lässt sich bis in das Gebiet des grössten Umfanges der Dotterzellenmasse verfolgen. In dieser Region sind auch zahlreiche isolirte, periphere Lücken in der Dotterzellenmasse vorhanden. Am caudalen Darmende bestehen ähnliche Verhältnisse wie im vorhergehenden Stadium.

Beim Vergleiche der Seitenansichten der auf Taf. XLVII/LXVIII, Fig. 1—2, 3—4 abgebildeten Modelle fällt vor allem die Ausgestaltung der Hauptstämme des Gefäßsystems auf, dessen Verhalten im caudalen Rumpfdrittel auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 14 dargestellt ist. Das Gefäßsystem kann nun als geschlossen betrachtet werden. Der pulsirende Herzschauch treibt die Blutflüssigkeit durch die ersten Arterienbögen in die dorsalen Aortenwurzeln, die sich etwa in der Region der vierten Visceralbögen zum Aortenstamme vereinigen, der in seinem distalen Abschnitte durch mehrere Anastomosen mit dem weitmaschigen Dottervenennetze in Verbindung tritt. Letzteres ist bekanntlich für die Athmung und Ernährung des Embryos von der grössten Bedeutung. Das Dottervenennetz lässt noch einen caudalen Abschnitt der Dotterzellenmasse frei und tritt cranial durch Vermittelung der beiden Venenschenkel mit dem Herzen in Verbindung. — In kurzer Zeit haben sich sozusagen auf der ganzen Linie in bestimmten Bahnen die freien Mesodermzellen zu rohrförmigen Gebilden zusammengeschlossen. Seitliche Anastomosen verbinden ventrale und dorsale Längszüge, die einerseits durch die Differenzirung des Angiohämoblastems, andererseits des Angioskleroblastems entstanden sind. Schon ist auch das System der Cardinalvenen in Bildung begriffen. In ihren Bahnen vereinigen sich selbständig auftretende kurze Gefäßabschnitte zu einheitlichen Stämmen. Die proximalen Abschnitte des Systems der Cardinalvenen, die Ductus Cuvieri, stehen mit den Venenschenkeln des Herzens bezw. mit dem Dottervenennetze zu beiden Seiten in enger Communication. Sie sind noch nicht in den Kreislauf eingeschaltet, da die zuführenden Arterien bezw. die terminale Venen-anastomose noch nicht angelegt sind.

Am axialen Mesoderm nehmen wir in der Kiemenregion die Bildung bezw. die Isolirung des vierten Visceralbogens (zweiten Branchialbogens) wahr. Dieser wurde durch die inzwischen durchgebrochene vierte Schlundtasche vom axialen Mesodermmantel gesondert. Er ist entsprechend der geringen Ausdehnung der Durchbruch-

stelle noch ganz kurz. Der ventral von der Durchbruchstelle der ersten Schlundtasche gelegene Randabschnitt des axialen Mesoderms, das ventrale Verbindungsstück des Mandibular- und Hyoidbogens, hat sich von der Wand der Pericardialhöhle, dem vordersten Seitenplattenabschnitt, losgelöst, mit welchem das axiale Mesoderm der beiden ersten Branchialbögen noch im Zusammenhange steht. Die dorsale Abgrenzung der Seitenplatten ist also zwischen dem ventralen Ende der zweiten Schlundtasche und der Mitte der ventralen Kante des zweiten Myotomes noch nicht erfolgt. Das erste Dorsalsegment wird an seiner Aussenseite von der Vena cardinalis anterior gekreuzt, deren Wand sich in diesem Abschnitte aus freien Mesodermzellen gebildet hat, die sich hinter dem Hörbläschen von den dorsalen Abschnitten des ganz kurzen metotischen unsegmentirten Mesoderms losgelöst haben. Die folgenden Abschnitte dieser Vene sowie der Vena cardinalis posterior werden von freien Mesodermzellen gebildet, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen und in den vorhergehenden Entwicklungsstadien in der Spalte zwischen den Seitenplatten und den Dorsalsegmenten gegen das Ektoderm zu vorgedrungen sind. Die Venen verlaufen in dem segmentirten Körperabschnitte unter den schaufelförmig vortretenden ventralen Myotomkanten (Myotomfortsätzen, s. l.). Die in der Vornierenregion in ein weitmaschiges Netzwerk aufgelöste Venenbahn ist ventral vom vierten Myotom mit dem vom Angiohämoblastem gebildeten Dottervenennetz in Verbindung getreten. An einer circumscribten Stelle sind die Seitenplatten dehiscent geworden, Elemente des Angioskleroblastems haben sich mit solchen des Angiohämoblastems zur Bildung der Ductus Cuvieri vereinigt. Diese Gefäßabschnitte sind noch ganz eng (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4) und, wie bereits erwähnt, noch nicht in den Kreislauf eingeschaltet. — Der Durchbruch der Seitenplatten vollzieht sich in der Ontogenese des *Ceratodus* insofern in etwas abgekürzter Weise, als die Seitenplatten zur Zeit der Anlage der Ductus Cuvieri an dieser Stelle noch nicht in zwei Lamellen gesondert, bezw. unter Bildung des Cölomspaltes auseinandergewichen sind. In der Phylogenese dürfte die Anlage dieses Gefäßes wohl mit einer secundären Verlöthung dieser beiden Lamellen (Splanchnopleura und Somatopleura) eingeleitet worden sein. Das Sammelrohr der Vornierenanlage weist nun eine doppelte Biegung auf, auch die beiden Hauptcanälchen (Trichterstücke) beginnen sich einzukrümmen.

Am Hirnröhre zeigen sich die bereits bei der Besprechung des Medianschnittes erwähnten Besonderheiten (Abgrenzung des Zwischenhirnes, Epiphyse). — Die Ciliarplakode hat sich vom Ektoderm abgeschnürt und ist mit dem Ganglion ophthalmicum in Verbindung geblieben. Sie sitzt dem vorderen Ende desselben als kugeliges Knötchen auf. Der proximale Abschnitt dieses Ganglions wird durch die (am abgebildeten Modelle theilweise entfernte Wand) der zweiten Kopfhöhle (Prämandibularhöhle) in der Seitenansicht verdeckt. Die Ganglien und Nervenanlagen sind keineswegs immer rundlich und regelmässig begrenzt. Da und dort finden sich kleine Vorsprünge, so z. B. am abgebildeten Falle am Ganglion maxillomandibulare. Das Ganglion des Facialis erscheint an seiner Aussenseite etwas eingefurcht. Dieses Ganglion hat sich — ebenso wie das Ganglion des Glossopharyngeus — an das dorsale Ende der ersten bezw. der zweiten Schlundtaschen herangeschoben. — Im Verhalten des Vago-accessorius ist keine wesentliche Veränderung eingetreten. Im Bereiche des 2. und 3. Dorsalsegmentes sind die Derivate der Ganglienleiste nicht deutlich zu erkennen, bezw. gegen die freien Mesodermzellen abzugrenzen. Vom 4. Segmente an sind die Ganglienleisten in der mittleren Region des Körpers in einzelne metamere Zellcomplexe, die Spinalganglien, gegliedert, die der seitlichen Wand des Medullarrohres dicht anliegen und genau in der Mitte zwischen je zwei Myocommata angeordnet sind.

Zur Ergänzung der räumlichen Vorstellung sollen einige Frontalschnittbilder dienen, welche einander in ventrodorsaler Richtung folgen. Der erste dieser Schnitte (Schnitt 227) ist durch das Gebiet der äusseren Mundbucht gelegt, welche, wie die von SEMON (vergl. Taf. 5, Fig. 38 u) abgebildete Ventralansicht des Vorderkopfes erkennen lässt, eine dreieckig begrenzte Einsenkung bildet. Diese wird vorn von der Vorwölbung des Vorderhirnes, seitlich und caudal von den Mandibularbögen begrenzt. Die im Schnitte etwas flach getroffenen Riechplatten weisen an ihrer äusseren Oberfläche eine leichte Einsenkung auf, in deren Bereiche die Deckschichte

an einer ganz circumscribten Stelle discontinuirlich ist. An dieser Stelle liegt also das verdickte mehrschichtige Riechepithel frei zu Tage. Gegen das Vorderhirn, nach innen zu treten die Riechplatten buckelig vor und beginnen sich bereits von vorn her abzuschnüren (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Dieser Vorgang setzt in derselben Weise ein, wie die Abschnürung der Hörblase und der Ciliarplakode. Medialwärts und caudalwärts verflacht sich die Verdickung der Riechplatten ganz allmählich. — Die ventralen Abschnitte der Mandibularbögen erscheinen bereits vom Pericardium abgelöst (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3). Dies vollzieht sich in der Weise, dass die der Pericardhöhle zugewendeten Zellen des ursprünglich einheitlichen Mesodermmantels ein epitheliales Gefüge und eine cubische oder prismatische Gestalt annehmen. Sie grenzen sich dadurch gegen die benachbarten, noch indifferenten ziemlich grossen und reich mit Dotterplättchen beladenen Zellen des Mandibularbogens ab, die plump und meist polyedrisch gestaltet sind. Die noch winzige Schilddrüsenanlage bewirkt eine kleine Vorwölbung des Pericardium parietale. — Ueber die vordere epitheliale, einschichtige Wand des ventralen Darmlumens, sowie über die benachbarte Dotterzellenmasse spannt sich ein weitmaschiges Gefässnetz (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Die Gefässe liegen dieser Unterlage flach an und verursachen ganz leichte Vorwölbungen der Seitenplatten. Die vorher in dieser Region vorhandenen und ventromedian vereinigten Randstreifen der Mesodermflügel (das Angiohämoblastem) haben sich vollkommen in freie Mesodermzellen (Gefässzellen) aufgelöst, die nach allen Richtungen, namentlich aber gegen die Herzanlage vorgedrungen sind. Die Blutbildung erfolgt nicht in diesen vordersten Abschnitten, sondern in der unmittelbar caudal anschliessenden Region.

Der Schnitt 228 trifft das arterielle und das venöse Ende des Herzschlauches, in welchem letzteres von

der caudalen Seite her bereits Blutkörperchen eingeschwemmt worden sind. In das venöse Ende münden die beiden Venenschenkel, deren Anordnung auch aus Taf. LXII/LXIII, Fig. 8 zu ersehen ist. Die Venenschenkel und der grösste Theil des Endocardiums sind dem Gesagten zufolge Derivate des vorderen Endabschnittes der verdickten Randstreifen des Mesoderms, des Angiohämoblastems. — Das arterielle Ende des Herzschlauches grenzt unmittelbar an die Schilddrüsenanlage. Es theilt sich in die beiden auseinanderweichenden ersten Arterienbögen, die zu beiden Seiten der Schilddrüsenanlage emporsteigen und die ventralen Enden der ersten Schlundtaschen überkreuzen (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Sie gelangen auf diesem Wege, ohne die Hyoidbögen passirt zu haben, in die Mandibularbögen. Das arterielle Ende des Herzschlauches befindet sich also zwischen den Hyoid- und Mandibularbögen. Das axiale Mesoderm dieser Bögen hängt ventral von der Durchbruchsstelle der ersten Schlundtaschen zusammen und verdeckt in der Seitenansicht die proximalen Abschnitte der ersten Arterienbögen (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3). Diese ventrale Verbindung der beiden vorderen

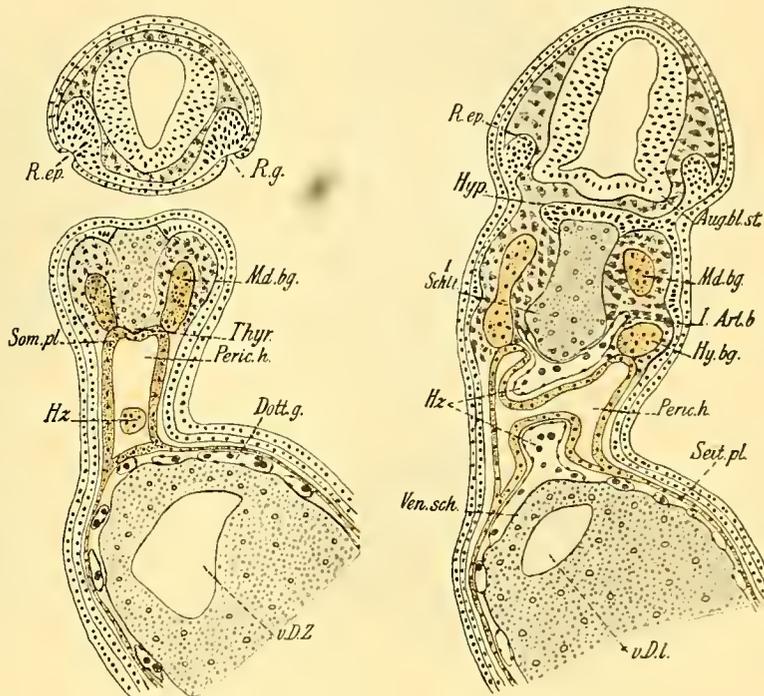


Fig. 227.

Fig. 228.

Visceralbögen, die sich, wie bereits oben erwähnt wurde, vom Pericardium abgeschnürt hat, ist dadurch erhalten geblieben, dass die ersten Schlundtaschen nicht bis zum Seitenplattenabschnitte ventral durchgeschnitten haben, wie z. B. die folgenden Schlundtaschen. — Der Schnitt 228 zeigt ferner die Abgangsstelle der Hypophyse, welche dem oralen Darmende unmittelbar angelagert ist. Unmittelbar vor den Augenblasenstielen sind die Wölbungen der Riechplatten getroffen.

Auf Frontalschnitten lässt sich der nach rechts ausbiegende Herzschlauch in seiner ganzen Länge zur Darstellung bringen. Ein solcher Schnitt ist in der Textfig. 229 abgezeichnet. Das nach einem anderen Embryo gefertigte Plattenmodell (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 9) zeigt diese Krümmung des in dem beengten Raume der Grenzalte sehr rasch in die Länge wachsenden Herzschlauches noch viel stärker ausgebildet. — Die Wand des engen ventralen Darmlumens einerseits, die ventrale Wand des Kiemendarmes andererseits bilden

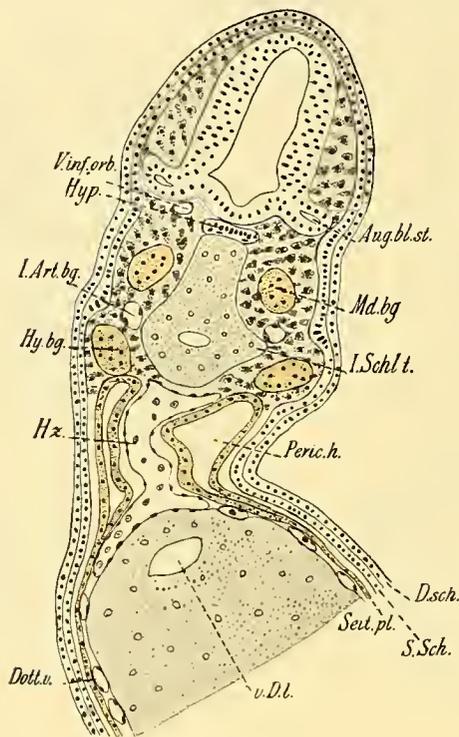


Fig. 229.

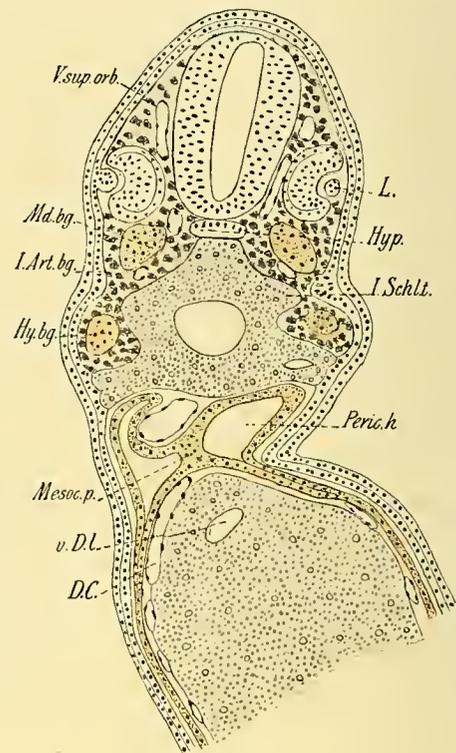


Fig. 230.

gewissermaßen die Fixpunkte der Herzanlage, zwischen denen diese sich entfaltet. — Zwischen der einschichtigen epithelialen Hirnwand und dem zusammengeschobenen Entoderm des oralen Darmendes liegt die Hypophyse eingeklemt, an der sich bereits eine Sonderung in zwei Zellschichten bemerkbar macht. Die eine, dem Hirnröhre zugewendete Zellschicht besteht aus hohen cylindrischen oder prismatischen Elementen, die dem Entoderm zugewendete aus sich abplattenden Elementen. An den basalen Seiten der Zellen treten Pigmentkörnchen auf. — In der Nachbarschaft des Augenblasenstielen (im Schnittbilde linkerseits) beginnen sich freie Mesodermzellen zur Bildung der Vena infraorbitalis zu vereinigen, die noch nicht continuirlich angelegt ist. — Der erste Arterienbogen ist linkerseits gerade an der Stelle durchgeschnitten, wo er in den Mandibularbogen eintritt. Er liegt in diesem Abschnitte dem Entoderm unmittelbar an. Etwas weiter dorsal (Schnitt 230) nähert er sich dem axialen Mesoderm der Mandibularbögen. An der medialen Seite des axialen Mesoderms der Mandibularbögen senkt sich die Vena infraorbitalis in die Tiefe. Seitlich vom Hirnröhre sind die vordersten Abschnitte der Vena

supraorbitalis aufgetreten, in denen die Vena capitis medialis wurzelt. Die durch die Vereinigung freier Mesodermzellen entstandenen Gefäßabschnitte sind noch nicht vollkommen geschlossen. Ihr Lumen steht noch an manchen Stellen mit den (übrigen) intercellulären Spalten in Communication. In die napfförmige Vertiefung der Augenbecher hat sich die Linsenanlage eingesenkt, die sich vom Ektoderm bereits abzulösen beginnt. — Die ventrolateralen Ränder der ersten Schlundtaschen werden durch vortretende freie Mesodermzellen immer mehr von den ihnen gegenüberliegenden leistenförmigen Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms abgedrängt. — Vom Herzschlauche ist nur ein Theil des arteriellen Endes getroffen. In der Concavität der entodermalen Grenzfalte spannt sich das Mesocardium posterius aus, welches noch in ganzer Ausdehnung erhalten ist (vergl. auch Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4). Der zwischen der Splanchnopleura und der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens (linkerseits) gelegene Gefäßdurchschnitt gehört der dorsalen Randvene des Dottergefäßnetzes an, in welche an der durch den Verweisstrich gekennzeichneten Stelle der Ductus Cuvieri sich einsenkt.

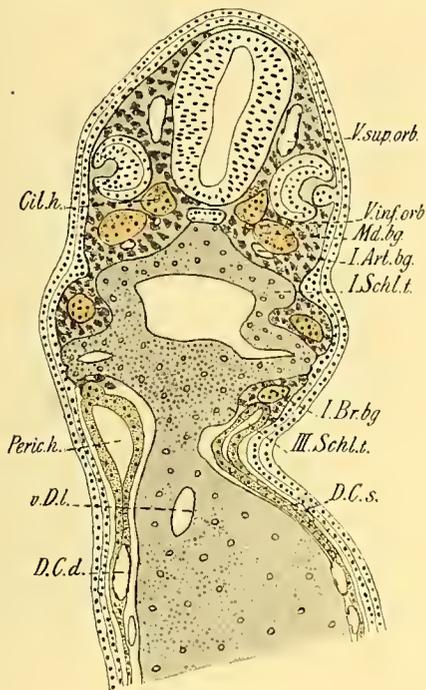


Fig. 231.

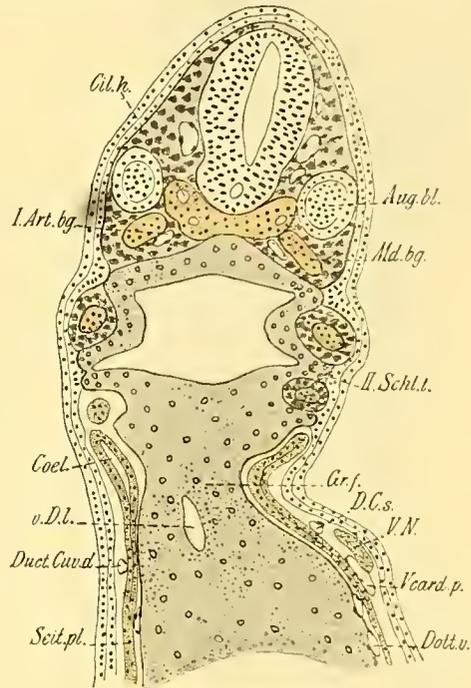


Fig. 232.

Ein $60\ \mu$ weiter dorsal geführter Parallelschnitt 231 legt die vordersten Enden der axialen Mesodermflügel frei, in denen kleine centrale Hohlräume aufgetreten sind, die Ciliarhöhlen. Es scheint daher dieser Mesodermabschnitt etwas umfangreicher, als im vorhergehenden Stadium. Er beginnt sich bereits keilförmig zwischen die Hirnwand und die Augenbecher einzudrängen. Die Wand der Ciliarhöhlen grenzt unmittelbar an die Mandibularbögen, an deren medialer Seite die ersten Arterienbögen verlaufen. — Auf das Verhalten der seitlichen Ränder der Schlundtaschen wird an späterer Stelle zurückzukommen sein. — Auf der rechten Seite des Schnittbildes ist das ventrale Ende der dritten Schlundtasche zu sehen, das etwas gegen die Pericardialhöhle vortritt. Der erste Branchialbogen hängt ventral mit dem Pericardium noch zusammen, ist aber bereits in Abschnürung begriffen. An ihrer cranialen Seite sind diese axialen Mesodermstränge von freien Mesodermzellen umgeben, die sich von der Dorsalseite vorgeschoben haben. — Der Ductus Cuvieri dexter ist gerade beim Durchtritte durch die Seitenplatten getroffen. — Der Schnitt 232 zeigt das quere Verbindungsstück der beiden Ciliarhöhlen, deren Lumen auch seitliche Divertikel aufweisen kann. — Zu

beiden Seiten des Hirnrohres, dessen Sattelfalte nahe ihrem Firste durchschnitten ist, verlaufen die Venae supraorbitales. Die Anlagen der Venae infraorbitales lassen sich noch nicht so weit verfolgen. Die dorsolateralen Abschnitte der ersten Schlundtaschen stehen mit den ihnen gegenüberliegenden leistenförmigen Verdickungen der Sinnesschicht des Ektoderms im Zusammenhange. — Das axiale Mesoderm des dritten Visceralbogens ist (rechterseits) rings von freien Mesodermzellen umgeben. Auf dieser Seite erreicht der Schnitt bereits das schleifenförmig gewundene Sammelrohr der Vornierenanlage, um welche sich die Vena cardinalis posterior in ein weitmaschiges Geflecht auflöst. — Unter den Seitenplatten liegen die Dottervenen, in seichte Rinnen der Oberfläche der Dotterzellenmasse eingebettet. — Das ventrale Darmlumen ist in seinem proximalen Abschnitte getroffen und erscheint von beiden Seiten her erheblich eingengt. — Ein Schnitt durch die Abgangsstelle des ventralen Darmlumens ist in Textfig. 233 dargestellt. — Das zwischen der dorsalen Darmwand und dem Hirnrohre gelegene,

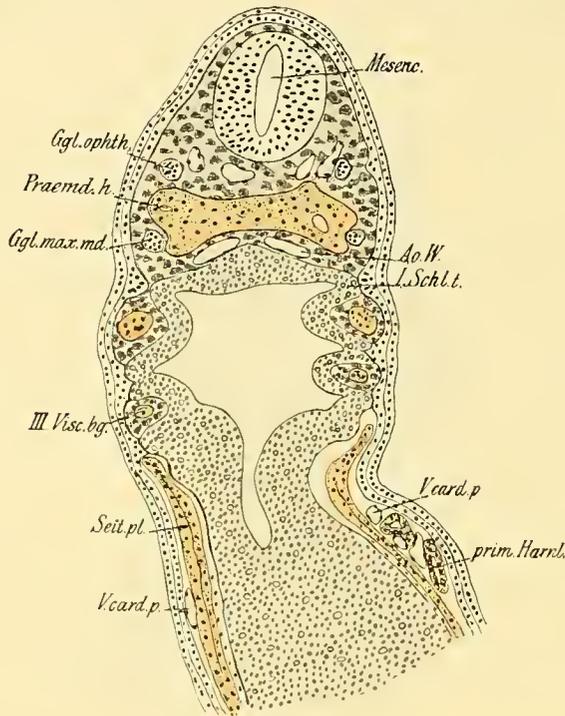


Fig. 233.

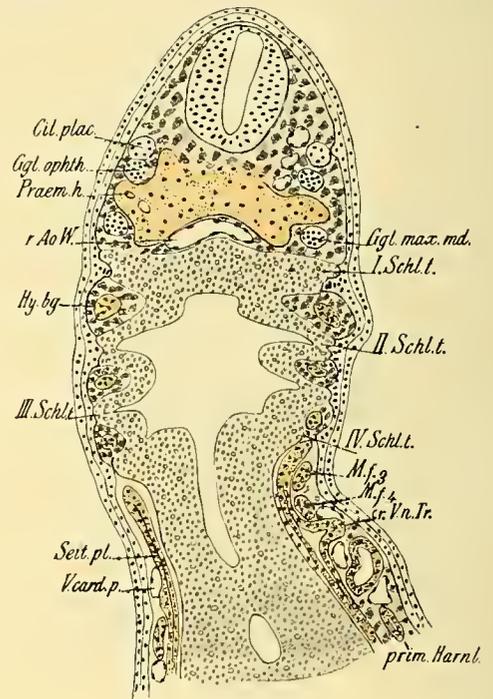


Fig. 234.

dorsomedian vereinigte axiale Mesoderm tritt nach beiden Seiten zwischen den beiden Ganglien des Trigeminus vor und bildet in diesen Abschnitten die Wand der Prämandibularhöhle. Von der ursprünglichen, paarigen Anordnung der axialen Mesodermflügel ist nichts mehr zu bemerken. Die freien Mesodermzellen, die sich zwischen dem axialen Mesoderm und der dorsalen Darmwand angesammelt und die Aortenwurzeln gebildet haben, stammen alle von den Zellen ab, die sich schon in früheren Stadien (vergl. Schnitt 99) an den Vorderseiten der ersten Schlundtaschen medialwärts vorgeschoben haben. — Die vierten Schlundtaschen sind in dieser Region im Begriffe, das ihnen vorgelagerte axiale Mesoderm zu durchbrechen. In der Ebene des folgenden Schnittes 234 haben sie bereits das Ektoderm erreicht und das axiale Mesoderm des vierten Visceralbogens isolirt. — Im Vorderkopfgebiete ist die Ciliarplakode getroffen, die sich von der Sinnesschicht des Ektoderms bereits abgelöst hat. Eine kegelförmige Erhebung der Sinnesschicht kennzeichnet noch die Stelle des ursprünglichen Zusammenhanges. Vorn und medial ist dieses Ciliarknötchen von freien Mesodermzellen umgeben, die auf der rechten Seite ein Venennetz gebildet haben. Auf der gegenüberliegenden Seite erscheint die Gefäßbahn

an dieser Stelle unterbrochen, noch nicht angelegt. Der caudalen Seite des Ciliarknötchens liegt das Ganglion ophthalmicum unmittelbar an; zwischen diesem und dem ventralen Fortsatze des Ganglion maxillomandibulare die Wand der Prämandibularhöhle. Auch in dieser Region wendet das prächordale Mesoderm der Darmwand eine glatte Oberfläche zu. In der Nachbarschaft des Hirnröhres beginnt sich das axiale Mesoderm aufzulockern, dagegen erscheint es seitlich und in der Nachbarschaft der Darmwand deutlich von den freien Mesodermzellen abgrenzbar. — Zwischen ihm und der Darmwand ist es zur Bildung einer Anastomose zwischen den beiden Aortenwurzeln gekommen, die an dem gleichalterigen Embryo, der zur Anfertigung des auf Taf. LXII/LXIII, Fig. 9 dargestellten Modelles diente, noch nicht vorhanden war. — Untersuchen wir die dorsalen Enden der ersten Schlundtaschen genauer, dann bemerken wir an deren caudalen Seiten keilförmige Verdickungen der Sinnesschichte des Ektoderms, welche die ersten Anlagen der Hyomandibularplakoden bilden. An den zweiten Schlundtaschen bietet sich ein anderes Bild dar. In diese tritt ihrer ganzen Länge nach eine keilförmige Verdickung der Sinnesschichte des Ektoderms ein, so dass die seitlichen Ränder gewissermaßen eingespalten erscheinen. Dieser Vorgang leitet die Bildung der Kiemenspalten ein. Die dritten und vierten Schlundtaschen zeigen an der Stelle, wo sie das Ektoderm berühren, noch das ursprüngliche Verhalten. — Nun ist auch auf der linken Seite das schleifenförmig ausgebogene Sammelrohr der Vornierenanlage erreicht. Rechterseits sieht man bereits den cranialen Vornierentrichter, in dessen Nachbarschaft die Vereinigung der Venae cardinales stattfindet. Der primäre Harnleiter ist schief durchgeschnitten. Vor dem cranialen Nephrostom liegen an der Aussenfläche der Seitenplatten zwei abgeplattete Zellcomplexe, die ventralen Myotomfortsätze des 3. und 4. Dorsalsegmentes (*M.f. 3, 4*).

Der Schnitt 235 kappt gewissermaßen die dorsale Darmwand ihrer Länge nach. Vorn erreicht er noch die dorsalen Enden der zweiten, dritten und vierten Schlundtaschen, von denen die zweiten ein ganz ähnliches Verhalten aufweisen, wie im vorhergehenden Schnitte die ersten. Es findet bereits die Anlage der hyobranchialen Plakoden statt. Diese dorsomediane Darmwand bildet eine keilförmige Vorragung, zu deren beiden Seiten die Aortenwurzeln gelegen sind (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 10). Diese werden von den deutlich abgrenzbaren axialen Mesodermflügeln überlagert, in deren Aussenfläche die Ganglienanlagen eingebettet sind. Zuvörderst das Ganglion ophthalmicum, dessen Hauptmasse in der Nachbarschaft des Ciliarknötchens gelegen ist. Auf der linken Seite des Schnittbildes ist die Vereinigung dieses Ganglions mit dem Ganglion maxillomandibulare zum Complex des Trigeminus dargestellt. Letzteres bildet ventralwärts einen Fortsatz aus, welcher der hinteren Wand der Prämandibularhöhle anliegt. Zwischen der Trigeminusanlage und dem Ganglion acusticofaciale tritt die seitliche Wand der Mandibularhöhle nach aussen vor, die gemeinsam mit der in ihrer ventralen Fortsetzung gelegenen Mesodermkante (Schnitte 233, 234, sowie Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3) den Musculus masseter liefert. Schräg gegenüber den vierten Schlundtaschen erscheint die Sinnesschichte des Ektoderms im

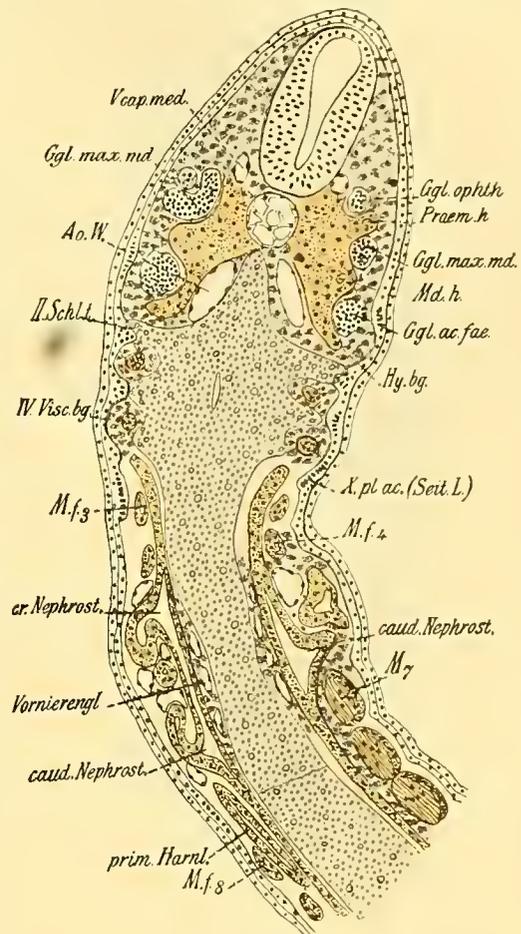


Fig. 235.

Bereiche eines längsovalen Feldes verdickt und tritt wulstförmig nach innen zu vor. Diese Verdickung, die Anlage der Seitenlinie, ist namentlich caudalwärts deutlich gegen die Umgebung abgegrenzt. Unmittelbar unter dieser Vagusplakode liegt der ventrale Fortsatz des dritten Myotomes. Diesem folgt der vierte, der cranial vom vorderen Nephrostom der Vorniere gelegen ist. Letzteres ist auf der linken Seite zugleich mit dem caudalen Nephrostom eröffnet. Die Vornierenanlage ist von einem weitmaschigen Venennetz umspinnen und durchzogen, in welches von der caudalen Seite her die Vena cardinalis posterior eintritt. Die beiden Vornierentrichter sind bereits auf eine ansehnliche Strecke auseinandergerückt, die ihre ursprüngliche Entfernung (Myotombreite) um das Doppelte übertrifft. Ihnen gegenüber wird die Splanchnopleura durch die Anlage des Vornierenglomerulus vorgewölbt, dessen Anordnung auch aus Taf. LXII/LXIII, Fig. 10; Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4 zu ersehen ist.

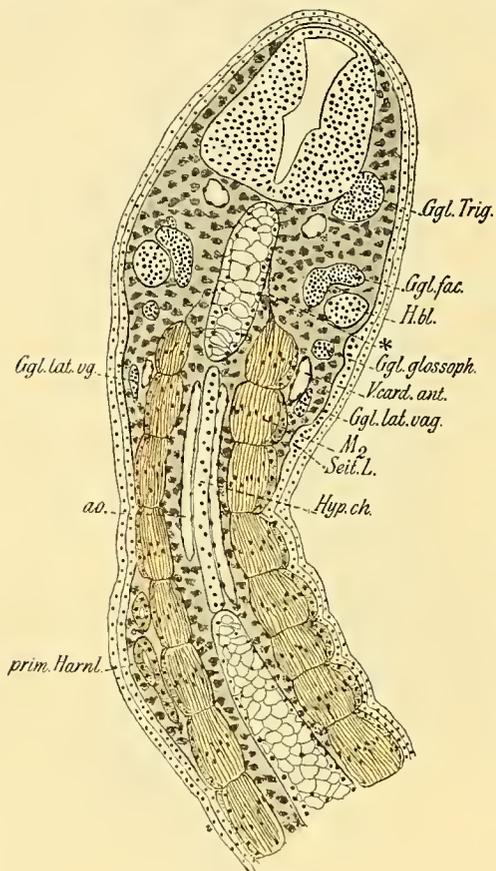


Fig. 236.

Der Schnitt 236 ist durch die Chorda dorsalis gelegt, die in Folge der geringen Krümmung des Embryos zweimal schräg getroffen erscheint. Zwischen den beiden Durchschnitten zieht sich die Hypochorda hin, an deren beiden Seiten die Aorta eröffnet ist, in deren dorsomediane Wand sich die Hypochorda einsetzt (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 10). Die paarigen Anlagen dieses Gefäßstammes hatten sich schon im vorhergehenden Stadium zwischen der dorsalen Darmwand und der Hypochorda mit einander vereinigt. Medial von der Myotomreihe breitet sich ein Netzwerk von freien Mesodermzellen aus, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen. — An der Aussenseite des 1. Dorsalsegmentes zieht die Vena cardinalis anterior gegen die Oberfläche der Seitenplatten herab, wobei sie von der Vagusanlage überlagert und gekreuzt wird. Die Glossopharyngeusanlage wendet sich gegenüber dem vorderen Rande des ersten Myotomes, etwas hinter dem Hörbläschen dem dorsalen Ende der zweiten Schlundtasche zu. — Dem vorderen, ventralen Quadranten der Hörblase liegt das Ganglion acusticofaciale an, welches noch durch einen ansehnlichen Zwischenraum vom Ganglion maxillomandibulare des Trigenus getrennt wird.

Die Dorsalsegmente sind, wie die bei stärkerer Vergrößerung auf Taf. LXXIV, Fig. 2 abgebildete Stelle, aus einem nachbarlichen Schnitte derselben Serie zeigt, an ihrer ganzen

Oberfläche von einer mit Karmin sich lebhaft färbenden, strukturlosen Membran umgeben. Diese wird bereits sichtbar, wenn die mediale Wand der Segmente sich zu den Myotomen zu differenzieren beginnt und durch ihre Verdickung die Segmenthöhle zur Obliteration bringt. Dieses strukturlose Häutchen, welches ich als Segment-scheide (*So. sch.*, vergl. auch Taf. LXXIV, Fig. 3 und 4) bezeichnen will, ist also eine Basalmembran der epithelialen Wand der Dorsalsegmente, die nach vollzogener Ablösung der Angiosklerotome aus dem Myotom (mediale Wand) und der Cutisplatte (laterale Wand) bestehen. In Folge einer geringgradigen Schrumpfung dieser Wandabschnitte erscheint die Segmentscheide im abgebildeten Schnitte von den Zellen, die sie gebildet haben, etwas abgelöst. Im Bereiche der Segmentgrenzen, der sogenannten Myosepten oder Myocommata vereinigen sich die benachbarten Basalmembranen zu einer scheinbar einheitlichen Schichte, die indess an manchen Stellen doppelt contourirt ist. Mit dieser Basalmembran stehen auch die Fibrillen der Myotomzellen in inniger Verbindung (vergl.

auch Taf. LXXIV, Fig. 1). Die Anlage der Segmentscheiden lässt sich auch bei älteren Embryonen noch deutlich verfolgen, weil die Ausbildung und Differenzirung der Dorsalsegmente allmählich caudalwärts fortschreitet und die zuletzt entstandenen, distalen Segmente in ihrem Aufbau den zuerst entstandenen, proximalen Segmenten vollkommen gleichen.

Eine ganz ähnliche Basalmembran bilden auch die Zellen der Sinnesschichte des Ektoderms an ihrer inneren (basalen) Oberfläche aus. Diese Membran ist im abgebildeten Schnitte durch die theilweise Abhebung des Ektoderms von der Sinnesschichte isolirt, sie ist den Scheiden der unmittelbar unter dem Ektoderm gelegenen Dorsalsegmente dicht angelagert. Erst nachträglich schieben sich zwischen die beiden Membranen abgeplattete freie Mesodermzellen ein, die von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen und durch den Spalt zwischen den Seitenplatten und den ventralen Myotomkanten nach aussen gelangt sind. Solche Zellen schieben sich auch zwischen der elastischen primären Chordascheide, die sich ebenfalls mit Karmin intensiv färbt, und der Basalmembran der Myotome dorsalwärts empor. Alle diese Zellen sind der Segmentscheide dicht angelagert, meist abgeplattet und der Fläche nach ausgebreitet. — Von besonderer Bedeutung ist aber das Verhalten der Segmentscheide am vorderen Ende der Myotomreihe. Hier zeigt sich, dass von der Basalmembran der vordersten Myotome eine anscheinend structurlose (möglicher Weise in Folge der Fixirung) etwas gewellte Platte gegen das vordere Ende der Chorda verläuft (Taf. LXXIV, Fig. 2 ×), woselbst sie mit der elastischen Chordascheide verschmilzt. Diese Platte ist zweifellos ein Differenzirungsproduct freier Mesodermzellen, die an manchen Stellen in sie eingebettet erscheinen (z. B. linkerseits bei ×). Durch diese Platte wird die Myotomreihe gewissermaassen nach vorn verankert und gewinnt daher bei ihrer Contraction einen sicheren Rückhalt.

Wir haben also eine Einrichtung vor uns, die für die Beweglichkeit des Körpers von grosser Bedeutung und offenbar unter dem gestaltenden Einfluss der Function entstanden ist. — Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass weder die Segmentscheiden noch die Basalmembran des Ektoderms etwa als Differenzirungsproducte der Bindegewebszellen zu betrachten sind, wie dies RABL für die letztere angiebt (1889, p. 50). Sowohl die Segmentscheiden wie die Basalmembran der Sinnesschichte des Ektoderms sind in Gebieten, wo weit und breit keine Mesodermzellen zu sehen sind, deutlich nachweisbar — z. B. im Bereiche der caudalsten Myotome, wo sich die Angiosklerotome noch nicht abgelöst haben und auch von vorn her noch keine freien Mesodermzellen vorgedrungen sind.

Von derselben Serie sind noch zwei andere Schnitte auf Taf. LXXIV, Fig. 3 und 4 bei stärkerer Vergrösserung (theilweise) abgebildet. Der Schnitt, welcher der Fig. 3 zu Grunde liegt, ist etwas weiter dorsal, aber noch in der Höhe der Chorda dorsalis geführt, deren charakteristisches Wabenwerk eine ganz unregelmässige Gestaltung zeigt. Die Entstehung der fast den ganzen Zelleib ausfüllenden (zum Theil möglicher Weise auch scheinbar intercellulär gelegenen) Vacuolen lässt sich in der caudalen Körperregion noch deutlich verfolgen (vergl. Schnitt 249). Da die Chordazellen bereits vor dem Auftreten der Vacuolen die bekannten geldrollenartigen Anordnungen gewinnen, so fällt es einigermaassen schwer, zu entscheiden, ob die Vacuolen, wie RABL (1889) meint, „ausschliesslich an der basalen Seite der Zellen“ entstehen. Nach der geldrollenartigen Umordnung ist zweifellos auch die ursprünglich freie, centrale Seite an die äussere Oberfläche des Chordastabes gelangt und erscheint dann von der schon von vornherein oberflächlich gelegenen Seite nicht abgrenzbar. Sie bildet mit dieser den Rand der scheibenförmig abgeplatteten Chordazellen, in deren centralen Abschnitten, in der Umgebung der gleichfalls stark abgeplatteten Kerne die ersten Vacuolen auftreten. Ich kann also die betreffende Angabe RABL's weder für *Ceratodus*, noch für die Amphibien bestätigen. — Der Schnitt der Taf. LXXIV, Fig. 3 lässt die Verschmelzung der einander zugewendeten Segmentscheiden (im Bereiche der Myocommata), sowie deren Verbindung mit der Basalmembran des Ektoderms deutlich erkennen. Zwischen beiden Membranen

liegen da und dort abgeplattete freie Mesodermzellen eingekeilt, desgleichen zwischen der Segmentscheide und der elastischen Chordascheide. Die abgeplatteten Zellen der Myotome sind schräg durchschnitten, so dass sie im Schnitte als schmale, von den Fibrillen durchzogene kernreiche Streifen erscheinen. — Im Bereiche des Neuralrohres (Schnittbild 4) sind die medialen Abschnitte der Segmentscheiden von der Umgebung besser isolirt. Im Bereiche der Mitte der Myotome liegen ihnen unmittelbar die Spinalganglien an, von denen eigentlich

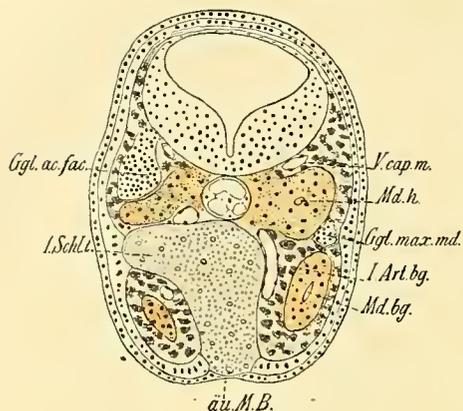


Fig. 237.

erst die fünften deutlich abgrenzbar und von normaler Grösse sind. Die vierten und erst die dritten Spinalganglien sind in ihrem Auftreten sehr inconstant. Manchmal gelingt es, an ihrer Stelle kleine Zellballen nachzuweisen, die von den nachbarlichen freien Mesodermzellen schwer abzugrenzen sind. Auch in späteren Stadien kommt es in diesem Bereiche nicht zur Bildung von distincten Spinalganglien. Die Zellen der Cutisplatten der Dorsalsegmente sind stark abgeplattet und liegen in einschichtiger Anordnung den ursprünglich freien Oberflächen der Myotomzellen an.

Es folgen noch einige Querschnittsbilder, deren erstes (Schnitt 237) nach einem durch das vordere Chordaende geführten Schnitte gezeichnet ist. Die dorsomedianen Abschnitte des zu beiden Seiten der Chorda gelegenen axialen Mesoderms beginnen sich bereits

in freie Mesodermzellen aufzulösen. Es ist gerade der unmittelbar vor dem Ganglion acusticofaciale gelegene Theil unsegmentirten Mesoderms getroffen, in welchem die dritte Kopfhöhle (Mandibularhöhle) aufgetreten ist (vergl. auch Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3). Rechterseits ist der erste Arterienbogen an der Stelle getroffen, wo er an der Seite des Darmscheitels in die dorsale Aortenwurzel übergeht (vergl. auch Taf. LXII/LXIII, Fig. 8). Auf der anderen Seite ist medial vom Ganglion acusticofaciale die Vena capitis medialis getroffen. Das orale Darmende ist senkrecht auf die äussere Oberfläche des Ektoderms durchschnitten, dessen Sinnesschichte zu beiden Seiten die Entodermzellen umgrenzt. Vorn setzt sich (wie Sagittalschnitte zeigen) der so gebildete Rand unmittelbar in die Hypophysenanlage fort. Innerhalb der oralen Berührungszone ist das Ektoderm einschichtig geblieben und erheblich verdünnt. Diese Zellschicht geht am Rande der Berührungszone in die Deckschicht des nachbarlichen Ektoderms über.

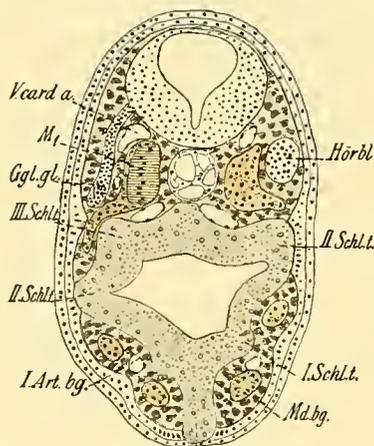


Fig. 238.

Der Schnitt 238 ist linkerseits durch die gemeinsame Wurzel des Glossopharyngeus-vagus gelegt, unter welchem die Vena capitis medialis (vorläufig noch die einzige Wurzel der Vena cardinalis anterior) den dorsalen Rand des ersten Myotomes überkreuzt. Das erste Myotom steht noch mit den ventral benachbarten Abschnitten des axialen Mesoderms in continuirlichem Zusammenhange. Das 1. Dorsalsegment erscheint also weder nach vorn, noch ventralwärts (abgesehen von seiner histologischen Differenzirung) abgrenzbar. Auf der anderen Seite des Schnittes ist der kurze — geradezu minimale — metotische Abschnitt des unsegmentirten Mesoderms getroffen. Die dritten Schlundtaschen sind linkerseits in ihren dorsalen, die rechten in

ihren ventralen Abschnitten erreicht. Der Schnitt geht also durch die Stelle, wo das axiale Mesoderm des dritten Visceralbogens mit dem metotischen axialen Mesoderm zusammenhängt.

Auch das 2. Dorsalsegment steht, wie bereits oben erwähnt wurde und das Schnittbild 239 veranschaulicht, in seiner vorderen Hälfte noch mit den ventral benachbarten Abschnitten des Mesoderms im Zusammenhange.

Dieses ist zuletzt von den vierten Schlundtaschen durchbrochen worden. Der Schnitt zeigt rechterseits das axiale Mesoderm des vierten Visceralbogens, welches nur in Folge der geringen Neigung der Schnittebene zugleich mit dem 2. Dorsalsegment getroffen ist. An der Seitenansicht des auf Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 3 abgebildeten Modelles zeigt sich, dass dieser Branchialbogen eigentlich (indirect) mit dem 1. Dorsalsegment zusammenhängt und diesem zugehört. — Ventral ist das erweiterte craniale Ende des Herzschlauches freigelegt, welches im dilatirten Zustande die Pericardialhöhle (in dem betreffenden Abschnitte) fast vollständig verdrängt. — Die caudale Hälfte des 2. Dorsalsegmentes hat sich jedoch bereits im Stadium 34 von dem Seitenplattenabschnitte des Mesoderms abgegrenzt (vergl. Schnitt 240). Zwischen die beiden Mesodermabschnitte senkt sich die Vena cardinalis anterior ein, deren Wandzellen von den durch den Spalt nach aussen gedrunghenen freien Mesodermzellen (Abkömmlinge der Angiosklerotomen) stammen. Die abgeplatteten Zellen des zweiten Myotomes werden ventral- (und dorsal-)wärts immer schmaler und biegen am ventralen Myotomrande in einschichtiger Anordnung unter einem fast rechten Winkel in die Cutisplatte der Dorsalsegmente um. Der Herzschlauch ist nahe seiner Krümmungsstelle getroffen. Seine Splanchnopleuraschichte ist durch das Mesocardium mit der dorsalen Wand der Pericardialhöhle verbunden. Zwischen den beiden vorderen Myotomen und dem Neuralrohr lässt sich inmitten von zerstreuten freien Mesodermzellen ein ektodermaler Zellstrang (nicht allenthalben mit wünschenswerther Sicherheit) verfolgen, der sich gegenüber dem vorderen Rande des ersten Myotomes in die Wurzel des Glossopharyngeus-vagus einsenkt. Er ist aus den Resten der Ganglienleiste aufgebaut und bildet die Anlage des Accessorius (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4).

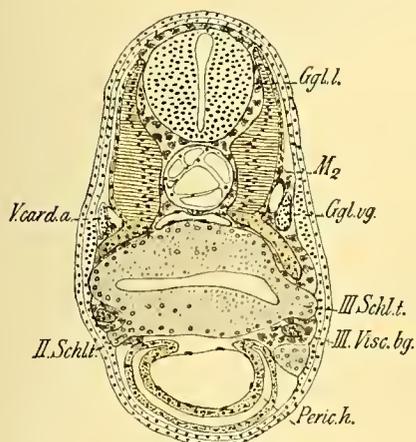


Fig. 239.

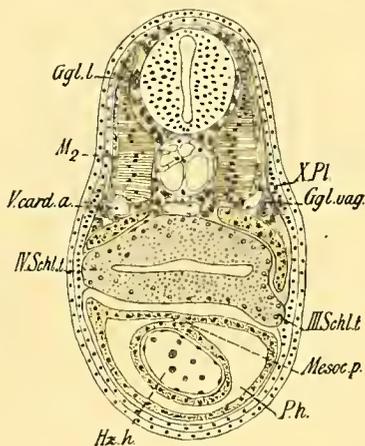


Fig. 240.

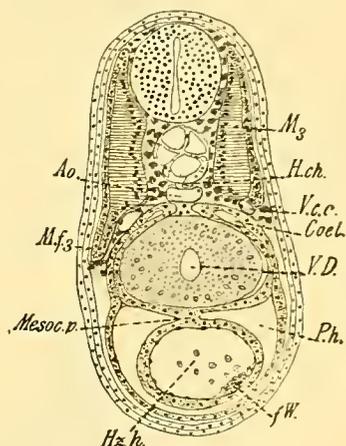


Fig. 241.

In seiner caudalen Hälfte weist der Herzschlauch dieselben Beziehungen zur benachbarten Splanchnopleura auf (Schnitt 241). An der ventrolateralen Wand des Herzschlauches hat eine locale (auf etwa 0,06 mm beschränkte) Vermehrung der Zellen des Endocardiums stattgefunden. Aus dem Verbande der abgeplatteten Mesodermzellen lösen sich Tochterzellen los, die sich zwischen diesen Zellen und der basalen Oberfläche der Splanchnopleura ansammeln. Das so entstandene Zellpolster bildet die erste Anlage des sogenannten fibrösen Wulstes, einer atrioventricularen Klappeneinrichtung des Herzens. Seitlich vom Darne sind die beiden Blätter der Seitenplatten noch nicht auseinandergewichen, dorsal von ihm begrenzen sie ein spaltförmiges Cöloin. Ihre dorsalen Ränder schieben sich gegen die Medianebene vor. Zwischen den Seitenplatten und den ventralen Myotomkanten verlaufen die Venae cardinales anteriores. Die ventralen Myotomfortsätze der 4. Dorsalsegmente sind schon fast bis in die Mitte des Vorderdarmes herabgewachsen, dessen Lumen von beiden Seiten her eingengt erscheint. — Das caudale Ende des Herzschlauches verbreitert sich nach den beiden Seiten hin (Schnitt 242) und setzt sich in die beiden

Venenschenkel fort, die an der Oberfläche der epithelialen Wand des ventralen Darmlumens auseinanderweichen. Von der caudalen Seite her greift ein solider Sporn des Gefäßwand nach innen vor, der sich im vorhergehenden Schnitte der Serie, das Gefäßlumen frei durchziehend, mit dem ventralen Rand verbindet. Dieser Sporn ist wohl noch ein Rest jener medianen Scheidewand, die noch im vorhergehenden Stadium 36 die Bilateralität der ersten Anlage der Venenschenkel kennzeichnete (vergl. Schnitt 223). Auf der linken Seite des Schnittbildes ist die

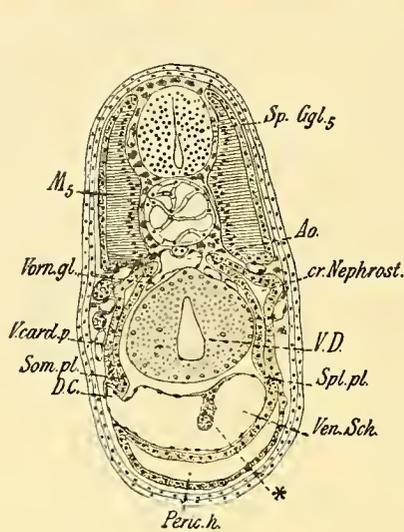


Fig. 242.

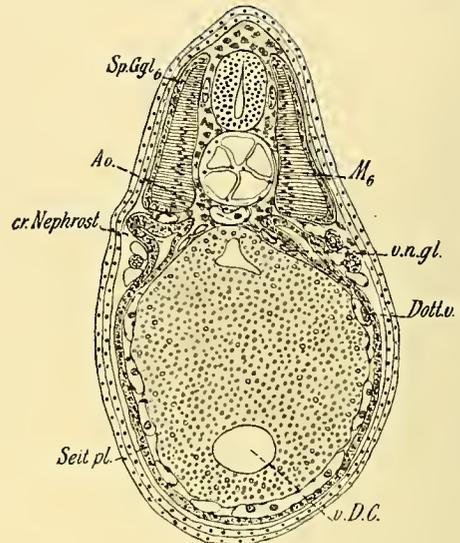


Fig. 243.

Durchbruchsstelle des Ductus Cuvieri zu sehen, die etwas weiter vorn gelegen erscheint, als bei dem etwas jüngeren Embryo, von welchem die abgebildeten Frontalschnitte stammen. Dorsal von der Durchbruchsstelle sind die beiden Lamellen der Seitenplatten noch nicht auseinandergewichen. An dieser Stelle sind also Elemente des Angiohämoblastems mit solchen des Angioskleroblastems zusammengestossen und haben sich zur Bildung des Ductus Cuvieri vereinigt. Von den aufgelösten Angiosklerotomen stammen auch die Zellen, welche den Vornierenglomerulus gebildet haben. Letzterer wölbt die ihn bedeckende Splanchnopleura nur ganz wenig vor.

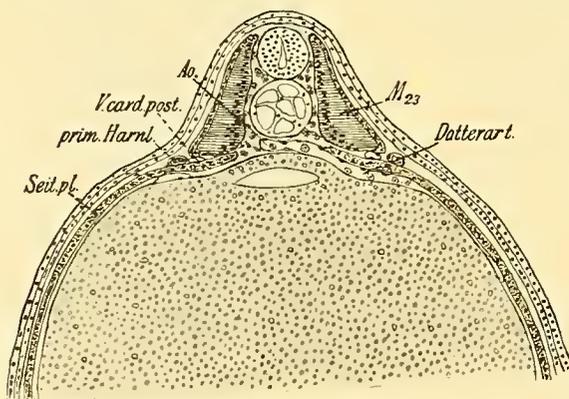


Fig. 244.

Je weiter wir die Serie gegen das caudale Drittel des Embryos verfolgen, desto mehr nimmt dessen dorso-ventraler Durchmesser zu. In der Höhe des caudalen Nephrostomas (Schnitt 243) wird das verhältnissmässig enge, biconvex begrenzte ventrale Darmlumen durch das ansehnliche Massiv der Dotterzellen vom dorsalen Darmlumen geschieden, dessen epithelialer Wand sich der langgestreckte Vornierenglomerulus anschmiegt (vergl. Taf. LXII/LXIII, Fig. 10). Auf der seitlichen und ventralen Oberfläche der Dotterzellenmasse bzw. der Wand des ventralen Darmlumens hat sich das weitmaschige Dottervenennetz gebildet, dessen dorsale Randvene neben dem Vornierenglomerulus dahinzieht und in kurzer Entfernung vom Herzschnauche sich mit dem Ductus Cuvieri vereinigt (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 4). An der Aussenseite der Seitenplatte umspinnt das Netz der Vena cardinalis posterior die Vornierenanlage. Der Umfang des Embryos erreicht etwa an der Grenze zwischen dessen mittlerem und caudalem Drittel sein Maximum. Im

Im

Bereiche jener wanstförmigen Vorwölbung der Dotterzellenmasse wird das sie umspinnende Venennetz immer weitmaschiger und die Gefäßdurchschnitte enger. Schliesslich bleibt nur mehr die dorsale Randvene übrig, die zwischen dem 18. und 25. Dorsalsegmente durch einige nicht segmental angeordnete quere Anastomosen mit der Aorta in Verbindung tritt (vergl. Schnitt 244). Mit der Ausbildung dieser Anastomosen wurde die Gefäßbahn geschlossen.

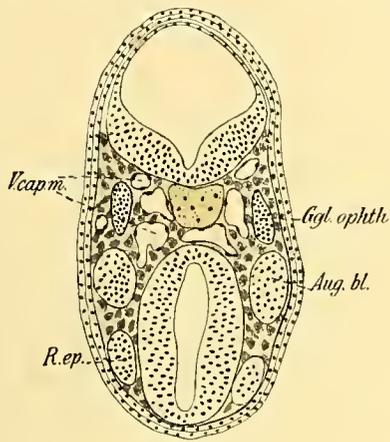


Fig. 245.

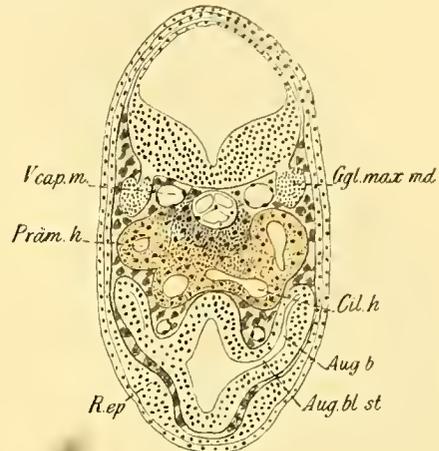


Fig. 246.

Ich füge noch einige Querschnitte durch den Vorderkörper eines etwas älteren Embryos bei, dessen Gefässe eine abnorm weite Lichtung besaßen. So haben im Bereiche der Mittelhirnbeuge (Schnitt 245) freie Mesodermzellen ein weites Lacunensystem gebildet, in welchem die Venae capitis medialis wurzeln. Es ist noch nicht allenthalben gegen die benachbarten intercellulären Räume abgeschlossen. Auch über die Mittelebene hinweg bestehen Anastomosen. — Der Schnitt 246 bietet hinsichtlich der gleichfalls erheblich erweiterten Ciliarhöhlen ein interessantes Verhalten. Diese Hohlräume reichen nämlich ebenfalls bis zur Medianebene vor, so dass es, wenn auch nur ganz vorübergehend, zu einer Communication der beiden ersten Kopfhöhlen kommt — ein Verhalten, welches bei den Selachiern constant auftritt und längere Zeit besteht. — In den folgenden Stadien wird dieses Verbindungsstück der Ciliarhöhlen wieder solid erscheinen. Bei diesem Embryo waren an der medialen Seite der Augenblasenstiele bereits die inneren Carotiden angelegt, die für gewöhnlich erst später auftreten. — Ebenso wie die Cardinalvenen weisen auch die Aorten und der Vornierenglomerulus ein abnorm grosses Lumen auf (Schnitt 247). Besonders auffällig ist aber die Erweiterung des aus einem vorderen Abschnitte der ventromedian vereinigten Randstreifen der Mesodermflügel hervorgegangenen Gefässes. Dieses ist aus den oberflächlichen Elementen des Angiohämoblastems entstanden, dessen centrale Zellen sich in dieser Region zu Blutzellen differenzirt haben. Meistens bleibt dieser Gefässabschnitt — eine veritable Vena subintestinalis — nicht einheitlich, sondern erscheint sich in ein Netzwerk aufgelöst (vergl. Schnitt 243). Im vorliegenden Falle hat sich der Umfang des Angiohämoblastems erhalten, ja wahrscheinlich ist er durch secundäre Ausweitung noch vergrössert worden, so zwar, dass die epitheliale Wand des ventralen Darmlumens wie durch Druck verdünnt erscheint. — In

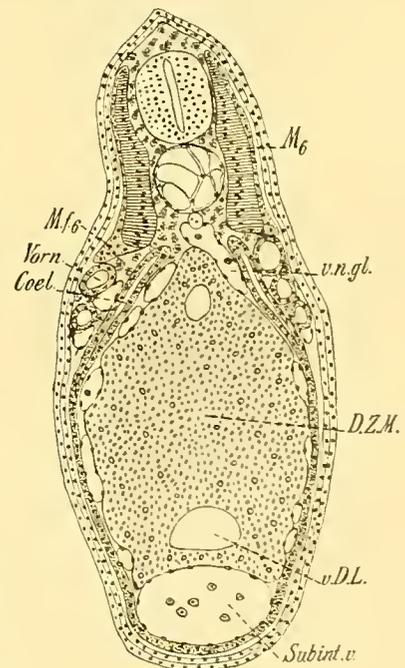


Fig. 247.

cranialer Richtung lässt sich dieser Venenstamm bis zum Herzen verfolgen. In caudaler Richtung wird er immer enger und unterscheidet sich schliesslich nur durch seine mediane Lagerung von den benachbarten Zügen des Venennetzes. Dagegen zeigt sich dorsolateral, in enge Venenbahnen eingeschaltet, eine beträchtliche sinusartige Erweiterung der dorsalen Randvene des Dottergefässnetzes (Schnitt 248). Solchen tief in die plastische Dotterzellenmasse eingebetteten Gefässabschnitten begegnet man nicht selten. Seitliche Ausbuchtungen derselben können sogar die Dotterzellenmasse gewissermassen unterminieren. Dann kann der Abschnitt auf Schnitten durch eine derartige Erweiterung ganz von Dotterzellen umgeben erscheinen. Es handelt sich hierbei also um circumscriphte, abnorme Gefässerweiterungen.

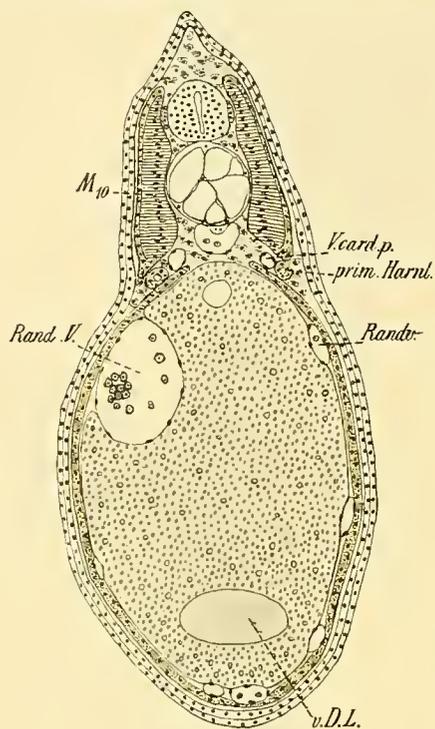


Fig 248.

Von einem etwas älteren Embryo (Stadium $38\frac{1}{2}$) wurde das caudale Körperdrittel modellirt und auf Taf. LVII/LVIII, Fig 13 und 14 abgebildet. Die Streckung des Rumpfes war bei diesem Embryo bereits vollzogen, nur der noch kurze Schwanzabschnitt war noch ein wenig ventralwärts eingebogen. An der äusseren Oberfläche des Mesodermmantels (Fig. 13) nehmen wie im Rumpfgebiete, welches bereits im Stadium 33 seine relative Länge erreicht hatte, die vollständige Sonderung der Seitenplatten von den Dorsalsegmenten wahr. Im Schwanzgebiete ist dieselbe erst im Vollzuge. Ein kurzer, noch unsegmentirter Abschnitt bildet den caudalen Abschluss der Mesodermflügel. — An der dorsolateralen Oberfläche der Seitenplatten des Rumpfes verlaufen die primären Harnleiter. Sie werden von den schaufelförmigen, successive vortretenden ventralen Myotomfortsätzen überlagert. An der Ventralseite der Schwanzwurzel münden sie in die Cloake ein, deren hintere Wand vom Ektoderm gebildet wird. An der Ventralseite des Schwanzes haben die Mesodermflügel die Medianebene noch nicht erreicht. — Nach der Entfernung der Mesodermflügel bietet sich das auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 14 dargestellte Verhalten dar. Die Dotterzellenmasse liegt nur noch in einem eng umgrenzten Gebiete vollkommen frei, das Dottervenennetz erstreckt sich schon fast über ihre ganze Oberfläche. An dem concav

begrenzten Rande des Gefässnetzes treten einzelne blind endigende Gefässanlagen vor — die zuletzt angelegten Abschnitte desselben. Dorsal reicht das Gefässnetz etwas weiter caudalwärts vor und steht daselbst durch mehrere, keineswegs segmental angeordnete Anastomosen mit dem Aortenstamme in Verbindung. Ventromedian sind bis in die Umgebung der Cloake einzelne isolirte Gefässabschnitte vorhanden, die in der Zone des Angiohämoblastems gelegen sind. Letzteres ist in diesem Gebiete erst in Differenzirung begriffen. Auch in der Umgebung der Cloake finden sich noch circumscriphte Blut- und Gefässanlagen vor. Auf das Schwanzgebiet hat die Gefässbildung noch nicht übergreifen. — Es fällt einigermaassen schwer, an der Dorsalseite das Gefässgebiet des Angiohämoblastems von dem des Angiosklerotoms abzugrenzen. Der Umstand, dass ventrolateral noch ein grösserer Abschnitt der Oberfläche der Dotterzellenmasse gefässfrei ist, als dorsolateral, würde darauf hinweisen, dass jene dorsolateralen Gefässanlagen von Abkömmlingen des Angioskleroblastems aufgebaut sind. Ein sicherer Beweis hierfür lässt sich jedoch nicht erbringen, weil zugleich mit den Abkömmlingen der Angiosklerotome auch an der seitlichen Oberfläche der Dotterzellenmasse dorsalwärts vorgedrungene Gefässzellen des Angiohämoblastems sich caudalwärts in Gebiete ausbreiten, wo die Angiosklerotome erst in Anlage begriffen sind. Es ist also immerhin möglich, dass Randabschnitte jener dorsalen zungenförmigen Verlängerung des Gefässnetzes

auch von Elementen des Angiohämoblastems aufgebaut werden. In der Umgebung dieser Randabschnitte des Gefäßnetzes sind an der Oberfläche der Dotterzellenmasse zahlreiche freie Mesodermzellen zerstreut, die mit den blinden Enden des Gefäßnetzes im Zusammenhange stehen (und treten).

Die terminalen paarigen Ursprungszonen des Mesoderms zeigen dieselbe Anordnung wie im Stadium 34 (Taf. LVII/LVIII, Fig. 12). Sie sind an ihren caudalen Abschnitten am breitesten und verschmälern sich in der Richtung gegen die Cloake. — Diese proximalen Ausläufer sind, wie bereits oben gezeigt wurde, die dorso-lateralen Reste jener hufeisenförmigen, in den Urmundrand eingelagerten peristomalen Ursprungszone des Mesoderms, die unmittelbar an dessen axiale Ursprungszonen anschließen. Sie rücken mit den übrigen Komponenten der terminalen Appositionszone (der Schwanzknospe), indem sie nach vorn die ventrale Randzone des Mesoderms apponieren, allmählich caudalwärts zurück. Es zeigt sich also, dass auch im Schwanzgebiete die ventralen Randstreifen der Mesodermflügel von jenen peristomalen Ausläufern der Mesodermursprungszonen gebildet werden — in derselben Weise wie im Rumpfgebiete. In gleicher Ausdehnung wie die Axenorgane ist auch die vom Mesoderm überlagerte neurenterische Verbindung durch Apposition verlängert worden.

Ein medianer Sagittalschnitt durch das caudale Körperende ist in Textfig. 249 dargestellt. Er unterscheidet sich von dem in Textfig. 198 abgebildeten Sagittalschnitte durch einen Embryo aus dem Stadium 34 vor allem durch die weitere Ausgestaltung des Schwanzabschnittes. Verfolgen wir zunächst die axialen Gebilde in caudaler Richtung, so zeigt sich, dass die Aorta mit blindem Ende aus dem Medianschnitte verschwindet; dann ist die Hypochorda der blasigen Chorda dorsalis unmittelbar angelagert. Sie erscheint von der dorsalen Darmwand bis nahe an die Stelle gesondert, wo sich das Darmlumen in fast rechtem Winkel um die Dotterzellenmasse herumbiegt. In diesem Bereiche zeigen

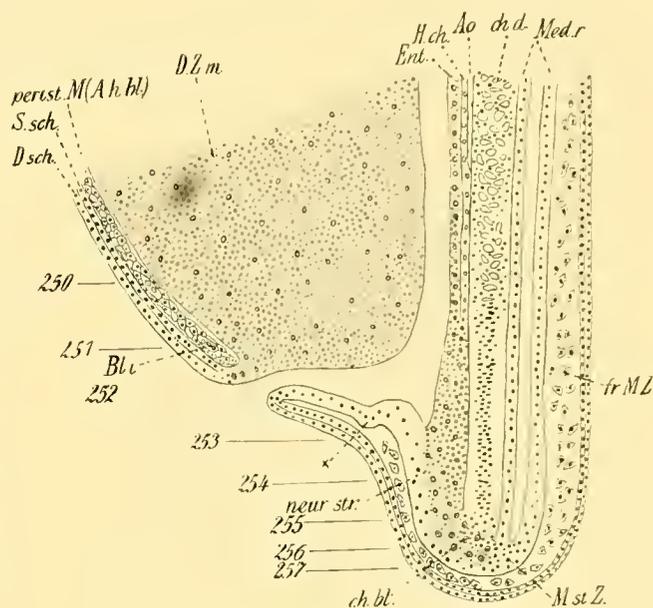


Fig. 249.

die Elemente der Chorda noch die bekannte geldrollenartige Anordnung — weiter distal sind die Zellen erst in Umordnung begriffen und im Bereiche des Chordablastems noch von ganz unregelmässiger Gestalt. (Kerne in der Abbildung punktiert geringelt.) Am Ende der terminalen Wachstumszone hängt das Chordablastem mit der soliden Stammzone des Medullarrohres zusammen. Die ventrale Wand der neurenterischen Verbindung wird vom Ektoderm, die dorsale Wand vom Chordablastem und in dessen proximaler Fortsetzung vom Entoderm gebildet. In das proximale Ende dieses Zellstranges tritt eine trichterförmige, zentrale Ausladung des Darmlumens ein. An dieser Stelle würde also der Canalis neurentericus beginnen, welcher sich am Ende der Wachstumszone in die rohrförmige Stammzone des Rückenmarkes bzw. in den Centralcanal fortsetzen würde. Unmittelbar ventral von dieser Ausladung verbindet eine quere Rinne der hinteren, ektodermalen Cloakenwand die Einmündungsstellen der primären Harnleiter mit einander. Die ektodermale Wand der Cloake biegt am caudalen Cloakenrand in das zweischichtige Ektoderm der Körperdecke um. An der ventralen Cloakenwand findet ein unmittelbarer Uebergang des Ektoderms in das Entoderm statt. Am verdickten zellreichen peristomalen Mesoderm (Angiohämoblastem) sind isolirte Blutbildungsherde nachweisbar. Zwischen

den Axengebilden des Schwanzes und dem Ektoderm haben sich ventral und dorsal freie Mesodermzellen vorgeschoben.

Im Schnittbilde 249 sind die Ebenen einiger Querschnitte vermerkt, von denen der erste (250) durch das 30. Myotom gelegt ist. Die Dotterzellenmasse nimmt in dieser Region sehr rasch an Umfang ab. Sie ist von den ganz abgeplatteten, scheinbar in einfacher Lage angeordneten Zellen der Seitenplatten umgeben, in welche ventral das zellreiche, vom peristomalen Mesoderm gebildete Angiohämoblastem eingeschaltet ist. In diesem sind ganz isolirte Blutinseln zu bemerken. Da und dort treten zwischen den centralen Elementen der noch indifferenten Zellanhäufung und den peripheren, sich allmählich abplattenden Zellen kleine Spalten auf, die allmählich grösser werden, während die centralen Zellballen in einzelne Blutzellen zerfallen (*Bl.z.*). Die peripheren Elemente bilden dann die primitive Gefässwand. — Von den Dorsalsegmenten haben sich die Seitenplatten bereits abgelöst. Ihre dorsalen Kanten liegen den unmittelbar an der Abschnürungsstelle gelegenen Angiosklerotomen dicht an. Letztere sind in dieser Region noch nicht in Auflockerung begriffen. Die freien Mesodermzellen, welche sich an die Seite der Hypochorda vorgeschoben haben, stammen von weiter vorn gelegenen Segmenten. Diese freien Mesodermzellen dürften ihrer Lage nach bei der Bildung bzw. der Verlängerung der Aorten Verwendung finden.

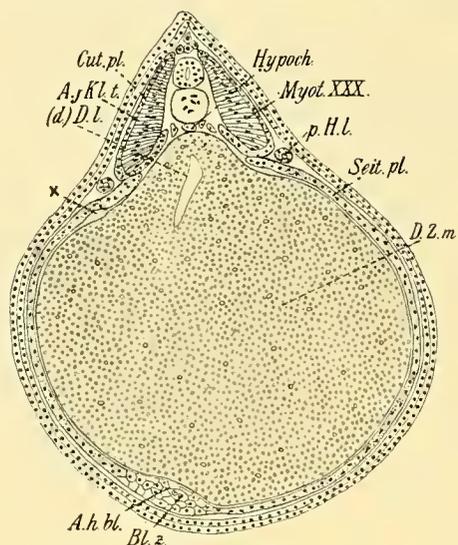


Fig. 250.

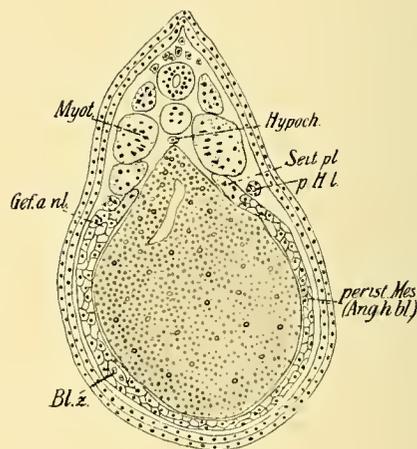


Fig. 251.

Auch dorsal vom Medullarrohr haben sich freie Mesodermzellen in caudaler Richtung vorgeschoben. Nahe der Furche zwischen den Dorsalsegmenten und den Seitenplatten verlaufen die primären Harnleiter. Die hinteren Cardinalvenen sind noch nicht so weit angelegt. An der mit einem \times bezeichneten Stelle sind die Seitenplatten von der Oberfläche der Dotterzellenmasse etwas abgehoben, an welcher daselbst eine flache Einsenkung vorhanden ist. Die auf diese Weise entstandene Erweiterung der interstitiellen Spalte liess sich durch alle vorhergehenden Schnitte bis in die Region der freien Mesodermzellen bzw. der noch nicht vollkommen abgeschlossenen, zuletzt entstandenen Gefässanlagen verfolgen. Solchen Lacunen und Canälen ohne eigene Wandung begegnet man auf der Oberfläche der Dotterzellenmasse ziemlich häufig. Es ist wohl anzunehmen, dass vor allem die ansaugende Kraft der Herzbewegung die interstitielle Flüssigkeit in solchen Bahnen in Strömung erhält — die vis a tergo dürfte sich in so grosser Entfernung von den ebenfalls erst im Ausbau begriffenen Aorten wohl nur in ganz beschränkter Weise geltend machen.

Der Schnitt 251 geht durch den caudalsten Abschnitt der Dotterzellenmasse, durch jenen Riegel, um welchen sich das Darmlumen ventralwärts umbiegt (vergl. Schnitt 249). Er trifft die in dieser Region nahezu transversal

eingestellten, zu beiden Seiten der ektodermalen Cloakenwand verlaufenden ventralen Randstreifen der Mesodermflügel der Länge nach (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 14). Auch an diesem Abschnitte des Angiohämoblastens kommen ventrolateral noch Blutzellen zur Entwicklung. Dorsolateral werden nur mehr Gefässanlagen gebildet. Die von den Dorsalsegmenten gesonderten Seitenplattenabschnitte (punktirt angegeben) werden ganz schmal und liegen unter den primären Harnleitern. Zur Seite der Chorda und Hypochorda finden sich keine freien Mesodermzellen mehr vor, wohl aber in der Anlage des dorsalen Flossensaumes.

Die Cloake wird von Schnitten, die senkrecht auf die Chorda gelegt sind, fast längs getroffen. Ist die Schnittebene noch dazu etwas nach der Seite geneigt, dann kann, wie im Schnitte 252, auf der einen Seite die Dotterzellenmasse bzw. ihr oberflächliches Entodermfeld und das anschliessende Randentoderm (vergl. auch Schnitt 249), auf der anderen Seite die ektodermale hintere Wand der Cloake angeschnitten sein. Auf der einen Seite ist dann der peristomal entstandene Randstreifen der Mesodermflügel mit seinen Gefässanlagen, auf der anderen Seite die Einmündungsstelle des primären Harnleiters getroffen. In dieser Region entstehen nur leere Gefässanlagen. Die centralen Lücken confluieren mit einander, die peripheren Zellen platten sich ab, und so entsteht das die Cloake umgebende Ringgefäß (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 15). Auch die Seitenplatten sondern sich erst etwas später von den Dorsalsegmenten, die in Folge der ganz geringgradigen Einkrümmung des Schwanzes etwas schief getroffen sind.

Ein Schnitt durch die Schwanzwurzel ist in Textfig. 253 dargestellt. Die Axengebilde sind deutlich von einander gesondert: in der Mitte der Chorda dorsalis, dorsal das Medullarrohr, zu beiden Seiten die axialen Mesodermflügel und — last not least — die in späteren Stadien der Rückbildung verfallende neurenterische Verbindung. Die ventrale, von ektodermalen Elementen gebildete Wand der letzteren bildet mit den entodermalen Zellen einen

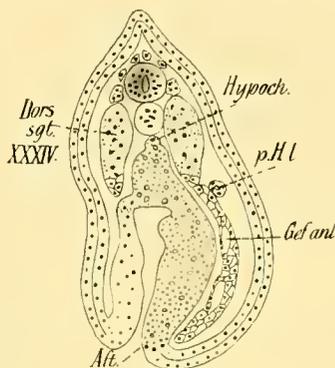


Fig. 252.

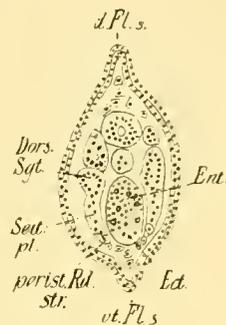


Fig. 253.

scheinbar vollkommen einheitlichen Complex, über dessen Genese bereits oben (p. 812 ff.) berichtet wurde. Ich betone ausdrücklich, dass die ektodermalen und entodermalen Elemente dieses Zellstranges vollkommen gleichartig gebaut sind. Es sind mittelgrosse, mit Dotterplättchen beladene Zellen, die keine epitheliale Anordnung aufweisen und dicht an einander gedrängt sind. In diesem Entwicklungsstadium haben auch die ektodermalen Zellen der Körperdecke, sowie der hinteren Cloakenwand ihren Dotterinhalt noch lange nicht verarbeitet, so dass in dieser Hinsicht noch keine Unterscheidungsmerkmale von den entodermalen Zellen gegeben sind, die bekanntlich die Dotterzellen sehr spät assimilieren. Es ist also an den Präparaten kein Kriterium zur Entscheidung der Frage gegeben, welche Keimblätter das bisher allgemein als Schwanzdarm bezeichnete Gebilde aufbauen. Es lässt sich also eine scharfe Grenze zwischen dem Ektoderm und Entoderm nicht ziehen — dies vor allem auch deshalb, weil ein Canalis neurentericus bei *Ceratodus* nicht angelegt wird. Die oben von mir vertretene Auffassung stützt sich vor allem auf die Befunde, die sich in früheren Stadien beim ersten Auftreten der Schwanzanlage an der vorliegenden Stelle ergaben. — Ventrolateral ist der neurenterische Strang von den ventralen Randstreifen der Mesodermflügel flankirt, die von jenen proximalen Ausläufern der Mesodermursprungszonen auch nach vorn apponirt werden, also peristomal entstanden sind. Diese ventralen Abschnitte beginnen sich bereits in freie Mesodermzellen aufzulösen, die sich später zur Bildung der Vena subintestinalis des Schwanzes und der seitlichen Anastomosen mit der Aorta (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 17) vereinigen. Die Seitenplattenabschnitte der axialen Mesodermflügel sind von diesen Randstreifen — ebenso wie es im Rumpfbereiche anfänglich

der Fall war — nicht abgrenzbar. Sie hängen mit den Dorsalsegmenten zusammen, welche jene ursprüngliche epitheliale Anordnung zeigen, die in frühen Entwicklungsstadien (22, 23) die vordersten Segmente aufwiesen. Von Angiosklerotomen noch keine Spur. Die freien Mesodermzellen an der Dorsalseite des Medullarrohres haben sich von der cranialen Seite her allmählich vorgeschoben. — Im Schnitt 254 fehlen sie. Der Schnitt zeigt die

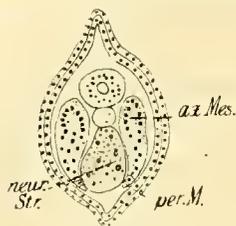


Fig. 254.

reguläre Anordnung der Gebilde des Schwanzes. Die ventralen Randzonen der Mesodermflügel haben sich noch nicht in freie Mesodermzellen aufgelöst.

Die drei folgenden Schnitte sind durch die apponirende terminale Wachstumszone gelegt. Zufolge der auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 14 (und 12) dargestellten Anordnung der Ursprungszone des Mesoderms wird auf Querschnitten zuerst der peristomale Mesodermkeim getroffen, welcher nach vorn zu die ventralen Randstreifen apponiert (Schnitt 255). Die Stammzone des Entoderms erscheint von der Chorda und den axialen Mesodermflügeln durch spitzwinklig begrenzte Spalten gesondert.

Zwischen den peristomalen Mesodermkeimen ist ventral das Ektoderm eingeschaltet. Würde ein Canalis neurentericus oder gar eine caudale Urmundspalte hestehen, dann wären diese Verhältnisse viel evidentier. — An die peristomalen Mesodermkeime schliessen sich unmittelbar die axialen Mesodermursprungszonen an, die im Schnitt 256 getroffen sind. Diese hängen mit dem Chordablaster zusammen, welches dorsal von der soliden Stammzone des Medullarrohres vollkommen getrennt ist. Zwischen dem Chordablaster und jenem ventromedianen ektodermalen Zellstreifen würde beim Bestehen eines Canalis neurentericus das Lumen hindurchziehen. Vom Entoderm (s. st.) ist in dieser Region nichts mehr zu sehen. Seine caudalsten Elemente waren zwischen den axialen Mesodermursprungszonen und dem Ektodermstreifen gelegen. Der letzte Schnitt 257 kappt gewissermassen die terminale Wachstumszone und soll die Beziehungen der soliden Stammzone des Medullarrohres

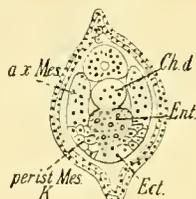


Fig. 255.

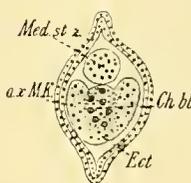


Fig. 256.

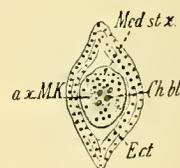


Fig. 257.

zum Chordablaster und den axialen Mesodermkeimen veranschaulichen. Die Stammzone des Medullarrohres geht am caudalen Rande der terminalen Wachstumszone in den ventralen Ektodermstreifen, das Innenblatt der verlängerten Prostomanat, über (vergl. Schnitt 249). Der Schnitt trifft das Centrum der terminalen Appositionszone, die den Keim für sämtliche Axengehilde des Schwanzes repräsentirt.

Die Appositionsthätigkeit dieser terminalen Wachstumszone der Schwanzknospe dauert bis zur Beendigung der relativen Längsentwicklung des Schwanzes ununterbrochen an. Die Gestaltung der terminalen Wachstumszone bleibt, wie die Figg. 15—17 auf Taf. LVII/LVIII erkennen lassen, unverändert beibehalten. Vorausgreifend soll in Kürze über die weitere Differenzierung des Schwanzes bemerkt werden, dass mit der Verlängerung des axialen Mesoderms auch dessen Verbreiterung weitere Fortschritte macht. Die peristomal entstandenen, ventralen Randzonen vereinigen sich ventromedian und lösen sich vollkommen in freien Mesodermzellen auf, die von den gleichfalls medialwärts vorwachsenden Seitenplatten überlagert werden. Von diesen Zellen wird die Vena subintestinalis des Schwanzes gehildet. Allmählich rücken auch die axialen freien Mesodermzellen, die Abkömmlinge vorderer Angiosklerotome, distalwärts vor und treffen an der seitlichen Oberfläche der neurenterischen Verbindung mit den sich dorsalwärts ausbreitenden, von den vereinigten Randstreifen stammenden freien Mesodermzellen zusammen. Durch die successive auftretenden und sich auflösenden Angiosklerotome

erhalten die axialen freien Mesodermzellen steten Zuschuss. Die an der Oberfläche der neurenterischen Verbindung sich ausbreitenden freien Mesodermzellen bilden nun zunächst die dorsale Aorta, die seitlichen Anastomosen mit der Vena subintestinalis des Schwanzes. Die seitlichen Anastomosen obliterieren in demselben Tempo, in welchem distal neue Querverbindungen entstehen. Stets bleiben die blinden Enden der Längsstämme in einiger Entfernung von der terminalen Wachstumszone. — Der neurenterische Strang verfällt annähernd in dem Maasse, als er von der Schwanzknospe durch Apposition verlängert wird, proximal der Rückbildung. Die Seitenplattenabschnitte lösen sich auch in freie Mesodermzellen auf (parietales Bindegewebe). — Die Myotome verlängern sich ebenso wie im Rumpfgebiete ventral- und dorsalwärts in der bekannten Winkelstellung. Auch die Myosepten stellen sich schief zur Körperaxe ein — alles Erscheinungen, die zur Vergrößerung der Ursprungs- bezw. Insertionsfläche der Muskelbänder dienen und bei den Seitwärtsbewegungen des Thieres eine grössere Kraftentfaltung ermöglichen.

Wir sind nun so weit, dass wir die Vorgänge, die sich bei der Längenentwicklung des Embryos abspielen, einigermaassen überblicken können. Hierbei wollen wir zunächst die Richtung, in der sich die relative Längenentwicklung vollzieht, in Betracht ziehen. Es hat sich gezeigt, dass die Längenentwicklung des Keimes schon in der Gastrulationsphase einsetzt und anfangs vorwiegend durch Intussusception nach vorn wie nach rückwärts erfolgt. Beim Auftreten jener intermediären Zone (vergl. Textfig. 3) vollzieht sich nun eine Trennung des anfänglich einheitlichen axialen Keimbezirkes in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt. Der vordere Abschnitt verlängert sich durch intussusceptionelles Wachstum nach vorn, gegen den animalen Pol hin. Diese Längenentwicklung dauert zum mindesten bis zum Auftreten der inneren Mundbucht in den beiden Schichten der Gastrulawand gleichmässig an, dann überwiegt die Längenentwicklung des dominirenden Hirnrohres. Gleichzeitig wird die Dorsalseite des Keimes durch ein reges appositionelles Wachstum des hinteren Theiles des axialen Keimbezirkes, der den Rand der Urmundlippe bildet, in caudaler Richtung verlängert. Diesen Abschnitt der Urmundlippe treffen wir bis zur Beendigung der relativen Längenentwicklung des Körpers in steter Thätigkeit und im Wesentlichen in derselben Gestaltung an; er präsentirt den Keim für sämtliche Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes. Das zuerst apponirte Material wird zwischen die beiden Abschnitte der Wachstumszone angelegt und sondert dieselben von einander (intermediäre Zone). Es liegt an der Stelle, wo in späteren Entwicklungsstadien die Medullarwülste zuerst mit einander verschmelzen, die axialen Mesodermflügel und die Chorda dorsalis zuerst selbständig werden, wo die Segmentirung des Körpers einsetzt, — kurz in jener Region, die in ihrer Entwicklung auch später der Umgebung etwas voran ist — in der Cervicalregion, an der Grenze des segmentirten und unsegmentirten Körperabschnittes. Es ist also anzunehmen, dass der vor dem ersten Branchialbogen gelegene, bis zum Hörbläschen reichende Kopfabschnitt durch das intussusceptionelle Längenwachstum der — beim *Amphioxus* noch ganz ansehnlichen und stationär bleibenden — Kopfanlage entstanden ist, in deren Bereiche das vordere Ende des axialen Mesoderms auch beim *Amphioxus* auffallend lange mit dem Entoderm in Verbindung bleibt. Die Axengebilde des gesammten übrigen Körpers werden von dem terminalen, axialen Keimbezirk gebildet, der in dem Maasse, wie er dieselben nach vorn apponirt, in caudaler Richtung zurückweicht. Insofern bestehen im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse wie beim *Amphioxus*, bei dessen Längenentwicklung aber die epithelialen seitlichen und ventralen Abschnitte der Gastrulawand mit der apponirenden dorsalen Urmundlippe stets gleichen Schritt halten. Am Anfang überwiegt sogar beim *Amphioxus* die Längenentwicklung der ventralen Wand, wodurch der Urmund dorsal-excentrisch eingengt wird. Die so gewonnene, querovale Form behält der Urmund während der weiteren Entwicklung bei. Die Längenentwicklung des *Amphioxus* vollzieht sich dorsal durch appositionelles, seitlich und ventral vorwiegend durch intussusceptionelles Wachstum der Gastrulawand. Möglicher Weise kann auch ventral und seitlich die

Proliferation des Urmundrandes ein wenig überwiegen, so dass in diesem Bereiche ein Uebergang zu dem rein appositionellen Wachstum der dorsalen Lippe gegeben ist. Dieser Unterschied zwischen Ventral und Dorsal ist darin begründet, dass die ventrale Gastrulawand beim *Amphioxus* gewissermassen ein fertiges Gebilde ist, sich anfänglich nicht weiter entfaltet, während die dorsale Lippe den Keim für sämtliche Axengebilde darstellt. Im Bereiche dieses axialen Keimbezirkes, welcher bei *Ceratodus* während der Längenentwicklung des Rumpfes eine Ausdehnung von ca. 3 Segmentbreiten aufweist, durchläuft das stetig proliferirende terminale Zellmaterial die ersten Phasen der Differenzirung und kommt, in vier Complexe gesondert, nach vorn zur Apposition. Das ektodermale äussere Faltenblatt der dorsalen Urmundlippe liefert die nach beiden Seiten sich verbreitende Medullarplatte, — bezw. in späteren Entwicklungsstadien das fertige Medullarrohr, das innere Faltenblatt, die dorsale Urdarmwand, bildet dorsomedian die Chorda aus, zu deren Seiten apponiren die paarigen, axialen Mesodermkeime nach vorn und seitlich die Mesodermflügel. Noch im Bereiche dieser Wachstumszone schiebt sich das seitliche Entoderm unter den axialen Mesodermkeimen und der Chorda medialwärts vor und apponirt so das dorsal geschlossene Entoderm nach vorn hin. Das axiale Mesoderm wird an der vorderen und hinteren Wachstumszone ebenso durch Apposition erzeugt, wie das peristomale Mesoderm am seitlichen und ventralen Urmundrande. Das weitere Flächenwachstum erfolgt auf intussusceptionellem Wege.

Diese verhältnissmässig einfachen Vorgänge der Längenentwicklung werden nun bei etwas dotterreicheren Holoblastiern durch die Abfurchung und Ansammlung der Dotterzellenmasse in ihrem Ablaufe nicht unerheblich beeinflusst. Schon der Urmund wird durch diese Zellmasse etwas ausgedehnt, die Invagination der mittleren Abschnitte des Entodermfeldes behindert. Die Längen- bzw. Flächenentwicklung der Gastrulawand vollzieht sich bis zur Einengung des Urmundes am vegetativen Pole annähernd gleichmässig, wobei allerdings zu bemerken ist, dass ventral und seitlich die Flächenentwicklung sich auf die ganze Oberfläche des Ektoderms vertheilt, während das Entoderm zum grossen Theile durch seine innige Verbindung mit der Dotterzellenmasse immobilisirt erscheint und nur mit einer schmalen Randzone dem Ektoderm folgen kann. (Dies tritt besonders deutlich an der ventralen Urmundlippe der Anuren und gewisser Ganoiden [*Accipenser*, *Amia*, *Lepidosteus*] zu Tage. Dabei ist die ventrale Urmundlippe mehr behindert als die seitlichen, an die frei vorwachsende dorsale Lippe angrenzenden Abschnitte, woraus die Einengung des Urmundes zu einem sagittalen Spalte resultirt. Dadurch wird der Krümmungsradius der dorsalen Urmundlippe erheblich verkleinert. Diese bei relativ geringer Behinderung der Längen- und Flächenentwicklung der Gastrula erfolgende Einengung des im medianen Meridian des Eies eingestellten Urmundes charakterisirt die erste Phase der Längenentwicklung des Keimes. Schon diese vollzieht sich nicht in annähernd gerader Richtung wie beim *Amphioxus*, sondern an der Oberfläche des linsenförmig sich gestaltenden Eies, in geringer Krümmung.

In der zweiten Phase der Längenentwicklung macht sich der behindernde Einfluss der Dotterzellenmasse viel auffälliger bemerkbar. Die ventralen und seitlichen Wandabschnitte der Gastrula, die beim *Amphioxus* in ihrem intussusceptionellen Wachstum mit der dorsalen Lippe gleichen Schritt halten, bleiben immer mehr in ihrer Entfaltung zurück, die Längenentwicklung erscheint auf diese Weise einseitig behindert, was zu einer Einkrümmung des Embryo führt. In dieser Phase wirkt der Widerstand der Dotterzellenmasse, durch die seitlichen Urmundlippen übertragen, auch noch auf die dorsale Urmundlippe zurück, die dabei eine ganz charakteristische Gestaltveränderung erleidet. Es ist einleuchtend, dass diese Lippe in dem Maasse, als sie nach vorn die Axengebilde apponirt, gegen die Dotterzellenmasse zurückweicht, wodurch die Ventralseite absolut verkürzt wird. Dieser Vorgang hält sich jedoch in eng gezogenen Grenzen. In Folge der beschränkten Nachgiebigkeit der Dotterzellenmasse kommt es zu einer Anstauung des apponirenden Zellmaterialies des axialen Keimbezirkes, der dorsalen Urmundlippe. Da ein tangenciales Ausweichen vorläufig durch die indirecte Verbindung mit der Dotterzellenmasse verhindert wird, so erscheint die dorsale Lippe gewissermassen im medianen

Meridian des Eies festgebannt und versucht also zunächst gegen die Dotterzellenmasse vorzudringen. Ein Ausweg, der sich hier in dieser Richtung bietet, ist das Übergreifen des sich anstauenden, apponirenden Zellmaterials auf die benachbarten dorsolateralen Urmundabschnitte, woraus eine partielle Bifurcation der dorsalen Urmundlippe resultiert (vergl. Schema Textfig. 12). Es ist dies insofern eine Stauungserscheinung. — Ein zweiter Ausweg ist die Umwandlung der terminalen Wachstumszone in ein punctum fixum, die Auskrümmung der apponirten Gebilde im caudalen Körperdrittel. Dies ist insbesondere im Stadium 29/30 der Fall. Dauern diese Zustände sehr lange an, dann kann — so wie bei *Triton* — die im Längenwachstum behinderte Ventralseite relativ und absolut so verkürzt werden, dass sich schliesslich die Schwanzknospe an der Seite des Vorderkopfes vorbeischiebt. Bei *Ceratodus* ermöglicht die etwas frühzeitiger einsetzende Streckung des Körpers schon bei Embryonen aus dem Stadium 30 die allmähliche Lösung dieses Zustandes. Damit leitet sich die dritte Phase der Längenentwicklung ein. Durch die sich contrahirenden — oder wenigstens in einem gewissen Tonus verharrenden — Myotome wird die Dorsalseite gestreckt, und der dorsalen Urmundlippe, bzw. der terminalen Appositionszone ist damit Gelegenheit gegeben, in tangentialer Richtung zurückzuweichen, sich von der Dotterzellenmasse vollständig frei zu machen. Die Ventralseite hält auch in dieser Phase noch lange nicht gleichen Schritt mit der Dorsalseite, und so kommt es zur Ausbildung jener ektodermalen Falte, die indess, wie oben erörtert, nicht die einzige Möglichkeit des Ausgleiches der Wachstumsdifferenz zwischen Ventral und Dorsal darstellt. Die Ventralseite bleibt sehr lange im Wachstum zurück, sie hinkt gewissermassen nach — auch noch zu einer Zeit, in der dorsal die Rumpflänge relativ bereits erreicht ist. Ganz allmählich streckt sich die Dotterzellenmasse, das Ektoderm und Mesoderm gewinnen durch intussusceptionelles Wachstum eine grössere Flächenausdehnung, bis endlich im Stadium 38 die Ventralseite des Rumpfes der Dorsalseite an Ausdehnung gleichkommt.

Inzwischen ist die Dorsalseite schon längst in die vierte Phase der Längenentwicklung eingetreten, in die Bildung des Schwanzes. Für dieses Gebilde ist es charakteristisch, dass es — auch bei Formen mit vollkommen unbehinderter Längenentwicklung der Ventralseite (z. B. *Amphioxus*) — lediglich durch die Appositionsthätigkeit des dorsalen, axialen Keimbezirkes zu Stande kommt, dass die ursprünglich ventrale Urmundlippe und die Ventralseite überhaupt an seinem Aufbau nicht beteiligt sind. Auch hierbei bestehen verschiedene Möglichkeiten eines Ausgleiches zwischen der immer grösser werdenden Wachstumsdifferenz der dorsalen terminalen Appositionszone und der relativ stationär bleibenden Ventralseite, von denen der bei *Ceratodus* bestehende Modus der Entstehung und Lösung einer neurenterischen Verbindung aller Wahrscheinlichkeit nach den phylogenetischen Vorgängen bei der Anlage des Schwanzes am nächsten kommt. Auf dieselbe Weise entsteht auch der verhältnissmässig sehr kurze Schwanzabschnitt des *Amphioxus*. — So konnten wir also in der That die dorsale Urmundlippe durch alle Entwicklungsstadien hindurch — bis zur Schwanzspitze in ihrer appositionellen Thätigkeit verfolgen. Es ist immer dieselbe Proliferationsstätte, immer dasselbe Wachstumscentrum, welches durch die ganze Entwicklung den Keim für die axialen Gebilde des Körpers repräsentirt.

Für die morphologische Bedeutung der ventralen und seitlichen Abschnitte des Urmundrandes ist es nun ganz charakteristisch, dass diese ihre spezifische organbildende Thätigkeit, die vor allem in der Ausbildung eines Theiles des peristomalen Mesoderms (Angiohämoblastems) besteht, bereits zu einer Zeit beendigt haben, in der noch nicht einmal die Rumpflänge relativ erreicht ist. Eine distale Rumpfzone, von etwa 6 Segmentbreiten, wird zu einer Zeit gebildet, in der sich das peristomale Mesoderm vom seitlichen und ventralen Rande des Urmundes losgelöst hat, der nun zum After- (bzw. Cloaken-)Rand geworden ist. Dieser Vorgang fällt noch in die dritte Phase der Längenentwicklung, in die Zeit des einseitig behinderten Längenwachstums, der Ausbildung jener ektodermalen Falte, welche später die hintere Cloakenwand bildet.

Die oben dargelegte, auf Grund morphologischer Untersuchungen und Erwägungen gewonnene Auffassung über die Beteiligung der einzelnen — speciell der ventralen und ventrolateralen — Abschnitte des Urmundes am Aufbau des Embryo findet nun in den Ergebnissen experimenteller Untersuchungen eine sehr erwünschte Bestätigung. Hierbei kommen vor allem die Befunde nach mittelstarken und starken frontalen Einschnürungen von *Triton*-Keimen in Betracht, die SPEMANN „so überaus häufig zu Gesichte gekommen sind, dass ich sie für typisch halten möchte“ (1902, p. 462). Eine solche Entwicklungsreihe (1901, 92) hat SPEMANN in 15 Skizzen festgehalten und ausführlich beschrieben (p. 455 ff.). Ich will in kurzen Zügen das ungemein charakteristische Verhalten solcher Fälle nach SPEMANN'S Schilderung andeuten: 21 Stunden nach der Einschnürung längs der ersten frontalen Theilungsebene beginnt die Gastrulation, an der Dorsalhälfte vertieft sich die pigmentirte Urmundeinstülpung. An der Ventralhälfte grenzt sich das Dotterfeld durch die Erhebung über das Niveau der Umgebung ab — namentlich zu beiden Seiten, während es in der Medianebene weniger scharf abgegrenzt ist. (Es ist dies wohl eine Folge der durch die Einschnürung verursachten Anstauung der Dotterzellenmasse, bezw. ihres oberflächlichen Entodermfeldes, dessen Invagination dadurch noch erheblicher behindert wird als unter normalen Umständen. Das bei gleichbleibendem Schnürungsdruck zu beobachtende active Vortreten des Dotterpfropfes ist ein weiterer Beweis für die Proliferation und active Bewegungsfähigkeit dieses Entodermfeldes, welches nun statt nach innen an der äusseren Oberfläche vortritt. Wir dürfen nicht ausser Acht lassen, dass dem ventral von der Ligatur gelegenen Abschnitte des vortretenden Entodermfeldes jenes Zellterritorium der Blastula des *Amphioxus* entspricht, welches annähernd die ventrale Hälfte der Urdarmwand dieser Form liefert.) — Im Verlaufe der nächsten 6 Stunden nähert sich die dorsale Urmundlippe von oben her der Ligatur, während sich der Dotterpfropf immer deutlicher seitlich und ventralwärts abgrenzt. Nach einer halben Stunde ist die obere Urmundlippe etwas weiter nach unten (gegen die Ligatur) gerückt, die ventrale Begrenzung des Ppropfes (ventrale Urmundlippe) etwas schärfer geworden, die seitlichen Abschnitte des Urmundes — etwa das mittlere, laterale und das ventrolaterale Drittel der ganzen seitlichen Hälfte desselben — sind nun äusserst tief und scharf begrenzt. Nach 3 Stunden ist die Urmundlippe U-förmig geworden, aber ihre Schenkel — das dorsolaterale Drittel des ganzen Randes — haben die in ihrer Fortsetzung gelegenen seitlichen Abschnitte des Urmundes unter der Ligatur noch nicht erreicht. — Erst 17 Stunden nach Beginn der Gastrulation ist der Urmund kreisförmig geworden und liegt dann zu einem Drittel auf der Dorsalseite der eng geschnürten Ligatur. Die Verkleinerung und das Verschwinden des Dotterpfropfes macht nun äusserst langsam Fortschritte. 8 Stunden später hat sein Durchmesser um ein Drittel abgenommen, nach weiteren 5 Stunden hingen die beiden Stücke bloss durch einen dünnen Stiel zusammen, der zum grössten Theil aus dem noch nicht verschwundenen Dotterpfropfe bestand. Der Urmund war also gewissermaassen in einen kleinen dorsalen und einen grösseren ventralen Abschnitt entzwei getheilt. Die seitlichen Urmundränder waren etwas dorsal von ihrer Mitte durchschnürt worden und hatten sich auf den beiden durch den Dotterpfropf zusammenhängenden Keinhälften ringförmig geschlossen. An der dorsalen Hälfte war die Medullarplatte angelegt und von schwachen Wülsten umgeben. Nach 12 Stunden hatten sich die beiden Hälften von einander getrennt. Die dorsale Hälfte hatte sich zu einem kleinen Embryo entwickelt, mit wohlausgebildeten, völlig geschlossenen Medullarwülsten, die ventrale Hälfte dagegen war rundlich, innen ausgehöhlt; von Medullarwülsten war nichts an ihr zu sehen. Auf einem Längsschnitte lassen sich deutlich drei verschiedene Complexe von Zellen unterscheiden. Zu äusserst liegt eine zusammenhängende Haut. Eingeschlossen von dieser Haut finden sich grosse Dotterzellen, die alle nach dem zugespitzten, abgerissenen Pol hin zusammengedrängt sind. Zwischen diesen Dotterzellen und der äusseren Haut liegt eine dritte, nach innen und aussen scharf abgegrenzte Schichte, die aber nicht ganz zusammenhängend ist. — Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese drei Zellcomplexe als Ektoderm, Entoderm (Dotterzellenmasse) und Mesoderm aufzufassen sind.

Bei sehr starken Einschnürungen längs der ersten Theilungsfurche kann es dazu kommen, dass schon im Blastulastadium durch den Druck der Ligatur, die in frontaler Ebene durch den animalen Pol und die Mitte der Seitenränder des virtuellen Blastoporus geht, die ektodermale Blastomerenschichte derart verdrängt und eingengt wird, dass nur die Dotterzellenmasse bezw. ihr oberflächliches Entodermfeld die beiden Hälften zusammenhält. (Wir haben es gar nicht nöthig, anzunehmen, dass, wie SPEMANN meint, durch die Einschnürung in der ersten Furche die beiden Blastomeren so weit getrennt werden, dass sie nur durch das vegetative Material zusammenhängen und sich getrennt furchen. Dies kommt wohl nur bei ganz hochgradigen Einschnürungen vor.) Auch in solchen Fällen (vergl. p. 455 ff.) gastruliren beide Hälften vollkommen selbständig. Die beiden Urmundabschnitte schliessen sich ringförmig und sind einander zugekehrt. Es entstehen zwei Gastrulae, die durch einen gemeinsamen Dotterpfropf mit einander verbunden sind, aber ganz verschiedene Entwicklungspotenzen besitzen. In dem einen Falle entwickelte sich die dorsale Hälfte nach 5 Tagen zu einem normal aussehenden Embryo von halber Grösse. — Die ovoide ventrale Hälfte besteht aus drei Complexen verschiedener Zellarten, die nach Lage und Aussehen nichts anderes als Ektoderm, Mesoderm und Entoderm sein können. . . . So viel ist sicher, dass zwar eine Differenzirung der drei Keimblätter stattgefunden hat, dass aber von Medullarplatte, Chorda und Urwirbel nicht die Spur vorhanden ist (p. 489). — Dieselben Resultate ergab frühzeitige frontale Durchschnürung des Keimes bei Beginn der Gastrulation. „Es unterliegt wieder keinem Zweifel, dass (an der ventralen Hälfte) eine Differenzirung in die drei Keimblätter stattgefunden hat, dass aber trotz anscheinend völlig erhaltener Lebensfähigkeit keine Spur von Chorda oder Medullarplatte sich entwickelt hat“ (p. 500).

Es sollen noch die wenigen, vereinzelt Fälle Erwähnung finden, in denen bei frontaler Schnürung auch die ventrale Hälfte einen Keim mit Medullarplatte, Chorda und Ursegmenten lieferte, der sich zu einem meist einseitig defecten Embryo entwickelte. So in dem einen Falle (1901, 68), wo im Zweizellenstadium nicht genau längs der ersten Furche, sondern im spitzen Winkel zu ihr geschnürt wurde. Nach 25 Stunden war auf beiden Hälften die Urmundanlage sichtbar, worauf durchgeschnürt wurde. 2 Tage später waren an beiden Hälften die Medullarplatten ausgebildet. — In einem anderen der 5 beobachteten Fälle dieser Art wurde ebenfalls die Einschnürung während der ersten Theilung, die Durchschnürung während der Gastrulation vorgenommen. Aus jeder Hälfte entwickelte sich ein Embryo; der dorsale war auf der linken, der ventrale auf der rechten Seite schwächer entwickelt bezw. letzterer defect (vollständiger Mangel der Urwirbel). Diese schwächere Entwicklung der einen Seite kam auch in den anderen Fällen zur Beobachtung — manchmal so ausgesprochen, dass man von einem Hemiembryo lateralis reden möchte“ (p. 505). Bei der Deutung dieser abweichenden Ergebnisse weist SPEMANN darauf hin, dass „durch geringe Variationen in der Lage der ersten Furchungsebene oder durch kleine Verschiedenheiten des Eingriffes die Ebene der Ein- und Durchschnürung eine wesentlich verschiedene prospective Bedeutung erhalten müsste. Die abgetrennte ventrale Keimhälfte würde manchmal das hintere Ende des virtuellen Embryo mitbekommen, manchmal nicht“. — „Dabei könnte manchmal die Schnürung etwas ungenau gewesen sein, manchmal die dorsale Zelle kleiner als die ventrale, manchmal beides zusammen“ (p. 517, 518). Ich schliesse mich dieser Auffassung SPEMANN's an. Das, was speciell in dem evident schräg geschnürten ersten Keime die ventrale Hälfte vom hinteren Ende des virtuellen Embryos mitbekommen hat, ist ein seitlicher winziger Abschnitt des terminalen axialen Keimbezirkes, der Appositionszone der dorsalen Urmundlippe, des Keimes für die Axengebilde des Embryos. Dieser ist, wie wir in den Fällen von *Duplicitas anterior* gesehen haben, in früheren Entwicklungsstadien noch sehr unregulirungsfähig, so zwar, dass seine seitlichen Abschnitte isolirt im Stande sind, bilateralsymmetrisch angeordnete Axengebilde zu produciren. Diese Fälle bieten gewissermaassen den Uebergang von der frontalen zur medianen Schnürung, es sind sozusagen schräge Verdoppelungen. Im Uebrigen sind diese Fälle ein neuerlicher Beweis dafür, dass das Material zur Bildung der Hirnplatte zu Beginn der Gastrulation nicht an der animalen Hälfte des Eies determinirt sein kann, denn die Hirnplatte der ventralen Keimhälfte hat

sich in einem in der Nachbarschaft der Frontalebene gelegenen Territorium entwickelt, welches unter normalen Umständen indifferent bleibt. Sie ist durch die Umregulierung und Selbstdifferenzierung eines seitlichen Abschnittes der dorsalen Urmundlippe entstanden, welchen die ventrale Keimhälfte in Folge der etwas schrägen Schnürung mitbekommen hat.

Wie SPEMANN ausdrücklich hervorhebt, bilden solche Fälle die Ausnahme. Die Regel ist, dass in Fällen reiner frontaler Schnürung die ventrale Hälfte nicht die Fähigkeit besitzt, die Medullarplatte, Chorda und Dorsalsegmente also axiale Gebilde zu produciren. Sie liefert ausschliesslich Ektoderm, Entoderm bezw. Dotterzellenmasse und peristomales Mesoderm. Ein anderes Ergebniss des Versuches war vom morphologischen Standpunkte aus auch nicht zu erwarten. Die ventralen und seitlichen Abschnitte der Gastrula, insbesondere des Urmundes, haben in diesen Fällen genau dasselbe producirt, was sie unter normalen Verhältnissen im räumlichen, ungestörten Zusammenhange mit der dorsalen Hälfte bilden. Es liegt also thatsächlich ein exquisiter Fall von Selbstdifferenzierung vor — wie dies bereits SPEMANN in Erwägung gezogen hat (p. 490). Die seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes sind an der Bildung der Axenorgane vollkommen unbetheiligt. Sie haben gerade so ihre specifischen, im Laufe der Phylogenese erworbene Entwicklungspotenz — vornehmlich zur Bildung des peristomalen Mesoderms, des Angiohämoblastems — wie die dorsale Urmundlippe. Im Vergleiche sind allerdings die Leistungen, welche die dorsale Urmundlippe übernommen hat, viel grossartiger — speciell bei Formen, die, wie der *Amphioxus*, noch kein ventrales peristomales Mesoderm erworben haben. Der ventralen Urmundlippe und den seitlichen Urmundrändern fällt also bei der Bildung des Embryos eine ebenso selbständige Aufgabe zu wie der dorsalen Urmundlippe. Wir dürfen daher nicht die ersten als „Nebendifferenzierungsgebilde“ betrachten, „die von den vor ihnen gelegenen Hauptdifferenzierungsgebilden (der dorsalen Urmundlippe) ihre Rolle zugetheilt bekommen“ (SPEMANN, p. 516). Im Vergleiche mit der dorsalen Lippe erscheint die Potenz der ventralen Lippe allerdings etwas „beschränkt“, sie ist aber nicht beschränkt worden, weil die ventrale Lippe niemals die Potenz zur Bildung der Axenorgane erworben hatte. — In einem anderen Sinne kann möglicher Weise die Potenz der ventralen Lippe secundär beschränkt worden sein, wenn nämlich die Wirbelthiere thatsächlich von Trochophora-ähnlichen Formen abstammen, für welche die Ausbildung ventraler Urmesodermzellen charakteristisch ist. — Niemals nimmt aber etwa die dorsale Blastomere der „ventralen Blastomere gewissermaassen das Material weg“ (p. 496). Es bedarf auch bei der Entfaltung der letzteren nicht „eines Anstosses“ (p. 252) oder einer „von oben nach unten fortschreitenden differenzirenden Wirkung“ (p. 496), sondern es ist thatsächlich „Mangel an differenzierungsfähigem Material“ (p. 252), welches die ventrale Hälfte nicht die Axengebilde des Körpers hervorbringen lässt. — So hat uns denn die morphologische Untersuchung — die Entwicklungsgeschichte — ganz bündige Antworten auf die bei der Vornahme der Experimente sich ergebenden Fragen gegeben und die — auch noch so geistvoll durchgeführte — Umschreibung der eigentlich so einfachen Vorgänge überflüssig gemacht. Es hat sich wiederum gezeigt, dass die experimentelle Forschung erst dann einsetzen sollte, wenn die morphologische Untersuchung einem gewissen Abschlusse nahe ist. Dann bildet diese zielbewusst durchgeführte Forschungsmethode eine überaus werthvolle Controlle und Ergänzung unserer auf der breiten Basis der morphologischen Untersuchung gewonnenen Auffassung.

Die Versuche SPEMANN's — insbesondere der eine Fall (1901, 92, p. 459) — beweisen also, dass etwa die ventralen zwei Drittel des Urmundrandes, also die ganzen mittleren Drittel der seitlichen Urmundhälfthen am Aufbau der Axengebilde des Embryos vollkommen unbetheiligt sind, dass ferner die kurzen, der dorsalen Hälfte verbliebenen peristomalen, zwischen der dorsalen Urmundlippe und der Ligatur gelegenen Mesodermkeime im Stande sind, das gesammte peristomale Mesoderm (Angiohämoblastem) des abgeschnürten dorsalen Keimes vicariirend zu erzeugen. Das ausschliesslich peristomale Mesoderm der ventralen

Hälfte differenziert sich in Fällen genauer frontaler Durchschnürung nicht in Blut und Gefäßzellen, sondern wird ebenso wie die übrigen Keimblätter dieser Hälfte abortiv. — Eine genauere Localisation der Anlage der Axengebilde des Keimes ermöglicht das eine — auch von anderen Experimentatoren bestätigte — Versuchsergebniss von EYCLESYMER (1898) an *Bufo* und *Amblystoma*. Eine an der dorsalen Urmundlippe zu Beginn der Gastrulation gesetzte Anstichmarke fand sich später am distalen Ende der Medullarplatte vor. Dieses Ergebniss ist insofern von besonderer Bedeutung, weil die Beobachtung in jener Entwicklungsphase erfolgte, wo sich die dorsale Urmundlippe gewissermassen im Stadium der Bifurcation befindet und das apponirende, angestaute Zellmaterial jener terminalen Proliferationsstätte auf die benachbarten dorsolateralen Randabschnitte des sagittalen Urmundspaltes übergreift. Dieses Ergebniss spricht also auch dafür, dass der Keim für die Axengebilde des Embryos dorsal gelegen ist.

Alle diese Thatsachen sind mit der Coneresenztheorie unvereinbar. Bevor wir jedoch diese Anschauung eingehender berücksichtigen, wollen wir die Bedingungen und Umstände zu ermitteln trachten, unter denen die als *Spina bifida* (HERTWIG) oder *Asyntaxia medullaris* (ROUX) beschriebenen Missbildungen zu Stande kommen. — Bekanntlich hat ROUX (1888) als erster solche Bildungen an Anurenlarven beobachtet. Er fand, „ohne dass ein Eingriff am Ei stattgefunden hatte“, dass „der Urmund sich nicht verengte, sondern die ganze weisse Unterseite des Eies noch sehen liess, während schon die Differenzirung der schwarzen Seite so weit vorgeschritten war, dass am Aequator des Eies neben dieser weissen Masse jederseits ein wohlausgebildeter Medullarwulst sich fand, der nur vorn und hinten mit dem der anderen Seite in Verbindung stand. — Die durchaus schwarze Oberseite liess dabei nach innen von den den Seitenrand bildenden Medullarwülsten die wohlgebildeten Urwirbelsegmente und die Haftnäpfe erkennen. Die Querschnitte durch diese Missbildung zeigen unter jedem der beiden Medullarwülste eine durch die halbe Anzahl der sie zusammensetzenden Zellen charakterisirte *Semichorda dorsalis* und lassen zugleich erkennen, dass der Entoblast fehlt“ (p. 526). — Dieselben Resultate erzielte HERTWIG (1892) durch Ueberfruchtung der Froseheier. Es kamen fast alle Grade einer Urmundspalte zur Beobachtung, ohne dass es indess, wie HERTWIG selbst bemerkt, gelungen wäre, die continuirliche Entwicklung dieser eigenartigen Bildungen zu verfolgen. So konnte HERTWIG mehrere Fälle einer totalen Urmundspalte sehen, die fast den ganzen Körper durchzog, in einem (extremen) Falle am vorderen Hirnende begann und an ihrem hinteren Ende von den paarigen Schwanzknospen begrenzt wurde (p. 268). Dabei fehlt jedoch, da der Keim schon als *Neurula conservata* wurde, eine genauere Localisation des vorderen Endes, es lässt sich daher nicht ohne weiteres behaupten, dass das vordere Ende des Hirnröhres thatsächlich der vorderen Commissur der Medullarfalten normaler Embryonen entspreche. — In diesem extremen Falle fehlte auch „jede Einstülpung, welche die erste Anlage einer Kopfdarmhöhle darstellen würde“ (p. 368). „In anderen Fällen war stets ein kleiner Theil der Kopfregion in nahezu normaler Weise ausgebildet.“ — „Kurz vor der Theilung des Nervenrohres hat sich rechts und links ein Hörbläschen von der Oberhaut abgeheftet, so dass wir die Stelle, wo der Kopf als geschlossenes Gebilde aufhört, in die Gegend des verlängerten Markes verlegen können“ (p. 378). Bei älteren Embryonen war die Spalte meist durch eine von vorn nach hinten und umgekehrt vorgehende Verwachsung der Spaltränder zur Obliteration gebracht. Zuletzt erfolgt in der Regel der Verschluss an der Wurzel des in abnormer Weise dorsalwärts gekrümmten Schwanzes. Besonderes Augenmerk richtete HERTWIG auf die Vorgänge bei der Bildung des Schwanzes. Er fand, „dass am hinteren Ende des Embryo der Urmund in einem kleinen Bezirk seine Beschaffenheit verändert. Während er sonst überall sich zur Rückenmarksanlage und zur Chorda differenziert, zu ersterer in seinem ektodermalen, zu letzterer in seinem entodermalen Blatt, unterbleibt der Differenzirungsprocess in der Gegend, welche zur Afterrinne wird.“ „Den sich in die oben genannten Organe differenzirenden Theil können wir als Keimring bezeichnen. Derselbe ist also nach hinten durch die Afterrinne unterbrochen. An dieser Unterbrechung bilden sich seine beiden Enden zu den Schwanz-

knospen aus, die über die Afterrinne hinaus wachsen und sich in derselben Weise wie die Keimringhälften in die einzelnen Anlagen, Rückenmark, Chorda, mittleres Keimblatt weiter sondern“ (p. 385). — Auf p. 382 bemerkt HERTWIG: „Bei Durchmusterung der Schnittserien durch den Rücken von verschiedenen Embryonen fällt die oft ungleiche Entwicklung der Organhälften an den beiden Urmundrändern auf. Von einem vollständig symmetrischen Verhalten führen Uebergänge zu Befunden, in denen es auf einer Seite des Urmundes zu gar keiner Organanlage gekommen ist. In einem solchen extremen Fall ist keine Spur einer Rückenmarkanlage, einer Chorda selbst eines mittleren Keimblattes vorhanden. Die Dottermasse ist auf der ganzen rechten Seite nur von einer dünnen Ektodermis überzogen, welche sich an der Stelle des Urmundrandes an die Dotterzellen ansetzt und dabei an einzelnen Strecken zu einer mehr oder minder weit vorspringenden Falte erhebt“ (p. 383). (An der betreffenden Abbildung Taf. 18, Fig. 27 scheint es, als ob am Uebergange des Ektoderms in das Entodermfeld der Dotterzellenmasse eine schmale peristomale Mesodermzone eingeschaltet wäre.) Auch GURWITSCH (1896) hat an in Salzlösungen aufgezogenen Keimen derartige hochgradige Asymmetrien wiederholt beobachten können. Von seinen Befunden scheinen mir diejenigen besonders beachtenswerth, die sich auf die topischen Beziehungen der Hirnplatte zum Urmundrande beziehen. So bemerkt GURWITSCH: „Das Lithiumchlorid bewirkt mannigfache Bildungen, die uns deutlich genug erweisen, dass die Entstehung der Medullarwülste aus dem Materiale der oberen Hemisphäre erfolgt und in keinem directen Zusammenhange mit den Urmundrändern steht. Wir sehen, dass die Medullarwülste in ihrer Länge und, was noch wichtiger, in ihrer Richtung ganz unabhängig von den Urmundrändern sind. In manchen Fällen legen sie sich hufeisenförmig an, fassen zwischen sich ein breites Feld und reichen gar nicht bis zum Urmundrand. In vielen anderen Embryonen weicht die Längsrichtung der Medullarwülste von einer zum Urmundrande senkrechten so bedeutend ab, dass die Medullarrinne auf einer ziemlich langen Strecke annähernd parallel mit den letzteren verläuft. In den soeben angeführten Fällen nimmt der schwarze Epiblast kaum mehr wie die Hälfte der Eikugel ein, und trotzdem sind die axialen Gebilde in einer ganz bedeutenden Länge angelegt und folglich mit voller Evidenz auf der ursprünglich schwarzen Hemisphäre entstanden.“ „Die Verhältnisse sind hier um so interessanter, als das Nervensystem schon eine sehr hohe Entwicklungsstufe erreicht hat, das Medullarrohr eine weitgehende Differenzirung zeigt, die Spinalganglien sehr gut entwickelt sind. Trotzdem ist die Urdarmwandhöhle nur ein sehr enger Spalt, die grössere Hälfte des Eies entbehrt des schwarzen Epiblastüberzuges, und auch in dem sonstigen Habitus blieb die vegetative Eihälfte auf einer sehr niederen Entwicklungsstufe zurück. — Die Medullarwülste sind in einer ziemlichen Ausdehnung angelegt, obwohl die ganze mit schwarzem Epiblast überzogene Partie des Embryos kaum die Hälfte der Eikugel einnimmt“ (p. 230). „Strychninlarven“ von *Bufo* zeigten „das bekannte Bild der Spina bifida: An einem ziemlich weit ausgebildeten Embryo ist der grösste Theil des Rückenmarks von einem riesigen, emporragenden Dotterpfropf eingenommen; letzterer wird von einem ringförmigen Wulst umgeben, dessen hinteres Ende zwei Anschwellungen, die beiden Schwanzknospen erkennen lässt“ (p. 231).

ROUX erklärt das Zustandekommen der fraglichen Bildung dadurch, „das das Material zur späteren Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Aequatorrande aus auf die Unterseite des Eies vorgeschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene mit einander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalocaudaler Richtung statt“ (p. 529). Bleibt das normale Herabwachsen der beiden seitlichen Hälften der Medullarplatte von dem Aequatorrand der Blastula her und damit auch die Vereinigung dieser beiden Hälften der Medianlinie auf der Unterseite aus, dann entsteht die von ROUX als „Asyntaxia medullaris“ bezeichnete Missbildung. „Es lag also hier nur eine Verzögerung des Herabwachsens der jederseitigen halben Dorsalplatte vom Aequator des Eies her vor, während die qualitative Differenzirung, dadurch nicht gehemmt, die Medullarwülste vor dem Verschmelzen der Dorsalplattenhälften herstellte“ (No. 21, p. 444). — HERTWIG pflichtet der Auffassung

ROUX's in seiner Urmundtheorie bei¹⁾ und präcisirt dieselbe dahin: „dass der Urmund sich bald nach seiner ersten Anlage durch Verwachsung seiner Ränder vom vorderen Ende an schliesst, während er sich nach hinten vergrössert und eine Zeit lang offen erhält. Die einzelnen Entwicklungsstadien eines Wirbelthierkeimes zeigen uns daher immer nur einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Abschnitt des Urmundes geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesamtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen, wo vom Beginne der Entwicklung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Einen solchen Befund geben uns die Froschmissbildungen, bei denen die Hemmung im Verschlusse des Urmundes den höchstmöglichen Grad erreicht hat. Hier dehnt sich der Urmund vom vorderen Ende der Anlage des Nervensystems und der Chorda dorsalis bis zum After also durch die ganze spätere Rückengegend des Embryos in ganzer Länge aus“ (p. 425). In consequenter Durchführung dieser Auffassung stellt sich nur HERTWIG selbst in Gegensatz zu seiner ursprünglichen, auf gründlicher Untersuchung der *Triton*-Entwicklung basirenden Erkenntniss (1883, p. 297; vergl. auch oben p. 674) und behauptet nun: „In der Rückenrinne erblicke ich jetzt die Nahtlinie, in welcher bald nach dem Beginne der Gastrulation die Urmundränder sich in einer von vorn nach hinten langsam fortschreitenden Richtung in der Medianebene zusammengelegt haben und verschmolzen sind“ (p. 429). „Die Vergrösserung des Urmundes nach hinten“ stellt sich HERTWIG in der Weise vor, dass „der offen bleibende Theil sich eine Zeit lang durch Wachsthum (Einschieben durch Theilung neugebildeter Zellen) ergänzt“ (p. 432). — Auch hinsichtlich der Anlage des Mesoderms glaubt HERTWIG in consequenter Durchführung der Urmundtheorie neue Gesichtspunkte gewonnen zu haben, die seine classischen Untersuchungen vom Jahre 1883 „in einem klareren Lichte erscheinen lassen“ (p. 428). — „Ich liess dasselbe sich nicht nur in der Umgebung des Urmundes, sondern auch zu beiden Seiten der Chordaanlage dadurch bilden, dass sich Zellenmassen, welche die Cölomtaschen darstellen, zwischen die beiden primären Keimblätter einstülpen. RABL unterschied hierauf, je nachdem der erste oder der zweite Bildungsmodus stattfindet, einen peristomalen und einen gastral Mesoblast. Diese Unterscheidung hat nur die Bedeutung einer topographischen Eintheilung des Mesoblast nach den Verbindungen, die er auf gewissen Entwicklungsstadien mit den Nachbarorganen zeigt. Eine tiefere, genetische Bedeutung kommt derselben nicht zu. Denn da die Chordaanlage sich an der Verschmelzungsstelle der Urmundränder bildet, so ist das zu ihrer Seite befindliche mittlere Keimblatt ebenfalls durch Einfaltung an den Urmundrändern entstanden zur Zeit, als dieselben sich noch nicht in der Nahtlinie verbunden hatten. Alles, was auf vorgerückteren Entwicklungsstadien nach der Ausdrucksweise von RABL in topographischer Beziehung als gastral Mesoblast bezeichnet werden kann, ist auf jüngeren Entwicklungsstadien ebenfalls peristomal gewesen und erst durch den Verschmelzungsprocess der Urmundränder gastral geworden“ (p. 429). Die Bildung der ventralen Urmundlippe stellt sich HERTWIG nun folgendermaassen vor: Der Gastrulationsprocess erstreckt sich über einen längeren Zeitraum und schreitet von vorn nach hinten fort. Caudalwärts vergrössern sich die seitlichen Urmundlippen, indem sich an der Randzone die Cölomtaschen durch Einstülpung weiter ausdehnen, sie schliessen sich endlich an einer der ersten Einstülpung vis à vis gelegenen Stelle der ursprünglichen Keimblase zu einem Ring („Entstehung der ventralen Urmundlippe“) (p. 431). — Eine etwas eigenartige Auffassung vertritt endlich GURWITSCH hinsichtlich der Entstehung der Spina bifida: Wir sind nämlich vollständig berechtigt, anzunehmen, dass wir es in unseren Fällen von Spinae bifidae, die wir sowohl in den „Strychnin“- wie in den „Koffeinembryonen“ beobachtet haben, mit reinen Berstungsproducten zu thun haben, und dass die von HERTWIG für seine analogen Fälle angenommene Auffassung der Embryonen als Hemmungsmisbildungen uns nicht gerechtfertigt erscheint. Der Umstand, dass die meisten

1) Doch weist HERTWIG darauf hin, dass von einer Darmblattlosigkeit (Anentoblastia), wie ROUX die Missbildung auch genannt hat, keine Rede sein könne. In der That ist die ganze auf einem Querschnitt durch eine Spina bifida zwischen den beiden Semichordae frei liegende, die Dotterzellenmasse begrenzende Zellschichte ein echtes Entoderm und entspricht einer schräg transversalen Zone des *Amphioxus*-Urdarmes.

der HERTWIG'schen Embryonen streng bilateralsymmetrisch sind, liesse sich einfach darauf zurückführen, dass die Spaltung der Dorsalplatte schon auf einem Stadium stattgefunden, wo von der Missbildung der Axialorgane noch keine Rede war, so dass es sehr wohl möglich gewesen, dass eine ziemlich genaue Halbierung des Materiales für die später auftretenden Medullarplatten und Semichordae stattgefunden hat“ (p. 233). „Die Spinae bifidae der Strychnin- und Coffeinculturen fassen wir nach dem oben Auseinandergesetzten nicht als vitale, sondern als deletäre Erscheinungen, bedingt durch ein Aufquellen der nekrotischen Dottersubstanz auf“ (p. 256). In seinem Resumé theilt GURWITSCH noch die Beobachtung mit: „NaCl und NaBr sind zwei Stoffe, deren Vorhandensein in bestimmten Concentrationen im Zuchtwasser eine exquisite Anencephalie der Froschembryonen hervorruft. Das Lithiumchlorid beeinflusst noch stärker als Kochsalz die Blastoporusregion des Embryos, wirkt dagegen fast gar nicht auf den Hirntheil desselben ein“ (p. 256).

Aus dem über das Zustandekommen der Spina bifida Angeführten ergibt sich, dass die Abschwächung der Entwicklungspotenz des Keimes und der vegetativen Eihälfte bzw. des sie bedeckenden Entodermfeldes im Besonderen eine Vorbedingung für die Entstehung dieser Missbildung ist. Viel markanter, als unter normalen Umständen, macht sich der behindernde Einfluss der inactiv, geradezu passiv gewordenen, späterhin absterbenden und aufquellenden Dotterzellenmasse auf den Vollzug der Gastrulation und der Längenentwicklung des Keimes bemerkbar. Der Urmund kommt im Bereiche des Aequators, oft sogar oberhalb desselben zur Anlage. Die vorquellende Dotterzellenmasse weitet ihn noch mehr aus, als unter normalen Umständen. Das Ektodermfeld nimmt sich an der Oberfläche des Eies wie eine Calotte aus. Die Invagination der (sich pigmentirenden) Randzone des Entoderms — die GURWITSCH ganz treffend als activen Entoblast bezeichnet — sowie der Keimbezirke des Chordablastems und des axialen Mesoderms kommt in annähernd normaler Weise zu Stande. Das Entodermfeld der Dotterzellenmasse hingegen (passiver Entoblast nach GURWITSCH) bleibt vollkommen immobilisirt und zeigt keine Anzeichen der von KOPSCH nachgewiesenen Zellverschiebung und Wanderung. — Besonders eingreifend wird aber die Längenentwicklung des Keimes behindert, die, wie wir oben gesehen haben, einerseits durch das appositionelle Wachsthum der dorsalen Urmundlippe, andererseits durch die intussusceptionelle Flächenausdehnung der seitlichen und ventralen Wandabschnitte der Gastrula zu Stande kommt. Während sich unter normalen Umständen der Urmundrand in jener ersten Phase der Längenentwicklung fast ungestört concentrisch oder ein wenig dorsalexcentrisch verengern kann, muss er sich bei Spina bifida-Keimen zuerst über den Aequator der passiven, vorquellenden Dotterzellenmasse vorschieben, sich also zuerst wie bei meroblastischen Anamniern erweitern — um sich dann erst verengern zu können. Dazu kommt es nun in den meisten, hochgradigen Fällen gar nicht. Der Urmundrand ist gewissermaassen noch nicht so umregulirt, dass er sich den geänderten Verhältnissen so rasch anpassen und den Dotter so überwachsen kann, wie z. B. bei Teleostiern oder — in etwas modificirter Weise — den Selachiern. Das Vorwachsen der seitlichen und ventralen Randabschnitte des Urmundes macht also ganz minimale Fortschritte. Daran hindert sie ihre innige Verbindung mit dem Ektodermfeld der Dotterzellenmasse, die bei jenen Meroblastiern durch secundäre Isolirung gelöst wird. Der Urmund bleibt also lange Zeit weit geöffnet, und aus ihm quillt die absterbende Dotterzellenmasse hervor. Derjenige Randabschnitt, der sich den geänderten Verhältnissen am ehesten anpassen kann und in Folge seiner gesteigerten Entwicklungspotenz dem vorgelagerten Widerstand ausweichen kann, ist die dorsale Urmundlippe, der proliferirende Keim für die Axenorgane des Embryos. Die Thätigkeit dieser terminalen Wachstumszone vollzieht sich wie unter normalen Umständen. Sie verlängert sich zunächst durch intussusceptionelle Entfaltung vorwiegend nach vorn hin, gleichzeitig setzt auch schon ihre appositionelle Thätigkeit ein, indem sie in einem mittleren Abschnitte der anfänglich einheitlichen Wachstumszone den segmentirten Körperabschnitt anzulegen beginnt (apponirte intermediäre Zone). Hierbei muss sie dem Fortgange der Apposition entsprechend zurückweichen. Unter normalen Verhältnissen vollzieht sich dies in der ersten Phase der Längenentwicklung — bis

zum Verschwinden des Dotterpfropfes fast unbehindert. Bei *Spina bifida*-Keimen wird ihr das durch die vorgelagerte mächtige Dotterzellenmasse völlig unmöglich gemacht. So bleibt denn der apponirenden, dorsalen Urmundlippe nur der Ausweg nach vorn oder lateralwärts offen. Im ersteren Falle würde sie zu einem punctum fixum werden, und die apponirten Axengebilde würden nach vorn zurückweichen. In Folge der Beugung des calottenförmigen Ektodermfeldes, in welches sich ohnedies schon die intussusceptionell vorwachsende Kopfanlage vorschiebt, dürfte ein ausgiebigeres Zurückweichen der apponirten Axenorgane in dieser Richtung sehr erschwert sein. So bleibt also nur noch der Ausweg nach der Seite hin offen, entlang den maximal gedehnten seitlichen Urmundrändern. Diese bieten hierfür entschieden die günstigsten Verhältnisse, d. h. den geringsten Widerstand dar. Dieser Ausweg kann nach beiden Seiten oder nur in einer Richtung betreten werden. Im letzteren Falle kommt es zu jenen hochgradigen Asymmetrien; das Medullarrohr, die Chorda verlaufen parallel dem Rande des Urmundes und biegen dorsomedian unter fast rechtem Winkel in die median eingestellte Kopfanlage um. Auf der gegenüberliegenden Seite bietet der Urmundrand das für diese Randabschnitte charakteristische Verhalten. Zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm der Dotterzellenmasse die kümmerlichen Reste des kolossal in die Länge gezogenen (und daher am Querschnitte ganz unansehnlichen) peristomalen Mesodermkeimes. Doch scheint es in solchen Fällen nicht zu einer völligen Umbiegung der apponirenden Wachstumszone nach der einen Seite zu kommen. Es fehlt nämlich dem ausbiegenden Körpertheile die eine Segmentreihe. (Es ist auch nicht angegeben, ob an demselben auch die beiden Spinalganglienreihen angelegt sind.) Jedenfalls kommen solche Fälle viel seltener zur Beobachtung, da ein völliges Umbiegen der terminalen Wachstumszone nach der einen Seite, also um fast 90° doch auf grössere Schwierigkeiten stösst, als eine Theilung in zwei Schenkel. Dass dies aber möglich ist, beweisen auch jene Fälle von frontalen Einschnürungen des *Triton*-Keimes, in denen die Medullarplatte auch eine Strecke weit parallel der Ligatur umbiegen kann. — In der Regel wählt die dorsale Urmundlippe bezw. der terminale Appositionskeim den ersteren — ich möchte fast sagen den natürlicheren — Ausweg, sie theilt sich — indem sie nach vorn die Axengebilde apponirt — in zwei symmetrische Hälften, die nun im gleichen Tempo längs den seitlichen Urmundrändern auseinander- und zurückweichen. In diesem Fall wird also jener Nothausweg, den die dorsale Urmundlippe vorübergehend auch unter normalen Verhältnissen in der zweiten Phase der Längenentwicklung wenigstens in seinen allerersten Anfängen zu benutzen scheint, voll und ganz betreten und ausgenützt. Die unter normalen Verhältnissen geradezu andeutungsweise vorhandene, ganz minimale, mediane Einfurchung oder Bifurcation der dorsalen Urmundlippe (die sogenannte Urmundnaht) wird durch die Divergenz beider Hälften immer grösser, es kommt zu einer völligen Spaltung des anfänglich unpaaren Keimes der Axengebilde, dessen beide Hälften nun unabhängig von einander in den Bahnen der gedehnten, seitlichen Urmundränder allmählich zurückweichen. Eingehendere Untersuchungen werden noch zu erweisen haben, in welcher Weise die successive Verdrängung dieser Randabschnitte erfolgt, ob durch ein Zurückbleiben im Wachstum oder durch ein allmähliches Vorschieben des Zellmaterials derselben über die Dotterzellenmasse. Das eine aber steht unbedingt fest, und ist auch a priori nicht anders zu erwarten, dass die beiden Hälften der terminalen Appositionszone nicht bis an die ventrale Urmundlippe vordringen. Unter allen Umständen bleiben die ventrolateralen Abschnitte des Urmundrandes in ihrer ursprünglichen, specifischen Anordnung erhalten und bilden den von HERTWIG als Afterrinne bezeichneten Abschnitt. Der in diesem Abschnitte enthaltene, peristomale Mesodermkeim entfaltet sich wie unter normalen Bedingungen und liefert einen ventralen Abschnitt des Angiohämoblastems. An der proximalen Grenze dieses Abschnittes erheben sich die beiden Hälften des dorsalen Appositionskeimes über die Oberfläche und bilden nun selbständig, vollkommen frei und unbehindert als Schwanzknospen die paarig angelegten Axenorgane des Schwanzes. So erklären sich also jene hochgradigen Spaltbildungen, die von der Region der Hörblase bis ans Schwanzende reichen. Es ist — um den oben gewählten Vergleich weiter auszuführen — gerade so, wie wenn wir dem Vegetationskegel

eines Pflanzensprosses einen unnachgiebigen, keilförmigen Widerstand vorgelagert hätten. Sein proliferirendes, freies Ende wird sich nach den ersten Phasen der Einfurchung und Gabelung gespalten zu beiden Seiten des Widerstandes vorbeischieben, wobei dann die Zweitheilung auch auf die von ihm nach rückwärts zu apponirten Gebilde übergreift. Stets ist aber der apponirende Endabschnitt immer derselbe Keim geblieben — schier unerschöpflich in seiner Entwicklungspotenz. — So ist es auch bei den *Spina bifida*-Embryonen. Ob die terminale Appositionszone so wie beim *Amphioxus* während der ganzen Entwicklung einheitlich, dorsomedian sich vorschiebt, oder wie bei *Ceratodus* und den Amphibien während einer kurzen Phase der Längenentwicklung bei der Bildung eines mittleren Rumpfabschnittes ein wenig eingefurcht, im Uebrigen aber unpaar sich entfaltet oder endlich unter abnormen Verhältnissen, median eingeschlitzt und in zwei Hälften getheilt, nach vorn die Axenorgane anlegt, es ist doch immer dieselbe proliferirende Wachstumszone, das unmittelbare Derivat der dorsalen Urmundlippe. — In typischen Fällen greift die Spaltung nicht über die Region der Hörbläschen nach vorn vor. Sind aber wirklich noch weiter vorn gelegene Abschnitte eingespaltet — wie in jenem extremen HERTWIG'schen Falle, der aber keine genaue Projection des vorderen Spaltendes auf den normalen Vorderkopf gestattet — dann müssen wir annehmen, dass sich der behindernde Einfluss der Dotterzellenmasse schon im Blastulastadium geltend gemacht hat, in welchem ein Theil des zur Bildung der dorsalen Urmundlippe bezw. des Neuralfeldes qualificirten Materials allmählich gegen den Aequator vorgeschoben wird. Es würde also dann bereits die allererste Anlage der dorsalen Urmundlippe, des Keimes für die Axengebilde des Embryos, eine abnorme Anordnung erfahren haben. Es wären dies dann die höchstgradigen Störungen in der Längenentwicklung, die überhaupt denkbar sind. Das thatsächliche Vorkommen eines solchen extremen Falles ist indess noch nicht bestimmt erwiesen. GURWITSCH fand auch in jenen Fällen von ganz hochgradigem Vortreten der Dotterzellenmasse die Hirnplatte stets einheitlich — auch morphologische Befunde, ferner die Anstich- und Schnürungsversuche sprechen dagegen, dass das vordere Kopfende am dorsalen Rande des Urmundes zur Anlage kommt. Möglicher Weise könnte in dem einen HERTWIG'schen Falle auch ein geringerer Grad von Anencephalie vorliegen, die, wie GURWITSCH mitgetheilt hat, für gewisse Schädigungen geradezu specifisch ist.

Der Ausgleich der Spaltbildung kann nachträglich durch eine secundäre Conrescenz der paarig angelegten mittleren Axenorgane zu Stande kommen, wodurch dann wieder annähernd normale Verhältnisse hergestellt werden. Diese Verwachsung kann früher oder später, in ganzer Ausdehnung oder nur partiell erfolgen — so kommen dann die verschiedenen Grade der Spaltbildung bei älteren Embryonen zu Stande (*Katadidymi*, *Mesodidymi*). ROUX hat also mit seinem Ausdrücke „*Asyntaxia medullaris*“ nur jenen Zustand charakterisirt, der durch das Ausbleiben der nachträglichen Vereinigung der gespaltenen Hälften herbeigeführt wird. Insofern hat dieser Ausdruck seine Berechtigung. Er besagt aber nichts über das eigentliche Wesen dieser Missbildung. Für dieses ist es vollkommen gleichgültig, ob eine nachträgliche Reparation der Spaltbildung stattfindet oder nicht. Es hat sich gezeigt, dass die Spaltbildung kein primärer, d. h. unter normalen Verhältnissen bestehender Zustand ist. Es ist, wie bereits SCHULTZE (1898) hervorgehoben hat, unstatthaft, aus dem Vorhandensein einer *Spina bifida* darauf zu schliessen, dass am normalen Keime das Material für die Bildung der Medullarwülste in der Urmundrandzone aufgespeichert sei und erst secundär durch eine mediane Conrescenz an der Ventralseite zur Vereinigung komme. Die *Spina bifida* ist somit als ein abnormer, durch die Behinderung und Ablenkung der Längenentwicklung geschaffener Zustand anzusehen, sie ist insofern also eine Hemmungsbildung, weil das normale Längenwachsthum in der Medianebene behindert ist. Sie ist aber vor allem eine Spaltbildung, weil sich der terminale Appositionskeim in Anpassung an den ihm vorgelagerten Widerstand der Dotterzellenmasse — in typischen Fällen entzwei spaltet und das Hinderniss gewissermaassen umwächst. Es scheint mir also der von HERTWIG vorgeschlagene, beschreibende Ausdruck das Richtige zu treffen. Der Ausdruck *Asyntaxia* (bezw. *Syntaxia*) *medullaris* charakterisirt gewissermaassen den tertiären, durch die Nicht-

vereinigung bzw. Vereinigung der gespaltenen Abschnitte charakterisirten Zustand, die Bezeichnung *Spina bifida* hingegen das eigentlich Abnorme, den secundären Zustand, die veränderte Anordnung und Wachstumsrichtung des unter normalen Umständen dorsal gelagerten Keimes für die Axenorgane des Embryos.

In der Divergenz HERTWIG 1883 und HERTWIG 1892 muss ich mich entschieden auf die Seite des Ersteren stellen. Was HERTWIG damals ganz objectiv geschildert und abgebildet hat: dass der Urmundspalt und die Rückenrinne „in ihrer Genese vollkommen verschieden sind“ (p. 297), besteht auch heute noch zu Recht, durch zahlreiche Beobachtungen und Experimente bestätigt. Der Urmund, das Grenzgebiet zwischen dem Ektoderm- und Entodermfeld, seitlich und ventral durch die Einlagerung des peristomalen Mesodermkeimes charakterisirt, ist sozusagen ein festes Gebilde, dessen vom Beginne der Gastrulation an bestehende Anordnung im Laufe der Entwicklung nicht wesentlich verändert wird. Der Urmund verengt sich wohl, sein Rand wird kürzer, aber die integrirenden Bestandtheile desselben bleiben so lange unverändert, bis sie die Leistungen, zu denen sie schon von Anfang an unter dem Einflusse gewisser Correlationen bestimmt waren, vollführt haben. Die Thatsache allein schon, dass die seitlichen und ventralen Abschnitte des Urmundrandes noch vor Beendigung der relativen Längsentwicklung des Rumpfes nach vollzogener Ausschaltung des peristomalen Mesoderms zum einfachen Umschlagsrand (Afterrand) werden, ohne dass dadurch die Längsentwicklung auch nur im geringsten beeinflusst wird, ist mit dieser Hypothese unvereinbar. Wenn HERTWIG ferner behauptet, dass das ventrale peristomale Mesoderm durch die mediane Vereinigung der ventralwärts vordringenden Cölomfalten entsteht, so verlässt er damit den Boden objectiver Befunde. Es lassen sich keine stricte Beweise dafür erbringen, dass das ventrale peristomale Mesoderm ausser dem Angiohämoblastem, welches es ganz sicher liefert, auch Seitenplattenabschnitte producirt. Es ist vielmehr in hohem Grade wahrscheinlich, dass die axial entstandenen Seitenplatten das gesammte peristomale Mesoderm — bis zum vorderen Ende der das Endocardium liefernden Randzone — bei ihrer ventralwärts gerichteten Ausbreitung überwachsen. Dies vollzieht sich unter Bildung eines ventromedianen Gekröses. Es verhalten sich also die Seitenplatten ganz ähnlich, wie beim *Amphioxus*, der bekanntlich kein ventrales peristomales Mesoderm besitzt. — Das peristomale und das axiale (gastrale) Mesoderm sind also ihren Leistungen und ihrer Anlage nach wesentlich verschiedene Mesodermabschnitte, deren Keime zwar unmittelbar an einander grenzen. Das axiale Mesoderm ist nicht, wie HERTWIG annimmt, seiner Längsseite, sondern vielmehr seiner caudalen Schmalseite nach peristomal. Dieses distale Ende ist an der dorsalen Urmundlippe in jenen peristomalen Mesodermring eingeschaltet, der nur dorsomedian durch das Chordablastem unterbrochen erscheint. Von einer — mittelbaren — Conrescenz der axialen Mesodermkeime kann demnach keine Rede sein.

RABL hat in seinem Vorworte zur Theorie des Mesoderms (1896, p. XVI) einer ventral-excentrischen Verengung des Urmundes das Wort geredet. „Die Urmundränder rücken gegen einen excentrisch gelegenen Punkt des Urmundes vor, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht. Der Gastrulamund nimmt anfangs nahezu den ganzen Rücken ein, er verkleinert sich in der Richtung von vorn nach hinten, und sein letzter Rest bleibt als eine kleine, dorsal am Hinterende des Rückens gelegene Oeffnung noch lange erhalten. Diese Art der Verkleinerung des Urmundes ist nun sicherlich keine Conrescenz, denn die Urmundränder verwachsen nicht längs einer von vorn nach hinten ziehenden Linie. Wenn man aber meine Auffassung anerkennt, so wird man die Conrescenztheorie HERTWIG's verwerfen müssen. Bei meiner Auffassung erklären sich alle Missbildungen, die HERTWIG beschrieben hat, in durchaus ungezwungener Weise. . . . Wenn der Urmund sich nicht in der von mir geschilderten Weise verkleinert, sondern in Folge irgend eines Hindernisses weit offen bleibt, nun aber doch die Differenzirung der Keimblätter ihren Fortgang nimmt, so wird es notwendiger Weise zur Bildung eines doppelten Medullarrohres, einer doppelten Chorda etc. kommen müssen.“ RABL scheint also anzunehmen, dass die Differenzirung dieser Gebilde auch unter normalen Verhältnissen an den seitlichen Urmundrändern erfolgt, sonst könnten sie ja doch bei der Hemmungsbildung nicht paarig sein. Damit stellt sich aber

RABL auf den Boden der Hypothese von ROUX, nach welcher der Keimbezirk des Medullarrohres am oder nahe dem Urmundrande gelegen ist, auf jene als irrtümlich erkannte Basis, auf welche die Conrescenztheorie gegründet wurde. Nach RABL sollte also die Rückenplatte durch ein ventral-excentrisches Vorwachsen der Urmundränder zu Stande kommen. Dies erscheint noch annähernd plausibel. Wie aber die nach seiner Auffassung im weiten Urmundrande gelegene, also zum (grossen) Theile bilateral angeordnete Chordaanlage auf solche Weise zu einem dorsomedianen Stab umgewandelt wird, hat uns RABL nicht verrathen. Seinem Schema nach müsste sie am Schlusse der Einengung eng zusammengekrümmt am Blastoporusrande gelegen sein. Die Längenentwicklung der paarigen axialen Mesodermanlagen ist auf Grund des vorgewiesenen Schemas überhaupt nicht vorstellbar. — Ob also RABL die „Verschlimmbesserung“, die HERTWIG nach seiner Ansicht an der Conrescenztheorie durchgeführt hat, wettgemacht, erscheint mir einigermaassen fraglich. Jedenfalls ist die Ansicht, dass der Gastrulamund dem Rücken des Embryos entspricht und der Urmund sich ventral-excentrisch verengt, durch RABL's aphoristische Ausführungen noch keineswegs bewiesen. Der Urmund ist bei Beginn der Invagination allerdings weit geöffnet, wozu die Ansammlung der Dotterzellenmasse das ihre beiträgt. Er ist es aber auch beim *Amphioxus* und kann in dieser Form weder als Mundöffnung (wie z. B. bei der Trochophoralarve, den Anneliden, den Mollusken und anderen Wirbellosen) noch als Afteröffnung persistiren. Er muss also verengt werden. Diese Verengung erfolgt nun annähernd concentrisch — je nach dem Verhalten der seitlichen Lippen — zu einer frontal oder median gestellten Oeffnung. Die Urmundränder werden, indem sie radiär vorwachsen, verkürzt, ihr Zellmaterial wird zum Theil bei der Längen- bzw. Flächenentwicklung der Gastrula aufgebraucht. In ihren Leistungen bleiben sie sich jedoch gleich. Speciell die Axenorgane werden ausschliesslich von der dorsalen Lippe producirt, und diese allein repräsentirt den virtuellen Rücken des Embryos. Der Gastrulamund aber verengt sich zum After. — So hat sich denn gezeigt, dass die Spina bifida nicht als die Basis, sondern vielmehr als der Prüfstein unserer Anschauungen über die Längenentwicklung des Keimes zu betrachten ist. —

Hinsichtlich der prospectiven Bedeutung der beiden ersten Blastomerenpaare kann auf Grund der morphologischen Untersuchung für den Fall des normalen Ablaufes der Entwicklung und der regulären Uebereinstimmung der einen der beiden ersten Furchungsebenen mit der medianen Symmetrieebene des Körpers — es sind ja in dieser Hinsicht nicht unerhebliche Abweichungen beobachtet worden — behauptet werden, dass der weitaus grösste Theil des Körpers von den Abkömmlingen des dorsalen Blastomerenpaares geliefert wird. Sämmtliche Axengebilde und deren Derviate, das gesammte Nervensystem, die Chorda, die axialen Mesodermflügel und ihre sich sowohl dorsal- wie ventralwärts vorschiebenden Abschnitte (Cölonwand, Angliiosklerotome, Myotomfortsätze) sowie ein ansehnlicher, bis zur Schwanzspitze reichender Abschnitt der dorsalen Darmwand und des peristomalen Mesoderms (Angiohämoblastems) werden von bestimmten Abkömmlingen des dorsalen Blastomerenpaares geliefert, die im Blastulastadium einen ganz umschriebenen, in der dorsalen, äquatorialen Region gelegenen Zellcomplex bilden (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1). Die Abkömmlinge des ventralen Blastomerenpaares bilden etwa die ventrale Hälfte der abortiven Dotterzellenmasse und des dieselbe bedeckenden Entodermfeldes, einen ventralen Abschnitt der Rumpfhaut und einen kleinen ventralen Abschnitt des Angiohämoblastems (ca. 30 Proz. der Blutzellen und das zum grossen Theile der Rückbildung verfallende Dottergefässnetz). Alles Uebrige entsteht von der Dorsalseite des Keimes aus. Ich nehme den Procentsatz der Blutzellen deshalb so niedrig an, weil ein grosser vorderer Abschnitt des Angiohämoblastems — der ventralen Randzonen der Mesodermflügel — von jenen dorsolateralen an die axialen Ursprungszonen angrenzenden Abschnitten des peristomalen Mesodermkeimes geliefert wird. Letzterer bildet auch im Schwanzgebiete die Vena subintestinalis. Auch der grösste Theil des Endocardiums wird von den vordersten, zuerst angelegten, dorsolateral entstandenen Abschnitten der Randstreifen geliefert. Gerade diese vorderen in der Körpermitte gelegenen Abschnitte der

Randstreifen produciren die Mehrzahl der Blutzellen. Es erscheint also das dorsale Blastomerenpaar im Vergleiche zum ventralen beim normalen Ablaufe der Entwicklung geradezu totipotent, auf keinen Fall aber äquipotent mit diesem.

Der Versuch der experimentellen Feststellung der prospectiven Bedeutung und zugleich des Selbstdifferenzierungsvermögens der ersten Blastomeren ist bekanntlich zuerst von ROUX (1888) unternommen worden, und zwar in der Weise, dass eine oder mehrere der vier ersten Blastomeren durch Anstich verletzt und aus der Entwicklung ausgeschaltet wurden. ROUX erhielt auf diese Weise jene abnormen Gebilde, die er als *Semiembryones anteriores, laterales* (und *posteriores*) bezeichnete. Der Ausfall dieser Versuche hing also davon ab, ob die verletzten Blastomeren zur Seite der medianen oder der frontalen (nach ROUX transversalen) Theilungsebene gelegen waren. Was nun zunächst die seitlichen Halbbildungen, die sogenannte „*Hemipooeisis lateralis*“ anbelangt, so zeigt sich, dass an der Seite der operirten Blastomere, die sich in eine blasige, sich zersetzende Dottermasse umwandelte, eine Blastula- und Gastrulahälfte (*Semi-blastula, Semigastrula* nach ROUX) entstand, welch' letztere eine typische halbe Dorsalplatte (dorsale Wachstumszone) aufwies. Diese bildete eine halbe Medullarplatte, eine halbe, sich allmählich stabförmig gestaltende Chorda und eine Reihe von Dorsalsegmenten aus. In manchen Fällen — nicht immer — entwickelte sich an der Grenze der operirten Seite von vorn nach hinten fortschreitend die andere Hälfte der Axenorgane. „Findet diese Postgeneration bei *Hemiembryones laterales* statt, so holt sie in der Bildung des zweiten Medullarwulstes die andere Hälfte ein, und die Entwicklung schreitet dann in beiden Antimeren weiter, das Medullarrohr wird geschlossen, der Kopf und Schwanz und die Ursegmente des Rumpfes werden beiderseits zu normaler Gestalt ausgebildet. Zum Theil entstehen dabei muntere, zum Theil aber auch bei äusserlich normaler Gestaltung matte, schwächliche, leicht absterbende Kaulquappen. Manchmal auch ist die Postgeneration unvollkommen oder sie bleibt ganz aus, während sich die entwickelnde Hälfte weiter differenzirt“ (p. 487). In diesem letzteren Falle war also offenbar die eine der beiden seitlichen Blastomeren abgetödtet worden, und die Längenentwicklung der von der anderen gelieferten, dorsalen halben Wachstumszone vollzog sich einseitig. Die dorsomediane Grenze des Urmundrandes lässt sich in solchen Fällen aus begreiflichen Gründen nicht genau angeben. — Im ersteren Falle hingegen hat sich die eine Blastomere in Anpassung an die geänderten nachbarlichen Verhältnisse zu einem totipotenten Keim entwickelt. Der unter normalen Verhältnissen, im ungestörten Zusammenhange mit der anderen Keimhälfte nur die eine Hälfte der Axengebilde liefernde Abschnitt der Dorsalplatte hat sich in ein bilateralsymmetrisch angeordnetes System umgewandelt und auf der Seite, wo normale nachbarliche Verhältnisse bestanden, etwas frühzeitiger die Axengebilde producirt, als auf der anderen, wo die abgetödtete Keimhälfte für die Längenentwicklung ganz neue äussere Bedingungen schuf. Diese Anpassung oder Umregulirung der Dorsalplatte kann nun eintreten, in anderen Fällen aber bleibt sie aus, und dann kommt er zur Bildung eines *Hemiembryo lateralis*.

Ganz anders steht es nun mit der Bildung des sogenannten *Hemiembryo anterior*. In diesen Fällen wurde die eine der durch die frontale Theilungsebene geschiedenen Blastomeren verletzt, und zwar — wie der Erfolg zeigte — die ventrale. Die von ROUX abgebildeten Halbembryonen zeigen ein ganz charakteristisches Verhalten. Sie sehen genau so aus, wie man es auf Grund morphologischer Untersuchungen mit aller Bestimmtheit, in ganz eindeutiger Weise zu erwarten hat. Die Abkömmlinge der einen dorsalen Blastomere haben eine regelrechte dorsale Urmundlippe (*Dorsalplatte*) gebildet, die an dem bereits gegen die operirte Hälfte zurückgewichenen Urmundrande nach beiden Seiten umzubiegen scheint. „Durchschnitte bekunden den normalen inneren Bau der Medullarplatte mit ihren Medullarwülsten, sowie der Chorda, des Mittelblattes und des Entoblast, welcher letztere aber eine nur spaltförmige, also für den Kopftheil dieser Entwicklungsstufe zu enge Urdarmhöhle umschliesst. — Die hintere Körperhälfte fehlt wie abgeschnitten“ (p. 446). Letzteres wäre auch bei jedem normalen Embryo dieser Entwicklungsstufe der Fall. Ein normaler Embryo sieht in diesem Stadium hinsichtlich

der Anlage der Axengebilde genau so aus, nur mit dem einen Unterschiede, dass er statt der abgestorbenen, verletzten ventralen Blastomere die normaler Weise von derselben gebildeten ventrolateralen und ventralen Urmundränder, die zugehörigen Abschnitte der Dotterzellenmasse und des sie bedeckenden Entodermfeldes besitzt. Es fehlt allerdings die hintere Hälfte, weil sie eben zu dieser Zeit noch nicht apponirt ist; abgeschnitten, abgetödtet ist aber die ventrale Körperseite. Bei der Längenentwicklung der dorsalen Lippe kommen, den geänderten nachbarlichen Verhältnissen entsprechend, zwei Möglichkeiten in Betracht: entweder es kommt zur Bildung einer Spina bifida; die dorsale Urmundlippe, der Keim für die Axengebilde des Embryos spaltet sich gewissermaassen und weicht nach den beiden Seiten hin an der Grenze des operirten Feldes zurück — wie dies ROUX mehrfach beobachtet hat — oder aber er überwindet den vorgelagerten, passiven Widerstand und schiebt sich kerzengerade, in der Medianebene an der Oberfläche der abgestorbenen Hälfte zungenförmig vor, während die seitlich benachbarten Urmundränder weit zurückbleiben. Einen solchen Fall hat ROUX auf Taf. 7, Fig. 7 b abgebildet. Kann man sich nun einen instructiveren experimentellen Beweis für die Richtigkeit der Angabe, dass die dorsale Urmundlippe den Keim für die Axengebilde repräsentirt, denken? Die dorsale Urmundlippe war in diesem Falle gewissermaassen vollkommen auf sich allein angewiesen. Frei und unabhängig von der Nachbarschaft hat sie sich auf der Oberfläche eines abortiven Materiales vorgeschoben und ihre gesteigerte Entwicklungspotenz, ihre Ueberlegenheit den übrigen Randabschnitten gegenüber aufs deutlichste bekundet. Wo sind die nach der Auffassung von ROUX u. A. in den seitlichen Randabschnitten determinirten Abschnitte der Medullarwülste geblieben? Wo findet deren mediane Verschmelzung statt? — ROUX deutet dieses Verhalten als Postgeneration, als „Nacherzeugung der nicht gebildeten Theile des Organismus“ . . . „welche eine ganze halbe Körperhälfte wieder ersetzt“ (p. 484). In diesem Fall kann es sich nicht um eine Postgeneration handeln, weil die betreffende caudale Körperhälfte in jenem frühen Entwicklungsstadium auch unter normalen Verhältnissen noch nicht apponirt ist und weil der Fortgang der Längenentwicklung in ganz typischer Weise erfolgte. Es handelt sich also um ein vollkommen normales, weiter fortgesetztes Längenwachsthum der Dorsalseite, die in Folge ihrer erhöhten Entwicklungspotenz den vorgelagerten Widerstand leichter überwindet als die in die ventrale Demarkationslinie sich fortsetzenden seitlichen Urmundränder. Es ist nur zu begreiflich, dass ROUX „bei dem Bestreben, möglichst alte Embryonen zu gewinnen, die meisten der vorderen halben Embryonen in Verlust gerathen sind“ (p. 486).

Versuche zur Herstellung eines Hemiembryo posterior wird ein mit den morphologischen Befunden Vertrauter überhaupt nicht unternehmen, weil dies schon von vornherein unter allen Umständen aussichtslos ist, so bemerkt denn auch ROUX ausdrücklich, dass er von solchen keine sicheren Exemplare habe. Auch keiner von denen, die seine Experimente mit gewissen Modificationen wiederholt haben, hat je ein solches Ding zu Gesichte bekommen — zum grossen Leidwesen der Conrescenztheoretiker, denn es wäre in der That ein frappirender Erfolg gewesen, wenn die eine, lebensfrisch erhaltene Blastomere die nach ihrer Annahme in ihr enthaltenen grossen Entwicklungspotenzen auch gezeigt hätte und selbständig hintere Abschnitte der Axengebilde producirt hätte. Diesen Gefallen wird sie ihnen aber niemals thun — natürlich, weil die normalen Correlationen fehlen!

Was nun den von ROUX auf Taf. 7, Fig. 8 abgebildeten und p. 447 beschriebenen sogenannten Dreiviertelembryo anbelangt, so kann ich mich des Eindrucks nicht erwehren, dass nicht, wie ROUX meint, die linke vordere, sondern die rechte hintere Seitenhälfte fehlt. Es sieht doch auf der linken Seite des Bildes genau so aus, als ob hier die vorderen Abschnitte der Medullarwülste sich zur Verschmelzung anschicken wollten — ein Verhalten, welches bekanntlich in der Aftergegend in solcher Weise nicht zur Beobachtung kommt. (Prostoma- oder neurenterische Naht.) Für die Bildung des Canalis neurentericus aber ist der betreffende Embryo noch entschieden zu jung. Dass die Urdarmhöhle „im hinteren Bezirke wohlgestaltet“, „im vorderen hingegen

als schmaler Spaltraum angelegt ist“ (p. 448), widerstreitet ebenfalls unseren Erfahrungen an normalen Embryonen. Meiner Auffassung nach liegt eine partielle Spina bifida vor — dadurch complicirt, dass durch den in die eine Hälfte der Ventralseite gesetzten Defect das Zurückweichen der betreffenden Hälfte der dorsalen Urmundlippe, des halben Keimes für die Axengebilde — erschwert wurde und diese Hälfte der Dorsalseite im Wachstum zurückgeblieben ist. — Einen ähnlichen Fall hat übrigens auch ZIEGLER (1902, p. 29) beschrieben. — Wie übrigens auch HERTWIG (1893) ausdrücklich hervorhebt, ist die Anstichmethode sehr ungenau und gestattet keine exacte Localisation der Verletzung. „Es war mir nicht möglich, das Resultat des Eingriffes mit einiger Sicherheit vorauszusagen“ (p. 740).

Viel reinere und werthvollere Resultate ergeben die Durchschnürungsversuche, erstens weil auf diese Weise eine vollkommen exacte Sonderung der beiden Blastomeren möglich ist und die abgetödtete Blastomere die andere nicht als passives Material in ihrer freien, selbständigen Entwicklung hindert und zweitens beide Blastomeren sich parallel neben einander entwickeln — also eine gegenseitige Kontrolle möglich ist. Bei diesen Durchschnürungen oder starken Einschnürungen hat sich gezeigt (vergl. p. 705), dass die beiden zur Seite der primären Medianebene gelegenen Blastomeren und deren Abkömmlinge, wenn sie rechtzeitig von einander gesondert wurden, sich zu zwei Keimen entwickeln können. Sie gastruliren selbständig und erzeugen entweder vollkommen getrennte Zwillinge, oder nach dem Grade ihres Zusammenhanges die verschiedenen Grade der Duplicitas anterior. Wurden die zu beiden Seiten einer primären Frontalebene gelegenen Blastomeren von einander gesondert, so brachte es die eine zur Bildung eines ganzen Embryos, die andere lieferte ein ovoides Gebilde mit drei Keimblättern (Ektoderm, peristomales Mesoderm und Entoderm [Dotterzellenmasse]). — SPEMANN brachte den verschiedenen Erfolg seiner Experimente damit in Zusammenhang, dass die beiden Furchungsebenen eine verschiedene prospective Bedeutung haben, und nahm an, dass in dem selteneren ersteren Falle die Schnürungsebene der Medianebene (die in 25—30 Proz. die erste Theilungsebene ist), in dem zweiten Falle aber wie in der Regel der späteren Frontalebene entsprochen habe. Ich kann seiner Deutung vollkommen beipflichten. HERTWIG (Handbuch I, p. 634) hingegen glaubt, „dass sich diese Erklärungsversuche SPEMANN's in falschen Bahnen bewegen. SPEMANN lässt es ganz unberücksichtigt, dass eine an und für sich totipotente Furchungskugel an der Realisirung ihrer Entwicklungsmöglichkeiten durch hemmende Einflüsse verhindert werden kann.“ Es soll eine durch die Einschnürung verursachte ungleichmässige Vertheilung des Nahrungsdotters und eine Aufstauung im Zellmaterial die einseitige Entwicklungshemmung bedingen. Es ist nun nicht einzusehen, warum bei genau derselben Versuchsordnung, bei derselben Druckwirkung auf die Gestalt und Anordnung der ersten Blastomeren bei frontaler und medianer Schnürung in der weiteren Differenzirung des Keimes sich so fundamentale Unterschiede ergeben sollten. Weiter bemerkt HERTWIG: „Für die hier von mir vertretene Aequipotenz der beiden Blastomeren spricht die von HERLITZKA beobachtete, von ENDERS allerdings bestrittene Erscheinung, dass beide Furchungskugeln sich in ganz derselben Weise furchen, nämlich beide nach Art eines eben befruchteten Eies, auch in den Fällen, in denen die untere Kugel später in der Entwicklung nicht wesentlich über das Morula- und Gastrulationsstadium hinauskommt.“ HERTWIG misst also in diesem Falle dem nicht einmal vollkommen sichergestellten Furchungsmodus eine ziemlich grosse Bedeutung bei, während er p. 622 bemerkt: „Die Aufgabe des Furchungsprocesses ist vielmehr ausschliesslich die Zerlegung des Eies in kleinere Stücke. Wie dies geschieht, ist für das normale Zustandekommen der Entwicklung von untergeordneter Bedeutung.“ Ich glaube, es dürften sich bei näherer Untersuchung der zweifellos variablen Durchfurchung doch gewisse Unterschiede zwischen den beiden Hälften ergeben, deren Beurtheilung durch das störende Moment des Eingriffes jedoch einigermaassen erschwert sein wird. Jedenfalls kann darüber vorläufig noch kein abschliessendes Urtheil weder in dem einen noch in dem anderen Sinne abgegeben werden.

Dass die zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Blastomeren äqui-totipotent sind, steht nun einmal fest. Werden sie von einander getrennt, so können sie sich — wie dies auch die

sogenannten physiologischen, von SCHULTZE (1894), WETZEL (1902) u. A. an Amphibien ausgeführten Trennungsversuche sowie die Schüttelversuche WILSON's (1893) am *Amphioxus*-Materiale erweisen — zu vollkommenen Embryonen entwickeln. Somit hat die eine der beiden Furchungsebenen, welche der späteren Medianebene entspricht, noch keine unbedingte fixirte, unveränderliche prospective Bedeutung. Bleiben die beiden durch sie getrennten Blastomeren in ungestörtem Zusammenhange, dann entwickeln sie sich zu einem einheitlichen Organismus. Werden sie aber getrennt, dann beginnt sozusagen das Spiel von neuem, und es können dann zwei secundäre Medianebenen inducirt werden. Theoretisch wäre es keineswegs unmöglich, dass auch noch nach einer zweiten, indifferenten, parallel zur primären Meridianebene erfolgenden Theilung, eventuell nach einer frontalen Theilungsphase noch die vier bzw. acht gesonderten Blastomeren totipotent wären und neben einander vier Embryonen erzeugen könnten.

Ganz anders verhält es sich nun unter normalen Verhältnissen mit der anderen der beiden Kreuzfurchen, die, wie SPEMANN ganz richtig erkannt hat, nicht einer queren, sondern einer frontalen Ebene entspricht. Diese theilt die erste oder die beiden ersten Furchungszellen nicht in zwei symmetrische gleichwerthige Hälften, sondern in eine grössere, spätere ventrale und eine kleinere, spätere dorsale Blastomere. Darin kommt bereits die Prävalenz der Dorsalseite zum Ausdruck. Die viel erheblichere Leistungen vollbringende, sämtliche Axenorgane liefernde dorsale Blastomere wird dadurch wenigstens einigermaassen vom Ballast des Dottereinschlusses entlastet, was mit anderen Momenten eine Steigerung ihrer Activität, ihrer Entwicklungspotenz bedeutet. Die weiteren, auf dieser Seite rascher ablaufenden Furchungen, insbesondere die äquatorialen Theilungen setzen die Abfurchung der Hauptmasse des Dotters fort. Dabei machen sich, wie insbesondere v. EBNER (1893) für *Triton* nachgewiesen hat, schon im Achtzellenstadium auch insofern Unterschiede bemerkbar, als auf der einen — höchst wahrscheinlich dorsalen — Seite die beiden oberen Blastomeren weiter gegen den vegetativen Pol sich verschieben, als auf der gegenüberliegenden Seite.

Von dem Augenblicke an, wo die Frontalebene inducirt und die Sonderung der ventralen von den dorsalen Blastomeren durchgeführt ist, giebt es gewissermaassen kein Zurück mehr. Kein Experimentator wird je im Stande sein, diese beiden Blastomeren wieder äquipotent zu machen. Die Abkömmlinge der ventralen Blastomeren werden auch dann, wenn sie sich unter genau denselben äusseren Bedingungen entwickeln und ebenso lebensfrisch sind wie die neben ihnen sich weiter entwickelnden dorsalen Blastomeren, doch niemals Axengebilde erzeugen können, weil sie jenen eben nicht äquipotent sind. Vom Standpunkt der Concrenscenztheoretiker wären sie es. Doch wurde dieser Hypothese schon durch morphologische Befunde der Boden entzogen, und die Unmöglichkeit, die einfachsten Versuchsergebnisse ohne Zuhilfenahme von weiteren Annahmen zu erklären, legt ein weiteres Zeugniß davon ab, wie gekünstelt diese Auffassung ist. Dass hingegen die Dorsalseite die Ventralseite ergänzen kann, wird dadurch erklärlich, dass die an die Frontalebene angrenzenden dorsolateralen Urmund- und Wandabschnitte der Gastrula dieselben Entwicklungspotenzen besitzen wie die benachbarten ventrolateralen Abschnitte. Sie können daher insbesondere auch das fehlende peristomale Mesoderm (Angiohämoblastem) liefern.

Correlationen des gegenseitigen Zusammenhanges bestimmen es also, ob die beiden zur Seite der primären Medianebene gelegenen, an sich äqui-totipotenten Blastomeren sich zu einem — oder, von einander getrennt, zu zwei bilateralsymmetrischen Organismen entwickeln — ferner, ob sich die zu beiden Seiten einer inducirten Frontalebene gelegenen, mit gänzlich verschiedenen Entwicklungspotenzen ausgestatteten Blastomeren zur Bildung eines einheitlichen Embryos vereinigen oder, künstlich von einander getrennt, ganz spezifische Körperabschnitte erzeugen, wobei nur den dorsalen Blastomeren die Fähigkeit zur relativen Ganzbildung zukommt. — Im Vierzellenstadium ist sozusagen erst die grobe Sonderung des Materials durchgeführt. — Der differenzirende Einfluss gewisser Correlationen tritt aber auch im Blastulastadium noch deutlich zu Tage. Noch zu Beginn der Gastrulation können dem eng umschriebenen, auf der Dorsalseite gelegenen Zellterritorium, welches den Keim

für sämtliche Axengebilde des Embryos repräsentirt, noch zwei secundäre Medianebenen inducirt, und auf diese Weise Doppelbildungen ausgelöst werden. Eine zweite Frontalebene kann aber in dieser Phase unter keinem Umstande inducirt werden. Partielle Doppelbildungen können auch noch in späteren Entwicklungsstadien erzeugt werden. — Es unterliegt bekanntlich gewissen Schwierigkeiten, den zweifellos bestehenden, differenzirenden Einfluss gewisser Correlationen auf das ebenso sicher bestehende, schon in der verschiedenen Potenz der dorsalen und ventralen Blastomeren deutlich zum Ausdruck kommende spezifische, selbständige Differenzirungsvermögen der Zellen richtig abzuschätzen. Das eine steht fest, dass beide zusammen die Entwicklung reguliren.

Wenn wir bedenken, welch' beträchtliche Leistungsfähigkeit die Abkömmlinge des dorsalen Blastomerenpaares sich im Vergleiche zu den ventralen Blastomeren erworben haben, so kann uns die Rückwirkung dieses Verhaltens auf die ersten Entwicklungs- (bzw. Furchungs-)phasen nicht wunder nehmen. Diese Prävalenz der Dorsalseite kommt denn auch bereits im Vierzellenstadium unter normalen Verhältnissen deutlich zum Ausdruck. Es ist dies ein, wie es scheint, für alle Chordonier — mit Einschluss der Tunicaten und des *Amphioxus* — charakteristisches Verhalten. Bei den Crustaceen ist es auf convergentem Wege zu einer ganz ähnlichen Prävalenz der Dorsalseite gekommen. Bei der Trochophoralarve, den Anneliden, Mollusken und anderen Wirbellosen hat noch das ventrale Blastomerenpaar das Uebergewicht. — Beim *Amphioxus* ist die ventrale Urmundlippe ein einfacher Umschlag des Ektoderms in das Entoderm. Bei den Wirbelthieren betheilt sich diese Lippe an der Bildung des peristomalen Mesoderms, des Angiohämoblastems. Dieses hat sich einen Boden erobert, der bei den — wahrscheinlich in einer Periode der Phylogenese der Trochophoralarve nicht unähnlichen — Vorfahren der Wirbelthiere von jenen grossen, paarig angeordneten Urmesodermzellen eingenommen wurde. Letztere sind durch das selbständige Auftreten der dorsalen Axengebilde überflüssig und ersetzt worden. Die Versuche, das axiale Mesoderm von den Urmesodermzellen dieser Wirbellosen abzuleiten, sind wohl als gescheitert zu betrachten. Sie haben zu keinem positiven Ergebnisse geführt.

Amphioxus besitzt wahrscheinlich in jenen dorsocaudalen Ausläufern der Mesodermrinnen einen engbegrenzten peristomalen Mesodermkeim. Dieser dürfte wohl eine ganz schmale ventrale Randzone der Mesodermflügel nach vorn apponiren, welche in einer bisher noch nicht völlig sichergestellten Weise die Vena subintestinalis liefert. Ueber die Bildung des übrigen Gefässsystems des *Amphioxus* sind wir leider noch immer im Unklaren.

Das interessanteste Moment in der vorbesprochenen Entwicklungsperiode ist wohl die Anlage der Gefässwandung, die Bildung der Blutzellen und der Beginn des Blutkreislaufes in dem in seinen Hauptzügen fertiggestellten und geschlossenen Gefässsystem. — Darüber wollen wir nun zusammenfassend berichten. Wenn wir uns zunächst nach der Herkunft der epithelialen Gefässwände fragen — die nicht unpassend als Vasothelien bezeichnet werden können — so haben wir vor allem die eine fundamentale Thatsache hervorzuheben, dass die Zellen ausschliesslich mesodermalen Ursprunges sind und von ganz bestimmten Abschnitten des Mesoderms geliefert wurden. Zwei Stätten sind es, eine dorsomediale und eine ventromediale, von denen die Elemente des Gefässsystems auf den beiden Körperseiten in bilateral-symmetrischer Anordnung, sei es mittelbar oder unmittelbar, stammen. Die eine derselben, das dorsale Angioskleroblastem, erstreckt sich durch die ganze Körperlänge und wird von den mediodorsalen, unmittelbar an der Abschnürungsstelle gelegenen Zonen der axialen Mesodermflügel gebildet. Diese Zone ist im segmentirten Gebiete metamer angeordnet und in die Angiosklerotome gegliedert. Im unsegmentirten Körper-(Kopf-)gebiete ist das in der unmittelbaren Fortsetzung der Angiosklerotome gelegene Angioskleroblastem, soweit die Chorda reicht, ebenfalls paarig angeordnet, im prächordalen Gebiete ist es unpaar als scheinbar einheitlicher Complex zwischen die Hirnwand und die dorsale Darmwand eingeschoben. In diesem unsegmentirten Körpergebiet

beginnen sich die dorsalen, der Hirnwand benachbarten Abschnitte der axialen Mesodermflügel zuerst in freie Mesodermzellen aufzulösen. In drei grossen Gruppen sammeln sich die von der dorsalen Mesodermkante abgelösten freien Mesodermzellen in der Nachbarschaft der Augen- und Hörblasen an, und in rascher Folge lösen sich auch die successive sich abschnürenden Angiosklerotome in freie Mesodermzellen auf und verlieren ihre segmentale Anordnung. Die Gesamtheit dieser freien Mesodermzellen repräsentirt das Angioskleroblastem. Dieses verbreitet sich nun vom Orte seines Entstehens aus nach allen Richtungen — gerade so, wie es in viel früheren Entwicklungsstadien in dem betreffenden Körperbereiche die axialen Mesodermflügel gethan haben — gewissermaassen als zweiter Mesodermnachschub. Im unsegmentirten Kopfgebiete schieben sich die freien Mesodermzellen an der Seite des Hirnröhres dorsalwärts, an der Aussenseite der axialen Mesodermflügel ventralwärts vor. Dort, wo die letzteren von den Schlundtaschen durchbrochen werden, gelangen sie an der Oberfläche des axialen Mesoderms der Visceralbögen, an das Entoderm und schieben sich schliesslich zwischen den Seitenplatten (Pericardialsäcken) und der entodermalen Grenzfalte gegen die Medianebene vor. Erst in viel späteren Entwicklungsstadien löst sich in dem myotomlosen, unsegmentirten Kopfmesoderm der axial gelegene Abschnitt in freien Mesodermzellen auf, so dass zur Zeit, wo dies geschieht, sich bereits von den beiden Seiten her freie Mesodermzellen zwischen die dorsale Darmwand und das noch solide axiale Mesoderm eingeschoben haben, die in letzter Linie von der dorsalen Kante der betreffenden Mesodermabschnitte stammen. Im segmentirten Gebiete hingegen liegt die auf eine viel enger begrenzte Zone des Mesodermquerschnittes beschränkte Ursprungsstätte der freien Mesodermzellen — das Angiosklerotom — schon von vornherein mehr axial. Von diesem Centrum aus breiten sich die freien Mesodermzellen nach fünf Richtungen aus: 1) dorsalwärts, zwischen den Myotomen und dem Neuralrohr empor, an dessen Dorsalseite die beiderseitigen Zellcomplexe sich vereinigen; 2) nach innen zu, zwischen der Chorda und Hypochorda einerseits, der dorsalen Darmwand andererseits; auch an dieser Stelle findet eine Vereinigung der beiderseitigen Zellcomplexe bzw. der zunächst aus ihnen hervorgehenden Aortenanlagen statt; 3) nach aussen, wobei die Zellen den Spaltraum zwischen den Seitenplatten und den Dorsalsegmenten zum Durchtritt benützen; 4) zwischen der Oberfläche des Entoderms bzw. der Dotterzellenmasse und den Seitenplatten, und endlich 5) in caudaler Richtung, denn wir finden auch im Bereiche von Dorsalsegmenten, deren Angiosklerotome erst in Bildung begriffen sind und sich noch nicht in freie Mesodermzellen aufgelöst haben, solche Elemente vor, woraus sich ergibt, dass die Anlage des Angioskleroblastems auch im segmentirten Gebiete keine streng metamere Anordnung zeigt. Für die Gefässbildung sind zunächst besonders die Gruppen 2—5 wichtig, von deren Elementen werden die Aorten, die Cardinalvenen, das die Vornierenanlage umspinnende Venennetz der Cardinalis posterior, endlich der unter der Splanchnopleura gelegene Vornierenglomerulus und weiter caudal die Anastomosen zwischen der Aorta und dem Dottervenennetz, sowie sicherlich auch ein dorsolateraler Abschnitt des letzteren und die Anastomosen zwischen der Aorta caudalis und der Vena subintestinalis des Schwanzes gebildet. — Die Gesamtheit der Elemente des Angioskleroblastems liefert jedoch nur zu einem ganz geringen Theile Gefässwände, der weitaus grösste Theil wird in den späteren Entwicklungsstadien zur Bildung der Stützorgane, vor allem des Skeletsystems verbraucht. Demgemäss sehen wir denn auch im unsegmentirten Kopfgebiete, woselbst das Skelet besonders reichlich producirt wird, in der Nachbarschaft des Gehirnes, der Augen- und Hörblasen die ersten Gruppen freier Mesodermzellen auftreten und sich ansammeln. Von hier aus schiebt sich das Blastem eine Strecke weit auch oberflächlich in das segmentirte Gebiet an der Aussenseite der vorderen, der Rückbildung verfallenden Dorsalsegmente vor. Es wird noch später darauf hinzuweisen sein, dass auch die Reihenfolge, in denen die Skeletelemente im Vorderkopfe auftreten, annähernd der Anlage und Ausbreitung der freien Mesodermzellen entspricht. — Die Erwägung, dass die Abkömmlinge des Angioskleroblastems zeitlich früher, wenn auch nicht der Hauptsache nach, die Gefässwände bestimmter Körperabschnitte bilden, war für mich bestimmend, den bisher gebräuchlichen

Ausdruck Sklerotome etwas zu ergänzen. Der ganze, von der dorsalen Wand der axialen Mesodermflügel stammende, den ganzen Körper durchziehende Complex freier Mesodermzellen kann demnach als Angioskleroblastem zusammengefasst werden. Dieser Complex bleibt auch in der weiteren Entwicklung im unsegmentirten Kopfgebiete rein und selbständig erhalten. Im segmentirten sowie im Seitenplattengebiete lösen sich späterhin auch von der Cöломwand sowie von der Cutisplatte der Dorsalsegmente freie Mesodermzellen ab, die das sogenannte viscerale oder parietale und das dermale Bindegewebe bilden. Diese Elemente vermischen sich nun mit den Elementen des Angioskleroblastems, welches auch als axiales Bindegewebe bezeichnet wurde (RABL). Dann lässt es sich keineswegs ausschliessen, dass auch andere Elemente sich an der Bildung des Gefässsystems betheiligen. Sehr wahrscheinlich ist dies nicht der Fall, möglich ist es aber. Das eine können wir aber mit Sicherheit behaupten, dass bis zum Stadium 38, in welchem die Hauptzüge des Gefässsystems bereits angelegt sind, die Seiten- und Cutisplatte aber noch keine freien Mesodermzellen abgegeben haben, die dorsalen Abschnitte des Gefässsystems ausschliesslich von den Elementen des Angioskleroblastems aufgebaut sind.

Fast gleichzeitig mit dem Angioskleroblastem tritt die ventrale Ursprungsstätte freier Mesodermzellen, das Angiohämoblastem, in Thätigkeit und differenzirt sich, der Längenentwicklung des Embryos entsprechend, in craniocaudaler Richtung. Das Angiohämoblastem unterscheidet sich vom Angioskleroblastem vor allem dadurch, dass es peristomalen Ursprunges ist. Der Mesodermkeim, der es bildet, ist in den seitlichen und ventralen (dorsolateralen und ventrolateralen) Urmundrand eingelagert und bildet bei den Wirbelthieren einen integrirenden und charakteristischen Bestandtheil desselben. Demgemäss reicht das peristomale Mesoderm nur so weit nach vorn, wie das Appositionsgebiet der hinteren Abschnitte des axialen Keimbezirkes. Es fehlt jenem vorderen Abschnitte des Mesoderms, welcher von der cranialen Wachstumszone nach beiden Seiten hin apponirt wird. — Beiderseits geht die Ursprungsstätte des Angioskleroblastems — als des zuletzt sich abschnürenden Abschnittes des axialen Mesoderms — am dorsolateralen Urmundrande unmittelbar in den peristomalen Mesodermkeim über. Auch im Schwanzgebiete wird ein schmaler ventraler Randstreifen von jenen zipfelförmigen peristomalen Ausläufern der scheinbar einheitlichen Mesodermursprungszone beim fortschreitenden Längenwachstume des Embryos nach vorn apponirt. Die bei der transversalen Ausbreitung des Mesoderms sich allmählich der Medianebene nähernden und daselbst verschmelzenden, bilateralsymmetrisch angeordneten ventralen Randstreifen der Mesodermflügel bilden mit dem unpaaren ventromedianen peristomalen Mesoderm einen vollkommen einheitlichen Complex, der in seiner Gesammtheit das Angiohämoblastem repräsentirt. Die vordersten, unmittelbar an die Pericardialsäcke angrenzenden, sowie die dem Schwanze angehörigen Abschnitte des letzteren lösen sich vollständig in freie Mesodermzellen auf. Die ersteren bilden den grössten Theil des Endocardiums und der Venenschenkel, die letzteren die Vena subintestinalis des Schwanzes und deren seitliche Anastomosen mit der Aorta caudalis. In der grossen, dazwischen gelegenen Strecke erfolgt die Differenzirung des Angiohämoblastems in zweifacher Weise: centrale Zellen des soliden Zellstranges gestalten sich zu Blutzellen, periphere Elemente platten sich zu Gefässzellen ab. Von den letzteren lösen sich fortwährend frei werdende Mesodermzellen ab und schieben sich seitwärts zwischen den Seitenplatten und der Dotterzellenmasse empor, woselbst sie mit den Abkömmlingen des Angioskleroblastems zusammentreffen und gemeinsam mit ihnen dorsolaterale Abschnitte des Dottervenennetzes bilden. Während sich diese Zellen unter den Seitenplatten seitwärts vorschieben, wird das Angiohämoblastem von den sich medialwärts ausbreitenden und daselbst sich vereinigenden Seitenplatten (Cöломwänden) überlagert. Die innigen, nachbarlichen Beziehungen dieser beiden Mesodermabschnitte erschweren aber eine genauere, mit wünschenswerther Sicherheit durchführbare Abgrenzung derselben.

So wie die Ursprungsstätte des Angiohämoblastems, des peristomalen Mesoderms am dorsolateralen Urmundrande unmittelbar in den axialen Mesodermkeim bzw. den zuletzt sich ablösenden Abschnitt desselben, das Angioskleroblastem, übergeht, so erfolgt auch in der seitlichen Körperwand sozusagen auf der ganzen Linie

eine Vereinigung der von den beiden Stätten abstammenden freien Mesodermzellen. Vorn im Bereiche der entodermalen Grenzfalte wird der Anfang hierzu gemacht. Die durch den Mandibularbogen vom Vorderkopfe her vorgedrungenen Abkömmlinge der vordersten Zellgruppe des Angioskleroblastems vereinigen sich mit den vordersten Elementen des Angiohämoblastems zur Bildung des Endocardiums. An der dorsolateralen Oberfläche der Dotterzellenmasse treffen ventralwärts sich verschiebende Zellen des Angioskleroblastems mit den äussersten, dorsalwärts vorgeschobenen Elementen des Angiohämoblastems zusammen und bilden gemeinschaftlich mit ihnen die an die Dotterarterien sich anschliessenden Elemente des Dottergefässnetzes. Im Schwanzgebiete bauen ebenfalls Abkömmlinge des Angiosklero- und des Angiohämoblastems die seitlichen Anastomosen der Aorta mit der Vena subintestinalis des Schwanzes auf.

Dem Angiohämoblastem kommt ebenfalls wie dem Angioskleroblastem eine vollkommen selbständige Stellung im Systeme des Mesoderms zu. Das Angioskleroblastem verhält sich zum Myotom des Dorsalsegmentes ebenso wie das Angiohämoblastem zur Seitenplatte bzw. zur Cölonwand. Alle diese Abschnitte sind Transversalsegmente der Mesodermflügel. Das Angiohämoblastem kann schon deshalb nicht als ein Abschnitt der Seitenplatten bezeichnet werden — obgleich es sich nicht so frühzeitig und auch nicht so markant von diesen abgrenzen lässt, wie das Angiosklerotom von den benachbarten Abschnitten der Dorsalsegmente — weil es

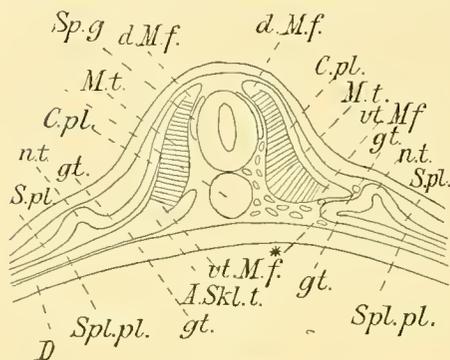


Fig. 258.

peristomalen Ursprunges ist, während die Seitenplatten einen Theil des axialen Mesoderms repräsentiren. Das axiale Mesoderm wird zugleich mit dem ventralen peristomalen Randstreifen der Mesodermflügel und im unmittelbaren Zusammenhang mit diesem nach vorn apponirt.

Es kann auch bei *Ceratodus* nicht ausgeschlossen werden, dass von den dorsalen Kanten der Seitenplatten sich freie Mesodermzellen ablösen und dem Angioskleroblastem angliedern. Diese Erscheinung überrascht uns keineswegs, denn die Angiosklerotomzone befindet sich, wie nebenstehendes Schema Fig. 258 zeigt, in der unmittelbaren Nachbarschaft der Abschnürungsstelle der Seitenplatten, an der ventralen Grenze der Dorsalsegmente. Es ist dies, wie bereits erwähnt, derjenige Abschnitt der axialen Mesodermflügel, welcher auch dem Entoderm — möglicher Weise auch dem Chordablastem — am nächsten gelegen ist. — Es wäre also sehr wohl möglich, dass ein Theil der freie Mesodermzellen bildenden (Angiosklerotom-)Zone bei der Abschnürung der Seitenplatten den letzteren bzw. ihrer dorsalen Kante verbleibt und eventuell etwas verspätet Elemente an das Angioskleroblastem abgibt.

Eine scharfe Grenze kann zwischen den Abkömmlingen des dorsalen Angioskleroblastems und des ventralen Angiohämoblastems nicht gezogen werden. Die gewählten Bezeichnungen sollen auch nur die hauptsächlichsten Leistungen der beiden Mesodermabschnitte zum Ausdruck bringen. Damit ist aber deren so mannigfaltige Differenzierungspotenz noch keineswegs erschöpft. Abkömmlinge des Angiohämoblastems vermögen im Bereiche des Endocardiums bei der Bildung der Klappenapparate, indem sie aus der durch ihren Zusammenschluss entstandenen Zellschicht als Tochterzellen austreten, wieder ihre ursprüngliche indifferente Form anzunehmen und alle möglichen Arten von Stützsubstanzen zu erzeugen (fibrilläres, elastisches, collagenes Bindegewebe, vesiculöses Stützgewebe, Knorpel- und Knochengewebe). Andererseits vermögen wieder — wie dies von MAXIMOW u. A. für Amnionembryonen gezeigt wurde — die von Abkömmlingen des Angioskleroblastems aufgebauten Gefässwandabschnitte Blutzellen zu bilden. Möglicher Weise hat bei den Teleostiern ein centraler Abschnitt des Angioskleroblastems die Rolle der Blutbildung übernommen. — Im Allgemeinen, der Hauptsache nach, zur Bezeichnung typischer, allgemein verbreiteter Verhältnisse dürften aber die gewählten Bezeichnungen ihre Berechtigung haben.

Für die Anlage der Gefäßwände bietet die Entstehung des Endocardiums ein ganz typisches Beispiel dar: Die von der caudalen und cranialen Seite her in den Faltenraum der entodermalen Grenzfalte vordringenden, locker an einander gefügten, spindelförmig oder eiförmig gestalteten freien Mesodermzellen schliessen sich zunächst zu einzelnen Gruppen zusammen, platten sich ab und gewinnen unter Erweiterung der intercellulären Spalträume eine bläschen- und rinnenförmige Anordnung. Die so entstandenen Gebilde vereinigen sich, indem die Zwischenwände dehiscent werden, zu einem Netzwerke, welches nur gegen die Splanchnopleura und das Entoderm hin eine continuirliche Begrenzung aufweist. Allmählich verschwinden die das centrale Lumen durchziehenden Zellstränge und -brücken, und es entsteht durch Confluenz der ursprünglichen interstitiellen Lücken die Herzhöhle. — Im Wesentlichen derselbe Vorgang spielt sich auch — ganz unabhängig von der Entstehung des Endocardiums — an den übrigen „peripheren“ Abschnitten des Gefäßsystems ab, nur mit dem einen Unterschiede, dass die einzelnen mit einander in Verbindung tretenden röhren- und rinnenförmig angeordneten Zellgruppen hinter einander, in der Längsrichtung des betreffenden Gefäßes angeordnet sind. So wie die Herzhöhle durch die Confluenz einzelner, von freien Mesodermzellen umwandelter und durchzogener Hohlräume entsteht, so wird auch das Lumen der grossen Gefässe erst allmählich einheitlich. In der Concavität der entodermalen Grenzfalte und an der seitlichen Oberfläche der Dotterzellenmasse werden fast alle dorthin gelangten freien Mesodermzellen zur Bildung von Gefäßwandungen aufgebraucht. Im übrigen Körper, in den axialen Regionen sowie z. B. auch im Bereiche der Visceralbögen sind es nur die in bestimmten, durch Auslese gezüchteten und bis zu einem gewissen Grade auch variirenden Bahnen gelegenen freien Mesodermzellen, die sich zur Bildung der Gefäßwandung vereinigen. Ihre Nachbarn differenziren sich wieder in ganz anderer Weise. So können wir es keineswegs ausschliessen, dass sich nicht Abkömmlinge einer und derselben freien Mesodermmutterzelle bei ihrer weiteren Vermehrung und Ausbreitung je nach dem Orte ihrer definitiven Lagerung zu verästelten Bindegewebszellen, glatten Muskelfasern, Vasothelien benachbarter arterieller, venöser und Lymphgefässe, zu Knorpel- oder Knochenzellen differenziren; zeigt es sich doch auch z. B. bei Ausgestaltung des Klappenapparates des Herzens, wie mannigfach unter dem Einfluss gewisser Correlationen sowie der functionellen Anpassung sich die Differenzirungsfähigkeit der freien Mesodermzellen und ihrer Abkömmlinge äussern kann. So bestimmt also allenthalben, sowohl im Bereiche des Angiohämo- wie des Angioskleroblastems die correlative Wechselwirkung die Differenzirung der freien Mesodermzellen. Vor allem ist aber in der angezogenen Frage die eine Thatsache bemerkenswerth, dass sich die Bildung der einzelnen Gefässstrecken unabhängig von den nachbarlichen Gefässen vollzieht. Die Hauptgefässstämme treten wie mit einem Schlage auf der ganzen Linie auf. So sind die ersten Anlagen der Aorten bereits zu einer Zeit angelegt, in denen noch kein Arterienbogen die Verbindung mit dem Herzen vermittelt. Auch nicht Spuren eines solchen sind vorhanden. Das System der Cardinalvenen tritt zu einer Zeit auf, in welcher die Seitenplatten an der späteren Durchtrittsstelle des Ductus Cuvieri noch nicht dehiscent geworden sind. Zu dieser Zeit wimmelt es geradezu in der Vornierengegend von freien Mesodermzellen, die wohl alle bei der Bildung des die Vornierencanälchen umspinnenden Netzwerkes aufgebraucht werden. Dasselbe ist in dieser Region unter der Splanchnopleura der Fall (Bildung des Vornierenglomerulus). — In späteren Entwicklungsstadien, bei der Bildung kleinerer Gefässe, ja auch beim weiteren Ausbau der Aorta z. B. kommt es vor, dass sich freie Gefässzellen an bereits bestehende Gefässwände anschliessen und Material zur Verästelung oder Verlängerung derselben liefern. Auch Sprossung, d. h. selbständiges Längenwachsthum der Gefässwände durch Proliferation ihrer terminalen Zellen, lässt sich ganz unzweifelhaft beobachten. Aber die zuerst entstehenden dorsalen, ventralen und seitlichen Hauptstämme des Gefäßsystems entstehen vollkommen selbständig und unabhängig von einander — ganz gewiss nicht etwa durch Sprossung vom Herzen aus. Das Endocardium selbst entsteht ebenso wie die dorso-lateralen Dottergefässe und die caudalen Anastomosen zwischen der Aorta caudalis und der Vena subintestinalis des Schwanzes in einem Gebiete, wo Abkömmlinge des Angiohämo- und Angioskleroblastems zusammengetroffen

sind. Es entsteht gewissermaßen an einem toten Punkte jener Zellwanderung, die an die Ausbreitung der primären Mesodermflügel erinnert und das Material für die Bildung der Gefäße und der Stützsubstanzen im ganzen Körper vertheilt. Nicht die bereits angelegten Gefäße, sondern das noch indifferente, zur Gefäßbildung und anderen Leistungen bestimmte bzw. zu denselben befähigte Zellmaterial breitet sich aus — und zwar das Angioskleroblastem von einer axialen Zone aus und nicht ventridorsalwärts. Das Endocardium nimmt also, um dies noch einmal zu betonen, bei seiner ersten Anlage im Vergleich zum übrigen Gefäßsystem gar keine Sonderstellung ein. Es liegt sozusagen in einer Linie mit den dorsolateralen Abschnitten des Dottergefäßnetzes und den seitlichen Anastomosen zwischen der Aorta caudalis und der Vena subintestinalis des Schwanzes. — Es kann also gar keine Rede davon sein, dass das periphere Gefäßsystem durch Sprossung vom Herzen aus entsteht. Um diese auf ganz irrigen Vorstellungen von der Genese des Endocardiums aufgebaute Hypothese ad absurdum zu führen, genügt es, auf die selbständige Entstehung der Aorten oder der vordersten Abschnitte des Cardinalvenensystems (vergl. Taf. XLVII/XLVIII, Fig. 2) hinzuweisen. Wie können diese Gefäßabschnitte vom Herzen aus entstanden sein, wenn in den zwischenliegenden Regionen auch nicht die Spur einer Gefäßbildung nachweisbar ist?

Die bei *Ceratodus* erhobenen Befunde lassen also jene scharfe Trennung, die RABL (1897) und HIS (1900) zwischen dem Bindegewebs- und Gefäßskeim machen, nicht gerechtfertigt erscheinen. Diese Hypothese bildet gewissermaßen das Gegengewicht zur Parablasttheorie, nach welcher nicht nur sämtliche Gefäße, sondern auch die Keime für die gesammten bindegewebigen Formationen und die Stützsubstanzen des Embryos vom Dotter, bzw. vom Fruchthofe her eingewandert sein sollen. Die zuerst von RABL vertretene Auffassung war eine notwendige Consequenz der Erkenntnis, dass die bindegewebigen Elemente des Embryos von den Sklerotomen, Cutis- und Seitenplatten stammen (axiales, dermales, viscerales Bindegewebe). Sie fusst jedoch zugleich auf der Annahme, dass das Endocardium von der Splanchnopleura oder gar vom Entoderm geliefert werde. Von dieser scheinbar unpaaren und eigenartigen Ursprungsstätte aus sollte dann nach dem Dogma „Endothel aus Endothel“ das gesammte Gefäßsystem hervorgehen. — Es hat sich also vielmehr gezeigt, dass es, abgesehen von dem erst später auftretenden dermalen und parietalen Bindegewebe, keine besonderen Bindegewebs- und Gefäßskeime giebt. Die Erkenntnis, dass die Anlage der Gefäße und der Stützsubstanzen in frühen Entwicklungsstadien, vor der Differenzirung der Cutis- und Seitenplatten sich auf diese beiden streng localisirten Ursprungstätten freier Mesodermzellen, auf ganz bestimmte Abschnitte des Mesoderms zurückführen lässt, bestimmt auch unsere Stellungnahme zur Mesenchymtheorie. Nach der Definition, mit der die Gebrüder HERTWIG diesen Ausdruck einführten, werden als Zwischenblatt oder Mesenchym alle Zellen zusammengefasst, die sich aus dem epithelialen Verbande der drei Keimblätter gelöst haben, frei in die Reste des Blastocöls eingedrungen und zu den epithelial angeordneten Keimblättern in einen scharf ausgeprägten histologischen Gegensatz getreten sind. Dabei ist es zunächst ganz gleichgültig, von welcher Stelle desselben sich die Mesenchymkeime abgelöst haben. Alle frei gewordenen Zellen werden in ihrer Gesamtheit den drei primären Keimblättern gegenübergestellt. So bemerkt O. HERTWIG in seinem Lehrbuche (1902) p. 245: „Der Mesenchymkeim dagegen umfasst Zellen, die aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter, insbesondere des mittleren einzeln ausgeschieden sind und, indem sie sich in das Lückensystem zwischen den epithelialen Grenzblättern ausbreiten, die Grundlage für Binde substanz und Blut (?) abgeben.“ Diese Definition lässt sich auf das Angiosklero- und Angiohämoblastem, d. h. die Gesamtheit der von der dorsalen und ventralen Ursprungsstätte stammenden freien Mesodermzellen deshalb nicht anwenden, weil sie die eine Thatsache zu wenig berücksichtigt, dass dieser Zellcomplex — zu einer Zeit, wo die Cutis- und Seitenplatten noch rein epithelial gebaut sind — von ganz genau localisirebaren Stellen des Mesoderms aus producirt wird. Sie sind gemäss ihrer Bedeutung für den Organismus sehr frühzeitig auftretende, zu ganz bestimmten, für sie specifischen Leistungen befähigte

Derivate des Mesoderms, die sich unter dem Einflusse gewisser Correlationen zu den betreffenden Organanlagen entfalten. Die Complexe der freien Mesodermzellen sind ebenso genau localisierbare Derivate bestimmter Transversalabschnitte der Mesodermflügel, wie z. B. die Myotome, oder deren ventrale Fortsätze, die sich bei ihrem weiteren Verwachsen — wenigstens bei *Ceratodus* — nur dadurch von den sich ebenfalls verschiebenden freien Mesodermzellen unterscheiden, dass ihre Elemente bis zu ihrer Differenzirung in einem innigen — lange Zeit hindurch epithelialen — Verbande bleiben. — Die freien Mesodermzellen, welche die Hauptanlagen des Gefäß- und Skelettsystems liefern, sowie die Blutzellen sind also nicht da und dort einzeln aus einem Keimblatt ausgetreten, sondern zu diesen Leistungen befähigte Derivate, Differenzirungsproducte ganz bestimmter Mesodermabschnitte. Dieser Thatsache trägt also die Definition Mesenchym zu wenig Rechnung. Würde dieser Terminus über die Herkunft dieser Zellen nichts besagen, sondern lediglich die lockere und freie Anordnung der betreffenden Elemente, also einen histologischen Begriff ausdrücken, dann könnte man ihn ohne Bedenken anwenden. Dann dürfen aber nicht die Bindesubstanzen, die Gefässanlagen und das Blut als „Organe des Mesenchyms“ zusammengefasst und behandelt werden. — Dies vor allem deshalb nicht, weil auch andere ganz heterogene Organanlagen vorübergehend eine exquisit mesenchymatöse Anordnung gewinnen können, so dass es dann geradezu unmöglich werden kann, sie vom Angioskleroblastem z. B. zu sondern. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, dass die Ganglienanlagen sowohl im segmentirten wie im unsegmentirten Körpergebiete bei ihrem ersten Auftreten keineswegs eine epitheliale Anordnung, nicht einmal allenthalben einen innigen Verband ihrer Elemente aufweisen, so dass man bei ihrer weiteren Ausbreitung grosse Mühe hat, sie von den sich ihnen entgegenschiebenden freien Mesodermzellen abzugrenzen. Dass dies nicht nur bei *Ceratodus*, sondern auch bei anderen Formen der Fall ist, beweisen die zahlreichen, an sich sehr begreiflichen Irrthümer, die durch diese Aehnlichkeit in der Gestalt und Anordnung der Zellen hervorgerufen worden sind. Wie wäre es sonst erklärlich, dass die einen die Bindesubstanzen des Vorderkopfes zugleich mit den Ganglienanlagen vom Ektoderm, die anderen die Ganglienanlagen und die Bindesubstanzen sich von einheitlich angelegten, lateralen, mesodermalen Kopfsegmenten differenziren lassen? Ich verweise darauf, dass z. B. bei den Anuren die bei *Ceratodus* so scharf gegen die Umgebung begrenzten axialen Mesodermstränge der Visceralbögen, sowie die ventralen Myotomfortsätze durch eine vorübergehende Auflockerung ihrer Elemente ihre Abgrenzung gegen die nachbarlichen freien Mesodermzellen verlieren können — ferner auf das geradezu frappirende Verhalten des Nachnierenblastems. — Alle diese und andere Formationen können bei gewissen Species eine mesenchymatöse Beschaffenheit annehmen und hätten dann ebensoviele Anrecht darauf, als Organe des Mesenchyms zu gelten, wie das Angioskleroblastem. Sie gehören aber ganz verschiedenen Keimblättern an und differenziren sich zu vollkommen heterogenen Organanlagen. So berücksichtigt also der Ausdruck „Mesenchym“ nicht die Individualität und die Herkunft der vorübergehend oder dauernd in lockerer Fügung angeordneten Organanlagen, sondern lediglich deren räumlichen Zusammenhang. Mesenchym ist daher ein histologischer, aber kein spezifisch embryologischer Begriff.

Die Thatsache, dass die freien Mesodermzellen je nach ihrer Lagerung befähigt sind, alle möglichen Formen des Bindegewebes, Gefässwände und Blutzellen zu liefern, lässt uns die scharfe Sonderung ablehnen, die RABL in seinen Principien der „Histologie“ (1889) zwischen dem Bindegewebe und den Gefässendothelien mit Rücksicht auf ihre epitheliale Natur macht. „Wenn auch ihre (d. h. der Endothelien) Abstammung noch keineswegs sichergestellt ist und es noch immer zweifelhaft ist, ob sie dem Entoderm oder der visceralen Seitenplatte des Mesoderms den Ursprung verdanken, so tragen sie doch während der ganzen Entwicklung ihren epithelialen Charakter so deutlich zur Schau und documentiren sich immer als etwas vom Bindegewebe so Verschiedenes, dass wir über ihre wahre Natur nicht im Zweifel sein können“ (p. 55). Ueber die epitheliale Natur der Blutzellen bemerkt RABL dann weiterhin Folgendes: „Aus den vor einem Jahre von mir mitgetheilten Beobachtungen geht hervor, dass das Blut entwicklungsgeschichtlich mit den Bindesubstanzen nicht das Geringste

zu thun bat.“ — „Die Beobachtungen über die erste Blutbildung beim Hühnchen deuten nun mit grosser Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass wir es hier mit frei gewordenen Epithelien zu thun haben“ (p. 55). — Es hat sich vielmehr gezeigt, dass die Blutzellen, die Endothelien der Gefässwände und die verschiedenen Formen der Bindegewebszellen zu einander im Verhältniss der Geschwister- und Vetternschaft stehen. Endothelien differenzieren sich unmittelbar neben allen möglichen Formen der Bindesubstanzen aus Elementen, die von derselben indifferenten freien Mesodermmutterzelle stammen. Endothelien können aber auch wieder ihre ursprüngliche, indifferente Beschaffenheit freier Mesodermzellen annehmen, sie können sich entweder zu den verschiedenen Formen der Binde- und Stützsubstanzen oder auch zu Blutzellen differenzieren. Solche Blutzellen sind aber nicht frei gewordene Epithelien, sondern Abkömmlinge indifferent gewordener, in freie, zu neuen Leistungen befähigte Mesodermzellen zurückverwandelter Vasothelien. Es sind schwimmende freie Mesodermzellen oder, wie ZIEGLER (1902) in Einschränkung des Mesenchymbegriffes sich ausdrückte, „schwimmende Mesenchymzellen“. In Anbetracht dieser so mannigfaltigen Differenzierungsfähigkeit der freien Mesodermzellen würde es uns wohl nicht überraschen, wenn sich die Angabe GOETTE'S (1875), dass embryonale Blutzellen durch den Blutstrom in das in die Gefässbahn sich öffnende, interstitielle Lückenwerk getragen werden und sich daselbst am Aufbau gewisser bindegewebiger Formationen und der Gefässwand betheiligen sollten, bestätigen würde, was mir jedoch weder für *Bombinator* noch für *Ceratodus* gelang.

Wenn RABL also behauptet, dass die Endothelien der Gefässe Epithelien im strengsten Sinne des Wortes sind und dies in der oben angegebenen Weise mit Rücksicht auf ihr Verhalten „während der ganzen Entwicklung“ zu erweisen versucht, so muss uns dies doch einigermaassen gewagt erscheinen. Bis zu dem Augenblick, wo sich die in einer bestimmten Gefässbahn gelegenen freien Mesodermzellen abplatteten und unter Bildung von Rinnen und Röhren mit einander inniger verbinden, können wir diese Zellen überhaupt nicht als zukünftige Gefässzellen erkennen. Es ist vielmehr anzunehmen, dass sich ebendieselben Zellen, wenn sie an einem anderen Orte liegen würden, gerade so gut zu Knorpelzellen oder glatten Muskelfasern differenzieren können. — Und selbst dann, wenn also wirklich das Dogma „Endothel aus Endothel“ je bewiesen werden könnte, wenn wir alle Gefässzellen auf die Herzanlage zurückführen könnten, was wäre damit für die obige Auffassung gewonnen? Vom Entodermepithel oder vom Seitenplattenepithel wird sie niemand ableiten können, auch RABL nicht. Sie sind nun einmal nicht autochthon entstanden. Welche Anhaltspunkte haben wir nun dafür, dass das peristomale Mesoderm, von welchem das Endocardium zum allergrössten Theile abstammt, jemals in epithelialer Anordnung angelegt wurde? Wir können doch wohl nur das eine mit Bestimmtheit sagen, dass der peristomale, in der Ontogenese nicht in epithelialer Anordnung auftretende Mesodermkeim durch eine circumscriphte Proliferation der Epithelzellen des Urmundrandes entstanden ist. So müssen wir also die Vasothelien — gleichviel ob sie vom Angiohämoblastem oder vom Angioskleroblastem gebildet werden — unter allen Umständen durch den nicht epithelialen Zustand indifferenter freier Mesodermzellen hindurchführen, die aber auch noch zu ganz anderen Leistungen befähigt sind. Darin besteht ein principieller Unterschied mit dem mesenchymatösen Blastem der Nachniere, welches thatsächlich nur eine vorübergehende Veränderung der Gestalt und Anordnung echter Epithelzellen darbietet. Es können also die Vasothelien keineswegs rein durch die ganze Entwicklung auf ursprüngliche Epithelien zurückgeführt werden. Sie sind vielmehr in einer bestimmten Richtung differenzierte freie Mesodermzellen, die zu den Bindegewebszellen in einem innigen nachbarlichen und verwandtschaftlichen Verhältnisse stehen. Mit demselben Rechte könnte man auch die unter Umständen ovoid gestalteten bipolaren freien Mesodermzellen durch die vermittelnde Zwischenstufe der Epithelien auf die Eizelle zurückführen. Es liegt mir indess vollkommen fern, dies auch auszuführen, denn damit wäre ja doch recht wenig gewonnen. Diese Entwicklungsvorgänge lassen sich nun einmal nicht in eine Schablone zwingen. Wir können nur dadurch einigermaassen das complicirte System des Mesenchyms qualificiren, dass wir die mitunter ganz heterogenen Elemente,

aus denen es besteht, auf ihren Ursprung zurückführen und gegen einander abzugrenzen versuchen. Solange die Cutis- und die Seitenplatten sich noch nicht als Bindegewebsepithelien differenzieren — um einen sehr treffenden Ausdruck RABL'S zu gebrauchen — wird uns diese Aufgabe nicht allzu schwer. Sobald aber diese Stätten in Action treten, kann von einer thatsächlichen und genauen Abgrenzung des Angiohämoblastems, des Angioskleroblastems sowie der parietalen und dermalen freien Mesodermzellen keine Rede mehr sein. Damit müssen wir uns abfinden. —

Betrachten wir die Anlage und den Ausbau des Gefässsystems von allgemeineren Gesichtspunkten aus, die in ihren wesentlichen Zügen schon von GOETTE (1875) festgelegt wurden, so erscheinen uns diese Vorgänge als ein markantes Zeichen eines bedeutsamen Fortschrittes in der Ausgestaltung des Organismus, gleichsam als eine durch die Vermehrung des Heerkörpers bedingte Complication der Intendanz. In jungen Entwicklungsstadien, solange der Keim noch aus drei Keimblättern besteht, deren Elemente voll mit Nahrungsmaterial (Dotterplättchen) beladen sind, und verhältnissmässig (abgesehen von der Dotterzellenmasse) dünnwandig ist, vermittelt die ihn an seiner äusseren und inneren Oberfläche umspülende eiweisshaltige Flüssigkeit den Gasaustausch der primären Keimblätter. Zwischen den letzteren breiten sich enge, von derselben Flüssigkeit erfüllte Spalträume aus, Reste des Blastocöls. Zu diesen Keimblättern gesellt sich nun eine ganz spezifische, von bestimmten Abschnitten des Mesoderms gelieferte Mesodermformation, der Complex der freien Mesodermzellen, die, indem sie sich zwischen den primären Keimblättern ausbreiten, dieselben von einander abheben. Ihre Ausbreitung wird ihnen an gewissen Stellen dadurch erleichtert, dass sich die primären Keimblätter zu falten- oder blasenförmigen Bildungen erheben, was eine Vergrösserung der interstitiellen Spalten zur Folge hat. Dies ist in der Umgebung der Augen- und Hörbläschen der Fall, und so sehen wir denn diese Spalträume von den zu gleicher Zeit in dieser Region auftretenden freien Mesodermzellen alsbald ausgefüllt. Dem Fortgang der Längenentwicklung entsprechend, greift auch die Bildung der freien Mesodermzellen immer weiter caudalwärts vor. Durch die beständige Vermehrung und weitere Ausbreitung dieser Elemente werden die primären Keimblätter und ihre Derivate immer mehr auseinandergedrängt und von ihnen umgeben. Gleichzeitig wird aber auch die interstitielle Flüssigkeit vermehrt. Das in regem, intussusceptionellen Flächenwachsthum begriffene Ektoderm bietet ebenfalls zunächst im Vorderkopfbiete den freien Mesodermzellen Raum für ihre Entfaltung. Allmählich nehmen die zuerst spindelförmig gestalteten Zellen eine verästelte Gestalt an, wobei sie durch Fortsätze mit einander im Zusammenhange (Berührung) bleiben. Sind die interstitiellen Spalträume ausgedehnter, dann bilden sie ein zierliches Gerüst zwischen den Keimblättern und deren Derivaten, welches einen primitiven interstitiellen Stützapparat darstellt. Die hauptsächliche Bedeutung dieses Zellengerüsts besteht wohl darin, zwischen den einzelnen Organanlagen einen Raum auszusparen, welcher der eiweisshaltigen, interstitiellen Flüssigkeit, die vor allem den Gasaustausch zu besorgen hat, reichere Ansammlung und leichteren Zutritt zu den Organanlagen gestattet. Möglicher Weise ist diese Flüssigkeit auch schon in den bisher beschriebenen Stadien für die Vertheilung der von den Dotterzellen verarbeiteten Nahrungsstoffe von Bedeutung. Auch vor Beginn der Circulation dürfte die interstitielle Flüssigkeit durch Eigenbewegungen des Thieres in Bewegung gesetzt werden. — Beim weiteren Fortschritte der Organisation und der Vergrösserung des Embryos genügt nun diese primitive Art des Stoffwechsels nicht mehr. Es muss für eine regelmässige und ausgiebige Bewegung der interstitiellen Flüssigkeit gesorgt werden. In dem ausgedehnten interstitiellen Lückenwerke wird ein eigenes Canalsystem geschaffen, welches einer regelmässigen Durchspülung zu dienen hat. In gewissen Bahnen platten sich die in das interstitielle Gerüst eingefügten freien Mesodermzellen ab, gewinnen dadurch grössere Berührungsflächen und vereinigen sich schliesslich zu rinnen- und röhrenförmigen Gebilden, die sich ganz allmählich gegen das umgebene Interstitium abgrenzen. Dadurch, dass ein centraler in der Concavität der sogenannten entodermalen Grenzalte gelegener Abschnitt des Canalsystems durch die Differenzirung eines ihm aufgelagerten, ihn alsbald

röhrenförmig umschliessenden Seitenplattenabschnittes einen contractilen Mantel erhält, wird der Inhalt desselben, — die interstitielle Flüssigkeit — in regelmässige Bewegung gesetzt. Anfänglich, solange das Kanalsystem nicht geschlossen ist und allenthalben mit den übrigen interstitiellen Spalten communicirt, ist der Widerstand in der Peripherie kein bedeutender, ein kurzer, noch nicht einmal in Fibrillen differenzirter Rohrschnitt kann ihn bewältigen. Mit dem weiteren Ausbau der bei ihrer ersten Anlage auffallend weiten Gefässstrecken und ihrer weiteren Verzweigung nimmt der Widerstand zu, der Herzschlauch beginnt sich zu verlängern und in dem engen ihm zur Verfügung stehenden Faltenraum einzukrümmen. Die Contractionswelle durchläuft dann eine grössere Strecke und wird dadurch ausgiebiger. Die in späteren Stadien erfolgende Beschränkung der sich fortwährend steigenden Sauerstoffaufnahme auf einen eng begrenzten Bezirk der Oberfläche macht dann die weitere Ausgestaltung des Herzens, insbesondere seines Klappenapparates nöthig, worüber im zweiten Theile zu berichten sein wird.

Die Anlage — so zu sagen Tracirung — der Gefässe erfolgt geradezu in gesetzmässigen Bahnen, die als eine vererbte Auslese verschiedener Varianten erscheinen und in enger Abhängigkeit von der Nachbarschaft, in formaler Anpassung an dieselbe entstanden sind. Sie erfolgt in den Bahnen, die sich für die rasche Weiterbeförderung und die gleichmässige Vertheilung der zunächst den Gasaustausch unterhaltenden Flüssigkeit sich als günstig erwiesen und daher behauptet haben. In den Dienst des Gasaustausches der inneren Athmung stellt sich eine ganz besondere Art freier Mesodermzellen, die Blutzellen, die entweder direct aus dem indifferenten Zellmaterial des peristomalen Mesoderms hervorgehen oder bei höheren Wirbelthieren aus den Elementen jenes interstitiellen Gerüsts hervorgehen können (der abgeplatteten Gefässwandung).

Specielle mechanische Momente dürften, sofern solche nicht durch die rein formale Anpassung an die Nachbarschaft gegeben sind, bei der ersten Anlage der Gefässe wohl nicht in Betracht kommen. Wir sehen die ersten Gefässanlagen mitunter ganz unregelmässig geformt, bald erweitert, mit Ausbuchtungen versehen, bald auf ganz kurzen Strecken verengt. Erst allmählich wird dieses System unter dem Einflusse hämodynamischer Kräfte, also in functioneller Anpassung ausgebaut. Es braucht wohl nicht erst besonders betont zu werden, dass der geschilderte Entwicklungsgang der Gefässanlagen wenigstens in seinen Grundzügen auch der phylogenetischen Gestaltung dieses Organsystems entsprechen dürfte, deren einzelne Phasen bei wirbellosen Formen in allen möglichen Varianten zur Beobachtung kommen.

Die Anlage des Angiohämoblastems und des Angioskleroblastems erfolgt, wie schon oben bezüglich des ersteren für *Triton* gezeigt wurde, bei den Amphibien im Wesentlichen in derselben Weise wie bei *Ceratodus*. — *Triton* bot sogar hinsichtlich der Beziehungen der Seitenplatten zu den vorderen Abschnitten des Angiohämoblastems günstigere Verhältnisse dar, als *Ceratodus*. Dagegen sind bei dieser Form die übrigen Abschnitte des Angiohämoblastems in Folge der Verkürzung der Ventralseite auf ein enges Gebiet beschränkt und daher so tief in die Dotterzellenmasse eingegraben und derselben so dicht angelagert, dass an ungünstig conservirten Objecten thatsächlich der Eindruck erweckt werden kann, dass sich die Dotterzellenmasse am Aufbau der Blutzellenstränge betheilt. — MOLLIER hat an *Triton* sehr eingehende Untersuchungen in dieser Hinsicht unternommen, die seinen Ausführungen im HERTWIG'schen Handbuche als Basis dienen. MOLLIER konnte sich auch davon überzeugen, dass die Beziehungen des Mesoderms zum Angiohämoblastem ganz unzweifelhaft sind. Dagegen konnte er die Möglichkeit eines geringen Zellzuschusses von Seiten des Entoderms nicht ganz ausschliessen (p. 1071), betont jedoch, dass diese fraglichen Beziehungen jedenfalls secundärer Natur wären. Es versuchte dies an einigen Schnittbildern (Fig. 736 und 739, 743 u. a.) zu erweisen. Ich kann diesen Schnittbildern keine Beweiskraft im obigen Sinne beimessen. Am Schnitte der Fig. 735a steht allerdings die Axe einer Kerntheilungsfigur annähernd senkrecht auf die Oberfläche der Dotterzellenmasse. Dies will aber in Anbetracht dessen, dass

die Elemente der letzteren ganz bunt durch einander gewürfelt sind und keine epitheliale Anordnung erkennen lassen, nichts besagen. — Warum sollte dann nicht auch einmal eine Dotterzelle sich in der angegebenen Richtung theilen können? Dass eine Dotterzelle, wie in Fig. 735 b, auch ein bisschen über der Oberfläche vortreten kann, wird uns in Anbetracht der morphologischen Bedeutung dieses Zellcomplexes auch nicht besonders auffallen. Auch die weitere Frage, ob die über den Blutzellenstrang hinwegziehende Mesoblastdecke vom Zellmaterial desselben gebildet wird, oder ob sich die benachbarten Seitenplattenabschnitte ventralwärts verschieben, lässt MOLLIER unentschieden. Er verweist zwar darauf, dass die „Mesoblastdecke, wenn sie den Zellstreif überwachsen hat, selbständig bis zur Mittellinie vorwächst“ (p. 1058). An einer anderen Stelle hingegen (p. 1060) glaubt er „gegen eine Delamination nichts einwenden zu können“. — Es ist nur eine Consequenz der oben erörterten Anschauung MOLLIER's über die erste Anlage des Endocardiums, wenn MOLLIER den verdickten ventralen Randstreif (Blutzellenstrang) als eine vom Endocardium vollkommen gesonderte und selbständige Bildung auffasst und dessen vorderes Ende „durch ein vorher gebildetes Endothelrohr secundären Anschluss an das hintere Ende des Herzens finden lässt“ (p. 1071). Ich konnte feststellen, dass die vordersten Abschnitte der verdickten Randstreifen sich vollkommen in freie Mesodermzellen auflösen und, indem sie sich nach vorn in den Faltenraum der entodermalen Grenzfalte verschieben, den grössten Theil des Endocardiums liefern. Die unmittelbar sich anschliessenden, Blut- und Gefässzellen liefernden Abschnitte der Randstreifen stehen also von vornherein mit der Anlage des Endocardiums in einem unmittelbaren ursprünglichen Zusammenhange. Das Endocardium ist nur der vorderste Abschnitt jenes durchaus einheitlichen Zellcomplexes, der sich von der Nachbarschaft der entodermalen Grenzfalte bis in die Schwanzspitze erstreckt und peristomalen Ursprunges ist. — Aus demselben Grunde ist auch die von BRACHET (1898) für *Triton* gemachte Angabe, dass die cranialen Abschnitte der Dottervenen durch Sprossung vom Herzen aus entstehen, — eine Angabe, die von BRACHET im Sinne der Hypothese „Endothel aus Endothel“ gedeutet wurde — nicht zu bestätigen. Ebenso wenig kann ich mich seinen Ausführungen über die ausschliesslich entodermale Entstehung der Blutstränge sowie über den secundären Nachschub von Gefässzellen aus der Dotterzellenmasse anschliessen. Die scharfe Scheidung, die BRACHET zwischen dem Blutzellenstrang und dem vor ihm gelegenen, den Anschluss an das Herz vermittelnden Gefässabschnitt macht, ist gekünstelt — wie dies ein Blick auf den oben (p. 166) abgebildeten Schnitt zeigt.

In Uebereinstimmung mit ihren Befunden hinsichtlich der Bildung des Endocardiums von *Siredon* findet auch Fr. MARCINOWSKY, dass die „Blut- und Venenzellen“ ausschliesslich von der ventralen Randzone des Mesoderms geliefert werden. „Diese Zellen lösen sich nicht eigentlich vom Visceralblatt des Mesoblasts, sondern von demjenigen Theil, der dem späteren ventralen Mesenterium resp. seiner Umbiegung in die Splanchnopleura entspricht“ (p. 48). — Dasselbe sollte auch für die Endocardzellen gelten, was sich indess, wie bereits oben erwähnt wurde, an den Abbildungen nicht erweisen lässt. „Aus dieser Verdickung des freien Randes der Seitenplatten gehen nun in einem bestimmten Körperabschnitt die Blutstränge (Blutinseln) hervor, die, wie MARCINOWSKY ausdrücklich hervorhebt, keine Beziehungen zum Entoderm haben. Es kommt wohl ab und zu vor, dass sich eine Blutinsel „in die Masse der Dotterzellen hineinfrisst“ (p. 60) — derartiges habe ich gelegentlich auch bei *Triton* gesehen, wobei die Abgrenzung der beiden Zellcomplexe, besonders an Schiefschnitten, sehr erschwert werden kann.

In jüngster Zeit hat Fr. DE ROOY (1907) interessante Angaben über die Bildung der Blutanlagen bei *Megalobatrachus maximus* gemacht, bei welcher Form die Blutzellenstränge ebenfalls aus dem ventralen Rande der Mesodermflügel hervorgehen. Letztere sind in Folge des grossen Umfanges der Dotterzellenmasse viel weiter von einander entfernt und spannen sich etwa wie bei unserem einheimischen Feuersalamander (vergl. Textfig. 171) in der äquatorialen Zone um die Dotterzellenmasse. Sie zeigen ihrer Längenausdehnung entsprechend einen geringen Querdurchschnitt, sind in flachen Rinnen an der Oberfläche der Dotterzellenmasse

eingebettet und von dieser daher stets sehr deutlich abgrenzbar. Allmählich verschmelzen sie mit einander in caudocranialer Richtung.

Auch bei den Anuren (vergl. Textfig. 172) weisen die Blutzellenstränge eine sehr erhebliche, der Körperlänge entsprechende Ausdehnung auf. Ich fand sie bei *Bufo* und *Bombinator* — im Gegensatz zu GOETTE (1875), der auch das Endocardium wenigstens theilweise vom Darmblatt ableitet, wenn auch nicht so markant, wie bei Urodelen oder *Ceratodus*, aber immerhin von der Dotterzellenmasse abgrenzbar. Auch MARCINOWSKY konnte ihre an *Siredon* gewonnenen Befunde für *Bufo* bestätigen. BRACHET (1903) hat für *Rana temp.* den Beweis erbracht, dass die Blutzellenstränge mit der Dotterzellenmasse in keinem genetischen Zusammenhang stehen. Auch die Ausbreitung der Seitenplatten an der Oberfläche der Blutinseln beschreibt BRACHET in eingehender Weise. Dass BRACHET für *Rana*, eine Form, die nicht so günstige Verhältnisse darbietet, wie die Urodelen, die Beteiligung des Hypoblasts oder, besser gesagt, der Dotterzellenmasse an der Bildung der Blutzellenstränge ausschliesst, ist um so erfreulicher, als derselbe Autor für *Triton* bekanntlich das Gegentheil davon behauptet hat. Ich erkenne an, dass BRACHET für seine neugewonnene Auffassung gute Gründe gehabt hatte. Es ist wohl zu hoffen, dass BRACHET auch bei Urodelen im Verlaufe seiner weiteren Untersuchungen, die er noch nicht für abgeschlossen hält (p. 69), an entsprechend vorbehandeltem Materiale seine Ansicht bestätigt finden werde.

Ueber die Differenzirung des Angioskleroblastems, insbesondere die erste Anlage der Gefässe hat GOETTE (1875) in seinen eingehenden Ausführungen über das „interstitielle Bindegewebe“ die ersten bahnbrechenden Angaben gemacht, die sich nicht nur für *Bombinator*, sondern auch für andere Anamnier, in jüngster Zeit auch für *Polypterus* (G. KERR, 1907) und die Amnioten mit aller Sicherheit bestätigen lassen. GOETTE ist der erste Vertreter der fundamentalen Lehre, dass die Gefässe nicht von einem Centrum aus angelegt werden, sondern selbständig und unabhängig vom Herzen durch die Differenzirung des interstitiellen Bindegewebes entstehen und erst allmählich sowohl unter einander als mit dem Endocardium in Verbindung treten. Dieser Lehre pflichtet MOLLIER aus guten Gründen im HERTWIG'schen Handbuche bei. Im Einzelnen macht sich in seinen Ausführungen wohl eine gewisse Unsicherheit bemerkbar, die eben auf den Mangel ausgedehnter Voruntersuchungen über die erste Anlage des Mesoderms zurückzuführen ist. So lässt es MOLLIER dahingestellt, ob bei der Bildung des Dottergefässnetzes von der Splanchnopleura oder auch von der Dotterzellenmasse Zellen abgegeben werden (p. 1061). Die Aortenzellen leitet MOLLIER vom dorsalen Rande der Seitenplatten ab, hält es jedoch „für sehr wohl möglich, dass vereinzelt Zellen auch vom Sklerotom beigesteuert werden“ (p. 1075). An der Bildung des Ductus Cuvieri sollen sich Zellen beteiligen, die von der Somatopleura frei werden (p. 1075). — BRACHET (1903) hat die allmähliche Ausbreitung der Abkömmlinge des Angiohämoblastems an der seitlichen Oberfläche der Dotterzellenmasse wohl erkannt, misst aber diesem Vorgange eine zu grosse Ausdehnung bei, wenn er auch die Aorten und die Cardinalvenen von solchen Zellen ableitet. In neuerer Zeit hat GRAEPER (1907, vergl. p. 390 und 396) diese Anschauung vertreten. Soweit können wir HIS nicht folgen.

Frl. MARCINOWSKY hat speciell an *Bufo* die erste Entstehung der Gefässe eingehender untersucht. Nach ihrer Auffassung wird die Gefässwand 1) von freien, diffus austretenden Wanderzellen, 2) von sklerotomalen Gefässzellen und 3) frei im Bindegewebe gebildet. Die diffus austretenden Wanderzellen fanden sich vor allem in der Nachbarschaft der Seitenplatten vor. Sie werden frühzeitig pigmentirt und sollen entweder direct oder als Tochterzellen aus dem epithelialen Verbände der Seitenplatten und des Ektoderms austreten (innere und äussere Wanderzellen). Die Dotterzellenmasse zeigt sich gegen diese Wanderzellen stets deutlich abgegrenzt. Es ist richtig, dass Zellen der Sinnesschichte des Ektoderms vor dem Auftreten der Basalmembran gelegentlich ein wenig nach innen vortreten. Solche Befunde sind aber noch keine Beweise für die Herkunft der Wanderzellen aus dem Ektoderm. MARCINOWSKY's Fig. 25, Taf. 4 kann in dieser Hinsicht nicht beweiskräftig sein, da sie zwischen Anlagerung und Continuität nicht deutlich unterscheiden lässt. Die diffus austretenden

Wanderzellen sollen indess nur einen ganz verschwindenden Antheil am Aufbau des Gefäßsystems nehmen (Dotterdarmvenen, eventuell Vornierenglomerulus, Ductus Cuvieri). Ich war an meinen Präparaten nie darüber im Zweifel, dass sich diese Wanderzellen von der ventralen und dorsalen Seite her vorgeschoben haben und Abkömmlinge des Angiohämoblastems bzw. des Angioskleroblastems sind. Ich will keineswegs bestreiten, dass sich von den Seitenplatten freie Mesodermzellen ablösen, doch vollzieht sich diese Differenzirung der Bindegewebsepithelien viel später und in abweichender Weise. MARCINOWSKY giebt übrigens selbst zu, dass der grösste Theil der Dottervenen vom medioventralen Mesoblastbezirk, der Vornierenglomerulus fast ausschliesslich von sklerotomalen Gefässzellen aufgebaut wird, und ist es nirgends ersichtlich, welche Gründe MARCINOWSKY bezogen haben dürften, die Abkömmlinge dieser Bildungsstätten freier Mesodermzellen von deren periphersten Elementen zu trennen. Diesen Zellen ist sicherlich ein gewisses Eigenbewegungsvermögen zuzuschreiben. Möglicher Weise fördern auch die Seitwärtsbewegungen der jungen Larven die weitere Verbreitung der Mesodermzellen, speciell in den ventralen Regionen. Die Zellen, welche die Aorten, die vollkommen selbständige Anlage des Vornierenglomerulus und die Cardinalvenen bilden, leitet MARCINOWSKY von frei gewordenen Sklerotomzellen ab. — Die Carotis, die Visceralbögen und die übrigen Gefässe des Vorderkopfes sollen ausserhalb aller Beziehungen zu localisirten Bildungscentren, frei aus den Elementen des embryonalen Bindegewebes hervorgehen — welch' letzteres speciell in den Visceralbögen von den axialen Mesodermsträngen stammen soll (p. 73). Die Art und Weise, wie die Gefässe vollkommen autochthon in dem Mesenchymnetz entstehen, schildert MARCINOWSKY sehr eingehend. Die grundlegenden Ergebnisse der classischen Untersuchungen GOETTE's fanden sich auch an ihrem Material vollkommen bestätigt. Dass die Angaben MARCINOWSKY's über die Herkunft der Gefässzellen einander so unvermittelt, zusammenhanglos gegenüberstehen, ist bei einer lediglich auf die erste Anlage des Gefäßsystems gerichteten Untersuchung begreiflich. Erst eine gründliche Voruntersuchung der Entwicklung des Mesoderms, der allerersten Entstehung und der weiteren Ausbreitung der freien Mesodermzellen giebt eine verlässliche Basis für die Untersuchung der Differenzirung dieser Zellen und vereinigt die zahlreichen, an den verschiedenen Körperabschnitten erhobenen Befunde zu einem harmonischen Ganzen.

Ueber die erste Anlage des Angioskleroblastems und des Angiohämoblastems der meroblastischen Formen soll im Folgenden gesondert berichtet werden, weil das letztere sich in seiner Anordnung den qualitativen und quantitativen Veränderungen im Dottergehalte der Eier anpassen muss, während das Angioskleroblastem hierdurch in seiner Anlage und Ausbreitung nicht beeinflusst wird. — Für die Selachier (*Pristiurus*) hat RÜCKERT (1888) als erster die locale Entstehung der Aorten beschrieben. Er leitet diese Zellen — entsprechend den damals herrschenden Ansichten über die Entstehung des Endocardiums — von der dorsalen Darmwand ab, nimmt aber als sicher an, „dass aber auch ebenso der angrenzende Theil des Urwirbels Zellmaterial für die Aorten liefert“ (p. 419). Die Bildung der Vornierengefässe sollte von der Aorta ausgehen, dabei aber auch die Splanchnopleura betheiligt sein (p. 422). Die arteriellen Gefässe des Vorderkopfes, insbesondere der sogenannten Kopfsinus entstehen autochthon und selbständig. Ihre Zellen werden von der medialen Wand der Kopfhöhlen (vom visceralen Mesoblast, RÜCKERT) und der dorsalen Darmwand geliefert. Ersteres ist auch für die Squaliden leicht zu bestätigen. In der Kopfregion konnte RÜCKERT eine Einwanderung von Gefässzellen von der Ventralseite her mit aller Sicherheit ausschliessen, während er für die Entstehung der Rumpfaorta nicht mit solcher Sicherheit gegen die HIS'sche Einwanderungslehre Stellung nimmt. — EMMERT (1900) leitet die Aortenzellen von *Torpedo* „vom dorsalen Theile der Splanchnopleura (Uebergangstheil oder Urwirbelcommunication) ab“. — „Ueberzeugende Bilder eines Austrittes von Gefässzellen aus den Urwirbeln habe ich nicht gesehen“ (p. 483). — Ich fand, dass bei *Scyllium* die Zellen der Angiosklerotome aus dem Verbande der medianen Wand der axialen Mesodermflügel austreten, bevor diese sich noch in Dorsalsegmenten und die Seitenplatten gesondert hatten. — Auch die Angiosklerotome lösen sich bald nach ihrer Entstehung, zunächst an ihren freien Abschnitten

successive in freie Mesodermzellen auf. Es ist gar kein Zweifel, dass die Aortenwand von den Abkömmlingen der Angiosklerotome gebildet wird. Es hat sich ferner gezeigt, dass ebenso wie bei *Ceratodus* und den Amphibien vom Bereiche der vorderen Segmente aus, die dortselbst bereits frei gewordenen Mesodermzellen in ihrem noch indifferenten Zustande auch in caudaler Richtung sich ausbreiten, indem sie sich zu beiden Seiten der Hypochorda an der Innenseite der axialen Mesodermflügel in Regionen ausbreiten, wo an diesen die Angiosklerotome noch gar nicht vorzutreten beginnen. Es wäre immerhin möglich, dass sich freie Mesodermzellen von dem zur Bildung des Angiosklerotoms qualificirten Transversalabschnitte der Mesodermflügel ablösen, noch ehe dieses als zungenförmiger Vorsprung vortritt. Ich habe mich aber von einem solchen Verhalten weder bei *Ceratodus* noch an *Scyllium* überzeugen können. Dass aber den freien Mesodermzellen — dem Angioskleroblastem — ein erhebliches Eigenbewegungsvermögen zukommt, ist sicher. — Ich fand also hinsichtlich der Anlage und ersten Differenzirung des Angioskleroblastems bei *Scyllium* und einigen Embryonen von *Acanthias* ganz ähnliche, im Wesentlichen dieselben Verhältnisse vor, wie ich sie oben für *Ceratodus* beschrieben habe. Die Bildung der Aorten ist in Folge der ansehnlichen Ausdehnung der interstitiellen Räume sehr leicht zu verfolgen. Man findet deren distale Abschnitte in Regionen vor, wo die Angiosklerotome noch gar nicht als solche erkennbar sind. Im unmittelbaren Anschluss an die bereits angelegte Aortenwand oder auch isolirt vereinigen sich die in der Aortenbahn gelegenen freien Mesodermzellen zu rinnenförmigen Strängen, die sich allmählich zu Röhren schliessen. Auch durch Proliferation terminaler Wandzellen werden die paarigen Aortenanlagen verlängert. — Im unsegmentirten Kopfgebiete entsteht das Angioskleroblastem durch die Auflockerung und Proliferation der dorsomedialen Abschnitte der axialen Mesodermflügel. Die auf diese Weise frei gewordenen Zellcomplexe breiten sich vor allem durch das Gebiet der Visceralbögen ventralwärts aus, wenngleich bei Selachiern durch die eigenartige Beschaffenheit der basalen Oberfläche der Wandung der Kopfhöhlen und der axialen Mesodermröhren der Visceralbögen die Abgrenzung der freien Mesodermzellen, die in bestimmten Bahnen die Gefässwände liefern, nicht so leicht durchführbar ist, wie z. B. bei *Ceratodus*. Die Selachier sind zur Entscheidung dieser Fragen entschieden ein viel ungünstigeres Material als z. B. die Urodelen. Es sollten daher die bei diesen Formen erhobenen diesbezüglichen Befunde nur mit aller Vorsicht verwerthet werden. — Dass aber eine ventralwärts gerichtete Ausbreitung thatsächlich stattfindet, beweisen die schönen Beobachtungen, die WENKEBACH (1886) an lebenden pelagischen Teleostierembryonen angestellt hat. WENKEBACH konnte auf diese Weise die Angaben OELLACHER's, dass im Bereiche des Vorderkopfes bei *Salmo* abgeplattete Zellen die Kiemendarmhöhle umwachsen und sich ventralwärts bis an die Wand der vorderen Darmforte vorschieben, woselbst sie das Endocardium liefern, unmittelbar beobachten und verfolgen. „Man sieht deutlich, wie die Zellen, namentlich die des Mesoblasts selbständig vermittelt amöboider Bewegungen und oft ausserordentlich langer protoplasmatischer Fortsätze sich im Körper des Embryos und auf den nicht mit Hypoblast unkleideten Dotter bewegen und nach bestimmten Richtungen kriechen, als handelten sie mit Willen und Bewusstsein. Bei der Anlage und weiteren Ausbildung des Herzens sowie bei der Bildung der Gefässe und anderer Organe spielt diese selbständige Bewegung der Mesoblastzellen eine grosse Rolle“ (p. 239). Speciell bei den Teleostiern ist die erste Anlage der Aorten bei zahlreichen Formen untersucht worden. ZIEGLER (1882), FELIX (1897), SOBOTTA (1902) wiesen deren Abstammung von den Angiosklerotomen nach. FELIX hob insbesondere die autochthone Entstehung des Vornierenglomerulus, SOBOTTA die Ausbreitung der frei gewordenen Mesodermzellen vor allem in ventraler Richtung hervor. —

Hinsichtlich des Verhaltens des Angiohämoblastems lassen sich die an holoblastischen Anamniern erkannten Verhältnisse in ihren wesentlichen Zügen bei den meroblastischen Anamniern schon beim Vergleiche der correspondirenden Entwicklungsstadien wiedererkennen, wie dies oben für die Entstehung des Endocardiums gezeigt wurde. Dies wird um so leichter, wenn wir die Veränderungen berücksichtigen, die ein holoblastischer

Keim, z. B. eine Amphibiengastrula, bei der Einwirkung von Salzlösungen erleidet; auf diese Weise ist es ja möglich, den holoblastischen Typus auf künstlichem Wege in den meroblastischen Typus umzuwandeln. Immerhin weisen aber die meroblastischen Anamnier manche Eigenthümlichkeiten auf, deren Kenntniss für das Verständniss gewisser Befunde, insbesondere aber für den Vergleich mit den meroblastischen Amnioten und den von solchen Formen sich ableitenden höheren Säugethieren von Wichtigkeit ist. Speciell für die Untersuchung der bei den Amnioten bestehenden Verhältnisse ist ein consequent durchzuführender Vergleich der ersten Entwicklungsstadien unerlässlich.

Stellen wir uns also vor, es werde an einem holoblastischen Ei die Dotteransammlung so umfangreich, — oder durch künstliche Eingriffe die Activität der ersten Furchungszelle so geschwächt — dass der erste Furchungskern seine Herrschaft über den Dotter verliert und es zu einer partiellen Furchung kommt. Weder die meridionalen noch die latitudinalen Furchen vermögen den Dotter zu durchschneiden (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 25—26, sowie Fig. 15—17, gelbe Linie). Sämmtliche Zellen des einschichtigen Keimes hängen in diesem Blastulastadium mit der Dottermasse zusammen, die sie zu einem Syncytium vereinigt. Solange die Furchen nicht tiefer eingreifen, könnte man geradezu von einem Keimsyncytium sprechen. Die centralen Elemente der Keimscheibe entsprechen den Mikromeren des animalen Poles, die peripheren den Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 26 und 17). So wie beim *Amphioxus* und den Amphibien greifen die latitudinalen Furchen in radiär gestellten Ebenen ein, sie theilen die centralen Blastomeren und sondern von dem peripheren Makromerenkranze fortwährend neue Elemente ab.

Wenn sich nun — entsprechend der ganzen Anlage der Keimscheibe — zuerst die centralen, dann die peripheren Elemente der Keimscheibe in tangentialen (horizontalen) Ebenen zu theilen beginnen, so werden die oberflächlich gelegenen Tochterzellen frei, die tieferen verbleiben im Zusammenhange mit der Dottermasse (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 27). Bei der weiteren Theilung der letzteren wiederholt sich dasselbe Spiel. Dieser Process greift nun immer weiter gegen die Peripherie vor. Die untersten der abgefurchten Elemente hängen mit der Dottermasse zusammen und bilden nun innerhalb des noch erhalten gebliebenen, ringförmigen Abschnittes der ursprünglich einschichtigen Keimscheibe (des Keimsyncytium, s. v. v.) ein durch Abfurchung entstandenes centrales Dottersyncytium, welches sich beim weiteren Fortschreiten der Abfurchung auf Kosten des ersteren vergrößert. Würden an der in Fig. 18, Taf. LXXXI/LXXXII, dargestellten Amphibienblastula die Dotter- und Entodermzellen, durch welche die gelbe Linie gelegt ist, durch eine umfangreiche Dottermasse zusammengehalten und zu einem Syncytium vereinigt sein, so würde daraus das in Fig. 27 dargestellte Verhalten resultiren. Gleichzeitig vermehren sich auch die bereits frei gewordenen oberflächlichen Blastomeren und die von ihnen nach innen zu sich abfurchenden Elemente. Die Keimscheibe ist in diesem, der ausgebildeten Amphibienblastula entsprechenden Entwicklungsstadium — knapp vor Beginn der Gastrulation — zu einer gegen den Rand zu sich verdünnenden mehrschichtigen Zellplatte geworden, die in der Peripherie mit dem kernhaltigen Dotter zusammenhängt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 28 mit 19). (Den Figg. 26—29 sind RÜCKERT's Abbildungen von Selachierkeimscheiben zu Grunde gelegt, doch ohne Rücksichtnahme auf die Nebenspermakerne sowie auf den Umstand, dass sich schon frühzeitig Elemente des Dottersyncytiums von der Dottermasse vollkommen ablösen. Der Umfang der Dottermasse wurde nur aus äusseren Gründen relativ viel kleiner angegeben, als es den natürlichen Verhältnissen entspricht.) Die beiden Abschnitte des scheinbar einheitlichen, kernhaltigen, oberflächlichen Syncytiums sind nun ihrer morphologischen Werthigkeit wesentlich verschieden. Die periphere Zone des Syncytiums entspricht den centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula. Der letzteren gehört daher eigentlich die gesammte Oberfläche der Dottermasse zu (vergl. punktirte Linien). Sie hängt mit den oberflächlichen Zellmassen der Keimscheibe innig zusammen und bildet mit ihr das Homologon des Blastomerenmantels der Amphibienblastula bzw. der einschichtigen Wand der Coeloblastula des *Amphioxus*. Wir

können daher diese oberflächliche Zellige als Blastodermis bezeichnet werden (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 28, 29 *Bl. d.*). Der weitaus grössere centrale Abschnitt des Syncytiums hält gewissermassen die innersten Dotterzellen der Amphibienblastula zusammen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 19, gelbe Linie) und bildet mit sämtlichen, vom Blastoderm nach innen abgefurchten und frei gewordenen Zellen das Homologon der Dotterzellenmasse, die der *Amphioxus*-Gastrula vollkommen fehlt. Es soll daher der gesamte zwischen der oberflächlichen Blastodermis und dem Dottersyncytium gelegene Complex frei gewordener Dotterzellen als Dotterzellenschicht bezeichnet werden (Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 28, 29 *D. z. sch.*).

Wenn nun beim Beginne der Gastrulation, ebenso wie bei den Holoblastiern, die Invagination nicht an einer centralen, sondern an einer dorsalexcentrischen Stelle des vegetativen Poles bzw. der entodermalen Randzone einsetzt (Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 7, 8, 20, 29), so ist diese Stelle von dem gegenüberliegenden Theile der virtuellen Urmundrandzone durch die ganze Dottermasse getrennt, deren Umfang der äusseren Oberfläche der centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibiengastrula entspricht. Die sich einstülpende Urdarmwand, die äussere entodermale Randzone des Blastoderms verliert nun bei den Selachiern schon frühzeitig ihren ursprünglichen Zusammenhang mit der entodermalen Randzone des Keimsyncytiums — dem Homologon der centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibiengastrula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 29—31 zwischen *x* und *y*, Taf. LXXXIII, Fig. 3 und 4, gestrichelte Linie) — und wächst als offene Urdarmrinne auf der Oberfläche des Dottersyncytiums centralwärts vor. Dabei schiebt sie — ebenso wie die sich einstülpende Urdarmwand der Amphibiengastrula — die zum Theil von ihr selbst abgefurchte Dotterzellenschicht vor sich her (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, und Taf. LXXXIII, Fig. 3 mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21; Taf. LXXXIII, Fig. 1 und 2). Bei den Amnioten besteht in dieser Hinsicht ein ursprünglicheres Verhalten, insofern die sich invaginirende Urdarmwand continuirlich bleibt und ihren ursprünglichen Zusammenhang mit dem Blastoderm beibehält. Der Boden des bei manchen Reptilien sehr geräumigen, bei vielen andern Amniotenformen obliterirten Urdarmsäckchens wird von einer sich abplattenden Zellschicht gebildet (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 33 und 34), die dem entodermalen Bezirke des Blastoderms entstammt und daher einem Theile der Wand des Urdarmes der *Amphioxus*-Larve sowie jener oberflächlichen, die Dotterzellenmasse gegen die Urdarmhöhle begrenzenden Blastomerenlage der Amphibiengastrula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 23, gelbe Kerne) entspricht. Das Urdarmsäckchen der Amnioten schiebt sich bei der Bildung des vorderen Kopfdarmabschnittes, des sogenannten Kopffortsatzes, nicht wie bei den Selachiern unmittelbar an der Oberfläche des Dottersyncytiums centralwärts vor, sondern zwischen dem ausgedehnten ektodermalen Abschnitte des Blastoderms und der zum Theil von ihr selbst, zum Theil vom ersteren abgefurchten Dotterzellenschicht (vergl. auch Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 34). Sie hat aber ebenso wie bei den Amphibien ihre epithelbildende Potenz verloren und bricht zugleich mit der unter ihr liegenden Dotterzellenschicht durch, wobei die Urdarmhöhle secundär mit den Resten der Furchungshöhle in Communication tritt. Aehnliches kommt ja auch bei Anuren vor. Auf diese Weise kommt es also dann bei den Sauropsiden zur Bildung einer gegen den Dotter offenen Urdarmrinne, deren Wand das einzige Derivat der invaginirten Urdarmwand repräsentirt (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 4 und 5). Diese Urdarmrinne hängt dann, so wie bei den Selachiern, mit der Dotterzellenschicht zusammen, sie erscheint gewissermassen in die letztere eingeschaltet. Es erfolgt also bei den Selachiern der Durchbruch des Bodens der Urdarmhöhle schon sehr frühzeitig beim Beginne der Gastrulation, bei den Amnioten erheblich später. —

Ebenso wie bei den Amphibien invaginirt sich auch bei den Selachiern zuerst der dorsale Abschnitt der Urdarmwand, die bei diesen Formen im Blastulastadium eine marginale Zone der Keimscheibe bildet (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 4 *Ent.*) Diese liegt nach erfolgter Ablösung von den entodermalen Elementen des Syncytiums mit der Dotterzellenschicht in einer scheinbar einheitlichen Zellenplatte, die bisher als inneres Keimblatt galt. Der grösste Theil des letzteren wird jedoch von der abortiven Dotterzellenmasse eingenommen, welche aus den

oben angeführten Gründen nicht einmal als Dotterentoderm, geschweige denn als inneres Keimblatt betrachtet werden darf. Die Abgrenzung dieser Dotterzellenschicht ist gegen die invaginierte, rinnenförmig gestaltete Urdarmwand leichter durchführbar, als gegen die marginalen Abschnitte des Entoderms, die sich auch — wenigstens andeutungsweise — invaginieren. In der Fig. 6, Taf. LXXXIII ist der Versuch einer solchen Abgrenzung der Dotterzellenschicht gegen das (in gelber Farbe dargestellte) Entoderm gemacht. — Hierbei wurden die Befunde bei den Teleostiern verwerthet, deren Dotterzellenschicht fast in ganzer Ausdehnung in das Syncytium eintritt, so dass die sich invaginirende Urdarmwand, welche sich in derselben Weise wie bei den Selachiern von den entodermalen Elementen des Syncytiums ablöst, nach innen zu mit einem freien Rande begrenzt ist. — Mit der sich invaginirenden Urdarmwand löst sich nun bei den Selachiern schon frühzeitig auch die gesammte Dotterzellenschicht vom Syncytium ab, dessen Elemente sich zum Theil durch directe Abschnürung zu ihr gesellen. Dann erscheint die Keimscheibe durch eine durchgreifende Spalte vom letzteren isolirt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, 31; Taf. LXXXIII, Fig. 3, 4).

Wenn wir es nun versuchen wollten, die bei den Selachiern bestehenden Verhältnisse in eine Amphibien-gastrula oder -neurula (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 23; Taf. LXXXIII, Fig. 4) gewissermaassen hineinzu-construiren, dann müssten wir vor allem annehmen, dass an einer solchen ein ausgedehnter, centraler Zellcomplex (in der Figur approximativ durch eine gelbe, schleifenförmige Linie $a-b$ angegeben) von der umfangreichen Dottermasse eingenommen wäre, die zahlreiche Dotterzellen und (bei y) auch oberflächliche Entodermzellen zu einem Syncytium zusammenhält. Diese Dottermenge müsste sich hauptsächlich in den oberflächlichen Entodermzellen concentriren, so zwar, dass deren Kerne in die gegenüberliegenden vorderen (ventralen) und hinteren (dorsalen) Randabschnitte des Syncytiums zu liegen kämen (Fig. 29, gelbe Kerne des Syncytiums). Die beiden neben einander gelegenen Enden der gelben Linie der Fig. 23 müssten sich dann ähnlich verhalten wie die Enden der gelben Linie in Fig. 28, sie würden durch den ganzen freien Umfang der Dottermasse von einander getrennt sein. Beim Beginn der Invagination (Fig. 20) wären die Stammzellen der Zellen x und y der Fig. 23 einander benachbart. Bleiben diese Zellen und deren Abkömmlinge im weiteren Verlaufe der Gastrulation mit einander im Zusammenhang, dann würde sich der entodermale Boden der Urdarmhöhle in derselben Weise verlängern, wie die Decke. Die Urdarmhöhle würde, wie dies eben bei den Amphibien und unter Umständen auch bei den Amnioten der Fall ist, von einer einheitlichen Entodermis begrenzt werden, deren Boden durch die zwischengelagerte Dotterzellenschicht vom Dottersyncytium getrennt ist (vergl. Fig. 33, 34). Wird jedoch der Zusammenhang der Stammzellen von x und y gelöst, dann wird die zwischen diesen beiden gelegene Dotterschicht überhaupt nicht abgefurcht. Der freie vordere Rand des invaginierten Entoderms würde sich an der Oberfläche des Dottersyncytiums vorschieben und die demselben auflagernden Dotterzellen vor sich her drängen und schliesslich mit diesen eine unter dem Ektoderm der Ventralseite gelegene Schichte bilden, deren innere Grenze in der Abbildung durch den ventralen Schenkel der gelben schleifenförmigen Linie und deren Abzweigung bei c begrenzt würde. Das ganze zwischen den übrigen Abschnitten der Schleife ($b-c$) und der Urdarmhöhle gelegene Zellmaterial würde nicht existiren (Entodermabschnitt) oder nicht an dieser Stelle vorhanden sein (Dotterzellen). Das Syncytium würde den Boden der Urdarmhöhle bilden (vergl. Fig. 30, 31). — Die Spalte, welche die Keimscheibe der Selachier vom Dottersyncytium trennt, entspricht nur im Bereiche der invaginierten Urdarmwand der Urdarmhöhle der Amphibien, in ihren übrigen, weitaus grösseren Abschnitten existirt sie bei diesen Formen nicht. Die Linie $a-c$ vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 22, 23, Taf. LXXXIII, Fig. 1, 2 [Amphibien], mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, Taf. LXXXIII, Fig. 3, 4 [Selachier] deutet ihre Lage an.

Nach erfolgter Abspaltung vom Dotter (bezw. Syncytium) kann sich die Selacherkeimscheibe frei an der Oberfläche desselben ausbreiten, sie umwächst nun den Dotter. Diese Oberflächenvergrößerung entspricht der Längenentwicklung des *Amphioxus*-Keimes, an welchem die einzelnen Randabschnitte anfänglich auch nicht

gleichen Schritt halten, wodurch die dorsale Excentrität des Urmundes bedingt wird. Der beim *Amphioxus* nicht sehr bedeutende Unterschied in der Entwicklung der Randabschnitte des Urmundes wird bei den Meroblastiern in Folge der erheblichen Dotterzunahme viel auffälliger. Die ventralen und seitlichen (virtuellen) Randabschnitte müssen sich erst über die umfangreiche Dottermasse vorschieben, was bei den meroblastischen Anamniern in Folge der frühzeitigen Isolirung ihrer Keimscheibe unter dem Bilde einer Umwachsung sich vollzieht und tatsächlich an die epibolischen Vorgänge an einer Molluskenblastula erinnert. Der Urmund wird, bis der grösste Durchmesser der Dottermasse erreicht ist, erweitert, dann erst verengt. Daher beschreibt der dem ventralen Urmundrande des *Amphioxus* entsprechende Theil der secundär isolirten (virtuellen) Urmundrandzone einen viel weiteren Weg als die dorsale Urmundlippe, welche eine terminale Wachstumszone des Körpers repräsentirt.

In dieser Hinsicht verhalten sich die Selachier und Teleostier insofern verschieden, als bei den letzteren der ventrale Urmundrand sich um die ganze Circumferenz der Dottermasse vorschiebt — bezw. vorgeschoben wird — und der vorübergehende Verschluss des Blastoporus wie insbesondere R. VIRCHOW (1894) gezeigt hat, an der dorsalen Urmundlippe erfolgt. Insofern besteht bei Teleostiern ein primitiveres Verhalten als bei den Selachiern, deren ventrale (vordere) Urmundlippe den vegetativen Pol nur um ca. 50 Winkelgrade überschreitet (*Scyllium*) und der Urmund in grosser Ausdehnung durch die Connascenz der seitlichen Ränder (Dottersacknaht) geschlossen wird. Während also beim *Amphioxus* die ventrale Urmundlippe sich um ca. 90° gegen die dorsale Urmundlippe emporkrümmt und den Urmund dorsalexcentrisch verengt, beschreibt sie bei dotterreichen Teleostiern bei der Umwachsung des Dotters sicher über 300 Winkelgrade, bei den Selachiern legt sie vielleicht einen Weg von ca. 230° (ganz approximativ angegeben) zurück. Sowohl bei den Selachiern wie bei den Teleostiern ist der ventrale Urmundrand durch die Einlagerung des peristomalen Mesodermkeimes gekennzeichnet. Diese Thatsache war bei der Beurtheilung des Keimscheibenrandes in erster Linie maassgebend. In der That entspricht der lippenförmig sich vorwölbende Ektodermrand der Selachier- und Teleostierkeimscheiben der ektodermalen Begrenzung des Blastoporus der Amphibien und des *Ceratodus* (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31 und 23, Taf. LXXXII, Fig. 4 und 2, sowie Textfig. 204). Man muss sich nur immer vergegenwärtigen, dass durch die oben erwähnte Spaltbildung die im Urmundrande enthaltene, marginale Entodermzone von den ursprünglichen, mit ihr zusammenhängenden entodermalen Elementen des Keimsyncytiums secundär isolirt wurde und sich nun frei und unbehindert an der Oberfläche der Dottermasse, die der engbegrenzten freien Oberfläche centraler Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula entspricht, vorschiebt. Die durch die Dotterzellenmasse hervorgerufene Behinderung der totalen Invagination des Entodermfeldes tritt also in einer ganz unzweideutigen Form zu Tage, viel markanter als bei den Amphibien, bei denen im Wesentlichen — sozusagen im Kleinen — genau dieselben Verhältnisse obwalten. Jene Spaltbildung ist eine unmittelbare Folge der Dotteransammlung bezw. der durch diese bedingten Immobilisation der centralen Makromeren des vegetativen Poles. Der Invaginationprocess spielt sich also in jener marginalen Entodermzone ab, die sich durch die Abfurchung der Dottermasse vom Ballast der letzteren befreit hatte. So wie bei allen anderen Chordoniern setzt die Invagination an einer dorsalexcentrisch gelegenen Stelle des Keimscheibenrandes ein, welcher der subäquatorialen Zone der Amphibienblastula entspricht. In diesem Verhalten kommt also die Prävalenz der dorsalen Urmundlippe deutlich zum Ausdruck. — An der äusseren Oberfläche des Keimes macht sich der Beginn der Gastrulation durch das Auftreten der sogenannten Sichelrinne bemerkbar, die nun, dem Fortgange der behinderten Invagination entsprechend, genau so wie bei den Amphibien und dem *Ceratodus* allmählich auf die vorderen, ventralen Bezirke des Keimscheibenrandes übergreift. Letztere werden dann secundär isolirt, gewissermassen vom Dottersyncytium abgespalten (Selachier), bei den Teleostiern erfolgt diese Loslösung frühzeitiger.

Während RÜCKERT (1887), RABL (1889) u. A. den gesammten Keimscheibenrand der Selachier als Urmund bezeichnen, hält HERTWIG auch in seiner letzten, im Handbuche gegebenen Darstellung an seiner

ursprünglichen Auffassung (1893) fest und unterscheidet am Keimscheibenrande zwei Abschnitte: einen hinteren (dorsalen) Rand, den er als Urmundrand oder embryobildenden Rand bezeichnet, und einen vorderen Abschnitt, den sogenannten Umwachsungsrand. Letzterer soll bei der Entstehung des embryonalen Körpers ganz unbetheiligt sein (p. 786). Er breitet sich nur allmählich über immer grössere Abschnitte des Dotters aus und überzieht sie mit einer dünnen Keimhaut. Er bildet auf diese Weise nur die Wand des Dottersackes durch den einfachen Vorgang einer Umwachsung. Eine Einstülpung und Bildung einer Urdarmhöhle dagegen kommt hier nicht zu Stande. Diese Motivierung ist nicht richtig. Die schmale, im seitlichen und ventralen Rande der Keimscheibe enthaltene Entodermzone invaginirt sich gerade so, wie die ihm entsprechende Randzone des Entodermfeldes der *Amphioxus*-Gastrula. Dass dies bei dem Meroblastier nicht so deutlich in Erscheinung tritt, ist darauf zurückzuführen, dass erstens der an die Randzone angrenzende, beim *Amphioxus* sich vollkommen frei und unbehindert invaginirende, centrale Abschnitt des Entodermfeldes durch die in dasselbe eingelagerte Dottermasse vollkommen immobilisirt und in excessiver Weise vergrößert erscheint, zweitens als Folgeerscheinung dieses Zustandes die marginale Entodermzone durch eine secundäre Dehiscenz von dem so veränderten Entodermfeld (Keimsyncytium) isolirt wurde und endlich drittens die sich invaginirende (umschlagende) Entodermrandzone in die parallel mit dem Ektodermfeld verlaufende und diesem angelagerte Dotterzellenschichte eingeschaltet erscheint (Selachier). Die sogenannte Umwachsung des Dotters entspricht, wie oben auseinandergesetzt wurde, der dorsalexcentrischen Verengung des Urmundes der *Amphioxus*-Gastrula. Der Vorgang hat nur durch die Dotteransammlung eine Verzögerung erlitten. Diese Umwachsung kommt aber nicht ausschliesslich durch ein appositionelles Wachstum des Urmundrandes zu Stande, sondern — ebenso wie beim *Amphioxus* und den holoblastischen Anamniern — durch ein intussusceptionelles Flächenwachsthum der gesammten zwischen der sogenannten vorderen Darmpforte und dem Urmundrande gelegenen, von dem Ektoderm und der Dotterzellenschichte gebildeten Wand der Keimscheibe. Dieser Wandabschnitt entspricht durchaus der ventralen Wand der *Amphioxus*-Gastrula — abgesehen von der Dotterzellenschichte. — Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass ein ausgedehnter ventraler, centraler Bezirk der Urdarmwand des *Amphioxus* durch eine mächtige Dotteransammlung wanstförmig nach aussen vorgetrieben werde und hernienartig aus dem Urmund herausquille. — Die abortive, syncytiale Dottermasse wird bekanntlich allmählich resorbirt. Das ausgedehnte ventrale Ektoderm zieht sich zusammen und bildet schliesslich einen ganz eng umschriebenen Bezirk der ventralen Bauchwand. Schon aus diesem Grunde ist es nicht richtig, wenn HERTWIG sagt, dass der vordere Umfang der Keimscheibe an der Entstehung des embryonalen Körpers ganz unbetheiligt sei. Die Blutzellen, die von dem peristomalen Mesoderm des vorderen Urmundrandes gebildet werden, circuliren im Embryo. Das Dottergefässnetz wird rückgebildet. Es entspricht also die vordere Hälfte der Keimscheibe mit dem zugehörigen Abschnitte des Dottersyncytiums und Keimsyncytiums jenem ovoiden Körper, der bei *Triton*-Embryonen bei frontalen Durchschnürungen abfällt. Unter normalen Verhältnissen bildet er einen integrierenden Bestandtheil des Körpers.

Auch am Keimscheibenrande der Teleostier unterscheidet HERTWIG den (dorsalen) hinteren Urmundrand vom vorderen Umwachsungsrand, dessen zelliger Rand durch Vermehrung seiner Elemente sich über einen immer grösseren Abschnitt der Dottermasse ausbreitet und ihn — nur (p. 810) mit äusserem Keimblatt überzieht (p. 808). HERTWIG bemerkt ganz richtig, dass dieser Umwachsungsrand der Randzone GOETTE'S am Amphibienkeime entspricht. Letztere wird aber nicht allein vom Ektodermfeld, sondern auch vom peristomalen Mesodermring und der angrenzenden activ gebliebenen Zone des Entodermfeldes gebildet. Alle diese Zellcomplexe sind im Keimscheibenrande der Teleostier ebenso enthalten wie in jenem der Selachier. Dass das peristomale Mesoderm sich erst verhältnissmässig spät entwickelt, wie insbesondere VIRCHOW (1894) gezeigt hat, thut nichts zur Sache. Dass sich das peristomale ventrale Mesoderm am Rande des Salmonidenkeimes, wie HERTWIG angiebt, durch Umschlag entwickelt, ist ein Eindruck, der dadurch hervorgerufen wird, dass die die Keim-

scheibe begrenzende Entodermzone auf ein Minimum eingeschränkt erscheint. In Folge dessen tritt der in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft sich entwickelnde peristomale Mesodermkeim um so deutlicher hervor und scheint den freien Rand der Keimscheibe zu bilden. Das peristomale Mesoderm sprosst auch bei den Teleostiern aus der ventralen Urmundlippe gerade so hervor, wie aus der ventralen Urmundlippe der Amphibien. Dass der ganz minimale Umschlag der marginalen Entodermzone der Teleostierkeimscheibe verhältnissmässig spät und in so einer geradezu verschwindend kleinen Ausdehnung erfolgt, ist vor allem darauf zurückzuführen, dass bei den Teleostiern — speciell den dotterreicheren Formen — nicht nur fast die gesammte Dotterzellenmasse, sondern auch periphere Elemente der marginalen Entodermzone secundär mit dem Dotter verschmelzen, das sogenannte centrale bzw. periphere Dottersyncytium (VIRCHOW's) bildend. Es vollziehen sich hierbei ganz ähnliche Vorgänge wie z. B. bei gewissen Mollusken (*Nassa mutabilis*). — Es fehlt also der Teleostierkeimscheibe eine freie, selbständige Dotterzellenschichte, die, wie bei den Selachiern, die invaginierte dorsale Urdarmwand mit dem marginalen Entodermfelde verbinden müsste. Diese Dotterzellenschichte steckt gewissermassen im Dottersyncytium, und deshalb sind sowohl die invaginierte dorsale Urdarmwand, wie die marginale Entodermzone des Keimscheibenrandes mit freiem Rande begrenzt. Auch beim Flächenwachsthum der Selachierkeimscheibe — bei der sogenannten Ueberwachung des Dotters — beteiligt sich neben dem Ektoderm vor allem die Dotterzellenschichte und nur zu einem ganz geringen Theile die marginale Entodermzone. Letztere erscheint bei den Teleostiern noch mehr verschmälert, weil, wie eben erwähnt wurde, ein Theil ihrer Elemente sich secundär mit dem Dotter vereinigt hat. Diese vollkommen frei gebliebene, ganz schmale Entodermzone braucht ja bei den Teleostiern am Flächenwachsthum der Keimscheibe gar nicht theilzunehmen. Dies wird hauptsächlich vom Ektoderm besorgt. Wenn dann der Dotter allmählich resorbirt wird, nimmt auch das denselben überziehende Ektodermfeld zum mindesten relativ an Umfang ab, und die anfangs grosse Lücke im Entoderm wird immer kleiner und schliesslich, während der Dotter vollkommen aufgezehrt wird, verschlossen. — Wenn wir also den schematischen Querschnitt durch einen Selachierkeim (Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, 31) in einen solchen durch einen Teleostierkeim umwandeln wollten, so brauchten wir bloss die (mit geringelten Kernen eingezeichnete) Dotterzellenschichte (sowie die periphersten Elemente der entodermalen Randzone) dem Dotter einzuverleiben. Es ergibt sich dann ganz von selbst, dass die dorsale Urdarmwand und der marginale Entodermrand mit freien, gegen einander gekehrten Rändern endigen müssen. Das Ektoderm liegt dann statt der Dotterzellenmasse dem Dottersyncytium auf, welches physiologisch die Rolle des Entoderms übernehmen kann. Die innige Verbindung mit der Dottermasse dürfte dem Dottersyncytium die Arbeit der Assimilation der Dotterpartikelchen sogar wesentlich erleichtern. Es würde also dann das auch die abortiven Nebenspermakerne enthaltende Dottersyncytium der Selachier durch die Einverleibung der Dotterzellenschichte eine erhebliche Vermehrung seiner Elemente erfahren. Das weitere Schicksal ist für die Dotterzellenschichte bzw. das Dottersackepithel dasselbe, wie für das Dottersyncytium. Beide werden, nachdem sie den Dotter verarbeitet haben, abortiv. Diese Formationen sind einander morphologisch und physiologisch vollkommen gleichwerthig und sind — abgesehen von den ganz geringen in ihnen enthaltenen entodermalen Elementen — auf keinen Fall Abschnitten des inneren Keimblattes des *Amphioxus* streng homolog.

HAECKEL (1875) hat bekanntlich die Gastrula meroblastischer Anamnier als *Discogastrula* aufgefasst, von der richtigen Vorstellung ausgehend, dass nicht nur, wie GOETTE (1873, 1875) meinte, an der Dorsalseite, sondern am ganzen Umfang des Keimscheibenrandes ein Umschlag, eine Invagination stattfindet. Er liess die so entstandene innere Schichte centripetalwärts vorwachsen und sich allmählich zu einem vollständigen inneren Keimblatt ergänzen. Der so entstandene zweiblättrige Keim liegt dann wie ein Uhrglas auf der Oberfläche des Nahrungsdotters, der gewissermassen aus dem Urmundrande austritt. In treffender Weise bringt HAECKEL seine Auffassung zum Ausdruck: „Stellen wir uns vor, die ursprüngliche Glockengastrula wolle einen kugeligen

Nahrungsballen verschlucken, der viel grösser ist als sie selbst, so wird sie sich beim Versuche dazu in derselben Weise scheibenförmig auf letzteren ausbreiten, wie es hier der Fall ist.“ Im Wesentlichen besonders mit Rücksicht auf das spätere Verhalten beim Jungfisch hat HAECKEL in genialer Conception das Richtige erkannt. Bis es aber dazu kommt, muss jener Nahrungsballen, der sich in centralen Makromeren des vegetativen Poles der Blastula angesammelt hat und deren Invagination verhindert, von den benachbarten, sich invaginirenden Entodermzellen durch die oben erwähnten secundären Dehiscenzen isolirt werden, dann erst kann sich die Gastrula bei ihrer Längenentwicklung über ihn vorschieben und ihn ins Innere aufnehmen. Das Entoderm umwächst aber den Nahrungsdotter nicht als geschlossene Schichte. Der Nahrungsdotter liegt auch eigentlich nicht in der Urdarmhöhle, sondern zunächst in der Urdarmwand. Er entspricht mit dem Keimsyncytium also einem Stück Urdarmwand des *Amphioxus*. Wenn er sich von der übrigen Darmwand losgelöst hat, dann entsteht in der letzteren eine Lücke, die erst verschlossen wird, wenn der Nahrungsdotter verarbeitet und aufgezehrt ist. Die Dotterzellenschichte des zweiblättrigen Selachierkeimes entspricht nach dem Obigen nicht dem inneren Keimblatte des *Amphioxus*. — In diesem Sinne ist also HAECKEL's Vergleich aufzufassen. Wir können dies auch in folgender Weise zum Ausdruck bringen. Stellen wir uns vor, es würde an einer *Amphioxus*-Gastrula ein centrales Feld der ventralen Urdarmwand durch Einlagerung von Dotterpartikelchen so aufgetrieben sein, dass es die Urdarmhöhle fast verdrängt und hernienartig durch den erweiterten Urmund nach aussen vortritt. Allmählich schiebt sich die Gastrulawand bei ihrem Flächenwachsthum über diese Vorwölbung hinweg, der Urmund verengt sich wieder. Wird nun dieser Nahrungsballen mitsammt den Zellen, in denen er aufgespeichert ist, resorbirt, dann wird die Urdarmhöhle wieder frei, und die benachbarten Entodermzellen schliessen sich wieder an der Stelle, wo der Nahrungsballen zwischen ihnen eingelagert war, zu einer continuirlichen Schichte zusammen. Bei den Amphibien vollzieht sich im Wesentlichen dasselbe, nur wird der Urmund nicht so weit gedehnt — wenngleich die Dotteransammlung beim Feuersalamander z. B. viel ansehnlicher ist, als bei einem pelagischen Teleostier.

Die Längenentwicklung der scheibenförmigen Gastrula vollzieht sich auch bei den Meroblastiern im Wesentlichen in derselben Weise, wie bei den Holoblastiern. Sie kommt zunächst in einer allseitigen Vergrösserung der Keimscheibe, in der Zunahme des Krümmungsradius des Urmundes zum Ausdruck. — Die Dottermasse übt bei meroblastischen Anamniern keinen so unmittelbaren Einfluss auf die Längenentwicklung aus, wie bei den holoblastischen Formen. Die Keimscheibe löst sich ja vom Dotter(syncytium) schon frühzeitig ab und liegt demselben — wenn auch dicht angeschmiegt — auf. — Bei dotterreichen Meroblastiern, z. B. den Selachiern, kann sich der Keim in Folge des grossen Umfanges der Dotterzellenmasse vollkommen gestreckt entwickeln. — Dagegen ist die Anordnung des maximal ausgedehnten Urmundrandes geeignet, die Längenentwicklung zu beeinflussen. Der Umstand, dass der Urmund so weit geöffnet ist, die dorsale Urmundlippe in einem grossen Kreisbogen — man kann fast sagen geradlinig — in die benachbarten dorsolateralen Randabschnitte übergeht — schafft für die Längenentwicklung ganz eigenartige Bedingungen. Bei den Amphibien ist unter normalen Verhältnissen der Urmund zur Zeit seiner ersten Anlage am weitesten und verengt sich zusehends. Dabei dürfte das intussusceptionelle Flächenwachsthum der Gastrulawand bis zu einem gewissen Grade eine vis a tergo darstellen. — Beim meroblastischen Typus hingegen muss sich der Rand zuerst erweitern, dann kann er sich erst verengen. Dies hat zweifellos eine erhebliche Zunahme der Spannung des Randes zur Folge. Die Randspannung wird so lange andauern, bis die Dottermasse in ihrem grössten Umfange überwachsen ist. Wenn nun sämtliche Randabschnitte sich im selben Tempo vorschieben, dann können sie sich, ohne einander zu behindern, in radiären Richtungen entfalten; bleibt aber ein Randabschnitt im Wachsthum zurück, so beeinflusst dies die nachbarlichen Abschnitte in erheblicher Weise. Dasselbe ist der Fall, wenn in irgend einem Abschnitte ein regeres Wachsthum herrscht.

Untersuchen wir nun junge Selachier- oder Teleostierkeimscheiben — gleich nach Beginn der Invagination, Stadium A nach BALFOUR (1878), Stadium I nach KOPSCH (1898) — so zeigt sich, dass der dorsomediane Abschnitt des Keimscheibenrandes knopfförmig vortritt. Verfolgen wir nun die weitere Gestaltung einer Selachierkeimscheibe, so zeigt sich schon nach kurzer Zeit (Stadium B nach BALFOUR), dass zwei paarige, unmittelbar neben einander gelegene Vorrugungen entstanden sind, welche die sogenannte Randkerbe zwischen sich fassen.

Die einander zugekehrten Randabschnitte der beiden Vorrugungen sind erheblich verdickt und gehen in eine zungenförmige, centripetalwärts vortretende Platte über. Auf Durchschnitten zeigt sich, dass diese Vorwölbung durch eine partielle Verdickung des ektodermalen Blastoderms (des Neuralfeldes Taf. LXXXIV, Fig. 4) hervorgerufen wird und dass in gleicher Ausdehnung auch die invaginierte Urdarmwand an Länge zugenommen hat. Die dorsale Urdarmwand verhält sich ebenso wie in correspondirenden Stadien der Amphibienentwicklung (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 20 und 29, 21 und 30). Ein Unterschied besteht nur darin, dass sie sich, wie bereits oben erwähnt, schon bei Beginn der Invagination von den benachbarten entodermalen Elementen des Keimsyncytiums löst und durch intussusceptionelles Wachstum sich an der Oberfläche verlängert. Dabei schiebt sie die mit ihr zusammenhängende, zum Theil von ihr abgefurchte Dotterzellenschichte vor sich her. Aus dem vordersten Abschnitte der dorsalen Urdarmwand (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 3) entsteht ebenso wie bei den Amphibien die vordere und ventrale Wand des Kiemen- und des Vorderdarmes, die grossen Darmdrüsen (Leber, ventrale Pankreasanlagen). In diesem vorderen Abschnitte wird sie von einem mehrzeiligen Epithel gebildet. Am hinteren Abschnitte (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 4) erfolgt ebenfalls wie bei den Amphibien die erste Anlage des Mesoderms in paariger bilateralsymmetrischer Anordnung zu beiden Seiten einer dorsomedianen Zone der Urdarmwand. Diese, anfänglich (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 4) kurzen axialen Mesodermkeime laufen nach den beiden Seiten hin am dorsolateralen Urmundrande aus. Diese Verhältnisse hat insbesondere ZIEGLER (1892, Taf. 3, Fig. 10) für *Torpedo* in sehr übersichtlicher Weise dargestellt. Bei *Scyllium* verhält es sich ebenso. Wir können also, wie bei Amphibien (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 1, welche ein etwas älteres Entwicklungsstadium darstellt), einen medialen axialen und einen lateralen peristomalen Abschnitt der scheinbar einheitlichen Mesodermursprungszone unterscheiden. Letzterer erscheint bei den Selachiern in Folge der grossen Ausdehnung des Urmundrandes absolut, nicht aber relativ viel länger. Der Uebergang dieser beiden Abschnitte erfolgt in diesem und allen folgenden Stadien am freien Ende (Scheitel) jener paarigen Vorrugungen des Keimscheibenrandes, welche die ersten Anlagen der sogenannten Caudallappen darstellen. Der zwischen den beiden Ursprungszonen gelegene dorsomediane Abschnitt der dorsalen Urdarmwand repräsentirt das Chordablastem. Dieses reicht bis an die Scheitel der Caudallappen vor und schlägt sich im Bereiche der Randkerbe in die Neuralplatte um. Es ist anfangs V-förmig gestaltet.

Das intussusceptionelle Längenwachsthum der dorsalen Wachsthumzone (Neuralplatte und dorsale Urmundrand) macht nun rasche Fortschritte und erfolgt nach beiden Richtungen, centripetal- und centrifugalwärts (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 30, 31, Richtung der Pfeile). Die Neuralplatte verbreitert sich auch nach den beiden Seiten hin und schiebt sich gegen das Centrum der Keimscheibe vor (bei *Torpedo* [ZIEGLER] erreicht sie die dem animalen Pol der Amphibienblastula entsprechende Mitte der Keimscheibe bereits im Stadium D, bei Beginn der Abschnürung des Embryos). Die dorsale Urdarmwand bildet eine gegen den Dotter hin offene Rinne, die mit der Dotterzellenschichte zwar innig zusammenhängt, aber doch von dieser abgegrenzt werden kann. Diese Urdarmrinne ist vorne (central) ziemlich schmal (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 3, 4). Von ihren beiden Abschnitten zeigt namentlich der hintere (Fig. 4) — der dorsale sensu strict. — ein sehr rasches Längenwachsthum. Anfänglich, bei der ersten Entfaltung der axialen Mesodermkeime war er viel kürzer als die Neuralplatte. Der übrige vordere Abschnitt der dorsalen Urdarmwand(-rinne), der aus demselben Grunde

wie bei den Amphibien in die Wölbung der Urdarmhöhle eingeschaltet ist (vergl. p. 783) und die Anlage der ventralen Wand des Kiemen- und Vorderdarmes darstellt (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 1 und 3), hat sich zur sogenannten Grenzfalte (vordere Darmforte) eingebogen. Die eigentliche dorsale Urdarmwand hat die Neuralplatte vollkommen eingeholt, die langgezogenen, axialen Mesodermkeime reichen ebenso weit wie die Neuralplatte, bis ans orale Darmende vor. Die axialen Mesodermkeime bleiben indess nicht lange einheitlich. Schon im Stadium C lösen sie sich im Bereiche einer intermediären Zone von der Urdarmwand, und dann erscheint die anfangs einheitliche Mesodermursprungszone in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt gesondert, welcher letzterer am Scheitel der Caudallappen in die peristomale Mesodermursprungszone umbiegt. VIRCHOW (1898) hat dieses Verhalten für *Syllium* rekonstruiert (l. c. Fig. 1). Bei gewissen Selachiern (*Torpedo*) tritt der peristomale Mesodermkeim in seiner ganzen Ausdehnung schon sehr frühzeitig in Thätigkeit, so dass dann schon während der Abgliederung der ersten Dorsalsegmente ein ventral geschlossener Mesodermring zu Stande kommt. Die Ablösung der Mesodermflügel erfolgt bis an die Wurzel der Caudallappen. Die weitere Apposition erfolgt also von den Caudallappen aus nach vorn. Das in Folge der intussusceptionellen Verlängerung Λ -förmig angeordnete Chordablastem ist noch in ganzer Ausdehnung in die dorsale Urdarmwand eingeschaltet. An der dorsalen Urmundlippe spaltet es sich in zwei im medialen Rande der beiden Caudallappen gelegene ganz kurze Schenkel, die zwischen den ebenfalls getheilten Enden der Neuralplatte und den axialen Mesodermkeimen eingeschaltet sind. In diesem Stadium erscheint also das appositionelle Wachstum im Wesentlichen auf die beiden Caudallappen und den Rand der Incisura neurenterica localisirt. Von hier werden immer neue Abschnitte der Neuralplatte, der Chordarinne und des an diese seitlich anschliessenden Entoderms angelegt, welcher letzteres anfangs erst etwas weiter proximal die Chorda unterwächst. Von hier aus werden die Mesodermflügel durch stete Apposition verlängert. Die medialen Ränder der Caudallappen produciren die axialen Abschnitte (Dorsalsegmente und Seitenplatten), und zugleich liefern die unmittelbar anschliessenden peristomalen Mesodermkeime (für das von der terminalen Wachstumszone gebildete Mesoderm i. e. des segmentirten Körperabschnittes) die ventralen Randstreifen. Diese reichen etwa bis an die Region der Pericardialsäcke (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5, rot punktirt). Vorn schmal, gehen sie, nach hinten zu sich stetig verbreiternd, in das grosse, unmittelbar an die Seitenplatten anschliessende peristomale Mesodermfeld über. Dieses weit ausgebreitete, netzförmig aufgelöste Zellterritorium entspricht dem soliden, strangförmigen peristomalen Mesoderm des *Ceratodus* und liefert in derselben Weise wie dieses Blut- und Gefässanlagen. Es repräsentirt das Angiohämoblastem. Die terminale, scheinbar eingespaltene Wachstumszone muss in dem Maasse, als sie nach vorn die Axengebilde apponirt, zurückweichen. Dabei zieht sie gewissermaassen die nachbarlichen Abschnitte des Urmundrandes mit sich und bildet mit ihnen die Caudallappen.

Der Umstand, dass die beiden Caudallappen am Rande der Keimscheibe vortreten, weist bereits darauf hin, dass diese Abschnitte sich rascher verlängern und lebhafter proliferiren, als die übrigen Randabschnitte. Würden diese gleichen Schritt mit ihnen halten, dann würde der Keimscheibenrand stets kreisförmig bzw. elliptisch bleiben, wie zu Beginn der Invagination. Es besteht also eine gewisse Wachstumsdifferenz, die sich übrigens schon im Stadium A nach BALFOUR, im Auftreten jenes kielförmigen, dorsomedianen Vorsprunges des Urmundrandes manifestirt. Sie ist aber in den späteren Stadien entschieden noch grösser geworden, denn sonst würde sich das Verhalten des Keimscheibenrandes relativ nicht so sehr geändert haben, wie es thatsächlich der Fall ist. Es muss sich also in den auf das Stadium A folgenden Entwicklungsphasen die dorsale Wachstumszone relativ noch mehr verlängert haben, als die übrigen Randabschnitte. — Je grösser nun diese Wachstumsdifferenz wird, desto grösser muss die Randspannung werden. Letztere wird, wenn die dorsale Wachstumszone geradlinig in der Medianebene vorwächst, grösser sein, als wenn diese, sich gabelnd, nach den beiden Seiten hin ausweicht. — Eine einfache Ueberlegung wird uns dies bestätigen. Was würde geschehen, wenn wir die beiden Caudallappen einander bis zur Berührung nähern könnten und dann sich selbst

überlassen würden? Wir werden keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, dass sie wieder auseinanderweichen würden. — Warum? Weil wir durch einen solchen Eingriff die übrigen Randabschnitte in eine erhöhte Spannung versetzt hätten, die, wieder actual geworden, die Caudallappen auseinanderzieht. — Dasselbe Moment ist nun vom Beginne der Längenentwicklung an wirksam. Im Stadium A überwindet die noch kurze terminale Wachstumszone die Randspannung, sie bleibt einheitlich. Sobald aber schon im nächsten Stadium B die Wachstumsdifferenz — bezw. die Randspannung — grösser wird, kommt es zu einer Divergenz des freien Endes der Wachstumszone, zur Bildung der Randkerbe. Die caudalwärts zurückweichende terminale Wachstumszone wird gewissermassen nach den beiden Seiten hin abgelenkt, wo sich ihr ein geringerer Widerstand entgegenstellt. — Diese Ablenkung würde sofort aufhören und ausgeglichen werden, wenn die übrigen Randabschnitte die dorsale Wachstumszone einholen würden. — Andererseits würde sie noch viel erheblicher sein, wenn die Wachstumsdifferenz noch grösser würde. In einem extremen Falle, bei einem relativen Stillstand der Ausbreitung der übrigen Abschnitte der Keimscheibe könnte sogar eine Divergenz von 180° und darüber zu Stande kommen. — Dazu kommt es nun unter normalen Verhältnissen nicht, weil die Wachstumsdifferenz bezw. die durch sie erhöhte Randspannung einen gewissen Grad nicht überschreitet. Unter normalen Verhältnissen greift nämlich die Spaltung nicht auf die Region vor, in der sich die Chorda dorsalis abschnürt bezw. vom Entoderm unterwachsen wird. (In der HERTWIG'schen Copie Fig. 387, nach ZIEGLER's [1892] Abb. 20, Taf. 4, ist der Spalt der Incisura neurenterica etwas zu lang ausgefallen.) Anfangs (Stadium B, C) divergiren die medialen Caudallappen unter einem Winkel von ca. $70-80^{\circ}$, dann nähern sie sich einander bis zur Berührung. Die Incisura neurenterica ist zu einem engen Spalt geworden. Dieses Verhalten kommt durch eine vicariirende Verlängerung der seitlichen Ränder der Caudallappen zu Stande, wodurch die terminale Appositionszone, der axiale Keimbezirk dem Einfluss der Randspannung entzogen wird. Damit sind nun die Bedingungen zu Wiedervereinigung der scheinbar eingespaltenen, in Wirklichkeit aber auseinandergewachsenen, divergirenden Abschnitte der dorsalen Urmundlippe gegeben. Es kommt nun unter ganz typischen Erscheinungen der Conereszenz zur Bildung einer einheitlichen dorsomedianen Appositionszone. Diese Verwachsung erfolgt in craniocaudaler Richtung und setzt an der Incisura neurenterica ein. Es vereinigen sich die beiden Hälften des Chordablastems und der Neuralplatte, denn nur an diesen kam die Divergenz unmittelbar zum Ausdrucke. Bevor noch die relative Rumpflänge erreicht ist, hat diese axiale Naht (VIRCHOW, 1895) bereits das terminale Ende der Wachstumszone erreicht.

Es hat sich also gezeigt, dass die sogenannte Einspaltung — besser Divergenz oder partielle Bifurcation der Urmundlippe bezw. der terminalen Wachstumszone, die Bildung der Incisura neurenterica ein durchaus secundärer Vorgang ist, der durch eine seitliche Ablenkung der Längenentwicklung herbeigeführt wurde. Der Grad der Einspaltung ist von ganz untergeordneter Bedeutung und wird von der Intensität des einwirkenden Momentes, der durch die Wachstumsdifferenz hervorgerufenen Randspannung bestimmt. Ob nun die Einspaltung auf die Wachstumszone selbst beschränkt bleibt, oder auch auf die apponirten Gebilde, insbesondere die Chorda dorsalis übergreift — ist ganz nebensächlich. Solchen graduellen Unterschieden kommt gar keine weitere Bedeutung zu, sofern sie wieder in normaler Weise zur Reparation kommen. Unterbleibt dies aber, dann können Spaltbildungen — Spina bifida-Embryonen — resultiren, die bekanntlich bei den Selachiern, offenbar in Folge der Constanz der Compensationseinrichtungen, zu den grössten Seltenheiten gehören.

Eine zweite, ebenfalls in distaler Richtung fortlaufenden Nahtbildung vereinigt die beiden Medullarwülste zum Medullarrohr. Am terminalen Ende der Medullarwülste, am Scheitel der wieder vereinigten Caudallappen greift nun diese Nahtbildung auch auf die seitlichen (dorsolateralen) Urmundränder über, die bis dahin — so wie die übrigen seitlichen und ventralen Randabschnitte — flach dem Dotter aufgelagert waren. Durch

diese sogenannte ventrale Naht (VIRCHOW) werden nun die Caudallappen allmählich aufgerichtet, so dass die zwischen den axialen und peristomalen Mesodermkeimen gelegenen Entodermabschnitte in sagittale Ebenen zu liegen kommen. Die ventrale Naht greift nun in proximaler Richtung bis gegen die Körpermitte vor und bildet so die hintere Darmpforte. Von hier setzt sie sich dann als Dottersacknaht auf die Area extraembryonalis fort. Auch die Abschnürung des Embryos wird durch diese Nahtbildung eingeleitet. — Die Nahtbildung selbst erfolgt auf der ganzen Strecke in derselben Weise. Es vereinigen sich die Firsten, jener faltenförmig aufgeworfenen, ausschliesslich vom Ektoderm gebildeten Säume in der im Schema der Textfigg. 205 (204) und 199 dargestellten Weise (Prostomanaht). So kommt es, dass bei der nun folgenden, ebenfalls in caudocranialer Richtung fortschreitenden Ablösung der einschichtigen äusseren Ektodermanlage zwischen den beiden peristomalen Mesodermkeimen (im Appositionsgebiete) ein ganz schmaler Ektodermstreifen die ventromediane Wand des abgeschnürten Rohres bildet. Diesen Befund habe ich sowohl bei *Scyllium* wie bei *Acanthias* mit aller Sicherheit erheben können. Das Photogramm Fig. 378 des HERTWIG'schen Handbuches giebt ihn ganz getreu wieder, während die Copie nach VIRCHOW (Fig. 37) dieses Verhalten weniger deutlich erkennen lässt. Dieses eigenartige Verhalten des Urmundrandes ist übrigens an dessen ganzem Umfange nachweisbar. Die nach RABL's trefflichen Abbildungen hergestellten Copien lassen es ebenfalls deutlich erkennen. Es vereinigen sich also bei der ventralen (Prostoma-) Naht nicht die peristomalen Mesodermkeime, sondern jene Ektodermfalten, welche die sogenannten peristomalen Mesodermursprungszonen überragen. — Nach erfolgter Ablösung des oberflächlichen Ektoderms und des peristomalen Mesoderms bestehen dann Verhältnisse, wie sie im Schema der Textfigg. 199 (linkerseits) dargestellt sind. Nach der Abschnürung bzw. Unterwachsung der axialen Mesodermflügel und der Chorda wird die Wandung des Rohres dorsal und zu beiden Seiten vom Entoderm, ventral, im Bereiche einer ganz schmalen Zone aber vom Ektoderm gebildet. — Dieses Rohr wird nun in den späteren Stadien nach erfolgter Trennung der Naht von der terminalen Wachstumszone aus in dieser Zusammensetzung nach vorn apponirt und auf diese Weise weiter verlängert. Es weist von der terminalen Wachstumszone bis zur hinteren Darmpforte durchaus denselben Bau auf. — Die peristomalen ventralen (Ursprungs-)Ränder der Mesodermflügel treten bis auf ihre distalen (dorsolateralen) Abschnitte aus dem Verbande des Urmundrandes bzw. des ventralen Rohres aus. Bei der weiteren Längenentwicklung werden die ventralen peristomalen Randstreifen jedoch ebenso wie bei *Ceratodus* von jenen der terminalen Wachstumszone angehörigen distalen (dorsolateralen) Abschnitten des peristomalen Mesodermkeimes, zugleich mit den axialen Mesodermflügeln nach vorn apponirt (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 10). Sie lösen sich in craniocaudaler Richtung fortschreitend in freie Mesodermzellen auf, die unter dem ventralen Rohre zusammentreffen und sich hier in der von RÜCKERT (1887) geschilderten Weise zur Bildung der Vena subintestinalis vereinigen. Diese Vereinigung der freien Mesodermzellen unterbleibt jedoch an einer ganz circumscribten Stelle, woselbst dann in einer von VIRCHOW (1895) genauer angegebenen Weise das ventrale Rohr mit dem Ektoderm neuerlich verschmilzt. Die so entstehende Aftermembran zeigt dann erst die Grenze zwischen dem Rumpf- und dem Schwanzabschnitte des ventralen Rohres an. Diese beiden Abschnitte verhalten sich nun in ihrer weiteren Gestaltung verschieden. Der vordere, bis zur hinteren Darmpforte reichende Abschnitt bildet einen Theil der Darmanlage (Spiraldarmepithel), der hintere repräsentirt den Canalis neurentericus, obliterirt und verschwindet in craniocaudaler Richtung. Sein distales Ende bleibt am längsten erhalten und weitet sich vorübergehend unter Bildung des sogenannten Schwanzbläschens aus.

Die Gestaltung und Zusammensetzung der terminalen Appositionszone ist bei den Selachierembryonen nach erfolgter Nahtbildung — also noch während der Anlage des Rumpfes dieselbe wie bei *Ceratodus*. (In den früheren Stadien erscheint sie gewissermaassen median eingespalten.) Durch das Vorhandensein eines Canalis neurentericus ist die Abgrenzung der einzelnen Componenten im Inneren sogar wesentlich erleichtert. An der äusseren Oberfläche bietet sich genau dasselbe Bild dar, wie es von einem *Ceratodus*-Embryo

auf Taf. LVII/LVIII, Fig. 8, 12, 14—17 dargestellt ist. An der Stelle, wo das Neuralrohr in den *Canalis neurentericus* umbiegt, setzt sich die ventrale Wand des ersteren in die dorsale Wand des letzteren fort, die im Bereiche der Wachstumszone vom Chordablastem und dem nach vorn unmittelbar an dieses anschliessenden Entoderm gebildet wird (vergl. Textfig. 173 mit Textfig. 202). Diese Umbiegungsstelle verhält sich also während der ganzen Längenentwicklung wie die dorsomediane Zone eines primitiven Urmundrandes — bzw. wie die Randkerbe. Die seitlich vom Chordablastem gelegenen, mit einer Längsseite an dieses angrenzenden axialen Mesodermkeime sind durch die Aufrichtung der Caudallappen aus ihrer ursprünglichen Einstellung in sagittale Ebenen gedrängt worden, und bilden nun im Bereiche der terminalen Wachstumszone die Seitenwände des *Canalis neurentericus*. Die Umlagerung der Mesodermkeime vollzieht sich in derselben Weise wie bei *Ceratodus*. Dies lässt auch auf dieselbe Ursache (Wachstumsdifferenz zwischen den dorsalen und seitlichen Abschnitten des Urmundes bei Beginn der Schwanzentwicklung) schliessen. Die axialen Abschnitte liegen dann dorsal und caudal, die allmählich sich verschmälern den peristomalen Ausläufer ventral und cranial. Auf Querschnitten durch die Schwanzanlage erscheint daher (in craniocaudaler Richtung) zuerst der peristomale, dann der axiale Abschnitt des Mesodermkeimes (vergl. ZIEGLER [1892] Taf. 4, Fig. 24 III bzw. Fig. 24 V). Ich betone nochmals, dass die peristomalen Abschnitte der paarig angeordneten terminalen Mesodermkeime sich durch alle Entwicklungsstadien auf die im Stadium B nach BALFOUR unmittelbar an die im medialen Rande der Caudallappen gelegenen axialen Mesodermkeime sich anschliessenden dorsolateralen, zuerst auftretenden Abschnitte des peristomalen Mesoderms zurückführen lassen. Es sind dieselben Keimabschnitte. Die Stelle, wo der mediale in den seitlichen Rand der Caudallappen umbiegt bzw. der axiale Mesodermkeim in den peristomalen Mesodermkeim sich fortsetzt, lässt sich also durch alle Entwicklungsstadien hindurch bis an die Schwanzspitze verfolgen. Die seitlich angrenzenden und ventralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes proliferieren wie bei *Ceratodus* nur kurze Zeit, dann lösen sie sich, wie oben erwähnt wurde, von den — bei Selachiern so ausgedehnten — durch Conereszenz (Prostoma-Dottersacknaht) sich vereinigenden Urmundrändern ab. Jener dorsolaterale Abschnitt jedoch bleibt aber während der ganzen Entwicklung bestehen und producirt die ventrale, gefässbildende Randzone des Schwanzmesoderms (caudaler Abschnitt des Angiohämoblastems). Solange die relative Rumpflänge noch nicht erreicht ist, ragt der axiale Mesodermkeim weiter proximalwärts vor als der peristomale (wie bei *Ceratodus*, vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 8); sobald aber das Wachstum der Dorsalseite überwiegt und die Ventralseite zurückbleibt, ändert sich dieses Verhalten in der vorhin angegebenen Weise. Die axialen Mesodermkeime treten caudalwärts vor und ziehen die peristomalen Ausläufer gewissermassen nach. — Die axialen Mesodermkeime grenzen schon von ihrem ersten Auftreten an mit ihrer Schmalseite, der peristomale, während einer gewissen Entwicklungsphase hufeisenförmig angeordnete Keim stets mit seiner Längsseite an das Ektoderm des Urmundrandes.

Nachdem sich die dorsolateralen Urmundränder im unmittelbaren Anschlusse an die Medullarnaht mit einander vereinigt haben, werden sowohl die axialen wie die restlichen peristomalen Mesodermkeime durch einen schmalen, medianen Ektodermstreifen mit einander mittelbar verbunden. Dieser Streifen bildet die Fortsetzung der Medullarnaht bzw. der dorsalen Wand des Medullarrohres und die caudoventrale Wand des *Canalis neurentericus*. — Es kommt also in dieser Region durch Nahtbildung dasselbe Verhalten zu Stande, welches bei *Ceratodus* — in wahrscheinlich ursprünglicherer Weise — ohne solche entsteht (vergl. Schema Textfig. 199). Das an der Nahtstelle gelegene, die beiderseitigen Mesodermkeime von einander trennende Ektoderm bildet im Bereiche der Schwanzknospe eine kieförmig ins Lumen vortretende Verdickung, die auch aus den Photogrammen, Fig. 374—376 des HERTWIG'schen Handbuchs (I) deutlich ersichtlich (an der Schwanzwurzel schief getroffen) ist. Das Entoderm schliesst beiderseits von vorne an den Mesodermkeim an und erscheint ventromedian durch jenen ektodermalen Streifen unterbrochen (vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 14). Bei der Anlage des Schwanzes — möglicher

Weise auch eines distalen Rumpfabschnittes — apponirt die terminale Wachstumszone die sämtlichen Organanlagen gewissermaassen als fertige Componenten nach vorn: das Neuralrohr, die bereits isolirte Chorda, die ento-ektodermale Verlängerung des ventralen Canales (Enddarm, Canalis neurentericus), die axialen Mesodermflügel mit ihren ventralen peristomalen Randstreifen. Letztere differenziren sich in ihrer ganzen Ausdehnung in der oben angegebenen Weise zur Vena subintestinalis. In diesen Stadien tritt also das rein appositionelle Wachstum des Keimes für die Axenorgane des Embryos in sehr deutlicher Weise in Erscheinung. In früheren Stadien war dies nicht in so markanter Weise der Fall. — Am Beginne der Längenentwicklung hat sich die dorsale Wachstumszone intussusceptionell entfaltet. Erst allmählich vollzog sich der Uebergang des einen Typus in den anderen. Beim Beginne der Schwanzentwicklung kommt es dann zu der vorerwähnten Umlagerung der Appositionszone (speciell der Mesodermkeime), die nun, der allmählichen Verjüngung des Körpers entsprechend, successive an Umfang abnimmt. — Ihre absolute Längenausdehnung gewinnen die apponirten Gebilde vor allem durch intussusceptionelles Wachstum.

Die ventrale Darmwand kommt nach dem Angegebenen bei den Selachiern in einer ganz eigenartigen Weise zu Stande. Vor allem überrascht der eine Befund, dass in dieselbe ein minimaler, aber doch tatsächlich vorhandener ektodermaler Zellstreif eingelagert ist. Dies lässt sich nach erfolgter Ablösung der — gleichfalls abnormer Weise — anfänglich eingeschalteten seitlichen Ursprungszonen des peristomalen Mesoderms nicht mehr positiv nachweisen, weil das Ektoderm und das Entoderm eine gleichartige Beschaffenheit gewinnen und sich in vollkommen übereinstimmender Weise zum definitiven Darmepithel differenziren. Am Dottergange ergeben sich dieselben Verhältnisse. Diese eigenartige Erscheinung ist lediglich auf den einen Umstand zurückzuführen, dass der ventrale (vordere) Urmundrand und die Ventralseite überhaupt bei den Selachiern relativ so erheblich im Wachstum zurückbleiben. Würde er mit der dorsalen Lippe so wie beim *Amphioxus* annähernd gleichen Schritt halten, dann müsste er bis zur Beendigung des relativen Längenwachsthumes des Rumpfes der dorsalen Urmundlippe (terminalen Wachstumszone) gegenüberliegen. Die Afteröffnung (der nach Ausbildung des Canalis neurentericus überbleibende ventrale Urmundabschnitt) müsste stets relativ denselben Durchmesser aufweisen. Dieses wird nun den ventralen und seitlichen Randabschnitten des Urmundes durch die kolossale Dotteransammlung unmöglich gemacht. Diese Randabschnitte zeigen im absoluten Sinne gegenüber der dorsalen Lippe, die nur um relativ sehr wenige Winkelgrade des medianen Eiumfanges zurückweicht (indem sie nach vorn die Axenorgane apponirt), ein viel rascheres und lebhafteres (intussusceptionelles und marginal-appositionelles) Wachstum, als die letztere. Aber dennoch vermögen sie die ventralexcentrisch — gewissermaassen in der ventralen Urdarmwand — aufgespeicherte Dottermasse bei ihrer Flächenentwicklung nicht zu bewältigen und bleiben daher relativ im Wachstum zurück. Diese relative Wachstumsdifferenz — in diesem Sinne sind meine obigen Angaben über die Bildung der Caudallappen zu verstehen — wird von der Dorsalseite nach der Ventralseite immer grösser. — Die ventrale Urmundlippe (der vordere Keimscheibenrand) überwächst nicht einmal drei Quadranten des medianen Umfanges der eiförmigen Dottermasse. Den noch übrigen Abschnitt nimmt eine langgezogene ventrale Urmundspalte ein, die bis an den Scheitel der terminalen Wachstumszone reicht. — Eine Reparation dieses Zustandes kommt nun in der oben angegebenen Weise durch eine Verschmelzung (secundäre Vereinigung) der Urmundränder zu Stande. Diese prostomiale Nahtbildung schreitet im unmittelbaren Anschlusse an die Medullarnaht in caudocranialer Richtung fort und erfolgt auch in genau derselben Weise wie diese. Nachdem die letztere allgemein als Nahtbildung aufgefasst wird, so kann auch die ventrale Urmundnaht unbedenklich als eine Conrescenz- oder besser Connascenz-Erscheinung (VIRCHOW) — und nicht etwa als ventralexcentrische Verengung — aufgefasst werden. Es handelt sich um eine fortlaufende Naht. Nur im Bereiche der Area extraembryonalis verschmelzen grössere Abschnitte der ventrolateralen Urmundränder zugleich. — Da nun der Urmundrand in seiner ganzen Ausdehnung denselben Bau aufweist, so muss auch die Nahtstelle auf der ganzen Strecke dieselbe Beschaffenheit zeigen und

aus denselben Componenten zusammengesetzt sein. Die Naht erfolgt im Rumpfbegiete nicht anders, als im Schwanzgebiete, und daraus ergibt sich weiter, dass auch der betreffende Abschnitt des abgeschnürten ventralen Rohres — ein Theil der Anlage des Rumpfdarmes — dieselben Wandabschnitte aufweist, wie der *Canalis neurentericus* im Schwanzgebiete. So kommt es, dass in der ventralen Darmwand ein medianer ektodermaler Zellstreifen und ursprünglich, vor Ablösung der betreffenden Abschnitte des peristomalen Mesoderms zwei ventrolaterale, paarig angeordnete Mesodermkeime enthalten sind. Letztere lösen sich los, ersterer bleibt aber — wenigstens theoretisch — erhalten. In diesem Verhalten documentirt sich das atypische Geschehen. — Unter normalen Verhältnissen, wenn die ventrale Lippe bei der Längenentwicklung der Gastrula mit der dorsalen gleichen Schritt halten kann, erscheint ein derartiger Zustand unmöglich. Die ventrale Darmwand wird (in ihrem epithelialen Abschnitte) ausschliesslich vom Entoderm gebildet, der peristomale Mesodermkeim ist in den ventralen Afterrand eingeschaltet, und jener langgezogene, bis ans ventrale Ende der Dottersacknaht reichende Ektodermstreif wird von den ventralen und ventrolateralen Abschnitten der lippenförmigen ektodermalen Begrenzung der engen Afterspalte repräsentirt. Der bei der Abschnürung des Embryos entstehende Dottergang würde ausschliesslich vom Entoderm gebildet werden. So erscheint uns also jener ektodermale Zellstreif in dem ventralen Epithel der Rumpfdarmanlage als ein interessantes Relict jener eigenartigen, durch die Dotteransammlung verursachten Modification des normalen, typischen Geschehens. — Bei der Berücksichtigung dieser Verhältnisse zeigt es sich, wie gewagt es war, auf Grund der Befunde an den Selachiern die Conrescenztheorie als ein allgemein gültiges Gesetz zu vertreten. Gewiss finden bei den Selachiern Conrescenzerscheinungen statt. Aber die axialen Keimbezirke, die sich nach der Auffassung der Conrescenztheoretiker primär mit einander vereinigen, sind nur die divergirenden Hälften eines ursprünglich einheitlichen und unpaaren terminalen Keimes für sämtliche Axengebilde des Embryos, der sich in Anpassung an gewisse, die gerade Längenentwicklung nach den beiden Seiten hin ablenkende Widerstände eine Zeit lang in divergirenden Richtungen entfalten — bzw. zurückweichen musste.

Dieser Umstand, dass ein präanaler Rumpfabschnitt bei den Selachiern in derselben Weise angelegt wird, wie der Schwanzabschnitt des Körpers, hat in der Literatur eine nicht unerhebliche Verwirrung verursacht, die schliesslich zum Vorschlage führte, den Ausdruck „Schwanz“ den descriptiven Zoologen zu überlassen und bei Fragen der Entwicklung, wenigstens der Selachier, nur in einem ganz unbestimmten Sinne vom Schwanz zu sprechen. Dies würde nun wohl etwas zu weit führen. Die für die gesammte Wirbelthierreihe gültige feste Marke zur proximalen Abgrenzung des Schwanzes ist die After- bzw. Cloakenregion, und diese ist ja bekanntlich auch bei den Selachiern vorhanden. Es wurde bereits oben, bei Besprechung der Schwanzentwicklung des *Ceratodus* darauf hingewiesen, dass der Schwanzabschnitt des Körpers schon bei seiner Anlage dadurch charakterisirt ist, dass die Ventralseite der Gastrula, vor allem die ventralen und seitlichen Abschnitte des Urmundrandes am Aufbau des Schwanzes unbetheiligt sind und nach beendigter relativer Längenentwicklung des Rumpfes stationär bleiben. Es handelt sich also bei der Schwanzentwicklung um ein einseitiges Andauern der dorsalen Verlängerung bzw. der Appositionsthätigkeit der dorsalen Urmundlippe (terminalen Wachstumszone). Das zeitliche Ausmaass des Ueberwiegens der Dorsalseite (bzw. der appositionellen Entfaltung des Keimes für die Axenorgane) bestimmt die Länge des Schwanzes. — Da nun bei den Selachiern die ventrale Urmundlippe (der vordere Keimhautrand) nicht an der Bildung der ventralen Begrenzung des Afters theilnimmt, vielmehr weit von diesem entfernt, stationär bleibt und die seitlichen Urmundränder vicariirend durch ihre Verschmelzung die Ventralseite verlängern, so wird die Lage des Afters und damit die proximale Grenze des Schwanzes nur scheinbar durch andere Momente und Correlationen bestimmt, als bei dotterärmeren Formen, deren Ventralseite bis zur Beendigung der Längenentwicklung des Rumpfes mit der Dorsalseite entweder gleichen Schritt hält (*Amphioxus*) oder dieselbe wenigstens einholt (*Ceratodus*). — Die Umlagerung der Mesodermkeime kennzeichnet aber auch bei den Selachiern den Beginn der Schwanzentwicklung. Das Atypische in der Entwicklung der Selachier besteht

also in der Entstehungsweise der zwischen dem Dottergang und dem Anus gelegenen ventralen Rumpfwand. — Diese Erscheinungen werden lediglich durch die — relativ geradezu kolossale — Ansammlung des Dotters bedingt. Bei *Ceratodus* war es noch möglich, die relativ geringe Behinderung der Längenentwicklung der Ventralseite — die schon während der Rumpfwandentwicklung bestehende Wachstumsdifferenz zwischen Ventral und Dorsal — ohne Nahtbildung auszugleichen. Es war noch möglich, die ventrale Urmundlippe in den ventralen Afterrand umzuwandeln. Der Ausgleich ward durch die Verlängerung des Umschlages der neurenterischen Naht vollzogen. Ob nun die mit der Entstehung und Verlängerung des Schwanzabschnittes immer grösser werdende Wachstumsdifferenz, zwischen der die Axenorgane nach vorn apponirenden dorsalen Wachstumszone und dem stationär bleibenden ventralen Afterrande durch eine Connascenz der seitlichen Ränder einer sich immer mehr in caudaler Richtung verlängernden Urmund- (neurenterischen) Spalte oder in der für *Ceratodus* geschilderten Weise ausgeglichen wird, ist im Allgemeinen vollkommen gleichgültig. Beim *Amphioxus* könnte die Anlage des ganz kurzen Schwanzes ebenso gut den einen wie den anderen Weg einschlagen. Sie folgt dem letzteren Wege, der anscheinend der kürzere ist. Es handelt sich hierbei also nur um Modificationen eines und desselben wesentlichen Vorganges.

Für die Beurtheilung der Verhältnisse bei den Selachiern ist es ferner irrelevant, wann die ventrale Nahtbildung einsetzt — ob beim Embryonen mit 100 oder nur mit 20 Dorsalsegmenten, also noch während der Längenentwicklung des Rumpfes. Mit anderen Worten: ob die ganze (hintere) Ventralseite oder nur ein proximaler Abschnitt derselben durch wirkliche Connascenz entsteht — und im letzteren Falle ein distaler Abschnitt jenes ento-ektodermalen Darmabschnittes von der terminalen Wachstumszone aus als geschlossenes Rohr nach vorn apponirt wird. — Es wurde bereits bei der Darstellung der Schwanzbildung bei *Ceratodus* darauf hingewiesen, dass es nicht gerechtfertigt ist, von einem postanalen Darm zu sprechen und nur einen zwischen diesem und dem Medullarrohr, im Bereiche der terminalen Wachstumszone gelegenen Canalabschnitt als *Canalis neurentericus* zu bezeichnen. Vielmehr ist die ganze zwischen dem After (Enddarm) und dem Medullarrohr eingeschaltete Strecke — gleichviel ob diese nun rinnen-, gang- oder strangförmig gestaltet ist — als neuroenterisches Gebilde zu betrachten. Anfangs ganz kurz, nimmt es bei der weiteren Längenentwicklung des Schwanzes an Länge zu und verliert unter allen Umständen sein Lumen, dann verfällt es in craniocaudaler Richtung der Rückbildung. — Dass bei den Selachiern in Folge der atypischen Gestaltung des Urmundrandes — in letzter Linie durch die kolossale Dotteransammlung verursacht — ein distaler Darmabschnitt in derselben Weise angelegt wird, wie der *Canalis neurentericus*, ist ein meine oben vertretene Auffassung geradezu bestätigendes Verhalten. — Die Verlängerung des *Canalis neurentericus* ist also eine Folgeerscheinung der Schwanzentwicklung, gewissermaassen eine Ausgleicherscheinung zwischen der Dorsal- und Ventralseite. Sobald der neurenterische Strang der Rückbildung verfällt, hat sich der Zusammenhang zwischen der dorsalen und ventralen Urmundlippe gelöst. Erstere ist damit vollkommen selbständig geworden und hat sich von der letzteren definitiv frei gemacht. — Es wäre vollständig verfehlt, dem *Canalis neurentericus* eine weitere Bedeutung für den Organismus zuzuschreiben. Bei keiner normal entwickelten Thierform wird sich je im ausgebildeten Zustande ein *Canalis* oder eine „*Cloaca neurenterica*“ erhalten können. Insofern gehören die neurenterischen Gebilde auch nicht zu den rudimentär gewordenen Formationen.

Nun können wir auch VIRCHOW (1895) auf die von ihm aufgeworfene Frage: ob sich das „Wachstum des Schwanzes im Wesentlichen nach dem gleichen Modus vollzieht, wie das des Rumpfes, oder nach einem eigenen Modus, ob also der Schwanz im morphologischen Sinne eine Fortbildung des Rumpfes oder so zu sagen eine Neubildung ist“ (p. 105), eine ganz präzise Antwort geben: Der Schwanz ist die Fortsetzung der Dorsalseite des Rumpfes; die Ventralseite, insbesondere die ventrale Hälfte, ja noch mehr, die gesammten mittleren Drittel der Seitenhälften des Urmundes sind an der Schwanzbildung vollkommen unbetheiligt. —

VIRCHOW hat in dem betreffenden Vortrage auch die Stellung der Conrescenztheorie zu den Wachstumserscheinungen am Schwanze sehr treffend gekennzeichnet: „Die Vorstellung, dass die Schwanzbildung von der Rumpfbildung principiell verschieden sei, hat durch die Conrescenzlehre eine besonders scharfe Betonung erfahren, durch die Lehre, dass Theile des Keimhautrandes sich Schritt für Schritt an das hintere Körperende anfügen und dass dadurch der Embryo in die Länge wachse, dass dagegen der Schwanz erst in dem Momente auftrete, wo diese Conrescenz von Randstreifen aufhöre. Wenn sie richtig wäre, so wäre allerdings der Unterschied zwischen der Bildung des Rumpfes und der des Schwanzes ein sehr tiefgreifender, denn für die Bildung des Rumpfes würde das Material bereits fertig im Keimhautrande vorhanden sein, die beiden Hälften würden sich nur durch Zusammenlegung vereinigen müssen, ohne Vermehrung des Materiales, der Schwanz dagegen würde hervorsprossen von einem sehr beschränkten Materiale aus und sich trotzdem zu bedeutender Länge entwickeln“ (p. 106).

KOPSCH (1898) hat an *Scyllium*-Embryonen zur Prüfung der Conrescenztheorie einige Versuche angestellt, auf die ich in Kürze hinweisen möchte. Der „Aufreihungshypothese“ von HIS stellt KOPSCH mit vollem Erfolge das Ergebniss einer Verletzung entgegen, welche am Keimscheibenrande, etwas seitlich von den Caudallappen gesetzt wurde. Wie vorauszusehen war, betrifft dieser Defect lediglich eine Stelle des peristomalen Mesodermkeimes und hat daher keinen Ausfall an den Axengebilden zur Folge. Er hindert wohl die Keimscheibe an ihrem zum Theil appositionellen Flächenwachsthum, im Uebrigen wurde der Embryo hierdurch nicht geschädigt. — Wurde hingegen im Stadium B nach BALFOUR die Randkerbe seitlich der Medianebene operirt, dann unterblieb die Ausbildung der Axenorgane der betreffenden Rumpfhälfte, die Kopfanlage ward jedoch in ihrer Entwicklung nicht gestört. Als der Keim nach 3 Tagen im Stadium C nach BALFOUR, also zu einer Zeit, wo das intussusceptionelle relative Längenwachsthum des Kopfes noch lange nicht abgeschlossen war, conservirt wurde, betraf der Defect ungefähr die hintere Hälfte der Anlage des Embryos (vergl. Fig. 9). Bei einer dritten Keimscheibe wurden ebenfalls beim ersten Auftreten der Randkerbe an der Convexität der Anlagen der Caudallappen Verletzungen gesetzt. Der betreffende Schenkel der terminalen Wachstumszone blieb in Folge dessen nur in einem schmalen medialen Abschnitt erhalten und konnte einen rudimentären Streifen der Neuralplatte (sowie des Chordablastems und der axialen Mesodermflügel?) produciren. Dieser Streifen erreichte daher nicht die Länge der gegenüberliegenden correspondirenden Abschnitte. — Aus diesen Versuchen geht hervor, dass zur Zeit des ersten Auftretens der Randkerbe die terminale Wachstumszone bereits in zwei Schenkel getheilt ist, und die Verletzung eines dieser Schenkel ausgedehnte Defecte in den axialen Gebilden der betreffenden Rumpfanlage zur Folge hat. Die Entfaltung der Wachstumszone nach vorn wird durch solche Eingriffe nicht gestört.

In den schematischen Skizzen, welche KOPSCH zur Erläuterung seiner Versuchsergebnisse entworfen hat, finde ich die erhebliche intussusceptionelle Längenentwicklung der im Stadium A nach BALFOUR noch ganz engumschriebenen, marginal gelegenen Kopfanlage — wenn wir bei so jungen Keimscheiben überhaupt von einer solchen sprechen dürfen — bezw. des axialen Keimbezirkes nach vorn hin viel zu wenig berücksichtigt. KOPSCH lässt von einem mittleren marginalen Abschnitt der Randkerbe lediglich den vor dem Infundibulum gelegenen Kopfabschnitt gebildet werden, die Axenorgane des gesammten übrigen Körpers sollen in diesem Stadium bilateralsymmetrisch angeordnet sein. KOPSCH glaubt nämlich, dass die Chordaanlage ausschliesslich in den einander zugekehrten Randabschnitten der Kerbe gelegen sei, und folgert daraus, dass die Axengebilde, soweit die Chorda nach vorn reicht, durch die Vereinigung der beiden Hälften der Wachstumszone zu Stande komme. KOPSCH motivirt dies damit, dass bei den Tunicaten ein solcher Zustand der Chordaanlage bestehen soll. Die Tunicaten (speciell die Ascidien) weisen aber bekanntlich hinsichtlich der Anordnung des Urmundes ganz eigenartige Verhältnisse auf, die auch von denen des *Amphioxus* abweichen. Es wird noch genauer zu ermitteln sein, ob nicht bei diesen Formen gewisse Ablenkungen der Längenentwicklung bestehen. —

Bekanntlich sind aber weder die Tunicaten, noch der *Amphioxus* Cranioten. Wenn sich eine *Amphioxus*-Gastrula unter ähnlichen Verhältnissen entwickeln und verlängern müsste, wie die Keimscheibe eines meroblastischen Anamniers, dann würde das Schema von KOPSCH vielleicht das Richtige treffen. Ein axialer, schon von vorn herein unpaarer, dorsomedian angelegter Chordaabschnitt müsste aber unter allen Umständen vorhanden sein. Es wurde bei der Erörterung der einschlägigen Befunde an *Ceratodus* und den Amphibien eine Reihe von Gründen angeführt, die dafür sprechen, dass sich jene dorsale Wachstumszone auch nach vorn, in centripetaler Richtung (gegen den animalen Pol hin) verlängert und auf diese Weise die Kopfanlage bildet. Würde die Annahme von KOPSCH richtig sein, dann müsste an der in Fig. 9 (p. 65) abgebildeten Keimscheibe der Defect viel weiter vorn sitzen, denn die Infundibularregion der Hirnplatte, welche letztere im Stadium C übrigens noch lange nicht ihr relatives Längenwachstum beendet hat, liegt doch ganz vorn an der löffelförmigen Verbreiterung der Neuralplatte. Im Stadium B nach BALFOUR, also beim ersten Auftreten der Randkerbe, an dieser schon die Stelle der späteren Infundibularregion anzugeben, scheint mir doch ein einigermaßen gewagtes Beginnen zu sein. Nach meinem Dafürhalten können wir in diesem Stadium B, in welchem sich bereits die seitliche Ablenkung der Längenentwicklung bemerkbar macht, überhaupt noch nicht einmal die Anlagen der grossen Körperabschnitte abgrenzen. Der Keim für sämtliche, speciell aber für die aus der Urdarmwand hervorgehenden Axenorgane des Embryos wird im Stadium B, zu Beginn der Invagination von einem ganz eng umschriebenen Zellterritorium repräsentiert, in welchem lediglich die einzelnen Organanlagen — Neuralplatte, Chordablastem, axiale Mesodermkeime, Entoderm — in der im Schema auf Taf. LXXXIV, Fig. 4 und 1 dargestellten Weise — ganz approximativ abgrenzbar sind. Die weitere Entwicklung besteht zunächst nur in einer Verlängerung dieser neben und unter einander liegenden Organanlagen, und es erscheint daher zunächst nur möglich, die Richtungen, in welchen diese Verlängerung erfolgt, festzustellen. Mehr kann weder von der morphologischen noch von der experimentellen Untersuchung so junger Stadien gefordert und erwartet werden. — KOPSCH hat ferner in seinem Schema den einen Umstand völlig unberücksichtigt gelassen, dass die in den caudalen Schenkeln gelegenen axialen Mesodermkeime zugleich mit den an sie an der Convexität der Caudallappen unmittelbar anschliessenden peristomalen Mesodermkeimen die Mesodermflügel nach vorn und seitlich apponieren. Es müsste also im Schema der Fig. 2 (p. 71) ein punktirter Randbezirk, so wie ich es im Schema der Taf. LXXXIV, Fig. 1 und 4 angegeben habe, etwa bis an jene seitlichen Einkerbungen der Medullarplatte nach vorn reichen. Das peristomale Mesoderm dürfte annähernd bis in die Region des ersten Auftretens jener intermediären Zone vorreichen, die zwischen dem cranialen und dem caudalen (terminalen) Abschnitte des Keimes für die Axenorgane entsteht. — Dass der letztere zum Theil und vorübergehend paarig angeordnet ist, will ich KOPSCH gern zugeben, dafür aber, dass die Chordaanlage je in ganzer Ausdehnung paarig wird, ergeben sich keine morphologischen Beweise, und auf diese kommt es bei der Entscheidung dieser Frage in erster Linie an. — Bei einer eventuellen Wiederholung der KOPSCH'schen Versuche wären vor allem der äussere Rand und der Scheitel eines Caudallappens zu verletzen — eine Spur weiter nach aussen als in der von KOPSCH in Fig. 10 abgebildeten Keimscheibe. Auf Grund morphologischer Erwägungen könnte für diesen Versuch mit aller Sicherheit vorausgesagt werden, dass die Axengebilde in ganz normaler Weise — vielleicht durch die Behinderung der Entwicklung der nachbarlichen Keimbezirke etwas eingekrümmt — angelegt und Defecte im peristomalen Mesoderm (Angiohämoblastem) sich ergeben würden. Damit wäre der eigentliche Kernpunkt der HERTWIG'schen Conrescenztheorie getroffen, nach welcher die Urmundränder in dem Maasse, als sie von vorn mit einander verwachsen, von der Nachbarschaft her bis gegen die ventrale Urmundlippe hin ergänzt werden. Dies ist gerade für die Selachier nicht leicht plausibel zu machen, weil der die Axengebilde liefernde mediale Rand der Caudallappen unter scharfer Biegung in den seitlichen Rand der letzteren übergeht. Es müsste also das sich nachschiebende Material um den freien Rand der Caudallappen herumwandern. Es müsste ferner dieser seitliche Rand neben seiner Eigenverlängerung auch noch

den medialen Rand verlängern. — Nach der von mir vertretenen Auffassung hingegen sind die beiden Ränder der Caudallappen (der mediale und der laterale) vollkommen selbständige Keimbezirke, von denen jeder bestimmte, für ihn spezifische Leistungen vollbringt. Der mediale Rand wird von den vorübergehenden divergirenden terminalen Abschnitten des Keimes für die Axenorgane gebildet (solange die Divergenz andauert, werden ausschliesslich Axengebilde des Rumpfes nach vorn apponirt) — der laterale Rand enthält die während der ganzen Entwicklung apponirenden Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes. Beide Abschnitte apponiren zugleich die Mesodermflügel — der mediale Abschnitt besorgt gewissermassen die Dorsalsegmente und die Seitenplatten, der peristomale Mesodermkeim das an die letzteren unmittelbar anschliessende peristomale Mesoderm. Letzteres löst sich, genau so wie bei *Ceratodus* von den seitlichen und ventralen Randabschnitten des Urmundrandes schon frühzeitig ab, jener dorsale, an die axialen Mesodermkeime unmittelbar anschliessende proximalste Abschnitt des peristomalen Mesodermkeimes bleibt aber so lange erhalten, bis die Längenentwicklung des Körpers relativ beendigt ist, dann stellt er zugleich mit den axialen Mesodermkeimen seine appositionelle Thätigkeit ein. Niemals beteiligt sich der laterale Rand der Caudallappen an der Bildung der axialen Organe. So können wir also speciell bei den Selachiern den axialen Mesodermkeim und damit den Keim für die axialen Organe überhaupt gegen den peristomalen Mesodermkeim deutlich abgrenzen. Der Uebergang der beiden erfolgt am Scheitel der Caudallappen. Diese Grenze bleibt durch die ganze Entwicklung hindurch bestehen und erleidet keine Verschiebung, weder nach der einen, noch nach der anderen Seite hin. Diese Erkenntniss macht die Concrescenztheorie unhaltbar. —

Betrachten wir nun die Oberfläche einer Teleostierkeimscheibe, so nehmen wir in keinem Entwicklungsstadium auch nur eine Andeutung einer Einspaltung wahr. Die terminale Wachstumszone scheint geradlinig, in centrifugaler Richtung zurückzuweichen. Schon bei ganz jungen Keimscheiben tritt am Urmundrande dorsomedian nach oben und hinten eine circumscribte Verdickung, der sogenannte Endknopf, vor. Im Stadium 2 (nach KOPSCH, 1898) macht sich vor demselben eine Verdickung des Ektoderms bemerkbar, die Anlage der Neuralplatte, das sogenannte Embryonalschild. Sie verlängert sich anfänglich durch intussusceptionelles Wachstum nach vorn und nach hinten. Eine flache, mediane rinnenförmige Einsenkung, die jedoch stets vom Endknopf getrennt bleibt und niemals auf diesen übergreift, durchzieht sie. Diese Bildung scheint also der Rückenrinne der Amphibien zu entsprechen. Untersuchen wir jedoch quer und sagittal geführte Schnitte durch die erste Anlage des Endknopfes, so zeigt sich (vergl. JABLONOWSKY, 1898; GORONOWITSCH, 1885), dass das Chordablastem mit der Neuralplatte auf eine grössere Strecke proximalwärts vom Urmundrande verbunden ist, als die seitlich benachbarten axialen Mesodermkeime mit dem Ektoderm. In diesem Stadium ist der dorsale axiale Keimbezirk noch einheitlich und verlängert sich wohl hauptsächlich auf intussusceptionelle Art. — Schon frühzeitig löst sich nun diese ausgedehnte Verbindung des Chordablastems mit der Neuralplatte, und bereits bei Embryonen mit zwei Ursegmenten zeigen diese beiden Organanlagen an ihrem terminalen Umschlage (an der dorsalen Urmundlippe) einen Dickendurchmesser, der etwa der Dicke des Chordablastems entspricht (vergl. JABLONOWSKY, Fig. 10) — und so bleibt es auch während der ganzen übrigen Längenentwicklung. Weder am prominirenden Endknopf noch auf Durchschnitten die geringste Spur einer Einspaltung, einer Nahtbildung, die terminale Wachstumszone erscheint stets vollkommen einheitlich unpaar — so wie bei *Ceratodus*-Embryonen in der dritten und vierten Phase der Längenentwicklung.

Diese, bei der Anlage des Endknopfes bestehende, nur ganz vorübergehend zu beobachtende Erscheinung wurde von JABLONOWSKY, HERTWIG u. A. mit einer gewissen Berechtigung als Nahtbildung aufgefasst. JABLONOWSKY äussert sich darüber: „Fragen wir uns nun, wie die Bildung des medianen Streifens zu beurtheilen sei, so scheint die Vorstellung kaum von der Hand zu weisen, dass es sich dabei um eine Nahtbildung handelt, welche bedingt ist durch Zusammenschiebung seitlich gelegener Bezirke des Randes nach der

Mittellinie der Keimscheibe“ (p. 535). — Die weitere, principiell wichtigere Frage ist nun die, ob dieser Vorgang als ein primärer Process zu beurtheilen ist, d. h. ob die Organanlagen, die an dieser Stelle sich scheinbar mit einander vereinigen, schon von vornherein bilateralsymmetrisch angeordnet waren, ob also „die Wachstumszone, welche der Endwulst vorstellt, sich aus zwei gesonderten Centren für jede Körperhälfte zusammensetzt“ (p. 536). JABLONOWSKY führt nun weiter an: „Als Bestätigung hierfür möchte ich eine Abnormität erwähnen, welche ich durch die Einwirkung von Kochsalzlösung auf das sich entwickelnde Ei erzielte. Es gelang dadurch in mehreren Fällen, eine Spaltung des Endwulstes in der Art zu bewirken, dass ein ähnliches Resultat entstand, wie es das hintere Ende eines Selachierembryos mit den Caudallappen und der zwischen ihnen gelegenen Incisura neurenterica darbietet“ (p. 536). In dieser Abnormität ist lediglich der Beweis dafür zu erblicken, dass jener mediane Streifen thatsächlich durch eine Connascenz vorher getrennter Theile entsteht, also eine Nahtbildung darstellt. Wie die getrennten Theile entstanden sind, ob ihre Trennung einem primären, typischen Zustand entspricht, darüber kann dieser Fall keine Auskunft geben. Die oben erörterten Erwägungen über den Einfluss der Randspannung auf die Längenentwicklung der Keimscheibe der Meroblastier drängen zur Auffassung, dass hier eine secundäre, durch die Ablenkung der Längenentwicklung nach den beiden Seiten hin entstandene partielle Divergenz einer ursprünglich einheitlichen, unpaaren — beim *Amphioxus* in reiner Form erhaltenen — terminalen Wachstumszone eingetreten ist. Dass die Divergenz der beiden Schenkel des dorsalen axialen Keimbezirkes bei den Teleostiern (speciell bei den Salmoniden) unter normalen Verhältnissen einen so geringen Grad aufweist und auch viel frühzeitiger anscheinend durch eine Nahtbildung wieder ausgeglichen wird, wie bei den Selachiern, ist wohl darauf zurückzuführen, dass auch die Dotteransammlung bei den Teleostiern — die Salmoniden gehören bekanntlich zu den dotterreichsten Formen — nicht nur absolut, sondern vor allem auch relativ eine viel geringere ist. Die seitlichen und ventralen Urmundrandabschnitte sind daher bei diesen Formen im Stande, schon verhältnissmässig frühzeitig den Dotter zu umwachsen. Die relative Wachstumsdifferenz zwischen dem dorsalen und den übrigen Randabschnitten, und daher die Randspannung erreichen nicht so hohe Grade und dauern auch nicht so lange an, wie bei den Selachiern. Es gleicht sich daher unter normalen Verhältnissen auch die seitliche Divergenz, die bei *Ceratodus* in der zweiten Phase der Längenentwicklung durch ganz andere Ursachen hervorgerufen wird, schon frühzeitig wieder aus. Die einander zugekehrten Umschlagstellen der Neuralplatte in das Chordablastem vereinigen sich mit einander unter Bildung einer medianen (axialen) Naht und sondern sich dann von einander bis an die terminale Umschlagstelle. Damit gewinnt der Keim für die Axenorgane wieder seine ursprüngliche, unpaare, dorsale Anordnung und erscheint nun in einer geradezu typischen Weise als Endknospe. Kochsalz ist, wie insbesondere die von GURWITSCH (1896) an Amphibien vorgenommenen Versuche lehren, ein Agens, welches in geradezu specifischer Weise die Vorgänge am Blastoporus hemmend und störend beeinflusst. Der Erfolg des Versuches ist denn auch bei beiden Species derselbe: Schwächung der Entwicklungspotenz des Keimes. Diese Wirkung wird sich an dem schon von vornherein mit einer viel grösseren Entwicklungspotenz ausgestatteten dorsalen (hinteren) Urmundrand nicht in solchem Maasse äussern, wie an den übrigen Randabschnitten. Jedenfalls wird aber die oben erwähnte, schon unter normalen Umständen bestehende Wachstumsdifferenz und damit die Randspannung höhere Grade erreichen. Daher ist auch die Divergenz bei beiden terminalen Schenkeln der Wachstumszone eine grössere und auch ihre nachträgliche Vereinigung zum mindesten erheblich verzögert — wenn nicht unmöglich geworden. — Im Uebrigen ist jedoch nicht ausser Acht zu lassen, dass nicht ausschliesslich mechanische Momente auf die Gestaltung der terminalen Wachstumszone bzw. auf die Längenentwicklung einwirken und diese bestimmen werden — speciell in so leichten Fällen der Divergenz, wie sie normaler Weise am Teleostierkeim vorkommen. Es dürfte bei dieser Erscheinung auch die Vererbung eine gewisse Rolle spielen.

Wie bereits oben erwähnt, holt die Ventralseite, speciell der ventrale Urmundrand bei den Teleostiern den dorsalen Urmundrand, die terminale Appositionszone verhältnissmässig sehr rasch ein. Die Umwachsung des Dotters ist bereits geraume Zeit vor Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes vollzogen. Wie insbesondere VIRCHOW (1895) für die Salmoniden gezeigt hat, kommt es bei diesen Formen sogar zu einer vorübergehenden Obliteration des zu einem feinen Gang, dem sogenannten Dottercanal, eingengten Blastoporus, welcher dann später bei der Afterbildung wieder durchbricht. — Es liegen also in dieser Hinsicht entschieden primitivere Verhältnisse vor, als bei den Selachiern. Das Entoderm des Enddarmes entsteht im Wesentlichen in derselben Weise, wie beim *Amphioxus* und den Amphibien — mutatis mutandis, denn ein sehr ausgedehnter Abschnitt der ventralen Entodermwand der Urdarmhöhle des *Amphioxus* ist ja durch die Einlagerung der Dottermasse abortiv geworden, und die so entstandene Lücke wird erst bei der Abschnürung des Embryos und der Resorption der Dottermasse von dem nachbarlichen Entoderm ergänzt.

Die Bildung des Schwanzes erfolgt bei den Teleostiern — wie insbesondere die Untersuchungen von OELLACHER (1872/1873), SCHWARZ (1898) u. A. gezeigt haben — in einer Weise, die vollständig mit den Befunden an *Ceratodus* übereinstimmt. Die Axenorgane des Schwanzes werden ebenso wie die des Rumpfes von der terminalen Wachstumszone auch nach vorn apponirt, die nach Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes als Schwanzknospe (OELLACHER) bezeichnet werden kann. Auch insofern besteht

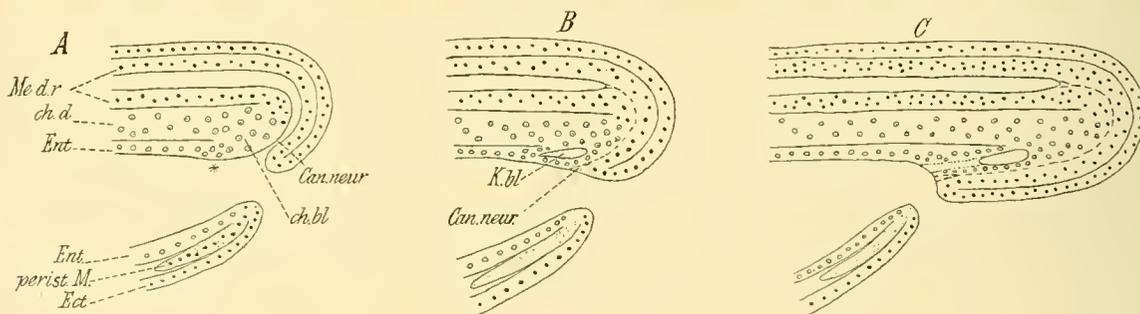


Fig. 259 A—C.

eine Uebereinstimmung zwischen den untersuchten Formen, als ein Canalis neurentericus nicht zur Anlage kommt, sondern nur ein neurenterischer Strang, dessen ventrale Wand vom Ektoderm gebildet wird. — Dagegen weisen die Teleostier in der sogenannten KUPFFER'schen Blase ein vielbesprochenes Verhalten auf, über deren morphologische Bedeutung die Meinungen bekanntlich sehr getheilt sind. — Wie insbesondere die eingehenden, in Folge der Zugänglichkeit des Materiales leicht zu bestätigenden Untersuchungen GREGORY's (1899) an *Trutta fario* lehren, tritt die erste Anlage dieser Blase bei Forellenembryonen mit 12 Tagen — nach KOPSCH (1900) bereits vor Abgliederung des 1. Urwirbels — also bei Embryonen, deren terminale Wachstumszone eben die vorderen Rumpfabschnitte apponirt, gerade an der Stelle auf, wo das dorsale Chordablastem nach vorn zu in das Entoderm der dorsalen Urdarmwand übergeht — also gewissermaassen an der Unterwachsungsgrenze des Chordablastems (der Chorda dorsalis). Die Stelle ist an dem schematischen Durchschnitte durch das hintere Körperende des Embryos einer holoblastischen, ganz dotterarmen Anamnierform Textfig. 259A mit einem * bezeichnet. (Auch das Verhalten des neurenterischen Canales ist eingetragen.) Das bei anderen Formen an dieser Stelle einschichtige Entoderm proliferirt in auffälliger Weise, wird mehrschichtig, und schliesslich entsteht an dieser Stelle durch Dehiscenz ein centraler Spalt, um welchen die Entodermzellen in epithelialer Anordnung gruppiert erscheinen (Textfig. 259B). Die KUPFFER'sche Blase kommt demnach, wie GREGORY ausdrücklich hervorhebt, nicht durch eine Ausstülpung (Divertikelbildung) zu Stande. Zur Zeit, wo der Urmund verschlossen wird, weitet sich die Blase erheblich aus. Stets wird aber ihre ventrale Wand von einer entodermalen Zellschicht gebildet,

welche sie von der Urdarmhöhle scheidet. Die Dehiscenz greift auch distalwärts gegen das Chordablastem vor, welches keine epitheliale Anordnung seiner Elemente aufweist. Dann wird ein vorderer Abschnitt der dorsalen Wand der Blase von den der Chorda unmittelbar anliegenden Entodermzellen gebildet, ein distaler Theil aber vom Chordablastem selbst. Die Blase liegt stets an der Unterwachsungsgrenze der Chorda. Damit soll jedoch nicht gesagt werden, dass an dieser Stelle die Unterwachsung mit der Längenzunahme ständig fortschreitet. Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass in der Periode der reinen Appositionsthätigkeit von der terminalen Wachstumszone aus sowohl die Chorda wie der dorsomediane Entodermabschnitt bereits gesondert nach vorn apponirt werden. Es handelt sich also nicht etwa um eine fortlaufende Unterwachsung. Anfänglich, solange das Wachstum noch intussusceptionell erfolgte, vollzog sich die Unterwachsung allerdings auf einer längeren Strecke. Der Uebergang des intussusceptionellen in den appositionellen Typus vollzieht sich bereits während der Apposition des Rumpfes. Es liegt also die KUPFFER'sche Blase bereits im Bereiche der terminalen Appositionszone und ist daher ebenso wie diese selbst — in relativem Sinne — ein stationäres Gebilde. Die Dehiscenz kann auch in bilateralsymmetrischer Anordnung, also paarig auftreten. In der unmittelbaren Nachbarschaft der Blase können vorübergehend in der Medianebene kleine Spalten entstehen, die in der Bahn des Canalis neurentericus gelegen sind, aber niemals mit der KUPFFER'schen Blase communiciren. — Wenn die relative Rumpflänge erreicht ist, und die terminale Wachstumszone die Axengebilde des Schwanzes zu apponiren beginnt, rückt die KUPFFER'sche Blase mit ihr immer weiter zurück (vergl. Textfig. 259C). Ihre hintere Wand wird stets vom Chordablastem gebildet. Sie kann — da sie an der Grenze der terminalen Wachstumszone gelegen ist — auch schlauchförmig nach vorn apponirt und verlängert werden (GREGORY). In diesem Falle wird also die dorsale Darmwand nicht wie bei anderen Formen als einschichtiges Epithel, sondern als Rohr nach vorn zu apponirt. Der so entstandene Canal bricht dann gelegentlich an seinem vorderen Ende in die Urdarmhöhle durch. Caudalwärts endigt er blind. — Schliesslich nach beendigter relativer Längenentwicklung obliterirt das Lumen, und die Bildung geht in der Zellenansammlung am caudalen Ende der Axenorgane auf.

Ueber die morphologische Bedeutung der KUPFFER'schen Blase bestehen in der Literatur verschiedene Ansichten, die KOPSCH (1900) sorgfältig zusammengestellt hat. KUPFFER (1868) hielt sie bekanntlich für die Allantois — BALFOUR (1881) u. A. für ein Homologon der sogenannten Endblase des postanaln Darmabschnittes — also des distalen Abschnittes des Canalis neurentericus; nach einer dritten Auffassung würde sie einem rudimentären Urdarmabschnitte entsprechen. — Ich kann keine dieser Ansichten theilen. Gegen die zuerst von BALFOUR vertretene und dann fast allgemein acceptirte Annahme, dass die KUPFFER'sche Blase dem Endbläschen des „postanaln Darmes“, d. h. des neurenterischen Canales der Selachier homolog sei, spricht vor allem der Umstand, dass die ventrale Wand der KUPFFER'schen Blase ganz zweifellos vom Entoderm gebildet wird, während die des „Endbläschens“ der Selachier — als eines distalen Abschnittes des Canalis neurentericus — vom Ektoderm gebildet wird. — Einem postanaln Darmabschnitte kann sie deshalb nicht entsprechen, weil sie lange vor Abschluss der relativen Längenentwicklung des Rumpfes auftritt. Dies ist übrigens insofern eine Frage der Terminologie, weil wir ja gesehen haben, dass der sogenannte postanaln Darm nicht ein Darmabschnitt (Schwanzdarm) ist, sondern nur ein proximaler (fortlaufend apponirter) Abschnitt des Canalis neurentericus (oder ein ebenso fortlaufend verwachsener Abschnitt der neurenterischen Spalte) ist, welche schon in früheren Stadien in unmittelbarem Anschlusse an die Medullarnaht entsteht. Die ganze Anlage und Anordnung der KUPFFER'schen Blase deutet darauf hin, dass dieselbe nicht in der Bahn des Canalis neurentericus, sondern dorsal von diesem (in der Abbildung gestrichelt eingezeichnet) zur Anlage kommt. Es liegt offenbar eine Variante in der Unterwachsung der Chorda durch das benachbarte Entoderm vor, welches aussergewöhnlich zellreich ist. Die Dehiscenz ist als ein secundärer Vorgang zu betrachten, der sich nicht nur auf die Unterwachsungsstelle beschränkt, sondern auch

auf die distal benachbarten Abschnitte des Chordablastems übergreifen kann. Die KUPFFER'sche Blase der Teleostier ist also eine in der Wirbelthierreihe ganz vereinzelt auftretende, secundäre Erscheinung ohne jede phylogenetische Bedeutung.

Am Keimhautrande der Salmoniden hat KOPSCH (1896) in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern experimentelle Untersuchungen vorgenommen, indem er am Rande der Keimscheibe an bestimmten Stellen Verletzungen setzte, wodurch das Zellmaterial abgetötet und aus der Entwicklung ausgeschaltet wurde. Von besonderem Interesse sind hierbei die Ergebnisse der Versuche an ganz jungen Keimscheiben, deren Endknopf noch nicht gebildet und der Umschlag an der ganzen Peripherie des Keimes eben vollendet ist. — Es ergaben sich dabei folgende Resultate: „Operirt man an der Stelle, an welcher die erste Einstülpung stattfand, möglichst genau in der Mitte, so vollführt der von der Operation nicht getroffene Rand der Keimscheibe die Umwachsung des Dotters. Die Stelle, an welcher die Operation erfolgte, bleibt in loco liegen, während der unverletzte Theil des Randringes weiter fortschreitet. Da somit die Operationsstelle ein punctum fixum ist, findet eine concentrische Umwachsung des Dotters nicht statt, vielmehr bildet sich schliesslich, zumal da der vorderste Punkt des Keimscheibenrandes am schnellsten wächst, gegen Schluss der Verwachsung eine schmale Spalte, deren Ränder von den Seitenhälften des zelligen Randringes gebildet werden. Von einer Differenzirung in Urwirbel und andere embryonale Organe, wie sie zur Zeit des Dotterlochschlusses im Embryo vorkommen, ist keine Andeutung vorhanden. Der Randring zeigt lediglich die Spaltung in die Keimblätter, welche an ihm schon zur Zeit der Operation nachzuweisen sind. Eine solche Differenzirung tritt auch später nicht ein, denn die gegenüberliegenden Ränder des Spaltes verschmelzen schliesslich mit einander, was an mehreren Stellen zugleich erfolgen kann.“ (Versuch 1.) — „Operirt man in geringer Entfernung links oder rechts von der Mittellinie, in der Gegend der ersten Einstülpung, so erhält man Embryonen, welche bestehen aus einem bilateralen, längeren oder kürzeren Kopfabschnitt nebst daran sich anfügendem halben Rumpf. Ein solcher Embryo hat ein vollständiges Vorderhirn nebst den beiden Augenanlagen, sowie ein vollständiges Mittelhirn. Von der Gegend der Gehörblasen an ist jedoch nur seine rechte Hälfte entwickelt. Sie zeigt Medullarrohr, Chorda, Urwirbel und den Knopf, welcher mit der rechten Hälfte des Randringes zusammenhängt. Die linke Hälfte des Randringes ist durch die Operationsstelle von dem Embryo getrennt. Sie hat an der Umwachsung des Dotters theilgenommen, doch sind keine embryonalen Organe an ihr zu erkennen.“ (Versuch 2.) — „Operirt man in grösserer Entfernung von der Mittellinie, so erhält man nur ganze Embryonen, deren Körper freilich auf der operirten Seite viel schwächer entwickelt ist, als auf der anderen Seite.“ (Versuch 3.) — Wurde ein Embryo auf dem Stadium der rautenförmigen Embryonalanlage operirt — ca. 30° von der Medianebene entfernt —, so zeigt sich in einem Stadium mit 10 Urwirbeln Folgendes: „Die Operationsstelle liegt dicht neben dem Embryo, der Knopf ist nach hinten ausgewachsen und dem Randringe der nicht operirten Seite gefolgt. Zwischen beiden Seiten macht sich ein bedeutender Unterschied bemerkbar hinsichtlich der Grösse der Urwirbel. Während die vordersten Urwirbel anscheinend noch gleich gross sind, werden sie auf der operirten Seite um so kleiner, je näher sie dem Knopf liegen.“ (Versuch 4.)

Durch diese Versuche hat nun KOPSCH vor allem der von HIS zuerst speciell für die Meroblastier aufgestellten, sogenannten Aufreihungshypothese den Boden entzogen. Mit Recht bemerkt VIRCHOW (1896) von ihnen, „sie machen der Conrescenzlehre in HIS'scher Fassung ein- für allemal ein Ende“ (p. 635). Als positives Ergebniss folgert KOPSCH aus dem Versuche 1, dass an der Operationsstelle „Zellgruppen liegen und durch das Operiren zerstört werden, die dazu bestimmt sind, den embryonalen Körper zu bilden“ (p. 119). Der Keim für die Axengebilde der gesammten Körperlänge wird also von einem dorsal in der Gegend der „ersten Einstülpung“ gelegenen Zellterritorium gebildet. Er musste also in diesem Stadium vor dem Auftreten des Knopfes unpaar gewesen sein. In diesem Stadium waren auch nicht weiter vorn, central gelegene Zellterritorien zur

Bildung des Neuralrohres bestimmt ebenso wenig, wie die dorsolateralen Abschnitte des Urmundrandes zur Bildung axialer Organe bestimmt waren. ROUX deutete in der Discussion des KOPSCH'schen Vortrages dieses Ausbleiben der Differenzierung der benachbarten Abschnitte des Randwulstes dahin, dass diese Differenzierung eine „abhängige Differenzierung“ sei, dass im centralen verletzten Theile die Differenzierungshauptzellen liegen, von welchen aus die diesen Wulst bildenden Differenzierungsnebenzellen zur Differenzierung veranlasst werden (p. 23). Es wurde bereits oben, bei der Erörterung der SPEMANN'schen Durchschnürungsversuche darauf hingewiesen, dass dieser Einwand ganz hypothetischer Natur ist. Die sogenannten Differenzierungsnebenzellen sind in ihrer Art den Differenzierungshauptzellen insofern vollkommen gleichwerthig, als sie, von den ersteren isolirt, stets dasselbe bilden, was sie im räumlichen Zusammenhange mit ihnen bilden. Es ist nicht richtig, dass sich diese Zellen nicht differenzirt haben. Sie haben sich nur nicht zu den Bildungen differenzirt, welche ihnen die Conrescenztheoretiker gern octroyiren möchten. Dafür kann man sie aber nicht verantwortlich machen. — Was sie unter normalen Verhältnissen liefern, ist: Ektoderm, peristomales Mesoderm und Entoderm. Und dies haben sie auch, wie aus dem obigen Citate hervorgeht, gebildet, „der Randring zeigt die Spaltung in die Keimblätter“. Ein solcher Grad des correlativen Einflusses, wie ihn ROUX annimmt, ist bisher noch durch keine einzige Thatsache erwiesen worden, damit würden die socialen Verhältnisse im Zellenstaate direct auf den Kopf gestellt. So repräsentirt also thatsächlich — wie wir es auf Grund morphologischer Erwägung auch nicht anders zu erwarten haben — das Zellterritorium, welches (durch partielle Invagination) die dorsale Urmundlippe bildet, den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos — nicht aber den ganzen embryonalen Körper, wie man so häufig liest. Jene Längsspalte ist durch das Zurückbleiben der zerstörten dorsalen Urmundlippe entstanden.

Aus dem Versuche 2 folgert KOPSCH, „dass wir in demjenigen Theile des Randringes, aus dessen Zellen der embryonale Körper hervorgehen soll, erstens die Anlagen des Kopfes und der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz zu suchen haben, und dass zweitens die Zellgruppen für den Kopf medial, die für die Wachstumszone, den Knopf lateral gelegen sind“. „Es macht sich somit ein Gegensatz bemerkbar in der Bildung des Kopfes auf der einen Seite, und in der Bildung von Rumpf und Schwanz auf der anderen Seite. Der Kopf entsteht aus Zellgruppen, in welchen die einzelnen Organe potentia enthalten sind. Der Rumpf und Schwanz dagegen entstehen aus einer Wachstumszone, dem Knopf, welche von seinem ersten Auftreten an das hinterste Ende des Embryo darstellt und den Canalis neurentericus enthält“ (p. 121). — Mit diesen Folgerungen ist KOPSCH entschieden zu weit gegangen. Vor allem lässt sich diese scharfe Sonderung einer medialen Kopfanlage von „seitlichen Zellgruppen, welche im Laufe der Entwicklung in der Medianebene zusammenkommen und den Knopf“ bzw. die Anlage für die Axengebilde für Rumpf und Schwanz bilden, speciell vom morphologischen Standpunkte aus nicht vertreten. Analysiren wir den hinteren Keimscheibenrand etwas genauer, als dies KOPSCH in seinen grobschematischen Skizzen gethan hat, so haben wir zunächst die beiden Blätter der Scheibe zu unterscheiden, das äussere ektodermale und das innere, die Urdarmwand, welche am Keimscheibenrand in einander umbiegen (Umschlag). An der Urdarmwand haben wir ferner einen dorsomedianen Zellstreifen, das Chordablastem, und die neben demselben gelegenen axialen Mesodermkeime zu unterscheiden, welche letztere mit dem hufeisenförmigen, in den Keimscheiben- (Urmund-)rand eingeschalteten und erst später sich differenzirenden peristomalen Mesodermkeim zusammenhängen (vergl. Textfig. 260 A). Das Chordablastem kann nicht bis an den vorderen freien Rand der schon frühzeitig — secundär — vom Dotter isolirten Urdarmwand reichen (welcher in der Abbildung durch die innere Linie gekennzeichnet ist), weil eine centrale Zone der letzteren die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes zu bilden hat. Das Chordablastem besitzt demnach in so jungen Gastrulastadien eine ganz geringe Längenausdehnung und dürfte vom Neuralfeld nach vorn überragt werden. Dieses auf Grund morphologischer Erwägungen entworfene Schema stimmt mit dem Ergebniss des Versuches voll-

kommen überein. KOPSCH hat „möglichst genau in der Mitte“ den eng umschriebenen Theil für sämtliche Axengebilde zerstört. Würde sein Schema Fig. 9 richtig sein, in welchem die paarigen Wachstumscentren für Rumpf und Schwanz beiderseits ca. 35° von der Medianebene entfernt sind, dann hätte sich nur ein Defect im Kopfe ergeben müssen. Es ist ferner vollkommen ausgeschlossen, dass das Chordablastem und die axialen Mesodermkeime so weit seitlich vorreichen, wie dies KOPSCH annimmt. Die in seinem Schema der Fig. 9 mit *R* bezeichneten Felder liegen im Bereiche des peristomalen Mesoderms. — Mein Schema B (Textfig. 260) veranschaulicht das Verhalten beim weiteren Fortschreiten des Längenwachsthumes. Ich habe absichtlich das extreme Verhalten jenes Kochsalzkeimes von JABLONOWSKY als Beispiel gewählt, welcher sich also ähnlich verhält wie ein Selachierkeim. Bei einem normalen Teleostierkeim wäre die Divergenz nicht so erheblich und schon im Ausgleiche (in Verwachsung) begriffen. Sowohl das Chordablastem, wie die (nicht eingezeichnete) Neuralplatte erscheinen in ihrem distalen Abschnitte gegabelt. Die durch intussusceptionelles Längenwachsthum nach beiden Richtungen sich rasch vergrößernde Wachstumszone ist noch einheitlich. Die Darstellung wird durch das Ergebniss des Versuches 2 (seitlich von der Medianebene gesetzte Verletzung bestätigt. Es wurde der eine Schenkel der Wachstumszone zerstört. Dadurch wurde die in distaler Richtung erfolgende Längenentwicklung in zweifacher Hinsicht gestört. Vor allem dadurch, dass das Wachstumscentrum zum mindesten theilweise abgetötet und aus

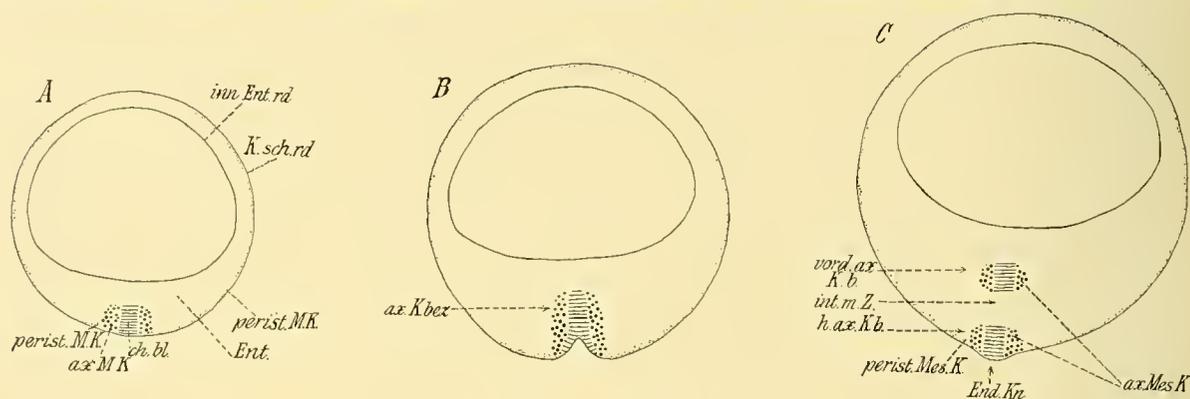


Fig. 260 A—C.

der Entwicklung ausgeschaltet wurde. Zugleich wurde aber durch den gesetzten (der Abbildung nach sehr umfangreichen) Defect der centrale, wahrscheinlich unverletzt gebliebene Theil, welcher möglicher Weise noch im Stande gewesen wäre, vicariirend für den terminalen Schenkel die Apposition der Axengebilde zu übernehmen, daran gehindert, in caudaler Richtung zurückzuweichen. Die seitliche Ausbiegung der Körperaxe in Fig. 7 spricht für eine Anstauung des apponirten Zellmaterials. Dieser Versuch ist also nicht im Stande, den Beweis einer totalen Bilateralität der terminalen Wachstumszone zu erbringen. — In meinem Schema C (Textfig. 260) ist ein weiteres Stadium der Längenentwicklung dargestellt, in welchem die Mesodermflügel bereits im Bereiche jener intermediären Zone von der Urdarmwand isolirt sind. Der ursprünglich einheitliche axiale Keimbezirk erscheint in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt gesondert, von denen der letztere allmählich zur appositionellen Entfaltung übergeht. Er ist schon wieder einheitlich geworden und tritt als Endknopf vor. Die von den beiden Abschnitten gelieferten Theile sind vorläufig noch annähernd von gleicher Längenausdehnung, dann überwiegt aber die hintere Wachstums- (Appositions-)zone. Die Stelle, wo sich die ursprünglich einheitliche Wachstumszone in zwei Abschnitte sondert, ist im Schema Textfig. 260 B ganz approximativ durch einen dickeren Querstrich in der Chordastrichelung angegeben. — Das Ergebniss des Versuches spricht für die oben vertretene Ansicht, dass die intermediäre Zone zuerst im Gebiete der Hörbläschen auftritt und von da — rascher nach hinten als nach vorn — an Länge zunimmt. — Die Entfaltung der vorderen Wachstumszone wurde durch

den Eingriff nicht behindert. Der in der Cervicalregion stark ausgebogene Embryo ist bis in die Region der Hörbläschen normal entwickelt. — Es zeigt sich also vor allem, dass die Anlagen für den Kopf einerseits, den Rumpf- und Schwanztheil andererseits am Keimscheibenrande nicht neben, sondern hinter einander zu suchen sind. Diese Sonderung macht sich jedoch erst beim Auftreten jener intermediären Zone bemerkbar. Bis dahin ist die unter normalen Verhältnissen radiär eingestellte — vorübergehend in ihrem distalen, peripheren Abschnitte leicht divergierende Wachstumszone vollkommen einheitlich. Sie zeigt während der Bifurcation eine Anordnung wie ein umgestürztes Y. In dieser Wachstumszone sind lediglich die einzelnen Keime für die Axenorgane, aber nicht einzelne Längsabschnitte des Körpers potentia enthalten. Die Kopfanlage stellt keinen „festen Punkt“ dar, sondern verlängert sich durch intussusceptionelles Wachstum in sehr erheblicher Weise allmählich nach vorn. — Ein Unterschied — kein Gegensatz, wie KOPSCH meint — zwischen der Kopfanlage (bezw. der vorderen Wachstumszone) und dem hinteren Abschnitte des axialen Keimbezirkes, der Anlage von Rumpf und Schwanz besteht nur darin, dass im ersteren Abschnitte das intussusceptionelle Wachstum, im letzteren das appositionelle Wachstum vorherrscht. Mit der Annahme gesonderter Wachstumscentren für Rumpf und Schwanz geht also KOPSCH zu weit. Dagegen spricht übrigens auch das Verhalten der *Incisura neurenterica* der Selachier. Diese müsste — da die axiale Nahtbildung erst später, wenn die Caudallappen sich parallel gestellt haben, einsetzt, bei der raschen Längenzunahme der letzteren viel tiefer einschneiden, wenn die beiden Wachstumscentren für die beiden Rumpf- und Schwanzhälften vollkommen gesondert wären. Dies tritt in extremen Fällen der Divergenz thatsächlich ein (bei *Spina bifida*-Embryonen). — So leiten also alle Zwischenstufen zum ursprünglichen Verhalten der einheitlichen dorsalen Wachstumszone zurück. Das Experiment kann nur das Vorhandensein einer partiellen Bilateralität des Keimes für die Axengebilde des Körpers bestätigen. Darüber, ob dies ein primärer oder ein secundärer Zustand ist, kann es keinen Aufschluss geben — wenigstens nicht in der Form, wie es bisher durchgeführt wurde.

Wurde jedoch die Verletzung der Teleostierkeimscheibe etwas weiter seitlich am Urmundrande gesetzt, dann war der störende und hemmende Einfluss derselben auf die Längenentwicklung nicht so unmittelbar. Es war der terminalen Wachstumszone Gelegenheit gegeben, nach der nicht operirten Seite auszuweichen. Sie ist — wie KOPSCH ganz treffend bemerkt — „dem zelligen Randring gefolgt“, was eben die seitliche Einkrümmung zur Folge hatte. Dass der Embryo auf der operirten Seite, dann meist etwas schwächer entwickelt ist, führt KOPSCH als Beweis dafür an, „dass Zellen des nicht direct embryobildenden Bezirkes während des normalen Entwicklungsprocesses benützt werden . . . zur Bildung der Urwirbel“. Diese Zellen sollen „im Laufe der Umwachsung des Dotters zum Knopf gelangen und dort ebenfalls zur Bildung des Embryos benützt werden“ (p. 121). Wie sich KOPSCH eine derartige Einbeziehung nachbarlicher Zellen in die Urwirbelanlage (Dorsalsegmente) vorstellt, ist mir nicht recht klar geworden. Die Dorsalsegmente sind doch gewissermaassen die medialsten Differenzierungspunkte der axialen Mesodermflügel, die von ganz eng umschriebenen, in der Längsrichtung des Keimes zu beiden Seiten des Chordaentoblasts angeordneten Mesodermkeimen gebildet werden. — Ein nachträglicher Materialzuschuss von der Seite her erscheint also wohl ausgeschlossen. Dies zeigt sich bei den Selachiern in einer ganz evidenten Weise. Dass die Dorsalsegmente auf der einen, operirten Seite etwas schwächer entwickelt sind, ist wohl eher darauf zurückzuführen, dass eben auf dieser Seite durch den in der Nachbarschaft gesetzten Defect — vielleicht durch Anstauung des Materiales, ferner durch Zug und Zerrung — die Mesodermflügel in ihrer freien Entfaltung etwas behindert waren. Dafür spricht auch der Umstand, dass die von der operirten Stelle etwas weiter entfernten vorderen Segmente sich noch zu normaler Grösse entfalten konnten als die hinteren, die knapp am Urmundrande gelegen sind (vergl. Fig. 5). Die Ausbildung der Seitenplatten ist auf dieser Hälfte überhaupt vollkommen unterdrückt. Das axiale Mesoderm ist also in seiner Entfaltung durch die Veränderungen in der Nachbarschaft behindert worden. Der Keim desselben ist vollwerthig vorhanden. Es ergeben sich also

aus den Versuchen keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme, dass seitliches Randwulstmaterial in die Bildung der Axenorgane einbezogen wird. — Wie HERTWIG bemerkt, ist diese Annahme einer „Zuhilfenahme vom Randring- bzw. Urmundmaterial ein unbestimmter und dehnbarer Begriff“ (Handbuch, p. 811), den HERTWIG in der Kritik der KOPSCH'schen Ergebnisse gründlich ausnützt. HERTWIG findet in der Fassung, in der KOPSCH seine Resultate mittheilt, „die Vorstellung nicht richtig, dass der einmal angelegte Knopf auf den jüngeren und späteren Stadien der Entwicklung immer ein und dasselbe Gebilde sei. Vielmehr ist er nach meiner Auffassung aller einschlägigen Verhältnisse ein transitorisches Gebilde, nämlich die als Verdickung sich markirende Verwachsungsstelle, die sich einerseits nach vorn in die Axenorgane des Embryo differenzirt und ihr Längenwachsthum vermittelt, andererseits aber von hinten her sich immer wieder ergänzt durch die Vereinigung des weiter rückwärts gelegenen Theiles der Urmundränder, bis schliesslich der hinterste Rest des Urmundes in die Afteranlage übergeht.“ Das Gegentheil von dieser Angabe bewiesen zu haben, ist das unbestreitbare Verdienst von KOPSCH. Wo sind in dem auf Fig. 5 abgebildeten Embryo die „weiter rückwärts gelegenen Theile der Urmundränder“, welche die linksseitigen Axengebilde ergänzen sollen? Dazu kommt, dass die morphologischen Untersuchungen von JABLONOWSKY ganz unzweifelhaft ergeben haben, dass zum mindesten von Stadien mit 2 Dorsalsegmenten an von einer Verwachsung nichts mehr zu bemerken ist.

Die Annahme eines secundären Zuschusses von Randringmaterial an die dorsale terminale Wachstumszone ist bei den Meroblastiern deshalb so verlockend, weil man sich unwillkürlich fragt, was aus dem Zellmaterial des ausgedehnten Urmundrandes wird. Diese Frage dürfte wohl auf experimentellem Wege zu lösen sein. Vorläufig können wir nur annehmen, dass — sobald sich einmal der Urmundrand über den grössten Umfang der Dottermasse vorgeschoben hat, Zellverschiebungen in der Art eintreten dürften, dass Elemente, die vorher im Rande gelegen waren, in die seitlichen und ventralen Flächenabschnitte zu liegen kommen (Ektoderm, peristomales Mesoderm [Selachier], Entoderm). Auf diese Weise würde sich also der ausgedehnte Rand durch ein quasi appositionelles Wachsthum allmählich einengen, er würde bis zu einem gewissen Grade aufgebraucht werden. Dass aber die zur Bildung von peristomalem Mesoderm bestimmten seitlichen und ventralen Urmundabschnitte jemals axiale Gebilde produciren sollten, widerstrebt unseren morphologischen Gesichtspunkten und ist bisher durch keinen Befund und kein Versuchsergebniss festgestellt worden. Ich verweise nochmals auf das Verhalten am Scheitel der Caudallappen der Selachier.

Die Discussion zu seinem Berliner Vortrag gab KOPSCH Gelegenheit, sich auch über die Längenentwicklung der Amphibien zu äussern¹⁾, an deren Urmundrand KOPSCH gleichfalls bilateralsymmetrisch angeordnete Wachstumscentren für den Rumpf und Schwanz unterscheidet. „Wie ich schon sagte, liegen im Rande der Keimscheibe des Froscheies jederseits die Anlagen für die Wachstumszonen für Rumpf plus Schwanz. Dieselben liegen im Stadium des U-förmigen Blastoporus ungefähr in der Gegend der freien Schenkel des U. — Als Beweis hierfür erwähne ich folgenden Versuch: „Tödtet man auf dem Stadium des U-förmigen Blastoporus denjenigen Theil der Blastoporuslippe ab, welcher am freien Ende des U-Schenkels gelegen ist, so erhält man einen Embryo, welcher auf der operirten Seite seine Hälfte der Schwanzanlage noch nicht gebildet hat, wenn auf der anderen Seite die Schwanzhälfte schon weit über das hintere Ende des Embryo hervorragt. Daraus darf man wohl schliessen, dass die Operation Zellen abgetödet hat, welche die Wachstumszone bildeten“ (p. 126). Wenn wir diesen Befund in der Weise deuten, dann müssen wir uns zunächst fragen, warum denn überhaupt, wenn also wirklich der hintere Abschnitt des axialen Keimbezirkes so weit seitlich gelegen wäre, die betreffende Rumpfhälfte gebildet worden ist. Oder sollten im Stadium des U-förmigen Blastoporus die Rumpf- und Schwanzanlage bereits getrennt sein? Es ist vor allem daran festzuhalten, dass die dorsale, terminale Wachstumszone

1) Diese Angaben konnten aus äusseren Gründen nicht an einer geeigneteren Stelle erörtert werden.

lediglich die Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes liefert, denn die seitlichen und ventralen Abschnitte des Rumpfes werden von den betreffenden Wandabschnitten der *Gastrula* producirt. — Nur der Schwanz ist, wie schon oben gezeigt wurde, dadurch charakterisirt, dass sich die Ventralseite an seiner Bildung nicht betheiligt. — (Auch die peristomal entstandenen ventralen Randstreifen seiner schmalen Mesodermflügel werden von der Dorsalseite geliefert, desgleichen das Entoderm des *Canalis neurentericus*.) Ferner hat sich gezeigt, dass die terminale Wachstumszone während der ganzen Längenentwicklung ein in seiner Zusammensetzung sich vollkommen gleich bleibender, einheitlicher Keim ist, der fortlaufend die Axenorgane apponirt. — Wie viel Segmentbreiten der letzteren dem Rumpfe, wie viel dem Schwanze zugehören, wird von anderen Correlationen bestimmt. Wird dieser Keim zerstört, dann unterbleibt die Bildung der noch nicht angelegten Körpersegmente. Es ist vollkommen ausgeschlossen, dass in einem so jungen *Gastrulastadium*, an welchem KOPSCH operirt hat, die Anlage für den Rumpf erhalten und die für die Schwanzhälfte zerstört werden kann. — Morphologische Untersuchungen und speciell der eine Versuch von EYCLESHYMER (Anstich an der dorsalen Urmundlippe) u. A. weisen darauf hin, dass in diesem Stadium der Keim für sämtliche Axengebilde des ganzen Embryos in der dorsalen Urmundlippe enthalten ist. Der verletzte seitliche Urmundabschnitt bildet ausschliesslich peristomales Mesoderm, niemals axiale Organe. Dass die Schwanzbildung in dem oben erwähnten Falle von KOPSCH nicht eingesetzt hat, ist wohl vermuthungsweise darauf zurückzuführen, dass die terminale Wachstumszone nach Beendigung des relativen Rumpfwachsthumes, nachdem der gesetzte Defect stationär geworden ist, durch diesen daran gehindert wurde, als Schwanzknospe frei an der Oberfläche vorzutreten. Es ist begreiflicher Weise schwer, ohne das Object gesehen zu haben, eine völlig zutreffende Erklärung abzugeben. Beim Studium solcher Defecte ist nicht nur den durch den Substanzverlust selbst hervorgerufenen Ausfallserscheinungen, sondern auch dem hindernden und hemmenden Einflusse der Defecte auf die Entfaltung und Differenzirung der nachbarlichen intact gebliebenen Gebilde volle Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Aus dem Dargelegten ergibt sich, dass zwischen den Amphibien und den meroblastischen Anamniern hinsichtlich der Anordnung der terminalen Wachstumszone nicht jener Gegensatz besteht, den KOPSCH (1896) angenommen hat: „Während bei der Keimscheibe des Amphibiencies zu Beginn der Gastrulation die Zellen für das Wachstumscentrum von dem Mittelpunkte der dorsalen Blastoporuslippe ebenso weit entfernt sind, wie von dem der ventralen Blastoporuslippe, liegen dieselben bei den Selachiern im Verhältniss zum Umfange der Keimscheibe bedeutend näher an einander — wenigstens auf dem Stadium, in welchem die Stelle der Embryoanlage als Verdickung des Randes erkennbar ist“ (p. 170). — Bei beiden Formen ist vielmehr der Keim für die Axenorgane dorsal gelagert. In Folge der auf verschiedene Weise hervorgerufenen seitlichen Ablenkung der Längenentwicklung kommt es zu einer nur temporären Divergenz des freien Endes des Wachstumscentrums bzw. axialen Keimbezirkes (am dorsalen Urmundrande), die bei den Selachiern hochgradiger ist. Bei beiden Formen gleicht sich diese Divergenz noch vor Beendigung der relativen Längenentwicklung des Rumpfes aus. Die terminale Wachstumszone wird wieder einheitlich und dorsal unpaar. Dass die durch die kolossale Dotteransammlung bedingte Ausweitung des Urmundrandes bei den Selachiern nicht den dorsalen, sondern die gleichartig gebauten seitlichen und ventralen Urmundabschnitte betrifft, in denen der peristomale Mesodermkeim eingeschaltet ist, ist selbstverständlich. Uebrigens erscheint auch der Urmund der Amphibien durch die viel geringere Dotteransammlung beim Vergleich mit dem des *Amphioxus* nicht unerheblich ausgedehnt. —

Ein besonderes Interesse beanspruchen die von KOPSCH (1899) experimentell erzeugten hinteren Spaltbildungen der Forelle. Diese wurden in der Weise gewonnen, dass „an jungen Keimscheiben ungefähr 24 Stunden vor dem Auftreten des Knopfes genau in der Medianebene der erst später erscheinenden Embryonalanlage die Zellen des äussersten Randabschnittes mittelst des elektrischen Stromes behandelt wurden“. In zahlreichen Fällen war der Defect offenbar so gross, dass der gesammte, in diesen Stadien eng umschriebene

dorsale Keim für die axialen Organe vollkommen zerstört wurde und das oben (Versuch 1) mitgetheilte Ergebnis resultirte. In 2 Fällen jedoch, in denen offenbar nur ein ganz minimaler Substanzverlust erzeugt wurde, entstanden Katadidymi. — Bei dem einen derselben waren beide Körperhälften (16 Dorsalsegmente) bis in die Gegend des Hörbläschens von einander getrennt und wichen in einem Winkel von ca. 30° auseinander. „Jede der beiden Körperhälften besitzt ein Medullarrohr, eine Chorda, eine Reihe von Urwirbeln und die zu diesen gehörigen Seitenplatten. Das Medullarrohr grenzt mit der einen Seite an den die beiden Hälften trennenden Spalt, in seiner Mitte erkennt man als helleren Streifen die Anlage des Centralcanales. Die Chorda liegt unter dem lateralen Theil des Medullarrohres, die Urwirbel sind noch flach ausgebreitet. Ein unmittelbar hinter dem Hörbläschen geführter Querschnitt (l. c. Taf. 15, Fig. 2) zeigt die axialen Gebilde noch mit einander zusammenhängend. Nur die Chorda ist auffallend breit, „viermal so breit, als ihr Durchmesser an dieser Stelle bei einem gleichaltrigen Embryo ist. Die mittlere Partie dieses verbreiterten Theiles enthält viele unregelmässig gestaltete stark gefärbte Schollen und Brocken, welche auf einen Zerfall der Elemente hindeuten, nur die seitlichen Abschnitte haben den typischen Chordabau. Unterhalb der Chorda befindet sich eine einschichtige Lage platter Zellen, deren Zusammenhang mit den seitlichen, hochcylindrischen Entodermzellen ebenfalls für ihre Zugehörigkeit zum Entoderm spricht. Von den seitlichen Organen ist nichts von der Norm Abweichendes zu bemerken“ (p. 226). — Bis zum 3. Urwirbel besteht jede der beiden Körperhälften nur aus einer Hälfte eines Embryos, wenn auch die Chorda einen runden Querschnitt hat, dessen Durchmesser sich kaum von demjenigen der Chorda eines entsprechenden ganzen Embryos unterscheidet und das Medullarrohr und der angelegte Chordacanal nicht wie die Hälfte eines Medullarrohres aussieht. Die Urwirbel und die Seitenplatten sehen nicht anders aus, als bei einem normalen Embryo. Das Entoderm aber reicht nach der Spalte zu stets weiter, als die Chorda, welche unter der lateralen Hälfte des Medullarrohres liegt. An der linken Körperhälfte tritt in der Höhe des 4., 5., 6. Urwirbels ein im Querschnitte dreiseitiges und höchstens aus 10 epithelial angeordneten Zellen bestehendes Bläschen auf, welches in dem Raume zwischen der medialen Wand des Medullarrohres, der Chorda und dem Entoderm liegt. Nach dieser Lage und der Anordnung der Zellen erscheint es als ein kleiner Urwirbel. Es tritt in der Höhe des cranialen Endes des 4. Urwirbels plötzlich auf, wird im Gebiete des 5. und 6. Urwirbels immer zellenärmer und verschwindet am Anfang des 7. vollständig.“ — Erst in der Region des ziemlich ausgedehnten unsegmentirten Mesoderms, dicht hinter dem letzten Urwirbel tritt annähernd symmetrisch an beiden Körperhälften medial neben dem Medullarrohr und der Chorda ein „Zellstreifen auf, welcher nach Lage und Anordnung seiner Zellen als Mesoderm zu bezeichnen ist. Er ist links schwächer (zellenärmer), die an der Oberfläche liegenden Zellen sind epithelial angeordnet. Die inneren Zellen liegen regellos durcheinander, so dass in Folge der hier nicht vorhandenen Seitenplatten das Bild eines Urwirbelquerschnittes vorgetäuscht wird. Das Entoderm reicht auf manchen Schnitten ebenso weit medial, wie das mediale Mesoderm, an anderen Schnitten bleibt es etwas zurück, stets aber ragt es medial über die Chorda hinaus. Das laterale Mesoderm zeigt einen ganz normalen Bau.“ — Bei der Durchmusterung der Schnittserie ergibt sich beim Flächenbild das allmähliche Schwächerwerden des medialen Mesodermstreifens nach dem Kopfe hin. — Besonders lehrreich ist der Schnitt durch die KUPFFER'sche Blase der rechten Körperhälfte (an der linken ist keine KUPFFER'sche Blase zur Ausbildung gekommen). „Sie ist in dorsoventraler Richtung stark abgeplattet, in der dorsalen Wand fehlt die regelmässige Anordnung der Kerne, welches derselben ein charakteristisches Gepräge giebt. Ihre ventrale Wand besteht aus zwei Zellenlagen. Die Anordnung der dorsal von ihr gelegenen Chorda- und Medullarzellen ist wie gewöhnlich, abgesehen davon, dass auch hier die schwächere Ausbildung der medialen Hälfte sich bemerkbar macht. Die Zellen des medialen Mesodermstreifens gehen ohne Grenze über in die Zellen, welche die Wand der KUPFFER'schen Blase bilden“ (p. 228).

Bei dem anderen, etwas abnorm gestalteten und unregelmässig geformten Embryo von fast demselben Alter (16—18 Dorsalsegmente) erfolgte die Trennung vom 1. Urwirbel an. Bei diesem Embryo war auf beiden

Seiten eine an drei Stellen unterbrochene, theilweise in Segmente gegliederte mediale Mesodermanlage nachzuweisen. Die KUPFFER'sche Blase war nur rechterseits vorhanden.

Was zunächst die Spaltbildung anbelangt, so ist vor allem der eine Befund sehr lehrreich, dass dieselbe erst hinter den Hörbläschen, in der Region des 1. Dorsalsegmentes beginnt. An dieser Stelle ist auch durch den Zelldetritus eine verlässliche Marke gesetzt, die uns eine Projection der dorsalen Invaginations-(Umschlag-)stelle auf die Körperaxe gestattet. Der Eingriff war offenbar so minimal, dass er nur einen ganz circumscribten Zelldetritus in dem sich invaginirenden Chordablastem zu Folge hatte, der dann stationär blieb. Die Entfaltung des axialen Keimbezirkes der terminalen Wachstumszone nach vorn und nach hinten wurde durch den Eingriff nicht behindert. Wohl aber wurde durch die dorsomedian, im Keimscheibenrande gelegenen absterbenden Zellen die schon sehr frühzeitig, beim Beginne der Längenentwicklung sich einstellende partielle Divergenz des axialen Keimes am nachträglichen Ausgleiche verhindert, weil diese Zellen der Vereinigung der beiden Schenkel im Wege standen. Der terminale Keimbezirk musste bei seiner weiteren Appositionsthätigkeit immer weiter seitwärts zurückweichen, und so wurde die unter normalen Verhältnissen nur partielle Divergenz zu einer totalen Bilateralität, die alsbald auch auf die apponirten Axengebilde übergreifen musste. Dies betrifft indess nur die Axengebilde des segmentirten Körperabschnittes. Die dorsalen axialen Organe des unsegmentirten Körperabschnittes wurden von dem auch unter normalen Verhältnissen einheitlich, unpaar bleibenden vorderen Abschnitt des dorsalen Keimbezirkes gebildet. — Mit den von einander sich immer mehr und schliesslich vollständig sondernden seitlichen, terminalen Schenkeln des axialen Keimes halten nun die benachbarten Randabschnitte gleichen Schritt. Die Randspannung der Keimscheibe verursacht das Klaffen der medianen Spalte. Letztere erscheint, wie insbesondere VIRCHOW (1896) gezeigt hat, an den beiden Hälften des Endknopfes von dem sich immer mehr verengenden Dotterloch unter einem fast rechten Winkel deutlich abgesetzt. Die medialen Ränder der Spalte können nur insofern als Urmundränder bezeichnet werden, als sie durch die extreme Verlängerung eines unter normalen Verhältnissen ganz minimalen Randabschnittes des Urmundes entstanden sind, welcher der Breite des Chordablastems und der axialen Mesodermkeime entspricht. Der so beträchtlichen Entfernung zwischen den beiden Endknopfhälften und dem vorderen Ende der Spalte entspricht die unter normalen Verhältnissen ganz kleine, am Beginne der Gastrulation vielleicht 20 Winkelgrade ausmachende Entfernung zwischen der Medianebene und dem seitlichen Uebergange des axialen in den peristomalen Mesodermkeim. Würde das Längenwachsthum des segmentirten Körperabschnittes, so wie jenes des unsegmentirten durch Intussusception erfolgen, dann würde der Spalt in seiner ganzen Ausdehnung in einer gewissen Entwicklungsphase den Urmundcharakter deutlich offenbaren, die terminale Schmalseite des axialen Mesodermkeimes und des Chordablastems würde sich entsprechend verlängern und dem Urmundrande angehören. Da aber die Apposition schon so frühzeitig in die Erscheinung tritt, bietet sich ein solches Bild nur im Bereiche des Endknopfes dar.

KOPSCH berücksichtigt bei der Verwerthung seiner Befunde folgende Möglichkeiten: „Hintere Spaltenbildungen können entstehen 1) durch Nichtvereinigung der beiden den primär entstehenden Leibesabschnitt enthaltenden Randringtheile und Nichtvereinigung der beiden den Knopf bildenden Randringtheile, 2) durch Spaltung des Knopfes, d. h. durch secundäre Trennung der schon (längere oder kürzere Zeit) mit einander im Knopf vereinigten linken und rechten Wachstumscentren für Rumpf und Schwanz“ (p. 247). Zur ersten Möglichkeit bemerkt nun KOPSCH: „An derjenigen Stelle des Randringes der Knochenfischkeimscheibe, an welcher die Bildung der unteren Keimschichte zuerst beginnt, liegen in dem direct embryobildenden Bezirk links und rechts von der Medianlinie Zellengruppen, welche auf den folgenden Entwicklungsstadien durch einen bisher noch nicht ausreichend bekannt gewordenen Vorgang mit einander an der Medianebene zur Vereinigung kommen und den primären (vorderen) Leibesabschnitt des Embryos, etwa bis hinter das Hörbläschen bilden. In derselben Weise kommen auch die linke und rechte Wachstumszone mit einander in der Medianlinie zur Vereinigung und

bilden den Knopf, welcher durch Auswachsen nach hinten unter Benutzung von Randringmaterial den secundär entstehenden Leibesabschnitt (Rumpf und Schwanz) bildet. Tritt nun während der Vereinigungsvorgänge früher oder später eine Störung ein, so werden die linke und rechte Hälfte nur in einem kürzeren oder längeren Theile des primär entstehenden Leibesabschnittes oder in den äussersten Fällen (bei völlig unterdrückter medianer Vereinigung) nur im vorderen Kopfe bis zur vorderen Spitze der Chorda mit einander verbunden sein. Tritt die Störung aber erst bei Bildung des Knopfes, d. h. bei Vereinigung der linken und rechten Wachstumszone für Rumpf und Schwanz ein, so werden im primär entstehenden Leibesabschnitt linke und rechte Hälfte mit einander vereinigt sein, während die Trennung beider Körperhälften am Anfange des secundär entstehenden Leibesabschnittes anfängt.“

Hinsichtlich der zweiten Möglichkeit bemerkt KOPSCH: „Der Knopf entsteht durch die mediane Vereinigung der linken und rechten Wachstumszone für Rumpf und Schwanz; er besteht aus zwei symmetrischen Hälften, welche durch den ideellen *Canalis neurentericus* von einander getrennt sind. Der Knopf bildet durch Auswachsen nach hinten unter Zuhilfenahme von Randringmaterial den secundär entstehenden Körperabschnitt. Somit können Spaltbildungen in der Region des secundär entstehenden Leibesabschnittes nur durch secundäre Trennung der beiden im Knopfe mit einander vereinigten Wachstumscentren für die linke und rechte Körperhälfte entstehen.“ Als Beispiel einer solchen Trennung führt KOPSCH den oben citirten Versuch von JABLONOWSKY an.

Zu diesen Angaben möchte ich behufs nochmaliger Präcisirung meines Standpunktes Folgendes bemerken:

1) Es ist vor allem nicht gerechtfertigt, die dorsale Urmundlippe als „direct embryobildenden Rand“ zu bezeichnen. Sie bildet vielmehr ausschliesslich dorsale Axenorgane. In dieser Hinsicht besteht wohl eine erhebliche Prävalenz dieses im Blastulastadium ganz eng umschriebenen, oberflächlich gelegenen Zellterritoriums, von welchem zwei sich im ganzen Körper ausbreitende Derivate stammen, das Nervensystem und die Bildungen des axialen Mesoderms. Aber auch die seitlichen und ventralen Randabschnitte sind zu ganz specifischen, wenn auch nicht so bedeutenden Leistungen (peristomales Mesoderm, Ektoderm und Entoderm der Ventralseite) bestimmt. Dass die Ventralseite durch die Dotteransammlung so vorgewölbt, zum Theile abortiv und von der Dorsalseite ergänzt (Entoderm) wird, ist eine durchaus secundäre Erscheinung, die jedoch speciell bei meroblastischen Anamniern nicht rechtfertigt, die dorsale Urmundlippe mit dem Keim für den ganzen Embryo zu identificiren. Die einzelnen Urmundabschnitte sind denen des *Amphioxus* durchaus homolog, bei welcher Form bisher noch niemand die dorsale Urmundlippe als direct embryobildenden Bezirk bezeichnet hat.

2) Es kann in so frühen Entwicklungsstadien, an welchen die Operation vorgenommen wurde, weder von einem primären noch von einem secundären Körperabschnitt die Rede sein, sondern lediglich von einem einheitlichen, dorsalen Keim für sämtliche Axenorgane des Embryos. Die Neuralplatte und das Chordablastem sind primär unpaar, dorsomedian angeordnet. Letzteres wird von den mittleren Zellen der dorsalen Urdarmwand repräsentirt, zu deren beiden Seiten die Elemente der dorsalen Urdarmwand sich zum axialen Mesoderm differenziren. Dieser Zellcomplex schlägt sich am Urmundrande in den der Neuralplatte um und bildet mit diesem ein vollkommen einheitliches Wachstumscentrum, den Keim für die Axenorgane des gesammten Körpers. Es wird voraussichtlich niemals jener Vorgang bekannt werden, der einer Vereinigung getrennter Zellcomplexe gleichkommt, weil der axiale Keimbezirk von einem schon von vorn herein um die Medianebene gruppirten Zellterritorium repräsentirt wird. — KOPSCH hat jedoch ca. 24 Stunden vor dem Auftreten des Endknopfes, also an einem ganz jungen Gastrulastadium operirt. Bedenkt man, dass der schmale, invaginiterte Urdarmstreifen in einem vorderen freien Randabschnitte die Anlage der ventralen Wand des Kiemen- und Vorderdarmes repräsentirt, dann erscheint an der operirten Keimscheibe das Chordablastem geradezu auf ein Minimum beschränkt. Wenn also wirklich eine Verwachsung paariger Anlagen stattfindet, so müsste sie nachher eintreten. Dann

müsste aber der Defect sich am vorderen Ende der Naht, also im Sinne von KOPSCH am vorderen Kopfe befinden, aber nicht hinter dem Hörbläschen gelegen sein.

3) Der axiale Keimbezirk verlängert sich anfangs durch intussusceptionelles Wachstum nach vorn und nach hinten in der Längsaxe des Körpers. Dann concentrirt sich die Proliferation auf einen caudalen Abschnitt des ursprünglich einheitlichen Keimes, womit der Uebergang zum appositionellen Wachstum gegeben ist. In einem vorderen Abschnitte dauert das intussusceptionelle Wachstum noch lange Zeit an. In einem mittleren Gebiete werden die Axengebilde zuerst frei (intermediäre Zone), wodurch die beiden Abschnitte des axialen Keimbezirkes von einander gesondert werden. Der hintere Abschnitt, das axiale Appositionscentrum producirt nun nach vorn die Axengebilde und hat das Bestreben, im selben Maasse zurückzuweichen. Kann dies ungehindert geschehen, dann bleibt das terminale Appositionscentrum einheitlich, und ein in frühen Stadien in das sich invaginirende Chordablaster gesetzter Defect würde, so wie dies bei Amphibien der Fall ist, am jeweiligen hinteren Ende des Embryos gelegen sein. Dieses Vordrängen oder Zurückweichen (intussusceptionelles bzw. appositionelles Wachstum) kann nun durch gewisse Widerstände von der Medianebene nach den beiden Seiten hin abgelenkt werden. Dann kommt es zunächst zu einer partiellen Divergenz des terminalen Abschnittes des axialen Keimbezirkes. Diese Divergenz äussert sich vor allem an den dorsomedian gelegenen Componenten dieses Keimbezirkes. Das Chordablaster, welches unter normalen Verhältnissen mit seiner distalen Schmalseite in die Neuralplatte umbiegt, theilt sich in zwei Schenkel, die an der so entstandenen Randkerbe in die ebenso veränderte Neuralplatte umbiegen. Damit wird wohl eine partielle Bilateralität, eine theilweise Sonderung des ursprünglich vollkommen einheitlichen axialen Keimbezirkes in zwei distale, divergirende Schenkel angebahnt. Diese Erscheinung ist aber ein secundär entstandener und kein primärer Zustand. Besteht die Ablenkung fort, dann kann es beim weiteren Fortgange der Längenentwicklung zu einer vollständigen Sonderung der beiden Wachstumscentren kommen, welche nach vorn die Axengebilde des Rumpfes und des Schwanzes apponiren. Es ist demnach auch der Keim für den Rumpf und Schwanz erst secundär paarig geworden. Diese beiden Keimbezirke waren ursprünglich neben der Medianebene vor und seitlich von dem am Keimscheibenrande, dorso-median gesetzten Defecte gelegen und sowohl unter einander als auch mit den vorderen Abschnitten zu einem einheitlichen Complex vereinigt, der den Keim für sämtliche Schwanzgebilde repräsentirt.

4) Die Region, wo die Spaltung beginnt, kann lediglich als Marke für die ursprüngliche Einstellung des dorsomedianen Urmundrandabschnittes benutzt werden. Insofern kann man mit KOPSCH sagen, dass die vor dieser Stelle gelegenen Zellcomplexe einen vorderen (dorsalen) Leibesabschnitt des Embryos gebildet haben. Dies ist jedoch keineswegs ihre ausschliessliche Leistung, weil sie auch die Axengebilde der übrigen Körperabschnitte produciren. — Andererseits aber ist diese Angabe von KOPSCH sehr erfreulich, weil KOPSCH für das correspondirende Feld bei den Selachiern eine viel kleinere Ausdehnung angenommen hat (Infundibularregion als hintere Grenze). Das durch diesen Eingriff aus der Entwicklung ausgeschaltete Zellmaterial ist wenigstens annähernd stationär geblieben und wurde allmählich von dem seitlich von ihm apponirten Materiale umringt.

5) Sobald einmal die seitliche Ablenkung so lange eingewirkt hat, dass die beiden Schenkel des axialen Keimbezirkes, speciell des terminalen Appositionskeimes, sich vollkommen von einander getrennt haben, kann man mit KOPSCH sagen, dass jede Hälfte des Endknopfes für sich allein auswächst (bzw. die Axenorgane nach vorn apponirt) und die von ihr zu bildende Körperhälfte erzeugt. Dabei ist jedoch irgendwelche Benutzung und Zuhilfenahme von Randringmaterial vollkommen ausgeschlossen, denn die benachbarten Abschnitte des Randringes sind ebenso zu ganz specifischen Leistungen bestimmt, wie die beiden Appositionskeime selbst. Sie entfalten sich mit und neben ihnen, sind aber ihnen nicht untergeordnet.

6) Was die von JABLONOWSKY beschriebene Spaltbildung anbelangt, so handelt es sich hierbei um eine partielle Divergenz des axialen Keimbezirkes, die nicht, wie unter normalen Verhältnissen, durch secundäre Ver-

einigung der divergirenden Abschnitte (Nahtbildung) zur Compensation gekommen ist. Hierbei handelt es sich aber insofern nicht um eine secundäre, sondern um eine primäre Trennung (als Vorgang), weil die beiden Schenkel nie gesondert waren, sondern als terminale Abschnitte eines einheitlichen Keimes auseinandergewichen sind. Ihre durch Nahtbildung erfolgende Vereinigung zum Endknopf erfolgt secundär, also müsste eine von KOPSCH angenommene neuerliche Sonderung eigentlich einen tertiären Vorgang darstellen. Auf solche Weise würde das so überaus einfache Geschehen in einer sehr complicirten, den thatsächlichen Verhältnissen sicherlich nicht entsprechenden Weise gedeutet werden.

Das interessanteste Moment in der Organisation der beiden Katadidymi ist wohl die Ausbildung der (zum Theil segmentirten) medialen Mesodermstreifen. Auch KOPSCH hebt dies besonders hervor: „Die merkwürdigste Erscheinung ist die Nachbildung des Mesoderms der fehlenden Körperhälfte. Dieselbe ist unvollständig, und zwar einmal der Grösse nach, insofern als nur ein urwirbelartiges Gebilde von geringen Dimensionen und Seitenplatten überhaupt nicht gebildet wird; zweitens insofern als sie a) nicht in der ganzen Länge des gegliederten und ungegliederten (distalen, Verf.) Körperabschnittes und b) an den beiden Hälften desselben Embryos in verschiedener Stärke und an verschiedenen Stellen auftritt“ (p. 233). Bei der Erklärung dieses Verhaltens zieht KOPSCH die Hypothese von der abhängigen Differenzirung nach ROUX zu Rathe und nimmt schliesslich nach umständlichen Erörterungen an, „dass sich der neue mesodermbildende Bezirk aus den im Wachsthumscentrum enthaltenen Zellen, aus den ‚Differenzirungshauptzellen‘ gebildet hat. Dies setzt aber eine ‚Umdifferenzirung‘ der betreffenden Zellen voraus“. Wie sich KOPSCH dies vorstellt, hat er uns nicht verrathen. — Auf Grund morphologischer Erwägungen scheint mir folgende Erklärung naheliegend: An der Innenseite der beiden terminalen Schenkel des axialen Keimbezirkes (Appositionszone) folgen einander die Neuralplattenhälfte, die betreffende Hälfte des Chordablastems, der axiale Mesodermkeim und das Entoderm. Die Grenzen zwischen den einzelnen, streifenförmigen Componenten des axialen Keimbezirkes verlaufen parallel dem freien Rand der beiden Schenkel. In Folge der Spaltung erscheint nun der Gegendruck der anderen Seite aufgehoben. Dies zeigt sich nach erfolgter Abschnürung der einzelnen Componenten sehr deutlich an dem Vortreten des Entoderms, entlang dem ganzen betreffenden Spaltrande. Dieses Moment ist aber sicherlich auch in früheren Stadien wirksam und wird sich schon äussern, wenn sich die Mesodermkeime vom seitlich benachbarten Entoderm abzuschnüren beginnen. Auch diese in lebhafter Proliferation begriffenen Zellcomplexe werden ebenso wie das sie von der Seite her unterwachsene Entoderm das Bestreben haben, sich medialwärts unter dem sich differenzirenden Chordablastem bzw. der Chorda dorsalis vorzudrängen. Durch das Ausbleiben des Gegendruckes der anderen Körperseite werden ja ganz andere Bedingungen geschaffen, als sie unter normalen Verhältnissen bestehen. Da die Abschnürung des Mesoderms zu einer Zeit erfolgt, in der die Seitenplattenabschnitte bereits apponirt sind, an der Abschnürungsstelle also die Anlagen der Dorsalsegmente gelegen sind, so werden die Zellen, welche sich in dieser Entwicklungsphase medialwärts vorschieben, in Folge ihrer Lage und anderer Correlationen dazu befähigt sein, Dorsalsegmente zu bilden. Es sind also gewissermaassen versprengte mediale Abschnitte der axialen Mesodermflügel. Sie werden vielleicht unter dem Einflusse des über bzw. unter ihnen sich vorschiebenden Entoderms isolirt werden und sich nun vollständig an der medialen Seite in rudimentäre Dorsalsegmente differenziren. Da es sich hierbei um ein atypisches Geschehen handelt, so werden wir auch schon von vornherein keine Gesetzmässigkeit dieser Anlage zu erwarten haben. Auch Rückbildungserscheinungen können dabei im Spiele sein. So haben wir es also nicht unbedingt nothwendig zu den hypothetischen Annahmen der abhängigen Differenzirung und Umdifferenzirung zu greifen, die eigentlich keine Erklärungen, sondern nur Umschreibungen sind. Was die KUPFFER'sche Blase anbelangt, so kann dieselbe auch unter normalen Umständen paarig resp. einseitig angelegt sein. Dass sie sich auch bei den Spaltbildungen vorfindet, könnte eigentlich nicht gut möglich sein, wenn sie ein Derivat des Canalis neurentericus wäre. —

Da nach KOPSCH die Betrachtung der Organisation der *Duplicitas anterior* ergibt, „dass der Knochenfischembryo durch das Auswachsen des Kopfes unter Benutzung von Randringmaterial in die Länge wächst, „so will ich versuchen, meine oben erörterte Auffassung auch gegen diese Darstellung zu vertreten. KOPSCH hat aus seinem reichen Beobachtungsmateriale zwei besonders interessante Fälle herausgegriffen. Der erste Fall ist eine Keimscheibe mit zwei Embryonalanlagen. „Am Randringe sind in mässiger Entfernung von einander zwei Embryonalanlagen aufgetreten. An der linken ist der Knopf schon ausgebildet und ragt über den Rand der Keimscheibe vor, an der rechten ist an Stelle des Knopfes eine flache Einbuchtung, welche dem Keimscheibenrande an dieser Stelle das Aussehen einer Selachierembryonalanlage giebt. Zwischen den beiden Embryonalanlagen befindet sich der von RAUBER als innere Zwischenstrecke bezeichnete Randringabschnitt“ (vergl. p. 233). Der zweite Fall ist ein Anadidymus mit 37 Urwirbeln. KOPSCH hebt besonders hervor, dass der bei Oberflächenbetrachtung als einheitliches Gebilde erscheinende unpaare hintere Abschnitt der Doppelbildung zum grössten Theile noch aus den Fortsetzungen der beiden Vorderkörper besteht, dass ausser den beiden lateralen Urwirbelreihen noch eine intermediäre Reihe (vom 13.—30.) vorhanden ist, und dass nur der hinterste Abschnitt des Körpers ein einheitliches Gebilde mit einer Chorda, einem Medullarrohr und zwei lateralen Mesodermstreifen ist.“ — „Die Verschmelzung der medialen Urwirbelreihen erfolgt am 24. Urwirbel die Zahl der intermediären Urwirbel beträgt 18. Die Vereinigung der beiden Embryonen ist an symmetrischer Stelle erfolgt. Die vorderen Körperenden zeigen bis zur Verschmelzungsstelle (14. Urwirbel) die ihrem Stadium zukommenden Differenzirungen. Doch ist zu bemerken, dass an keinem der Köpfe die Augenanlagen erkannt werden können, welche bei normalen Embryonen mit grosser Deutlichkeit und Leichtigkeit wahrgenommen werden. Ferner ist die Gliederung des Gehirnes etwas zurückgeblieben. Die Gehörbläschen sind aber an beiden Köpfen gut und dem Stadium entsprechend ausgebildet. Dasselbe gilt von der folgenden Region bis zum 12. Urwirbel. An den 13. Urwirbeln beginnen die ersten Zeichen der Verwachsung, indem die einander zugekehrten Urwirbelränder nicht mehr deutlich zu erkennen sind. Die 14. Urwirbel sind schon mit ihren medialen Seiten verschmolzen, und der 15. ist ein äusserlich einheitliches Gebilde von vierseitiger Form. Von hier aus bis zum letzten der sichtbaren intermediären Urwirbel nimmt der transversale Durchmesser allmählich ab, so dass die beiden Chordae einander immer näher kommen. Ihre Vereinigung zur unpaaren Chorda erfolgt zwischen dem 30. und 31. Urwirbel. Eine scharfe Leiste innerhalb des cranialen Theiles der unpaaren Chorda deutet eine Strecke weit auf die stattgefundene Verschmelzung hin. Nachdem auch diese letzte Spur der Zweifheit verschwunden ist, erscheint der noch folgende Körperabschnitt als einheitliches Gebilde mit einem Neuralrohr, einer Chorda, linkem und rechtem Mesoderm. — Die Verschmelzung beider Embryonen beginnt an den am weitesten seitlich sich erstreckenden Organen, den Seitenplatten, dem Entoderm; dann folgen nach einander die Verschmelzung der Urnierengänge, der medialen Urwirbel der Medullarrohre und der Chordae.“ Es verschwinden nach eingetretener Vereinigung von den intermediären Organen der Reihe nach: die Seitenplatten, die Urnierengänge, die *Venae cardinales postt.*, die medialen Hälften des Medullarrohres, die intermediären Urwirbel, die Subchordae. [Dabei ist hervorzuheben, dass 1) anfangs das Volumen der verschmolzenen (intermediären) Organe grösser ist, als das der entsprechenden lateralen Organe, 2) dass ihr Volumen ganz allmählich abnimmt, von der Verschmelzungsstelle an bis zum Punkte, wo sie aufhören, 3) dass die Organe ziemlich plötzlich aufhören (p. 240)].

Bei der Erklärung dieser Befunde geht KOPSCH von folgenden feststehenden Thatsachen aus: 1) „Es ist unbestritten, dass das erste sichtbare Zeichen der Doppelbildung bei den Knochenfischen in dem Auftreten zweier Embryonalanlagen an dem zelligen Randringe besteht. 2) Es ist ebenfalls unbestritten, dass diese beiden Embryonalanlagen im Laufe der Entwicklung früher oder später sich vereinigen, woraus folgt, dass der zwischen ihnen befindliche Randringabschnitt, die innere Zwischenstrecke RAUBER's, aufgebraucht wird, während der Zeit,

welche zwischen dem Auftreten der Embryonalanlage und dem Zusammentreffen der beiden Embryonen liegt (wozu dieses Material benutzt wird, darüber sind die Ansichten geteilt). Es ist weiter unbestritten, dass der hinter der Vereinigungsstelle liegende Körperabschnitt noch auf eine weite Strecke die Zusammensetzung aus zwei Körpern zeigt.“

Unter Zugrundelegung dieser Thatsache giebt nun KOPSCH folgende Erklärung der beobachteten Befunde: „Die beiden, am Rande der Keimscheibe entstandenen Embryonalanlagen wachsen in die Länge und nähern sich, bis ihre hinteren Enden (Schwanzknospen) zusammentreffen. Damit letzteres eintreten kann, muss die Zwischenstrecke verbraucht werden. Nachdem die hinteren Enden sich vereinigt haben, wachsen sie neben einander her und bilden zwei mit einander verbundene Körper, deren verschmolzene Hälften allmählich schwächer werden und schliesslich ganz verschwinden. Wie soll nun das Schwächerwerden und plötzliche Aufhören der intermediären Organe gedeutet werden? Es liegen zwei Möglichkeiten vor: 1) Es könnten sich die Zellen innerhalb der beiden Schwanzknospen umdifferenzieren, so dass aus den beiden mit einander verbundenen Schwanzknospen ein einheitlicher Knopf entsteht, dessen Zellen einen einfachen Embryo bilden. Hiergegen spricht, dass an denjenigen Stellen, an denen eins der intermediären Organe aufhört, kein anderes Organ einen Zuwachs an Volumen erhält, was eintreten müsste, wenn sich die Zellen der Schwanzknospe, aus denen dies Organ hervorgeht, plötzlich umdifferenzieren würden. Ausserdem spricht die Thatsache dagegen, dass die intermediären Organe in einer bestimmten Reihenfolge an verschiedenen Stellen aufhören.“ 2) Die zweite Möglichkeit beruht auf folgenden Erwägungen: „Vor der Aufbrauchung der inneren Zwischenstrecke sind die Körperhälften an jedem der beiden Embryonen gleich, nach der Vereinigung der Schwanzknospen nehmen diejenigen Hälften beider Embryonen, welche nicht mehr mit dem Randringe direkt in Verbindung stehen, an Volumen allmählich ab und verschwinden schliesslich vollständig. — Da nun bei normalen Embryonen eine allmähliche Abnahme der beiden Körperhälften im postanal Körperabschnitte erfolgt, bei dessen Bildung der Knopf (Schwanzknospe) keinen Zuschuss vom Randringe mehr erhalten kann, weil derselbe schon aufgebraucht ist, so könnte man sehr wohl auch das Schwächerwerden der intermediären Organe der *Duplicatae* ant. darauf zurückführen, dass ihre Wachsthumscentren nach der Vereinigung der hinteren Enden beider Embryonen, d. h. nach dem Verschwinden der inneren Zwischenstrecke keinen Zuschuss vom Randring mehr erhalten und sich bei der fortwährenden Abgabe von Material in Folge des Längenwachstums des Körpers frühzeitig erschöpfen, als diejenigen Wachsthumscentren, welche bis zum Dotterlochschluss den Zuschuss vom Randringe her erhalten“ (p. 260).

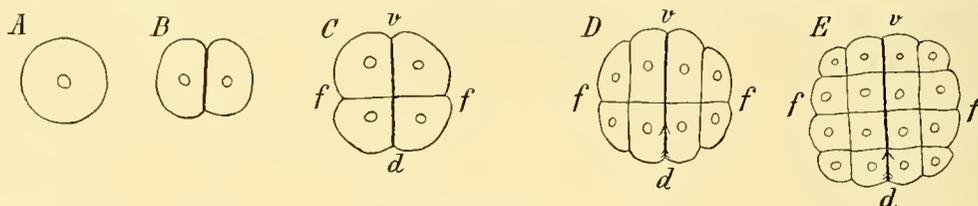


Fig. 261 A—E.

Von besonderem Interesse ist der Nachweis der beiden Embryonalanlagen am Rande der Keimscheibe. Diese Erscheinung bietet in Combination mit den über die Längenentwicklung und das Flächenwachstum der Keimscheibe erhobenen Befunden die Basis für unsere Erklärungsversuche. Es ist wohl anzunehmen, dass diese Doppelbildungen in analoger Weise zu Stande kommen wie bei den Holoblastiern. — Dass solche Doppelbildungen bei den Teleostiern so häufig in Erscheinung treten, dürfte wohl durch den eigenartigen Furchungsmodus dieser Formen begünstigt werden. Wie die übereinstimmenden Angaben über die Furchung des Teleostiereies (vergl. SOBOTTA, 1896), dessen Keim sich schon vor dem Auftreten der ersten Furche vom Dotter löst, lehren, tritt bei den Teleostiern die dritte und vierte Furche parallel zu den ins Kreuz gestellten beiden ersten Furchen auf (vergl. Textfig. 261, Schema A—D). Die Blastomeren sind also im 16-Zellenstadium (Schema E)

schachbrettartig angeordnet. Durch die eine der beiden ersten Furchen wird nun in der Regel die Medianebene (im Schema durch eine breitere Linie angedeutet), durch die zweite die Frontalebene (im Schema $f-f$) inducirt und damit die Sonderung der activen dorsalen, von den dotterreicheren ventralen Blastomeren vollzogen. In der Regel sind die Grössenunterschiede zwischen den beiden Blastomerenpaaren nicht sehr auffällig. In den von HENNEGUY (1888) mitgetheilten Varianten treten sie deutlich in Erscheinung. War nun die Medianebene im Vierzellenstadium noch nicht inducirt (vergl. Textfig. 262, Schema A), so geschieht dies bei einer der beiden folgenden Paralleltheilungen. Daraus ergeben sich an einer Keimscheibe zwei neben einander liegende, vollkommen selbständig sich entwickelnde axiale Keimbezirke (vergl. Textfig. 262, im Schema B durch stärkere Linien und Pfeile gekennzeichnet, welche der caudocranialen Richtung der Körperaxe entsprechen). Wäre nun

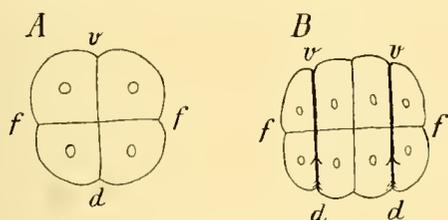


Fig. 262 A und B.

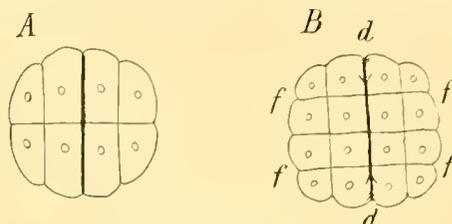


Fig. 263 A und B.

im Vierzellenstadium wohl die Medianebene, aber nicht die Frontalebene inducirt (vergl. Textfig. 263 A), dann würde die Sonderung der dorsalen von den ventralen Blastomeren erst im 16-Zellenstadium vollzogen werden (vergl. Textfig. 263 B). Die dorsalen Keimbezirke könnten dann einander gegenüber am Rande einer einheitlichen Keimscheibe (vergl. die Richtung der Pfeile im Schema der Textfig. 263 B) oder in deren Centrum gelegen sein. Nach den bisherigen Beobachtungen scheint nur die erste Variante entwicklungsfähig zu sein. In diesem Falle wachsen die Kopfanlagen dann einander entgegen (in der Richtung der beiden Pfeile) und können sich eventuell zu Craniopagen vereinigen.

In ganz extremen Fällen können, wie dies WETZEL (1900) an *Tropidonotus* beobachtet hat, beide Möglichkeiten gewissermaassen mit einander combinirt und im Vierzellenstadium weder die Median- noch die Frontalebene inducirt sein, also neben einander vier äqui-toti-potente Blastomeren vorhanden sein, von denen jedem einzelnen das Entwicklungsvermögen einer ersten Furchungszelle zukommt. Diese können sich entweder selbständig entwickeln oder es können z. B. zwei schon in frühen Furchungsstadien unter Inducirung einer gemeinsamen Medianebene zu einem Keime sich vereinigen, woraus dann im Ganzen nur drei Embryonen resultiren würden. Bei Amphibien sind so hochgradige Fälle, in denen sozusagen der erste Versuch der Induction der Frontal- und Medianebene missglückt ist, bisher nicht beobachtet worden. Die äusseren Bedingungen sind hierzu viel ungünstiger als bei den Meroblastiern. Ich wollte auf dieses Beispiel nur deshalb hinweisen, weil es zeigt, dass auch im Vierzellenstadium eine feste Determination der beiden ersten Furchungsebenen nicht vorhanden sein muss. Es scheint also, dass die von ROUX aufgestellte These: „Die Entwicklung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryos ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit und zwar aus mindestens vier vertikalen sich selbständig entwickelnden Stücken“ (p. 454), auch selbst jener Einschränkung bedarf, die ROUX den differenzirenden Correlationen erst in der weiteren Entwicklung einräumen will.

Im vorliegenden Falle (KOPF) erscheint also im Vierzellenstadium wohl die Frontalebene, nicht aber die Medianebene inducirt. Die Längenentwicklung der beiden Keimbezirke erfolgt senkrecht auf den Rand der Keimscheibe, in radiärer, centripetaler Richtung. Dabei dürfte die invaginirte und nach vorn mit freiem Rande endigende Urdarmwand mit der Neuralplatte gleichen Schritt halten. Die mit einander convergirenden Neuralplatten werden, indem sie sich centralwärts verlängern, einander immer näher kommen und sich daher sicherlich

bis zu einem gewissen Grade in ihrer freien, ungestörten Entfaltung durch indirecte Druckwirkung behindern. Davon werden die vordersten Abschnitte mehr betroffen werden, als die näher dem Rande gelegenen. Auf diese Weise kommt vielleicht die mangelhafte Ausbildung des Vorderhirnes und der Augenblasen zu Stande. Es wäre aber zu erwarten, dass die einander abgewendeten Augenblasen der beiden Keime etwas besser ausgebildet wären, als die einander zugewandten. Vielleicht ist auf diesen Umstand bisher noch zu wenig geachtet worden. Diese störende Beeinflussung kann jedoch nicht lange Zeit andauern. Denn in dem Maasse, als der Dotter vom Randringe umwachsen wird, und dieser namentlich in seinen seitlichen und ventralen Abschnitten sich verengt, wird auch die Stellung der beiden, immer senkrecht auf den Rand eingestellten Körperaxen zunächst parallel und schliesslich divergent werden (vergl. Schema Textfig. 264 A—C). Ebenso wie die seitlichen und ventralen Randabschnitte bei der Umwachsung des Dotters allmählich kürzer werden (vergl. p. 910), wird dies auch an der sogenannten intermediären Strecke des Keimhautrandes der Fall sein, der ebenso, wie die ersteren, einen Abschnitt des peristomalen Mesodermkeimes enthält. In dem Maasse, als nun dieses, der Längenentwicklung der *Amphioxus*-Gastrula entsprechende Flächenwachsthum der Keimscheibe weitere Fortschritte macht und auch jene intermediäre Zone immer kürzer wird, werden die gleichfalls in die Länge wachsenden beiden axialen Keimbezirke einander genähert, bis sie schliesslich in der primären Medianebene, d. h. in der Ebene der einen der beiden ersten Furchen auf einander treffen (vergl. Schema Textfig. 264 C). Schon lange vorher musste dies an den von ihnen gebildeten,

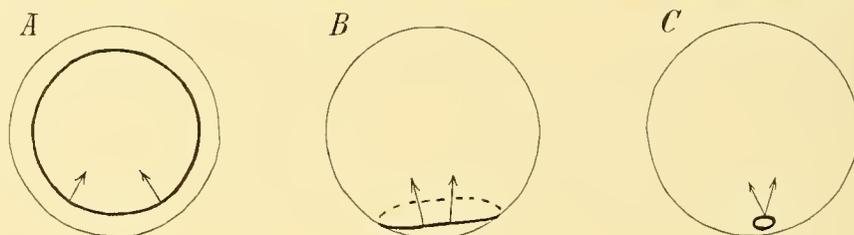


Fig. 264 A—C.

gegen einander sich ausbreitenden, mesodermalen Gebilden — zunächst an den Seitenplatten und schliesslich an den Dorsalsegmenten — der Fall gewesen sein. Dabei sind auch sicherlich Stauungserscheinungen vorhanden. Die Dorsalsegmente verschmelzen nun mit einander zu den sogenannten intermediären Urwirbeln. — So wie nun anfänglich die vorderen, so behindern nun die hinteren Wachstumszonen — diese aber unmittelbar — einander in ihrer Entfaltung. Diese Behinderung wird um so grösser werden, je näher die beiden terminalen Appositionskeime bei ihrem convergenten Zurückweichen einander kommen. Es tritt nun eine ganz typische, insbesondere dem pathologischen Anatomen sehr wohlbekannte Erscheinung ein: die Druckatrophie. Ganz allmählich, mit der Steigerung des gegenseitig ausgeübten Druckes werden die einander zugekehrten medialen Abschnitte des Appositionskeimes, also zunächst die axialen Mesodermkeime, dann die Neuralplatten und schliesslich die dorsomedian gelegenen Chordablasteme auf einander stossen, sich zu unpaaren Gebilden vereinigen und sich gegenseitig in ihrer weiteren Entfaltung behindern — schliesslich in so hohem Grade, dass der Stillstand der Appositionsthätigkeit eintritt. Wahrscheinlich ist dieser Moment auch beim völligen Wachstumsstillstande, beim Verschwinden der intermediären Randzone wirksam. Die medialen Hälften der Appositionskeime werden auf diese Weise vollständig eliminirt, worauf sich die lateralen, einander entgegenstrebenden Hälften zu einem einheitlichen Appositionskeim vereinigen und einen einheitlichen, hinteren Körperabschnitt produciren. Die Länge des letzteren wird von dem Zeitpunkte abhängen, in welchem die beiden Appositionskeime auf einander stossen, und dies hängt wiederum von der ursprünglichen Entfernung der beiden Keimanlagen ab, die sicherlich gewissen Variationen unterworfen ist. — Ich hoffe, dass dieser, „ohne Zuhilfenahme von Randringmaterial“ ausgeführte Erklärungsversuch den von KOPSCH dargestellten Beobachtungsthatssachen entsprechen dürfte.

Wenn wir nun die Anlage des peristomalen Mesoderms bei den Selachiern und den Teleostiern vergleichen, so stellen wir gewissermaassen zwei Extreme neben einander. Bei den Selachiern, speciell bei *Torpedo* (nach den ausführlichen Angaben von ZIEGLER, 1892, und RÜCKERT, 1906) zeigt das peristomale Mesoderm am seitlichen und ventralen Urmundrande seine mächtigste Entfaltung. Es breitet sich an der Oberfläche der Dotterzellenschicht aus, ohne von dieser einen Zellschluss zu erhalten (VAN DER STRICHT, 1895). Es gewinnt schon frühzeitig, der grossen Flächenausdehnung entsprechend, eine netzförmige Anordnung. Ein breiter centraler Streifen der ringförmigen Anlagen differenzirt sich in Blut- und Gefässanlagen (Blutinseln), die innere concav begrenzte und die convexe äussere (Urmund)Zone bilden ausschliesslich Gefässanlagen, den inneren bezw. äusseren Randsinus (Dotterarterien bezw. Dottervenen). — Zuerst werden hingegen ebenso wie bei *Ceratodus* und den Amphibien nicht die ventralen, sondern die dorsolateralen — wahrscheinlich auch phylogenetisch älteren — Abschnitte des peristomalen Mesoderms gebildet und zwar in unmittelbarem Anschluss an das axiale Mesoderm. Zugleich mit dem letzteren wird bei der fortschreitenden Längenentwicklung des Keimes die peristomale ventrale Randzone nach vorn apponirt, deren vorderer Abschnitt, wie oben dargestellt wurde, den grössten Theil des Endocardiums liefert (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5). Dann erst treten die in den seitlichen und ventralen Randabschnitten enthaltenen Mesodermkeime in Thätigkeit. Dadurch wird die peristomale Mesodermrandzone nicht nur verlängert, sondern auch verbreitert (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5, 7). Mit der Ausbildung der Caudallappen wird auch die in deren seitlichen Rändern enthaltene peristomale Mesodermursprungszone entsprechend verlängert, die am freien distalen Rande der Caudallappen unmittelbar in den axialen Mesodermkeim übergeht. Nachdem die Urmundrinne durch die ventrale Naht verschlossen ist, lösen sich auch die ventralen peristomalen Mesodermabschnitte vom Entoderm und dem Ektoderm los und bilden nun die freien ventralen Ränder der Mesodermflügel. In diesem Zustande werden sie nach vollzogener Nahtbildung zugleich mit dem Canalis neurentericus von der terminalen Wachstumszone auch nach vorn apponirt. Sie lösen sich in freie Mesodermzellen auf und bilden die Vena subintestinalis. Diese Vene setzt sich im Bereiche der hinteren Darmperforation bezw. des Dotterganges in die in der extraembryonalen Fortsetzung des Urmundrandes verlaufenden, daher paarig angelegten Dottervenen fort, deren Wandung gleichfalls von den peristomal entstandenen freien Mesodermzellen gebildet wird. Nach Vollzug der Dottersacknaht vereinigen sich diese Gefässe successive zu einer unpaaren medianen Vene (HOCHSTETTER, 1905; vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 8). Da der gesammte, weit ausgedehnte Urmundrand der Selachier dem eng umschriebenen Blastoporus- bezw. Cloakenrand des *Ceratodus* entspricht, so ist auch der ganze median verlaufende Stamm der Dottersackvene sammt dem präanal Abschnitt der Vena subintestinalis dem engen circumanal Venenringe des *Ceratodus* und der Amphibien zu homologisiren. Der nur vorübergehend bestehenden Vena subintestinalis des *Ceratodus* entspricht bei *Scyllium* der Stamm der Dotterarterie und die in dessen medianer Verlängerung gelegenen Gefässreiserchen. Die Dottersackvene der Selachier entspricht also nicht, wie RÜCKERT (HERTWIG's Handbuch, p. 1179) meint, dem präanal, sondern ventrolateralen Abschnitten, die Vena subintestinalis des Rumpfes den seitlichen Abschnitten der ganz kurzen circumanal Verlaufsstrecke der Subintestinalvene der Amphibien und des *Ceratodus*. Das Verhalten der Dottergefässe der Selachier kann demnach nicht im Sinne RÜCKERT's als ein Argument für die RABL'sche Hypothese vom secundären Dotterverlust der Amphibien gelten, die noch keineswegs bewiesen ist.

Bei den Teleostiern hingegen erscheint das peristomale Mesoderm am ventralen und seitlichen Urmundrande auf ein Minimum reducirt. Ein schmaler Mesodermsaum, der sich erst zur Zeit des Dotterlochschlusses ventral vervollständigt, entspringt dem Urmundrande. Dagegen wird von den dorsolateralen, unmittelbar an die paarigen, axialen Mesodermkeime anschliessenden Abschnitten des hufeisenförmigen peristomalen Mesodermkeimes zugleich mit den Mesodermflügeln während der ganzen Längenentwicklung ein schmaler ventraler Randstreifen der letzteren apponirt, der vorn im Bereich der Pericardialsäcke beginnt und die sogenannte Randvene und

in deren distaler Fortsetzung die Vena subintestinalis liefert. Der grösste Theil des Endocardiums wird von vorderen Abschnitten des Angioskleroblastems geliefert (vergl. p. 794). Diesem könnte möglicher Weise auch die sogenannte intermediäre blutbildende Zellmasse zugehören (vergl. p. 874, Textfig. 258). Wenn sich diese Vermuthung bestätigen sollte, dann wäre in diesem Verhalten allerdings ein ziemlich erheblicher Unterschied in der Blutbildung bei den Teleostiern und den übrigen Anamniern gegeben. — Eine andere Möglichkeit, den Ursprung der intermediären Zellmasse der Teleostier (speciell bei *Gobius capito*) aufzuklären hat MARCUS (1905), wie es scheint, mit Erfolg in Discussion gezogen. Eine Anzahl trefflicher Abbildungen erleichtert unsere Verständigung. Der Vergleich der Figg. 1—7 auf Taf. 22 l. c. mit meinen Textabbildungen 250 ff. von *Ceratodus* zeigt, dass in dem annähernd correspondirenden Entwicklungsstadium am hinteren Körperabschnitt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse bestehen. Der Schnitt 1 trifft den axialen, der Schnitt 2 den peristomalen Mesodermkeim der terminalen Wachstumszone. Von hier aus werden nach vorn die axialen Gebilde und unter diesen auch der neurenterische Strang nach vorn apponirt, welch' letzteren MARCUS in etwas eigenartiger Auffassung der thatsächlichen Befunde als „Blutmesoderm“ bezeichnet, allerdings mit Vorbehalt: „Die Bezeichnung Blutmesoderm ist also nicht erschöpfend für den Keil, da der Schwanzdarm, also Entoderm noch darin enthalten ist, freilich als Rudiment, so dass man ihn bei der Benennung vernachlässigen kann“ (p. 350). Der Vergleich mit den ebenso klaren Verhältnissen, die sich bei den Selachiern (nach erfolgter Nahtbildung, speciell Schwanzabschnitt älterer Stadien), bei *Ceratodus* und den Amphibien darbieten, lehrt aber, dass der fragliche Zellstrang im abgebildeten Schnitte weder Blut noch Mesoderm bildet, sondern lediglich aus Entoderm und Ektoderm besteht und als neurenterischer Strang zu betrachten ist. Das peristomale Mesoderm kann nur im ventralen Rande der Mesodermflügel gelcgen sein, wie dies das von einem jüngeren Embryo stammende Schnittbild Taf. 22, Fig. 8 ganz deutlich erkennen lässt. Mit dem Entoderm bzw. dem Dotter steht es in diesem Schnitte wohl nur in nachbarlichen Beziehungen. Die folgenden Schnittbilder (Fig. 5—7) lassen erkennen, dass sich das — wahrscheinlich vom ventralen Rande der Mesodermflügel sich ablösende — peristomale Mesoderm auflockert und in freie, spindelförmige Mesodermzellen auflöst, die nun auffallender Weise das Bestreben zeigen, sich an der Seite des Entoderms emporzuschieben. Die von einem älteren Embryo stammenden Schnitte (Fig. 10 und 11) zeigen diese Elemente des peristomalen Mesoderms bereits zwischen den Aortenanlagen und der dorsalen Urdarmwand. Sie bilden hier einen compacten Blutzellenstrang, dessen Elemente sich an der Seitenwand des Darmrohres bis an das ventrale Ende der Seitenplatten verfolgen lassen, welch' letztere „hier unten vom Blutstrange nicht abzugrenzen sind“ (p. 345). Dies würde also auch dafür sprechen, dass die ventralen, peristomalen Randstreifen der Mesodermflügel, welche zugleich mit den axialen Mesodermflügeln von der terminalen Keimzone aus nach vorn apponirt werden und mit diesen also schon primär zusammenhängen, die Ursprungsstätten jenes dorsalen „Blutstranges“ (der intermediären Zellmasse) sind. Wenn nun ein derartiger Process schon in früheren Stadien, zu einer Zeit, wo erst ein kurzer vorderer Abschnitt des segmentirten Körpers gebildet ist, einsetzt und zugleich mit der Apposition der axialen Gebilde bzw. der Längenentwicklung andauert, so wird es zur Bildung eines dorsalen, bis in das Gebiet des 7. Segmentes nach vorn reichenden Blutstranges kommen, dessen peristomaler Ursprung in ganz plausibler Weise erklärlich wird. Insofern stimme ich dem Grundgedanken der MARCUS'schen Ausführungen bei. Allerdings habe ich die Abbildungen etwas anders interpretirt als MARCUS selbst. Nach seiner Auffassung sollte jener dorsal verlagerte Blutstrang aus dem ventralen Abschnitte des neurenterischen Stranges hervorgehen. Dagegen sprechen, abgesehen von allem Anderen, schon die histologischen Befunde: „unter der Chorda liegt das Blutmesoderm, in dessen Mitte wir Kerntrümmern und blasse Zellen finden“ (p. 342). Die terminalen Elemente des neurenterischen Stranges werden als Schwanzdarm unterschieden und sollen sich auflösen, während dessen ventraler Abschnitt durch den Afterdarm „in die Höhe geschoben wird und somit kappenförmig über den Darm zu liegen kommt“ (p. 345). MARCUS leitet also den dorsalen, aus anscheinend spindel-

förmigen, dicht an einander gedrängten Elementen bestehenden, zwischen der Aortenanlage und der dorsalen Urdarmwand eingekeilten Blutstrang, die intermediäre Zellmasse, von dem ventralen Abschnitte des neurenterischen Stranges ab, während ich an seinen Abbildungen den Eindruck gewinne, dass sie von den ventralen Rändern der Mesodermflügel herkommen und allmählich an der Seite des Darmes sich activ dorsalwärts emporschieben. — MARCUS versuchte seine Auffassung an zwei schematischen Darstellungen klar zu machen. Die eine derselben ist eine Copie nach VIRCHOW (1903) und stellt einen Querschnitt durch die axial vereinigten Caudallappen dar. An diesem Schnittbilde hat MARCUS „der grösseren Klarheit wegen“ eine Modification vorgenommen, die allen unseren Erfahrungen über die Anlage und Ausbreitung des Mesoderms widerspricht. In den von VIRCHOW einheitlich gezeichneten, ventral noch mit dem Urmundrande zusammenhängenden Mesodermflügeln ist eine Spalte gesetzt, die das ventrale peristomale vom axialen Mesoderm sondern soll. Ein Blick auf mein Schema Taf. LXXXIV, Fig. 5, 7 wird zeigen, dass eine solche Trennung des Mesoderms der Caudallappen in den betreffenden Entwicklungsstadien niemals existiren kann. Der freie Rand des Mesoderms liegt viel, viel weiter nach vorn. Und wenn das vom seitlichen Urmundrande entspringende peristomale Mesoderm mit dem vom dorsolateralen Endabschnitte des peristomalen Mesodermkeimes aus, im unmittelbaren Zusammenhange mit dem axialen Mesoderm apponirten ventralen Randstreif des letzteren sich nicht vereinigt haben sollte (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 5 ×) — im Falle, dass z. B. beide in ihrer Entwicklung sehr zurückgeblieben wären — dann müssten die axialen Mesodermflügel zum mindesten einen ganz schmalen peristomalen Randstreifen besitzen. Durch diese irriige Auffassung wurde nun MARCUS dazu geführt, bei den Teleostiern einen ventralen, von den axialen Mesodermflügeln vollkommen isolirten peristomalen (peripheren) Mesodermblutstrang im Zusammenhange mit dem Entoderm darzustellen. Angenommen, es habe sich der zugleich mit dem axialen Mesoderm nach vorn apponirte ventrale Randstreifen von dem Entoderm der Appositionszone abgelöst, dann ist er aber frei und wird sich niemals etwa secundär mit der Wand des Canalis neurentericus vereinigen. Es ist also am Schema I nicht gerechtfertigt, 1) eine mediane Naht durch den neurenterischen Strang zu ziehen, weil derselbe im fraglichen Entwicklungsstadium als isolirter Strang nach vorn apponirt wird (wie bei *Ceratodus*, vergl. Taf. LVII/LVIII, Fig. 14—17), 2) ein dorsales, rings von Entodermzellen umgebenes Lumen in den neurenterischen Strang einzuzeichnen, 3) die ventralen Elemente des neurenterischen Stranges mit dem peristomalen Mesoderm und Ektoderm vereinigt darzustellen, und 4) diese rein ventralen Elemente als Mesoderm zu bezeichnen. Die Elemente, welche den Blutzellenstrang liefern, sind aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Cobius capito* in den ventralen Kanten der Mesodermflügel gelegen, die sich möglicher Weise erst weiter proximal differenziren. Das eine aber widerspricht allen unseren Erfahrungen, dass das peristomale Mesoderm ohne Verbindung mit dem axialen Mesoderm in die Wand des Canalis neurentericus eingeschaltet sein sollte. Wenn also unsere Deutung im Speciellen von der Darstellung von MARCUS abweicht, so ist es nichtsdestoweniger ein unbestrittenes Verdienst von MARCUS, auf Verhältnisse aufmerksam gemacht zu haben, die es in der That ermöglichen, die dorsal gelegenen intermediären Blutstränge der Teleostier vom peristomalen Mesoderm anderer Wirbelthierformen abzuleiten. Weitere Untersuchungen werden noch über die gegenseitigen Beziehungen des Angiosklerotoms und des Angiohämoblastems an der Dorsalseite des Darmes und über ihren Antheil an der Blut- und Gefäßbildung Aufschluss zu geben haben. Bestätigen sich die Befunde von MARCUS auch an anderen Knochenfischen, dann würden zwischen diesen Formen und den Selachiern hinsichtlich der Blutbildung nur graduelle Unterschiede bestehen, insofern als bei den Selachiern — speciell bei *Torpedo* — (bei den Squaliden nicht in solchem Grade) hauptsächlich die ventralen, bei den Teleostiern aber die dorsolateralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes an der Blutbildung betheilig sind. — Berücksichtigen wir ferner, dass die dorsolateralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes bei allen bisher daraufhin untersuchten Anamniern die Bildung des peristomalen Mesoderms einleiten und während der ganzen Entwicklung in Thätigkeit sind, dass ferner *Amphioxus* noch kein ventrales peristomales

Mesoderm besitzt, dass also wahrscheinlich die dorsolateralen Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes die phylogenetisch älteren Theile desselben sind, so werden wir die Verhältnisse bei den Teleostiern nur hinsichtlich der Lagerung, aber nicht hinsichtlich des Ursprunges der blutbildenden Mesodermabschnitte modificirt finden. Die eine Frage aber, ob bei den Vorfahren der Teleostier das von den seitlichen und ventralen Urmundabschnitten hervorsprossende peristomale Mesoderm auch Blutzellen geliefert hat, ob also jene dorsolateralen Abschnitte den ursprünglichen (enger begrenzten) Keim des Angiohämoblastems repräsentiren, oder nur vicariirend für die (secundär ausgeschalteten) ventralen und seitlichen Abschnitte des peristomalen Mesoderms sich so mächtig entfaltet haben, bleibt noch ungelöst.

Von dem schematischen Querschnitte durch einen Selachierkeim (Fig. 4, Taf. LXXXIII) unterscheidet sich der Schnitt auf Fig. 6, Taf. LXXXIII — abgesehen von dem bereits p. 886 erörterten Verhalten des Urdarmes — in der Anordnung der Randzone. Die dem abgelösten Urmundrande der Selachierkeimscheibe der Lage nach entsprechenden marginalen Elemente des Blastoderms erscheinen rechterseits in ihrem ursprünglichen Zusammenhange mit den peripheren Resten des Keimsyncytium, welches den centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula entspricht. Es ist daher auch die peristomale Mesodermursprungszone, jener integrirende, zwischen dem ektodermalen und entodermalen Feld des Blastoderms eingeschaltete Zellcomplex, in seinem ursprünglichen, indirecten Zusammenhange mit dem Keimsyncytium erhalten. Von diesem Zellcomplex erscheint linkerseits das Ektoderm abgelöst. Es scheint frei an der Oberfläche des Dotters centrifugal vorzuwachsen, während die mesodermalen und entodermalen Elemente der Randzone allmählich nachfolgen. Wenn nun die im Präparate scheinbar in den Dotter versenkten, dem Keimsyncytium unmittelbar anliegenden mesodermalen Elemente des Blastoderms zu proliferiren und sich abzulösen beginnen und sich zu Blutinseln und Gefässanlagen differenziren, dann gewinnt man den Eindruck, als ob diese Gebilde aus dem zelligen Dotter stammen würden und entodermalen Ursprunges wären. In diesem Sinne ist denn auch das Verhalten bisher allgemein aufgefasst worden. — Der Vergleich eines solchen Querschnittes durch einen Vogelkeim mit einem solchen durch einen Selachier- oder Amphibienkeim lehrt jedoch, dass diese blut- und gefäßbildenden Zellen nicht etwa abgelöste Dotterzellen („Dotterträger“, GRAEPER 1908) oder entodermale Elemente sind, sondern Abkömmlinge eines integrierenden mesodermalen Bestandtheiles der Blastodermrandzone, des sogenannten Keimwalles, darstellen, die bei den Vögeln in besonders innigen Contact mit dem Dotter getreten sind und sicherlich schon im Blastulastadium zu ihren Leistungen bestimmt waren. —

Vergleichen wir nun einen Längsschnitt durch einen Selachierkeim mit einem solchen durch einen Amnioten- (z. B. einen Reptilien)keim, Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31 und 33), so fällt uns auf, dass beim ersteren der Durchschnitt durch das Angiohämoblastem an der vorderen, beim letzteren an der hinteren Seite des Embryos gelegen ist. Er breitet sich beim Reptil gegen den Rand der Keimscheibe bzw. gegen den vegetativen Pol, beim Selachier in der entgegengesetzten, centripetalen Richtung aus. Bei den meisten Reptilien liefert dieser peristomal entstandene Abschnitt des Angiohämoblastems sämtliche Gefäß- und Blutanlagen der betreffenden Region. Beim Vogel hingegen (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 34) tritt er in Beziehung zu jenen mesodermalen Elementen des ringförmigen Keimwalles und liefert gemeinschaftlich mit diesen die betreffenden Blut- und Gefässanlagen. — Ungeachtet der verschiedenen Anordnung des centrifugal bzw. centripetal vorwachsenden Angiohämoblastems wurden diese Zellcomplexe bisher, insbesondere von RÜCKERT (1906) und RABL (1897) als Abkömmlinge der — scheinbar — ventralen Urmundlippe, als dem ventromedianen Abschnitte des peristomalen Mesoderms der Amphibien homolog betrachtet. Gegen diese Auffassung spricht zunächst Folgendes: Es ist eine bei den Anamniern und den Wirbellosen geradezu fundamentale und gesetzmässige Erscheinung, dass die Dotteransammlung auf die Mitte des vegetativen Poles concentrirt ist, welch' letzterer zwischen der (virtuellen)

dorsalen und der ventralen Urmundlippe gelegen ist. Würde nun bei den Amnioten wirklich die der dorsalen Urmundlippe gegenüberliegende Ursprungszone des peristomalen Mesoderms (des Angiohämoblastems) einer ventralen Urmundlippe bezw. einem der ventralen Urmundlippe des *Amphioxus* und der Amphibien homologen Urmundabschnitte angehören, dann müsste bei den Vorfahren der Amnioten die Dotteransammlung an einer Stelle des Eies aufgetreten sein, die der dorsalen Urmundlippe gerade gegenüber, d. h. zwischen der ventralen Lippe und dem animalen Pol, also in der äquatorialen Region des Eies gelegen war. Damit wäre ein durchgreifender Unterschied zwischen den Anamniern und Wirbellosen einerseits, den Amnioten andererseits gegeben, den wir nicht so ohne weiteres annehmen dürfen.

Diese Thatsache möchte ich insbesondere gegen RABL's Ausführungen (l. c. p. 50 ff.) hervorheben. Wer die beträchtliche Ausdehnung des hellen Entoderm- bzw. Dotterfeldes am vegetativen Pole eines gastrulirenden Amphibienkeimes gesehen und Schnitte durch solche Stadien angefertigt hat, wird nicht darüber im Zweifel sein, dass die Hauptmasse der Dotterzellen mit jenem Entodermfelde zusammenhängt und diesem zugehört. Wie das Dotterfeld allmählich eingeengt wird und schliesslich von der Oberfläche verschwindet, hat bereits GOETTE 1875 ausführlich beschrieben und abgebildet. — Ich habe auf diese Verhältnisse bereits an anderer Stelle (1908) hingewiesen. Bei einer neuerlichen Durchsicht der Literatur finde ich, dass auch KEIBEL (1894) diese Folgerungen RABL's als einen Trugschluss erkannt hat. KEIBEL bemerkt hierzu: „Es muss hervorgehoben werden, dass der Dotterpfropf eine sehr wechselnde Grösse hat; in frühen Stadien der Gastrulation ist er ausserordentlich gross, später wird er kleiner und kleiner. Ebenso verändert sich auch die Lage des Dotters zu dem sich entwickelnden Keim fortwährend. Nun wirkt aber doch die grössere Dottermenge nicht nur schon in den frühesten Stadien der Gastrulation, sondern sogar noch früher ein“ (p. 100). — Die von RABL vertretene Auffassung erscheint demnach unhaltbar. — Die nur scheinbar analogen Verhältnisse bei den Crustaceen können nicht zum Vergleiche oder gar zum Beweise herangezogen werden.

Es wurde oben für *Ceratodus* und die Amphibien angegeben und bewiesen, dass sämtliche Axengebilde des Embryos von einem circumscribten Zellcomplex des Blastoderms geliefert werden, welcher nach erfolgter Invagination die dorsale Urmundlippe bildet. Das dorsomedian gelegene Chordablastem und die zu dessen Seiten gelegenen paarigen axialen Ursprungszone des Mesoderms werden durch die dem Urmundrande entlang laufende peristomale Mesodermursprungszone zu einem Ringe ergänzt, der das ektodermale vom invaginierten entodermalen Felde des Blastoderms scheidet (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1). Bei den meroblastischen Anamniern besteht nun dasselbe fundamentale Verhalten; es erscheint nur insofern modificirt, als das Entodermfeld durch die Dotteransammlung an Ausdehnung erheblich zugenommen hat und jene mesodermale Ringzone dem animalen Pole relativ viel näher liegt (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 2; in Fig. 1 ist dem Beschauer der vegetative, in Fig. 2 der animale Pol zugewendet). Bei den Selachiern wird dieser weite Urmund, wie bereits erwähnt, durch die Verwachsung seiner Ränder vollständig zur Obliteration gebracht. Dieser Process nimmt an der dorsalen Urmundlippe seinen Ausgang und führt zu einem temporären Verschluss der Afteröffnung, die erst später durchbricht. Stellen wir uns nun vor, es würde schon in einem Gastrula- oder Neurulastadium eine partielle Vereinigung seitlicher, rascher vorwachsender Randabschnitte eines so ausgedehnten Urmundes eintreten, jedoch in der Weise, dass der dorsale Urmundrand frei bleibt, also z. B. an einem Teleostierkeim. (Bei den Selachiern erscheint ein solcher Vorgang in Folge der Stellung der Caudallappen nicht so leicht möglich.) In diesem Falle würde beim Beginne der Connascenz das in den schematischen Figg. 9 und 10 der Taf. LXXXIV, sowie Taf. LXXXIII, Fig. 9 dargestellte Verhalten resultiren. Der Urmund würde in zwei Oeffnungen zerlegt sein, eine proximale (dorsale), die spätere Cloakenöffnung (*a*), und eine ventrale, welche den Rand der Keimscheibe bildet. Hat dieser kreisförmige Rand bei der Ausbreitung der Keimscheibe den grössten Umfang des Dotters erreicht, dann kann — mit oder ohne Connascenzerscheinungen — eine allmähliche Verengung und schliesslich eine Obliteration dieses

ventralen Urmundabschnittes eintreten. Vollzieht sich die partielle Verwachsung der seitlichen Randabschnitte des Urmundes bzw. dessen Scheidung in zwei gesonderte Oeffnungen schon frühzeitig, dann wird die in den sich vereinigenden Randabschnitten gelegene Mesodermursprungszone in die Nahtstelle (Dottersacknaht) eingelagert sein (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9). Beim weiteren Vorwachsen des gesammten ventralen Urmundrandes kann die zwischen den ektodermalen und den entodermalen Blättern der Nahtstelle gelegene Mesodermischiechte in der Mitte dehiscent werden und erscheint dann in zwei Abschnitte gesondert, die einerseits dem ventralen Afterrand, andererseits dem Ringe der peripheren Urmundöffnung angehören (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9, rechts). Auf diese Weise kann es zu einer Theilung der ursprünglich einheitlichen peristomalen Mesodermursprungszone (des Angiohämoblastems) kommen. Der dem dorsalen Urmundabschnitte angehörige Theil des peristomalen Mesoderms könnte sich selbständig in centrifugaler Richtung, im Bereiche der Area pellucida, gegen den Keimscheibenrand hin entfalten (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 11; Taf. LXXXIII, Fig. 5) und — so wie es bei den meisten Reptilien der Fall ist — das gesammte Dottergefäßnetz und die zugehörigen Blutanlagen liefern, oder bei seiner peripheren Ausbreitung sich mit dem im ventralen Urmundrande gelegenen Abschnitte des peristomalen Mesoderms vereinigen und gemeinsam mit diesem die Blut- und Gefässanlagen bilden. Letzteres Verhalten ist bei den Vögeln die Regel (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 12, sowie Taf. LXXXIII, Fig. 6). Bei den meisten Reptilien theiligt sich der im Keimwalle gelegene Abschnitt einer peristomalen Mesodermursprungszone nicht an der Blut- und Gefäßbildung. Sie ist wohl secundär abortiv geworden. In dieser Hinsicht sind die Angaben von SCHAUNSLAND (1903) von Interesse, nach welchen bei *Hatteria* das vom ventralen Rande des dorsalen Urmundbezirkes ausgehende peristomale Mesoderm schon frühzeitig den Keimwall erreicht, dessen Elemente sich an der Bildung der Blut- und Gefässanlagen theiligen sollen.

Die partielle Verdickung der Dotterzellenplatte, welche RÜCKERT in den Abbildungen p. 853 und 854 aus dem vorderen Abschnitte der Area pellucida darstellt, liegt nicht im Bereiche jenes ventralen Theiles der peristomalen Mesodermursprungszone. Es ist übrigens aus der betreffenden Abbildung (nicht mit Sicherheit zu entnehmen, dass thatsächlich an der betreffenden Stelle eine Abgabe von Zellmaterial an das Mesoderm stattfindet.

Die Uebereinstimmung der Querschnitte durch einen Selachier- und einen meroblastischen Amnioten- (Sauropsiden-)keim hinsichtlich der allgemeinen Topographie der Blut- und Gefässanlagen (des Angiohämoblastems) ist eine so auffällige, dass sich die Deutung des Keimwalles als eines Urmundrandes geradezu aufdrängt. Die sich im Einzelnen ergebenden Unterschiede sind in dieser Hinsicht nicht von Belang und vor allem auf die bei den Anamniern noch obwaltende Tendenz zurückzuführen, den Dotter möglichst schnell und vollständig zu umwachsen. So kommt es, dass sich bei den Anamniern das (freie) Entoderm des Urmundrandes (Keimscheibenrandes) schon frühzeitig von den entodermalen Elementen des Syncytiums ablöst. Der Urmundrand schiebt sich nun in seiner ursprünglichen Form über den Dotter vor, seine Componenten (Ektoderm, peristomaler Mesodermkeim, Entoderm) bleiben mit einander in ihrem primären Zusammenhange. — Bei den Sauropsiden hingegen bleiben das Entoderm und der peristomale Mesodermkeim im Zusammenhange mit den entodermalen Elementen des Syncytiums — so wie bei den Amphibien das Entoderm des ventralen Urmundrandes mit dem Entodermfeld des Dotterpfropfes in Continuität bleibt. Dieses Verhalten ist sicherlich insofern als ein sehr primitives zu betrachten; — für die Untersuchung aber ist es weniger günstig, weil dadurch die scharfe Abgrenzung des Urmundrandes in Folge der vollständigen Unterdrückung der Invagination schwerer durchführbar, ja geradezu unmöglich wird. Bei der Umwachsung des Dotters bleiben nun bei den Sauropsiden die einzelnen Componenten des Urmundrandes nicht im Zusammenhange. Das Entoderm löst sich los und umwächst mit freiem Rande den Dotter. Allmählich folgen die beiden übrigen Componenten, anfangs in innigem Zusammenhange mit dem Dotter nach. Nach der Ablösung und Differenzirung des peristomalen Mesoderms (diese Vorgänge erfolgen im Wesentlichen

in derselben Weise, wie bei den holoblastischen Anamniern und Selachiern) bleibt das Entoderm allein an der Dotteroberfläche zurück. Durch die allmähliche Ausbreitung der Dotterzellenschichte wird es vorgeschoben, bis schliesslich der ganze Dotter vor einer ihm unmittelbar anliegenden Zellschicht umgeben ist. Diese besteht aus entodermalen Elementen und aus der Dotterzellenschichte und liefert das Dottersackepithel. Da der primäre Zusammenhang der entodermalen Randzone der Keimscheibe mit den entodermalen Elementen des Syncytiums aufrecht erhalten bleibt, kann sich die Umwachsung des Dotters durch das Dottersackepithel viel langsamer vollziehen, als bei den meroblastischen Anamniern. Bei den letzteren macht die ventrale Urmundlippe wenigstens den Versuch, sich der dorsalen zu nähern — was ihr bei den Teleostiern noch gelingt. — Bei den Selachiern ist dies durch die erhebliche Dotteransammlung unmöglich geworden.

Bei der Berücksichtigung der vorgebrachten Vergleichsmomente werden wir nun darüber nicht mehr im Zweifel sein, dass der Keimscheibenrand der Sauropsiden in seiner ursprünglichen Gestalt (Keimwall) am Querschnitte thatsächlich dem Urmundrande der meroblastischen und holoblastischen Anamnier entspricht. Betrachtet man ihn in toto, so ergibt sich ferner, dass er nur den ventralen und seitlichen Abschnitten des letzteren entsprechen kann. Wir können also auch für die Sauropsiden den Standpunkt HERTWIG's (1892) nicht vertreten. HERTWIG hält bekanntlich auch heute noch an seinen damaligen Ausführungen (vergl. p. 443: „Ich muss mich daher entschieden gegen eine noch immer weit verbreitete Ansicht aussprechen, nach welcher der ganze Rand der Keimscheibe bei meroblastischen Eiern als Urmundrand bezeichnet wird. Nichts ist verkehrter als eine solche Vergleichung“) fest. HERTWIG fordert von einem Urmundrande, dass ein Umschlag vorhanden sein müsse. Das Vorhandensein eines Umschlages ist nun nicht das einzige Kriterium zur Bestimmung des Urmundrandes. Der Umschlag, d. h. die durch die Invagination hervorgerufene Anordnung der Keimblätter am Urmundrande, kann durch eine erheblichere Dotteransammlung vollständig unterdrückt, die Invagination kann ganz unmöglich gemacht werden. Dies tritt auch in früheren Stadien der Amphibienentwicklung an der ventralen Urmundlippe in ganz eindeutiger Weise zu Tage. Bei den meroblastischen Anamniern hat sich das marginale Entoderm durch seine Ablösung von den entodermalen Elementen des Syncytiums gewissermaassen vom Dotter frei gemacht und kann sich daher noch invaginieren. Bei den meroblastischen Amnioten hingegen bleibt dieser Zusammenhang bestehen, und damit ist die Invagination vollständig unmöglich geworden. In solchen Fällen kommt nun dem peristomalen Mesodermkeim, welcher einen integrierenden Bestandtheil des Urmundrandes bildet, eine viel grössere Bedeutung zu. Das Entoderm ist, da es sich nicht invaginieren kann, zu einem nebensächlichen Bestandtheile geworden, das Mesoderm, der phylogenetisch jüngste Bestandtheil, hingegen wird durch die Dotteransammlung in seiner Entfaltung nicht im geringsten gestört. Es bildet nun den für den Aufbau und die Erhaltung des Organismus wichtigsten Componenten des (virtuellen) Urmundrandes. —

Es lag nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit, auf die zahlreichen Einzelbefunde, die sich hinsichtlich der Anlage und Differenzirung des Keimwalles bei den verschiedenen Sauropsidenformen ergeben, näher einzugehen. Die umfassenden Darstellungen RÜCKERT's (1905) im HERTWIG'schen Handbuche haben dies auch wohl überflüssig gemacht. Es sollte nur auf die allgemeineren Gesichtspunkte hingewiesen werden, die sich beim Vergleiche der Blut- und Gefässanlagen am Keimscheibenrande der meroblastischen Anamnier und Amnioten in ganz ungezwungener Weise — sozusagen von selbst — ergeben. — DUVAL (1884) ist auf einem anderen Wege zu einer ähnlichen Auffassung gelangt. Ob sich aber wirklich in der Ontogenese der Sauropsiden noch Anzeichen einer Sonderung des ursprünglich einheitlichen Urmundes in einen centralen (peripheren) und dorsalen (centralen) Abschnitt nachweisen lässt, möchte ich bezweifeln. Bisher sind keine einwandfreien Befunde erhoben worden, die in diesem Sinne verwerthbar wären. Wie es scheint, kommen die beiden Urmundabschnitte vollkommen getrennt zur Anlage und Entfaltung. So ist uns denn der peristomale Mesodermkeim als das einzige und verlässliche Document aus diesem Prozesse erhalten geblieben.

Bei den Sauropsiden kommt es nach Vereinigung der vorderen, das mesodermfreie Feld umfassenden Abschnitte der Gefässanlagen zur Bildung einer inneren und einer äusseren Randvene, die je nach dem Verhalten des Keimwalles verschieden zu beurtheilen sind. Bei denjenigen Reptilien, deren Blut- und Gefässanlagen ausschliesslich von dem dorsalen Abschnitte des peristomalen Mesoderms gebildet werden, sind beide Randvenen sowie der vordere mediane Abschnitt des sie verbindenden Gefässnetzes aus dem freien Rande des peristomalen Mesoderms dieses Urmundbezirkes hervorgegangen. Dieses Verhalten ist insbesondere beim Vergleich mit dem Dottergefässnetz der Selachier zu berücksichtigen. Ich kann daher die Auffassung RÜCKERT's nicht theilen, dass der innere Venenring der Reptilien dem der Selachier (primäre Dottervenen, spätere Dotterarterien) entspreche (p. 1199). Es entsprechen vielmehr beide Venenringe der Reptilien, sowohl der innere wie der äussere, sammt jenem ventromedianen Abschnitte des sie verbindenden Gefässnetzes nicht einmal der ganzen, sondern nur etwa der dorsalen Hälfte des inneren Venenringes der Selachier. Das Homologon des zugehörigen äusseren Venenringes der Selachier wäre bei den Reptilien in der Umgebung des Afters zu suchen. Die Anlagen der Randvenen waren eben bei den Reptilien ursprünglich bilateralsymmetrisch und haben sich erst secundär mit einander vereinigt. Ein solches Verhalten kommt bei den Selachiern in analoger Weise gar nicht zur Ausbildung. Bei den Selachiern erfolgt, wie HOCHSTETTER und VIRCHOW gezeigt haben, die Vereinigung der freien Ränder des peristomalen Mesoderms bezw. der Dotterarterien in centrifugaler Richtung, im unmittelbaren Anschlusse an das Pericardium und zwar verhältnissmässig sehr spät. Vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 8, *D. a.* Richtung des Pfeiles. Ein dem Verhalten bei den Reptilien entsprechender Zustand würde sich dann ausbilden, wenn z. B. die in der Abbildung (Taf. LXXXIV, Fig. 7) zwischen den Buchstaben *a* und *d* gelegenen Abschnitte des peristomalen Mesoderms sich beiderseits stärker entfalten und im Bereiche der Strecke *bc* sich ventromedian vereinigen würden. Dem Halbringe *ab* würde der innere, dem Halbringe *cd* der äussere Venenring der Reptilien entsprechen, beide sind aber aus Abschnitten des inneren Venenringes der Selachier hervorgegangen. Die Strecke *bc* entspräche dem vorderen, die Strecke *de* dem hinteren medianen Abschnitte des Dottergefässnetzes der Reptilien (vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 11). Das correspondirende Verhalten ist in Taf. LXXXIV, Fig. 3 in die Seitenansicht eines *Ceratodus*-Embryos eingetragen. Die Abschnitte *ded'e'* kommen nur bei solchen Sauropsiden zur Anlage, deren Keimwall sich an der Blut- und Gefässbildung theilnimmt. In solchen Fällen sind die beiden Venenringe und der sie verbindende vordere mediane Abschnitt des Gefässnetzes dem gesammten inneren Venenringe (vordere Dottervene, spätere Dotterarterien) der Selachier homolog zu setzen. Bei den Amphibien entspricht diesem ganzen Gefässzuge ein vorderer Abschnitt der nur kurze Zeit bestehenden Vena subintestinalis. Dem inneren Ringe entspricht der proximalste Theil dieses Gefässes, welcher ebenso wie dieser mit der Herzanlage primär in Verbindung steht — wird doch der grösste Theil des Endocardiums zugleich mit den proximalen Abschnitten der Dottervenen vom vorderen Ende des peristomal entstandenen Randstreifens der axialen Mesodermflügel gebildet. Es ist mir daher unerklärlich, warum RÜCKERT nur den äusseren Randsinus der Reptilien den Blutsträngen der Amphibien homologisirt und jene secundär sich erweiternde Verbindung zwischen den beiden Venenringen der Reptilien, die also einem mittleren Abschnitte der Vena subintestinalis der Amphibien entspricht, mit den primären Beziehungen des inneren Venenringes bezw. dieser Vene zur Herzanlage in eine Parallele bringt (p. 1200). —

Bei der Beurtheilung des bei holoblastischen Säugethieren (*Sorex*, *Tursius*, Schaf, Maus, nach den Angaben HUBRECHT's, BONNET's und ROBINSON's) aus dem sogenannten Entoblastwall hervorgehenden blut- und gefässbildenden Mesoderms sind vor allem die Veränderungen zu berücksichtigen, die durch den Dotterverlust geschaffen werden. Stellen wir uns vor, es werde an einem Sauropsidenkeime die Dotteransammlung geringer, so dass die Kerne der peripheren Elemente des Keimsyncytiums, sowie die ihnen entsprechenden Makromeren der Amphibien wieder an den vegetativen Pol zu liegen kommen (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 8,

rechte Seite). Bei weiterer Verringerung des Dotters wird es überhaupt nicht mehr zur Bildung eines Syncytiums kommen, die Entoderm- und die Dottervenen werden wieder selbständige Zellelemente darstellen (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 8, linke Seite), kurz, es werden sich in dieser Hinsicht wieder ähnliche Verhältnisse ausbilden wie bei den Amphibien (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 1). Die ventrale Urmundöffnung erscheint erheblich verengt und dementsprechend die zugehörige peristomale Mesodermursprungszone verkürzt. Die beiden Urmundabschnitte erscheinen vollkommen von einander gesondert, desgleichen die zugehörigen Mesodermursprungszonen. Am dorsalen Urmundbereiche vollzieht sich die Invagination in der normalen Weise. Der Verschluss des ventralen Urmundabschnittes kann, da derselbe nicht durch die Dottermasse erweitert erscheint, sich rascher vollziehen, und zwar in derselben Weise, wie bei den recenten Sauropsiden und Selachiern (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9).

Das Verhalten des ventralen Urmundabschnittes des Schemas Taf. LXXXIII, Fig. 8, zeigt nun eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit den sogenannten Morulastadien der Säugethierentwicklung, die durch die Untersuchungen VAN BENEDEN'S (1880), DUVAL'S (1896) u. A. bekannt geworden sind (vergl. Schema Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 39). Wir haben allen Grund, anzunehmen, dass die am vegetativen Pole frei liegenden Zellen des sogenannten Furchungskugelrestes den entodermalen und mesodermalen Elementen des Keimwalles der Sauropsiden bzw. des virtuellen ventrolateralen Urmundabschnittes der Amphibien entsprechen (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 1). Die übrigen Elemente des centralen Zellcomplexes entsprechen der Dotterzellenmasse dieser Formen. Eine Grenze zwischen der äusseren, epithelialen Zellschichte und dem centralen Zellcomplex lässt sich indess in frühen Entwicklungsstadien nicht ziehen, denn es ist bereits bei mehreren Formen beobachtet worden, dass sich oberflächlich gelegene Elemente des letzteren in die erstere einreihen. Ähnliches ist ja auch bei den Amphibien der Fall, bei denen im Blastulastadium eine scharfe Abgrenzung des oberflächlichen Blastomerenmantels von der Dotterzellenmasse nicht möglich ist und das später einschichtige Ektoderm aus den Elementen der — zwei bis drei — oberflächlichen Zelllagen der Blastula entsteht. Da die Blastula der Säuger nicht als Coeloblastula angelegt wird, sondern als solider Zellhaufen (vergl. Schema Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 35—38), so lässt sich die Herkunft der ersten Elemente des sogenannten centralen Furchungskugelrestes nicht mit solcher Sicherheit verfolgen. Es ist aber wohl anzunehmen, dass auch bei den Säugethieren ebenso wie bei den Sauropsiden eine tangential Abfurchung von Zellen nach innen zu stattfindet. Im Laufe der weiteren Entwicklung umwächst zunächst die oberflächliche Blastomeren-schicht die ihr ursprünglich zugehörigen, entodermalen und mesodermalen Elemente des vegetativen Poles, wodurch diese ins Innere des Keimes zu liegen kommen. Diese (epibolische) Ueberwachsung der Zellen des ventralen Poles vollzieht sich in ganz ähnlicher Weise wie bei den Sauropsiden. Die oberflächliche Zellschicht wird dadurch vollständig. Gleichzeitig wird ins Innere des Keimes, gleichfalls am ventralen Pole, eine eiweisshaltige Flüssigkeit ausgeschieden, und der centrale Zellcomplex gegen den dorsalen Pol gedrängt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 40, 41). Dadurch verlieren die in der centralen Zellmasse enthaltenen entodermalen und mesodermalen Elemente des ventralen Poles ihren ursprünglichen Zusammenhang mit den ektodermalen Elementen des Blastoderms. Allmählich breitet sich der centrale Zellcomplex an der inneren Oberfläche des Blastoderms aus, wodurch das sogenannte innere Keimblatt des zweischichtigen Keimes zu einer geschlossenen Schicht wird. Diese scheinbar einheitlich aufgebaute Zellschicht setzt sich aus morphologisch ganz verschiedenwerthigen Elementen zusammen. Sie enthält die mesodermalen und entodermalen Elemente des ventralen Urmundabschnittes der Sauropsiden bzw. des homologen, ventralen und ventrolateralen Urmundrandes der Anamnier und ferner die der Dotterzellenmasse der holoblastischen Anamnier entsprechenden Elemente, die wohl in der überwiegenden Mehrzahl vorhanden sind. Erst etwas später erfolgt an einer circumscribten Stelle der gegenüberliegenden dorsalen Hälfte des Eies die Bildung des dorsalen Urmundabschnittes, welcher bei manchen Säugerformen durch eine typische Invagination zu Stande kommt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 42;

Taf. LXXXIII, Fig. 10). Auf diese Weise entsteht der sogenannte Urdarm- oder Chordacanal, dessen Eingang durch die dorsale Urmundlippe begrenzt wird. Letztere repräsentirt wie bei den übrigen Wirbelthieren den Keim für sämtliche Axengebilde des Embryos. Der Chordacanal der Säugethiere entspricht dem Urdarmsäckchen der Sauropsiden, sowie der dorsalen Hälfte des Urdarmes der Amphibien und des *Amphioxus*. In seine dorsale Wand ist das Chordablastem und die paarigen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel eingeschaltet (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 7), die von den das Darmepithel liefernden seitlichen Abschnitten der Urdarmwand unterwachsen werden. Der Boden des Urdarm- bzw. Chordacanales bleibt bekanntlich bei den Säugern ebenso wie bei den Sauropsiden nur kurze Zeit erhalten. Er reisst zugleich mit der unter ihm liegenden, einschichtigen, der Dotterzellenschichte der Sauropsiden entsprechenden Zelllage ein (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 43; Taf. LXXXIII, Fig. 7). Auf diese Weise tritt das dem dorsalen Urdarmabschnitte zugehörige Entoderm mit der zum Theil vom rudimentären ventralen Urmundabschnitte stammenden inneren Zellschichte des zweiblätterigen Keimes in unmittelbare Verbindung. Diese aus entodermalen, mesodermalen und den Dotterzellen der Amphibien homologen Elementen aufgebaute Zellschichte bildet dann mit der invaginirten Urdarmwand eine scheinbar einheitliche Zelllage. Erst in späteren Entwicklungsstadien macht sich an dem vom ventralen Urmundabschnitte stammenden Theile dieser Schichte eine die Embryonalanlage ringförmig umgebende wallartige Verdickung bemerkbar, die bei manchen Formen (*Tarsius*, *Sorex*, Schaf, Maus) Mesodermzellen producirt. Ein stricter Beweis dafür, dass die Elemente dieses ringförmigen Entoblastwalles thatsächlich von jenen Zellen des ventralen Poles abzuleiten sind, die in dem auf Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 39 abgebildeten Stadium noch oberflächlich liegen und dem Blastoderm (s. st.) angehören, lässt sich aus begreiflichen Gründen nicht erbringen. Ihrer Lage nach entsprechen sie aber vollkommen der peristomalen Mesodermursprungzone des ventralen Urmundbezirkes der Sauropsiden bzw. den ventralen und ventrolateralen Urmundabschnitten der meroblastischen und holoblastischen Anamnier. So wie diese betheiligen auch sie sich an der Bildung der Blut- und Gefäßzellen. Es ergiebt sich demnach beim Vergleiche eines Säuger- mit einem Sauropsidenkeim, dass der sogenannte Entoblastwall der Säugethiere seiner Lage und seinen Leistungen nach dem Keimwalle der Sauropsiden entspricht. Dass bei manchen Säugerformen jene ringförmige Entoderm- (besser Urdarm-)zone keine Mesodermzellen liefert und abortiv wird, ist kein Beweis gegen die Richtigkeit der vorgebrachten Auffassung, denn auch bei den meisten Reptilien ist Aehnliches der Fall. Dieses Verhalten ist darin begründet, dass gerade die ventralen und ventrolateralen Abschnitte des peristomalen Mesoderms die sowohl ontogenetisch wie phylogenetisch jüngsten Theile des mittleren Keimblattes repräsentiren.

Das Entodermfeld des ventralen Urmundbezirkes der Sauropsiden ist ebenso wie die ihm entsprechenden Abschnitte des noch einheitlichen Urmundbezirkes der Amphibien und Selachier durch die Dottereinlagerung daran gehindert, sich so wie das Entodermfeld des dorsalen Urmundbezirkes zu invaginiren. Bei den dotterarm gewordenen Säugern hat es nun trotz des Dotterverlustes seine Invaginationspotenz nicht wieder erlangt, bei keinem Säuger ist bisher eine ventrale Urmundeinsenkung beobachtet worden, wie sie an dem hypothetischen Schema der Fig. 11, Taf. LXXXIII dargestellt ist. Die entodermalen Zellen lösen sich am virtuellen Urmundrande zugleich mit den mesodermalen (peristomalen) Elementen vom Ektoderm los (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 40). Letzteres schiebt sich an ihrer Oberfläche vor, wodurch die äussere Schichte der Zellenblase vervollständigt wird. Dieser Vorgang findet in der Connascenz der ventralen Urmundrandabschnitte der Selachier (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 9) sein Analogon, er führt zur Obliteration des ventralen Urmundbezirkes. Die frei gewordenen Entodermzellen vermehren sich und bilden mit den Dotterzellen eine anscheinend einheitliche Schichte, in welcher auch die anfänglich nicht genau localisirbaren peristomalen Mesodermzellen eingelagert sind. Auf diese atypische Weise kommt es zur Bildung einer geschlossenen inneren Zellenblase, womit derselbe Zustand erreicht wird, zu welchem eine regelrechte Invagination und Obliteration im ventralen Urmundbezirke

führen würde. Das Bild erscheint nur durch die erhebliche, secundäre Ausdehnung der Zellenblase complicirt, die gerade im Bereiche der Nahtstelle eingesetzt haben dürfte. Auf diese Weise wurde wohl die eng umschriebene peristomale Mesodermursprungszone zum sogenannten wallartigen Entoblastring erweitert.

Die Sonderung der beiden Urmundbezirke kommt somit am deutlichsten im Verhalten des Mesoderms zum Ausdruck, welches dadurch in zwei bei ihrer ersten Anlage vollkommen getrennte Abschnitte zerfällt, einen dorsalen und einen ventralen. Diese beiden Abschnitte treten bei vielen Formen, insbesondere den Vögeln, ebenso wie das Entoderm an der Durchbruchsstelle der Urdarmhöhle mit einander secundär in Verbindung und beteiligen sich gemeinsam an der Bildung der extraembryonalen Gefäss- und Blutanlagen. Der dorsale Mesodermabschnitt umfasst das gesammte axiale Mesoderm und die sich demselben unmittelbar anschliessenden Theile des peristomalen Mesoderms, deren Ursprungszone beiderseits etwa $60-70^{\circ}$ des Umfanges eines einheitlichen kreisförmigen Urmundes ausmachen dürfte. Das ventrale Mesoderm wird ausschliesslich von einem correspondirenden Abschnitte des ventralen und ventrolateralen Randabschnittes eines einheitlich gedachten Urmundes geliefert. Die zwischengelegenen seitlichen Abschnitte des peristomalen Mesoderms werden bei den Amnioten überhaupt nicht angelegt. Die Unterscheidung eines dorsalen und eines ventralen Mesoderms ist nur für die Amnioten zulässig. Keinesfalls darf aber als dorsaler Mesoblast nur das axiale Mesoderm gelten, wie dies RÜCKERT meint (p. 1200), denn die benachbarten dorsolateralen Abschnitte der peristomalen Mesodermursprungszonen sind doch ebenso dorsal gelegen, wie die parachordalen Ursprungszonen der axialen Mesodermflügel. Erstere kommen nur der terminalen Appositionszone zu und liefern jene Blut und Gefässe bildenden Randabschnitte der Mesodermflügel, die bei holoblastischen Anamniern als compacte Stränge auftreten, bei meroblastischen Formen netzförmig über eine grössere Fläche vertheilt sind. Diese Randzone differenzirt sich in derselben Weise wie das übrige peristomale Mesoderm. Es stellen also diese dorsolateralen Abschnitte der peristomalen Mesodermursprungszone nicht etwa, wie RÜCKERT im Sinne der Conereszenztheorie meint, Neubildungsstellen für das axiale Mesoderm dar, sondern vollkommen selbständige Theile der Mesodermanlage. Schon hinsichtlich ihrer Leistungen unterscheiden sich die axial und peristomal entstandenen Abschnitte des Mesoderms. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass bestimmte Territorien des axialen Mesoderms (das Angioskleroblastem) ebenfalls Gefässe, bei höheren Amniotenformen an bestimmten Stellen auch Blutzellen bilden können. Immerhin treten aber diese Leistungen gegenüber den übrigen Derivaten der axialen Mesodermflügel in den Hintergrund. Von dem einheitlichen peristomalen Mesoderm der Anamnier ist also bei den Amnioten ein ventraler Abschnitt durch die Trennung der beiden Urmundbezirke selbständig geworden. Ein mindestens ebenso grosser ist dem dorsalen Mesoderm verblieben. Dieser letztere Abschnitt liefert bei vielen Amnioten, deren ventraler Mesodermabschnitt abortiv geworden ist, sämtliche extraembryonalen Blut- und Gefässanlagen. Diese Thatsache möchte ich gegenüber der Auffassung RÜCKERT's (p. 1251), dass das ventrale Mesoderm vor allem das Blut liefert und die Herstellung der in seinem Bereiche entfallenden leeren Gefäss- und Cöломabschnitte übernommen hat, während der dorsale Mesoblast die übrigen Mesodermderivate erzeugt, besonders betonen. Der ventrale Mesoblast ist auch nicht durchwegs unpaar, denn er wird in der Ontogenese paarig angelegt und erst durch die Entfaltung des ventromedianen Abschnittes der Ursprungszone zum Halbring geschlossen. Bei den Amphibien liefern ca. $\frac{5}{6}$ des gesammten Urmundrandes peristomales Mesoderm, welches als eine vollkommen einheitliche Bildung zu betrachten ist. Eine Unterscheidung eines dorsalen und ventralen Abschnittes kann, wenn dies nicht gerade zum Vergleiche mit den Amnioten dient, nur Verwirrung schaffen. Bei diesen Formen kommen in erster Linie die Bezeichnungen axiales und peristomales Mesoderm in Betracht, die von RÜCKERT bzw. RABL vorgeschlagen sind.

Von den Derivaten des ventralen Urmundbezirkes beteiligt sich nur jene wallartige Verdickung des Entoderms am Aufbau des Embryos. Das ektodermale äussere Blatt dieses obliterirenden Urmundbezirkes

bildet einen Theil des Chorions, das entodermale zugleich mit den Dotterzellen den abortiven Dottersack. Das Darmepithel des Embryos wird ausschliesslich vom invaginierten dorsalen Entodermfelde des dorsalen Urmundbezirkes geliefert. Insofern bestehen übereinstimmende Verhältnisse mit den holoblastischen Anamniern, den Selachiern und Sauropsiden. Es wurde oben gezeigt, dass bei *Ceratodus* und den Amphibien die Entodermis, welche die Dotterzellenmasse gegen die Urdarmhöhle zu abgrenzt, und die der ventralen Wand des *Amphioxus*-Darmes entspricht, gänzlich abortiv wird und das Schicksal der Dotterzellen theilt. Bei den Selachiern liegen diese Zellen in den seitlichen und ventralen Randabschnitten des ausgedehnten Urmundes, sowie im Rande des Syncytiums, bei den Sauropsiden im sogenannten Umwachsungsrande der Keimscheibe und im Keimwalle einerseits, im Boden der Urdarmhöhle (des Chordacanales) sowie in dem gegenüber dem Primitivstreifen frei liegenden Entodermfelde andererseits. Das Dottersackepithel wird bei den Sauropsiden und Selachiern zum allergrössten Theile von der Dotterzellenschicht geliefert, deren Elemente durch tangential Abfurchung von der äusseren Blastodermis entstanden sind. Diese Zellen übernehmen secundär die Rolle eines Darmepithels, gewinnen eine epitheliale Anordnung und umwachsen den Dotter, den sie als Vitellophagen verarbeiten. Nachdem sie diese Leistung vollbracht, verfallen sie der Rückbildung. Es lässt sich insbesondere bei den Sauropsiden vollkommen ausschliessen, dass die vom Entodermfelde des ventralen Urmundbezirkes stammenden Elemente sich am Aufbau der Darmwand des Embryos betheiligen, weil diese Elemente sich im Keimwalle sowie in der Peripherie der Keimscheibe befinden, also fern von der central gelegenen Durchbruchsstelle des dorsalen Urdarmes. In dieser Hinsicht ist es vollkommen gleichgültig, ob der Dottersack abgestossen oder ins Innere aufgenommen und resorbiert wird. Wir haben nun allen Grund, anzunehmen, dass diese altererbten und bei den meroblastischen Amnioten allgemein verbreiteten Zustände sich beim secundären Dotterverluste nicht wesentlich geändert haben, d. h. dass auch am Aufbau der Wand des Dottersackes der Säuger die Abkömmlinge jenes centralen Zellhäufchens der Säugerblastula vorwiegend betheiligt sind und die von dem entodermalen Felde des ventralen Urmundbezirkes stammenden Elemente erst im Bereiche des Entoblastwalles beginnen, dass also die Bodenschicht des Urdarm- oder Chordacanales in einen der Dotterzellenschicht der Sauropsiden entsprechenden Abschnitt der ventralen Zellenblase durchbricht (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 7 und 11 rechte Seite). Aber nicht einmal sämtliche Elemente des dorsalen Entodermfeldes (des dorsalen Urmundbezirkes) kommen bei der Bildung des Darmepithels in Verwendung, weil ja die Bodenplatte des Urdarmsäckchens (oder Chordacanales) dehiscent wird und fast in ganzer Ausdehnung durchbricht. Die ventrale Darmwand wird dann bei der Abschnürung des Embryos von den benachbarten, erhalten gebliebenen Theilen der Urdarmwand ergänzt. Dieser ventrale Wandabschnitt der Urdarmhöhle ist also bereits bei den holoblastischen Anamniern, deren Urdarmhöhle noch einheitlich ist, abortiv geworden. So wird also nicht einmal das invaginierte Entoderm des dorsalen Urmundbezirkes zur Bildung des Darmepithels des Embryos verbraucht, das Entoderm des ventralen Urmundbezirkes nimmt an dieser Leistung schon bei den holoblastischen Anamniern nicht mehr theil. Insofern wäre es vollkommen gleichgültig, wenn das Entoderm des ventralen Urmundbezirkes die ganze Wand des inneren Keimblattes (Taf. LXXXIII, Fig. 11 und 7 linke Seite) bilden würde und die den Dotterzellen der Amphibien entsprechenden Elemente der Säugerblastula fehlten. Jener Durchbruch des Bodens der dorsalen Urdarmhöhle und die unmittelbare Vereinigung der beiden von dem dorsalen und dem ventralen Entodermfelde gebildeten Zellschichten würde dann in ganz auffälliger Weise die secundäre Vereinigung der beiden Urmundgebiete erkennen lassen, die im Laufe der Phylogenese als Theile einer ursprünglich einheitlichen Bildung von einander gesondert worden sind. So bilden denn in der That die aus jenem ringförmigen Entoblastwall der Säuger bzw. dem Keimwall der Sauropsiden hervorgehenden Mesoderm- bzw. Blutzellen das einzige sich am Aufbau des Embryos betheiligende Derivat des ventralen Urmundbezirkes — eine Erscheinung, die bei den Vögeln am deutlichsten zu Tage tritt.

Es erweist sich demnach gerade die Untersuchung der sogenannten extraembryonalen ersten Blut- und Gefäßanlagen der Amnioten geeignet, eine Entscheidung in dem so vielfach erörterten Gastrulationsproblem herbeizuführen. Der Gastrulationsprocess verläuft bei den Amnioten nicht vollkommen einheitlich, wie bei den Anamniern, sondern in zwei einander gleichwerthigen Acten, die sich, räumlich von einander getrennt, an zwei durch eine indifferente Zwischenzone gesonderten Stellen der Blastula abspielen. Diese beiden Urmundbezirke entsprechen den dorsalen und ventralen Abschnitten eines einheitlichen Urmundes, die Zwischenzone einem mittleren Abschnitte desselben, der durch Verwachsung seiner Ränder in der Phylogenese obliterirt ist. Diese beiden Abschnitte liefern bei den Amnioten genau dasselbe, was sie bei den Anamniern in räumlichem Zusammenhange bilden. Der dorsale Abschnitt producirt sämtliche Axengebilde des Embryos, das Neuralrohr, die Chorda, die axialen Mesodermflügel, einen Theil des peristomalen Mesoderms und die Darmwand. Der ventrale Urmundbezirk liefert den anderen Endabschnitt des peristomalen Mesoderms und die abortiven Abschnitte des Entoderms, die den ventrocaudalen Theilen des *Amphioxus*-Urdarmes entsprechen. Die rein seitlichen Theile des peristomalen Mesoderms eines Anamniern kommen bei den Amnioten nicht zur Anlage, sie würden jener abortiv gewordenen Zwischenzone entsprechen. Bei denjenigen Formen, deren Keim- bzw. Entoblastwall rudimentär bleibt, ist auch das peristomale Mesoderm des ventralen Urmundbezirkes abortiv geworden. Die scheinbar extraembryonale Blut- und Gefäßbildung wird dann ausschliesslich vom peristomalen Mesoderm des dorsalen Urmundbezirkes besorgt. In diesem Falle wird dann der Embryo ausschliesslich von dem dorsalen Zellterritorium gebildet. Im ersteren Falle treten in den Organismus des Embryos lediglich die vom peristomalen Mesoderm der ventralen Urmundbezirke gelieferten Blutzellen ein. — Im zeitlichen Ablaufe der ersten Entwicklungsvorgänge besteht insofern ein (ganz nebensächlicher) Unterschied, als die Vorgänge im ventralen Urmundbezirke früher sichtbar werden, als im dorsalen. Die Obliteration des ventralen Urmundrandes ist bereits vollzogen, bevor im dorsalen Urmundgebiet die Invagination einsetzt. Dieser Anachronismus rechtfertigt jedoch nicht die Unterscheidung zweier Gastrulationsphasen, wie dies von HERTWIG, KEIBEL, HUBRECHT u. A. vorgeschlagen wurde. Denn nicht die zeitliche Differenz im Ablaufe der Prozesse, sondern die räumliche Trennung der betreffenden, einem ursprünglich einheitlichen Urmundbezirk entstammenden Zellterritorien ist das für die Amnioten charakteristische Moment. Ferner ist daran festzuhalten, dass bei der ersten Phase HERTWIG's u. A. nicht das Entoderm der gesamten Embryonalanlage, sondern nur das abortive Entoderm des Dottersackes gebildet wird, das Darmepithel vielmehr ausschliesslich vom Entoblast des dorsalen Urmundbezirkes stammt, dass ferner ein Theil der extraembryonalen Blut- und Gefäßanlagen von jeder Zellschichte gebildet wird, die bei der sogenannten ersten Phase entsteht. — Es empfiehlt sich daher, von zwei Gastrulationsacten zu sprechen, die sich im dorsalen und ventralen Urmundbezirk vollziehen. — Der normale Ablauf der Differenzirungsprozesse in diesen beiden Urmundbezirken wird durch deren räumliche Sonderung nicht beeinflusst.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die oben erörterten frontalen Durchschnürungen hinweisen, die SPEMANN (1903) an *Triton*-Keimen vorgenommen hat. Auf diese Weise konnte SPEMANN das, was sich in der Phylogenese der Amnioten am Urmunde vollzogen hat, die Sonderung eines ursprünglich einheitlichen Urmundes in einen dorsalen und ventralen Abschnitt, auf experimentellem Wege mit demselben Erfolge erreichen. — Für das Eintreten eines solchen Vorganges bot die Dotteransammlung am vegetativen Pole entschieden ein begünstigendes Moment dar. Dadurch wurde der Urmundrand immer weiter ausgedehnt und dessen ventrale und seitliche Abschnitte bei ihrem Bestreben, sich der dorsalen Urmundlippe zu nähern, gezwungen, über den vorwiegend in den centralsten Theilen des vegetativen Poles aufgespeicherten Dotter vorzuwachsen. Bei dotterarmen Meroblastiern, den Teleostiern z. B., war es der ventralen Urmundlippe noch möglich, den ganzen Dotter zu umwachsen und das Dotterloch dorsalexcentrisch einzuengen. Bei den dotterreicheren Selachiern hingegen hat dies die vermehrte Dotteransammlung augenscheinlich verhindert. Schon frühzeitig wachsen die seitlichen Rand-

abschnitte des Urmundes einander entgegen und verschmelzen miteinander unter Bildung der medianen Dottersacknaht, die am ventralen Urmundrande endigt. Es ist somit selbstverständlich, dass diese partielle Connascenz der Urmundränder nicht von der ventralen Lippe ausgehen kann, denn diese hat ja zunächst den grössten Umfang der Dottermasse zu umwachsen, sondern von den der dorsalen Umundlippe benachbarten seitlichen Randabschnitten, die bei ihrer Ausbreitung in der Medianebene zusammenstossen. An dieser für die Connascenz die günstigsten Bedingungen darbietenden Stelle dürfte denn auch in der Phylogenese der Amnioten die Vereinigung der den Dotter umwachsenden Urmundränder eingesetzt haben, welcher Vorgang im Bereiche der ventralen Lippe sein Ende erreichte. In der Ontogenese wiederholt sich dieser Vorgang nur in seiner Endphase, die mittleren Urmundabschnitte werden überhaupt nicht mehr angelegt; das Blastoderm bleibt in ihrem Bereiche einschichtig und liegt unmittelbar der Dotterzellenschichte auf, es erscheint an dieser Stelle nicht mehr zur Bildung eines Urmundbezirkes qualificirt. —

Das Literaturverzeichnis, die Buchstabenerklärung für die Textabbildungen, das Sachregister und das Vorwort werden dem zweiten Theile beigegeben, der voraussichtlich binnen Jahresfrist erscheinen wird.

Die Tafeln LXXVI—LXXIX gehören dem zweiten Theile zu. Ueber die dargestellten Befunde wurde bereits vorläufig berichtet. (Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, Genf 1905, p. 25—31; Anatomischer Anzeiger, Bd. XXVIII, 1906, p. 257—272; Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, Rostock 1906, p. 115—131.)

Dieselbe Orthographie wie in den übrigen Lieferungen der Zoologischen Forschungsreisen.

Tafel XLIV.

Tafel XLIV.

Erste Anlage des Kopfes. Stadium 23–26.

Seitenansichten von Wachsplattenreconstructionen nach Schnittserien von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 23–26 (SEMON).

Modelle bei 75-facher, die Abbildungen bei 25-facher Vergrößerung hergestellt.

Die mit ungeraden Ziffern bezeichneten Abbildungen stellen die Seitenansichten nach theilweiser Entfernung des Ektoderms der Körperdecke (mit freigelegtem Mesodermmantel); die mit geraden Ziffern bezeichneten Abbildungen dieselben Modelle nach Entfernung des Mesodermmantels (mit freigelegtem Entoderm und den vorderen Mesodermkeimen) dar. Es wurden die vorderen zwei Drittel der Embryonen dargestellt. (Hintere Abschnitte auf Taf. LVII/LVIII.)

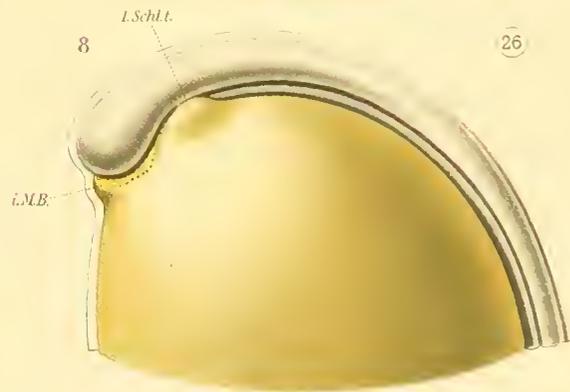
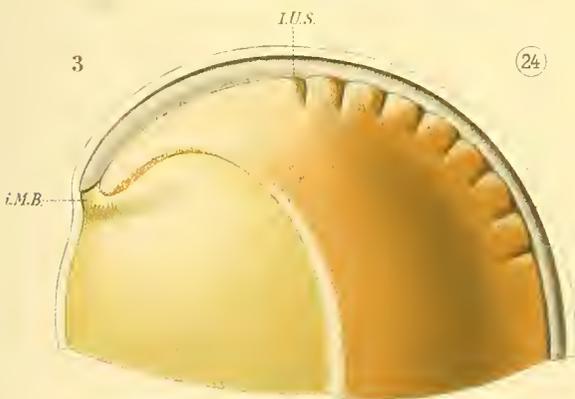
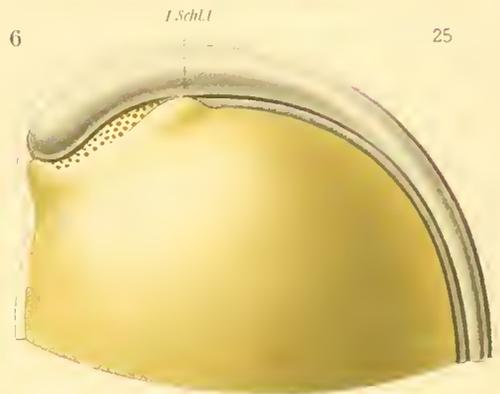
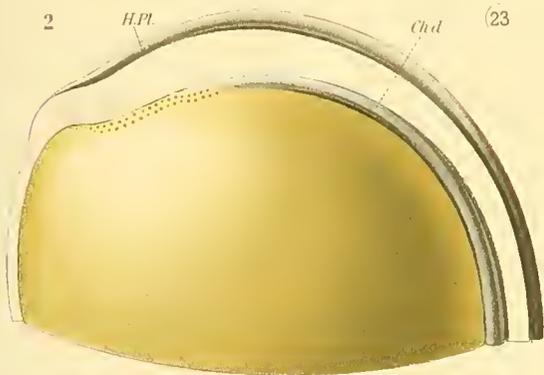
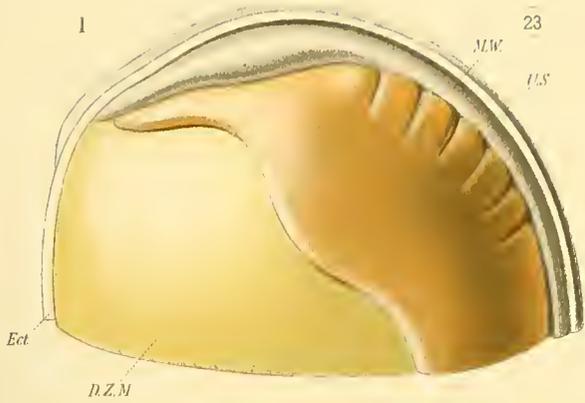
In allen Abbildungen:

Ektoderm grau,
Entoderm und Dotterzellenmasse gelb,
Mesoderm ockerbraun,
Chordablastem (Chorda dorsalis) grün.

Bezeichnungen:

<i>Ect.</i> Ektoderm,	<i>M. w.</i> Medullarwulst,
<i>Ch. d.</i> Chorda dorsalis (Chordablastem),	<i>Schl. t. 1</i> erste Schlundtasche,
<i>H. pl.</i> Hirnplatte,	<i>U. s.</i> Dorsalsegment.
<i>i. M. b.</i> innere Mundbucht,	

- Fig. 1, 2. Seitenansichten einer *Ceratodus*-Neurula aus Stadium 23 (SEMON).
„ 3, 4. Seitenansichten eines *Ceratodus*-Embryos aus Stadium 24 (SEMON).
„ 5, 6. Seitenansichten eines *Ceratodus*-Embryos aus Stadium 25 (SEMON).
„ 7, 8. Seitenansichten eines *Ceratodus*-Embryos aus Stadium 26 (SEMON).
-



Tafel XLV—XLVI.

Tafel XLV—XLVI.

Gestaltung des Vorderkörpers während der Stadien 27—34.

Seitenansichten von Wachsplattenreconstructionen nach Schnittserien von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 27—34. Von den Embryonen aus den Stadien 27 und 28 wurde die vordere Hälfte, von denen aus den Stadien 28—34 das vordere Körperdrittel dargestellt. (Die übrigen, hinteren Abschnitte der Modelle sind auf Taf. LVII/LVIII dargestellt.)

Die Modelle wurden bei 75-facher Vergrößerung angefertigt, die Abbildungen stellen das 25-fache der natürlichen Grösse dar.

Die mit ungeraden Ziffern bezeichneten Abbildungen zeigen die Seitenansichten nach Entfernung der ektodermalen Körperdecke (mit freigelegtem Mesoderm); die mit geraden Ziffern bezeichneten Abbildungen zeigen das Entoderm freigelegt.

In der beigefügten Pause ist das Auftreten und die Ausbreitung der freien Mesodermzellen dargestellt (Angioskleroblastem, Angiohämoblastem.)

In allen Abbildungen:

Ektoderm . . grau.
Entoderm . . gelb,
Mesoderm . . ockerbraun,
Chorda dorsalis grün.

Bezeichnungen:

<i>A. h. bl.</i> Angiohämoblastem (peristomales Mesoderm),	<i>Hyp. ph.</i> Hypophyse,
<i>Aug. bl.</i> Augenblasen,	<i>i. M. b.</i> innere (entodermale) Mundbucht,
<i>Ch. d.</i> Chorda dorsalis,	<i>K. h. 2</i> zweite (prämandibulare) Kopfhöhle,
<i>Cil. pl.</i> Ciliarplakode,	<i>K. h. 3</i> dritte (mandibulare) Kopfhöhle,
<i>Ggl. l.</i> Ganglienleiste,	<i>Md. bg.</i> Mandibularbogen,
<i>Ggl. max. md.</i> Ganglion maxillomandibulare,	<i>M. h.</i> Mittelhirn,
<i>Ggl. ophth.</i> Ganglion ophthalmicum,	<i>P. h.</i> Pericardialhöhle,
<i>Gr. f.</i> Grenzfalte,	<i>Rh. e.</i> Rhombencephalon,
<i>H. f.</i> Hirnfalte,	<i>Schl. t. 1, 2, 3.</i> erste, zweite, dritte Schlundtasche,
<i>H. bl.</i> Hörbläschen,	<i>U. s. (w.) 1</i> Dorsalsegment 1,
<i>H. gr.</i> Hörgrübchen,	<i>V. n.</i> Vorniere,
<i>H. pl.</i> Hörplakode,	<i>V</i> Trigemiusanlage,
<i>H. bg.</i> Hyoidbogen,	<i>VII VIII</i> Acusticofacialanlage,
<i>H. ch.</i> Hypochorda,	<i>IX-X</i> Glossopharyngeus-vagusanlage.

Fig. 1, 2. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 27.
„ 3, 4. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 28.
„ 5, 6. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 29.
„ 7, 8. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 30.
„ 9, 10. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 31.
„ 11, 12. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 32.
„ 13, 14. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 33.
„ 15, 16. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 34.



Tafel XLVII—XLVIII.

Tafel XLVII—XLVIII.

Gestaltung des Vorderkörpers während der Stadien 38—42.

Seitenansichten von Wachsplattenreconstructionen nach Schnittserien von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 35 $\frac{1}{2}$ —42. — Vordere Körperabschnitte, etwa bis zum 9. Dorsalsegmente.

Die Modelle wurden bei 75-facher Vergrößerung angefertigt, die Abbildungen im Grössenverhältniss 25:1.

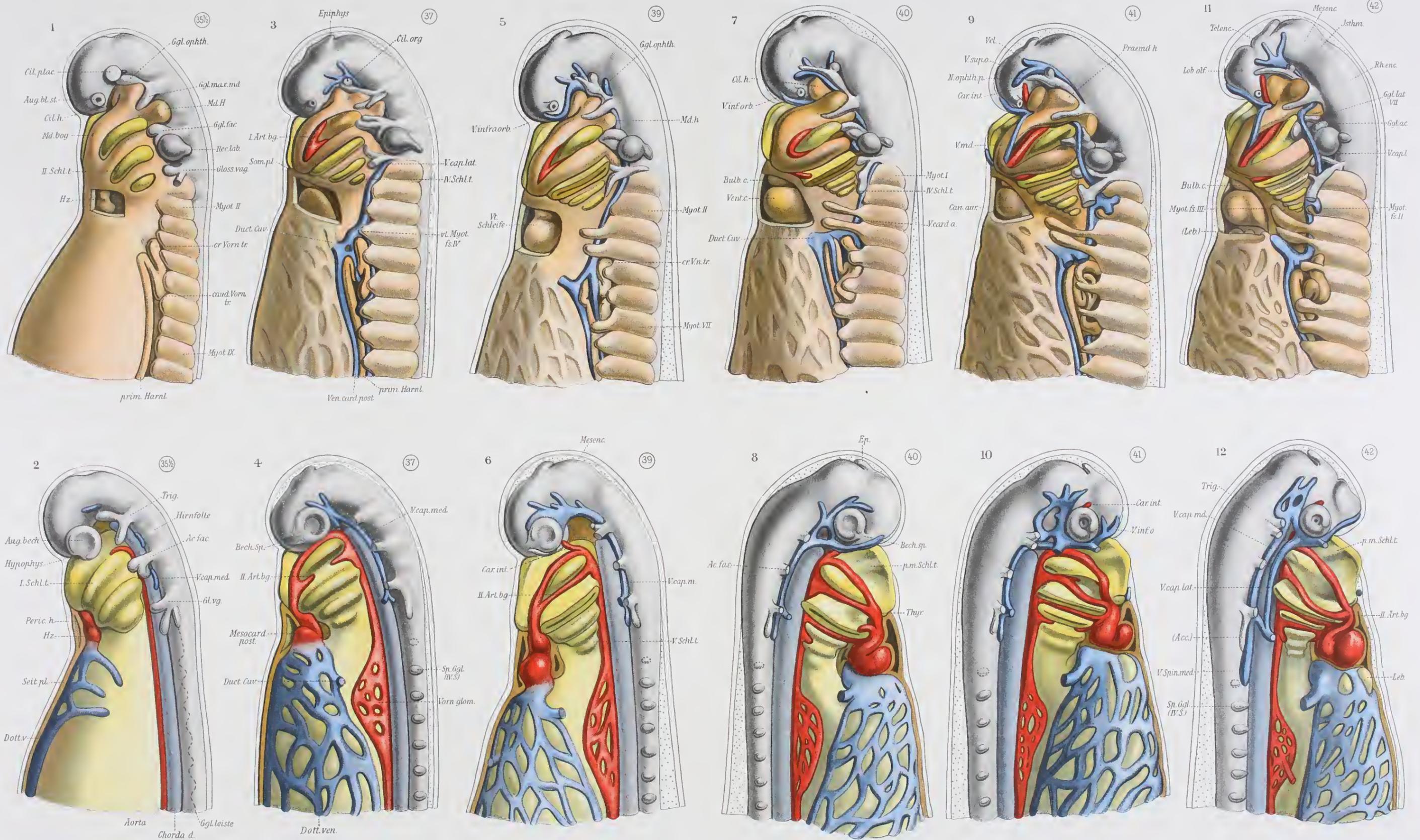
In allen Abbildungen:

Ektoderm und dessen Derivate grau,
 Entoderm und Dotterzellenmasse gelb,
 axiales Mesoderm ockerfarben,
 Arterien roth,
 Venen blau.

Bezeichnungen:

<i>Acc.</i> Accessoriusanlage,	<i>Lob. olf.</i> Telencephalon,
<i>Ac. fac.</i> Acusticofacialisanlage,	<i>Md. bg.</i> Mandibularbogen,
<i>Ao.</i> Aorta,	<i>Md. h.</i> Mandibularhöhle,
<i>Art. bog. 1</i> Arterienbogen 1,	<i>Mesenc.</i> Mesencephalon,
<i>Aug. b.</i> Augenbecher,	<i>Mesoc. post.</i> Mesocardium posterius,
<i>Aug. bl. st.</i> Augenblasenstiel,	<i>Myot. 2</i> Myotom 2,
<i>Bech. sp.</i> Becherspalte,	<i>N. ophth. prof.</i> Nervus ophthalmicus profundus,
<i>Bulb. c.</i> Bulbus cordis,	<i>Peric. h.</i> Pericardialhöhle,
<i>c. V. n. tr.</i> caudaler Vornierentrichter,	<i>Prämd. h.</i> Prämandibularhöhle,
<i>Can. aur.</i> Canalis auricularis,	<i>p. md. Schl.</i> prämandibulare Schlundtasche,
<i>Car. int.</i> Carotis interna,	<i>prim. Hl.</i> primärer Harnleiter (Vornierengang),
<i>Ch. d.</i> Chorda dorsalis,	<i>Rec. lab.</i> Recessus labyrinthi,
<i>Cil. h.</i> Ciliarhöhle (Mesodermwand),	<i>Rh. enc.</i> Rhombencephalon,
<i>Cil. o.</i> Ciliarknötchen,	<i>Schl. t. 2</i> Schlundtasche 2,
<i>Cil. plak.</i> Ciliarplakode,	<i>Seit. pl.</i> Seitenplatten,
<i>cr. V. n. tr.</i> cranialer Vornierentrichter,	<i>Sp. ggl.</i> Spinalganglion,
<i>Dott. v.</i> Dottervene (Vena subintestinalis),	<i>Telenc.</i> Ganglion habenulae (!),
<i>Duct. Cuv.</i> Ductus Cuvieri,	<i>Thyr.</i> Thyreoidea,
<i>Epiph.</i> Epiphyse,	<i>Trig.</i> Trigemini-complex,
<i>Ggl. ac.</i> Ganglion acusticum,	<i>Vel.</i> Velum transversum,
<i>Ggl. fac.</i> Ganglion faciale,	<i>V. cap. med. (lat.)</i> Vena capitis medialis (lateralis),
<i>Ggl. lat. fac.</i> Lateralganglion des Facialis,	<i>V. card. ant. (post.)</i> Vena cardinalis anterior (posterior),
<i>Ggl. l.</i> Ganglienleiste,	<i>V. inf. orb.</i> Vena infraorbitalis,
<i>Ggl. max. md.</i> Ganglion maxillomandibulare,	<i>V. md.</i> Vena mandibularis,
<i>Ggl. ophth.</i> Ganglion ophthalmicum,	<i>V. spin. med.</i> Vena spinalis medialis,
<i>Ggl. vag.</i> Ganglion vagi,	<i>V. supr. orb.</i> Vena supraorbitalis,
<i>Gl. vg.</i> Anlage des Glossopharyngeusvaguscomplexes,	<i>vt. Myotomfts.</i> ventraler Myotomfortsatz,
<i>Hz.</i> Herzschnlauch,	<i>Vent. c.</i> Ventriculus cordis,
<i>Hyp. ph.</i> Hypophyse,	<i>Vent. schl.</i> Ventrikelschleife,
<i>Isthm.</i> Isthmus,	<i>V. n. gl.</i> Vornierenglomerulus.
<i>Leb.</i> Leber,	

- Fig. 1, 2. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 35 $\frac{1}{2}$.
 „ 3, 4. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 37.
 „ 5, 6. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 39.
 „ 7, 8. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 40.
 „ 9, 10. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 41.
 „ 11, 12. Seitenansichten eines Embryos aus dem Stadium 42.



Tafel LVII—LVIII.

Tafel LVII—LVIII.

Anlage und Gestaltung des hinteren Körperabschnittes während der Stadien 21—43.

Seiten- und Ventralansichten der Wachsplattenreconstructionen von *Ceratodus*-Embryonen.

Die Modelle wurden bei 75-facher Vergrößerung angefertigt, die Abbildungen stellen das 25-fache der natürlichen Grösse dar.

In allen Abbildungen:

Ektoderm und dessen Derivate . . .	grau,
Entoderm und Dotterzellenmasse . . .	gelb,
Mesoderm	ockerfarben,
Arterien	rot,
Venen	blau.

Bezeichnungen:

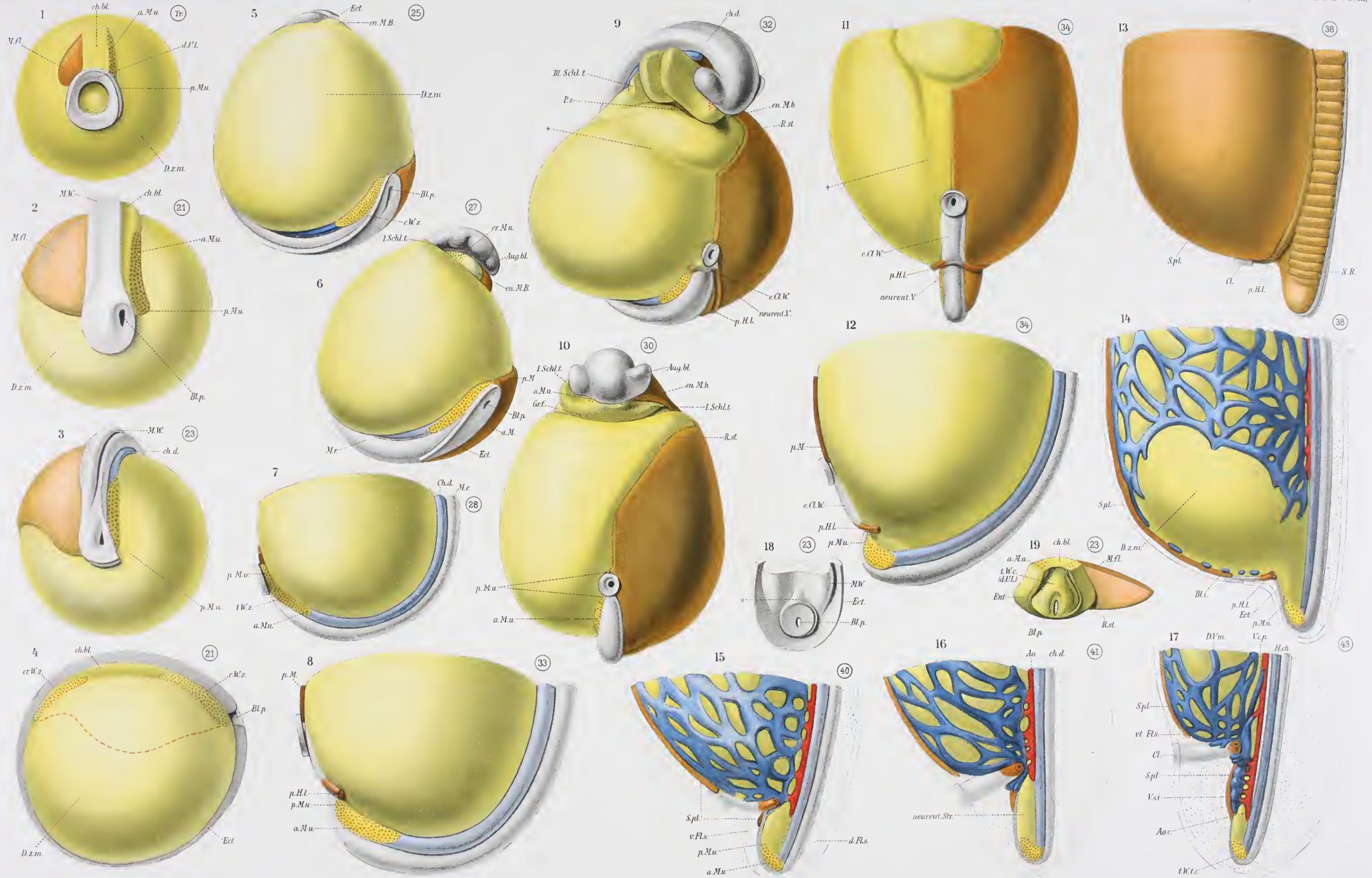
<i>Ao.(c.)</i> Aorta (caudalis),	<i>f. M.z.</i> freie Mesodermzellen,
<i>Aug.bl.</i> Augenblasen,	<i>Hyp.ch.</i> Hypochorda,
<i>ax. M.u.</i> axialer Mesodermkeim,	<i>Med.w.</i> Medullarwulst,
<i>Bl.p.</i> Blastoporus,	<i>Mes.fl.</i> Mesodermflügel,
<i>Bl.i.</i> Blutinsel (Angiohämoblastem),	<i>N.r.</i> Neuralrohr,
<i>c. M.u.</i> Mesodermursprungszone des hinteren axialen Keimbezirkes,	<i>N.e.V.</i> neuroenterische Verbindung,
<i>Ch.</i> Chorda dorsalis,	<i>P.s.</i> Pericardialsack,
<i>Ch.bl.</i> Chordablastem,	<i>p. M.(u.)</i> peristomales Mesoderm(keim),
<i>cr. M.u.</i> Mesodermursprung des cranialen axialen Keimbezirkes,	<i>p. H.l.</i> primärer Harnleiter,
<i>d. U.l.</i> dorsale Urmundlippe,	<i>R.st.</i> peristomal entstandener Randstreif des Mesoderms,
<i>D.pf.</i> Dotterpfropf,	<i>Schl.t.</i> Schlundtasche,
<i>D.z.m.</i> Dotterzellenmasse,	<i>Seit.pl.</i> Seitenplatten,
<i>Ect.</i> Ektoderm,	<i>T.W.z.</i> terminale Appositionszone (axialer Keimbezirk),
<i>Ent.</i> Entoderm,	<i>V.c.p.</i> Vena cardinalis posterior,
<i>ent. M.b.</i> entodermale Mundbucht,	<i>V.subint.c.</i> Schwanzabschnitt der Subintestinalvene,
	<i>vt. Fl.s.</i> ventraler Flossensaum.

- Fig. 1. Ansicht einer *Triton*-Gastrula vom vegetativen Pole aus (Stadium der Fig. 21, Taf. LXXXI/LXXXII). Das Ektoderm rings um den Urmund abgetragen, Chordablastem, Mesoderm, Entoderm und die Dotterzellenmasse freigelegt. Rechterseits die Mesodermflügel an der Ursprungszone abgetragen. (Der äussere Umfang ist im Verhältniss etwas zu gross gezeichnet.)
- „ 2. Ansicht einer *Ceratodus*-Gastrula (Stadium 21), vom vegetativen Pole aus (etwas von der Seite) gesehen. Auf der rechten Seite das Ektoderm bis zur Medianebene und rings um den Blastoporus, auf der anderen Seite lateral vom Medullarwulst abgetragen. Freilegung der dorsalen Urdarmwand.
- „ 3. Ansicht einer *Ceratodus*-Gastrula aus dem Stadium 23. Dieselbe Darstellung wie in der vorhergehenden Abbildung.
- „ 4. Seitenansicht einer *Ceratodus*-Gastrula aus dem Stadium 21 (dasselbe Modell wie in Fig. 2). Ektoderm bis zur Medianebene entfernt, das Mesoderm an den beiden Ursprungsstellen abgetragen.
- „ 5. Ansicht der Urmundregion eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 25. (Etwas schief von der Seite gesehen.) Das Mesoderm an seiner hinteren Ursprungszone abgetragen. Freilegung des axialen und peristomalen Mesodermkeimes und des Chordablastems.
- „ 6. Ansicht der Urmundregion eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 27. Dieselbe Darstellung wie in der Fig. 5.
- „ 7. Seitenansicht der Urmundregion (terminaler Abschnitt des axialen Keimbezirkes) eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 29 mit freigelegtem axialen und peristomalen Mesodermkeim.
- „ 8. Seitenansicht des hinteren Körperendes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33. Aeusseres Ektoderm rings um die Cloake abgetragen; ektodermale Cloakenwand, Einmündungsstellen der primären Harnleiter, neuroenterische Verbindung und terminale Appositionszone freigelegt.
- „ 9. Ventralansicht eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 32 (etwas von der rechten Seite gesehen). Ektoderm und die eine Hälfte des Mesoderms entfernt.
- „ 10. Ventralansicht eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 31. Ektoderm und die eine Hälfte des Mesoderms entfernt, axiale und peristomale Mesodermkeime.
- „ 11. Ventralansicht des distalen Körperendes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Dieselbe Darstellung wie in der Fig. 9.
- „ 12. Seitenansicht der distalen, hinteren Körperhälfte eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Dasselbe Modell wie in Fig. 10.
- „ 13. Seitensansicht des hinteren Körperdrittels eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 38. Ektoderm entfernt.
- „ 14—17. Seitenansichten des hinteren Körperabschnittes von *Ceratodus*-Embryonen aus den Stadien 38, 40, 41 und 43. Aeusseres Ektoderm und das Mesoderm entfernt.
- „ 18. Innenansicht des distalen Abschnittes der Medullarwülste einer *Ceratodus*-Neurula aus dem Stadium 23.
- „ 19. Innenansicht der dorsalen Urdarmwand. Dasselbe Modell wie in Fig. 3 (Stadium 23).

Greil. Entwickl. d. Kopfes u. d. Tiefalsystems v. Ceratodus Forsteri.

JEN. DENKSCHRIFTEN Bd IV

Semon. Forschungsreisen Bd I Taf. IVII + IVIII.



Tafel LIX—LX.

Tafel LIX—LX.

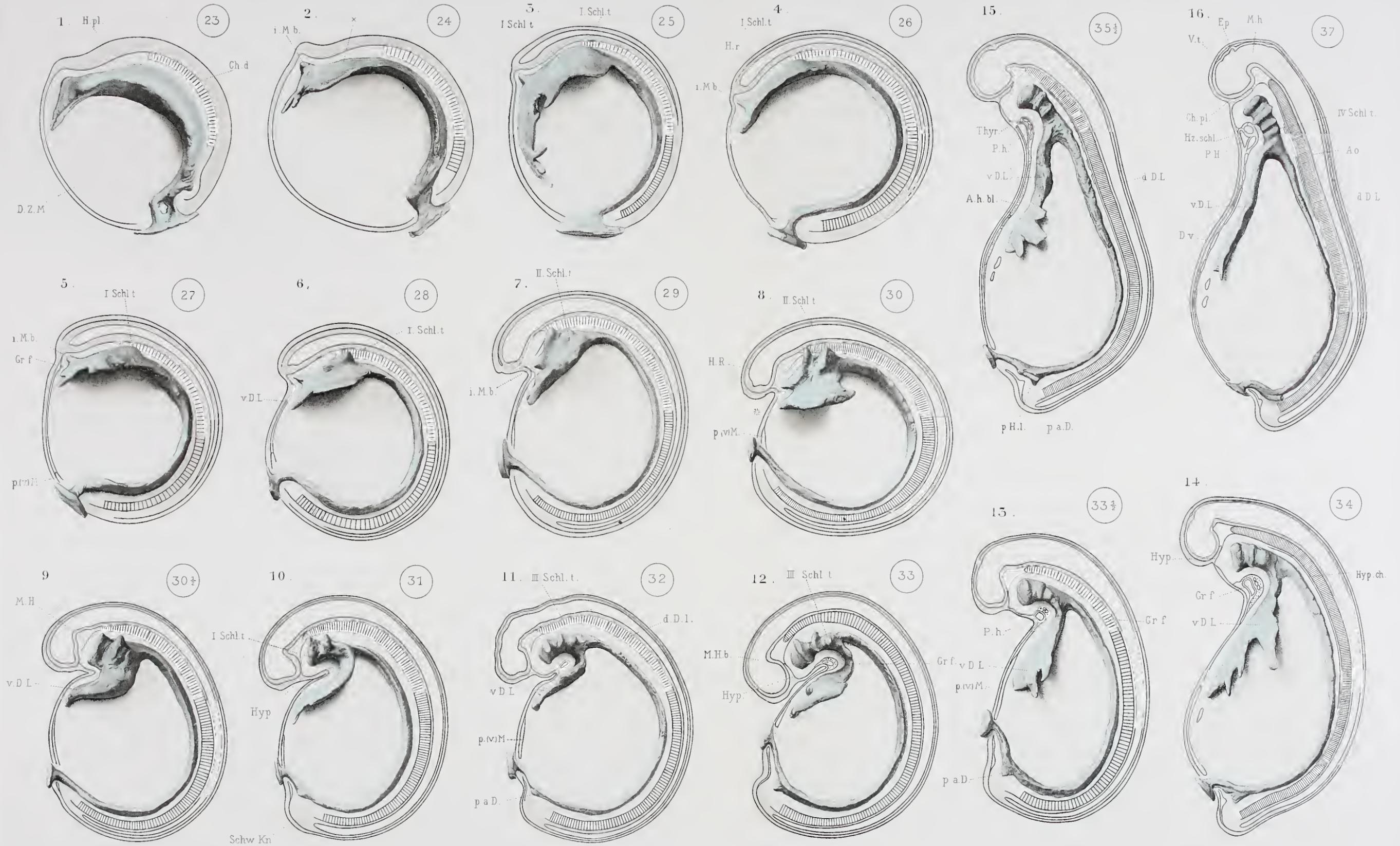
Gestaltung der Darmhöhle während der Stadien 23—37.

Fig. 1—14. Reproduktionen von Medianschnittbildern mit eingelegten Wachsplattenreconstructionen der inneren Oberfläche des Entoderms bei *Ceratodus*. (Ausgussmodelle.) (Nach Photogrammen reproducirt.)

Bezeichnungen:

<i>A. h. bl.</i> Angiohämoblastem (Blutzellenstränge),	<i>Hyp. ch.</i> Hypochorda,
<i>Ao.</i> Aorta,	<i>Hypoph.</i> Hypophyse,
<i>Ch. pl.</i> Chiasmaplatte,	<i>M. h.</i> Mittelhirn,
<i>Ch. d.</i> Chorda dorsalis,	<i>M. H. b.</i> Mittelhirnbeuge,
<i>d. D. l.</i> dorsales Darmlumen,	<i>p. a. D.</i> proximaler Abschnitt des Canalis neurentericus,
<i>D. v.</i> Dottervene,	<i>P. h.</i> Pericardialhöhle,
<i>D. z. m.</i> Dotterzellenmasse,	<i>p. (v.) M.</i> peristomales (ventrales) Mesoderm,
<i>e. M. b.</i> entodermale Mundbucht,	<i>Schl. t. 1</i> Schlundtasche 1,
<i>Ep. ph.</i> Epiphyse,	<i>Schw. kn.</i> terminale Appositionszone (Stadium 31) —
<i>Gr. f.</i> Grenzfalte,	Schwanzknospe ab Stadium 33,
<i>Hz. sch.</i> Herzschlauch,	<i>Thyr.</i> Thyreoidea,
<i>H. pl.</i> Hirnplatte,	<i>V. t.</i> Velum transversum,
<i>H. r.</i> Hirnrrohr,	<i>v. D. l.</i> ventrales Darmlumen.

Die in Kreisen gesetzten Nummern geben die betreffenden Stadien an.



Tafel LXII—LXIII.

Tafel LXII—LXIII.

Gestaltung des Vorderkörpers während der Stadien 32—41.

(Entoderm und Gefässsystem.)

Dorsal- und Ventralansichten von Wachsplattenreconstructionen.

Die Modelle wurden bei 120-facher Vergrößerung angefertigt. Die Abbildungen stellen das 33-fache der natürlichen Grösse dar.

Bezeichnungen:

<i>Ao.</i> Aorta,	<i>Hyp.</i> Hypophyse,
<i>Ao. an.</i> Anastomose der beiden Aortenwurzeln,	<i>or. B. z.</i> orale Berührungszone des vorderen Darm-
<i>Art. bog. 1</i> erster Arterienbogen,	endes mit dem Ektoderm,
<i>B. c.</i> Bulbus cordis,	<i>or. D. a.</i> orales Darmende,
<i>Car. int.</i> Carotis interna,	<i>Peric.</i> Pericardium,
<i>cr. Tr. a.</i> cranialer Truncusast,	<i>p. m. S. l.</i> prämandibulare Sinneslinie,
<i>d. Ao. w.</i> Aortenwurzel,	<i>R. pl.</i> Riechplatte,
<i>d. D. l.</i> dorsales Darmlumen,	<i>Schl. t. 1</i> Schlundtasche 1,
<i>Dott. v.</i> Dottervenen,	<i>Sin. ven.</i> Sinus venosus,
<i>D. z. m.</i> Dotterzellenmasse,	<i>Thyr.</i> Thyreoidea,
<i>D. C.</i> Ductus Cuvieri,	<i>Tr. art.</i> Truncus arteriosus,
<i>l. G. schl.</i> laterale Gefässschlinge des primären Arterien-	<i>V. card. ant. (post.)</i> Vena cardinalis anterior (posterior),
bogens,	<i>Ven. sch.</i> Venenschenkel,
<i>Gr. f.</i> Grenzfalte,	<i>vt. D. l.</i> ventrales Darmlumen,
<i>Hyobr. pl.</i> Hyobranchialplakode,	<i>Vt. c.</i> Ventriculus cordis,
<i>Hyomd. pl.</i> Hyomandibularplakode,	<i>V. n. gl.</i> Vornierenglomerulus.
<i>Hyp. ch.</i> Hypochorda,	

- Fig. 1. Dorsalansicht des Entoderms und Innenansicht des ventralen Ektoderms der Kopfanlage eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 32.
- „ 2. Dasselbe Modell, Ansicht des Entoderms von vorn und ventral.
- „ 3. Dasselbe Modell — Innenansicht des Ektoderms der Ventralseite des Vorderkopfes.
- „ 4. Innenansicht des Ektoderms der Ventralseite des Vorderkopfes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33.
- „ 5. Dorsalansicht des Entoderms und Innenansicht des Ektoderms des Vorderkopfes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34.
- „ 6. Ventral- und Seitenansicht des Entoderms des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34.
- „ 7. Relief der inneren Oberfläche des Darmlumens vom selben Embryo (Ausgussmodell).
- „ 8. Dorsalansicht des Entoderms und Innenansicht des ventralen Ektoderms des Vorderkopfes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 37/38.
- „ 9. Ventralansicht des Entoderms, des Herzens und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 37/38.
- „ 10. Dorsalansicht des Entoderms und der axialen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 37/38.
- „ 11. Ventralansicht des Entoderms und des Gefässsystems des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 39.
- „ 12. Dorsalansicht des Entoderms und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 39.
- „ 13. Ventralansicht des Entoderms und des Gefässsystems des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 40.
- „ 14. Dorsalansicht des Entoderms und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 40.
- „ 15. Ventralansicht des Entoderms und des Gefässsystems des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 41.
- „ 16. Dorsalansicht des Entoderms und der grossen Gefässe des Vorderkörpers eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 41.

Tafel LXXII—LXXIII.

Tafel LXXII—LXXIII.

Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Präparate: Fig. 1—4, 8, 9: Paracarmin-Bleu de Lyon; 5—7, 10: Karmin-Pikrinsäure.
Vergrößerung 210-fach.

Bezeichnungen:

<i>A.h.bl.</i> Angiohämoblastem,	<i>f.M.z.</i> freie Mesodermzellen,
<i>Ao.</i> Aorta,	<i>Ggl.ac.fac.</i> Ganglion acusticofaciale,
<i>Aug.bl.</i> Augenblase,	<i>Ggl.vag.</i> Ganglion vagi,
<i>ax.Mes.</i> axiales Mesoderm,	<i>Gef.z.</i> Gefäßzellen,
<i>Bl.z.(st.)</i> Blutzellen(-strang),	<i>Hörbl.</i> Hörbläschen,
<i>Br.bg.</i> Branchialbogen,	<i>Hyomd.plak.</i> Hyomandibularplakode,
<i>Br.pl.</i> Branchialplakode,	<i>Hypoch.</i> Hypochorda,
<i>Cil.mes.</i> Ciliarmesoderm,	<i>Kiem.d.</i> Kiemendarm,
<i>Ch.d.</i> Chorda dorsalis,	<i>Md.bg.</i> Mandibularbogen,
<i>Cil.plak.</i> Ciliarplakode,	<i>Myot.(fts.)</i> Myotom(-fortsatz),
<i>D.sch.</i> Deckschichte des Ektoderms,	<i>or.D.e.</i> orales Darmende,
<i>D.z.m.</i> Dotterzellenmasse,	<i>Peric.h.</i> Pericardialhöhle,
<i>Ent.k.</i> orales Darmende (Entoblastkiel),	

- Fig. 1. Querschnitt durch das dorsale Ende der ersten Schlundtasche und die Anlage des Acusticofacialis eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 35.
- „ 2. Querschnitt durch die in Abschnürung begriffene Ciliarplakode eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33.
- „ 3. Querschnitt durch das Gebiet der entodermalen Grenzfalte (Abschnürungsfalte) eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 31. Zwischen den beiden Blättern der entodermalen Grenzfalte (ventrale Wand des Kiemendarmes und vordere Wand des ventralen Darmlumens) der vorderste Seitenplattenabschnitt (Pericardsäcke). Zwischen diesem und dem Entoderm die Endocardzellen.
- „ 4. Querschnitt durch das Gebiet der entodermalen Grenzfalte eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33 (Pericardsäcke, Endocardium, Angiohämoblastem).
- „ 5. Querschnitt durch die ventrolateralen Abschnitte der beiden vorderen Visceralbögen und Schlundtaschen eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. — Axiale Mesodermstränge, freie Mesodermzellen. Beziehungen des oralen Darmendes und der Schlundtaschen zum Ektoderm.
- „ 6. Querschnitt durch das ventrale Ende der ersten Schlundtasche und den vorderen Abschnitt der Pericardialhöhle eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Ansammlung freier Mesodermzellen (Endocardzellen) im Faltenraume der entodermalen Grenzfalte.
- „ 7. Querschnitt durch das Angiohämoblastem und die vordere Wand des ventralen Darmlumens eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Sonderung der Blutzellen von den peripheren Gefäßzellen. Schichtenfolge der ventralen Körperwand. Abgrenzung der einzelnen Schichten.
- „ 8. Längsschnitt durch den proximalen Abschnitt des Angiohämoblastems eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 34. Abgrenzung der einschichtigen, epithelialen Wand des ventralen Darmlumens.
- „ 9. Frontaler Längsschnitt durch den ventralen Abschnitt des 2. Dorsalsegmentes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 43. Topographie des ventralen Myotomfortsatzes.
- „ 10. Ventraler Abschnitt eines Querschnittes durch die caudale Hälfte des 2. Dorsalsegmentes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42. Topographie des zweiten ventralen Myotomfortsatzes.

Tafel LXXIV.

Tafel LXXIV.

Mikroskopische Schnittbilder.

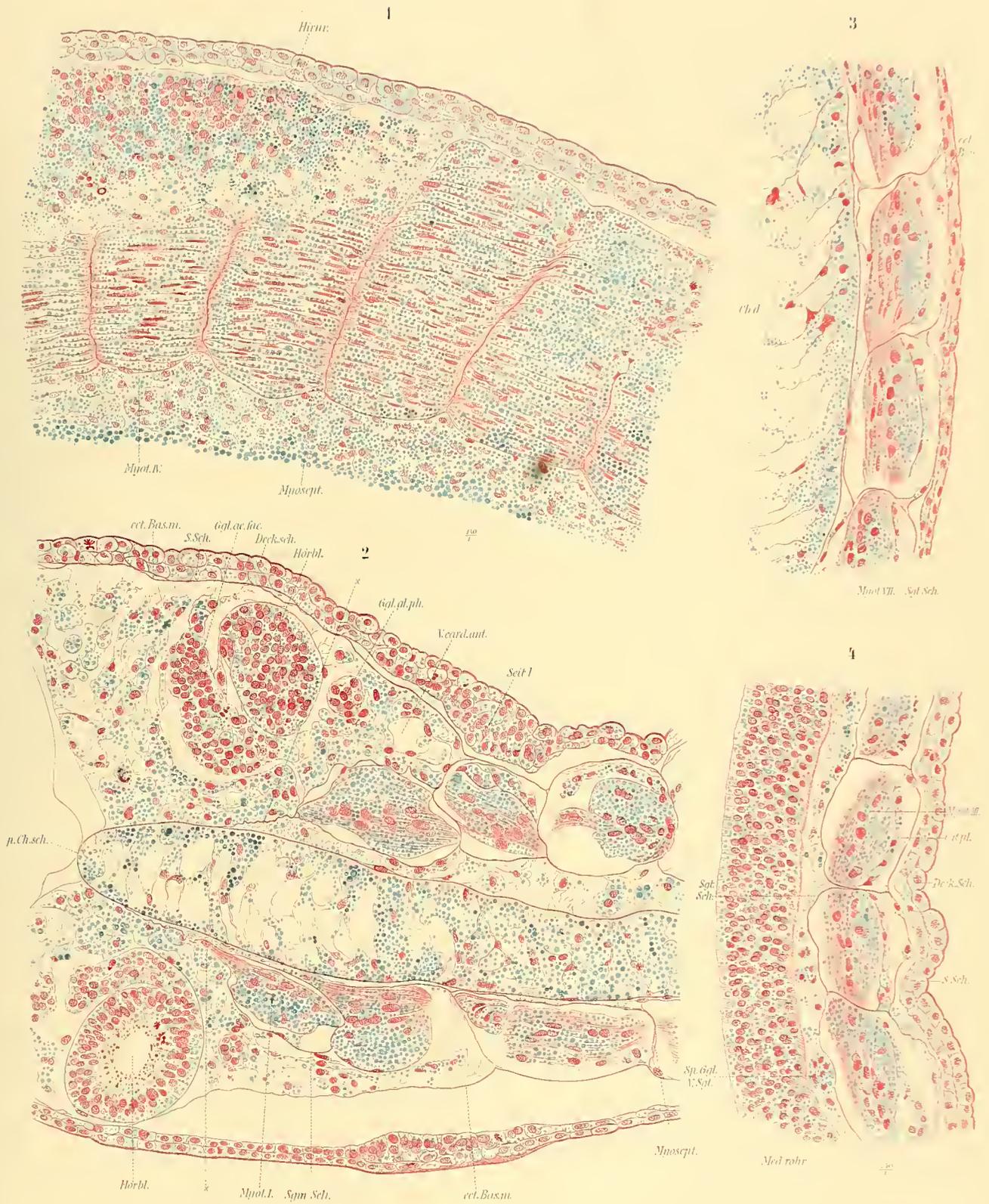
Färbung der Schnitte: Parakarmin-Bleu de Lyon.

Alle Abbildungen bei 140-facher Vergrößerung.

Bezeichnungen:

<i>Ch.</i> Chorda dorsalis,	<i>Myosept.</i> Myoseptum,
<i>Ch.sch.</i> elastische, primäre Chordascheide,	<i>Myot. IV</i> etc. Myotom IV etc.
<i>Cut.pl.</i> Cutisplatte,	<i>S.sch.</i> Sinnesschichte des Ektoderms,
<i>D.sch.</i> Deckschichte,	<i>So.sch.</i> Somitenscheide,
<i>ect.B.m.</i> ektodermale Basalmembran,	<i>Sp.ggl. V</i> V. Spinalganglion,
<i>Ggl.ac.fac.</i> Gánglion acusticofaciale,	<i>V.card.ant.</i> Vena cardinalis anterior (in Fig. 2 rechts irr- thümlich statt Vagusplakode, Seitenlinie),
<i>Ggl.gl.ph.</i> Ganglion glossopharyngei,	+ Verankerung der Somitenscheide bezw. der Dorsal- segmente an das vordere Chordaende.
<i>Hirnr.</i> Hirnröhr,	
<i>Hörbl.</i> Hörbläschen,	

- Fig. 1. Sagittalschnitt durch die Myotome IV—VII eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 33.
- „ 2. Frontalschnitt durch das vordere Chordaende und die vorderen Myotome eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 38.
- „ 3. Frontalschnitt durch die Myotome IV—VII in der Höhe der Chorda dorsalis geführt. *Ceratodus*-Embryo aus dem Stadium 38.
- „ 4. Frontalschnitt durch die Myotome III—V in der Höhe der Spinalganglien geführt. *Ceratodus*-Embryo aus dem Stadium 38.



Tafel LXXVI—LXXVII.

Tafel LXXVI—LXXVII.

Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Präparate: Fig. 1, 2, 8 Karmin-Pikrinsäure, die übrigen Präparate Parakarmin-Bleu de Lyon.
Vergrößerung: Fig. 1 und 2 — 210-fach, Fig. 3—4, 5 — 140-fach, Fig. 6, 7, 8 — 80-fach.

Bezeichnungen:

<i>Art.bg.</i> Arterienbogen,	<i>K.d.</i> Kiemendeckel,
<i>Br.bg.</i> Branchialbogen,	<i>K.kn.</i> Kiemenknötchen,
<i>C.M.</i> centrales, axiales Mesoderm der Visceral- bögen,	<i>O₁</i> Hyomandibularplakode,
<i>Ect.</i> Ektoderm,	<i>O₂</i> Hyobranchialplakode,
<i>Ent.</i> Entoderm,	<i>Operc.a.</i> Operculararterie,
<i>fr.M.z.</i> freie Mesodermzellén,	<i>Operc.m.</i> Opercularmuskel,
<i>Ggl. VII</i> Ganglion faciale,	<i>P.h.</i> Pericardialhöhle,
<i>H.bg.</i> Hyoidbogen,	<i>Schl.(s.)</i> Schlundtasche(septum),
<i>K.da.</i> Kiemendarm,	<i>V.aff.</i> Vas afferens (secundärer Arterienbogen),
	<i>V.eff.</i> Vas efferens (primärer Arterienbogen).

- Fig. 1. Längsschnitt durch den Kiemendeckel (Hyoidbogen), die zweite Schlundtasche und den ersten Branchialbogen der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 43. Dorsalseite — links oben, Ventralseite — rechts unten. Ektodermale Bedeckung des Entoderms der Schlundtasche (Kiemenspalte, Hyobranchialplakode). Aus einer Querschnittserie.
- „ 2. Längsschnitt durch die vordere Wand des ersten Branchialbogens der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 44. Dieselbe Orientierung des Schnittbildes wie in Fig. 1. Correspondirender Schnitt. Beteiligung des Entoderms am Aufbau der Kiemenknötchen. Aus einer Querschnittserie.
- „ 3. Querschnitt durch das dorsale Ende der ersten Schlundtasche der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42. Lagebeziehungen der ersten Schlundtasche zur Hyomandibularplakode und zum Ganglion faciale. Aus einer Frontalschnittserie.
- „ 4. Frontalschnitt durch den dorsolateralen Abschnitt des Kiemendarmes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42, rechte Körperseite. Entwicklung der Schlundtaschensepten und der branchialen Plakoden.
- „ 5. Querschnitt durch die dorsalen Abschnitte der zweiten, dritten und vierten Schlundtaschen der linken Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 42. Anlage des zweiten Schlundtaschenseptums und der hyobranchialen Plakode. Aus einer Frontalschnittserie.
- „ 6. Frontalschnitt durch die seitlichen Abschnitte des Kiemendarmes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 44, rechte Körperseite. Beziehungen des Ektoderms zum Entoderm an der Aussenseite der Visceralbögen.
- „ 7. Frontalschnitt durch den ventrolateralen Abschnitt des Kiemendarmes eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 43, rechte Körperseite.
- „ 8. Frontalschnitt durch die ventrolateralen Abschnitte der Schlundtaschen und Visceralbögen der rechten Körperseite eines *Ceratodus*-Embryos aus dem Stadium 45. Beteiligung des Entoderms am Aufbau der Kiemenknötchen.

Tafel LXXVIII—LXXIX.

Tafel LXXVIII—LXXIX.

Mikroskopische Schnittbilder.

Färbung der Präparate: Parakarmin-Bleu de Lyon.

Vergrößerung: 240-fach.

Bezeichnungen:

<i>Art. bg.</i> Arterienbogen,	<i>Md. bg.</i> Mandibularbogen,
<i>c. M.</i> centrales, axiales Mesoderm der Visceralbögen,	<i>M. i. m.</i> Musculus intermandibularis,
<i>D. sch.</i> Deckschichte,	<i>m. G. bg.</i> medialer primärer Arterienbogen,
<i>D. w.</i> Wand des Kiemendarmes,	<i>l. G. bg.</i> laterale Gefässschlinge (secundärer Arterienbogen),
<i>Ect.</i> Ektoderm,	<i>Pl.</i> hyomandibulare Sinneslinie,
<i>Ent.</i> Entoderm,	<i>Schl. t.</i> Schlundtasche,
<i>f. M. z.</i> freie Mesodermzellen,	<i>Schl. t. s.</i> Schlundtaschenseptum,
<i>H. w.</i> Wand des Hirnrohres,	<i>S. sch.</i> Sinnesschichte,
<i>Hyp.</i> Hypophyse,	<i>Z. p.</i> Zahnpapille.
<i>K.</i> Kiemenknötchen,	

- Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch den Kiemendarm eines *Triton*-Embryos (*Triton alpestris*) aus dem Stadium 13 nach BAMBEKE, quer durch die Visceralbögen geführt. Beziehungen des Entoderms der Schlundtaschen zur Sinnesschichte des Ektoderms. Vorschieben der Entodermzellen an der vorderen Aussenseite der beiden ersten Branchialbögen. Linke Körperseite.
- „ 2. Querschnitt durch den ventrolateralen Abschnitt des Hyoid- und ersten Branchialbogens (zweite und dritte Schlundtasche) eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 14, BAMBEKE. Aus einer Frontalschnittserie. Vorschieben des Entoderms der beiden Schlundtaschen im Bereiche des ersten Branchialbogens, indifferentes Verhalten des Entoderms der zweiten Schlundtasche im Bereiche des Hyoidbogens.
- „ 3. Schnitt durch den Seitenrand der zweiten und ersten Schlundtasche (*Triton*, Stadium 14). Beziehungen des Entoderms zum Ektoderm im Bereiche des zweiten und dritten Visceralbogens.
- „ 4. Frontaler Längsschnitt durch den Kiemendarm, quer durch die Visceralbögen. *Triton*-Embryo aus dem Stadium 14 nach BAMBEKE. Anteil des Entoderms der Schlundtaschen am Aufbau der Kiemen. Erste Anlage der Schlundtaschensepten.
- „ 5. Längsschnitt durch ein Kiemenstämmchen. Zweiter Branchialbogen. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen *Triton*-Embryo, Stadium 17, BAMBEKE. Entodermsschichte des Kiemenepithels.
- „ 6. Längsschnitt durch den Kieferbogenfortsatz (RUSCON'sches Häckchen) eines *Triton*-Embryos, Stadium 17, BAMBEKE. Haftzellen des Fortsatzes. Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms.
- „ 7. Orales Darmende eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 12, BAMBEKE. Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms und der Hypophyse zum Entoderm. Medianschnitt.
- „ 8. Orales Darmende eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 13, BAMBEKE. Etwas schräg geführter Sagittalschnitt. Verhalten der Sinnesschichte des Ektoderms und der Hypophysenanlage zum Entoderm.
- „ 9. Seitlicher Sagittalschnitt durch das orale Darmende eines *Triton*-Embryos aus dem Stadium 16. Vordringen der Sinnesschichte des Ektoderms.
- „ 10. Seitlicher Medianschnitt durch einen *Triton*-Embryo aus dem Stadium 17, BAMBEKE. Vordringen der Ektodermplatte an der Oberfläche des Entoderms.
- „ 11. Seitlicher Sagittalschnitt durch das orale Darmende eines *Triton*-Embryos (*Triton alpestris*) kurz vor dem Durchbruch der Mundspalte. Erste Anlage der Zahnpapille, Bildung des Schmelzepithels.

Tafel LXXXI—LXXXII.

Tafel LXXXI—LXXXII.

In allen Abbildungen:

Ektoderm	schwarze Kerne,
Entoderm	gelbe Kerne,
axiales Mesoderm . . .	braune Kerne,
peristomales Mesoderm .	rothe Kerne,
Chordablastem	grüne Kerne,
Dotterzellen	geringelte Kerne.

Schematische Darstellung der Furchung und Keimblätterbildung, sowie der ersten Phasen der Längsentwicklung:

- Fig. 1—13 des *Amphioxus* (unter Zugrundelegung der Abbildungen von CERFONTAINE);
 „ 14—23 eines holoblastischen Anamniers (*Triton*) (theilweise mit Benutzung der Abbildungen von RUFFINI);
 „ 24—31 eines meroblastischen Anamniers (Selachier) (mit Benutzung der Abbildungen von RÜCKERT und ZIEGLER).
 „ 32—33. Schematische Längsschnitte durch einen Reptilienkeim (Fig. 32 Beginn der Gastrulation [nach WILL], Fig. 33 vorgeschrittenes Gastrulastadium [Beginn der Längsentwicklung] mit Benutzung der Abbildungen WILL's).
 „ 34. Schematischer Längsschnitt durch einen Vogelkeim (Sperling, nach SCHAUINSLAND).
 „ 35—43. Schematische Darstellung der Furchung, Gastrulation eines holoblastischen Säugerkeimes (mit Benutzung der Darstellungen VAN BENEDEN's).

Die gelben Linien in den Figg. 15 und 25, 16 und 17, 18 und 27, 19 und 28, 20 sollen die ungefähre Ausdehnung der Zellterritorien holoblastischer Keime angeben, deren Stammzellen bei meroblastischen Anamniern in Folge der nur partiellen Durchfurchung des Dotters in syncytialer Weise zusammenhängen. Vor allem soll aber gezeigt werden, dass die centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibien den periphersten Elementen des Syncytiums der Selachier entsprechen, dass ferner die Dotterzellenschichte der letzteren in derselben Weise entsteht, wie die Dotterzellenmasse der Amphibien und ebenso wie diese nicht als Entoderm zu betrachten ist. — Die gelbe Linie *ac* der Fig. 22 umgrenzt das bei den Selachiern dem Syncytium angehörige und an der Invagination unbetheiligte centrale bezw. marginale Entodermfeld, welches durch eine Spaltung (bei *e*) schon am Beginn der Gastrulation sich von der sich invaginirenden (marginalen) Entodermzone der Keimscheibe losgelöst hat (vergl. Schnittbild 29, 30). Diese Stelle ist in der Fig. 31 mit den Buchstaben *x* und *y* gekennzeichnet. Die annähernd correspondirende Stelle (mutatis mutandis) ist in dem Längsschnitte 23 durch einen Amphibienkeim mit denselben Buchstaben angegeben. — Die schleifenförmig gebogene Linie in der Fig. 23 soll die Ausdehnung und Anordnung der Dottermasse bezw. des Dottersyncytiums für den Fall veranschaulichen, dass sich das Entoderm bei den Selachiern — in derselben Weise wie bei den Sauropsiden (vergl. Fig. 33, 34) — als geschlossene Schicht invaginiren würde. In diesem Falle wäre der Vergleich mit der Amphibiengastrula viel leichter durchführbar, man brauchte sich bloss vorzustellen, dass das in der Fig. 23 innerhalb der schleifenförmigen Linie gelegene Zellterritorium durch eine kolossale Dotteransammlung ausgedehnt und die Zellen, durch welche die gelbe Linie hindurchgeht, als syncytiale Elemente in die Oberfläche der Dotterkugel calottenförmig eingelagert wären. Die centralen Elemente (Dotterzellen) des so entstandenen Syncytiums würden das centrale Dottersyncytium, die oberflächlichen, bei „*y*“ gelegenen Elemente als Entoderm das periphere oder Keimsyncytium repräsentiren. Zwischen den Buchstaben *x* und *y* wäre dann eine Zellplatte gelegen, welche mit den marginalen entodermalen Elementen des Syncytiums zusammenhängen und den Boden der Urdarmhöhle bilden würde (vergl. Fig. 33, 34). — Die beiden Sterne in den Figg. 20—23 sollen die ursprüngliche Anordnung und Ausdehnung des Urmundes veranschaulichen. — Leider ist die Einstellung der beiden Figg. 22 und 23 durch ein Versehen verschoben worden: die Stellung des animalen Poles ist mit *a.P.* angegeben. Die Figur müsste um ca. 40 Winkelgrade zurückgedreht werden. — In den Fig. 29—31 ist die ursprüngliche Einstellung der dorsalen Urmundlippe ebenfalls durch einen Stern angegeben. Die beiden Pfeile sollen die Richtungen des anfänglich intussusceptionellen Wachsthumes des axialen dorsalen Keimbezirkes angeben und das Ueberwiegen der Längsentwicklung in caudaler distaler Richtung veranschaulichen. — In der Fig. 12 ist die Stellung der Eiaxe zur Längsaxe des Körpers durch eine punktirte bezw. gestrichelte Linie gekennzeichnet.

In den Figg. 39 und 40: *Ch.bl.* Chordablastem, *d.(v.)E.f.* dorsales (ventrales) Entodermfeld.



Tafel LXXXIII.

Tafel LXXXIII.

Schematische Darstellungen der Keimblätterbildung bei holoblastischen und meroblastischen Wirbelthierformen.

In allen Abbildungen:

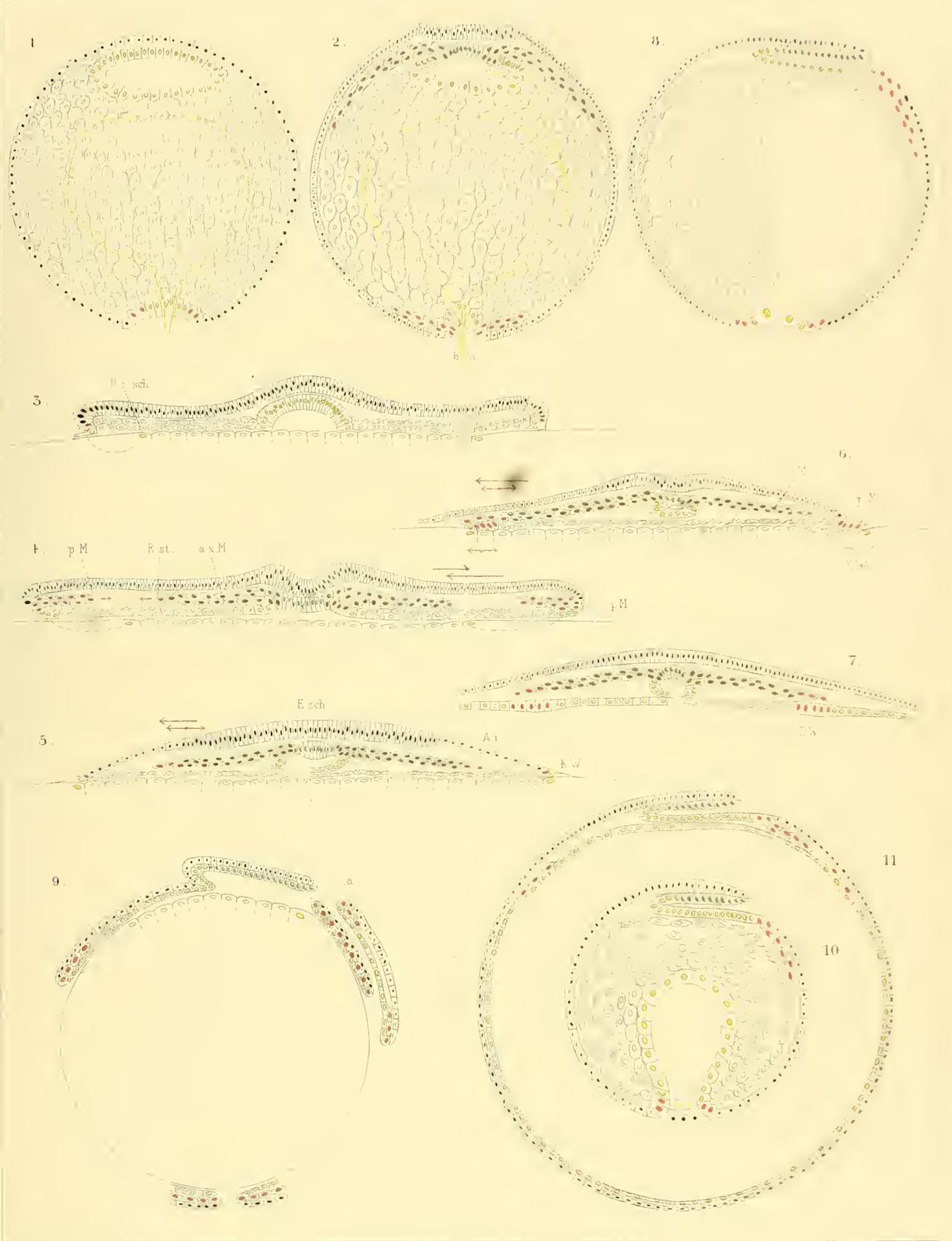
Ektoderm	schwarze Kerne,
Entoderm	gelbe Kerne,
axiales Mesoderm . . .	braune Kerne,
peristomales Mesoderm .	rote Kerne,
Chordablastem	grüne Kerne,
Dotterzellen	geringelte Kerne.

Bezeichnungen:

<i>A. i.</i> Area intermedia,	<i>E. w.</i> Entoblastwall (peristomaler Mesodermkeim des ventralen Urmundbezirkes),
<i>ax. M.</i> axiales Mesoderm,	<i>K. w.</i> Keimwall,
<i>C. M.</i> centrales, d. h. vom dorsalen Keimbezirke gebildetes axiales und peristomales Mesoderm,	<i>p. M.</i> peristomales Mesoderm,
<i>D. z. sch.</i> Dotterzellenschicht,	<i>R. st.</i> peristomaler Randstreifen des centralen (sog. embryonalen) Mesoderms.
<i>E. sch.</i> Embryonalschild,	

Die braunen bzw. rothen Pfeile deuten die Richtungen an, in denen sich das axiale und das peristomale Mesoderm (bzw. die freien Mesodermzellen) und Gefässanlagen des letzteren ausbreiten.

- Fig. 1 und 2. Schematische Querschnitte durch *Triton*-Keime — einerseits durch den Blastoporus, andererseits durch einen vorderen Abschnitt der Urdarmhöhle geführt. Im Schnitte 1 ist der vorderste, allseits vom Entoderm begrenzte Abschnitt der Urdarmhöhle getroffen (vergl. Fig. 23, Taf. LXXXI/LXXXII), dessen dorsale Wand in den späteren Entwicklungsstadien die ventrale Wand des Kiemen- und Vorderdarmes, sowie die ventralen grossen Darmdrüsen liefert, im Schnitte 2 ist die dorsale Urdarmwand (s. st.) mit ihren Componenten (Chordablastem, axiale Mesodermkeime, Entoderm [s. st.]) dargestellt.
- „ 3 und 4. Correspondirende Schnitte durch einen *Selachier*keim. Die gestrichelten Linien zwischen den innersten, invaginirten Entodermzellen und den äussersten, entodermalen Elementen des Syncytiums sollen den ursprünglichen Zusammenhang derselben andeuten. Beim Versuche einer Umwandlung des Amphibien- in den Selachiertypus müssten die innerhalb der gelben Linien der beiden Figg. 1 und 2 gelegenen Zellen als noch nicht abgefurcht gedacht und die Zellen, durch welche die gelbe Linie hindurchgeht, als Elemente des Syncytiums betrachtet werden. Wie in den Längsschnitten Fig. 29—31 der Taf. LXXXI/LXXXII wären auch an den Querschnitten die Elemente der Dotterzellenmasse in der Mitte, die entodermalen Elemente des Keimsyncytiumrestes (vergl. Fig. 26, Taf. LXXXI/LXXXII) aber in der Peripherie gelegen. Die letzteren entsprechen den centralsten Makromeren des vegetativen Poles.
- „ 5. Schematischer Querschnitt durch einen *Reptilien*keim.
- „ 6. Schematischer Querschnitt durch einen *Vogel*keim.
- „ 7. Schematischer Querschnitt durch einen *Säuger*keim.
- „ 8. Schematische Darstellung eines dotterarm (rechterseits) und holoblastisch (linkerseits) gewordenen *Reptilien*keimes. Der Vergleich mit Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 21 zeigt die Aehnlichkeit mit einem primär dotterarmen Holoblastier (*Triton*).
- „ 9. Versuch einer Umwandlung eines meroblastischen Anamnierkeimes in das Schema der Fig. 8, durch Annahme einer partiellen Connascenz der lateralen Abschnitte des Urmundrandes und Sonderung derselben in einen dorsalen (*a*) und ventralen Abschnitt. In der Nahtstelle eingeschlossen der peristomale Mesodermkeim, welcher beim Fortschreiten der Umwachsung des Dotters in einen ventralen Ring und einen dorsalen Halbring gesondert wird. Letzterer wird durch den axialen Mesodermkeim und das Chordablastem zum Ring geschlossen. Einengung und schliesslich Obliteration des ventralen Urmundabschnittes am vegetativen Pole.
- „ 10. Verhalten einer hypothetischen Protamniotengastrula bei vollkommener Trennung der beiden Urmundabschnitte und regelrechter Invagination an den beiden Urmundabschnitten — gestrichelte Linie — Obliteration des ventralen Urmundabschnittes.
- „ 11. Verhalten einer solchen hypothetischen Säugergastrula nach einseitiger, ventraler Ausdehnung der ventralen Urdarmhöhle vor Vereinigung derselben mit der dorsalen Urdarmhöhle. Durchbruch des Bodens der letzteren (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 43). — Beim Kaninchen (Fig. 39—42) Isolirung der Entoderm- und peristomalen Mesodermzellen des ventralen Urmundbereiches, Einschaltung in den Komplex der Dotterzellen bzw. des Dottersackepithels. — Die Bildung der Eihüllen wurde in den betreffenden Abbildungen, um unnöthige Complicationen zu vermeiden, nicht berücksichtigt.



Tafel LXXXIV.

Tafel LXXXIV.

Schematische Darstellungen der Anlage und Ausbreitung der Keimblätter, insbesondere des Mesoderms bei holo- und meroblastischen Wirbelthieren.

In allen Abbildungen:

Ektoderm	grau,
Entoderm	gelb,
axiales Mesoderm . . .	braun,
peristomales Mesoderm .	rot,
Chordablastem	grün.

- Fig. 1. Ansicht einer dotterarmen Amphibienblastula (vegetativer Pol) zur Darstellung der Localisation der einzelnen Keimbezirke (bei normaler Entwicklung und normalen Correlationen). Dieselben Farben wie in den Schnittbildern der Taf. LXXXI—LXXXIII. *A.M.f.* axialer Mesodermkeim. *Ch.f.* Chordablastem. *Ect.f.* Ektodermfeld. *Ent.f.* Entodermfeld. *N.f.* Neuralfeld. *n.e.Z.* neurenterische Zwischenzone. *p.M.Z.* peristomaler Mesodermkeim.
- „ 2. Schematische Darstellung eines dotterreicheren Holoblastierkeimes (*Salamandra mac.*) bei Beginn der Segmentirung des Mesoderms; kleinerer Maassstab als Fig. 1. Ansicht von der Dorsalseite (Ektoderm entfernt). Der äussere Kreis deutet den (zum Vergleiche mit den Meroblastiern übertrieben gross gezeichneten) Umfang der Dotterzellenmasse an. Auch der Blastoporus (*Bl.p.*) ist weiter geöffnet als unter normalen Verhältnissen, das frei liegende Entodermfeld (Dotterpfropf) von ansehnlicher Ausdehnung. Rings um den Blastoporus das peristomale Mesoderm (roth), welches vorn als schmaler, ventraler (seitlicher) Randstreifen die axialen Mesodermabschnitte (braun) umsäumt. Die vorderen Enden dieser peristomal entstandenen, zugleich mit dem axialen Mesoderm nach vorn apponirten, ventralen Randstreifen bildet das Endocardium (*E.*). Der vorderste Seitenplattenabschnitt des axial entstandenen Mesoderms, die Pericardialsäcke sind mit *P.s.* bezeichnet. Sie sind zum grössten Theile von dem vorderen Abschnitte des axialen Keimbezirkes apponirt worden (vergl. Textfig. 3). Dieser hat keine Beziehungen zum Urmunde, auch kein peristomales Mesoderm. Der rothe Pfeil *E.* deutet die Richtung an, in der die vom vorderen Ende des peristomalen Mesodermstreifens sich ablösenden freien Mesodermzellen unter und mit den Pericardialsäcken (brauner Pfeil) sich medialwärts, in das Gebiet der Grenzfalte (vergl. Textfig. 173) vorschieben und das Endocardium bilden. Die zu beiden Seiten des Chordablastems bzw. der Chorda gelegenen, roth gestrichelten Linien geben die Lagerung des Angioskleroblastems bei dessen erstem Auftreten (Angiosklerotome des segmentirten Gebietes) an. Dieses geht am terminalen Ende des (in der Abbildung nicht abgegrenzten) axialen Mesodermkeimes in das peristomale Mesoderm über. Die braun und roth ausgezogenen Pfeile deuten rechterseits die Richtungen an, in denen sich das axiale Mesoderm und dessen peristomal entstandene, ventrale Randstreifen ausbreiten; die centripetalwärts weisenden, roth gestrichelten Pfeile zeigen die Richtung an, in denen sich — in späteren Stadien, nach weiterer Ausbreitung des Mesoderms — die freien Mesodermzellen (Gefässzellen) des Angiohämoblastems ausbreiten (vergl. Textfig. 173).
- „ 3 stellt die Anordnung und Ausbreitung des Mesoderms bei einem holoblastischen Anamnier in der Seitenansicht dar (*Triton, Ceratodus*). In den Medianschnitt eingezeichnet: braune, der Krümmung des Embryos entsprechend convergirende Punktreihen zeigen die Ausbreitung des axialen Mesoderms, speciell der Seitenplatten an, die, soweit sie von dem hinteren terminalen Abschnitte des axialen Keimbezirkes aus apponirt wurden (vergl. Textfig. 3), einen — zugleich mit ihnen von den dorso-lateralen Urmundabschnitten producirten — peristomal entstandenen ventralen Randstreifen besitzen. Dieser Randstreifen wird durch das aus den seitlichen und ventralen Urmundrändern hervorgesprossste peristomale Mesoderm zu einem Halbringe geschlossen. Rothe Pfeile deuten die Ausbreitung der Gefässzellen dieses Angiohämoblastems gegen die Dorsalseite zu (auf der Oberfläche der Dotterzellenmasse) an. Das dorsal entstandene Angioskleroblastem ist roth gestrichelt angegeben. Seine Ausbreitung, soweit sie ventralwärts erfolgt, ist ebenfalls durch Pfeile angedeutet. (Bildung des Vornierenglomerulus, der Anastomosen der Aorten mit dem Dottergefässnetz und wahrscheinlich auch dorsale Abschnitte des letzteren.) Das Angioskleroblastem reicht nahe ans vordere Ende der axialen Mesodermflügel, das Angiohämoblastem nur so weit, als es vom dorso-lateralen Urmundrande aus apponirt wurde — bzw. von dem medialsten, unmittelbar an die axialen Mesodermkeime anschliessenden Abschnitte des hufeisenförmigen peristomalen Mesodermkeimes; vergl. Taf. LXXXIV, Fig. 1). Die vordere Grenze des Angiohämoblastems, der peristomal entstandenen Randstreifen der Mesodermflügel, ist mit *E.* bezeichnet, weil diese Abschnitte sich in ganz hervorragendem Maasse an der Bildung des Endocardiums betheiligen. Die vordersten Seitenplattenabschnitte bilden das Pericardium (*P.s.*) — Die gestrichelte rothe Linie *abcde* bzw. *d'e'* hat dieselbe Bedeutung wie in den Figg. 7 und 11.

- Fig. 4. Ansicht eines meroblastischen Anamnierkeimes, von oben (animaler Pol) betrachtet. (Dotter aus äusseren Gründen relativ viel zu klein angegeben.) Beim Vergleiche mit der Fig. 1 hat man sich vorzustellen, dass das frei liegende Dotterfeld der vegetativen Hemisphäre sich kolossal vergrössert habe und daher das Ektodermfeld und der Urmundrand scheinbar gegen den animalen Pol zurückgedrängt und relativ verkleinert wurde. Dieselbe Darstellungsweise wie in Fig. 1. Der schwarz gestrichelte, mit dem Ektodermfeld concentrische Rand giebt ungefähr die Lagerung der entodermalen Elemente (Kerne) des Syncytiums an. Insofern erscheint das ausgedehnte Entodermfeld der Amphibienblastula auf einen schmalen Saum reducirt. Die entodermalen Elemente des Syncytiums (das marginale Keimsyncytium) entsprechen jedoch den centralen Makromeren des vegetativen Poles der Amphibienblastula (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 3; Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 29).
5. Ansicht einer Selachierkeimscheibe im Stadium C nach BALFOUR. Ektoderm entfernt (nur Contour der Neuralplatte und seitlicher Ektodermrand schwarz eingetragen). Zu beiden Seiten des Chordablastems (grün) das axiale Mesoderm mit seinen dorsomedialsten Abschnitten (Angioskleroblastem, karminrot gestrichelt). Peristomal entstandene Randzone reicht bis an die Pericardialsäcke, die vordersten Abschnitte der Seitenplatten (*P.s.*), die vordersten, zuerst apponirten Abschnitte der Randstreifen bilden den grössten Theil des Endocardiums (*E.c.*). Die hinteren Abschnitte der zugleich mit dem axialen Mesoderm von dem terminalen, axialen Keimbezirk (Wachstumszone, vergl. Fig. 1) nach vorn apponirten Randstreifen biegen im Bereiche der Caudallappen in die seitlichen und ventralen Abschnitte des peristomalen Mesoderms um. Die lebhaft proliferirenden, anfangs einander zugekehrten Ränder des letzteren (rechterseits dargestellt) treten nun immer mehr gegen den mesodermfreien Bezirk nach vorn und gegen einander vor, wodurch das peristomale Mesoderm eine immer grössere Breitenausdehnung gewinnt. Nach vorn zu verschmälert es sich allmählich (*Scyllium*, bei *Torpedo* ist dies nicht der Fall [ZIEGLER]). Die in der Peripherie eingezeichneten schwarzen Pfeile (links) geben die Ausbreitung der Keimscheibe im Allgemeinen, die rothen Pfeile der rechten Seite die vor allem centripetalwärts gerichtete Ausbreitung des Angiohämoblastems (peristomalen Mesoderms) an. Die beiden Pfeile an der Randkerbe zeigen die Richtungen an, in denen die Längenentwicklung in Folge der Randspannung nach den beiden Seiten hin abgelenkt wird (partielle und vorübergehende Bifurcation des axialen Keimbezirkes, der terminalen Wachstums- oder Appositionszone).
6. stellt die dritte Schichte desselben Keimes dar (gewissermaassen nach Abtragung des Ektoderms und Mesoderms), welche zum grössten Theile von der Dotterzellenschichte gebildet wird. Diese breitet sich zwischen der dorsalen Urdarmwand (Chordablastem, axiale Mesodermkeime, Entoderm) und dem marginalen, sich ebenfalls invaginirenden Entodermfeld (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 3) aus. Diese beiden Entodermabschnitte gehen im Bereiche der Caudallappen in einander über. In der Abbildung ist ferner nicht berücksichtigt, dass sich die marginale, sich invaginirende Entodermzone der Keimscheibe von den entodermalen Elementen des Syncytiums bereits abgelöst hat und diese bereits weit überragt (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31; Taf. LXXXIII, Fig. 4). Der Embryo erscheint bis zur vorderen Darmpforte (*v.D.pf.*) bereits abgeschnürt, der vorderste entodermale Abschnitt der Urdarmwand bildet mit den axialen Componenten der letzteren die innere Mundbucht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 31) bzw. die ventrale Wand des in Entstehung begriffenen Kiemen- und Vorderdarmes. Aus dem eng umgrenzten Entodermbezirke der vorderen Darmpforte sprossen dann die Anlagen der grossen Darmdrüsen (Leber, ventrale Pankreasanlagen) hervor. (In diesen Abbildungen ist nicht berücksichtigt, dass das Chordablastem und die axialen Mesodermkeime in diesem Stadium bis an das orale Darmende reichen.)
7. stellt einen *Scyllium*-Keim vor Beginn der Dottersacknaht dar (mit Benutzung einer Abbildung von HOCHSTETTER). Braun punktirter Bezirk: axiales Mesoderm; roth punktirtes Feld: peristomales Mesoderm, reicht von der Gegend der vorderen Darmpforte bis an das caudale Ende der bereits vereinigten Caudallappen. Der hintere, mit grösseren Punkten eingezeichnete Rand des peristomalen Mesoderms entspricht der Ursprungszone des letzteren. Etwa ein Drittel des Dotters liegt noch frei und wird vom Urmundrande begrenzt. Hinsichtlich der gestrichelten Linie *a—e* vergl. Fig. 11.
8. veranschaulicht den normalen Zusammenschluss der freien, peristomal entstandenen Ränder der Mesodermflügel bzw. des Gefässhofes, welcher von den Dotterarterien (*D.a.*) begrenzt wird. Dieser Zusammenschluss erfolgt in der Richtung des Pfeiles im unmittelbaren Anschlusse an die ventromediane Vereinigung der Seitenplatten bzw. der Pericardialsäcke. Auch die Dottersacknaht schreitet in centrifugaler Richtung fort. Auf diese Weise entsteht der einheitliche Stamm der Dottervenen (*D.v.*). Der Pfeil auf dieser Seite deutet die Richtung des Blutstromes an. Der Dotter liegt noch im Bereiche eines kleinen, von den Urmundrändern umsäumten Spaltes frei zu Tage. Die Dottervenenstämme entwickeln sich im Ursprungsgebiete des peristomalen Mesoderms. (Mit Benützung einer Abbildung HOCHSTETTER'S).

- Fig. 9. (Hypothetische) Darstellung der Sonderung des ursprünglich einheitlichen Urmundbezirkes der Protamnioten in einen dorsalen (centralen) und ventralen (peripheren) Abschnitt. Centraler Bezirk (vergl. Fig. 10): dorsale und dorsolaterale Abschnitte des Urmundes — axialer Keimbezirk und angrenzende Abschnitte des peristomalen Mesodermkeimes; ventraler Bezirk mit dem ventralen und ventrolateralen peristomalen Mesodermkeim bzw. Urmundabschnitt. Die beiden Pfeile deuten die partielle Vereinigung der Urmundränder an.
- „ 10. Ansicht eines meroblastischen Amniotenkeimes (Reptil) in derselben Ansicht. Vor dem axialen dorsalen, zu Beginn der Gastrulation eng umschriebenen Keimbezirke die als Embryonschild bekannte (*E.sh.*) Verdickung des Ektoderms, durch die sogenannte Area intermedia (*A.i.*) vom Keimrande (peripherer Urmundabschnitt) getrennt. Im letzteren der peristomale Mesodermkeim (roth). Die beiden Urmundabschnitte (vergl. Fig. 9) treten bereits vollkommen gesondert auf.
- „ 11. Schematische Darstellung der Mesodermanlagen eines Reptilienkeimes (*Gecko, Lacerta*, zum Theil mit Benutzung der Angaben von WILL). An dem (abnorm weit gezeichneten) dorsalen (centralen) Blastoporus liegt das Entodermfeld frei, welches nach der oben vertretenen Annahme nur einem kleinen Theile des ausgedehnten Entodermfeldes der Amphibienblastula entspricht (vergl. Taf. LXXXI/LXXXII, Fig. 6, 5, 4—1). Der Unterschied mit der in derselben Weise dargestellten Vogelkeimscheibe (Fig. 12) besteht vor allem im abortiven Zustande des peristomalen Mesodermkeimes, des ventralen, peripheren Urmundbezirkes (Keimwall). Die gesammten Blut- und Gefässanlagen werden von dem peristomalen Mesoderm des centralen, dorsalen Urmundbezirkes geliefert. Braune und rothe Pfeile sollen die Ausbreitung des axialen bzw. des peristomalen Mesoderms veranschaulichen. Die gestrichelte, rothe Linie entspricht der Ausbreitung des Gefässhofes, dessen beide Flügel sich zwischen den Linien *b—c* ebenso wie bei den Vögeln miteinander vereinigen. Die gestrichelte Linie *a—b—c—d—e* entspricht der gleich bezeichneten Linie in Fig. 7 und 3. Damit soll veranschaulicht werden, dass sowohl der äussere, wie der innere Gefässring, sowie die zwischen den beiden gelegenen, ventromedianen Theile des Sauropsidenkeimes, Abschnitten des inneren Randgefässes der Selachier entsprechen. Vereinigt sich wie bei den Vögeln das peristomale Mesoderm des ventralen, peripheren Urmundbezirkes mit dem des dorsalen, centralen Urmundbezirkes, dann entsprechen diese Abschnitte des Dottergefässnetzes dem gesammten inneren Rande des peristomalen Mesoderms bzw. der Dotterarterien der Selachier (Linie *a—d'*). Das Feld *ded'e'* würde dann dem peripheren Mesodermabschnitte entsprechen. Wird dieser aber abortiv, dann ist der zu homologisirende Abschnitt des inneren Mesodermrandes der Selachier kleiner als die Strecke *a—d* (weil wir annehmen dürfen, dass ein intermediärer Abschnitt des einheitlichen Urmundes bei den Amnioten überhaupt nicht mehr zur Anlage kommt).
- „ 12. In derselben Darstellungsweise das Verhalten einer Vogelkeimscheibe. Centraler (dorsaler) und ventraler, peripherer Keimbezirk (bzw. Urmundbezirk). Im centralen Abschnitte der rinnenförmig in die Länge gezogene Urmund (Primitivstreifen). Axiales (braun) und peristomales (roth) Mesoderm, Ausbreitung des letzteren mit rothen Pfeilen angegeben. Im peripheren (marginalen) Keimbezirke (Keimwall) der übrige peristomale Mesodermkeim und der Entodermring (vergl. Taf. LXXXIII, Fig. 6). Der vordere Rand des Gefässhofes (*G.h.*) als Begrenzung der sogenannten mesodermfreien Zone (vor Vollzug der ventromedianen Vereinigung) eingezeichnet (roth gestrichelte Linie). Ektoderm und periphere Abschnitte des Dotters nicht dargestellt.

