

Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier.

Eine vergleichende Studie über die Fötalanhänge
der Amnioten.

Von

Richard Semon

in Jena.

Mit Tafel I—VII und 10 Abbildungen im Text.

Beschreibung der Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier.

Für die Untersuchung der Embryonalhüllen der Monotremen stand mir ein ziemlich reichliches Material von *Echidna*-Embryonen zur Verfügung. Dasselbe setzt sich zusammen aus jungen, in Furchung begriffenen Uterineiern und aus Beuteleiern verschiedener Stadien. Es fehlen leider ältere Uterineier. Von *Ornithorhynchus* gelangten nur junge Uterineier in meinen Besitz, keine älteren Stadien.

Von Beuteltieren habe ich besonders *Phascolarctus cinereus* und *Aepyprymnus rufescens* untersucht, nebenbei auch *Petaurus sciureus*. Zur Vergleichung wurden ferner *Lacerta*, *Anguis*, *Tropidonotus*, *Pelias*, *Gallus*, *Manis* und *Lepus cuniculus* herangezogen und auf gewisse Punkte ihrer Embryonalhüllen und ihres Embryonalkreislaufes näher untersucht.

Ich schicke nun eine eingehendere Beschreibung der Embryonalhüllen und gewisser Verhältnisse des Embryonalkreislaufes von *Echidna* voraus und schildere dann etwas kürzer die entsprechenden Verhältnisse bei *Aepyprymnus* und *Phascolarctus*. Eine zusammenhängende Beschreibung meiner Befunde bei anderen Amnioten liefere ich nicht; ich werde aber über dieselben, soweit sie mir wichtig erscheinen, bei verschiedenen Gelegenheiten im vergleichenden Theil Bericht erstatten.

Die Embryonalhüllen von *Echidna aculeata*, var. *typica*.

Das Ei von *Echidna aculeata*, das nach Bersten des Follikels vom linken Ovarium in die linke Tube gelangt, misst $3\frac{1}{2}$ –4 mm im Durchmesser. Es kommen hier nicht ganz unbedeutende Schwankungen in der Grösse vor. Ähnliche Dimensionen und ähnliche Grössenschwankungen zeigen die Eier von *Ornithorhynchus* (vergl. über diese Punkte auch die Angaben von CALDWELL (5)). Im Oviduct erhält das von einem Dotterhäutchen umgebene Ei eine neue Hülle, die Eischale, die das Ganze ziemlich eng umschliesst und nur durch eine dünne Schicht von Eiweiss vom Dotterhäutchen getrennt ist. Die Schalenhohlkugel hat einen Durchmesser von durchschnittlich $4\frac{1}{2}$ –5 mm. Die Wanddicke der Schale beträgt Anfangs nur 0,012 mm. Schneidet man bei frischen Eiern die Schale auf, so fliesst das Eiweiss ab und das von der Dotterhaut umgebene Ei liegt vor uns (Taf. I, Fig. 1, nat. Gr.). Dasselbe ist von gelblicher Farbe. Die Keimscheibe markirt sich als ein weisser Fleck auf dem braungelben Dotter.

Während das Ei allmählich im Oviduct herabsteigt, wächst es beträchtlich innerhalb seiner Schale. In gleichem Schritt weitet sich die Schale selbst aus und erreicht ein Vielfaches ihres ursprünglichen

Durchmessers; dabei nimmt aber ihre Dicke nicht ab, sondern wächst um mehr als das Zehnfache (von 0,012 mm auf 0,15—0,21 mm). Natürlich kann diese Zunahme nur durch Auflagerung neuer Keratinmassen von aussen, also dem Uterus, her erfolgen. Ich komme auf diesen Gegenstand noch ausführlicher in der folgenden Abhandlung zurück.

Die abgelegten Eier sind gewöhnlich nicht kugelförmig, sondern etwas abgeflacht. Ihr grosser Durchmesser beträgt durchschnittlich 16,5 mm, ihr kleiner Durchmesser 13 mm. Die Eischale hat eine hellgelbe, zuweilen braungelbe Farbe und eine nicht ganz glatte Oberfläche (Taf. I, Fig. 2, nat. Gr.). Oeffnet man vorsichtig die Schale, so sieht man den von seinen Fötalanhängen umhüllten Embryo fast das ganze Schaleninnere ausfüllen.

Fig. 3, Taf. I, zeigt bei $5\frac{2}{3}$ -facher Vergrösserung den Embryo umgeben von der serösen Hülle und eingebettet zwischen Dottersack und Allantois in der aufgeschnittenen Schale. Der Embryo hat etwa dieselbe Lage, wie in Fig. 5, wo er nach Eröffnung der serösen Hülle abgebildet ist. Auf Fig. 3 ist die seröse Hülle intact geblieben und umschliesst den Embryo wie seine Anhangsorgane. Unter ihr bedeckt der Dottersack die ganze linke (dem Beschauer zugewendete) Hemisphäre des Eiinneren. Etwa in der Mittellinie abwärts vom Centrum lässt sich die aus dem Nabel heraushängende Darmschlinge (*Schl*) erkennen, die in Fig. 5 in grösster Deutlichkeit zu sehen ist. Die rechte Hälfte wird von der Allantois eingenommen. Ihre Wandung, soweit sie mit der serösen Hülle in Berührung kommt, ist mit derselben inniger verwachsen als die entsprechende des Dottersackes; deshalb sieht man ihre Gefässe deutlicher durchschimmern.

In Fig. 4 ist der ganze Embryosack aus der Eischale herausgenommen und von hinten betrachtet, so dass der Beschauer rechts auf die Allantois, links auf den Dottersack blickt. Dabei ist das Präparat aber so gedreht, dass man mehr von seiner rechten als von seiner linken Seite sieht, also mehr von der Allantois als vom Dottersack.

In Fig. 5 ist die seröse Hülle auf der Vorderfläche geöffnet und der Dottersack nach aussen geklappt, während die Allantois unverrückt an ihrer Stelle liegen geblieben ist.

Fig. 6 zeigt die Allantois, Fig. 8 den Dottersack von der Seite ihrer Stiele her, also derjenigen, die zur serösen Hülle keine Beziehungen besitzt. Der Embryo, dem alle diese Ansichten zugehören, ist in der folgenden Abhandlung: Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen auf Taf. X, Fig. 45 für sich abgebildet.

Jüngere Embryonen, nämlich Stadium Fig. 42 und 43 der folgenden Abhandlung, liegen den Fig. 10 und 11 der Taf. II der vorliegenden Abhandlung zu Grunde; diese beiden Figuren geben unter anderem weitere Ansichten des Dottersackes. Auf die eigenthümlichen Verhältnisse des Dottersackes, die der noch jüngere *Echidna*-Embryo von Fig. 21 und 22, Taf. III (folgende Abhandlung Taf. X, Stadium Fig. 40) zeigt, komme ich später zurück.

Zusammenfassend können wir sagen: der Embryo in seinem Amnion liegt wie eine Walnuss zwischen zwei Schalen eingebettet. Die linke Schale ist der Dottersack, die rechte die Allantois. Das Ganze ist von der serösen Hülle umgeben (vgl. auch Taf. V, Fig. 41). Nachdem wir somit über die Lageverhältnisse der Hüllen zum Embryo und zu einander unterrichtet sind, wenden wir uns zur näheren Betrachtung der einzelnen Theile: Amnion und seröse Hülle, Dottersack und Allantois.

Amnion und seröse Hülle.

Im ausgebildeten Zustande zeigen diese beiden genetisch bekanntlich eng zusammengehörigen Embryonalhüllen bei *Echidna* eine Eigenthümlichkeit, die wir als ein Stehenbleiben auf einer primitiven Entwicklungsstufe bezeichnen müssen.

Während sich nämlich sowohl bei den Sauropsiden, mit Ausnahme der Chelonier, als auch bei den Marsupialiern und Placentaliern die äusseren und inneren Blätter der Amnionfalten nach ihrer Verwachsung in der Amnionnaht völlig von einander trennen und dann zwei in einander geschachtelte Säcke bilden, die

mit einander nicht zusammenhängen: den Amnionsack als Product der inneren Blätter der Amnionfalten und die seröse Hülle als Product der äusseren, findet bei *Echidna* zwar auch median über dem Rücken des Embryo eine nahtförmige Verwachsung der Amnionfalten statt. Diese Verwachsung aber erhält sich als solche bis zur Geburt des Embryo aus der Schale. Dauernd hängen Amnion und seröse Hülle in einer nahtförmigen Linie zusammen, die über der Scheitelgegend des Embryo anfangend median nach hinten zieht. Die Ausdehnung dieser Linie nach hinten ist eine individuell wechselnde. Bei manchen Exemplaren ist sie kürzer und dehnt sich nur über die vordere Hälfte des Rückens aus (Taf. II, Fig. 11 *vorn*); bei manchen zieht sie viel weiter nach hinten und nimmt fast zwei Drittel des Rückens ein (Taf. II, Fig. 10 *vorn*). Auf dieser Figur ist sie vorn eingerissen; ihre volle Ausdehnung erhält man, wenn man sich die beiden, durch * bezeichneten Punkte aneinandergelegt denkt.

Die Verwachsungsnahat hat im Querschnitt eine Dicke von durchschnittlich 1,3 mm. Auf Fig. 10, Taf. II, sehen wir den Querschnitt (von *y* bis *z* reichend) bei 58-facher Vergrößerung. Der zwischen den beiden * gelegene Theil des Querschnittes Fig. 19 ist auf Fig. 20 240mal vergrößert. Amnion wie seröse Hülle bestehen in dieser Gegend jedes aus einer Epithelschicht, die ectodermaler Herkunft ist, und aus einer dünnen, bindegewebigen Mesodermpalte (Somatopleura). In Fig. 20 sind die ectodermalen Theile durch blaue, die mesodermalen durch rothe Farbe gekennzeichnet. Alle diese Blätter sind einschichtig. An der Basis des Epithels der serösen Hülle finden sich verstreut und keine wirkliche Schicht bildend kleinere Epithelzellen (*ers. ek*, Fig. 20), die wahrscheinlich bei dem Wachstum der serösen Hülle eine Rolle spielen.

Wie die Querschnitte lehren, zieht das Epithel der serösen Hülle glatt über die Nahtstelle weg, und dasselbe thut das Epithel des Amnion. Der nahtförmige Zusammenhang beruht allein darauf, dass die Mesodermpalten der serösen Hülle und des Amnion sich nicht von einander getrennt haben. Ihr Zusammenhang ist innerhalb der Nahtstelle hie und da fester, hie und da lockerer.

Eine derartige Amnionnahat fand ich bei allen Embryonen, die sich noch in der Eischale befanden. In ihrem Erhaltenbleiben erblicke ich einen primitiven Zustand der Embryonalhüllen von *Echidna*, primitiver, als sich in dieser Beziehung die Marsupialier und Placentulier darstellen, bei denen bald früher, bald später eine gänzliche Trennung von Amnion und seröser Hülle stattfindet.

Auch bei den meisten Sauropsiden findet schliesslich eine gänzliche Lösung von Amnion und seröser Hülle statt. Nur bei den Cheloniern bleibt nach MITSURURI (11) ein Zusammenhang zwischen beiden bestehen, der topographisch der Verwachsungsnahat von *Echidna* genau entspricht. Allerdings soll bei den Cheloniern nach MITSURURI kein Mesoderm bis zu dieser Stelle der Verwachsung vorgedrungen sein. Bei *Echidna* erstreckt sich das Mesoderm schon bis dahin, der Zusammenhang erhält sich hier nur dadurch, dass der Cölomsack nicht von rechts und links her zwischen die Mesodermpalten eindringt und nicht durch Zusammenfliessen in der Mittellinie das Amnion von der serösen Hülle trennt.

Vielleicht hat HERTWIG (8, p. 229) Recht, wenn er die Anheftung des zipfelförmig verlängerten Amnions an die seröse Hülle (Chorion) im Bauchstiel menschlicher Embryonen als einen letzten Rest der Amnionnahat deutet. Dort handelt es sich aber dann wohl sicherlich um secundär stark modificirte Verhältnisse, die von der eigenartigen und frühzeitigen Entwicklung der Allantois und ihrer Gefässe mit beeinflusst sind. Bei *Echidna*, sowie bei den Cheloniern sind hinsichtlich der Erhaltung der Amnionnahat secundäre Einflüsse nicht erkennbar; hier scheint wirklich der primäre Zustand erhalten geblieben zu sein, der der Bildung eines selbständigen Amnion und einer selbständigen serösen Hülle vorausgegangen sein muss.

Dottersack und Proamnion.

Auf mittleren und älteren Stadien der Embryonalentwicklung von *Echidna* bedeckt der Dottersack die linke Hemisphäre der den Embryo umgebenden Kugelschale unterhalb der serösen Hülle. Auf solchen Stadien liegt der Embryo dem Dottersack an, ohne mit irgend einem Theil des Körpers in ihn eingesenkt zu sein (Taf. I, Fig. 5; Taf. II, Fig. 11). Auf jüngeren Stadien aber wird zeitweilig der

Kopf bis zur Wurzel der Anlage der vorderen Extremität in den Dottersack eingesenkt (Taf. III, Fig. 21 und 22), ein Zustand, der sich in der Entwicklung aller Amnioten mehr oder weniger deutlich ausprägt. Diese zeitweilige Einbettung der embryonalen Vorderkörper hat die Bedeutung einer Proamnion-Einstülpung; sie führt zur Bildung der Kopfscheide des Amnion, dergestalt, dass die in das Lumen des Dottersackes vorgestülpte Dottersackwand, die zu dieser Zeit nur aus Ectoderm und Entoderm besteht, gleichzeitig als Proamnion dient (Fig. 21, 22 *intbl* [pr]). Die Einbettung des embryonalen Vorderkörpers erfolgt gerade zwischen der Gabel der beiden Aeste der Vena vitellina (vgl. Fig. 8, Taf. I), und diese Venenäste liegen an der Umschlagsstelle (*uschl* Fig. 21, 22) der eingestülpten inneren Dottersackwand, die im Bereich der Einstülpung weder Gefässe noch Mesoderm enthält, in die äussere, nicht eingestülpte (*extbl*), die Mesoderm enthält und in der sich Gefässe verzweigen. Diese ganze Proamnionbildung stimmt in allen histologischen und topographischen Einzelheiten vollständig mit den Proamnionbildungen der Reptilien, Vögel und der meisten Säuger überein. Wie bei den anderen Amnioten dringt auch bei *Echidna* nachträglich das Mesoderm in die eingestülpte Dottersackwand, und indem sich der Cölomspalt in dieses Mesoderm fortsetzt, wird die ursprünglich einheitliche, aus Ectoderm und Entoderm bestehende Wandung in zwei Blätter gespalten. Das dem Embryo anliegende Blatt besteht aus Ectoderm und Somatopleura und bildet den Kopftheil des definitiven Amnion; das dem Dottersacklumen zugewandte, aussen von der ersteren liegende Blatt besteht aus Entoderm und Somatopleura und bildet nach wie vor Dottersackwand. Auch in dieser nachträglichen Spaltung erkennen wir Vorgänge, die bei sämtlichen Amnioten wiederkehren. Nach vollzogenem Einwuchern des Mesoderms in die Proamniontasche, Spaltung der Wand derselben durch Vordringen des Cöloms, dadurch bedingter Bildung des definitiven Kopfamnions, zieht sich bei *Echidna* das Vorderende des Körpers mitsammt dem nunmehr gebildeten Amnion aus der Grube im Dottersack wieder zurück, jene Grube verstreicht und wird nachträglich noch vascularisirt (Taf. I, Fig. 8). In diesen letzteren Beziehungen besteht ein bemerkenswerther Gegensatz zwischen Monotremen und Marsupialiern: *Echidna* schliesst sich in dieser Beziehung viel enger an die Vögel als an die Marsupialier an¹⁾.

Was nun ferner den Dottersack von *Echidna* vor dem der höheren Säugethiere auszeichnet, ist der Umstand, dass er wirkliches Dotterorgan ist und seine Zellen selbst noch auf älteren Stadien reichliche Mengen von gelblichen Dotterkugeln enthalten (Taf. II, Fig. 17, 18 d). In dieser Beziehung ähnelt er dem Dottersack der Sauropsiden. In einer anderen Beziehung zeigt er aber schon deutlich gewisse Eigenthümlichkeiten, die für den Dottersack der Säugethiere charakteristisch sind. Sein Volumen bleibt nicht stationär oder verkleinert sich gar, sondern er nimmt bis in späte Stadien der Embryonalentwicklung hinein continuirlich an Grösse und Ausdehnung zu. Der Durchmesser eines Dottersackes, wie er auf Fig. 8 wiedergegeben ist, beträgt etwa 12 mm, der Durchmesser des ganzen Eies zu Anfang der Entwicklung (Fig. 1) nur 4 mm. Freilich ist der Sack in den älteren Stadien, wie besonders Fig. 11 erkennen lässt, flach zusammengedrückt. Aber auch wenn man das mit in Betracht zieht, ist die Volumenzunahme eine sehr beträchtliche, was auch klar wird, wenn man die 9mal vergrösserte Fig. 11 mit der nur $5\frac{2}{3}$ mal vergrösserten Fig. 5 vergleicht. Das Dottermaterial jener stark vergrösserten und dabei flach zusammengedrückten Dottersäcke befindet sich nicht mehr frei im Lumen, sondern es ist in das Innere der mächtigen, langgestreckten Entodermzellen, die jenes Lumen auskleiden, aufgenommen (Taf. II, Fig. 17, 18).

Während des Wachstums des Dottersackes verändern seine dotterhaltigen Epithelzellen ihre Gestalt sehr bedeutend. In mittleren Entwicklungsstadien gewährt das Epithel des Dottersackes, von seiner basalen Oberfläche her betrachtet, einen Anblick wie der auf Fig. 9, Taf. I wiedergegebene. Die Grundfläche der Zellen ist eine unregelmässig polygonale. Die prismatischen Zellen, die sich auf dieser

1) In zwei Fällen fand ich bei älteren *Echidna*-Embryonen, bei denen sich die Scheidung von Dottersackwand und Amnion schon völlig vollzogen hatte, medial vor der Brustregion eine Verdickung des Amnions; dasselbe war hier nicht zweiseitig, sondern vielschichtig. An der Vermehrung der Schichten schien besonders das Mesoderm betheilt. Es ist dies die Stelle, an der sich das Proamnion am längsten erhält und am spätesten seine Spaltung in definitives Amnion und zweiseitige Dottersackwand stattfindet. Bei *Phascolarctus* erhält sich hier, wie unten noch des Weiteren ausgeführt werden soll, dauernd ein Proamnionrest. In dem einem der bei *Echidna* beobachteten Fälle traten bemerkenswerther Weise Gefässe vom Dottersackstiel her zu jener Amnionverdickung; im anderen Falle war das Amnion hier wie überall gefässlos. Die Form der Verdickung ähnelte der des Proamnionrestes bei *Phascolarctus* (Taf. IV, Fig. 31, 33 pr²).

Basis erheben, haben verschiedene Länge und endigen abgerundet gegen das Lumen des Dottersackes hin. In Folge dessen ist diese Oberfläche des Epithels keine ganz glatte, ebene. Die Kerne der Dotterzellen liegen sämtlich an der Basis oder in deren Nähe (Taf. II, Fig. 17, 18). Der ganze Zellkörper ist mit Dotterkugeln verschiedener Grösse dicht erfüllt. Das Capillarnetz der Mesodermis des Dottersackes ist ein dichtes, ziemlich unregelmässiges. Die Capillaren laufen unmittelbar unter der Basis der Zellen, ja sie scheinen zum Theil in diese Basis etwas hineingesenkt (Fig. 9, Taf. I; Fig. 17, Taf. II). Bei älteren Dottersäcken findet sich der Querdurchmesser der Zellen verkleinert, die Zellen sind schmaler, dabei aber gleichzeitig etwas länger (Taf. II, Fig. 18); ihre Kerne sind kleiner als früher; bei der Betrachtung von der Oberfläche liegen sie dichter bei einander, weil auf einen bestimmten Bezirk jetzt viel mehr Zellen kommen.

In dem Bereich, innerhalb dessen der Dottersack der serösen Hülle anliegt, haften beide Bildungen auch in späteren Stadien noch an einander. Sie lassen sich aber durch vorsichtige Präparation von einander trennen, und zwar erfolgt die Trennung innerhalb der hier zweischichtigen Mesodermplatte. Der Spaltraum, den man dadurch künstlich erzeugt, liegt in der idealen Fortsetzung der extraembryonalen Leibeshöhle. Die Mesodermplatte des Dottersackes entspricht dem visceralen, die der serösen Hülle dem parietalen Blatt des extraembryonalen Cöloms. Dagegen ist es, wie hier vorgreifend bemerkt sei, nicht möglich, die Allantois, die sich secundär an die seröse Hülle anlegt und in einem gewissen Umkreise mit ihr verwächst, ohne Beschädigung abzulösen.

Dorsalwärts kann sich der Dottersack naturgenäss nicht weiter ausdehnen als bis zur Verwachsungsnähe des Amnion mit der serösen Hülle. Ventralwärts reicht der Dottersack in mittleren und älteren Stadien ungefähr bis zu der ventralen Mittellinie des Embryosackes. Hier findet sich an der Oberfläche ein Zwischenraum zwischen Dottersack und Allantois, an welchem die Wand des Embryosackes nur aus seröser Hülle besteht, durch die man zwischen Dottersack und Allantois eindringen kann, ohne eines von beiden zu verletzen.

Kreislauf des Dottersackes.

Der Dotterkreislauf von *Echidna* bietet in seiner Anordnung sehr eigenthümliche Verhältnisse, auf deren principielle Bedeutung für die Vergleichung der scheinbar nicht auf einen gemeinsamen Grundplan zurückführbaren Dotterkreisläufe der Sauropsiden und Mammalien im zweiten Abschnitt dieser Abhandlung näher eingegangen werden soll.

Ueber die Anordnung der Dottersackgefässe geben Fig. 5 und 8, Taf. I, sowie Fig. 61 σ und 61 ς , Taf. VII, Auskunft.

Die bei ihrem Austritt aus dem Embryo noch unpaare Vene theilt sich bald in zwei symmetrische Aeste, die auf dem Dottersack nach vorn (kopfwärts) ziehen und jede von rechts und links her zahlreiche Seitenäste aufnehmen. Der Venenstamm liegt auf späteren Stadien neben, nicht in dem Dottersackstiel und tritt etwas vor dem Stiel auf den eigentlichen Dottersack (Fig. 8). Die Dotterarterien sind paarige Aeste der Aorta abdominalis (Taf. VII, Fig. 61). Sie treten stets im Dottersackstiel aus und ziehen parallel dicht neben einander (Taf. II, Fig. 16) nach hinten. In dieser Weise umkreisen sie fast die ganze Dotterkugel, indem sie schliesslich vorn zwischen der Gabel der sich theilenden Dottervene nahe dem Stiel endigen. Bei manchen Individuen bleiben sie dauernd paarig; bei anderen fliessen sie hie und da zusammen, theilen sich wieder und vereinigen sich aufs neue (ähnlich den Arteriae spinales anteriores beim Menschen). In einer dritten Reihe von Fällen werden sie im grössten Theile ihres Verlaufes durch medianes Zusammenfliessen unpaar. Einen solchen Fall bietet der in Fig. 5 und 8 dargestellte Dottersack. Dieses Präparat ist noch besonders dadurch ausgezeichnet, dass die unpaare Arterie, bald nachdem sie vom Stiel auf den Dottersack getreten ist, eine Art Wundernetz bildet (Fig. 8). Schon im Stiel geben die Dotterarterien sehr zahlreiche Seitenäste ab, die für sich vom Stiel auf den Dottersack treten (Fig. 8). In

den Fällen, in denen die Arterien paarig geblieben sind, laufen sie parallel dicht neben einander. In die schmale Zone, die beide trennt, werden keine Gefässzweige abgegeben; dieselbe ist durchaus gefässlos und ist ferner dadurch ausgezeichnet, dass die Kerne der serösen Hülle in diesem Bezirk viel dichter liegen als ausserhalb (Fig. 16). Die rechte Dotterarterie giebt dann nur nach rechts, die linke nur nach links Aeste ab. Es existirt also eine ganz schmale gefässlose Zone zwischen den beiden parallelen Dotterarterien; im Uebrigen bedecken die Ausbreitungen der Arterien und Venen den ganzen Dottersack; eine gefässlose Zone existirt sonst nicht, abgesehen von einem kleinen Bezirk in der Gabel der beiden Venenäste, in welchen sich auf frühen Stadien das Vorderende des Embryo einsenkte (Taf. III, Fig. 21). Wenn sich später Kopf und Vordertheil des Embryo aus der Grube zurückziehen, breiten sich auch hier die Gefässverästelungen aus.

Ueber die Art der Gefässausbreitung auf dem Dottersack giebt besonders Fig. 5 und 8 Auskunft. Arterien und Venenäste sind alternirend angeordnet (Fig. 5); die arteriellen Zweige bilden nicht selten Wundernetze. Arterien und Venen liegen alle in demselben Niveau. Das eigenthümliche Verhalten des Dotterkreislaufes der Sauropsiden in späteren Stadien: Zweischichtigkeit der Gefässanordnung, dergestalt, dass an vielen Stellen die Arterien die tiefere, die Venen die oberflächlichere Lage darstellen, findet sich nicht bei *Echidna*.

Allantois.

Auf mittleren und älteren Stadien der Embryonalentwicklung von *Echidna* nimmt die Allantois die rechte Hälfte der den Embryo umgebenden Kugelschale unterhalb der serösen Hülle ein (Fig. 5, Taf. I; Fig. 10, Taf. II). Das Gebilde stellt dabei eine flache Scheibe mit doppelter Wandung dar. Die beiden Wandflächen umschliessen ein schmales, spaltförmiges Lumen (Taf. II, Fig. 12, *all. l*). In der Zone des Scheibenrandes sind die beiden Wandflächen mit einander verwachsen, und hier ist kein Lumen mehr vorhanden. Diese Zone entspricht den beiden Strecken zwischen *x* und *z* des Querschnitts Fig. 12. Die äussere Wand des plattgedrückten Sackes (Fig. 12 *aw*) ist secundär so innig mit der serösen Hülle (*sh*) verwachsen, dass man sie nicht ohne Verletzung ablösen kann. Diese äussere Wand ist Hauptträgerin der feineren Gefässverästelung und eines sehr reich entwickelten Capillarnetzes, während die innere, dem Embryo zugewendete Wand (*iw*), die keine Beziehungen zur serösen Hülle besitzt, die Hauptgefässstämme und ihre stärkeren Verzweigungen führt. Auf Fig. 6, Taf. I, ist die Allantois des auf dieser Tafel in verschiedenen Stellungen abgebildeten Embryo von der Stielseite her bei 9-facher Vergrösserung abgebildet. Man blickt also auf die dem Embryo zugewandte, nicht von seröser Hülle bedeckte Seite mit ihren grossen Gefässstämmen. Ueberall am Rande aber sieht man die Gefässe sich in ein feines Netz auflösen, das die ganze äussere Wand, die mit der serösen Hülle verwachsen ist, überzieht. Ein Stück dieser Gefässausbreitung auf der Aussenwand ist auf Fig. 13, Taf. II, 33-fach vergrössert. Schon bei dieser Vergrösserung fällt das ungemein dichte Capillarnetz (*cap*) auf; Fig. 14 giebt das Capillarnetz bei 180-facher Vergrösserung wieder. Das Lumen der Capillaren ist grösstentheils dicht mit Blutkörperchen erfüllt. Man sieht in Fig. 14 auf dieses Capillarnetz durch die seröse Hülle hindurch, deren Epithelzellen besonders in den Lücken zwischen den Maschen des Netzes hervortreten.

Ueber die räumliche Ausdehnung der Allantois ist schon gesprochen. Da, wo sie an der Verwachsungsnaht von Amnion und seröser Hülle ihre dorsale Begrenzung findet, treten feine Gefässäste über ihre Peripherie hinaus in das sonst gefässlose Mesoderm der serösen Hülle.

Die Hauptgefässstämme der Allantois sieht man auf Fig. 6. Es sind zwei Allantoisvenen und zwei feinere Allantoisarterien, die zusammen aus dem Stiel treten und sich symmetrisch vertheilen. Die Hauptstämme der Arterien und Venen, sowie viele stärkere Nebenstämme laufen neben einander her und vertheilen sich auch in ähnlicher Weise, wobei sie sich vielfach kreuzen und durchflechten. Eine bessere Vorstellung von dieser Vertheilung als detaillirte Beschreibung wird die Betrachtung von Fig. 6 ergeben.

Geburt des Embryo aus der Schale.

Der auf Taf. I dargestellte Embryo ist nicht weit von dem Entwicklungsstadium entfernt, in dem die Eischale gesprengt wird. Wenn letzterer Vorgang stattfindet, hat der Dottersack noch dieselbe Grösse, wie der in Fig. 5. Sobald sich der Embryo aus seinen Hüllen herausgearbeitet und die Eischale durchbrochen hat, trocknen Dottersack und Allantois ein. Sie bilden in diesem Zustande noch eine Zeit lang einen äusseren Anhang des Nabels, bis sie schliesslich ganz abgestossen werden (vgl. die folgende Abhandlung Taf. X, Fig. 40 *ur*). Eine Aufnahme des Dottersackes in den Körper findet also ebensowenig statt wie bei den höheren Säugethieren.

Die Embryonalhüllen der Marsupialier.

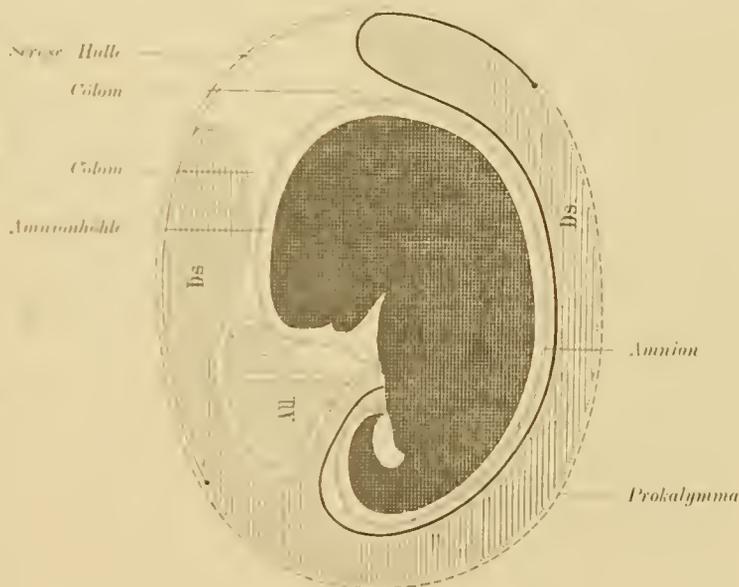
1. Typus (*Aepyprymnus rufescens*).

Die Verhältnisse der Embryonalhüllen dieses Typus sind durch die vorzüglichen Untersuchungen von SELENKA in fast allen wesentlichen Punkten aufgeklärt worden. SELENKA's Hauptobject für die Untersuchung war *Didelphys virginiana* (20); bestätigt und erweitert wurden von ihm (21) seine dort gewonnenen Befunde an den beiden der australischen Region angehörigen Beutelhieren *Phalanger orientalis* (syn. *Phalangista orientalis*) und *Bellougia cuniculus* (syn. *Hypsiprymnus cuniculus*). Ich selbst habe von diesem Typus, dem die überwiegende Mehrzahl aller Marsupialier anzugehören scheint, nur *Aepyprymnus rufescens* genauer, nebenbei auch *Petaurus sciureus*, var. *typicus* untersucht.

Die Anordnung der Eihüllen ist auf Taf. V, Fig. 42, sowie auf der nebenstehenden Textfigur wieder gegeben.

Wie SELENKA zuerst klar erkannt hat, ist bei den Beutelhieren dieses Typus der Embryo in den Dottersack gänzlich eingesenkt, ähnlich einem Eingeweidetheil in den Pleura-, Pericardial- oder Peritonealsack. Den mit in das Dotterlumen eingestülpten Theil, der dem visceralen Blatt eines Pleura- oder Peritonealüberzuges entsprechen würde, unterscheiden wir als inneres Blatt (*int. bl.*) von dem parietalen oder äusseren (*ext. bl.*). Der Beutelhierembryo unseres Typus ist dabei gänzlich in den Dottersack eingeschlossen, als sei er in einen Krater versunken. Ein schmaler, kraterförmiger Gang führt zum Embryo hinein. Die Krateröffnung sowohl wie der Dottersack werden von der serösen Hülle überzogen, die das Ganze zu einem kugeligen Gebilde abschliesst.

Die Höhle des extraembryonalen Cöloms erstreckt sich zwar in die Krateröffnung hinauf; sie dringt aber nicht ein zwischen die Blätter des Mesoderms im Umkreise des Zusammenhangs von äusserer Wand des Dottersackes und seröser Hülle, und da, wo die äussere Wand des Dottersackes (*ext. bl.*) gefässlos



Aepyprymnus rufescens (c. Typus).

Ectoderm gestrichelt, Entoderm punktiert, gefässhaltiges Mesoderm dicke, gefässloses Mesoderm dünne Linie.

ist, also ausserhalb des Sinus terminalis, findet sich überhaupt kein Mesoderm: auf das Entoderm des Dottersackes folgt unmittelbar das Ectoderm der serösen Hülle, oder richtiger gesagt, wie können hier überhaupt noch nicht Dottersackwand und seröse Hülle unterscheiden. wir haben eine Bildung, die wir dem Proamnion der inneren Dottersackwand entsprechend als Vorhülle, Prokalymma, bezeichnen können.

Die Allantois liegt ganz im Inneren der Einstülpung in der Tiefe vergraben und erreicht nirgends die äussere Oberfläche und die seröse Hülle.

Auf Taf. III, Fig. 23 und 24, ist das äussere Blatt *ext. bl* des Dottersackes im Bereich der gefässlosen Zone aufgeschnitten und über den Embryo weggestreift, so dass derselbe nur noch vom inneren Blatt rings bedeckt ist, ähnlich, als hätte man das parietale Blatt des Pericards geöffnet und über das Herz nach oben geschlagen. Der Embryo liegt nun nur noch vom inneren Blatt umhüllt. Fig. 23 zeigt ihn in der Vorderansicht, Fig. 24 in der Ansicht von hinten. Die Umschlagsstelle beider Blätter markirt sich in beiden Ansichten als eine ringförmige Einschnürung (*uschl*). Sehr interessant ist die Gefässvertheilung auf dem Dottersack. Im Dottersackstiel (Fig. 25) findet sich eine Dottervene (*V. vit*) und eine Dotterarterie (*A. vit*). Die Vene theilt sich gleich beim Verlassen des Stiels in zwei symmetrische Aeste, die, zuerst nach vorn ziehend, Vordertheil und Kopf des Embryo in ganz eigenthümlicher Weise umgreifen, ähnlich wie wir es auch in Fig. 21 und 22 in frühen Stadien von *Echidna*, in Fig. 31, Taf. IV bei *Phascolarctus* und auf Taf. VII Fig. 54—60, ganz allgemein bei allen Amnioten geschehen sehen. Dieses zwischen den Venen eingeschlossene Feld des inneren Blattes des Dottersackes ist gänzlich gefässlos. Es entspricht dem Theile des Dottersackes, in den sich auf früheren Stadien der Vorderkörper des Embryo behufs Proamnionbildung eingestülpt hat. Es ist aber kein wahres Proamnion mehr, weil hier nachträglich Mesoderm und mit ihm Cöлом eingedrungen ist, und eine Spaltung der Wand in zwei Blätter sich vollzogen hat: in mesodermhaltige, aber hier dauernd gefässlose Dottersackwand, die aus Entoderm und Splanchnopleura, und in definitives Amnion, das aus Somatopleura und Ectoderm besteht. SELENKA (20, p. 130) giebt an, dass sich beim Opossum hier das Proamnion erhält, ja, dass sich dasselbe noch weit nach hinten in das Gebiet des Rumpfamnion, das von Anfang an aus Ectoderm und Somatopleura besteht, ausdehnt und letzteres allmählich verdrängt. Bei den von mir untersuchten Marsupialiern verhielt sich das anders, und überall fand sich auf älteren Stadien unter dem inneren Blatte des Dottersackes, und von demselben durch Cöлом getrennt, ein selbständiges definitives Amnion. Allein bei *Phascolarctus* erhält sich in einem kleinen Umkreis dauernd ein Zusammenhang zwischen innerer Dottersackwand und Amnion, aber selbst dort ist schon Mesoderm eingedrungen, wie unten näher geschildert werden soll.

Die beiden Aeste der Dottervene nehmen während ihres Verlaufes über das innere Blatt des Dottersackes keine Seitenzweige auf; erst da, wo sie über die Umschlagsstelle auf das äussere (*extbl*) Blatt herübertreten, verästeln sie sich.

Zwischen den beiden Venen befindet sich deshalb auf dem eingestülpten Blatt des Dottersackes eine gänzlich gefässlose Stelle, denn es dringen auch keine Arterien in diesen Bezirk (Taf. III, Fig. 23). Dieser gefässlose Bezirk liegt innerhalb des Sinus terminalis und steht mit der grossen gefässlosen Zone ausserhalb desselben auf dem äusseren Blatt nicht in Zusammenhang. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei anderen Beutelhieren sowohl dieses als auch des nachher zu beschreibenden Typus (Taf. IV, Fig. 30). Wir finden dieselbe gefässlose Stelle auch innerhalb des Gefässhofes der Sauropsiden und Placentaliere (Taf. VII, Fig. 620: *lpr*, 630: *lpr*); wenn wir bei ihnen auf jüngere Stadien zurückgehen, und ganz junge Stadien untersuchen, so stellt sich heraus, dass diese gefässlose Stelle eigentlich ursprünglich ausserhalb des Gefässhofes liegt und erst secundär in denselben einbezogen wird (Taf. VII, Fig. 55, 620, 630). Es ist dies die Stelle der Keimblase, in die hinein der Embryo seinen Vorderkörper einstülpt und so das Proamnion bildet. Dringt später in diese Proamniontasche das Mesoderm hinein, so wird bei den Sauropsiden, Monotremen und Placentaliern dieser Bezirk noch nachträglich vascularisirt. Bei den Marsupialiern erhält sich hier aber dauernd eine gefässlose Stelle innerhalb des Gefässhofes des Dottersackes.

Die Dotterarterie (*A. vit*) zieht gleich nach ihrem Austritt nach hinten und läuft, unpaar bleibend, in der Medianlinie über die ganze Rückenfläche des Embryo hinüber bis zur Umschlagsstelle (Fig. 24 *uschl*).

wo sie sich in einen rechten und einen linken Ast theilt. Während ihres Verlaufes über das innere Blatt des Dottersackes giebt sie ungemein zahlreiche, dünne, langgestreckte Seitenäste ab, die sich nach vorn bis zu den beiden Aesten der Vena vitellina ausdehnen (Fig. 23, 24, 25). Auf dem äusseren Blatt des Dottersackes angelangt, theilt sich die Dotterarterie in zwei symmetrische Aeste, die, nach rechts und links im Kreise herumziehend, sich vorn, ihrem Ausgangspunkt gegenüber, wieder vereinigen (Fig. 23), zuweilen dort auch bloss durch Anastomosen in Verbindung treten. Der rechte Ast der Dotterarterie giebt nur nach rechts, der linke nur nach links Seitenäste ab. Somit bezeichnet der von ihnen durchlaufene Umkreis die Grenze der gefässhaltigen Zone des Dottersackes, den Gefässhof. Jenseits von ihnen beginnt die gefässlose Zone; sie selbst bilden einen zuweilen einheitlichen, zuweilen durch Anastomosen zum Abschluss gebrachten Terminalring.

Auch hier wieder, wie bei *Echidna*, treten die grösseren Venenzweige in die Interstitien zwischen die grösseren Arterienzweige (Fig. 23). Dieser Typus der Gefässverzweigung des Dottersackes ist für den Dottersackkreislauf aller Säuger charakteristisch und steht in auffallendem Gegensatz zur Gefässvertheilung der Allantois.

Der Keim liegt im Uterus der Mutter derart befestigt, dass sich Falten des äusseren Blattes des Dottersackes in tiefe Buchten der gewulsteten mütterlichen Schleimhaut einbetten. Eine wirkliche Verwachsung der mütterlichen und kindlichen Gewebe wie bei den Placentaliern kommt aber nicht zu Stande¹⁾.

Wie schon oben erwähnt, hängt innerhalb der gefässhaltigen Zone die parietale Dottersackwand auf das innigste mit der serösen Hülle zusammen, da der Cölospalt bei den Marsupialiern sich nicht in diesen Abschnitt des Mesoderms hineinstreckt. In die gefässlose Zone der parietalen Dottersackwand dringt überhaupt kein Mesoderm, die Wandung besteht bloss aus Ectoderm und Entoderm, und wir können, wie schon bemerkt, diese Zone, in der eine Differenzirung von seröser Hülle und Dottersackwand nicht einmal angedeutet ist, als Vorhülle, Prokalymma, bezeichnen, ebenso wie man den nach innen gestülpten Theil der Dottersackwand, solange er bloss aus Ectoderm und Entoderm besteht und noch kein selbständiges Amnion abgliedert hat, als Proamnion bezeichnet.

Ein derartiges Prokalymma, das heisst eine nur aus Ectoderm und Entoderm zusammengesetzte Keimblasenwand scheint auch bei allen Placentaliern vorzukommen, die eine gefässlose Zone des Dottersackes besitzen. Wenigstens ist das von VAN BENEDEK und JULIN (2, pl. XXIV) für Kaninchen und Fledermaus nachgewiesen. Bei ersterem Object ist die mesodermfreie Parthie der Keimblasenwand ausgedehnter als bei letzterem. Auch besitzt sie in ihrem innersten Umkreis nicht einmal Entoderm, sondern besteht bloss aus Ectoderm. Letztere Eigenthümlichkeit ist wohl kaum als ein ursprüngliches Verhalten anzusehen. Auf die physiologische Bedeutung des Bestehenbleibens des Prokalymma komme ich unten im allgemeinen Theil zurück.

Die Ectodermzellen im Bereich des Prokalymma der Marsupialier sind viel protoplasmareicher und höher als diejenigen, die in ihrer Fortsetzung die gefässhaltige Zone der parietalen Dottersackwand überziehen. Sicherlich besitzen sie eine besondere physiologische Bedeutung. Ihre freie Oberfläche, die sich an das Epithel der Uterusschleimhaut anlegt, ist nicht glatt, sondern unregelmässig. Ob man hier von amöboiden Fortsätzen reden darf, wie CALDWELL es thut, wage ich nicht zu entscheiden, da ich kein Material im Stadium des Ueberlebens daraufhin untersucht habe. Was ich an conservirtem Material beobachtete, sprach nicht gerade dafür.

Durch die Configuration der Eihüllen dieses Typus wird es bedingt, dass die Allantois hier von jeder Beziehung zur serösen Hülle und damit auch zur mütterlichen Schleimhaut völlig ausgeschlossen ist. Dem entspricht die morphologische Structur der Allantois selbst. Um letztere überhaupt sichtbar zu machen, hat man den noch vom inneren Dottersackblatt umhüllten Embryo Fig. 23 nun vollends herauszustreifen. Erst dann wird die kleine, offenbar rudimentäre Allantois sichtbar, die mit kurzem Stiel unter dem Dottersackstiel hervortritt. Auf Fig. 26 ist ein solches Präparat abgebildet; um eine gute Ansicht des Embryo zu geben, ist das Amnion entfernt worden. Fig. 26 zeigt also die Allantois in Seitenansicht,

¹⁾ Die von OSBORN (12 und 13) beschriebenen hohlen „Villi“ der den Dottersack überziehenden serösen Hülle sind weder von CALDWELL noch von SELENKA beobachtet worden, noch auch habe ich etwas Derartiges auffinden können.

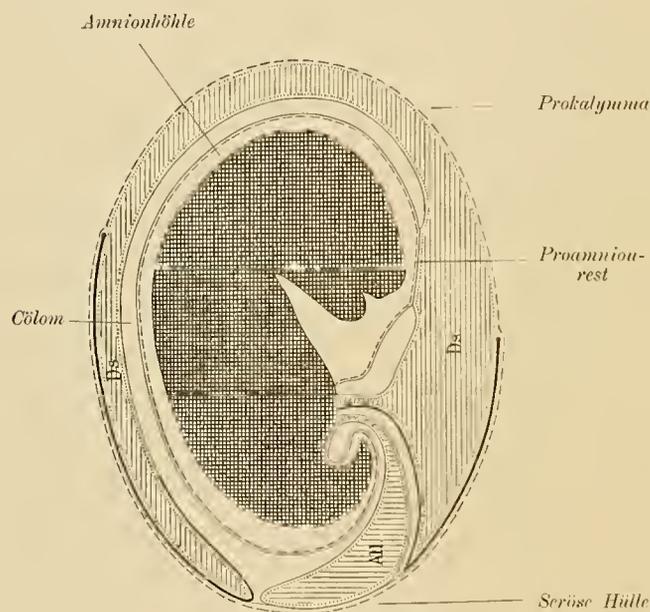
Fig. 27 von der Stielseite her. Die Gefäße der Allantois sind verhältnissmässig sehr schwach und dürrig. Ein solches Gefässnetz, wie wir es bei *Echidna* an dem mit der serösen Hülle verwachsenden Theil der Allantois kennen gelernt haben und wie es auch den Sauropsiden und den Beutelhieren des zweiten Typus eigenthümlich ist, fehlt dem uns jetzt beschäftigenden Typus ganz. Da die Allantois, in der Tiefe begraben, keine Athemfunction mehr besitzt, ist auch die charakteristische Athemfläche verloren gegangen. Was wir vor uns haben, ist ein rudimentäres Organ.

2. Typus (*Phascolarctus cinereus*).

Die von SELENKA untersuchten Formen: *Didelphys*, *Bettongia* (syn. *Hypsiprymnus*), *Phalanger* (syn. *Phalangista*) gehören in ihrer Embryonalentwicklung sämmtlich dem ersten, soeben beschriebenen Typus an. Ein Vertreter des zweiten Typus hat SELENKA zur Untersuchung nicht vorgelegen. Auch scheint er keine Kenntniss von der CALDWELL'schen Mittheilung aus dem Jahre 1884 gehabt zu haben, die

zu seinen eigenen Angaben in mancher Beziehung im Gegensatz stehen. CALDWELL (5) seinerseits beschreibt nur den zweiten Typus und glaubt ihn für den „typical marsupial one“ halten zu dürfen. Er fand ihn bei *Phascolarctus cinereus*, von dem ihm eine fast vollständige Serie aller Entwicklungsstadien vorlag, ferner aber auch bei *Halmaturus ruficollis*. Ich will hier gleich vorausschicken, dass ich in der Hauptsache die kurzen, aber präzisen Angaben CALDWELL's, soweit sie sich auf *Phascolarctus* beziehen, bestätigen und ergänzen kann.

Halmaturus ruficollis hat mir nicht vorgelegen. Es würde sehr auffallend sein, wenn er wirklich diesem Typus angehörte, da der nahe verwandte *Aepyprymnus* durchaus zum ersten Typus gehört. Nun bezieht sich CALDWELL's eigentliche Beschreibung ganz vorwiegend auf *Phascolarctus*; *Halmaturus* wird mehr nebenbei erwähnt und die auf ihn bezügliche Abbildung (l. c. Taf. 43, Fig. 2) betrifft nicht die Lagerungsverhältnisse von Embryo und Eihüllen, sondern die Histologie der Keimblasenwand. Es wäre also nicht undenkbar, dass CALDWELL bei seiner an Ort und Stelle vorgenommenen Untersuchung Befunde, die er bei



Phascolarctus cinereus (2. Typus).

Ectoderm gestrichelt, Entoderm punktiert, gefässhaltiges Mesoderm dicke, gefässloses Mesoderm dünne Linie.

Phascolarctus gemacht hat, auf *Halmaturus* ausgedehnt hat, ohne gewisse Unterschiede zu merken. Ob dies der Fall ist, oder ob wirklich *Halmaturus* dem zweiten, der verwandte *Aepyprymnus* aber dem ersten Typus angehört, muss unentschieden bleiben, bis neue Untersuchungen vorliegen. Ich betrachte deshalb vorläufig nur *Phascolarctus* als den Repräsentanten des zweiten Typus. Es muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, wie sich die der Untersuchung noch harrenden Formen wie *Phascolomys*, *Myrmecobius*, *Dasyurus* etc. in und zwischen unsere beiden Typen einordnen. Das Vorkommen weiterer Typen der Anordnung der Embryonalhüllen, die wirklich diesen Namen verdienen, erscheint mir aus verschiedenen Gründen als sehr unwahrscheinlich.

Um sofort eine Vorstellung von der Hauptdifferenz beider Typen zu erhalten, vergleiche man zunächst Fig. 42 auf Taf. V (*Aepyprymnus*) mit Fig. 43 (*Phascolarctus*) oder auch die beistehende Textfigur mit der Textfigur Seite 25. Als unwesentlich hat man dabei die etwas verschiedene Lage des Embryo

gegenüber dem Dottersack aufzufassen. Auf Fig. 42 sehen wir ihn mit dem Hinterende voraus, auf Fig. 43 und 44 mit dem Kopf voraus in den Dottersack eingestülpt.

Als unwesentlich bezeichne ich diese Differenz deshalb, weil auf diesen späten Entwicklungsstadien die Lage des Embryo in seiner Dottersackshöhle auch bei Individuen derselben Art keine ganz constante Lagerung hat, wie ein Vergleich von Fig. 43 und 44, zwei verschiedene Individuen von *Phascolarctus* darstellend, lehrt.

Der wesentliche Unterschied von Typus 1 und 2 besteht darin, dass die Allantois bei ersterem Typus vom Embryo ganz mit in die Tiefe der Einstülpung hineingenommen ist und im Inneren liegt, ohne jede Beziehung zur Oberfläche und zur serösen Hülle gewonnen zu haben. Beim *Phascolarctus*-Typus dagegen ragt sie mit langem Stiele aus dem Krater, der im Dottersack durch das Einsinken des Embryo gebildet ist, hervor und verstopft die Mündung des Kraters gänzlich, indem sie mittelst der herausragenden Fläche mit der serösen Hülle verwächst (Fig. 43; in Fig. 44 ist die Allantois selbst abgeschnitten, nur ihr Stiel hängt heraus).

Auf Taf. IV, Fig. 30 ist eine nicht schematisirte Ansicht des Embryo Fig. 43 von vorn gegeben. Vergleicht man Fig. 30, Taf. IV, mit Fig. 44, Taf. V, so erkennt man die leichte Verdrehung des Embryo Fig. 30 innerhalb des Dottersackes.

Der Dottersack von *Phascolarctus* zeigt genau dieselben Eigenthümlichkeiten wie derjenige des ersten Typus: derselbe Verlauf der beiden Aeste der Vena vitellina (Fig. 44), die gefässlose Strecke auf dem inneren Blatte des Dottersacks in und oberhalb der Venengabel (Fig. 31, 44), dieselben eigenthümlichen Arterienbüschel auf dem inneren Blatt ausserhalb von den Venen (Fig. 31), dieselbe Configuration der Gefässvertheilung auf dem äusseren Blatt des Dottersackes. Auch der Schichtenbau der Dottersackwandung ist bei beiden Typen derselbe (vgl. oben Seite 26 und 27). Die Dotterarterie kommt unpaar aus dem Dottersackstiel, läuft ungetheilt unter Abgabe sehr zahlreicher, feiner, langer Aeste (Arterienbüschel) über das innere Blatt, geht dann auf die Umschlagsstelle und steigt noch ein Stück an dem äusseren Blatt empor (Taf. V, Fig. 43). Dann theilt sie sich, meist unter Deltabildung, in zwei Aeste, die, auf dem Dottersack nach rechts und links herumziehend, einen Ring bilden, der den Gefässhof abschliesst. Seinen Abschluss erreichte der Ring in allen von mir untersuchten Fällen durch Anastomosen der beiden Arterienäste an ihrem Ende, nicht durch directen Uebergang der Stämme in einander.

Auf eine merkwürdige Verwachsung des Dottersackes mit dem Amnion in einem gewissen Bezirk oberhalb der Venengabel komme ich unten zurück.

Was unseren zweiten Typus vom ersten, wie es scheint, weiter verbreiteten unterscheidet, ist die morphologische Beschaffenheit und die physiologische Leistung der Allantois. Dieselbe ist nicht wesentlich grösser als die des ersten Typus, aber da sie nicht im Inneren vergraben liegt, sondern, mit langem Stiel aus dem Krater heraushängend, die Krateröffnung verstopft und mit der serösen Hülle verwächst, zeigt ihr Gefässsystem nichts von der rudimentären Beschaffenheit des ersten Typus.

Auf Fig. 34, Taf. IV ist ein nicht schematisirtes Bild des Lagerungsverhältnisses von Allantois und Embryo gegeben. Auf Fig. 35 ist dieselbe Allantois, stärker vergrössert, in Seitenansicht gezeichnet, und zwar ist die Fläche, mit der sie mit der serösen Hülle verwächst, vom Beschauer abgewendet, auf Fig. 36 aber ihm zugewendet. In Fig. 37 sieht man von oben (also vom Stiel her), in Fig. 38 in entgegengesetzter Richtung auf das Organ.

Wir können an der Allantois zwei Flächen unterscheiden: die leicht gekrümmte Kugelfläche, in deren Bereich sie mit der serösen Hülle verwächst, und den Kegelmantel, der jene Kugelfläche zur Basis, das Ende des Stieles aber zur Spitze hat. Es tritt nun bei Betrachtung der Figuren sehr deutlich die Eigenthümlichkeit hervor, dass die Kegelmantelfläche fast nur die Stämme der grossen Gefässe (Fig. 37), die mit der serösen Hülle verwachsene Kugelfläche aber ihre Endausbreitung, ein äusserst dichtes und reich entwickeltes Gefässnetz enthält. Die Allantois besitzt zwei Venen, die ungetheilt über die Kegelmantelfläche in den Stiel treten und dabei nur wenige Seitenäste aufnehmen. Ihr Blut sammeln sie auf der Kugelfläche, wobei sich die Venenäste mit den arteriellen Gefässzweigen in der für die Allantois charakteristischen Weise kreuzen, eine Gefässvertheilung, wie sie am Dottersack niemals vorkommt.

Die beiden Allantoisarterien verlassen schon, in mehrere (zuweilen sechs) kleinere Aeste zerfallend, den Stiel, treten unter Abgabe weniger Zweige über den Kugelmantel und finden ihre Endausbreitung auf der Kugelfläche.

Jene Fläche ist also durch zwei Eigenthümlichkeiten vor der Kegelmantelfläche ausgezeichnet: erstens durch ihre Verwachsung mit der serösen Hülle, zweitens den Besitz der eigentlichen Verzweigung der Allantoisgefäße.

Auch an der Allantois von *Echidna* konnten wir constatiren, dass der Theil der Allantois, der mit der serösen Hülle verwächst, Träger der reich entwickelten Endausbreitung der Gefäße ist, während die dem Embryo zugewandte Fläche fast ausschliesslich nur die grossen Gefässstämme führt. Wir nannten deshalb ersterwähnte Fläche die *Athemfläche* der Allantois, und eine *Athemfläche* besitzt auch die Allantois von *Phascolarctus*, während eine solche den Beutelhieren des ersten Typus gänzlich fehlt, da dort die Allantois die seröse Hülle nirgends erreicht und ihr ganzes Gefässsystem demzufolge rudimentär geworden ist.

Hierin besteht die Differenz beider Typen, eine Differenz, die neben ihrer physiologischen Bedeutung morphologisch von grossem Interesse ist.

Der *Phascolarctus*-Typus ist nämlich derjenige, der die Beutelhieren nach unten in der phylogenetischen Reihe mit den Monotremen und Sauropsiden, nach oben mit den Placentaliern verbindet. Aus ihm ist secundär in extremer Weiterentwicklung der schon hervortretenden Prävalenz des Dottersackes gegenüber der Allantois der andere Typus hervorgegangen, bei dem die Allantois jede Bedeutung als Athemorgan verloren hat. Ich komme hierauf später noch ausführlicher zurück.

Der Beschreibung der Embryonalhüllen von *Phascolarctus* habe ich noch eine merkwürdige Thatsache hinzuzufügen, die ich bei allen von mir untersuchten Exemplaren gefunden habe. Gerade zwischen der Venengabel findet sich nämlich ein Zusammenhang des Amnions mit dem hier gefässlosen inneren Blatte des Dottersackes, der, an Dotternabel nahtförmig beginnend, sich über der Augengegend des Embryo zu einer elliptischen Scheibe erweitert (Taf. V, Fig. 44 *prz.*). Der in Fig. 30 und 31, Taf. IV, dargestellte Embryo hat sich aus seiner ursprünglichen Lage in der Venengabel verdreht, so dass letztere statt median an seiner linken Seite liegt. Damit ist auch der Zusammenhang von Amnion und Dottersack nach links vom Embryo verschoben. Aber auch hier liegt er in der Venengabel genau in derselben Stellung zu ihr wie derjenige von Fig. 44.

Auf Fig. 32 sieht man den Zusammenhang von der Seite, auf Fig. 33 von vorn. Derselbe grenzt sich, wie man sieht, mit einem scharfen Rand von der Umgebung, wo keine Verwachsung vorliegt und Amnion und Dottersack frei über einander liegen, ab.

Die nähere Untersuchung lehrte nun, dass es sich hier um ein auf diesen kleinen Fleck beschränktes Bestehenbleiben des ursprünglichen Zustandes handelt, in welchem Dottersack und Amnion sich noch nicht von einander gesondert haben, sondern die Dottersackwand selbst die Kopfscheide für den Embryo, ein Proamnion, bildet. Das Proamnion entsteht dadurch, dass das Vorderende des Embryo sich zwischen der Venengabel in den Dottersack zu einer Zeit ingräbt, zu welcher an dieser Stelle die Wandung nur aus Ectoderm und Entoderm besteht. Dann sprechen wir von einem Proamnion. Später dringt auch in diesen Bezirk das Mesoderm und der Cölomspalt ein, die Wandung wird vier- statt zweischichtig, und von diesen vier Schichten bleiben zwei (Entoderm und Splanchnopleura) dem Dottersack; zwei (Ectoderm und Somatopleura) bilden das definitive Amnion.

Wie der auf beistehender Textfigur dargestellte Querschnitt zeigt, ist der Rest jenes ursprünglichen Zusammenhanges, der uns hier vorliegt, streng genommen, nicht mehr als Proamnionrest zu bezeichnen, denn die Wandung besteht hier nicht mehr bloss aus Ectoderm und Entoderm, son-



Proamnionrest bei *Phascolarctus*.

dern eine Mesodermschicht ist schon eingedrungen. Das Eigenthümliche aber ist, dass der Cölomspalt in diesen eng begrenzten Bezirk nicht mit eingedrungen ist und deshalb hier der alte Zusammenhang der im Uebrigen überall getrennten Bildungen dauernd bestehen bleibt. Seiner Ausdehnung nach repräsentirt natürlich jene Verwachsung nur einen kleinen Rest des ursprünglichen, bei *Phascolarctus* sehr ausgedehnten Proamnion. Dem ehemaligen Proamnion entspricht der ganze gefäßlose Bezirk der inneren Dottersackwand, also die Zone, die in Fig 58, Taf. VII, mit blauer Farbe bezeichnet ist. Wie jene Figur sehr deutlich zeigt, ist der bestehenbleibende Proamnionrest (*prz*) nur ein kleiner Bruchtheil der ganzen Zone. Bemerkenswerth ist, dass im Bereich des Zusammenhanges das Entoderm des Dottersackes stark verdickt und eigenthümlich gewulstet ist (vgl. die Textfigur).

VAN BENEDEN und JULIN (2, p. 385) beschreiben beim Kaninchen eine in der Hauptsache wohl entsprechende Bildung. Sie geben nämlich an, das Amnion hatte während des ganzen Fötallebens am Dottersack in einem kleinen Bezirk innerhalb der Venengabel. Auch das, was sie beschreiben, repräsentirt offenbar nur einen kleinen Rest des ehemaligen Proamnion. VAN BENEDEN und JULIN lassen die Frage offen, ob der Haupttheil des Proamnion durch Atrophie ganz verschwindet, oder ob er durch Eindringen von Mesoderm und Cölom in echtes Amnion übergeführt wird. Meine Beobachtungen bei *Phascolarctus*, ganz besonders die Wandstructur des mesodermhaltigen, aber cölomlosen Proamnionrestes, sprechen durchaus für letztere Auffassung. Sehr leicht lässt sich bei den Sauropsiden (Vögel: 15, 22, Eidechsen: 23, 9, 16, Chelonier: 11), das nachträgliche Eindringen von Mesoderm und Cölom in die Proamnionfalte nachweisen.

Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die Embryonalhüllen und den Embryonalkreislauf der Amnioten.

Die Untersuchung und die Erklärung von Wesen und Bedeutung der fötalen Anhänge war ein Lieblingsthema der älteren Embryologie, und hier hat dieselbe mit ihre schönsten Triumphe gefeiert. Es schien sogar, als ob man so weit in der Erkenntniss gelangt sei, dass, etwa mit Ausnahme der näheren Untersuchung der Placenta, kaum noch etwas zu thun übrig geblieben wäre. Andere Fragen traten in den Vordergrund, und wenn auch gerade in dem letzten Jahrzehnt sich wieder ein lebhafteres Interesse kundgegeben und eine Reihe glanzender Untersuchungen gezeigt hat, dass hier noch eine Fundgrube von Entdeckungen vorhanden ist, und unsere Anschauungen noch sehr der Sicherstellung und Vertiefung bedürfen, so fehlt es doch ganz an einer zusammenfassenden Darstellung.

Was ich in Folgendem gebe, soll auch nichts Abgerundetes und Fertiges vorstellen, vielmehr ein Programm für eine spätere Arbeit, in der die Anamnier eine gerechtere Würdigung erfahren sollen, als ihnen hier zu Theil werden kann. Eine Specialuntersuchung des Dotterkreislaufes der Selachier wird demnächst erscheinen; andere Klassen der Anamnier sollen erst noch genauerer Untersuchung unterzogen werden.

Classification der Wirbelthierentwicklung.

In der Wirbelthierreihe wie auch in anderen Thierstämmen können wir folgendes Hauptprincip der Vermehrung realisirt finden:

Der Keim, sobald er nach Verlassen des mütterlichen Körpers oder nach Sprengung der schützenden Eihülle sein Freileben beginnt, hat denselben Kampf ums Dasein durchzukämpfen wie der ausgewachsene

Organismus. Er muss die zum Leben und zur Weiterentwicklung nothwendige Nahrung aufsuchen, hat sich zahlreichen Verfolgern zu entziehen, die ihm nachstellen, wird durch Sturm und Brandung, Dürre und Ueberschwemmung vernichtet, Gefahren, denen er oft viel hülfloser preisgegeben ist als das erwachsene Thier. Denn wenn auch Larven und junge Thiere nicht selten allerlei Schutzvorrichtungen und Anpassungen besitzen, um den Kampf ums Dasein erfolgreich aufzunehmen, so brauchen auch diese Schutzvorrichtungen Zeit sich zu entwickeln, sie sind naturgemäss um so unvollkommener, je jünger der Keim ist, und erreichen selten die Höhe der Vollendung, die ein ausgewachsenes Thier in seiner Anpassung an die Lebensbedingungen zeigt. Die Folge davon ist, dass die Gefahr der Vernichtung um so grösser ist, je jünger der Keim frei der Aussenwelt gegenüber zu treten hat, und dass die Vernichtung der Brut successive mit dem Aelterwerden der Keime abnimmt.

Es werden deshalb in allen Thierklassen entweder in der einen Reihe der Fälle möglichst viele Keime geboren, die sich sogleich selbst zu helfen haben, von denen viele vernichtet werden, ein kleiner Procentsatz aber überlebt. Das kann bei sehr zahlreichen Keimen immerhin schon eine relativ grosse Zahl bedeuten.

Oder aber die Zahl der erzeugten Individuen wird beschränkt zu Gunsten von Einrichtungen, die darauf abzielen, den Keim zu einer möglichst späten Zeit dem Kampf mit der Aussenwelt zu exponiren. Es werden weniger Keime erzeugt, aber ein grösserer Procentsatz derselben bleibt am Leben.

Dies wird auf zwei Wegen erzielt: Entweder werden die Keime früh und unentwickelt geboren; sie verweilen aber auch nach der Geburt noch längere Zeit innerhalb einer schützenden Eihülle und sind dadurch dem Kampf mit der Aussenwelt zum grossen Theile entrückt. In diesem Falle bedürfen sie zu ihrer Ernährung der Mitgift einer reichlichen Dottermenge. Oder aber sie durchlaufen einen grossen Theil ihrer Entwicklung innerhalb des mütterlichen Körpers und werden erst relativ spät und vollentwickelt geboren. In beiden Fällen verbindet sich hiermit oft noch eine Brutpflege der Eltern für die abgelegten Eier oder für die neugeborenen Jungen (gewisse Teleostier, Amphibien, Reptilien, fast alle Vögel, alle Säugethiere).

Wir sehen also entweder viele Keime erzeugt in Gestalt von weichschaligen, dotterarmen oder doch wenig dotterreichen Eiern. Es besteht eine Oviparität, die wir nach Menge des mitgegebenen Dotters als mikrolecithale und als mesolecithale Oviparität unterscheiden können.

Oder aber die Zahl der Keime wird zu Gunsten ihrer späten Geburt aus der Eischale oder aus der Mutter beschränkt. Wir sehen entweder hartschalige, grosse Eier mit reichem Dottervorrath abgelegt, oder aber die Entwicklung vollzieht sich zum grössten Theil in der Mutter: wir haben makrolecithale Oviparität oder Viviparität.

Die Thatsachen lehren, dass im Wirbelthierstamme die Viviparität sich stets und überall aus der makrolecithalen Oviparität entwickelt hat.

Versuchen wir nun die Wirbelthiere nach den eben entwickelten Principien zu classificiren, so er giebt sich zunächst die interessante Thatsache, dass fast in jeder Wirbelthierklasse die meisten der erwähnten Vermehrungsarten neben einander vorkommen ¹⁾:

Mikrolecithale Oviparität	Mesolecithale Oviparität	Makrolecithale Oviparität	Viviparität
Acranier			
Petromyzonten		Myxinoiden	
	(Proselachier?)	Mehrzahl der Selachier	Viele Selachier
	Ganoiden	Mehrzahl der Teleostier	Einige Teleostier
	Dipnoer		
	Mehrzahl der Amphibien	Einige Amphibien	Einige Amphibien
		Mehrzahl der Reptilien	Einige Reptilien
		Vögel	
		Monotremen	
			Beutelhierre
			Placentalier

¹⁾ In der folgenden Uebersicht ist nicht die absolute Menge des Dotters als das allein Maassgebende betrachtet worden, sondern auch das Verhältniss von Protoplasma zu Deutoplasma. Deshalb wurden alle meroblastischen Eier als makrolecithal bezeichnet.

Unsere Uebersicht giebt uns wohl ein ganz interessantes Bild von der grossen Variabilität der Vermehrungsart in den verschiedenen Klassen. Aber gerade aus diesem Grunde müssen wir noch ein weiteres Eintheilungsprincip suchen, das auf mehr durchgreifende physiologische und morphologische Merkmale gegründet ist.

Ein solches Merkmal ergibt sich uns in dem Aufenthalt der abgelegten Eier oder Larven: Wird der Keim in das Wasser oder wird er in das Trockene abgesetzt? Besteht *generatio aquatica* oder *generatio terrestris*? Es braucht wohl nicht erst hervorgehoben zu werden, dass diese Eintheilung nicht durchweg mit der Lebensweise der ausgewachsenen Thiere übereinstimmt. Die meisten Amphibien führen eine terrestrische Lebensweise, besitzen aber fast durchweg eine *generatio aquatica*.

In dieser Eintheilung haben wir ein physiologisches Moment in den Vordergrund gestellt: den Aufenthalt der Eier im Wasser oder auf dem Lande, im flüssigen oder gasförmigen Medium.

Es fragt sich nun, ob dieses physiologische Merkmal so durchgreifend und wichtig ist, um als classificatorisches Princip angenommen werden zu können, oder ob es ebenso viel werth ist, wie eine Eintheilung der Wirbelthiere in wasser-, land- und luftbewohnende, das zur Vereinigung der Fische und Wale, der Vögel und Fledermäuse führen würde.

Bei näherem Zusehen erkennen wir, dass unsere Gruppierung keine solche unnatürlichen Zusammenstellungen und Trennungen bedingt.

Die beiden grossen Gruppen, die wir bei dieser Eintheilung erhalten, bilden zwei auch vergleichend-anatomisch wohl begründete Abtheilungen, die wir als niedere und höhere Wirbelthiere unterscheiden können, und von denen die zweite höchst wahrscheinlich mit gemeinsamer Wurzel aus der ersten hervorgegangen ist.

Die enge Zusammengehörigkeit der zweiten Gruppe wird ausser anderem auch durch den gemeinsamen Besitz eines eigenthümlichen Organs bewiesen, das der ersten Gruppe fehlt, des Metanephros. Bei den niederen Wirbelthieren, mit Einschluss der Amphibien, erfüllt noch die einfacher gebaute Urniere oder Mesonephros die Functionen, die bei den höheren Wirbelthieren der höher und vollkommener ausgebildete Metanephros übernommen hat. Bei letzteren dient dann der Mesonephros im ausgebildeten Zustande nicht mehr als Excretionsorgan.

Aber noch ein zweites morphologisches Merkmal oder besser eine zusammengehörige Summe von Merkmalen ist für die zweite Gruppe charakteristisch, ein ganz specifisch embryologisches Merkmal, das sich auf die Umhüllung und die Athmung der Embryonen während ihrer Entwicklung im Ei oder in der Mutter bezieht.

Die Gruppe der höheren Wirbelthiere ist entwicklungsgeschichtlich durch den Besitz von Amnion und seröser Hülle als embryonaler Hüllorgane, sowie der Allantois als besondern embryonalen Athmungsorgans ausgezeichnet. Man bezeichnet sie deshalb auch als Amnionthiere oder Amnioten und stellt ihnen die erste Gruppe als Amnionlose, Anamnia, gegenüber.

Wie nahher gezeigt werden soll, steht die Entwicklung des Amnion und der serösen Hülle in engem, causalem Zusammenhang mit dem terrestrischen Aufenthalt der Eier¹⁾. Folgende Uebersicht bringt die eben besprochenen Beziehungen zum Ausdruck:

Anamnia: ohne Amnion, seröse Hülle und Allantois. **Generatio aquatica**²⁾

Pronephridier
Acranier

Mesonephridier
Cyclostomen
Fische
Dipnoer
Amphibien

Amniota: mit Amnion, seröser Hülle und Allantois. **Generatio terrestris**

Metanephridier
Sauropsiden
Mammalia

1) Was RYDER (17) als rudimentäre Amnionfalten bei Knochenfischen bezeichnet, ist meiner Ansicht nach mit den eigentlichen Amnionfalten nicht zu vergleichen.

2) Es ist interessant, dass bei der höchsten Anamnierklasse, den Amphibien, schon hie und da Anläufe genommen werden, von der *Generatio aquatica* zur *Generatio terrestris* überzugehen, so bei *Ichthyophis*, *Amphiuma*, *Leptodactylus*, *Paludicola*, *Phascophorus*, *Chiromantis*, *Phyllomedusa*.

Vergleichen wir obenstehende Uebersicht mit der auf Seite 32 gegebenen, so sehen wir, dass bei den Anamniern, der Gruppe mit aquatischer Keimentwicklung, Oviparität in allen drei Formen sowie in manchen Fällen (gewisse Selachier, wenige Teleostier, wenige Amphibien) Viviparität vorkommt. Bei den Amnioten findet sich nur makrolecithale Oviparität (die meisten Reptilien alle Vögel, die Monotremen) oder Viviparität (manche Reptilien, alle Beutelthiere und Placentaliere).

Wo immer bei den Wirbelthieren, bei Anamniern so gut wie bei Amnioten, makrolecithale Oviparität oder auch Viviparität, die ja stets aus ersterer hervorgegangen ist vorkommt, da coincidirt dieselbe mit der Entwicklung eines Dottersacks. Dieses Organ ist für die Abkömmlinge von dotterreichen Eiern bei allen Wirbelthieren charakteristisch. Ich behalte mir vor, auf die verschiedenen Formen des Dotterorgans bei Anamniern, seinen Kreislauf und seine Function in späteren Arbeiten zurückzukommen und eine Vergleichung mit dem Dotterorgan der Amnioten durchzuführen.

Der Dottersack ist das einzige embryonale Anhangsorgan, das auch den Anamniern zukommt. Alle übrigen sind für die Amnioten charakteristisch, zu deren näherer Betrachtung wir uns jetzt wenden.

Einfluss des terrestrischen Aufenthaltes der Eier auf die Entwicklung.

Veränderte relative Schwere der Eier. Amnion und seröse Hülle.

Wenn wir die veränderten Bedingungen studiren, unter denen sich die Keime bei terrestrischer Entwicklung befinden, so können wir die hohe Temperatur ganz ausser Acht lassen, die für die Entwicklung der homiothermen Amnioten nothwendig ist. Denn die bei gewöhnlicher Lufttemperatur sich entwickelnden Keime der Reptilien zeigen genau dieselben Organisationseigenenthümlichkeiten wie die der warmblütigen Amnioten. Um die Entstehung jener Eigenenthümlichkeiten zu erklären, dürfen wir deshalb die hohe und constante Temperatur nicht mit heranziehen. Ebenso müssen wir zunächst die complicirten Existenzbedingungen der intrauterinen Embryonalentwicklung unberücksichtigt lassen; denn jene Viviparität hat sich, wie erwähnt, sowohl bei gewissen Reptilien einerseits als auch andererseits bei Beutelthieren und Placentaliern aus makrolecithaler Oviparität entwickelt.

Dadurch, dass die Eier statt im Wasser ihre Entwicklung im Trockenen, umgeben von atmosphärischer Luft, durchmachen, sind ihre Existenzbedingungen in vielfältiger Weise geändert. Eine Differenz aber ist von ausschlaggebender Bedeutung: es ist die veränderte Schwere.

Natürlich bleibt die absolute Schwere der Eier dieselbe. Aber nicht um diese handelt es sich, wie wir gleich sehen werden. Es handelt sich um das relative Gewicht, d. h. das Gewichtsverhältniss des Objectes, also hier des Eies, zu dem es umgebenden Medium, also Wasser oder Luft.

Während alle Körper im luftleeren Raum gleich schnell fallen, fallen schwere im lufthaltigen schneller als leichte. Je grössere Dichte und Schwere das Medium besitzt, in dem ein Körper sich befindet, um so langsamer fällt er. Bei gleicher Schwere schwebt der Körper in dem Medium; ist das Medium schwerer als der Körper, so schwimmt der letztere an der Oberfläche.

Je schwerer das Medium ist, um so mehr wird also der Fall der Körper aufgehalten, um so mehr die eigene Schwere verringert. Bringen wir umgekehrt einen Körper aus einem schwereren in ein leichteres Medium, so vermehren wir dadurch seine Fallgeschwindigkeit, erhöhen seine relative Schwere.

Letzteres findet nun statt, wenn die Eier statt in das Wasser ins Trockene abgelegt werden. Sie werden dadurch relativ um ein Vielfaches schwerer, ohne doch im mindesten widerstandsfähiger zu werden.

Um eine Vorstellung zu geben, wie bedeutend die Erhöhung der relativen Schwere bei dem Uebergang der Eier aus dem flüssigen in das gasförmige Medium ist, habe ich im Physikalischen Institut zu Jena unter gütiger Leitung von Herrn Professor WINKELMANN einige genaue Bestimmungen des specifischen

Gewichtes von Hühnereiern gemacht. Dieselben ergaben, dass das Ei mit seiner Kalkschale bei eröffneter Luftkammer 1,08mal schwerer ist als Wasser; der flüssige Eiinhalt ist nur 1,03mal schwerer als Wasser. Dagegen ist ein Ei in seiner Schale bei geöffneter Luftkammer 900mal schwerer und das Eiinnere ohne Schale 800mal schwerer als das Medium Luft. Die Luft setzt also dem Ei bei seinem Fall fast gar keinen, das Wasser ausserordentlich bedeutenden Widerstand entgegen; ein Ei kann im Wasser viele Meter tief fallen, ohne sich im mindesten zu verletzen, während es in der Luft schon bei einem Fall von wenigen Decimetern gänzlich zertrümmert, wenn es auf harte Unterlage aufstösst.

Es ist klar, dass durch diese Erhöhung der relativen Schwere ohne Zunahme der Druck- und Zugfestigkeit sich die am Lande abgelegten Eier unter wesentlich ungünstigeren Verhältnissen befinden als ins Wasser gelegten. Jede Bewegung des Eies als Ganzes hat im gasförmigen Medium eine viel intensivere Druck- und Stosswirkung der einzelnen Theile gegen einander zur Folge. Die Erschütterungen des Eiinneren sind ungleich intensivere, wenn eine Henne ihre Eier lüftet und dreht, als wenn ein leichter Flüssigkeitsstrom ein Fischei am Boden auf und ab rollt. Weiss doch auch jeder Anatom, welchen Vortheil es bietet, zarte Objecte in flüssigem Medium und nicht im Trocknen zu präpariren.

Es ist ganz selbstverständlich, dass hier Schutzvorrichtungen getroffen werden müssen, um diese wesentlich ungünstigeren Daseinsbedingungen auszugleichen. Eine Reihe von Einrichtungen erhält nun das Ei gleich von der Mutter her als Mitgabe, um den Keim so weich wie möglich zu betten. Zwischen die mehr oder weniger harte aussere Schale und den Keim schiebt sich eine eiweissreiche, dickflüssige Flüssigkeitsschicht, das Eiweiss, wie die aussere Schale ein Product des Eileiters.

Die complicirte Structur dieser Hüllflüssigkeit beim Hühnerei, ihre Zusammensetzung aus abwechselnd dichten und flüssigeren Lagen, die Hagelschüre, die Luftkammer zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut, alles das sind Einrichtungen, die einen heftigen Anprall des Keimes gegen die Schale verhindern sollen, die das Ei im Inneren suspendiren und sich als Puffer¹⁾ zwischen Keim und Schale einschoben.

Diese Einrichtungen, die den makrolecithalen Eiern der Anammier fehlen, sind die einzigen Schutzmittel des Keimes während der ersten Entwicklungsstadien, so lange der sich entwickelnde Keim nicht seinerseits für Schutzvorrichtungen Sorge tragen kann. So lange die Keimscheibe glatt oder nahezu glatt über den Dotter gespannt ist, bedarf sie auch wohl kaum eines weiteren Schutzes, zumal Vorsorge getroffen ist, dass das Ei den Pol mit der Keimscheibe stets nach oben kehrt, dieser Pol also niemals durch das Eigengewicht des dotterreichen, schweren Eies (man denke an ein Straussen- oder *Aepyornis*-Ei) gedrückt wird.

Je mehr sich aber der Körper des Thieres vom Dotter abhebt, um so mehr Angriffspunkte bietet er für die Stosse der Flüssigkeitswellen, welche die Erschütterungen und Bewegungen des gesammten Eies in dessen Innerem erzeugen und durch die eigenthümliche Schichtung des Eiweiss es wohl abgeschwächt, nicht aber ganz aufgehoben werden können.

Auch hört in älteren Stadien der Embryonalentwicklung aus einer Reihe von Gründen für den Embryo die Möglichkeit auf, wie die Keimscheibe unter allen Umständen oben auf dem Dotter zu liegen, dem Gewicht und Druck des Dotters somit entrückt zu sein.

Allen diesen Gefahren, die dem Keime in mittleren und älteren Entwicklungsstadien drohen, entzieht sich der Embryo, indem er zunächst die prominirenden Teile, Kopf und Vordertheil, dann auch den übrigen Körper in den Dotter vergräbt. Dieses Einsinken in den Dotter führt zur Bildung des Amnion und der serösen Hülle.

Die Idee, dass der ganze complicirte Process der Amnionbildung in letzter Linie auf ein Einsinken des Embryo in den Dottersack zurückzuführen sei, ist keine neue. Ueber die Gründe, durch die dieses Einsinken bedingt sei, hat man sich aber verschiedene Vorstellungen gemacht. Ich will hier nun diejenigen berücksichtigen, die mir die beachtenswerthesten scheinen und sich des meisten Beifalles zu erfreuen gehabt haben. VAN BENEDEK und JULIN (2, 425) erblicken in der zunehmenden Schwere des Embryo den

1) Die Luftkammer des Vogeleies ist eine vortreffliche Puffervorrichtung; für die embryonale Athmung ist sie wahrscheinlich ohne jede Bedeutung.

wesentlichen Grund seines Einsinkens in den Dottersack: „Dans notre opinion, la cause déterminante de la formation de l'enveloppe amniotique réside dans la descente de l'embryon, déterminée elle-même par le poids du corps. C'est par une accélération du développement que la cavité amniotique en est venue à se former quand l'embryon ne possède encore qu'un poids insignifiant, quand il est encore une simple lamelle didermique, avant que le mésoblaste se soit constitué“. Schon FLEISCHMANN machte gegen die Anschauung, dass die Bildung der Amnionscheiden lediglich durch Einsinken des Embryo in den Dottersack in Folge seiner zunehmenden Schwere verursacht sei, eine Reihe begründeter Einwände.

Ich habe versucht, einmal die tatsächliche Unterlage der Hypothese, soweit dieselbe die relative Schwere der in Betracht kommenden Medien betrifft, durch directe Beobachtung zu prüfen. Zweifellos haben wir bei der Amnionbildung von Formen mit dotterhaltigem Dottersack auszugehen, wie ihn die Sauropsiden und im Anfange ihrer Entwicklung auch die niedersten Säugethiere (Monotremen) besitzen. Der dotterleere Dottersack der Beutelthiere und Placentaler ist unstreitig eine secundär veränderte Bildung, die wir als Ausgangspunkt der Amnionbildung nicht zu berücksichtigen brauchen. Es erhebt sich nun die Frage: Ist denn der Embryo wirklich specifisch schwerer als der Dotter, so dass wenigstens diese Grundlage der VAN BENEDEN-JULIN'schen Hypothese als gesichert zu betrachten wäre, obwohl auch dann noch andere Erklärungen der tatsächlichen Vorgänge sehr wohl möglich wären? Ich habe im physiologischen Institut zu Jena zusammen mit Herrn Prof. W. BIEDERMANN die specifische Schwere von Hühnerembryonen vom dritten und vierten Tage der Bebrütung bestimmt. Bei dem ungemein geringen Volumen der Objecte erwies es sich am zweckmässigsten, das specifische Gewicht durch die Schwebemethode zu ermitteln. Das Object wurde in eine physiologische Kochsalzlösung gebracht, in der Gummi arabicum gelöst war, und der Gummizusatz so lange verstärkt, bis das Object gerade schwebte. Dann wurde das specifische Gewicht der Gummilösung bestimmt. Da ergab sich denn die interessante Thatsache, dass die Embryonen specifisch erheblich leichter waren als der zugehörige Dotter, sowohl die drei Tage alten Embryonen als auch die schon weit in der Entwicklung vorgeschrittenen vom vierten Tage. In den Gummilösungen, in denen der Embryo noch schwebte, gingen alle Bestandtheile des Dotters wie Steine unter. Das specifische Gewicht eines Embryo vom vierten Tage ergab sich als 1021,5.

Die Prüfung des zugehörigen Dotters erwies sich insofern etwas schwierig, als der Dotter ja keine homogene Masse darstellt, sondern aus abwechselnden Schichten von weissem und gelbem Dotter zusammengesetzt ist. In einer Gummilösung von 1021,5 specifisches Gewicht schwebten durchaus keine Dotterpartikelchen. In einer Lösung von 1024 specifisches Gewicht begannen die ersten Partikelchen zu schweben. In einer Lösung von 1026,5 schwebten zahlreiche kleine Flocken, die Hauptmasse des Dotters war aber noch schwerer als diese Lösung.

Da ich kein Mittel weiss, die einzelnen Schichten des Dotters rein von einander zu trennen, kann ich nicht die getrennten Gewichtszahlen für weissen und gelben Dotter angeben. Aus dem Umstand aber, dass in Lösungen, in denen der Embryo schwebte, gar keine Dotterpartikelchen schweben wollten, glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass alle Dotterbestandtheile, auch der weisse Dotter, specifisch schwerer sind als der Embryo.

Nun könnte man ja noch einwenden, dass bei anderen Sauropsiden vielleicht andere Gewichtsverhältnisse zwischen Embryo und Dotter bestehen als beim Hühnchen, und schliesslich bliebe immer noch der Einwand, dass bei den Vorfahren der Amnioten zur Zeit der Entstehung der Amnionbildung das von der Hypothese supponirte Gewichtsverhältniss zwischen Embryo und Dotter existirt habe. Meiner Ansicht nach wäre es aber nur dann gerechtfertigt, diese Annahme zu machen, wenn keine andere Erklärung der Amnionbildung denkbar wäre, und wenn jene Gewichtshypothese den Vorgang der Amnionbildung, wie er thatsächlich bei den Amnioten beobachtet werden kann, in einleuchtender und vollständiger Weise erklärte. Beides aber ist nicht der Fall. Die ontogenetischen Thatsachen lassen sich bei anderer Auffassung der Amnionbildung vollkommen erklären, ohne jene thatsächlich nicht beobachteten Gewichtsverhältnisse vorauszusetzen. Aber auch unter jener Voraussetzung bliebe die Einhüllung des Embryo durch zwei selbständig auftretende, von vorn und hinten auf einander zu wachsende Falten unerklärt und unerklärlich.

SELENKA hat sich eine andere Vorstellung von dem Zustandekommen des embryonalen Anhangsorganes, das wir Amnion nennen, gebildet, aber auch er hält diese Bildung für eine „allogenetische“, das heißt mechanisch direct bedingte — „im Gegensatz zu den autogenetischen, welche sich activ, sozusagen durch eigene Kraft herausbildeten (21, p. 186). Nach ihm setzt sich das Amnion aus zwei ganz unabhängig von einander entstandenen Falten zusammen. Die vordere Amnionfalte, das Kopfamnion oder Proamnion, wird durch die Scheitel-Nackenbeuge bedingt; der Kopf senkt sich tief in den Dotter hinein und treibt die Eihaut als vordere Amnionfalte vor sich her und drückt dieselbe ins Eiinnere hinein. Während das Kopfamnion durch Einstülpung der Eiwand hervorgerufen wird, legt sich die Rumpffalte vor einer Ausbuchtung an, die lediglich dem Hervorwachsen der Allantois ihre Entstehung verdankt. „Nach dieser Hypothese wäre das Amnion kein einheitliches Gebilde, sondern setzt sich aus zwei genetisch differenten Falten, dem Kopf- und Rumpfamnion, zusammen, welche nur deshalb zu einer doppelten Hüllhaut des Embryos sich vereinigen, weil ihre Faltenränder, man möchte sagen zufällig, zusammenstossen müssen.“ In seiner früheren Publication (20, p. 131) hatte sich SELENKA entschieden dafür ausgesprochen, das Amnion als ein einheitliches Gebilde aufzufassen. Die Entstehungsgeschichte dieser Embryonalhülle könne auf ganz plausible Weise durch das Einsinken des specifisch schwereren Embryo in den Dotter erklärt werden. Seine neuerdings vorgetragene Anschauung findet sich in nuce schon in den ausführlichen Erörterungen der FLEISCHMANN'schen Arbeit (6, p. 27), die ebenfalls aus dem Erlanger Zoologischen Institute hervorgegangen sind. In diesen bringt FLEISCHMANN die Bildung des Amnion in erster Linie mit der Spiraldrehung und der Kopfbeuge der Embryonen in Beziehung. Er hebt aber das Hervorwachsen und die Ausdehnung der Allantois als einen fernern wichtigen Factor bei der Gestaltung des Amnions hervor.

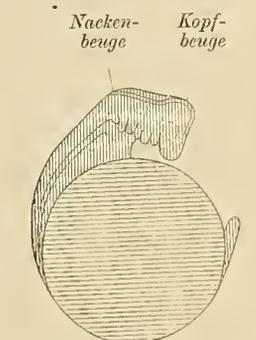
Gegenüber diesen Auffassungen, die, ob sie sich nun auf die angebliche Schwere des Embryo oder auf seine embryonalen Krümmungen und auf das Hervorwachsen der Allantois stützen, doch darin übereinstimmen, Einflüsse festzustellen, die angeblich die Entstehung des Organes mechanisch direct bedingen sollen, sehe ich im Amnion ein Schutzorgan, das als solches und um seiner selbst willen durch Zuchtwahl erworben worden ist, eine Anpassung des Embryonallebens, die ebenso zu erklären ist, wie die Anhänge, Fortsätze, provisorischen Skelete vieler pelagischer Larven, zahlreiche Schutzvorrichtungen der Insectenlarven und -puppen, der Saugmund der Amphibienlarven und unzählige andere Einrichtungen des Thier- und Pflanzenreiches.

Vergegenwärtigen wir uns den Uebergang des terrestrischen Aufenthalts der Eier aus dem aquatischen! Es ist allerdings nicht anzunehmen, dass dieser Uebergang ganz plötzlich und unvermittelt stattgefunden hat. Vielleicht haben die Stammformen der Amnioten zunächst ihre Eier in Uferschlamm oder vom Grundwasser feucht gehaltene Erdlöcher abgelegt. Ein eigentliches Vergraben, wie wir es bei Krokodilen und manchen Schildkröten beobachten können, halte ich als Ausgangspunkt der terrestrischen Eientwicklung deshalb nicht für wahrscheinlich, weil eine solche Entwicklung bei den höchst ungünstigen Durchlüftungsverhältnissen ohne sehr vollkommene Einrichtungen der embryonalen Respiration nicht wohl denkbar ist. Solche Einrichtungen waren aber beim Beginn der terrestrischen Eientwicklung noch nicht da; sie mussten erst successive geschaffen werden. Möglich auch, dass die Mutter zunächst noch eine Art Brutpflege ausübte und den Eiern die nöthige Feuchtigkeit durch ihren eigenen Körper mittheilte, wie dies nach den Beobachtungen der SARASINS (18, p. 12) bei den Eiern von *Ichthyophis glutinosus* stattfindet, eines Amphibiums, dessen Eier exceptioneller Weise ins Trockene abgelegt und vom mütterlichen Körper mit Feuchtigkeit versehen werden, bis die Larven ausschlüpfen und den Rest ihrer Entwicklung im Wasser durchmachen. Eine ähnliche Art von Brutpflege ist von HAY bei *Amphiuma* beobachtet worden.

Structur und Zusammensetzung der das Ei umhüllenden Schale musste sich schrittweise ändern, ehe die Eier den Aufenthalt in der gewöhnlichen Luft ertragen konnten, ohne sofort durch Eintrocknen zu Grunde zu gehen. Aber für den Uebergang aus dem flüssigen in das gasförmige Medium gab es kein Allmählich. Diese Veränderung, sowie der davon abhängige Wechsel der relativen Schwere müsste ganz plötzlich und unvermittelt erfolgen, denn in dieser Beziehung ist es ganz gleichgültig, ob sich die Eier in sehr feuchter oder in trockener Luft entwickeln.

Während dieses Ueberganges sind zweifelsohne Millionen von Eiern auf allen möglichen Entwicklungsstadien durch mechanische Schädigungen aller Art vernichtet worden. Hier hatte die natürliche Züchtung, an deren Existenz doch nicht ernstlich gezweifelt werden kann, wenn auch einige von den Neuesten sie selbst und ihre Wirksamkeit einfach wegdecretiren möchten, ein weites Feld, sich zu bethätigen.

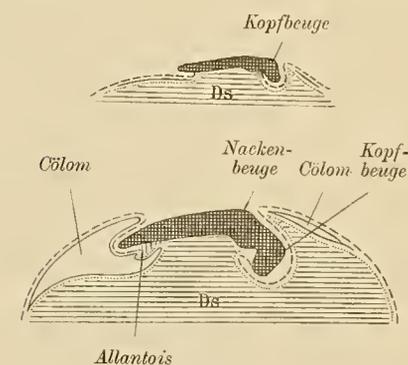
Ein Schutz gegen die Erschütterungen, die den Keim im gasförmigen Medium viel härter treffen mussten als im flüssigen, ergab sich nun dadurch, dass der Embryo die Körpertheile, die im Laufe der Entwicklung über das Niveau der Keimblase zu prominiren begannen, in diese Keimblase selbst vergrub, in den Dottersack versenkte. Derjenige Theil des Körpers, der in der Wirbelthierentwicklung den übrigen am meisten vorseilt, der am frühesten und am stärksten prominirt, der ausserdem des Schutzes am meisten bedarf, weil er die empfindlichsten und lebenswichtigsten Organe enthält, ist der Kopf und die vorderste Partie des Rumpfes. Dieser Abschnitt des Körpers wurde deshalb auch zuerst in den Dotter vergraben, und wahrscheinlich blieb es während vieler Generationen bei dieser Einrichtung, so dass bei gewissen Amniotenvorfahren wohl nur ein Proamnion, kein geschlossener Amnionsack existirt hat.



Embryo von *Ichthyophis glutinosus* nach P. und F. SARASIN.

Was heisst das nun: der Embryo vergräbt den vorderen, prominirenden Theil seines Körpers in den Dottersack? Nehmen wir irgend einen beliebigen Anamnier und suchen wir in seiner Entwicklung eine recht grosse Anzahl von Repräsentanten desselben Entwicklungsstadiums, so finden wir unter denselben stets eine erstaunlich grosse Variabilität der äusseren Körperform, der Krümmungen um den Dotter, der Prominenz der einzelnen Körpertheile und ihrer ganzen Configuration. Unter diesen mannigfachen Variationen wurden nun beim Uebergang des aquatischen in den terrestrischen Aufenthalt der Eier diejenigen ausgewählt, die die günstigsten Combinationen darboten, das heisst in unserem Falle diejenigen, die ihren prominirenden Vorderkörper am meisten gegen den Dottersack krümmten, in denselben einsenkten. Von den anderen ging eine unverhältnissmässig grössere Anzahl während der Entwicklung im Ei zu Grunde.

Dieser Process der Auslese, durch zahllose Generationen fortgesetzt, führte allmählich zu einer völligen Einbettung des vorderen Körperabschnittes in den Dottersack, zur Bildung eines Proamnion. Denn die Proamnionbildung ist nichts anderes als die Einkrümmung und Einstülpung des embryonalen Vorderkörpers in den Dottersack.



Zwei Stadien der Proamnionbildung.
Ectoderm gestrichelt, Entoderm punktiert, Mesoderm als Linie.

Bei den Amnioten hat an jene Kopf- und Nackenbeuge vielleicht das Eingraben des Kopfes in den Dottersack, die Proamnionbildung, angeknüpft; die Variationen der Kopf- und Nackenbeuge lieferten das Material, mit dem die natürliche Auslese anfangen konnte zu operiren.

Bis zur Nackenbeuge vergräbt der Amniotenembryo seinen Vorderkörper in den Dottersack. Ja,

Krümmungen der verschiedenen Gehirnabschnitte gegen einander beobachten wir in verschiedener Ausprägung sowohl bei den Embryonen der Fische und Amphibien als bei denen der Amnioten. Die Erklärung ihres Auftretens und ihrer Bedeutung ist für die uns hier beschäftigenden Fragen ohne Belang. Diese Gehirnkrümmungen können auf die Configuration des Kopfes als Ganzes ohne in die Augen springenden Einfluss sein, wie die Embryonen der Ganoiden, Teleostier, Dipnoer und der meisten Amphibien beweisen, bei denen man nicht von einer Kopfbeuge sprechen kann. Sie können aber bei starker Ausprägung zu einer eigenthümlichen winkligen Krümmung des Kopfes, einer Kopfbeuge, führen, wie wir bei Selachiern, Cöcilien und Amnioten beobachten. Gerade die Selachier beweisen indessen, dass es trotz einer wohl entwickelten Kopfbeuge, die Cöcilien, dass es bei wohl entwickelter Kopf- und Nackenbeuge nicht zur Einstülpung des Kopfes in den Dotter, zur Proamnionbildung, zu kommen

die Einkrümmung des Vorderendes, die Einstülpung desselben in die Keimblase kann noch über die Nackenbeuge hinaus fortschreiten, wie der Kaninchenembryo Taf. VII, Fig. 59 (Copie nach VAN BENEDEN und JULIN) zeigt¹⁾.

Auch FLEISCHMANN und SELENKA bringen die Einkrümmung des Embryo gegen den Dotter und die Proamnionbildung in einen Causalnexus. Auf einen gewissen Zusammenhang hatte übrigens schon HIS (Unsere Körperform, p. 92) hingewiesen: „Ueberall finden wir ferner, soweit bis jetzt exacte Beobachtungen reichen, bei den höheren drei Wirbelthierklassen, dass der Eintritt der Kopfkrümmung, sowie derjenige der nachfolgenden Krümmungen des Rumpfes zeitlich genau an die dichte Umschliessung durch die Amnionanlage geknüpft ist. Wir haben hier eine jener Formabhängigkeiten zwischen Bildungen scheinbar ganz differenter Natur, für welche ich Dir später noch fernere Beispiele werde anführen können.“

In der Beurtheilung dieses Causalnexus unterscheide ich mich aber von FLEISCHMANN und SELENKA in dem fundamentalen Punkte, dass ich nicht in jenen Krümmungen das ursächliche Moment erblicke, das die Einstülpung des Embryo in den Dottersack veranlasste, wohl aber glaube, dass die Variationen jener Krümmungen der Zuchtwahl das Material für ihre auslesende Wirksamkeit geliefert haben. Das wird auf das Deutlichste durch *Ichthyophis* bewiesen, dessen Nackenbeuge viel stärker ausgeprägt ist, als zum Beispiel die des Hühnchens. Die Krümmungen können da sein, ohne dass es noch zur Amnionbildung gekommen ist (*Ichthyophis*); die Krümmungen können schwach ausgeprägt sein, und doch wird der Embryo allmählich völlig eingehüllt (Hühnchen). In der Amnionbildung erblicke ich daher nicht, wie SELENKA, einen „allogenetischen Vorgang“, das Amnion ist nicht ein „allogenetisches, lediglich durch Umgestaltung benachbarter Organe mechanisch gebildetes Organ.“ Vielmehr bildete sich die taschenförmige Einsenkung des Embryo in den Dottersack allmählich heraus, weil diese Einrichtung dem Embryo bei terrestrischer Entwicklung grosseren Schutz gewährte²⁾.

Die Proamnionbildung ist im Princip nichts anderes als die Einstülpung des Vorderendes des Embryo in den Dottersack. Darüber herrscht seit den glänzenden Untersuchungen von VAN BENEDEN und JULIN³⁾ keine Meinungsverschiedenheit. Die Einstülpung erfolgt zu einer Zeit, zu welcher der Dottersack in dem eingestülpten Bezirk nur aus Entoderm und Ectoderm besteht, des Mesoderms aber ermangelt. Deshalb besteht natürlich auch die taschenförmige Einsenkung zunächst nur aus Entoderm und Ectoderm; Mesoderm und Leibeshöhle dringt nicht in dieselbe hinein. Der Ort der Einstülpung ist bei allen Amnioten derselbe, wie weiter unten gezeigt werden soll. Je stärker die Krümmung des embryonalen Vorderkörpers, um so grösser das Proamnion.

Durch die Proamnionbildung sahen wir die am frühesten und stärksten prominirenden Körpertheile des Embryo, Kopf und Vorderrumpf, die die lebenswichtigsten Organe enthalten, vor Stoss und Druck geschützt, und haben die Anschauung vertreten, dass es im Beginn der terrestrischen Eientwicklung bei der Proamnionbildung sein Bewenden gehabt haben wird. Ontogenetisch später sehen wir dann einen Process auftreten, der zu einer taschenförmigen Umhüllung auch des Hinterendes des Embryonalkörpers führt, und der Schluss liegt nahe, hierin nur eine Fortführung, eine Vollendung der Schutzeinrichtung zu sehen, auf die wir die Proamnionbildung zurückgeführt haben. Diese Einhüllung des Hinterendes tritt bei allen Amnioten später, gewöhnlich erheblich später auf als die des Vorderendes. Meiner Ansicht nach ist sie auch phylogenetisch ein späterer Vorgang.

1) Die spirale Krümmung zahlreicher Anamnier (Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier, Dipnoer und Amphibien) um den Dotter die gewöhnlich schon in sehr frühen Stadien in eine gestreckte Körperhaltung übergeht, ist in keiner Weise mit den Krümmungen der Amnionembryonen zu vergleichen, von denen sie sich topographisch und besonders chronologisch durchaus unterscheidet.

2) MITSUKURI (Journal of College of Science Imperial University Japan, Vol VI, p. 228) berichtet, dass die Embryonen der Schildkröten von der Zeit an, zu der sie sich vom Dotter abzuheben beginnen bis zur Ausbildung der Fötalhüllen, so empfindlich sind, dass sie durchaus keinen Transport vertragen (die Eier der Seeschildkröten werden bekanntlich tief in den Sand vergraben). Nach Ausbildung der Fötalhüllen werden die Embryonen viel widerstandsfähiger und können ohne Schaden bewegt und geschüttelt werden.

3) In demselben Jahre, in welchem VAN BENEDEN und JULIN den Vorgang der Proamnionbildung bei den Säugethieren klarlegten, entdeckten STRAHL (23) und HOFFMANN (9) unabhängig von einander und von den Beobachtungen der belgischen Forscher den gleichen Vorgang bei den Reptilien und Säugethieren.

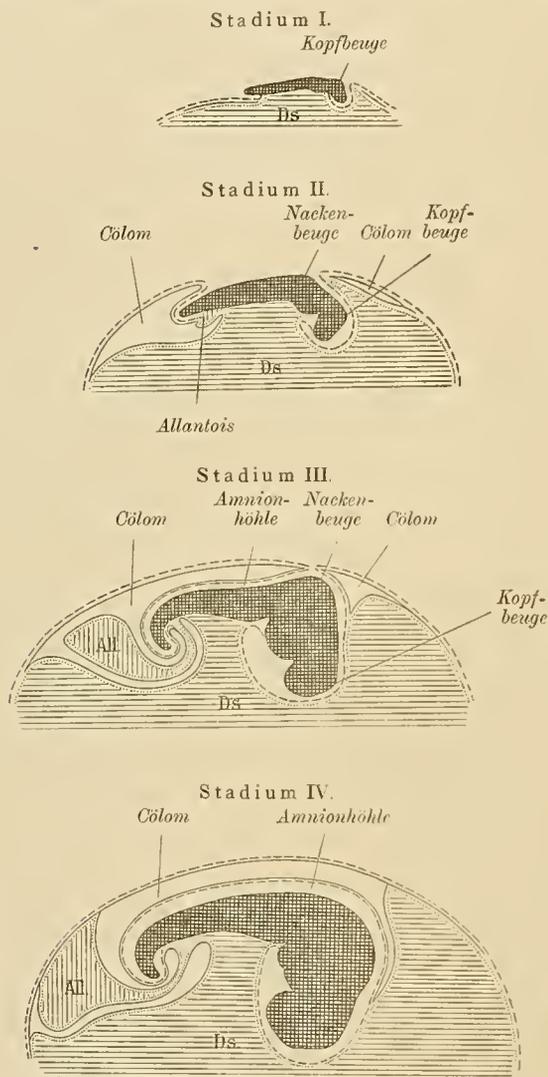
Nun lässt sich allerdings gegen diese Auffassung einwenden, dass Einhüllung des hinteren Körperendes nicht durch eine Einstülpung desselben in den Dottersack erfolgt, wie die des Vorderkörpers, sondern dass die Wandung der Keimblase sich zu einer Falte erhebt und das hintere Körperende allmählich von hinten nach vorn überwächst (vergl. die nebenstehenden Textfiguren). Dieser Process würde allerdings kaum verständlich sein, wenn man den Vorgang als ein durch wachsende Schwere des Embryonalkörpers

verursachtes Einsinken in den Dottersack auffasste. Suchen wir ihn aber nicht in dieser Weise direct mechanisch zu erklären, so kann es uns nicht als etwas Besonderes imponiren, dass die hintere, viel später auftretende Hülle sich etwas anders entwickelt als die vordere.

Herrschen doch am Ort und zur Zeit, wo sich der Hinterkörper einhüllt, ganz andere Verhältnisse, als sie der zu anderer Zeit und an anderem Orte sich einhüllende Vorderkörper vorfind.

Die Keimblasenwand ist hinten zu dieser Zeit überall nicht mehr zweiblättrig, sondern vierblättrig. Sie besteht aus Ectoderm, Somatopleura und Splanchnopleura, beide durch extraembryonales Cöлом von einander geschieden, und Entoderm. Zwischen Keimblasenwand und Hinterende des Embryo hat aber ein besonderes extraembryonales Organ, die hervorsprossende Allantois, sich einzuschieben begonnen, und da dieses Organ bald nähere Beziehungen zur Oberfläche der Keimblase eingeht, die für die Respiration des Embryo von Vortheil sind, ist es nützlicher, dass es nicht mit eingehüllt wird, als umgekehrt. Es sind also hier zwei Aufgaben vorhanden, die die Entwicklung zu lösen hat: den Hinterkörper des Embryo einzuhüllen, das Anhangsorgan des Hinterkörpers, die Allantois, aber uneingehüllt zu lassen. Diese zwiefache Aufgabe wird so gelöst, dass der hintere Körpertheil sich nicht einfach wie der vordere in die Keimblasenwand einstülpt und die ganze, hier aus vier Schichten bestehende Wandung als Hülle benutzt. Die Hülle bildet sich jetzt vielmehr durch Faltenbildung, und zwar sind von dieser Faltenbildung diejenigen Blätter der Keimblasenwand ausgeschlossen, die vom Embryo durch das Zwischenschieben der Allantois getrennt sind, also Entoderm und Splanchnopleura: die Falte wird allein von Somatopleura und Ectoderm gebildet. Auch hier unterscheidet sich wieder meine Auffassung von der SELENKA's. Letzterer ver-

tritt die Auffassung, die hintere Amnionfalte oder das Rumpfamnion verdanke lediglich dem Hervorwachsen der Allantois ihre Entstehung. Ich aber sage: das Rumpfamnion verdankt wie das Kopfamnion (Proamnion) seine Entstehung dem Bedürfnisse des Embryo, seinen Körper bei terrestrischer Entwicklung mit einer weiteren schützenden Hülle zu umgeben, und ist um dieses Zweckes willen allmählich durch natürliche Auslese gebildet worden. In letzter Linie bedeutet die Bildung der Schwanzscheide auch nichts anderes als die Einbettung des hinteren Körperendes in den Dottersack. Dass aber in diesem Falle die Umhüllung ontogenetisch durch Faltenbildung und nicht durch directe Einstülpung in den Dottersack gebildet wird,



Vier Stadien der Amnionbildung mit Benutzung der schematischen Figur von VAN BENEDEN und JULIN 2, Pl. XXIV.

Ectoderm gestrichelt, Entoderm punktirt, Mesoderm als Linie.

ist durch die topographischen Verhältnisse, vor allem durch die Anwesenheit der Allantois verursacht, die sich zwischen das Hinterende des Embryonalkörpers und die Keimblasenwand einschiebt.

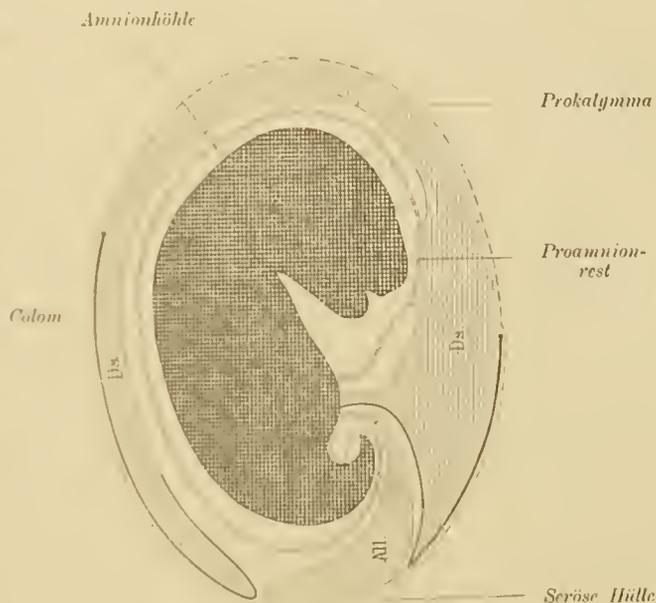
Die Bildung der hinteren Amniontasche und das Hervorwachsen der Allantois sind zwei coordinirte Prozesse, die sich zwar in Folge der topographischen Verhältnisse beeinflussen müssen, die aber nicht der eine direct auf den anderen zurückzuführen sind. Dabei ist es kaum möglich, ein Urtheil darüber abzugeben, ob chronologisch beide Organe gleichzeitig in der phylogenetischen Reihe aufgetreten sind, oder ob das eine Organ früher herangezüchtet worden ist als das andere, und welches das war. Deshalb lässt sich auch nicht genauer der Einfluss präcisiren, den beide Organe in ihrer Entwicklung gegenseitig auf einander ausgeübt haben. Ist es überhaupt erlaubt, aus dem ontogenetisch frühen Auftreten eines Organes unmittelbar einen Schluss auf sein phylogenetisches Alter zu machen, so könnte man höchstens sagen, dass die Bildung der vorderen Amniontasche, die Proamnionbildung, eine Einrichtung ist, die wir als einen älteren Erwerb der Amnioten aufzufassen haben als das extraembryonale Hervorwachsen der Allantois. Ebenso ist die Ausbildung der hinteren Amniontasche (Schwanzscheide) nicht nur ontogenetisch, sondern wohl auch phylogenetisch eine spätere Bildung als die Einsenkung des vorderen Körperabschnittes in den Dotter. Die seitlichen Amnionfalten der Vögel haben keine selbständige Bedeutung; sie sind blosser Ausläufer, Verbindungsleisten zwischen vorderer und hinterer Amniontasche und sind demnach als secundäre Bildungen aufzufassen, die bei vielen Reptilien kaum angedeutet sind, bei den Säugethieren ganz fehlen.

Durch die beiden Prozesse, die wir bisher geschildert haben, Umhüllung des Vorderendes des Embryo durch directes Einstülpen in den Dottersack, Umhüllung des Hinterendes durch Ueberwallen einer aus Ectoderm und Somatopleura gebildeten Falte, würde nun ein Amnion gebildet werden, wie wir es bei den meisten Amnioten als dauernde Bildung nicht finden, wie es aber andeutungsweise noch bei *Phascolarectus* erhalten ist.

Ein derartiger Amnionsack müsste in seinem vorderen Abschnitt eine andere Structur besitzen als in seinem hinteren. Vorn würde seine Wandung aus Ectoderm und Entoderm bestehen, und dieselbe Wand müsste gleichzeitig einen Abschnitt der Dottersackwand ausmachen. Amnion und Dottersack würden also hier unlösbar zusammenhängen. Im hinteren Abschnitt aber würde die Wand des Amnion aus Ectoderm und Somatopleura bestehen und eine Verklebung von Amnion- und Dottersackwand nicht vorhanden sein, weil hier gleich im Beginn der Faltenbildung die Dottersackwand aus Ectoderm, Somatopleura,

Splanchnopleura und Entoderm bestand. Die beiden erstgenannten Schichten kamen dem Amnion zu Gute, die beiden letztgenannten verblieben dem Dottersack. Das extraembryonale Cöloin, das Somatopleura und Splanchnopleura trennt, scheidet hinten auch Amnion und Dottersack.

In gewissen Stadien der Entwicklung besitzt nun allerdings das Amnion eine derartige Structur, veranlasst durch den Umstand, dass zur Zeit, als der Embryo seinen Vorderkörper in den Dottersack einstülpte, die Dottersackwand dort mesodermfrei war. Später aber dringt das Mesoderm auch hier ein, Somatopleura und Splanchnopleura trennen sich, indem sich das extraembryonale Cöloin in diesen Bezirk hineinstreckt. Durch diese Spaltung erhalten dann auch hier Amnion und Dottersack selbstständige Wandungen, die des ersteren aus Ectoderm und Somatopleura, die des letzteren aus Splanchnopleura und Entoderm bestehend.



Phascolarectus cinereus (2. Typus).

Ectoderm gestrichelt, Entoderm punktiert, gefäßhaltiges Mesoderm dicke, gefäßloses Mesoderm dünne Linie.

Ausnahmsweise können sich aber noch in einem gewissen Bezirke der vorderen Amniontasche Anklänge an die alte Structur: Abwesenheit des Cölomspaltes, Zusammenhang der Amnion- und Dottersackwandung, erhalten, so bei *Phascolarctus* (siehe obenstehende Textfigur sowie Taf. IV, Fig. 30, 31, 32, 33; Taf. V, Fig. 44; Taf. VII, Fig. 53 *prz*). Dieser Bezirk ist aber nur ein kleiner Rest des ehemaligen Proamnionbezirkes, in dem Dottersack und Amnion zusammenhängen. Auch in diesen Bezirk ist schon das Mesoderm eingedrungen; die Abwesenheit des Cölomspaltes in demselben bedingt hier das Bestehenbleiben des Zusammenhanges von Dottersackwand und Amnion. Ein ähnlicher Proamnionsrest scheint auch beim Kaninchen bestehen zu bleiben. Es geht aber aus den Angaben von VAN BENEDEN und JULIN nicht mit voller Sicherheit hervor, ob in denselben noch nachträglich Mesoderm eindringt oder nicht.

SELENKA giebt an, dass beim *Opossum* das aus Ectoderm und Entoderm bestehende Kopfamnion (Proamnion) vier Tage nach Beginn der Furchung ungefähr das vordere Drittel des Embryonalkörpers umhüllt, während das Rumpfamnion, welches aus Ectoderm und Mesoderm zusammengesetzt ist, dessen hintere zwei Drittel umfasst. „Am Ende des fünften Tages sind beide Falten gleich gross, und am Ende des sechsten Tages ist der ganze Embryo ausschliesslich vom Kopfamnion (Ecto- und Entoderm) umkleidet, während das Rumpfamnion sich hinter den Schwanz zurückgezogen hat. Das Kopfamnion spielt also hier die Rolle eines Dauerorganes, hingegen ist das Rumpfamnion das transitorische Gebilde geworden.“

Die von mir untersuchten Beutelthierembryonen ergaben andere Befunde. Allerdings fand auch ich ältere Embryonen von *Aepyprymnus* und *Phascolarctus* gänzlich in den Dottersack eingestülpt (vergl. Taf. V, Fig. 42 und 43 sowie Taf. III und IV), aber diese Einstülpung ist nicht mit der Proamnion-einstülpung gleich zu setzen. Das innere eingestülpte Blatt des Dottersacks (*intbl*) bildet keineswegs gleichzeitig die Wandung des Amnions, sondern innen von ihm stösst man auf ein selbstständiges, mit ihm nicht zusammenhängendes Amnion. Dieses Amnion im Inneren des Dottersacks ist zum Theil Product der Proamnion-einstülpung, in seinen hinteren Abschnitten aber Product der hinteren Amnionfalte. Aus den Fig. 57 und 58 auf Taf. VII kann man ersehen, in welchem Bereiche eigentliche Proamnionbildung stattgefunden hat. Es ist der gefässlose Bezirk, der von den beiden Dottervenen umgrenzt und auf den Figuren mit blauer Farbe bezeichnet ist. In diesem Bereich dehnte sich früher das Proamnion aus, das heisst, die aus Ectoderm und Entoderm bestehende Dottersackwandung bildete gleichzeitig die Proamniontasche. Auch in diesen Bereich ist aber nachträglich Mesoderm eingedrungen, und der Cölomspalt hat Amnion und Dotterwand getrennt. Bei *Aepyprymnus* ist die Trennung gänzlich vollzogen; bei *Phascolarctus* ist aber in einen kleinen centralen Bezirk zwar Mesoderm, aber kein Cölom mit eingedrungen, und hier hängen Amnion und Dottersack innig zusammen, oder besser sie besitzen hier noch eine gemeinsame Wandung.

Didelphys habe ich nicht selbst untersucht und kann daher nicht entscheiden, ob die Dinge dort wirklich so wesentlich anders liegen. Bei einem so sicheren und genauen Beobachter wie SELENKA ist ein Irrthum allerdings recht unwahrscheinlich; jedenfalls ist der von ihm bei *Didelphys* geschilderte Zustand (Kopfamnion = Dauerorgan, Rumpfor gan = ein transitorisches Gebilde) keineswegs schlechthin für die Beutelthiere typisch.

Bei den meisten Amnioten wird behufs der Proamnionbildung ungefähr die Hälfte des Embryonalkörpers in den Dottersack eingestülpt, meistens bis zur hervorknospenden Anlage der vorderen Extremität (z. B. *Lacerta*, *Echidna*, viele Beutelthiere, *Vespertilio* etc.), oder noch darüber hinaus, so dass die vordere Extremität mit in die Einstülpung zu liegen kommt (Kaninchen, Taf. VII, Fig. 59), oder aber es wird bloss eigentlich der Kopf eingestülpt, und die Ränder der dadurch gebildeten kleinen Tasche, die zunächst nur aus Ectoderm und Entoderm besteht, überwallen als selbständig wachsende Faltenbildung den übrigen Vorderkörper. Dieser etwas modificirte Process, der an die Bildung der hinteren Amniontasche erinnert, findet beim Hühnchen ¹⁾ statt. Da bei diesem Object zuerst die Amnionbildung genauer studirt wurde,

¹⁾ So glaube ich die Vorgänge beim Hühnchen auffassen zu müssen, trotz der anders lautenden Darstellung von SHORE und PICKERING (22), nach denen sich auch beim Hühnchen das Proamnion ganz und gar durch Einstülpung des Kopfes in den Dottersack ohne jede freie Faltenbildung entwickeln soll. Wenn ich MITSUKURI (11) richtig verstanden habe, stellt sich bei den Cheloniern der Vorgang ähnlich dar wie beim Hühnchen.

entstand die irrige Auffassung, dass ganz allgemein die Bildung der vorderen Amniontasche durch eine selbständig hervordringende Faltenbildung, nicht aber durch eine vom Kopfe verursachte Einstülpung bedingt werde.

Für alle Amnioten ist charakteristisch, dass die Einstülpung des embryonalen Vorderkörpers stets genau in die Stelle erfolgt, die vor der Gabelung der symmetrisch sich theilenden Dottervene liegt (Taf. VII, Fig. 54—60). Diese Stelle des Dottersacks ist zur Zeit, wo die Einstülpung vor sich geht, mesodermfrei, also auch gefässlos. Wenn später das Mesoderm auch hier eindringt, und durch den Cölomspalt die Wandung der vorderen Amniontasche sich von der des Dottersacks ablöst, so können sich die Gefässe auch in diesen Bezirk hinein ausdehnen. Sie thun es aber nur langsam, und bei den meisten Amnioten bleibt hier dauernd ein kleiner, gefässloser Bezirk innerhalb der Venengabel inmitten des Gefässhofes bestehen. Besonders deutlich markirt sich diese gefässlose Stelle innerhalb des Gefässhofes bei den Beutelthieren und sie erhält sich während der ganzen Entwicklung, also auch in den Stadien, in welchen längst der Cölomspalt die Wandung der vorderen Amniontasche von der des Dottersacks abgehoben hat (Taf. VII, Fig. 57, 58). An jenem gefässlosen Bezirke können wir dann auch noch später erkennen, in welcher Ausdehnung ehemals die ProamnionEinstülpung den Dottersack in Anspruch genommen hat. Wie Fig. 58 zeigt, ist der Zusammenhang, die Stelle, wo bei *Phascogaleus* Amnion und Dottersack in späteren Stadien noch verbunden bleiben, nur ein spärlicher Rest des ursprünglichen Zusammenhanges zwischen Amnion und Dottersack.

Wir haben aber noch die eigentliche Bedeutung jenes mesoderm- und gefässfreien Bezirkes innerhalb des Gefässhofes zu erörtern, in die hinein die ProamnionEinstülpung erfolgt. Die einfache Erklärung dieses scheinbar so sonderbaren Verhaltens liegt darin, dass jene Stelle ursprünglich gar nicht innerhalb des Gefässhofes liegt, sondern erst secundär in denselben einbezogen, von ihm umwachsen wird.

Dies lässt sich beim Hühnchen direct ontogenetisch nachweisen (vergl. z. B. Taf. VII, Fig. 55 und 63 *o*, *lpr* mit Taf. VI, Fig. 50). Ganz ebenso liegen die Dinge bei den Reptilien. Aber derselbe Nachweis lässt sich auch für die Säugethiere führen, wo man beobachten kann, dass der Gefässhof erst nach erfolgter ProamnionEinstülpung sich vor derselben schliesst und einen zuweilen geschlossenen, zuweilen bloss durch kleinere Anastomosen zusammenhängenden arteriellen Sinus bildet (Taf. VII, Fig. 62 *o*, *lpr*).

Bei *Echidna* endlich, wo der ganze Dottersack vascularisirt wird, erfolgt die ProamnionEinstülpung in der Venengabel gerade gegenüber dem Ende der von hinten her den ganzen Dottersack umgreifenden Doppelarterie, also auch an einer Stelle, in deren Umgebung die Gefässe von vorn her am spätesten vorgedrungen sein müssen (Taf. VII, Fig. 61 *o*, *lpr*). Leider fehlt es mir an jüngeren Stadien, um hier den Nachweis ebenso schlagend zu erbringen, wie für Sauropsiden und höhere Säuger.

Zum Schluss sei noch darauf hingewiesen, dass in der Configuration des Amnions und der serösen Hülle bei den Monotremen (*Echidna* primitive Zustände sich insofern erhalten, als nach Verlöthung des Schlitzes, der den Zugang in die Doppeltasche des Amnions bildet, sich an der Schlussstelle ein dauernder Zusammenhang zwischen Amnion und seröser Hülle erhält (Taf. II, Fig. 10, 11, 19, 20). Aehnlich primitive Zustände finden sich auch bei den Cheloniern (MITSUKURI 11)¹).

Fragen wir nach der morphologischen Bedeutung dieses Zusammenhanges, so fragen wir damit nach der Bedeutung der serösen Hülle. Ursprünglich sind auch in der Amniotenentwicklung nur

¹ Während ich die Correctur lese, kommt mir eine in diesem Jahre erschienene Arbeit von S. HIROTA (On the Sero-Amniotic Connection and the Foetal Membranes in the Chick, Journal of the College of Science Imp. Univers. Japan, Vol. VI, 1894) zu Gesicht, in der der Nachweis geführt wird, dass auch beim Hühnchen die Amnionnaht bis in das Ende des Fötallebens hinein persistirt. Erstaunlicher Weise ist dies bisher ganz übersehen worden. Die „sero-amniotic connection“ beim Hühnchen gleicht nach Ausdehnung und Structur in hohem Grade meiner „Verwachsungsnah“ bei *Echidna* (vgl. HIROTA's Textfigur p. 352 und Figur 62 auf Taf. XVII). Bemerkenswerther Weise ist auch beim Hühnchen wie bei *Echidna* die Naht mesodermhaltig, während nach MITSUKURI bei den Cheloniern in sie kein Mesoderm eindringen soll. — Unter diesen Umständen erscheint es mir durchaus noch nicht ausgemacht, dass der Zusammenhang sich bei den übrigen Sauropsiden löst. Saurier, Schlangen und Krokodile sind auf diesen Punkt hin noch einmal zu untersuchen. Die HERTWIG'sche Deutung der Anheftung des zipfelförmig verlängerten Amnions an die seröse Hülle (Chorion) im Bauchstiel menschlicher Embryonen als letzter Rest der Amnionnaht gewinnt durch die mitgetheilten Befunde bei Sauropsiden und Monotremen sehr an Wahrscheinlichkeit.

zwei Factoren vorhanden: der aus Ectoderm und Entoderm bestehende Dottersack und die von ihm sich abschnürende Embryonalanlage. Daran wird im Grunde nichts geändert, wenn der Embryo seinen Vorderkörper in den Dottersack vergräbt und dadurch in letzterem eine taschenförmige Einsenkung erzeugt, die wir Proamnion nennen. Erst dadurch, dass Mesoderm zwischen die beiden Schichten des Dottersackes eindringt, und der sich in dieses Mesoderm hineinerstreckende Cölomspalt die Dottersackwandung in zwei Blätter spaltet, kommt es zur Entstehung wirklich neuer Organe. Die vom Dottersack abgespaltene, aus Ectoderm und Somatopleura bestehende Schicht, soweit sie den Embryo umgiebt, also der eingestülpten Dottersackwand angehört hat, bezeichnen wir als Amnion. Dieselbe Schicht, soweit sie der nicht eingestülpten Dottersackwand angehört hat, bezeichnen wir als seröse Hülle. Bei allen Amnioten, wie es scheint mit alleiniger ¹⁾ Ausnahme der Chelonier und Monotremen, kommt es secundär zu einer gänzlichen Lösung dieser von der Dottersackwand abgespaltenen Schichten, die sich auf jüngeren Entwicklungsstadien über den Rücken des Embryo in einander umschlagen.

Bei den Beuteltieren dringt zwar in einem gewissen Bereich der äusseren Keimblasenwand Mesoderm zwischen das Ectoderm und Entoderm des Dottersacks, und es entwickeln sich hier Gefässe; der Cölomspalt dringt aber nicht mit ein. Ja in einem grossen Umkreise, der vom Sinus terminalis begrenzt wird, dringt das Mesoderm gar nicht mit ein, diese Zone bleibt gefässfrei, und ihre Wandung setzt sich nur aus Ectoderm und Entoderm zusammen, so dass wir sie, streng genommen, nicht als seröse Hülle, sondern nach Analogie der mesodermfreien Wandstrecke des eingestülpten Dottersackes, die wir Proamnion nennen, als Prokalymma bezeichnen müssen (vgl. Textfiguren Seite 25 und Seite 28). Ein ähnliches Prokalymma erhält sich auch bei den Placentaliern, die eine gefässlose Zone des Dottersackes besitzen, innerhalb derselben in grösserer oder geringerer Ausdehnung (vgl. Seite 27).

Weitere Einflüsse des terrestrischen Aufenthaltes der Eier, besonders auf die embryonale Respiration. Allantois.

Durch den terrestrischen Aufenthalt der Eier treten auch an die Organe des embryonalen Stoffwechsels neue Anforderungen heran; besonders die embryonale Respiration geht unter sehr veränderten Bedingungen vor sich.

Die wasserathmenden Anamnier benutzen im Ei dieselben Organe der Respiration wie im ausgebildeten Zustande. Ist der Keim noch jung und besitzt er eine geringe Dicke und Dichte, so findet eine directe Gewebsathmung statt, eine Athmungsweise, die sich überall im Thierreich, auch bei den Amnioten für junge Keime als ausreichend erweist. Mit zunehmendem Volumen der Embryonen genügt die natürlich in geringerer Proportion zunehmende äussere Oberfläche nicht mehr als Pforte des Gasaustausches. Da sich aber in gleichem Schritte mit dem Dicker- und Dichterwerden des Embryo auch seine bleibenden Athmungsorgane, die Kiemen, anlegen und vergrössern, so bedarf der Fischembryo, selbst wenn er den grössten Theil seiner Entwicklung innerhalb der Eischale durchmacht, keines besonderen larvalen Respirationsorgans. Allerdings befindet sich auch der Fischembryo in Folge der Stagnation des Wassers innerhalb der Eischale unter ungünstigeren Bedingungen für die Respiration als das freilebende Thier. Wir bemerken deshalb bei den Formen, die den grössten Theil ihrer Entwicklung innerhalb der Eischale durchmachen und in derselben ein ansehnliches Volumen erreichen, die eigentlichen Kiemen entweder excessiv entwickelt, oder aber besondere Hilfskiemen (äussere Kiemen) an den Wandungen der Kiemenpalten angelegt, die sich am Ende des Embryonallebens rückbilden.

Derartige Kiemenbildungen stellen auch das Respirationsorgan der im ausgebildeten Zustande luftathmenden Amphibien dar, so lange sie ihre aquatische Entwicklung durchmachen. Freilich vollzieht sich dieselbe zum grössten Theile ausserhalb der Eihülle. Aber gerade bei denjenigen Formen, bei denen

¹⁾ Siehe Anm. 1 auf voriger Seite.

exceptioneller Weise terrestrische Entwicklung (*Ichthyophis glutinosus*) oder Viviparität (*Typhlonectes compressicanda*, *Salamandra atra*) eintritt, finden wir jene äusseren Kiemen zu besonders ansehnlichen embryonalen Respirationsorganen entfaltet.

Wir können also sagen: Bei den Wirbelthieren mit aquatischer Entwicklung besorgt der Embryonalkörper selbst die Athmung, zunächst bloss durch die Haut, später durch die Kiemen, die zuweilen eine ganz besondere Entfaltung zeigen. Die Gefässe des Dottersackes dienen in erster Linie nutritorischen Zwecken. Daneben mögen sie wohl auch respiratorische Function ausüben.

Wenden wir uns nun zu den Wirbelthieren mit terrestrischer Entwicklung der Keime, so sehen wir hier wesentlich andere Verhältnisse. Auch bei ihnen findet zu Beginn der Entwicklung bloss Gewebsathmung des Embryonalkörpers statt. Später aber ist der in die Tiefe des Amnions gerückte Embryonalkörper am eigentlichen Respirationsact unbetheiligt. Ganz ausgeschlossen ist natürlich die Benutzung des Organs, das der Respiration des ausgebildeten Thieres dient, der Lunge. Aber auch embryonale Kiemen entfalten sich nicht an den Wänden der Kiemenspalten, wie bei den wenigen Amphibienformen mit terrestrischer Entwicklung oder Viviparität. Jene Kiemenbildungen würden ja unter besonders ungünstigen Bedingungen zu functioniren haben, da der Kopf möglichst tief in den Dotter vergraben, von schützenden Häuten umhüllt wird. Freilich wären wohl Einrichtungen denkbar, die es ermöglichen, dass die Kiemenanhänge aus dem Amnionsack heraustreten und die Oberfläche erreichen könnten. Solche Einrichtungen sind aber nicht getroffen. Warum nicht, darüber lässt sich nichts ausmachen. Wir können wohl den Wegen nachgehen, die die Entwicklung gewandelt ist, und uns bis zu einem gewissen Grade sogar den causalen Zusammenhang der Anpassungen und Vervollkommnungen vergegenwärtigen. Warum aber gerade ein bestimmter Weg gewählt ist und nicht ein anderer, scheinbar ebenso zweckmässiger, darüber lässt sich in den meisten Fällen nicht einmal eine Vermuthung äussern, weil uns die Kenntniss der speciellen biologischen Bedingungen mangelt, unter welchen sich seiner Zeit die Veränderung vollzog. Wir haben bloss zu constatiren, dass in der Amnionentwicklung niemals Kiemenbildungen eine Rolle in der embryonalen Respiration übernehmen.

Wie schon hervorgehoben, ist auch bei den Amnioten die erste embryonale Athmung bloss Gewebsathmung. Wenn dann der Körper voluminöser wird und sich verdichtet, ausserdem durch die Amnionbildung in den Dottersack versenkt, von der Oberfläche abgekapselt wird, kann nothwendigerweise diese Form der Athmung nicht mehr ausreichen. Nunmehr fällt den Gefässen des Dottersackes, in dessen Tiefe der Embryo versenkt liegt, ausschliesslich die respiratorische Function zu. Die Dottersackgefässe übernehmen neben ihrer nutritorischen auch respiratorische Function. Sie führen dem Embryo nicht nur die zu seinem Wachsthum nothige Nahrung, sondern auch den zum Lebensprocess erforderlichen Sauerstoff zu und sie sorgen für die Beseitigung der abgeschiedenen Kohlensäure.

In dieser Doppelfunction erblicken wir den Dotterkreislauf auf gewissen mittleren Entwicklungsstadien bei Sauropsiden, Monotremen und viviparen Säugern. Bei den letzteren besteht die nutritorische Function nicht in der Aufnahme von Dotter, sondern von andersartiger Nahrung, die von den mütterlichen Geweben geliefert wird. Bei den Monotremen haben die Gefässe des Dottersackes sowohl wirklichen Dotter als auch mütterliche Transsudate dem Embryo zuzuführen.

Bei allen Amnioten, mit alleiniger Ausnahme der Beuteltiere unseres ersten Typus, die secundäre, später zu erörternde Verhältnisse darbieten, wird den Dottersackgefässen auf späteren Stadien die respiratorische Function wieder zum Theil oder ganz entzogen und den Gefässen eines anderen Organs, der Allantois, übertragen.

Wohl die allermeisten Morphologen sind der Ansicht, dass die Allantois ursprünglich nichts anderes ist als die embryonale Harnblase, welche in Folge der starken Ausdehnung durch den Harn aus der noch ungeschlossenen Bauchhöhle prolabirt, in extraembryonale Lage gekommen ist. Eine eigentliche Harnblase, das heisst ein Divertikel der Cloakenwand, das als Harnreservoir dient, finden wir in der Wirbelthierreihe nur bei Amphibien und Amnioten. Was man bei Fischen als Harnblase bezeichnet, ist eine Erweiterung des Endabschnittes der Vornierengänge (Urnierengänge), also ein morphologisch mit der eigentlichen Harnblase nicht zu vergleichendes Gebilde.

Können wir uns eine Vorstellung darüber bilden, was den Prolaps und die starke Ausdehnung der Harnblase bei den Embryonen der Amnioten veranlasst hat, zwei Phänomene, die wir bei den Anamniern nicht beobachten? Man könnte darauf hinweisen, dass bei denselben Thieren, bei welchen ein Prolaps der Harnblase, eine Allantoisbildung auftritt, den Amnioten, später auch noch das Auftreten eines höher organisierten Excretionsorgans, des Metanephros, constatirt werden kann. Dies weist darauf hin, dass eine gründlichere und ausgiebigere Ausscheidung der stickstoffhaltigen Verbrennungsproducte überhaupt Bedürfniss geworden ist. Uebertrifft doch nach v. SCHRÖDER (19, p. 588) der Harnstoffgehalt des Haifischblutes den des Hundebutes um circa das 50-fache, und sind doch nach KRUKENBERG (10) auch die Gewebe der Haifischembryonen durch besonderen Harnstoffreichthum ausgezeichnet.

Bei anderen Mesonephridiern, z. B. den Amphibien, ist allerdings kein derartiger auffallender Harnstoffreichthum des Blutes und der Gewebe nachzuweisen wie bei den Haifischen. Kein Einwand gegen diese Auffassung ist es, dass bei vielen Placentaliern, z. B. beim menschlichen Embryo, die Allantois gar nicht mehr als Reservoir der embryonalen Excretstoffe functionirt. Durch die Verbindung, in die der Embryo mittelst einer hochentwickelten Placenta zu den mütterlichen Geweben tritt, sind eben Verhältnisse geschaffen, die sich so weit vom Ausgangspunkte der ersten Bildung der Embryonalhüllen bei den Amnioten entfernen, dass sie füglich bei Discussion dieser Frage unberücksichtigt gelassen werden können.

Aber selbst vorausgesetzt, die Gewebe des Amniotenembryo sind empfindlicher gegen die stickstoffhaltigen Verbrennungsproducte als die des Anamniens, und die Harnsecretion ist eine reichlichere: warum wird der Harn dann in einem Reservoir aufgespeichert und nicht einfach entleert? SELENKA spricht die Ansicht aus (21, p. 186), bei den Sauropsiden könne der sich ansammelnde Harn nicht in das umgebende Medium austreten, wie dies bei den im Wasser sich entwickelnden Eiern der Ichthyopsiden der Fall ist. Aber warum kann er das nicht, warum wird der Harn nicht einfach zwischen die Eihüllen in das Eiinnere hinein entleert?

Bildet doch bekanntlich die Anwesenheit von zuweilen reichlichen Mengen Harnstoff im Fruchtwasser kein schädigendes Moment für den Embryo, und ist es doch durch pathologische Befunde und durch das Experiment sicher nachgewiesen, dass Harnentleerungen in die Amnionhöhle auf späteren Entwicklungsstadien normaler Weise stattfinden. Dadurch erklärt sich auch der gegen Ende der Entwicklung steigende Harnstoffgehalt des Fruchtwassers.

Meiner Ansicht nach hängt die starke Füllung der Amniotenharnblase in mittleren Entwicklungsstadien jedenfalls nicht mit dem Umstande zusammen, dass der sich ansammelnde Harn nicht in das umgebende Medium austreten kann, weil die Entwicklung des Eies im Trockenen, auf dem Lande stattfindet. Viel plausibler wäre es, die Ansammlung des Harns im Enddarm und die dadurch bedingte übermäßige Ausdehnung der Harnblase mit dem sehr späten Durchbruch des Afters bei allen Amnioten in Beziehung zu bringen. Da wir aber doch keine näheren Anhaltspunkte dafür haben, wie diese beiden Prozesse sich gegenseitig beeinflusst haben, welche Momente retardirend auf den Durchbruch des Afters bei den Amnioten gewirkt haben etc., so müssen wir vorläufig einfach die Thatsache als gegeben hinnehmen, dass bei den Amnioten die durch embryonalen Harn stark ausgedehnte Harnblase aus der Bauchhöhle prolabirt, und an diesen Prolaps sich ein Functionswechsel des Organs oder besser die Uebernahme einer neuen Function seitens des Organs knüpft.

Dass sich ontogenetisch die Allantois in einigen seltenen Fällen (*Lacerta*) als solide Knospe anlegt, die erst nachträglich ein Lumen erhält, das mit dem Lumen des Enddarms in Continuität tritt, ist natürlich kein Einwand gegen die Auffassung der Allantois als ausgedehnte und prolabirte Harnblase. Kein Morphologe, der überhaupt phylogenetische Gesichtspunkte gelten lässt, wird daran zweifeln, dass es sich um einen cänogenetischen Vorgang, eine leichte zeitliche Verschiebung handelt.

Wir haben von der Vorstellung auszugehen, dass auf frühen Entwicklungsstadien alle Gewebe des Embryonalkörpers unmittelbar an der Aufnahme des Sauerstoffes von aussen her theilnehmen und erst secundär bei Dichterwerden des Embryonalkörpers und bei Entfernung von der Oberfläche der Keimblase für diese Function belanglos werden.

Die prolabirte, dünnwandige Allantois wird sich aber ganz von selbst an der Respiration mit-

betheiligen, sobald sie eben durch diesen Prolaps oberflächliche Lagerung gewinnt. Zudem befindet sie oder vielmehr ihr bald sich entwickelndes Gefässnetz sich in ganz besonders günstiger Lage, diese Function zu übernehmen. Die Allantois ist zunächst nichts als ein blosses Harnreservoir. Ihre Gefässe haben bloss die Aufgabe, die Blasenwandung zu ernähren, nicht wie die Dottersackgefässe, auch noch dem Embryo Nahrungsbestandtheile zuzuführen. In dieser Beziehung befinden sich die Allantoisgefässe in einer zur Ausübung der respiratorischen Function vortheilhafteren Lage. Natürlich haben wir bei diesen Erörterungen hier immer an Embryonen mit einem wirklich mit Dotter gefüllten Dottersack zu denken.

Man könnte hiergegen einwenden, es sei eine unbewiesene Behauptung, dass die Dottersackgefässe nicht ebenso fähig wären, den respiratorischen Bedürfnissen zu genügen, als die Allantoisgefässe, weil sie daneben noch eine andere wichtige Function, Aufnahme und Ueberführung von Nahrungsstoffen, hätten. Warum können ihr Blutplasma und ihre weissen Blutkörperchen nicht den Transport der festen oder flüssigen Nahrungsbestandtheile vermitteln, während ihre rothen Blutkörperchen für die Respiration sorgen? A priori scheinen beide Functionen sich nicht im mindesten gegenseitig zu beeinträchtigen.

Dass der Dotterkreislauf beiden Anforderungen genügen kann, wird dadurch bewiesen, dass er bei den Sauropsiden und Monotremen auf jüngeren Stadien thatsächlich das Geforderte leistet.

Für die nutritorische Function des Dottersack-Kreislaufes ist es ganz gleichgültig, ob er an der Oberfläche des Eies oder in der Tiefe stattfindet, für die respiratorische nicht. Ueberwächst nun ein Organ, das dem Dottersack die respiratorische Function abnimmt, den letzteren, so ist für den Embryo eine besonders günstige Combination geschaffen. Die capillare Fläche, die ihn mit geformter und mit gasförmiger Nahrung versieht, hat sich verdoppelt, indem der respiratorische Kreislauf (Allantoiskreislauf) den nutritorischen (Dottersack-Kreislauf) überlagerte. Diese besonders günstige Combination ist auf späteren Entwicklungsstadien aller Amnioten mit sehr dotterreichen Eiern realisiert. Wir finden sie aber nicht bei Formen, bei denen in Folge des secundären Schwundes des Dotters die Function der Dotterresorption stark eingeschränkt ist. Wenn wir vorläufig ganz von den Placentaliern abstrahiren, bei denen durch die Placentabildung besondere physiologische Bedingungen geschaffen sind, so sehen wir bei den Monotremen, deren Dotter schon reducirt, und bei den Marsupialiern, deren Dotter ganz geschwunden ist, Dottersack und Allantois sich in die respiratorische Function theilen. Bei den Monotremen halten sie sich die Wage; bei den Marsupialiern hat der von der Dotterresorption entlastete Dottersackkreislauf den Löwenantheil davongetragen (*Phaseolaretus*) oder er lässt sich überhaupt die respiratorische Function von der Allantois auch nicht zum Theil abnehmen, sondern besorgt sie ganz allein (die übrigen Beutelhieren) (vgl. Taf. V).

Die Monotremen wurden soeben als Formen bezeichnet, bei denen die Reduction des Dotters schon begonnen hat. Ich schliesse dies nicht nur aus der relativen Kleinheit ihrer Eier, die sich allerdings noch merohlastisch furchen, sondern auch aus dem Umstande, dass ihre Eier gar nicht mehr genug Reservestoffe miterhalten, um den Embryo bis zur Sprengung der Eischale zu ernähren. Wie die auf S. 19 gegebenen Grössen- und Gewichtsangaben beweisen, nimmt der Keim innerhalb der Schale an Umfang und Gewicht zu. Er muss dazu auch andere als gasförmige Stoffe von aussen her aufnehmen, da die Dottermitgift allein nicht zu seiner Entwicklung ausreicht wie bei den Eiern der Sauropsiden. Noch weiter schreitet diese Reduction bei den Marsupialiern und sie erreicht ihren Höhepunkt bei den Placentaliern.

Allerdings haben die Dottersackgefässe bei den Monotremen auch nach Resorption des Dotters, bei den Beutelhieren während der ganzen Entwicklung, bei den Placentaliern mindestens bis zur Ausbildung der Placenta nutritorische Function, da durch sie eben die Aufnahme der von der Mutter gelieferten ernährenden Stoffe zu geschehen hat. Zur Ausübung dieser Function aber wäre es unzweckmässig, wenn der Dottersack durch die Allantois von der Oberfläche des Eies ab- und in die Tiefe gedrängt würde.

Wir sehen deshalb in der Reihe dieser Formen Dottersack und Allantois in einem sehr labilen Verhältnisse (vgl. Taf. V). Bei den Monotremen (*Echidna*, Taf. V, Fig. 41) sind die Verhältnisse, die wir an den Embryonalhüllen der Sauropsiden beobachten, und die wir morphologisch und physiologisch als die ursprünglichen, der Amniotenstammform eigenthümlichen aufzufassen haben, noch am wenigsten abgeändert. Die Allantois erreicht sehr ansehnliche Ausdehnung und nimmt gegen Ende der Entwicklung mehr als die Hälfte der Eioberfläche in Anspruch. Niemals aber überwächst sie den Dottersack und schiebt sich zwischen ihn und die seröse Hülle.

Da, wo der Dottersack noch die Oberfläche erreicht, also auf älteren Stadien in nicht ganz der linken Eihälfte, haftet er ziemlich fest an der serösen Hülle. Man kann ihn bei vorsichtiger Präparation indessen ohne Verletzung von letzterer trennen. Der Cölospalt erstreckt sich bei *Echidna* also virtuell in das Mesoderm zwischen Dottersack und seröse Hülle hinein, die beiden Schichten spalten sich von einander ab, aber bleiben fest auf einander gepresst liegen, ein Hohlraum tritt zwischen ihnen nicht auf. Dagegen verwächst die Allantois, wo immer sie mit der serösen Hülle in Berührung kommt, so fest mit ihr, dass man beide Gebilde nicht ohne Verletzung von einander trennen kann. Hier bildet sich denn auch ein ungemein dichtes Gefässnetz aus (Taf. II, Fig. 13, 14), so dass man diesen Abschnitt der Allantois als Athemfläche bezeichnen kann.

An *Echidna* schliessen sich ziemlich nahe die Beutelthiere vom *Phascolarctus*-Typus an (Taf. V, Fig. 43, 44). Die Hauptdifferenz besteht darin, dass das Aufkommen der Allantois und das Zurückdrängen des Dottersackes hier noch weiter eingeschränkt ist als bei *Echidna*. Die Allantois bedeckt nur noch einen kleinen Umkreis der Eioberfläche; in diesem Umkreise ist sie fest mit der serösen Hülle verwachsen, und ihre Gefässe bilden im Bereiche der Verwachsung ein äusserst dichtes Netz, eine Athemfläche (Taf. IV, Fig. 38). Der ganze Rest der Eioberfläche wird von der äusseren (nicht eingestülpten) Wand (*extbl*) des Dottersackes eingenommen, die in innigem Zusammenhange mit der serösen Hülle geblieben ist. Mesoderm ist nur in der gefässhaltigen Zone, Cöloim nirgends eingedrungen. In der gefässlosen Zone ist demnach überhaupt keine Sonderung von Dottersackwand und seröser Hülle eingetreten; diese Zone besteht allein aus Ectoderm und Entoderm und stellt ein Prokalymma dar, das wir seiner Structur nach mit dem Proamnion vergleichen können. Was die weiteren Details anlangt, so verweise ich auf die ausführliche Beschreibung Seite 28.

Der *Phascolarctus*-Typus ist insofern besonders interessant und wichtig, als er sich einmal ziemlich eng an die Monotremen anschliesst, andererseits aber an ihn sowohl der der Placentaler als auch der übrigen Beutelthiere anknüpft. Wir haben also, indem wir den Typus der Embryonalhüllen, wie wir ihn bei den Sauropsiden finden, als den ursprünglichsten ansehen, folgende Reihe:

Sauropsiden — Monotremen — *Phascolarctus*-Typus $\left\{ \begin{array}{l} \text{die Mehrzahl der übrigen Beutelthiere} \\ \text{Placentaler.} \end{array} \right.$

Von dem *Phascolarctus*-Typus gehen zwei divergirende Reihen aus: die eine führt zu den Beutelthieren unseres ersten Typus (*Aepyprymnus*, *Petaurus*, *Didelphys*), die andere zu den Placentaliern.

Es ist leicht, die Anordnung der Embryonalhüllen bei den Beutelthieren des ersten Typus zu verstehen, wenn man von *Phascolarctus* ausgeht. Die bei den Monotremen schon angedeutete, bei *Phascolarctus* weitergeführte Einschränkung der Oberherrschaft der Allantois über den Dottersack als Respirationsorgan hat ihren Höhepunkt erreicht, so dass hier die Allantois von jeder Bethheiligung an der Respiration ausgeschlossen ist, in die Tiefe zu liegen kommt und bloss noch als Harnreservoir dient (Taf. V, Fig. 42).

Es ist klar, dass von Formen wie diesen die Anknüpfung an die Placentaler unmöglich wäre. Um diese Anknüpfung zu finden, müssen wir auf den Ausgangspunkt jenes Beutelthiertypus, auf den *Phascolarctus*-Typus, zurückgehen, der auch als der Ausgangspunkt der Anordnung der Hüllen, wie wir sie bei den Placentaliern finden, zu betrachten ist. Eine Vergleichung von Fig. 43 (*Phascolarctus*) mit Fig. 45 (Kaninchen) auf Taf. V wird das klar machen. Es ist sehr interessant, dass SELENKA, der den *Phascolarctus*-Typus nicht kannte, durch richtige morphologische Betrachtungsweise zur Construction eines „Uebergangsstadiums“ gelangt ist, das mit den bei *Phascolarctus* in Wirklichkeit realisirten Verhältnissen fast genau übereinstimmt (vgl. SELENKA 20, p. 136, Textfigur B, „Uebergangsstadium“ und meine Textfigur von *Phascolarctus* S. 41).

Wir haben uns nur vorzustellen, dass beim *Phascolarctus*-Typus im Bereich der Athemfläche der Allantois eine innige Vereinigung der Keimblasenwand mit den mütterlichen Geweben eintrat, um auf den Urtypus der Eihüllenordnung der Placentaler zu kommen, wie wir ihn in den verschiedensten Ordnungen derselben wiederkehren sehen.

Je höhere Ausbildung allmählich die Placenta an räumlicher Entfaltung und innerer Structur erlangt, um so mehr sehen wir dann wiederum den Dottersack bei den Placentaliern räumlich unterdrückt und functionell für die späteren Entwicklungsstadien bedeutungslos werden, wofür der Dottersack des menschlichen Embryo ein charakteristisches Beispiel liefert.

Bei den meisten niederen Placentaliern aber spielt der Dottersack nicht nur als erstes Organ der embryonalen Athmung eine Rolle, sondern er functionirt fortdauernd als Eihülle, und seine Gefässe helfen wahrscheinlich auch fortdauernd mit beim Gasaustausch und bei der Ernährung des Embryo (vergl. hierüber auch STRAHL 24. p. 552).

Ich unterlasse es innerhalb der Gruppe der Placentaliere, den mannigfachen Variationen der Embryonalhüllen in ihrem gegenseitigen Verhältniss, ihrer Ausdehnung und ihrer physiologischen Leistung nachzugehen, vor allem den verschiedenartigen Ausbildungsformen der Placenta. Es galt mir nur, den Ausgangspunkt zu präcisiren, von dem sich alle diese Umbildungen und Weiterbildungen verstehen lassen.

Vergleicht man die Embryonalhüllen der Placentaliere mit denen der Sauropsiden, so nehmen die Monotremen¹⁾ eine unverkennbare Mittelstellung ein. Zwischen ihnen und den Placentaliern steht dann wieder der *Phascolarctus*-Typus²⁾ in der Mitte, der sich in allen anderen Beziehungen eng an die Placentaliere anschliesst, in dem hochwichtigen Punkte aber von ihnen abweicht, dass es trotz inniger Einlagerung der Keimblasenwand in die Falten des Uterus doch nicht zur Bildung einer wirklichen Placenta kommt.

In untenstehender Uebersicht habe ich versucht, die Uebereinstimmungen und Abweichungen der wichtigsten embryonalen Anhangsorgane bei den vier grossen Amniotengruppen: Sauropsiden, Monotremen, Marsupialier, Placentaliere, zum Ausdruck zu bringen. Mit grosser Deutlichkeit geht aus dieser Uebersicht die Mittelstellung¹⁾ der Monotremen hervor. Um dies augenfällig zu machen, habe ich durch verschieden gerichtete Pfeile ausgedrückt, ob sie in dem einen Falle mehr mit den Sauropsiden, in dem anderen mehr mit den Marsupialiern und Placentaliern übereinstimmen. Da, wo sie genau in der Mitte stehen, habe ich dies durch an beiden Enden gespitzte Pfeile ausgedrückt. Die Uebersicht ergibt, dass die Monotremen in zwei wichtigen Beziehungen mit den Sauropsiden, in einer mit den viviparen Säugethieren übereinstimmen, in einer anderen endlich eine Mittelstellung zwischen jenen beiden Hauptgruppen einnehmen. Das Amnion ist in diese Uebersicht nicht mit aufgenommen, da in Bezug auf seine Entstehung und bleibende Gestaltung keine tiefer greifenden Differenzen in den verschiedenen Amniotengruppen zu erkennen sind. Vielleicht wäre zu erwähnen, dass sich bei den Monotremen und vielen, vielleicht allen Sauropsiden die Verbindung zwischen Amnion und seröser Hülle, bei *Phascolarctus* ein Rest des ehemaligen Zusammenhanges der Amnion- und Dottersackwand auch in späteren Entwicklungsstadien erhält.

Sauropsiden	Monotremen (<i>Echidna</i>)	Marsupialier	Placentaliere
Dotter vorhanden.	•• Reduction des Dotters hat schon begonnen.	Dotter stark reducirt.	Dotter ganz reducirt.
Keratinschale vorhanden.	•• Keratinschale vorhanden.	Schale im Anfang der Entwicklung vorhanden, später beseitigt.	Ueberhaupt keine Schale mehr im Eileiter gebildet.
Dottersack vergrössert sich nicht ³⁾ während der Entwicklung, keine Aufnahme von flüssigen oder festen Stoffen von aussen.	••• Dottersack vergrössert sich während der Entwicklung, Aufnahme von flüssigen oder festen Stoffen von aussen.	Dottersack vergrössert sich während der Entwicklung, Aufnahme von flüssigen oder festen Stoffen von aussen.	Wie Marsupialier und Monotremen. (Dottersack vergrössert sich bei allen Placentaliern, wenigstens im Anfang der Entwicklung.)
Allantois umwächst allmählich den Dottersack.	•••• Allantois und Dottersack halten sich die Wage.	Allantois erreicht bei <i>Phascolarctus</i> noch die äussere Oberfläche, bei den meisten übrigen Beutelhieren bleibt sie in der Tiefe und functionirt nur als Harnreservoir.	Allantois bildet den Ausgangspunkt der Placentarbildung.

1) Ich denke dabei nicht an eine phylogenetische Mittelstellung der Monotremen zwischen Sauropsiden und viviparen Säugethieren. Nach meiner Ansicht haben sich bei den Sauropsiden die ursprünglichen Eihüllenverhältnisse einer gemeinsamen Protamnioten-Stammgruppe am reinsten erhalten. Auch bei den Monotremen finden sie sich in vielen Beziehungen noch wieder, daneben aber auch Umbildungen, die für die Säugethiere charakteristisch sind. Ueber die Annahme einer Protamnioten-Stammgruppe vergl. den Schluss dieser Abhandlung.

2) Desalb, weil sich bei *Phascolarctus* in der Anordnung seiner Eihüllen primitivere Zustände erhalten haben als bei den meisten anderen Marsupialiern, halte ich ihn natürlich nicht überhaupt für ein besonders primitives Beutelhier oder gar für den Stammvater der übrigen.

3) Nach H. VIRCHOW (26) behält der Dottersack des Hühnchens bis zum Ende der Bebrütung seine ursprüngliche Ausdehnung bei, er verkleinert sich also nicht, obwohl sein Inhalt bedeutend reducirt wird.

In Bezug auf den Bau des Eifollikels schliessen sich die Monotremen enger an die Sauropsiden als an die viviparen Säugethiere an. Dies erklärt sich wohl einfach durch die bedeutende Grösse der Sauropsiden- und Monotremeneier. Da der Bau des Monotremenovariums noch Gegenstand einer besonderen Untersuchung werden soll, gehe ich auf diesen Punkt nicht näher ein.

Der Dotterkreislauf der Amnioten.

Bei allen Wirbelthieren, bei welchen das Dottermaterial so stark vermehrt ist, dass die Furchung des Eies zu einer meroblastischen wird, und die der Furchung fast entrückte Hauptmasse des Dotters dem in der Entwicklung vorseilenden Embryo als Dottersack anhängt, bemerken wir auf diesem Dottersack einen eigenthümlichen Kreislauf: den Dottersack-Kreislauf.

Ein solcher Dottersack und Dottersack-Kreislauf hat sich zweifellos verschiedene Male selbständig in der Embryonalentwicklung der Wirbelthiere herausgebildet, und es bedarf wohl keines Beweises, dass der Dottersack der amnionlosen Selachier und Teleostier nicht ohne weiteres mit dem der Amnioten zu vergleichen ist, da er den Amphibien (und Dipnoern) fehlt, den nächsten Verwandten der Amnioten in der grossen Abtheilung der Anamnier.

Dennoch wäre es interessant und wichtig, einmal die Verhältnisse des Dotterorgans und seiner Gefässvertheilung durch die ganze Reihe der Wirbelthiere hindurch vergleichend zu verfolgen. Ich behalte mir dies für spätere Untersuchungen vor und beschränke mich hier nur auf eine Vergleichung des Dotterkreislaufs der verschiedenen Amniotengruppen unter einander.

Alle Amniotenembryonen entwickeln einen Dottersack, auch wenn ihre Eier keine nennenswerthen Mengen von Dotter mehr besitzen.

Bei den secundär mikrolecithalen Keimen der Marsupialier und Placentulier schwillt die Keimblase durch Flüssigkeitsansammlung in ihrem Inneren zu bedeutender Grösse an und bildet einen Anhang des an einem Eipole sich entwickelnden Embryo, der sich morphologisch durchaus wie ein Dottersack verhält, bei der Amnionbildung dieselben Beziehungen zum Embryo eingeht, und an dessen Homologie mit dem Dottersack der Sauropsiden Niemand jemals gezweifelt hat. Wie aus obenstehender Uebersicht (Seite 49) hervorgeht, bildet der Dottersack der Monotremen eine Art Bindeglied zwischen dem dotterhaltigen Organ der Sauropsiden, das im Laufe der Entwicklung nicht wächst, und dem dotterlosen Organ der viviparen Säuger, das stets im Anfange der Entwicklung, zuweilen bis in späte Stadien hinein, an Grösse zunimmt. Denn der Dottersack der Monotremen enthält zwar Dotter wie der der Sauropsiden; seine bedeutende Grösse erreicht er aber durch successives Wachstum während der Entwicklung des Keimes im Ei.

Auch ohne Kenntniss dieser vermittelnden Stellung der Monotremen hat man mit Recht niemals an der Homologie des Sauropsiden- und Säugethier-Dottersackes gezweifelt. Man ging aber noch weiter und setzte eine so vollständige Gleichartigkeit voraus, dass ein sonst so ausgezeichnete Beobachter wie BISCHOFF, von jener vorgefassten Meinung ausgehend, Beschreibungen und Abbildungen (3, p. 121, Taf. XIV) des Dotterkreislaufs beim Kaninchen gab, die, wenn zutreffend, eine Uebereinstimmung aller Hauptpunkte im Dotterkreislauf der Vögel und Säugethiere erwiesen hätten.

Fast ein halbes Jahrhundert lang hat sich diese Darstellung des Dotterkreislaufs der Säugethiere und besonders BISCHOFF's Fig. 60, Taf. XIV, durch die ganze anatomische Literatur, durch alle Lehr- und Handbücher durchgeschleppt, bis vor nunmehr zehn Jahren von VAN BENEDEN und JULIN der Nachweis geführt wurde, dass die BISCHOFF'schen Beobachtungen und Deutungen in allen wesentlichen Punkten unzutreffend sind.

VAN BENEDEN und JULIN stellten gegen BISCHOFF fest, dass bei Nagethieren und Fledermäusen der den Gefässhof abschliessende Randsinus nicht wie bei den Sauropsiden von den Venae vitellinae (sive omphalomesentericae), sondern von den Arteriae vitellinae gebildet wird. Ein oberflächliches und ein tiefes Gefässnetz existirt nicht; die ganze Gefässausbreitung findet in einem und demselben Niveau statt.

Eine ganz übereinstimmende Anordnung des Dotterkreislaufes wie die von VAN BENEDEN und JULIN beim Kaninchen und Fledermaus beschriebene fanden SELENKA (20 und 21) bei Marsupialiern und FLEISCHMANN (6 und 7) bei Insectivoren (Igel und Maulwurf). Wie FLEISCHMANN mit Bestimmtheit nachweisen konnte (6, p. 51), existirt bei Raub- und Hufthieren weder während das Gefäßblatt den Dottersack umwächst, noch späterhin, nachdem das Blutgefäßnetz ganz geschlossen ist, ein Randgefäß im Mesoderm. Unzweifelhaft sind das aber secundäre Zustände, und das Verhalten, das wir in so verschiedenartigen und zum Theil so primitiven Säugethierordnungen, wie Marsupialier, Insectivoren, Rodentier, Chiropteren, in nahezu völliger Uebereinstimmung wiederfinden, ist für die viviparen Säugethiere überhaupt als das ursprüngliche zu betrachten.

Durch diese neuen Befunde erwächst der vergleichenden Morphologie die interessante, aber schwierige Frage: Wenn schon an einer Homologie des Dottersackes der Säuger mit dem Dottersack der Sauropsiden nicht gezweifelt werden kann, ist der Dotterkreislauf der einen Abtheilung mit dem der anderen überhaupt vergleichbar, und, wenn diese Frage bejaht wird, ist es möglich, einen gemeinsamen Ausgangspunkt beider, in ihrer definitiven Ausbildung so abweichenden Bildungen zu finden?

Um diese Frage zu beantworten, ist es vorher nothwendig, das eigentlich Typische im Dotterkreislauf sowohl der Sauropsiden als auch der Säugethiere herauszuschälen und dieses zu vergleichen, ohne durch secundäre Umbildungen beirrt zu werden.

Für den Dotterkreislauf der viviparen Säugethiere hat dies geringe Schwierigkeiten. Eine Function des Dotterkreislaufes, die Resorption und Fortführung des Dottermaterials, fällt hier ganz fort, und da es diese Function ist, die bei den Sauropsiden auf älteren Stadien zu sehr eigenthümlichen Umbildungen des Dotterkreislaufes Anlass giebt, begegnen wir bei den Säugern in den verschiedenen Ordnungen und auf den verschiedenen Entwicklungsstadien derselben Form wesentlich gleichförmigen Verhältnissen und können irgend ein Stadium der oben erwähnten Ordnungen als Typus herausgreifen.

Als eine morphologisch unwichtige Umbildung ist es zu bezeichnen, dass bei den Beutelhieren auf älteren Entwicklungsstadien die paarigen Dotterarterien von ihrem Ursprung an bis nahe zu ihrer Umbiegung in den Randsinus zu einem unpaaren Stamme verschmelzen und erst nahe am Randsinus deltaförmig auseinanderweichen (vgl. Taf. III, Fig. 24 und Taf. IV, Fig. 30, 31). Das Gleiche gilt für die zuweilen eintretende Atrophie des einen Venenstammes auf älteren Entwicklungsstadien (nach VAN BENEDEN und JULIN manchmal beim Kaninchen).

Viel weitergehenden Abweichungen und Verschiedenheiten begegnen wir in der Gruppe der Sauropsiden. Hier kommt jedoch hinzu, dass allein der Dotterkreislauf der Vögel (Huhn) auf allen Stadien der Entwicklung mit hinreichender Genauigkeit bekannt ist. Es sind die älteren Beobachtungen von KARL ERNST v. BAER, Y. KÖLLIKER, FOSTER und BALFOUR, sowie die neueren, sehr genauen Untersuchungen von POPOFF (14), die hier Licht geschafft haben. Was aber den Dotterkreislauf der Reptilien anlangt, so sind uns nur vereinzelte, meist zusammenhanglose Bruchstücke bekannt; von keiner einzigen Reptilienordnung kennen wir die ganze Entwicklungsreihe des Dotterkreislaufes, manche Angaben und Abbildungen sind direct unrichtig.

Es würde mich nun viel zu weit von meinem eigentlichen Arbeitsgebiet abgeführt haben, hätte ich für eine oder mehrere Reptilienordnungen die Entwicklung und Ausbildung des Dotterkreislaufes in allen seinen Phasen untersuchen und darstellen wollen. Schon das Material für eine derartige Untersuchung wäre nicht leicht in genügender Vollständigkeit zu beschaffen gewesen.

Ich sah aber bald, dass es sich um eine derartige umfangreiche Untersuchung für die Erledigung der mich interessirenden Frage gar nicht handelte. Schon von den älteren Untersuchern wurden in der Entwicklung des Dotterkreislaufes der Vögel zwei Phasen unterschieden, die sich ziemlich scharf von einander abgrenzen lassen. In der ersten Phase (vgl. Taf. VI, Fig. 50) giebt es nur zwei grosse Venenstämme, die wir als die *Venae vitellinae primariae*¹⁾ bezeichnen wollen. Das Vorderende des Embryo liegt zwischen diesen beiden Venen, die sich vor dem Kopf des Embryo durch Anastomosen verbinden und den ringförmigen Sinus terminalis bilden. Zwei seitlich austretende *Arteriae vitellinae* verzweigen sich im Inneren

1) *Venae vitellinae anteriores* der Autoren.

des Gefässhofes, der bis auf seinen vordersten Abschnitt und seinen Ringsinus auf diesem Stadium nur arterielle Gefässe enthält.

Aus den feinsten Aesten der Arteriae vitellinae wird dann der venöse (cordipetale) Ringsinus gespeist. Auf diesem Stadium liegen die Gefässe in einfacher Schicht auf dem Gefässhof. Ein Dotterkreislauf wie der geschilderte, beginnt beim Hühnchen am Ende des zweiten Brüttagcs sich zu entwickeln, und erst nach etwa eintägigem Bestehen dieser Gefässanordnung treten Veränderungen auf, die die Configuration des Gefässhofes sehr beträchtlich modificiren. Diese secundären Veränderungen bestehen in folgenden Um- und Neubildungen:

- 1) Rückbildung der rechten Vena vitellina primaria;
- 2) Ausbildung secundärer Venen, die ich Venae vitellinae secundariae zu nennen vorschlage, von denen die beiden seitlichen (V. secundariae laterales) Begleitvenen der Arteriae vitellinae sind, die hintere (V. secundaria posterior) keine Arterie begleitet, sondern für sich verläuft. Da die Hauptstämme und gröbercn Verzweigungen der secundären Begleitvenen meist über den zugehörigen Arterien liegen, kann man jetzt von einer Lagerung der Gefässe in zwei Schichten reden (vgl. Fig. 51, Taf. VI).

Als eine Hauptveränderung, die auf noch späteren Stadien auftritt, wäre die Auflösung des venösen Randsinus zu erwähnen.

Bezeichnen wir den Dotterkreislauf des Huhns, wie er auf Figur 50 nach Beobachtung am lebenden Object dargestellt ist, als den primären, den auf Figur 51 als den secundären, so ergibt eine Vergleichung beider Kreisläufe mit dem der Säugethiere, dass wenigstens die Hauptbestandtheile des primären Dotterkreislaufs der Vögel mit den Hauptbestandtheilen des Dotterkreislaufs der Säugethiere vergleichbar sind, wenn auch die Anordnung eine verschiedene ist. Wir haben in beiden Fällen zwei nach vorn ziehende Venenstämme und zwei bei Vögeln seitlich austretende, bei Säugethieren nach hinten ziehende Arterien, Seitenäste der primitiven Aorten (Taf. VII, Fig. 620 und 630). Dagegen treten bei den Säugethieren niemals den Venae secundariae der Vögel entsprechende Bildungen auf, und jede Möglichkeit eines Vergleichs des Dotterkreislaufs des Säugers mit dem secundären Dotterkreislauf der Vögel ist von vorn herein ausgeschlossen.

Es ergab sich demnach zunächst die Frage, ob der primäre Kreislauf der Vögel auch für die übrigen Sauropsiden charakteristisch sei; erst nachdem dies festgestellt war, konnte an eine eingehendere Vergleichung dieses Kreislaufs mit dem der Säuger gedacht werden.

In der Literatur finden sich über den Dotterkreislauf der Reptilien nur ganz zerstreute Angaben und nur wenige brauchbare und zuverlässige Abbildungen. Aus den kurzen Angaben, die STRAHL (23, p. 114) über *Lacerta agilis* und *vivipara* und H. VIRCHOW (26, p. 182, Taf. X, Fig. 13—15) über *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* machen, ging aber schon mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass bei den eidechsenartigen Reptilien ein primärer Dotterkreislauf gleich dem der Vögel vorkommt. Eigene Untersuchungen, die ich an Embryonen von *Lacerta agilis* und *vivipara* und *Anguis fragilis* anstellte, bestätigten dies vollkommen. Zu gleichen Resultaten führten zur Beantwortung dieser Frage angestellte Beobachtungen an Schlangen. Zur besseren Orientirung und bei dem fühlbaren Mangel an Abbildungen des Dotterkreislaufs der Sauropsiden habe ich auf Taf. VI eine Anzahl von Abbildungen der einschlägigen Verhältnisse gegeben. Fig. 50 bringt den primären Dotterkreislauf eines Vogels (*Gallus*), Fig. 46 und 47 eines Sauriers (*Anguis*), Fig. 52 einer Schlange (*Tropidonotus*). Auf Fig. 51 ist der secundäre Dotterkreislauf des Huhns, auf Fig. 48 und 49 der Blindschleiche, auf Fig. 53 der Kreuzotter dargestellt. Nimmt man nun noch die schönen CLARK'schen Abbildungen bei AGASSIZ, Embryology of the Turtle (1, Pl. XIII, XIV), hinzu, so ergibt sich, dass auch bei den Cheloniern ein primärer, dem der Vögel homologer Dotterkreislauf existirt. Die in meinem Besitz befindlichen Krokodilembryonen waren zur Entscheidung dieser Frage zu alt; auch in der Literatur habe ich darüber nichts finden können. Es ist wohl kaum zu erwarten, dass die Krokodile allein sich ausschliessen werden.

Als Gesamtresultat ergibt sich Folgendes. Alle Sauropsiden (wohl sicherlich auch die Krokodile) besitzen zunächst einen primären Dotterkreislauf, der von zwei paarigen Dotterarterien gespeist wird, die von den Seiten her aus dem Embryo in den Gefässhof eintreten und sich hier auflösen. Der Hauptstamm

jeder dieser Arterien ist bei den meisten Reptilien anfangs sehr kurz und zerfällt gleich in eine Anzahl von kleineren Stämmen, so dass es zur Zeit, bevor sich die Darmrinne zum Rohr geschlossen hat, den Anschein hat, als gäbe es beiderseits eine grössere Anzahl von Dotterarterien (Taf. VI, Fig. 46, 47, 52). Genauere Untersuchung zeigt aber, dass beiderseits nur je ein Hauptstamm vorhanden ist.

Überall sind ferner in den jüngsten Stadien zwei *Venae vitellinae primariae* vorhanden, die nach vorn ziehen und hier, die rechte nach rechts, die linke nach links umbiegend, den Ringsinus bilden, der demnach die auf Fig. 55, Taf. VII, dargestellte Form und gar nicht die Form eines geschlossenen Ringes hat. Der Schluss des Ringes erfolgt nachträglich durch Anastomosenbildung (Taf. VI, Fig. 46, 47, 50), und durch diese wird also erst sekundär das zwischen den beiden Venen gelegene mesodermfreie Stück in den Gefässhof miteinbezogen. In dieses mesodermfreie, dem Gefässhof sekundär angegliederte Feld erfolgt die Proamnionestülpung hinein, wie ausführlich auf Seite 43 erörtert worden ist.

Bei den Embryonen aller Sauropsiden wird gewöhnlich der rechte Dottervenenstamm von vorn herein schwächer angelegt als der linke, regelmässig aber bildet er sich später ganz zurück, so dass dann nur ein einziger primärer Dottervenenstamm (vordere Dottervene der Autoren) übrig bleibt. Um sich von der ursprünglichen Anlage zweier, allerdings häufig sehr verschieden grosser Dottervenen zu überzeugen, muss man hinreichend junge Stadien untersuchen.

Auf Grund aller dieser Beobachtungen sehe ich mich berechtigt, den primären Kreislauf der Sauropsiden ganz generell in dem Schema Fig. 03, Taf. VII (63 o von oben, 03 s von der Seite) zu ver-sinnbildlichen.

Ein näheres Eingehen auf die sekundären Kreisläufe der Sauropsiden kann ich mir versagen, da sie jeder Vergleichung mit dem Dottersack-Kreislauf der Säuger widerstreben und für die uns beschäftigende Frage daher ohne Bedeutung sind. Doch will ich hier beiläufig einige Beobachtungen mit einflechten.

In gleicher Weise findet bei allen Sauropsiden beim Uebergang vom primären in den sekundären Kreislauf eine Rückbildung des rechten primären Dottervenenstammes statt. Charakteristisch ist ferner für alle Sauropsiden das Neuauftreten von abführenden Gefässen, von *Venae vitellinae secundariae*, die, wie beim Hühnchen (Fig. 51), theils als Begleiterinnen der Arterien (Saurier Fig. 48, Schildkröten), theils auch mehr selbständig (Schlangen Fig. 53) auftreten. Es muss weiteren Specialuntersuchungen vorbehalten bleiben, die Art und Weise dieses Neuauftretens bei den einzelnen Reptilienordnungen näher zu verfolgen und festzustellen, ob auch grössere Arterienäste neu entstehen. Hier scheinen bedeutende Abweichungen bei den verschiedenen Reptilienordnungen vorzukommen, so dass ich vollständig mit dem Ausspruch H. VIRCHOW'S übereinstimme, „dass sich Unterschiede herausbilden nicht nur zwischen Reptil und Vogel, sondern auch zwischen verschiedenen Ordnungen der Reptilien“. Ein bemerkenswertherer Unterschied giebt sich auch darin zu erkennen, dass bei Vögeln und Schlangen (Fig. 53) der Sinus terminalis sich allmählich ganz auflöst. Bei den Sauriern und, wie es scheint, auch bei den Schildkröten erhält er sich; er nimmt aber, sobald der Gefässhof den Dotter unwachsen hat, die auf Fig. 49, Taf. VI (vgl. auch H. VIRCHOW 26, Taf. X, Fig. 16) dargestellte Form eines zu einer geraden Linie zusammengedrückten Reifens an, dessen parallele Schenkel sich endlich zu einem einfachen geradlinigen Gefäss verbinden (von mir bei *Anquis* beobachtet, aber nicht durch besondere Abbildung illustriert).

Das für unsere Probleme wichtige Resultat ist, dass die Sauropsiden einen in allen Hauptpunkten übereinstimmenden primären Kreislauf besitzen, auf den allein wir zurückzugehen haben, wenn wir eine Vergleichung des Dotterkreislaufes der viviparen Säugethiere mit dem der Sauropsiden versuchen.

Vergleichen wir nun die Kreislaufsschemata Fig. 62 und 63, so finden wir zwei in ihren Bestandtheilen gleiche, in ihrer Anordnung verschiedene Typen. In beiden ist übrigens die Gefässanordnung insofern eine gleiche, als die beiden Venenstämme vor den beiden Dotterarterien austreten, zunächst nach vorn ziehen und dann bogenförmig nach hinten umbiegen.

Der wesentliche Unterschied aber ist der, dass bei den Sauropsiden diese beiden Venenstämme gleichzeitig die Begrenzung des Gefässhofes gegen die gefässlose Zone abgeben, während bei den viviparen Säugern die hinter den Venen austretenden, zuerst nach hinten verlaufenden, dann nach vorn umbiegenden Dotterarterien den Gefässhof begrenzen, den Ringsinus bilden.

Nun giebt es aber noch bei den Amnioten einen dritten Typus des Dotterkreislaufs, und diesen finden wir bei den Monotremen. Auch hier haben wir zwei Dottervenenstämme, die wie bei den übrigen Säugern symmetrisch aus einem Stamm entspringen, zuerst nach vorn ziehen und dann nach hinten umbiegen (Fig. 61, Taf. VII). Auch hier haben wir zwei hinter den Venen austretende Arterienstämme, die ebenfalls zunächst parallel nach hinten ziehen. Sie biegen aber dann nicht, wie bei den viviparen Säugern, im lateral gewendeten Bogen nach vorn um, sondern behalten ihre ursprüngliche sagittale Verlaufsrichtung bei, so dass sie den ganzen Dottersack in einem Meridian umkreisen und schliesslich vorn gegenüber der Venengabel endigen. Es kommt vor, dass sie hie und da zusammenfliessen und wieder auseinanderweichen, so dass sich zwischen ihnen Inseln bilden (Fig. 61), manchmal vereinigen sie sich auch in grösserer Ausdehnung miteinander, so dass nur eine einzige Dotterarterie da ist; in den meisten Fällen findet man aber zwei neben einander ziehende Gefässe, und dies ist sicherlich das typische Verhältniss.

Eine gefässlose Zone existirt bei dieser Anordnung scheinbar nicht. Sieht man aber näher zu, so findet man den schmalen Streifen zwischen den beiden Dotterarterien gefässlos (vgl. auch Taf. II, Fig. 16), und man braucht bloss diesen schmalen Streifen zu verbreitern, um eine vollständige Ueberführung der Verhältnisse der Monotremen in die der viviparen Säuger zu erzielen. Auf die physiologische Bedeutung der Verbreiterung jenes interarteriellen Streifens komme ich unten zurück; vom Standpunkt morphologischer Vergleichung ist diese Ueberführung aber so einfach und einleuchtend, dass zu ihrer Begründung keine weiteren Ausführungen nöthig sind.

Fast ebenso leicht ist aber die morphologische Ueberführung des Dotterkreislaufs der Monotremen in den der Sauropsiden. Blicken wir auf Fig. 61 und denken uns den Dottersack vergrössert, so ergeben sich Verhältnisse, die genau denen der Sauropsiden entsprechen, wenn wir uns vorstellen, dass die vom Embryo abgewandte (untere) Seite des Dottersacks am spätesten vascularisirt wird und dass naturgemäss eine sehr bedeutende relative Verkürzung der beiden Arterien eintreten muss, die bei den dotterärmeren Eiern der Monotremen den Dottersack beinahe in seinem ganzen Meridian umspannen. Durch diese relative Verkürzung muss die arterielle Ausbreitung mehr und mehr auf die hinteren und oberen Abschnitte beschränkt werden, und in diesen liegt sie innerhalb des Venenbogens (vgl. Fig. 61 s mit 63 s). Durch blosser Verkürzung der bei *Echidna* verhältnissmässig sehr langen arteriellen Bahnen, die in dieser Ausdehnung auf frühen Stadien sehr dotterreicher Eier ganz undenkbar wären, werden wir unmittelbar auf die Anordnung des Dotterkreislaufes der Sauropsiden geführt.

Warum nun aber, wenn man das Verhalten bei den Monotremen zum Ausgangspunkt nimmt, dehnt sich bei den viviparen Säugern der gefässlose Streifen zwischen beiden Arterien aus, warum verringert sich bei den Sauropsiden die relative Länge der beiden arteriellen Hauptstämme, und warum kommt es auf diesen verschiedenen Wegen bei beiden Abtheilungen zum Auftreten einer gefässlosen Zone des Dottersacks? Die Lösung dieses Räthsels liegt in der Erkenntniss, dass die gefässlose Zone des Dottersacks der Sauropsiden und die der viviparen Säuger Bildungen sind, die trotz ihrer ähnlichen Configuration ganz verschiedenen Ursachen ihre Entstehung verdanken.

Die gefässlose Zone am Sauropsidenei ist eine Bildung, die ihre Entstehung allein der ungeheueren Volumendifferenz zwischen Blastoderm und Dotter verdankt. Das Blastoderm kann den Dotter nur allmählich umwachsen, und ebenso kann es nur allmählich der Gefässhof. Die gefässfreie Zone des Dottersacks ist der Bezirk, in dem der Gefässhof den Dotter noch nicht umwachsen hat, sie ist eine Erscheinung, die allein entwicklungsmechanischen Ursachen ihre Entstehung verdankt, die in jedem Augenblick der Entwicklung ihre Ausdehnung verringert und schliesslich ganz schwindet, die sicherlich keine besondere physiologische Leistung zu erfüllen hat.

Gerade umgekehrt verhält sich dies alles für die gefässlose Zone am Dottersack der viviparen Säuger. Bei ihnen ist nicht etwa von vorn herein ein kolossaler Dottersack vorhanden, dessen Bewältigung durch den umwachsenden Gefässhof natürlich nur allmählich erfolgen kann, sondern der Dottersack ist anfangs klein und wächst mit dem Embryo in gleichem Schritte; die in ihm auftretenden Gefässe könnten, rein mechanisch betrachtet, in kürzester Zeit sich über seine ganze Oberfläche ausdehnen, wenn die Entwicklung auf eine totale Umwachsung des Dottersacks abzielte, wie sie es bei den Sauropsiden thut. Letzteres ist aber bei

den viviparen Säugern nicht der Fall. Aus dem Umstande der dauernden Erhaltung einer gefässfreien Zone am Dottersack vieler Säuger müssen wir auf eine besondere physiologische Bedeutung, eine eigene Function dieser Partie schliessen. Welches diese Function sei, darüber kann man zunächst nur Vermuthungen aussprechen.

Bei allen viviparen Säugern dient die Dottersackwand nicht nur durch ihr Gefässnetz der embryonalen Respiration, sondern durch sie müssen auch die von den mütterlichen Geweben ausgeschiedenen Stoffe durchtreten, die dem Embryo zur Nahrung dienen, bei den Beutelthieren dauernd, bei den Placentaliern, bis sich eine Placenta gebildet hat. Es ist nun wahrscheinlich, dass die Aufnahme dieser Stoffe durch Vermittelung der Entodermzellen des Dottersacks zu geschehen hat, die sie an die Blutgefässe ihrer Wandung weitergeben. Denn dies ist der Weg, den die Nahrung, die dem Embryo zugeführt wird, bei den Vorfahren der viviparen Säuger, den Monotremen, macht. Jene Stoffe müssen aber zunächst in das Innere des Dottersacks gelangen, und für diesen Durchtritt sind gefässfreie und bei allen Beutlern sogar dauernd mesodermfreie Wandstellen am günstigsten. Sehen wir ja bei den Beutelthieren, dass vorwiegend diese gefäss- und mesodermfreien Wandstellen des Dottersacks (Prokalymma) sich in die Furchen und Vertiefungen der Gebärmutter einbetten. Die Ectodermzellen dieses Bezirks zeigen sich viel protoplasmareicher und voluminöser als die abgeflachten Ectodermzellen, welche den Gefässhof überkleiden. Ganz entsprechenden Verhältnissen begegnen wir bei den Placentaliern, die einen gefässfreien Bezirk des Dottersacks besitzen. Auch bei ihnen bleibt dieser Bezirk in grösserer (*Rodentier*) oder kleinerer (*Chiropteren*) Ausdehnung nicht nur gefäss-, sondern auch mesodermfrei und kann als Prokalymma bezeichnet werden. Auch bei ihnen ist es dieser Abschnitt der Dottersackwand, der besonders innige Beziehungen zur Schleimhaut des Uterus eingeht. Hier erfolgt eben der Durchtritt der von der Mutter gelieferten Nahrungsstoffe in das Innere des Dottersacks, von wo aus weiterhin die Aufnahme und Uebergabe an das Blut durch die Entodermzellen der gefässhaltigen Zone ausgeführt wird. Wir dürfen dabei nicht aus den Augen verlieren, was häufig genug geschieht, dass wir physiologisch ebensowenig wie morphologisch von den sehr einseitig entwickelten Zuständen der menschlichen Eihüllen allgemein auf alle Placentaliere zurückschliessen dürfen, und müssen uns stets bewusst bleiben, dass bei letzteren auch functionell der wohlausgebildete Dottersack eine viel höhere, die weit unvollkommener gebaute Placenta eine viel geringere Bedeutung besitzt, als beim Menschen.

Wenn wir nun allerdings über die physiologische Bedeutung der gefässlosen Zone des Dottersacks der viviparen Säuger nur Vermuthungen äussern können: so viel ist klar, dass diese Zone eine ganz bestimmte und wichtige physiologische Bedeutung besitzt. Sie ist kein vorübergehendes Entwicklungsphänomen wie bei den Sauropsiden, sondern entstand als besondere Anpassung eines Theils der Dottersackwand an die eigenthümlichen Ernährungsverhältnisse des Embryo in der Gebärmutter. Die gefässfreie Zone des Dottersacks der Sauropsiden und die der viviparen Säuger sind heterogene Bildungen und physiologisch wie morphologisch nicht homolog. Gehen wir von diesem Gesichtspunkt aus und machen wir uns klar, dass beide Bildungen auch topographisch verschiedene Lagen haben, dass bei den Säugern die gefässfreie Zone zwischen den beiden Arterien auftritt, bei den Sauropsiden aber an der Peripherie der Gefässstämme und besonders der bei den Monotremen den ganzen Dotter reifenartig unspannenden Arterien, so sehen wir, dass im übrigen der Dotterkreislauf der Säuger und Sauropsiden gleiche Bestandtheile und gleiche Anordnung besitzt und sich ohne Zwang auf dieselben mehr indifferenten Zustände zurückführen lässt, wie wir sie bei den Monotremen finden.

Man könnte gegen meine Ausführungen noch mit Recht folgenden Einwand erheben. Es hat durchaus keinen Anstand, die Verhältnisse des Dotterkreislaufs der viviparen Säuger von denen der Monotremen abzuleiten. Wohl aber erscheint eine Ableitung derjenigen der Sauropsiden von denen der Monotremen bedenklich, einmal weil hier bei den Monotremen, die doch schon hoch differenzirte Amnionformen darstellen, überhaupt primitivere Verhältnisse angenommen werden, als bei den Reptilien. Ferner aber, weil es in diesem speciellen Fall ganz klar ist, dass der Dottersack der Monotremen, als Ganzes betrachtet, keineswegs besonders primitive Zustände repräsentiren kann. Aus dem Umstande, dass das Ei der Monotremen während seiner Entwicklung wächst und schwerer wird, also auf Aufnahme von Nahrung von aussen her angewiesen ist, aus dem ferneren Umstande, dass das Junge aus dem Ei in so hilflosem Zustand

ausschlüpft, dass es noch längere Zeit der mütterlichen Pflege und Ernährung bedarf, können wir mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, dass die Dottermittigkeit, die das Monotremenei auf seinem Entwicklungsgang mit erhält, nicht mehr zur vollen Ausbildung ausreicht, dass bei ihnen also schon eine Reduction des Dotters begonnen hat. Das dotterreiche Ei der Sauropsiden repräsentirt also primitivere Zustände als das dotterärmere der Monotremen; — dürfen wir dennoch aus den Kreislaufverhältnissen des letzteren, indem wir uns eine Zunahme des Dotters vorstellen, den Dotterkreislauf der Sauropsiden erklären? Diese Frage ist in der That eine heikle, denn um den Sauropsidenkreislauf zu erklären, müssten wir von den primär dotterarmen Eiern der Vorfahren der Amnioten, nicht von den secundär dotterarmen der Monotremen ausgehen.

Auf diesen Einwand ist Folgendes zu erwidern. Suchen wir, ohne uns im mindesten um die Monotremen zu kümmern, allein aus der Zusammensetzung und Anordnung des Dotterkreislaufs der Säuger und des primären Kreislaufs der Sauropsiden einen gemeinsamen Grundtypus zu construiren, indem wir die in beiden Gruppen nicht gleichwerthige gefässlose Zone verschwinden lassen, so dass dementsprechend weder das arterielle noch das venöse Gefässpaar einen in sich geschlossenen Sinus terminalis bildet, so kommen wir auf eine Gefässanordnung, die derjenigen der Monotremen in den wesentlichen Punkten entspricht. Wir dürfen also getrost annehmen, dass an den Eiern der Monotremen, trotzdem bei ihnen schon eine secundäre Reduction des Dotters begonnen hat, eine Anordnung des Dotterkreislaufes erhalten geblieben ist, wie er den Eiern der gemeinsamen Stammformen von Sauropsiden und Säugern eigenthümlich war.

Schlussbetrachtung.

Ich möchte zum Schluss noch auf eine Frage allgemeineren Inhalts eingehen. Wir haben das Auftreten und die eigenthümliche Ausbildung der embryonalen Hüll- und Anhangsorgane, wie Keratinschale, Dottersack, Amnion und seröse Hülle, Allantois auf zwei Hauptursachen zurückgeführt. Erstens auf die Zunahme der Dottermittigkeit, die darauf abzielte, statt zahlreicher, unvollkommen entwickelter wenige wohlentwickelte Nachkommen beim Verlassen der Eihülle den Kampf mit der Aussenwelt aufnehmen zu lassen. Zweitens auf den terrestrischen Aufenthalt der Eier, der die relative Schwere derselben sehr bedeutend erhöht und dem Keim hierdurch und auch noch in anderen, weniger bedeutungsvollen Beziehungen unter sehr veränderte Daseinsbedingungen bringt. Wir haben dabei immer ganz im Allgemeinen von Amnioten gesprochen, als ob es sich ganz von selbst verstünde, dass die Bildung der Keratinschale, des Amnions und der serösen Hülle, der Allantois eine Erwerbung sei, die von gemeinsamen Vorfahren der Sauropsiden einerseits, der Mammalier andererseits gemacht worden wäre. Haben wir nun das Recht zu dieser Voraussetzung? Sind die Sauropsiden und die Säuger mit gemeinsamer Wurzel einer amphibienähnlichen Stammform entsprossen, oder können sich nicht auch beide grosse Gruppen jede für sich aus amphibienähnlichen Ahnen entwickelt haben?

Die Frage, ob die Sauropsiden und Mammalier monophyletisch oder diphyletisch entstanden sind, ist eine der interessantesten und wichtigsten der Vertebratenmorphologie, freilich auch eine der schwierigsten. Zu ihrer Beantwortung müssten alle bekannten Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der pentadactylen Vertebraten herangezogen und gegen einander abgewogen werden. Zu dieser Aufgabe fühle ich mich nicht berufen. Wohl aber möchte ich hier die speciellere Frage erörtern: sind Zunahme des Nahrungsdotters, Keratinschale, Amnion und seröse Hülle, Allantois bei den Sauropsiden und Mammaliern monophyletisch oder diphyletisch entstanden? Diese Frage deckt sich, wie ich nachher zeigen werde, keineswegs mit der allgemeineren Frage nach dem Ursprung der Amnioten.

Meiner Ansicht nach kann es überhaupt keinem Zweifel unterliegen, dass Amnion und seröse Hülle, sowie Allantois der Sauropsiden und Säuger monophyletische Gebilde sind. Es wäre ja wohl denkbar, dass die gleiche Grundursache, der terrestrische Aufenthalt der Eier, zweimal unabhängig zur selbständigen Bildung sehr ähnlicher Bildungen geführt hätte. Hier aber handelt es sich nicht nur um sehr ähnliche,

sondern um in allen wesentlichen Punkten völlig gleiche Bildungen, eine Wesensgleichheit, die noch deutlicher hervortritt, wenn man die betreffenden Organe der Sauropsiden mit denen der niedersten, oviparen Säuger, der Monotremen, vergleicht, aus denen sich die anderen Daseinsbedingungen angepassten Bildungen der viviparen Säuger ohne weiteres ableiten lassen.

Nun liegt aber ferner nicht nur Gleichheit der fertigen Gebilde, sondern auch eine bis ins Einzelne gehende Uebereinstimmung in der Entstehung und Ausbildung vor. Die Einstülpung zunächst des Vorderkörpers des Embryo in den Dottersack (Proamnionbildung), der Ort der Einstülpung zwischen den beiden Dottervenen an einer Stelle, die zunächst ausserhalb des Gefässhofes liegt und mesodermfrei ist, das nachträgliche Eindringen des Mesoderms und Cöloms in diese Proamniontasche, die Umhüllung des Hinterendes nicht durch Einstülpung, sondern durch Erhebung einer aus Ectoderm und Somatopleura bestehenden Falte, die Verwachsung der vorderen und hinteren Amnionfalte über dem Rücken und die bei Cheloniern, Vögeln und Monotremen nur unvollkommene Lösung der serösen Hülle vom Amnion, das Verhalten des extraembryonalen Cöloms, die Entstehung und fortschreitende Entwicklung der Allantois: alles das sind so charakteristische und so eigenartige Entwicklungsvorgänge, dass man fast an Wunder glauben müsste, wollte man annehmen, dass diese complizirt ineinander greifenden Vorgänge sich zweimal ganz unabhängig von einander in völlig gleicher Weise herausgebildet hätten. Jedenfalls ist diese Annahme so unwahrscheinlich, dass sie keine Berücksichtigung verdient. Selbst die scheinbar unvereinbare Anordnung des Dotterkreislaufs der Sauropsiden und viviparen Säuger liess sich auf gemeinsame Grundzustände zurückführen, die sich im Wesentlichen noch bei den Monotremen erhalten haben, und damit schwindet die letzte, morphologisch bedeutsame Differenz der Fötalhüllen der beiden grossen Amnionabtheilungen.

Wer dies zugiebt, erkennt damit auch an, dass die Zunahme der Dottermitgift schon bei den gemeinsamen Vorfahren der Sauropsiden und Mammalier stattgefunden hat. Denn die Amnionbildung hat zu ihrer phylogenetischen Entstehung ein reiches Dottermaterial, einen ansehnlichen Dottersack zur Voraussetzung. Ist also die Amnionbildung monophyletisch entstanden, so musste schon vorher das Dottermaterial vermehrt sein. Uebrigens sprechen hierfür auch die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Sauropsiden, Monotremen und viviparen Mammalier, und ferner die grosse Uebereinstimmung in der Anordnung des gelben und weissen Dotters beim Sauropsiden- und Monotremenei, worauf ich in der folgenden Abhandlung noch näher eingehen werde.

Wenn wir somit durch alle Thatsachen der Entwicklung ohne Ausnahme dahin geführt und geradezu gezwungen werden, anzunehmen, dass es eine gemeinsame Vorfahrengruppe der Sauropsiden und Mammalier gegeben hat, die ihre dotterreichen, von Keratinschale unhüllten Eier nicht im Wasser, sondern auf dem flachen Lande absetzten, deren Embryonen von Amnion und seröser Hülle umgeben waren und die die prolabirte Harnblase bei ihrer embryonalen Athmung mitbenutzen, so ist damit über die Natur und systematische Stellung dieser Protamniontengruppe kein Urtheil abgegeben. Jene Thiere können ja noch den Protamphibien viel näher gestanden haben als den Reptilien sowohl in der Zusammensetzung ihres Skelets, der Structur ihrer Haut und verschiedener anderer Organe. Freilich glaube ich, dass die eigenthümliche Umbildung des untersten Urnierenabschnittes zum Metanephros bei jener gemeinsamen Stammgruppe, wie amphibienähnlich sie im übrigen auch gewesen sein mag, schon einigermaassen ausgeprägt war. Andeutungen einer solchen Differenzirung finden wir ja schon bei manchen Amphibien, so bei den Urodelen, wo sich ein deutlicher Unterschied in der Ausbildung des vorderen Urnierenbezirkes der „Geschlechtsniere“ gegen den hinteren, die „Beckenniern“, bemerklich macht. Auch sei daran erinnert, dass schon von manchen Amphibien (*Ichthyophis*, *Amphiuma* etc.) makrolecithale Eier auf das feste Land abgelegt werden, allerdings ohne dass es bei diesen zur Amnionbildung und zur Entwicklung einer Allantois kommt.

Wenn also meiner Ansicht nach kein Zweifel obwalten kann über die monophyletische Entstehung des Amnions, der Allantois und des Metanephros, und ich die Existenz einer Protamniontengruppe (Metanephridier) als Vorfahren der Sauropsiden und Säugetiere für sicher halte, so bleibt noch die Frage nach der systematischen Stellung jener Stammgruppe, sowie der (gewiss ausserordentlich frühen) Trennung ihrer

beiden Zweige eine noch durchaus offene, und es muss in jedem einzelnen Fall durch besondere Untersuchung entschieden werden, ob wir ein bestimmtes Organ der Sauropsiden und der Säuger in directe Beziehung bringen dürfen oder ob wir bei seiner Vergleichung auf die Verhältnisse der Amphibien zurückzugehen haben, die sich in vielen Organisationseigenthümlichkeiten bei der Protamniotengruppe noch erhalten haben mögen.

Verzeichniss der citirten Literatur.

- 1) L. AGASSIZ, Contributions to the Natural History of the United States of America, Vol. II, Part. III, Embryology of the Turtle, Boston 1857.
- 2) E. VAN BENEDEN et CH. JULIN, Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les Mammifères: (Lapin et Cheiroptères). Archives de Biologie, Tome V. 1884.
- 3) L. W. BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies, Braunschweig 1842.
- 4) W. H. CALDWELL, On the Arrangement of the Embryonic Membranes in Marsupial Animals. Quarterly Journal Microscop. Science, Vol. XXIV, 1884.
- 5) Derselbe, The Embryology of Monotremata and Marsupialia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. 178 (1887), p. 463—486 [Plates 29—31].
- 6) A. FLEISCHMANN, Embryologische Untersuchungen, 1. Heft, 1889.
- 7) Derselbe, Embryologische Untersuchungen, 2. Heft, 1891.
- 8) OSCAR HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 4. Auflage, 1893.
- 9) C. K. HOFFMANN, Ueber das Amnion des zweiblättrigen Keimes. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 23, 1884.
- 10) G. KRUKENBERG, Vergleichend-physiologische Vorträge. 1886.
- 11) K. MITSUKURI, On the foetal Membranes of Chelonia. Journal of the College of Sciences, Imperial University of Japan, Vol. IV, Pt. I, 1890.
- 12) HENRY F. OSBORN, Observations upon the foetal Membranes of the Opossum and other Marsupials. Quart. Journ. Micr. Science, 1883.
- 13) Derselbe, The foetal Membranes of the Marsupials: The Yolk-sac Placenta in Didelphys.
- * 14) D. POPOFF, Die Dottersackgefäße des Huhnes, Wiesbaden 1894.
- 15) E. RAVN, Ueber die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Entwickel., 1886.
- 16) Derselbe, Bemerkungen über die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe der Eidechsen. Anat. Anz., Bd. 4, 1889.
- 17) J. A. RYDER, The Origin of the Amnion, American Naturalist. Vol. XX, 1886.
- 18) P. und F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen, Bd. 2.
- 19) W. v. SCHRODER, Ueber die Harnstoffbildung der Haifische. Zeitschrift für physiol. Chemie, Bd. 14, 1890.
- 20) EMIL SELENKA, Das Opossum. Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere, 4. Heft, 1886/87.
- 21) Derselbe, Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere, 5. Heft, 1891.
- 22) TH. W. SHORE and J. W. PICKERING, The Proamnion and Amnion in the Chick. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XXIV, 1890.
- 23) H. STRAHL, Bemerkungen über den Kreislauf der Embryonen von Lacerta agilis und vivipara. Sitzungsber. der Ges. zur Beförder. der ges. Naturw., Marburg 1884.
- 24) Derselbe, Placenta und Eihäute. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte herausgegeben von FR. MERKEL und R. BONNET, I. Bd., 1891.
- 25) H. VIRCHOW, Der Dottersack des Huhnes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medicin, Bd. 1, 1891.
- 26) Derselbe, Das Dotterorgan der Wirbelthiere. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 53, Supplement, 1892.

Tafel I.

Echidna aculeata, var. typica.

(Fig. 2—8 gehört zu Embryo Stadium Fig. 45, Taf. X der folgenden Abhandlung.)

- A. all* Arterien der Allantois.
- all* Allantois.
- A. vit* Arteria vitellina.
- cap* Capillaren.
- ds* Dottersack.
- dz* Epithelzellen des Dottersacks.
- Schl* Nabelschlinge des Darms.
- V. all* Venen der Allantois.
- V. vit* Vena vitellina.

- Fig. 1. Uterinei von *Echidna* in natürlicher Grösse, aus der Schale herausgenommen.
- „ 2. Beutelei in natürlicher Grösse.
 - „ 3. Dasselbe Ei nach Oeffnung der Schale, bei $5\frac{2}{3}$ -facher Vergrösserung. Ansicht von der Dottersackseite. Dottersack- und Allantoisgefässe schimmern durch.
 - „ 4. Dasselbe Präparat nach gänzlicher Entfernung der Schale, von der Allantoisseite (rechten Seite) aus betrachtet. Vergr. wie Fig. 3.
 - „ 5. Derselbe Embryo nach Entfernung der serösen Hülle und Herausklappen des Dottersacks. Vergr. wie Fig. 3.
 - „ 6. Allantois desselben Embryo von der Stielseite her, etwas stärker vergrössert.
 - „ 7. Gefässnetz der Allantois auf der Stielseite, die nicht mit der serösen Hülle verwächst.
 - „ 8. Dottersack desselben Embryo von der Stielseite her.
 - „ 9. Epithel des Dottersacks, vom Dottersacklumen aus betrachtet. Capillaren, die die Basis der Epithelzellen umspinnen.
-

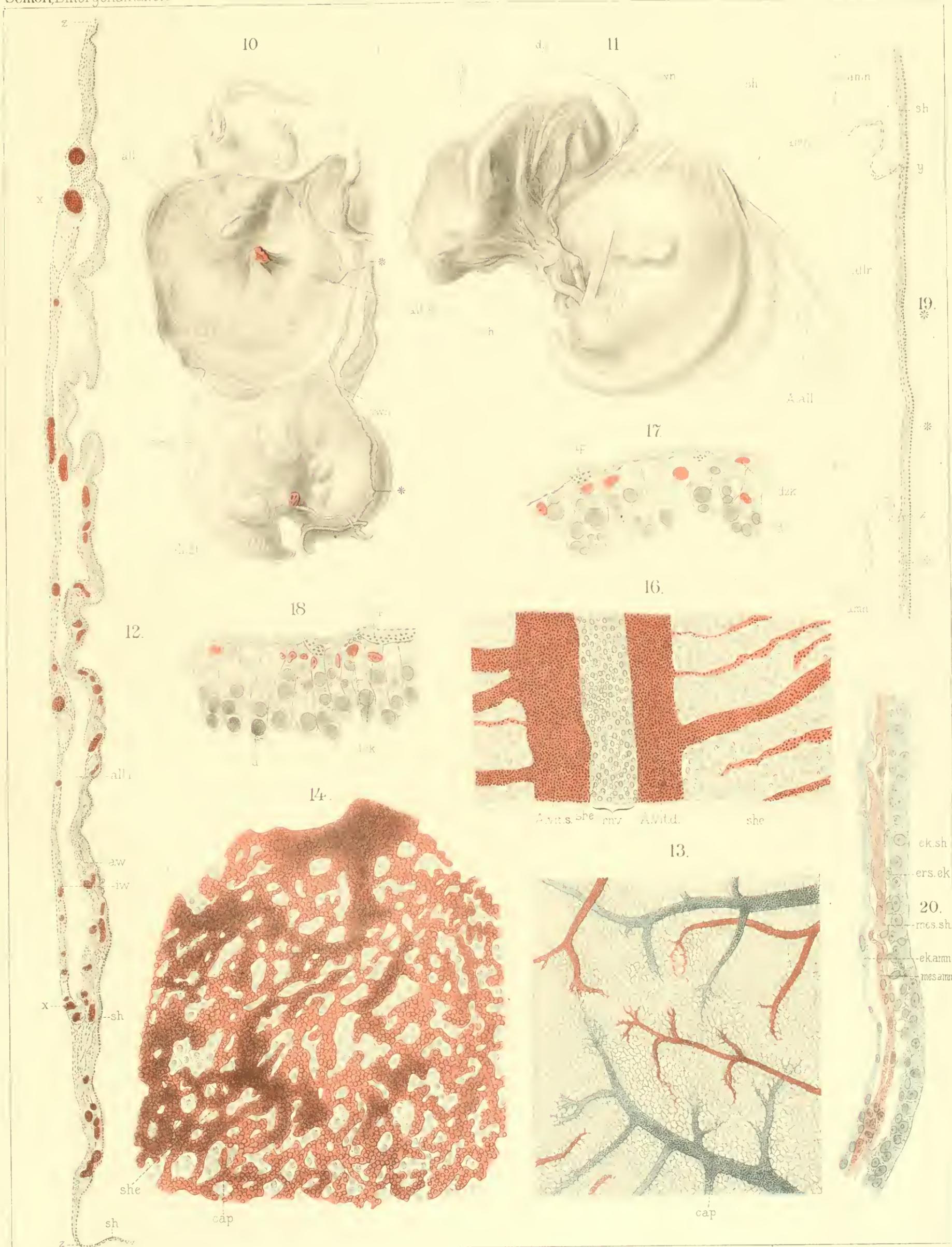
Tafel II.

Tafel II.

Echidna aculeata, var. typica.

- A. all* Arterien der Allantois.
all Allantois.
all. l Allantoiislumen.
allr Rand der Allantois.
all. st Allantoisstiel.
amn Amnion.
A. vit. d Arteria vitellina dextra.
A. vit. s Arteria vitellina sinistra.
aw Aeussere Wand der Allantois (Athemfläche, die mit der serösen Hülle verwachsen ist).
cap Capillaren.
d Dotterkugeln.
ds Dottersack.
dzk Kerne der Dotterzellen.
ek. amn Ectoderm des Amnions.
ek. sh Ectoderm der serösen Hülle.
ers. ek Ersatzzellen des Ectoderms.
iw Innere Wand der Allantois, die nicht mit der serösen Hülle verwächst.
mes. amn Mesoderm des Amnions.
mes. sh Mesoderm der serösen Hülle.
rnv Gefässfreie Strecke zwischen den beiden Dotterarterien.
sh Seröse Hülle.
she Epithelzellen der serösen Hülle.
vwn Verwachsungsnaht zwischen Amnion und seröser Hülle.

- Fig. 10. Embryo (Stadium Fig. 43. Taf. X der folgenden Abhandlung), aus den Eihüllen herauspräparirt, aber noch im Amnion von der rechten Seite. Allantoisstiel (*all. st*) durchschnitten. Verwachsungsnaht (*vwn*) nur zum Theil intact erhalten. Ihre ganze Ausdehnung nimmt man wahr, wenn man die beiden durch * bezeichneten Punkte aneinanderlegt.
- „ 11. Ein anderer Embryo von der linken Seite, 9-fach vergrössert.
- „ 12. Querschnitt durch die Allantois von Fig. 10, 58-fach vergrössert. Am Rande (in der Zone zwischen *x—z*) sind äussere Wand (*aw*) und innere Wand (*iw*) der Allantois mit einander verwachsen, und dieser Randbezirk des Organs besitzt kein Lumen.
- „ 13. Netz der Allantoisgefässe auf der der Oberfläche zugewendeten Wandstrecke (Athemfläche). 33-fache Vergrösserung.
- „ 14. Capillarnetz auf der Athemfläche der Allantois, von aussen her betrachtet, 180-fach vergrössert. *she* Epithel der serösen Hülle, *cap* Capillaren, in deren Lumen man Blutkörperchen sieht.
- „ 16. Die beiden parallel laufenden Dotterarterien und die zwischen ihnen liegende gefässfreie Strecke (*rnv*) des Dottersackes, in deren Bereich die Epithelzellen der serösen Hülle (*she*) dichter gedrängt liegen als ausserhalb. 138-fache Vergrösserung.
- „ 17 und 18. Querschnitte durch die Wand eines jüngeren (Fig. 17) und eines älteren Dottersacks (Fig. 18). 138-fache Vergrösserung.
- „ 19. Querschnitt durch die Verwachsungsnaht von Amnion und seröser Hülle, 58-fach vergrössert. Die Stelle der Verwachsung liegt zwischen den Buchstaben *x* und *y*.
- „ 20. Das durch die beiden * bezeichnete Stück der Verwachsungsstelle, 240-fach vergrössert. Ectoderm blau, Mesoderm roth.



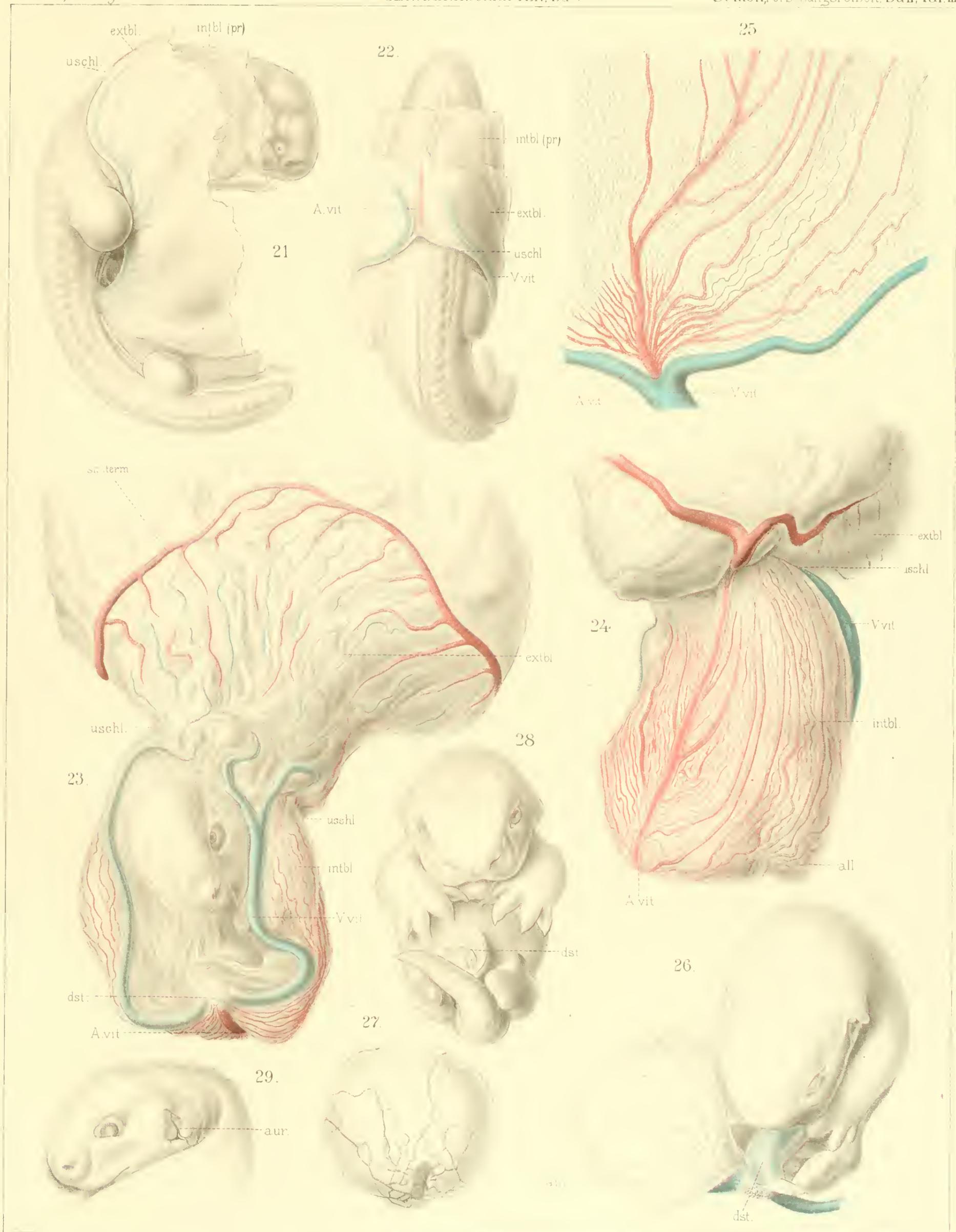
Tafel III.

Tafel III.

Fig. 21 und 22 *Echidna*, Fig. 23—29 *Aepyprymnus rufescens*.

- all* Allantois.
- aur* Anlage des äusseren Ohres.
- A. vit* Arteria vitellina.
- dst* Dottersackstiel.
- extbl* Aeussere (nicht eingestülpte) Dottersackwand.
- intbl* Innere (eingestülpte) Dottersackwand.
- pr* Proamnion.
- sin. term* Sinus terminalis.
- uschl* Umschlagstelle der äusseren in die innere (eingestülpte) Dottersackwand.
- V. vit* Vena vitellina.

- Fig. 21 und 22. *Echidna*-Embryo (Stadium Fig. 40, Taf. X der folgenden Abhandlung), dessen Vorderende noch in den Dottersack eingestülpt ist. Die miteingestülpte Wand des letzteren (*intbl*) bildet das Proamnion (*pr*).
- „ 23. Embryo von *Aepyprymnus rufescens*. Der Dottersack ist geöffnet und sein äusseres Blatt über das innere, in das der Embryo eingestülpt ist, in die Höhe geschlagen. *uschl* Umschlagstelle der beiden Blätter. $8\frac{1}{2}$ -fache Vergrösserung.
 - „ 24. Dasselbe Präparat, Ansicht von hinten. *all* Ausbuchtung des Dottersacks durch die in denselben eingeschlossene Allantois. Die Dotterarterie (*A. vit*) steigt im inneren Blatt über den Rücken des Embryo empor und gabelt sich erst auf dem äusseren Blatt in zwei Aeste, die den Sinus terminalis bilden.
 - „ 25. Dottersackstiel mit abgehenden Gefässen; Abgabe zahlreicher arterieller Aeste auf dem inneren Blatt des Dottersacks. 14-fache Vergrösserung.
 - „ 26. Derselbe Embryo nach Entfernung des Dottersacks und des Amnions. Allantois (*all*) mit sehr gering entwickelten Gefässen. $8\frac{1}{2}$ -fache Vergrösserung.
 - „ 27. Allantois desselben Embryo von der Bauchseite. $8\frac{1}{2}$ -fache Vergrösserung.
 - „ 28. Derselbe Embryo von vorn nach Entfernung aller Hüllen. $8\frac{1}{2}$ -fache Vergrösserung.
 - „ 29. Kopf desselben Embryo in Seitenansicht. $8\frac{1}{2}$ -fache Vergrösserung.



Tafel IV.

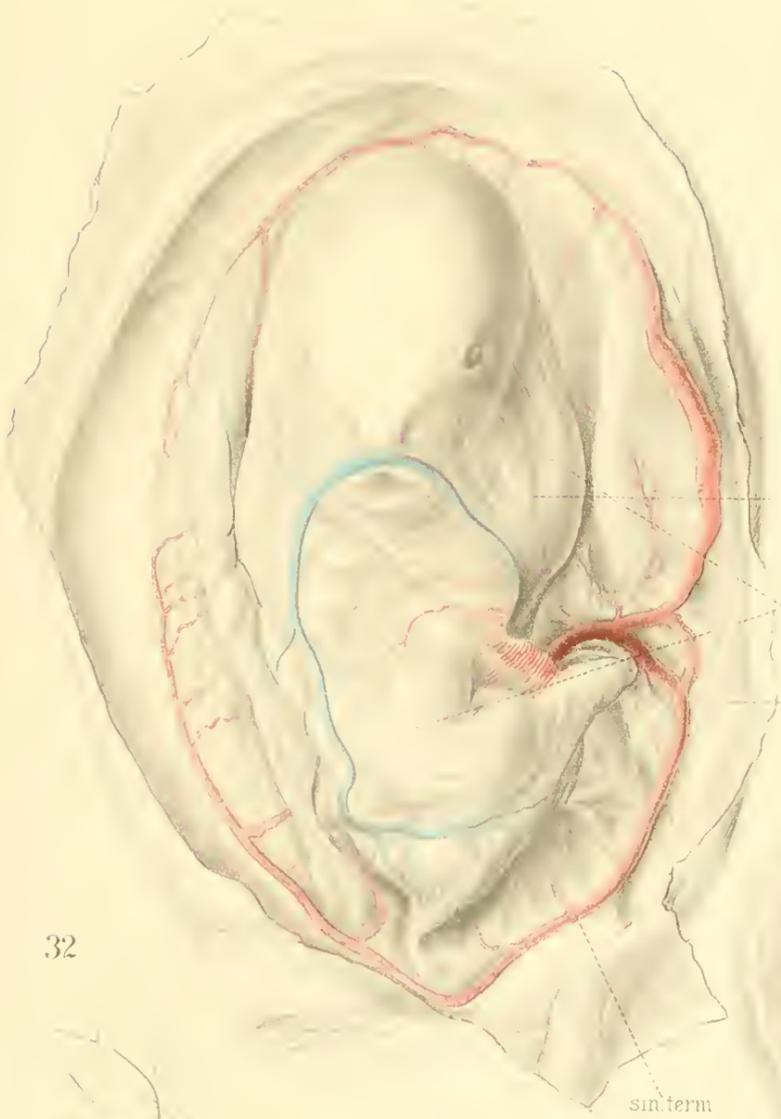
Tafel IV.

Phascolarctus cinereus.

- all* Allantois.
allst Allantoisstiel.
amn Amnion.
atmfl Athemfläche der Allantois.
dst Dottersackstiel.
extbl Aeussere (nicht eingestülpte) Dottersackwand.
intbl Innere (eingestülpte) Dottersackwand.
prz Zusammenhang zwischen Amnion und Dottersack (Proamnionrest).
sh Seröse Hülle.
sin. term Sinus terminalis.
uschl Umschlagstelle der äusseren in die innere (eingestülpte) Dottersackwand.

- Fig. 30. Embryo von *Phascolarctus cinereus* in seinen Embryonalhüllen bei sechsfacher Vergrösserung. Der Dottersack ist geöffnet und sein äusseres Blatt über das innere, in das der Embryo eingestülpt ist, zurückgeschlagen. *prz* Proamnionrest.
- „ 31. Dasselbe Präparat unter Fortlassung des Embryo gezeichnet.
- „ 32. Zusammenhang zwischen Dottersack und Amnion (Proamnionrest) von der Seite. $8\frac{1}{2}$ -fache Vergrösserung.
- „ 33. Proamnionrest von der Fläche bei $8\frac{1}{2}$ -facher Vergrösserung.
- „ 34. Ein anderer Embryo bei sechsfacher Vergrösserung. Seröse Hülle geöffnet, äusseres Blatt des Dottersackes nicht zurückgeschlagen, die Umschlagsstelle aber etwas in die Höhe gezogen. Allantois (*all*) in natürlicher Lage.
- „ 35. Allantois frei präparirt, Ansicht mit abgewendeter Athemfläche. 6-fache Vergrösserung.
- „ 36. Dasselbe Präparat mit zugewendeter Athemfläche.
- „ 37 und 38. Allantois eines anderen Embryo, Fig. 37 von der Stielseite her, Fig. 38 von der Athemfläche her betrachtet, stärker vergrössert.
- „ 39 und 40. Der zu den Präparaten 30—36 gehörige Embryo nach Herausnahme aus dem Amnion von vorn und von der Seite bei sechsfacher Vergrösserung.
-

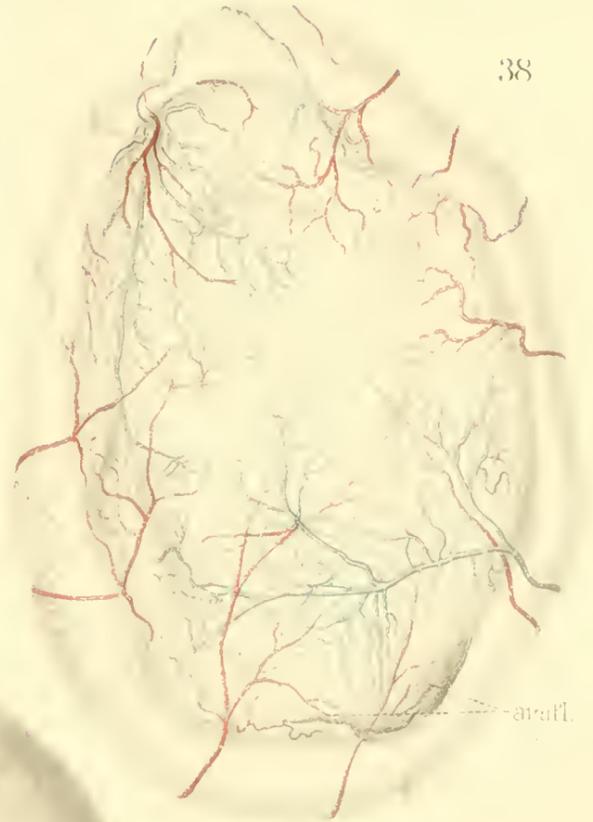
30.



39.



38.



40.



33.

allst

36.



32.



31.

sin term

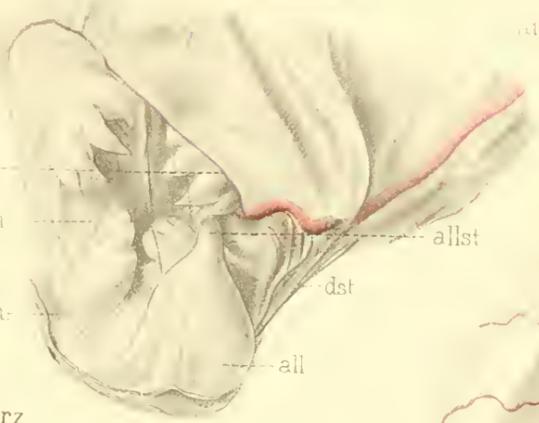
34.

uschl

amn

sh

prz



amfl

sr

35.

37.

allst

amfl

sh



Tafel V.

Tafel V.

Verhältnisse der Embryonalhüllen bei Monotremen (Fig. 41), Marsupialiern (Fig. 42, 43, 44) und Placentaliern (Fig. 45).

Dottersack gelb, Allantois (und Placenta) grün, Arterien roth, Venen blau.

all Allantois.

allst Allantoisstiel.

amn Amnion.

ds Dottersack.

extbl Aeussere (nicht eingestülpte) Dottersackwand.

intbl Innere (eingestülpte) Dottersackwand.

kr Kraterförmige Einsenkung im Dottersack, in deren Tiefe der Embryo liegt.

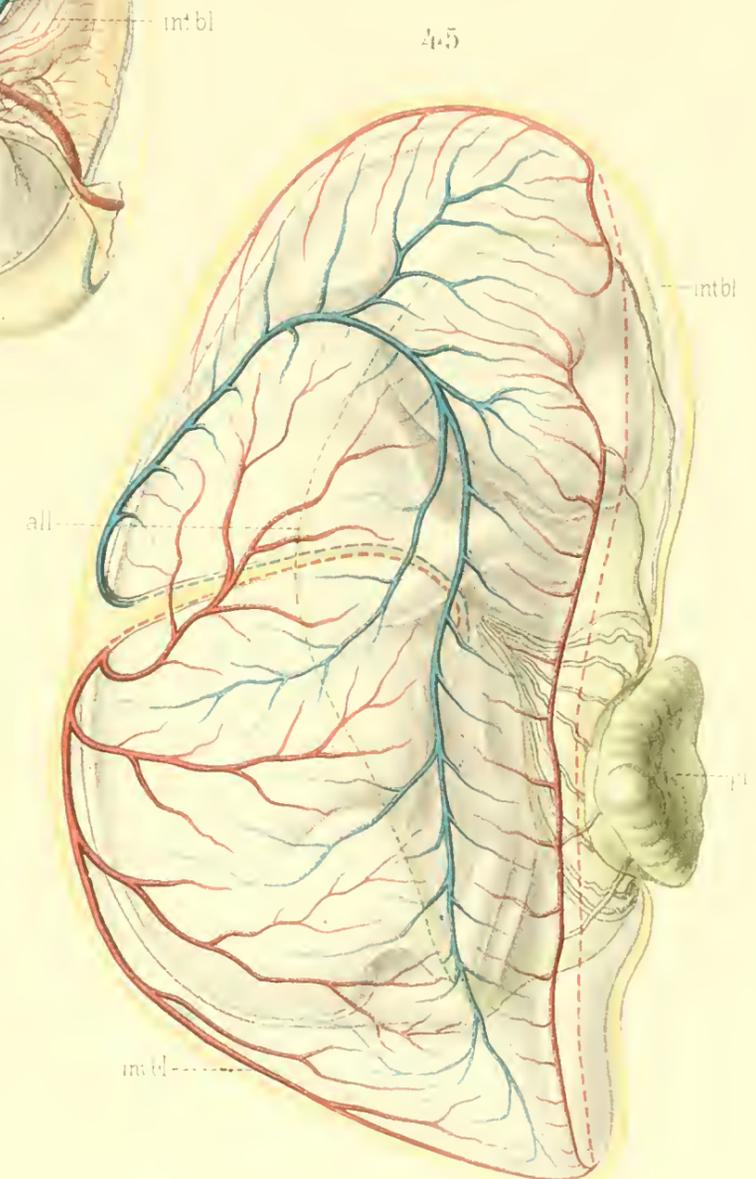
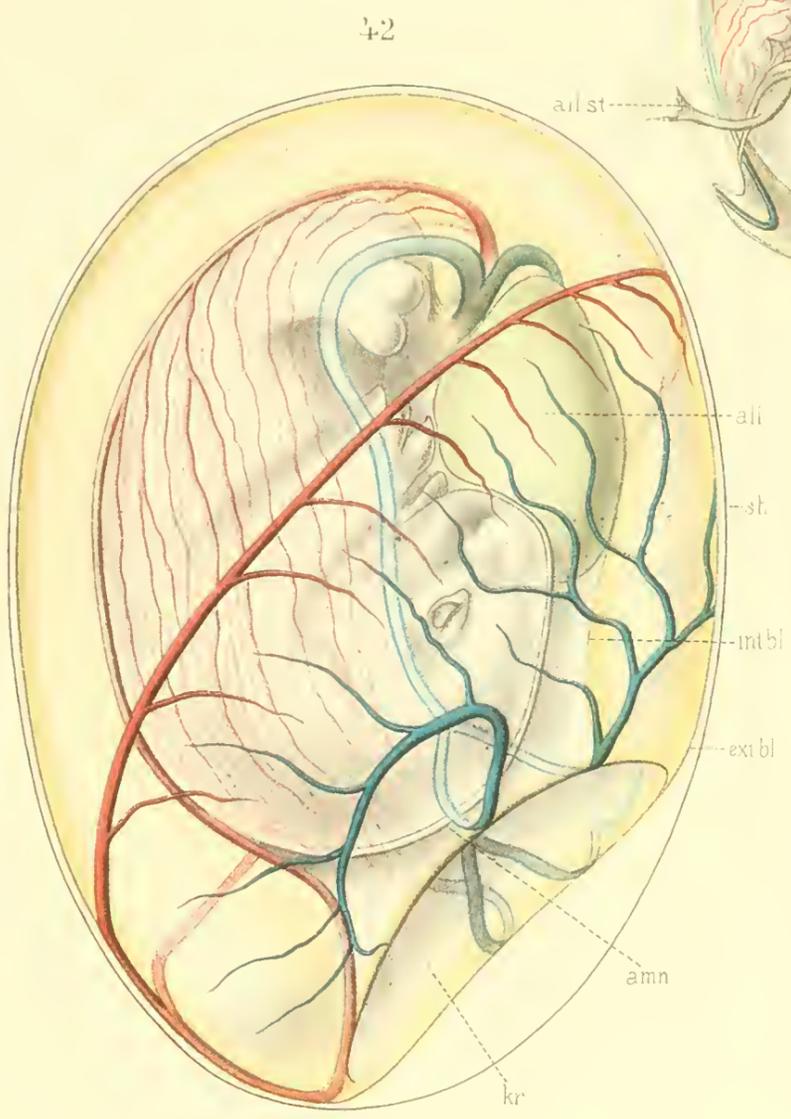
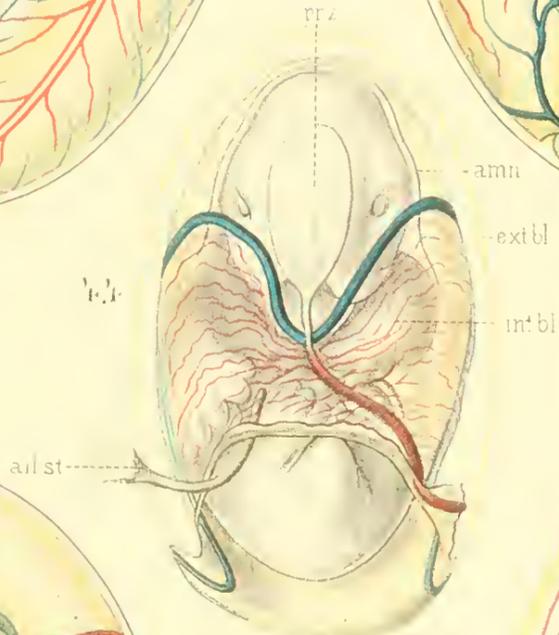
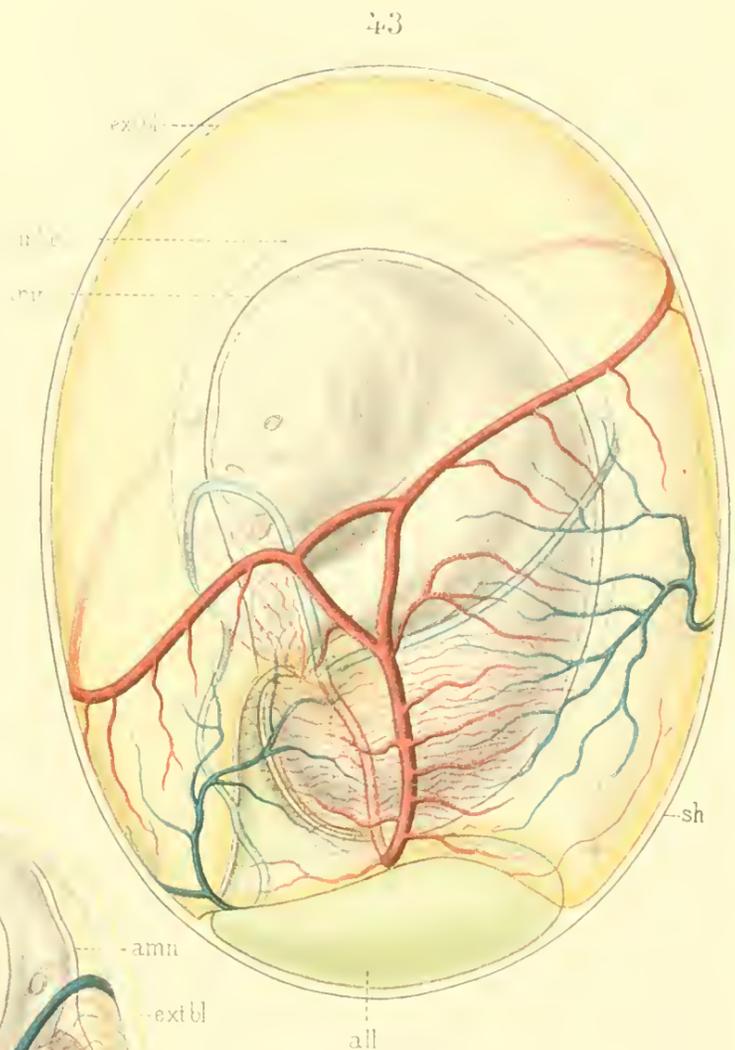
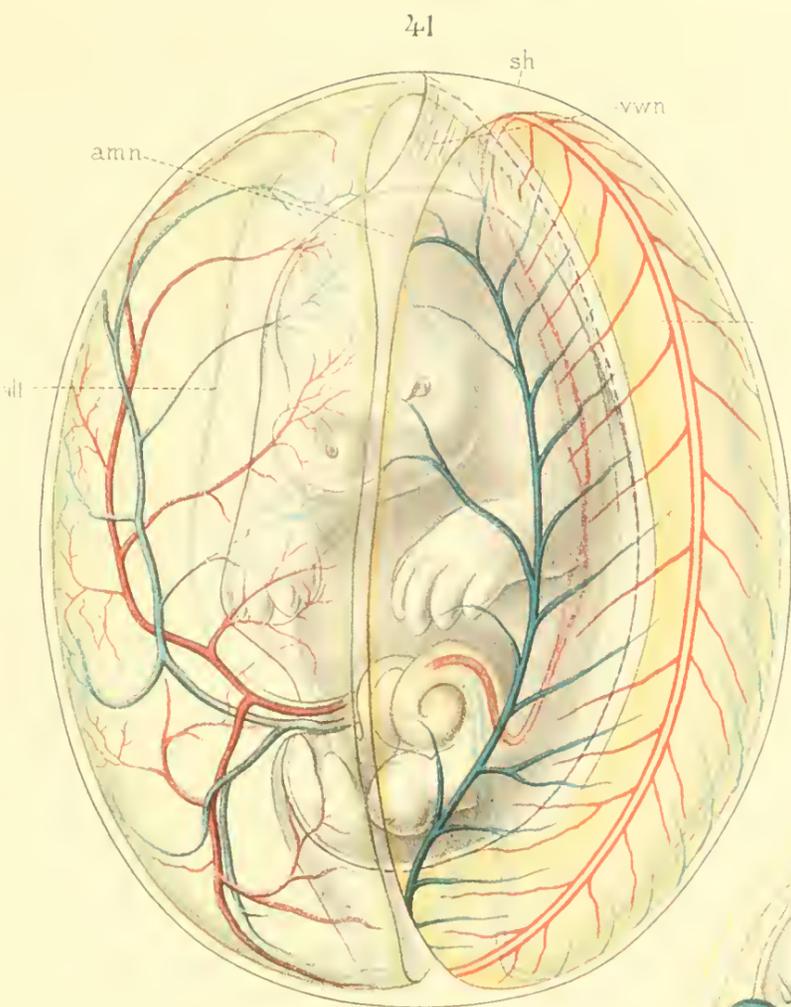
pl Placenta.

prz Zusammenhang zwischen Amnion und Dottersack (Proamnionrest).

sh Seröse Hülle.

vwn Verwachsungsnaht zwischen Amnion und seröser Hülle.

- Fig. 41. Embryo von *Echidna aculeata* in seinen Hüllen.
„ 42. Embryo von *Aepyprymnus rufescens* in seinen Hüllen.
„ 43. Embryo von *Phascolarctus cinereus*. Derselbe befindet sich in etwas verschobener Lage innerhalb des Dottersacks.
„ 44. Ein anderer *Phascolarctus*-Embryo, der sich in ganz normaler Stellung befindet, schwächer vergrössert. Seröse Hülle und äusseres Blatt des Dottersacks (Prokalymma) nur durch eine gelbe Linie angedeutet, Allantois am Ende des Stiels abgeschnitten.
„ 45. Aelterer Kaninchenembryo in seinen Eihüllen. Die äussere, mesoderm- und gefässlose Wand des Dottersacks (Prokalymma, vgl. den Text S. 27), die mit der Uterusschleimhaut innigere Beziehungen eingeht, ist fortgelassen.



Tafel VI.

Tafel VI.

Dotterkreislauf der Sauropsiden.

Fig. 46—49 *Anguis fragilis*, Fig. 50, 51 *Gallus domesticus*, Fig. 52 *Tropidonotus natrix*, Fig. 53 *Pelias berus*.

sin. term. Sinus terminalis.

ven. vit. prim. Vena vitellina primaria.

v. secund. lat. Vena vitellina secundaria lateralis.

v. secund. post. Vena vitellina secundaria posterior.

Fig. 46. *Anguis fragilis*. Primärer Dotterkreislauf, von aussen her betrachtet.

„ 47. Dasselbe Object, stärker vergrössert, von innen (Dotterseite) her betrachtet. 2 Venae vitellinae primariae, die rechte schwächer als die linke. Der Dottersack innerhalb der Venengabel gefässlos.

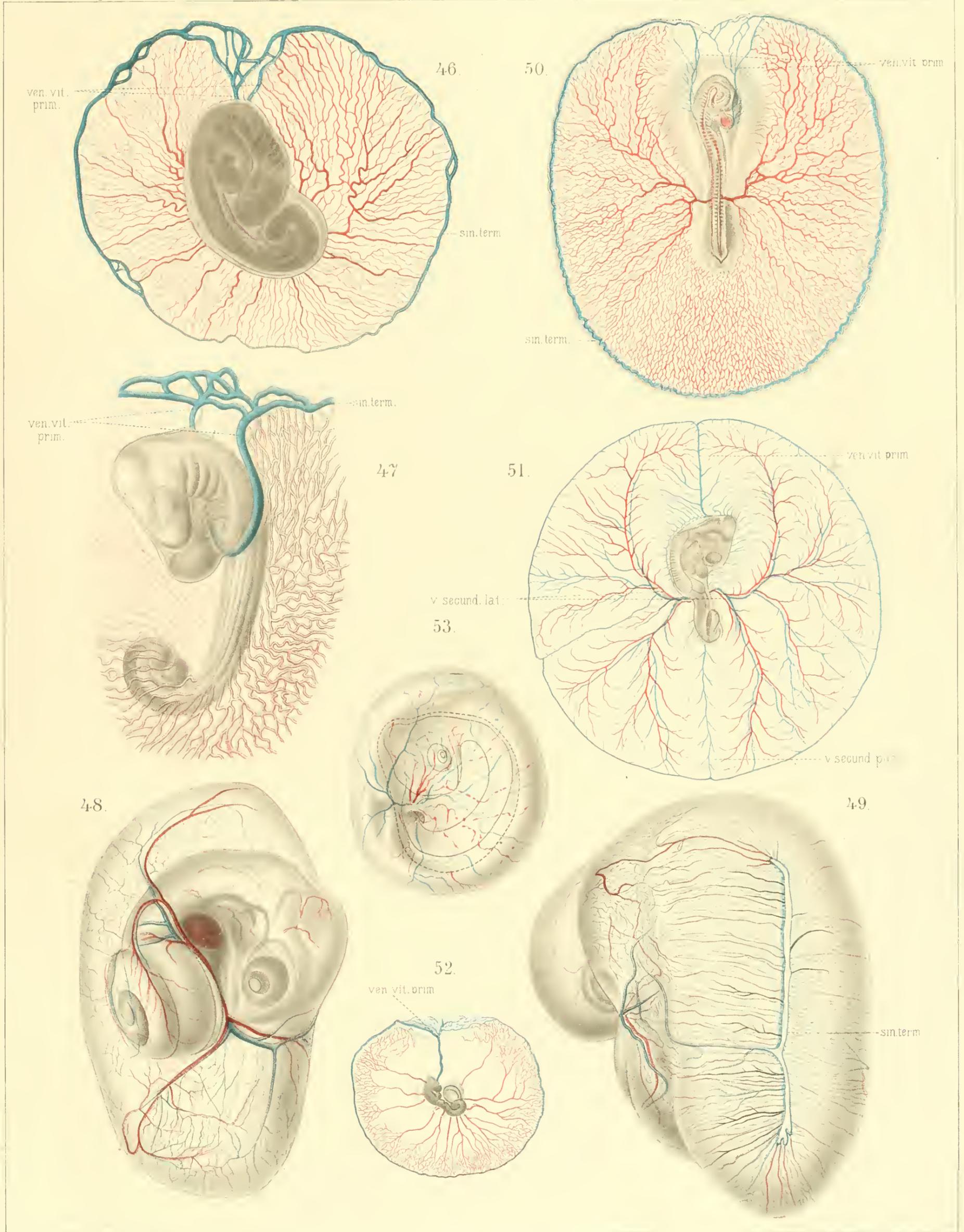
„ 48 und 49. *Anguis fragilis*. Aelteres Stadium. Secundärer Dotterkreislauf in zwei verschiedenen Ansichten. Auf Fig. 49 erblickt man noch ein Ueberbleibsel des ehemaligen Sinus terminalis; der Kreis ist flach zusammengedrückt, so dass sich die gegenseitigen Ränder fast berühren. Auf noch späteren Stadien verschmelzen dieselben ganz, und es findet sich ein einheitliches Gefäss von derselben charakteristischen Form.

„ 50. *Gallus domesticus*. Primärer Dotterkreislauf, paarige Venae vitellinae primariae.

„ 51. *Gallus domesticus*. Secundärer Dotterkreislauf. Unpaare Vena vitellina primaria. Es haben sich zwei Venae secundariae laterales und eine Vena secundaria posterior neugebildet. Die erstere als Begleitvene der Dotterarterien, die letztere mit selbständigem Verlauf.

„ 52. *Tropidonotus natrix*. Primärer Dotterkreislauf. Vena vitellina primaria schon unpaar.

„ 53. *Pelias berus*. Secundärer Dotterkreislauf. Von einem Sinus terminalis ist nichts mehr zu entdecken. Zahlreiche Venen, die sich secundär ausgebildet haben, die aber nicht wie beim Hühnchen unmittelbar über den Arterien, sondern in den Zwischenräumen zwischen den Arterien verlaufen. Die letzteren grösstentheils in die Tiefe des Dotters eingesenkt.



Tafel VII.

Tafel VII.

Fig. 54—60. Topographie des Proamnions bei den Amnioten.

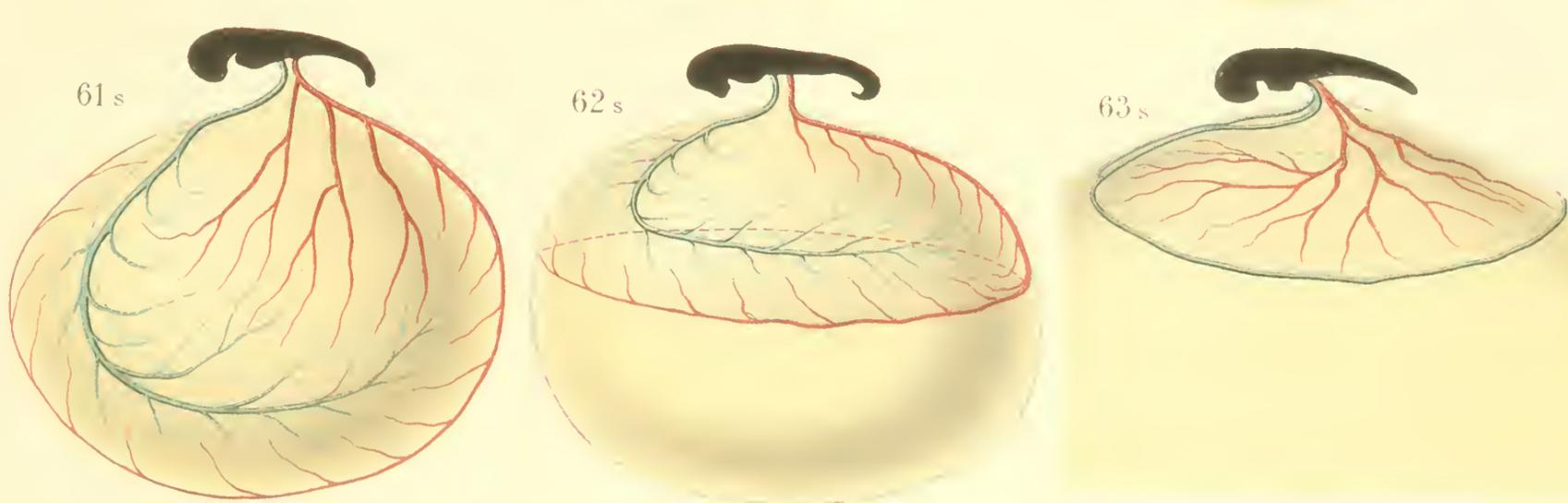
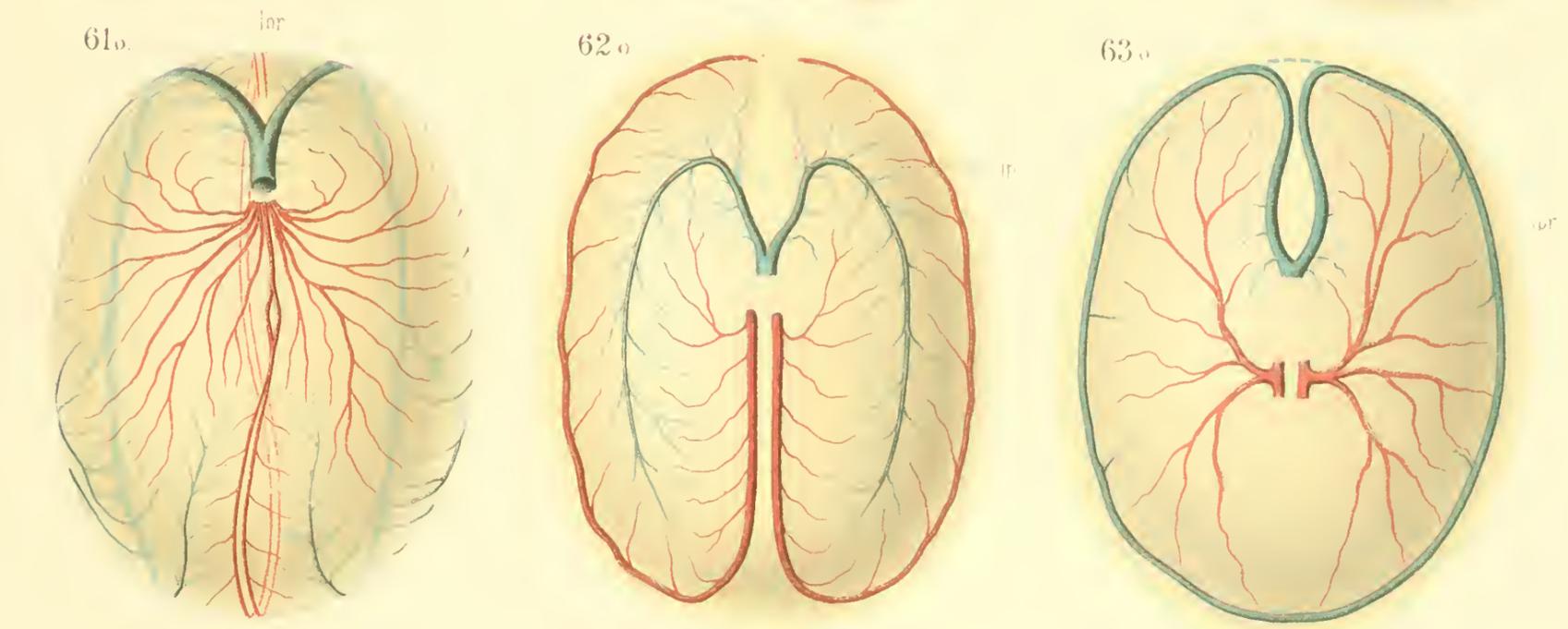
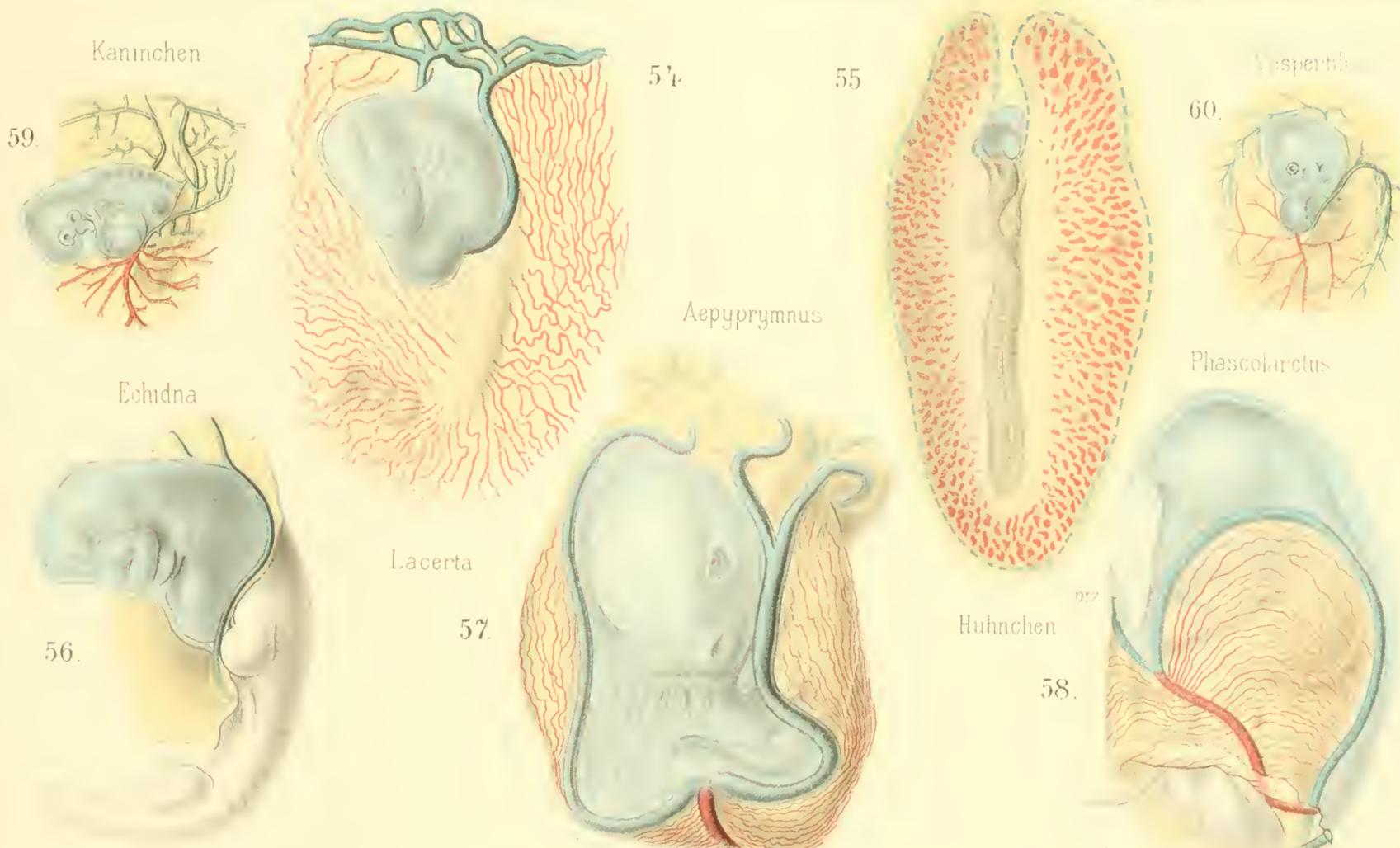
Fig. 61—63. Die drei Typen des Dottersackkreislaufs der Amnioten.

lpr Mesoderm- und gefässlose Stelle im Gefässhof, in die hinein die Proamnioneinstülpung erfolgt (ursprünglich ausserhalb des Gefässhofs gelegen).

prz Proamnionrest (Zusammenhang zwischen Amnion und Dottersack), der sich bei *Phascolarctus* und Nagern bis in späte Entwicklungsperioden hinein erhält.

Fig. 54—60. Topographie der Proamnioneinstülpung. Fig. 54 *Lacerta*, Fig. 55 Hühnchen, Fig. 56 *Echidna*, Fig. 57 *Aepyprymnus*, Fig. 58 *Phascolarctus*, Fig. 59 Kaninchen (nach VAN BENEDEN und JULIN), Fig. 60 *Vespertilio* (nach VAN BENEDEN und JULIN). Die Dottersackwandung, soweit sie die Bedeutung eines Proamnions besitzt, ist mit blauer Farbe bezeichnet. Ueberall sieht man die gleichen Beziehungen der Einstülpung zur Venengabel. Figur 57 (*Aepyprymnus*) und 58 (*Phascolarctus*) stellen ältere Stadien dar, in denen der mit blauer Farbe gekennzeichnete Bezirk kein eigentliches Proamnion mehr darstellt, weil hier schon Mesoderm eingedrungen ist und der Cölomspalt das definitive Amnion von der Dottersackwand abgetrennt hat. Letztere bleibt aber bei den Beutelhieren in diesem Bereich gefässfrei, und so kann man bei ihnen auch in älteren Stadien die ehemalige Ausdehnung des Proamnions erkennen. Bei *Phascolarctus* erhält sich ein Rest des Zusammenhangs zwischen Amnion und Dottersack (*prz*).

„ 61—63. Schema des Dottersackkreislaufs der Amnioten. Fig. 61 *Echidna*, Fig. 62 vivipare Säuger, Fig. 63 Sauropsiden. *o* Ansicht von oben, *s* Ansicht von der Seite.



Echidna

Vivipare Sauer

Sauropsiden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1894-97

Band/Volume: [5_1](#)

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

Artikel/Article: [Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Eine vergleichende Studie über die Fötalanhänge der Amnioten. 17-58](#)