© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen.

Von

Richard Semon
in Jena.

Mit Tafel VIII—XI und 10 Abbildungen im Text.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Material, das mir zur Ergründung der ersten Entwickelungsvorgänge bei den Monotremen vorlag, ist der Natur der Sache nach nur ein unvollständiges. Ist es doch selbst bei unseren Haussäugethieren, bei denen die Schwierigkeiten ungleich geringere sind, noch nicht möglich gewesen, einigermaassen vollständige Entwickelungsserien der frühen Stadien zu beschaffen. In unserem Falle handelt es sich nun nicht um Kaninchen und Meerschweinchen, nicht um Thiere, die zahlreiche Keime erzeugen, die man in beliebiger Menge jederzeit erhalten kann, bei denen sich das Eintreten der Befruchtung nach Gefallen reguliren, die Conservirung der Keime im Laboratorium vornehmen lässt, sondern es betrifft auch in ihrer Heimath seltene und schwer erhältliche Thiere, von denen ein grosser Procentsatz vergebens geopfert wird, da er sich unbefruchtet erweist, die nur einen (*Echidna*) oder zwei Keime (*Ornithorhynchus*) hervorbringen, deren Eier man an dem Orte und zu der Zeit conserviren muss, wo und wann man sie erhält.

In den subtropischen Gegenden, in denen ich die Thiere jagte, wird der Erhaltungszustand des Keimes schon durch ein mehrstündiges Verweilen in der getödteten Mutter gefährdet. Besondere Schwierigkeiten erwuchsen mir daraus, dass die Schwarzen mir die *Echidna*-Weibchen fast alle nur Abends nach Anbruch der Dunkelheit brachten. Denn nur bei Tage gingen sie auf die Jagd und fast nie kehrten sie vor Abend von ihren weiten Streifzügen zurück. Ich musste die Thiere dann sofort tödten, um etwa vorhandene Beuteleier zu retten, die sonst regelmässig bei den verzweifelten nächtlichen Fluchtversuchen der Alten zerdrückt und geschädigt wurden. Auch das gewaltsame Aufrollen der Mutter erwies sich als ein dem Beutelei in vielen Fällen verderbliches Experiment. Um also die Beuteleier zu retten, tödtete ich sofort alle mir gebrachten Weibchen — Chloroform hatte ich leider nicht mit mir genommen — und fand sich dann ein Uterinei, so musste es auf der Stelle, meist bei flackerndem Kerzenlicht, aus seiner eng anliegenden Schale herauspräparirt werden. Das Einlegen der Eier in ihrer Keratinschale in die Conservirungsflüssigkeit[1]) ergab eine nur sehr mangelhafte Conservirung. Zeitweilig musste ich das Conserviren der *Echidna*-Eier einem meiner weissen Begleiter überlassen, der mit den Schwarzen in den dichten Scrubs mehrere Meilen östlich vom Boyne River verblieb, während ich am Fluss nach *Ceratodus*-Eiern suchte. Da ihm das Herauspräpariren aus der Schale selten glücken wollte, und er mehrere kostbare Objecte ganz verdarb, liess ich ihn die Uterineier, wie sie waren, einlegen. So ist nicht alles von mir erbeutete Material an Uterineiern zufriedenstellend conservirt. Geringere Schwierigkeit bot die Conservirung der Beuteljungen von *Echidna* und des Inhalts der Beuteleier. Von solchen älteren Stadien habe ich denn auch eine hübsche Serie, die hoffentlich geeignet sein wird, auf viele Punkte der Organogenie der Monotremen Licht zu werfen. Diese letztere Aufgabe wird von verschiedenen Forschern für die verschiedenen Organsysteme unternommen werden. Ich selbst gebe in Folgendem nur eine nähere Untersuchung des Materials von ersten Entwickelungsstadien und stelle auf Taf. X und XI die Grundzüge der äusseren Entwickelung dar. Eine genaue Wiedergabe der äusseren Verhältnisse, besonders der jüngeren Embryonen, war schon deshalb unerlässlich, weil dieselben nach ihrer Zerlegung in Schnittserien einer ganzen Anzahl von Forschern zur Untersuchung dienen

1) Als Conservirungsflüssigkeit habe ich vorwiegend Sublimat-Pikrin-Essigsäure benutzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sollen. Ohne eine genaue Orientirung über die äusseren Verhältnisse würde ein befriedigendes Verständniss der Schnittserien aber dem jeweiligen Untersucher oft nicht möglich sein. Reichlicheres Material besitze ich vom Stadium Fig. 46 an und habe von diesem nur einzelne Stadien zur Wiedergabe herausgegriffen, da von dann an die äusserlich wahrnehmbaren Veränderungen nur verhältnissmässig geringfügig sind.

Allgemeines. Structur und chemische Zusammensetzung der äusseren Schale.

Der Reifungsprocess des Eies und die Structur des letzteren bis zur Ausstossung aus dem Ovarium wird an anderem Orte und von einem anderen Untersucher behandelt werden. Uebrigens besitzen wir über diese Punkte schon ziemlich eingehende Angaben von CALDWELL[1]). Wir beschäftigen uns hier nur mit dem befruchteten Ei. Obwohl bei beiden Monotremengattungen sich sowohl im rechten als auch im linken Ovarium Eier entwickeln und ausbilden, werden doch nur die Eier des linken Ovariums vollkommen reif und gelangen nach Austritt aus dem Ovarium, wo die Befruchtung stattfindet, in den linken Oviduct. Bei *Ornithorhynchus* findet man meistens zwei, bei *Echidna* in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einen Keim. Nach erfolgter Befruchtung wird jedes Ei von einer Keratinschale umgeben.

Der Ablauf der ersten Entwickelungsvorgänge vollzieht sich nun in dem oberen Abschnitte des linken Eileiters. Man kann schon von aussen die Stelle wahrnehmen, wo die Eier sich befinden, da dieselbe als eine bauchige Auftreibung des Eileiterrohres vorspringt. Schneidet man ein, so findet man die Eier frei im Lumen, das ausserdem noch etwas seröse Flüssigkeit enthält. Der ganze Eileiter ist zu dieser Zeit verdickt und geröthet. Letztere Erscheinung nimmt man übrigens auch am rechten Eileiter wahr, in dem ich niemals Eier gefunden habe.

Die Grösse der reifen oder in der ersten Entwickelung begriffenen Eier variirt etwas, wie die bei der gleichen, $5^1/_2$-fachen Vergrösserung gezeichneten Fig. 1—9 auf Taf. VIII zeigen. Auch ihre Form ist nicht immer dieselbe; es finden sich neben kugelrunden auch etwas abgeflachte und zugespitzte. Als mittleren Durchmesser der aus der Schale genommenen Eier kann man $3^1/_2$—4 mm angeben. Der Durchmesser des gesammten Eies mit seiner Schale beträgt 4,5 mm bis 5 mm sowohl bei *Ornithorhynchus* als auch bei *Echidna*.

Wie schon CALDWELL (l. c.) angegeben hat, wächst nun das Monotremenei während seiner Entwickelung sehr beträchtlich, so dass das abgelegte Ei einen etwa dreimal so grossen Durchmesser besitzt als das eben befruchtete (grösster Durchmesser 15—$16^1/_2$ mm, kleinster Durchmesser 12—13 mm). Dieser Volumenszunahme entspricht eine Gewichtszunahme; das eben befruchtete Ei wiegt ohne Schale etwa 0,02 g, der Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen ohne Schale 0,12 g.

Structur und Wachsthum der Schale.

Das Wachsthum der Eier erfolgt durch Aufnahme von ernährender, vom Oviduct ausgeschiedener Flüssigkeit durch die Schale hindurch, die dem Durchtritt keine Hindernisse in den Weg zu setzen scheint. Natürlich muss die Schale selbst aber während des Wachsthums des Eies ausgeweitet werden. Dabei nimmt sie aber an Dicke nicht ab, sondern zu. Die Schalendicke eines in den ersten Furchungsstadien begriffenen Uterineies beträgt 0,012 mm, die eines Beuteleies zwischen 0,13—0,18 mm, die Schwere der ersteren 0,006 g, der letzteren 0,15 g.

---

1) The Embryology of Monotremata and Marsupialia. Philos. Transactions, Royal Society of London. Vol. 178, 1887.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auf Taf. VIII, Fig. 26—29 sind vier aufeinander folgende Entwickelungsstadien der Eierschale von *Echidna* abgebildet. Fig. 26—28 gehören Uterineiern, Fig. 29 gehört einem Beutelei an. Der Bau der Schale des Uterineies von *Ornithorhynchus* entspricht durchaus dem von *Echidna*. Aeltere *Ornithorhynchus*-Eier lagen mir nicht zur Untersuchung vor. Nach CALDWELL ist die Schale des gelegten *Ornithorhynchus*-Eies kalkhaltig. Die Schalen der Beuteleier von *Echidna* enthalten, wie aus den Analysen hervorgeht, die NEUMEISTER an meinem Material angestellt hat, keine Spur von Kalk.

Fig. 26 und 27 stellen Querschnitte durch die eben gebildete Eischale dar; Fig. 27 repräsentirt ein etwas älteres Stadium als 26. Doch sind beide Schalen noch annähernd gleich dick, worauf ich besonders aufmerksam mache, da durch den Umstand, dass Fig. 27 bei 1900-facher Vergrösserung gezeichnet ist, Fig. 26 aber nur bei 1400-facher, ein falscher Anschein hervorgerufen werden könnte. Fig. 28 ist bei derselben, nämlich 1000-fachen, Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 27; sie gehört einer erheblich weiteren, dickeren und älteren Schale an.

An den Schalen der Uterineier lassen sich zwei deutlich gesonderte Schichten unterscheiden: eine innere Schicht, die ich mit der Ziffer 1 bezeichne und an der ich mit den besten optischen Hülfsmitteln keine Structur nachweisen kann. Auf Querschnitten erscheint die freie Kontur dieser Schicht gegen das Eiinnere zu bei gewisser Einstellung doppelt. Ich bin nach sorgfältiger Prüfung des Gegenstandes zu dem Resultat gelangt, in dieser doppelten Kontur ein optisches Phänomen und nicht den Querschnitt einer inneren Grenzlamelle zu erblicken. Es würde zu weit führen, hier auseinanderzusetzen, wie ich mir das Zustandekommen des optischen Phänomens erkläre. Die Schicht 2 ist ihrer ganzen Dicke nach von radiär gestellten Poren durchsetzt. Diese Poren sind in ihren mittleren Abschnitten etwas aufgetrieben, an ihren Enden, deren eins die freie Oberfläche erreicht, das andere bis zur äusseren Grenze von Schicht 1 verläuft, zugespitzt.

In dem auf Fig. 27 dargestellten Stadium sind die Auftreibungen der Poren von Schicht 2 viel bauchiger geworden, und die Poren münden durch weitere Oeffnungen nach aussen. Auf manchen Schnitten kommt es zur artificiellen Zerreissung der Oberfläche an der Mündung der Poren, und dann erhält man statt des Bildes einer von bauchig aufgetriebenen Poren durchsetzten Schicht den Eindruck einer aus isolirten Papillen bestehenden Lage, wie sie von CALDWELL (Plate 30, Fig. 4) abgebildet wird. Diese „papillae" oder „cones" sind aber Kunstproducte; in Wirklichkeit handelt es sich um eine anfangs von Poren, später von buchtigen Räumen durchsetzte Schicht.

Zwischen Schicht 1 und Schicht 2 erblickt man bei schwächeren Vergrösserungen etwas, was man als eine etwas granulirte Zwischenschicht deuten könnte. Durch Untersuchung mit stärkeren Vergrösserungen bin ich aber zu der Ansicht gelangt, dass dieses Bild nur dadurch hervorgetäuscht wird, dass die Poren von Schicht 2 natürlich nicht sämmtlich in genau demselben Niveau gegen die homogene Schicht zu endigen. Dadurch ergiebt sich auf Schnitten, die mehrere Lagen von Poren über einander enthalten, der Anschein einer Zwischenschicht.

Fig. 28, bei derselben Vergrösserung gezeichnet wie 27, zeigt dieselben beiden Schichten: Schicht 1 ist aber erheblich verdünnt, Schicht 2 noch viel erheblicher verdickt, so dass die Gesammtdicke der Schale sich auf diesem Stadium verdoppelt hat.

Aus den Poren der Schicht 2 ist ein System von langgestreckten, vielfach gebuchteten, unter einander communicirenden Hohlräumen geworden, die die ganze Dicke durchsetzen. Ihre Anordnung ist weit unregelmässiger als früher. Man hat den Eindruck, als sei bei der Ausweitung des Umfanges und der damit verbundenen Dehnung der Schale das feine Porensystem zu einem unregelmässigen Hohlraumsystem zersprengt worden. Da Schicht 1 von Anfang an keine Structur erkennen liess, ist die einzige Veränderung, die sich an ihr nach der Dehnung zu erkennen giebt, eine recht beträchtliche Dickenabnahme. Dass Schicht 2 trotz der Dehnung an Dicke nicht ab-, sondern erheblich zugenommen hat, erklärt sich durch Zuwachs von aussen her mittelst weiteren, vom Uterus gelieferten Keratinmaterials.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Schale des gelegten Eies, wie wir es im Beutel von *Echidna* finden, so hat eine weitere, noch viel erheblichere Dehnung der Schale unter gleichzeitiger Dickenzunahme stattgefunden. Um sich dessen ganz bewusst zu sein, muss man sich vergegenwärtigen, dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Figur 29 bei 750-facher, also bei 2 $^1/_2$-mal schwächerer Vergrösserung gezeichnet ist, als Fig. 28 und 27. Durch die weiter fortgeschrittene Dehnung hat sich die homogene Schicht 1 noch ferner erheblich verdünnt Die schon auf Stadium 28 zu unregelmässigen Hohlräumen zersprengten Poren der Schicht 2 bilden jetzt ein noch viel weiteres und unregelmässigeres Hohlraumsystem. Die ganze Schicht 2 zeigt dabei eine kolossale Dickenzunahme und geht nach aussen hin allmählich in eine neu hinzugekommene, ihr an Dicke gleiche Schicht über, die ich auf Figur 29 mit Ziffer 3 bezeichnet habe. Diese Lage enthält nur wenige und meist kleinere Hohlräume, die im Grossen und Ganzen eine gewisse concentrische Anordnung zur Schalenoberfläche erkennen lassen.

Nach innen zu geht Schicht 3 ohne scharfe Grenze in Schicht 2 über, von der sie sich vor allem durch viel festere Structur unterscheidet. Das Bemerkenswertheste an ihr aber ist, dass sie in weiten, mässig regelmässigen Abständen von radiär gestellten, langen Porencanälen durchsetzt wird. Dieselben gehen von den Hohlräumen der Schicht 2 aus und münden frei nach aussen, indem sie auch noch die äusserste Deckschicht 4 durchbrechen.

Die Porenkanäle stellen runde Röhren dar; ihre Mündungen erblickt man, wenn man die äussere Oberfläche der Schale bei schwacher Vergrösserung mustert. Dieselben stehen in ziemlich unregelmässigen Abständen in einer durchschnittlichen Entfernung von 0,2—0,3 mm von einander.

Die Deckschicht 4 endlich ist durch ihren Gehalt an bräunlichem bis scharzem Pigment ausgezeichnet, von wechselnder Dicke, ohne erkennbare Structur. Je nach ihrer stärkeren oder schwächeren Entwickelung variirt die Farbe des Beuteleies von *Echidna* von Gelblichweiss zu Gelb bis zu Braun (vergl. Taf. I, Fig. 2).

Ich habe noch für die Schale des Beuteleies eine Eigenthümlichkeit von Schicht 2 zu erwähnen. Eine innerste schmale Lage, die ich als 2a bezeichnet habe, hebt sich durch etwas anderen Farbenton bei ungefärbten und durch etwas verschiedenes Verhalten gegen die Reagentien bei gefärbten Präparaten von der sehr viel dickeren Schicht 2b ab. An manchen Beuteleischalen lassen sich Schicht 1 und 2a als eine dünne Lamelle von der übrigen Schale abziehen.

Die nähere Untersuchung zeigt aber, dass es sich dabei nicht um ein glattes Lösen scharf gesonderter Schichten, sondern um eine ziemlich unregelmässige Zerreissung handelt. Eine scharfe morphologische Sonderung von Schicht 2a und 2b existirt nicht [1]). Ich halte es für wahrscheinlich, dass wir in 2a den ältesten, zuerst abgeschiedenen Theil der Schicht 2 zu erblicken haben, wie sie uns in Fig. 26 und 27 entgegentritt.

Weder auf Schnitten noch auf Zupf- oder Macerationspräparaten konnte ich in einer der 4 Schichten eine Spur von fibrillärer Structur nachweisen. Die Schichten 2 und 3 zeigen ja bei Beuteleiern eine gewisse concentrische Schichtung in der Art der Anordnung des Hohlraumsystems. In ihrer Substanz selbst konnte ich aber keine Schichtung entdecken, ebensowenig Fasersysteme irgend welcher Art, und das Gleiche gilt für die Schichten 1 und 4. Schicht 1 erscheint auf allen Entwickelungsstadien ganz klar und durchscheinend, die Substanz von Schicht 2 und der später hinzutretenden Schicht 3 etwas trübe und granulirt.

Der Vergleich der verschiedenen Entwickelungsstadien der *Echidna*-Eierschalen zeigt uns, wie sich die Veränderungen, die wir wahrnehmen, durch eine fortgesetzte Dehnung der Schale unter gleichzeitiger Anlagerung von neuem, vom Oviduct geliefertem Material erklären lassen. Schwerer ist es. sich eine Vorstellung davon zu machen, durch welche Kräfte die enorme Dehnung der Schale bewirkt wird, eine Dehnung, die ihren Durchmesser verdreifacht. In erster Linie wird man daran denken, dass der Druck, den der continuirlich wachsende Keim ausübt, die Schale allmählich dehnt und ausweitet. Für den Keim selbst würde dann aber seine ganze Entwickelung bis zum endgültigen Abschluss der Schalendehnung unter einem sehr hohen Druck stattfinden.

Einem Vergleich der Schalenstructur der Monotremen mit der der Sauropsiden stellt sich zunächst die bedeutende Schwierigkeit entgegen, dass über die Eischale der Sauropsiden zwar ungemein zahlreiche Untersuchungen vorliegen, eine streng durchgeführte Vergleichung aller Componenten der Schale für die Sauropsiden selbst bisher noch nicht unternommen worden ist.

---

1) Auf der Abbildung Fig. 29 ist die Sonderung von 2a und 2b sehr scharf hervorgehoben. So deutlich habe ich sie nur in der Minderzahl der Fälle wahrgenommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Uebereinstimmend mit der Schalenstructur der Monotremen finden wir bei manchen Reptilien zu innerst eine dünne, homogene Lage, die wohl mit unserer Schicht 1 gleichzusetzen ist. Noch weniger kann an einer Gleichartigkeit des Oberhäutchens des Sauropsideneies mit unserer Schicht 4 gezweifelt werden.

Dagegen ergiebt ein Vergleich der inneren Schichten der Sauropsiden- und Monotremenschale die die eigentliche Dicke der Schale ausmachen, wesentliche Ungleichartigkeiten. Ich lege dabei gar keinen Werth auf die Abwesenheit von Mammillen und Buckelbildungen bei *Echidna*. Diese Structureigenthümlichkeiten stehen unverkennbar in einer gewissen Wechselbeziehung zur Einlagerung der Kalksalze in die Schale, und ihr Fehlen kann in kalkfreien Eierschalen nicht weiter befremden.

Recht auffallend ist dagegen die gänzliche Abwesenheit der Faserstructur in sämmtlichen Schichten des Monotremeneies; denn bei den Sauropsiden tritt gerade in den an Kalksalzen armen Eiern oder bei hartschaligen Eiern in den kalklosen Schichten die Faserstructur am deutlichsten hervor. Diese Zusammensetzung aus durcheinander geschlungenen, verfilzten Fasern ist es ja auch, die den weichschaligen Eiern oder Schichten von Eiern der Sauropsiden eine so grosse Festigkeit und Zähigkeit verleiht, die einen Ersatz für die Aussteifung durch Kalksalze liefert. Eine derartige Zähigkeit und Festigkeit mangelt denn auch der Eischale der Monotremen und muss ihr wohl mangeln, wenn man ihre Entwickelung bedenkt. Eine feste, aus verfilzten Fasern bestehende Masse würde der kolossalen Dehnung, die die Monotremenschale durchzumachen hat, zu grossen Widerstand entgegensetzen.

So hängt denn die Differenz in der Schalenstructur der Sauropsiden- und Monotremeneier wahrscheinlich mit den eigenthümlichen Wachsthumsverhältnissen der letztgenannten zusammen.

Mein College, Herr Professor R. Neumeister in Jena, hat sich auf meine Bitte der Mühe unterzogen, verschiedene Entwickelungsstadien der Eischale von *Echidna* chemisch zu untersuchen. Ein Unterschied in der chemischen Zusammensetzung in den verschiedenen Stadien liess sich nicht nachweisen. Ich lasse hier den wörtlichen Bericht Professor Neumeister's folgen.

Chemische Zusammensetzung der Eischale von Echidna.

(Von Professor Dr. **R. Neumeister** in Jena.)

Die Eischale von *Echidna aculeata* bildet eine im Wasser etwas quellende, im feuchten Zustande lederartig anzufühlende Membran von gelbbrauner Farbe. Manche Exemplare sind indessen hellgelb gefärbt.

Genau wie diese äussere Schale verhält sich chemisch die innere, viel dünnere Membran (Dotterhäutchen), welche das Ei umgiebt.

Zur Reinigung wurden die Eischalen 24 Stunden in 1-procentige Soda verbracht, zwischen den Fingern abgerieben, mit destillirtem Wasser gehörig ausgelaugt und sodann 1 Tag in 1-procentige Salzsäure gegeben, welche beim Abdunsten kaum einen Rückstand hinterliess.

Nochmals mit Wasser völlig ausgewaschen, gaben Proben der Haut die Xanthoproteïn- und Millon'sche Reaction in ausgesprochener Weise. Das Benetzen mit wenig Natronlauge und Bleiacetat hatte beim Erwärmen sogleich eine tiefe Schwarzfärbung zur Folge.

In 2-procentige Kalilauge gegeben, war ein Stückchen der Membran nach 4 Tagen fast durchsichtig geworden. Kurze Erwärmung auf Siedetemperatur genügte, um nach wenigen Minuten eine völlige Lösung der Substanz herbeizuführen. Die Flüssigkeit gab deutliche Biuretreaction und wurde beim Zusatz von einigen Tropfen Bleiacetat dunkelbraun.

50-procentige Kalilauge bewirkte bereits in der Kälte nach 4 Tagen einen völligen Zerfall und auch eine theilweise Lösung der Membran. Beim Erwärmen entstand sogleich eine klare Flüssigkeit.

Durch concentrirte Schwefelsäure wurde nach mehrtägigem Stehen ein Zerfall der Membran herbeigeführt, ohne dass in der Folge der Detritus sich löste. Verdünnte Schwefelsäure oder Salzsäure (5-proc.) vermochte die Haut selbst nach wochenlanger Einwirkung nicht im geringsten zu verändern. In der Siedehitze dagegen wurde die Membran von 5-procentiger Salzsäure nach etwa 5 Stunden gelöst. Die so entstandene Flüssigkeit enthielt keine Substanz, welche alkalische Kupferlösung reducirt hätte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Pankreassaft, welcher eine Fibrinflocke bei Körpertemperatur in 5 Minuten verschwinden liess, zeigte auf die Eischale im Verlaufe von 8 Tagen durchaus keine Einwirkung. Energisch wirksamer Magensaft dagegen liess nach 24-stündigem Verweilen im Brütofen die Ränder der Membran durchsichtig werden, um das Ganze nach 48 Stunden vollkommen zu lösen.

Der Rest der Eischale wurde nunmehr durch mehrtägiges Verbringen in absoluten Alkohol entwässert und bei 105° C getrocknet. Sie bildete hierauf eine hornartige, äusserst spröde Masse, welche sich leicht zu einem feinen Pulver zerreiben liess. Dasselbe enthielt etwa 5 Proc. Schwefel. Doch soll bemerkt werden, dass diese Schwefelbestimmung aus Mangel an Material mit nur 0,06 gr Substanz ausgeführt wurde.

Die angeführten Reactionen, namentlich der hohe Schwefelgehalt, die verhältnissmässig leichte Löslichkeit in Lauge und die völlige Unverdaulichkeit der Membran durch Trypsin, schliessen — woran man denken musste — einen elastinartigen Charakter derselben aus und verweisen vielmehr die Eischalenhaut von *Echidna aculeata* in die Reihe der Keratine.

Hiergegen würde nur ihre, wenn auch ungemein schwer erfolgende, Verdaulichkeit durch Magensaft sprechen.

In dieser Beziehung ist indessen eine Beobachtung von KRUKENBERG [1]) von Interesse, welcher fand, dass die keratinösen Hüllen um die Eier von *Scyllium stellare*, wenn letztere dem Uterus entnommen waren, zwar nicht von Trypsin, dagegen von Pepsin verdaut wurden, während mit zunehmendem Alter und speciell in dem Stadium, wo die Eier bereits abgelegt sind, die Schalensubstanz sich den proteolytischen Enzymen gegenüber als ebenso widerstandsfähig erweist, wie die übrigen Keratine.

Aehnliches scheint auch v. MOROCHOWETZ beobachtet zu haben. Wenigstens bemerkt KÜHNE [2]): „Hinsichtlich der Resistenz des Keratins zeigen neuere Erfahrungen von Dr. v. MOROSCHOWETZ, dass es jedoch verhornte Gewebe, namentlich der Oberhaut giebt, welche sehr kräftigen Pepsinsäuren erliegen, besonders nach vorausgegangenem Kochen mit Wasser."

Aus der mitgetheilten Beobachtung von KRUKENBERG lässt sich schliessen, dass die von der Schleimhaut des Oviductes bekanntlich im flüssigen Zustande abgesonderten und erst später zu Keratin erstarrenden Eischalenhäute von *Scyllium stellare* erst nach und nach, vielleicht durch eine weitere Verdichtung unter Wasserabspaltung, eine vollkommene Resistenz gegen die peptische Verdauung gewinnen. Da die Eier der *Echidna* niemals nach aussen, sondern in den Beutel abgelegt werden, erscheint die verhältnissmässig geringe Widerstandsfähigkeit ihrer Eischalenhaut auch im extrauterinen Zustande erklärlich.

Die bisher vorliegenden Untersuchungen der organischen Grundsubstanzen von Eischalen verschiedener Wirbelthiere haben ergeben, dass dieselben in ihrem chemischen Verhalten wechseln, meist aber zu den Keratinen zu stellen sind. Wenige nähern sich in ihren Eigenschaften den Elastinen, ohne indessen jemals alle Eigenschaften dieser Albuminoïdgruppe ausnahmslos zu besitzen. Mucin ist bisher nur als Hülle der Froscheier gefunden worden [3]).

Aus einem typischen Keratin besteht die Eischalenhaut der Hühner [4]) und vermuthlich der Vögel überhaupt, sowie der abgelegten Eier von *Scyllium stellare* [5]). Auch bei anderen Selachiern sind die Eihüllen keratinöser Natur, so bei *Raja quadrimaculata* [6]) und bei *Myliobatis aquila* [7]). Dasselbe ist nach

---

1) W. KRUKENBERG, Ueber die chemische Beschaffenheit der sogenannten Hornfäden bei *Mustelus* und über die Zusammensetzung der keratinösen Hüllen um die Eier von *Scyllium stellare*, Mittheil. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 6, 1885, Heft 2, S. 295.

2) W. KÜHNE, Untersuchungen aus dem Physiol. Institut der Universität Heidelberg. Bd. 1, Heft 2, 1877, S. 220.

3) GIACOSA, Studien über die chemische Zusammensetzung des Eies und seiner Hülle beim Frosch, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. 7, 1883, S. 40.

4) HAMMARSTEN und V. LINDVALL, Ueber die Schalenhaut des Hühnereies, Jahresber. f. Thierchemie, Bd. 11, 1881, S. 38. Vergl. auch W. KRUKENBERG, Vergleichend-physiologische Studien, II, 1. Abtheil., 1882, S. 66.

5) W. KRUKENBERG a. a. O.

6) S. L. SCHENK, Die Eier von *Raja quadrimaculata*, Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. 68, I, 1874, S. 363.

7) W. KRUKENBERG, Ueber die Verschiedenartigkeit des organischen Substrates der Eierschalen von Wirbelthieren, Vergleichend-physiol. Studien, II, 1. Abtheil., S. 62—68.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

meinen Befunden der Fall bei gewissen Sauriern und Hydrosauriern, nämlich bei *Calotes jubatus* und *Crocodilus biporcatus*.

Die Eischalenhaut von *Scyllium canicula* dagegen stimmt mit den Keratinen zwar darin überein, dass sie sich verhältnissmässig leicht in verdünnter, kalter Natronlauge auflöst und andererseits durch Pankreassaft selbst nach tagelanger Einwirkung nicht angegriffen wird, dagegen entfernt sie sich von den Hornsubstanzen durch ihre Verdaulichkeit im Magensaft. KRUKENBERG[1]) hat deshalb zunächst Bedenken getragen, die Eischale von *Scyllium canicula* zu den Keratinsubstanzen zu stellen, wiewohl dieselbe zweifellos Schwefel enthielt. Später ist dieser Forscher indessen zu der Anschauung gelangt, dass zwischen den Eihüllen von *Syllium canicula* und von *Myliobatis* keine durchgreifenden chemischen Differenzpunkte bestehen und dass ihr verschiedenes Verhalten gegen die Magenverdauung auf Altersunterschiede der Schalenhaut zu beziehen sind[2]).

Dieser Eischale von *Scyllium caniculata* würde sich diejenige von *Echidna aculeata* anreihen, da beide Substanzen in ihren Reactionen ziemlich übereinstimmen.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt die organische Grundsubstanz der Eihülle von *Coluber natrix*.

HILGER[3]), welcher dieselbe zuerst untersuchte, beschreibt sie als einen äusserst resistenten, eiweissartigen Körper, der frei ist von Schwefel und Phosphor.

Unlöslich in Säuren, ist derselbe gegenüber verdünnter und concentrirter Kalilauge resistent, selbst nach monatelanger Einwirkung. Demnach glaubt HILGER, dass die entkalkte Membran des Ringelnattereies unbedingt dem Elastin am nächsten steht, wenn auch die absolute Resistenz gegen concentrirte Kalilauge bei diesem nicht vorliegt.

Diese völlige Widerstandsfähigkeit gegen gesättigte Lauge vermochte übrigens W. ENGEL[4]) bei seiner Untersuchung des gleichen Materials nicht zu constatiren. Aber in diesem Falle waren die Reptilieneier aus den Thieren herausgeschnitten worden, befanden sich also vielleicht in einem weniger widerstandsfähigen Jugendzustande als die von HILGER verwendeten.

Andererseits aber hat KRUKENBERG[5]) gezeigt, dass die Substanz der in Rede stehenden Eischalen, gekocht wie ungekocht, im Gegensatz zum Elastin und hierin mit dem Keratin übereinstimmend, sich gegenüber den eiweissverdauenden Enzymen durchaus resistent erweist, so dass man sie als Keratoëlastin bezeichnen möchte.

Noch mehr scheinen dem Elastin die Eischalen von *Mustelus laevis*[6]) sich zu nähern, namentlich durch ihre Unlöslichkeit in kalter Natronlauge und andererseits durch ihre Verdaulichkeit in Magen- und Pankreassaft. Allerdings ist das Fehlen von Schwefel in dieser Substanz nicht constatirt worden, womit ihre Stellung in die Reihe der Elastine erst gesichert wäre.

Structur des Eies.

Das Monotremenei füllt den von der Schale umschlossenen Hohlraum fast vollkommen aus. Auf jüngeren Entwickelungsstadien findet sich zwischen Schale und Dotterhäutchen eine dünne Eiweissschicht (Taf. VIII, Fig. 19). Bald wird dieselbe aber völlig von dem sich vergrössernden Ei resorbirt, und das Dotterhäutchen liegt der Schale dicht an. Es ist alsdann nicht leicht, das Ei unverletzt aus der Schale herauszupräpariren.

1) W. KRUKENBERG, a. a. O., S. 68.

2) W. KRUKENBERG, Mittheil. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. 6, 1885, S. 295.

3) HILGER, Ueber die chemischen Bestandtheile des Reptilieneies, Ber. d. Deutschen chem. Gesellschaft, Bd. 6, 1873, S. 165.

4) WALFRIED ENGEL, Beiträge zur Kenntniss der organischen Grundsubstanz der Schalen von Reptilieneiern etc., Ztschr. f. Biol., N. F. Bd. 9, 1890, S. 378.

5) W. KRUKENBERG, Ueber die chemische Beschaffenheit der Eischalen von *Mustelus laevis* und *Tropidonotus natrix*, Vergleichend-physiol. Studien, II, 2. Abtheil., S. 91.

6) W. KRUKENBERG, a. a. O.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Dotterhäutchen lässt keine eigentliche Structur erkennen. Hie und da kann man in ihm mehrere Schichten unterscheiden, eine äussere und eine innere, zuweilen ausserdem noch eine oder mehrere mittlere, die sich etwas verschieden gegen Farbstoffe verhalten, aber meist nicht scharf von einander gesondert sind. Während der ersten Entwickelung des Eies nimmt das Dotterhäutchen etwas an Dicke zu (0,015—0,03 mm Dickendurchmesser).

In dem Aufsatz über die Embryonalhüllen habe ich auf Taf. I, Fig. 1 ein aus der Schale herauspräparirtes Uterinei von *Echidna* in natürlicher Grösse abgebildet. Deutlich hebt sich die weissliche Keimscheibe von dem gelben Dotter ab. Auf Taf. VIII, Fig. 1—9 sieht man solche Eier bei $5\,^2/_3$-facher, auf Fig. 19—25 Schnitte durch dieselben bei 13-facher Vergrösserung. Letztere Figuren geben eine gute Vorstellung von der Anordnung des gelben und weissen Dotters, die durchaus an die Verhältnisse des Sauropsideneies erinnert. Wie bei letzterem lässt sich auch am Monotremenei eine zwiebelschalenähnliche Schichtung der Dottermasse, dicke Schalen gelben Dotters getrennt durch ganz dünne Schichten weissen Dotters, nachweisen.

Die Keimscheibe ruht auf einem Lager von feinkörnigem, weissem Dotter, und dieser entsendet nach innen eine strangförmige Fortsetzung, einen „Dotterstiel", der im Centrum sich flaschenförmig zu einer Latebra (Fig. 19 *l*) aufbläht. Die Elemente des gelben Dotters sind kugelrund; gegen den weissen Dotter zu, besonders in der Gegend der Keimscheibe, nimmt der Durchmesser der Kugeln des gelben Dotters continuirlich ab (vgl. Taf. IX). An der Grenze erblickt man häufig die Kugeln des gelben Dotters in allen Stadien des Zerfalls zu kleineren und kleinsten Elementen. In gleichem Maasse wie das Blastoderm den Dotter umwächst, breitet sich an der Oberfläche des letzteren und unter ersterem eine Schicht von weissem Dotter aus.

Wie Caldwell (l. c. p. 475) ganz richtig angiebt, liegt das Dotterhäutchen dem Ei nicht unmittelbar auf, sondern man sieht dazwischen schon bei sich furchenden Eiern eine schmale, ganz fein granulirte Schicht, die allmählich an Dicke zunimmt. Auf späteren Stadien findet man im Eiinnern zwischen den Dotterelementen ähnliche, sehr fein granulirte Massen, die sich gegen Farbstoffe ganz ebenso verhalten, wie jene oberflächliche Schicht unter dem Dotterhäutchen. Mit Caldwell deute ich diese Massen als Coagulum der in das Ei von aussen her aufgenommenen, vom Uterus der Mutter abgesonderten Ernährungsflüssigkeit, die das Grösser- und Schwererwerden des Keimes bedingt. Eischale und Dotterhäutchen legen dem Durchtritt dieser Flüssigkeit keine Hindernisse in den Weg, was auffallend ist, da ja gewisse Schichten der Schale und das gesammte Dotterhäutchen keine Poren besitzen, und Eiweiss durch Membranen nicht diffundirt. Doch sind wir über die chemische Zusammensetzung jener Ernährungsflüssigkeit ganz im Unklaren; vielleicht enthält sie Albumosen oder Peptone, die erst nach der Diffusion durch die homogenen Schichten der Schale und durch das Dotterhäutchen in Eiweisskörper übergeführt werden.

Furchung und Bildung der primären Keimblätter.

Taf. VIII und IX geben Darstellungen von sieben Entwickelungsstadien von *Echidna* und drei von *Ornithorhynchus*, die ich fortlaufend mit E_1—E_7 (*Echidna*) und O_1—O_3 (*Ornithorhynchus*) bezeichne. Auf Taf. VIII, Fig. 1—18 sind Oberflächenansichten bei $5\,^2/_3$-facher, Fig. 19—25 Schnitte durch die ganzen Eier bei 13-facher Vergrösserung dargestellt. Taf. IX giebt Schnitte durch die Keimscheibenregion der betreffenden Eier bei stärkeren Vergrösserungen (vgl. darüber die Tafelerklärung) wieder.

Caldwell macht einige kurze Angaben über die Eifurchung der Monotremen. Nach ihm soll schon die erste Theilungsebene die Keimscheibe in zwei ungleiche Abschnitte theilen. Die zweite darauf senkrechte Theilungsebene soll dann vier Bezirke, zwei grössere und zwei kleinere, absondern. Die Furchung wäre demnach von Anfang an eine inäquale.

Ich besitze kein Stadium von Zweitheilung, aber ein Stadium von Viertheilung und zwar von *Echidna* (E_1 Fig. 1, 10, 19, 30). Bei diesem Object sind die vier Theilstücke gleich gross. Die Theilung ist hervorgebracht durch zwei auf einander senkrechte Furchungsebenen. Bei meinem nächsten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stadium E_2 (Fig. 2, 11, 20, 31) hat die Furchung weitere Fortschritte gemacht, und wir erblicken eine einschichtige Platte von 24 nahezu gleichgrossen Furchungszellen. Der Rand dieser Platte zeigt eine unregelmässige Begrenzung.

Vom nächsten Stadium besitze ich einen Repräsentanten von *Echidna* (E_3) und einen von *Ornithorhynchus* (O_1). Durch weitere Theilung, die man aus der abnehmenden Grösse der Furchungszellen erkennt, hat sich die Flächenausdehnung des Blastoderms[1]) nicht vergrössert, dafür ist aber aus der einschichtigen Platte eine vielschichtige geworden (Fig. 21 und 23 auf Tafel VIII, Fig. 32 und 34 auf Taf. IX). Das Blastoderm hat nun die Gestalt einer Biconvexlinse, deren nach aussen gerichtete Fläche schwach, deren gegen das Eiinnere gerichtete Fläche stark gekrümmt ist. Sehr charakteristisch für diese wie für alle folgenden Stadien ist die scharfe Begrenzung des Blastoderms gegen den umgebenden Dotter, dessen Structur aus den Abbildungen Taf. IX zu ersehen ist. Niemals fand ich freie Kerne im Dotter, niemals Zellen, deren unmittelbarer Zusammenhang mit dem Blastoderm nicht ohne weiteres ersichtlich war.

Eine subgerminale Höhle zwischen Blastoderm und Dotter war auf keinem meiner Präparate zu sehen. Wohl aber konnte ich zuweilen im weissen Dotter selbst, etwas unterhalb des Blastoderms, aber niemals dem letzteren direct anliegend, kleine Höhlungen nachweisen (Taf. IX, Fig. 34—36), die wohl auf Verflüssigungen des Dotters zurückzuführen sind.

Ein Stadium wie mein Stadium E_3 und O_1 hat Caldwell (Pl. 31, Fig. 4) abgebildet, jedoch deutet er bei der Erklärung der Figur, wie ich glaube unrichtigerweise, die oberflächlichen Zellen als Epiblast, die tiefer gelegenen als Hypoblast. Gegen diese Deutung spricht entschieden der weitere Verlauf der Entwickelung. Auf älteren Stadien nämlich finden wir ein durchweg einschichtiges Blastoderm. Dasselbe hat sich peripher stark ausgedehnt, so dass bei O_2 und O_3 etwa der dritte Theil des Dotters überwachsen ist (vgl. Fig. 9, 24, 25 *rbld*), bei E_5 (Fig. 6 und 22) etwa die Hälfte. Am Rande zeigt sich das Blastoderm meist etwas verdickt, aber immer noch einschichtig. Bei E_6 (Fig. 22) und O_3 (Fig. 25) ist es durch eine kleine Ringfurche von dem noch nicht überwachsenen Dotter abgesetzt. Das Blastoderm von O_2 und O_3 ist durchweg, auch in seinem Centrum einschichtig (vgl. Fig. 35—38), so dass wir annehmen müssen, dass sich die Blastodermlinse der jüngeren Stadien unter fortgesetzter Theilung ihrer Elemente zu einer einschichtigen Kugelfläche abgeflacht und ausgeweitet hat. Eine andere Deutung der Befunde, die Fig. 34, 35 und 36, sowie auch Fig. 32 und die später zu besprechende Fig. 33 geben, scheint mir nicht möglich zu sein. Den Beginn der Ausbreitung der Blastodermlinse gegen die Peripherie erkennt man übrigens schon bei O_1 auf Fig. 34.

Obwohl meine Untersuchungen nur an einem verhältnissmässig sehr kleinen Material angestellt sind, bin ich doch von der allgemeinen Richtigkeit der bis hierher gewonnenen Resultate überzeugt, und zwar aus zwei Gründen. Einmal wegen der Uebereinstimmung, die die Befunde bei *Ornithorhynchus* und *Echidna* (O_1 mit E_3, O_3 mit E_6) zeigen. Ferner aber weil sich diese Befunde mit dem, was wir von allen übrigen Säugethieren wissen, ausgezeichnet vereinigen lassen. Betrachten wir die Textfigur auf der folgenden Seite oder Fig. 32 (E_3) und 34 (O_1). Stadien, auf denen sich das Blastoderm von dem durch die Furchung entstandenen Zellhaufen her peripher über den Dotter auszubreiten beginnt, so gelangen wir ohne weiteres zu einer längst bekannten Entwickelungsform der höheren Säuger, wenn wir uns den Dotter wegdenken und die peripheren Blastodermränder am entgegengesetzten Pol der somit um sehr viel verkleinerten Eikugel zur Vereinigung bringen. Ein Vergleich der beiden Textfiguren auf Seite 70 wird das klar machen. Dieses Entwickelungsstadium, das bei den verschiedensten Klassen der höheren Säuger aufgefunden worden ist, geht unmittelbar aus der Furchung hervor und ist einblättrig, nicht, wie heute noch manche Autoren annehmen, zweiblättrig.

Stadium E_3 und O_1 der Monotremen sind Morulae, Stadium O_2 eine Blastula, der freilich eine Furchungshöhle fehlt. Das auf der Textfigur abgebildete Entwickelungsstadium der höheren Säuger ist ebenfalls eine Blastula. Der eigenthümliche Bau dieser Blastula wird genetisch ohne weiteres verständ-

1) Als Blastoderm bezeichne ich das gesammte Product der Furchung im Gegensatz zum ungefurchten Dotter.

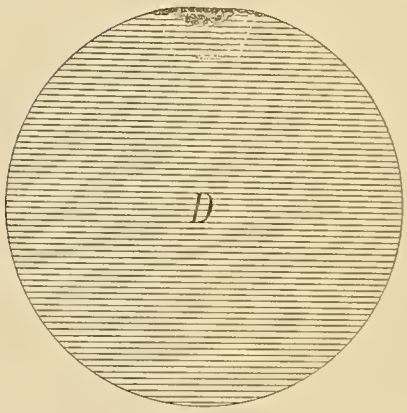
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lich, wenn wir dieselbe aus dem Uebergangsstadium der Morula zur Blastula der Monotremen (vgl. die Textfigur) durch Schwund des Dotters entstanden denken.

Die Grösse der Eikugel bei den Monotremen bedingt es, dass aus der Morula eine einschichtige Blastula wird. Bei der ungemein geringen Grösse der Eikugel der höheren Säugethiere ist, trotzdem das Ei durch Flüssigkeitsansammlung in seinem Inneren allmählich anschwillt, doch für die Zellen ihrer Morula nicht genügend Oberfläche vorhanden, um sich überall zu einer Schicht auszubreiten, und die Blastula, die gebildet wird, ist an ihrem oberen Pole mehrschichtig. Eine Sonderung in zwei Keimblätter ist aber gleichfalls bei ihr auch an dieser Stelle noch nicht erfolgt.

In dem etwas älteren Stadium O_2 (Fig. 24, 35, 37) überzieht das Blastoderm die Keimscheibenregion überall glatt, ohne eine Einsenkung zu bilden. Dagegen bemerken wir auf dem noch älteren Stadium O_3 (Fig. 25, 36, 38) nicht fern vom Centrum der Keimscheibe eine leichte Einsenkung (*bp*), die sich auch in der Oberflächenansicht als solche erkennen liess (Fig. 9 und 18). Dieselbe Einsenkung finden wir an dem etwas älteren Stadium E_5, das *Echidna* angehört (Fig. 22, 33). Wir sehen hier aber, dass in der Gegend jene Einstülpung des Blastoderms nicht mehr einschichtig ist, sondern dass von hier aus eine Zellwucherung in den feingekörnten weissen Dotter hinein erfolgt (Fig. 33). Diese Wucherung hat auf meinen Präparaten eine etwas unregelmässige, diffuse Form.

Vivipare Säugethiere.
Blastulastadium.



Monotremen. Uebergang der Morula (E_8, O_1) in die Blastula (O_2).

Die soeben geschilderten Befunde an den Keimscheiben O_3 und E_5 sind meiner Ansicht nach nun so zu deuten, dass sich bei den Monotremen im Centrum der einschichtigen Blastula eine Gastrulaeinstülpung (*bp*) bildet. An diese Einstülpung knüpft sich aber noch eine mehr diffuse Zellwucherung an, deren Product mit dem „cänogenetischen Entoderm" der Sauropsiden und der höheren Säugethiere zu vergleichen wäre. Leider standen mir ältere Stadien der Keimblattentwickelung der Monotremen nicht zur Verfügung. Fig. 39 zeigt einen Schnitt durch die Keimblasenwand eines älteren, schon zweischichtigen Stadiums (E_7). Das Ectoderm bildet hier eine zusammenhängende Schicht ziemlich platter Zellen. Das auf diesem Stadium schon entwickelte Entoderm besteht aus einer einfachen Schicht unregelmässig geformter Zellen, die oft nur durch feine Ausläufer zusammenhängen. Der Schnitt ist nicht durch die Keimscheibengegend selbst geführt, da diese durch einen unglücklichen Zufall verletzt war.

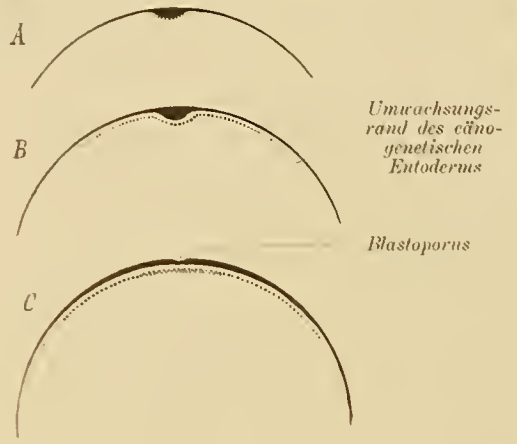
Auf Taf. VIII. Fig. 15 ist eine Keimscheibe von *Echidna* (E_6) in Oberflächenansicht abgebildet. Diese Keimscheibe, wie auch die von E_5 (Fig. 14) erinnert äusserlich ausserordentlich an gewisse Oberflächenbilder der Sauropsiden-Keimscheiben. Leider erwies sich dieses interessante Stadium, das von einem meiner Begleiter erbeutet und zunächst wahrscheinlich in eine falsche Flüssigkeit gelegt worden war, als untauglich zur näheren mikroskopischen Untersuchung.

So lückenhaft meine Befunde auch sein mögen, wie ich bereitwillig zugebe, sind sie doch im Stande, uns einigermassen über die Grundzüge der ersten Entwickelungsvorgänge bei den Monotremen: Segmentation, Bildung der Blastula und Gastrula aufzuklären. Die hier gewonnenen Resultate sind geeignet, bis zu einem gewissen Grade auf die entsprechenden Vorgänge bei den höheren Säugern Licht zu werfen und sie unserem Verständniss näher zu rücken.

Die Zurückführung der Bildung der primären Keimblätter bei den höheren Säugethieren auf einen Gastrulationsprocess, wie wir ihn bei den Anamniern beobachten, wird bekanntlich durch den Umstand bedeutend erschwert, dass sich von der in der obenstehenden Textfigur dargestellten Blastula die innerste Schicht der am oberen Pole mehrschichtigen Blastula zu einem besonderen Blatte deliminirt, ehe noch ein Process, den man irgendwie mit einer Invagination vergleichen könnte, eingesetzt hat. Daran schliesst sich dann eine periphere Wucherung der delaminirten Zellschicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

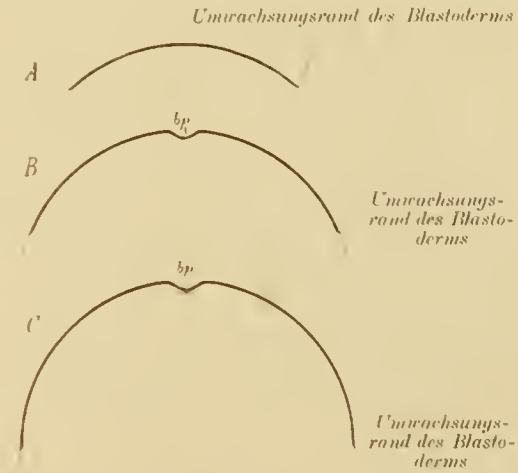
Diese Schicht wird von den Autoren als cänogenetisches oder als secundäres Entoderm (Darmentoblast, Darmblatt, Dotterblatt, Lecithophor) bezeichnet (vgl. die nebenstehenden Textfiguren *A* und *B*). Seine Entstehung auf einen Invaginationsprocess zurückführen zu wollen, wie KEIBEL es thut, erscheint mir gezwungen. Erst nach vollzogener Abspaltung und weiterer Ausbreitung des Darmblatts durch periphere Wucherung erfolgt bei den viviparen Säugern ein mit Invagination vergleichbarer Vorgang, dessen Beginn ich in Textfigur *C* angedeutet habe, wobei ich bemerke, dass er in diesem frühen Auftreten noch nicht thatsächlich beobachtet worden ist. Jedoch lässt er sich als solcher aus späteren Stadien erschliessen. Diese Invagination liefert Chorda und Mesoderm, während das eigentliche Darmepithel wenigstens zum grössten Theil aus dem durch Delamination und peripheres Weiterwuchern gebildeten „cänogenetischen Entoderm" hervorgeht.



Schematische Darstellung der Bildung der primären Keimblätter bei den viviparen Saugethieren. Cänogenetisches Entoderm punktirt.

Bei den höheren Säugern verläuft demnach die Gastrulation in zwei Phasen: erstens Bildung des cänogenetischen Entoderms durch Delamination im Centrum, Weiterwuchern nach der Peripherie; zweitens Invagination. Auf die Zerlegung des bei den Anamniern einheitlichen Vorganges in zwei zeitlich auseinanderliegende Processe bei den höheren Säugern haben besonders HUBRECHT[1]) und KEIBEL[2]) hingewiesen.

Nun sind die Monotremen aus dem Grunde von hervorragendem Interesse, weil sich auch bei ihnen sowohl eine Invagination als auch eine Entodermbildung durch einen Wucherungsprocess nachweisen lässt. Beide Vorgänge sind aber bei ihnen nicht zeitlich von einander getrennt, sondern die Wucherung begleitet die Invagination, folgt sogar ein wenig auf dieselbe nach (vgl. die beistehenden Textfiguren).



Schematische Darstellung der Bildung der primären Keimblätter bei den Monotremen. Cänogenetisches Entoderm punktirt.

Ich wage es nicht, diesen Vergleich weiter auszudehnen, da ich ja leider aus Mangel an Material über die weiteren Schicksale der invaginirten und der durch Wucherung entstandenen Zellschichten keine Beobachtungen machen konnte.

Ich möchte aber zum Schluss darauf hinweisen, dass auch die Keimblattbildung der Sauropsiden Vergleichspunkte mit der der Monotremen bietet, wobei bemerkenswerther Weise bei den letzteren sich primitivere Zustände erhalten haben, als bei Reptilien und Vögeln. Bei den Sauropsiden geht schon aus der Furchung vor Auftreten der Gastrulaeinstülpung ein wenigstens in der Peripherie zweiblättriger Keim hervor. Die primitivsten Verhältnisse scheinen mir nun, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, (Krokodile sind daraufhin noch gar nicht untersucht) bei den Schildkröten vorzuliegen, die ich deshalb, der Darstellung von WILL[3]) und MITSUKURI[4]) folgend, zum Vergleich herausgreife. Nach Ablauf der Furchung findet man bei den Schildkröten einen Keim von der in Textfigur *A* auf folgender Seite wiedergegebenen Beschaffenheit. Wir sehen dort das Blastoderm in seiner ganzen Ausdehnung zweischichtig, nur in der Gegend der Primitivplatte gehen beide Schichten so in einander über, dass eine Unterscheidung unmöglich

1) The development of the germinal layers of Sorex vulgaris, Quart. Journal of Micr. Science, V. XXXI, 1890.

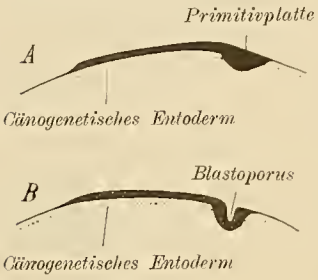
2) Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Morphologische Arbeiten, herausgegeb. von G. SCHWALBE, 1893.

3) Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (Cistudo lutaria GESN.), Zoolog. Jahrb., Abth f. Anat. u. Ontog., Bd. VI.

4) On the process of gastrulation in Chelonia. Journ. College of Science, Imp. Univers. Japan, Vol. VI, 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist. An dieser Stelle erfolgt bei den Seeschildkröten dann später die Gastrulaeinstülpung (Textfigur *B*). Auch bei den Sauropsiden ist demnach der ursprünglich einheitliche Gastrulationsprocess in zwei Phasen zerlegt, wie besonders Will scharf betont hat. Auch hier wieder gelangen wir durch Vergleich mit den Monotremen (Textfigur *C*) zu dem Resultat, dass blosse zeitliche Verschiebungen die Monotremengastrula *C* von der Seeschildkrötengastrula *B* unterscheiden. Die Seeschildkröten sind deshalb besonders interessant, weil bei ihnen zur Zeit des Auftretens der Gastrulaeinstülpung eine Sonderung des cänogenetischen Entoderms wenigstens im Bereich der Primitivplatte noch nicht erfolgt ist. Bei *Cistudo* erfolgt diese Sonderung etwas früher, noch früher bei den Sauriern.



Schematische Darstellung der Bildung der primären Keimblätter bei den Cheloniern (nach Mitsukuri).

So viel steht fest, dass ein „cänogenetisches Entoderm", ein Entoderm, das nicht auf den typischen Invaginationsprocess zurückzuführen ist, sowohl bei den viviparen Säugern, als auch bei den Sauropsiden vorkommt. Bei den Seeschildkröten steht dasselbe wenigstens noch in continuirlichem Zusammenhange mit dem invaginirten Entoderm.

Es verdient nun aber hervorgehoben zu werden, dass die Entstehungsweise dieses cänogenetischen Entoderms bei den Sauropsiden eine andere ist, als bei den viviparen Säugern. Bei den Sauropsiden ist es im Wesentlichen ein von der Peripherie gegen das Centrum (Primitivplatte) fortschreitender Delaminationsprocess, bei den viviparen Säugern aber eine Delamination, die vom centralen vielschichtigen Theil des Blastoderms ausgeht, und an die sich dann eine selbständige periphere Wucherung der delaminirten Schicht anschliesst.

Wie wir sahen, scheint sich ein cänogenetisches Entoderm auch bei den Monotremen zu entwickeln, das aus einem Wucherungsprocess des Bodens der invaginirten Delle abzuleiten wäre. Sicher ist, dass hier die Bildung des cänogenetischen Entoderms der Invagination nicht zeitlich vorauseilt, und dass erst letztere mit den sich an sie anschliessenden Processen den Keim zweischichtig macht.

Unzweifelhaft finden wir also bei der Keimblattbildung der Monotremen Verhältnisse vor, die weniger stark cänogenetisch modificirt sind, als bei den anderen Amnioten, und auf der Monotremengastrula entsprechende Zustände wird man zurückgehen müssen, um die merkwürdigen zeitlichen und topographischen Verschiebungen bei der Gastrulation der Sauropsiden und viviparen Säuger ganz zu verstehen und unter einander zu vergleichen. Freilich sind dazu noch weitere Beobachtungen an älteren Monotremen-Keimscheiben erforderlich, die über die ferneren Schicksale des invaginirten Abschnitts und der sich daran anschliessenden Zellwucherung Aufklärung zu bringen haben. Da mein Material hier versagt, will ich hoffen, dass die Lücken bald von anderer Seite her ergänzt werden. Wenn die Verhältnisse es gestatten, werde ich mich vielleicht später selbst noch einmal aufmachen, um die fehlenden Stadien zu erbeuten und abschliessende Resultate über die Keimblattbildung der Monotremen zu erzielen, deren fundamentale Bedeutung mir schon aus dem hier vorgelegten Beobachtungsmaterial hervorzugehen scheint.

Entwickelung der Körperform von Echidna.

Dieses Thema werde ich ganz kurz behandeln, denn es erscheint mir überflüssig, Dinge ausführlich mit Worten zu beschreiben, die einem Jeden ohne weiteres bei Betrachtung der Abbildungen (Taf. X und XI) in die Augen springen. Es liegt mir nur daran, auf einige interessante Punkte aufmerksam zu machen; ein tieferes Eingehen aber vermeide ich überall, um den Bearbeitern der einzelnen Organsysteme nicht vorzugreifen.

Die Figuren 40—45 stellen Embryonen dar, die sich in der Schale von Beuteleiern befanden. Der Embryo Figur 46 ist eben geboren; er trägt noch als Anhang des Nabels die vertrockneten Reste seiner Embryonalhüllen (*nr*). Die Stadien 47—53 stellen Beuteljunge dar. In etwas älteren Stadien als 53 öffnet sich die von Stadium 46—53 verwachsene Lidspalte, und das Junge wird aus dem Beutel entlassen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zunächst allerdings noch eine Zeit lang von der Mutter gesäugt (vergl. oben: Beobacht. über die Lebensweise u. Fortpfl. d. Monotremen etc., S. 9).

Den vergrösserten Abbildungen der Embryonen 40—46 auf Tafel X sind Konturbilder in natürlicher Grösse beigedruckt. Die Beuteljungen 47—53 sind in natürlicher Grösse dargestellt. Stadium Figur 47 ausserdem noch in Vorder- und Seitenansicht bei $5^2/_3$ facher Vergrösserung.

Kopf und Nackenbeuge, die in Stadium 40—44 deutlich ausgeprägt sind, beginnen sich von Stadium 44 an auszugleichen. In den Stadien, die dem Ausschlüpfen aus dem Ei entsprechen (Fig. 45), hat sich oben auf der Schnauzenspitze eine als kleiner Höcker prominirende Epidermisverdickung gebildet, die sicherlich ähnlich wie bei den Sauropsiden beim Aufbrechen der Eischale eine Rolle spielt. Nach dem Ausschlüpfen verschwindet diese Bildung ganz allmählich wieder.

Auf die Entwickelung und weiteren Schicksale der Visceralbogen, Gesichts- und Gaumenbildung, Anlage und Ausbildung von Auge und Nase wird in den Untersuchungen über die Organogenie der Monotremen näher eingegangen werden. Viele Hauptpunkte sind unmittelbar aus den Abbildungen ersichtlich.

Was die Bildung des äusseren Ohres anlangt, so möchte ich besonders auf Figur 42 aufmerksam machen, auf welcher man die mandibularen und hyoidalen Auricularhöcker die erste Kiemenspalte umgeben sieht. Der Anblick erinnert einigermaassen an den der Ohrbildung des menschlichen Embryo bei His, Anatomie menschlicher Embryonen, Tafel XIII, Fig. 7. Da mir ein grösseres Vergleichsmaterial von *Echidna*-Embryonen dieses Stadiums nicht zu Gebote steht, und die Begrenzung der einzelnen Höcker bei dem vorliegenden Exemplar sowohl auf der rechten als auch auf der linken Kopfseite nicht mehr eine sehr scharfe ist, will ich es nicht unternehmen, einen Vergleich mit den einzelnen Höckern der höheren Säugethiere und der Sauropsiden durchzuführen. Auffallend ist das Auftreten von deutlichen Wulstungen hinter den hyoidalen Höckern. Schnitte werden Aufklärung darüber verschaffen, ob auch diese hinteren Wulstungen Kiemenbögen zuzurechnen sind, und welchen. Jene Wülste gleichen den wirklichen Auricularhöckern; an der Bildung des äusseren Ohres sind sie wohl kaum betheiligt. Von Stadium 43 bis Stadium 45 verliert sich die schärfere Ausprägung der Höckerbildungen, welche die äussere Ohröffnung umgeben, mehr und mehr, und von Stadium 46 liegt letztere als ein zur Längsaxe des Thieres querer Spalt tief in der Haut versteckt (Fig. 46—52 *aur.*).

Auf Stadium 45 machen sich auf der Haut die flachen Protuberanzen bemerklich, deren Auftreten bekanntlich bei den Säugethierembryonen die Haar- beziehentlich Stachelbildung einleitet, obwohl später auch Haarkeime ohne Höckerbildung auftreten können. Auf jüngeren Stadien (45, 46) kann ich eine besondere Regelmässigkeit in der Anordnung der Höckerchen nicht wahrnehmen; auf mittleren Entwickelungsstadien aber herrscht eine gewisse Regel in ihrer Aufstellung und Vertheilung (Fig. 47 v^1 und s^1). Ich mache hier nur auf diese interessante Thatsache aufmerksam, ohne weitere Betrachtungen daran zu knüpfen, da Herr Dr. Römer die Haarentwickelung bei *Echidna* zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung machen wird. Der Durchbruch der Stacheln erfolgt auf Stadium 52.

Die Entwickelung der Extremitäten ergiebt sich, soweit sie die äusserlichen Verhältnisse betrifft, aus den Abbildungen. Wie man aus der Bildung der Zehen erkennen kann, eilt dabei die vordere Extremität der hinteren zeitlich weit voraus. Durch besondere Grösse macht sich von vornherein die zweite Zehe des Hinterfusses bemerklich, die beim ausgebildeten Thier eine bedeutende Länge erreicht und beim Graben hervorragende Dienste zu leisten hat.

Der beiden Monotremenfamilien eigenthümliche Sporn zeigt sich auf Stadium 48 (Fig. 48 v^1 *sph*) als eine kleine kegelförmige Hervorragung am Kleinzehenrande der Sohle. Auf späteren Stadien versinkt das Gebilde in eine kleine Grube wie in einen Krater (50*f*, 52*f*, 53*f spt*). Diese Spornanlage fand ich bei allen Embryonen in den betreffenden Stadien. Da nicht anzunehmen ist, dass alle älteren Stadien, die ich gesammelt habe, ausschliesslich Männchen sind, so ist wohl kein Zweifel, dass der Sporn auch beim weiblichen Thiere angelegt wird. Damit steht in Einklang, dass ich nicht ganz selten ausgewachsene Weibchen gefunden habe, die einen kleinen, aber wohl entwickelten Sporn besassen.

Auch in der Bildung des Genitalhöckers vermag ich bei meinen Embryonen keine geschlechtlichen Differenzen wahrzunehmen. Bis zu Stadium 43 wird die Cloakengegend so sehr durch den Schwanz ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deckt, dass ohne Präparation, von der mit Rücksicht auf die später vorzunehmende Mikrotomirung Abstand genommen wurde, keine diesbezüglichen Beobachtungen angestellt werden konnten. Auf Stadium 44 erblickt man dann halb vom Schwanz verdeckt das pfeilspitzenförmige Ende des unpaaren Genitalhöckers (*gh*). Bei weiterer Abnahme der relativen Länge des Schwanzes wird die Bildung noch deutlicher sichtbar, wobei sich ihre Form in einer aus den Abbildungen ersichtlichen Weise ändert. Von Stadium 49 an beginnt der Höcker sich in seine Cloakentasche zurückzuziehen und ist auf Stadium 51 ganz in derselben verschwunden.

W. Haacke, der bekanntlich im Jahre 1884 gleichzeitig mit Caldwell [1]) und unabhängig von demselben durch Fund eines *Echidna*-Weibchens mit einem Ei im Beutel die Oviparität der Monotremen sicher bewiesen hat, die vorher bald behauptet, bald abgeleugnet worden war, hat gleichzeitig darauf hingewiesen, dass die weibliche *Echidna* einen Brutbeutel besitzt, der nach Entlassung des Jungen allmählich verstreicht und erst wieder bei erneuter Trächtigkeit auftritt. Die Richtigkeit dieser Aufstellung kann ich auf Grund sehr zahlreicher Beobachtungen bestätigen. Ich habe ein reichliches Material des Brutbeutels von *Echidna* in allen Phasen seines Auftretens, Bestehens und Verstreichens gesammelt.

Es ist nun interessant, dass der Beutel nicht etwa bei der ersten Trächtigkeit des Thieres zuerst auftritt, sondern schon im Embryonalleben. Die Stadien 47—53 zeigen die deutlichen Anlagen des Beutels. Die erste Spur bemerke ich auf Stadium 47, wo sich die Anlage als eine in ihrem ersten Auftreten paarige Bildung documentirt. Später wird zwar aus den beiden paarigen Gruben eine einheitliche Tasche, aber bis in Stadium 50 und 51 hinein sind die beiden seitlichen Ränder der Grube am schärfsten ausgeprägt, viel schärfer als der obere und der untere Rand.

Auch die Beutelanlage scheint bei beiden Geschlechtern zur Entwickelung zu gelangen, denn fast alle meine Embryonen zeigen sie, und in den wenigen Fällen, in denen ich sie nicht wahrnehmen kann, ist das wahrscheinlich auf ungünstige Führung des Bauchschnitts bei der Conservirung oder auf leichte Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen, die durch den Alkohol hervorgerufen sind. Nachdem das Junge sich selbständig gemacht hat, verstreicht die im Embryonalleben so deutlich wahrnehmbare Beutelanlage und tritt erst wieder in Erscheinung, wenn das Thier trächtig wird. Die Morphologie des Brutbeutels der Monotremen und Marsupialien wird demnächst in vorliegendem Reisewerke durch Herrn Dr. H. Klaatsch ausführlich behandelt werden.

Die obenstehende Uebersicht über die äussere Entwickelung von *Echidna* bitte ich nur als eine kurze Einleitung für eine gründliche Durcharbeitung der Organogenie zu betrachten.

1) Caldwell machte seine Beobachtungen an einem sehr reichen Material und bewies auch die Oviparität von *Ornithorhynchus*. Eine ausführliche historische Darstellung der Entwickelung unserer diesbezüglichen Kenntnisse findet man in seiner oben citirten Arbeit, Philosoph. Transactions, Vol. 178 (1887), S. 466—469.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel VIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel VIII.

bp Blastoporus,
dh Dotterhäutchen,
l Latebra,
rbld Rand des Blastoderms,
sch Schale.

Die eingeklammerten Bezeichnungen (E_1—E_6 und O_1—O_3) neben den Figurennummern bedeuten sechs Stadien der Furchung und Keimblattbildung von *Echidna* und drei von *Ornithorhynchus*.

Fig. 1—9. Oberflächenansichten der betreffenden Stadien bei $5^2/_3$-facher Vergrösserung. Stadium E_5 ist in Fig. 5 von oben, in Fig. 6 von der Seite dargestellt.

„ 10—18. Die Keimscheiben von E_1—E_5 und O_1—O_3 bei 14-facher Vergrösserung. Auf Figur 15 ist die Keimscheibe von E_6 bei durchfallendem Lichte stärker vergrössert gezeichnet.

„ 19—25. Querschnitte durch E_1, E_2, E_3, E_5 und O_1, O_2, O_3 bei 14-facher Vergrösserung. Bei E_1 (Fig. 19) ist Schale und Dotterhäutchen mit dargestellt, bei den übrigen fortgelassen.

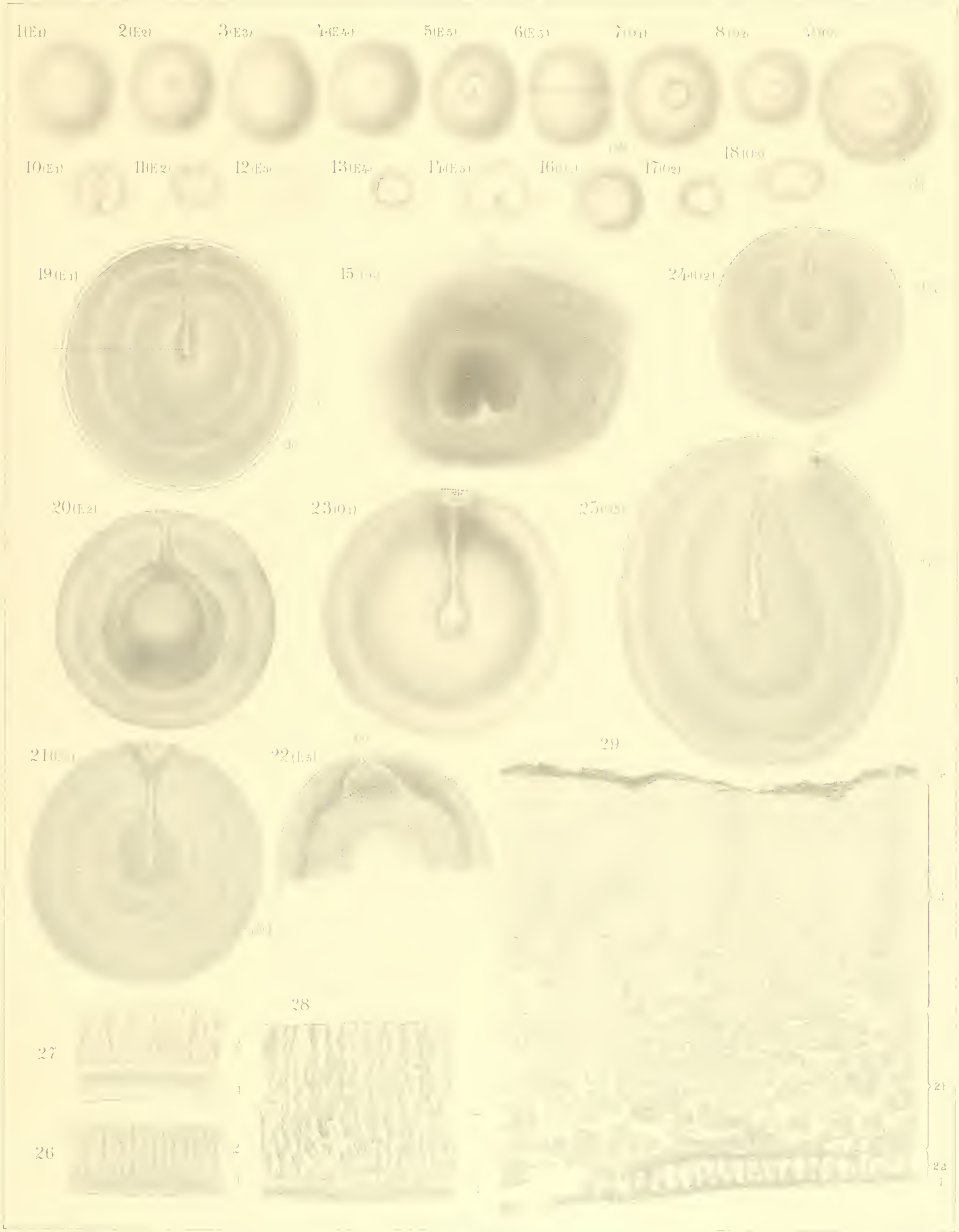
„ 26. Querschnitt durch die Schale eines jungen Uterineies von *Echidna* bei 1400-facher Vergrösserung. *1* homogene Schicht, *2* poröse Schicht.

„ 27. Querschnitt durch die Schale eines etwas älteren Eies bei 1900-facher Vergrösserung.

„ 28. Querschnitt durch die erheblich weitere und dickere Schale eines älteren Uterineies bei 1900-facher Vergrösserung.

„ 29. Querschnitt durch die Schale eines Beuteleies bei 750-facher Vergrösserung. Ueber die Bedeutung der mit den Ziffern *1*—*4* bezeichneten Schichten vergl. den Text S. 64.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel IX.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

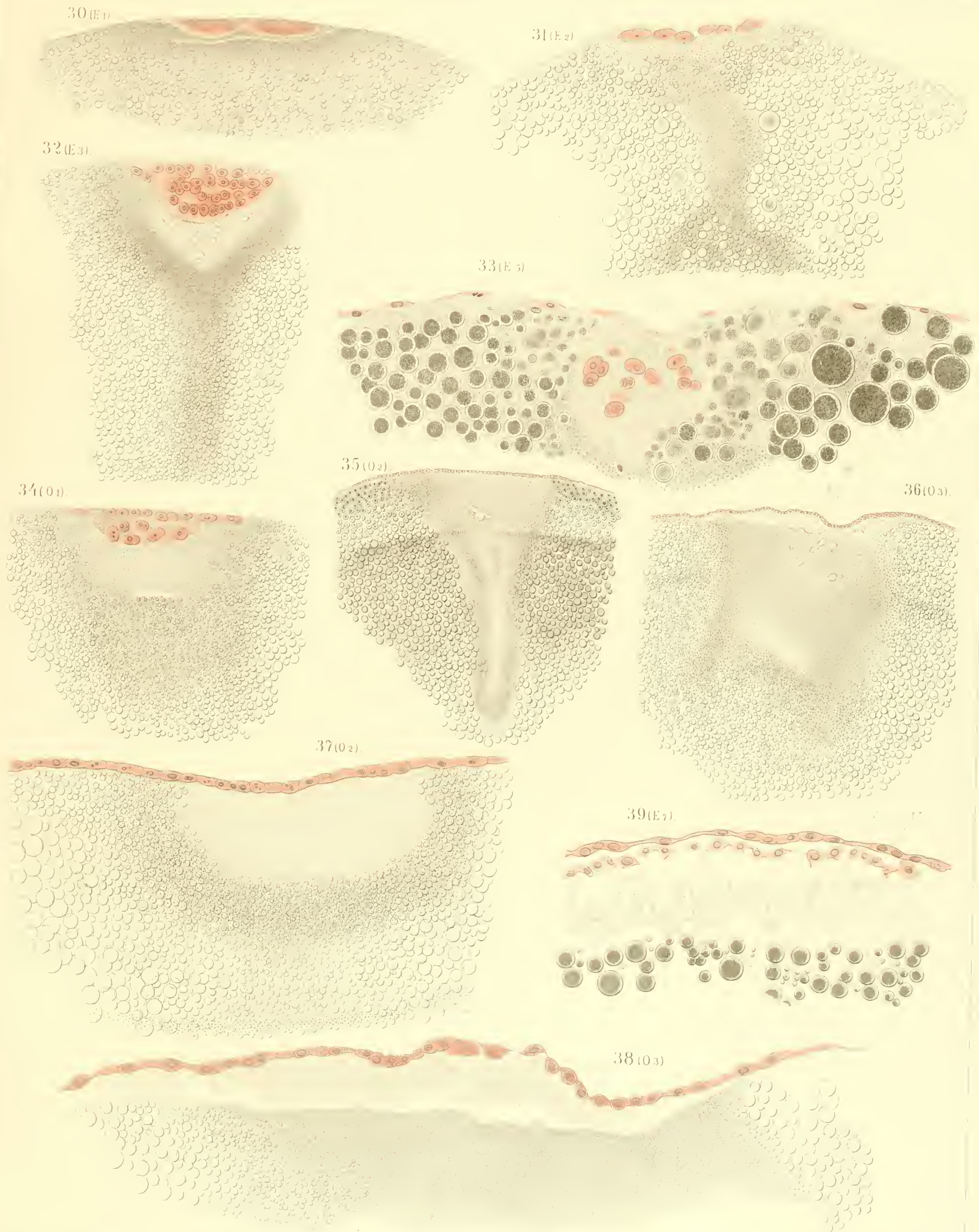
Tafel IX.

bp Blastoporus.
ek Ectoderm.
ent Entoderm.

Fig. 30—38. Querschnitte durch die Keimscheiben von E_1—E_5 und O_1—O_3. Blastoderm durch röthliche Färbung vom Dotter unterschieden. Fig. 30, 31, 32, 34, 35, 36 bei 73-facher Vergrösserung, Fig. 33, 37, 38 bei 320-facher Vergrösserung.

„ 39. Querschnitt durch das Blastoderm eines älteren Stadiums von *Echidna* (E_7) bei 320-facher Vergrösserung. Der Schnitt geht nicht durch die Keimscheibe selbst, die verletzt war, sondern durch einen mehr peripheren Abschnitt des Blastoderms, das auf diesem Stadium schon zweiblättrig ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel X.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel X.

aur Anlage des äusseren Ohres.
gh Genitalhöcker.
nr Eingetrocknete Reste der Embryonalhüllen, die dem Nabel noch anhängen.

Fig. 40—45. Embryonen von *Echidna aculeata* aus Beuteleiern nach Entfernung der Embryonalhüllen,
„ 46. Eben aus der Eischale geborenes Beuteljunges.

s bedeutet Ansicht von der Seite, *v* Ansicht von vorn, *vs* Ansicht halb von vorn und von der Seite, *vsu* Seitenansicht von vorn und unten. Jedem Stadium ist eine Konturzeichnung in natürlicher Grösse beigefügt. Ueber die erste Anlage der Haare (Fig. 45 und 46) und des äusseren Ohres (Fig. 42 und folgende) vergl. den Text S. 73.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

R. Semon, u. A. Giltsch, del. [illegible]

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XI.

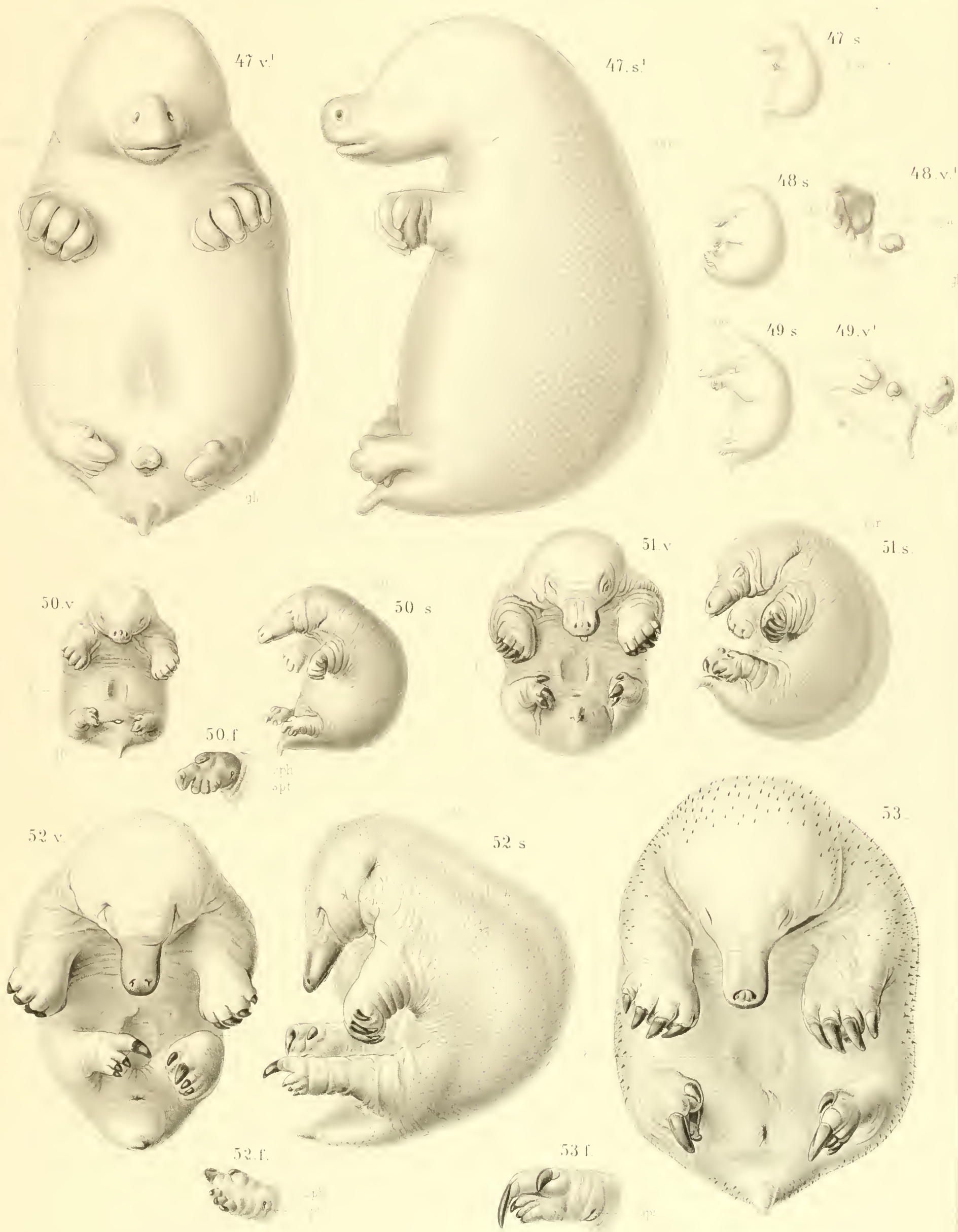
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XI.

aur Aeussere Ohröffnung.
b Beutelanlage.
gh Genitalhöcker.
sph Höckerförmige Anlage des Sporns.
spt Hauttasche, in die sich die Spornanlage zurückzieht.

Fig. 47—53. Beuteljunge von *Echidna aculeata*.
v bedeutet Ansicht von vorn, natürliche Grösse.
s „ „ von der Seite, natürliche Grösse.
v^1 „ „ von vorn, vergrössert.
s^1 „ „ von der Seite, vergrössert.
f Ansicht der hinteren Extremität, um die Entwickelung des Sporns zu zeigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Gustav Fischer

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: Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. 59-74