

Primitivrinne und Urmund.

Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Hühnehens.

Von

A. Rauber

ao. Professor in Leipzig.

Mit Tafel XXXVII u. XXXVIII.

Durch eine frühere Untersuchung habe ich die Aufgabe zu erledigen gesucht, die beiden primären Blätter des Hühnerkeims, nachdem ihre Bildungsweise festgestellt worden war, in ihrer allmähigen Ausbreitung über die Oberfläche der grossen Dotterkugel bis zu deren endlicher Umschliessung mit den neueren Hilfsmitteln der Beobachtung zu verfolgen, diese Umwachsung selbst aber zu beurtheilen ¹⁾. Die Forderung einer solchen Untersuchung war schon von OKEN ²⁾ an PANDER gestellt worden. BAER's rastlosen, durch eine glänzende Beobachtungsgabe unterstützten Bemühungen war es gelungen, dieser Forderung in einer das damalige Bedürfniss völlig befriedigenden Weise zu genügen; ja seine Auffassung der vorliegenden Verhältnisse übertrifft an innerem Gehalt diejenige seiner nächsten Nachfolger. Nach ihm unwächst, um nur das Thatsächliche anzuführen, das obere und untere Keimblatt die Dotterkugel; nur über den endlichen Verschluss derselben zur doppelblättrigen Blase war er seiner Angabe zufolge im Unklaren geblieben.

¹⁾ Stellung des Hühnehens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876. W. ENGELMANN.

²⁾ Isis 1817 und 1818. Bemerkenswerth dürfte sein, dass OKEN den Embryo nicht aus Blättern, sondern aus ebensovielen Blasen entstehend sich dachte.

In der Folgezeit der Forschung bis zur Gegenwart hatte, wie der embryonale Theil der Keimscheibe, so auch der ausserembryonale höchst mannigfache und untereinander unvereinbare Wandlungen seiner Auffassung durch die verschiedenen Beobachter zu erfahren. Es bedarf nicht ihrer Aufzählung. Sie sind Jedem, welcher der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens Interesse widmet, um so frischer im Gedächtniss, als KÖLLIKER's neues Handbuch eine zwar gedrängte, aber anziehende Schilderung derselben entwirft. Langsam und unter grossen Mühen der Theilnehmer wuchs das Gebäude, das wir jetzt vor uns aufgerichtet sehen: diesem Eindruck wird sich Niemand bei dessen ruhiger Betrachtung gegenwärtig entziehen können. An eine Vollendung jedoch kann trotz Allem vorerst noch nicht gedacht werden.

KÖLLIKER selbst gibt Beiträge zur Kenntniss der ausserembryonalen Keimscheibe. Ihm wie vorher BAER hat der ausserembryonale Theil der Keimscheibe noch einen andern Werth als den, Material für die Ernährung des Embryo herbeizuführen. Er würdigt die morphologische Seite dieses Aussentheils, bezüglich deren Deutung ich allerdings nicht mit ihm übereinstimmen kann¹⁾. Im Uebrigen aber lässt sich nicht läugnen, dass in der auf BAER's bezüglichen Werk folgenden Zeit jener Aussentheil an Bedeutung sehr abgenommen hatte und in der Leistung einer einseitig histologisch-physiologischen Rolle vollständig untergegangen war.

Anders also — und auch ich habe dieser Auffassung das Wort zu reden gesucht — liegt die Sache gegenwärtig. Der Hühnerembryo ist wieder nur ein besonders weit fortgebildeter Theil der gesammten Keimscheibe und nur in Verbindung mit dieser einem andern Embryo vergleichbar; oder auch, beide Theile zusammengenommen, die embryonale Sprosse und der Aussentheil, stellen den wirklichen Hühnerembryo dar, dessen beide Theile morphologisch nicht von einander getrennt werden können. Ein in seiner Ausdehnung und Zusammensetzung bekannter Bezirk des Aussentheils wird bei voranschreitender Entwicklung der embryonalen Sprosse zwar regressiv und fällt der Vernichtung anheim, nichtsdestoweniger aber ist er unentbehrlich für die Gewinnung eines Verständnisses des Embryo, um

¹⁾ KÖLLIKER vergleicht der Entodermeinstülpung niederer Wirbelthiere und vieler Wirbellosen die Bildung der Mundbucht des Hühnchens. Sein Widerspruch gegen meine Deutung des Urmundes beruht möglicherweise blos auf einem wenn auch unwesentlichen früheren Missverständniss meiner vorläufigen Mittheilung von Seiten ERNST HAECKEL's.

so mehr, wenn man letzteren nicht aus ihm selbst erklären will, sondern vielmehr durch Vergleichung.

Gerade das innere Verhältniss des embryonalen Bezirks der Keimscheibe zum ausserembryonalen zur Anschauung zu bringen, ist nun die Aufgabe der folgenden Untersuchung. Es handelt sich dabei in erster Linie um die Erklärung der so merkwürdigen Randstellung des embryonalen Bezirkes und der Bedeutung der Primitivrinne.

Der Primitivrinne insbesondere ist seit ihrer Entdeckung durch REICHERT mit Recht von den meisten Embryologen die grösste Aufmerksamkeit gewidmet worden; sie ist noch heute ein Lieblingsobject der embryologischen Forschung. Erwägt man aber die darüber zu Tage getretenen Anschauungen, so drehen sie sich fast ausnahmslos um einen einzigen Punct, nämlich um ihr Verhältniss zur Medullarrinne. BALFOUR und FOSTER¹⁾ machen hierin eine rühmliche Ausnahme und betreten einen neuen Weg, sei es, dass sie zu unbewiesenem Ziele gelangen oder im Allgemeinen Richtiges treffen. Sie vermuthen in der Primitivrinne, die sie freilich gänzlich hinter den wachsenden Embryo verkümmern lassen, ein unbrauchbar gewordenes Erbstück von Ahnen, in deren Körper sie eine wesentlichere Leistung zu erfüllen hatte. So annehmbar auch diese Vermuthung klingen mag, so entbehrt sie doch der Herbeiziehung von Gründen, die ihr etwa zur Rechtfertigung dienen könnten. Die Nichtbenutzung für den embryonalen Leib, die übrigens nur das hintere Ende der Primitivrinne betrifft, kann noch nicht als eine wirkliche Begründung angesehen werden. Die Randstellung findet keine Betonung.

Einen andern Weg der Erklärung betritt KÖLLIKER; man kann ihn in Kürze den deuterogenetischen Weg nennen. Die Furehung läuft, wie er gezeigt hat, asymmetrisch ab, der Furehungsmittelpunct liegt excentrisch. Die excentrisch in der Furehung bevorzugte Stelle deutet möglicherweise schon zu so früher Zeit die excentrische Lage des Primitivstreifens an; zu beiden Seiten von dessen Längsaxe erhebt sich darauf durch stärkeres Wachtsthum hierselbst je eine leichte Falte, die Primitivfalten K.²⁾ darstellend, und zwischen ihnen liegt alsdann eine Fureche, die Primitivrinne.

1) Entwicklungsgeschichte, übersetzt von KLEINENBERG. Leipzig 1876. W. ENGELMANN.

2) Die Primitivfalten KÖLLIKER's sind nicht zu verwechseln mit den Primitivfalten PANDER's; letztere stellen die Medullarfalten vor. KÖLLIKER ist, wie seine Darstellung ergibt, der Annahme der Bildung der Körperform durch einen Faltenmechanismus nicht abgeneigt; doch will er den Zellen grössere Selbst-

Dies ist nun allerdings in gewissem Sinne, nach einer Seite der Sache hin eine Erklärung, d. h. eine Ableitung der spätern Form aus der früheren und Niemand wird bei dieser Deutung ihr vielleicht widersprechen wollen, ja in gewisser Beziehung ganz dadurch befriedigt sein. In höherem Betracht kann ich jedoch in ihr nur eine Umschreibung erkennen.

Hier ist nun wiederum ein Punct, an welchem angelangt zwei Richtungen der organischen Naturbetrachtung sich zu befenden scheinen, während in Wirklichkeit blos ihre Objecte verschieden sind. Da vorliegende Untersuchung mit ihrem Ziel auf vergleichend embryologisches Gebiet eintritt, so kann sie nicht umhin, ihre allgemeine Stellung zu jener Frage in Kürze anzudeuten, in Bezug auf Ausführlicheres jedoch auf einen andern Aufsatz hinzuweisen¹⁾. Ein Beispiel orientirt über die obwaltenden Verschiedenheiten am leichtesten. Es ist das Object der einen Richtung, die Zeugung und Entwicklung von Hühnern u. s. w. auf Grund schon vorhandener Hühner, d. i. die Wiederzeugung von Hühnern u. s. w. zu betrachten. Es ist das Object der andern Richtung dagegen, die Entwicklung des oder der ersten Hühnchen und ebenso das erste Auftreten aller andern Thierformen, d. i. die Erstzeugung der verschiedenen Thierformen zu erklären. Das Object der einen Richtung ist kurz die Erstzeugung, das Object der andern die Wiederzeugung der Organismen. Beide Gebiete können nicht willkürlich mit einander vermengt, sondern müssen streng auseinandergehalten werden. Beide Richtungen sind ihren Anfängen nach uralt und mit Recht fast immer als von einander verschieden angesehen worden.

Die Frage der Erstzeugung der verschiedenen Thierformen war als Gegenstand der Naturforschung bis in die neuere Zeit in so entlegene Fernen gerückt, dass man sich damit begnügte, mit Ausnahme niederster Organismen blos nach der Wiederzeugung zu forschen und die ernstere grössere Frage kaum mehr beachtete. Darin liegt aber gerade der Fortschritt der neueren entwicklungsgeschichtlichen Anschauungsweise, dass die Frage der Erstzeugung der Thierformen aus dem Bereich naturphilosophischer Speculation in das Gebiet der Erfahrungswissenschaft mehr und mehr einrückt und einer experi-

ständigkeit gewahrt wissen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass OKEN dem Faltenmechanismus PANDER's selbst ohne jene Einschränkung den Sieg zuerkannte (Isis 1817, pag. 1533), mit übrigem derben Ton dadurch versöhnend.

¹⁾ Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig 1876, Juli. »Variabilität der Entwicklung«.

mentellen Bearbeitung zugänglich gemacht ist, deren Ergebnisse Rückschlüssen auf den historischen Vorgang der Formenbildung den Weg sichern müssen.

Betrachtungen der Wiederzeugung nun, deuterogenetische Betrachtungen, befriedigen ihre Absicht damit, dass sie auf das befruchtete Ei zurückgehen und in der besonderen Wirkung des Samens auf das Ei, wo solcher erforderlich zur Einleitung der individuellen Entwicklung, die Erklärung der folgenden Gestaltungsvorgänge suchen. Sie leiten die späteren Gestalten aus deren Keimen ab und setzen also alle Organismen einfach als schon vorhanden voraus.

Protogenetische Betrachtungen dagegen setzen nicht alle Organismen schon voraus, sondern suchen im Gegentheil das erste Auftreten der verschiedenen Thierformen zu erklären, zu einem Theile dadurch, dass sie die höheren Organismen aus einer Transmutation der niedersten abzuleiten bestrebt sind. Entwicklungsgeschichtlich ausgedrückt leiten sie die höheren Entwicklungsprocesse aus einer Transmutation niederer Entwicklungsprocesse ab; Veränderung eines bestimmten Entwicklungsmechanismus, durch Anpassung und Uebertragung, wäre der Ausgangspunct für eine neue Thierform; theoretische Bedenken lassen dieser protogenetisch mechanischen Auffassung offenbar schwer sich entgegenstellen. Sie ist in jeder Beziehung der Annahme einer *Generatio aequivoca* aller Thierformen überlegen, zu welcher man ja sonst gelangen zu müssen scheint.

Eine deuterogenetische Ableitung einer Thierform aus deren Keim erklärt nicht das erste Auftreten, nicht die Existenz derselben und enthält also überhaupt keine Erklärung des Thieres. Will man ein Thier oder nur einen Thiertheil erklären, so muss man auf das erste Auftreten dieses Thieres nothwendig zurückgehen, nicht aber bloß auf jetzige Keime. So gibt auch eine deuterogenetische Ableitung des Hühnchens aus dem Keim keine Erklärung des Daseins des Hühnchens und also auch nicht der Primitivrinne des Hühnchens, um auf unseren Ausgangspunct zurückzukehren.

Wir werden demnach allerdings genöthigt sein, die hinreichende Erklärung in der Vergleichung zu suchen. Ist die Erklärung durch Vergleichung auch eine hypothetische, so vermag sie doch in ungleich höherem Grade zu befriedigen, weil sie allein uns auf den ursächlichen Zusammenhang der Formen einen inneren Blick zu werfen gestattet.

Durch eine vergleichende Untersuchung der Randstellung der Embryonalanlage des Hühnchens ist alsdann der zweite und viel-

leicht letzte wesentliche Schritt geschehen, welcher das Hühnchen in allen fundamentalen Gestaltungsvorgängen mit den niederen Wirbelthieren und den Wirbellosen auf bedeutsame Weise verknüpft und den Bann lösen hilft, in welchem es gefangen lag.

Schon in meiner obengenannten Schrift habe ich auf eine derartige Erklärung der Randstellung und der Bedeutung der Primitivrinne hingewiesen. Seitdem liess ich diesen Punct bei dem Eindruck, den er auf mich auszuüben im Stande war, nicht mehr völlig aus dem Auge und verfolgte ihn weiter. Er erscheint mir begründet und bringt darum das Folgende eine genauere Ausführung der dort geäusserten Auffassung¹⁾.

1. Lunula entodermatica und Primitivstreif.

Ueber die Randstellung der Embryonalanlage des Hühnchens hat man im Allgemeinen noch sehr ungenügende Vorstellungen. Die Abbildungen, die über diesen Gegenstand vorliegen, geben zu meist weit vorgerückte Stadien wieder, in welchen das berührte Verhältniss weit weniger in die Augen springt. Am auffallendsten und deutlichsten tritt die Erscheinung zu Tage an Keimscheiben, welche den Primitivstreifen in seiner ersten Anlage zeigen, sei es, dass die entstehende Primitivrinne als leichte Furche längs des Primitivstreifens bereits sichtbar ist, oder selbst vor deren Ausbildung. Schon im frischen Zustand, unmittelbar nach Blosslegung der noch lebenden Keimscheibe, gewährt sie anschauliche Bilder, sobald man einmal die Aufmerksamkeit auf den fraglichen Punct gerichtet hat. Einige Zeit darauf, nach dem Tode der Keimscheibe, nimmt die Schärfe des Bildes noch zu, indem sich die Zellenmassen des Primitivstreifens sowohl als des Randwulstes zu trüben beginnen und sich in Folge dessen auffallender von den dünnen Bezirken der Area pellucida abheben. Man kann nun hierauf die Keimscheibe entweder

¹⁾ Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan pag. 17, Bemerkung. »Das merkwürdige Auftreten der »ersten Embryonalanlage« im hinteren Bezirk der Keimscheibe bei Vögeln und Fischen ist nur phylogenetisch verständlich; ebenso bei den Säugethieren. Es beruht auf dem Verhältniss der Rückenfurche zum Urmund. Dass die Rückenfurche bei den Fröschen, Amphioxus, den Ascidien u. s. w. eine Fortsetzung der Entoderm-Invagination auf den Rücken sei, hat KOWALEWSKY gezeigt. Bei den anderen Wirbelthieren ist die Beziehung unverkennbar.

Man vergl. ferner Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig, 1876, Februar, »über die erste Entwicklung der Vögel und die Bedeutung der Primitivrinne«.

mit der Scheere in weiterem Umkreis umschneiden, sie nach der von REMAK empfohlenen Methode mit einem aufgelegten Deckglase von dem Dotter abheben, reinigen und zu Beobachtungen mit mittleren Vergrößerungen verwenden, oder, was bei weitem sicherere und schärfere, ungestörte Objecte liefert, man härtet den Dotter mit der Keimscheibe in toto mit schwacher Chromsäurelösung. Nach genügender Erhärtung lässt sich die Dotterhaut von der Keimscheibe sehr oft auf das Reinlichste entfernen. Man hat auf diese Weise die Keimscheibe einmal in ihrer natürlichen Oberflächenkrümmung erhalten, ausserdem aber auch die zartesten Einzelheiten der Keimscheibe in einem Grade sich zugänglich gemacht, wie es nicht wohl besser gewünscht werden kann. Eine Betrachtung des ausgeschnittenen, die Keimscheibe tragenden Dottersegmentes bei schief auffallendem Lichte mit der Loupe oder bei stärkeren Vergrößerungen vermag oft durch die Schönheit und Genauigkeit des Gebotenen aufs Höchste zu überraschen. Diese Methode der Untersuchung ist übrigens auch für ältere Keimscheiben, welche bereits Urwirbelgliederung, Erhebung der Medullarplattenränder u. s. w. zeigen, auf das Beste zu empfehlen. Ein Uebelstand, der sich hierbei anfänglich bemerklich macht ist ein feiner weisslicher Niederschlag auf der Oberfläche der Scheibe, der besonders in allen vorhandenen Furchen und Vertiefungen, aber auch in Flocken zerstreut an allen übrigen Stellen in dünner Schicht aufliegen kann. Vorsichtiges Abspülen mit schwacher Kochsalzlösung, leichtes Abpinseln innerhalb derselben führt hier bald zum Ziele.

Bleibt man einen Augenblick bei diesem Niederschlag, so haben wir es offenbar mit einem durch die Chromsäure niedergeschlagenen Eiweiss zu thun, welches früher in gelöster Form einen Bestandtheil des Serum ausmaachte, das die Keimscheibe von aussen in dünner Schicht direct umspült, zwischen ihr und Dotterhaut sich befindend. Dieses Serum, welches man dem Liquor perivitellinus der Säuger gleichsetzen und ebenso bezeichnen kann, dringt natürlich in alle dorsalen Vertiefungen ein, stellt den ursprünglichen Liquor cerebrospinalis dar u. s. w., ist aber wohl besonders in dem Betracht wichtig, dass es ein leichtes Gleiten der Keimscheibe an der Unterfläche der Dotterhaut gewährleistet, wie es für ihre verschiedenen, wenn auch unwillkürlichen Wachsthumsbewegungen unbedingt erforderlich ist, wenn nicht nachtheilige Folgen entstehen sollen.

Es versteht sich weiterhin von selbst, dass man die so behandelten Keimscheiben auch für alle übrigen Untersuchungszwecke ver-

wenden kann. Zunächst lässt sich auch ihre Unterfläche bei auffallendem Licht untersuchen. Um dies zu erreichen, ist es nöthig, den Keimböhlenboden zu entfernen. Man verfährt zweckmässig hierbei in der Art, dass man mit einem feinen doppelschneidigen Scalpell unter horizontaler Haltung desselben von der Area opaca aus in die Keimböhle eindringt und von hier aus weiter schneidend die ganze Area pellucida nebst dem angrenzenden Theil der opaca von der Keimböhle abhebt.

Die der Area pellucida entsprechende Mittelscheibe, sei es, dass sie schon den Primitivstreifen besitzt, oder in einem früheren Stadium sich befindet, ist in der von VICTOR HENSEN in die Embryologie eingeführten Weise zur Zerlegung in Schnittserien ausserdem sehr wohl geeignet, in Fällen, da es auf den Besitz des ganzen Randwulstes nicht ankommt. Aber auch die Gestalt der Keimböhle lässt sich darauf sehr schön übersehen und es ergibt wiederum die Betrachtung mit mittleren Vergrösserungen bei auffallendem Licht die ganz sichere Entscheidung, dass, wie es bereits GÖTTE hervorgehoben hat, die Elemente, welche in bekannter Weise auf dem Keimböhlenboden des frisch gelegten Eies sich vorfinden, nach der Wirkung mehrerer Brütstunden oft reichlich vermehrt vorgefunden werden. Hat man einmal der Randstellung des Primitivstreifens seine Aufmerksamkeit gewidmet, so ist es leicht, auch an Keimscheiben, die in ihrer Entwicklung noch nicht bis zu dessen Bildung vorgeschritten sind, Unterschiede der Massenvertheilung wahrzunehmen, die man ohne eingehendere Prüfung aller Verhältnisse geneigt sein möchte, als Vorläufer der Primitivstreifenbildung zu betrachten. Und statt sofort auf eine genauere Schilderung der Lagenverhältnisse und der Zusammensetzung des Primitivstreifens einzugehen, erscheint es passender, mit jenem Stadium zu beginnen, in welchem ein Randwulst gerade gebildet ist, die Mittelscheibe (Area pellucida) jedoch aus einem randständigen, kleineren, dichteren und einem minder dichten, grösseren, unmittelbar anstossenden Bezirk besteht. Dieses Stadium pflegt vorhanden zu sein mit der Legung des Eies.

Man sollte glauben, dass bei der fast gleichzeitig von mehreren Seiten neuerdings angestellten wiederholten Untersuchung der frisch gelegten Keimscheibe des Hühnchens übereinstimmendere Ergebnisse zu erwarten gewesen wären. In mehreren wichtigen Verhältnissen immerhin lässt sich ein Fortschritt gegenüber früheren Befunden nicht verkennen; auch darf mehreres als erledigt betrachtet werden. Wenn Mehrere dasselbe Object beobachten, pflegt aber schon der

verschiedene Gesichtspunct dieses oder jenes Verhältniss mehr in den Vordergrund der Beobachtung treten zu lassen, während ein anderes an Bedeutung verliert oder übersehen wird. Worauf ich selbst, abgesehen von dem Bildungsmodus der Keimscheibe, beharren zu müssen glaube, sind folgende Punete, vor deren Aufzählung ich eine nochmalige Beschreibung der bekannten Verhältnisse des Ectoderm und Entoderm nicht nöthig zu haben glaube.

- 1) Als erster derselben sei hervorgehoben, dass die Keimscheibe des frisch gelegten befruchteten Hühnereies keine Kreisfläche, sondern eine elliptische Fläche darstellt. Diese Form habe ich zu oft gesehen und gemessen, als dass an einen Zufall gedacht werden könnte. Der reife noch unbefruchtete Keim dagegen hat eine Kreisform, in deren Centrum das Keimbläschen ganz oberflächlich einer Vertiefung des Dotters aufliegt. Die lange Axe der Ellipse pflegt sich zu der kurzen zu verhalten wie 33:30. Misst demnach der grosse Durchmesser der Scheibe 3,3 Mm., so finden wir den kleinen zu 3 Mm. Der lange Durchmesser der Scheibe liegt mit Bezug auf die lange Axe des ganzen Eies senkrecht zur letzteren.
- 2) Die Keimscheibe zeigt häufig schon in diesem Stadium, in andern Fällen erst in den ersten Brütstunden, innerhalb des Bezirkes der Mittelscheibe, einen spaltförmigen, serumgefüllten Zwischenraum zwischen Ectoderm und Entoderm. Er ist hervorgegangen aus dem Ursaftlückensystem, welches den Keim in seinem Maulbeerstadium durchzieht. Dieser Spalt findet sich bereits naturgetreu abgebildet in OELLACHER'S Beiträgen zur Furchung des Hühnereies. Im Bereich der späteren Körperaxe ist in dieser Beziehung ein Unterschied gegenüber den seitlichen Theilen nicht vorhanden.
- 3) Das Entoderm besitzt in dem einen Falle reichlicher, in anderen nur spärlich, neben den die Hauptmasse ausmachenden kernhaltigen Zellen hie und da zerstreut grobkörnige Kugeln, in welchen ein Kern auf keine Weise sichtbar gemacht werden kann, auch nicht durch Methoden, welche an anderen Orten den Kern auf vollkommene Weise hervortreten lassen. Diese Kugeln entsprechen ganz den bekannten Elementen auf dem Keimhöhlenboden, auf welchem übrigens auch echte kernhaltige Zellen vorkommen. Ob jene späterhin oder nie einen Kern erhalten, muss zweifelhaft bleiben.

- 4) Was den Randwulst des Entoderm betrifft, so entsteht derselbe zum Theil durch Verschiebung der Furchungskugeln (KÖLLIKER), sodann durch fernere Theilung dieser Furchungskugeln, zum Theil aber auch durch Weiterfurchung des Dotterwalles, d. i. der Unterlage des Randwulstes, welche als eine Uebergangszone des weissen Dotters in den feinkörnigen Bildungsdotter zu betrachten ist. Man findet in dieser Uebergangszone dieselben hellen, mit runden glänzenden Inhaltskügelchen versehenen Elemente, wie in etwas grösserer Tiefe der grosskugelige weisse Dotter sie besitzt; im Dotterwall pflegen diese Formelemente durchgängig nur kleiner zu sein. Ausser diesen Elementen aber findet man je nach dem Schnitt und Keim reichlicher oder spärlicher echte freie Kerne, um welche herum Dotterwallmasse mehr und mehr sich abgrenzt und zu Zellenbildungen führt, die dem Randwulst von unten her sich anlegen und seine Dicke vermehren. Wir werden derselben Bildung auch beim weiteren Wachsthum des Randwulstes in späteren Stadien noch kurz zu begegnen haben.
- 5) Der der Mittelscheibe zugehörige Theil des Entoderm ist von ungleicher Dicke, wenn auch die den beiden Theilen zugehörigen Zellen an Form und innerer Beschaffenheit nicht von einander verschieden sind. Auf dem Flächenbild und bei durchfallendem Licht betrachtet nimmt der dickere Theil etwa ein Drittel des ganzen Flächenraumes der Area pellucida ein und liegt, wie die Berücksichtigung späterer Stadien ergibt, im hinteren Bezirk der Area pellucida, hängt jedoch ununterbrochen mit der angrenzenden Stelle des Randwulstes zusammen. Nach vorn zu grenzt sich der dickere Theil gegen den dünneren in einer halbmondförmigen nach vorn convexen Linie unscharf ab, so dass er ganz allmählig in den dünneren Theil übergeht. Der dünnere Theil ist netzförmig durchbrochen und bildet also eine mit Lücken versehene Platte, in welcher kernlose Dotterkugeln zu liegen pflegen. Der hintere Theil zeigt solche Durchbrechungen nicht oder nur spärlich und macht schon auf dem Flächenbilde den Eindruck mehrschichtiger Zellenlagerung. Er besitzt demnach auf dem Flächenbild etwa die Gestalt eines Halbmondes¹⁾. Er

¹⁾ Diesen dickeren, mit dem Randwulst zusammenhängenden Theil der Mittelscheibe, in Verbindung mit dem darüberliegenden ectodermalen Abschnitt, nannte ich früher einmal embryoplastischen Theil des Randwulstes, wie ich, um Missverständnissen zu begegnen, bemerke.

ist es, von welchem beginnend ich die Schilderung neu aufnehme, bezüglich welcher ich auf die Abbildung eines Längsschnittes, Tafel XXXVII, Figur 1 verweise.

Ein solcher Längsschnitt, welcher die Mitte der Keimscheibe durchschneidet, zeigt nach dem Vorausgegangenen einen hinteren dickeren und einen vorderen dünneren Theil der Mittelscheibe; ja in diesem Falle ist selbst der Randwulst im hinteren Bezirk dicker als im vorderen, ein Verhältniss, welches nicht regelmässig angetroffen wird. Der dickere Theil der Mittelscheibe ist aus dichtgedrängten Zellen zusammengesetzt, welche zwei- bis dreischichtig übereinanderliegen. Mit dem Uebergang dieses Blattes auf den Randwulst findet sich allmählig eine vier- bis fünfschichtige Zellenlage, welche sich über den grösseren Theil des Randwulstes erhält, um am freien Saum des letzteren wiederum verdünnt auszulaufen. Der vordere Theil der Mittelscheibe dagegen, auf der Abbildung rechterseits gelegen, zeigt das untere Blatt durchbrochen und theils aus einer theils aus zwei Zellschichten bestehend. Das obere Keimblatt zieht über beide Abtheilungen in gleicher Weise hinweg.

Es entsteht jetzt die Frage, wie sich die beschriebenen Verhältnisse bei zunehmender Entwicklung der Keimscheibe gestalten werden.

Eier, welche 4 bis 6 stündiger Bebrütung ausgesetzt worden sind, zeigen die Lunula des Entoderm in einem nicht etwa rückgängigen, sondern in einem weiter fortgebildeten Stadium begriffen. Ihre Flächendimensionen haben sich zwar im Zusammenhang mit der geringen Flächenvergrösserung der ganzen Keimscheibe nur wenig verändert. Auch ihre Lage und ihr Zusammenhang mit den übrigen Theilen der Keimscheibe sind dieselben geblieben, wie Fig. 13, Taf. XXXVIII verdeutlicht. Sie hat jedoch an Dicke zugenommen und hebt sich in Folge dessen bestimmter von ihrer vorderen Umgebung ab, die immer noch ein in verschiedenen Fällen verschieden reiches Lückennetz erkennen lässt¹⁾.

Die in Fig. 13 wiedergegebene Keimscheibe wurde, nachdem sie gezeichnet worden war, in Querschnitte zerlegt, besonders auch um zu sehen, ob etwa im Bereich der Lunula nunmehr ein Axentheil in irgend einer Weise gegenüber den Seitentheilen ausgeprägt wäre. Von einem solchen war indess keine Spur wahrzunehmen.

¹⁾ Ein theilweise brauchbares Flächenbild dieses Stadiums findet sich bei W. His, Erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Tafel XII.

Die Wichtigkeit, welche man theoretisch einem von Anfang an vorhandenen dichteren Zusammenhang der beiden primären Keimblätter in der späteren Längsaxe des Embryo beilegen zu müssen glaubte, erledigt sich hiermit von selbst.

Das Ectoderm, im ganzen Bezirk der Mittelscheibe nirgends eine innigere Beziehung zum Entoderm besitzend, streicht glatt über letzteres hinweg, durch eine feine Spalte von ihm getrennt. Fig. 2, Taf. XXXVII. Entsprechend der veränderten Schnittführung wird das Entoderm eine andere Beschaffenheit zeigen, als es auf dem vorherbeschriebenen Längsschnitt der Fall war. Querschnitte durch das vordere Feld der Mittelscheibe werden ein dünnes, durchbrochenes Entoderm sehen lassen; solche durch die Lunula dagegen werden verschiedene Bilder geben, je nachdem sie aus deren vorderem oder hinterem Theil stammen. Fig. 2 gibt einen Querschnitt durch die Mitte der Lunula. Abgesehen von der bekannten nunmehrigen Beschaffenheit des Ectoderm liegt hier ein Entoderm vor, welches im Bereich der Mittelscheibe aus einer gedrängten Schicht von 3 bis 4 Zellen Mächtigkeit besteht, welche jederseits in den noch dickeren Randwulst übergeht. Alle diese Zellen sind übereinstimmend beschaffen, von ovaler Form, und zeichnet sich insbesondere die unterste Lage durch nichts von den darüber liegenden aus. Diese wie jene liegen mit ihrem längeren Durchmesser parallel den Flächen der Keimscheibe, senkrecht zum Längsdurchmesser der pyramidalen Ectodermzellen.

Mit 9stündiger Bebrütung endlich pfllegt sich das Bild der Embryonalanlage in entschiedener Weise geändert zu haben. In der inzwischen vergrößerten Keimscheibe tritt der Primitivstreif auf, als ein im frischen Zustand schmales weisses Feld die Area pellucida von einer Randstelle aus bis in die Nähe ihres Centrums durchziehend.

An gehärteten Keimscheiben und auf dem Flächenbild untersucht erscheint der Primitivstreif bei schief auffallendem Licht als ein leicht über die Keimscheibenfläche sich vorwölbender, geradlinig verlaufender Längswulst, dessen vorderes, das Centrum der Area pellucida wie gesagt im Anfang seines Auftretens nicht ganz erreichendes Ende steiler oder stumpfer abgerundet ist. Die Breite des Primitivstreifens bleibt in seiner ganzen Länge annähernd dieselbe, mit Ausnahme des hinteren Endes, welches an Breite zusehends gewinnt, sich dabei abflacht und in dieser Weise den Randwulstbezirk der Keimscheibe nicht allein berührt, sondern wie Querschnitte ergeben, noch eine kleine Strecke weit in diesen hinein sich fortsetzt. Oefters

gewinnt es den Anschein an dem bei auffallendem Licht untersuchten Primitivstreifen, als laufe derselbe mit seinem hinteren Ende in zwei mittelwärts übrigens, zusammenhängende Schenkel aus, welche sich jederseits an den vorbeistreichenden centralen Randwulstbogen anlegen. Auch hiefür gibt die Berücksichtigung der Querschnitte die genügende Erklärung, indem die Seitentheile des Primitivstreifens alsdann abwärts verdickt erscheinen, ohne dass eine Primitivrinne vorhanden wäre. Die Zellen des gesammten das Vorderende des Primitivstreifens umgebenden Feldes der Area pellucida pflegen sowohl jetzt als auch bei weiter fortgeschrittener Entwicklung eine deutlich ausgesprochene, schöne, radienförmige Gruppierung zu dem Vorderende zu zeigen, ganz das Bild einer Strahlenkrone versinnlichend.

Bei derselben Betrachtungsweise der Unterfläche der Keimscheibe erscheint der Primitivstreif gleichfalls als Längswulst, und zwar deutlicher ausgesprochen als bei dorsaler Ansicht.

Bei durchfallendem Licht, am aufgehellten, ausgeschnittenen Präparat, wird der Primitivstreif als eine hinten sich verbreiternde und in convexem Bogen abschliessende dunklere, dichtere Platte wahrgenommen.

Ist einmal der Primitivstreif gebildet, so folgt unmittelbar darauf die Bildung der Primitivrinne. Sie durchzieht den Primitivstreif anfänglich als leichte Furche, einen grösseren Abschnitt seines hinteren, einen kleinen seines vorderen Endes frei lassend. Nach vorn sah ich sie öfters abgeschlossen wie durch eine leichte Querfurche, in deren Mitte sie einlief. Der vor dem Vorderrande der Primitivrinne liegende vorderste Theil des Primitivstreifens ist die erste Spur eines allmählig länger werdenden Fortsatzes, des »Kopfes«, »Kopffortsatzes« des Primitivstreifens.

An Flächenbildern weiter entwickelter Stadien des Primitivstreifens ist insbesondere seine Längenausdehnung auffallend. Sie ist bewirkt einmal durch die Ausbildung des Kopffortsatzes, sodann selbstverständlich durch expansives, auf alle Zellen vertheiltes Wachstum der ganzen Anlage des Primitivstreifens selbst; endlich aber auch durch eine sehr auffallende Verlängerung nach hinten. Schon anfänglich erstreckt sich das hintere breite, abgerundete Ende des Primitivstreifens, welches der »Schwanzknospe«, »Randknospe« der Knochenfische homologisirt werden kann, in den Randwulstbezirk hinein, wie bereits bemerkt; dieser, der Beobachtung leicht entgehende oder vielleicht für unbedeutend gehaltene Theil des Primitivstreifens erreicht nach und nach eine beträchtlichere Länge, immer

seine nach hinten convex abgerundete Gestalt bewahrend. Woraus diese, dem Randwulst aufliegende Schwanz- oder Randplatte des Primitivstreifens besteht, werden alsbald Querschnitte zu zeigen haben. Hier ist nur zunächst noch hervorzuheben, dass sie allmählig wieder in die Area pellucida gelangt, in der Weise jedoch, dass ihr hinterer Rand noch auf lange Zeit an das Randwulstgebiet anstösst. Die Wiedergewinnung der Area pellucida erfolgt jedoch nicht dadurch, dass der Primitivstreifen etwa nach vorn sich vorschöbe, sondern dadurch, dass die von unten her deckenden Randwulsttheile allmählig zurück- und aneinanderweichen, möglicherweise zur Resorption gelangen. Dies gibt die Veranlassung zu der birnförmigen Erweiterung der Area pellucida nach hinten. Das Wachsthum des Primitivstreifens nach hinten, seine Verlängerung nach hinten ist so leicht zu constatiren, zugleich aber auch von solcher Bedeutung, dass man sich wundern muss, wie wenig Gewicht auf diese Verhältnisse gelegt zu werden pflegt.

Wie mit dem Primitivstreifen, verhält es sich bei zunehmender Entwicklung mit der Primitivrinne, ausgenommen im Kopffortsatz des Primitivstreifens, der höchstens schwache Andeutungen einer Primitivrinne hier und da erkennen lässt. Sie verlängert sich aber gleichfalls mit dem expansiven Wachsthum des Primitivstreifens und insbesondere durch ihr allmähliges Uebergreifen auf weiter rückwärts gelegene Theile des Primitivstreifens und schliesslichen Eintritt auf dessen Randplatte selbst. An das Randwulstgebiet anstossend findet man sie auf gelungenen Präparaten selbst noch bei Embryonen vom Anfang des dritten Brüttagcs.

Auch die Primitivrinne schreitet zu einer gewissen Zeit in das Randwulstgebiet vor und gelangt mit dem Primitivstreifen wieder in die Area pellucida. Ihre wechselnde Tiefe kann nur an Querschnitten nachgewiesen werden. Ihr hinterer Abschnitt weicht nicht selten etwas zur Seite aus und zeigt auch häufig mehr oder weniger zahlreiche zickzackförmige Knickungen. Sie wird nach rückwärts allmählig seichter und breiter; mehreremal sah ich sie in einer auf dem Randwulstgebiet liegenden flachen und runden muldenförmigen Vertiefung endigen. Bis zum äussersten Saum der Keimscheibe konnte sie in keinem Falle verfolgt werden, sondern sie verliert sich je nach der Ausbreitung der Keimscheibe von deren Saum wenig oder weiter entfernt. Auf eine merkwürdige Einkerbung des äussersten Saumes der Keimscheibe möchte ich jedoch nicht unterlassen gleich jetzt hinzuweisen. Sie befindet sich dort, wo die in Gedanken nach hinten fortge-

setzte Primitivrinne den Keimsaum schneidet. Eine getreue Abbildung dieser Randkerbe, wie man sie nennen kann, die nicht beständig vorkommt, aber doch hier und da gesehen wird, gibt bereits PANDER¹⁾, von einem Ei von 16 Stunden. Sie stellt, um es gleich hier zu bemerken, das ideale hintere Ende der Primitivrinne dar. Flächenbilder vorgertückterer Stadien zu untersuchen, in welchen die Erhebung der Medullarplatten bereits im Gange ist und die Urwirbel zu erscheinen beginnen, liegt jenseits der durch meinen Zweck gezogenen Grenze. Die Beziehungen der Primitivrinne zur Medullarrinne finde ich vollständig den Angaben KÖLLIKER's entsprechend. Auf das Schicksal der Primitivrinne dagegen ist später noch Bezug zu nehmen.

Vor Allem aber drängt sich jetzt die Frage auf nach dem Verhältniss der Lunula zum Primitivstreif. Vergleicht man die Flächenbilder beider Bildungen, so sind die durch wenigstündige Mehrbebrütung vorgegangenen Aenderungen gross genug; doch wird man vorläufig wenigstens sehr geneigt sein, in dem Primitivstreif den Abkömmling der Lunula zu erblicken und anzunehmen, er sei entstanden durch eine Zusammendrängung seitlich gelegener Zellen der Lunula nach deren Längsdurchmesser hin. Es ist jedoch Vorsicht geboten, auf in mancher Hinsicht trügerische Flächenbilder allein sein Urtheil zu stützen.

Aber auch das Studium von Querschnittreihen, in welche die Primitivstreifen verschiedener Ausbildung von mehreren Beobachtern zerlegt wurden, hat zu den verschiedenartigsten Deutungen Veranlassung gegeben. Die eingehendsten Bearbeitungen erfuhr dieser Gegenstand von GÖTTE²⁾ und KÖLLIKER und stellen die beiderseitigen Ergebnisse gewissermassen die Extreme der Anschauungen dar, welche bis dahin über diesen Theil hervorgetreten sind.

GÖTTE vertritt die Bildung des Primitivstreifens durch active Zusammendrängung, Wanderung seitlicher Zellen zur Mitte; KÖLLIKER im Gegentheil diejenige der Entstehung in loco, durch Wucherung des Ectoderm in der Gegend des zukünftigen Primitivstreifens, mit folgender centrifugaler, allseitiger Vorschlebung zwischen beiden Blättern und dadurch bewirkter Mesodermbildung.

Zwischen diesen beiden Extremen glaube ich eine Mittelstellung einnehmen zu müssen. Es liegt nicht in meiner Absicht, alles historische Material weiterhin kritisch zusammenzustellen, welches in vielfachen Abstufungen zwischen jenen Extremen sich bewegt; ich

¹⁾ Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Hühnchens im Ei. Taf. I, Fig. 4, c.

²⁾ M. SCHULTZE's Archiv. Bd. X.

werde bloß meine eigenen Beobachtungen den übrigen kurz hinzufügen und weise in Bezug auf Historisches auf die Darstellungen jener beiden Autoren hin.

Wie Letztere gleichmäßig betonen, zeigt der Kopffortsatz des Primitivstreifens auf Querschnitten eine vollständige Sonderung des Ectoderm von der unterliegenden, mit dem Entoderm dicht verbundenen mesodermalen Zellenmasse, sowohl im Beginn seiner Bildung als späterhin, wenn er eine ansehnliche Länge besitzt. Der ganze übrige Theil des Primitivstreifens dagegen zeigt zu einer Zeit, da noch keine oder nur die ersten Spuren oder eine vollkommen ausgebildete Primitivrinne vorhanden ist, eine solche Trennung nicht, vielmehr geht daselbst, wie KÖLLIKER gegen GÖRTE richtig bemerkt, das Ectoderm ohne jede Grenze in die unterliegende Zellenmasse über. Ebensowenig aber ist sowohl am Kopffortsatz als im Körper des Primitivstreifens anfänglich eine Sonderung des Entoderm vor der intermediären Zellenmasse zu bemerken; doch erfolgt die Sonderung des Entoderm als einer einschichtigen aus platten Zellen bestehenden Membran früher als es bei dem Ectoderm der Fall ist.

Nach KÖLLIKER würde das übrige Entoderm der Mittelseibe, soweit es also seitlich und vor dem Primitivstreifen liegt, gleichfalls nur aus einer einzigen Zellenreihe bestehen, zwischen ihr und dem Ectoderm aber anfänglich keine weiteren Zellen anzutreffen sein, solche vielmehr erst später vom Primitivstreifen aus dahin gelangen. Es ergibt sich nun aber, dass zwischen Ectoderm und Entoderm in den Seitentheilen der Area pellucida theils vereinzelt, kernlose, grobkörnige Kugeln, insbesondere aber auch theils mässig zerstreut, theils in kleinen Gruppen liegende Zellen von rundlicher oder ovaler Form vorkommen, welche zumeist dem Entoderm aufliegen, zum Theil aber auch dem Ectoderm näher stehen. Die grobkörnigen Kugeln betrachte ich nicht als eingewanderte, sondern als den bezüglichen Orten schon ursprünglich zugehörige Bildungen, die schon in der unbebrüteten Keimscheibe auf, innerhalb oder unter dem Entoderm vorkamen und wohl der Auflösung anheimfallen. Jene Zellen aber sind auch schon vorhanden zur Zeit der ersten Bildung des Primitivstreifens und kann somit an eine Abstammung derselben von den Seitentheilen des Primitivstreifens nicht gedacht werden.

Ich glaube vielmehr, diese Zellen für Reste der frühern Linnula halten zu müssen, von welcher bei KÖLLIKER sich keine Erwähnung findet. Sie hat sich in zwei Lagen gesondert, deren obere seitlich jene Reste darstellen; mittelwärts dürfte ein Theil in die Bildung

des Primitivstreifens aufgegangen sein. Die untere Lage ist eben Darmdrüsenblatt. Der Haupttheil des Primitivstreifens dagegen macht sich in der That als ectodermale Wucherung geltend, wie der allmälige Uebergang des grössten Theiles der Verdickung in die beiden Seitentheile des Ectoderm nachweist. Als eine solche ectodermale Wucherung erscheint auch die Randplatte des Primitivstreifens.

Indessen ist eine sichere Entscheidung der vorliegenden Verhältnisse schwierig genug, insoweit sie sich auf die Bildungsheerde des Mesoderm beziehen. Glücklicherweise bedarf es zu meinem Ziel nicht sowohl einer unanfechtbaren Ableitung des Mesoderm aus einem oder mehreren Theilen des grossen Ringes, welchen Ectoderm und Entoderm in ihrer einfachsten Gestalt darstellen; als vielmehr einer Auseinandersetzung der räumlichen Beziehungen des Primitivstreifens und der Primitivrinne zur Keimscheibe einerseits, andererseits zum späteren Embryo. Erstere Frage kann als erledigt betrachtet werden; aber auch über letztere kann kein Zweifel herrschen.

Man ist gewöhnt, den Primitivstreifen in seiner Bedeutung für den Embryo nicht hoch genug anschlagen zu können, ja ihn selbst zu einer gewissen Periode für den Embryo zu halten. Selbst wenn man die axiale Verdickung des Ectoderm nebst dem Streifen des Entoderm, soweit er dieser Verdickung entspricht, unter der Bezeichnung Primitivstreifen versteht, so ist doch Primitivstreifen und Embryonalanlage nicht dasselbe, vielmehr ist letztere ausgedehnter. Wir wissen, dass der Primitivstreifen gegenüber den seitlichen Theilen der Area pellucida ausgezeichnet ist durch das Vorhandensein einer Zellenmasse, welche als Mesoderm Verwerthung finden soll. Die Ausdehnung dieser Mesodermanlage wird als Index für die Embryonalanlage, die viel wesentlicher und früher aus Ectoderm und Entoderm besteht, von vornherein nur mit grosser Behutsamkeit Benutzung finden können. Ectoderm und Entoderm können möglicherweise Strecken überspannen, welche die bedeutungsvollsten der gesammten Embryonalanlage sind, aber es ist nicht nothwendig, dass das Mesoderm sich von Anfang an oder später ebensoweit zwischen beiden erstreckt oder bis zu jener Grenze sich verdichtet zeige. Das Mesoderm kann in dieser Beziehung eine höchst untergeordnete Rolle spielen, die grundlegenden Blätter der Embryonalanlage aber und mit diesen der wichtigere Theil der Anlage vorhanden sein; die mesodermale Verdickung muss nicht Ausdruck der Embryonalanlage sein.

Diese Unterscheidung ist nicht ganz gleichgültig, vielmehr führt ihre Nichtbeachtung zu tiefgreifenden Verschiedenheiten. So ist es mir

unverständlich, wenn KÖLLIKER, auf das spätere Wachsthum des Kopffortsatzes des Primitivstreifens gestützt, sich der Anschauung nähert, als ob vom Leibe des Vogels in erster Linie nur der Rumpf sich anlege, aus welchem dann in zweiter Linie erst der Kopf hervorwachse.

Es gilt aber hier, dass der Kopffortsatz des Primitivstreifens nichts anderes ist, als Mesodermanlage, welche zwischen den bereits vorhandenen Kopfbezirk des Ectoderm und Entoderm hineinwächst. Nur das Mesoderm des Kopfes legt sich später an, insoweit es den Kopffortsatz des Primitivstreifens betrifft, nicht aber der Kopf selbst, der mit dem Rumpf in seinen wesentlichsten Blättern eine gleichzeitige Bildung ist, in Bezug auf Ausbildung des Ectoderm den Rumpf sogar übertrifft.

Wir werden uns also nach anderen Kriterien umsehen müssen, welche den Embryo unabhängig vom Primitivstreifen zu begrenzen gestatten. Solche sind anfänglich nicht vorhanden, die Unterscheidung zwischen Embryo und ausserembryonalem Bezirk der Area pellucida wird erst gesichert durch das allmälige Auftreten einer den Primitivstreifen in weitem Bogen umkreisenden Rinne, welche zuerst die Anlage des Kopfes, dann die Anlage des Rumpfes, schliesslich auch den Schwanztheil des Embryo nach aussen abgrenzt, so jedoch, dass das hintere Ende der Primitivrinne jenseits derselben liegen bleibt. Schon PANDER kennt dieselbe und bildet sie von Längs- und Querschnitten schematisch ab. W. HIS nennt sie Grenzrinne. Da sie die erste Spur der Nabelabschnürung des Embryo darstellt, würde sie nicht unpassend Nabelrinne genannt werden können. Vor dem Kopfe schon in der zweiten Hälfte des ersten Brüttagcs sichtbar, tritt sie am hinteren Leibesende erst gegen Ende des zweiten Tages deutlich hervor. Fig. 16, Taf. XXXVIII.

Hiermit glaube ich die Randstellung der wechselnden Formen der Embryonalanlage, von ihrer ersten unbestimmteren Andeutung durch die Lunula des unbebrüteten Eies, ihrer bestimmteren Bezeichnung durch den Primitivstreifen und die Primitivrinne, bis zur endlichen Abgrenzung des Embryo genügend beleuchtet zu haben. Es würde leicht sein, die Randstellung noch weiter zurück zu verfolgen, doch bedarf es dessen nicht. Anfänglich mit dem Randwulst zusammenhängend, trat sie in dessen Bezirk mit ihrem hinteren Ende selbst ein, um allmähig unter Zurückweichen des Randwulstes aus dessen Gebiet völlig heraus zu treten und sich soweit von ihm zu lösen, dass nur die Primitivrinne noch mit ihrem Endabschnitt auf die frühere Lage hinzeigte.

2. Bedeutung der Randstellung.

Die äussere Form und innere Beschaffenheit des peripherischen Saumes der Keimscheibe, der Urmundlippe, in den verschiedenen Stadien der Dotterumwachsung wurde an anderem Ort geschildert und beziehe ich mich hierauf sowie auf die beigegebenen Abbildungen. Eine Auseinandersetzung verdient an dieser Stelle noch das Verhältniss des Mesoderm zum Urmund (Blastoporus VAN BENEDEN). Es handelt sich nämlich darum, zuzusehen, ob das Mesoderm an der totalen Dotterumwachsung Theil nehme oder nicht. Meine auf dies Verhältniss gerichteten Beobachtungen gestatten eine bejahende Entscheidung. Man vergleiche Fig. 8, Taf. XXXVII.

Das Mesoderm hält sich nach der Bildung der Vena terminalis in seinem peripherischen Fortschreiten hart an die Aussenwand dieser Vene. Wenn letztere als solche allmählig zurückzutreten beginnt, dringt die Blutgefässbildung nichtsdestoweniger immer weiter über die Keimhaut vor, ohne jedoch vollständig, selbst nach dem Verschlusse des Urmundes, letzteren je zu erreichen; es bleibt vielmehr ein kleiner, rundlicher Bezirk bekanntlich von Gefässen frei.

Untersucht man den Keimsaum kurz vor dem Verschlusse des Urmundes, so besteht er blos aus dem Ectoderm und Entoderm, deren jedes einen mehr oder weniger stark ausgeprägten Wulst bildet. Ebenso verhält sich die Sache noch gleich nach eingetretener Verschlussung, welche letztere seltsamer Weise um so langsamere Fortschritte zu machen pflegt, je näher die Urmundlippen aneinanderrücken.

Während dieses langsamen Vorrückens aber hat das Mesoderm Zeit gewonnen, weit näher gegen die Peripherie vorzudringen als es sonst möglich gewesen wäre. Nach eingetretener Verschlussung, am fünften oder sechsten Tage schiebt sich eine einreihige platte Zellschicht immer weiter zwischen Ectoderm und Mesoderm vor, bis schliesslich eine vollständige Umgürtung des Entoderm erreicht ist. Die Loslösung des letzteren von dem Ectoderm einzuleiten und eine Hülle des Entoderm zu liefern scheint die Bestimmung dieses Blattes. Es vertritt das Darmfaserblatt; eine entsprechende ectodermale Lage gelangt nicht zur Entwicklung. Als Darmfaserblatt bekleidet es den gefässlosen Theil des Dottersackes, mit welchem es späterhin in die Bauchhöhle des Hühnchens zu gelangen scheint. Auch das Mesoderm bildet demnach schliesslich eine vollständige Blase.

Auch in Bezug auf das spätere und frühere Wachsthum des

Randwulstes sei es gestattet, eine sich hier anschliessende Bemerkung beizufügen.

Das oben von mir behauptete Vorkommen freier Kerne im Dotterwall, der Unterlage des Randwulstes, findet sich nicht blos an Keimen frischgelegter Eier, sondern noch später, zur Zeit der Bildung des Primitivstreifs und der Primitivrinne; ja jenseits des freien Randwulstsauces begegnete ich ihnen noch an Keimscheiben vom 3. Tage, wie ich alsbald zeigen werde.

Längs der ganzen Ausdehnung des Randwulstes von Keimen mit wohlausgeprägter Primitivrinne bemerkt man auf Querschnitten die genannten Kerne theils näher, theils entfernter von der Unterflache des Randwulstes, in gewissen, meist unregelmässigen Abständen aufeinanderfolgend, so jedoch, dass an einzelnen Stellen dichtere Gruppen, ja kleine Kernhaufen, vorkommen. Ihre Form ist meist oval, ihre Grösse = 4 bis 9 μ , der Inhalt klar mit wenig eingestreuten Körnern und einem meist deutlich wahrnehmbaren, in Carmin stark sich färbenden Kernkörperchen; ihre Hülle ist eine zarte Membran. Ihre nächste Umgebung zeigt nicht selten eine feiner körnige Beschaffenheit als sie dem Dotterwall an sich zukommt. Das Vorkommen dieser Kerne erinnert an ähnliche Erscheinungen, die vom Dotter der Knochenfische und Selachier beschrieben worden sind. Ob sie sich frei an Ort und Stelle bilden, ob sie von Randwulstkernen abstammen, lässt sich schwer entscheiden. Sie machen im Allgemeinen den Eindruck eines Restes gehemmter totaler Furchung, wenn auch deutliche Zellenabgrenzungen in der Regel nicht wahrgenommen werden können. Doch fehlt es keineswegs an Andeutungen zu solchen und gerade in nächster Nähe des Randwulstes selbst. Dass von ihnen ausgehende Zellenbildungen dem Randwulst von unten her sich anlagern und verstärken, hierfür spricht das bei sorgfältiger Beachtung unschwer wahrzunehmende, stellenweise buchtige Ansehen der unteren Randwulstlinie und die Verdickung des Randwulstes. Diese Vorsprünge des letzteren in den Dotterwall können gar nicht einfacher gedeutet werden als dadurch, dass neue Zellen von unten her allmählig sich anlagern. Ich nannte dies die Durchwachsung des weissen Dotters von Seiten des Randwulstes, eine active Betheiligung des Randwulstes dabei voraussetzend. Ein diese Verhältnisse zeigender Randwulst vom Stadium der Primitivrinne ist Fig. 4, Taf. XXXVII abgebildet.

Aber auch jenseits des Randwulstsauces konnten wiederholt echte freie Kerne innerhalb des oberflächlichen weissen Dotters, in

einiger Entfernung von der Dotterhaut wahrgenommen werden. Auch hier wiederum zeigte sich in nächster Umgebung der einzelnen Kerne oder kleinen Kernhaufen feinerkörniges Protoplasma, mit kleineren und mittleren weissen Dotterkugeln. Ein directer Zusammenhang mit dem freien Keimrand ist dabei durchaus nicht vorhanden, vielmehr liegt ein ansehnlicher Abstand zwischen dem Keimrand und diesen Kerngruppen, welchen gemeiner weisser Dotter einnimmt. An eine künstliche Verschleppung ist gar nicht zu denken. Ihrer Lage und der körnerreichen Beschaffenheit des umgebenden Protoplasma nach zu urtheilen, würden dieselben dem Gebiete des Randwulstes, nicht dem Ectoderm zuzurechnen sein. Die ganze Erscheinung macht den Eindruck, als hätten wir es hier wie im vorhergenannten Fall mit einer Art superficieller Furchung zu thun, die sich an die Furchung des Keims direct anschlüsse. Oder was sollte aus jenen Kernen werden? Ob nun in der That das Dicken- und Flächenwachsthum des Entoderm mit solcher Bildung theilweise im Zusammenhang steht, werden weitere Beobachtungen zu lehren haben.

Nicht ohne tieferen Grund stelle ich den nachfolgenden Erwägungen diese beiden Beispiele totaler und weit fortgeschrittener Dotterumwachsung der Keimscheibe voran. Denn es dürfen spätere Stadien der Umwachsung nicht gänzlich unberücksichtigt bleiben bei dem Versuche, die Embryonalanlage mit dem Keimrand in innere Verbindung zu bringen. Es könnten Zweifel bestehen, ob man sich bei einem solchen Versuche auf eine so unfertige Keimscheibe beziehen könne, wie sie in der Anfangszeit der Bebrütung vorliegt. Man könnte es für nothwendig erklären wollen, nur die fertige Keimscheibe, die nach der Dotterumschliessung zur zweiblättrigen und bald dreiblättrigen Blase geworden, zum Ausgangspunct zu wählen. Und hier ist in der That von einer Randstellung der Embryonalanlage keine Spur mehr zu bemerken. Die Berechtigung eines solchen Einwandes könnte aber von vornherein schon mit dem Hinweis bestritten werden, dass die Grösse des Nahrungsdotters allein die Keimhaut zu einer solchen Flächenausdehnung nöthigt, welche das frühere Verhältniss völlig aufzuheben vermag. Aber auch ausserdem würde diesem Einwand die innere Berechtigung fehlen, wie sich im weiteren Verlauf dieser Betrachtung von selbst ergeben wird.

Schon zu Beginn wurde der hohe und unersetzliche Werth der Vergleichung embryologischer Formenbildung hervorgehoben. Nichts Anderes lässt das Wesentliche vom Unwesentlichen sicherer und

rascher unterscheiden, nichts Anderes die Bahn der Untersuchung bestimmter vorausbezeichnen. Mit Unrecht für bedeutungsvoll gehaltenes führt sie auf seinen wahren Werth zurück; das ohne ihre Führung Zurückgebliebene und Verhüllte erhebt sie in ungeahntes Licht. Anfänglich selbst absichtslos, dem natürlichen Drang entsprechend thätig, sucht sie alsbald bewusste Verwendung. Sie stellt immer neue Räthsel, die sie selbst wiederum der Lösung entgegenführt. Unsere eigene Gestalt wird sie auseinanderlegen und wir werden sie verstehen lernen. Ihr verdankt die Embryologie die gegenwärtige Höhe und Bedeutung.

Von Wirbelthieren sind für jetzt zu einer Vergleichung verwendbar Vertreter aller Klassen mit Ausnahme der Säugethiere. Es liegen jedoch bereits Anzeichen vor, dass auch letztere einem homologen Plane folgen.

Von Knochenfischen und vom Frosch, deren Entwicklung ich aus eigener Anschauung kenne, habe ich die entsprechenden Stadien Fig. 10—11, Taf. XXXVII dem Hühnchen gegenübergestellt.

Auf die bedeutende Uebereinstimmung der wichtigsten Verhältnisse mit den Knochenfischen ist schon öfters hingewiesen worden. Die Randstellung der Embryonalanlage, Primitivstreifen- und Rückenfurcbenbildung findet sich in wesentlich gleicher Anordnung auch bei den Selachiern, wie BALFOUR'S Untersuchungen neuerdings bestätigt haben. Bei den Knochenfischen ist die Randstellung in gewisser Beziehung eine dauernde, insofern die sich schliessenden Urmundränder mit dem hinteren Körperende in Verbindung bleiben, in dasselbe übergehen. Bei den Selachiern dagegen löst sich das hintere Ende des Körpers von den Urmundlippen ab, lange bevor der Schluss des Urmundes erreicht ist. Sie stimmen in diesem Verhalten auffallend mit dem Hühnchen überein; auch bei diesem fand sich die Randstellung der Embryonalanlage und die später folgende allmälige Loslösung vom Rande.

Beim Frosche sehen wir die Primitivrinne und mit ihr die Embryonalanlage in directer Verbindung mit dem Urmund, der Ruseonischen Oeffnung; desgleichen bei den Cyclostomen. Hier wird es schon deutlich, dass es nicht sowohl die Randstellung der Embryonalanlage ist, auf welcher der Schwerpunkt ruht, sondern dass ein tieferliegendes Princip zu Grunde liegt, dessen Durchführung unter bestimmten äusseren Verhältnissen die Randstellung im Gefolge hat.

Man kann dasselbe auf zweierlei Weise ausdrücken. Mit Bezug auf Höhlen und Furchen macht es sich geltend als Fortsetzung

der Entodermeinstülpung oder Urdarmhöhle auf den Rücken des Keimes; mit Bezug auf die Substanz dagegen als Ueberführung der Urmundlippen auf den Rücken des Keimes, zur Gestaltung des Embryo. Euaxes einerseits, Aseidien und Amphioxus andererseits geben die reinsten Bilder des ganzen Processes.

Ueber letzteren hat sich vor mehreren Jahren KOWALEWSKY¹⁾ zwar kurz, aber mit Schärfe ausgesprochen und führe ich seine Worte um so dankbarer an, als mir durch sie das Verständniss der Entwicklung des Hühnehens und der Knochenfische angebahnt wurde.

In seinen Rückblicken und Vergleichen in Bezug auf die Entwicklung der Würmer sagt derselbe: »Meine neuen Studien (über die Aseidien) ergaben nur, dass die Einstülpungsöffnung sich auf den Rücken des Eies begibt und die sich um dieselbe bildende Rinne zur Rückenrinne sich schliesst; aus der durch Einstülpung gebildeten Zellschicht entsteht das Darmrohr und aus der auf den Rücken sich ziehenden Fortsetzung derselben das Nerven- oder Sinnesrohr. — Beim Amphioxus geht die Einstülpungsöffnung auch auf den Rücken über und die sie umgebenden Ränder schmelzen mit den Rändern der Rückenrinne zusammen, so dass ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Darmdrüsenblattrohre und dem Nervenrohre entsteht, was von mir auch bei den Plagiostomen und dem Frosche gefunden wurde. und sich auch für die Accipenseriden als richtig erwies«.

Es bedarf in der That nur eines kurzen Rückblickes auf das Hühnchen, um die Durchführung desselben Plans auch hier zu erblicken. Die Randstellung der Embryonalanlage erscheint sofort in einem andern Lichté. Was zunächst die Primitivrinne betrifft, so ist die Nähe ihres hinteren Endes am Rande der Keimscheibe, dem Urmund, begreiflich genug. Jene oben schon beachtete Randkerbe der Keimscheibe erhält einen bedeutungsvollen Werth und weist darauf hin, dass nicht bloß ein idealer Zusammenhang zwischen Primitivrinne und Urmund unter allen Umständen anzunehmen sei, sondern dass er sich selbst, wenn auch in selteneren Fällen thatsächlich ausprägen könne. Der Zusammenhang mit dem Urmund schliesst aber auch den Zusammenhang mit der Urdarmhöhle, der BAER'schen Keinhöhle, selbstverständlich in sich ein. Wäre die Keimscheibe des Hühnehens minder flach, so würde der directe Uebergang der Rinne in die Höhle wahrscheinlich viel auffallender

¹⁾ Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. 1871. pag. 29 und 30.

sein. Man kann also sagen, die Primitivrinne, weiterhin aber auch die Medullarrinne des Hühnchens ist nichts Anderes, als die Fortsetzung der Urdarmhöhle auf den Rücken der Keimscheibe; da diese Fortsetzung nur von einer Stelle der Peripherie der Keimscheibe aus erfolgen kann, muss die Primitivrinne randwärts liegen.

So verhält es sich mit Bezug auf Rinne und Höhle. Was aber die Substanzränder der Rinne und Höhle betrifft, so ist durch den Zusammenhang zwischen diesen (der Rinne und Höhle) auch der Zusammenhang jener (der Substanzränder der Rinne und Höhle) constatirt. Mit andern Worten, die Primitivrinnenränder, die man sich bei vollkommen bis in die Keimhöhle und vom Rande bis zum Vorderende gespaltener Primitivrinne vorzustellen hat, sind eine Fortsetzung der Urmundränder; aber nicht allein dies, sondern sie sind vielmehr ein nach vorne gezogener Abschnitt des grossen ursprünglichen Urmundrandes, zu dessen Peripherie auch sie gehören. Beim Hühnchen würde demnach nur ein Theil des Urmundrandes als Embryonalanlage auftreten. Direct nachweisbar ist auch in dieser Beziehung, selbst noch zur vorgerückten Zeit der Ausbildung der Primitivrinne, die über eine längere Zeitstrecke hin fortdauernde Uebernahme hinterer Keimscheibenbezirke in die Embryonalanlage. Die Primitivrinne erscheint nun verhältnissmässig spät; das erste Auftreten des Primitivstreifens ist aber schon gewissermassen zusammengetretener Urmundrand. Je weiter wir in der Entwicklung zurückgehen, sei es bis zum Keim des frischgelegten Eies oder endlich zur Furchung zurück, um so einfacher und anschaulicher werden die Verhältnisse und darf man sich nur die Entstehung der Primitivrinne in Gedanken auf eine etwas frühere Zeit verlegen. Man kann diese Entstehungsweise des Embryo als stomatogene bezeichnen.

Der Vergleichung ist es nur vorthellhaft, wenn man vorziehen sollte, statt der Urmundlippen das ganze Randwulstgebiet einzusetzen. Die ja unlängbar vorhandenen Differenzen betreffen in beiden Fällen nur Nebensächliches, lassen also das Typische unberührt.

Andere entwicklungsgeschichtliche Typen nächster Verwandtschaft zum Vergleich heranzuziehen liegt keine Veranlassung vor.

Der Primitivstreif des Hühnchens würde hiernach zu deuten sein als Embryonaltheil des Urmundrandes; die Primitivrinne, gegenüber der Erklärung KÖLLIKER'S, als Embryonaltheil des Urmundeingangs. Beide Erklärungen aber schliessen sich nicht aus, sondern ergänzen sich gegenseitig.

Z u s a t z.

Vorstehende Arbeit wurde im August d. J. eingesendet.

Mittlerweile erschien in der Zeitschrift für mikroskopische Anatomie, Bd. XIII, Hft. 2, eine Arbeit von A. KOWALEWSKY, in welchem dieser Forscher seine in dem obigen Citat angeführten Gedanken über die fundamentalen Vorgänge der Wirbelthierentwicklung ausführlicher entwickelt. Die von mir in dem Vorausgehenden beschriebene wesentliche Uebereinstimmung des Hühnchens tritt dadurch nur um so schärfer hervor und erscheint jedes Hinderniss meiner Erklärung der Embryonalanlage des Hühnchens als beseitigt.

In einem Aufsatz von W. HIS über Selachierentwicklung (Zeitschrift für Anatomie u. Entwicklungsgesch. von HIS und BRAUNE, II. 2) finden sich KOWALEWSKY'S weit umfassendere vorhergehenden Angaben nicht erwähnt. Meine Erklärung der Entwicklung des Hühnchens (die Primitivrinne gleich Fortsetzung der Entoderminvagination auf den Rücken der Keimscheibe; Sitzungsberichte der naturf. Ges. zu Leipzig, Februar 1876) bezeichnet W. HIS einfach als »unverständlich«, möglicherweise, um später mit andern Worten, vielleicht »Aufreihung«, dasselbe zu sagen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXVII.

- Figur 1. Längsschnitt durch die ovale Keimscheibe eines frisch gelegten Hühner-
eies. Die Zellen des Ectoderm sind in dessen Körper nicht einge-
zeichnet. Das Entoderm zeigt linkerseits einen dickeren Randwulst
als rechterseits. Die linke Hälfte des Entoderm der Area pellucida
ist zellenreicher als die rechte. Die dickere Hälfte des Entoderm
liegt mit Bezug auf die Stellung des späteren Embryo im hinteren
Bezirk der Keimscheibe. ⁶⁵/₁.
- Figur 2. Querschnitt durch die ovale Keimscheibe eines 6stündig bebrüteten
Hühner-
eies, aus dem Bereich der Lunula. Das Entoderm ist hier-
selbst, wiewohl in der Area pellucida gelegen, mehrschichtig und
aus dichtgedrängten Zellen zusammengesetzt, deren Längsdurchmesser
horizontal liegt. ⁶⁵/₁.
- Figur 3. Stück eines Querschnittes durch denselben Keim, aus der vor der
Lunula liegenden Gegend der Area pellucida. Das Entoderm ist
grossentheils einschichtig und besitzt noch Lücken. ⁶⁵/₁.
- Figur 4. Querschnitt durch das Randwulstgebiet und den angrenzenden Theil
der Area pellucida einer 9stündig bebrüteten Keimscheibe, in wel-
cher der Primitivstreifen, aber noch keine Primitivrinne wahrneh-
bar. Im Dotterwall, der Unterlage des Randwulstes, zerstreute echte
Kerne (*n*), um welche Höfe feinkörnigen Protoplasmas. Kleinere
und grössere Vacuolen (*v*); in einer grösseren eine körnige Kugel, die
in ihrer Beschaffenheit mit den kernlosen Kugeln des Keimhöhlen-
bodens übereinstimmt. ¹⁵⁰/₁.
- Unter dem Ectoderm das in 2 Lagen nunmehr gesonderte Ento-
derm. Die obere Lage ist als ein Theil des Mesoderm anzusprechen.
- Figur 5. Stück eines Querschnittes durch den Primitivstreifen des Keimes
Fig. 4, aus der Mitte desselben. ⁶⁵/₁.
- Figur 6. Rand- oder Schwanzplatte desselben Primitivstreifens, als nach den
Seiten allmählig sich verjüngende Verdickung des Ectoderm; darunter
Mesodermzellen und die Zellen des Randwulstes. ⁶⁵/₁.
- Figur 7. Querschnitt durch die Urmundlippe eines 3tägig bebrüteten Hühner-
keims. ¹⁵⁰/₁.
- a) Dotterhaut, zunächst darunter niedergeschlagenes Serum-Eiweiss.
b) Ectoderm; der freie Rand liegt in der Figur rechterseits.

- c) Entoderm, gleichfalls am freien Rand verdickt. Seitwärts von beiden, die Urmundlippe bildenden Rändern ist innerhalb des weissen Dotters eine Gruppe von 5 echten Kernen zu bemerken; noch weiter nach aussen eine zweite Gruppe von 2 Kernen.
- Figur 8. Querschnitt durch den geschlossenen Urmund (Blastoporus) eines 6 tändig bebrüteten Hühnereies. ¹⁵⁰/₁.
- a) Dotterhaut. Sie zeigt eine gefaltete Stelle, wie sie um diese Zeit oft noch viel ausgeprägter vorkommen, ohne Kunstproduct zu sein.
- b) Ectoderm, in einen breiten Endstrang übergehend.
- c) Mesoderm, eine einschichtige Lage platter Zellen.
- d) Entoderm als geschlossener Randwulst.
- Figur 9. Gastrula des Hühnchens mit Urmund und Primitivrinne, schematisch. Der Dotterpfropf ist dunkel gehalten.
- Figur 10. Urmund und Primitivrinne eines Knochenfisches.
- Figur 11. Urmund und Primitivrinne des Frosches. Die Rusconische Oeffnung ging nach vorn in einen engen Schlitz über, in dessen Fortsetzung die Primitivrinne liegt.

Tafel XXXVIII.

- Figur 12. Ovale Keimscheibe des unbebrüteten Hühnereies, von der entodermalen Fläche aus. Die Area pellucida zeigt im vorderen Bezirk ein dunkel gehaltenes Lückenwerk, welches nach dem in der Figur unten gelegenen hinteren Bezirk der Keimscheibe (*l*) mehr und mehr sich verliert. Die Substanzstränge und -Platten sind weiss gelassen.
- Figur 13. Keimscheibe eines 6 Stunden bebrüteten Eies, von unten; im vorderen Bezirk noch durchbrochenes Entoderm zeigend. Die Lunula des letzteren ist dichter geworden.
- Figur 14. 9stündiges Hühnchen, Dorsalansicht des gehärteten Präparates, bei schief auffallender Beleuchtung. Der Primitivstreif grenzt mit seiner Basis an den Randwulst. Primitivrinne fehlt noch.
- Figur 15. 12stündiges Hühnchen. Der Primitivstreif zeigt die Primitivrinne und scheint mit seiner Basis in zwei seitliche Schenkel auszulaufen. Vorderes und hinteres Ende des Primitivstreifs werden von der Primitivrinne nicht durchschnitten. Strahlenförmige Figur der Ectodermzellen der Area pellucida um den Kopftheil des Primitivstreifens.
- Figur 16. 15stündiges Hühnchen, mit Primitivstreif und -Rinne; Kopf- und Schwanzplatte des Primitivstreifens. Die Breiten- und Längenausdehnung der letzteren ist nach Schnitten in die Figur eingetragen. Vor der Kopfplatte die Nabelrinne. Der Rand der Keimscheibe, welchen die Figur nicht vollständig wiedergibt, zeigt in der hinteren Verlängerung der Primitivrinne bei *x* die Randkerbe.

Alle Figuren dieser Tafel sind bei 16 f. Vergrößerung gezeichnet.

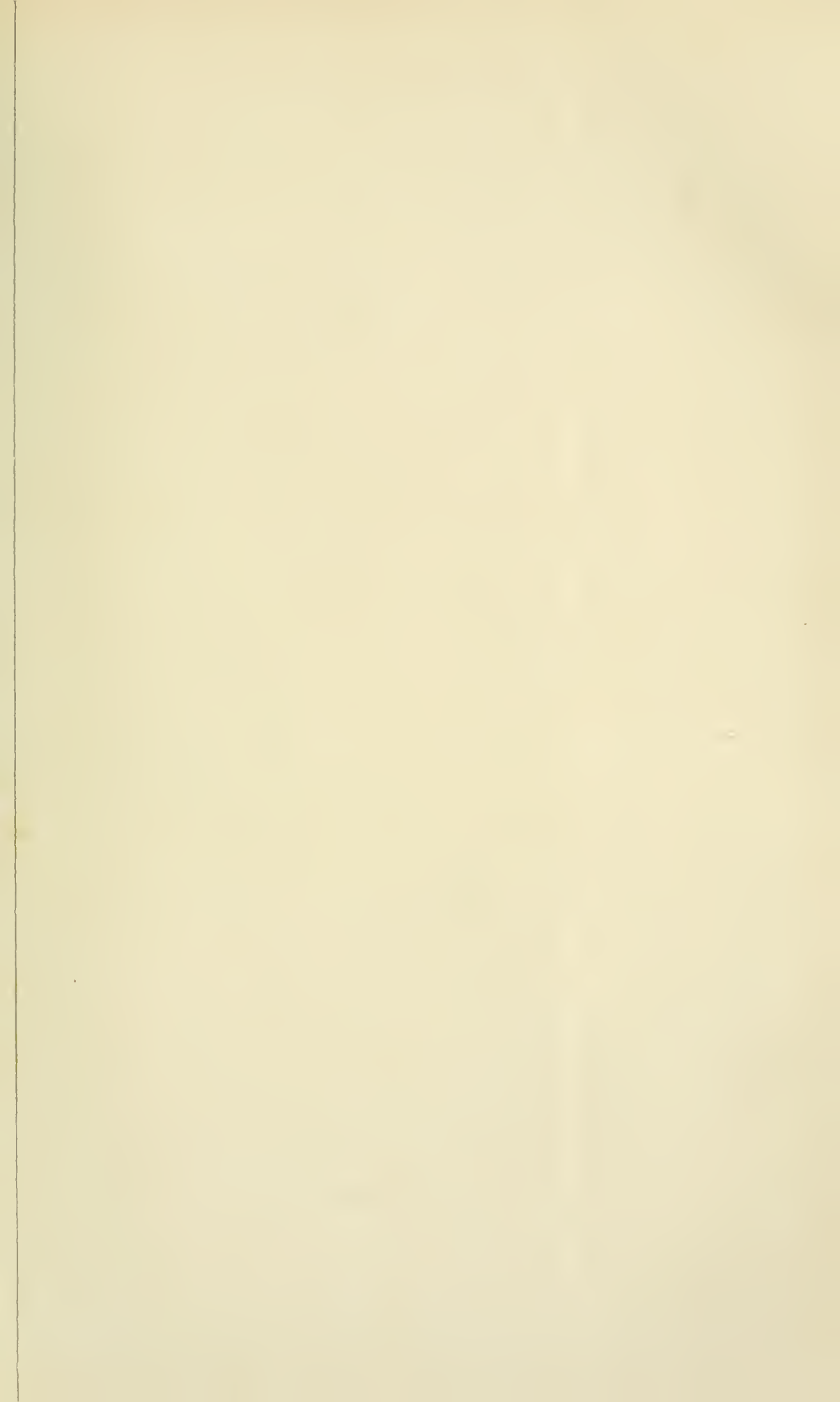


Fig 1

Fig 2.

Fig 3.

Fig 4

Fig 5

Fig 6.

Fig 7 a

b
c

Fig 8

a
b
c
d

Fig 10.

Fig 9.

Fig 11.





Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Rauber August

Artikel/Article: [Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens 550-576](#)