

Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten.

Von

Dr. E. Calberla,

Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

Mit Tafel XII u. XIII.

Während die Entwicklung des Medullarrohres bei Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere nach einem im Wesentlichen völlig gleichartigen Typus verläuft, hat sich nach mehrfachen Beobachtungen die Entwicklung dieses Organes bei den Fischen in abweichender Art herausgestellt. Für die erste Sonderung des Medullarrohres beständen demnach bei den Wirbelthieren zwei verschiedene Entwicklungsweisen.

Deshalb war es wichtig dass BALFOUR¹⁾ zeigte, wie bei Sela-
chiern die Entwicklung des Medullarrohres in gleicher Weise wie bei
den obengenannten höheren Vertebraten erfolge. Nach ihm entsteht,
ähnlich wie bei den Vögeln etc., eine Medullarrinne, die sich zum
Medullarrohr schliesst. Die einzige Differenz besteht darin, dass die
die Rinne bildende Zellschicht sich erst mit deren Abschlusse zu
einem Rohre in zwei Schichten (neural and epidermis layer) trennt,
welcher Sonderungsvorgang, bei der Bildung des Medullarrohres der
Vögel etc. lange vor dem Schlusse der Rinne, aber sonst in dersel-

¹⁾ BALFOUR. A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. Quarterly Journal of Microscopical science. October 1874. pag. 339 — 340 und

BALFOUR. The Development of Elasmobranch Fishes. Journal of Anatomy and Physiology. April 1876. pag. 535 ff.

ben Weise stattfindet. HIS¹ bestätigt neuerdings die Angaben BALFOUR'S über die Bildung der Medullarrinne bei den Selachiern. Mit diesen Angaben befinden sich bis heute nicht in Uebereinstimmung die Mittheilungen jener Autoren, welche über die Bildung des gleichen Organes bei den Teleostiern Untersuchungen angestellt haben.

Was diese Angaben betrifft so werden dieselben in ältere und neuere auseinander zu halten sein, denn zu einer Zeit, da man sich noch mit verhältnissmässig unzureichenden Untersuchungsmethoden und Beobachtungsmitteln behelfen musste, wird eine endgültige und präzise Lösung der bezüglichen Fragen nicht zu erwarten sein, wenn auch alles was sich durch blosse äussere Betrachtung des Embryonalleibes oder seiner Anlage schliessen liess, von jenen älteren Autoren zum grössten Theil richtig beobachtet wurde. Der erste hier Anzuführende ist KARL ERNST VON BAER². Seine Angaben lassen sich mit denen zweier anderer späterer Forscher, KARL VOGT³ und LEREBoullet⁴, die nur in untergeordneten Punkten von seinen Ansichten abweichen, zusammenfassen.

Alle drei Autoren beschreiben die Bildung einer Medullarfurche und deren Tieferwerden als eine Folge des sich Erhebens der beiderseits der Furche liegenden Rückenwülste. Mit dem schmaler und höher werden der Rückenwülste wird die Medullarrinne fast zu einem Rohre geschlossen.

BAER lässt nun ein zartes Häutchen, die noch offene Rinne überziehen; unter dem Häutchen sollen dann die Ränder der Rückenwülste verschmelzen und so die Medullarrinne zu einem Rohre geschlossen werden. VOGT schliesst sich direct an die v. BAER'schen Angaben an. Er gibt nur etwas ausführlichere Bemerkungen über die Bildung des die Medullarrinne überziehenden Häutchens und die Epithelauskleidung des Medullarrohres. LEREBoullet endlich bringt

¹ HIS. Ueber die Bildung von Haifischembryonen. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. II. Bd. 1, 2. Leipzig 1876. pag. 105.

² BAER, K. E. VON. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere 1828 bis 1837.

³ VOGT, KARL. Embryologie des Salmones. Neuchatel. 1842. pag. 45 ff.

⁴ LEREBoullet. Recherches sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mémoires couronné par l'académie des sciences. — Annales des sciences naturelles I. Bd. 4. Série. Paris 1854 und

LEREBoullet. Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la truite, du Lézard et du Limnée. Annales des sciences naturelles. XVI. Bd. 4. Serie (Zoologie). Paris 1861.

eine manchmal sehr unklare Wiederholung der v. BAER und VOGT-schen Angaben.

Eingehendere und zum Theil auf Grund anderer Untersuchungsmethoden erhaltene Angaben macht KUPFFER¹⁾ bei der Mittheilung der Ergebnisse seiner Untersuchung der Entwicklung von Gasterosteus und Gobio. Nachdem er das Auftreten einer muldenförmigen Rückenfurche erwähnt hat, beschreibt er die Entwicklung des Rückenmarkes folgendermassen: »Mit dem Auftreten dieser Furche complicirt sich die Entwicklung mehr und mehr. Es beginnen vom Kopfbende aus Vorgänge, die einerseits eine Sonderung im Embryonalschilde der Quere nach einleiten, indem die in der Axe auftretende Anlage des Centralnervensystems sich von den seitlichen Wirbelanlagen scheidet, andererseits aber gleichzeitig eine Sonderung der Tiefe noch sich vollzieht, wodurch drei deutlich getrennte Blätter entstehen. Man hat also zunächst, noch vor dem Auftreten der schon besprochenen Furche, das Vorderende des Embryonalschildes vor sich als einen dicken, an der Oberfläche etwas abgeplatteten Körper, der seitlich ziemlich steil abfällt und von dessen unterer Mittellinie der Kiel gegen den Dotter vorspringt. Dann vertieft sich die Oberfläche des Schildes muldenförmig, der Kiel senkt sich noch tiefer abwärts, zugleich aber hebt sich die Portion zu beiden Seiten des Kieles leicht gewölbt vom Dotter ab, so dass daselbst freiere Räume entstehen.« KUPFFER beschreibt nun den Kiel als eine Verdickung des oberen Keimblattes, die nur in der »unteren Mittellinie« den Zusammenhang mit dem zweiten, dem mittleren Keimblatte bewahrt. Er stellt diesen verdickten Theil des oberen Keimblattes, aus dem das Centralnervensystem hervorgeht, der Medullarplatte des Hühnchens als gleichwerthig hin. Den übrigen Theil des oberen Keimblattes bezeichnet er als Hornblatt. Auf pag. 246 u. ff. (l. c.) spricht er weiter von der Anlage des Rückenmarkes. »Die Anlage des Centralnervensystems präsentirt sich auf dem Querschnitte als ein convexer Medullarstrang, der vom Hornblatt bedeckt ist. Mit der Unterfläche ruht der Strang am Kopfbtheil, dem mittleren Keimblatte (Kopfplatte REMAK'S), am Rumpfbtheil der Chorda dorsalis auf. Die Augenanlagen treten am Vorderende als selbständige Körper hervor und beginnen sich zunächst hinten an der Basis vom Medullarstrange abzuschneiden.«

¹⁾ KUPFFER. Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. IV. 1868. pag. 234 u. ff.

Der weitere Verlauf der Entwicklung des Centralnervensystems ist nach diesem Autor folgender. »Es löst sich am Vorderhirn, dann gleichmässig nach hinten fortschreitend, das Hornblatt von dem Medullarstrange an der oberen Mittellinie und nun bildet sich unter dem als Epidermis erhobenen Blatte eine Furche, die von oben her in den Strang eindringt. Die Furchenbildung streicht rasch über den Hirntheil des Stranges hin, langsamer über das Rückenmark; dann schliesst sich die Furche bald am Vorder- und Mittelhirn, indem die oberen Ränder sich einander zuneigen und verschmelzen, weiterhin bleibt sie längere Zeit offen. Die Entwicklungsstufen des Auges, die leicht wahrnehmbar sind, geben den besten Anhalt für die entsprechende Ausbildung des Centralnervensystems. Das erste Auftreten der Augenhügel erfolgt bei muldenförmig vertiefter Medullarplatte. Beginnt die Abschnürung der Augen von ihrer Basis, so ist der gewölbte solide Medullarstrang vorhanden; wird das Auge hohl, so beginnt das Hornblatt sich vom Medullarstrange abzulösen, die Linsenbildung fällt mit dem Erscheinen der medialen Furche zusammen, deren Schluss die Bildung des Centralcanales bewirkt«.

KUPFFER'S Angaben schliessen sich zum Theil an die der erst-erwähnten drei Autoren an, dagegen hebt er sehr bestimmt die ursprünglich solide Anlage des Rückenmarkes hervor und tritt damit auf die Seite der übrigen neueren Autoren. Zur Bildung der Auskleidung des Medullarrohres werden nach ihm keine Zellen der äussersten Schicht des oberen Keimblattes verwendet.

Eine neue Ansicht über die Entstehung des Rückenmarkes und seines Centralcanales wurde von SCHAPRINGER¹⁾ vorgebracht und bald darauf von WEIL²⁾ bestätigt. Nach diesen bildet sich bei der Bachforelle der Canalis centralis medullae spinalis nicht wie bei den Säugethieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien durch Verschluss der Rückenfurche. Die Rückenfurche des Fischembryo ist nur eine vorübergehende Bildung, die nach einigen Tagen verstreicht und bald einer Erhöhung Platz macht.

Das zuerst einen soliden Strang darstellende Rückenmark bildet sich dadurch, dass Theile des mittleren Keimblattes einen Theil des verdickten Hornblattes (im Sinne STRICKER'S) abschnüren, welcher

¹⁾ SCHAPRINGER. Ueber die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 64 II. Abthl. 1871 d. 9. November. pag. 653. ff.

²⁾ WEIL, C. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Knochenfische. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 65 II. Abth. 25. April 1872. pag. 171 ff.

dann die Anlage des Rückenmarkes repräsentirt und in dieser Anlage entsteht der Centralcanal durch einen Spaltungsprocess.

Weit eingehendere und genauere Mittheilungen über die Bildung des Medullarrohres wurden von OELLACHER¹⁾ bei der Beschreibung der Entwicklung der Bachforelle gegeben. Die Bildung des Rückenmarkes geht nach diesem Autor in der Weise vor sich, dass der mediale Theil der inneren Schicht des obern Keimblattes sich verdickt.

Der axiale Theil desselben wächst nach vorn, das mittlere und untere Keimblatt kielförmig in den Dotter hinabdrängend. Gleichzeitig mit diesem Vorgange entsteht die Rückenfurche, die aber mit der des Hühnchens nichts als die Lage gemeinsam hat. In seinem vordersten Theile gehört der ebenerwähnte Kiel nur der inneren Schicht des Ectoderm und dem Entoderm an. Soweit er dem Mesoderm angehört, bezeichnet ihn der Autor als Axenstrang.

Aus den concentrisch angeordneten Zellen im Rumpftheile des Axenstranges entsteht die Chorda dorsalis, aus den über dieser liegenden Zellen des Rumpftheiles des Medullarstranges, der Rumpftheil der Rückenmarksanlage und aus dem Kopftheil des Axenstranges (hier sind Medullar- und Axenstrang identisch) das Gehirn. Inzwischen ist die Rückenfurche verstrichen. Die äussere Schicht des oberen Keimblattes geht nie in die Bildung des Rückenmarkes ein, wird nie zur Auskleidung des Centralcanales verwendet. Dieser letztere entsteht (l. e. pag. 57, 62, 73 u. ff.), ganz wie dies SCHAPRINGER und WEIL angeben, durch Auseinanderweichen der innersten Zellschicht der soliden Rückenmarksanlage. OELLACHER sagt (l. e. pag. 73): »Es bildet sich der Medullareanal durch Auseinanderweichen und theilweise Verflüssigung der innersten Zellschicht des Medullarstranges.«

Auch VAN BAMBEKE²⁾ beschreibt bei der Schilderung der ersten Entwicklung von *Leucisus rutilus* und *Tinea vulgaris* die erste Anlage des Rückenmarkes als einen soliden Strang.

GÖTTE³⁾ spricht vermuthungsweise aus, dass der Medullar-

¹⁾ OELLAHER, Dr. J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. III.—V. Capitel. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie Bd. XXIII. 1873. pag. 1 u. ff.

²⁾ VAN BAMBEKE. Recherches sur l'Embryologie des Poissons osseux. Mémoires de l'académie royal belgeque. Bruxelles. 1875.

³⁾ A. GÖTTE. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875. pag. 186 und Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. I. Der Keim

canal nicht durch innere Auflösung, in der Art wie OELLACHER es beschreibt, entstehe, sondern dass die im Innern des soliden Medullarstranges auftretende Höhle nur der Rest einer durch früheren Seitendruck verloren gegangenen Spalte sei. Die letztere auskleidenden Zellen seien von der äusseren Schicht des Ectoderm durch Wucherungen der inneren Schicht desselben und des mittleren Keimblattes abgeschnürt worden.

Die Entwicklung des Medullarrohres der Störe ist bis jetzt nur von KOWALEWSKY¹⁾ in Gemeinschaft mit OWSJANNIKOW und WAGNER untersucht worden.

Diese Autoren geben an, dass sich durch Nähern der beiden Medullarplattenränder die Medullarrinne bilde. Durch Erhöhung und endliches Verwachsen der beiden Ränder schliesse sich dieselbe zum Medullarrohr. Am Kopfende sei letzteres sehr erweitert, am hinteren Ende bleibe das Medullarrohr noch eine Zeit lang offen, welche Oeffnung den Rest des Ruseoni'schen Afters darstelle. Die Wandung des Medullarrohres ist mit Zellen des Hornblattes (äusserste Schicht des Ectoderm) ausgekleidet.

Die Bildung des Medullarrohres bei den Petromyzonten beschreibt zuerst MAX SCHULTZE²⁾ in seiner Entwicklungsgeschichte des Petromyzon Planeri.

Da dieser Autor seine Angaben vorwiegend auf blosser äusserer Beobachtung des Entwicklungsvorganges gegründet hat, beschreibt er die Bildung des Medullarrohres in ähnlicher Weise wie sie v. BAER und VOGT (l. c.) von den Knochenfischen gaben.

»Die von der Afteröffnung sich erhebenden Rückenwülste nähern sich, bald ist zwischen ihnen nur noch eine feine Spalte vorhanden. Einige Stunden später ist letztere geschlossen.« »Mit dem Auskriechen der Larve aus dem Ei findet sich das Centralnervensystem als vorne keulenförmig verdickter Strang unmittelbar auf der Chorda dorsalis aufliegend (ganz wie bei Amphioxus)«. Ob derselbe in die-

des Forelleneies. Archiv f. mikr. Anatomie, 1873. Bd. IX. pag. 679 und ff.

¹⁾ KOWALEWSKY, OWSJANNIKOW und N. WAGNER. Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Bulletin de l'académie d. St. Pétersbourg. T. XIV. 1870. pag. 317 ff.

²⁾ M. SCHULTZE. Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Haarlem 1856. Gekr. Preisschrift.

sem Zustande eine Höhlung habe, war bei dem Mangel an Schnittpräparaten nicht entscheidbar.

Am Schlusse der erwähnten Abhandlung spricht sich SCHULTZE ganz bestimmt dahin aus, dass die Bildung des Medullarrohres von *Petromyzon* in der Art vor sich gehe, wie REMAK¹⁾ diesen Vorgang vom Hühnchen und Frosch beschrieben hat. Hiermit stimmen auch die Angaben OWSJANNIKOW's²⁾ überein.

Nach diesem Forscher ist die Rückenfurche erst sehr seicht, später wird sie durch Emporwachsen der Seitenränder tiefer. Die Trennung des Gehirnes vom Rückenmark ist keine scharfe. »Nachdem die Rückenmarksfurche sich geschlossen hat, erhebt sich der Embryo über den Dotter als eine ziemlich hohe, stark von den Seiten comprimirte Leiste. Querschnitte vor dem Schlusse der Rückenmarksfurche (vom 2.—5. Tage) zeigen, dass die Embryonalanlage aus drei Schichten besteht. Das Hornblatt, das zwei Zellenlagen hat, bildet die Rückenmarksfurche und geht einen Tag später als die Furche sich schliesst, in den Rückenmarkscanal über. Die Zellen, welche die Anlage des Centralnervensystems bilden, sind alle einander gleich. Die Scheidung in Epithel und Nervenzellen tritt erst später auf.«

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Entwicklung des *Amphioxus lanc.* behauptet KOWALEWSKY³⁾, dass vom Ectoderm an einer über der Chordaanlage sich befindenden Stelle, durch »Ueberwachsen von Zellen des gleichen Blattes von den Seiten her«, eine Zellenmasse abgeschnürt werde. Diese letztere soll sich unter der durch die Abschnürung entstandenen Decke von Ectodermzellen zu einer Rinne umbilden. Letztere schliesse sich später zum Medullarrohr. Nach KOWALEWSKY besteht die Medullarrohranlage, selbst nach ihrem Schluss zu einem Rohre, noch eine Zeit lang aus einer einfachen Zellenlage. Er lässt also das Medullarrohr aus dem noch nicht in zwei Lagen gesonderten, primitiven oberen Keimblatte entstehen. Dieser Befund steht nicht in directem Gegensatz zu der von

1) REMAK. Untersuchung über Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1850—1855.

2) OWSJANNIKOW. Die Entwicklungsgeschichte des *Petromyzon fluviatilis*. (vorl. Mittheilung) im Bulletin de l'académie des sciences. St. Pétersbourg 1870. XIV. pag. 325.

3) A. KOWALEWSKY. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanc.* Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. pag. 181 u. ff. September 1876.

den höheren Vertebraten bekannten Bildungsweise des Medullarrohres, indem bei diesen das Medullarrohr sich zwar aus einem mehrschichtigen Ectoderm bildet, dieses letztere aber aus einem nur eine Zellschicht besitzenden primitiven Ectoderm entstanden ist. Somit schliesst sich dieser Befund von Amphioxus an die von BALFOUR (l. c.) bei den Selachiern beschriebene Bildungsweise des Medullarrohres direct an.

Während so die neuesten Untersucher die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen ohne Betheiligung der nur kurze Zeit vorhandenen Medullarrinne und der sie auskleidenden äusseren Schicht des Ectoderm vor sich gehen lassen, indem sie die Entwicklung des Centralcanales durch einen Auflösungs- oder Trennungsprocess im Innern der zuerst soliden Anlage des Medullarrohres beschreiben, bietet die Entwicklung dieses Organes bei Amphioxus, den Selachiern, Ganoiden und den Petromyzonten einen directen Anschluss an den von Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugthieren für dasselbe Organ bekannten Entwicklungsmodus. Die das Auftreten einer Medullarrinne bei den Teleostiern, wie bei den Selachiern, Ganoiden und Petromyzonten übereinstimmend beschreibenden neueren Autoren geben an, dass diese Rinne bei der erstgenannten Fischgruppe bald wieder verschwinde und sich nicht an der Bildung des Medullarrohres betheilige. Sie führen ferner an, dass die äusserste Schicht des Ectoderm sich nie an der Bildung des Rückenmarkes und seines Centralcanales betheilige.

Dieser fundamentale Unterschied in der Entwicklung eines so wichtigen Organes, bei sonst in nahen verwandtschaftlichen Verhältnissen stehenden Thiergruppen, musste sehr auffallend erscheinen, denn es ist eine grosse Differenz, ob der Centralcanal ohne Betheiligung der äussern Zellschicht des Ectoderm, durch Auseinanderweichen und Verflüssigung von Zellen im Innern einer soliden Anlage entstehe oder ob er sich durch Schluss einer Rinne zu einem Rohre unter Betheiligung der äusseren Schicht des Ectoderm bilde.

Ein derartiges Verhalten ist um so auffallender, wenn man die späteren Zustände des Medullarrohres berücksichtigt.

Bei den meisten Wirbelthieren ist nachgewiesen, dass aus der den Centralcanal umgebenden von der äusseren Schicht des oberen Keimblattes herstammenden Zellschicht die eigentlichen nervösen Centralapparate, die Ganglienzellen sich bilden, während die peri-

pheren Schichten der Medullarrohranlage nur den leitenden, also accessori- schen Apparaten, als Bildungsmaterial dienen. Aus der innern dem Centralcanal benachbarten Schicht geht die graue, aus der äusseren Schicht die weisse Substanz des Rückenmarkes hervor.

Acceptirt man die Auffassungen von SCHAPRINGER, WEIL und OELLACHER über die Bildung des Medullarrohres, so folgt, dass die Entwicklung der grauen und weissen Substanz bei den Teleostiern, da sie beide nur aus der innern Schicht des Ectoderm entstehen, in unvereinbarem Gegensatz zu der Bildungsweise derselben Anlage bei allen übrigen Wirbelthieren steht.

Diese Differenz musste dazu anregen von Neuem die Entwicklung des Medullarrohres der Teleostier der Untersuchung zu unterwerfen. Auch die Mittheilungen über die Entwicklung des Medullarrohres bei den Petromyzonten sind noch so lückenhaft, dass ein Hereinziehen dieser Fischgruppe in den Umfang dieser Untersuchung berechtigt war.

Bei dieser Untersuchung war ich gezwungen auf die Entwicklung der in der Umgebung desselben befindlichen Organanlagen Rücksicht zu nehmen. Hierbei ergaben sich bezüglich der Bildung der *Chorda dorsalis* Resultate, die gleichfalls mit den Angaben anderer Autoren nicht im Einklang stehen. Ich werde diese Befunde nach Schilderung der Entwicklung des Medullarrohres mittheilen und an jener Stelle noch Beobachtungen über die Entwicklung der *Chorda* bei den Batrachiern anschliessen.

Ehe ich die Mittheilung der Ergebnisse meiner Untersuchungen beginne, will ich die Angaben der Autoren über die Bildungsweise der *Chorda dorsalis* in kurzem mittheilen.

Die über die Entwicklung der *Chorda* bestehenden Angaben lassen sich entsprechend den drei Keimblättern, die nach der einen oder andern Anschauung die Bildungsstätte dieses Organes sein sollen, in verschiedene Gruppen trennen. — Die zahlreichsten Vertreter findet die Angabe, dass die *Chorda* sich aus den Elementen des mittleren Keimblattes aufbaue. Entsprechend den verschiedenen Anschauungen über die Entstehung dieses Keimblattes herrschen hier wieder verschiedene Meinungen.

Die älteste, auf sehr genaue Untersuchungen gestützte und deshalb wohl die meisten Anhänger findende Angabe ging von REMAK (l. c.) aus. Nach dessen beim Hühnchen und dem Frosche ange- stellten Untersuchungen bildet sich das mittlere Keimblatt nur aus

Elementen des ursprünglichen unteren Keimblattes, indem dieses sich in eine obere mehrzellige Schicht, eben das mittlere Keimblatt (Mesoderm) und eine untere einzellige Schicht, das secundäre untere Keimblatt, REMAK's Darmdrüsenblatt (Entoderm) trennt. Ersteres ist die Bildungsstätte der Chorda, doch lässt REMAK gerade den Theil des mittleren Keimblattes, aus welchem die Chorda hervorgeht, eine Zeit lang mit dem oberen Keimblatte als Axenplatte innig zusammenhängen. Diesen Befunden treten mit neueren Arbeiten BALFOUR¹⁾, GÖTTE (Die Unke) und für die Bildung des Mesoderm auch E. VAN BENEDEN²⁾ bei. GÖTTE lässt besonders die peripheren Theile des Entoderm das Bildungsmaterial für das Mesoderm liefern.

Verschieden davon sind die Ansichten von HIS³⁾ und WALDEYER⁴⁾.

Während Ersterer für eine gleichmässige Betheiligung des oberen und unteren Keimblattes an der Bildung des mittleren eintritt, spricht sich WALDEYER zwar für eine geringe Betheiligung des Ectoderm im Axenstrang (im Sinne REMAK's) an der Mesodermbildung aus, den Haupttheil an der Bildung dieses Keimblattes schiebt er jedoch dem Entoderm zu⁵⁾.

Ganz entgegengesetzt diesen Angaben tritt KÖLLIKER⁶⁾ für eine Entstehung des Mesoderm aus dem Ectoderm ein.

PEREMESCHKO⁷⁾ endlich lässt das mittlere Keimblatt aus Zellen entstehen, die vom Rande des Blastoderm zwischen das Ento- und Ectoderm einwandern.

¹⁾ BALFOUR und FOSTER. Die Entwicklungsgeschichte des Hühnehens. Leipzig 1876. pag. 42 u. ff.

²⁾ E. VAN BENEDEN. La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaires des Mammifères et. Bulletin de l'Académie royale de Belgique. T. XL. 2. Serie No. 12.

³⁾ HIS, W. Untersuchung über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

⁴⁾ WALDEYER. Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühner-Embryo. Zeitschrift f. rat. Med. 1869.

⁵⁾ Im Jahresbericht 1875 von HIRSCH und VIRCHOW tritt WALDEYER gelegentlich eines Referates über eine die Entwicklung der Vertebraten betreffende Arbeit von BALFOUR entschieden für die alte REMAK'sche Ansicht ein. Jahresbericht 1875. I. Abth. pag. 136.

⁶⁾ KÖLLIKER. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1876. pag. 92 ff.

⁷⁾ PEREMESCHKO. Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühnerei. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 57. 18. Jahrg. 1868. pag. 499.

REMAK, BALFOUR (Hühnchen), GÖTTE, WALDEYER, KÖLLIKER sowie PEREMESCHKO lassen die Chorda dorsalis sich aus den Zellen des Mesoderm aufbauen.

OELLACHER, der ähnliches für die Bildung des Mesoderm wie PEREMESCHKO anführt, spricht sich (l. c. Abth. III) ferner für eine theilweise Betheiligung des Ectoderm an der Chordabildung aus, indem er dieselbe aus dem Axenstrange hervorgehen lässt. Letzterer ist jedoch von seinem ersten Auftreten an scharf von den seitlichen Partien des Mesoderm getrennt, während er am vorderen Theil der Embryonalanlage aus dem Ectoderm und dem Entoderm sich zusammensetzt. Auch im Axenstrange kann der genannte Autor keine Trennung des Ectoderm vom Mesoderm constatiren.

MIHALKOVICS¹⁾ lässt nach Untersuchungen am Hühnchenembryo die Chorda dorsalis sich direct aus Zellen des Ectoderm, die in den Axenstrang gerathen sind, aufbauen, zu gleichem Resultat kommt RADWANER²⁾ bei Beobachtung der Entwicklung des Forelleneies.

Wiederum verschieden von diesen Angaben ist die neuerdings von BALFOUR (l. c. pag. 340 u. ff.) bei Beschreibung der Entwicklung der Selachier und von HENSEN³⁾ bei der des Kaninchens gegebene Darstellung. Nach den genannten Autoren bildet sich die Chorda aus einem mittleren verdickten Theile des Entoderm (BALFOUR's Hypoblast durch Einstülpung desselben und darauf folgende Abschnürung des eingestülpten Stückes. BALFOUR, der diesen Vorgang am genauesten beschreibt, führt an (l. c. pag. 342), dass die Einstülpung des Hypoblast zu einer Zeit aufträte, wo beiderseits der Verbindungsstelle des Epiblast (Ectoderm) und Hypoblast sich der Mesoblast völlig scharf vom primitiven Hypoblast, seiner Ursprungsstätte, differenziert habe. Erst nach erfolgter Bildung des Mesoblast beginnt die Einstülpung, Verdickung und Abschnürung im mittleren Theile des Hypoblast (vgl. l. c. die Fig. 6^a, 6^b, 7^a u. 7^b).

Diesen Angaben BALFOUR's steht die Ansicht von SCHULTZ⁴⁾,

¹⁾ MIHALKOVICS, V. v. Wirbelsaite und Hirnanhang. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XI. pag. 389—441.

²⁾ RADWANER, Dr. Jos. Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 73. III. Abth. Aprilheft 1876. pag. 1.

³⁾ HENSEN. Beobachtungen über die Entwicklung des Kaninchens etc. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. Bd. 1876. pag. 366 und ff.

⁴⁾ AL. SCHULTZ. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. Heft 3. pag. 474 u. 477.

der die Entwicklung der Chorda dorsalis am Ei von Torpedo beobachtet hat, entgegen. Dieser Autor sagt pag. 477 folgendes: »Die Chorda entsteht aus einer Verschmelzung der oberen mit der mittleren Keimzellenschicht, wobei letztere in dem der Chordaanlage entsprechenden Abschnitt Elemente des mittleren Keimblattes führt.«

In der schon oben erwähnten Arbeit über die Entwicklung des Amphioxus spricht sich KOWALEWSKY für einen mesodermalen Ursprung der Chorda aus. Das Mesoderm bildet sich aus den Zellen des unteren Keimblattes durch Theilung. Seine Figur 11. Taf. XV l. c. spricht aber mehr für einen entodermalen Ursprung der Chorda durch einen Einstülpungsvorgang in der Art, wie ihn BALFOUR (l. c. No. 1, Fig. 6^a—7^b) bei den Selachiern beschreibt.

Aus dieser Darstellung geht eine bedeutende Divergenz der Meinungen hervor. Da die meisten der Angaben auf der Beobachtung verschiedener Objecte beruhen, könnte man glauben, dass bei der Annahme absoluter Richtigkeit jener Beobachtungen, die Chorda auf eine sehr differente Weise bei den verschiedenen Thieren entstehe. Da aber auch für ein und dasselbe Thier (Hühnchen) zwischen verschiedenen Beobachtern, wie REMAK, KÖLLIKER, HIS, PEREMESCHKO und anderen keine Uebereinstimmung erzielt ist, muss Beobachtung wie Darstellung des Beobachteten besondere Schwierigkeiten darbieten. Es liegt daher auch für die Entstehung der Chorda die Aufforderung erneuter Untersuchung nahe genug.

Indem ich mich zur Mittheilung meiner eigenen Beobachtungen und zwar zur Entwicklung des Medullarrohres wende, bespreche ich zunächst die Vorgänge, die zur Bildung dieses Organes bei den Teleostiern führen. Als Untersuchungsmaterial dienten mir die Embryonen von *Syngnathus acus*¹⁾.

¹⁾ Die Embryonen von *Syngnathus acus* habe ich im Sommer 1875 in Messina, zum Theil auch in Neapel und auf Ischia gesammelt. Die Leichtigkeit mit welcher man, besonders an erstgenanntem Platze, Männchen dieser Fischart erhalten konnte, gestatteten mir alle Entwicklungsstadien reichlich zu erhalten. (Wie bekannt gelangen die Eier der Lophobranchier in einer Bruttasche, die sich an der Bauchseite hinter der Afteröffnung des Männchens befindet, zur Entwicklung.) Die Härtung der Embryonen geschah in 1% Chromsäure; nach 8—12 stündigem Liegen in dieser Flüssigkeit brachte ich die Embryonen in Alkohol von 90%.

Zur Untersuchung der Entwicklungsvorgänge bei den Petromyzonten dienten mir die Embryonen von *Petromyzon Planeri*. Ich erhielt dieselben durch

Nachdem die Embryonalanlage die Biscuitform erreicht hat, erscheint die Rückenfurche; zuerst nur in schwacher Andeutung, jedoch noch vor Beginn der Verbreiterung des Kopfendes der Embryonalanlage wird sie deutlich als eine auf der Mitte derselben in der Richtung ihrer Längsaxe verlaufende mässig breite Furche erkennbar. Sie reicht von dem Kopfende bis zum Schwanzende und ist wohl zu dieser Zeit am tiefsten.

Mit der Ausbildung des Kopfendes des Embryo, der Sonderung der Gehirnblasen und dem Auftreten der Augenanlage beginnt die erwähnte Furche zu verschwinden und bald deutet nur eine einfache Linie den Ort an wo sich dieselbe befand. Mit der vollendeten Ausbildung der primitiven Augenanlage entzieht sich selbst jene Andeutung der Wahrnehmung. Die Embryonalanlage vom ersterwähnten Entwicklungsstadium zeigt, auf der Mitte einer Serie entnommenen Querschnitten, die Form (Fig. 1) eines Dreiecks, dessen stumpfer Winkel gegen den Dotter gerichtet ist. Betrachtet man nun Schnitt für Schnitt einer solchen Embryonalanlage, so bemerkt man, wie die in der Mitte der erwähnten Furche befindlichen Zellen der die Oberfläche bedeckenden Zellschicht durch eine gewisse Regelmässigkeit ihrer Anordnung mit Zellen, die unter ihr liegen, in besonderen Beziehungen zu stehen scheinen. Die Form der die Oberfläche der Embryonalanlage überziehenden Zellen ist auf dem Querschnitt fast quadratisch, dabei sind sie grösser als die den übrigen Theil der Embryonalanlage bildenden Zellen. Letztere sind mit Ausnahme einiger unter der Mitte der erwähnten Einbuchtung, dem Querschnitt der Rückenfurche, befindlicher Zellen, welche den die Oberfläche bedeckenden Zellen in Form und Grösse gleichen, meist klein und vieleckig. Die unter der Mitte der Einbuchtung zwischen den kleinen Zellen der Embryonalanlage befindlichen grösseren Zellen

künstliche Befruchtung von Eiern, die ich im Frühjahr 1876 im Heidelberger anatomischen Institute ausgeführt habe. Auch von diesem Thiere gelang es mir ein reiches Sortiment aller Entwicklungsstadien zu erhalten. Die Härtungsmethode war die gleiche, wie ich sie für die Embryonen von *Syngnathus* angewendet habe. Aeltere Embryonen von *Petromyzon* härtete ich auch mit Vortheil in dem von MERKEL angegebenen Gemisch von Platinchlorid (1 : 200 H₂O) und Chromsäure (1 : 200 H₂O) zu gleichen Theilen.

Behufs der Untersuchung wurden die entwickelten Eier und Embryonen beider Fischarten, nachdem sie in ammoniakalischer Carminlösung gefärbt, in die von mir früher (dieses Jahrbuch: Bd. II, pag. 445 u. ff.) beschriebene Eiweiss-Eidottermasse eingebettet und in Schnittserien nach den 3 Hauptrichtungen zerlegt.

lassen auf den aufeinander folgenden Schnitten einer Serie folgendes Verhalten erkennen.

Auf einem Schnitt (z. B. Figur 1) bemerkt man, dass unter der tiefsten Stelle der Einbuchtung 2—3 solcher ebenbeschriebener Zellen liegen, auf anderen, oft dem nächstfolgenden Schnitte, hat sich die Zahl dieser Zellen verdoppelt oder verdreifacht. Man kann ferner leicht beobachten, dass, je mehr solcher grosser quadratischer oder oblonger Zellen unter der Mitte der Einbuchtung, der Mitte der tiefsten Stelle der Rückenfurche sich befinden, dieselben eine um so regelmässiger Anordnung erkennen lassen. Dabei liegen diese Zellen nicht einfach neben einander sondern sind in zwei Reihen angeordnet, die je nach der sie bildenden Anzahl von Zellen nur wenig oder tief zwischen die übrigen, die Embryonalanlage bildenden Zellen in der Richtung auf den stumpfen Winkel des Querschnittes der Embryonalanlage, also gegen die Mitte des Dotters gerichtet, hinabreichen.

Die obersten zwei Zellen dieser beiden Reihen grenzen direct an die die Oberfläche der Embryonalanlage bedeckende einfache Lage grosser Zellen an, und zwar sind sie so angeordnet, dass es den Eindruck macht, als wenn die zwei Zellreihen einfach eine in die Tiefe herabreichende Fortsetzung der die Oberfläche bedeckenden Zellschicht seien.

Oft findet man alle Stadien dieser eben beschriebenen Zellanzordnung vertreten. Bald befinden sich unter der Mitte der Rückenfurche nur zwei oder drei solcher grosser Zellen, bald die drei-, vier- oder fünffache Anzahl und dann reichen diese Zellen, in zwei Reihen geordnet, in die Embryonalanlage, in der Richtung auf das Eicentrum hin, bis über zwei Drittel der Dicke derselben hinab. Die Berührungsflächen der zwei Zellreihen geben das Bild einer geraden oder etwas gezackten Linie.

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, dass die Embryonalanlage dieses Stadiums mit einer einfachen Lage grosser fast quadratischer Zellen bedeckt ist: unter der Mitte der Rückenfurche finden sich unter der eben angeführten Zellschicht Zellen, die in Form und Grösse der ersteren völlig gleichen und die mit denselben an der tiefsten Stelle der Rückenfurche zusammenstossen. Diese Zellen im Innern der Embryonalanlage sind in zwei sich berührende, senkrecht gegen die Rückenfurche, der Längsaxe der Embryonalanlage folgende Lagen angeordnet, deren Berührungsflächen auf Querschnitten das Bild einer geraden oder gezackten Linie dar-

boten. Diese Zellen, die den die Oberfläche der Embryonalanlage bedeckenden Zellen in Form und Grösse gleichen, stehen durch die Art ihrer Anordnung in Uebereinstimmung mit den letztgenannten Zellen, man darf deshalb annehmen, dass sie den letzteren zugehören. Sei es nun, dass Zellen der oberflächlichen Schicht sich in die Tiefe eingesenkt, oder dass die daselbst befindlichen Zellen durch Zelltheilung sich von den Boden der Rückenfurche bildenden Zellen abgetrennt haben.

Querschnitte, auf denen die zwei eben besprochenen Zellreihen bis zu zwei Drittel der Dicke der Embryonalanlage herabreichen, lassen auch die beginnende scharfe Sonderung der Keimblätter erkennen, und nur um wenige Stunden ältere Embryonalanlagen, welche die tiefste Rückenfurche besitzen, zeigen die vollendete Sonderung in drei Keimblätter.

Nach aussen, die Oberfläche bedeckend, das ein- oder mehrschichtige Ectoderm, darunter das aus dem primitiven Entoderm entstandene Mesoderm und das secundäre Entoderm. Letzteres nenne ich von jetzt an einfach »Entoderm« im Gegensatz zu dem primitiven Entoderm.

Die früher beschriebene Dreiecksform des Querschnittes der Embryonalanlage ist noch erhalten, allein der stumpfe Winkel ist in einen spitzen übergegangen. Die beiden schon früher spitzen Winkel laufen in Zellreihen aus, die mehrfach gebogen, noch über die Embryonalanlage hinaus auf der Eiperipherie sich hinziehen. Es stellt somit, wie sich aus der Combination von Querschnitten einer Serie leicht ergibt, in diesem Stadium die, von oben gesehen, noch die Biscuitform zeigende Embryonalanlage einen soliden Strang dar, der mit einem scharfen Kiel gegen den Nahrungsdotter vorspringt und auf seiner oberen, dem Kiel entgegengesetzten Fläche, eine seichte Rinne, die Rückenfurche, aufweist. Dabei zeigen die drei Keimblätter folgende Anordnung:

Das obere Keimblatt (Ectoderm) zeigt in den peripheren Partien eine einfache Zellenlage, bald wird es jedoch zwei- bis dreischichtig und mehr nach dem medialen Theil der Embryonalanlage hin tritt noch eine bedeutende Verbreiterung desselben durch Zellvermehrung auf (Fig. 2). Man kann jetzt im Ectoderm eine obere stets einschichtig bleibende und eine untere ein- oder mehrschichtige Zellenlage unterscheiden. Letztere bildet den Haupttheil des gegen den Dotter gerichteten Kieles, in ihrem Innern befinden sich die zwei sich berührenden Zellschichten, die mit der äussern

Schicht des Ectoderm zusammenhängen und deren Bildungsweise und Anordnung oben beschrieben wurde. Sie reichen jetzt bis nahe an die untere Kielbegrenzung herab (Fig. 2 *em*). Gegen den Dotter grenzt das aus einer einfachen Zellschicht bestehende untere Keimblatt (Entoderm) die ganze Embryonalanlage ab (Fig. 2 *en*), in den peripher gelegenen Theilen mit dem dort nur durch eine einfache Zellschicht gebildeten oberen Keimblatte in Berührung tretend. Beiderseits am besprochenen Ectodermkiele, zwischen dem Entoderm und Ectoderm, befindet sich das Mesoderm, bald in einfacher bald in mehrfacher Zellenlage (Fig. 2 *me*).

Unter der Mitte des Ectodermkiesels zwischen diesem und dem Entoderm liegen Zellen, die innig mit letzterem zusammenzuhängen scheinen; ob diese Zellen direct vom Entoderm abstammen, vom Mesoderm an ihren jetzigen Ort hingewandert sind, oder ob sie inclusive der darunter liegenden Entodermzellen einen indifferenten Zustand, also primäres Entoderm repräsentiren, liess sich bei *Syngnathus* nicht ermitteln.

Fasst man das gegenseitige Verhalten der 3 Keimblätter zusammen, so kann dasselbe so dargestellt werden: das Ectoderm bildet einen soliden Strang mit einem nach unten gerichteten scharfen Kiel, der fast überall vom Mesoderm in ein- oder mehrfacher Zellschicht begleitet, das Entoderm in den Dotter hinabdrängt.

Die in dem soliden, von der inneren Schicht des Ectoderm gebildeten Kiel befindlichen zwei Zellenreihen, die mit der äusseren Schicht desselben Keimblattes zusammenhängen, zeigen auf Querschnitten, von nur um ein wenig älteren Embryonen, eine sehr regelmässige Anordnung in zwei Reihen, deren Berührungsflächen, wie oben erwähnt, im Durchschnittsbild eine gerade oder zickzackförmige Linie geben, die jetzt bis nahe an die untere Grenze des Ectodermkiesels herabreicht.

Diese beiden Zellschichten stehen, wie oben ausführlich erwähnt, mit den am Boden der Rückenfurche befindlichen Zellen der äusseren Schicht des Ectoderm in Zusammenhang. Aus ihrer Form und Grösse (Fig. 1 u. 2 *em*) wie aus ihrer Anordnung schloss ich auf ihre Abstammung von den Zellen der äusseren Schicht des Ectoderm (*ec*). Sie wären also den den Boden der Rückenfurche begrenzenden Zellen gleichwerthig.

Durch die Art ihrer Anordnung theilen diese Zellschichten, gerade wie die Medullarrinne der höheren Vertebraten, die Medullarrohranlage in zwei Theile. Befände sich zwischen diesen Zellschichten

ein Raum. auf Querschnitten als eine Spalte bemerkbar, so wäre dieser unbedingt als ein Theil der Rückenfurche anzusehen. Hier berühren sich aber diese beiden Zellschichten, so dass zwischen ihnen kein Lumen vorhanden ist.

Wenn etwa im Verlaufe der Entwicklung diese beiden Zellschichten wieder von einander weichen, so kann man dann mit Recht sagen, dass das entstandene Lumen der Rückenfurche entspricht.

Mit der regelmässigen Anordnung der früher die Rückenfurche theilweis begrenzenden Zellen im Innern des Ectodermkieles haben sich auch die an das Mesoderm anstossenden Zellen der inneren Schicht des Ectoderm regelmässig gruppiert.

Dieser Ectodermkiel stellt die erste Anlage des Medullarrohres dar (Fig. 2).

Wie schon oben erwähnt befinden sich unter der Medullarrohranlage Zellen, deren Genese bei *Syngnathus* nicht zu ermitteln war. Diese Zellen haben sich jetzt concentrisch gegeneinander angeordnet und bilden so einen unter dem Ectodermkiel sich hinziehenden Strang, die Anlage der Chorda dorsalis (Fig. 3 *ch*). Betrachtet man eine etwas ältere Embryonalanlage äusserlich, so findet man dieselbe über die Eiperipherie erhoben, doch ist die Rückenfurche noch deutlich erkennbar. Die seitlichen Begrenzungen der letzteren entsprechen den Rückenwülsten der Embryonalanlage des Hühnchens.

Auf Schnitten trifft man jetzt die seitlich der Medullarrohranlage befindlichen Zellen des Mesoderm vermehrt. Während früher das letztere an genannter Stelle nur ein- oder zweischichtig war (Fig. 2 *me*), ist es jetzt in eine drei- oder mehrschichtige Lage (Fig. 3 u. 4 *me*) übergegangen und darin wird man die Ursache des Emportretens der Embryonalanlage erkennen dürfen.

Durch diese Zellvermehrung im Bereiche des Mesoderm wird die Basis des Ectodermkieles eingeschnürt und damit die die Medullarrohranlage bildenden Zellen von der die Embryonalanlage nach oben bedeckenden Ectodermschicht abgedrängt. Der Beginn dieser Abdrängung ist in Figur 3, die fast vollzogene Abdrängung in Figur 4 aufs beste zu sehen.

Die Anlage des Rückenmarkes hängt bald nur durch eine schmale Leiste mit der oben die Embryonalanlage bedeckenden Ectodermschicht zusammen. Auf Querschnitten präsentirt sich die Verbindung der Anlage des Rückenmarkes mit der genannten Ectodermschicht als eine schmale von der Seite her verengte Strecke, die wie ein Hals dem Medullarrohrquerschnitte aufliegt.

In der Mitte dieses Halses und bis nahe an die untere, gegen die Chordaanlage gerichtete Grenze der Rückenmarksanlage hinabreichend, bemerkt man immer noch deutlich die oben beschriebene Anordnung der in die äussere Schicht des Ectoderm übergehenden Zellen, die mit ihren zusammenstossenden Begrenzungsflächen auch jetzt noch das Bild einer mehr oder weniger geraden Linie geben (Fig. 4 *em*). Zu dieser Zeit ist die Chordaanlage vollendet.

Die Form des sich abschnürenden Rückenmarkes ist auf Querschnitten eine ovale geworden, indem der untere früher schärfere Winkel sich abgerundet hat. Während dieser Umbildung ist die Rückenfurche vollständig verstrichen.

Mit der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage hat sich dieselbe gegen oben wulstförmig emporgehoben und die Rückenmarksanlage ward durch die Wucherung der seitlich gelegenen Mesodermzellen ganz von dem Ectoderm getrennt. Querschnitte von Embryonen dieses Stadiums lassen folgendes speciellere Verhalten der Zellschichten erkennen.

Die Oberfläche des ganzen Embryo ist mit einer ein- oder mehrschichtigen Zellenlage des Ectoderm bedeckt. Stets zeigt die äussere, obere Schicht dieses Keimblattes eine sehr regelmässige Anordnung ihrer Zellen. Diese letztern hatten früher (Fig. 1 und 2 auf dem Querschnitt eine nahezu quadratische Form. Mit der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage haben diese Zellen ihre Form verändert und sind jetzt auf Querschnitten länglich viereckig geworden. Die früher vorhandenen Grössendifferenzen zwischen den Zellen der oberen und denen der unteren Schicht des Ectoderm, des Meso- und Entoderm haben sich ausgeglichen. Zum Theil sind die Zellen der unteren Schicht des Ectoderm grösser als die der oberen Schicht desselben Keimblattes, letztere sind allein durch ihre oben beschriebene Form und ihre regelmässige Anordnung ausgezeichnet. Unter dem letztgenannten Keimblatte befindet sich die Medullarrohranlage und seitlich derselben das eine zwei- oder mehrzellige Schicht bildende Mesoderm. Unter der Medullarrohranlage bemerkt man die Chordaanlage. Gegen den Dotter bildet das Entoderm in der früher beschriebenen Weise die Grenze. In dem Innern der soliden Medullarrohranlage befinden sich, scharf von einander getrennt, die zwei Zellschichten, deren früherer Zusammenhang mit der äusseren Schicht des Ectoderm beschrieben ward. Dieses Stadium wird durch die Figur 5 illustriert.

Bei Betrachtung von Querschnitten älterer Embryonen, solcher.

deren Augenanlage bereits vollendet ist, bemerkt man zwischen der Chordaanlage und dem Entoderm Zellen des Mesoderms.

Den grössten Theil des gesammten Querschnittes nimmt die oval gestaltete Anlage des Medullarrohres ein, sie bewirkt die bedeutende Prominenz der ganzen Embryonalanlage über die Eiperipherie.

Die genaue Untersuchung der Zellanordnung im Innern der Rückenmarksanlage eben geschilderter Embryonen lehrt Folgendes: In der Mitte der noch soliden Medullarrohranlage zeigen Querschnitte eine gerade oder etwas gezackte von oben nach unten verlaufende Linie, die aber weder oben noch unten die Peripherie erreicht, wie dies in der Fig. 5 zu sehen ist. Diese Linie ist der Ausdruck der Trennungsflächen der früher mit der äusseren Schicht des Ectoderm zusammenhängenden zwei Zellreihen, die mit der Abschnürung der Rückenmarksanlage in das Innere desselben gelangt sind.

Die übrigen meist etwas grösseren Zellen der Rückenmarksanlage sind concentrisch gegen diese zwei Zellreihen gruppiert. Besonders die in der Nähe der Peripherie befindlichen Zellen bieten eine sehr regelmässige Anordnung dar (Fig. 5). Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, dass das Rückenmark von *Syngnathus* sich aus dem oberen Keimblatte, unter Betheiligung dessen äusserer Schicht, ganz wie es von den höheren Vertebraten bekannt ist, bildet.

Zur Prüfung des weiteren Verlaufs der Entwicklung des Medullarrohres dienen Querschnitte solcher Embryonen, deren primitive Gehirnabtheilungen deutlich zu erkennen sind. Man sieht an diesen das Entoderm gegen die Chordaanlage eingebuchtet, welcher Zustand mit der Vermehrung der Zellmasse des Mesoderm in Zusammenhang steht. In dieser Einbuchtung, die besonders mit lebhafter Wucherung der Zellen des seitlich von der Chorda liegenden Theiles des Mesoderm zusammenfällt, ist die erste Anlage des Darmrohres zu erkennen.

Der elliptische Querschnitt der Rückenmarksanlage beginnt in einen kreisförmigen überzugehen; sie ist zu dieser Zeit noch ein solider Strang. Mit dem Beginn oder der Vollendung der Abschnürung des Darmrohres beginnt an den oft erwähnten zwei Zellreihen im Innern der Rückenmarksanlage eine Veränderung. Man bemerkt auf Schnitten wie die, den untersten Theil der früher beschriebenen Linie durch ihre aneinanderstossenden Seiten bildenden Zellen aus einander zu weichen beginnen. Anfänglich sind daran nur zwei bis drei Zellen betheiligt, bald aber greift diese Spaltung weiter nach oben (Fig. 6 *Ln*). Der Process des Auseinanderwei-

chens dieser beiden Zellreihen verläuft ganz in der schon von OELLACHER (l. c.) beschriebenen Weise, nur erfolgt diese Spaltung ohne Verflüssigung oder zu Grunde gehen von Zellen. Das in der Bildung begriffene Lumen ist meist mit krümlicher oder durchscheinender Masse angefüllt, welche Substanz wohl von einer beim Auseinanderweichen der Zellen exsudirten eiweisshaltigen Flüssigkeit stammt, die durch die Härtingsflüssigkeit (Chromsäure und Alkohol) in diesen Zustand übergeführt wurde.

In diesen krümlichen Massen konnte ich nie zellige Elemente oder deren Reste, z. B. Zellkerne, auffinden, ferner waren die Wandungen des sich bildenden Medullarrohres stets völlig intact.

Da also bei der Bildung des Medullarecanales von *Syngnathus* weder Zellreste im Innern noch Lücken in seinen Wandungen aufzufinden waren, so muss ein Auflösungs- oder Verflüssigungsprocess, wie ihn OELLACHER (l. c.) für die Bildung des Medullarecanales der Bachforelle beschreibt, von der Hand gewiesen werden. Dieser Spaltungsprocess im Innern der Rückenmarksanlage schreitet nun weiter nach oben fort, wobei sich sämtliche dieser Organanlage bildenden Zellen concentrisch gegen das sich entwickelnde Lumen des Medullarrohres ordnen.

Bald ist das Auseinanderweichen der zwei Zellschichten vollendet und hat zur Bildung eines Medullarecanales geführt, der auf Querschnitten eine schmale Spalte darstellt. Mit der Ausbildung der Pleuroperitonealhöhle erweitert sich das obere und untere Ende dieser Spalte. Sie zeigt dann auf Querschnitten eine Ellipsenform bei fast kreisförmigem Querschnitt der ganzen Rückenmarksanlage.

Dies ist der Verlauf der Bildung des Medullarrohres und seines Centralcanales bei den von mir untersuchten Teleostiern, den Lophobranchiern.

Die Entwicklung des Rückenmarkes der *Petromyzonten* schliesst sich direct an die eben von den Lophobranchiern geschilderte an, nur sind bei dieser Abtheilung die Sonderungsvorgänge wegen der um vieles grösseren Zellen viel leichter zu beobachten, so dass sie deshalb von nicht geringer Wichtigkeit scheinen.

Ehe ich die Entstehung des Medullarrohres und der Chordanlage ausführlich beschreibe, sei es mir gestattet, die ersten Entwicklungsvorgänge am *Petromyzonei* (*Petromyzon Planeri*) bis zur

vollendeten Anlage der Keimblätter kurz zu besprechen, indem ich mir vorbehalten an einem anderen Orte die erste Entwicklung der Petromyzonten ausführlicher zu behandeln.

»Schon bei der ersten Furchung des befruchteten Eies kann man beobachten, dass die Producte dieses Vorganges keine gleichwerthigen Elemente sind. Die erste Theilung liefert nämlich eine grössere und eine kleinere Furchungskugel. Die kleine und deren Theilungsproducte furchen sich im weiteren Verlaufe stets rascher als die grosse und deren Abkömmlinge. Bis etwa zur sechzehnten Theilung sind die Grössendifferenzen gering und nur bei sorgfältiger Beobachtung zu erkennen. Bald aber überwiegen, entsprechend ihrer rascher erfolgenden Theilung, die kleinen Furchungskugeln die grösseren an Zahl und beginnen das Ei resp. die grösseren Furchungselemente zu umwachsen. Schnitte durch Eier solcher Stadien zeigen, nahe der Seite des Eies, die von den kleinen Furchungskugeln gebildet wird, die Existenz einer Höhle, die ich die primäre Keimhöhle nenne. Dieselbe ist nach aussen durch eine einfache Schicht der kleinen Furchungskugeln abgegrenzt. Es überdecken also gewissermassen die kleinen Furchungselemente in Form einer halben Hohlkugel die Keimhöhle und zum Theil schon die grossen Theilungsproducte. Die eben erwähnte Umwachsung der grossen Furchungskugeln durch die kleinen verläuft nicht überall gleichmässig: es lässt sich leicht beobachten dass auf einem Meridian des Eies diese Umwachsung langsamer fortschreitet als auf den übrigen. Auf diesem Meridian sistirt dieser Vorgang sobald die kleinen Furchungselemente die grossen bis über zwei Drittel der gesammten Eioberfläche umwachsen haben: an dem übrigen Theil des Eies geht jedoch die Umwachsung weiter vor sich. Auf der Stelle des erwähnten Meridianes, wo bei der Sistirung des Umwachsungsvorganges die kleinen an die grossen Furchungselemente grenzen, entsteht jetzt, durch kleine Furchungselemente gebildet, ein Wulst. Letzterem benachbart bildet sich hingegen im Bereiche der grossen Furchungselemente von der Oberfläche aus eine flache Einbuchtung. Ist das gesammte Ei von den kleinen Furchungselementen umwachsen worden, so hat sich die eben erwähnte flache Einbuchtung zu einer tiefen ausgebildet. Diese Grube, die später die Oeffnung eines blinden Ganges ins Innere des Eies darstellt, ist der RUSCONI'sche After oder die primitive Nahrungshöhle, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung zum Lumen des Darmrohres wird.

Der RUSCONI'sche After bildet sich, wie schon MAX SCHULTZE (l. c.) richtig beobachtete, später zum bleibenden After um.

Im Centrum des Eies liegt ein Rest grosser Furchungselemente die keiner weiteren Theilung unterliegen: sie repräsentiren das Nahrungsmaterial des sich entwickelnden Embryo. Diese Furchungselemente werden durch die die Wandung des RUSCONI'schen Afters bildenden grossen Furchungskugeln von der Eioberfläche abgeschlossen, nur an der tiefsten Stelle dieser Grube liegt ein Pfropf jener Furchungselemente.

Auf Schnitten durch Eier eines nur um wenig weiter vorgerückten Entwicklungsstadiums bemerkt man die Peripherie von kleinen Furchungselementen gebildet, welche sich gegeneinander abgeplattet haben. Sie repräsentiren das primitive Ectoderm. Nach innen liegt dieser Ectodermischiebt eine Reihe grosser Furchungskugeln an, die gegeneinander abgeplattet das primitive Entoderm darstellen.

Die primäre Keimhöhle ist durch Anlegen des primitiven Entoderm an das primäre Ectoderm fast ganz zum Verschwinden gebracht. Vom RUSCONI'schen After hat sich zwischen die grossen Furchungskugeln, die, wie eben erwähnt wurde, das primitive Entoderm repräsentiren, und den als Nahrungsmaterial dienenden Furchungselementen eine Spalte, ein Gang gebildet. Dieser im Innern blind endigende Gang erweitert sich unter der jetzt völlig verschwindenden primären Keimhöhle und dieser erweiterte Theil bildet, indem der Gang nahe dem RUSCONI'schen After sich durch aneinanderlegen der Wandungen nochmals für eine Zeitlang schliesst, die secundäre Keimhöhle.

Die als Nahrungsmaterial dienenden Furchungselemente, sowie die das primitive Ecto- und Entoderm bildenden Zellen sind, besonders erstgenannte, reichlich mit Dotterkörnchen angefüllt. Sie besitzen sämmtlich grosse, mit Carmin sich intensiv färbende Kerne.

Die Zellen des primitiven Ectoderm sind in diesem Entwicklungsstadium fast würfelförmig, die des primitiven Entoderm haben bei regelmässiger Anordnung eine vieleckige Gestalt und sind um ein Geringes grösser als die Zellen des Ectoderm.

Ich betone an dieser Stelle den schon von andern, am klarsten von HAECKEL hervorgehobenen Unterschied zwischen »primären« und »secundären« Ecto- und Entoderm.

Dabei gehe ich mit BAER, REMAK u. A. davon aus, dass die erste Anlage des Embryo eine zweiblättrige ist. Wir haben also ein »primitives« oder »primäres oberes Keimblatt« (primäres Ecto-

derm) und ein »primäres unteres Keimblatt« (primäres Entoderm), welche beide dem »animalen« und »vegetativen Blatte« VON BAER'S (l. c. p. 42) oder dem »oberen« und »unteren Keimblatte« REMAK'S (l. c. p. 181) entsprechen. Primitiv nenne ich diese Keimblätter weil sie die ersten aus den Furchungselementen entstandenen Theile des Körpers repräsentiren und ferner im Gegensatz zu den secundären Keimblättern, die sich durch Theilung der primären Keimblätter bilden.

Wie oben gezeigt, nimmt die grösste Zahl der Autoren an, dass das mittlere Keimblatt aus dem unteren Keimblatte entstehe, es ist also das Mesoderm gerade wie der nach Abgabe des Mesoderm bleibende Rest des ursprünglichen unteren Keimblattes, der jetzt das secundäre Entoderm darstellt, ein »secundäres Keimblatt«. Auch das primäre Ectoderm zerfällt, wie schon bei Syngnathus gezeigt wurde und wie ich für Petromyzon im Folgenden darstellen werde, in zwei Schichten, eine äussere und eine innere, die dann entsprechend der eben gegebenen Auseinandersetzung, als secundäre Keimblätter zu bezeichnen wären. Das secundäre Ecto- und Entoderm steht also zum primären im Verhältniss einer unvollständigen Homologie.

Ich wende mich wieder zur Besprechung der weiteren Entwicklung der Petromyzon-Embryonen. Das Ei nimmt jetzt eine Birnenform an, ohne dass in der Zellanordnung im Innern wesentliche Veränderungen vor sich gegangen wären. Ich bemerke hier beiläufig, dass zu dieser Zeit die secundäre Keimhöhle völlig angelegt ist.

Bald beginnt das spitze Ende, dem der RUSCONI'sche After nahe liegt, sich etwas zu verbreitern. Mitten auf diesem verbreiterten Ende entsteht eine seichte Einkerbung, die dicht über dem RUSCONI'schen After beginnend, in eine in der Längsrichtung des birnenförmigen Eies über seine halbe Peripherie verlaufende Rinne sich fortsetzt.

Zur besseren Verständlichkeit verweise ich hier auf die von SCHULTZE (l. c.) seiner Abhandlung beigelegten Abbildungen des sich entwickelnden Petromyzoneies. Ich citire besonders auf Taf. II die Figuren 4, 4^a, 5 und 6^a, sowie auf Taf. III die Figuren 1, 1^a, 1^b, 2 und 3. Diese Rinnenbildung erfolgt etwa am 6.—7. Tage¹⁾ nach der Befruchtung.

Bald entsteht die erste Embryonalanlage, indem vom RUSCONI'schen After beginnend, die eben erwähnte Rinne auf seiner Mitte

¹⁾ Auf den zeitlichen Verlauf der Entwicklung ist die Temperatur des Wassers, in dem sich die Eier befinden, von grossem Einfluss. Bei mir hatte das Wasser 12° C. im Mittel.

tragend, ein niedriger Wulst sich erhebt. Sowie derselbe sich deutlich vom Ei abgrenzt ist die seichte Furchung in eine schmale, dabei tiefere und so leichter sichtbare Rinne übergegangen. Diese Rinne, die Medullarrinne, setzt sich bis in die als Rusconi'schen After bezeichnete Stelle fort und an dieser Stelle ist Medullarrohr und Darmrohranlage verbunden. Nach dem baldigen Schlusse der ersteren ist noch auf Längsschnitten eine durch einen soliden Zellstrang gebildete Verbindung beider Anlagen zu erkennen.

Dieses Verhalten der Medullarrinne entspricht den von KOWALEWSKY bei der Beobachtung der Entwicklung der Störe l. c. und neuerdings von demselben Autor auch bei Amphioxus l. c., erhaltenen Befunden (vergl. auch BALFOUR l. c.).

An einem und demselben mit kurzen Unterbrechungen eine Zeitlang beobachteten Ei kann man bemerken, dass diese Rinne nur ganz kurze Zeit, etwa 2—4 Stunden, sehr deutlich sichtbar ist. Mit dem Erheben der Embryonalanlage als einer schmalen Leiste und dem Hervortreten des zuletzt zur Entwicklung gekommenen Vordertheiles derselben, ist die erwähnte Rinne vollständig verschwunden, nur eine einfache zarte Linie deutet noch für die nächsten 10—12 Stunden den Ort an, an welchem die der Medullarrinne der höheren Wirbelthiere homologe Rinne bestanden hatte.

Senkrechte Durchschnitte durch die Embryonalanlagen von Eiern, welche etwa das zuerst beschriebene Entwicklungsstadium vor der Bildung der Medullarfurchung erreicht haben, geben folgendes Bild: Eine einfache Schicht grosser fast quadratischer Zellen des primitiven Ectoderm umgibt das ganze Ei. Nach innen davon, scharf von demselben geschieden, bemerkt man das von einer Schicht grosser unregelmässiger Zellen gebildete primäre Entoderm (Fig. 7).

Beiderseits der Stelle, wo über der fast zum Verschwinden gebrachten secundären Keimhöhle die dort besonders grossen Zellen des primären Ecto- und Entoderm zusammenstossen, beginnen die Zellen des Entoderm sich zu theilen. Das Resultat dieser Theilung ist die Bildung des Mesoderm und des secundären Entoderm. Letzteres formt stets eine geschlossene, meist aus grösseren Zellen als die des Mesoderms bestehende Grenze gegen die in der Mitte des Eies gelegenen Furchungselemente, welche wie oben bemerkt, zum Nahrungsmaterial verwendet werden (Fig. 7 *Do*).

Ueber der secundären Keimhöhle ist das Ectoderm mit dem primitiven Entoderm in unmittelbarer Berührung, denn die dort befindlichen Zellen dieses Keimblattes haben sich nicht in Mesoderm und

secundäres Entoderm getheilt (Fig. 7 u. 8). Der Beweis, dass das Mesoderm nur durch Theilung des primären Entoderm in secundäres Entoderm und Mesoderm sich bildet, ist leicht zu führen:

Wie bereits erwähnt bildet das primäre Ectoderm schon in der zweiblätterigen Anlage des Embryo eine scharf gegen das primäre Entoderm abgegrenzte Zellschicht. In einem etwas späteren Stadium findet sich das primäre Entoderm seitlich der jetzt auftretenden Rückenfurche mehrschichtig angelegt und es bildet besonders dessen untere Zellenlage eine gegen die übrigen schärfer abgesetzte Schicht, das secundäre Entoderm. Die zwischen diesem und dem primären Ectoderm befindlichen Zellen stellen das Mesoderm dar. Im Bereiche des seitlich der Medullarfurche gelegenen Theiles des primären Entoderms hat also eine Differenzirung stattgefunden, deren Resultat die Bildung des secundären Entoderms und des Mesoderms ist.

Diesen Beobachtungen zufolge entwickelt sich bei *Petromyzon* das Mesoderm einzig und allein aus Zellen des primitiven Entoderm (vergl. Fig. 7 u. 8). Querschnitte durch Embryonen, die den Beginn der Rückenfurchenbildung (*Ru*) zeigen, lassen folgende Zellengruppirung erkennen. Nach aussen findet sich eine einfache Zellenlage, welche das Ectoderm vorstellt, die an der der Rückenfurche entsprechenden Stelle eine seichte Einbuchtung nach innen erkennen lässt. Unter dieser Einbuchtungsstelle befinden sich die grossen sich nicht durch Zellentheilung in Mesoderm und secundäres Entoderm differenzirt habenden Zellen des primitiven Entoderm. Dieselben hängen mit dem secundären Entoderm continuirlich zusammen

(Fig. 7 u. 8). Seitwärts von den etwas nach innen vorgebuchteten Ectodermzellen befindet sich die ein- bis zweifache Lage der kleinen Mesodermzellen. Letztere Zellenlage wird bald mehr als zweischichtig, welche Zellvermehrung wohl auf eine stattfindende weitere Zelltheilung zurückzuführen ist. Die im Bereiche der Rückenfurche liegenden Ectodermzellen werden mit der weiteren Entwicklung der Embryonalanlage gleichfalls verändert, sie beginnen sich in nach aussen befindliche kleine und innen an das primitive Entoderm und das Mesoderm angrenzende grössere Zellen zu theilen (Fig. 8 *ec*). Die Form der auf Querschnitten als eine Einbuchtung sich darstellenden Rinne wird durch diese Zelltheilung nicht verändert, dagegen buchtet sich, durch diesen Vorgang verdickt, das Ectoderm stärker gegen das primäre Entoderm vor.

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, dass das infolge eines Differenzirungsprocesses aus dem primären Entoderm

entstandene Mesoderm mit dem Auftreten der Rückenfurche und der Erhebung der Embryonalanlage über die Eiperipherie, ein mehrschichtiges wird und der die Rückenfurche bildende Theil des Ectoderm, unter Zerfall in zwei Zellschichten, sich gegen das primäre Entoderm, in der Richtung auf das Centrum des Eies vorbuchtet.

Ein wenig weiter entwickelte Eier mit wulstförmig erhobener Embryonalanlage zeigen auf Querschnitten, dass die Rückenfurche tiefer geworden ist. Man bemerkt die im Grunde der Einbuchtung befindlichen Zellen des Ectoderm in zwei Schichten gesondert. Ein Vorgang, der oben nur im ersten Beginn besprochen wurde. Die Zellen stehen meist concentrisch gegen die Einbuchtung gerichtet (es war dies schon früher in Fig. 8 zu bemerken) und andererseits bildet sich eine starke Prominenz gegen das Entoderm (Fig. 9).

Es hat sich also das Ectoderm im Bereich des medianen Theiles der Embryonalanlage in zwei Zellschichten, eine innere und eine äussere differenzirt (Fig. 9 *ee*). Die Theilung der Zellen des primären Ectoderm geht auch lateral von der Rückenfurche eine Strecke weit vor sich. Wir haben also (vergl. Fig. 9) im Bereiche der Rückenfurche im Ectoderm zwei Zellschichten, von denen die eine innere einfach als Fortsetzung der den ganzen Embryo überziehenden primären Ectodermischiicht erscheint; sie grenzt nach innen an das Mesoderm und unter der Rückenfurche an das primäre Entoderm. Ausser von dieser Schicht liegt im Bereich genannter Furche eine zweite Schicht, deren Entstehung aus dem primären Ectoderm ausführlich geschildert wurde. Diese Schicht bildet den Boden der Rückenfurche und geht sogar an deren tiefster Stelle oft schon eine Strecke weit ins Innere der beschriebenen Ectodermvorbuchtung hinein. In diesem Fall stossen die Zellen dieser Schicht an einander und geben ihre Berührungsflächen, wie man auf Querschnitten gut bemerken kann, das Bild einer scharfen meist geraden Linie. Es ist also im Bereiche der Rückenfurche das primitive Ectoderm in zwei secundäre Schichten zerfallen. Dieses Verhalten lässt sich sehr leicht mit dem gleichen Verhältniss von *Syngnathus* zusammenhalten. Hier bei *Petromyzon* ist diese Zellanordnung entsprechend der geringeren Zahl aber bedeutenderen Grösse der einzelnen Elemente leichter zu beobachten.

Das wesentliche dieses Befundes ist auch hier die Thatsache, dass Zellen der äussern Schicht des Ectoderm in die Bildung des Bodens der Medullarfurche, und wie ich weiter zeigen werde in den Aufbau des Medullarrohres eingehen.

Mit der Weiterentwicklung der Embryonalanlage vermehren sich die Zellen des Ectoderm im Bereiche der Rückenfurche, besonders die äussere Schicht ist hiervon betroffen, welcher Vorgang wohl das Resultat einer Zelltheilung ist.

Es stellt auch hier bei *Petromyzon*, ganz wie oben bei *Syngnathus* beschrieben wurde, dieser nach innen vorgebuchtete verdickte Theil des Ectoderm die erste Anlage des Medullarrohres dar.

Zur Illustrirung der Aenderungen in den Zellverhältnissen im Ectoderm verweise ich hier ganz besonders auf die Vergleichung der Figuren 9 und 10. In der letztgenannten Figur kann man sehen, dass die in der Mitte der soliden Medullarrohranlage befindlichen zwei Reihen von Zellen der äusseren Schicht des Ectoderm bis nahe an die Grenze dieses Keimblattes gegen das primäre Entoderm herabreichen und dass dieselben aus 7 bis 8 Zellen jederseits gebildet werden.

Die als Anlage des Medullarrohrs erscheinende Prominenz des Ectoderm gegen das primäre Entoderm wird in diesem Stadium (Figur 10) vorwiegend durch die zwischen die innere Schicht des oberen Keimblattes hinabreichenden, die äussere Schicht des genannten Keimblattes repräsentirenden Zellreihen gebildet.

Die erste Anlage des Rückenmarkes stellt somit auch bei *Petromyzon* einen soliden Strang dar, der unten kielförmig vorspringt und nach aussen mit dem Ectoderm noch in innigster Verbindung sich befindet.

Querschnitte durch Embryonalanlagen, bei denen die Medullarrinne nur noch durch eine feine Linie angedeutet ist (SCHULTZE l. c. Fig. 1^b und 2 Taf. III), zeigen das fast völlige Verstrichensein derselben, dagegen sieht man manchmal, dass die obersten zwei bis drei Zellen, die von der äusseren Schicht des Ectoderm in die solide Anlage des Rückenmarkes hineingewuchert sind, von einander weichen. Dieser letztgenannte Zustand besteht nur ganz kurze Zeit. Die Zellen schliessen sich wieder an einander und die Medullarfurche verstreicht völlig. Betrachtet man Schnitte durch die in Gestalt eines schmalen Wulstes erhobene Embryonalanlage, so bemerkt man, dass die seitwärts der Rückenmarksanlage befindlichen Zellen des Mesoderm sich an Zahl vermehrt haben. Während früher an genannter Stelle das Mesoderm nur 3—4 schichtig war (Fig. 10), ist es jetzt (Fig. 11) in ein 6—7 schichtiges übergegangen. Diese Zellvermehrung in dem seitlich der Medullarrohranlage befindlichen Theil des Mesoderm bewirkt eine Abdrängung genannter Organanlage von dem die Ober-

fläche der Embryonalanlage überziehenden Ectoderm. Zur Illustrirung dieses Vorganges führe ich besonders die schon erwähnten Figuren 11 und 12 an.

Mit der Erhebung des Kopftheiles des Embryo von dem Eie ist die Abschnürung der Rückenmarksanlage vollendet (Fig. 13).

Es überzieht jetzt das Ectoderm in einfacher Schicht die Oberfläche des Embryo. Das Rückenmark stellt einen soliden Strang dar, in dessen Mitte sich zwei mehr oder weniger regelmässig angeordnete Zellenreihen befinden, die von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammen und um welche die übrigen Zellen der Rückenmarksanlage concentrisch angeordnet sind (Fig. 13).

Zu dieser Zeit ist die Bildung der Chordaanlage vollendet; auch die erste Anlage des Darmrohres ist sichtbar.

Das Lumen der secundären Keimhöhle geht in das, des sich bildenden Darmrohres über, indem ersteres von dem durch seitliche Zellwucherung vorgestülpten Entoderm zu einem Rohre geschlossen wird (Fig. 15).

Jetzt beginnt ganz wie bei *Syngnathus* ein Auseinanderweichen der im Innern der Medullarrohranlage befindlichen zwei Zellreihen (Fig. 14).

Gleichzeitig mit der Differenzirung des Kopftheiles des Embryo ist der Medullarcanal fertig gebildet. Die das Medullarrohr zusammensetzenden Zellen haben sich vielfach getheilt und umgeben sehr regelmässig angeordnet den Medullarcanal.

Bald stellt die Rückenmarksanlage ein auf dem Querschnitt ovales Rohr dar (Fig. 15), dessen innerste, das langovale Lumen begrenzende Zellschicht, wie oben ausführlich dargelegt, von der äusseren Schicht des primären Ectoderm abstammt.

Wie aus diesen Beobachtungen sich ergibt, erfolgt bei den *Petromyzonten* ganz wie bei *Syngnathus* die Bildung des Medullarrohres durch Abschnürung des im Bereich der Rückenfurche gelegenen Theiles des Ectoderm durch das Mesoderm, und die äussere wie die innere Schicht des erstgenannten Keimblattes geht in seine Anlage ein. Die äussere Schicht bildet nach Schluss und Ausbildung des Medullarrohres dessen innerste Auskleidung.

In gewissem Grade steht die Entwicklung des Medullarrohres bei *Petromyzon* im Gegensatz zu der Entwicklung dieses Organes bei allen übrigen Vertebraten mit Ausnahme von *Amphioxus* und den *Selachiern*.

Es bildet sich, wie eben beschrieben wurde, bei Petromyzon das Medullarrohr aus dem primitiven Ectoderm, indem dieses nur im Bereich der genannten Organanlage in eine äussere und eine innere Schicht zerfällt, die aber beide vollständig in die Bildung des Medullarrohres eingehen, während bei den übrigen höheren Vertebraten schon lange vor der Bildung der Medullarrinne das Ectoderm zwei oder mehrschichtig angelegt ist. Allein dieser Gegensatz ist nur ein scheinbarer, da ja auch bei den übrigen Vertebraten das zweiseichtige Ectoderm aus einem einschichtigen sich entwickelt¹⁾. Bei Petromyzon erfolgt diese Differenzirung des einschichtigen Ectoderm zuerst nur im Bereich der Medullarrohranlage und erst mit Umbildung des Embryo zu der frei schwimmenden Larve geht die einschichtige, die gesammte Oberfläche bedeckende Zellenlage in eine mehrschichtige über. An diese durch die vorliegende Untersuchung erhaltenen Befunde schliesst sich das von BALFOUR bei den Selachiern und von KOWALEWSKY bei der Amphioxusentwicklung enthaltene Resultat ohne weiteres an, indem bei Selachiern die Differenzirung des die Medullarrohranlage bildenden Ectoderms in zwei Schichten erst mit Schluss des genannten Rohres erfolgt und bei Amphioxus das schon geschlossene Medullarrohr noch eine Zeitlang aus einer einzigen vom primitiven Ectoderm abstammenden Zellschicht gebildet wird.

Ich wende mich nun zu der Vergleichung der von anderen mitgetheilten Ansichten über die Bildung des Medullarrohres mit den Ergebnissen meiner Untersuchung. Alle Beobachter haben das Auftreten einer Rückenfurche constatirt und Alle stimmen darin überein, dass dieselbe nur kurze Zeit vorhanden ist. Ueber die von v. BAER, VOGT, LEREBoullet und KUPFFER vorgeführten Ansichten, die nur nach Beobachtung des Entwicklungsvorganges von der Eioberfläche aus ohne Controlle durch Schnittserien aufgestellt wurden, brauche ich mich nicht weiter auszusprechen.

Eingehender muss ich die von SCHAPRINGER, WEIL und vor allem von OELLACHER beschriebene Bildungsweise des Rückenmarkes mit den von mir gewonnenen Befunden zu vergleichen suchen.

Besonders die Angaben des letztgenannten Autors verdienen, da sie auf sehr eingehende und fleissige Untersuchungen gestützt sind, eine ausführliche Besprechung. OELLACHER findet eine Medullarrinne, die von Zellen der äussern Schicht des Ectoderm aus-

¹⁾ A. GÖTTE. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. X. 1874 pag. 145 Taf. XI.

gekleidet ist; diese Rinne verstreicht nach ihm sehr bald wieder, ohne dass die oben erwähnte Zellschicht zur Bildung des ursprünglich soliden Rückenmarkes beitrage. Wenn ich seine Figuren (l. c.) z. B. Taf. II Figur V 1 u. 3, VI 3 u. 5, ferner Taf. III Fig. VI 3 u. 6, VII 3 u. 4 ff. betrachte, so machen dieselben den Eindruck, als wenn die Zellen in diesen Figuren theilweise sehr schematisch eingezeichnet seien. Andererseits scheint mir, dass OELLACHER, den Fall angenommen, dass die gegebenen Abbildungen getreue Copieen von Querschnitten sind, nicht immer seine Befunde in der richtigen Weise gedeutet hat. Ich verweise hier z. B. auf die Figuren IV 3 Taf. II. Die Oberfläche der Embryonalanlage überzieht eine Schicht schmaler platter Zellen, unter dieser folgt seitlich der Rückenfurche eine mehrschichtige Lage vieleckiger Zellen, die in der untersten Schicht grösser, und regelmässig gegen das Mesoderm angeordnet sind. Unter der Rückenfurche sehen wir den Querschnitt des mehrfach erwähnten Ectodermkieses und in dessen Mitte finden sich 2 aus schmalen platten Zellen zusammengesetzte Reihen, deren Berührungsflächen das Bild einer scharfen Linie geben. So die Beschreibung der Abbildung! Entspricht dieselbe einem Querschnitte, so findet sich in demselben dieselbe Zellgruppierung wie ich sie oben ausführlich beschrieben und in Fig. 2 u. 3 auch abgebildet habe. Die citirte Figur IV 3 ist direct neben die von mir gegebene zu stellen und spricht der Befund in dem dazu gehörigen Präparat ganz für die von mir vorgetragene Bildungsweise des Medullarrohres der Teleostier.

OELLACHER hat dann, als er einmal angenommen hatte, dass das Medullarrohr der Knochenfische sich in anderer Weise als das der übrigen Vertebraten entwickele, nothgedrungen zu der Ansicht kommen müssen, dass der Centralcanal durch ein Verflüssigen oder Zugrundegehen von Zellen im Innern der soliden Anlage des Rückenmarkes entstehe. Da der Autor angibt, dass die äussere Schicht des Ectoderm continuirlich die Oberfläche des Embryo überzieht und nicht in den, von der innern Schicht des Ectoderm gebildeten Kiel sich einsenkt, so verneint er auch, dass diese äussere Schicht genannten Keimblattes zur Bildung des Medullarrohres beiträgt. — GÖTTE'S (l. c.) vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht, dass der Medullarcanal nur der Rest der durch Seitendruck zu Grunde gegangenen Rückenspalte sei, ist ohne Mittheilung der Untersuchungen, auf welche diese Ansicht basirt ist, gegeben worden und entzieht sich dadurch einer Beurtheilung.

Wie OWSJANNIKOW (l. c.) in seiner vorläufigen Mittheilung dazu kömmt bei *Petromyzon* die Entwicklung des Centralcanales in derselben Weise zu beschreiben, wie wir dieselbe von den höheren Wirbelthieren kennen, ist mir unverständlich; gerade bei *Petromyzon* ist der von mir bei der Entwicklung des Centralcanales der Knochenfische beschriebene Entwicklungsmodus für die Betheiligung der äussern und inneren Zellschicht des Ectoderm an der Medullarrohrbildung so klar wie nur möglich zu beobachten. Es bleibt mir daher nur die Annahme, dass dieser Forscher sich durch die Beobachtung der äusserlich, wenn auch nur sehr kurze Zeit, aber ganz deutlich sichtbaren Medullarrinne und deren baldigen Schluss zu seinen Angaben verleiten liess. Denn durch die Untersuchung von Schnittserien würde ihm der von mir dargestellte Entwicklungsmodus nicht entgangen sein.

Es erübrigt nur noch in kurzem den Verlauf der Entwicklung des Rückenmarkes und seines Centralcanales bei den Teleostiern und *Petromyzonten* zusammenzufassen und ihn mit der Entwicklung des gleichen Organes bei den einen andern Modus zeigenden Wirbelthieren im Zusammenhang zu betrachten.

Bei diesen kommt es zur Bildung einer Medullarrinne, die sich durch Empor- und Ueberwachsen ihrer Ränder zum Centralcanal schliesst.

Bei den *Petromyzonten* und Teleostiern (Lophobranchiern) besteht gleichfalls anfänglich eine Rückenfurche und ich glaube, dass die Constatirung dieser Thatsache von grossem Belang ist, nur ist hier die Schliessung der Medullarrinne nicht in dem gleichen Grade sichtbar indem eine Modification des Schliessungsactes eintritt.

Wie ich oben auseinander gesetzt habe sind die im Innern der soliden Medullarrohranlage befindlichen zwei Zellschichten als Abkömmlinge der äusseren Schicht des Ectoderm anzusehen und zwar liess sich besonders bei *Petromyzon* die Bildung dieser Schicht im Bereiche der Rückenfurche auf das deutlichste beobachten. Da nun die äussere Schicht des Ectoderm die Rückenfurche auskleidet und die von dieser abstammenden Zellen (bei *Petromyzon* geht sie in toto in das Medullarrohr ein) in den im Innern der soliden Medullarrohranlage sich findenden zwei Zellschichten wieder zu erkennen sind, so entspricht ein etwa zwischen ihnen auftretendes Lumen der Rückenfurche. Daraus folgt, dass der Vorgang, durch welchen die im Innern der soliden Medullarrohranlage befindlichen zwei Zellschichten von der Oberfläche an ihren jetzigen Ort gelangt sind, direct dem Engerwerden der Me-

dullarrinne durch Emporwachsen ihrer Ränder, wie wir diesen Vorgang von der Bildungsweise des Medullarrohres der höhern Wirbelthiere kennen, entspricht.

Die Abschnürung des Medullarrohres erfolgt dagegen ganz wie bei den übrigen Wirbelthieren durch Wucherungen des Mesoderms. Ist diese Abschnürung vollendet, so stellt sich durch das Auseinanderweichen der erwähnten zwei Zellschichten, die von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammen, das Lumen der Medullarrinne, die nur zu einem Rohre geschlossen ist, wieder her.

Die Entwicklung des Rückenmarkes und seines Centralcanales ist bei den Teleostiern und Petromyzonten also keineswegs fundamental von der bei den übrigen Wirbelthieren beobachteten Entwicklungsweise verschieden. Auch bei diesen beiden Abtheilungen der Vertebraten stammen die den Medullarcanal begrenzenden Zellen von der äusseren Schicht des Ectoderm.

Ich wende mich nun zur Besprechung der Bildungsweise der Chorda dorsalis bei den von mir untersuchten Fischen. Wie schon oben bei Beschreibung der Bildung des Medullarrohres der Lophobranchier angeführt, war es mir bei diesen nicht möglich, die Frage, ob die Chorda sich aus dem mittleren oder unteren Keimblatte entwickle, zu lösen. Es ergaben sich wohl Querschnittsbilder, die für eine ausschliessliche Betheiligung des Entoderm sprachen, allein beweisend war keines.

Glücklicher war ich bei Untersuchung der Entwicklung von Petromyzon. Hier gelang es mir die Bildungsweise der Chorda von ihrer ersten Anlage an genau zu verfolgen. Die bei Besprechung der Medullarrohrentwicklung hervorgehobenen Zellenverhältnisse, die relativ geringe Zahl und bedeutende Grösse der Elemente in der betreffenden Zellregion, ermöglichten den ganzen Verlauf der Chorda-Entwicklung hier auf das klarste zu beobachten. Ich beginne mit der Beschreibung des sich durch eine fast überall einschichtige Anlage des primären Ecto- und Entoderms auszeichnenden Entwicklungsstadiums. Es ist dasselbe Stadium, welches den Beginn der Rückenfurchenbildung erkennen lässt und bei welchem sich das mittlere Keimblatt durch Zelltheilung vom ursprünglichen unteren Keimblatt, dem primitiven Entoderm abzuspalten beginnt (Fig. 7).

Auf einer Serie von Querschnitten bemerkt man, dass die 7—8 Entodermzellen, die unter dem sich zur Anlage des Rückenmarkes

umbildenden Ectoderm liegen, schmaler werden und dabei sich etwas verlängern. (Vergleiche Figuren 7, 8 und 9.) Unterdessen schreitet die Mesodermbildung durch Theilung des primitiven Entoderm weiter fort. Dieser Vorgang beschränkt sich jedoch auf die lateralen Theile der Embryonalanlage. In dem medianen Theil, also unterhalb der Medullarrohranlage, findet ein anderes Verhalten statt. Die hier befindlichen Zellen des primären Entoderms lassen niemals eine Sonderung in Mesoderm und secundäres Entoderm erkennen.

Mit der weiteren Ausbildung des mittleren Keimblattes hat sich das primitive Entoderm gewissermassen in drei Theile gesondert: in das Mesoderm, in das secundäre Entoderm und in die unter der Rückenmarksanlage befindlichen Zellen, welche noch das primäre Entoderm darstellen. Aus diesen Zellen geht die erste Anlage der Chorda dorsalis hervor. Sie bilden eine, etwa 6—8 Zellen in der Breite habende, einfache Schicht, die der Längsrichtung der Embryonalanlage folgend unter dem als Medullarrohranlage beschriebenen Ectodermkiel sich befindet. Nach oben grenzt diese Zellenlage an den medialen Theil des Ectoderm, nach den Seiten an das Mesoderm und das secundäre Entoderm (Fig. 9) und sie selbst bildet die Decke der secundären Keimböhle. Die Zellen dieser Chordaanlage selbst sind hoch und schmal mit grossem, deutlichen Kern, scharf gegen das Ectoderm und Mesoderm abgegrenzt. In der Umgebung dieser Zellschicht geht nun, wie man auf Querschnitten von nur um wenig älteren Embryonen bemerken kann, eine Veränderung vor sich. Man kann leicht beobachten, dass die, beiderseits der in die Chordaanlage eingehenden Zellen, befindlichen Zellen des secundären Entoderm eine schräge Richtung gegen das nach unten der Keimböhle zugewandte Ende der ersterwähnten Zellen einnehmen.

Der Beginn dieser Aenderung in der Zellgruppierung ist schon in Figur 9 zu sehen, besser, weil weiter vorgeschritten, zeigt Figur 10, diesen Vorgang. Hier sind schon Zellen des secundären Entoderm unter die nun die Chordaanlage bildenden Zellen hingewuchert, doch nehmen die mittelsten 3 Zellen der Chordaanlage noch an der Bildung der Keimböhle mit ihren nach unten gerichteten Enden Theil.

Die die Chordaanlage bildenden Zellen werden mit der weiteren Entwicklung immer länger und schmaler, während die unter ihnen hinwuchernden Zellen des secundären Entoderm meist sehr klein sind und auf Schnitten eine quadratische Form zeigen (Fig. 11).

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich die That-

sache, dass der unter der Medullarrohranlage befindliche Theil des primären Entoderm nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm zerfällt, dass aber diese Zellen von den Seiten her durch darunter Hinwuehern von Zellen des secundären Entoderms von der Keimhöhle abgeschnürt werden.

An günstigen Querschnittsreihen von Embryonen dieses Stadiums kann man oft die ganze Chordaentwicklung von der ersten Anlage bis zur vollendeten Abdrängung oder Abschnürung derselben durch Zellen des secundären Entoderms verfolgen. Immer sind die die Chordaanlage bildenden Zellen scharf vom oberen, mittleren und secundären unteren Keimblatt abgegrenzt.

Auf Querschnittsbildern mit völlig abgeschnürter Chordaanlage sieht man, wie die Zellen derselben sich zu theilen beginnen und dabei sich concentrisch gegen einander gruppieren. Ich verweise hier auf die Figur 12. Die Zellen der Chordaanlage sind kleiner geworden und bilden nicht mehr wie früher eine einfache Lage, sondern erscheinen in mehrschichtiger Anordnung.

Oft bemerkt man bei fast vollendeter Chordaanlage nur zwei ganz schmale Zellen unter derselben (Fig. 14), andererseits ist oft zu sehen, dass zu einer Zeit, wo unterhalb der Chordaanlage eine Schicht grosser Zellen des secundären Entoderms sich befindet, die Zellen der genannten Organanlage ungetheilt in der ursprünglichen Anordnung sich noch erhalten haben (z. B. Figur 11). Die Chordaanlage stellt also, nachdem sie durch das secundäre Entoderm von der Keimhöhle abgetrennt ist, einen unter der Medullarrohranlage befindlichen soliden Strang vor, dessen Zellen meist concentrisch gegen die Längsaxe gerichtet sind. Dieses Stadium der Entwicklung der Chordaanlage trifft zeitlich mit der Abschnürung des Medullarrohres zusammen (Fig. 13). Mit dem Auftreten des Centralekanales in der Rückenmarksanlage beginnt die Schliessung des Darmrohres und man sieht auf Querschnitten, wie zwischen die Chordaanlage und das secundäre Entoderm eine Schicht Mesodermzellen eingewuchert ist (Fig. 15).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Chorda dorsalis bei den Petromyzonten sich nicht aus dem Mesoderm, aber auch nicht aus dem secundären Entoderm bildet, sondern dass sie sich aus dem noch nicht durch Beitrag zur Bildung des Mesoderm differenzirt habenden Entoderm, dem deshalb als primitives Entoderm bezeichneten Keimblatte bildet.

Ehe ich mich zum Vergleiche dieses Befundes mit den Angaben

der Antoren über die Bildungsweise der Chordaanlage bei anderen Wirbelthieren wende, muss ich noch Einiges über die Entwicklung der Chorda dorsalis bei den Batrachiern mittheilen. Mein Freund, Dr. MAX FÜRBRINGER, Prosector dahier, theilte mir während der Abfassung vorliegender Arbeit mit, dass er bei der Untersuchung von Froschembryonen Schnitte erhalten habe, die eine Abstammung der Chorda aus dem unteren Keimblatte vermuthen liessen. Angeregt durch diese Mittheilung und die Befunde meiner Untersuchung der Entwicklung dieser Organanlage bei *Petromyzon*, untersuchte ich Embryonen früher Stadien von *Rana* und *Bombinator* und es gelang mir eine Reihe von Schnittserien zu erhalten, die FÜRBRINGER'S Vermuthung absolut als feststehende Thatsache erwiesen. Ich theile die Ergebnisse dieser Untersuchung im Folgenden mit ¹⁾.

Untersucht man Schnitte aus dem hintersten Theil eines Embryo von *Rana* von 1,3 Mm. Länge, der in seinem vorderen Theile die erste Anlage der Chorda erkennen lässt, so sieht man, dass im hintersten Theil des Embryo noch nicht einmal die Differenzirung in die drei Keimblätter erfolgt ist.

Unter dem mehrschichtigen Ectoderm finden sich die Zellen des noch nicht in Mesoderm und Entoderm differenzirten ursprünglichen unteren Keimblattes in mehrfacher Lage.

Betrachtet man in dieser Serie Schnitt für Schnitt in der Richtung nach vorn fortschreitend, so bemerkt man wie die unter der Medullarrohranlage befindliche Zellenmasse sich seitlich abzugrenzen beginnt (Fig. 16). Auch auf Schnitten von *Bombinator* sind diese ersten Sonderungsvorgänge sehr deutlich zu sehen. Hier ist die an diesem Vorgange betheiligte Anzahl der Zellen geringer als bei *Rana*, und in Folge dessen wird die Differenzirung leichter wahrnehmbar (Fig. 21 A 21 B).

Die seitliche Abgrenzung der genannten Zellenmassen wird beim Verfolgen der Schnittserie des oben erwähnten Embryo von *Rana*, weiter nach vorn zu, mit der nun infolge Theilung des Entoderm auftretenden Mesodermbildung immer deutlicher. Zu gleicher Zeit bemerkt man, dass diese Zellmasse continuirlich mit dem sich jetzt bildenden secundären Entoderm zusammenhängt, in dieses sich direct

¹⁾ Als Material dienten mir Embryonen von *Rana temporaria* und *Bombinator igneus*; dieselben waren in 10% Chromsäure durch 12—16 stündiges Einlegen und nachherigem Aufbewahren in Alkohol von 90% gehärtet worden. Vor dem Einbetten und Schneiden wurden die Embryonen in ammoniakalischer Carminlösung gefärbt.

fortsetzt. In Fig. 16 sehen wir unter dem mehrschichtigen Ectoderm das primäre Entoderm in dicker Schicht liegen. Man kann aber auf diesem Bilde, welches die getreue mit der Camera gezeichnete Copie eines Querschnittes von *Rana* gibt, die seitliche Abgrenzung der später in die Chordaanlage eingehender Zellen von dem in Bildung begriffenen Mesoderm beobachten. Ueber der Keimhöhle (*k*) und seitlich der in die Chordaanlage übergehenden Zellen trennt sich das primitive Entoderm in secundäres Entoderm (*ens*) und das Mesoderm (*me*). In Figur 17 findet man den in Figur 16 in seinen ersten Stadien dargestellten Differenzirungsprocess weiter fortgeschritten. Die Trennung des Ectoderms vom Mesoderm, und die des letztern vom secundären Entoderm und den später zur Bildung der Chordaanlage verwendeten Zellen des primitiven Entoderms (*ench*) ist hier sehr deutlich zu sehen.

Die erwähnte seitliche Abgrenzung wird immer schärfer, die ganze Erscheinung macht den Eindruck, als wenn das secundäre Entoderm gegen die Medullarrohranlage zu, ähnlich wie BALFOUR (l. c.) diesen Vorgang von Schachier-Embryonen abbildet, eingebuchtet sei. Hat man aber Schnitt für Schnitt betrachtet, so sieht man, dass diese von mir als Abtrennungsvorgang beschriebene Differenzirung keineswegs das Resultat einer Einbuchtung des secundären Entoderms ist, sondern dass diese Zellenmasse den nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm sich theilenden Rest des primitiven Entoderm repräsentirt, der mit dem secundären Entoderm sich noch seitlich im Zusammenhange befindet.

Diese Zellenmasse stellt, wie erwähnt, die Chordaanlage dar. Die sie zusammensetzenden Zellen beginnen jetzt, wie man auf Schnitten, die aus dem weiter nach vorn gelegenen Theil des genannten Embryo entnommen sind, wahrnehmen kann, sich regelmässiger anzuordnen, was besonders die an das Meso- und Ectoderm anstossenden betrifft. Ich verweise hier auf Figur 18 und 20 (letztere ist von Bombinator). Auf den noch weiter nach vorn gelegenen Querschnitten bemerkt man die Zellen des Mesoderm vermehrt und gegen die Stelle, wo die Chordaanlage mit dem secundären Entoderm zusammenhängt, vorgebuchtet. Durch diesen Vorgang wird die Chordaanlage vom secundären Entoderm abgeschnürt, indem zu gleicher Zeit letzteres unter der Chordaanlage hinwächst und so deren allseitige Isolirung bewirkt. Die Zellen der Chordaanlage ordnen sich jetzt concentrisch gegeneinander und damit ist die Chordaanlage in ein ferneres Stadium der Sonderung eingetreten. Diesen letztangeführten Befund erläutert Figur 19. Hier ist die er-

wähnte Organanlage von Mesoderm und secundärem Entoderm scharf gesondert, und letzteres bildet in continuirlicher Schicht die Grenze der Embryonalanlage gegen die Keimhöhle.

Auf Querschnitten, welche den Abschluss der Chordabildung zeigen, bemerkt man, dass auch das Medullarrohr sich geschlossen hat (Fig. 19 *md*), so dass also auch bei den Batrachiern für die Chorda und die Medullarrohrbildung, ganz wie dies schon bei der Entwicklung von *Petromyzon* beschrieben wurde, ein zeitlicher Parallelismus der Entwicklung wahrzunehmen ist.

In beiden Batrachiergattungen nimmt also die Chorda ihre Entstehung aus dem sich nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm differenzirenden Theil des primitiven inneren Keimblattes.

Ich fasse diese Befunde zusammen und vergleiche sie mit den hierher bezüglichen Angaben anderer Autoren. Was zunächst BALFOUR betrifft, so scheinen dessen Abbildungen selbst in seiner ausführlichen Arbeit (l. c.) etwas schematisch gehalten, so dass man sie schwer in anderer Weise als er es thut interpretiren kann. Allein die ausführliche Beschreibung der Vorgänge spricht mehr für die von mir vorgebrachte Ansicht, dass die Chorda sich nicht aus dem primitiven Entoderm bilde. Es wird nämlich eine mediale Verbindung des Ectoderm mit dem primitiven Entoderm zu einer Zeit angeführt¹⁾, wo das seitlich dieser Verbindung befindliche ursprüngliche untere Keimblatt (primitives Entoderm) sich in Mesoderm (Mesoblast) und secundäres Entoderm (Hypoblast) spaltet. Daraus geht mit Evidenz hervor, dass der nicht in Mesoderm und secundäres Entoderm zerfallende, medial mit dem Ectoderm in Berührung sich befindende Theil des ursprünglichen unteren Keimblattes, aus welchem BALFOUR die Chorda hervorgehen lässt, nicht dem secundären Entoderm (seinem Hypoblast) gleichwerthig sein kann. Allerdings lässt er die gegen das Ectoderm vorgebuchteten Zellen des Entoderm sich theilen und die obere Schicht die Chordaanlage bilden. Die

¹⁾ BALFOUR sagt (Nr. 1 l. c.) pag. 341 »that beneath the medullary groove the epiblast and hypoblast were not separated by any interposed mesoblast«. Und dann auf pag. 342, nachdem er angeführt, dass die Chorda »a true hypoblastic structure« ist, sagt er: »That the notochord becomes separated from the hypoblast after the latter has acquired its typical structure, and differs in that respect from the two lateral sheets of mesoblast, which are formed coincidentally with the hypoblast by a homogeneous mass of cells becoming differentiated into two distinct layers.«

untere Schicht bildet gemeinsam mit den seitlich davon gelegenen Zellen des Hypoblast, des secundären Entoderms, die Grenze der Embryonalanlage gegen die Dottermasse. In Berücksichtigung des zuletzt angeführten muss ich jedoch zugeben, dass eine gewisse Differenz der von BALFOUR festgestellten Thatsachen mit meinen Befunden bei Petromyzon und den Batrachiern bestehen bleibt und dass ich nicht vermag jene Angaben ohne weiteres mit meinen Befunden in Einklang zu bringen. Dasselbe gilt von den von HENSEN¹⁾ (l. c.) bei dessen Beschreibung der Entwicklung des Kaninchens ausgesprochenen Ansichten.

Mit den Angaben anderer Autoren, wie REMAK, KÖLLIKER, GÖTTE u. A. bezüglich der Chordabildung bei den Batrachiern und Vögeln, und denselben von OELLACHER, RADWANER und SCHULTZ bei Beschreibung der Entwicklung der Bachforelle und des Torpedo, stehen meine Befunde bei Petromyzon und den Batrachiern in directem Widerspruch, indem ich bei diesen Thieren eine Entstehung des genannten Organes aus dem primitiven unteren Keimblatte constataren konnte.

Was speciell GÖTTE's²⁾ durch eine Anzahl Figuren auf Tafel III, IV und V (l. c.) illustrierte Angaben betrifft, so muss ich hier bemerken, dass aus jenen zwar sehr schön ausgeführten, jedoch mehr oder minder schematisch gehaltenen Zeichnungen keinesfalls eine genaue Wiedergabe des realen Befundes bei Bombinator zu entnehmen ist, in welcher Beziehung ich die bezüglichen Figuren GÖTTE's (Figur 58, 61, 62 auf Taf. III, Figur 67, 68, 74, 75 auf Taf. IV und Figur 83, 85, 86, 87, 93, 94 und 95 auf Taf. V) mit den von

¹⁾ HENSEN sagt l. c. pag. 366: »Ein weiteres Stadium dürfte die dem Kaninchen entnommene Figur 45A sein, wo in der Mittellinie durch Wucherung und theilweise Einbuchtung des Hypoblast die Chorda schon deutlich angeknüpft wird.«

²⁾ GÖTTE sagt auf pag. 156 der Entwicklungsgesch. d. Unke: »Die bezeichnete Zellansammlung im mittleren Keimblatte beginnt schon zur Zeit, wann die spaltförmige Darmhöhle eben sich zu erweitern anfängt, und erscheint zuerst in der hinteren Hälfte des Rückens als eine leichte mediane Verdickung, welche, aus der später sehr deutlich werdenden Bewegung zu schliessen, durch den Zusammenstoss der von beiden Seiten andrängenden Zellen entstand. Diese erste Bildung innerhalb der Keimblätter, der Axenstrang verstreicht nach vorn hin unmerklich und verliert sich hinten ebenso in der im Randwulst enthaltenen Verdickung des mittlern Keimblattes;« etc. — Und weiter unten auf derselben Seite: »Sobald endlich der Axenstrang sich als Anlage der Wirbelsaite von den lateralwärts abfallenden Seitentheilen oder den Segmentplatten gesondert hat,« etc. (Taf. III Fig. 57, 58).«

mir gegebenen Bildern in Vergleichung zu ziehen bitten möchte. Insofern die von GÖRTE abgebildeten Objecte die Grundlage seiner Beschreibungen abgeben, wird begreiflich, dass die letztere von der meinigen wesentlich abweichen muss.

Es scheint mir wichtig an diesem Orte noch hervorzuheben, dass gerade diese beiden in der Richtung auf die Chordabildung untersuchten Thiere, bei welchen ich den gleichen Bildungsmodus für dieses Organ finden konnte, auch in der Art und Weise der Furchung und der ersten Entwicklung der Embryonalanlage viel Gemeinsames zeigen.

Zum Schluss sei es mir gestattet, die bei der Untersuchung der Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis von *Petromyzon* Pl. erhaltenen Resultate zusammenzufassen.

»Es ergibt sich, dass hier in einem gewissen Entwicklungsstadium zwei Keimblätter bestehen, ein oberes und ein unteres, die ich beide als die ursprünglichen oder primitiven Keimblätter bezeichne.

Das primitive obere Keimblatt theilt sich im Verlaufe der Weiterentwicklung an einer Stelle in 2 oder mehr Zellenlagen, die sich bald in zwei Schichten sondern, beide in die Anlage des Medullarrohres übergehend.

Nach der Vollendung dieser Organanlage bildet der noch nicht in zwei Schichten differenzirte Theil des primitiven Ectoderm eine Ueberkleidung des ganzen Embryo und geht erst viel später, wenn der Letztere zur frei schwimmenden Larve geworden ist, in ein mehrschichtiges Epithellager über.

Aus einem Theil des unteren primitiven Keimblattes entwickelt sich ohne weitere Differenzirung die Anlage der Chorda dorsalis und der übrige Theil desselben zerfällt unter Zelltheilung in das Mesoderm und das secundäre Entoderm.

Wir haben also bei *Petromyzon* zwei primitive Keimblätter, von denen das eine, das obere, in zwei Schichten (Horn- und Hautsinnesblatt im Sinne REMAK's) und das andere, das untere, in das Mesoderm, Entoderm (secundäres) und die Chordaanlage sich sondert.

Diese Befunde stehen mit Ausnahme der Chordabildung in keinem Gegensatze zu den gleichen von den höheren Wirbelthieren bekannten Entwicklungsvorgängen. Auch die von BALFOUR und KO-WALEWSKY bei der Selachier- und Amphioxusentwicklung festgestellten Thatsachen schliessen sich direct an sie an. Was aber das die Chordabildung bei *Petromyzon* betreffende Eigenthümliche angeht, so ist hierbei zu berücksichtigen, dass die daran betheiligte

Strecke des Entoderm eben das primäre Entoderm ist, welches ebenso auch bei der Bildung des Mesoderm thätig erscheint. Es ist kein ausschliesslich in Epithelialgebilde übergehendes Keimblatt, nicht das »Darmdrüsenblatt«, aus dem die Entstehung eines Skeletgebildes nachgewiesen würde, sondern dieselbe primäre Schicht, die auch sonst noch, indem sie dem mittleren Keimblatt seine Entstehung gibt, die Anlage von Skeletbildungen hervorgehen lässt. Damit löst sich das Auffallende und Befremdende von einer Erscheinung ab, welche bei nicht genügender Berücksichtigung dieser Verhältnisse wohl geeignet sein könnte, die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte mehr als verwirrend, denn als aufklärend beurtheilen zu lassen.«

Vorliegende Untersuchungen wurden im anatomischen Institute zu Heidelberg angestellt und sage ich dem Director desselben, Herrn Professor GEGENBAUR, für die eingehende Unterstützung, die er mir während des Verlaufes und bei dem Abschlusse meiner Untersuchung hat zu Theil werden lassen, an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank.

Heidelberg, Ende September 1876.

Nachträgliche Bemerkungen hierzu.

Bei Abfassung obiger Arbeit war ich, da mir weder Forellen- noch Lachsembryonen zur Verfügung standen, gezwungen, die von OELLACHER¹⁾ gegebenen Abbildungen zu deuten und mit den von mir an den Embryonalanlagen der Lophobranchier und der Petromyzonten gefundenen Thatsachen in Einklang zu bringen.

Im Laufe dieses Winters war es mir jedoch möglich Lachs- und Forellenembryonen der betreffenden Stadien zu verschaffen und zu untersuchen.

Ich brauche mich daher nicht mehr auf Deutungen der von OELLACHER gegebenen Bilder zu beschränken, sondern kann gestützt auf eigene Untersuchung die früher bei der Entwicklung des Medullarrohres der Lophobranchier ermittelten Thatsachen mit der Ent-

¹⁾ OELLACHER, Dr. J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei III.—V. Capitel. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. XXIII. 1873 pag. 1 u. ff.

wicklung des nämlichen Organes bei dem Bachforellen- und Lachs-embryo vergleichen.

Stets geht auch bei diesen Fischen die die Rückenfurche auskleidende äussere Schicht des Ectoderm in die Anlage des Medullarrohres ein, indem durch die Vermehrung der lateral der Rückenfurche befindlichen Zellen der inneren Schicht des Ectoderm die die Rückenfurche begrenzenden Zellen gegeneinander und zugleich weiter ins Innere der vorerst soliden Anlage des Medullarrohres gedrängt werden. Nach der Abschmürung der soliden Medullarrohranlage vom Ectoderm durch das inzwischen bedeutend verdickte Mesoderm, befinden sich die von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammenden Zellen, die also früher zum Theil die Auskleidung der Rückenfurche bildeten, in zwei Schichten im Innern der Medullarrohranlage aneinandergelagert. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung weichen diese zwei Zellschichten von einander und das so entstehende Lumen stellt die Anlage des Medullarcanales dar.

Die Beobachtung der Lachs- und Bachforellenembryonen ergab ferner, dass auch bei diesen Repräsentanten der Teleostier die Chorda dorsalis¹⁾ zweifellos aus Elementen des primären Entoderms entsteht, eine Thatsache, die sich an den von Lophobranchierembryonen erhaltenen Querschnittsbildern nicht mit völliger Sicherheit nachweisen liess

Die nur in ganz untergeordneten Puncten von der bei den Petromyzonten gefundenen Bildungsweise abweichende Entwicklung der Chordaanlage der Lachs- und Bachforellenembryonen behalte ich mir vor an einem andern Orte ausführlich zu beschreiben. Auch bei der Untersuchung der Lachs- und Forellenembryonen ergab sich, dass das Mesoderm aus dem primären Entoderm und zwar gleichzeitig mit der Anlage der Chorda dorsalis entsteht.

Es ergibt sich also, dass die Entwicklungsweise des Medullarrohres und der Chorda dorsalis bei Teleostiern und Petromyzonten keine wesentlichen Unterschiede darbietet.

¹⁾ Vergl. Dr. JOSEF RADWANER. Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis. Aus dem LXXIII. Bd. der Wiener Sitzungsberichte 6. April 1876 p. 1 u. ff. (Nach Untersuchungen am Bachforellenembryo.)

Heidelberg, den 7. März 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

- Fig. 1. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnathus acus*. Beginn der Rückenfurcbenbildung.
ee, äussere Schicht des Ectoderm,
em, Zellen die von der äussern Schicht des Ectoderm abstammen,
en, Entoderm,
ec. Ectoderm, innere und äussere Schicht,
me, Mesoderm,
Ke, von der Embryonalanlage in den Dotter »*Do*« ausgewanderte Zellen, die sich lebhaft mit Carmin färben.
Vergrösserung: 400.
- Fig. 2. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnathus ac*. Erste Anlage des Medullarrohres. Die von der äussern Schicht des Ectoderm abstammende Zellschicht reicht bis nahe an das untere Ende des kielförmigen Ectoderms herab.
Bezeichnung wie in Figur 1.
Vergrösserung: 400.
- Fig. 3. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnath. ac*. Die Rückenfurche ist noch deutlich sichtbar. Die Chordaanlage ist vollendet.
Bezeichnung wie in Figur 1.
ch, Chordaanlage,
mr, Medullar- (Rücken-)rinne.
Vergrösserung: 400.
- Fig. 4. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Syngnath. ac*., deren primitive Gehirnabtheilungen völlig ausgebildet sind. Die Rückenfurche ist im Verschwinden. Die Medullarrohranlage wird durch das seitlich derselben befindliche Mesoderm von der Oberfläche abgeschnürt.
Bezeichnung wie in Fig. 1 u. 3.
Vergrösserung: 400.
- Fig. 5. Querschnitt aus der Mitte einer wulstförmig über die Eioberfläche erhobenen Embryonalanlage von *Syngn. ac*. Diese Figur zeigt die solide Medullarrohranlage von dem Ectoderm abgeschnürt. Im Innern derselben sind die zwei von der äusseren Schicht des Ectoderm abstammenden Zellenreihen zu sehen.
Bezeichnung wie in Fig. 1, 3 u. 4.
Vergrösserung: 400.

Fig. 6. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage mit angelegter Pleuroperitonealhöhle von *Syngnath. ac.*

Das Darmrohr (*Da*) ist geschlossen und das Lumen des Medullarrohres (*Zu*) ist in Bildung begriffen.

Bezeichnung wie in Fig. 1, 3 u. 4.

Pl, Pleuroperitonealhöhle.

Vergrößerung: 400.

Fig. 7. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon Planeri* vom siebenten Tage nach geschehener Befruchtung. Ueber der secundären Keimhöhle ist das primitive Ecto- wie Entoderm noch durch eine einfache Zellschicht gebildet. Lateral dieser Stelle ist das primitive Entoderm schon in Mesoderm und secundäres Entoderm gesondert.

Dt, Dotterhaut,

ec, primitives Ectoderm,

en, primitives Entoderm,

me, Mesoderm,

ens, secundäres Entoderm,

Ke, secundäre Keimhöhle,

Do, Im Innern des Eies befindliche Furchungselemente, die als Nahrungsmaterial für den sich entwickelnden Embryo dienen.

Vergrößerung: 144.

Fig. 8. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon Planeri* (achter Tag). Im Bereiche der Rückenfurche beginnt das Ectoderm sich in zwei Zellschichten zu sondern. Die unter der Mitte der Rückenfurche befindlichen Zellen des primitiven Entoderm, die in die Chordaanlage eingehen, sind deutlich zu erkennen. Die Mesodermbildung ist weiter fortgeschritten. Die Dotterhaut ist (wohl infolge der Anwendung von Härtungsflüssigkeiten) zum Theil von der Embryonalanlage abgehoben.

Bezeichnung wie in Figur 7.

et, äussere Schicht des Ectoderm.

Ru, Rückenfurche.

Vergrößerung: 144.

Fig. 9. Querschnitt aus dem vorderen Drittel einer Embryonalanlage von *Petromyzon Pl.*, derselben von welcher ein Querschnitt in Figur 8 abgebildet ist. Diese Figur zeigt die weitere Differenzirung des Ectoderm im Bereiche der Rückenfurche.

Bezeichnung wie in Figur 7 u. 8.

Vergrößerung: 144.

Fig. 10. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon Pl.* (neunter Tag). Die Anlage des Medullarrohres stellt sich als ein solides Zellendreieck dar. Man erkennt in seiner Mitte zwei Zellreihen, die continuirlich in die äussere Schicht des Ectoderm übergehen. *et*, diese ebengenannten zwei Zellreihen. Die die Chordaanlage (*ch*) bildenden Zellen werden durch die von der Seite herwuchernden Zellen des secundären Entoderm abgescmürt.

Bezeichnung wie in Figur 7 u. 8.

Vergrößerung: 144.

Fig. 11. Querschnitt aus dem hinteren Drittel einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (zehnter Tag). An der Medullarrohranlage ist keine wesentliche Veränderung vor sich gegangen. Dagegen ist die Chordaanlage völlig durch die Zellen des secundären Entoderm von der secundären Keimhöhle abgeschmürt worden. Die lateral des Medullarrohres und der Chordaanlage befindlichen Zellen des Mesoderm gruppieren sich concentrisch gegen einander. So entsteht die Urwirbelanlage (*w*).

Bezeichnung wie in Figur 7, 8 und 10.

Vergrößerung: 144.

Fig. 12. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl., derselben, von welcher ein Querschnitt aus dem hinteren Drittel in Figur 11 abgebildet wurde. Die Medullarrohranlage (*md*) wird durch die sehr vermehrten Zellen des Mesoderm von der Verbindung mit dem Ectoderm abgeschmürt.

Bezeichnung wie in Figur 7, 8, 10, 11 und 12.

Vergrößerung: 144.

Fig. 13. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (elfter Tag). Die Medullarrohranlage ist jetzt scharf vom Ectoderm gesondert. Die die Chordaanlage bildenden Zellen gruppieren sich concentrisch gegen einander.

Bezeichnung wie in Figur 7, 8, 10 und 11.

Vergrößerung: 144.

Fig. 14. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (zwölfter Tag). Die Sonderung des Medullarrohres und der Chordaanlage ist noch eine schärfere. Die Urwirbelanlage ist deutlich zu erkennen. Im Innern der soliden Anlage des Medullarrohres beginnen die dort befindlichen zwei Zellreihen (*et*) auseinander zu weichen (Beginn der Medullarcanalbildung).

Bezeichnung wie in Figur 7—12.

Vergrößerung: 144.

Fig. 15. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von *Petromyzon* Pl. (vierzehnter Tag). Die Anlage des Medullarrohres sammt dem Medullarcanal (*mde*) sowie die der Chordaanlage ist vollendet. Zwischen Chordaanlage und dem sich bildenden Darmrohr sind schon Zellen des Mesoderm getreten.

Bezeichnung wie in Figur 7—12.

Da, Darmrohranlage.

Vergrößerung: 144.

Tafel XIII.

Die Figuren 16 bis mit 19 sind Abbildungen von Querschnitten einer 1,5 Millimeter langen Embryonalanlage von *Rana temporaria*. Zwischen Figur 16 und 17 befinden sich zwei, zwischen Figur 17 und 18 dreizehn, zwischen Figur 18 und 19 sechzehn Schnitte. Figur 16 war der fünfzehnte Schnitt. Die ganze Embryonalanlage war in achtundsechzig Schnitte zerlegt worden.

Fig. 16. Man sieht wie unter der Rückenfurche im Bereiche des primären Entoderms eine Sonderung vor sich geht, indem die dort befindlichen

Zellen, die sich zur Chordaanlage umbilden, seitlich vom sich bildenden Mesoderm sondern.

ec äussere Schicht des Ectoderm,

ei innere Schicht des Ectoderm,

en primitives Entoderm, welches sich in die Chordaanlage umbildet,

ens secundäres Entoderm,

me Mesoderm,

Ru Rückenfurche,

K (secundäre) Keimhöhle.

Vergrösserung: 180.

Fig. 17. Die in Figur 16 in ihrem ersten Stadium abgebildete Sonderung ist weiter vor sich gegangen.

Bezeichnung wie in Figur 16.

ch Chordaanlage.

Vergrösserung: 180.

Fig. 18. Die Chordaanlage wird durch das verdickte Mesoderm vom secundären Entoderm abgeschnürt.

Bezeichnung wie in Figur 16 u. 17.

Vergrösserung: 180.

Fig. 19. Die Medullarrohranlage, sowie die Anlage der Chorda ist vollendet. Letztere ist scharf gegen das Mesoderm und das dieselbe gegen die secundäre Keimhöhle abgrenzende secundäre Entoderm geschieden.

Bezeichnung wie in Figur 16 und 17.

Vergrösserung: 180.

Fig. 20. Querschnitt aus der Mitte einer 1,2 Mm. langen Embryonalanlage von *Bombinator igneus*. Die Chordaanlage ist noch mit den Zellen des secundären Entoderms verbunden.

Bezeichnung wie in Figur 16 und 17.

mdw Medullar- (Rücken-)wülste.

Vergrösserung: 180.

Fig. 21, *A*, *B*, *C*. Es stellen dieselben Abbildungen dreier aufeinander folgender Querschnitte aus der Mitte einer 1,2 Mm. langen Embryonalanlage von *Bombinator igneus* dar.

In Fig. 21 *A* ist nur eine Andeutung der beginnenden Sonderung der Chordaanlage von den Zellen des primitiven Entoderms zu erkennen.

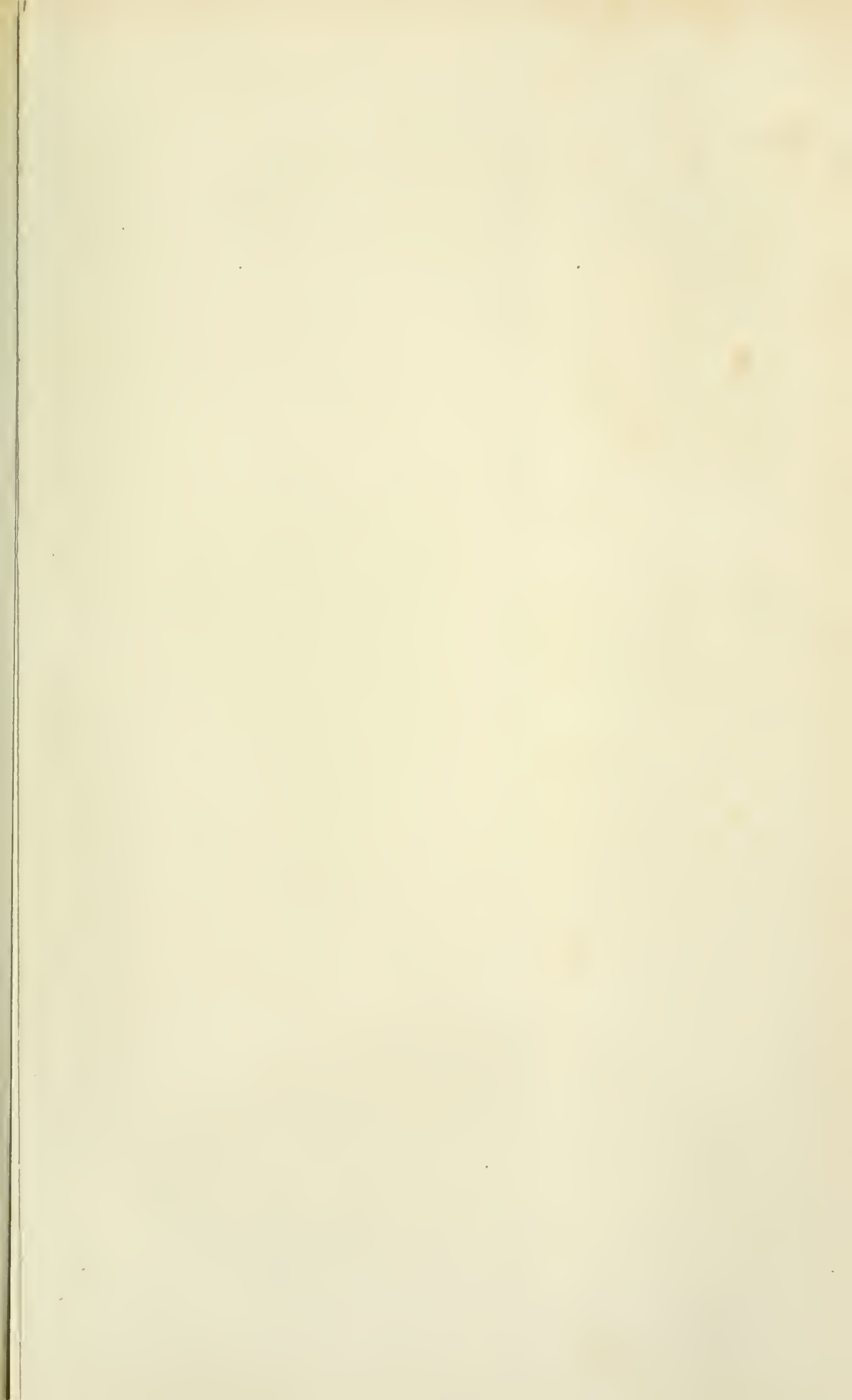
In Fig. 21 *B* ist diese Sonderung schärfer erkennbar und

Fig. 21 *C* zeigt die schon vollendete Sonderung der Chordaanlage von dem sich unterdessen gebildeten Mesoderm (vergl. Fig. 20).

Bezeichnung wie in Figur 16 und 17.

Vergrösserung: 90.

Sämtliche Figuren sind mit der OBERHÄUSER'schen Camera gezeichnet worden.



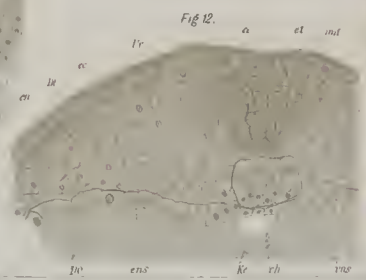
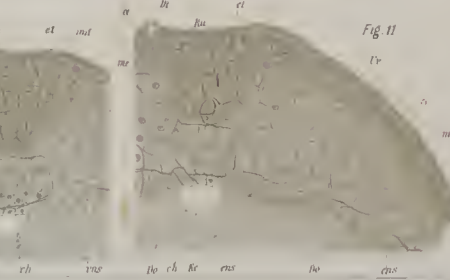
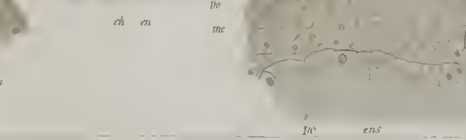
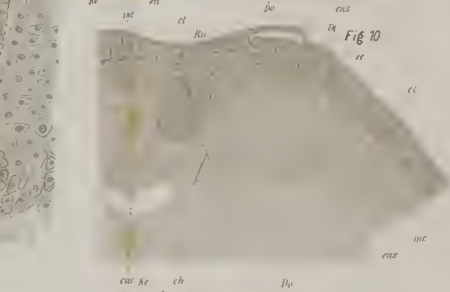
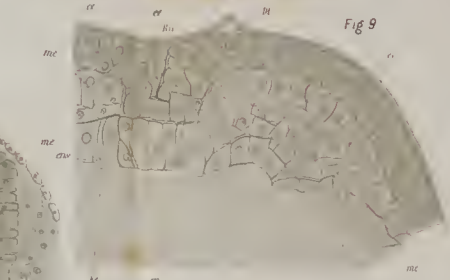
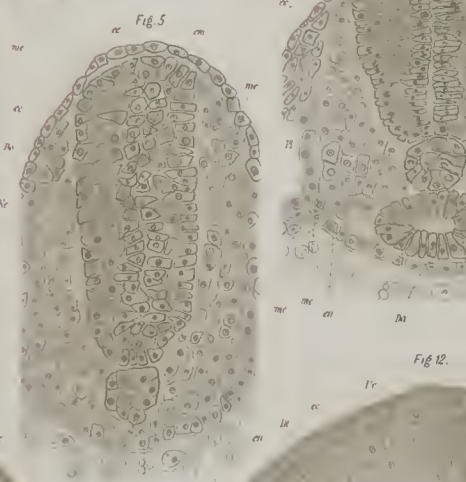
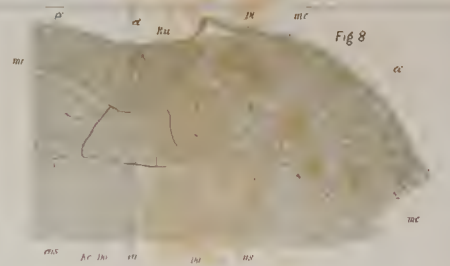




Fig. 13



Fig. 15.

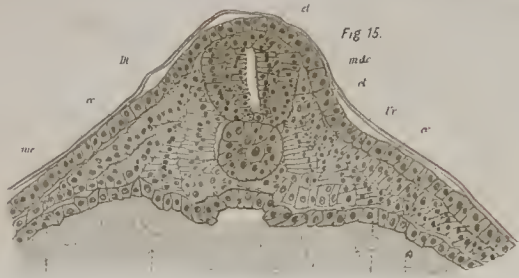


Fig. 20



Fig. 14



Fig. 21a



Fig. 21c



Fig. 21b



Fig. 19

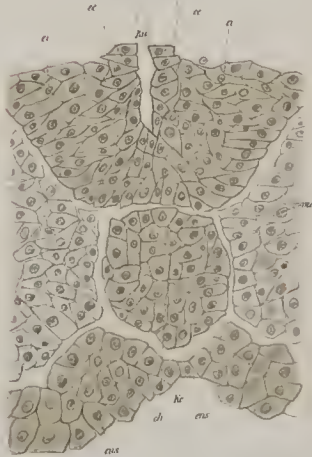


Fig. 16

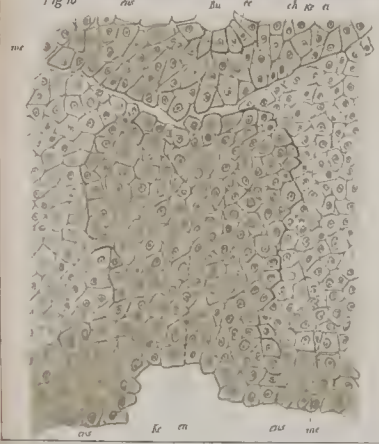


Fig. 18

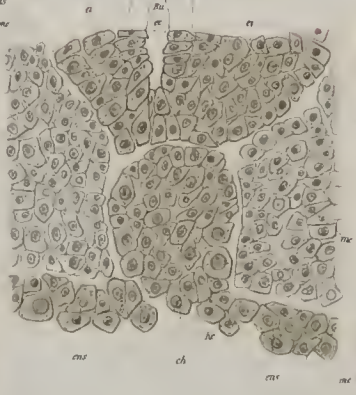


Fig. 17



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: 1877

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Calberla Ernst

Artikel/Article: [Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. 226-270](#)