

# Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

(Hierzu Taf. XII—XV).

---

In der kürzlich von meinem Bruder und mir herausgegebenen Schrift: „Die Coelomtheorie“ hatte ich die Auffassung durchzuführen gesucht, dass das mittlere Keimblatt sich bei den cranioten Wirbelthieren in ähnlicher Weise wie bei den Chaetognathen, den Brachiopoden und bei dem *Amphioxus lanceolatus* entwickle, indem es von dem Epithel des Urdarms durch Einfaltung erzeugt werde. Eine nähere Begründung dieses Satzes durch eine Reihe umfassender Beobachtungen hatte ich in Aussicht gestellt. Schon seit längerer Zeit war es mein Plan gewesen, im Hinblick auf die Coelomtheorie die Entwicklung des mittleren Keimblattes in der ganzen Reihe der Wirbelthiere zu verfolgen, um auf dem Wege der Vergleichung festen Boden auf einem Gebiete zu gewinnen, welches in der ganzen embryologischen Literatur zu den widerspruchreichsten gehört. Zu dem Zwecke hatte ich mir sowohl von verschiedenen holoblastischen als auch von meroblastischen Eiern Serien von Entwicklungsstadien zur Untersuchung vorbereitet. Als Vertreter des holoblastischen Typus wurden verschieden weit entwickelte Eier von *Petromyzon fluviatilis*, von *Triton taeniatus* und *Rana temporaria* in Schnittserien zerlegt; als Vertreter des meroblastischen Typus wurden die Eier von *Trutta fario* gewählt.

Den günstigsten Verlauf nahm meine Untersuchung bei den Amphibien und ganz besonders bei Triton taeniatus, einem Objecte, an welchem schon Scott und Osborn vor einem Jahre so werthvolle Resultate erhalten haben. In der Coelomtheorie haben daher auch die an den Eiern von Triton gemachten Beobachtungen meiner Ansicht von der Entwicklung des Mesoblasts der Wirbelthiere zur Grundlage gedient <sup>1)</sup>.

Seitdem hat durch die Uebernahme eines neuen Lehramtes meine Arbeitszeit für wissenschaftliche Forschung vorläufig eine erhebliche Einschränkung erfahren, so dass ich nicht bestimmen kann, in wie weit es mir in der nächsten Zeit möglich sein wird, die geplante Untersuchung in ihrem vollen Umfange durchzuführen. Desshalb sehe ich mich veranlasst, den Theil, welcher schon abgeschlossen vor mir liegt und welcher über die holoblastischen Eier der Amphibien handelt, für sich zu veröffentlichen; hoffentlich wird ihm in nicht allzulanger Zeit der zweite Theil, der dann die meroblastischen Eier zum Gegenstand hätte, nachfolgen.

---

<sup>1)</sup> Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Die Coelomtheorie etc. 1881. pag. 54—60.

Oscar Hertwig, Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Medicin und Naturwissenschaft. Jahrg. 1880. Sitzung vom 5. November.

## I. Theil. Die holoblastischen Eier.

### Das mittlere Keimblatt der Amphibien.

#### a. Triton taeniatus.

Unter den von mir untersuchten Objecten ist Triton taeniatus ohne Frage zum Studium der Keimblattbildung am meisten geeignet. Verschiedene günstige Bedingungen vereinigen sich, welche in Zukunft gewiss dieses Thier zu einem Lieblingsobjecte der Embryologen machen werden. Von Mai bis Ende Juli sind seine Eier leicht in beliebiger Zahl zu erlangen, sie sind bei geeigneter Behandlung gut zu conserviren und aus den schützenden Hüllen zu befreien. Die Entwicklung der Gastrula, des Mesoblasts, der Chorda, der Urwirbel etc. ist hier noch nicht durch die Ansammlung von Dottermaterial wie bei den Eiern der Anuren beeinflusst und vollzieht sich in einer mehr ursprünglichen Weise, wie dies schon aus den schönen Untersuchungen von Scott und Osborn zu erschen ist. Alles in Allem verdient Triton den Vorzug vor den Anuren, welchen die Embryologen bisher fast ausschliesslich ihre Aufmerksamkeit geschenkt haben und über welche eine ziemlich umfangreiche Literatur vorhanden ist, während über die Urodelen bis jetzt nur Bambeke<sup>1)</sup>, Scott und Osborn<sup>2)</sup> Untersuchungen publicirt haben.

Um von den Tritonen eine Serie von Entwicklungsstadien zu erhalten, kann man zwei verschiedene Verfahren einschlagen.

<sup>1)</sup> Bambeke Ch. van. Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie Bd. I. p. 305—380.

Derselbe, Formation des feuillets embryonnaires et de la notocorde chez les urodèles. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série. tome L. n<sup>o</sup> 8. 1880.

<sup>2)</sup> W. B. Scott and H. F. Osborn. On some points in the early development of the common newt. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. 1880 p. 34—61. Tafel IV u. V. Derselbe Aufsatz ist auch erschienen in: Quarterly journal of microscopical science. Vol. XIX. 1879. p. 449—475.

Entweder man sammelt — und so scheinen bisher alle Autoren verfahren zu haben — die Eier, welche von den Weibchen kurze Zeit nach ihrer Gefangennahme einzeln an Wasserpflanzen abgesetzt werden. Man hat hier mit dem Nachtheil zu kämpfen, dass man das Alter der Eier gewöhnlich nicht bestimmen kann, und dass man nach den äusseren Veränderungen der Oberfläche eine Entwicklungsserie sich herstellen muss. Auch hat man Sorge zu tragen, aus den Gläsern die Eier möglichst bald nach der Ablage zu entfernen, da sie sonst von den gefrässigen Tritonen selbst wieder verzehrt werden. Es verdient daher entschieden die andere Methode den Vorzug, Tritoneier auf künstlichem Wege zu befruchten und von Zeit zu Zeit einen Theil derselben einzulegen, deren Alter man dann auf Stunde und Minute genau zu bestimmen in der Lage ist. Man kann so Serien mit beliebig grossen Intervallen herstellen, was für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ein grosser Vortheil ist.

Während bei den Anuren die künstliche Befruchtung sich leicht vornehmen lässt und seit den Zeiten Spallanzani's schon vielfach geübt worden ist, stösst sie bei den Tritonen auf Schwierigkeiten und scheint noch nicht mit Erfolg ausgeführt worden zu sein. Dies rührt daher, dass bei den Anuren eine äussere, bei den Tritonen eine innere Begattung stattfindet, dass dort die Eier im Wasser, hier im Endabschnitt der Ausführwege kurze Zeit vor ihrem Austritt befruchtet werden, dass dort die Spermatozoen im Wasser lange Zeit ihre Lebensfähigkeit behalten, hier sehr rasch verlieren, ehe sie noch die Hülle der Eier durchdringen und die Befruchtung bewirken können. So blieb mir denn auch bei den Tritonen stets der Erfolg aus, der bei den Anuren ausnahmslos eintritt, wenn man die reifen Eier im Wasser mit dem Sperma vermischt. Da das Misslingen offenbar dadurch verursacht wird, dass im Wasser die Spermatozoen absterben, weil sie auf die Flüssigkeit in den Oviducten angepasst sind, so veränderte ich das Menstruum und ersetzte es durch eine an Salzen und Colloidstoffen reichere Flüssigkeit. In der That blieben nun auch die Spermatozoen sowohl in einprocentiger Kochsalzlösung als auch in Serum aus der Bauchhöhle der Tritonen und in verdünntem Humor aqueus eines beliebigen Wirbelthieres längere Zeit beweglich und behielten ihre Fähigkeit zu befruchten. Nach Feststellung dieser Thatsache nahm ich die künstliche Befruchtung in folgender Weise vor.

Eine grössere Anzahl frisch eingefangener männlicher und

weiblicher Tritonen werden getödtet; die Oviducte und die Vasa deferentia werden frei präparirt. Die beiden Oviducte eines Weibchens bergen gewöhnlich 10 reife, von Gallerthüllen umgebene, aber noch unbefruchtete Eier; sie werden in ein Uhrschälchen übertragen und in kleine Stücke zerschnitten, aus welchen die Eier gewöhnlich durch Contraction der Eileiterwandung von selbst herausgepresst, anderen Falles vorsichtig mit Nadeln herausgezogen werden. Man befeuchtet die Eier mit einigen Tropfen einer der oben genannten Flüssigkeiten und bringt sie, wenn man 20—30 Stück in einem Uhrschälchen gesammelt hat, mit dem Sperma in Berührung. Von einem Männchen wird das von Mai bis Juli mit Samen angefüllte Vas deferens freigelegt und auf dem Uhrschälchen in kleine Stücke zerschnitten, aus welchen man die Milch über den Eiern ausfliessen lässt. Man muss dafür sorgen, dass die Samenflüssigkeit überall hindringt, sei es durch öfteres Schütteln des Uhrschälchens oder noch besser dadurch, dass man mit einem in eine capillare Spitze ausgezogenen Glasröhrchen die Milch aufsaugt und tropfenweise über die einzelnen Eier wieder entleert. Darauf bleiben die Uhrschälchen etwa eine halbe Stunde in einer feuchten Kammer stehen und werden zuletzt in eine Schale mit Wasser gesetzt, in welcher nun die weitere Entwicklung ungestört von Statten geht. In wenigen Stunden kann man auf diese Weise in verschiedenen Uhrschälchen an hundert Eier befruchten, die sich nahezu gleichzeitig entwickeln. Nur bei einem sehr geringen Bruchtheile war in meinen Versuchen keine Befruchtung erfolgt und blieb die Entwicklung aus. So habe ich mir verschiedene Entwicklungsreihen hergestellt und kann für jedes einzelne Stadium genau die Stunden angeben, welche seit der Vornahme der Befruchtung verflossen sind.

Scott und Osborn klagen, dass die Conservirung und Präparation der Eier auf Schwierigkeiten stösst. Es sind nämlich die Eier von verschiedenen Hüllen umgeben, welche dem Eindringen der Reagentien einen Widerstand entgegensetzen. Zunächst auf dem Dotter liegt eine ziemlich dünne Dotterhaut, welche leicht einreisst, und auf diese folgen noch Gallerthüllen, welche in einander übergehen und von welchen die innerste die dünnste, aber zugleich die festeste ist. Eine sehr genaue Beschreibung derselben, auf welche hiermit verwiesen wird, hat kürzlich Bambeke gegeben. Die innere feste Gallerthülle schliesst sich nicht unmittelbar an die Dotterhaut an, sondern bleibt von ihr durch einen mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllten Zwischen-

raum getrennt, der bei den einzelnen Eiern in seiner Grösse variiert. Um nun die Embryonen gut zu conserviren, haben Scott und Osborn dieselben in frischem Zustand aus den Gallerthüllen mit feinen Scheeren und Nadeln herauspräparirt und dann erst in Kleinenberg's Picrinschwefelsäure erhärtet. Das ist allerdings eine sehr zeitraubende und mühsame Arbeit, welche oft zu einer Verletzung des Eies führt. Ich habe mir die Conservirung vereinfacht, indem ich die Eier mit ihren Hüllen in ein leicht eindringendes Reagens brachte. Als ein solches betrachte ich ein Gemisch von 2<sup>o</sup>/<sub>o</sub> Essigsäure und 0,5<sup>o</sup>/<sub>o</sub> Chromsäure. Die zweiprocentige Essigsäure macht die Hüllen etwas quellen und tödtet die Zellen rasch ab, worauf sie durch die 0,5<sup>o</sup>/<sub>o</sub> Chromsäure noch mehr erhärtet werden. In 10 Stunden ist die Härtung so weit vorgeschritten, dass die Eier aus der Umhüllung leicht und ohne Schaden zu leiden herausgelöst werden können. Mit einer Scheere schneidet man ein Stück von den Gallerthüllen ab, so dass der Raum, in welchem das Ei liegt, geöffnet wird, und lässt dasselbe aus der Oeffnung austreten, wobei man mit Nadeln nachhilft. Dann werden die Eier nach einander in 70<sup>o</sup>/<sub>o</sub>, 80<sup>o</sup>/<sub>o</sub>, 90<sup>o</sup>/<sub>o</sub> Alcohol übertragen, damit sie von der überschüssigen Chromsäure befreit und noch weiter gehärtet werden. Sie bleiben bei dieser Procedur nicht allein in ihrer Form vollständig unverändert erhalten, sondern lassen auch manche Strukturverhältnisse ihrer Oberfläche noch deutlicher als in frischem Zustande wahrnehmen. Ferner färben sie sich in der alcoholischen Boraxlösung von Grenacher auf das vortrefflichste.

Um die Darstellung übersichtlicher zu machen, will ich in der Entwicklung der Keimblätter 4 verschiedene Perioden unterscheiden. Von diesen umfasst die erste Periode die Umbildung der Blastula in die Gastrula, die zweite Periode macht uns mit dem ersten Auftreten des mittleren Keimblattes bekannt, in der dritten Periode entwickelt sich die Chorda dorsalis und löst sich das mittlere Keimblatt von seinem Mutterboden ab, in der vierten Periode endlich differenziren sich die Ursegmente zu beiden Seiten der Chorda.

### Erste Periode.

Die Darstellung der ersten Periode hat von der Beschaffenheit der Blastula auszugehen. An derselben sind der animale und der vegetative Pol nicht minder deutlich als an der Blastula des

Froscheies zu unterscheiden, da der erstere etwas bräunlich pigmentirt ist und aus kleineren Zellen besteht, der letztere dagegen pigmentlos, grosszellig und wegen der an ihm stattfindenden massigen Anhäufung der Zellen und seiner grösseren Schwere stets nach abwärts gekehrt ist. Wenn man daher das Ei dreht, so wendet es sich sofort in seine ursprüngliche Lage wieder zurück. Die Furchungshöhle (Taf. XIII Fig. 1 *F'*) ist wie beim Froschei von ansehnlicher Grösse und mit einer eiweissreichen, körnig gerinnenden Flüssigkeit erfüllt. Nach Scott und Osborn soll ihre Wandung nach dem animalen Pole zu nur von einer einfachen Zellenlage gebildet sein und hierin mit der Blastula von Amphioxus und den Cyclostomen übereinstimmen, dagegen von der Blastula des Frosches abweichen, deren Decke zwei bis drei Zellenlagen enthält. Diese Angaben kann ich nicht bestätigen und finde ebenso wie Bambeke keine wesentliche Abweichung vom Froschei. Am animalen Pole besteht die Wandung (Taf. XIII Fig. 1) aus zwei bis drei Lagen kleiner, unregelmässig cubischer Zellen, nach dem vegetativen Pole zu wird sie zunächst 3—4 Lagen dick und geht dann in eine Zellenmasse (*D*) über, welche hügelartig in die Furchungshöhle hineinragt und sie zum Theil ausfüllt. Die ihr angehörenden Zellen sind grosse, verschieden geformte Körper, welche nach der Eiperipherie zu polygonal und fest an einander gefügt sind, nach innen zu lockerer zusammengehäuft kleine Zwischenräume zwischen sich frei lassen und daher auch mehr kugelige und ovale Formen annehmen. Obwohl alle Zellen der Blastula gleichmässig mit kleinen Dotterplättchen erfüllt sind, wollen wir doch dem Beispiel der übrigen Autoren folgend nur die grossen zu einer Masse angehäuften Elemente am vegetativen Pole als Dotterzellen bezeichnen.

Die Gastrulation erfolgt am zweiten Tage nach der Befruchtung. In einem Falle begann sie bei einer Wassertemperatur von 15 Grad C. nach 46 Stunden, in einem anderen Falle, in welchem die Wassertemperatur auf 20 Grad gestiegen war, trat sie schon in der 30sten Stunde ein.

Die bei der Gastrulation schon äusserlich wahrnehmbaren Veränderungen ergeben drei verschiedene Bilder (Taf. XII Fig. 1—3). Zuerst entsteht an der nach abwärts gekehrten Fläche der Blastula (Fig. 1) in einiger Entfernung vom vegetativen Pole, als erstes Anzeichen der beginnenden Einstülpung, eine kleine Grube (*u*). Um dieselbe schon am lebenden Objecte zu erkennen, muss man die Eier im Wasser umwenden und rasch untersuchen, ehe sie in

ihre alte Lage zurückrotirt sind. Auf einem weiteren Stadium (Fig. 2) — etwa 4—6 Stunden später — ist seitlich vom vegetativen Pole der Kugel eine hufeisenförmig gekrümmte Rinne (*u*) zu bemerken, welche den spaltförmig gewordenen Gastrulamund darstellt. Schon an Embryonen dieses frühen Alters kann man sich vollständig über die verschiedenen Hauptebenen und Axen des zukünftigen Thieres orientiren. Der Gastrulamund bezeichnet das spätere hintere Ende, seine Convexität ist dem Rücken, die Concavität der Bauchseite zugekehrt, an welcher die Dottermasse angehäuft ist; linke und rechte Seite ergeben sich hieraus von selbst<sup>1)</sup>. Auf dem dritten Stadium haben sich die beiden Schenkel des Hufeisens ventralwärts genähert; die hufeisenförmige Rinne ist daher jetzt in eine kreisförmige übergegangen (Taf. XII Fig. 3*u*). Das sich immer mehr verkleinernde, von der Rinne umgrenzte Feld (*d*) besteht aus Dottermasse, welche auf diesem Stadium der Einstülpung allein noch nicht umwachsen und von aussen daher noch zu sehen ist; es ist der sogenannte Rusconi'sche Dotterpfropf, welcher den Zugang zur Gastrulahöhle bis auf einen kleinen dorsal gelegenen Spalt vollkommen ausfüllt.

Durchschnitte lehren, dass die Einstülpung an einer Stelle beginnt, an welcher der verdünnte Theil der Blastula-Wandung in die Masse der Dotterzellen übergeht (Taf. XIII, Fig. 1—4). Dadurch wird die Gastrula, was eine Eigenschaft aller Wirbelthiere mit Ausnahme des Amphioxus ist, bilateral symmetrisch, indem die Dottermasse ventralwärts zu liegen kommt und dorsale Seite und ventrale Seite von Anfang an einen verschiedenen Character erhalten. Wie Balfour, Scott und Osborn ganz richtig hervorgehoben haben, ist die so früh hervortretende bilaterale Symmetrie der Gastrula auf die Ansammlung des Dottermateriales zurückzuführen.

Den genaueren Vorgang der Gastrulabildung veranschaulichen uns die Figuren 2—4 (Taf. XIII), welche Serien von Sagittalschnitten durch drei verschiedene Stadien entnommen sind. In Figur 2 ist der Urdarm (*dh*) noch sehr klein, dorsoventral stark comprimirt, und lässt noch neben sich in grosser Ausdehnung die Furchungs-

<sup>1)</sup> Die Schnitte, welche man durch das Ei hindurchlegen kann, wollen wir als Sagittal- oder Längsschnitte, als Querschnitte und als Frontalschnitte bezeichnen. Die Längsschnitte verlaufen parallel der Medianebene; die Querschnitte treffen die letztere rechtwinklig, die Frontalschnitte gehen der Bauch- und Rückenfläche parallel.

höhle (*F'*) bestehen, welche den vorderen oder den Kopftheil des Eies einnimmt. Die Wandung der Gastrula ist dorsal am dünnsten und setzt sich hier aus zwei Blättern, dem Ektoblast (*Ek*) und dem Entoblast (*En*), zusammen, welche durch einen sehr schmalen Spalt von einander getrennt sind. Die Stelle, wo beide Blätter in einander umbiegen, begrenzt die oben beschriebene hufeisenförmige Rinne und soll als dorsale Urmundlippe (*ld*) bezeichnet werden. Von den beiden primären Keimblättern besteht der Ektoblast aus 2—3, der dickere Entoblast aus 3—4 Zellenlagen. Ventral ist die Gastrulahöhle nur von der Dotterzellenmasse (*D*) begrenzt, an welcher wir jetzt drei Flächen zu unterscheiden haben: eine gastrale, eine zweite der Eioberfläche und eine dritte der Furchungshöhle zugewandte; an jeder treffen wir eine andere Zellenform an. Nach der Furchungshöhle zu schliessen die Zellen locker zusammen und sind theils kugelig, theils oval; nach dem Urdarm sowohl als nach aussen sind sie fest zusammengefügt und gewinnen dort eine langgestreckt cylindrische, hier mehr eine unregelmässig polygonale Form.

Die Zellschicht, welche die Furchungshöhle nach aussen begrenzt und früher die animale Seite der Blastula bildete, hat eine Veränderung erfahren. Während sie auf dem vorhergehenden Stadium drei Zellen dick war, beginnt sie sich mit dem Eintritt der Gastrulation allmählich vom ursprünglich animalen Pol oder dem zukünftigen vorderen Ende des Embryo aus zu verdünnen. An einem kleinen Theil der Oberfläche finden wir auf dem Durchschnitte nur zwei Lagen von Zellen, welche, unregelmässig gestaltet, meist eine breitere und eine schmalere Endfläche besitzen und mit denselben alternirend keilförmig in einander gefügt sind (Fig. 2).

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium (Figur 3) hat sich der noch immer spaltförmige Urdarm (*dh*) mehr nach vorn auf Kosten der sich verkleinernden Furchungshöhle (*F'*) ausgedehnt. Die dorsale Wand hat sich in der Mittellinie verdünnt, da die Entoblastzellen gegen früher kleiner geworden und nur noch in zwei bis drei Lagen angeordnet sind. Am meisten hat sich in Lage und Form die Dotterzellenmasse *D* verändert, welche weit mehr in das Innere des Eies aufgenommen worden ist. Ihre in Figur 2 nach aussen gekehrte Fläche hat sich dadurch, dass ein weiterer Theil zur Begrenzung des Urdarms mit eingestülpt worden ist, erheblich verkleinert. Die Furchungshöhle (*F'*) ist enger geworden; denn es hat sich nun auch die zwischen den Zeichen \* — o gelegene Strecke der eingestülpten Dottermasse dem Ektoblast an-

geschmiegt. Die Masse der Dotterzellen selbst hat sich bei diesen Lageveränderungen in zwei durch eine tiefe Furche getrennte hügelige Partien gesondert, in eine grössere am Urmund und eine kleinere mehr nach vorn gelagerte. Der Ektoblast hat sich jetzt, soweit als noch die Furchungshöhle erhalten ist, zu einer einfachen Zellschicht verdünnt. Die Zellen sind nicht mehr unregelmässig geformt und alternirend in einander gekeilt, sondern stellen ein Epithel regelmässiger hoher Cylinderzellen dar. Nach dem Urmund zu ist der Ektoblast noch zweischichtig.

Erst mit dem Schwund der Furchungshöhle können wir die Gastrulabildung als abgeschlossen erklären. Es ist dies Ziel erreicht, wenn der Urmund kreisförmig geworden und der Dotterpfropf allseitig scharf umschrieben ist (Taf. XII, Fig. 3). Bei einer derartigen Grenzbestimmung erfordert die Gastrulation zu ihrer Vollendung bei einer Wassertemperatur von 15—20° R. etwa 10—14 Stunden. Der sagittale Durchschnitt (Taf. XIII, Fig. 4) zeigt uns jetzt die Gastrula in ganzer Ausdehnung zweiblättrig, ohne dass indessen überall Ektoblast und Entoblast gleichmässig fest an einander schlössen. Die in zwei hügelige Partien gesonderte Dottermasse ist in das Innere des Eies vollständig aufgenommen worden und lässt so nur noch zwei Flächen unterscheiden, eine den Urdarm begrenzende und eine dem Ektoblast zugekehrte. Eine kleine Partie schiebt sich in den Urmund (*u*) hinein, ihn als Dotterpfropf (*d*) verstopfend. Der Urdarm beginnt daselbst als ein enger Spalt (*dh'*), weitet sich aber im Kopftheil des Eies zu einer geräumigen Höhle (*dh*<sup>2</sup>) aus. Der Ektoblast (*Ek*) ist mit Vollendung der Gastrulabildung in ganzer Ausdehnung in eine einzige Schicht gleichmässig hoher, fest an einander schliessender Cylinderzellen umgebildet. Der Entoblast dagegen besitzt verschiedenartigere Zellenformen und eine nach den einzelnen Regionen wechselnde Dicke. An der Decke des Urdarms ist er verdünnt zu einem einfachen Epithel cylindrischer Zellen (*Enc*), welche einen schmalen, mit der zukünftigen Axe des Embryo zusammenfallenden Streifen formiren. Im Bereich des Streifens ist die Gastrulawand am dünnsten und haften die beiden Keimblätter am festesten an einander. Nach vorn zu werden die Zellen grösser, nehmen mehr eine runde oder ovale Form an, sind in ein oder zwei Lagen locker zusammengefügt und auch dem Ektoblast weniger innig verbunden. Ventralwärts und seitlich dehnt sich die Masse der Dotterzellen aus, die sich durch Theilung nur unerheblich verkleinert haben. Bemerkenswerth ist noch die dorsale Urmundlippe (Taf. XIII,

Fig. 4 (*ld*), welche durch Ansammlung kleiner, in mehreren Schichten zusammen gedrängter Zellen wulstförmig verdickt ist.

Während Scott und Osborn über die Entwicklung der Gastrula kurz hinweg gehen, bin ich bei der Beschreibung der einzelnen Stadien länger verweilt, um in den Process der Einstülpung einen Einblick zu gewinnen. Aus den angeführten Thatsachen geht nun klar hervor, dass während der Gastrulaentwicklung eine continuirliche und beträchtliche Oberflächenvergrößerung der Zellmembran der Blastula stattfindet. Sie äussert sich in einer doppelten Weise: erstens in einer Vermehrung und flächenartigen Ausbreitung der animalen Zellen; ursprünglich in 3—4 Lagen angeordnet, verdünnen sie sich schliesslich zu einer einfachen Cylinderzellenmembran. Da die Verdünnung am animalen Pole sich zuerst und am meisten bemerkbar macht und von hier nach dem vegetativen Pole fortschreitet, so muss fortwährend eine Verschiebung oder ein Wandern der Zellen vom animalen nach dem vegetativen Pole zu erfolgen. Zweitens äussert sich die Oberflächenvergrößerung auch darin, dass sich die Dotterzellen an Zahl vermehren und weiter ausbreiten. Da nun eine irgendwie erheblichere Volumszunahme der Kugel nicht erfolgt, ihr Radius nahezu derselbe bleibt und höchstens um ein Unbedeutendes wächst, so muss eine Einstülpung und eine Verdoppelung der die Kugeloberfläche bildenden Membran die Folge sein. Bei der Einstülpung bilden die vom animalen Pole sich vorschiebenden kleinen Zellen die Decke der Urdarmhöhle, indem sie um den oberen Lippenrand in das Innere wandern, die Dottermasse dagegen liefert die ventralen und seitlichen Theile des Entoblasts. Sie geräth allmählich vollständig in das Innere des Eies dadurch, dass sie um die mit \* bezeichnete Stelle (Taf. XIII, Fig. 1—4) wie um einen festen Punkt rotirt, bis ihre ursprüngliche äussere Fläche (Fig. 1—3 \*—†) ganz zur Begrenzung der Urdarmhöhle aufgebraucht worden ist. Bei dieser Art der Einstülpung nähert sich die Umschlagstelle \* immer mehr der dorsalen Urmundlippe (*ld*) und ergänzt dieselbe zum kreisförmigen Blastoporus (Taf. XII, Fig. 3). Die Dottermasse wird also gleichfalls bei der Gastrulation vollständig mit invaginiert.

### Zweite Periode.

Noch ehe die Gastrula ganz vollendet ist, also noch vor dem Stadium, welches Fig. 4 darstellt, haben sich im Umkreis des Urmundes schon einige Veränderungen abgespielt, die mit der Ent-

stehung des mittleren Keimblattes zusammenhängen. Dieselben habe ich bis jetzt übergangen, um sie erst bei der Beschreibung der zweiten Periode, welche durch die Entstehung des mittleren Keimblattes characterisirt ist, mit zu besprechen.

Auch während der zweiten Periode erleiden die Eier an der äusseren Oberfläche interessante Veränderungen, welche uns zur Bestimmung ihres Alters einen sicheren Maassstab an die Hand geben (Taf. XII, Fig. 4—6). Es bleibt nämlich der Blastoporus (*u*) nur kurze Zeit in seiner runden Form erhalten (Fig. 4); dann wachsen seine Ränder von links und rechts über den Dotterpfropf herüber, bis sie nur noch einen schmalen und tiefen Spalt begrenzen (Fig. 5). Dieser liegt in der Längsaxe des Embryo am aboralen Pol und erhält sich ziemlich unverändert, wodurch es ermöglicht wird, die relative Lage der Organe zum Urmund festzustellen.

Ausser dem Urmundspalt entwickeln sich noch drei weitere Rinnen auf der Oberfläche des Eies. In einiger Entfernung links und rechts von ihm erscheinen zwei kleine halbmondförmige Furchen (*r*), welche sich langsam vergrössern, bis sie ventralwärts unter einander verbunden sind (Taf. XII, Fig. 4 u. 5). Sie umgrenzen von der Seite und von unten das Urmundfeld, welches sich später etwas hügelartig über das Niveau der Eioberfläche emporhebt (Fig. 6). Wichtiger ist die andere Bildung (*t*), welche wie die Primitivrinne der amnioten Wirbelthiere verläuft. Nach vorn vom Urmundspalt (*u*) und in geringer Entfernung von ihm senkt sich die Oberfläche des Eies zu einer kleinen Furche ein, die mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt (Taf. XII, Fig. 4—6). Anfänglich kurz (Fig. 4) verlängert sie sich mehr und mehr nach vorn und nimmt schliesslich die ganze Dorsalfläche des Eies ein (Fig. 6). Sie soll als Rückenrinne (*t*) bezeichnet werden. Mit dem gleich gerichteten Urmundspalt fliesst sie weder Anfangs noch auch später zusammen, sondern bleibt von ihm durch einen queren Wall (*w*) getrennt, wodurch deutlich bewiesen ist, dass beide Bildungen in ihrer Genese vollkommen unabhängig von einander sind. Da mit der Verlängerung der Rückenrinne nach vorn auch das Ei in eine mehr ovale Form übergeht, ist auf diesem Stadium die Orientirung über Bauch- und Rückenfläche, über vorn und hinten in hohem Grade erleichtert.

Während dieser äusseren Erscheinungen, die einen Zeitraum von 12—15 Stunden für sich in Anspruch nehmen, gehen im Inneren des Eies die wichtigen Veränderungen vor sich, welche das

mittlere Keimblatt in's Leben rufen und welche der hauptsächliche Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sind. Um in dieselben einen vollständigen Einblick zu erhalten, muss man das Ei in quere, frontale und sagittale Schnitte zerlegen. Dabei hat man mit der Schwierigkeit zu kämpfen, dass aus einer Schnittserie immer nur eine geringe Anzahl von Schnitten vollkommen brauchbar ist, da bei dem grösseren Theil wegen der kugeligen Oberfläche des Eies die Zellschichten nicht genau senkrecht, sondern in höherem oder geringerem Grade schräg durchschnitten werden, was die Deutlichkeit der Bilder beeinträchtigt. Will man von den wichtigen Regionen vollkommene Ansichten erhalten, so muss man entweder mehrere und zwar beim Schneiden verschieden orientirte Eier zerlegen oder man muss während des Schneidens die Schnitt-richtung öfters ändern.

Die nächste Umgebung des Blastoporus ist es, in welcher die Entwicklung des mittleren Keimblattes schon vor Ablauf der ersten Periode beginnt. Drei Frontalschnitte (siehe Anmerkung pag. 293), die durch den Blastoporus und seine Umgebung hindurchgelegt worden sind (Taf. XIII, Fig. 9. Taf. XV, Fig. 6 u. 17), geben uns Aufschluss hierüber. Der in Figur 9 abgebildete Frontalschnitt, welcher gewissermassen ein Pendant zu Figur 4, einem Sagittalschnitt, darstellt, hat gerade in der durch die Linie  $c - d$  (Fig. 4) bezeichneten Richtung den Dotterpfropf ( $d$ ) getroffen, der aus grossen Zellen zusammengesetzt noch aus dem Blastoporus herausragt. Die Urmundlippen, welche denselben so fest einzwängen, dass nicht einmal ein schmaler ringförmiger Spaltraum übrig bleibt (Fig. 9), sind verdickt und bestehen aus zwei am freien Rand in einander übergehenden Membranen, die aus mehreren Lagen kleiner Zellen gebildet sind. Die innere Membran oder der Entoblast des Gastrulamundes hängt nun aber nicht unmittelbar mit der eingestülpten Masse der grossen Dotterzellen ( $D$ ) zusammen, deren Fortsetzung nach Aussen der Dotterpfropf ( $d$ ) ist; vielmehr sehen wir sie in eine mehrfache Lage kleiner Zellen übergehen, die auf dem Durchschnitte als zwei keilförmige Massen erscheinen (Fig. 9  $Me^2$   $Me^1$ ). Die beiden Keile drängen sich nach links und rechts mit ihrem zugeschärften Rande zwischen den Ektoblast ( $Ek$ ) und die grossen Dotterzellen ( $D$ ) hinein, welche den Urdarm ( $dh^1$ ) ventral begrenzen; sie sind von beiden, namentlich aber vom Ektoblast, durch einen Spaltraum eine Strecke weit gesondert. Nach Innen, nach dem Dotterpfropf ( $d$ ) zu gehen sie in die Masse der Dotterzellen über, die sich hier innerhalb einer schmalen Zone

durch Theilung vervielfältigt haben und durch ihre Kleinheit von den gewöhnlichen grossen Dotterzellen unterschieden sind. Die beiden links und rechts vom Blastoporus entstandenen Anlagen stellen den Mesoblast dar. In denselben sah ich an einzelnen Durchschnitten (Taf. XIII, Fig. 9) von dem den Dotterpfropf umgebenden Raum ( $dh^1$ ) einen kleinen Spalt eindringen, so dass die Zellenmasse in ein äusseres oder parietales und in ein inneres oder viscerales Blatt zerlegt wurde, von welchen jedes zwei bis drei Zellen dick ist. Das viscerales Blatt ( $Me^1$ ) vereinigt sich mit der in lebhafter Zellenvermehrung begriffenen Dottermasse, das parietale ( $Me^2$ ) dagegen geht an der Urmundlippe in den Ektoblast über.

Von den beiden anderen Schnitten (Taf. XV, Fig. 6 u. Fig. 17) ist der eine in einiger Entfernung vor dem Blastoporus, der andere etwas hinter ihm durch das Ei hindurchgelegt worden. Der Schnitt vor dem Blastoporus (Fig. 6) läuft in einer Richtung, welche durch die Linie  $x-y$  in dem Sagittalschnitt (Taf. XIII, Fig. 4) angedeutet wird. Der Urdarm ist durch zwischengeschobene Dottermasse in zwei Räume getrennt, in eine grosse, ventrale Höhle  $dh^2$ , und einen schmalen, dorsal gelegenen Spalt  $dh^1$ , welcher nach rückwärts (Taf. XIII, Fig. 4) mit dem Blastoporus ( $u$ ) und nach vorwärts mit der grossen Darmhöhle  $dh^2$  communicirt. Der schmale Spalt wird nach oben von einer einfachen Schicht cylindrischer Entoblastzellen (Taf. XV, Fig. 6 *Enc*) begrenzt, welche bald am centralen, bald am peripheren Ende verbreitert sind und mit dem darüber gelegenen gleichfalls aus cylindrischen Zellen bestehenden Ektoblast ziemlich fest zusammenhängen. Letzteres muss besonders hervorgehoben werden, da mit Ausnahme dieser Gegend, welche zum Theil der alsbald sichtbar werdenden Rückenrinne entspricht, der Ektoblast mit den innen liegenden Membranen nur locker verbunden, wenn nicht sogar durch einen kleinen Spaltraum von ihnen getrennt ist. Auf Durchschnitten kann man daher auch leicht die äussere Schicht der Cylinderzellen mit Ausnahme der kleinen dorsalen Partie sehr bequem vom Mesoblast und Entoblast als zusammenhängenden Ring ablösen. Ventral wird der Darmspalt von der grosszelligen Dottermasse umgeben ( $D$ ), welche wie der Sagittalschnitt (Taf. XIII, Fig. 4) schön erläutert, in den Urdarm wallartig hineingeschoben ist und ihn in die beiden oben beschriebenen Höhlen zerlegt. Unsere besondere Beachtung aber verdienen an dem vorliegenden Frontalschnitt (Taf. XV, Fig. 6) wieder zwei Streifen kleiner Zellen ( $Me^1 Me^2$ ), welche links und rechts von der Wandung des Darmspaltes ausgehend sich eine kleine Strecke

weit zwischen Ektoblast und Dottermasse, von beiden durch einen Zwischenraum deutlich getrennt, hinein schieben. Sie entsprechen offenbar den auf Taf. XIII, Fig. 9 schon aufgefundenen Mesoblaststreifen, in welche sie, wie die Verfolgung der Schnittserie ergibt, auch übergehen. Im Vergleich zu diesen sind sie aber unansehnlicher geworden, da sie nur 2 bis 3 Lagen kleiner ovaler Zellen enthalten. Während nun die beiden Mesoblaststreifen unserer Figur allseitig gut abgesondert sind, hängen sie nach der Mittellinie zu mit der Epithelbegrenzung des Urdarms zusammen. Die äussere oder parietale Zellschicht ( $Me^2$ ) geht in das dorsale Cylinderepithel ( $Enc$ ), die viscerele Schicht ( $Me^1$ ) in die Dotterzellen ( $D$ ) über, welche den Darmspalt ( $dh^1$ ) nach unten abschliessen. Aehnliche Bilder beobachtet man noch auf den nächst folgenden Schnitten, dann aber ändert sich das Bild, indem etwas weiter nach dem Kopfende des Eies zu der Mesoblast schwindet und die beiden primären Keimblätter sich unmittelbar berühren.

Was endlich den dritten hinter dem Blastoporus angefertigten Schnitt anbetrifft, so hat derselbe (Taf. XV, Fig. 17) gerade die Umschlagstelle des Ektoblasts in die Dottermasse getroffen in einer Richtung, welche durch die Linie  $ab$  in Figur 4 der Tafel XIII angedeutet wird. Man sieht Ektoblast und Dottermasse, welche anderswo durch einen Spalt getrennt sind, eine Strecke weit verschmolzen und die Dottermasse in grosser Ausdehnung in kleine Elemente von der Grösse der Mesoblastzellen zerfallen. Auf einem weiteren Schnitt, der nicht mit dargestellt wurde, ist die Verschmelzungsstelle kleiner geworden, dann wird die Trennung überall eine vollständige. Die Zone kleiner Zellen im Dotter wird immer beschränkter und verliert sich rasch vollständig, so dass in kurzer Entfernung vom Blastoporus dem Ektoblast ausschliesslich grosse Dotterzellen anliegen.

An etwas älteren Eiern, an denen die Rückenrinne mehr und mehr in Ausbildung begriffen ist, macht auch die Entwicklung des Mesoblasts rasche Fortschritte und liefert auf Frontal- und Sagittalschnitten klare und überzeugende Bilder.

Der auf Tafel XIII dargestellten Figur 9 des vorhergehenden Stadiums entspricht der daneben gezeichnete Durchschnitt Figur 10, welcher gleichfalls durch den Gastrulamund ( $u$ ) hindurchgelegt ist. Der letztere ist hier schon zu einem schmalen Längsspalt verengt, in welchen noch ein Rest des Dotters in einen dünnen Zipfel ( $d$ ) ausgezogen hineinragt.

Links und rechts vom Urmund nehmen die beiden Mesoblast-

massen ( $Me^2$  und  $Me^1$ ) ihren Anfang und sind schon um die halbe Circumferenz des Eies herumgewuchert; sie lassen jetzt ebenso deutlich wie früher erkennen, dass sie sowohl vom einschichtigen Ektoblast ( $Ek$ ) als auch vom Entoblast ( $En$ ) durch einen oft ziemlich weiten Spalt scharf geschieden sind und mit ihnen nur an einer beschränkten Stelle, am Urmund, zusammenhängen. Hier gehen sie erstens in den verdickten Entoblast der Urmundlippen und zweitens in die Dottermasse über, die sich in den oben erwähnten Zipfel verlängert. Auch konnte ich meistens auf meinen Durchschnitten den spaltförmigen Anfangs-Theil des Urdarms ( $dh^1$ ), welcher zwischen den Gastrulalippen ( $ls$ ) und dem Dotterzipfel ( $d$ ) gelegen ist, sich in die beiden Mesoblastmassen eine Strecke weit hinein verlängern und dieselben in zwei Blätter ( $Me^2$  und  $Me^1$ ) zerlegen sehen. Im Vergleich zu früheren Stadien sind die Mesoblastzellen durch Theilung kleiner geworden und heben sich dadurch um so besser von den viel grösseren Dotterzellen des Entoblasts ( $D$ ) ab.

Der eben beschriebenen Figur schliessen sich die in verschiedener Entfernung vor dem Gastrulamund hindurchgelegten Schnitte an, welche mehreren Schnittserien durch gleich weit entwickelte Eier entnommen sind (Taf. XV Fig. 15 u. 4. Taf. XIII Fig. 11. Taf. XIV Fig. 1 u. 2).

Der auf Taf. XV Fig. 15 abgebildete Schnitt hat gerade den oben erwähnten Wall (Taf. XII Fig. 4  $w$ ) getroffen, durch welchen der spaltförmige Urmund und die Rückenrinne getrennt werden.

Der Wall ( $w$ ) springt etwas über die Kugeloberfläche des Eies hervor und ist links und rechts von zwei Furchen ( $r$ ) umgrenzt, die uns schon bei Betrachtung der Eioberfläche in die Augen fielen. Er bildet die Decke des nahe an seiner Ausmündung spaltförmigen Urdarmes ( $dh^1$ ) und besteht aus 2 nur wenig von einander gesonderten Blättern, dem einschichtigen Ektoblast und dem Entoblast ( $Enc$ ), der aus mehreren Lagen spindelförmiger Elemente zusammengesetzt wird. Die untere Fläche des Urdarms wird von 4—6 Lagen Dotterzellen ( $D$ ) gebildet, die von der ventralen Hauptmasse des Dotters als eine Barrière zwischen den Anfang und den erweiterten Theil des Urdarms hinein geschoben sind (Taf. XIII Fig. 4). Die links und rechts gelegenen beiden Mesoblaststreifen ( $Me$ ) sind jetzt nur 2—3 Zelllagen dick und sind von ihrer Umgebung allseitig gut abgegrenzt bis auf die beiden Winkel des Darmspaltes, wo sie einerseits mit dem

dorsalen, andererseits mit dem ventralen Entoblast an den mit Sternchen \* bezeichneten Punkten zusammenhängen.

Auf einem der nächst folgenden Schnitte (Taf. XV Fig. 4) ist der Anfang der Rückenrinne (*t*) getroffen. In ihrem Bereich ist die Decke des Urdarms stark verdünnt, weil der in Figur 15 noch mehrschichtige Entoblast auf eine einfache Schicht hoher cylindrischer Zellen (*Enc*), welche an das äussere Keimblatt direct angrenzen, reducirt ist. Das zur Abbildung gewählte Präparat ist auch in sofern von Interesse, als gerade das Ende der Dottermasse (*D*) durchschnitten ist, welche als Wulst vorspringend den Urdarm in eine spaltförmige und in eine geräumige Höhle scheidet. Der vorgeschobene Wulst ist auf der linken Seite noch mit der Darmwand verbunden, während er rechts mit abgerundeter Oberfläche frei in den Urdarm hineinragt, dessen spaltförmiger (*dh*<sup>1</sup>) und erweiterter Theil (*dh*<sup>2</sup>) somit in Communication zu treten beginnen. Die Beschreibung des Mesoblasts kann hier übergangen werden, da die Verhältnisse genau dieselben sind wie auf den durch die Mitte der Rückenrinne geführten Schnitten, welche wir nunmehr nach 3 verschiedenen Abbildungen (Taf. XIII Fig. 11, Taf. XIV Fig. 1 u. 2) ausführlich beschreiben wollen.

An zwei Schnitten ist die Rinnenbildung (*t*) nur schwach angedeutet, auf dem dritten (Taf. XIV Fig. 2) ist sie ziemlich tief, und springt in Folge dessen die Decke des Urdarms, welcher sich jetzt zu einer grossen Höhle im Innern des Eies ausgeweitet hat, entsprechend nach Innen leistenartig vor. Im ganzen Bereich der Rückenrinne stossen die beiden primären Keimblätter unmittelbar zusammen, sind ziemlich innig unter einander verbunden und bestehen ein jedes in ganz gleicher Weise aus einer einzigen Lage hoher cylindrischer Zellen. Links und rechts von der Rückenrinne ist der Mesoblast gebildet und zugleich auch der Character des Entoblasts ein total veränderter. An Stelle der 2 Blätter sind plötzlich 4 deutlich gesonderte Zellenlagen getreten, von welchen die äussere und die innere den Ektoblast (*Ekt*) und den Entoblast (*End*), die beiden mittleren das parietale und das viscerele Blatt des Mesoblasts (*Me*<sup>2</sup> u. *Me*<sup>1</sup>) darstellen. Der Ektoblast allein bietet dasselbe Aussehen wie an der Rückenrinne dar, dagegen besteht keines der drei übrigen Blätter aus Cylinderzellen, wie der Entoblast der dorsalen Mittellinie.

Der seitlich den Urdarm begrenzende Entoblast (Taf. XIII Fig. 11 u. Taf. XIV Fig. 1 *End*) zeigt uns ganz anders geformte, etwas grössere, unregelmässig polygonale Elemente, ähnlich den

Elementen, aus denen auch die Dottermasse zusammengesetzt ist, die beiden Blätter des Mesoblasts dagegen enthalten, wie auf den schon früher beschriebenen Stadien, kleinere, ovale, locker zusammenhängende Zellen; sie haben sich jetzt etwa über die obere Hälfte des kugeligen Eies ausgedehnt und sind überall nach aussen und nach innen durch einen scharfen Contour vom Ektoblast und Entoblast getrennt bis auf die wichtige und beachtenswerthe Stelle zu beiden Seiten der Rückenrinne, wo ein Zusammenhang und zwar in folgender Weise stattfindet. Die Cylinderzellen des dorsalen Entoblasts (Taf. XIV Fig. 1 *Enc*) werden nach der Seite zu plötzlich etwas niedriger und bilden so einen Uebergang zu den cubischen und ovalen Zellen des parietalen Blattes ( $Me^2$ ) des Mesoblasts, welche sich eng an sie anschliessen. Die viscerele Mesoblastlamelle ( $Me^1$ ) aber steht mit dem seitlichen Entoblast (*End*) in Beziehung, indem sie in denselben scharf umbiegt. Der Umschlagsrand (\*) liegt zum Theil den Cylinderzellen des dorsalen Entoblasts an ihrem Uebergang in das parietale Blatt des Mesoblasts fest an, zum Theil bedingt er auf der Innenfläche des Eies nach dem Urdarm zu einen kleinen Vorsprung (\*). Wir sehen also an dieser Stelle — und das ist das besonders Bemerkenswerthe, — dass der aus Cylinderzellen bestehende dorsale Theil (*Enc*) und der aus grösseren polygonalen Zellen bestehende seitliche Theil des Entoblasts (*End*) nicht unmittelbar an einander schliessen und einer in den andern übergeht, sondern dass beide durch die Mesoblastentwicklung von einander getrennt sind.

Für die Richtigkeit einer derartigen Auffassung scheinen mir ausser anderen noch später zu erwähnenden Verhältnissen ganz besonders einige Präparate zu sprechen, an welchen eine Lockerung der einzelnen normaler Weise fest zusammenschliessenden Zellschichten durch den Zug des Rasirmessers beim Schneiden bewirkt worden war. Ein derartiger schadhafter, aber deswegen doch immer lehrreicher und für Manches beweiskräftiger Schnitt ist aus einer Anzahl anderer zur Abbildung (Taf. XIV Fig. 2) gewählt worden. Wir sehen jetzt vom Urdarm (*dh*) aus jederseits einen Spalt in die paarigen Anlagen des Mesoblasts hineinreichen und seine beiden Zellschichten trennen, ebenso trennt der Spalt auch den unter der Rückenrinne (*t*) gelegenen Entoblast von dem seitlichen grosszelligen Theil. An den künstlich getrennten Theilen erkennt man jetzt besser die zusammengehörigen Zellenlagen. So bilden die Cylinderzellenschicht des Entoblasts (*Enc*) und die beiden parietalen Blätter des Mesoblasts ( $Me^2$ ) zusammen eine

einzig, an das äussere Keimblatt angrenzende Schicht, in welcher nur auf der linken Seite eine Lockerung der Elemente herbeigeführt worden ist. Sie stellen die obere Wand des Urdarms und der von ihm ausgehenden beiden Spalten dar. Auf der andern Seite schliessen die visceralen Blätter des Mesoblasts (*Me*<sup>1</sup>) und die seitlichen grosszelligen Theile des Entoblasts (*End*) an einander und vereinigen sich zu zwei Falten, deren Umschlagsränder die Communicationen zwischen dem Urdarm und den 2 künstlich bewirkten Spalträumen im mittleren Keimblatt begrenzen.

Die durch Zug getrennten und histologisch differenten Zellschichten unterscheiden sich auch durch ihre fernere Bestimmung. Wie sich bei Beschreibung der dritten Periode ergeben wird, entwickelt sich aus dem unter der Rückenrinne gelegenen Streifen der cylindrischen Zellen die Chorda dorsalis, aus den grossen, polygonalen Elementen des Entoblasts dagegen die gesammte epitheliale Auskleidung des Darmcanales. Wir wollen daher der bequemerer Verständigung wegen in Zukunft die beiden den Urdarm umschliessenden Abtheilungen des Entoblasts kurzweg im Hinblick auf die aus ihnen hervorgehenden Organe als Chordaentoblast (*Enc*) und als Darmentoblast (*End*) bezeichnen. Von den beiden Zellschichten des mittleren Keimblattes wird die eine zum Hautfaserblatt, die andere zum Darmfaserblatt.

Einen weiteren Einblick in die Vertheilung und in den Zusammenhang der Zellmassen liefern Sagittalschnitte, von welchen drei aus 2 verschiedenen Serien zur bildlichen Wiedergabe ausgewählt worden sind (Taf. XIII, Fig. 5, 6 u. 7). Fig. 5 stellt einen genau durch die Mitte des Eies geführten Sagittalschnitt dar. Er zeigt uns am hintern Ende des Embryo den kleinen Urmund (*u*), welcher in den spaltförmigen Theil des Urdarms (*dh*<sup>1</sup>) führt. Der letztere wird von der geräumigen Urdarmhöhle (*dh*<sup>2</sup>) durch eine wulstförmige Verdickung der ventralen Dottermasse getrennt. Die ganze vordere und obere Wand des Urdarms besteht nur aus 2 Lagen von Zellen, die, wie wir schon an Querschnitten gesehen haben, im Bereich der Rückenrinne cylindrisch sind und von welchen die innere als Chordaentoblast (*Enc*) bezeichnet wurde. Nach vorn wandeln sich die Cylinderzellen des Chordaentoblasts in grössere cubische und polygonale Dotterzellen um, die erst in einer, dann in 2 und 3 Schichten angeordnet sind und so einen Uebergang zu der ventralen Dottermasse vermitteln. Ebenso hören sie in einiger Entfernung vom Urmund auf und werden zu kleinen, mehr spindeligen Elementen, welche

in mehreren Lagen angeordnet die Verdickung der oberen Urmundlippen (*ld*) mit hervorrufen. Es stimmen somit diese Befunde vollkommen mit den entsprechenden Querschnitten durch die verschiedenen Regionen des Eies überein (Taf. XIII, Fig. 11. Taf. XV, Fig. 4 u. 15).

In unserer Abbildung schiebt sich ferner eine kleinzellige Partie ventral vom Urmund in Form eines Keils (*Mev*) zwischen Ektoblast und Dottermasse (*D*) hinein und hängt mit beiden nur an ihrem Ursprunge zusammen, in einer Gegend, in welcher sich die Dotterzellen durch geringere Grösse auszeichnen und offenbar in Wucherung begriffen sind. Die kleinzellige Masse ist auch auf Frontalschnitten gut zu sehen, welche unterhalb des Gastrulaspaltes von mir angefertigt, aber nicht mit abgebildet worden sind. Sie erscheint hier in der Gestalt einer Mondsichel mit zugeschärften Rändern und wird, wenn wir uns vom unteren Rande des Urmundes in der Schnittserie entfernen, sowohl nach dem Ektoblast als nach der Dottermasse zu scharf abgegrenzt. Wir werden dieselbe als einen Theil des mittleren Keimblattes deuten müssen, welcher sich auf dem vorliegenden Stadium seitlich und rückwärts vom Urmund eine Strecke weit auszubreiten beginnt.

Der zweite zur Darstellung gelangte Sagittalschnitt (Taf. XIII Fig. 6) ist in geringer Entfernung von der Mittellinie durch das Ei hindurchgeführt worden und zwar, wie ich glaube, ein klein wenig schräg, so dass er sich nach hinten der Sagittalebene etwas nähert und sich nach vorn von ihr entfernt. Nach hinten ist daher noch die Gegend der Rückenrinne und des Chordaentoblasts (*Enc*), nach vorn dagegen schon die Anlage des Mesoblasts der einen Seite mit getroffen. Dort wird die Decke des Urdarms aus zwei Lagen cylindrischer Zellen, hier aus vier Blättern gebildet; dieselben sind ebenso wie an dem Querschnitt (Taf. XIV Fig. 1) beschaffen und verbinden sich auch an der Stelle, wo der zweiblättrige und der vierblättrige Theil der Decke des Urdarms zusammenstossen (\*), in der früher angegebenen Weise. Die für das Verständniss der Entwicklung des mittleren Keimblattes überaus wichtige Stelle ist noch einmal bei stärkerer Vergrößerung auf Taf. XV Fig. 16 abgebildet worden. Deutlich sieht man an ihr die Cylinderzellen des Chordaentoblasts (*Enc*) in das parietale Blatt des Mesoblasts (*Me*<sup>2</sup>) übergehen, während der aus polygonalen Zellen zusammengesetzte Darmentoblast (*End*) sich in das viscerele Blatt (*Me*<sup>1</sup>) umschlägt. Ferner kann man sich an dem Sagittalschnitt (Taf. XIII Fig. 6) davon überzeugen, dass an

der Kopffregion des Eies die Mesoblastanlage aufhört und der einschichtige Entoblast nun wieder unmittelbar an den Ektoblast anstößt. Was dann endlich noch die Umgebung des Urmundes anbetrifft, so ist auf unserem Präparate gerade eine seitliche als Verdickung erscheinende Urmundlippe (*ls*) getroffen; auch ist die ventral vom Urmund erfolgende Ausbreitung des Mesoblasts (*Mev*) zu sehen. Dieselbe bietet einen ähnlichen Befund wie in der neben stehenden Figur 5 dar, indem sie von einer Wucherungszone in der Dottermasse und der verdickten Urmundlippe ausgehend sich keilförmig und von ihrer Umgebung deutlich abgesondert nach abwärts erstreckt.

Von der Sagittalebene noch weiter entfernt ist der dritte Schnitt (Taf. XIII Fig. 7). In der ganzen Circumferenz des Eies ist der Ektoblast von den nach innen gelegenen Zellschichten vollkommen geschieden bis auf die Stelle, welche der seitlichen Urmundlippe (*ls*) entspricht, wo sich der Ektoblast nach innen in den Entoblast umschlägt. Hier bemerkt man in der an dem hinteren Ende des Eies angehäuften Zellenmasse einen spaltförmigen Hohlraum (*dh*<sup>1</sup>), welcher nichts anderes als der seitliche Theil des Urdarms ist. Er verläuft dorsoventral und wird nach aussen von den kleinen Zellen der Urmundlippe, nach innen von 3—4 Lagen Dotterzellen umgeben. Von seinen beiden Winkeln (\*) geht ein dorsaler und ein ventraler Mesoblaststreifen aus, dessen Zellenmassen einerseits von der Dotteransammlung, andererseits von dem inneren Blatt der seitlichen Urmundlippen abstammen. Sonst stehen die beiden Streifen ausser jeder Beziehung zu den anliegenden Keimblättern.

Auf den weiter folgenden Schnitten ist der spaltförmige Theil des Urdarms verschwunden. Man nimmt dann an der hinteren und oberen Region des Eies einen einzigen zusammenhängenden, sichelförmigen Mesoblaststreifen wahr, der sich von den beiden primären Keimblättern nun überall durch einen glatten Contour absetzt.

Geschichtliches. Ueber die Veränderungen, welche das Tritonei in der zweiten Entwicklungsperiode zu durchlaufen hat, handeln die schon erwähnten verdienstvollen Untersuchungen von Scott und Osborn sowie von Bambeke. Durch dieselben sind bereits manche für die Entwicklung des mittleren Keimblattes wichtige Thatsachen festgestellt, aber auch manche Verhältnisse entweder falsch beurtheilt oder übersehen worden, woher es kömmt, dass ich in der ganzen Auffassung der Entwicklungsvorgänge in

der zweiten Periode in nicht unwesentlichen Punkten von ihnen differire.

Die bei Flächenbetrachtung schon sichtbare Rückenrinne wird von Scott und Osborn als Medullarfurche bezeichnet (pag. 41 u. Taf. IV Fig. 4). Dem gegenüber bemerkt Bambeke mit Recht, dass beide Bildungen etwas Verschiedenes seien, dass die Medullarfurche erst später erscheine, da man unter ihr nur die breitere von den Medullarwülsten umschlossene Vertiefung verstehen könne. Hierbei wirft er die Frage auf, ob die Rückenrinne der Amphibien (sillon median) und die Primitivrinne der Vogelembryonen vergleichbar seien, ohne sie indessen zu beantworten oder in eine nähere Discussion des Gegenstandes einzutreten. „Je souleverai maintenant, bemerkt Bambeke, mais seulement à titre d'hypothèse, la question de savoir, si le sillon médian n'est pas l'homologue de celui qui, chez vertébrés supérieurs, est situé en arrière du sillon dorsal, je veux dire du sillon primitif. Les sillons primitif et dorsal ou médullaire, superposés en quelque sorte chez les Batraciens (le dorsal étant toutefois plus étendu en avant et le primitif étant en général d'autant plus développé qu'on s'éloigne davantage de l'extrémité céphalique) seraient venus se placer, chez les vertébrés supérieurs, à la suite l'un de l'autre.“ Ich habe mir die Frage gleichfalls vorgelegt und glaube mich dahin aussprechen zu müssen: Wenn die Primitivrinne der Vögel, wie jetzt vielfach angenommen wird (Gasser, Rauber, Braun), als Verschlussstelle des Urmundes angesehen werden muss, so entspricht sie dem Blastoporus der Amphibien, welcher später ebenfalls zu einem kurzen Längsspalt auswächst (Taf. XII Fig. 5 u. 10), dann aber kann sie nicht mit der Rückenrinne der Tritonen verglichen werden. Denn die letztere bildet sich vor dem Blastoporus, in einer Gegend, wo derselbe niemals gelegen hat, und ist von Anfang an durch einen Wulst von ihm getrennt. Das ist der Grund, warum ich den Namen Primitivrinne nicht für sie gewählt habe.

Die Rückenrinne der Tritonen scheint mir nun in einfachster Weise sich aus der paarigen Entwicklung des Mesoblasts erklären zu lassen. Wenn die beiden Mesoblaststreifen vom Urmund aus links und rechts von der Mittellinie nach vorwärts wachsen, drängen sie die beiden primären Keimblätter nach aussen und innen von einander, wölben sie hervor und bewirken eine Verdickung der Wandung des Eies, in welcher der verdünnt bleibende Streifen als eine Rinne erscheinen muss. Bis in den Blastoporus aber reicht die Rinne desswegen nicht hinein, weil die obere Urmund-

lippe verdickt ist und so als ein Querwulst zwischen beide dazwischen tritt.

Am meisten bedürfen der Besprechung die Anschauungen, zu welchen Scott, Osborn und Bambeke über die Entwicklung des mittleren Keimblattes gelangt sind. Denn sie berühren einen Gegenstand von hoher allgemeiner Bedeutung. Scott und Osborn haben nun zuerst die wichtige Thatsache ermittelt, welche von Bambeke bestätigt worden ist, dass bei den Tritonen der Mesoblast in der Form von zwei Streifen angelegt wird, welche in der Mittellinie durch eine einfache Schicht cylindrischer Entoblastzellen getrennt werden. Im Anschluss an die Anschauungen Balfour's lassen sie die beiden Streifen schon während der Gastrulation gleichfalls durch Einstülpung vom Urmund aus gebildet werden. Auch Bambeke fasst den Vorgang in derselben Weise auf, indem er bemerkt: *Le rôle de l'invagination dans la formation du mésoblaste me paraît incontestable.*

In soweit befinden wir uns alle in voller Uebereinstimmung, dagegen gehen unsere Beobachtungen in folgenden nicht unwichtigen Punkten weit auseinander. Nach Scott und Osborn soll das Wachsthum des Mesoblasts zum Theil durch Zelltheilung in den beiden zuerst angelegten Streifen veranlasst werden, zum grössten Theil aber auf Kosten der Dottermasse geschehen, in der Weise, dass sich von ihr grosse quadratische Zellen ablösen, sich weiter vermehren, sich zu dem Mesoblast hinzugesellen und an den Seiten des Eies nach abwärts wachsen. „The invagination mesoblast“, erklären die beiden Forscher in der Zusammenfassung am Schluss ihrer Arbeit, „is supplemented by other cells, which split off from the yolk hypoblast“.

Diese zweite Art des Wachsthums glaube ich mit Entschiedenheit in Abrede stellen zu müssen. An den sehr zahlreichen von mir angefertigten Schnitten habe ich ein an den Seiten stattfindendes Abspalten von Dotterzellen nicht beobachten können, stets musste ich zwischen Mesoblast und Entoblast eine deutliche Trennung mit Ausnahme der früher angeführten Stellen constatiren. Auch Bambeke betrachtet „die Fortentwicklung des Mesoblasts aus Dotterzellen als zweifelhaft, ohne sie indessen mit Bestimmtheit in Abrede stellen zu wollen“. Er glaubt vielmehr, worin ich ihm ganz beistimme, dass man eher „eine Wanderung der eingestülpten Zellen als Ursache für die Ausbreitung des Mesoblasts zulassen könne“.

Einen zweiten wesentlichen Differenzpunkt zwischen Scott,

Osborn und mir finde ich darin, dass jene den Mesoblast zu beiden Seiten der Mittellinie als eine einfache Lage schmaler Zellen beginnen und den Chordaentoblast sich direct an die nach innen von den Mesoblaststreifen gelegenen quadratischen Entoblastzellen anschliessen lassen (just below the tow slight folds on either side of the medullary groove the mesoblast begins to intervene as a single layer of small cells. Beneath these the hypoblast cells lose their columnar shape and becoming more quadrate are gradually reflected around the sides of the alimentary canal). Auch Bambeke ist derselben Ansicht, wenn er in seiner vorläufigen Mittheilung bemerkt: „De chaque côté de la saillie notochordale l'hypoblaste invaginé se continue insensiblement avec les cellules formant le plancher de la cavité viscérale.“

Nach meinen Beobachtungen dagegen erscheint jeder Mesoblaststreifen an seinem medialen Rande stets in der Form von wenigstens zwei Zellenlagen, von welchen die eine in den Chordaentoblast, die andere in den Darmentoblast übergeht. Dadurch aber gewinnt die Auffassung von der Art und Weise, wie das mittlere Keimblatt sich einfaltet, eine ganz andere Gestalt. Auch der Einfaltungsprocess in der Umgebung des Blastoporus ist nach den Beschreibungen und Abbildungen von Scott und Osborn nur ungenügend aufgeklärt, wie denn zum Beispiel die Entwicklung des Mesoblasts nach rückwärts vom Urmund ganz unerwähnt geblieben ist.

Endlich kann ich den beiden Forschern nicht beistimmen, wenn sie die oberflächlichsten Zellen der Dottermasse, welche an den Darmraum und an den Mesoblast nach aussen ringsum angrenzen, als eine besondere durch Umwandlung von Dotterzellen entstandene Entoblastschicht bezeichnen und als „yolk hypoblast“ von den an der Decke des Urdarms gelegenen Zellen oder dem „invaginate hypoblast“ unterscheiden. Weder durch Beobachtung noch aus allgemeinen Gründen lässt sich, wie auch Bambeke hervorhebt, die Abtrennung einer solchen peripheren Schicht vom Dotter rechtfertigen, vielmehr scheint mir die Ansicht naturgemäss zu sein, dass die ganze Masse der Dotterzellen nichts anderes als eine verdickte Partie im Epithel des Urdarms, mithin ein Bestandtheil des inneren Keimblattes ist.

Die Eintheilung in yolk hypoblast und invaginate hypoblast, welche Bambeke angenommen hat, betrachte ich als keine glückliche, denn wie bei der Darstellung der ersten Periode gezeigt wurde, wird während der Gastrulation die ganze Dottermasse der

Blastula in das Innere des Eies ebenso gut mit eingestülpt, wie der sogenannte invaginate hypoblast. Da möchte es sich wohl mehr empfehlen, die cylindrischen Entoblastzellen an der Decke des Urdarms und die an der Seite und am Boden gelegenen, grossen Dotterschollen im Hinblick auf ihre zukünftige Bestimmung als Chordaentoblast und als Darmentoblast zu benennen.

### Beurtheilung und Zusammenfassung der Befunde.

Am Schluss der historischen Darstellung haben wir uns selbst die Frage vorzulegen, in welcher Weise die oben ausführlich von mir geschilderten Beobachtungen eine einheitliche Deutung und Erklärung zulassen.

Zunächst müssen wir auf Grund unserer Befunde der noch immer weit verbreiteten Ansicht entgegentreten, dass der Mesoblast sich von einem der beiden primären Keimblätter oder von beiden zugleich abspalte. Bei Triton scheint mir jede Möglichkeit eines derartigen Geschehens ganz ausgeschlossen zu sein. Vom Ektoblast können sich nicht Elemente abspalten, denn dieser stellt schon auf dem Gastrulastadium eine einschichtige Membran dicht an einander gefügter hoher Cylinderzellen dar. An Durchschnitten kann man die Membran vom Mesoblast, da sie von ihm durch einen Spaltraum getrennt ist, sehr leicht ablösen, ja sie hebt sich oft ganz von selbst an dünnen unvollständigen Schnitten ab. Freilich besteht der Rückenrinne ( $t$ ) entlang ein fester Zusammenhang des Ektoblasts mit dem Chordaentoblast, aber die vollkommen regelmässige Anordnung der Zellen zu einem Cylinderepithel schliesst jede Möglichkeit aus, dass der Rückenrinne entlang Elemente aus dem Ektoblast in den Mesoblast hineinwucherten. Ebenso wenig spaltet sich der Mesoblast vom inneren primären Keimblatt ab, von welchem er gleichfalls durch einen Spaltraum geschieden ist und von welchem er sich an Durchschnitten ebenso leicht abheben lässt.

Die Abspaltungstheorie kann also bei den Eiern der Tritonen die Entwicklung des mittleren Keimblattes nicht erklären und muss aufgegeben werden. Für eine neue Theorie aber sind folgende Thatsachen maassgebend.

1. Der Mesoblast wird nicht an dieser und jener Stelle aus isolirten Zellenhaufen, sondern in Form von zwei Massen blattartig verbundener Zellen angelegt.

2. Die beiden Mesoblaststreifen sind wenigstens zwei Zellen-

lagen dick und werden von einander in der dorsalen Mittellinie unter der Rückenrinne durch den Chordaentoblast geschieden.

3. Dieselben erscheinen zuerst in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts, von hier aus dehnen sie sich allmählich über die Eioberfläche aus und wachsen ventralwärts und nach vorn zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hinein.

4. Die Umgebung des Blastoporus und die beiden Ränder des Chordaentoblasts sind die einzigen Stellen, an welchen eine Abgrenzung der Mesoblaststreifen von den angrenzenden Zellenlagen nicht möglich ist. Von hier aus allein können Elemente der beiden primären Keimblätter in das mittlere übertreten.

Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dass die Art, wie die Zellschichten 1) am Blastoporus, 2) unterhalb der Rückenrinne zusammenhängen, genauer festgestellt werden muss, wenn man über die Genese des Mesoblasts Klarheit gewinnen will.

Am Blastoporus setzt sich der Mesoblast einerseits continuirlich in das innere Blatt der Urmundlippen fort, andererseits verbindet er sich mit der Dottermasse, wo dieselbe sich als Pfropf in den Urmund hincinschiebt. Hier findet sich eine Wucherungszone, eine Masse kleiner Zellen, die ich mir nicht anders als durch wiederholte Theilung der angrenzenden grossen Dotterzellen entstanden denken kann. Aus diesen Beobachtungen werden wir zur Annahme berechtigt, dass der Mesoblast das Zellenmaterial zu seiner Entstehung und zu seinem Wachsthum von der Dottermasse in der Umgebung des Blastoporus bezieht und dass er mithin vom Entoblast abstammt, insofern die Dottermasse nur ein verdickter Theil desselben ist. Das hintere Ende des Embryo stellt eine Wucherungszone dar, wie auf späteren Stadien immer noch besser ersichtlich werden wird.

Man kann aber ferner noch annehmen, dass auch durch die Verbindung mit dem inneren Blatt der Urmundlippen dem Mesoblast zu seiner Vergrösserung Zellen zugeführt werden, und dass das innere Blatt seinerseits sich fortwährend wieder aus dem Ektoblast ergänzt, aus welchem am Umschlagsrand des Blastoporus auch später Zellen in derselben Weise wie bei der Gastrula-bildung nach Innen einwandern könnten. Wenn ein derartiges Einwandern von Zellen stattfinden sollte, was ich vorläufig nicht ausschliessen kann, so ist dasselbe jedenfalls ein sehr geringfügiges, da der auf eine einfache Schicht reducirte Ektoblast nicht viel Material abzugeben im Stande ist. Die an der ventralen Seite zu

beobachtende Grössenabnahme der Ektoblastzellen, welche zu einer Oberflächenvergrößerung der Membran führen müsste, wird wieder compensirt durch die Verlängerung der dorsal gelegenen Zellen, welche die Medullarplatten liefern, und später durch die alsbald erfolgende Entwicklung der Medullarwülste, durch welche sich die Oberfläche des Ektoblasts durch Einfaltung vergrößert.

Der zweite Ort, welcher bei der Entstehung des Mesoblasts in Frage kommt, ist die Rückenrinne. Es ist gewiss eine bemerkenswerthe Erscheinung, dass da, wo der Chordaentoblast aufhört, an beiden Seiten desselben gleich drei Zellblätter erscheinen, der parietale und der viscerele Mesoblast und der Darmentoblast. Diese Blätter hängen unter einander in der Weise zusammen, dass der parietale Mesoblast in den Chordaentoblast und der viscerele Mesoblast in den Darmentoblast übergeht. Es könnte also dem mittleren Keimblatt sowohl vom Chorda- als vom Darmentoblast aus Zellenmaterial zu seinem Wachsthum geliefert werden. Von diesen aber kann der Chordaentoblast, da er ein schon kleinzelliger, schmaler, mitten inne liegender und so allseitig isolirter Streifen ist, als Bezugsquelle ausgeschlossen werden. Dagegen ist es wohl möglich, dass Zellen vom Darmentoblast, der sich selbst von der ventral gelegenen Dottermasse fortwährend regeneriren kann, am Umschlagsrand in den visceralen Mesoblast übertreten.

Wie aus der Zusammenstellung der Beobachtungen hervorgeht, so sprechen alle Thatsachen dafür und keine einzige dagegen, dass sich der Mesoblast aus dem primären inneren Keimblatt entwickle. Schwieriger ist ein zweiter Punkt zu entscheiden, welcher im Hinblick auf die Bildung des Mesoblasts beim *Amphioxus lanceolatus* in Zukunft nicht unberücksichtigt gelassen werden darf und sich immer mehr in den Vordergrund der Discussion drängen wird. Ich meine die Annahme, dass die paarigen Mesoblaststreifen der Tritonen morphologisch nichts anderes sind als zwei durch Einfaltung des Entoblasts entstandene Divertikel, deren Wandungen fest auf einander gepresst sind. Für eine solche Annahme scheinen mir zwei Verhältnisse in meinen Beobachtungen zu sprechen. Erstens treten bei der Mesoblastentwicklung die Zellen nicht einzeln für sich zwischen die beiden primären Keimblätter, sondern sind stets zu regelmässigen Schichten verbunden. Dabei findet man von Anfang an den Mesoblast überall wenigstens aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt. Zweitens wurde in vielen Fällen beobachtet, dass sich der Ur-

darm in der Umgebung des Blastoporus eine Strecke weit in die paarigen Mesoblaststreifen als feine Spalte fortsetzt, ein parietales und ein viscerales Blatt von einander trennend. Dass in den Mesoblaststreifen von Anfang an die Höhlungen fehlen, kann nicht als triftiger Grund gegen unsere Annahme geltend gemacht werden. Denn wie schon in einer früheren Arbeit hervorgehoben wurde, lehrt uns das Studium verschiedener Entwicklungsgeschichten, dass häufig Theile, die ihrer zukünftigen Bestimmung und Function nach hohl sein müssen, im Entwicklungsleben, sei es durch Einfaltung oder Ausstülpung, als compacte Zellenmassen angelegt werden und erst später ihre Höhlungen erhalten. Wir sehen auch, wie ursprünglich hohle Bildungen vorübergehend vollkommen solid werden (z. B. die Darmdivertikel der Chaetognathen), um erst in einem dritten Stadium sich wieder auszuhöhlen.

Die Veränderungen, welche in der zweiten Entwicklungsperiode am Triton-Ei eintreten, resümiere ich auf Grund der vorausgeschickten Erörterungen jetzt kurz dahin: Das mittlere Keimblatt entsteht durch eine paarige Einfaltung des Entoblasts schon zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung noch nicht ganz vollendet ist. Die Einfaltung beginnt zu beiden Seiten des Blastoporus und setzt sich von hier links und rechts von der Rückenrinne und dem unter ihr gelegenen Chordaentoblast weiter nach vorn fort. Wenn wir uns jetzt die beiden Blätter des Mesoblasts, die bei der Einfaltung natürlich gleichzeitig gebildet werden, aus einander gewichen vorstellen, so erhalten wir einen linken und einen rechten Spaltraum, von welchen jeder mit dem späteren Darmraum communicirt erstens nach dem Blastoporus zu und zweitens in grosser Ausdehnung am Rücken des Embryo beiderseits von der Rückenrinne. Demnach zerfällt auch bei den Tritonen der Urdarm, wie beim Amphioxus, den Chaetognathen, Brachiopoden etc. durch 2 Falten, die dorsal und nach hinten einen freien Rand besitzen, in einen mittleren Raum, den bleibenden Darm, und in 2 seitliche Divertikel oder die Leibessäcke.

### Die dritte Periode.

In der dritten Periode, welche wir in der Entwicklung des mittleren Keimblattes unterscheiden wollen, vollzieht sich die Bildung der Chorda dorsalis und die Abschnürung der beiden durch Einfaltung erzeugten Mesoblastsäcke von ihrem Mutterboden, dem primären Entoblast. Sie wird äusserlich durch das Auftreten der

Medullarwülste gekennzeichnet, welche sich am Anfang des vierten Tages zu entwickeln beginnen. An dem Rücken des Embryo bildet der Ektoblast (Taf. XII, Fig. 7) parallel zur Rückenrinne ( $t$ ) und jederseits in ziemlicher Entfernung von derselben zwei Falten ( $N$ ), welche die ausserordentlich breite Medullarplatte umgrenzen; letztere nimmt fast die ganze Rückenfläche des Eies ein und wird durch die Rückenrinne in eine linke und eine rechte Hälfte abgetheilt. Die Stelle, wo sich die Wülste zuerst erheben, entspricht der späteren Cervicalgegend des Embryo, von hier dehnen sie sich auf den Kopfpol des Eies ventralwärts aus (Taf. XII, Fig. 8), wachsen einander vor dem Ende der Rückenrinne im Bogen entgegen und grenzen nach vorn ein grosses rundliches Feld, die Hirnplatte ( $H$ ), ab, welche am vorderen Pole des Eies gelegen nach oben und hinten in die dorsale Medullarplatte ( $M$ ) umbiegt. Nach hinten werden die Medullarwülste allmählich niedriger und verstreichen in kurzer Entfernung vor dem Urmund, der als ein schmaler, kurzer Längsspalt an der Grenze zur ventralen Fläche bemerkt wird (Taf. XII, Fig. 7  $u$ ).

Ueber die Veränderungen, welche währenddem im Innern des Eies am Entoblast und Mesoblast eintreten, belehren uns die einer Serie von Querschnitten entnommenen Figuren 3—6 der Tafel XIV. Dieselben schliessen sich dem zuletzt beschriebenen Stadium (Taf. XIV, Fig. 1—2) an, auf welchem wir unter der Rückenrinne einen flachen Streifen von Cylinderzellen ( $Enc$ ) und zu beiden Seiten derselben die beiden Blätter des Mesoblasts und den Darm-Entoblast ( $End$ ) angetroffen hatten.

In den verschiedenen Regionen des Ektoblasts haben jetzt die Zellen, welche früher gleichmässig cylindrisch waren, einen abweichenden Charakter angenommen. Ventral und seitwärts haben sie sich abgeflacht und stellen eine einfache Lage kleiner, cubischer Gebilde dar; dorsalwärts dagegen ( $N-N$ ) sind sie noch mehr in die Länge gewachsen und sind zu langen Cylindern und Spindeln geworden, die gewöhnlich in der Weise alternirend stehen, dass die einen ihr verbreitertes Ende nach dem Mesoblast, die anderen nach der freien Oberfläche gewandt haben. Dem entsprechend sind auch ihre Kerne bald oberflächlicher, bald tiefer gelegen. An den Rändern der verdickten Epithelpartie oder der Medullarplatte beginnt sich der Ektoblast in zwei Falten (Taf. XIV, Fig. 5—6  $N. N.$ ) zu legen, welche wir bei Betrachtung von der Fläche als Medullarwülste beschrieben haben. Am Faltenrand geht das abgeplattete und das verdickte Epithel in einander über,

indem das äussere Blatt der Falte aus cubischen, das innere aus verlängerten Zellen besteht.

Die Rückenrinne, eine unbedeutende Vertiefung in der Längsaxe, ist unscheinbarer geworden, als in der vorausgegangenen Periode. Unter ihr ist der Chordaentoblast in Umwandlung begriffen. Während er sich vordem als ein flach ausgebreiteter Streifen cylindrischer Zellen (Taf. XIV, Fig. 1 u. 2 *Enc*) zwischen die paarigen Mesoblastmassen einschob, ist er jetzt zu einer in das Darmlumen geöffneten Halbrinne geworden, wodurch sein Querdurchmesser entsprechend verringert worden ist (Taf. XIV, Fig. 3 *Enc*). Die convexe äussere Fläche der Rinne grenzt theils an die Medullarplatte an, welche zu ihrer Aufnahme unter der Rückenrinne (*t*) eine kleine Vertiefung zeigt, und ist vielleicht die Ursache, warum die Rückenrinne sich abgeflacht hat, theils grenzt sie links und rechts an den Mesoblast. Ueberall ist sie von den benachbarten Zellenlagen durch einen scharfen Contour getrennt, bis auf ihre Ränder, wo die Abgrenzung fehlt.

In Folge der rinnenförmigen Umbildung des Chordaentoblasts sind die beiden Blätter des Mesoblasts ( $Me^2$  u.  $Me^1$ ) und die grossen Dotterzellen des Darmentoblasts (*End*) mehr nach der Mittellinie an einander gerückt, wo sie auf die Seitenwände und die freien Ränder der Chordarinne stossen. Das ist die kritische Stelle, an welcher ein Zusammenhang der beiden mittleren Keimblätter mit dem Darmentoblast und mit dem Chordaentoblast auch auf dem vorliegenden Stadium und zwar in folgender Weise noch deutlich nachgewiesen werden kann. Die am Grund der Rinne hoch cylindrischen Chordazellen werden nach den Rändern zu niedriger und setzen sich an denselben in eine einfache Lage cubischer Zellen fort, welche der äusseren Fläche der Chordarinne anliegen und in das parietale Blatt des Mesoblasts ( $Me^2$ ) weiter verfolgt werden können. Wir erhalten somit dasselbe Resultat, zu welchem wir auch beim Studium der zweiten Entwicklungsperiode geführt wurden, dass Chordaentoblast und parietaler Mesoblast eine einzige Zellschicht repräsentiren, deren mittlerer Theil nach dem Urdarm zu frei liegt und hier in ein Cylinderepithel umgewandelt ist. Die Chordarinne selbst aber ist auf eine doppelte Faltenbildung zurückzuführen. Wie im Ektoblast zu beiden Seiten der Medullarplatten sich die Medullarwülste erheben, von denen das äussere Blatt sich aus kleinen cubischen Zellen und das innere Blatt sich aus cylindrischen Elementen zusammensetzt, so sind auch in der als einheitlich nachgewiesenen Zellschicht zwei

kleine Falten entstanden, welche unmittelbar neben einander gelegen eine schmale Rinne zwischen sich fassen und nach der Rinne zu aus cylindrischen, nach aussen aus cubischen Zellen bestehen. Wir wollen sie fortan zur rascheren Verständigung als Chordafalten bezeichnen. An das äussere Blatt derselben lagern sich der viscerele Mesoblast (Taf. XIV, Fig. 3 *Me'*) und der Darmentoblast (*End*) an und gehen hier in der schon oben beschriebenen Weise in einander über, die beiden Darmfalten erzeugend.

Wenn unsere Beschreibung der Figur 3 die richtige ist, dann haben wir das interessante Verhältniss vor uns, dass an der Decke des Urdarms im Ganzen zwei Paar Falten, die beiden Chorda- und die beiden Darm-Falten sich treffen und mit ihren Rändern fest zusammengelegt sind. Zu beachten ist hierbei eine Erscheinung, welche man auch in der Entwicklungsgeschichte anderer Thiere sowohl beim Studium von lebenden durchsichtigen Objecten als auch von Schnitten beobachten kann, dass die Contouren zwischen zwei Blättern einer Falte stets viel schärfere und deutlichere sind, als zwischen zwei mit ihren freien Flächen zusammengepressten Zellenlagen. Ektoblast und parietaler Mesoblast und ebenso viscerealer Mesoblast und Darm-Entoblast sind besser von einander abgesetzt als die beiden mittleren Keimblätter. Es erklärt sich dies aus der Art und Weise, wie epitheliale Zellen an einander gefügt sind. Die basalen Enden schliessen immer fester zusammen und stellen eine glattere Grenzfläche dar, als die bald mehr, bald minder als kleine Höcker vorspringenden peripheren Enden.

Die weiteren Veränderungen bis zur Bildung der Chorda sind an den Figuren 4—6 zu sehen. In Figur 4 ist die Chordarinne noch mehr vertieft und verengt und von zwei Wänden begrenzt, die nach der Medullarplatte zu unter einem spitzen Winkel zusammenstossen. Die beiden Darmfalten sind mit ihren freien Rändern nach der Mittellinie zu vorgewachsen. Der auf dem vorhergehenden Schnitt beschriebene Zusammenhang der einzelnen Blätter ist jetzt undeutlicher geworden; einerseits fügt sich das viscerele Blatt des Mesoblasts unmittelbar an den zur Seite der Chorda gelegenen Theil des parietalen Mesoblasts, andererseits grenzen die äussersten Dotterzellen des Darmentoblasts gleich an den Chordaentoblast an.

Auf einem der nächsten Schnitte (Fig. 5) ist die Rinnenbildung verschwunden, indem die medialen Blätter der beiden Chordafalten sich fest zusammen gelegt und so einen soliden

runden Zellenstab, die Chorda (*ch*), gebildet haben. Die ursprünglich cylindrischen Zellen haben bei diesen Lageveränderungen sich in ihrem Aussehen verändert und eine mehr cubische und unregelmässige Form angenommen. Ferner ist die Chordaanlage, welche früher das Dach des Urdarms herstellte, jetzt von der Begrenzung desselben, da sich die beiden Hälften des Darmentoblasts fast bis zur Berührung genähert haben, bis auf einen schmalen Spalt ausgeschlossen. Gleichzeitig haben die beiden mittleren Keimblätter ihren früheren Zusammenhang sowohl mit dem Darmentoblast als auch mit dem Chordaentoblast vollständig aufgegeben, und anstatt dessen ist auf jeder Seite der Chorda das viscerele mit dem parietalen Blatt in Verbindung getreten. Die Chorda ist daher in Figur 5 sowohl nach der Medullarplatte, als auch nach den seitlichen Mesoblastmassen, dagegen nicht nach dem Darmentoblast (*End*) und dem Darm (*dh*) zu deutlich und scharf contourirt.

Auf dem nächsten Schnitt Fig. 6 ist die Sonderung auch hier erfolgt. Die beiden Hälften des Darmentoblasts (*End*) sind in der dorsalen Mittellinie verwachsen und haben die Chorda (*ch*), die nun eine untere deutliche Contour aufweist, vom Darmlumen (*dh*) ganz ausgeschlossen. Letzteres ist ringsum von Dotterzellen umgeben, die durch ihre Grösse sich von den Nachbarzellen unterscheiden.

Damit hat eine Reihe wichtiger Entwicklungsvorgänge ihren Abschluss gefunden; während am Ende der zweiten Periode noch die beiden Blätter des Mesoblasts, Chorda und Darmanlage, continuirlich in einander übergingen und gemeinsam an der Begrenzung des Darms Theil nahmen, ist jetzt eine vollständige Sonderung eingetreten; Chorda, Darmrohr und die beiden Mesoblaststreifen sind selbständige Organe geworden.

Wenn wir auf die Veränderungen in der dritten Entwicklungsperiode zurückblickend nach den Processen fragen, durch welche die verschiedenen Bilder hervorgerufen worden sind, so glauben wir auch hier wie schon in dem vorhergehenden Capitel den Schlüssel zum Verständniss in der Faltenbildung gefunden zu haben. Alle Veränderungen erklären sich uns theils aus einer Fortsetzung der Faltenbildungen, welche bereits in der zweiten Periode entstanden waren, theils aus der Bildung und Verwachsung der zwei neu hinzutretenden Chordafalten. Die an einer Schnittserie genau geschilderten Entwicklungsvorgänge werden wir dann am besten in folgender Weise zusammenfassen können, wobei wir uns die beiden mittleren Keim-

blätter von einander gezogen und durch einen kleinen Spaltraum getrennt denken wollen.

Am Anfang der dritten Periode sind die beiden Ränder der Darmfalten, durch welche der Urdarm in einen Mittelraum und zwei seitliche Divertikel abgetheilt worden ist, an dem Rücken des Embryo durch eine ziemlich weite Lücke geschieden, an welcher ein Streifen cylindrischer Zellen, der Chordaentoblast, die Decke des Mittelraums bildet. Dann aber wachsen die Ränder der beiden Darmfalten, an welchen Darmentoblast und viscerales Blatt des Mesoblasts zusammenstossen, einander entgegen und gleichzeitig entwickeln sich die zwei kleinen Chordafalten an der Stelle, wo der Chordaentoblast und die parietalen Blätter des Mesoblasts ursprünglich in einander übergingen. Alle vier Falten treffen sich nach einiger Zeit, indem sie medianwärts vorwachsen, in der dorsalen Mittellinie und verschmelzen hier. Die inneren Blätter der beiden Chordafalten (der Chordaentoblast) erzeugen einen soliden Zellenstab, die Chorda, und lösen sich hierbei von den äusseren Blättern ab, welche die eingefalteten Theile des parietalen Mesoblasts sind; diese dagegen verbinden sich zu beiden Seiten der Chorda mit den dorsalen Rändern der visceralen Mesoblastblätter, welche nun auch ihrerseits gleichzeitig den Zusammenhang mit dem Darmentoblast aufgeben. Der Darmentoblast endlich oder das innere Blatt der Darmfalte verlöthet mit demjenigen der entgegengesetzten Seite. Mit anderen Worten, die drei aus dem Urdarm entstandenen Räume, welche ursprünglich am Rücken des Embryo in Communication stehen, werden in der dritten Periode der Entwicklung gesondert und in den bleibenden Darm und die beiden Coelomsäcke zerlegt und es werden jetzt Mesoblast und secundärer Entoblast überall deutlich unterscheidbar. Somit haben wir in dem Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, in der Abschnürung der beiden Mesoblastsäcke vom Entoblast und in der Genese der Chorda dorsalis aus dem Chordaentoblast Prozesse kennen gelernt, die auf das Innigste mit einander verknüpft sind.

In der hier gegebenen Darstellung und Deutung finde ich mich mit meinen Vorgängern nur zum Theil im Einklang. Scott und Osborn haben zuerst bei den Tritonen die Thatsache festgestellt, dass die Chorda sich aus der Schicht cylindrischer Entoblastzellen an der Decke des Urdarms entwickelt, ihre Darstellung im Einzelnen wird aber dadurch eine abweichende, dass sie den Mesoblast als eine völlig gesonderte Zellenmasse beschreiben und

daher die Chordaanlage, wie schon oben erwähnt wurde, vom parietalen Blatt getrennt sein und in den Darmentoblast continuirlich übergehen lassen. Das ist ein sehr bedeutsamer Differenzpunkt, welcher zu einer ganz anderen Auffassung des embryonalen Processes führt. Die Genese der Chorda geschieht denn auch nach Scott und Osborn in der Weise, dass die vollständig isolirten Mesoblastmassen von der Seite nach der Mittellinie vorwachsen und dadurch die Schicht der Cylinderzellen zusammendrängen. Diese faltet sich ein, bis die Wände der Rinne sich treffen und ein solider Stab mit radial angeordneten Zellen gebildet worden ist. Der Stab gibt nun seine Verbindung mit dem Darmentoblast auf, nimmt aber noch eine Zeit lang an der oberen Begrenzung des Darms Theil. Erst später kommen unter ihm die Darmzellen zur Vereinigung, indem sie von der Seite nach Innen vorrücken. Auch die Abbildungen, welche die genannten Forscher gegeben haben (Taf. IV, Fig. 5, 6, 7), weichen von den meinigen nicht unwesentlich ab.

Bambeke bestätigt in seiner vorläufigen Mittheilung die Angaben von Scott und Osborn hinsichtlich der Entwicklung der Chorda dorsalis und beschreibt eine geringfügige Abänderung bei Triton alpestris, die darin besteht, dass der Chordaentoblast als eine Leiste in den Urdarm hinein vorragt (saillie notocordale).

#### Die vierte Periode.

Die vierte Periode in der Entwicklung des Mesoblasts umfasst die Bildung und das Wachsthum der Ursegmente oder Urwirbel bis zur Differenzirung der Körpermuskulatur. Während derselben sehen wir äusserlich am Ei sich folgende Veränderungen abspielen:

Es beginnen die Medullarwülste von der Stelle ihres ersten Auftretens an, welche der Cervicalregion entspricht, sich mehr empor zu heben und dabei einander entgegen zu wachsen (Taf. XII, Fig. 8 N). Infolge dessen nimmt jetzt die von den Wülsten umgebene Anlage des Nervensystems, wie Bambeke ganz passend bemerkt hat, die Form einer Lyra oder Guitarre an. Die eingeschnürte Stelle der Lyra bezeichnet die Halsgegend, an welcher die Hirn- und die Medullarplatte (*H* u. *M*) in einander übergehen. An etwas älteren Embryonen nähern sich die emporwachsenden Wülste mit ihren Rändern und zwar am raschesten in der Cervicalgegend und der nach rückwärts angrenzenden Partie, während sie am Kopfende noch weit aus einander stehen. So kommt das auf

Taf. XII, Fig. 9 dargestellte Bild zu Stande. Am Kopfende umschliessen die stark hervorspringenden Wülste die Hirnanlage (*H*), ein rundes Feld, das gegen früher sich ein wenig verkleinert hat, und nach wie vor durch das vordere Ende der Rückenrinne in eine linke und rechte Hälfte getheilt ist. Am hinteren Ende der noch weit geöffneten Hirnanlage sind sich die Wülste fast bis zur Berührung genähert und begrenzen eine Strecke weit eine tiefe Medullarfurche (*M*), um dann nach dem Urmund zu mehr auseinander zu weichen und sich allmählich abzufachen.

Später (Taf. XII, Fig. 10) stossen die Wülste auch im Bereich des Kopfes zusammen, wodurch die einst so deutliche Grenze zwischen der Anlage des Gehirns und des Rückenmarks wieder verwischt wird. Die Anlage des Nervensystems im Ganzen stellt dann einen tiefen Kanal dar, der sich nur durch einen feinen Spalt nach aussen öffnet und zwei Drittel der Eicumferenz im Bogen umfasst. Noch später ist er geschlossen und an seinem vorderen Ende beginnen sich die einzelnen Hirnblasen zu differenzieren (Taf. XII, Fig. 11 u. 12).

Während dieser Vorgänge hat der Embryo seine ursprüngliche Kugelgestalt verloren und sich etwas in die Länge gestreckt. In seiner äusseren Form macht sich ein Gegensatz zwischen Bauch- und Rückenfläche in der Weise geltend, dass die erstere fast vollkommen eben, die letztere dagegen stark gekrümmt ist (Taf. XII, Fig. 8—10). Auch in der Lage des Blastoporus (*u*) ist eine Veränderung wahrzunehmen. Während derselbe in der dritten Periode der Hirnplatte gerade gegenüber lag und daher bei Betrachtung von der Bauchseite nicht gesehen werden konnte, beginnt er allmählich vom hinteren Ende des ovalen Embryo nach abwärts und nach vorn zu rücken. War der Spalt ursprünglich vertical, so ist er jetzt horizontal gestellt. Um ihn zu sehen, muss man den Embryo von seiner Bauchseite aus betrachten (Taf. XII, Fig. 10*u*). Es findet also eine langsame Verschiebung des Urmundes um die Eiperipherie in der Weise statt, dass an der Rückenfläche des Embryo sich sein Abstand von der Hirnanlage vergrössert, während er sich ventral ihrem vorderen Rande nähert (Fig. 10—12). Gleichzeitig verlängert sich durch Rückwärtswachsen der Medullarwülste das Nervenrohr und nimmt einen immer grösseren Theil der Eiperipherie ein. In Folge dessen gewinnt der Rücken des Embryo ein bedeutendes Uebergewicht über die Bauchfläche, unter welcher wir die zwischen Gehirn und Blastoporus gelegene Strecke begreifen wollen (Fig. 10—12).

Die hier beschriebenen Vorgänge erinnern an die Wachsthumsercheinungen der meroblastischen Eier. Hier wie dort vergrößert sich der embryonale Körper an seinem hinteren Ende, indem der Urmund nach rückwärts wandert und in demselben Maasse, als er sich von vorn schliesst, die Medullarwülste ihm nach rückwärts nachfolgen.

Von den ältesten zur Darstellung gelangten Stadien (Fig. 11 u. 12) ist endlich noch zu erwähnen, dass die nächste Umgebung des Urmunds, wenn dieser ventralwärts nur noch durch einen geringen Abstand vom Vorderhirn entfernt ist, in der Form eines kleinen Kegels, dessen Spitze nach vorn gerichtet ist, über die Eioberfläche hervortritt.

Um in die inneren Gestaltungsvorgänge einen Einblick zu gewinnen, sind wieder quere, sagittale und frontale Schnitte erforderlich. Sie zeigen uns, dass nach vollständiger Abschnürung der Chorda die beiden Blätter des Mesoblasts aus einander weichen und das Coelom als einen schmalen Spalt zwischen sich hervortreten lassen (Taf. XIV, Fig. 6 u. 7 c). Ein solcher erscheint indessen nur zu beiden Seiten der Chorda, während weiter ventralwärts und ebenso nach dem Blastoporus zu die beiden Zellschichten noch fest an einander haften. Das Auseinanderweichen der letzteren hängt offenbar mit der Bildung der Medullarrinne zusammen. Es faltet sich nämlich die breite Medullarplatte in der Weise ein, dass ihr mittlerer, über der Chorda gelegener Theil seine ursprüngliche Lage beibehält, die seitlichen Theile dagegen nach aussen über das ursprüngliche Niveau der Kugeloberfläche des Eies hervortreten, indem sie mit den angrenzenden Partien des Hornblatts zwei Falten oder Wülste bilden (Taf. XIV, Fig. 7). In demselben Maasse als sich so die seitlichen Theile der Medullarplatte von dem Darmtoblast entfernen, folgt ihnen auch das angrenzende parietale Blatt des Mesoblasts nach, hebt sich vom visceralen Blatt ab, tritt in die Basis der Medullarwülste ein und füllt eine flache Rinne zwischen Medullarplatte und Hornblatt aus. Bis in die Spitze der Falte dringt das mittlere Keimblatt jedoch nicht mit ein, da hier die beiden Faltenblätter des Ektoblasts fest zusammen schliessen.

In Folge dieses Vorgangs erhält die zu beiden Seiten der Chorda gelegene Partie des Mesoblasts vier Begrenzungsflächen, die sich theils unter rechten, theils stumpfen Winkeln treffen, eine untere, eine mediale und zwei obere. Die untere grenzt an den Entoblast, die mediale an die Chorda; von den beiden oberen Flä-

chen, die unter einem stumpfen Winkel zusammenstossen, lagert die eine der Medullarplatte, die andere dem Hornblatt an, beide bilden über dem Coelomspalt eine Art Dach, dessen Firste in die Basis der Medullarwülste hineinspringt. Der so begrenzte Theil des mittleren Keimblatts entspricht der Urwirbelplatte der amnioten Wirbelthiere, er unterscheidet sich von ihr dadurch, dass er von Anfang an eine Höhlung besitzt, die weiter nichts als der mediale erweiterte Theil des primären Coeloms ist und von einer einfachen Lage cubischer Zellen, einem Epithel, ausgekleidet wird.

Die Differenzirung der Urwirbel oder, wie wir besser und richtiger sagen sollten, der Ursegmente, macht sich sehr frühzeitig, wenn noch die Medullarwülste weit aus einander stehen, bemerkbar; der Process beginnt in der Cervicalregion und dehnt sich von hier allmählich nach dem Schwanzende zu aus, wo noch längere Zeit nach Verschluss des Medullarrohrs die Urwirbelplatten sich ungesondert erhalten, während nach vorn schon zahlreiche Ursegmente angelegt sind. Um ihre Entstehung kennen zu lernen, betrachten wir zunächst eine Serie von Querschnitten durch einen Tritonembryo mit noch weit aus einander stehenden Medullarwülsten.

Auf der linken Seite der Figur 7 (Taf. XIV) communicirt die Höhle der Urwirbelplatten mit dem seitlichen Theil der Coelomspalten nicht mehr, weil die beiden Blätter des Mesoblasts sich eine kleine Strecke weit fest zusammengelegt haben. Auch bemerkt man in dieser Gegend, dass sich die Urwirbelplatten durch eine dorsale und ventrale Furche (\*) seitlich abzugrenzen beginnen. Die Furchen sind dadurch entstanden, dass sich der parietale Mesoblast vom Hornblatt und der viscerele vom Entoblast etwas abgehoben haben, demgemäss in den Coelomspalt vorspringen und sich mit den abgehobenen Theilen zusammengelegt haben. Das heisst mit anderen Worten: Parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts haben zwei kleine Falten gebildet, die einander entgegengesetzt von oben und unten in das Coelom hineinwachsen, mit ihren Rändern sich sogleich treffen und dadurch die Höhlungen der Ursegmentplatte seitlich abgrenzen.

Auf einem der nächsten Schnitte ist das Bild verändert (Taf. XV, Fig. 7). Zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) liegt jetzt eine solide Zellenmasse, die dorsal und ventral durch eine kleine Einkerbung (\*) sich lateralwärts absetzt.

Auf einer Serie von Schnitten erscheinen nun die Ursegmentplatten bald als solide Körper, bald mit einem Hohlraum im Inneren. Sagittale Schnitte geben uns eine Erklärung für diese in

wechselnder Folge wiederkehrenden Befunde (Taf. XV, Fig. 2). Sie lehren uns, dass die Platten von der Cervicalregion an in eine Reihe hinter einander gelagerter Ursegmente zerfallen sind, deren Zahl mit dem Alter des Embryo zunimmt. Bei einem Embryo mit weit entfernten Medullarwülsten sind ihrer zwei vorhanden, bei einem anderen mit geschlossenem Nervenrohr eine grosse Anzahl. Jedes Ursegment ist ein längliches, rings geschlossenes Säckchen, dessen Wandung aus einer einfachen Lage cubischer Zellen besteht und eine enge Höhle ( $c^1$ ) im Inneren umschliesst. Auf einem Längsschnitt stossen die vorderen und hinteren Wände der Säckchen fast unmittelbar an einander und lassen nur einen schmalen Spaltraum zwischen sich frei. Je nachdem auf einer Serie von Querschnitten die vordere und hintere Wand oder die Mitte eines Säckchens getroffen worden ist, erklären sich die oben beschriebenen Bilder (Taf. XIV, Fig. 7. Taf. XV, Fig. 7).

In welcher Weise sind die Säckchen aus den Ursegmentplatten gebildet worden? Um diesen Process festzustellen, betrachten wir den Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 2), welcher uns nach dem Kopfbende zu deutlich abgegrenzte Ursegmente und nach hinten die noch ungetheilte Platte zeigt. An letzterer ist ein Ursegment eben in Bildung begriffen! In einiger Entfernung von ihrer vorderen Wand ist an der oberen und unteren Fläche je eine kleine Quersfurche (\*) entstanden, durch welche ein vorderer Theil, der die Länge eines Säckchens hat, von der übrigen Platte abgegrenzt wird. Die spaltförmigen Höhlungen in beiden Theilen stehen gleichfalls nicht mehr in Zusammenhang, da an der Stelle der beiden Furchen das parietale und das viscerele Blatt des Mesoblasts verlöthet sind. Also auch hier sehen wir wie an den Querschnitten die beiden mittleren Keimblätter sich einerseits vom Ektoblast, andererseits vom Entoblast abheben und in Falten legen, welche in den Coelomspalt vordringen. Denken wir uns den in seinem Beginn beobachteten Process jetzt nur noch weiter fortgesetzt; lassen wir die Spalten zwischen den Blättern der zwei kleinen Falten sich entgegen dringen und, indem sie die verlöthete Zellenmasse der Faltenränder durchschneiden, zu einem einfachen Querspalt verschmelzen, so erhalten wir ein fertiges Säckchen. Aus den vorderen Faltenblättern geht die hintere Wand des neugebildeten Ursegments, aus den hinteren Faltenblättern die vordere Wand der Ursegmentplatte hervor.

Hinsichtlich der weiteren Entwicklung der Ursegmente verweise ich auf die Figuren 8 und 9 der Taf. XIV. Das eine Quer-

schnittsbild (Fig. 8) rührt von einem Embryo her, bei welchem sich das Nervenrohr (*N*) eben geschlossen hat und nach aussen vom Hornblatt überzogen wird. Das Ursegment mit seiner Höhle (*c*<sup>1</sup>) ist durch einen Spalt lateralwärts vom übrigen Theil des mittleren Keimblatts, dem Haut- und Darmfaserblatt, scharf abgegrenzt, im Vergleich zu früheren Stadien hat es an Höhe zugenommen, indem seine beiden oberen in einer Firste zusammenstossenden Begrenzungsflächen sich zwischen Nervenrohr und Hornblatt weiter hineingeschoben haben. In noch höherem Maasse ist dies auf dem zweiten Querschnittsbild der Fall (Fig. 9), welches uns die Ursegmente auf der Höhe ihrer Entwicklung vor Eintritt der histologischen Differenzirung zeigt. Es sind beinahe cubische Körper, deren Höhe der Breite ziemlich gleich kommt, mit einer weiten Höhle (*c*<sup>1</sup>) im Inneren. Die mediale Fläche grenzt an Chorda und Nervenrohr, die laterale an den seitlichen Theil des mittleren Keimblatts, die untere an den Dotter, die obere an das Hornblatt. Von den Ursegmenten ist das Nervenrohr noch weiter unwachsen worden; denn während in der Figur 8 noch die ganze obere Hälfte, wird in der Figur 9 nur noch ein Drittel seiner Circumferenz vom Hornblatt unmittelbar bedeckt.

Eine weitere Ergänzung findet endlich unsere Vorstellung von dem Bau und der Lagerung der Ursegmente durch Betrachtung eines Frontalschnittes, der durch den Rücken eines älteren Embryo hindurchgelegt wurde (Taf. XV Fig. 14). Durch die Mitte der Figur verläuft die Chorda dorsalis (*ch*), auf beiden Seiten begrenzt von den Ursegmenten, die nahezu eine quadratische Form besitzen und nach aussen vom Hornblatt überzogen werden. Die Ursegmente beider Seiten entsprechen einander genau in ihrer Stellung zur Chorda. Ihre vorderen und hinteren Wände stehen nicht quer, sondern etwas schräg zu ihr in der Weise, dass die entsprechenden Wände beider Seiten zusammen einen nach hinten geöffneten stumpfen Winkel beschreiben. So leitet sich jetzt schon das schräge Wachstum der Ursegmente ein, welches auf späteren Stadien immer mehr zunimmt und die für Fische und Amphibien charakteristische Anordnung der Myomeren bedingt.

Während der verschiedenen Stadien unserer vierten Periode sind die Elemente, welche die einzelnen unterscheidbaren Theile zusammensetzen, in Form und Grösse immer unähnlicher geworden. Die Zellen des Hornblatts haben sich abgeflacht zu dünnen Plättchen, die am Rücken in zwei Schichten, ventralwärts dagegen in einer einzigen Schicht angeordnet sind. Die Zellen des Ner-

venrohrs sind hohe, keilförmige Gebilde, welche eine breite Endfläche bald nach aussen, bald nach innen dem Centralcanal zukehren. Die Wandungen des letzteren sind anfänglich gleichmässig dick (Taf. XIV Fig. 8), später übertreffen die Seitenwandungen an Dicke die vordere und hintere Wand, welche zur Commissura anterior und posterior wird (Taf. XIV Fig. 9). Die Zellen der Ursegmente sind dadurch ausgezeichnet, dass sie im Laufe der Entwicklung an Länge bedeutend zunehmen. Aus cubischen Gebilden (Taf. XIV Fig. 6 u. 7) wachsen sie zu langen Cylindern mit grossen, ovalen Kernen heran, welche in einfacher Schicht die Höhle ( $c^1$ ) des Ursegments als ein wohl ausgebildetes Cylinder-epithel umgeben (Taf. XIV Fig. 8 u. 9. Taf. XV Fig. 14 u. 13). Sie gerathen hierdurch in einen ausgesprochenen Gegensatz zu den Zellen der 2 übrigen mittleren Keimblätter, welche sich währenddem in entgegengesetzter Richtung umwandeln, ihre cubische Form verlieren und mehr abgeplattet werden (Taf. XIV Fig. 7—9).

Auch die Chordazellen haben bedeutende Veränderungen erfahren. Anfänglich cylindrisch (Taf. XIV Fig. 1—4), dann spindelig gestaltet und in radiärer Richtung um die Längsaxe der Chorda angeordnet (Fig. 5—7), haben sie sich auf unserem letzten Stadium zu dünnen, mehr oder minder vollständigen Scheiben abgeplattet, welche ihren Kern ziemlich genau in der Mitte führen. Die Scheiben sind wie die Stücke einer Geldrolle hinter einander geschichtet und werden nach aussen durch eine feine Membran, die erste Spur der Chordascheide, von den umgebenden Theilen getrennt (Taf. XV, Fig. 14 u. 8). In ganz derselben Weise lässt neuerdings auch Kupffer in seiner Entwicklungsgeschichte des Herings<sup>1)</sup> die Chorda dorsalis der Teleostier auf frühen embryonalen Stadien gebaut sein.

Die Zellen des Darmkanals endlich sind grosse, polygonale Gebilde, welche unterhalb der Chorda nur einen kleinen Hohlraum, nach vorn aber die geräumige Kopfdarmhöhle begrenzen (Taf. XIV Fig. 7—9 *dh*). Alle Elemente des Embryo's ohne Ausnahme sind noch dicht mit Dotterkörnern erfüllt, wie dies zum Beispiel an den bei starker Vergrösserung gezeichneten Chordazellen und cylindrischen Zellen der Ursegmente (Taf. XV Fig. 8 u. 13) zu sehen ist.

<sup>1)</sup> Kupffer, C., Laichen und Entwicklung des Ostsee-Herings, Jahresbericht der Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der Deutschen Meere. Berlin 1878.

**Literatur.** In der Arbeit von Scott und Osborn finden sich Abbildungen von Querschnitten durch die Urwirbelpplatten und die abgeschnürten Ursegmente; dagegen fehlen über den Modus ihrer Entstehung im Text nähere Angaben. Auch Bambeke berührt in seiner vorläufigen Mittheilung diese Verhältnisse nicht näher.

Die im 4. Abschnitt erhaltenen Resultate lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen: die Ursegmente entwickeln sich aus den beiden Coelomsäcken durch einen sich vielfach successive wiederholenden Faltungsprocess, welcher in der Cervicalregion des Embryos beginnt und nach dem Schwanzende zu langsam fortschreitet. Es legt sich die epitheliale Wand des Coeloms, wo sie an Chorda und Medullarplatte angrenzt, in Querfalten, so dass eine Reihe hinter einander gereihter hohler Divertikel, welche lateralwärts noch durch eine Oeffnung mit dem Coelomsack eine Zeit lang communiciren, gebildet wird. Später schnüren sich die Divertikel vollständig ab und stellen dann kleine, zu beiden Seiten der Chorda gelegene Säckchen dar. Die Ursegmenthöhlen sind demnach weiter nichts als abgeschnürte Theile des primären Coeloms, ihre Wandungen bestehen aus Epithelzellen, welche vom Coelomepithel abstammen.

##### 5. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus während der dritten und vierten Periode.

In den vorhergehenden zwei Capiteln haben wir Schritt für Schritt die Veränderungen verfolgt, welche zur Differenzirung der Chorda und der Urwirbel führten; dabei haben wir andere Veränderungen, welche sich an denselben Embryonen in der Umgebung des Blastoporus abspielen, unberücksichtigt gelassen, um nicht die Darstellung der fortschreitenden Entwicklung des Mesoblasts zu stören.

In der Umgebung des Blastoporus nämlich beobachtet man bei Embryonen vom Anfang des dritten bis zum Ende des vierten Stadiums und selbst bei noch älteren Embryonen, dass der Entwicklungsprocess, welcher zur ersten Anlage des mittleren Keimblattes geführt hat, auch später noch ohne Unterbrechung geraume Zeit fort dauert, und so kann man auf Durchschnitten Bilder erhalten, welche den Bildern unseres zweiten Entwicklungsstadiums entsprechen. Wenn man dann vom Blastoporus aus nach vorn in der Untersuchung von Schnittserien fortschreitet,

lernt man an ein und demselben Embryo, bei welchem in der Cervicalregion schon zahlreiche Urwirbel wohl ausgebildet sind, nur in wenig modificirter Weise alle die verschiedenen Differenzirungsprocesse des Mesoblasts kennen, welche im dritten und vierten Kapitel von verschieden weit entwickelten Eiern beschrieben wurden.

Die holoblastischen Eier gleichen hierin den meroblastischen auch in jeder Beziehung. Bei beiden beginnt die Differenzirung am Kopfe des embryonalen Körpers und schreitet von hier langsam nach hinten weiter. Während vorn bereits die Urwirbel sich histologisch umwandeln, bleibt hinten noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers in analoger Weise, wie bei den Anneliden durch die Wucherungszone der Mesoblaststreifen bewirkt wird.

Dem Studium der Neubildungszone sei jetzt noch das fünfte Kapitel unseres Aufsatzes ausschliesslich gewidmet. Mit Schnitten durch den Blastoporus beginnend, wollen wir nach vorn fortschreiten und so die sich hier vollziehende weitere Differenzirung der Mesoblastanlagen untersuchen.

Bei Anfertigung der Schnitte ist es jetzt noch schwieriger als früher, in der Zone, die man gerade studiren will, die Keimblätter senkrecht zu ihrer Oberfläche zu durchschneiden. Da der Urmund, wie schon früher erwähnt wurde, seine Lage an der Eiperipherie verändert, indem er sich dem Vorderrand des sich abschnürenden Gehirns successive nähert, wird dem entsprechend auch die Schnittrichtung je nach dem Alter der Eier variiren müssen.

Taf. XIII Fig. 8, Taf. XIV Fig. 10, Taf. XV Fig. 9 stellen Schnitte durch den Urmund verschieden alter Embryonen dar. Der erste Schnitt ist in frontaler Richtung durch ein Ei hindurchgeführt, auf dessen Rückenfläche sich die Medullarwülste zu erheben beginnen und die Medullarplatte noch sehr breit ist, wie auf den in Fig. 7 und 8 der Taf. XII abgebildeten Stadien. Dem Urmund (*u*) gegenüber am Kopfpol des Eies ist der Ektoblast zur Hirnplatte (*N*) verdickt. Dieselbe besteht aus hohen cylindrischen Zellen und setzt sich links und rechts durch eine sanfte Einschnürung gegen die mehr cubischen Elemente der Epidermis ab. An die Hirnplatte grenzt unmittelbar eine einfache Schicht grosser cubischer Entodermzellen, das Epithel der auf dem Frontalschnitt halbmondförmig erscheinenden Kopfdarmhöhle (*dh*<sup>2</sup>), deren entgegengesetzte Wand die Dottermasse ist. Diese füllt die

ganze Mitte des Eies mit ihren ovalen, deutlich von links nach rechts quergestellten Zellen aus und schiebt sich als ein Wall zwischen den weiten Kopfdarm und den kleineren am Blastoporus gelegenen Theil der Darmhöhle hinein ( $dh^1$ ). Der Blastoporus ( $u$ ) erscheint als ein schmaler Gang zwischen den verdickten seitlichen Urmundlippen ( $ls$ ), an welchen sich der Ektoblast in den aus 3—4 Zellenlagen bestehenden Entoblast umschlägt.

Von den Urmundlippen ( $ls$ ) aus nehmen die beiden Mesoblaststreifen ihren Ursprung, dringen zwischen Dottermasse und Epidermis bis zum Kopfpol vor und enden links und rechts von der Kopfdarmhöhle an der Stelle, wo sich die Hirnplatte von ihrer Umgebung durch zwei Furchen abgesetzt hat. Sie sind vom Dotter und vom Ektoblast mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit durch einen schmalen Spaltraum getrennt, nur nicht in der Umgebung des Blastoporus und der Urdarmhöhle; hier werden die beiden Mesoblaststreifen, während sie anderen Orts aus zwei Lagen kleiner ovaler Zellen bestehen, drei bis vier Zellenlagen dick und gehen, indem sie in zwei Blätter auseinander weichen, einerseits in den Entoblast ( $En$ ) der Urmundlippen, andererseits in die Dottermasse über, welche die vordere Wand der Urdarmhöhle bildet. An der Uebergangsstelle jederseits sind die grossen Dotterschollen wieder in einen Haufen kleinerer Zellen zerfallen, eine Wucherungszone darstellend.

Aehnliches lehren die Schnitte durch ältere Embryonen, deren Nervenrohr sich zu schliessen beginnt (Taf. XIV Fig. 10 u. 12). In Figur 10 ist das hinterste Ende des Urmundes getroffen. In denselben dringt von der Dottermasse eine kleine zipfelförmige Verlängerung als Dotterpfropf ( $d$ ) hinein, die kleine Urdarmhöhle fast vollständig ausfüllend. Von der Anlage eines mittleren Keimblattes ist noch nichts wahrzunehmen. Die seitlichen Urmundlippen sind verdickt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt; ihr inneres Blatt oder der primäre Entoblast ( $En$ ) hängt unmittelbar mit der Dottermasse zusammen, deren Elemente in der Umgebung des Urdarms wieder in Wucherung begriffen sind. Denn man sieht nach dem Urdarm zu die grossen ovalen Dotterschollen allmählich kleiner werden und so in mehrere Lagen von Zellen übergehen, welche in ihrer Grösse den Zellen des Entoblasts der Urmundlippen entsprechen.

Nur wenige Schnitte weiter nach vorn (Taf. XIV Fig. 12) hat sich das Bild verändert. Die seitlichen Urmundlippen haben sich in der Mittellinie fest zusammengelegt, so dass ihre Tren-

nung allein noch durch eine zarte Linie angedeutet wird, und bilden die äussere Decke des Urdarms ( $dh^1$ ), der als schmaler halbmondförmig gekrümmter Spalt erscheint. In seiner Umgebung ist die Dottermasse auch auf diesem Schnitt in kleine Zellen zerfallen. Von den beiden Winkeln des Urdarms gehen kleinzellige Massen, die beiden Mesoblaststreifen ( $Me$ ) aus, die sich zwischen Ektoblast und Dottermasse hineinschieben und von welchen dasselbe wie von den Mesoblaststreifen des etwas jüngeren Stadiums (Taf. XIII Fig. 8) gesagt werden kann. Sie hängen in der Umgebung des Urmundes einerseits mit dem Entoblast der Urmundlippen, andererseits mit der Wucherungszone im Dotter zusammen und sind, von dieser beschränkten Region abgesehen, allseitig von den angrenzenden Keimblättern wohl gesondert.

Sehr lehrreich ist auch die auf Tafel XV (Figur 9—10) bei schwacher Vergrösserung gezeichnete Schnittserie durch die Umgebung des Urmunds von einem noch etwas älteren Embryo, bei welchem sich das Nervenrohr in der Cervicalregion eine kleine Strecke weit geschlossen hat. Das hintere Ende des Embryo (Fig. 9) besteht aus einer kleinzelligen Masse, welche nach innen durch Uebergangszellen mit dem Dotter verbunden ist, nach aussen dagegen noch von einem besonderen dünnen Blatt, dem Ektoblast, bedeckt wird. In dieselbe ist der Urmund ( $u$ ) in Form einer Rinne eingegraben, begrenzt von zwei seitlichen Wülsten, auf deren Höhe sich der Ektoblast in die Wucherungszone umschlägt. Die Rinne führt in den kleinen spaltförmigen Urdarm, der auf einem der nächstfolgenden Schnitte (Fig. 10) erscheint und nach aussen von einer mächtigen, durch Verschmelzung der seitlichen Urmundlippen entstandenen Lage kleiner Zellen bedeckt wird. Im Bereich der letzteren (der verschmolzenen Umschlagsränder) sind die beiden primären Keimblätter nicht getrennt und erst in einiger Entfernung von der Sagittalebene beginnt der Ektoblast sich als ein dünnes Blatt cubischer Zellen abzusetzen. Auch die Mesoblastanlage tritt jetzt deutlich in die Erscheinung, indem von der kleinzelligen Masse, welche ringsum den Urdarm umschliesst, zwei gleich beschaffene Streifen zwischen Dotter und Ektoblast hineinwachsen. Die Verhältnisse sind ähnlich wie auf dem Taf. XIV Figur 12 beschriebenen Schnitt.

Nachdem wir so am hinteren Ende älterer Embryonen die Fortdauer der Mesoblastentwicklung in unmittelbarer Umgebung des Blastoporus nachgewiesen haben, bleibt jetzt noch die weitere Frage zu untersuchen, in welcher Weise sich aus dem Zellenma-

terial die Chorda differenzirt und wie sich die beiden Mesoblaststreifen aus ihrem Verband mit den begrenzenden Zellenschichten des Urdarms loslösen. Alles dieses vollzieht sich in einer kleinen Uebergangszone vor dem Urmund. Wenn wir in der Betrachtung der letzten Schnittserie fortfahren, so schliesst sich an den zuletzt beschriebenen Schnitt (Taf. XV, Fig. 10), indem wir einige wenige Zwischenstufen überspringen, Figur 11 und an diese bald darauf Fig. 12 an. In beiden ist die ungetheilte Zellenmasse der Fig. 10, welche auf eine Verschmelzung der beiden seitlichen Urmundlippen zurückgeführt wurde, durch eine deutlich markirte Linie in Ektoblast und Entoblast gesondert. Der Ektoblast, der seitlich eine einfache Lage cubischer Zellen darstellt, ist in der Mittellinie auf 3—4 Lagen verdickt und auf seiner Aussenfläche mit einer von niedrigen Wülsten umgebenen Längsfurche versehen, welche nach vorn in das Nervenrohr übergeht; nach innen springt er in Folge dessen kielartig vor und wölbt den Entoblast in den Urdarm hinein, der, sichelförmig gestaltet, seine Concavität der Ektoblastverdickung zukehrt. In letzterer haben wir die Anlage des Nervensystems vor uns mit der Medullarfurche und den beiden Medullarwülsten, welche am hinteren Ende älterer Embryonen mehr abgeflacht, mehr zusammengedrängt und überhaupt weniger entwickelt sind, weil von vorn herein der als Medullarplatte zu bezeichnende Zellestreifen schmäler angelegt ist und sich alsbald nach innen einzusenken beginnt.

Unter der Anlage des Rückenmarks ist der Entoblast drei bis vier Lagen dick; seitwärts gehen in ihm ohne Unterbrechung die beiden Mesoblaststreifen (*Me*) über, welche am Urdarm vielschichtig sind und dann nur zwei Zellenlagen dick werden. Dieselben hängen ausserdem auch noch eine kurze Strecke mit der Dottermasse (*D*) zusammen, welche den Urdarm ventral begrenzt und in Figur 11 wie auf den vorhergehenden Schnitten (Fig. 9 u. 10) noch kleinzellig ist, während sie in Figur 12 und auf allen sich weiter anschliessenden Schnitten aus grossen Dotterschollen zusammengesetzt wird, welche dann mit den kleinen Zellen an der Decke des Urdarms auffällig contrastiren.

Genaueren Aufschluss über die Verbindung der Zellenschichten gibt uns die bei stärkerer Vergrösserung gezeichnete Figur 5 (Taf. XV), welche im Ganzen der Figur 12 entspricht, aber einer anderen Schnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo entnommen ist.

Die Anlage des Nervensystems zeigt stark verlängerte Zellen,

die keilförmig in einander geschoben sind. Unter ihr hat sich der Entoblast auf zwei Lagen von Zellen verdünnt, die sich etwas in die Länge gestreckt haben und mit einseitig zugespitzten Enden alternierend in einander greifen. Am Mesoblast lässt sich ein parietales und viscerales Blatt unterscheiden, welche dicht zusammenschliessen. Von diesen bildet das erstere ( $Me^2$ ) mit dem spindelzelligem Entoblast ( $Enc$ ) eine einzige an den Ektoblast angrenzende Schicht, das viscerales Blatt ( $Me^1$ ) dagegen biegt an der mit einem Stern \* bezeichneten Stelle in die grossen Dotterzellen ( $End$ ) um, welche die Seiten und den Boden der Urdarmhöhle bedecken.

Mit derartigen Befunden beginnend, werden wir in der Untersuchung von Schnittserien zu der Region geführt, in welcher sich die Differenzirung der Chorda und die Loslösung der beiden Mesoblaststreifen vollzieht. Unserer Darstellung legen wir drei Durchschnitte durch zwei verschieden weit entwickelte Embryonen zu Grunde (Taf. XIII, Fig. 12. Taf. XIV, Fig. 11. Taf. XV, Fig. 3).

Figur 12 ist ein Frontalschnitt durch ein in die Länge gestrecktes ovales Ei, welches auf dem Stadium der Fig. 10 (Taf. XII) steht. Die Anlage des Nervensystems und des Darms ist zweimal getroffen. An dem vorderen Pole des Ovals hat sich das Nervenrohr ( $N$ ) an einer Stelle, welche wohl dem Uebergang des Gehirns in das Rückenmark entspricht, bis auf einen schmalen Spalt geschlossen. An seiner rechten und linken Seite lagern Urwirbel mit einer wohl entwickelten Höhle ( $c^1$ ). Nach innen folgt die geräumige Kopfdarmhöhle ( $dh^2$ ), von grossen, etwas cylindrischen Dotterzellen rings umgeben. Am entgegengesetzten Pole des Ovals ist die Anlage des Nervensystems ( $N$ ) zum zweiten Male, aber auf einem weniger weit vorgerückten Stadium durchschnitten. Die verdickte Medullarplatte beginnt sich eben einzufalten und zeigt uns auf ihrer äusseren Fläche eine von niedrigen Wülsten eingefasste Furche. Sie springt nach innen etwas kielartig in der Weise vor, dass sie von drei unter stumpfen Winkeln zusammenstossenden ziemlich ebenen Flächen, von zwei seitlichen und einer Mittelfläche begrenzt wird. Unter der letzteren erblickt man eine einfache Schicht hoher, cylindrischer, schmaler Entoblastzellen ( $Enc$ ), welche die eine Wand der hier zum zweiten Male durchschnittenen kleinen Darmhöhle bilden, während die andere Wand vom Dotter geliefert wird, welcher mit seinen ovalen quer gestellten Zellen den Binnenraum des Eies bis zum Kopfdarm ausfüllt.

Die einfache Schicht cylindrischer Zellen gibt sich sofort ihrer

Lage und Beschaffenheit nach als Chordaentoblast zu erkennen, auch lässt sie sich beim Studium einer ganzen Schnittserie nach vorn durch allmähliche Uebergänge in die Chorda, nach hinten in die verdickte Decke des Urdarms verfolgen. Aus letzterer muss sie sich durch Verschiebung und Höhenzunahme der Zellen entwickelt haben, wenn eine von hinten nach vorn fortschreitende Differenzirung, für welche ja alle Verhältnisse sprechen, stattfindet. In einer derartigen Entwicklungsreihe würde Figur 5 (Taf. XV) mit den zwei Lagen keilförmiger, alternirend gestellter Entoblastzellen ein Mittelstadium bilden zwischen Figur 11 mit ihren drei Lagen und Figur 12 (Taf. XIII) mit dem charakteristisch beschaffenen Chordaentoblast.

Links und rechts vom Chordaentoblast (Taf. XIII, Fig. 12 *Enc*) beginnen die beiden Mesoblaststreifen ( $Me^2$ ,  $Me^1$ ), welche an die seitlichen, schräg gestellten Flächen der Medullarplatten angelagert sich den Seitenwandungen des Schnittes entlang bis zu den beiden oben erwähnten Urwirbeln ( $e^1$ ) erstrecken. Zum genaueren Studium ihrer Ursprungsstelle verweise ich auf die bei stärkerer Vergrößerung dargestellte Figur 11 (Tafel XIV). Sie entstammt einer Schnittserie durch einen zweiten, etwa gleich alten Embryo und zeigt uns den Chordaentoblast auf einem nur um wenig weiter vorgerückten Stadium. Der letztere hat sich zu der nach dem Darmraum zu geöffneten Chordarinne (*Enc*) umgewandelt. Die seitlich gelegenen cylindrischen Zellen stossen mit ihrer Basis nicht mehr an die Medullarplatte an, sondern sind von ihr wie von dem angrenzenden parietalen Mesoblast durch einen kleinen Spalt getrennt. Wie in der früher beschriebenen Figur 3 Taf. XIV sind also auch hier zwei kleine Chordafalten entstanden, zwischen deren Blättern der Spalt sichtbar ist. Ihre freien Ränder haben sich den Rändern der Darmfalten, an welchen der Darm-entoblast in das viscerale Blatt des Mesoblasts übergeht, so innig angeschmiegt, dass eine deutliche Grenze zwischen beiden nicht wahrzunehmen ist. Dagegen sind in geringer Entfernung davon die beiden mittleren Keimblätter durch einen engen Spalt, die Coelomböhle ( $c$ ), getrennt. Das Erscheinen der letzteren ist gewiss auf die Einfaltung der Medullarplatte zurückzuführen, deren seitliche Partien, indem sie nach Aussen hervortreten, das parietale vom visceralen Blatt abgehoben haben.

Die nach vorn nächst folgenden Schnitte, welche uns in die Umbildung der Chordarinne zur Chorda einen Einblick gewähren, liefern eine Reihenfolge ähnlicher Bilder, wie die Figuren 4—6

(Taf. XIV) eines jüngeren Stadiums, und bedürfen, da sie keine Besonderheiten bieten, keiner näheren Beschreibung. Dagegen verdient noch besonders erwähnt zu werden ein Querschnitt durch die Region der Chordarinne von einem schon weit entwickelten Embryo, bei welchem sich am hinteren Ende des Körpers in geringer Entfernung von dem noch sichtbaren Blastoporus das Nervensystem bereits zu einem von oben nach unten etwas platt gedrückten Rohr geschlossen hat (Taf. XV, Fig. 3). Unter dem Nervenrohr ist die Chorda erst noch in Entwicklung begriffen. Man sieht die cylindrischen Zellen des Chordaentoblasts (*Enc*) zu einer tiefen Rinne zusammen gekrümmt. Die Ränder derselben stossen unmittelbar an die grossen Zellen des Darmentoblasts (*End*) an und scheinen mit ihnen eine continuirliche, das Darmlumen umschliessende Zellschicht zu bilden. Von derselben sind die beiden Mesoblaststreifen — und hierin beruht ein bemerkenswerther Unterschied zu den früher erhaltenen Befunden — schon vollkommen abgelöst, indem an der Stelle, wo früher die Verbindung bestand, ein Spalt hindurchgeht und parietales und viscerales Blatt in einander umbiegen.

Wenn wir von der beschriebenen Stelle aus die Umwandlungen des Chordaentoblasts nach vorwärts und nach rückwärts weiter verfolgen, so sehen wir auch bei diesem Embryo, dass sich vorn die Rinne alsbald zum soliden Stab schliesst und dass unter ihr die grossen Zellen des Darmentoblasts zusammen rücken und die obere Darmwand bilden. Bei Verfolgung der Schnittserie nach rückwärts ist der Nachweis zu führen, dass die Mesoblaststreifen mit Chorda- und Darmentoblast eine Strecke weit verschmolzen sind.

Der abweichende Befund der Figur 3 ist leicht zu erklären. Der Gang, nach welchem normaler Weise die äusseren und inneren Blätter der Darm- und Chordafalten verlöthen, hat eine kleine zeitliche Abänderung erfahren. Die dem Darmlumen abgewandten Faltenblätter sind etwas vorzeitiger als gewöhnlich verschmolzen, wodurch sich die beiden Mesoblaststreifen früher isolirt haben. Die inneren Blätter dagegen sind in ihrem Verschmelzungsprocess zu Chorda und oberer Darmwand noch etwas zurück.

Jetzt erklärt sich mir auch eine Abbildung, welche Scott und Osborn von der Entwicklung der Chorda gegeben haben (l. c. Taf. IV, Fig. 7). Auf derselben ist ein von der Epidermis überzogenes Nervenrohr zu sehen, zu seinen beiden Seiten sind die Mesoblaststreifen schon vollständig aus ihren ursprünglichen Verbindungen losgelöst und, wie mir scheint, in der Differenzi-

zung zu Urwirbeln begriffen, denn parietaler und visceraler Mesoblast sind durch eine geräumige Höhle eine Strecke weit geschieden und in der Umgebung der Höhle aus langen cylindrischen Zellen, wie sie für die Urwirbel charakteristisch sind, zusammengesetzt. Die unter dem Rückenmark gelegene Chordaanlage ist zum Stab umgebildet, derselbe nimmt aber noch mit seiner unteren Fläche an der dorsalen Begrenzung des Darmlumens Theil und drängt sich zwischen die beiden Hälften des Darmentoblasts hinein, die noch nicht mit ihren Rändern in der Mittellinie verwachsen sind. Mir scheint der vorliegende Schnitt aus der hinteren Region eines ziemlich weit entwickelten Embryo zu stammen und dadurch ausgezeichnet zu sein, dass die Verschmelzung der inneren Blätter der Darmfalten, welche bei jüngeren Embryonen mit den übrigen Verwachsungen der Chorda und der Mesoblastblätter ziemlich gleichzeitig geschieht, aufgehalten worden ist.

Scott, Osborn und Bambeke haben auf die Veränderungen, welche während der dritten und vierten Entwicklungsperiode in der Umgebung des Blastoporus erfolgen, kein besonderes Studium verwandt; ein solches muss ihnen aber zu Theil werden, wenn man über das Wachsthum des Mesoblasts Klarheit gewinnen will. —

Wenn wir die im fünften Capitel mitgetheilten Beobachtungen zusammen fassen, so geht aus ihnen wohl mit genügender Sicherheit das eine Resultat hervor, dass das mittlere Keimblatt in derselben Weise, wie es sich zuerst angelegt hat, noch längere Zeit weiter wächst und sich vergrössert. Der im zweiten Abschnitt näher erläuterte Einfaltungsprocess in der Umgebung des Blastoporus nimmt seinen ungestörten Fortgang. Vom inneren Blatt der Urmundlippen und von der den Urmund verschliessenden Masse der Dotterzellen schieben sich nach wie vor Zellen zwischen die beiden primären Keimblätter hinein und dienen dem visceralen und parietalen Blatte des Mesoblasts zur Vergrösserung. Besonders lebhaft aber sind hierbei die Dotterzellen betheilig, welche am hintern Ende des Embryo sich theilen und eine kleinzellige Wucherungszone herstellen.

Wenn man sich die beiden mittleren Keimblätter wieder von einander gezogen denkt, so dass ein kleiner Spaltraum zwischen ihnen sichtbar wird, dann kann man bei den älteren Embryonen vom Blastoporus und von dem hinteren Ende des Darmkanals aus in die beiden Spalträume eindringen und kann dann weiter in die

zwei Coelomsäcke gelangen, von welchen sich im vorderen Bereich des Embryo die Urwirbel abgeschnürt haben. Bei älteren Embryonen lässt sich demnach der Darmkanal vom Kopf bis zum Blastoporus in zwei Abschnitte sondern, in einen vorderen Abschnitt, welcher ringsum von Darmentoblast umgeben ist und in dessen Bereich sich die Chorda als runder Zellstrang entwickelt hat und der Zusammenhang mit den Mesoblaststreifen aufgehoben ist, und zweitens in einen hinteren Abschnitt, der zur Decke den Chordaentoblast hat und seitlich mit den Spalträumen in den mittleren Keimblättern communicirt. Man kann zweckmässiger Weise den einen Theil als secundären Darm, den anderen als mittleren Hohlraum des Urdarms oder als undifferenzirten Enddarm bezeichnen.

Die an den Zellschichten des noch undifferenzirten Enddarms eintretenden Prozesse sind wieder ganz dieselben wie bei jüngeren Embryonen. Der Chordaentoblast mit den angrenzenden Theilen des parietalen Mesoblasts erhebt sich zu 2 Chordafalten. Die beiden Blätter derselben und der Darmfalten verschmelzen darauf in der früher angegebenen Weise. Nur in der zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Verschmelzungsacte ist jetzt eine an sich nebensächliche Veränderung wahrnehmbar. Während früher die Verschmelzung der verschiedenen Blätter ziemlich gleichzeitig erfolgte, geschieht sie jetzt in zeitlichen Intervallen. Zuerst verbindet sich jederseits der Chordaanlage der parietale Mesoblast mit dem visceralen und trennt sich vom Mittelraum des Urdarms als Coelomsack ab. Dann erst legen sich die Ränder der Chordarinne zum Chordastab zusammen und zuletzt findet der Verschluss der beiden Ränder des Darmentoblasts zum secundären Darm statt.

Eine noch auffälligere Verschiebung in der Zeitfolge einzelner Entwicklungsprocesse ist zu constatiren, wenn wir die Entwicklung der Organe des äusseren und des inneren Keimblattes vergleichen. In der dritten von uns unterschiedenen Periode erfolgt die Differenzirung der Chorda zu einer Zeit, wo im Ektoblast die breiten Medullarplatten sich eben an ihren Rändern etwas einzufalten beginnen (Taf. XIV, Fig. 6). An älteren Embryonen sieht man in der Region des Wachsthums die genannten Organe ein verschieden rasches Tempo in ihrer Entwicklung einhalten, indem das Nervensystem den Anlagen des inneren Keimblattes immer mehr vorausseilt. So ist in Figur 11 (Taf. XIV) die Medullarplatte schon tief rinnenförmig ausgehöhlt, während unter ihr der Chordaentoblast sich eben einfaltet, und auf einem noch älteren Sta-

dium (Taf XV, Fig. 3) ist das Nervenrohr schon vollständig geschlossen an einer Stelle, wo die Chorda noch in der Anlage begriffen ist.

Derartige Erscheinungen sind von untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu den fundamentalen Vorgängen der Keimblätterbildung. Im Hinblick auf diese aber hat uns das Studium der Wachstumszone am hinteren Ende älterer Embryonen wieder Bilder geliefert, die in überzeugender Weise für die Richtigkeit der Ansichten sprechen, welche in unserer Coelomtheorie über die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere ausgesprochen wurden.

---

### Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

- c* Coelom. Enterocoel.
- c*<sup>1</sup> Abgeschnürter Theil des Enterocoels. Höhle der Urwirbel oder Ursegmente.
- ch* Chorda.
- d* Dotterpfropf.
- dh* Urdarm. Darmhöhle.
- dh*<sup>1</sup> enger Theil der Darmhöhle.
- dh*<sup>2</sup> vorderer erweiterter Theil derselben. Kopfdarmhöhle.
- l* Urmundlippe.
- ld* dorsale. *ls* seitliche. *lv* ventrale Urmundlippe.
- r* Rinne, welche das Urmundfeld umgibt.
- t* Rückenrinne.
- u* Urmund. Blastoporus.
- w* Wall zwischen Urmund und Rückenrinne.
- D* Dotter.
- Ek* Ektoblast.
- En* Entoblast.
- Enc* Chordaentoblast.
- End* Darmentoblast.
- F* Furchungshöhle.
- H* Hirnplatte.
- M* Medullarplatte.
- Me* Mesoblast.
- Me*<sup>1</sup> Viscerales Blatt des Mesoblasts.
- Me*<sup>2</sup> Parietales Blatt des Mesoblasts.
- Mev* Ventral vom Blastoporus gelegener Mesoblast.
- N* Centralnervensystem. Medullarwülste.

**Taf. XII.**

Alle Figuren etwa 20 mal vergrößert (Zeiss A. obere Linse Oc. 1).

Fig. 1. Beginn der Gastrulabildung. Serie I. 30 Stunden nach künstlicher Befruchtung.

Fig. 2. Etwas vorgerückteres Stadium der Gastrulation. Serie I. 45 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 3. Entwickeltes Gastrulastadium mit Blastoporus und Dotterpfropf. Serie I. 50 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 4. Entwicklung der Rückenrinne. Serie I. 60 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 5. Ei mit deutlich entwickelter Rückenrinne. Serie IV. 53 Stunden nach künstl. Befr. Vom Urmund aus gesehen.

Fig. 6. Dasselbe Ei vom Rücken aus gesehen.

Fig. 7. Erste Anlage der Medullarwülste. Serie IV. 56 Stunden nach künstl. Befr. vom Rücken aus gesehen.

Fig. 8. Deutlich entwickelte Medullarwülste. Serie IV. 60 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 9. Medullarwülste neigen sich mit ihren Rändern zum Rohr zusammen. Serie II. 77 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 10. Etwas weiter vorgerücktes Stadium von der Bauchfläche gesehen. Serie II. 81 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 11. Abgeschnürtes Medullarrohr. Vorderes und hinteres Ende krümmen sich einander zu. Serie III. 82 Stunden nach künstl. Befr.

**Taf. XIII.**

Die Durchschnitte sind bei 70maliger Vergrößerung (Zeiss A. Oc. 2) gezeichnet und dann etwas verkleinert.

Fig. 1. Durchschnitt durch die Blastula.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch ein Ei mit beginnender Gastrulaeinstülpung (Stadium Taf. XII, Fig. 1).

Fig. 3. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weiter vorgeschrittener Gastrulaeinstülpung (Stadium Taf. XII, Fig. 2).

Fig. 4. Sagittalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula, bei welcher sich bereits der Mesoblast zu bilden beginnt (Stadium Taf. XII, Fig. 3—4).

Fig. 5—7. Drei Sagittalschnitte durch ein Ei mit Rückenrinne. In Fig. 5 geht der Schnitt durch die Medianebene, in Fig. 6 etwas seitlich von derselben, in Fig. 7 noch mehr seitlich (Stadium Taf. XII, Fig. 5—6).

Fig. 8. Frontalschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen (Stadium Taf. XII, Fig. 7 — 8).

Fig. 9. Frontalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula, bei welcher sich der Mesoblast bereits zu bilden beginnt (Pendant zu Fig. 4, Stadium Taf. XII, Fig. 3 — 4).

Fig. 10. Frontalschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 5 u. 6).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Ei mit schwach ausgeprägter Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 4).

Fig. 12. Frontalschnitt durch ein Ei mit zum Rohr sich schliessenden Medullarwülsten (Stadium Taf. XII, Fig. 10).

#### Taf. XIV.

Alle Figuren sind bei 80facher Vergrößerung (Zeiss C. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Querschnitt durch die Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 5 — 6).

Fig. 2. Querschnitt durch dasselbe Stadium. Die Zellschichten haben sich beim Schneiden etwas von einander abgelöst.

Fig. 3 — 6. Vier Querschnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen (Stadium Taf. XII, Fig. 7). Die Schnitte illustriren die Entwicklung der Chorda aus dem Chordaentoblast und die Abschnürung der beiden Mesoblaststreifen.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluss nahe ist. Chordabildung vollendet. Die Urwirbel beginnen sich auf dem vorliegenden Schnitt von den Coelomsäcken abzuschneiden (Stadium Taf. XII, Fig. 10).

Fig. 8. Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohl entwickelten Ursegmenten.

Fig. 9. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, in welchem die Zellen der Ursegmente cylinderförmig geworden sind.

Fig. 10. Schnitt durch den Blastoporus eines Eies, dessen Medullarrinne zum Theil geschlossen ist (Stadium Taf. XII, Fig. 10).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Ei mit enger Medullarfurche (Stadium Taf. XII, Fig. 9). Der Schnitt hat die Gegend etwas vor dem Blastoporus getroffen.

Fig. 12. Schnitt aus derselben Schnittserie, aus welcher auch Fig. 10 ausgewählt ist. Der Schnitt hat die Gegend unmittelbar vor dem Blastoporus getroffen.

## Taf. XV.

Die Figuren 1—7, 15—17 sind bei 80facher Vergrößerung (Zeiss C. Oc. 1), die Figuren 9—12 und 14 bei 50facher Vergrößerung (Zeiss A. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Schnitt durch das hintere Ende eines Eies, dessen Medullarfurche sich zu schliessen beginnt.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Urwirbel und Urwirbelplatte eines Eies, dessen Medullarfurche sich geschlossen hat.

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende eines Eies mit geschlossenem Nervenrohr.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 4).

Fig. 5. Schnitt durch das hintere Ende eines Eies, dessen Medullarfurche im Verschluss begriffen ist. Die Gegend vor dem Blastoporus ist durchschnitten (Stadium Taf. XII, Fig. 9—10).

Fig. 6. Schnitt durch ein Ei, das sich am Ende des Gastrulastadiums befindet. Die Gegend vor dem Blastoporus ist getroffen (Stadium Taf. XII, Fig. 3).

Fig. 7. Theil eines Querschnittes von einem Ei mit enger Medullarfurche. Abgeschnürte Chorda. Die vordere Wand eines in Bildung begriffenen Urwirbels ist getroffen.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Chorda (Fig. 14), stark vergrössert.

Fig. 9—12. Vier Schnitte durch den Blastoporus und die Gegend vor dem Blastoporus aus einer Schnittserie eines mit enger Medullarfurche versehenen Eies.

Fig. 13. Cylindrische Zellen der Urwirbel (Fig. 14), stark vergrössert.

Fig. 14. Frontalschnitt durch eine Larve mit wohl entwickelten Ursegmenten.

Fig. 15. Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Rückenrinne deutlich zu werden beginnt (Stadium Taf. XII, Fig. 4). Der Schnitt geht durch den Wulst zwischen Rückenrinne und Urmund.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch ein Ei mit deutlich entwickelter Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 5 u. 6).

Fig. 17. Schnitt durch ein Ei, das sich am Ende des Gastrulastadiums befindet (Stadium Taf. XII, Fig. 3). Der Schnitt hat die Gegend hinter dem Blastoporus getroffen.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.





Fig. 1.

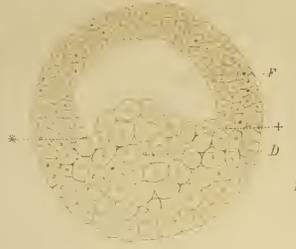


Fig. 2.

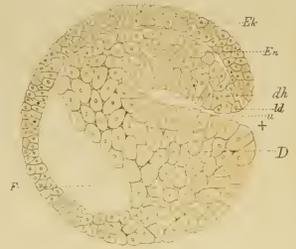


Fig. 5.

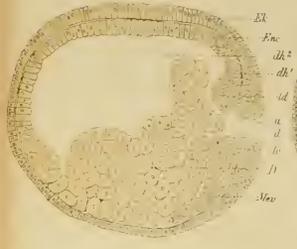


Fig. 6.

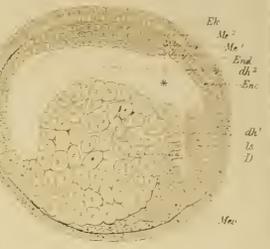


Fig. 3.

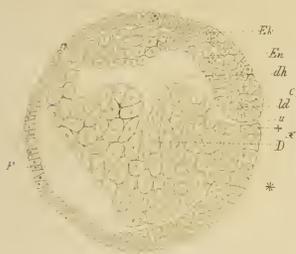


Fig. 4. \*

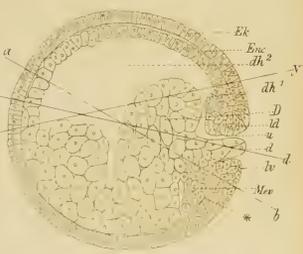


Fig. 7.

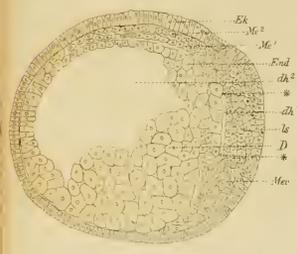


Fig. 8.

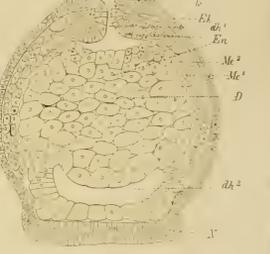


Fig. 9. u ls



Fig. 10. ls

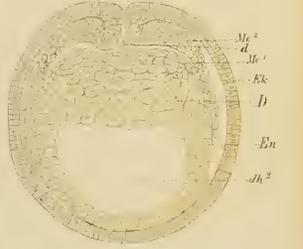


Fig. 11.

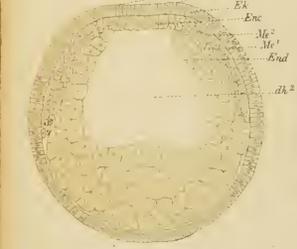


Fig. 12.





Fig 1



Fig 2



Fig 3



Fig 4



Fig 5



Fig 6

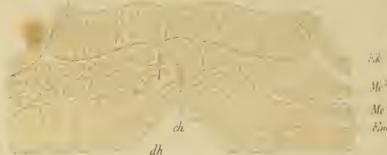


Fig 7



Fig 8



Fig 9



Fig 10



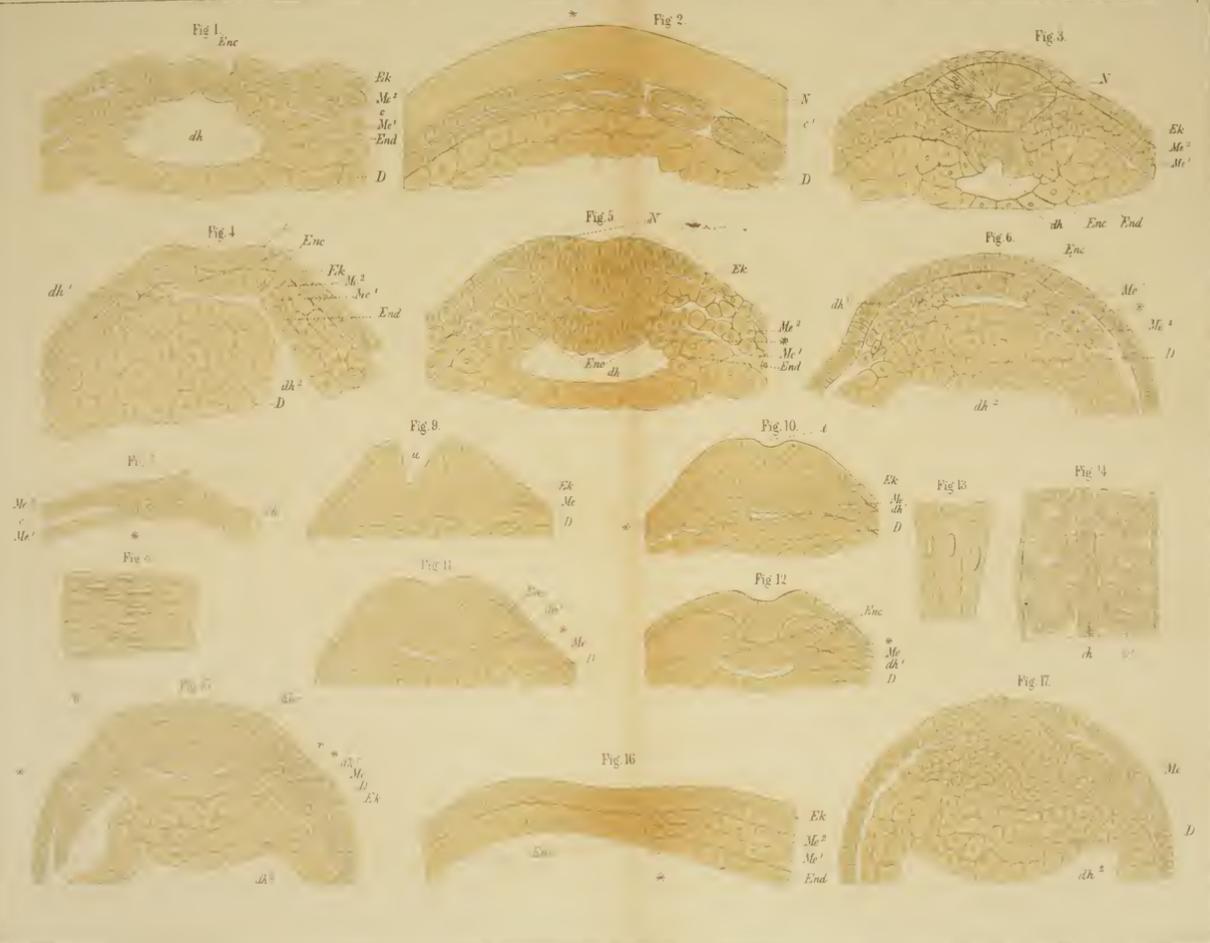
Fig 11



Fig 12







# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [NF\\_8](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Oscar [Wilhelm Aug.]

Artikel/Article: [Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. 286-340](#)