

# Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

Hierzu Taf. XIV—XVIII.

(Fortsetzung von Bd. XV. N. F. VIII S. 340 dieser Zeitschrift.)

---

## Das mittlere Keimblatt der Amphibien.

### b. *Rana temporaria.*

Als ich vor mehreren Jahren die Keimblattbildung bei *Rana temporaria* zu untersuchen begann, war ich weder in der Herstellung der Präparate noch in dem Verständniss einzelner eigenthümlicher Bilder, die ich erhielt, zu einem befriedigenden Ergebniss gelangt. Die Befunde indessen, welche mir die in Angriff genommene Entwicklung von *Triton taeniatus*, einem viel günstigeren Beobachtungsobjekt, darbot, haben mich wieder von Neuem veranlasst, den zuerst widerstrebenden Gegenstand vorzunehmen, um mir an ihm über eine Reihe von Fragen, welche augenblicklich noch der Controverse unterliegen, Gewissheit zu verschaffen. Auch wurde ich zur Ausdauer noch weiter dadurch veranlasst, dass die Forscher, welche sich in der letzten Zeit mit der Entwicklung des Frosches beschäftigt haben, Götte, Calberla und Balfour zu gerade entgegengesetzten Resultaten gelangt sind.

In seinem grossen Werke über die Entwicklungsgeschichte der Unke hat Götte<sup>1)</sup> wie schon vor ihm Remak, angegeben, dass das mittlere Keimblatt sich als eine einheitliche und zusammenhängende Schicht vom Darmdrüsenblatt sondere und dass alsdann ein mittlerer strangförmiger Theil von den Seitentheilen oder den

---

<sup>1)</sup> Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1865.

Segmentplatten sich abspalte und zur Chorda werde. Gegen diese Angaben, welche mehr oder minder mit der älteren Auffassung der Keimblatt- und Chordabildung harmoniren, ist Calberla<sup>1)</sup> in seiner 1877 erschienenen Schrift: „Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten“ zu Felde gezogen. Er gewann eine Grundlage für seinen Angriff durch gelegentlich angestellte Beobachtungen an älteren 1,3 mm langen Embryonen von *Rana*, welche in ihrem vorderen Theil die erste Anlage der Chorda erkennen lassen, bei welcher aber im hintersten Theile noch nicht einmal die Differenzierung in die drei Keimblätter erfolgt war. In direktem Widerspruch zu Götte fand er, dass erstens die Chorda, wie bei *Amphioxus*, *Petromyzon* etc. aus dem mittleren Theil des primitiven inneren Keimblattes entsteht, mit ihm längere Zeit in unmittelbarem Zusammenhang getroffen wird und in allmäliger Abschnürung beobachtet werden kann, und dass zweitens die seitlich von der Chorda-Anlage gelegenen Theile des inneren Keimblattes allein sich in Mesoblast und sekundären Entoblast differenziren.

Den Angriff von Calberla hat Götte<sup>2)</sup> alsbald erwiedert. Er weist auf die Unvollständigkeit der Untersuchungen seines Gegners hin, welche die wichtigen frühesten Entwicklungsstadien unberücksichtigt gelassen haben, und hält auf Grund erneuter Prüfung in jeder Beziehung an seiner ursprünglichen Darstellung fest, indem er den Bildern Calberla's eine andere Deutung zu geben versucht. Die zahlreichen Abbildungen von Durchschnitten sehr junger und älterer Embryonen, welche Götte gibt, enthalten manche interessante Einzelheiten, welche nur, wie ich später zeigen will, eine ganz andere Deutung nothwendig machen.

In der Streitfrage zwischen Calberla und Götte nimmt der Forscher, welcher sich zuletzt über die Keimblattbildung der Anuren ausgesprochen hat, Balfour<sup>3)</sup> eine unentschiedene Stellung ein. In seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie referirt er die einander entgegengesetzten Ansichten und bemerkt von Götte, dass „er eine Reihe sorgfältiger Abbildungen seiner

<sup>1)</sup> Calberla, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morpholog. Jahrbuch Bd. III. 1877.

<sup>2)</sup> Götte, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XV. 1878. pag. 180—190.

<sup>3)</sup> Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II pag. 116—117.

Schnitte gegeben habe, welche jedenfalls seine ursprüngliche Darstellung bekräftigen“, fügt aber hinzu: „Meine eigenen Beobachtungen sprechen zu Gunsten von Calberla's Angaben und soviel ich aus meinen Schnitten entnehmen kann, erscheint der Mesoblast nie als vollkommen kontinuierliche Schicht, sondern zeigt in der dorsalen Medianlinie stets eine Unterbrechung. Meine Beobachtungen stützen sich jedoch leider nicht auf eine hinlänglich grosse Reihe von Schnitten, um diese Frage hier definitiv zum Austrag bringen zu können“.

---

Die Resultate, welche mir meine Untersuchungen geliefert haben und welche, um es gleich hervorzuheben, sich in jeder Hinsicht an die Resultate meiner Arbeit über Triton anschliessen, sind an zahlreichen Schnittserien, welche ich mit dem Spengel'schen Mikrotom anfertigte, gewonnen worden. Es wurden gewiss mehr denn 100 Embryonen der verschiedensten Stadien theils in frontaler, theils in sagittaler, theils in transversaler Richtung mikrotomirt. Die einzelnen Entwicklungsstadien, welche von der ersten Einstülpung der Gastrula bis zum Verschluss des Medullarrohrs untersucht wurden, verschaffte ich mir, indem ich in der üblichen Weise Froscheier künstlich befruchtete und in entsprechenden Intervallen zur Erhärtung einlegte.

Da die Conservirung und Verarbeitung der Amphibieneier, wie schon manche zu ihrer Enttäuschung erfahren haben werden, auf mannichfache Schwierigkeiten stösst, mögen hier gleich einige Worte über die angewandten Methoden ihren Platz finden. Zunächst ist die schonende Entfernung der dicken klebrigen Gallert-hüllen ein mühsames Geschäft, das mit Geduld erlernt sein will. Um dies zu erreichen, bringe ich kleine Portionen des Laichs in nahezu kochendes Wasser (90—96° C.) für 5—10 Minuten. Dadurch wird das Ei coagulirt und in einem freilich geringen Grade erhärtet, während die Hülle und namentlich die innerste Dotterhaut brüchiger wird und sich ein wenig von der Oberfläche des Eies abhebt. Mit einer feinen, scharfen Scheere schneide ich dann unter Wasser Theile der Gallerthülle vom Ei ab, bis die innerste Dotterhaut selbst mit einreiss. Bei einiger Uebung gelingt es meist gleich mit dem ersten Schnitt dieses Resultat zu erreichen und durch Schütteln das Ei aus dem Riss in der Umhüllung heraus-schlüpfen zu lassen. Dasselbe wird in schonender Weise, da es noch ziemlich weich ist, mit einer Glasröhre aus dem Wasser

herausgefischt und in 0,5 % Chromsäure oder in Alkohol von 70, 80, 90 Grad etc. erhärtet.

Eine bleibende Härtung gewinnen die Froscheier allein durch Chromsäure, welche mit dem Eiweiss eine Verbindung eingeht, so dass sie auch in Wasser übertragen ihre Form nicht mehr verändern; doch werden sie brüchig und zerbröckeln leicht und zwar um so mehr, je länger sie in Chromsäure gelegen haben. Daher ist es rathsam die Objekte nicht mehr als 12 Stunden in einer höchstens 0,5 % Chromsäure zu belassen.

Anders verhält sich die Erhärtung in absolutem Alkohol; denn wenn aus ihm die Eier in dünnen Spiritus oder in Wasser gebracht werden, so verlieren sie wieder vollständig ihre Härte, werden weich und nehmen an Umfang sehr bedeutend zu, was wahrscheinlich durch eine Quellung der Dotterplättchen bewirkt wird. Die dünnen Stellen der Eiwandung sinken in Folge dessen leicht in den inneren Hohlraum hinein. In Alkohol konservirte Froscheier sind daher nicht für eine jede Einschlussmasse geeignet, sondern können nur in Massen von Paraffin etc. eingebettet werden.

Auf die weitere Anwendung von Farbstoffen hat die Härtungsmethode einen maassgebenden Einfluss. Während in Alkohol gelegene Objekte die schönsten Kernfärbungen liefern, lassen in Chromsäure erhärtete Froscheier sich nur äusserst mühsam und schlecht tingiren, so dass ich es vorzog ungefärbte Präparate zu zerschneiden und in Canadabalsam einzuschliessen. Auch ist die Färbung bei diesem Objekt in sofern überflüssig, als die Zellen in Folge der Pigmentirung und des Gehalts an stark glänzenden Dotterplättchen selbst in Canadabalsam vollständig deutlich bleiben.

Nicht unbeachtet zu lassen ist endlich der Einfluss, welchen das zur Härtung angewandte Reagens auf die Pigmentirung des Eies ausübt. Durch Chromsäure wird das Pigment theilweise und entsprechend der Koncentration der angewandten Säure zerstört. Daher tritt der Unterschied zwischen pigmentirten und unpigmentirten Zelllagen weniger scharf hervor. Da nun dieser Unterschied bei der Untersuchung der Keimblattbildung wohl berücksichtigt zu werden verdient, müssen zur Ergänzung auch Präparate von in Alkohol erhärteten Eiern, da bei ihnen das Pigment nicht verändert ist, zu Rathe gezogen werden.

Zur Einbettung der in Chromsäure konservirten Eier benutzte ich fast ausschliesslich die Calberla'sche Hühnereimasse. Dieselbe bietet hier den grossen Vortheil, dass die etwas bröckligen Zell-

schichten durch das Eiweiss fest zusammengekittet werden und nun in die feinsten Schnitte zerlegt werden können, ohne dass die Zellen auseinanderfallen und ihren Platz verändern können. In die Höhlen im Innern des Eies dringt das Eiweiss auch ein, wenn das Präparat zuvor gut ausgewässert ist und längere Zeit in der Eiweisslösung verweilt hat. Sollte man beim Schneiden die Höhlungen nicht mit Eiweiss erfüllt und den Dotter noch bröcklig finden, so bringe man das nunmehr eröffnete Ei, nachdem es ausgewässert ist, zum zweiten Male zur Durchtränkung in die Calberla'sche Masse. Alkoholpräparate dagegen sind besser in Massen wie Paraffin einzubetten, da sie in der Eiweisslösung stark quellen und weich werden.

Ein ganz besonderes Augenmerk ist auf eine genaue Orientirung und Fixirung der zu schneidenden kugeligen Körper zu richten. Ich werde später zeigen, dass man schon auf den frühesten Stadien an den Eiern Bauch- und Rückenfläche, vorn und hinten wohl unterscheiden kann. Zur Fixirung des kleinen kugeligen Körpers in einer genau bestimmten Lage ist nun wieder die Eiweissmasse ein vortreffliches Hilfsmittel. Ich nehme einen kleinen Würfel von erhärteter Leber oder festgewordener Calberla'scher Masse, spüle den anhaftenden Spiritus in Wasser ab, trockne die obere Fläche des Würfelchens mit Filtrirpapier ab und bringe auf ihr mit dem Kopf einer Stecknadel eine Delle an, welche ich mit flüssiger Eiweisslösung benetze. Darauf wird das zu fixirende Froschei in einem Uhrsälchen mit Wasser vom Spiritus befreit, auf einen Streifen Filtrirpapier zum Abtrocknen des Wassers vorsichtig übertragen und mit einem feinen etwas angefeuchteten Haarpinsel auf dem Papier gedreht, bis es die gewünschte Lage eingenommen hat. Nun drücke ich die etwas feuchte Spitze des Pinsels auf die Oberfläche des Eies so an, dass sie etwas festhaftet, hebe das Objekt in die Höhe und bringe es in die oben beschriebene mit Eiweiss befeuchtete Delle des kleinen Würfels; ziehe den Pinsel weg und orientire mit Hülfe desselben, wenn es noch nöthig sein sollte, das Ei, bis es die gewünschte Lage eingenommen hat. Ein Tröpfchen absoluten Alkohols vorsichtig zugesetzt bringt das Eiweissströpfchen zum Gerinnen, wodurch das Ei auf dem Würfel befestigt ist. Die ganze Manipulation lässt sich bei einiger Uebung in kürzester Zeit ausführen. Schliesslich wird das auf dem Würfel befestigte Ei, nachdem es ausgewässert ist, zur Einbettung in Calberla'sche Masse gebracht.

Zur Anfertigung der Schnitte verwendet man am besten ein Mikrotom, dessen Objektschlitten mit einer Vorrichtung zur all-

seitigen Verstellung des Objekts versehen ist. Denn nur so hat man es in der Hand ungenügend orientirte Eier noch genauer zu orientiren und namentlich auch die Schnittrichtung während des Schneidens öfters zu ändern, was bei einem Gegenstand mit gekrümmten Flächen nothwendig ist, wenn man von einem möglichst grossen Theil des Objektes gute Querschnitte statt einer überwiegenden Anzahl schräger Schnitte erhalten will. Scharfe und deutliche Bilder aber werden nur von Schnitten gewonnen, die genau senkrecht zur Oberfläche durch das Ei hindurchgelegt sind.

Indem ich nach dieser ausführlichen, aber vielleicht für diesen oder jenen erwünschten Besprechung der von mir befolgten Methode zur Darstellung der Befunde übergehe, will ich dieselben in drei Kapiteln mittheilen. Das erste Kapitel behandelt die Keimblattbildung während des Gastrulastadiums, das zweite die Veränderungen an Eiern, an denen äusserlich die erste Anlage der Medullarplatte und die Rückenrinne zu sehen ist. Im dritten Abschnitt beschreibe ich erstens Eier mit einer schon wohlausgebildeten Medullarfurche und zweitens solche mit tiefem und nahezu geschlossenem Nervenrohr und solche, an welchen sich auf einem noch etwas weitem Stadium der Kopf vom übrigen Körper durch eine Furche abzusetzen beginnt.

### Erstes Kapitel.

Auf dem Blastulastadium stellt das Froschei eine kugelige Blase dar, deren Wandung aus ungleich differenzirten Zellen besteht. Die eine Hälfte der Blase nämlich, welche man die animale nennt, ist dünnwandig und wird aus kleinen schwarz pigmentirten Zellen zusammengesetzt, welche in 3—4 Lagen mit einander verbunden sind. Die andere oder vegetative Hälfte zeigt eine stark verdickte Wandung aus viel grösseren dotterreichen polygonalen Zellen, welche theils pigmentfrei theils nur ein wenig in der Umgebung des Nucleus pigmentirt sind und in vielen Lagen locker zusammengehäuft einen hügeligen Vorsprung in den so eingengten Hohlraum der Blastula bedingen. Wo die ungleich differenzirten Hälften der Kugeloberfläche zusammen treffen, vermitteln Zellen, welche Götte als Randzone der primären Keimschicht bezeichnet, einen Uebergang.

Zur Frage nach der zukünftigen Bestimmung der schon jetzt unterscheidbaren Theile will ich gleich hier Stellung nehmen und hervorheben, dass ich mit Götte, dem Hauptbearbeiter der Amphibienentwicklung, nicht ganz übereinstimme. Götte unterschei-

det die am animalen Pole gelegenen pigmentirten Formelemente als Embryonalzellen von den Dotterzellen, wobei er von der Ansicht ausgeht, dass die Embryonalzellen allein die morphologische Grundlage des Embryo, die Keimblätter, bilden, die gröberen Dotterzellen dagegen daran nicht theilnehmen, sondern im Embryo und in der Larve bis zu ihrem Verbräuche zu anderen Zwecken indifferent bleiben. Die animale Hälfte der Blastula ist für ihn der eigentliche Keim oder die primäre Keimschicht, welche mit einer besonderen Randzone in die zur Nahrung dienende Dotterzellenmasse übergeht. Götte erklärt sich mithin für zwei schon von Bär aufgestellte Sätze: 1 „dass das Froschei ebenso wie die Eier der anderen Wirbelthiere in Keim und Dotter, d. h. in eine morphologische Grundlage des Embryo und in eine dieselbe ernährende Substanz zerfalle, 2. dass jener Keim oder die eigentliche Embryonalanlage sich in Keimblätter spalte“.

Nach meinen Untersuchungen ist eine derartige scharfe Trennung in Keim und Dotter, welche im Hinblick auf die Verhältnisse bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere aufgestellt worden ist, bei den Batrachiern nicht möglich. Denn einmal gehen animale und vegetative Zellen an der „Randzone Götte's“, wie dieser auch hervorhebt, allmählig in einander über, zweitens aber wird von einem Theil der Dotterzellen das Epithel des Darmkanals, das innere Keimblatt, geliefert, und nur ein Theil wird als Reservematerial aufgebraucht. Die Dotterzellen sind also direkt an der Bildung des Embryo mit betheilig, sie sind ebenfalls ein Theil des Keimes. So billige ich denn mehr einen Satz, welchen Götte an einer andern Stelle seines Buches in einem gewissen Widerspruch zu den oben angeführten Sätzen ausspricht. „Keim und Nahrungsdotter sind am Anfang ihrer Entwicklung als zwei mehr oder weniger ungleiche Hälften eines einheitlichen Ganzen aufzufassen, welche am Umfang des Eies mit ihren Rändern zusammenhängen, innen aber durch die Keimhöhle aus einander gehalten werden. Mit anderen Worten — Keim und Nahrungsdotter bilden anfangs eine einfache dickwandige Hohlkugel oder Blase“.

Wie bekannt, entsteht aus dieser Blase durch Einstülpung die Gastrula. Die Einstülpung erfolgt an einer Stelle der Randzone, wo animaler und vegetativer Theil der Blastula zusammenstossen. Sie macht sich äusserlich bemerkbar durch eine scharfe Furche, welche auf ihrer einen Seite durch schwarz pigmentirte kleine Zellen, auf der anderen Seite durch grosse helle Dotterelemente begrenzt wird. Wie bei Triton nimmt die Furche bald die Form

eines Hufeisens (Taf. XIV, Fig. 3) an und umschliesst eine helle Dottermasse (*d*), welche der einzige von aussen sichtbare Rest der vegetativen Blasenhälfte ist, die sich mittlerweile fast vollkommen nach innen eingestülpt hat und von den sich stark in die Fläche ausbreitenden Zellen der animalen Hälfte umwachsen worden ist. Auf diesem Stadium sind schon die dorsale und die ventrale Fläche des Embryo vollkommen genau zu unterscheiden, indem die Krümmung des Hufeisens nach oben, die Oeffnung nach unten gekehrt ist. Es ist daher eine vollkommen genaue Orientirung behufs Anfertigung von Schnitten leicht möglich.

An etwas älteren Eiern, bei welchen der Process der Einstülpung weiter vorgeschritten ist, geht das Hufeisen allmählig in einen Kreis (Taf. XIV, Fig. 4) über, indem sich die Rinne ventralwärts ausdehnt, bis die beiden Enden zusammengestossen sind. Der kreisförmige Blastoporus ist jetzt noch ziemlich weit; die in ihm eingeschlossene, ihn ganz ausfüllende Zellenmasse ist der sogenannte Dotterpfropf (*d*), durch welchen der Eingang zur Gastrulahöhle bis auf eine kleine Spalte eingengt, wenn nicht ganz verlegt wird. Auf den ersten Blick scheint es nun, als ob in dieser Periode die spätere Rücken- von der Bauchseite nicht mehr zu unterscheiden sei. Eine genauere Betrachtung lehrt indessen, dass der Dotterpfropf keinen gleichmässigen Anblick darbietet, insofern eine Hälfte ganz pigmentfrei ist und weissgelb aussieht, die andere aber ein wenig bräunlich pigmentirt ist. Ferner ist auch der an die weissgelbe Hälfte des Dotterpropfes angrenzende Theil des Eies viel schwärzer pigmentirt als die Umgebung der anderen Hälfte. Nach diesen Verschiedenheiten kann man sich über dorsal und ventral an der Kugeloberfläche orientiren, da die unpigmentirte Partie des Dotterpropfes der Rückenfläche des Embryo zugekehrt ist.

Wer die Anlage des mittleren Keimblattes in ihrem Beginn kennen lernen will, muss sich schon dem Studium von Eiern mit einem weiten kreisförmigen Blastoporus zuwenden und durch dieselben in allen drei Richtungen des Raumes Durchschnitte anfertigen. Eine Auswahl von solchen ist in der Figur 10 auf Taf. XIV, sowie in den Figuren 1—3, 5, 8 auf Taf. XV dargestellt worden.

Für die Anuren gilt in noch viel höherem Grade der Satz, welchen ich schon für die Tritonen aufgestellt habe: dass noch ehe die Bildung der Gastrula überhaupt vollendet ist, sich im Umkreis des Blastoporus Veränderungen abspielen, welche mit der Anlage des mittleren Keimblattes zusammenhängen. Verschiedenartige Prozesse, welche beim Amphioxus sich zeitlich nach

einander vollziehen, wie die Entstehung des zweiblättrigen Keims und die darauf folgende Bildung des Mesoblasts durch Aussackung, fallen hier in Folge abgekürzter Entwicklung zeitlich zum Theil zusammen. Dadurch wird bei den Amphibien die Zellverschiebung, welche während der Gastrulation vor sich geht, kein einfacher, sondern ein mehr complicirter und schwieriger zu verstehender Process.

An einem sagittalen Schnitt, der in der Medianebene oder nahe derselben durch das Ei hindurch geführt worden ist (Taf. XV, Fig. 10), sieht man, dass die Einstülpung noch nicht beendet ist, da noch zwei Hohlräume neben einander vorhanden sind 1) eine ziemlich ansehnliche Keinhöhle (*F*) und 2) eine spaltförmige kleinere Gastrulahöhle (*dh*). Soweit die erstere reicht, sind die beiden primären Keimblätter noch nicht zu gegenseitiger Berührung gelangt; zweiblättrig ist bis jetzt der Keim nur in der dorsalen Wand des Urdarms und ventralwärts in der Umgebung des Blastoporus geworden. Das sind zugleich auch die beiden Regionen, welche wir jetzt und auf den nächsten Stadien allein in Rücksicht auf die sich hier abspielenden Vorgänge zu untersuchen haben.

In der dorsalen Wand des Urdarms sind die beiden Keimblätter, wenn Schnitte nahe der Medianebene vorliegen (Taf. XV, Fig. 8), ziemlich von gleicher Mächtigkeit, ein jedes etwa 3—4 Zellenlagen dick, und setzen sich aus den gleichen Elementen zusammen, aus kleinen schwärzlich pigmentirten Embryonalzellen. Am Ektoblast kann man die an der Oberfläche gelegenen Zellen, welche cubisch und sehr pigmentreich sind, als ein besonderes Stratum, als eine Deckschicht von einer Grundschicht unterscheiden, im Entoblast (*Enc*) werden die Zellen nach dem blinden Ende des Urdarms zu etwas voluminöser und weniger pigmentirt und gehen in die grösseren Dotterzellen der ventralen Wand über.

In einiger Entfernung von der Medianebene ist an den Bildern von Sagittalschnitten eine sehr wichtige Veränderung wahrzunehmen (Taf. XIV, Fig. 9); es gesellt sich nämlich jetzt zu den zwei oben beschriebenen Blättern noch eine dritte einfache Zellschicht (*End*) hinzu, welche die Begrenzung des Urdarms übernimmt. Sie setzt sich ziemlich scharf von den drei bis vier Zellenlagen ab, welche in dem zuerst beschriebenen Präparat den Urdarm begrenzen und unterscheidet sich von ihnen auch noch dadurch, dass die Elemente zwei bis dreimal so gross und fast frei von Pigmentkörnchen sind. In der Nähe des Urmundes (\*) verschwindet die dritte

Schicht, sie verschmilzt mit der zweiten, so dass die dorsale Urmundlippe selbst wieder nur zweiblättrig ist. Querschnitte durch dieselbe Region (Taf. XV, Fig. 5) bestätigen uns das Gesagte. Wir erblicken hier 1) den sehr engen spaltförmigen Urdarm (*dh*), der auch noch eine sehr geringe seitliche Ausdehnung aufweist und 2) die durch eine Dotterbrücke von ihm geschiedene und noch nicht zum Schwund gebrachte Keimhöhle (*F*). Nur in ihrem mittleren Theil setzt sich die dorsale Wand des Urdarms aus 2 Blättern kleiner pigmentirter Zellen zusammen, während sie zu beiden Seiten davon dreiblättrig wird durch eine neu hinzutretende Lage grosser wenig pigmentirter Dotterzellen (*End*). Diese hängen mit der eingestülpten Dottermasse (*D*), welche die ventrale Begrenzung des Darmspaltes abgibt, zu beiden Seiten des letzteren zusammen.

Um uns bei der weiteren Beschreibung rascher verständigen zu können, will ich den einzelnen schon jetzt unterscheidbaren Theilen Namen geben, welche ich auch in der Tritonarbeit gebraucht habe, indem ich mir den Beweis für die Berechtigung dieser Namengebung für später vorbehalte, und so bezeichne ich 1) das den Urdarm in einem dorsalen Streifen begrenzende, aus drei bis vier Lagen pigmentirter Zellen bestehende Blatt (*Enc*) als Chordaentoblast; 2) die seitlich davon zur Begrenzung dienende Lage grosser Dotterzellen (*End*) und die mit ihnen zusammenhängende ventral gelegene Dottermasse als Darmentoblast und 3) die drei bis vier Lagen pigmentirter Zellen, welche sich im unmittelbaren Anschluss an den Chordaentoblast seitlich von ihm ausbreiten und sich zwischen Ektoblast und Darmentoblast trennend hineinschieben, als Mesoblast (*Me*). Zur Ergänzung der oben gegebenen Beschreibung bemerke ich jetzt noch, dass der Mesoblast sich über den Bereich des Urdarms hinaus beiderseits eine Strecke ventralwärts ausdehnt und zwischen äusseres Keimblatt und eingestülpte Dottermasse dazwischen schiebt, doch wird die Abgrenzung als besonderes Blatt allmählig etwas undeutlicher.

Beachtung verdienen auf dem vorliegenden Stadium endlich auch in frontaler Richtung durch den Blastoporus hindurch gelegte Schnitte, durch welche das Ei in eine dorsale und eine ventrale Hälfte zerfällt (Taf. XV, Fig. 1—3); sie belehren uns über die Veränderungen, die in der seitlichen und ventralen Umgebung des Urmundes vor sich gehen. Wie Figur 1 zeigt, ist die ringförmige, den Dotterpfropf umgrenzende Furche, welche dorsal in den Urdarm führt, seitlich nur wenig tief in die Dottermasse ein-

gegraben; ihre Tiefe nimmt ventralwärts (Fig. 3) immer mehr ab, was an einer Folge von Frontalschnitten sowie an einem Sagittalschnitt (Fig. 8) leicht zu erweisen ist. Es stimmt dies ganz gut überein mit der allmäligen Entwicklung der kreisförmigen Furche, wie sie bei äusserer Betrachtung des Eies verfolgt werden konnte.

In Bezug auf die Keimblattbildung ist hervorzuheben, dass bereits auf diesem frühen Stadium in der seitlichen und ventralen Umgebung des Urmundes drei gut gesonderte Zellschichten zu erkennen sind, der Entoblast, der Mesoblast und die Dottermasse, welche wir zum Darmentoblast hinzurechnen.

Als Mesoblast bezeichne ich in Figur 1 drei bis vier Lagen kleiner pigmentirter, nach innen vom äusseren Keimblatt gelegener Zellen. Sie werden durch einen deutlichen Spaltraum von ihm geschieden mit Ausnahme des freien Randes der seitlichen Urmundlippen, wo beide Blätter, deren Zellen sich vollständig gleichen, in einander umbiegen. An Schnittserien kann man leicht die Continuität der hier und der bei Untersuchung der Decke des Urdarms als Mesoblast beschriebenen Zellenlagen nachweisen. Nach innen wird der Mesoblast von mehreren Lagen ansehnlich grosser, fast pigmentfreier Zellen bedeckt, die der eingestülpten Dottermasse angehören; dieselben überziehen auch nach der Ringfurche zu in einfacher Lage die Innenfläche der seitlichen Urmundlippen, wobei sie nach dem freien Rande der letzteren an Grösse abnehmen und in die kleinen pigmentirten Zellen übergehen. Danach findet in der Umgebung des Blastoporus ein Zusammenhang aller 3 unterscheidbaren Zellenblätter statt.

An einem noch mehr ventralwärts folgenden Schnitt (Fig. 3) ist die Ringfurche fast vollständig verstrichen; die Mitte des Bildes nimmt die Dottermasse (*d*) ein, deren oberflächlichster Theil von der Ringfurche umgeben, sich als in Bildung begriffener Dotterpfropf absetzt. Sie wird nach aussen von zwei Blättern pigmentirter kleiner Zellen bedeckt, die in der Umgebung der Ringfurche sowohl unter einander, als auch mit den oberflächlichen Zellen der Dottermasse zusammenhängen.

Einen Schnitt, der durch die ventrale Umgebung des Dotterpfropfs und zwar gerade durch die in Entstehung begriffene ventrale Urmundlippe in frontaler Richtung geführt ist, stellt Fig. 2 dar. Sie zeigt uns die Dottermasse von kleinen pigmentirten Zellen bedeckt, welche in der Medianebene eine einzige Masse bilden, seitlich davon aber deutlich in zwei Blätter getrennt sind; die mediane ungesonderte Partie entspricht der ventralen Urmund-

lippe, an welcher der Uebergang des Entoblasts in den Mesoblast stattfindet.

Um unsern Einblick in die Zellenvertheilung innerhalb des Keims noch mehr zu vervollständigen, müssen wir noch einen Blick auf die ventrale Hälfte des schon früher beschriebenen Sagittalschnittes (Taf. XIV, Fig. 10) werfen; dabei werden wir finden, dass ventral vom Blastoporus der Mesoblast sich nur eine kleine Strecke weit zwischen Entoblast und Dottermasse hineinschiebt und dass sich die beiden letztern alsdann eine Strecke weit unmittelbar aneinander lagern bis nahe an die vordere Fläche des Eies, wo vis à vis dem Urmund die Keimhöhle (*F*) noch erhalten und nach aussen nur vom Ektoblast überzogen ist.

Auf Grund der mitgetheilten Befunde lassen sich jetzt bereits schon zwei wichtige Sätze aufstellen. Erstens, der Mesoblast entwickelt sich bei den Anuren zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung noch nicht vollendet ist, und zweitens, er legt sich zuerst in der Umgebung des Blastoporus an.

Als nächstes Entwicklungsstadium untersuchte ich Eier, die einen engen Blastoporus, aber noch keine Anlage der Medullarplatten darbieten.

Bei ihnen ist der Einstülpungsprocess beendet, die Keimhöhle daher gänzlich geschwunden. Der Urdarm hat sich bedeutend vergrössert und bildet namentlich im zukünftigen Kopftheil des Eies eine ansehnliche Höhle. Die Wandungen des Keims bestehen allenthalben zum kleineren Theil aus zwei, zum grösseren Theil aus drei Keimblättern. Die dorsale Wand des Urdarms besitzt etwa die gleiche Mächtigkeit, wie auf dem vorhergehenden Stadium, während die ventrale Wand, da sich alles Dottermaterial hier und in der Umgebung des Blastoporus ansammelt, verdickt ist. Der letztere wird vollständig durch den Dotterpfropf geschlossen, das mittlere Keimblatt ist deutlicher abgegrenzt und hat sich über eine grössere Oberfläche ausgedehnt, indem es vom Blastoporus an weiter ventralwärts und nach vorn reicht, so dass nur in einem kleinen Bereich nach unten und vorn die beiden primären Keimblätter unmittelbar auf einander liegen. Diese Gegend ist zugleich die dünnste Stelle des Eies, welche bei unvollständig erhärteten Eiern am leichtesten einsinkt und so eine Delle an der Kugeloberfläche erscheinen lässt.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen die Figuren 4, 6, 9 und 7 auf Tafel XV. Figur 4 stellt einen durch den ventralen Theil des Blastoporus in frontaler Richtung hindurch gelegten

Schnitt dar, welcher etwa dem Schnitt Fig. 1 entspricht. Die seitlichen Urmundlippen, die durch eine tiefere Furche vom Dotterpfropf abgesetzt sind, enthalten an ihrer Innenfläche eine einfache Lage grosser, ziemlich pigmentfreier Dotterzellen (*End*), welche sich namentlich an Spirituspräparaten deutlicher vom pigmentirten Mesoblast abheben.

Dieser ist ein scharf markirtes Blatt, welches am Lippenrand mit Ektoblast und Entoblast verschmilzt und ventralwärts noch weit herabreicht.

In Figur 6 haben wir einen weiter dorsal gelegenen Frontalschnitt vor uns, welcher durch den vordersten Theil des Dotterpfropfs hindurchgeht. Der letztere steht hier ausser Zusammenhang mit den übrigen Dotterzellen, von deren ventraler Masse aus er nach oben gleichsam vorgeschoben ist. In Folge dessen führt die an der Oberfläche sichtbare Rinne direkt in den Urdarm hinein und die Lippen des Blastoporus gehen direkt in die Wand der Gastrula über. An dieser unterscheidet man deutlich drei Keimblätter. Zu innerst liegt der Darmentoblast, eine einfache Lage grosser unpigmentirter Zellen, die in grösserer Entfernung vom Blastoporus 2 — 3 Lagen dick wird. Seine Trennung vom Mesoblast und die Trennung des letzteren vom Ektoblast ist eine vollkommen scharfe. Von Wichtigkeit sind die Verhältnisse an den Urmundlippen, welche nicht wie an dem vorher beschriebenen Schnitte an ihrer ganzen Innenfläche von Entoblastzellen überzogen werden. Diese hören vielmehr schon in einiger Entfernung von dem Lippenrande auf an einer Stelle, welche häufig durch eine kleine Furche (\*) markirt wird, wie wir bei weiter entwickelten Embryonen noch viel besser zu beobachten Gelegenheit haben werden. Es zieht sich also der Entoblast, welcher in der ventralen Umgebung des Urmunds bis an die Oberfläche des Eies vordringt, in der dorsalen Gegend mehr in das Innere des Eies zurück. Der von ihm unbedeckte Randtheil der Urmundlippe wird von einer einzigen Masse stark pigmentirter Zellen gebildet, welche nach Aussen in den Ektoblast, nach Innen in den Mesoblast übergehen.

In Figur 9 ist der Schnitt gerade durch die dorsale Urmundlippe in einer Richtung hindurchgelegt, welche durch die Linie *ab* im Sagittalabschnitt Fig. 7 angedeutet ist. In Folge dessen besteht der mittlere Theil der Gastrulawandung, welcher dem dorsal vorgeschobenen Dottermaterial (*D*) fest aufliegt, aus einer einzigen ziemlich dicken Masse pigmentirter Zellen (*Enc*), von

welchen die am meisten nach unten gelegenen sich besonders durch ihren Pigmentgehalt auszeichnen und indem sie eine cylindrische Form annehmen, zu einer einfachen Schicht in regelmässiger Weise zusammenschliessen. Seitlich davon zeigt uns die Wand der Gastrula die üblichen 3 wohl gesonderten Keimblätter. Die nun weiter nach vorn in einiger Entfernung vom Urmund folgenden Schnitte weichen von dem eben geschilderten Schnitt nur darin ab, dass die mittlere Zellenmasse, indem die beiden seitlichen Trennungsspalten sich bis zur Verschmelzung in der Mittellinie berühren, in 2 Blätter gesondert ist. Von diesen entspricht das innere, an das Dottermaterial angrenzende dem Chordaentoblast; an ihn schliessen sich beiderseits Mesoblast und Darmentoblast (*End*) an, wodurch die Wandung mit Ausnahme des mittleren Streifens dreiblättrig wird.

Zur Vervollständigung der an 3 Frontalschnitten gewonnenen Vorstellungen verweise ich jetzt noch auf den in Fig. 7 dargestellten Sagittalschnitt. Da derselbe etwa mit der Medianebene zusammenfällt, so enthält die rechts in der Figur gelegene Decke des Urdarms nur 2 Keimblätter, Ektoblast und Chordaentoblast, welche an der dorsalen Urmundlippe in einander übergehen. Die Uebergangsstelle (*ld*) ist wulstartig verdickt und entspricht der zusammenhängenden Zellenmasse, welche auf dem Frontalschnitt Fig. 9 beschrieben wurde. Auf mehr von der Medianebene entfernten, von mir nicht abgebildeten Sagittalschnitten sehen wir die Wandung plötzlich dreiblättrig werden, was wieder mit den Befunden der Frontalschnitte übereinstimmt. Auf der linken Seite der Fig. 7 ist die ventrale Urmundlippe (*lv*) durch eine mässig tiefe, aber viel deutlichere Furche als auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 8) vom Dotterpfropf abgesetzt. Von ihr aus dringt der Mesoblast als ein ziemlich dickes und scharf contourirtes Blatt zwischen Ektoblast und Dottermasse weit ventralwärts vor.

Schon in der Einleitung wurde von mir hervorgehoben, dass zwischen Anuren und Tritonen in der Entwicklung der Keimblätter eine Uebereinstimmung herrscht. Um hierfür den Nachweis zu führen, wollen wir jetzt die Befunde, welche wir von den zwei zur Untersuchung gelangten Stadien der Froschentwicklung erhalten haben, mit den entsprechenden Befunden aus der Tritonenentwicklung vergleichen. Zu dem Zwecke lenke ich die Aufmerksamkeit auf die Abbildungen, welche ich in meiner Arbeit über Triton taeniatus auf Tafel XIII u. XIV gegeben habe. Die Vergleichung lehrt uns, dass zwar mehrere, aber nur nebensächliche Abweichungen

vorhanden sind, während die fundamentalen Vorgänge sich gleichen.

Die Verschiedenheiten zeigen sich in folgenden Punkten:

Bei den Tritonen bestehen die Keimblätter aus grossen Zellen, die gewöhnlich in einfacher Lage neben einander angeordnet sind. So werden der Ektoblast und der Chordaentoblast aus einer einfachen Lage grosser cylindrischer Zellen und das mittlere Keimblatt aus nur zwei Lagen ovaler oder polygonaler Zellen gebildet, von welchen die eine als parietaler, die andere als visceraler Mesoblast bezeichnet wurden. Bei den Anuren dagegen enthalten die Keimblätter viele und kleine, mehrfach übereinander geschichtete Zellen, wie denn das äussere und das mittlere Keimblatt, sowie der Chordaentoblast drei bis fünf Zellenlagen dick sind. Zweitens sind bei den Tritonen die Embryonalzellen nur durch Grösse und Form von einander unterschieden, während sich bei den Anuren der wechselnde Gehalt an Pigment noch als ein sehr auffälliges Merkmal hinzugesellt. Dort erleichtert die bedeutende Grösse und die einfache Lage der Zellen in den Keimblättern das Studium ihrer Entstehung; hier giebt der Pigmentgehalt der Embryonalzellen zur Entscheidung mancher Fragen einen guten Wegweiser ab. Bei den Anuren endlich erscheint die Entwicklung der Keimblätter noch mehr verkürzt als bei den Tritonen, da das mittlere Keimblatt bei jenen früher auftritt und sich über einen grösseren Theil der Eioberfläche ausbreitet, als bei diesen auf entsprechenden Stadien. So scheint es mir beim Frosch auf den zuletzt beschriebenen Stadien so weit angelegt, als bei Tritoneiern, die auf ihrer Oberfläche die Rückenrinne deutlich erkennen lassen.

Alle diese Unterschiede sind aber von ganz untergeordneter Bedeutung im Hinblick auf die Uebereinstimmung, welche in allen wesentlichen Punkten der Entwicklung herrscht. Solche wesentlichen Punkte sind:

1) Bei den Tritonen und Anuren setzt sich die Decke des Urdarms im Bereich eines Mittelstreifens, der sich vom Blastoporus bis zum Kopftheil erstreckt, aus 2 Keimblättern, Ektoblast und Chordaentoblast, zusammen. Bei den Tritonen (Tafel XIII Fig. 11 und Tafel XIV Fig. 1) ist der Chordaentoblast eine Lage hoher cylindrischer Zellen, bei den Anuren enthält er 3 bis 4 Lagen kleiner stark pigmentirter Zellelemente. In beiden Fällen biegt er am Rand der dorsalen Lippe des Urmunds direkt in den Ektoblast über. Sein Pigmentgehalt bei Anuren beweist, dass er

durch Einwanderung von Zellen der animalen Hälfte der Blastula entstanden ist.

2) Zu beiden Seiten des Mittelstreifens lässt die Wandung des Urdarms bei Tritonen und Anuren 3 resp. 4 Keimblätter erkennen. Als Grenze gegen den Darmraum sehen wir bei den Tritonen eine Lage sehr grosser polygonaler Dotterzellen, die in jeder Hinsicht von den Cylinderzellen des Chordaentoblasts unterschieden sind, bei den Anuren beobachten wir an ihrer Stelle eine einfache Lage kleinerer Zellen, die ventralwärts mit der Dottermasse zusammenhängen und sich, wenn auch nicht in ihrer Form, so doch durch das Fehlen des Pigments wieder sehr wesentlich von den stark pigmentirten Zellen des Chordaentoblasts als etwas Verschiedenes abheben. Sie stellen den Darmentoblast dar und stammen durch Einwanderung von den Zellen der vegetativen Hälfte der Blastula ab. Dafür spricht bei Anuren der Mangel der Pigmentirung und bei den Tritonen ihre Grösse und Uebereinstimmung mit den Elementen der ventral angehäuften Dottermasse. Ferner ist ganz besonders als ein übereinstimmendes Merkmal hervorzuheben, dass der Darmentoblast sowohl bei Tritonen als Anuren an keiner einzigen Stelle direkt in das äussere Keimblatt übergeht, sondern von ihm allenthalben in der Umgebung des Blastoporus durch den sich dazwischen schiebenden Mesoblast getrennt wird.

3) Der Mesoblast wird in beiden Fällen nach vorn vom Urmund paarig angelegt und geht (besonders bei den Anuren) in den sich zwischenschiebenden Chordaentoblast kontinuierlich über. Desgleichen lässt sich ein Zusammenhang seiner visceralen Zellschicht mit dem Darmentoblast an der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle namentlich aus später noch mitzutheilenden Befunden mit Sicherheit erkennen. Der Mesoblast entwickelt sich ferner am frühesten als zusammenhängendes Blatt vom Blastoporus und von beiden Seiten des Chordaentoblasts aus und verbreitet sich von hier allmähig über die ventrale Seite des Eies.

4) Ausser der paarigen Anlage des Mesoblasts haben wir noch bei Tritonen und Anuren auf eine unpaare Anlage aufmerksam zu machen. Sie entwickelt sich von der ventralen Lippe des Blastoporus aus ventralwärts, gehört also dem hinteren Ende des Embryo an und steht mit den paarigen Theilen lateralwärts und nach oben in Zusammenhang.

5) Wie bei den Tritonen sprechen auch bei den Anuren alle Verhältnisse dafür, dass der Mesoblast nicht von einem der primären Keimblätter durch Abspaltung gebildet worden sein kann. Vom Ektoblast kann er sich nicht abgespalten haben, da zwischen beiden zu allen Zeiten und mit Ausnahme der Urmundlippen überall ein schmaler Spaltraum zu beobachten ist; gegen eine Abspaltung vom Entoblast aber spricht die abweichende Natur der Zellen, der Pigmentgehalt auf der einen und der Pigmentmangel auf der anderen Seite. Denn die Annahme, dass sich das Pigment erst nach der Abspaltung in dem Mesoblast gebildet habe, würde vollständig aus der Luft gegriffen sein. Folglich kann der Mesoblast nur von den Stellen aus entstanden sein, wo er mit den übrigen Keimblättern zusammenhängt, in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts und er muss von hier aus zwischen die primären Keimblätter hineingewachsen sein, sich allmählig nach allen Seiten ausbreitend.

Hier lässt sich nun die weitere Frage aufwerfen, ob die Mesoblastzellen vom Ektoblast oder vom Darmentoblast abstammen, da mit beiden am Blastoporus ein Zusammenhang stattfindet. In der Arbeit über Triton hatte ich bei der Discussion dieser Frage beides für möglich gehalten und vorläufig eine doppelte Ursprungsquelle angenommen, glaubte aber, dass der Mesoblast sich vorwiegend von dem Entoblast aus vergrößere, weil mir einerseits das Zellenmaterial des Ektoblasts für die geforderte Leistung nicht auszureichen schien, andererseits die Dotterzellen sich mir in einer bestimmten Zone des Dotterpfropfs durch Theilung zu vermehren schienen. Die an den Froscheiern gesammelten Erfahrungen lassen eine bestimmtere Antwort zu. Der Pigmentgehalt ist hier entscheidend und weist uns darauf hin, dass die Mesoblastzellen von den Elementen der animalen Hälfte der Blastula abstammen müssen und dass nur vom Ektoblast aus eine Anlagerung neuer Elemente, ein weiteres Hineinwachsen, ausgehen kann. Die pigmentfreien Zellen des Darmentoblasts sind hierbei jedenfalls unbetheiligt. Ich muss also in diesem Punkte, durch welchen übrigens das Wesen des ganzen Vorgangs als eines Einfaltungsprocesses gar nicht berührt wird, eine Correctur in der Auffassung, welche in der Arbeit über Triton ausgesprochen wurde, eintreten lassen. Im Uebrigen habe ich auch dort nicht nur beide Möglichkeiten zugegeben, sondern mich sogar selbst für zwei Bezugsquellen des Mesoblasts ausgesprochen.

Wenn wir jetzt aus der vorgenommenen Vergleichung das

Endresultat ziehen, so ergibt sich uns beim Frosch und beim Triton, abgesehen von Differenzen in sehr untergeordneten Verhältnissen, eine vollständige Uebereinstimmung in Bezug auf alle wesentlichen Vorgänge in der Bildung des mittleren Keimblatts, und ich glaube auf Grund der beschriebenen Befunde und der an sie angeknüpften Erörterungen den Entwicklungsprocess, wie er sich am Froschei abspielt, in folgender Weise beschreiben zu dürfen: Die Gastrulaeinstülpung beginnt an den Grenzen der animalen und vegetativen Hälfte der Blastula und führt zu dem Ergebniss, dass der eine dorsale Theil der eingestülpten Blase aus pigmentirten animalen Zellen, der andere ventrale und seitliche Theil aus vegetativen Zellen besteht. Anfänglich stellt die sich entwickelnde Gastrula einen Doppelbecher dar, dessen innere Wand nur in der Umgebung des Blastoporus der äussern Wand anliegt, sonst aber noch durch einen weiten Zwischenraum, die Keimhöhle, getrennt ist. Schon von diesem frühen Stadium an wird der Verlauf der weiteren Invagination ein viel complicirterer, es wachsen nämlich an der dorsalen Seite der Gastrula animale Zellen aus der inneren Wand des Doppelbeckers längs zweier paralleler Linien hervor, die in geringer Entfernung von der Mittellinie von dem Blastoporus eine Strecke nach dem zukünftigen Kopfe des Embryo reichen; sie bilden zwei blattartige Massen, die sich zwischen innere und äussere Wand des Doppelbeckers trennend hineinschieben. Von jetzt ab beginnen also drei Anlagen sich gleichzeitig in dem vom äusseren Blatt des Doppelbeckers umgrenzten Raum auszubreiten. Erstens weitet sich der eigentliche Hohlraum der Gastrula oder der innere Becher unter Verdrängung der Keimhöhle aus, und zweitens schieben sich gleichzeitig die beiden Mesoblastanlagen immer weiter ventralwärts und nach vorn zwischen die Doppelwandungen hinein. Ihr Hineinwachsen erfolgt nunmehr nicht allein von dem dorsalen Rand des Blastoporus aus, sondern auch von seiner ventralen Umrandung in demselben Maasse, als sich die hufeisenförmige Rinne in eine kreisförmige umwandelt.

Wenn wir uns die aus der inneren Wand des Doppelbeckers als zwei Anhänge hervorwachsenden Mesoblastmassen in zwei Blätter gespalten denken, wie dies ja auf späteren Entwicklungsstadien mit dem Sichtbarwerden der Leibeshöhle geschieht, dann finden wir, dass die Einstülpung bei der Gastrulation eine complicirtere als bei wirbellosen Thieren ist; denn es entsteht durch sie alsbald ein dreigetheilter Raum: ein weiterer Mittelraum, der

später zum Darm wird, und zwei engere Nebenräume, aus welchen später die Coelomsäcke hervorgehen; der erstere ist von den letzteren durch zwei Falten, die von der Bauchseite des Embryo ausgehend bis zur Rückenseite nahe der Medianebene emporreichen, unvollständig getrennt. Alle drei Räume öffnen sich am Blastoporus nach aussen. Bei der Gastrulation der Amphibien haben wir es mit einem Worte nicht mit einer einfachen, sondern einer dreifachen Einfaltung zu thun. Die zwei seitlichen Ausbuchtungen liefern die paarigen Mesoblastanlagen, die als Ausgangsbildung vorhandene mittlere Einsackung liefert das Darmdrüsenblatt mit Ausnahme eines unpaaren dorsalen Streifens animaler Zellen, welcher sich zwischen die beiden Mesoblastsäcke hineinschiebt und zum Chordaentoblast wird.

Geschichtliches. Von der hier von mir gegebenen Darstellung und Deutung weichen die Angaben meiner Vorgänger in jeder Beziehung ab. Ich beschränke mich allein auf eine Darlegung und Kritik der von Götte<sup>1)</sup> vertretenen Ansichten. Götte lässt eine zusammenhängende Zellenmasse sich in das Innere der Blastula einstülpen, welche er secundäre Keimschicht nennt, und er stellt sich den Keim, wenn die Rusconi'sche Oeffnung verwachsen ist, als eine doppelwandige Blase vor, in welcher die Dotterzellenmasse, mit einem Theil der Innenwand verwachsen, eingeschlossen ist. An der secundären Keimschicht lässt er die Zellenlage, welche den Darm auskleidet, alsbald sich in einem festeren Gefüge von den übrigen mehr locker zusammenhängenden Embryonalzellen (Mesoblast) absondern und das Darmblatt bilden. Er bezeichnet dasselbe als eine Abscheidung von der freien Fläche seines Mutterbodens und vergleicht es der Deckschicht des äusseren Keimblatts. Ferner lässt er es gleich nach seiner Absonderung an seinen Berührungsstellen mit der Dotterzellenmasse verschmelzen, welche letztere er als einen vom Keim verschiedenen Theil und als Ernährungsmaterial des Embryo auffasst. Den nächsten Grund für diese nachträgliche Verschmelzung findet er darin, dass die Darmblattzellen bei ihrer relativen Unthätigkeit sich ihrem Wesen nach in demselben Maasse den Dotterzellen nähern, als sie sich von den umgebenden Elementen entfernen, welche bei der raschen Entwicklung der betreffenden Anlagen sich andauernd verändern.

Der Darstellung Götte's kann ich in keinem Punkte zu-

---

<sup>1)</sup> Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. pag. 122—145.

stimmen. Erstens finde ich zu allen Zeiten die Zellen des Darmdrüsenblattes mit der Dottermasse in Verbindung, so dass von einer erst nachträglich erfolgenden Verschmelzung nicht die Rede sein kann. Zweitens sehe ich, wenn der Mesoblast sich entwickelt, auch schon das Darmdrüsenblatt als eine besondere Zellenlage vorhanden und von Anfang an durch mangelnde Pigmentirung von den pigmentirten Mesoblastzellen unterschieden. Ausserdem hat Götte viele Verhältnisse übersehen, da er die Mesoblastentwicklung nicht von Anfang an Schritt für Schritt bei seinen Untersuchungen verfolgt hat. So ist ihm denn verborgen geblieben 1) die Art und Weise, wie vom Blastoporus aus der Mesoblast sich allmählig über die Eioberfläche ausdehnt, 2) seine dorsal vom Blastoporus paarige und ventral von ihm unpaare Anlage. Verborgen geblieben ist ihm auch 3) das Vorhandensein des von mir als Chordaentoblast bezeichneten Mittelstreifens, sowie 4) das gegenseitige Verhalten der Keimblätter am Blastoporus. Indem so Götte von vornherein auf keinem festen Boden steht, erklärt sich nun auch seine Stellung, welche er in Betreff der Chordaentwicklung einnimmt, eine Frage, welcher wir uns in einem zweiten Kapitel jetzt zuwenden wollen.

### Zweites Kapitel.

Die Eier, welche in diesem Abschnitte untersucht werden sollen, sind leicht an folgenden äusseren Merkmalen zu erkennen:

Der Blastoporus, welcher auf dem letztbeschriebenen Stadium noch deutlich als runder weisser Fleck hervortrat, verkleinert sich rasch in solchem Maasse, dass der von ihm umschlossene Dotterpfropf kaum noch als weisses Pünktchen auf schwarzem Untergrund zu bemerken ist und sehr leicht übersehen werden kann. Während dieser kurz andauernden Entwicklungsperiode kann man sich über oben und unten an dem immer kugelig bleibenden Ei nicht mehr orientiren. Eine Orientirung wird erst wieder möglich, wenn auf der Oberfläche zwei Gebilde sichtbar werden, die Rückenrinne und die erste Anlage der Medullarplatten. Die Rückenrinne (Taf. XIV, Fig. 5 *t*) bildet sich etwas früher und verläuft in gerader Richtung vom Blastoporus nach dem Kopfende des Eies; sie ist aber ausserordentlich viel schwerer als bei den Tritonen wahrzunehmen, einerseits weil sie weniger ausgeprägt, ja oft kaum angedeutet ist, und andererseits weil die glänzende schwarze Pigmentirung der Eioberfläche ein genaueres Erkennen stört.

Etwas später grenzt sich am Kopfende des Eies die Hirnplatte durch einen quer verlaufenden Medullarwulst ab, der sich in zwei nach rückwärts gerichtete Schenkel fortsetzt. Der von ihnen eingeschlossene Raum wird durch die Rückenrinne in eine linke und rechte Abtheilung zerlegt.

An der Art gekennzeichneten Eiern ist es nun wieder leicht, nach verschiedenen Richtungen genau orientirte Schnitte anzufertigen, an welchen wir uns erstens mit der Umbildung des Chordaentoblasts und zweitens mit den Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus bekannt machen wollen.

### 1. Rückenfläche des Embryo. (Taf. XVI).

Auf einem Querschnitt durch den Rückentheil des Embryo (Taf. XVI Fig. 1), nahe dem Kopfende, ist der Ektoblast nur aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, aus einer unteren Lage cylindrischer und einer oberflächlichen Lage mehr cubischer Zellen. Gleichzeitig ist er in der Medianlinie ein wenig verdünnt, wodurch eine kleine Einsenkung an der Oberfläche, die Rückenfurche (*t*) hervorgerufen wird. Grade unter ihr und durch eine nach oben convexe Linie von ihr abgesetzt liegt eine Zellenmasse (*ch*), in welcher sofort die Anlage der Chorda erkannt wird. Sie wird seitlich von der linken und der rechten Hälfte des Mesoblasts, welcher im vorderen Theil des Embryo sehr verdünnt ist und nur aus 2—3 Lagen cubischer Zellen besteht, durch zwei Linien getrennt, welche von den beiden Enden des oben erwähnten convexen Bogens in verticaler Richtung nach abwärts reichen. Der Entoblast (*End*) ist an senkrecht geführten Schnitten als ein besonderes Blatt gut zu unterscheiden, enthält aber nur eine einzige Lage sehr stark abgeplatteter Zellen, welche sich durch geringe Pigmentirung auszeichnen und daher als ein weisslicher Streifen den pigmentirten Mesoblast gegen den Darmraum abgrenzen. In geringer Entfernung von der Medianlinie verändern die Entoblastzellen auf der mit zwei Sternchen bezeichneten Strecke ihren Charakter, werden cubisch und mit Pigmentkörnchen erfüllt; namentlich aber ist hervorzuheben, dass sie von der oben beschriebenen Chordanlage durchaus nicht zu trennen sind. Diese erscheint auf dem vorliegenden Stadium und im vorderen Bereich des Embryo durchaus als eine leistenförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes, welche sich zwischen die beiden Mesoblastmassen trennend hineinschiebt.

Einen ähnlichen Befund bietet Figur 4, ein durch die Mitte

der Chorda geführter Schnitt. Der Mesoblast hat an Dicke zugenommen. Die Chordaanlage (*ch*) ist mit dem Darmdrüsenblatt (*End*) verbunden, dessen Zellen an der Verschmelzungsstelle und auch noch eine kleine Strecke seitlich davon pigmentirt sind.

Je weiter wir nun von hier eine Schnittserie nach rückwärts verfolgen, um so mehr verändert sich der Befund in einer sehr charakteristischen Weise, welche in sehr zahlreichen Fällen ein wie das andere Mal beobachtet wurde. So sehen wir in Figur 2, wie rechterseits von der Chordaanlage und in geringer Entfernung von ihr eine Abgrenzung zwischen Entoblast und Mesoblast plötzlich nicht mehr möglich ist und wie beide Keimblätter, wenn auch nur eine kleine Strecke (\*) weit, unter einander verschmolzen sind. Auch fällt diese kleine Strecke (\*) noch dadurch besonders in die Augen, dass auf ihr das Darmdrüsenblatt an seiner unteren Fläche eine kleine Vertiefung, oder wenn wir uns die Verhältnisse räumlich vorstellen, eine Furche besitzt. Auf der linken Seite der Figur entspricht der Befund noch ziemlich der von Figur 4 gegebenen Beschreibung.

Noch charakteristischer ist das Bild eines wenig weiter nach dem Blastoporus zu gelegenen Querschnittes (Fig. 3). Die Chordaanlage (*ch*) erscheint hier in der Form eines Quadrates, dessen unterste Zellenlage an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt und sich beiderseits bis zu den mit einem Stern (\*) gekennzeichneten Stellen in eine einfache Lage von 5—7 cubischen, pigmentirten Zellen (*Enc*) fortsetzt. Diese Lage ist von dem darüber befindlichen Mesoblast durch einen Spaltraum, der in den verticalen seitlichen Begrenzungsspalt der Chorda umbiegt, geschieden; desgleichen ist sie aber auch an dem bezeichneten Ort \* von dem Darmdrüsenblatt ein wenig abgesetzt und lässt sich nicht direct in dasselbe weiter verfolgen. Das eine mit der Chorda verbundene mittlere Zellenblatt (*Enc*) ist pigmentirt, das seitliche (*End*) dagegen ist mit Ausnahme der nächst angrenzenden Zellen pigmentfrei. Das eine gehört, um an früher gebrauchte Bezeichnungen zu rascherer Verständigung anzuknüpfen, dem Chordaentoblast, das andere gehört dem Darmentoblast an. Wo ersteres mit den beiden seitlichen Blättern zusammenstößt, sind wieder zwei bemerkenswerthe kleine Stellen (\*) gegeben, an welchen eine Verschmelzung des Mesoblasts mit den Begrenzungszellen des Darmraums beobachtet wird. Auch ist hier wieder die am vorigen Präparat beschriebene Furche und jetzt noch deutlicher als dort vorhanden, sie wird, wie man hier klar sieht, dadurch bedingt, dass der Darmentoblast um seine

eigene Dicke weiter in die Darmhöhle als der Chordaentoblast vorspringt. Wollte man die Spaltlinien, durch welche der Mesoblast von beiden getrennt wird, in gerader Richtung verlängern, so würden sie sich nicht treffen, sondern um Zellenbreite an einander vorüberziehen. Zwischen beiden Spaltlinien nun liegt die wichtige Stelle (\*), welche durch eine Einschnürung nach dem Darm zu gekennzeichnet die Verschmelzung des Mesoblasts mit dem Chorda- und dem Darmentoblast aufweist.

Wie in dem abgebildeten Fall, liess sich noch an vielen anderen Präparaten wahrnehmen, dass sich die cubischen Zellen sowohl des Chorda- als auch des Darmentoblasts nach entgegengesetzten Richtungen zu schräg stellen und an die Mesoblastzellen angrenzen. Es ist ein Bild, wie es entstehen müsste, wenn zwei aus zwei einfachen Zellenblättern bestehende Falten mit ihren Rändern, an welchen die Zellen des einen in die Zellen des andern Blattes umbiegen, auf einander treffen.

Die Sagittalschnitte durch das vorliegende Stadium führe ich noch dem Leser in den Figuren 10—12 Tafel XV vor. Der erste Schnitt, welcher mit der Medianebene zusammenfällt, lässt an der Decke des Darms nur zwei Zellenblätter, Ektoblast und Chordaentoblast, erkennen, welche an der etwas verdickten dorsalen Blastoporuslippe in einander umbiegen. Die ventrale Lippe stellt einen dicken Zellenwulst dar, aus welchem sich die drei Keimblätter gesondert nach abwärts erstrecken. Auf einem nur wenig seitlich geführten Schnitt (Fig. 11), von welchem noch der Umschlagsrand der seitlichen Blastoporuslippe getroffen wurde, bemerken wir drei Zellenblätter; wir sind jetzt in die Gegend der Mesoblastanlage (*Me*) gelangt, welche nach abwärts von einem einschichtigen Blatt pigmentirter Zellen (*Enc*) bedeckt wird. Letzteres entspricht der Zellenlage, in welche sich der Chordastreifen nach beiden Seiten zu fortsetzt. In der Gegend der seitlichen Blastoporuslippe sind alle drei Keimblätter verschmolzen, um dann wieder weiter ventralwärts gesondert aufzutreten. An dem dritten Sagittalschnitt endlich, welcher noch mehr seitlich in einiger Entfernung vom Urmund geführt worden ist, schiebt sich das mittlere Keimblatt vom Rücken bis zur Bauchfläche als eine überall getrennte Schicht zwischen Ektoblast und Darmentoblast hinein, welcher letztere jetzt aus unpigmentirten Zellen besteht und ventralwärts in die Dotteransammlung übergeht.

Geschichtliches. Wenn wir jetzt zum Vergleich die Beschreibungen anderer Forscher heranziehen, so bemerken wir, dass

Calberla diese frühen Stadien nicht untersucht hat, und dass Götte und andere die Befunde, welche ich an zahlreichen Schnittserien stets in derselben Weise constatiren konnte, übersehen haben. Einzelne kurze Angaben, welche Götte macht und mit zwei Abbildungen<sup>1)</sup> illustriert, kann ich mit meinen Beobachtungen in keine Uebereinstimmung bringen. Götte lässt nämlich vor der Chordabildung, worin ich ihm schon oben entgegen getreten bin, die drei Keimblätter von einander gesondert sein und lässt das Darmblatt durch das feste hautartige Gefüge seiner Zellen sich von der lockeren Zellenmasse des mittleren Keimblattes unterscheiden. Die Lockerung der Zellen des Mesoblasts muss hier wohl ein Kunstprodukt sein, hervorgerufen durch das Eindringen der zum Schneiden benutzten Einbettungsmasse. Den mittleren Theil des Mesoblasts lässt Götte verdickt sein und eine mediane Kante bilden, welche den darüber liegenden Ektoblast von unten her eindrückt. Er bezeichnet ihn als Axenstrang. Derselbe entspricht unserem Chordaentoblast und gleicht ihm bis auf den wichtigen Punkt, dass unter ihm das Darmblatt als eine gesonderte Bildung vorhanden sein soll. Auf der folgenden Entwicklungsperiode, auf welcher der Keim bedeutend dünner geworden ist, soll sich der Axenstrang als Anlage der Wirbelsaite von den beiden Seitentheilen des mittleren Keimblattes oder den Segmentplatten trennen und so ein allseitig isolirtes Gebilde darstellen, da die Trennung vom Darmblatte schon vorher bestand. Die hauptsächlichsten Differenzpunkte zwischen Götte und mir bestehen also erstens darin, dass ich die Angabe, es bestände in der Mittelzone des Keimes ein gesondertes Darmdrüsenblatt als unrichtig bezeichnen muss, und zweitens darin, dass Götte die seitlich von der Chordaanlage in einer bestimmten Region des Keims gelegenen Stellen, welche ich mit einem Steruchen in meinen Abbildungen überall bezeichnet habe, nicht beobachtet hat.

Beurtheilung der Befunde. Was bedeuten nun die von mir beschriebenen eigenthümlichen Bilder? Auf dieselben fällt Licht, wenn wir sie mit den in meiner Tritonarbeit gegebenen Abbildungen vergleichen, welche ich auf Taf. XIV (Fig. 1—5) nachzusehen bitte. Dieselben machen freilich auf den ersten Blick einen etwas abweichenden Eindruck; doch beruht dies allein auf dem Hervortreten des einen untergeordneten Momentes, dass beim

---

<sup>1)</sup> Götte, Beiträge etc. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XV. Taf. X. Fig. 47 u. 48.

Triton und beim Frosch die Ausgangsbildungen etwas verschiedene sind, indem dort der Chordaentoblast eine einfache Schicht cylindrischer Zellen ist (Fig. 1), hier aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Elemente zusammengefügt ist (Fig. 3). Hiervon und von den daraus sich weiter ergebenden Verschiedenheiten abgesehen, ist die Uebereinstimmung in der Umbildung des Chordaentoblasts beim Triton und beim Frosch eine ziemlich vollständige. Man vergleiche zunächst Figur 3 der beiden Arbeiten mit einander. In beiden Fällen ist die Chordaanlage vom äussern Keimblatt durch eine bogenförmige Linie abgegrenzt, von deren beiden Enden eine verticale Spalte nach abwärts geht und eine Trennung gegen den Mesoblast bewirkt. Die Trennung ist aber noch eine unvollständige, denn am unteren Ende der Spalte sehen wir bei Triton die cylindrischen Zellen des Chordaentoblasts in das parietale Blatt des Mesoblasts umbiegen. Auch beim Frosch fehlt ein derartiger Zusammenhang nicht, nur dass er etwas seitlich von der Chordaanlage an die mit einem Stern bezeichneten Stellen verlegt ist. Dies rührt daher, dass die verticalen Spalten an ihrem unteren Ende rechtwinkelig umbiegen, was bei Triton nicht der Fall ist, sich noch eine kleine Strecke weit in horizontaler Richtung fortsetzen und dadurch bis zu der kleinen Communicationsstelle (\*) eine Schicht cubischer Zellen vom Mesoblast abtrennen. Da nun bei Triton ohne Frage die 2 verticalen Spalten durch eine Einfaltung des Chordaentoblasts zur Bildung der zwei Chordafalten entstanden sind, werden wir auch beim Frosch die Ursache für die zwei verticalen, nach unten horizontal umbiegenden Spalten in einer Einfaltung zu suchen haben. Der Faltenrand würde dann an den Stellen \* liegen, wo die cubische Zellenlage in den Mesoblast übergeht. Bei Triton würden wir ein ähnliches Bild wie beim Frosch gewinnen, wenn wir uns die 2 Chordafalten verlängert und dann noch eine Strecke weit in horizontaler Richtung umgebogen denken. Ferner besteht in beiden Fällen ein Zusammenhang zwischen Darmentoblast und Mesoblast. Von ganz nebensächlicher Natur und aus der verschiedenen Beschaffenheit der Zellen zu erklären ist der Unterschied, dass bei Triton die Chordaanlage an ihrer unteren Fläche in Folge des Einfaltungsprocesses mit einer Furche versehen ist, während eine solche beim Frosch kaum angedeutet wird.

Zur Beurtheilung des nächst weiter entwickelten Stadiums vergleiche man Figur 4 (Triton) und Figur 2 mit einander. Hier hat sich sowohl beim Triton als beim Frosch der Mesoblast vom Darm-

und Chordaentoblast abgetrennt und es sind die ursprünglichen Communicationsstellen (\*) nur noch schwach angedeutet.

Auf einem dritten Stadium endlich (Fig. 5 u. Fig. 4) sehen wir die Scheidung ganz vollzogen und Darm- und Chordaentoblast verschmolzen. Beim Triton und beim Frosch können jetzt die Querschnittsbilder die Vorstellung erwecken, als sei die Chordaanlage durch eine Verdickung des Darmdrüsenblattes gebildet worden.

Nachdem wir so im wesentlichen eine Uebereinstimmung der Befunde bei beiden Vertretern der Amphibien dargezogen haben, werden wir auch zu derselben Erklärung greifen und die Abtrennung der Chorda vom mittleren Keimblatt auf einen Einfaltungsprocess zurückführen müssen, da nur so die von mir geschilderten Bilder sich verstehen lassen. Für den Frosch ist hierbei als eine Besonderheit die Erscheinung anzuführen, dass die zwei Chordafalten grösser werden und sich eine Strecke weit seitlich über den Bereich eines compacten mittleren Theils hinaus horizontal umbiegen; der mittlere Theil allein wird zur Chorda, während ein anderer Theil des Chordaentoblastes einen mittleren Streifen an der Decke des Darmkanals bildet und sich so zum Darmentoblast ergänzend hinzugesellt. Beim Triton dagegen schien mir der dorsale Verschluss des Darmkanales allein durch das Vorwachsen der zwei Darmfalten nach der Mittellinie zu bewirkt zu werden ohne Betheiligung von Zellen des Chordaentoblasts.

## 2. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus.

Nach Untersuchung der Rückenfläche des Embryo sei jetzt noch unser Augenmerk auf den Blastoporus und seine nächste Umgebung gerichtet. Figur 6 auf Tafel XVI zeigt uns einen Frontalschnitt durch den ungemein engen Blastoporus, welcher von dem entsprechend verkleinerten Dotterpfropf ganz ausgefüllt wird. Die Urmundlippen sind verdickt und lassen uns wieder einen Zusammenfluss aller drei Keimblätter wahrnehmen. Das Darmblatt hört schon in einiger Entfernung vom Urmund auf an einer Stelle (\*), welche öfters in einer recht auffälligen Weise durch eine Einkerbung bezeichnet wird, und schlägt sich hier in die ihm anliegende Zellenlage des mittleren Keimblattes um. Die Oberfläche der Urmundlippen wird, wo sie an den Dotterpfropf angrenzt, von einer besondern Lage regelmässig cubischer Zellen, die pigmentirt sind, eingenommen. Man kann sich verleiten lassen, dieselbe als eine Fortsetzung des Darmblattes zu betrachten,

was nicht richtig ist, denn sie hört an der oben erwähnten Einkerbung auf; vielmehr ist sie nichts anderes als eine Fortsetzung der Deckschicht des Ektoblasts noch eine Strecke in den Urmund hinein, woselbst ihre Elemente im Vergleich zu den an der freien Oberfläche des Eies gelegenen an Höhe zunehmen.

Der Mesoblast hat jetzt vom Urmund aus schon fast die ganze Oberfläche des Eies umwachsen (Taf. XIV, Fig. 1) mit Ausnahme einer kleinen vorn und ventral gelegenen Gegend, wo sich die beiden primären Keimblätter berühren. An Schnitten, die durch den Urmund und diese Gegend zugleich hindurch gehen, erscheint er als eine vollständig paarige Anlage, deren zwei Hälften hinten durch den Eingang in den Urdarm, nach vorn durch die zweiblättrige Gegend des Keims geschieden sind.

In geringer Entfernung einerseits vor, andererseits hinter dem Urmund sind die Frontal-Schnitte Taf. XVI, Fig. 7, 8 und 5 angefertigt. Der erstere ist durch die vordere Urmundlippe hindurchgelegt und entspricht daher der im vorigen Kapitel beschriebenen Figur 9 (Tafel XV) eines jüngeren Stadiums. In der Mitte wird die Decke des Urdarms durch eine einzige Zellenmasse eingenommen, welche den Uebergang des Ektoblasts in den Chordaentoblast vermittelt und besonders nach dem Darmraum zu schwarz pigmentirt ist. Seitlich davon sind die 3 Keimblätter durch zwei Spalten deutlich von einander abgegrenzt, wobei der einschichtige Darmentoblast durch seine pigmentfreien Dotterzellen wieder auffällt. Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 8), welcher der Gegend unmittelbar vor dem Umschlagsrand entspricht, ist in der mittleren Zellenmasse eine Sonderung erfolgt, indem der Ektoblast sich auch in der Mitte, wenn schon nur durch eine etwas unbestimmtere Contour, absetzt. Desgleichen machen sich auch schon ein wenig die Contouren bemerklich, durch welche sich die Chordanlage (*ch*) vom Mesoblast zu scheiden beginnt. Sie erscheint als ein halbcylindrischer Zellenstrang und hängt unmittelbar mit einer Schicht cylindrischer Pigmentzellen zusammen, welche die Decke des Urdarms bilden. Diese Schicht dehnt sich über die Chordanlage hinaus nach links und rechts aus und ist an der Stelle, wo sie durch eine kleine Furche (\*) vom Darmentoblast getrennt ist, gleich dieser vom Mesoblast nicht abzusondern.

Aus derartigen Befunden müssen wir wieder schliessen, dass am Urmundrand der Ektoblast in das Innere der Embryonalform hineinwuchert und hier einerseits in einen Mittelstreif ihrer dorsalen Wand übergeht, der den Darm nach oben als Chordaento-

blast begrenzt, andererseits sich in den Mesoblast continuirlich verfolgen lässt. Dadurch, dass dann in geringer Entfernung vom Urmund sich die Chorda anzulegen beginnt, wird der Mesoblast bis auf eine kleine Stelle ausser Zusammenhang mit den übrigen Keimblättern gebracht. Wie sich diese Stelle noch eine Zeit lang markirt und allmählig schwindet, haben wir schon an den in grösserer Entfernung vom Blastoporus angefertigten Schnitten gesehen, welche bei Betrachtung der Rückenregion (Fig. 3, 2, 4) ihre Beschreibung gefunden haben.

An Frontalschnitten durch den Theil des Eies, welcher nach rückwärts vom Blastoporus folgt (Fig. 5), überzeugen wir uns wieder, dass der Mesoblast sich hier anders als im Rückentheil entwickelt, nämlich als eine einzige Zellenmasse, welche durch eine zusammenhängende Schicht von Dotterzellen von einer ventralen kleinen Aussackung des Darmraums getrennt ist und weiter ventralwärts von der Dottermasse bedeckt wird.

Sagittalschnitte lehren endlich (Taf. XIV, Fig. 11), dass an der ventralen Lippe des Urmunds der Mesoblast (*Me*) sich nicht vom Ektoblast und Entoblast sondern lässt, weil er von hier aus zwischen beide hinein gewuchert ist. In diesem nach rückwärts gelegenen und etwas anders sich entwickelnden Theil des Mesoblasts geschehen keine Schritte zur Anlage der Chorda. Letztere bildet sich auf diesem Stadium und was gleich schon bemerkt werden mag, auch in der Folgezeit nur vor dem Blastoporus in der Gegend, wo sich der Mesoblast paarig, durch den Chordaentoblast getrennt, anlegt.

### Drittes Kapitel.

Bei der Betrachtung älterer Embryonen wollen wir denselben Gang der Darstellung wie im zweiten Kapitel einhalten, uns zuerst mit den Veränderungen an der Rückenfläche des Embryo und namentlich mit der Entwicklung der Chorda beschäftigen, und dann den Vorgängen in der Umgebung des Blastoporus unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

#### 1. Rückenfläche des Embryo.

An Eiern, deren Medullarwülste sich deutlich von der Oberfläche abheben und eine flache, ziemlich breite Furche umsäumen (Taf. XIV, Fig. 6), haben mir Querschnitte Bilder geliefert, welche uns über die Entwicklung der Chorda in einer sehr klaren und überzeugenden Weise belehren und zu einer weiteren Bestätigung der

schon im zweiten Kapitel gewonnenen Ansichten dienen. Während am Kopfende des Embryo die Chorda schon als vollständig isolirtes Organ angelegt ist, finden wir, weiter nach rückwärts, successiv jüngere Entwicklungsstadien, so dass wir uns auch an diesen und sogar noch an viel älteren Embryonen über die Genese der Chorda unterrichten können.

Einen Schnitt durch das Kopfende der Chorda gibt Taf. XVI, Fig. 10. Die Chorda erscheint hier als ein runder und scharf abgesetzter Strang, zu dessen beiden Seiten der Mesoblast zu den Urwirbelpalten verdickt ist, um dann in einiger Entfernung schliesslich auf nur zwei Zellschichten verdünnt zu werden. Der Entoblast ist eine einfache Zellenlage, welche unterhalb der Chorda und in nächster Nähe derselben sehr kleine und zum Theil ganz abgeplattete Elemente enthält. Diese (*Enc*) sind zugleich schwarz pigmentirt, wodurch sie sich von den alsbald folgenden, etwas grösseren Dotterzellen (*End*) unterscheiden. Auch das darüber gelegene äussere Keimblatt bietet einiges Bemerkenswerthe dar. Die zu einer Rinne eingebogene Medullarplatte lässt die Stricker'sche Grund- und Deckschicht deutlich erkennen, erstere aus zwei Lagen lang spindlicher Zellen, letztere aus einer einzigen Schicht cubischer Zellen gebildet; sie setzt sich so in ihrem ganzen Zellengefüge vom übrigen Ektoblast ab. Dieser ist zu beiden Seiten der Medullarplatte, also im Bereich des äusseren Blattes der Medullarfalten, verdickt und wird erst dann auf 2 Zellenlagen, auf eine Grund- und eine Deckschicht, reducirt. Im verdickten Theil nun sieht man beiderseits der Medullarplatte und nur durch einen Spaltraum von ihr getrennt zwei Massen ovaler Zellen, die sich von 2 Lagen darüber hinziehender Ektoblastzellen als etwas besonderes unterscheiden. Auf dem Querschnitt schieben sie sich keilförmig bis zum Umschlagsrand der Medullarfalten empor. Das ganze gleicht in hohem Grade den Abbildungen, welche His<sup>1)</sup> von der Entwicklung der Spinalganglien beim Hühnchen gegeben hat; auch glaube ich, dass wir beim Frosch auf diesem frühen Stadium schon derartige Anlagen vor uns haben. Wenn dies der Fall ist, dann sprechen die Bilder zu Gunsten der von His vertretenen Ansicht, dass sich die Ganglien nicht direct aus dem oberen Theil des Medullarrohrs, sondern aus dem an die Medullarplatten angrenzenden Streifen des Ektoblasts entwickeln.

<sup>1)</sup> His, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1879.

Der Beschreibung zweier Entwicklungsstadien der Chorda lege ich die Figuren 9 und 11 (Taf. XVI) zu Grunde. Die erstere stellt einen Schnitt etwa durch die Mitte der Medullarplatte dar, zu deren beiden Seiten im Ektoblast wieder zwei Zellenaggregate als Spinalganglienanlagen zu bemerken sind. Die Chordaanlage ist nur gegen die Medullarplatte und die zwei Mesoblasthälften abgegrenzt, nach unten, wo eine besondere als Darmdrüsenblatt zu deutende Zellenlage fehlt, nimmt sie noch selbst an der Begrenzung des Urdarms Theil und enthält hier eine kleine Furche. Ihre untere Zellenlage setzt sich nach links und rechts in eine einfache aus kurz cylindrischen und stark pigmentirten Zellen gebildete Lage (*Enc*) fort, welche durch horizontale Umbiegung desselben Spaltes, durch den sich die Chorda seitlich abgrenzt, gleichfalls deutlich vom Mesoblast getrennt ist. Doch nur auf eine sehr kleine Strecke. Denn das pigmentirte Blatt biegt alsbald um, indem sich seine Zellen mit ihrer Längsaxe erst schräg und dann quer stellen, und verschmilzt an einer Stelle (\*), welche sich nach unten durch eine kleine Furche noch ausserdem markirt, mit dem mittleren Keimblatt. Seitlich grenzt an die Furche das einschichtige Darmdrüsenblatt an und ist hier gleichfalls, indem es umbiegt, mit dem Mesoblast verschmolzen, von welchem es sich sonst durch einen Spalt mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit absetzt. Auch setzt es sich ausserdem noch dadurch ab, dass es unpigmentirt ist bis auf den Umschlagsrand (\*), wo immer einige stark pigmentirte Zellen den Uebergang vermitteln.

Noch deutlicher markiren sich alle diese Verhältnisse an dem noch rückwärts gelegenen Schnitte (Fig. 11), welcher durch einen Theil des Embryo hindurchgeht, wo sich die Medullarwülste noch nicht erhoben haben. Die Medullarplatte ist daher flach ausgebreitet, kennzeichnet sich als verdickte Partie des Ektoblasts sowie durch spindlige Beschaffenheit ihrer Zellen und wird durch die Rückenrinne in zwei Hälften gesondert. Von dem vorherbeschriebenen Schnitt unterscheidet sich unsere Figur 11 erstens darin, dass das pigmentirte Zellenblatt, welchem die Chordaanlage mit ihrer unteren Seite aufsitzt, etwas breiter ist und den Boden einer breiten flachen Furche abgibt. Die Ränder derselben kommen dadurch zu Stande, dass das Darmdrüsenblatt an der Stelle (\*), wo es in den Mesoblast umbiegt, nach unten einen Vorsprung bildet. In dieser Weise wird einerseits der Ort, wo der Zusammenhang des Chorda- und des Darmentoblasts mit dem mittleren Keimblatt stattfindet, für den Beobachter auffälliger, andererseits

tritt ihm die Chorda mit dem ihrer unteren Fläche verbundenen Zellenblatt oder der Chordaentoblast noch mehr als etwas vom Darmdrüsenblatt verschiedenes entgegen.

Eine Serie ähnlicher und nicht minder klarer Bilder gewinnt man bei Untersuchung noch älterer Embryonen, sowohl solcher, bei welchen die Medullarwülste weit erhoben sind, als solcher, bei welchen sie sich zum Verschluss zusammen neigen und solcher, bei denen sich das Kopfende vom Rumpfe abzuschneiden beginnt.

Da Organe, wie das Medullarrohr, die Chorda etc. sich während der ersten Perioden des Embryonallebens an ihrem hinteren Ende continuirlich weiter entwickeln, so hängt es nur davon ab, dass man durch die entsprechenden Regionen der verschieden alten Embryonen Schnitte hindurchlegt, um im Wesentlichen identische Bilder zu erhalten. Man kann also den Bildungsvorgang der Chorda, worauf ich schon bei der Untersuchung des Triton aufmerksam gemacht habe, ebensowohl bei ziemlich weit ausgebildeten Embryonen mit geschlossenem Nervenrohr, als auch bei solchen mit eben erst sich markirender Primitivrinne feststellen. Nur vollzieht derselbe sich später in einem immer kleiner werdenden Bezirke. Und so verweise ich jetzt noch um jeden Zweifel an der Richtigkeit der von mir vertretenen Auffassung der Chordabildung zu heben, auf die Figuren 3 und 4, sowie auf die Figuren 8—11 auf Tafel XVII.

Die Figuren 4 und 3 sind nach Schnitten gezeichnet, welche bei Embryonen, deren hoch erhobene Medullarwülste eine tiefe Furche umgrenzen, in geringer Entfernung vor dem Blastoporus angefertigt sind. Hier ist das Rückenmark auch noch in seiner Entwicklung zurück und stellt eine gekrümmte Platte mit weiter Furche dar. Die Chorda bildet auf dem Querschnitt einen verdickten Strang, der sich, wenn wir nach dem vorliegenden Bild (Fig. 4) allein urtheilen wollten, in der Medianlinie vom Darmdrüsenblatt aus entwickelt zu haben scheint. Doch ist dieser mittlere zur Chorda verdickte Theil des Darmdrüsenblatts, da er aus kleinen pigmentirten Elementen besteht, von dem seitlich angrenzenden Theil, einer einfachen Lage grosser pigmentfreier Zellen, unterschieden. Auch fällt an seiner unteren Fläche eine in die Chordaanlage eindringende Rinne in die Augen.

Auf einem der weiter nach rückwärts folgenden Schnitte (Fig. 3) sieht man dann plötzlich an der Stelle (\*), wo vorher die Chordaanlage in das eigentliche Darmdrüsenblatt überging, den Zusammenhang zwischen beiden gelöst. Die unterste in einer bo-

genförmigen Linie den Darmraum begrenzende Zellschicht der Chordaanlage biegt jetzt in den Mesoblast um und ist durch eine kleine Einkerbung (\*) vom Darmdrüsenblatt (*End*) getrennt. Dieses springt nach unten in Form einer Lippe vor und ist gleichfalls an der Einkerbung (\*) mit dem Mesoblast verschmolzen, während es sonst von ihm überall durch einen deutlichen Spalt getrennt ist. Auffällig ist noch an unserer Figur 3, dass nach oben die Chordaanlage von der Medullarplatte nicht scharf abgegrenzt ist, wodurch ein Bild entsteht, welches an Befunde aus der Entwicklung amnioter Wirbelthiere erinnert. Die Erklärung für diese unvollkommene Trennung ergibt sich leicht, wenn ich bemerke, dass wir mit unsern Schnitten schon in die Gegend der dorsalen Blastoporuslippe gelangt sind, in eine Gegend, in welcher Ektoblast und Chordaentoblast in einander umbiegen und also auch die sich aus ihnen bildenden Organe, Nervenrohr und Chorda, in einer kurzen Verbindungsstrecke zusammenhängen. Der Mesoblast ist im hinteren Ende dieser Embryonen gegen früher auffallend verdickt.

Die Schnitte 8—11 rühren von einem Embryo her, dessen Kopfende sich bereits durch eine deutliche Furche vom Rumpfe abzugrenzen beginnt. Im hinteren Drittel dieses Embryo gewinnen wir Bilder von der Chordaanlage, welche der Figur 4 des vorausgegangenen Stadiums entsprechen. In Figur 8 zum Beispiel ist die Anlage des Rückenmarks schon zu einem Rohr umgestaltet, dessen Höhlung noch nach Aussen durch einen engen Spalt communicirt. Unter dem Rückenmark erscheint die Chorda als eine strangförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes. Auch finden wir die Chordarinne wieder und die schon früher hervorgehobenen Verhältnisse in der verschiedenen Pigmentirung der Zellen.

Wer jetzt von hier aus die Schnittserie nach dem Kopfende des Embryo zu durchmustert, kann das allmälige Selbständigwerden der Chorda verfolgen und wird hierbei bemerken, wie zwei von links und rechts eindringende Spalten die Chordaanlage von der untersten den Darmraum begrenzenden pigmentirten Zellenlage abschnüren. Der Abschnürungsprozess ist in Figur 9 beendet, welche nach einem Querschnitt etwa durch die Mitte des Embryo gezeichnet ist. Die allseitig abgegrenzte Chorda liegt mit ihrer unteren Fläche einer rinnenförmigen Vertiefung des Darmdrüsenblattes fest auf. Letzteres ist unter ihr ausserordentlich verdünnt und aus ganz abgeflachten pigmentirten Zellen zusammengesetzt.

Mehr im vorderen Bereich des Embryo werden die Entoblastzellen unter der Chorda erst cubisch, dann in der Kopfreion cylindrisch und setzen sich dabei von der unteren Fläche der Chorda durch einen grösseren Spaltraum schärfer ab. (Fig. 10 u. 11).

Die Figur 11 bietet noch einen Befund dar, welchen ich, obwohl er zum Thema dieser Arbeit nicht gehört, doch nicht unerwähnt lassen will. Es handelt sich um die Entwicklung der Ganglien, welche zu beiden Seiten der Anlage des Nervenrohrs zu beobachten sind. Wo auf der Höhe der Medullarwülste Hornblatt und Medullarplatte in einander umbiegen, nehmen die Spinalganglien von der Uebergangsstelle aus ihren Ursprung und erstrecken sich von hier als zwei wohl isolirte Zellenstreifen zwischen den zwei Lamellen der Falte nach abwärts, bis sie mit ihren freien Enden auf die oberen Kanten der Urwirbelplatten stossen. Das Bild ist in mancher Beziehung ein Pendant zu den von His gegebenen Figuren.

Literatur. Bei Durchsicht der Literatur, welche über die Entwicklung der Chorda bei den Anuren handelt, treffen wir auf die einander entgegen stehenden Angaben von Calberla und Götte. Beide Forscher haben schon ähnliche Befunde wie die von mir beschriebenen erhalten, beide aber in sehr unvollständiger Weise, so dass sie auch beide und zwar Götte mehr als Calberla zu keiner richtigen Erklärung gelangt sind.

Gestützt auf eine Reihe von Durchschnitten durch das hintere Ende schon weit entwickelter Embryonen von *Rana* und *Bombinator* nimmt Calberla an, dass bei den Anuren ähnlich wie bei *Petromyzon* das primitive innere Keimblatt sich längs eines Mittelstreifens anders entwickle als zu beiden Seiten. In der Medianebene lässt er es sich zur Chorda umbilden, seitlich dagegen in Mesoblast und sekundären Entoblast trennen. Bei dem sich vollziehenden Differenzirungsprocess lässt er ferner die Chorda sich zuerst von dem zum Mesoblast werdenden Theil des primären Keimblatts loslösen, dagegen noch eine Zeit lang mit dem sekundären Entoblast zusammenhängen. Hierzu gibt Calberla eine ähnliche Abbildung wie unsere Figur 4 und 8 auf Taf. XVII. Die vollständige Isolirung der Chorda soll sich nach Calberla in der Weise vollziehen, dass die Mesoblastzellen sich vermehren und gegen die Stelle vorbuchen, wo die Chordaanlage mit dem sekundären Entoblast zusammenhängt. Durch diesen Vorgang soll der Zusammenhang gelöst werden, und gleichzeitig soll nun der sekundäre Entoblast unter

der Chordaanlage hinwachsen und sie von der Begrenzung des Darmraums ausschliessen. Calberla hat also Recht, wenn er sich die Chorda nicht aus dem Mesoblast entwickeln und wenn er sie eine Zeit lang mit dem Entoblast verbunden sein lässt, aber es ist nicht richtig, wenn er einen primären Entoblast annimmt, der sich beiderseits der Mittellinie in Mesoblast und secundären Entoblast spalten soll, oder wenn er die Chordabildung als Abspaltung bezeichnet, oder wenn er die beiden Hälften des secundären Entoblasts von der Chorda abgetrennt werden und sie darauf unter ihr zusammenwachsen lässt. Uebersehen hat er die Stellen(\*), wo beiderseits der sich entwickelnden Chorda der Zusammenhang der Zellenlagen, welche den Darmraum begrenzen, mit dem Mesoblast stattfindet.

In letzterer Hinsicht hat Götte einige richtigere Beobachtungen gemacht und Bilder veröffentlicht, welche sehr an einige Figuren meiner Arbeit erinnern, aber in seinen Deutungen schlägt er zugleich einen Weg ein, auf welchem ich ihm nicht zu folgen vermag. Bezeichnet er doch die hier in Frage kommenden Befunde, auf welche ich in meiner Darstellung einen grossen Werth gelegt habe, als nur gelegentliche Besonderheiten in der Umgebung der Wirbelsaite, welche einseitig verwerthet, irrthümliche Ansichten hervorrufen könnten.

Von Interesse ist es, in Götte's Arbeit die Beschreibung zu lesen, welche er von zwei Durchschnitten (Fig. 50 u. 51) durch einen Embryo mit breiter Medullarfurche gibt. Da sie mir ein Beweis ist für die Richtigkeit der Beschreibung meiner Figuren 9 und 11 auf Tafel XVI, lasse ich Götte's eigene Worte hier folgen und verweise zum Vergleich auf die angeführten Figuren meiner Arbeit: „Der aus der Mitte des Rumpfes stammende Schnitt zeigt eine völlig gesonderte, wenn auch dem Darmblatt anhängende Wirbelsaite. Dieser Mitteltheil des Darmblattes ist aber auf der einen Seite in geringer Entfernung von der Wirbelsaite durch eine Lücke von dem peripherischen Darmblatttheile völlig getrennt, wobei ein nach unten vorragender Theil der Segmentplatte sich in jene Lücke einkeilt. Auf der anderen Seite erscheint eine solche Trennung gewissermaassen vorbereitet; in anderen ebenso alten oder älteren Embryonen findet sich die erwähnte Lücke auch beiderseits, aber immer in ganz beschränkten Abschnitten des Rumpfes“.

Und wie erklärt nun Götte diese so interessanten und wichtigen Befunde, von denen er noch ausserdem erwähnt, dass sie

auch auf einem früheren Stadium wenigstens andeutungsweise zu sehen gewesen wären? „Da die Segmentplatte“ fährt er in seiner Darstellung fort, „im Uebrigen durch eine klaffende Spalte vom Darmblatt getrennt ist und nur an den bezeichneten Stellen sich in dasselbe einkeilt, so liegt die Vermuthung nahe, dass in der That ihre betreffende stumpfe Kante durch Druck jene Continuitätstrennung des Darmblattes verursachte, indem dieses in Folge seiner festen Verbindung mit der Wirbelsaite in einer gewissen Spannung erhalten wurde, also jenem Drucke nicht ausweichen konnte.“

Ferner beschreibt Götte Bilder, wie meine Fig. 10 (Taf. XVI), in welcher die Chorda sich eben von der unteren dünnen Zellenlage abgeschnürt hat. Er lässt hier die Chorda mit einer unteren Kante in das Darmblatt eingekeilt sein und erklärt solche Befunde ebenfalls wieder durch Druck der Segmentplatten, welche die Zellen des Darmblattes unter der Chorda auseinander ziehen sollen, zuweilen bis zur Bildung eines vollständigen Spaltes unter der Chorda. Alles dieses hält Götte für rein zufällige und abnorme, eigenthümliche Bildungen, welche erst einige Zeit nach der ersten Sonderung der Wirbelsaite beginnen und mit der Entwicklung der Embryonen statt abzunehmen, fortschreiten, um zuletzt wieder zu verschwinden. Mit der eigentlichen Bildung der Wirbelsaite, des mittleren und des unteren Keimblattes sollen sie überhaupt in keinem Zusammenhange stehen.

Wie sehr Götte in seiner vorgefassten Meinung, welche er sich früher über die Entstehung der Chorda gebildet hatte, befangen ist, trotzdem er sich auf einer richtigen Fährte befand, ergibt sich auch noch aus der Art und Weise, wie er sein Endresultat zieht. „Aus den voranstehenden Untersuchungen geht nun meines Erachtens auf das Evidenteste hervor, dass das mittlere Keimblatt der ungeschwänzten Amphibien sich zuerst in continuirlicher Schicht vom Darmblatte sondert, und erst darauf, aber immerhin schon an den noch kugeligen Embryonen, die Chordaanlage durch die Trennung des medianen Theils des mittleren Keimblattes (Axenstrang) von dessen Seitentheilen (Segmentplatten) entsteht“.

Wer dem Gang meiner Untersuchung bisher gefolgt ist, wird sich gewiss überzeugt haben, dass wir es in der von mir beschriebenen Reihe der Erscheinungen nicht mit Abnormitäten, wie Götte will, sondern mit durchaus normalen Befunden zu thun haben, welche auf die Entwicklung der Organe Licht werfen.

Denn man erhält dieselben erstens an jedem mit einer Rückenrinne versehenen Embryo, deren ich viele mikrotomirt habe, und zweitens beobachtet man sie an Embryonen des verschiedensten Alters, wenn man diejenigen Strecken des Körpers untersucht, an welchen die bereits vorn angelegten Organe in die Länge weiter wachsen. Als eine solche Wachsthumzone aber ist laut zahlreicher Beobachtungen aus den verschiedensten Wirbelthierclassen das hintere Ende der Embryonen zu bezeichnen. Ferner schliessen sich die von mir beschriebenen Stadien stets in ganz regelmässiger Folge an einander an, so dass sie sich als Glieder einer Entwicklungsreihe nothwendiger Weise ergeben. Götte hat offenbar die auf Schnittserien eintretenden Veränderungen nicht Schritt für Schritt verfolgt, sondern nur einzelne Bilder herausgegriffen. Ganz unbegründet aber ist seine Erklärung der von ihm mitgetheilten Befunde, seine Angabe, dass durch Druck der Segmentplatten das Darmdrüsenblatt stellenweise auseinandergerissen werde. Alles in Allem erblicke ich in den Bildern, welche ich in diesem Abschnitte auch von älteren Embryonen beschrieben habe, sowie selbst in manchen Einzelheiten der Darstellung von Götte und Calberla nur eine Bestätigung der Ansichten, welche ich im Resumé des zweiten Kapitels über die Entwicklungsweise der Chorda bei den Anuren gegeben habe.

## 2. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus.

Wenn sich bei den Froscheiern die Medullar-Wülste erheben, verändert der Blastoporus seine Gestalt, indem die vorher runde Oeffnung zu einem schmalen Spalt wird, der mit der Medianebene des Körpers zusammenfällt (Taf. XIV, Fig. 6). Schnitte durch diese Gegend liefern uns jetzt Bilder, die uns auf das deutlichste und viel besser als auf früheren Stadien den Zusammenhang des mittleren mit den beiden primären Keimblättern constataren lassen.

Die Figuren 12—14 auf Tafel XVI sind dem hinteren Ende von Embryonen entnommen, über deren Chordaentwicklung uns die Figuren 9—11 bereits schon Aufschluss gegeben haben. In der Figur 12 liegen die beiden verdickten Urmundlippen so dicht zusammen, dass ihre Flächen sich zum Theil unmittelbar berühren und nur eine schwarz pigmentirte Linie die Trennung andeutet. Sie bestehen aus zahlreichen kleinen Zellen, welche nach der freien Fläche zu von einer Schicht cylindrischer Zellen, deren pe-

ripheres Ende besonders stark pigmentirt ist, bedeckt werden. Letztere Schicht biegt nach aussen in die Deckschicht des Ekto-blasts um, der beiderseits vom Urmund eine Zellenwucherung (*N*) als erste Anlage der Medullarplatte erkennen lässt. Vermittelt der Zellenmasse der Urmundlippe hängt das äussere Keimblatt mit dem mittleren in breiter Ausdehnung zusammen.

Nach dem Darmraum zu ist die innere Fläche der Urmundlippe eine Strecke weit zu beiden Seiten des Spaltes vom Darmdrüsenblatt nicht überzogen. Dieses beginnt erst an der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle als eine einfache Schicht heller Zellen und bedingt da, wo es an die Urmundlippe anstösst, einen wohl ausgeprägten lippenartigen Vorsprung, welchen wir zur bequemeren Verständigung im Folgenden als Entoblastlippe (*EL*) bezeichnen wollen. Dieselbe ist meist schwarz pigmentirt und lässt uns deutlich erkennen, wie hier die Zellen des Darmblattes unmittelbar in die angrenzende Schicht des Mesoblasts übergehen, während sonst zwischen beiden Keimblättern ein nicht zu übersehender Spalt existirt. Zuweilen dringt noch an der Stelle, wo Urmund- und Entoblastlippe zusammentreffen, eine schwarz pigmentirte Trennungslinie in das mittlere Keimblatt hinein, wie auf der rechten Seite unserer Figur 12 zu bemerken ist.

Bei der ausserordentlichen Deutlichkeit, mit welcher sich dem Beobachter die beschriebenen Verhältnisse darbieten, kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass im Umkreis des Blastoporus das mittlere Keimblatt einerseits in das äussere, andererseits in das innere Keimblatt übergeht und zwar beiderseits mit einem lippenartigen Vorsprung. Man stelle sich nun vor, dass durch einen Zug an der Urmund- und an der Entoblastlippe das mittlere Keimblatt in eine parietale und eine viscerele Lage, wie es später geschieht, gespalten und auseinander gezogen würde. Dann würde man jederseits zwei Falten erhalten, eine jede aus 2 Blättern zusammengesetzt, die an dem entsprechenden Lippenrande in einander umbiegen. Die Spalten zwischen ihnen oder die späteren Coelomhöhlen würden sich in der Umgebung des Urmunds in den Darmraum öffnen.

Wenn man nun von hier die Schnittserie kopfwärts weiter verfolgt, so sieht man zunächst den spaltförmigen Blastoporus sich schliessen und durch Vereinigung beider Lippen zwischen Aussen- und Innenfläche des Keims eine mediane ungetheilte Zellenmasse entstehen. Dann sieht man die letztere in eine äussere und eine innere Lage gespalten werden. Die äussere ist der schon

zur Medullarplatte verdickte und mit der Rückenrinne versehene Ektoblast, die innere Lage aber ist der Chordaentoblast. Derselbe nimmt zwischen den zwei auch hier sichtbaren Entoblastfalten, welche in derselben Breite wie früher von einander entfernt sind, an der Begrenzung des Darms Theil. Nur in nächster Nähe des Blastoporus hängt er mit dem Mesoblast continuirlich zusammen und grenzt sich schon in geringer Entfernung von ihm als Chordaanlage in der Weise ab, wie es oben nach Figur 11 (Taf. XVI) beschrieben wurde.

Anders gestalten sich die Verhältnisse nach rückwärts vom Blastoporus. An dem hinteren Ende desselben beobachtet man (Fig. 14), dass zuerst die Zellenlagen nach dem Innenraum des Eies zu verbunden sind, während von aussen noch ein tiefer Spalt zwischen sie eindringt, dass bald auch dieser verschwindet und dass alsdann die mediane Zellenmasse (Fig. 13) vollständig in drei Blätter gesondert wird. Nach hinten vom Blastoporus entwickelt sich also der Mesoblast zum Unterschied vom praeoralen Theil desselben als eine einzige unpaare Anlage und wird nach dem Darne zu von grossen Dotterzellen bedeckt.

Eine Reihe ganz ähnlicher und nicht minder instructiver Befunde gewinnt man bei Untersuchung noch älterer Embryonen, welche ein schon ziemlich geschlossenes Medullarrohr aufweisen und das Kopfbende mehr oder minder scharf abgesetzt haben. Der Schnitt durch den spaltförmigen Blastoporus (Taf. XVII, Fig. 1) zeigt uns wieder die doppelte Lippenbildung, welche für das richtige Verständniss der Mesoblastentwicklung beim Frosch von maassgebender Bedeutung ist, auf das schärfste ausgeprägt. Er zeigt uns an der Stelle, wo sich Urmund- und Entoblastlippe (*El*) aneinander legen, den unmittelbaren Uebergang der beiden primären Keimblätter in das mittlere. In geringer Entfernung vom Blastoporus ist der Ektoblast nur aus 2 Zellenanlagen, der Grund- und der Deckschicht gebildet, um sich in seiner unmittelbaren Umgebung durch Wucherung der Grundschicht stark zu verdicken. Dadurch springt die Umrandung des spaltförmigen Blastoporus über die Oberfläche ein wenig in Form zweier Wülste vor, welche die directe Verlängerung der Medullarwülste nach rückwärts sind. Wir können daher sagen, dass bei älteren Embryonen der Blastoporus immer mehr von den sich nach rückwärts ausdehnenden Medullarwülsten umwachsen wird und an das hintere Ende des sich entwickelnden Nervenrohrs zu liegen kommt. Das ergibt sich

noch deutlicher aus der Untersuchung der nächsten sich nach vorn anschliessenden Schnitte.

In Figur 2 ist durch Verschluss des Blastoporus eine mediane Zellenmasse entstanden, welche nach unten nach dem Darm zu von den beiden vorspringenden Entoblastlippen (*El*) umgrenzt wird. Von aussen dringt eine tiefe Furche in sie ein, welche von den Medullarwülsten umgeben wird; diese sind nur lateralwärts vom Mesoblast durch einen Spalt geschieden, in der Mitte hängen sie noch mit der medianen Zellenmasse zusammen, welche das Material zur Chordabildung liefert.

In der Figur 3 endlich, welche sich unmittelbar an Figur 2 anschliesst und schon früher bei Gelegenheit der Chordabildung besprochen wurde, ist die mit tiefer Furche versehene Anlage des Rückenmarks noch deutlicher abgegrenzt, seitlich durch 2 Spalten vom Hornblatt, nach unten vollständig vom Mesoblast und nur median ist die Abgrenzung von der Chordaanlage eine undeutliche. Letztere beginnt sich jetzt gleichfalls seitlich gegen das mittlere Keimblatt durch 2 Spalten abzusetzen und ist mit ihm nur noch an den Stellen (\*), wo die Entoblastlippen (*El*) angrenzen, verbunden.

Die Gegend nach hinten vom Blastoporus ist bei den Embryonen, welche auf dem oben beschriebenen Stadium stehen, dadurch ausgezeichnet, dass sich an ihr der secundäre After entwickelt. Zur Illustration der hier stattfindenden Vorgänge dienen die Figuren 5—7 (Taf. XVII). Die erstere stellt die hintere Verschlussstelle des Blastoporus dar. Die hier noch ungesonderte mediane Zellenmasse ist auf einer grösseren Anzahl weiterer Schnitte in die drei Keimblätter in der Weise, wie es uns die Figur 13 (Taf. XVI) des früher beschriebenen etwas jüngeren Embryo gezeigt hatte, geschieden. Dann folgen Schnitte, von denen einer in Fig. 6 (Taf. XVII) abgebildet ist. Das äussere Keimblatt hat sich nach dem Darmdrüsenblatt zu eingestülpt und ist diesem entgegengewachsen, wobei es die Zellen des Mesoblasts zur Seite geschoben hat. So ist auf der Oberfläche des Embryo ein wenig nach hinten vom Blastoporus ein kleiner Blindsack entstanden, an dessen Grund Ektoblast und Entoblast zusammenstossen, beide durch eine Linie noch scharf von einander geschieden. Der so in 2 Hälften getrennte Mesoblast ist durch scharfe Contouren von den primären Keimblättern abgesetzt. An wenig älteren Embryonen (Taf. XVII, Fig. 7) ist durch Verschmelzung der Epithelblätter und Einreissen des zwischen Aftergrube und Darm gelegenen Zellenblattes eine freie

Communication nach aussen in derselben Weise, wie am Kopf der bleibende Mund entsteht, hergestellt worden.

Wenn wir nun diese secundär gebildete Afteröffnung mit dem von ihr in geringer Entfernung gelegenen Blastoporus vergleichen, so wird uns das von Grund aus verschiedene Verhalten der Keimblätter an den 2 Oeffnungen sofort deutlich. Am After findet ein unmittelbarer Uebergang der beiden primären Keimblätter in einander statt, so dass sie ein einziges eingestülptes Zellenblatt zu bilden scheinen. Ueberall und auch am Umschlagsrand ist der Mesoblast von ihnen durch einen Spaltraum getrennt. Am Blastoporus dagegen ist ein unmittelbarer Uebergang des Ektoblasts und des Entoblasts nicht nur nicht nachweisbar, sondern beide gehen sogar am verdickten Urmundrand in das mittlere Keimblatt über und sind an der Uebergangsstelle von einander durch eine mehr oder minder tiefe Furche abgegrenzt, so dass auf dem Durchschnitt zwei Lippenbildungen, eine Urmund- und eine Entoblastlippe, hervorgerufen werden. Der Urmund ist die einzige Gegend im embryonalen Körper, an welcher die Zellenmasse des Mesoblasts mit beiden primären Keimblättern in Verbindung steht, während sie sonst vom Ektoblast überall scharf gesondert ist und auch mit dem Entoblast nur zu beiden Seiten der Chordanlage, bis diese zur Chorda umgebildet ist, Beziehung unterhält.

So lehrt uns auch dieser Abschnitt wieder, dass das hintere Körperende älterer Embryonen eine Neubildungszone ist und dass in der Umgebung des Blastoporus, so lange dieser besteht, die drei Keimblätter sich weiter anlegen, in Folge dessen man auch hier über ihre genetischen Beziehungen zu einander Aufschluss gewinnen kann. Der hier gewonnene Aufschluss aber ist gleichfalls wieder zu Gunsten der im ersten und zweiten Kapitel begründeten Ansicht ausgefallen, dass sich das mittlere Keimblatt der Anuren in derselben Weise wie bei den Tritonen durch Einstülpung vom Urmundrand anlegt und durch fortschreitende Einstülpung am hinteren Körperende weiter wächst und dass es in vergleichend embryologischer Beziehung die aufeinander gepressten Zellwandungen zweier seitlicher Divertikel des Urdarms darstellt.

---

## II. Theil. Die meroblastischen Eier.

Wie ich in der Einleitung zum fünften Heft dieser Studien hervorgehoben habe, war es ursprünglich 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“. Von diesem Plane nehme ich jetzt Abstand, da ich durch andere Aufgaben für die nächste Zeit in Anspruch genommen bin. Dagegen scheint es mir nicht unzweckmässig zu sein, auch ohne eigene Untersuchungen angestellt zu haben, aus der embryologischen Literatur eine Summe von Beobachtungen zusammen zu stellen und zu besprechen, aus denen mir hervorzugehen scheint, dass ähnliche Verhältnisse wie bei den holoblastischen Eiern sich auch bei den meroblastischen vorfinden.

### Das mittlere Keimblatt der Elasmobranchier.

Ueber die Embryonalentwicklung der Elasmobranchier liegen die vortrefflichen Untersuchungen von Balfour<sup>1)</sup> vor, welcher die Bildung des mittleren Keimblattes und der Chorda in folgender Weise beschreibt. Zuerst wird der Keim in Folge der Gastrulaeinstülpung aus zwei Schichten zusammengesetzt, aus einer äusseren oder oberen Schicht, dem Ektoblast, und aus einer inneren oder unteren Schicht, aus welcher durch Sonderung sich der Entoblast und Mesoblast entwickeln sollen. Die Sonderung

---

<sup>1)</sup> Balfour, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

erfolgt zur Zeit, wo die Medullarrinne aufzutreten beginnt (Taf. XIV, Fig. 13). Unter derselben wandeln sich sämtliche Zellen der unteren Schicht in Entoblast (*Enc*) um, der hier eine einzige Lage cylindrischer Elemente darstellt und unmittelbar an den Ektoblast angrenzt. Zu beiden Seiten davon theilt sich die untere Schicht in zwei Blätter, ein tieferes, den Entoblast (*End*), welcher mit dem in der Mittellinie differenzirten Theil in Zusammenhang bleibt, und in ein höheres Blatt (*Me*), welches sich zwischen das tiefere und den Ektoblast einschleibt und den Mesoblast bildet. Letzteres legt sich somit in Form zweier selbständiger Platten auf jeder Seite der Medullarrinne an und besteht aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Elemente, während der Entoblast als eine einfache Schicht theils cylindrischer theils cubischer Zellen unter ihm hinwegzieht. Beide Keimblätter gehen nach hinten in eine gemeinsame Schicht undifferenzirter Zellen über, welche an der Urmundlippe in den Ektoblast umbiegen.

Wie schon von Scott und Osborn<sup>1)</sup> hervorgehoben worden ist, sind in der Entwicklung der Elasmobranchier und Amphibien recht wichtige übereinstimmende Momente gegeben. Als solche bezeichne ich 1. das Vorkommen eines besondern medianen Zellenstreifens (Taf. XIV, Fig. 13 (*Enc*)), der unter der Medullarplatte unmittelbar gelegen die Chorda aus sich entstehen lässt und daher auch bei den Elasmobranchiern Chordaentoblast benannt werden mag; 2. die zu beiden Seiten des letztern stattfindende paarige Anlage des Mesoblasts (*Me*); 3. das Verhalten des Urmundrandes, an welchem der Ektoblast, wie bei den Amphibien, in eine ungesonderte Zellenmasse übergeht. Auf Grund dieser übereinstimmenden Befunde und mancher nicht unwichtiger Einzelheiten, welche noch die Abbildungen Balfour's erkennen lassen, möchte ich die Keimblattbildung in einer etwas anderen Weise, als es vom englischen Embryologen geschieht, gedeutet wissen.

Balfour lässt das innere und mittlere Keimblatt durch Sonderung oder Spaltung aus einer vorher ungesonderten Zellenmasse hervorgehen in ähnlicher Weise wie Calberla solches für die Entwicklung des Frosches angegeben hat. Nach meiner Ansicht aber handelt es sich auch hier um ein Einwachsen der paarigen

---

<sup>1)</sup> W. F. Scott and F. Osborn, On some points in the early development of the common newt. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XIX, 1879, p. 449, 475.

Mesoblastplatten, welches vom Urmund und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts aus erfolgt. An dem von mir der Balfour'schen Arbeit entlehnten Querschnittsbild (Taf. XIV, Fig. 13) möchte ich die mit einem Stern bezeichnete Stelle der ebenso bezeichneten Stelle in den Querschnitten der Triton- und der Froscheier (Taf. XVI, Fig. 1—4, 9 u. 11) vergleichen und von ihr aus das Einwachsen erfolgen lassen. Man sieht, wie die Cylinderzellen des Chordaentoblasts (*Enc*) nach diesem Orte zu niedriger werden und in die kleinzellige Masse des Mesoblasts (*Me*) übergehen, und dasselbe gilt für den Darmentoblast (*End*), der lateralwärts hohe cylindrische Elemente enthält, aber medianwärts sich immer mehr abflacht. Es sind also die beiden lateralen Cylinderzellenlagen vom medianen Chordaentoblast durch kleinzellige Massen an zwei Stellen (\*) getrennt, von welchen aus das Einwachsen der beiden Mesoblastplatten erfolgt ist. Es wäre wünschenswerth, dass diese Stellen noch einmal einer Untersuchung auf Querschnittserien unterworfen würden, da man dann möglicher Weise hier ähnliche Befunde wie bei den Amphibien machen und so zur Gewissheit erheben könnte, was ich jetzt nur als Vermuthung auszusprechen wage.

Die Entwicklung der Chorda ferner spielt sich nach Balfour in der Weise ab, dass später die beiden Mesoblastplatten (Taf. XIV Fig. 12 *Me*) allseitig auf dem Querschnitt isolirt erscheinen und Chorda- und Darmentoblast zusammen ein Blatt hoher cylindrischer Zellen bilden. Dabei hat sich der Chordaentoblast (*ch*) verdickt und erzeugt, indem er zwei Zellenlagen mächtig wird, einen gegen die Medullarfurche vorspringenden Wulst. Dieser Befund lässt sich dem Stadium der Chordaentwicklung, welches durch unsere Figuren 2 u. 4 auf Taf. XVI und die Figuren 4 und 8 auf Taf. XVII illustriert wird, an die Seite stellen. Dann grenzt sich der obere Theil des Wulstes vom Entoblast als cylindrischer Chordastrang ab. (Taf. XIV Fig. 14).

Auch in Betreff dieser Angaben glaube ich, dass eine erneute Untersuchung noch Manches zu Tage fördern wird, und dass die Chorda sich nicht durch Abspaltung, sondern ähnlich wie bei Triton durch die Einfaltung des Chordaentoblasts anlegen wird. Darauf deutet mir schon die Bemerkung von Balfour<sup>1)</sup> hin, „er habe auf manchen Schnitten schwache Andeutungen eines ähu-

<sup>1)</sup> Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II pag. 47.

lichen Vorgangs beobachtet, wie ihn Calberla von Petromyzon beschrieben habe, wodurch die seitlichen Theile des Entoblasts (Darmenoblast) unter dem axialen Abschnitte (Chordaentoblast) nach innen wachsen und ihn so vollständig als Chorda isoliren“.

### Das mittlere Keimblatt der Reptilien.

Balfour<sup>1)</sup> und Kupffer<sup>2)</sup> geben in übereinstimmender Weise an, dass bei den Eiern der Reptilien eine Gastrulaeinstülpung stattfindet und dass vom Rande der Einstülpungsöffnung in der ganzen Länge der vorderen Urmundlippe die Entwicklung des Mesoblasts ausgeht. Der letztere entsteht nach Balfour unzweifelhaft als eine paarige Anlage (Taf. XVIII, Fig. 4); auf dem Querschnitte erscheinen zwei seitliche Platten (*Me*), die in der Medianebene, wo die Chorda (*Enc*) wieder als leistenförmige Verdickung des Entoblasts (*End*) beobachtet wird, von einander getrennt sind. Das Pendant dazu sehe ich in den Figuren 4 u. 8 der Tafel XVII, welche mir die Untersuchung der Froschentwicklung geliefert hat.

Bei älteren Embryonen mit Medullarrohr findet sich, wie Balfour angibt, ein Rest des Urmunds als Canalis neurentericus, der von der Medullarfurche in den Darm hineinführt Taf. XVIII, Fig. 2. In der Umgebung des Canalis neurentericus hängen alle Keimblätter untereinander zusammen, wie es dem von älteren Froschembryonen dargestellten Befund (Taf. XVII, Fig. 1) entsprechen würde. Besonders interessant erscheint mir ein von Balfour abgebildeter Schnitt, der gerade von der unteren Mündung des Canalis neurentericus durch den Keim hindurchgeführt ist (Taf. XVIII, Fig. 3). Er zeigt uns den Ektoblast als vollständig isolirte Schicht mit sich entwickelnder Medullarplatte und unter ihr den Chordaentoblast (*Enc*), der zu einer nach unten offenen Rinne zusammen gekrümmt ist. Auf der linken Seite hängt derselbe an der mit einem Stern bezeichneten Stelle mit dem Mesoblast (*Me*) und Darmenoblast (*End*) zusammen, auf der rechten Seite nur

<sup>1)</sup> Balfour, on the early development of the Lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quarterly journal of microscopical science vol XIX. Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. 2.

<sup>2)</sup> C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1882.

mit dem letzteren, da sich hier der Mesoblast schon zu einer selbständigen Platte abgeschnürt hat. Die linke Seite der Figur erinnert an das von mir beschriebene Bild (Taf. XVI, Fig. 9 u. 11), wo der Mesoblast zur Seite des Chordaentoblasts (\*) einwuchert, rechterseits ist dann ein weiterer Entwicklungszustand, ein Pendant zu (Taf. XVII, Fig. 4 u. 8) gegeben.

Ferner finde ich noch darin zwischen den Reptilien und Amphibien eine Uebereinstimmung, dass hinter dem Blastoporus sich der Mesoblast als eine unpaare, ziemlich dicke Lage zwischen den beiden primären Keimblättern ausbreitet. Im Flächenbild wird diese Ausbreitung von Kupffer als eine sichelförmige beschrieben.

Noch mehr aber werde ich in meiner Ansicht, dass bei den Reptilien die Verhältnisse wie bei den Amphibien liegen, durch die soeben von Strahl<sup>1)</sup> veröffentlichten Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis* bestärkt. Dieser Autor hat vollständige Querschnittserien von jüngeren Entwicklungsstadien, als sie Balfour untersucht hat, angefertigt und gibt zahlreiche Abbildungen, welche mich ganz besonders interessirt haben. Wichtig sind mir seine Figuren 26—33, welche einen Embryo mit Primitivstreifen und erster Anlage des Canalis neurentericus entnommen sind, ferner die Figuren 36—39 von einem älteren Embryo, bei welchem die Rückenwülste und die vordere Amnionfalte aufgetreten sind.

Nach Strahl liegt vor dem Canalis neurentericus (Taf. XVIII, Fig. 1<sup>a</sup> und 1<sup>b</sup>) in der Mittellinie die Chordaanlage (*Enc*), welche nach oben vom Ektoblast deutlich abgegrenzt ist, dagegen seitlich in die beiden Mesoblastplatten (*Me*) übergeht. Unter ihr fehlt, wie für alle Schnitte versichert wird, der Entoblast vollständig, während er an den Seiten deutlich unter dem Mesoblast als abgegrenzte Lage (*End*) vorhanden ist.

An Schnitten, die in einiger Entfernung nach vorn vom Canalis neurentericus angefertigt sind, bekommt die Chorda nach den Seiten eine erst schwache, dann deutlichere Abgrenzung von beiden Mesoblastplatten. Gleichzeitig rückt der Entoblast mehr nach der Mittellinie vor, bis er mit seinen Rändern die Ränder der Chorda berührt und zwischen beiden eine Grenze nicht mehr sichtbar ist. So entsteht ein Bild, nach welchem die Chorda nur als eine Verdickung des Entoblasts erscheint, und dieses Bild wird

<sup>1)</sup> Strahl, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*. Arch. f. Anatomie u. Physiologie 1882, Anat. Abtheil.

nach vorn immer noch deutlicher, da die beiden Mesoblastplatten in der Mittellinie weiter aus einander rücken.

Auch für ältere Embryonen gibt Strahl an, dass bei ihnen das hintere Ende der Chorda ein aus dem Mesoblast sich herausbildender axialer Strang ist, dass er hier nicht nur nicht ohne Betheiligung des Entoblasts entsteht, sondern auch vorläufig nach unten nicht von demselben überzogen wird, und dass er endlich mit dem nach den Seiten gelegenen Mesoblast ohne Abgrenzung zusammenhängt. Weiter nach vorn findet er die Chorda, indem die beiden Mesoblastplatten aus einander weichen, nunmehr mit den beiden seitlich an sie herantretenden Enden des Entoblasts in Verbindung, so dass sie als eine axiale Verdickung desselben erscheint. Noch weiter nach vorn (Taf. XVIII, Fig. 12) wächst der Entoblast wieder von den beiden Seiten her unter die Chordaanlage herunter, überzieht jetzt ihre untere Seite vollständig und isolirt sie von der Darmhöhle, an deren oberer Begrenzung sie ursprünglich Theil genommen hatte.

Den Bildern, welche Strahl genau beschrieben hat, ohne eine Erklärung derselben zu versuchen, lässt sich dieselbe Deutung wie den bei den Amphibien erhaltenen Befunden in völlig ungezwungener Weise geben, wie ich an den der oben citirten Arbeit entlehnten Figuren kurz durchführen will. In Fig. 1<sup>a</sup> (Taf. XVIII) bildet längs eines Mittelstreifens der Chordaentoblast (*Enc*), der sich am Rand des Canalis neurentericus oder an der dorsalen Urmundlippe in den Ektoblast umschlägt, die Decke des Urdarms. In letzteren ragen zu beiden Seiten der Chordaanlage die von der Untersuchung der Froschembryonen uns schon bekannten Entoblastlippen (*El*) hinein, bis zu deren Rand ein besonderes Darmdrüsenblatt (*End*) zu unterscheiden ist. Sie werden von Strahl als zwei kleine Zellanhäufungen erwähnt. Wo dieselben an den Chordaentoblast angrenzen, erblicken wir die zwei bedeutungsvollen Stellen (\*), an welchen parietales und viscerales Mittelblatt (*Me*) fest zu einer Masse aufeinander gepresst zwischen die beiden primären Keimblätter hinein gewachsen sind. So erklärt sich der an der Einwachsungsstelle stattfindende Zusammenhang des Mittelblatts einerseits mit dem Chordaentoblast (*Enc*) andererseits mit dem Darmentoblast (*End*) am Rand der Lippenbildung (*El*).

Figur 1<sup>b</sup>, welche vergleichbar ist den Figuren 3 u. 9 (Taf. XVI) aus der Froschentwicklung, zeigt die Entoblastlippen (*El*) nur noch schwach angedeutet.

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium löst sich der ein-

gestülpte Mesoblast aus seinem Zusammenhange los; die so freigewordenen Ränder des Entoblasts und Chordaentoblasts nähern sich jetzt und verkleben unter einander. Dann faltet sich die noch etwas flächenartig ausgebreitete Chordaanlage vollständig zu einem runden Strang zusammen (Taf. XVIII, Fig. 12 *ch*), wobei sie vom Darmentoblast (*End*) wieder isolirt und nach unten von ihm allmählig vollständig umwachsen wird.

Für die Richtigkeit der Befunde, welche ich beim Frosch erhalten habe, spricht wohl nichts besser als die Thatsache, dass Strahl, ohne von irgend welchen theoretischen Gesichtspunkten, wie mir scheint, geleitet worden zu sein, die gleiche Folge eigenthümlicher Bilder bei *Lacerta agilis* gesehen und in objectiver Weise beschrieben hat.

### Das mittlere Keimblatt der Vögel.

Dank den vortrefflichen Untersuchungen von Kölliker<sup>1)</sup>, Gasser<sup>2)</sup> und Balfour<sup>3)</sup>, von Koller<sup>4)</sup>, Duval<sup>5)</sup> und Gerlach<sup>6)</sup> sind wir jetzt auch bei Besprechung der Entwicklung des Hühnchens in die Lage gesetzt, eine Reihe wichtiger Momente hervorzuheben, welche auf die Uebereinstimmung mit der Keimblattbildung der bisher besprochenen Wirbelthierclassen hinweisen. Es ist das besondere Verdienst von Kölliker, zuerst mit aller Bestimmtheit für das Hühnchen den Satz ausgesprochen zu haben, dass das mittlere Keimblatt sich nicht von einem der beiden pri-

1) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

2) Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. 10 Tafeln. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturw. in Marburg Bd. XI.

3) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II. Balfour und F. Deighton, A renewed study of the germinal layers of the chick. Quarterly journal of microscopical science 1882.

4) Koller, Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX.

5) Duval, Etude sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Annales des scienc. nat. T. VII.

6) L. Gerlach, Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biologisches Centralblatt Bd. I.

Derselbe, Die Entstehungsweise der Doppelmisbildungen bei den höheren Wirbelthieren. 1882.

mären Keimblätter abspalte, sondern zwischen die letzteren von einem beschränkten Bezirke, nämlich von der Axenplatte oder dem Primitivstreifen aus, hineinwachse. Er stützt diesen Satz mit ganz denselben Befunden, welche auch ich für die Tritonen und Frösche als beweisend hingestellt habe. „Wenn wir uns fragen“, bemerkt Kölliker<sup>1)</sup>, „ob die seitlichen Theile der ursprünglichen zwei Keimblätter an der Bildung des Mesoblasts theiligt seien, so ist mit einem entschiedenen Nein zu antworten. Was einmal den Ektoblast anlangt, so trifft man an guten Schnitten wohl erhärteter Keimhäute denselben seitlich vom Primitivstreifen ohne Ausnahme überall vom Mesoblast gut abgegrenzt und zwar auch in Fällen, in denen das mittlere Keimblatt dem äusseren Blatte dicht anliegt. So verhält sich die Sache auch zur Zeit der ersten Bildung des Mesoblasts, und da somit niemals die geringsten Spuren von Zellenwucherungen an der tiefen Seite des Ektoblasts vorhanden sind, so bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, dass der Mesoblast in keinerlei Beziehungen zu den seitlichen Theilen des äusseren Keimblattes steht. Ganz dasselbe gilt nun aber auch von den seitlichen Theilen des Entoblasts. Zur Zeit, wo der Mesoblast in seinen ersten Spuren als Anhang der Axenplatte erscheint, besteht der Entoblast in dieser Gegend aus einer einfachen Schicht abgeplatteter, gegen das mittlere Keimblatt gut abgegrenzter Zellen, an denen von Wucherungen nicht das Geringste wahrzunehmen ist, und genau so verhält sich der Entoblast im übrigen Theile der Area pellucida mit Ausnahme der äussersten Randtheile, wo derselbe allmähig sich verdickt, bevor er in die starke Anschwellung in der Area opaca, die ich oben als Keimwulst beschrieb, übergeht.“

Kölliker's Angaben werden bestätigt durch Gerlach und Koller, von welchen der letztere in seinem Resümé bemerkt: „Die Seitentheile des Mesoblasts wachsen vom Primitivstreifen aus zwischen Ektoblast und Entoblast hinein.“

Ich stelle mich ganz auf Seite dieser Forscher gegenüber der neuern Angabe von Balfour, dass der Mesoblast zum Theil vom Primitivstreif, zum Theil und zwar in bedeutendem Umfang von einer Differenzirung des primitiven Entoblasts abstamme. Der von Balfour zum Beweis angeführte Schnitt scheint mir aus der Kopfreion der Embryonalanlage zu stammen, wo am Anfang überhaupt nur zwei Keimblätter wie bei den Amphibien an-

<sup>1)</sup> Kölliker l. c. pag. 96.

gelegt werden. Ich befinde mich hier dem englischen Forscher gegenüber ebenso im Widerspruch, wie ich in meiner Bearbeitung der Amphibienentwicklung den ähnlichen Angaben von Scott und Osborn, welche unter seiner Leitung gearbeitet haben, entgegen habe treten müssen.

Um dem Leser erst recht verständlich zu machen, warum die von Kölliker, Koller und Gerlach beschriebene Entwicklung des Mesoblasts beim Hühnchen mit dem übereinstimmt, was für die Amphibien nachzuweisen ich mich bemüht habe, muss ich noch bemerken, dass der Bezirk, von welchem aus allein der Mesoblast hervorwächst, dem Blastoporus niederer Wirbelthiere zu vergleichen ist. Es ist schon von vielen Seiten, von Rauber<sup>1)</sup> und Balfour, von Gasser und Braun<sup>2)</sup>, und ganz neuerdings wieder in zusammenfassender Darstellung von Gerlach hervorgehoben und mit triftigen Gründen motivirt worden, dass die Primitivrinne der Vögel der Blastoporus niederer Wirbelthiere ist. Derselbe ist hier nur zu einem in der Medianebene gelegenen Spalt ausgezogen und durch Verlöthung der seitlichen Urmundlippen geschlossen. Wenn wir uns die letzteren beim Triton oder Froschei fest verklebt denken, so würde uns ein Querschnitt durch dieselben ein Bild liefern, welches dem Querschnittsbild durch den Primitivstreifen des Hühnchens in hohem Grade ähnlich ist.

Erst auf einem späteren Entwicklungsstadium tritt beim Hühnchen aus uns unbekanntem Gründen eine vorübergehende Communication des Darm- und Nervenrohrs in Form des Canalis neuroentericus auf.

Demnach gilt auch für das Hühnchen der Satz, den wir schon für andere Wirbelthiere haben aufstellen können, dass der Mesoblast von den (hier verlötheten) Urmundrändern aus zwischen die zwei primären Keimblätter hineinwachse oder sich einstülpe.

Die Uebereinstimmung erstreckt sich ferner noch auf die Genese der Chorda. Während man früher dieselbe allgemein als Mesoblastbildung beschrieb, behaupten jetzt Balfour und Gerlach in übereinstimmender Weise ihren entoblastischen Ursprung. Sie finden, dass nach vorn von der Primitivrinne im Bereich eines schmalen Mittelstreifens der Keim nur aus zwei Blättern besteht,

1) Rauber, Primitivstreifen und Neurula.

2) Braun, Die Entwicklung des Wellenpapageis. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V.

während er zu beiden Seiten davon dreiblättrig ist. Das untere der zwei Blätter verdickt sich und lässt aus sich die Chorda hervorgehen, entspricht daher dem, was ich in dieser Arbeit als Chordaentoblast bezeichnet habe. Zu beiden Seiten desselben hat sich auch beim Hühnchen der Mesoblast in Form zweier getrennter Platten, also paarig entwickelt<sup>1)</sup>.

Ferner macht Balfour noch zwei Angaben, auf welche ich einiges Gewicht lege; erstens lässt er den Chordaentoblast nach rückwärts in den Primitivstreifen kontinuierlich übergehen, und zweitens bemerkt er, dass sein hinteres Ende seitlich mit den paarigen Platten des Mesoblasts ebensowohl als mit dem seitlichen Entoblast verbunden sei und dass erst vorn die beiden Mesoblastplatten ganz selbständig werden. Erst im vorderen Bereich erscheint die Chorda dann ausschliesslich als eine Verdickung des Entoblasts. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, wie diese verschiedenen Entwicklungszustände der Chorda in genau derselben Weise beim Triton und Frosch wiederkehren, und brauche nur an die von mir gegebenen Querschnitte (Triton Taf. XIV, Fig. 1—6. Frosch Taf. XVII, Fig. 3, 4, 8) zu erinnern.

Wenn wir dies Alles erwägen, so scheint auch beim Hühnchen die Bildung des mittleren Keimblattes vom allgemeinen Schema, welches nach unserer Meinung bei den Wirbelthieren wird nachzuweisen sein, keine Ausnahme zu machen. Indessen bedarf auch hier die Art und Weise, wie zu beiden Seiten des Chordaentoblasts die Zellschichten zusammenhängen, noch einer genauern Untersuchung, welche beim Hühnchen bei der Kleinheit der Elemente und weil die Entoblastzellen so ausserordentlich abgeflacht sind, wohl auf grosse Schwierigkeiten stossen mag.

---

1) Unter dem Boden der Medullarriune, schreibt Gerlach, besteht die Embryonalanlage nur aus zwei Keimblättern, indem der Mesoblast vor dem Primitivstreifen sich nur seitlich von der Medianlinie ausbreitet, diese selbst jedoch frei lässt.

In ähnlicher Weise heisst es bei Balfour, dass der Mesoblast in der Gegend des Embryo in Form von zwei seitlichen Platten entsteht, welche sich vom Entoblast abspalten, und dass die Chorda als medianer Streif gleichzeitig mit dem Mesoblast auftritt, mit welchem sie manchmal anfänglich zusammenhängen kann.

### Das mittlere Keimblatt der Säugethiere.

Obwohl die Eier der Säugethiere zum holoblastischen Typus gehören, mögen sie doch an dieser Stelle noch eine kurze Besprechung finden. Es fehlen nämlich hier gleichfalls für meine Ansicht die Anknüpfungspunkte nicht in den Arbeiten so ausgezeichneter Forscher, wie Kölliker<sup>1)</sup>, Hensen<sup>2)</sup>, Lieberkühn<sup>3)</sup> und Balfour<sup>4)</sup> 5). Auch hier kann ich mich wieder zum Theil der eigenen Worte von Kölliker bedienen. In seiner Festschrift zum Würzburger Jubiläum heisst es: „Der Mesoblast entsteht, wie Hensen und ich angeben und wie auch Lieberkühn annimmt, erst zur Zeit der Bildung des Primitivstreifens, und betone ich noch bestimmter wie früher, dass derselbe einzig und allein aus einer Wucherung des Ektoblasts, der Axenplatte, hervorgeht, ohne Mitbetheiligung des Entoblasts. In Betreff der Zeit der Entstehung des Mesoblasts sind gar keine Zweifel möglich. Alle älteren Areae, die noch keinen Primitivstreifen haben, sind, abgesehen von den nur noch spärlich vorkommenden Rauber'schen Zellen und den Rauber'schen Plättchen, in ihrer ganzen Ausdehnung zweiblättrig. Sowie aber nur die erste Andeutung eines Primitivstreifens auftritt, erscheint eine axiale Wucherung des Ektoblasts, die am hinteren Ende der Area beginnt und von da nach vorn fortschreitet, welche Wucherung in toto als Axenplatte bezeichnet wird. Bei einem gewissen Grade der Entwicklung treibt diese Axenplatte seitliche Ausläufer zwischen Ektoblast und Entoblast hinein, welche die Anfänge des Mesoblasts sind und nach und nach immer breiter werden.“

Also auch bei den Säugethieren wird von den zuverlässigsten Beobachtern eine Abspaltung des Mesoblasts von einem der pri-

1) Kölliker. a) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. b) Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift der Julius-Maximilian-Universität, 1882.

2) Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 1, 1876.

3) Lieberkühn, Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Marburg 1879.

4) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie.

5) Die wichtige Schrift van Beneden's (Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Archives de Biologie. Vol. 1. 1880) ist hier nicht mit erwähnt, weil sie frühere Perioden der Embryonalentwicklung behandelt.

mären Keimblätter geleugnet<sup>1)</sup>, dagegen ein Hineinwachsen von einer bestimmten Region des Keimes, vom Primitivstreifen aus gelehrt. Da letzterer nun dem Primitivstreifen der Reptilien und Vögel in jeder Beziehung gleicht, so werden wir ihn aus denselben Gründen, die uns schon dort bei der Deutung bestimmt haben, als obliterirten Urnund bezeichnen müssen, wobei wir uns mit Balfour und anderen in Uebereinstimmung befinden.

Hinsichtlich eines wichtigen Punktes gehen noch die Untersuchungen der oben genannten Forscher auseinander. Soll die von mir vorausgesetzte Uebereinstimmung mit den Amphibien eine vollständige sein, so darf im Bereich des Primitivstreifens der Entoblast nicht als ein zusammenhängendes Zellenblatt vorhanden sein, sondern er muss nahe der Medianebene fehlen und hier mit dem Mesoblast verschmelzen. Solches scheint nun auch nach der Darstellung von Lieberkühn und Hensen der Fall zu sein, denn beide geben an, dass im Primitivstreifen alle drei Keimblätter zu einer Zellenmasse verwachsen seien und dass der Entoblast sich sogar an der Entwicklung des mittleren Blattes theilnehme. Gegen den letzteren Theil der Annahme spricht sich Kölliker — und wie ich glaube jetzt annehmen zu dürfen — wohl mit Recht aus, aber er neigt sich gleichzeitig, worin ich ihm nicht folgen kann, noch der Ansicht zu, dass eine wirkliche Verwachsung der Axenplatte mit dem Entoblast nicht vorkomme. Auf die Seite von Hensen und Lieberkühn aber kann ich mich in diesem Theil der Frage um so mehr stellen, als Kölliker selbst seine andersartige Ansicht mit einer gewissen Reserve mittheilt, wenn er zu seinen Erörterungen den Satz hinzufügt: „Das einzige, was auf Beziehungen des Entoblasts zur Axenplatte hinzuweisen scheint, sind Vorkommnisse, wie sie einige Querschnitte zeigen, in denen einzelne Entoblastzellen gegen die Axenplatte gerichtete Ausläufer aufweisen, ja selbst mit den Elementen dieser Platte zusammenzuhängen scheinen.“ Mehr aber als eines derartigen Zusammenhanges bedarf es nicht, damit die von mir vertretene Ansicht aufrecht erhalten werden kann.

Die Uebereinstimmung mit der Entwicklung der anderen Wirbelthiere tritt noch in zwei anderen wichtigen Punkten zu Tage, erstens in der Art, wie sich der Mesoblast ausbreitet und zweitens, wie sich die Chorda anlegt. Hinsichtlich des ersten Punktes be-

<sup>1)</sup> Nur Balfour gibt an, wie er es schon für Elasmobranchier Reptilien und Vögel gethan hat, dass ein Theil sich in loco durch Absonderung von Entoblastzellen bilde.

merkt Balfour: „Der Mesoblast, welcher vom Primitivstreif aus nach vorn zu wachsen scheint, soll anfänglich ein continuirliches Blatt zwischen Ektoblast und Entoblast darstellen (Hensen). Die Thatsachen scheinen mir jedoch nicht bestimmt genug hierfür zu sprechen. Jedenfalls aber zerfällt der Mesoblast, sobald die Rückenfurche gebildet ist, ganz wie bei der Eidechse und den Elasmobranchiern in zwei selbständige seitliche Platten, die längs der Medianlinie nicht mit einander zusammenhängen.“

Auch Hensen gibt an, dass später der Mesoblast paarig werde, indem er in der Mittellinie fehle, wo das äussere Keimblatt direct an den Entoblast angrenze. Kölliker macht auf eine Verschiedenheit des Mesoblasts im vorderen und hinteren Bereich des Embryo aufmerksam, was in mancher Beziehung zu den Verhältnissen, welche ich bei Amphibien nach vorn und nach hinten vom Blastoporus gefunden habe, passt. Er schreibt: „Angesichts gewisser neuerer Erfahrungen über die Entstehung des Mesoblasts aus paarigen Anlagen betone ich, dass beim Kaninchen Axenplatte und Mesoblast bei ihrem ersten Auftreten eine zusammenhängende Lage darstellen und dass auch der Mesoblast bei seinem Weiterwuchern wenigstens nach der einen hinteren Seite hin eine unpaare Bildung darstellt. Vorn dagegen scheint der Mesoblast etwas anders sich zu verhalten.“

Was zweitens die Chorda anbetrifft, so hat zuerst Hensen den Nachweis gebracht, dass sie sich bei den Säugethieren nicht aus dem Mesoblast bildet, sondern als eine mediale Längsfalte des unteren Keimblattes anlegt. Kölliker sucht ihn zu widerlegen, obwohl er selbst Querschnitte erhalten und sie auch abgebildet hat, welche vollkommen zu den Angaben Hensen's passen; namentlich führt er als Gegengrund an, dass die Medullarplatte und die Chorda hinten schliesslich in eine dicke Axenplatte oder einen Endwulst endeten, während der Entoblast scharf geschieden unter der Axenplatte weiter lief. Er folgert aus dieser Beobachtung, dass wenigstens die einmal angelegte Chorda hinten im mittleren Keimblatt auslaufe und aus demselben das Material zu ihrer Verlängerung nach hinten beziehe. Balfour stellt sich wieder ganz auf den Standpunkt von Hensen. Er beschreibt, dass unter der Medullarplatte die Entoblastzellen cylinderförmig werden, während sie seitlich abgeflacht sind. Dann lässt er den axialen Streifen sich verdicken, wie bei den Reptilien und sich als Chorda von den seitlichen Theilen des Darmdrüsenblattes abschnüren. Diese lässt er alsbald von beiden Seiten nach Innen wachsen und so

wieder zu einer in der Mittellinie zusammenhängenden Schicht werden.

Noch bessere Anknüpfungspunkte gewinnen wir, wenn wir uns, anstatt an die Beschreibungen, an die von Balfour und Kölliker abgebildeten Querschnitte halten, die ich in den Figuren 6—10 auf Taf. XVIII reproducirt habe. In Figur 6 erblicken wir unmittelbar unter der nur wenig gekrümmten Medullarplatte, wie bei Triton, eine einfache Schicht cylindrischer Zellen, die den Darm begrenzt, unseren Chordaentoblast (*Enc*). Zu beiden Seiten desselben tritt der Mesoblast und Darmentoblast (*End*) gleichzeitig auf. Der erstere, zwei bis drei Zellenlagen stark, ist vom Chordaentoblast nicht scharf abzugrenzen und ebenso wenig an der mit einem Stern (\*) bezeichneten Stelle vom Darmentoblast, einer einfachen Lage stark abgeplatteter Zellen. Nach Analogie mit Triton können wir den Querschnitt so deuten, dass an der bezeichneten Stelle \* einerseits der Chordaentoblast in den parietalen Mesoblast, andererseits der Darmentoblast in den visceralen Mesoblast übergeht oder dass mit anderen Worten von ihr aus die Einwachsung der seitlichen Hälften des mittleren Keimblatts erfolgt ist. Man vergleiche damit meine Abbildungen vom Triton (Taf. XIV, Fig. 1 u. 2), und man wird über die Uebereinstimmung der wesentlichen Verhältnisse überrascht sein.

Zwei etwas weiter vorgerückte Entwicklungsstadien zeigen uns die zwei Figuren 8 u. 7 (Taf. XVIII), welche dem Lehrbuch von Kölliker entnommen sind. In der einen haben sich sowohl die Chordaanlage (*Enc*) als auch der Darmentoblast (*End*) von ihrer Verbindung mit den angrenzenden Schichten des mittleren Keimblattes losgelöst, wie dies in ähnlicher Weise bei Triton (Taf. XIV, Fig. 4) und beim Frosch (Taf. XVI, Fig. 2 u. 4) geschieht. Kölliker bemerkt zu dieser Figur, dass in ihr sogar das chordaähnliche Gebilde sehr deutlich an das mittlere Keimblatt angrenzt und viel bestimmter als ein selbständiger Theil dieses Blattes erscheint. Auch fiel ihm auf, dass unter der vermeintlichen Chorda bei starken Vergrößerungen kein Entoblast wahrzunehmen war. Es blieb daher nur die Möglichkeit, dass derselbe hier entweder wegen grosser Zartheit nicht sichtbar sei oder fehle.

Auf der anderen Figur (7), welche von einem wohl etwas weiter kopfwärts gelegenen Schnitt desselben Embryo herrührt, hat sich der vom Mesoblast abgelöste Chordaentoblast (*Enc*) auf der rechten Seite mit dem Darmentoblast (*End*) verbunden, links da-

gegen (\*) ist er von ihm zum Theil noch durch einen Spalt getrennt. Aehnlich verhält sich die Fig. 5 (Taf. XIV) von Triton und die Fig. 1 (Taf. XVI) vom Frosch.

Andere Durchschnitte von Kölliker (Taf. XVIII, Fig. 9) lehren, dass später unter der Chordaanlage die Hälften des Darm-entoblasts zusammenwachsen und unter ihr ein so ausserordentlich dünnes Blatt bilden, dass es auf dem Querschnitt nur wie eine Linie erscheint. Diesem Befund ist Fig. 9 auf Taf. XVII vom Frosch vergleichbar.

Zum Schluss dieses Abschnittes möchte ich noch eines Einwandes gedenken, der von Kölliker dagegen, dass der Mesoblast der Säugethiere durch ein Einwachsen epithelialer Lamellen hervorgerufen werde, erhoben worden ist. Nach ihm besteht der Mesoblast beim Kaninchen ursprünglich aus spindel- und sternförmigen anastomosirenden Zellen und besitzt nicht die geringste Aehnlichkeit im Baue mit den epithelialen Blättern des Keimes, dem Ektoblast und dem Entoblast. Es scheint ihm, dass „die epithelialen Zellen des Ektoblasts, indem sie zur Bildung der Axenplatte in der Richtung des Dickendurchmessers der Area wachsen und sich vermehren, nur unvollständig sich theilen und in einer gewissen Verbindung bleiben. Dasselbe gilt von den einmal entstandenen Zellen der Axenplatte bei ihrer weiteren Vermehrung an Zahl, und ebenso gestalten sich die Verhältnisse bei dem Hervorwachsen der Mesoblastplatten aus der Axenplatte, denn auch in diesen hängen alle Zellen untereinander zusammen.“ Kölliker vergleicht in Folge dessen den Mesoblast seinem histologischen Charakter nach mehr mit der einfachen Bindesubstanz, da er als ein Netz spindel- oder sternförmiger Zellen auftrete.

Auch in der letzten Arbeit von Balfour und Deighton finde ich die Zellen des mittleren Keimblattes der Vögel sehr locker zusammenhängend und häufig mit mehreren spitzen Fortsätzen versehen, wodurch sie eine sternförmige Gestalt gewinnen (Taf. XVIII, Fig. 5).

Ob der von Kölliker erhobene Einwand so schlagend ist, möge man nach Berücksichtigung folgender zwei Punkte entscheiden. Erstens dürfen wir im Mesoblast so regelmässige epitheliale Zellformen wie in den beiden anderen Keimblättern nicht erwarten, da er eine in lebhafter Wucherung und Verschiebung begriffene Schicht ist. Die Zellen theilen sich, wie Kölliker angibt, lebhaft und müssen wohl auch bei der raschen Ausbreitung des Blattes ihren Ort gegeneinander verändern. Ektoblast und Ento-

blast dagegen sind gleichsam in ihrer Entwicklung mehr zur Ruhe gekommene Schichten, was sich ganz naturgemäss auch in einer mehr regelmässigen und gleichartigen Form der Elementartheile äussern wird. Zweitens aber möchten wohl auch die so exquisit sternartigen Formen der Mesoblastzellen und die Lücken zwischen ihnen, wie ich sie besonders in den Figuren Balfour's gezeichnet finde, zum Theil Kunstproducte sein, bedingt durch eine Schrumpfung der protoplasmatischen Zellen, welche leicht bei Einbetten zarter embryonaler Gewebe in warme Paraffinmassen eintritt. Bei Froseheiern, die ich in Paraffin einschloss, habe ich zuweilen ähnliche Schrumpfungen der Zellen beobachtet. —

Doch die weitere Beobachtung wird ja hier entscheiden; mir genügt es einstweilen auf gewisse übereinstimmende Punkte in den verschiedenen Angaben über die Entwicklung der einzelnen Wirbelthierclassen aufmerksam gemacht und so vielleicht den Boden zu einer allmäligen Verständigung vorbereitet zu haben.

### Schlussbetrachtungen.

Während im Allgemeinen die Coelomtheorie von vielen Seiten eine günstige Beurtheilung<sup>1)</sup> und freundliche Aufnahme erfahren hat, so ist doch im Besonderen gerade ihre Ausdehnung auf die Wirbelthiere auf mehrfachen Widerspruch gestossen.

His<sup>2)</sup> findet in einer an die Coelomtheorie anknüpfenden Schrift die vorgetragene Lehre recht einladend und sicherlich für den Unterricht sehr bequem, meint aber, dass sie „bei Vertebraten leider weit über alle Grenzfähle der Beobachtung hinaus auf ein Gebiet führe, auf das er nicht zu folgen vermöge.“ Er hält eine „genaue und durchgreifende Vorgeschichte der Keimblätter überhaupt nur an der Hand von Messungen und bei sehr genauer Berücksichtigung der topographischen Verhältnisse für möglich“.

Kölliker<sup>3)</sup> beurtheilt die in der Coelomtheorie entwickelten Anschauungen im Ganzen sehr günstig und bekennt, dass die Art

<sup>1)</sup> Siehe Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Med. u. Naturw. 1882.

<sup>2)</sup> His, Die Lehre vom Binde-substanzkeim (Parablast), Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungs-geschichtlicher Arbeiten. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1882. Anat. Abthlg. pag. 98.

<sup>3)</sup> A. Kölliker, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift etc. 1882. pag. 41.

und Weise, wie wir die Leibeshöhle und den Mesoblast der Wirbelthiere auffassen, viel Bestechendes habe, um so mehr, als auch die Entwicklungsgeschichte der Fische und Amphibien mit mehr oder weniger Bestimmtheit für eine solche Deutung zu sprechen scheine; gleichwohl kommt er auf Grund seiner ausgezeichneten Untersuchung der Keimblätter der Säugethiere und seiner reichen Erfahrung auf dem Gebiet der Wirbelthierentwicklung zu dem Endresultat, dass „von einer Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere keine Rede sein könne,“ und dass wir hier „noch nicht in der Lage sind, das Gesetzmässige in der Entwicklung und im Baue der Thiere zu übersehen.“

Gewiss werden alle Embryologen mit Kölliker darin übereinstimmen, dass wir uns in der Keimblattlehre und ganz besonders in der Lehre vom mittleren Keimblatt auf einem sehr schwierigen Gebiete bewegen, auf welchem sich noch die widersprechendsten Ansichten begegnen, aber zugleich werden sie wohl auch zugeben, dass durch die jetzt mehr und besser gehandhabte Methode der Querschnittsserien in den letzten Jahren mehr sichere und übereinstimmende Resultate erzielt worden sind. Wenn ich nun diese letzteren in das Auge fasse, so will es mir scheinen, als ob durch sie doch schon nach vielen Richtungen hin der Boden für die Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere vorbereitet worden sei.

Durch die neu vorgenommene Untersuchung der Anuren habe ich selbst wieder eine Reihe von Befunden erhalten, welche sich in jeder Beziehung auf die Triton-Entwicklung haben zurückführen lassen und welche mich in meinen früher vorgetragenen Ideengängen nur wieder aufs neue bestärkt haben. Dann glaube ich jetzt bei Besprechung der neueren hier einschlägigen Arbeiten eine nicht unbeträchtliche Reihe von Beobachtungen zusammengestellt zu haben, welche auf recht wichtige Uebereinstimmungen zwischen den Amphibien einerseits und den Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren andererseits hinweisen, und ich muss gestehen, dass ich selbst überrascht war, als ich bei einer Durchsicht der Literatur auf so viele Anknüpfungspunkte aufmerksam wurde. Zu denselben rechne ich auch die von Kölliker mit Entschiedenheit vertretene Behauptung, dass sich der Mesoblast von der Primitivrinne aus entwickle, und lege auf diese Aeusserung ein um so grösseres Gewicht, als His in der oben angeführten Schrift Protest erhebt gegen einen Ausspruch von mir, es werde durch die besten neueren Arbeiten über Wirbelthierentwick-

lung bewiesen, dass der Mesoblast von der Primitivrinne bez. vom Blastoporus aus zwischen die Grenzblätter hineinwachse. His behauptet, „ein solches „Hineinwachsen“ sei jedenfalls nur eine sehr partielle Erscheinung und die wirklich exacte, nicht auf bloss Scheineindrücke hin arbeitende Forschung lasse die ältere Abspaltungslehre immer noch in ihrem vollen Rechte bestehen.“

Endlich scheint mir zu Gunsten meiner Theorie in hohem Maasse der Umstand zu sprechen, dass durch sie, was keine andere der bisher aufgestellten Theorieen vermag, zahlreiche sich anscheinend widersprechende Beobachtungen zuverlässiger Forscher zu vereinbaren sind, insofern sie an sich richtig sind, aber da sie sich auf verschiedene Phasen eines Entwicklungsprocesses beziehen, nicht direct mit einander verglichen werden können. Obwohl dies aus den oben von mir gegebenen Einzelbeschreibungen schon hervorgeht, will ich hier doch noch in einer mehr zusammenhängenden und übersichtlichen Weise die einzelnen Punkte namhaft machen, in denen durch die Coelomtheorie eine Sichtung und Klärung in den Literaturangaben herbeigeführt wird.

Drei solcher Punkte bieten sich mir dar:

1) Bald findet sich in der Literatur die Angabe, dass der Mesoblast unpaar entstehe, bald die Angabe, dass er eine paarige Anlage sei. Dieser Widerspruch erklärt sich einfach daraus, dass das mittlere Keimblatt, wenn es zwischen die primären zwei Blätter hineinwächst, mit den Zellen, welche den Urdarm begrenzen, an den Einwachsstellen in Zusammenhang bleibt. So sehen wir denn noch geraume Zeit die beiden Mesoblastaussackungen auf das innigste mit einem dorsalen medianen Zellenstreifen verbunden, welcher das Material für die Chorda hergibt. Ein Theil der Forscher rechnet nun den medianen Zellenstreifen zum Mesoblast, weil er von diesem sich beiderseits nicht abgrenzen lässt und mit ihm ja auch eine Schicht bildet. Ein anderer Theil glaubt ihn Entoblast nennen zu müssen, weil er den dorsalen Verschluss des Urdarms vervollständigt und in dieser Beziehung als Ergänzung und als ein Theil der seitlichen Entoblastflächen erscheint. Gegen beide Ansichten lassen sich Gründe geltend machen. Gegen die Bezeichnung Entoblast spricht der Umstand, dass der mittlere Zellenstreifen mit dem angrenzenden Mesoblast eins. ist und anfänglich mit dem Damentoblast nicht zusammenhängt. Gegen die Bezeichnung Mesoblast lässt sich einwenden, dass unter ihm eine besondere, den Darm begrenzende Zellenlage fehlt. Den Nachweis einer solchen versuchen daher auch diejeni-

gen Forscher, welche die Chorda sich aus dem Mesoblast entwickeln lassen. Die Zeit ist aber jetzt nicht mehr fern, wo es ganz allgemein als eine ausgemachte Thatsache angesehen werden wird, dass solange die Chorda noch nicht als Strang abgesondert ist, in der dorsalen Mittellinie die Embryonalanlage stets nur zweiblättrig ist. Hierüber liegen nun doch bereits zahlreiche gleichlautende Angaben vor. Denn Kowalevsky und Hatschek beobachteten es so beim Amphioxus, Calberla<sup>1)</sup>, Scott<sup>2)</sup> und ich selbst bei den Cyclostomen, Balfour bei Elasmobranchiern, Scott, Osborn, Bambeke und ich bei Tritonen, Calberla und ich bei Anuren, Balfour und Strahl bei Reptilien, Balfour, Koller, Gerlach bei Vögeln, Balfour, Hensen, Kölliker bei Säugethieren. Wer wollte da noch zweifeln, dass wir es mit einer für alle Wirbelthiere gültigen, gesetzmässigen Erscheinung zu thun haben?

Bei der Benennung der Keimblätter habe ich nun einen Weg eingeschlagen, welcher beiden oben gegenüber gestellten Parteien ihr Recht wiederfahren lässt. Den dorsalen medianen Zellenstreifen nenne ich weder Mesoblast noch Entoblast, da sich gegen beide Namen, wie oben bemerkt, triftige Einwände erheben lassen, und ich glaube zur Klärung der Verhältnisse beigetragen zu haben, indem ich für die den Darmraum umgrenzenden Zellen, da sie keine in sich zusammenhängende, vielmehr eine dorsalwärts an zwei Streifen\* unterbrochene Schicht darstellen, die zwei verschiedenen Namen des Chorda- und des Darmentoblasts eingeführt habe. Damit halte ich die Streitfrage für beseitigt, ob der Mesoblast nach vorn vom Blastoporus paarig oder unpaar angelegt werde. Denn dadurch, dass der mediane Zellenstreifen im Namen schon als etwas besonderes charakterisirt wird, ergibt sich von selbst die paarige Beschaffenheit der seitlich von ihm entstehenden Theile. Ferner stimme ich mit der einen Partei darin überein, dass der Chordaentoblast seitlich in den Mesoblast (und zwar in das parietale Blatt) übergeht, mit der anderen darin, dass er den Darmraum unmittelbar begrenzen hilft.

2. Es erscheint zweitens von meinem Standpunkt aus als ein nur scheinbarer Widerspruch, wenn von einigen Forschern das mittlere Keimblatt aus dem Entoblast, von anderen aus dem Ekto-

<sup>1)</sup> Calberla, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. III.

<sup>2)</sup> Scott, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.

blast abgeleitet wird. Das eine beobachten wir ohne jeden Zweifel beim *Amphioxus lanceotatus*, wo durch Einfaltung des Entoblasts die Mesoblastsäckchen erzeugt werden, das andere beschreiben die meisten Forscher, deren Angaben ich mich anschliesse, für die höheren Wirbelthiere. Hier sehen wir auf späteren Stadien, wie bei den Amphibien vom Urmund, bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren von der Primitivrinne aus Ektoblastzellen in das Innere des Keims hineinwachsen und theils zur Vergrößerung des Chordaentoblasts theils des Mesoblasts beitragen. Den hier vorliegenden Gegensatz nenne ich nur einen scheinbaren, da ich ihn durch folgende einfache Erwägung beseitigen zu können glaube.

Nach der Coelomtheorie entstehen Entoblast und Mesoblast in gleicher Weise durch Einfaltung einer Membran, die ursprünglich eine Kugeloberfläche begrenzte (Blastula). Der oben hervorgehobene Gegensatz wird dadurch hervorgerufen, dass in dem einen Falle Entoblast und Mesoblast sich nach einander, in dem anderen sich mehr gleichzeitig anlegen. Beim *Amphioxus* ist die Gastrulabildung beendet, ehe durch neue Einfaltung des Entoblasts die Binnenfläche eine complicirtere Beschaffenheit gewinnt; daher erhält ein jeder Beobachter den unzweifelhaften Eindruck, dass sich der Mesoblast aus dem Entoblast entwickelt. Bei den höheren Wirbelthieren dagegen entstehen die seitlichen Mesoblastmassen schon zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung selbst noch nicht zum Abschluss gelangt ist; sie stammen so ganz naturgemäss und selbstverständlich wie der Entoblast auch von Zellen ab, die am Blastoporus oder an der Primitivrinne von der Oberfläche in das Innere des Keims hineingewachsen sind. Daher reden die meisten Forscher in diesem Falle von einer Genese des Mesoblasts aus dem Ektoblast. Das Endresultat ist hier wie dort das gleiche, so dass von einem wirklichen Gegensatz in der Entwicklung bei dieser Betrachtung der Verhältnisse wohl nicht gesprochen werden kann; auf diese wie auf jene Weise wird der Keim in seinem Innern in complicirtere Räume abgetheilt, wodurch er eine bedeutende Oberflächenvergrößerung erfährt.

3. Drittens wird nach meiner Darstellung eine Vereinbarung zwischen den verschiedenen Ansichten über die Genese der Chorda herbeigeführt. Wenn hier die Chorda vom Mesoblast, dort vom Entoblast abgeleitet wird, so hat diese verschiedene Auffassungsweise zwei Ursachen; einmal beruht sie auf der entgegengesetzten Deutung des Mittelstreifens, worüber schon im ersten Absatz gesprochen wurde, und zweitens ist sie darauf zurückzuführen, dass

die einzelnen Forscher, je nachdem sie dieses oder jenes Stadium der Chordaentwicklung beobachtet und für besonders beweisend gehalten haben, in ihrem Urtheil bestimmt worden sind. Wer das erste Stadium im Auge hat, wo der Mittelstreifen beiderseits unmittelbar in den Mesoblast übergeht (Taf. XVII, Fig. 2 u. 3), wird geneigt sein von letzterem die Chorda abzuleiten. Wer aber auf das spätere Stadium den Schwerpunkt verlegt, wo der Chordaentoblast nach seiner Ablösung vom Mesoblast als ein verdickter Zellenstreifen des Darmdrüsenblattes (Taf. XVII, Fig. 4) ganz offenbar erscheint, wird mit Entschiedenheit den entoblastischen Ursprung behaupten. In keiner von diesen beiden Ansichten wird eben der Sachverhalt in einer erschöpfenden Weise klargestellt, denn das Zellenmaterial, aus welchem sich die Chorda anlegt, ist streng genommen weder zum Mesoblast noch zum Entoblast zu rechnen, es nimmt wegen der eigenthümlichen Beziehungen, die es zum Mesoblast und zum Darmentoblast zeigt, eine besondere Stellung ein und muss daher durch einen besonderen Namen in seiner Eigenart unterschieden werden.

Wenn somit durch die von mir gegebene Darstellung zahlreiche anscheinend widersprechende Angaben zuverlässiger Forscher vereinbart werden können, so glaube ich, dass schon dieser Umstand in hohem Maasse zu Gunsten meiner Theorie spricht. Doch wir wollen auch noch nach anderer Richtung auf die Prüfung derselben eingehen, indem wir gleich die cardinale Frage aufwerfen, mit welchem Rechte auf Grund meiner Beobachtungen die Bildung des Mesoblasts als Einfaltungsprocess betrachtet werden kann. Um über diese Frage ein Urtheil fällen zu können, ist es vor allen Dingen nothwendig, dass man sich über die Grundlagen der zu beurtheilenden Theorie zuvor einigt. Als Grundlagen derselben aber betrachte ich folgende, wie mir scheint, durch zahlreiche Beobachtungen bei den verschiedensten Wirbelthieren sicher gestellte Verhältnisse:

1) Der Keim ist bei allen Wirbelthieren, bevor die Chorda gebildet ist, im Bereich eines vor dem Blastoporus und der Primitivrinne gelegenen Mittelstreifens zweiblättrig. Er setzt sich hier zusammen aus dem Ektoblast (Medullarplatte) und aus dem Chordaentoblast, welcher an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt.

2) Zu beiden Seiten dieses Mittelstreifens wird der Keim dreiblättrig, wenn wir den Mesoblast als ein einfaches Blatt auführen, er wird vierblättrig, wenn wir den Mesoblast aus einer

parietalen und aus einer visceralen Zellenlage bestehen lassen, welche anfänglich fest aufeinander gepresst sind und erst später mit dem Auftreten des Coeloms in thatsächlicher Trennung erscheinen.

3) Bei keinem der Wirbelthiere entsteht der Mesoblast durch Abspaltung sei es vom äusseren sei es vom inneren Grenzblatt, da er von beiden mit Ausnahme eines sehr beschränkten Keimbezirkes überall durch einen Spaltraum scharf abgegrenzt wird.

4) Ein Zusammenhang des Mesoblasts mit angrenzenden Zellschichten findet nur Statt 1) am Blastoporus oder an der Primitivrinne, wo alle drei Keimblätter untereinander verbunden sind und 2) zu beiden Seiten des Chordaentoblasts. Ich habe gezeigt, wie hier nicht allein bei den Amphibien, sondern in gleicher Weise auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren der Mesoblast weder vom Chordaentoblast, noch vom Darmentoblast zu trennen ist.

5) Die erste Anlage des Mesoblasts beobachtet man an den eben genannten Keimbezirken und sieht sie von hier aus (also von der Umrandung des Blastoporus oder von der Primitivrinne und von beiden Seiten des Chordaentoblasts) sich nach vorn, nach hinten und ventral- oder seitwärts ausbreiten. Nach vorn vom Blastoporus erscheint der Mesoblast als eine paarige durch den Chordaentoblast getrennte Anlage, nach rückwärts vom Blastoporus ist er unpaar.

6) Wenn erwiesener Maassen der Mesoblast von keinem der Grenzblätter durch eine in loco stattfindende Abspaltung entsteht, so kann seine von einem bestimmten Keimbezirk allmähig erfolgende Ausbreitung nur auf einem Einwachsen von Zellen beruhen, welches von den Stellen aus geschieht, an denen ein Zusammenhang mit anderen Zellschichten nachgewiesen ist. Das Hauptmaterial zu seinem Wachsthum bezieht der Mesoblast von Zellen, welche am Blastoporus oder an der Primitivrinne von aussen in das Innere des Keimes einwandern. Es dauert hier der bei der Gastrulation beginnende Process der Einstülpung oberflächlich gelegener Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien noch fort.

7) Währenddem sich die Chorda entwickelt, lösen sich die beiden paarigen Mesoblastanlagen an den Stellen, an denen ihr Einwachsen erfolgt ist, von den angrenzenden Zellschichten ab, und gleichzeitig wachsen unter der Chorda die beiden Hälften des Darmentoblasts zusammen, wodurch der Darm seinen dorsalen

Abschluss erhält. Dieser letztere Process kann dadurch eine Modification erfahren, dass, wie es bei den Anuren beobachtet wird, eine Zellenlamelle des Chordaentoblasts sich am dorsalen Verschluss des Darms betheiliget, indem sie mit den angrenzenden Rändern des paarigen Darmentoblasts verwächst und von dem sich abschnürenden Chordastrang isolirt wird.

Für jeden der sieben hier aufgeführten Punkte lassen sich aus der neuesten Wirbelthier-Literatur Beobachtungen vortrefflicher Embryologen anführen, und zwar Beobachtungen aus der Entwicklung der Amphibien, der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere.

Es handelt sich daher jetzt nur noch um den einen Punkt, ob wir ein Recht haben, das Einwachsen des Mesoblasts als einen Einfaltungsprocess epithelialer Lamellen zu deuten. Ein solches glaube ich aus fünf verschiedenen Gründen für mich in Anspruch nehmen zu dürfen.

1) Es wächst der Mesoblast als eine zusammenhängende Masse aus anerkannter Maassen epithelialen Lamellen hervor.

2) Bei allen Wirbelthieren tritt im Mesoblast frühzeitig ein Spaltraum auf, der von epithelial angeordneten, oft cubischen oder cylindrischen Zellen umgeben wird. Parietaler und visceraler Mesoblast sind, wie in besonders frappanter Weise bei den Elasmobranchiern schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium zu sehen ist<sup>1)</sup>, epitheliale Lamellen.

3) Von diesen epithelialen Lamellen stammen beim Erwachsen ächte Epithelmembranen ab, wie das peritoneale Flimmerepithel mancher Wirbelthiere, und Drüsen, die in jedem Punkte den aus Epithelmembranen entstehenden Drüsen gleichen (Nieren, Hoden, Eierstock).

4) Alle diese Erwägungen gewinnen noch eine viel grössere Bedeutung, wenn wir die analogen Entwicklungsvorgänge beim Amphioxus berücksichtigen. Nach den entscheidenden Beobachtungen von Kowalevsky<sup>2)</sup> und Hatschek<sup>3)</sup> bildet sich bei

---

<sup>1)</sup> Vergl. Balfour, A monograph on the development of elasmobranch fishes (Taf. X, Fig. 1 u. 4).

<sup>2)</sup> Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

<sup>3)</sup> Hatschek; Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. IV.

diesem niedersten Vertebraten, der Mesoblast, welcher dieselben Organe (Urwirbel, Musculatur etc.), wie bei anderen Wirbelthieren liefert, durch Einfaltung einer Epithellamelle, und es communicirt eine Zeitlang der Hohlraum (Coelom) des Mesoblasts mit dem Gastrularaum.

5. Der Einwand, dass der Mesoblast der Wirbelthiere als eine einzige Zellenmasse angelegt werde und somit nicht zwei Epithelblättern gleichwerthig sein könne, verliert sein Gewicht für jeden, der die zahlreichen anderweitig vorkommenden, analogen Entwicklungserscheinungen kennt. — Ich erinnere daran, wie bei den Chaetognathen die seitlichen Mesoblastmassen, die bei ihrer Entstehung eine Höhlung besaßen, sie vorübergehend verlieren und vollkommen solid werden, bis später wieder in ihnen die Höhlung hervortritt, — ich erinnere an die solide Anlage des Nervenrohres der Knochenfische, vieler Sinnesorgane, der meisten Drüenschläuche oder allgemeiner gesagt, an die solide Anlage epithelialer Organe, welche sich durch Ausstülpung von Epithellamellen entwickeln und erst später, wenn sie in Function treten, eine Höhlung durch Auseinanderweichen der Zellen gewinnen.

Aus diesen fünf Gründen halte ich das Einwachsen des Mesoblasts für einen Einfaltungsprocess. Vielleicht ist es mir gelungen, auch von meinen Lesern wenigstens einen Theil davon überzeugt zu haben, dass die Ausdehnung der Coelomtheorie auf die Vertebraten wohl möglich ist und dass wir uns dabei „nicht über alle Grenzpfähle der Beobachtung hinaus auf ein Gebiet begeben,“ auf welches ein das Für und Wider ohne Vorurtheil prüfender Forscher nicht auch zu folgen vermöchte. Gerade bei den Wirbelthieren liegt ein überaus reiches, über alle Klassen sich erstreckendes Beobachtungsmaterial vor, welches nur gesichtet zu werden braucht, um eine Reihe gesetzmässiger Erscheinungen erkennen zu lassen. Aus der Natur dieses gesichteten Materiales, das mir zahlreiche und wichtige Anknüpfungspunkte geboten hat, rechtfertigt sich von selbst die Ausdehnung der Coelomtheorie auf die Wirbelthiere. Weit entfernt, dass diese Theorie eine willkürliche Conception sei, ist sie der Ausdruck für eine Thatsachenreihe und stützt sich auf Gründe, die unter sich zusammenhängen und sich ergänzen und mit denen man sich gegnerischerseits wird abzufinden haben.

Um mich nicht Missverständnissen auszusetzen, habe ich jetzt noch einen wichtigen Punkt zu berühren. Wenn ich nämlich den Mesoblast durch Einfaltung einer Epithelmembran bei den Wirbel-

thieren entstehen lasse, so halte ich nach wie vor an der bereits in der Coelomtheorie geäußerten Ansicht fest, dass man unter dem Worte „mittleres Keimblatt“ bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, dass es ausser dem einen epithelialen durch Einfaltung gebildeten Theil noch einen zweiten Theil gibt, für welchen mein Bruder und ich den Namen Mesenchym eingeführt haben. Auf die Entwicklung des Mesenchyms bei den Wirbelthieren habe ich weder früher noch auch jetzt meine Untersuchung ausgedehnt. Der Schluss, dass ein zweiter Bestandtheil des sogenannten mittleren Keimblattes der Autoren noch neben dem eingestülpten epithelialen Theile unterschieden werden müsse, basirt auf einer Vorstellungsreihe, welche sich aus dem Studium der Histologie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen, der Coelenteraten, Würmer, Echinodermen, Mollusken etc. bei mir herausgebildet hat. Das zwischen den epithelialen Blättern dieser Thiere gelegene Mesenchym nämlich entspricht in histologischer und physiologischer Hinsicht der Bindesubstanzgruppe der Vertebraten.

Auf diesen in unserer Coelomtheorie bei Besprechung der Vertebraten kaum berührten Punkt jetzt noch ausführlicher einzugehen, sehe ich mich um so mehr veranlasst, als His in der schon oben erwähnten Schrift „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast)“ an ihn angeknüpft hat. His<sup>1)</sup> findet, dass wir uns mit ihm in einer ganzen Reihe von Gesichtspunkten begegnen, vor Allem in dem Grundsätze, dass man „unter dem Worte mittleres Keimblatt bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle der alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe einzuführen;“ und er fährt fort: „Es ist dieses Zusammentreffen um so bemerkenswerther, als die Gebrüder Hertwig völlig unabhängig von mir auf ihre Gedankenentwicklung gelangt sind, da sie (aus welchem Grunde ist mir nicht ersichtlich) von all meinen seit dem Jahr 1865 erschienenen entwicklungsgeschichtlichen Monographien keinerlei Kenntniss genommen haben. Auch sind unsere Ausgangspunkte, sowohl die empirischen als die theoretischen völlig verschiedene gewesen. Während ich von den Untersuchungen über ein höher

---

<sup>1)</sup> W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv f. anat. und physiol.-anatom. Abh. 1882, pag. 89.

stehendes Wirbelthier ausgegangen war, haben sie sich ihren Unterbau bei den Coelenteraten geholt; während ich mich durch Gesichtspunkte histologischer und physiologischer Natur leiten liess, sind sie Anhänger einer exclusiv morphologischen Richtung.“

Darauf sucht His nachzuweisen, dass unsere Eintheilung in Mesenchym- und Epithelialgewebe seiner älteren Eintheilung in parablastische und archiblastische Gewebe entspricht.

Indem ich jetzt die His'sche Schrift zur Grundlage der weiteren Erörterung wähle, wird meine Aufgabe eine doppelte sein: erstens zu zeigen, inwieweit die ursprüngliche Parablasttheorie<sup>1)</sup> von His und unsere Mesenchymtheorie einander gleichen, und zweitens die Stellung anzudeuten, welche ich in der Frage nach der Entwicklung des Mesenchyms der Wirbelthiere einnehme.

Bei Besprechung des ersten Theiles meiner Aufgabe muss ich gleich von vornherein hervorheben, dass die von His betonte Uebereinstimmung eine sehr bedingte und zum Theil äusserliche ist. Dieselbe besteht darin, dass wir zwei Kategorien von Geweben aufstellen und zwischen denselben einen Gegensatz annehmen, der sich aus einer verschiedenen Entwicklungsweise, also genetisch, erklären soll. Dagegen gehen wir in unsern Ansichten in jeder Beziehung aus einander, sowie es sich um die nähere Ausführung des eben angedeuteten allgemeinen Gesichtspunktes handelt. Die zwei von His und uns aufgestellten Kategorien enthalten verschiedene Gewebe, unsere genetischen Erklärungsprincipien haben auch nicht das geringste mit einander gemein; in den sich anschliessenden allgemeinen Fragen über das Wesen der histologischen Differenzirung und über die Art, wie zwischen histologischer und embryonaler Entwicklung eine gesetzliche Beziehung vorhanden ist, nehmen wir einen verschiedenen Standpunkt ein; endlich sind auch in äusserlicher Beziehung die Mesenchym- und die Parablasttheorie verschieden, insofern diese sich allein auf die Wirbelthiere bezieht, jene für das ganze Thierreich ein gesetzmässiges Verhältniss festzustellen sucht, und insofern, wie His selbst hervorhebt, sowohl unsere empirischen als theoretischen Ausgangspunkte völlig andere gewesen sind.

Wenn wir nach dieser Vorbemerkung das Einzelne näher vergleichend prüfen, so rechnet His zu seinem Parablast sämt-

<sup>1)</sup> His, Untersuchungen über die erste Entwicklung des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

Derselbe, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1874.

liche Binde-substanzen, das Blut und das Endothel der Gefässe, während wir ausser den genannten Geweben auch Muskelfaserzellen und Nervengewebe aus dem Mesenchym entstehen lassen und selbst die Möglichkeit noch anderer histologischer Erzeugnisse nicht ausschliessen. Demgemäss decken sich auch die Begriffe archiblastisches und epitheliales Gewebe nicht.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht lehrt die Theorie von His, dass der Körper der Wirbelthiere aus zwei ihrem ganzen Wesen nach grundverschiedenen Anlagen, aus einem Hauptkeim und aus einem Nebenkeim hervorgeht. Als Hauptkeim oder Archiblast bezeichnet er die aus dem Furchungsprocess entstehenden Zellen, welche in der Keimscheibe enthalten sind. „Aus ihm entwickelt sich das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der echten Epithelien und der Drüsen.“ Als Nebenkeim oder Parablast wird der weisse Dotter aufgeführt und als eine Quelle erwähnt, die man bis dahin gar nicht zum Keime gezählt habe. Nach der Theorie von His, welche auch in späteren Schriften noch aufrecht erhalten wird, soll sich der weisse Dotter aus Granulosazellen bilden, welche massenhaft in das primordiale Ei eindringen und indem sie eine Reihe eigenthümlicher Metamorphosen durchmachen, zu den weissen Dotterzellen und den gelben Kugeln werden. Die Granulosazellen aber sollen wieder mit grösster Wahrscheinlichkeit bindegewebiger Abstammung sein, wie sie denn auch nach ihrer Einwanderung in's Ei nur wieder Bindegewebe und Blut zu erzeugen vermögen. Hauptkeim und Nebenkeim sollen in einem fundamentalen Gegensatz zu einander von Anfang bis zu Ende stehen; nur der erstere soll den Einfluss der Befruchtung erfahren, während der letztere als „eine rein mütterliche Mitgift“ erscheint. Von aussen her sollen während der Entwicklung die parablastischen Gewebe (Blut und Bindegewebe) allmähig in die zwischen den archiblastischen Theilen sichtbar werdenden Lücken einwandern und sie ausfüllen.

Mit äusserster Consequenz seine Anschauungen fortspinnend, schliesst denn His das Kapitel „über die embryonalen Keime und ihre Verwendung“ mit den für die Parablasttheorie charakteristischen Sätzen (p. 42):

„Sind nun aber die beiden in ihrer Entwicklung so differenten Keime zu irgend einer Zeit derselben Quelle entsprungen? Ich habe oben gezeigt, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit die Zellen der Granulosa nichts Anderes sind, als die innerste Schicht von

Bindegewebszellen, welche die aus Spindelgewebe gebildete Follikelwand überschritten haben. Aus den Granulosazellen geht nun aber der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir hätten sonach in der That zwei Gewebfamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, jeweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamem Bau sich vereinigend, niemals aber dem Charakter untreu werdend, den sie einmal erhalten. Es ist dies, wie man sieht, eine Complication auf einem Gebiete, auf welchem die neueren Arbeiten über die Entstehung organischen Lebens sie am wenigsten hätte erwarten lassen. Nicht jede Zelle kann zu Allem werden, sondern der Einen ist dieser, der Andern ein anderer Kreis von Entwicklungsmöglichkeiten erschlossen.“

Zu der hier kurz skizzirten Gedankenentwicklung von His hat unsere Coelomtheorie so wenig Anknüpfungspunkte, dass sie sogar eher in einem Gegensatz zu derselben steht. Abgesehen davon, dass wir nicht im unbefruchteten Ei zwei fundamental verschiedene Keime annehmen, leugnen wir sogar für die eigentliche Entwicklungsperiode das Vorhandensein eines Archiblasts und eines Parablasts; wir lassen nichts dem eigentlichen Keim fremdartiges von aussen her zwischen die Theile des embryonalen Körpers hineinwachsen, bei uns stammen alle Gewebe aus den von der Eizelle herrührenden Furchungszellen ab und entwickeln sich aus ihnen durch morphologische und histologische Differenzirung. Während His einen aus den Furchungszellen zusammengesetzten Keim als Bildner seiner archiblastischen Gewebe und den weissen Dotter (einen Abkömmling des mütterlichen Bindegewebes) als Quelle für Blut und Bindesubstanz unterscheidet, nehmen wir eine Eintheilung der Embryonalzellen vor nach der verschiedenen Anordnung und Lagerungsweise, welche sie während der Entwicklung eingehen.

Die meisten Zellen nehmen eine epitheliale Anordnung ein, d. h. durch eine verschwindende Menge von Kittsubstanz verbunden und dicht zusammengefügt bilden sie regelmässige Epithellamellen, die sogenannten Keimblätter, welche durch Faltungsprocesse, die an ihnen stattfinden, die Grundlage für die mannigfaltigsten Thierformen abgeben. Andere Embryonalzellen treten zu den Keimblättern in einen gewissen Gegensatz, indem sie aus dem epithelialen Verbande ausscheiden und in eine zwischen den Keimblättern secernirte Substanz gerathen, in welcher sie zerstreut als Ernährungs- und Bildungscentren derselben lagern.

Die ausgewanderten embryonalen Zellen nennen wir die Mesenchymkeime und wir lassen sie ein zwischen die epithelialen Begrenzungs lamellen eingeschlossenes, in selbständiger Weise fortwachsendes Gewebe, das Mesenchym, bilden.

Beide Anlagen sind nach unserer Theorie der verschiedenartigsten histologischen Differenzirung fähig. Darin ist wieder zwischen His und uns ein bedeutsamer Unterschied gegeben, welcher sich vielleicht in kürzester Weise so definiren lässt, dass unser Mesenchym mehr ein topographisch-entwicklungsgeschichtlicher, der Parablast von His mehr ein histologisch-entwicklungsgeschichtlicher Begriff ist. Nach unserer Ansicht können die Mesenchymzellen nicht nur wieder eine epitheliale Anordnung später eingehen, um neugebildete Hohl- und Spalträume im Mesenchym zu überziehen (Endothel der Gefässe, Gelenkhöhlen, Lymphspalten etc.), sondern sie können auch zu Muskelfaserzellen (Herz, Gefässwände) Nervengewebe etc. werden. Nach His dagegen soll aus dem Parablast seinem inneren Wesen nach schlechtweg nichts anderes, als ein bestimmter histologischer Formenkreis, als Bindegewebe, Endothel und Blut entstehen können; einen anderen Formenkreis erzeugt der Archiblast.

Schliesslich gehen His und wir auch in unserem Erklärungsversuch des mittleren Keimblattes aus einander, obschon wir darin übereinstimmen, dass wir in genetischer Hinsicht zwei Bestandtheile desselben annehmen. Denn His lässt den archiblastischen Theil (Chorda, quergestreifte und glatte Muskulatur, Nervengewebe, Epithel des Urogenitalsystems etc.) sich in loco theils vom äusseren, theils vom inneren Keimblatt abspalten und dazwischen den Parablast als etwas Fremdes von aussen hineinwachsen; wir leiten beide Theile des „mittleren Keimblattes“ aus den beiden primären Blättern nur in verschiedener Weise ab, den einen durch Einfaltung der epithelialen Lamellen, den anderen durch Auswanderung oder um eine ältere embryologische Bezeichnung zu gebrauchen, durch Abspaltung von Zellen. Wenn man in der Parablasttheorie den Satz verwirft, dass der Parablast etwas dem Keim fremdartiges sei, und dafür annimmt, dass er auch aus dem Entoblast angelegt wird, so kann ich, wenn ich mich auf den His'schen Standpunkt stelle, überhaupt nicht mehr einen genetischen Unterschied zwischen dem parablastischen und archiblastischen Theil des „mittleren Keimblattes“ erkennen; denn bei einer derartigen Annahme würden ja Chorda, Muskulatur etc., Bindegewebe und Blut durch

Abspaltung von einem der beiden Grenzblätter, also vermöge eines gleichartigen Vorganges, gebildet werden.

Nachdem wir so die Parablast- und die Mesenchymtheorie mit einander verglichen haben, kann ich auf die von His aufgeworfene Frage, warum seine seit 1865 erschienenen entwicklungsgeschichtlichen Monographien, welche uns nicht unbekannt waren, in unserer Schrift unerwähnt geblieben sind, Antwort geben. In unserer Schrift, welche alle einzelnen Thierstämme behandelt, sind in dem sehr umfangreich gewordenen Literaturverzeichnis theils nur solche Arbeiten aufgeführt, welche uns Beobachtungs- und Beweismaterial für die von uns ausgesprochenen Ansichten geliefert haben, theils Arbeiten, in welchen wir auf den unsrigen ähnliche Anschauungen gestossen sind. Bei der Parablasttheorie vermissten wir eine Uebereinstimmung. Dagegen wurde das His'sche Programm über die Häute und die Schrift über unsere Körperform citirt, weil wir in zustimmender Weise auf hier ausgesprochene Gedanken Bezug genommen haben. Auch in dieser Untersuchung würde ich nicht die Differenzpunkte zwischen der Auffassung von His und von uns herausgekehrt haben, wenn ich nicht durch die kritische Besprechung in der Schrift: „Die Lehre vom Binesubstanzkeim“ dazu veranlasst worden wäre, auch würde ich es insofern unterlassen haben, als aus den letzten Arbeiten von His nicht klar zu ersehen ist, in wie weit er selbst noch an seiner ursprünglichen Parablasttheorie augenblicklich festhält.

So erklärt His<sup>1)</sup> in seiner 1876 erschienenen Untersuchung über den Keimwall des Hühnereies, dass die Frage, ob die parablastischen Anlagen aus den Elementen des weissen Dotters abzuleiten sind, von derjenigen ihrer örtlich gesonderten Entstehung wohl auseinander zu halten sei, und er bezeichnet jetzt nur noch als Eigenthümlichkeiten der parablastischen Gewebe 1. ihre Entstehung in der Peripherie des Embryo, und 2. ihr allmähliges Vordringen in seine einzelnen Spalträume. Beides sind Eigenthümlichkeiten, welche für die Entwicklung des Mesenchyms des Hühnchens eine gewisse Bedeutung haben mögen, aber gewiss nicht die Entwicklung des Mesenchyms im Allgemeinen kennzeichnen.

Auch in seiner neuesten Schrift<sup>2)</sup> will His die Entstehungs-

<sup>1)</sup> His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschr. für Anat. u. Entwicklungsg. 1876.

<sup>2)</sup> His, Die Lehre vom Binesubstanzkeim. l. c. pag. 70.

geschichte des Nebendotters, die Rolle der Granulosa etc. ausser Betracht lassen, und sucht er „den principiellen Schwerpunkt der Frage nicht mehr darin, ob die Binde-substanzanlage aus dem gefurchten oder ungefurchten Keime stammt, sondern darin, ob sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht als die Anlagen der übrigen Theile“. Sein Hauptziel ist „die genetische Ausscheidung der Binde-substanzen“ von den übrigen Geweben. Er theilt dann in 2 Abschnitten Beobachtungen mit, die theils von ihm, theils von anderen Forschern an verschiedenen Wirbelthieren angestellt worden sind: 1. Beobachtungen über Zellen ausserhalb des gefurchten Keimes und über deren Schicksal, und 2. Beobachtungen über das Hineinwachsen von Gefäss- und Binde-substanzzellen in den Leib des Embryo.

Wenn ich auf den vorausgegangenen Blättern vielfach zu den theoretischen Anschauungen von His habe in Opposition treten müssen, so schliesse ich mich seinen der Theorie entblössten Beobachtungen gern an und erblicke in ihnen eine Förderung der Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms der Wirbelthiere. Hiermit wende ich mich zugleich zu dem zweiten Theile meiner Aufgabe und deute noch die Stellung an, welche ich in der Frage nach dem Ursprung des Mesenchyms der Wirbelthiere einnehme, obwohl mir eigene Beobachtungen über dieses Thema nicht zu Gebote stehen.

His <sup>1)</sup> unterscheidet bei Knochenfischen, bei Elasmobranchiern, bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, wie ich meine mit Recht, einen peripheren Mesodermantheil, welcher von dem an der Primitivrinne sich einfaltenden Mesoblast nicht abgeleitet werden kann. Denn letzterer hört seitlich schon früher mit zugeschärften Rändern auf und dringt vor der Hand nicht in den hier in Frage kommenden Bezirk ein (Taf. XVIII Fig. 13). Der periphere Mesodermantheil wird zum Gefässblatt, welches sich zuerst im Gefässhof anlegt und aus Mesenchymzellen besteht, aus denen sich ungemein früh Blutgefässe und Blut bilden. Wie His recht anschaulich beschreibt, wächst das Mesenchym, sein parablastischer Mesodermantheil, von der Peripherie in alle Spalträume hinein, welche zwischen den Grenzblättern und den vom Mesoblast gelieferten Anlagen mehr und mehr hervortreten. Der Haupttheil

<sup>1)</sup> In Betreff der Literatur des jetzt abzuhandelnden Gegenstandes verweise ich auf die Schrift von His: „Die Lehre vom Binde-substanzkeim“ etc.

des einwachsenden Gewebes folgt der oberen Fläche des Darmdrüsenblattes, ein kleinerer Theil breitet sich medianwärts unter dem Ektoblast aus. Dann werden die Chorda, das Medullarrohr und die Urwirbel umwachsen. Der gewiss sehr zutreffenden Darstellung von His zu Folge ist die Reihenfolge „seiner parablatischen Invasion“, oder sagen wir der Mesenchymentwicklung, eine gegebene: erst muss sich ein freier Spaltraum gebildet haben, dann dringen in diesen von einer benachbarten parablatischen Anlage aus Zellen oder Zellenausläufer ein, welche den offenen Raum anfangs nur unvollkommen erfüllen; später kommt es dann zur Gefässbildung, oder wo diese ausbleibt, da bilden die Zellen mit ihren feinen Zweigen ein zusammenhängendes Gerüst, das sich in seiner Ausbreitung den umgebenden Theilen anschliesst. Während der ersten Perioden der Entwicklung werden die parablatischen Gewebsanlagen fast durchweg zu Gefässröhren. Später ändert sich dies Verhältniss, die Zellen erhalten sich als Bindesubstanzzellen und zwischen ihnen tritt in der Folge eine weiche durchsichtige Zwischensubstanz auf.“

Mir scheinen diese Beobachtungen von His, welche übrigens auch schon in seinen älteren Schriften niedergelegt sind, vollkommen richtig zu sein, und ich hoffe, dass es sich bald bewahrheiten wird, wenn His<sup>1)</sup> sagt: „Die Ueberzeugung, dass jene Anlagen einen durchaus selbständigen Theil des sog. mittleren Keimblattes und überhaupt des Keimes bilden, wird sich ihre Bahn brechen, denn es wird schliesslich unmöglich sein, die Eigenthümlichkeiten zu verkennen, die dieselben hinsichtlich des Ortes ihres ersten Auftretens und hinsichtlich der Art ihrer Ausbreitung darbieten.“ Es wäre wünschenswerth, wenn der Process der Mesenchymbildung einmal zum Gegenstand einer vergleichenden, alle oder wenigstens mehrere Klassen der Wirbelthiere umfassenden Untersuchung gemacht würde. Auch dürfte wohl der eine Punkt noch genauer festzustellen sein, ob nicht vielleicht an mehreren getrennten Stellen zugleich durch Auswanderung von Zellen Mesenchymkeime gebildet würden.

Nur soweit es hier angegeben ist, erstreckt sich meine Uebereinstimmung mit den neuesten Angaben von His. Dagegen treten wieder nicht unerhebliche Meinungsverschiedenheiten hervor 1) in der Frage nach der Abstammung des Gefässblattes und 2) in der Frage nach den Producten, welche vom Gefässblatt geliefert werden.

<sup>1)</sup> His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablatischen Zellen. l. c. p. 274.

His lässt an der Bildung des peripheren Mesodermantheils bei den Wirbelthieren den Dotter participiren, hält es aber zur Zeit noch nicht für möglich ein einheitliches Bild von der Entwicklungsgeschichte der parablastischen Zellen zu entwerfen; für das Huhn vertritt er die Bildung der neuen Zellen innerhalb von Dotterkugeln, die vom Protoplasma des Keimwalles umwachsen worden sind. Als gemeinsame Erscheinung bei der Bildung parablastischer Zellen tritt ihm „die Concurrrenz von Dotterkörpern und vom Protoplasma entgegen.“

Ich fasse die Verhältnisse in einer anderen Weise auf. Indem ich den Beobachtungen von Hoffmann<sup>1)</sup> über den Furchungsprocess der Knochenfische einen besonderen Werth beilege, sehe ich in den Kernen, welche an der Dotteroberfläche meroblastischer Eier und namentlich im sogenannten Keimwall vorkommen, nicht Neubildungen, sondern durch Theilung entstandene Abkömmlinge des ersten Furchungskerns. Da sie von einem Protoplasmanmantel umhüllt in die gemeinsame Dottermasse eingebettet sind, ist die Isolirung zu selbständigen Zellen beim Furchungsprocess nicht zu Stande gekommen. Nach Beendigung der Keimblätterbildung ist der kernhaltige Dotter mit zum Entoblast hinzu zu rechnen und bildet den seitlichen und ventralen Theil desselben. Er muss zu ihm aus denselben Gründen hinzugerechnet werden, aus denen ich entgegen der Auffassung von Götte das innere Keimblatt der Tritonen und Anuren nicht nur aus den dorsalen als dünnes Blatt ausgebreiteten Entoblastzellen, sondern auch aus der ventral gelegenen grosszelligen Dottermasse zusammengesetzt sein lasse. Um den mehr dotterfreien von dem mehr dotterreichen Theile zu unterscheiden, kann man von einem Darm- und einem Dotter-Entoblast reden.

Ich glaube nun nach den Beschreibungen anderer Forscher annehmen zu dürfen, dass die Mesenchymkeime vom Entoblast oder genauer gesagt vom Dotterentoblast abstammen, indem sie aus diesem Theile des Keimblattes auswandern oder sich von ihm abspalten, um das Gefässblatt zu bilden. Letzteres, bemerkt His, „entsteht bei Vögeln, wahrscheinlich auch bei Reptilien, ferner bei Knochenfischen und Plagiostomen dadurch, dass zuvor eingeschlossene parablastische Zellen an der äusseren Fläche des Keimwalles frei werden und zu einer selbständigen Schicht sich sammeln.“ (pag. 84.)

<sup>1)</sup> C. K. Hoffmann, Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zoologischer Anzeiger 1880. pag. 629.

Welche Theile des fertigen Organismus, — so lautete die zweite oben aufgeworfene Frage — nehmen bei den Wirbelthieren aus den Mesenchymkeimen (Gefässblatt) ihren Ursprung? Hier sind His und ich nur hinsichtlich der Binde substanzgruppe einer Meinung. Dagegen gehen wir in unserem Urtheil über die Gefässe, das glatte Muskelgewebe, das Endothel weit auseinander.

Bei den Gefässen leitet His nur das Bindegewebe und das Endothel von seinem Parablast ab, während die Gefässmuskulatur von seinem Archiblast geliefert werden soll. Beobachtungen über die Entwicklung der letzteren liegen nicht vor, es handelt sich also um eine blosse Hypothese. Wenn man nun bedenkt, in welcher innigen morphologischen und physiologischen Beziehung das glatte Muskelgewebe zur Gefässwand steht, wenn man ferner bedenkt, wie das Endothelrohr allseitig in Bindegewebe eingebettet, nirgends zu epithelialen Zellenlagen (oder dem Archiblast) in directe Berührung tritt, so wird dem unbefangenen Beobachter die Hypothese von His zum mindesten als eine sehr gezwungene erscheinen. Denn was in aller Welt könnte die archiblastischen (nach uns epithelialen Zellen) veranlasst haben, dass sie sich von dem Ektoblast, dem Entoblast oder dem Einfaltungsmesoblast aus ins Mesenchym einsenken, um sich den Endothelröhren des Gefässbaums hinzu zugesellen und an ihnen fortwachsend ihnen, wo es Noth thut, glatte Muskellagen zu verschaffen.

Ich glaube, dass ich in diesem Punkte physiologischer denke als His, welcher gerade der Vertreter einer physiologisch denkenden Histologie sein will, dagegen in mir einen Anhänger einer exclusiv morphologischen Richtung zu sehen vermeint. Indem ich ein solches planloses und complicirtes, durch directe Beobachtung wohl kaum festzustellendes Durcheinanderwachsen der Zellen verwerfe, lasse ich die glatten Muskelzellen sich an Ort und Stelle der ursprünglich bindegewebigen Wandungen des Endothelrohres aus indifferenten Zellen in dem Maasse bilden, als der Arbeitszweck des betreffenden Organes es erfordert. Das Protoplasma einer Zelle birgt eben in sich verschiedene Anlagen, um sich in dieser oder jener Richtung differenziren zu können; und es kommt nur auf die besonderen Anforderungen an, welche an die eine bestimmte Stelle des Körpers einnehmenden Zellen gestellt werden, damit sie diese oder jene Eigenschaft in einer besonderen Weise entwickeln und so dem jemaligen Zweck entsprechend besser functioniren können.

Auf botanischem Gebiete hat sich eine derartige Auffassung

der Ursachen, von welchen die histologische Differenzirung der Zellen bestimmt wird, schon länger Bahn gebrochen, und so wird auch in der Zootomie diese physiologische Betrachtungsweise über veraltete entwicklungsgeschichtliche Glaubenssätze wohl den Sieg behaupten. Desswegen brauchen wir noch nicht dem Satze von His beizupflichten, wenn er sagt, „Sollte es sich vielmehr zeigen, dass dieselbe Anlage promiscue Bindesubstanzen, Epithelien und Muskelzellen liefert, dann müsste man überhaupt darauf verzichten, zwischen Histologie und Entwicklungsgeschichte gesetzmässige Beziehungen aufzufinden. Es würde dann nur noch ein Resignationsstandpunkt übrig bleiben, wie ihn ja in der That einige Embryologen der Gegenwart (Goette, Kölliker und die Gebr. Hertwig) einnehmen.“ (pag. 70.)

Als einen weiteren strittigen Punkt führte ich oben das Endothel auf, eine Gewebeskategorie, welche His in seinem Programm über Häute und Höhlen des Körpers aufgestellt hat. Den Endothelbegriff als solchen nehme ich an und halte es nicht für unzweckmässig, dass man Zellenmembranen, die sich in Spalträumen des Mesenchyms durch Abplattung und regelmässige Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen zum Zweck der Oberflächenbegrenzung entwickeln, besonders benennt, wenn auch in formaler Hinsicht, d. h. in Bezug auf äusserliche histologische Charactere Endothelmembranen von vielen Epithelmembranen nicht zu unterscheiden sind. Desgleichen erscheint es mir ganz nutzbringend, wenn man dem Begriff Epithel eine prägnantere Bedeutung dadurch verleiht, dass man bei der histologischen Definition auch noch genetische Gesichtspunkte mit einwirken lässt. Alsdann aber kann ich nur auf die Zellauskleidung des Lymph- und Blutgefässsystems, der Schleimbeutel, der Schnenscheiden und der Gelenke, da sie allein Hohlräumbildungen im Mesenchym sind, den Namen Endothel anwenden, dagegen muss ich bei der Brust- und Bauchhöhle der Wirbelthiere, in so fern sie als Enterocoele zu betrachten sind, von einem Pleuroperitonealepithel reden.

In derselben Weise urtheilt Kölliker, wenn er in seiner schon mehrfach angeführten Schrift: Zur Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens sagt: „Im Gegensatze zu diesen Lücken, welche ächte Leibeshöhlen darstellen und von einem Zellenbelege ausgekleidet sind, der zu den ächten Epithelien gezählt werden muss, stehen alle anderen Spalten im Mesoderm, die Bindegewebsspalten oder Pseudocoele genannt werden können. Die grösseren und wichtigeren unter denselben sind die Gefässe, die

Gelenkkapseln, die grossen Lücken in den bindegewebigen Hüllen des Nervensystems. Ihre Auskleidung besteht aus Bindesubstanzzellen und kann den Namen Endothel behalten.“ (pag. 46.)

Anders stellt sich His zu dieser Frage: Er gibt zwar zu, dass die Leibeshöhle der Vertebraten, ganz abgesehen davon, ob sie ein Urdarmdivertikel sei oder nicht, „zur Zeit ihrer primären Entwicklung eine von Epithelblättern begrenzte Spalte“ sei oder dass sie „zwischen zwei Platten archiblastischer Zellen liege“; gleichwohl lässt er sie später wie die im Mesenchym entstandenen Hohlräume von einem Endothel überzogen sein. Um diese Benennung rechtfertigen zu können, macht er wieder eine Hypothese, die mir nicht minder gewagt erscheint, als seine Hypothese von der Herkunft der glatten Gefässmuskulatur. Wie hier eine archiblastische Invasion längs der Gefässendothelröhren, so muss dort eine parablastische Invasion aushelfen. Nach der Meinung von His kommt dadurch, dass die Muskelanlagen der Leibeswand und die der Darmwand durchwachsen werden, „parablastisches Gewebe an die Begrenzungsfläche der Binnenhöhlen und kleidet als seröse Haut diese letzteren aus.“ „Dabei können einzelne Strecken der Höhle unbekleidet bleiben, bei höheren Wirbelthieren das Gebiet der Fimbrien und des Ovarium, bei niedrigeren ein längerer, durch die ganze Bauchhöhle sich erstreckender Streifen, der dann zeitweise flimmern kann. Die serösen Häute sind secundäre Bekleidungen einer ursprünglich rein archiblastisch umgrenzten Höhle“ (pag. 99).

Ich frage, mit welchem Schein von Recht kommt His zu der Hypothese, dass die Zellmembran, welche beim Embryo, wie er selbst zugibt, die Pleuroperitonealhöhle umschliesst, später durch andrängendes Bindegewebe auseinandergerissen und bis auf den Rest des Keimepithels durch eine Endothelmembran ersetzt werden soll, wie hat er beobachten können, dass die Begrenzungszellen des Embryo später durch Eindringlinge des Mesenchyms aus ihrer durch die Entwicklungsgeschichte ihnen angewiesenen Lage verdrängt worden sind? Doch His meint: „Die eben besprochene Bildungsweise seröser Flächen ist im Grunde recht leicht verständlich und auch leicht durch die Beobachtung zu controlliren. Die Gebrüder Hertwig haben dieselbe nicht gekannt und sind deshalb genöthigt gewesen, in ihrem von sonst richtigen Anschauungen ausgehenden Capitel über „das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle“ mit allerlei künstlichen Deductionen sich zu helfen.“ Daraufhin frage ich weiter, ist etwa diese Angabe von der Bil-

dungsweise seröser Flächen, welche von His als leicht durch die Beobachtung zu controlliren bezeichnet wird, eine Probe für „die wirklich exacte, nicht auf blosse Scheineindrücke hin arbeitende Forschung“, für welche His nur allzusehr die mit Maasstab und Zirkel bewaffnete Embryologie allein zu halten geneigt ist?

Doch ich will jetzt weder diese noch andere Angaben von His auf ihre „Exactheit“ prüfen. Es will mir aber scheinen, es wäre vielleicht besser, wenn His in wissenschaftlichen Arbeiten seinen für andere Forscher nun doch einmal nicht eingerichteten Gradmesser der „Exactheit“ etwas weniger zur Schau tragen wollte.

Was eine Arbeit Gutes und Richtiges enthält, wird sich auch ohne Betheuerung ihrer Exactheit unter den Forschern, wenn nicht immer gleich, doch allmählig Bahn brechen. Ueber Hypothesen werden endlich glaubwürdige Beobachtungen entscheiden. Im Hinblick auf solche und mit dem Wunsche, dass die hier abgehandelten Gegenstände auch von anderer Seite eine genaue Prüfung erfahren mögen, schliesse ich meine Untersuchung, zugleich auch mit dem offenen Eingeständniss, dass die Entwicklung der Gewebe aus den embryonalen Anlagen noch ein Feld ist, das sehr wenig bearbeitet eine um so reichere Ausbeute verspricht.

## Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

- af.* After.  
*ch.* Chorda.  
*d.* Dotterpfropf.  
*dh.* Urdarm.  
*gl.* Ganglionanlage.  
*l.* Urmundlippe.  
*ld.* dorsale, *ls.* seitliche, *lv.* ventrale Urmundlippe.  
*t.* Rückenrinne.  
*u.* Urmund. Blastoporus.  
*D.* Dotter.  
*Ek.* Ektoblast.  
*En.* Entoblast.  
*Enc.* Chordaentoblast.  
*End.* Darmentoblast.  
*El.* Entoblastlippe.  
*F.* Furchungshöhle.  
*Me.* Mesoblast.  
*Mev.* Ventraler Mesoblast.  
*N.* Centralnervensystem.  
 \* Stelle, an welcher Chordaentoblast und Darmentoblast in den Mesoblast übergehen.

---

 Tafel XIV.

Fig. 1. 2. 7. 8. 10. 11 bei 20 facher Vergrößerung (Zeiss A. obere Linse Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines Froscheies, dessen Medullarwülste sich anzulegen beginnen. (Fig. 5).

Fig. 2. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines etwas weiter entwickelten Eies mit mässig ausgebildeten Medullarwülsten.

Fig. 3. Ei mit sich entwickelnder Gastrulaeinstülpung. Hufeisenförmiger Blastoporus.

Fig. 4. Ei mit weitem kreisförmigem Blastoporus.

Fig. 5. Ei mit engem Blastoporus (*n*), Rückenrinne (*r*) und eben sich entwickelnden Medullarwülsten (*N*).

Fig. 6. Ei mit spaltförmigem Blastoporus und deutlich ausgeprägter Medullarfurche.

Fig. 7. Querschnitt durch den Kopftheil eines Eies mit deutlich ausgeprägter Medullarfurche. (Fig. 6).

Fig. 8. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines Eies, dessen Medullarwülste sich zum Verschluss zusammenneigen und dessen Kopftheil sich durch eine Ringfurche abzusetzen beginnt.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus. Verhältniss der Schichten an der dorsalen Urmundlippe. 80fache Vergrösserung.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus. Derselbe fällt mit der Medianebene zusammen.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne. Der Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene durch das Ei hindurchgeführt.

Fig. 12—14. Querschnitte durch die Keimscheibe eines Elasmobranchiers. Copien nach Balfour. A monograph of the development of Elasmobranch fishes.

Fig. 12 = Taf. IX. Fig. 1 *b*.

Fig. 13 = Taf. IV. Fig. 8 *a*.

Fig. 14 = Taf. IX. Fig. 1 *a*.

#### Tafel XV.

Alle Figuren sind bei Zeiss A. Oc. 1 gezeichnet.

Fig. 1. Frontalschnitt durch ein Froschei mit sehr weitem Blastoporus.

Fig. 2. Frontalschnitt durch ein Froschei mit noch weitem Blastoporus in einiger Entfernung hinter dem letzteren.

Fig. 3. Frontalschnitt durch ein Froschei mit noch weitem Blastoporus am hintern Rand des letzteren.

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein Ei mit etwas engerem Blastoporus.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus in einiger Entfernung vor dem Blastoporus.

Fig. 6. Frontalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus in oder nahe der Medianebene des Eies.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus in oder nahe der Medianebene des Eies.

Fig. 9. Frontalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus etwas nach vorn vor letzterem.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt fällt mit der Medianebene zusammen.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene durch das Ei hindurchgeführt.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt ist noch mehr seitlich als in Figur 11 durch das Ei hindurchgeführt.

#### Tafel XVI.

Die Figuren 1—4 sind bei 80 facher Vergrößerung (Zeiss C. Oc. 1), die Figuren 5—8 und 13—14 bei Zeiss A. Oc. 1 gezeichnet. Die Figuren 9—12 sind bei 80 facher Vergrößerung (Zeiss C. Oc. 1) gezeichnet und dann etwas verkleinert.

Fig. 1. Frontalschnitt durch ein Ei mit erster Anlage der Medullarplatte und mit Rückenrinne. Schnitt geht durch das vorderste Ende der Chordaanlage.

Fig. 2. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Schnitt geht durch den mittleren Theil der Chordaanlage.

Fig. 3. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Schnitt geht durch das hintere Ende der Chordaanlage.

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Der Schnitt geht durch das vordere Ende der Chordaanlage einige Schritte weiter nach vorn als der Schnitt der Figur 2.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Der Schnitt ist hinter dem Blastoporus durch das Ei hindurchgelegt.

Fig. 6. Der Schnitt ist durch den Blastoporus hindurchgelegt.

Fig. 7. Der Schnitt ist durch das Ei etwas vor dem Blastoporus hindurchgelegt.

Fig. 9—14. Frontalschnitte durch Eier, an welchen die Medullarwülste hervorzutreten beginnen.

Fig. 9. Schnitt durch Chordaanlage, welche noch beiderseits mit dem Mesoblast zusammenhängt.

Fig. 10. Schnitt etwas weiter nach vorn durch die Chordaanlage, welche sich jetzt vom Entoblast vollständig abgeschnürt hat.

Fig. 11. Schnitt durch das hintere Ende der Chordaanlage.

Fig. 12. Schnitt durch Blastoporus.

Fig. 13. Schnitt durch das Ei in einiger Entfernung hinter dem Blastoporus.

Fig. 14. Schnitt durch das Ei an der hinteren Verschlussstelle des Blastoporus.

### Tafel XVII.

Alle Figuren sind bei 80 facher Vergrößerung (Zeiss C. Oc. 1) mit dem Prisma gezeichnet. Die Schnitte sind durch Froscheier angefertigt, deren Medullarwülste weit erhoben sind und eine enge Medullarfurche umgrenzen. Der Kopftheil des Eies beginnt sich schon durch eine Furche vom übrigen Körper abzusetzen.

Fig. 1. Der Schnitt ist durch den Blastoporus geführt.

Fig. 2. Der Schnitt geht durch die vordere Verschlussstelle des Blastoporus.

Fig. 3. Der an Figur 2 nächst anschliessende Schnitt, in welchem sich die Chorda schon theilweise abzugrenzen beginnt.

Fig. 4. Einer der nächst folgenden Schnitte, auf welchem die Chorda vom Mesoblast abgelöst ist, aber noch mit dem Entoblast zusammenhängt.

Fig. 5. Der Schnitt ist in geringer Entfernung hinter dem Blastoporus durch das Ei hindurchgelegt.

Fig. 6. Schnitt durch die Aftergrube, welche sich in einiger Entfernung hinter dem Blastoporus entwickelt.

Fig. 7. Schnitt durch ein etwas weiter entwickeltes Ei, an welchem die Aftergrube sich mit dem Darm in Verbindung gesetzt hat.

Fig. 8—11. Durchschnitte durch Eier, deren Medullarrienne im Verschluss begriffen ist.

Fig. 8. Schnitt durch die Chorda in der Mitte der Medullarrienne, wo sie noch mit dem Entoblast in Verbindung steht.

Fig. 9. Schnitt durch die Chorda an der Stelle, wo sie sich vom Entoblast ablöst.

Fig. 10. Einer der nächstfolgenden Schnitte.

Fig. 11. Schnitt durch das vordere Ende der Chorda im Bereich des Kopftheils des Eies.

Tafel XVIII.

Copien von Bildern, welche die Entwicklung der Keimblätter der Reptilien, Vögel und Säugethiere erläutern sollen, aus den Schriften von Kölliker, Balfour, Strahl.

Fig. 1 a u. 1 b. Querschnitte durch Keimscheiben von *Lacerta agilis* mit deutlicher Primitivrinne. Copie nach Strahl. Beiträge zur Entwicklung der *Lacerta agilis*. Archiv Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882. Taf. XV. Fig. 26 u. Fig. 31.

Fig. 1 a. Untere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus.

Fig. 1 b. Schnitt 3 vor der unteren Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus. Etwas älterer Embryo.

Fig. 2—4. Querschnitte durch die Keimblätter von *Lacerta muralis*. Copie nach Balfour. On the early development of the *Lacertilia*, etc.

Micr. Journ. Vol. XIX. N. S. Pl. XIX. Fig. 2 = Series B.

Fig. 4. Fig. 3 = Series A. Fig. 2. Fig. 4 = Series A. Fig. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Keimscheibe vom Hühnchen. Copie nach F. M. Balfour und F. Deighton.

A renewed study of the germinal layers of the chick. Quarterly journal of microscopical science. 1882.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von acht Tagen. Copie nach Balfour. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. pag. 201. Fig. 142.

Fig. 7—10. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von 8 Tagen. Copien nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere. Fig. 7 = Fig. 189. Fig. 8 = Fig. 190. Fig. 9 = Fig. 195. Fig. 10 = Fig. 191.

Fig. 11. Querschnitt durch Primitivstreifen eines Hühnerembryo. Copie nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. Fig. 55.

Fig. 12. Querschnitt durch die Chorda-Anlage von *Lacerta agilis*. Copie nach Strahl. Beiträge zur Entwickl. v. *Lacerta agilis*. Archiv f. Anat. und Physiol. Anatom. Abtheilg. 1882. Taf. XV. Fig. 38.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. ca. 33mal. Copie nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. Fig. 68.

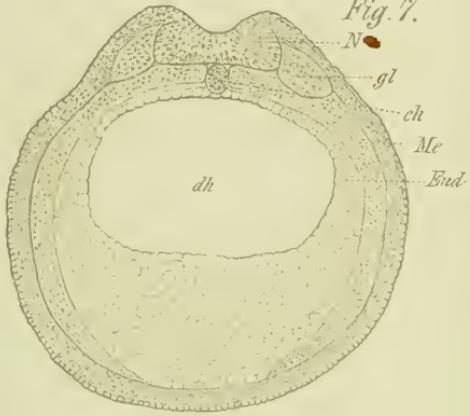
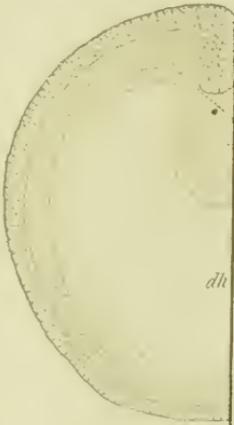


Fig. 7.

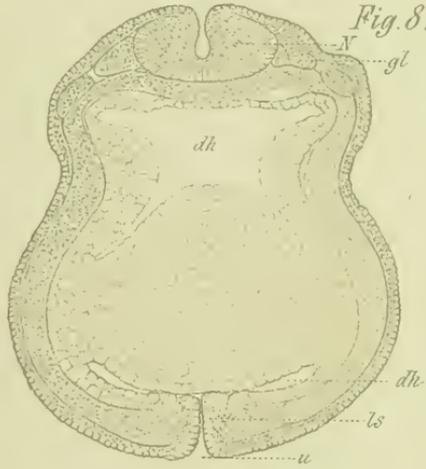
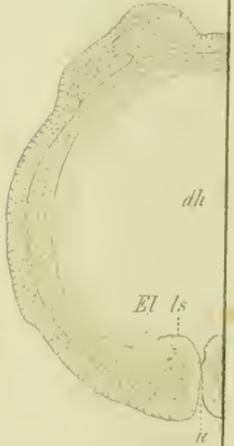


Fig. 8.

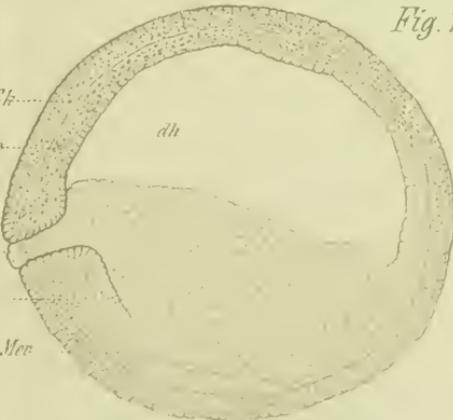
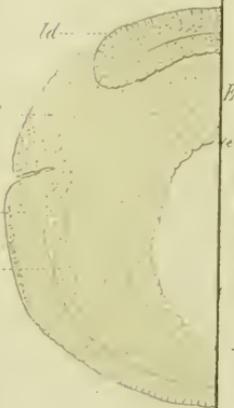


Fig. 11.



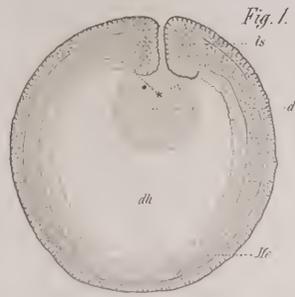


Fig. 1.

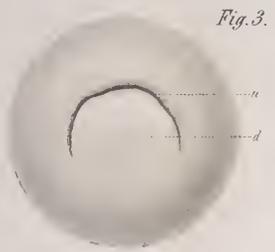


Fig. 3.

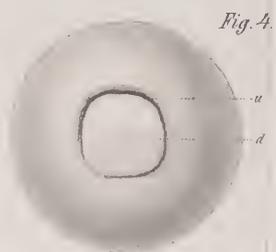


Fig. 4.

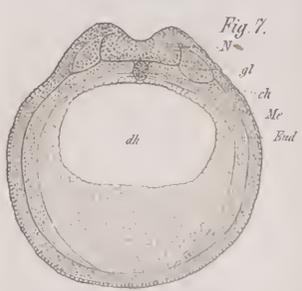


Fig. 7.

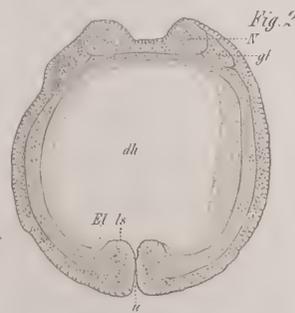


Fig. 2.

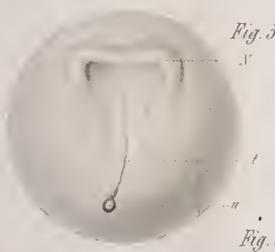


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 8.



Fig. 9.

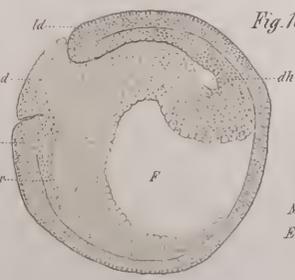


Fig. 10.

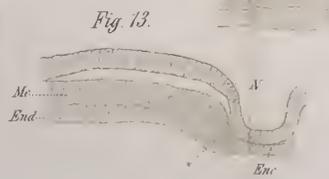


Fig. 13.



Fig. 12.



Fig. 14.

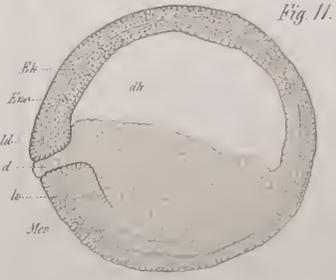


Fig. 11.



Fig. 3.



Fig. 6.

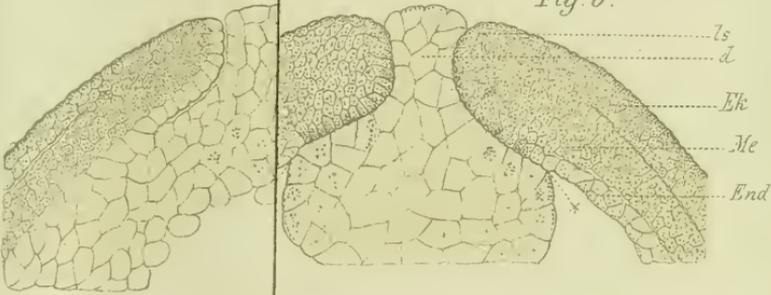


Fig. 9.

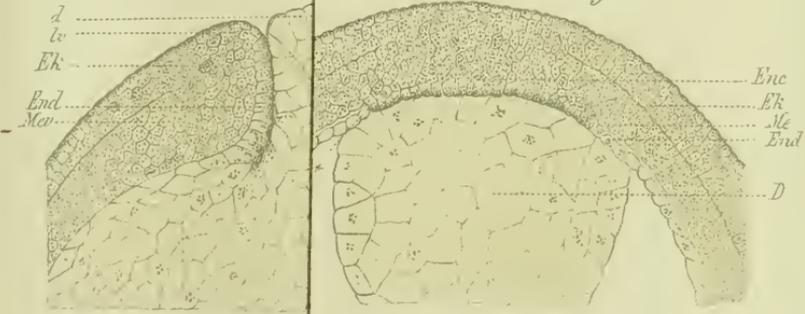


Fig. 12.





Fig. 1.

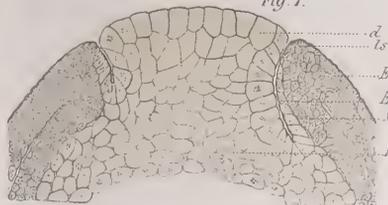


Fig. 2.



Fig. 3.

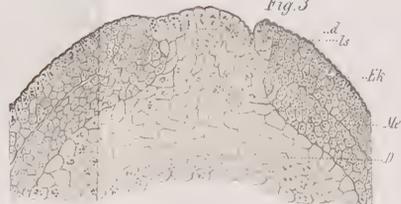


Fig. 4.

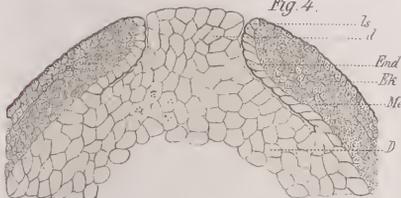


Fig. 5.

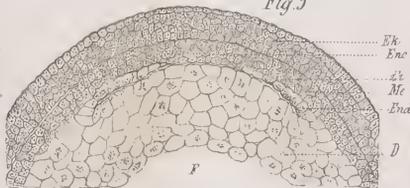


Fig. 6.

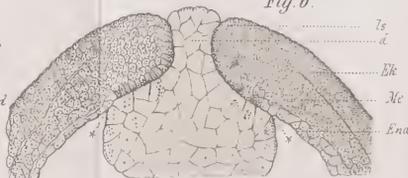


Fig. 7.



Fig. 8.

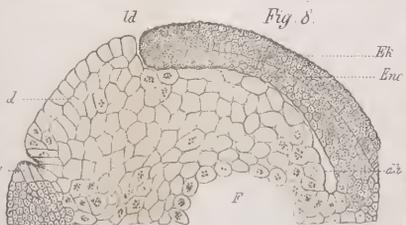


Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

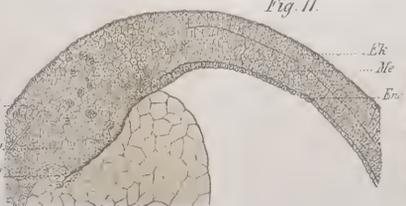


Fig. 12.

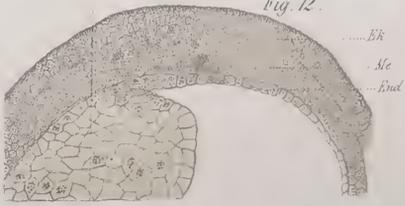




Fig. 2.



Fig. 4.

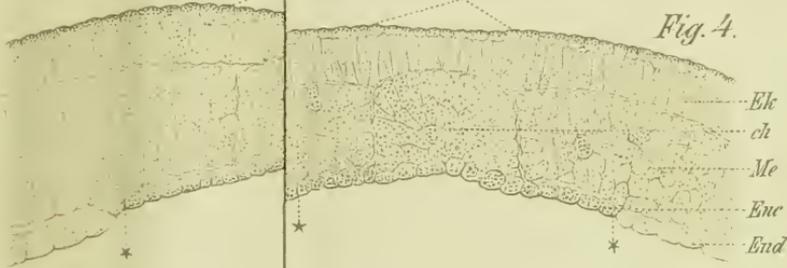


Fig. 10.

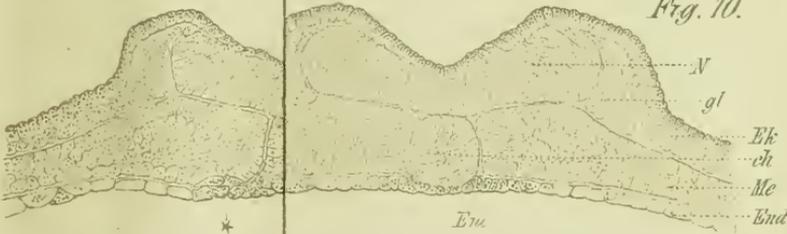


Fig. 12.

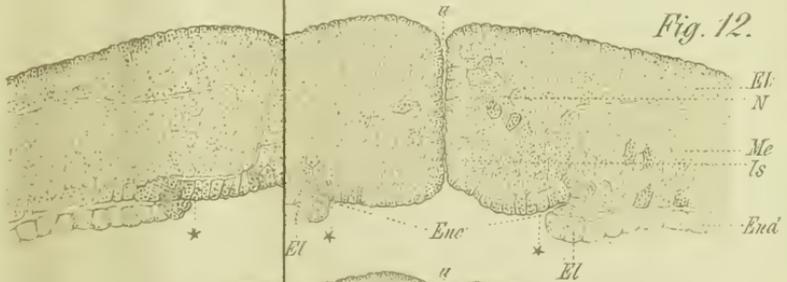


Fig. 14.





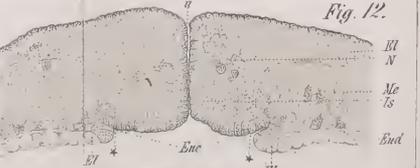
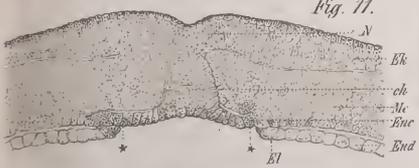
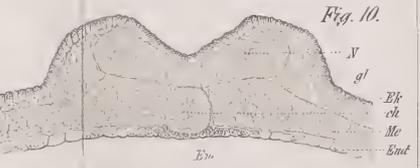
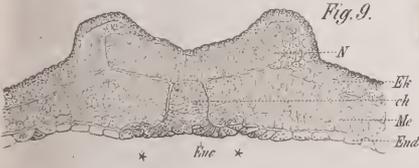
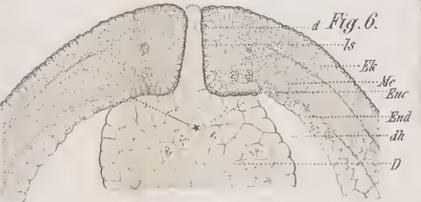
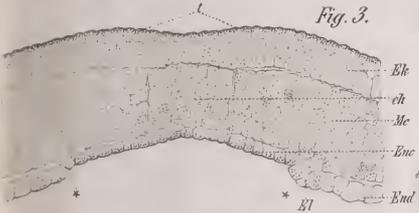
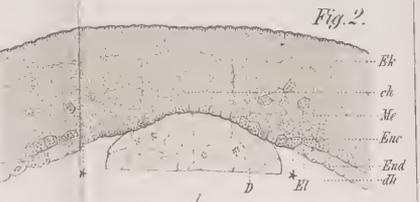




Fig. 3.

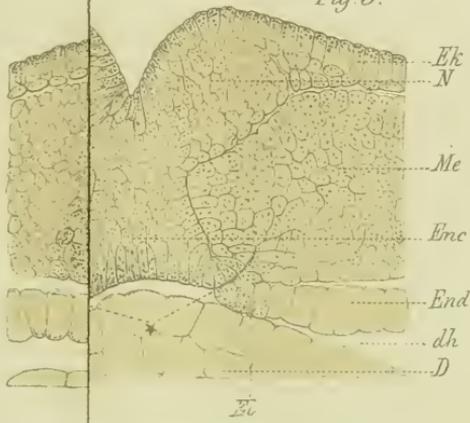


Fig. 4.

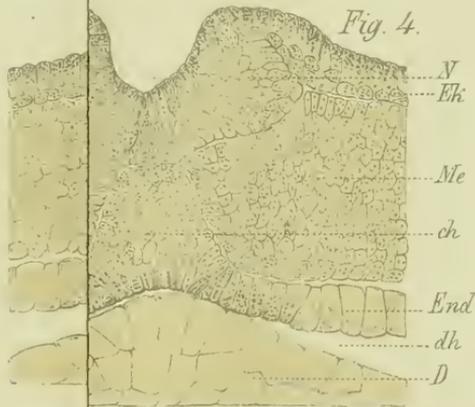
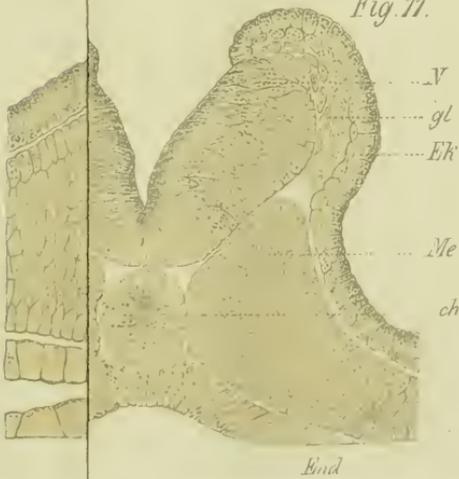


Fig. 11.



t  
e  
rd

Ek  
Me  
End

t  
V  
Me  
d

d

k  
e  
rd



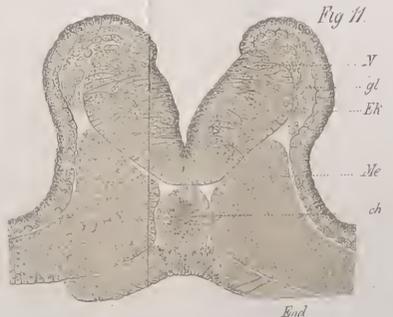
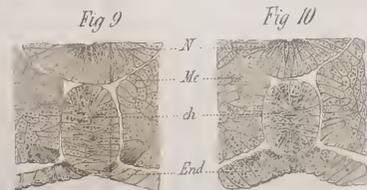
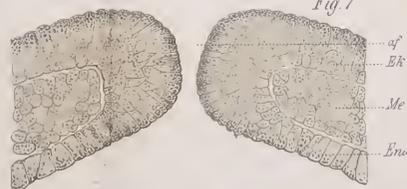
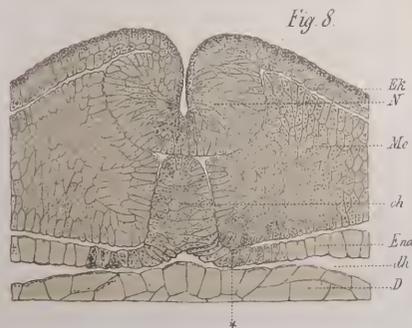
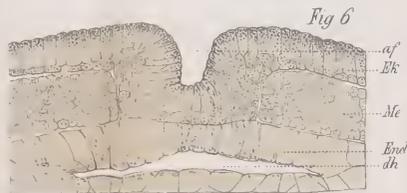
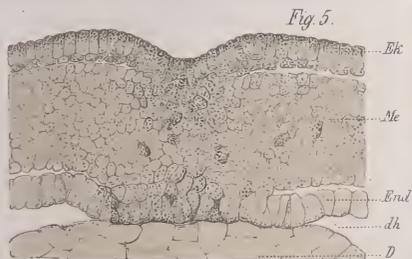
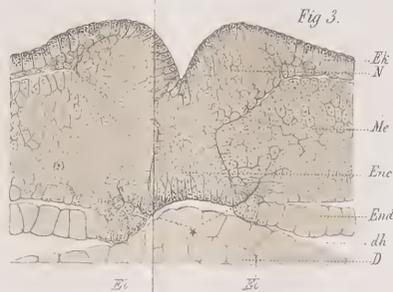
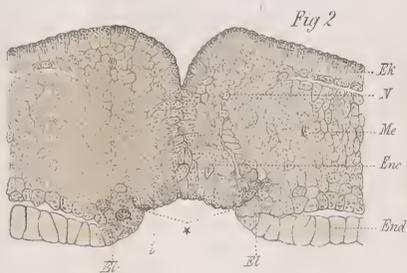
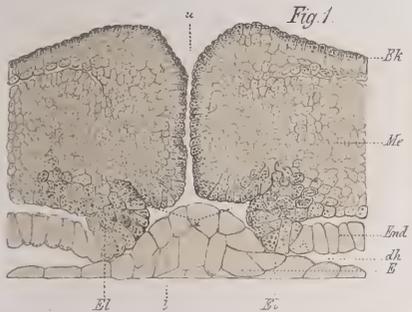




Fig. 1a.

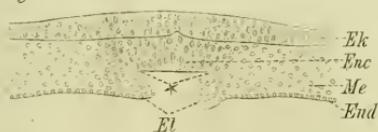


Fig. 1b.

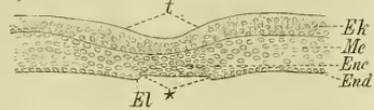


Fig. 3.

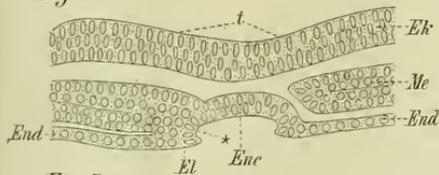


Fig. 5.

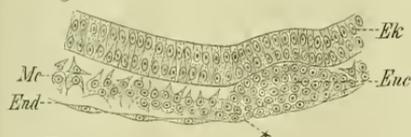


Fig. 7.



Fig. 9.



Fig. 11.



Fig. 13.



Fig. 2.

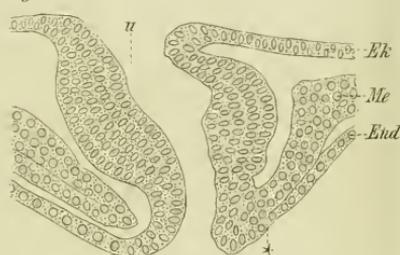


Fig. 4.

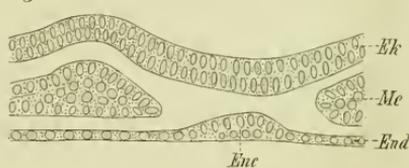


Fig. 6.

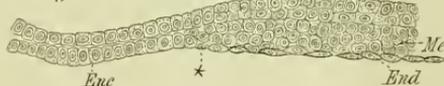


Fig. 8.

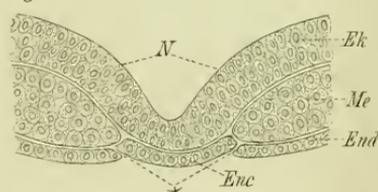


Fig. 10.

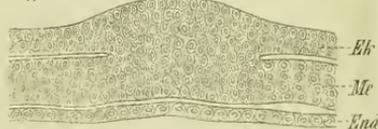


Fig. 12.

