

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.

Von

Dr. C. K. Hoffmann,

Professor an der Reichsuniversität zu Leiden.

Mit Tafel XIII und XIV und einem Holzschnitt.

I. Die Bildung des Mesoderms und die Anlage der Chorda dorsalis.

Unsere Kenntnis über die Entwicklungsgeschichte der Reptilien verdanken wir einer gemeinschaftlichen Arbeit von KUPFFER und BENECKE (17), einer Mittheilung von BALFOUR (2), mehreren Arbeiten von STRAHL (20—25), einer größeren Abhandlung von KUPFFER (10), einer Mittheilung von WELDON (25), während ich selbst Gelegenheit hatte dazu in einer kleinen Arbeit etwas beizutragen (11). Ich lasse dann für den Augenblick die schon etwas älteren Untersuchungen von CLARK und AGASSIZ über die Entwicklungsgeschichte der Schildkröte (Contributions to the natural History of the United States. Vol. II. 1857) außer Acht. In meinem letztgenannten Beitrage war mir aber aus Mangel an Material die Anlage des mittleren Keimblattes nur höchst fragmentarisch bekannt geworden, die Bildung der Chorda vollständig unbekannt geblieben. Wiederholte Versuche, Eidechsen- und Schlangenembryonen aus früheren Entwicklungsstadien zu erhalten, scheiterten aufs Neue. Wohl standen mir zahlreiche Schlangenembryonen (*Tropidonotus natrix*) aus späteren Entwicklungsstadien zur Verfügung, aber keine jüngeren, die mich am meisten interessirten, und von Eidechsenembryonen war das jüngste Stadium, welches mir zu Gebote stand, ein Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. Die Untersuchung einer Schnittserie durch einen Embryo aus einem solchen Entwicklungsstadium zeigte mir, dass das Chordaentoderm jederseits durch eine äußerst feine Spalte von dem Darmentoderm getrennt war, und dass das Darmentoderm erst später unter der angelegten Chorda gegen einander wachsend, die Chorda vollständig vom Entoderm resp. Mesenteron trennt, genau so, wie

STRAHL (21) dies beschrieben hat. War dies schon ein Fingerzeig, dass bei den Reptilien höchst wahrscheinlich Mesoderm sich durch Einstülpung aus dem Entoderm, resp. Mesenteron anlegt, indem sonst das Getrenntsein eines Chordaentoderms jederseits vom Darmentoderm unbegreiflich erscheinen muss, so wurde ich in dieser Meinung noch mehr bestärkt, als ich bei den Selachiern gefunden hatte (13), dass ein Theil, und zwar der zuerst angelegte Theil des Mesoderms durch wahre Einfaltung aus dem Mesenteron entsteht, vollständig so, wie dies nach der höchst interessanten Coelomtheorie von OSCAR und RICHARD HERTWIG (8) stattfinden muss; dass der größte Theil des Mesoderms dagegen durch Abspaltung von den Rändern des Blastoderms und des Blastoporus entsteht, wie BALFOUR dies in seinen berühmten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Selachier nachgewiesen hat (4).

Es war schon a priori zu erwarten, dass in dem Stadium der Entwicklung, in welchem der Canalis neurentericus an der ventralen Seite eben durchbrochen ist und sich dadurch eine Art Invaginationshöhle, als erste Anlage des Mesenteron, gebildet hat, das günstigste Moment für die in Rede stehende Frage sein muss, um so mehr als ich bei Vögeln und Knochenfischen, bei welchen ein Invaginationsprocess, als erste Anlage des Mesenteron, vollständig ausgefallen ist, keine Spur mehr von Mesodermbildung durch Einfaltung habe nachweisen können, während dagegen bei den Selachiern und Amphibien, bei welchen bekanntlich eine Invaginationshöhle als erste Anlage des Mesenteron deutlich vorhanden ist, das Mesoderm sich wenigstens zum Theil unzweifelhaft durch Einfaltung anlegt, um für den Augenblick die ganze Anlage des Mesoderms bei *Amphioxus* aus dem allein durch Einstülpung entstandenen Urdarm (Archaenteron: BALFOUR), wie uns dies aus den prächtigen Untersuchungen von KOWALEVSKY (16) und HATSCHKE (6) bekannt ist, außer Betracht zu lassen.

Auf meine Bitte hatte Dr. STRAHL in Marburg die Güte mir ein Paar ausgezeichnet konservirte Embryonen von *Lacerta agilis* aus dem eben gesagten Entwicklungsstadium auf das freigebigste zu meiner Verfügung zu stellen, wofür ich ihm nochmals meinen herzlichsten Dank sage. Gestützt auf das, was die Entwicklungsgeschichte von Knochenfischen, Knorpelfischen und Vögeln mich gelehrt hatte, fand ich in der Untersuchung einer Schnittserie durch einen Embryo aus oben erwähntem Stadium der Entwicklung, so wie von dem Embryo mit sechs Urwirbeln — den einzigen jüngeren Stadien, die ich untersuchen konnte, — die Gelegenheit, eine bessere Einsicht in die Bildung des Mesoderms und der Chorda zu gewinnen als mir bisher möglich war, und zugleich wieder die große Bedeutung der Coelomtheorie

durch eine neue Thatsache zu bestätigen, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

Bevor ich zu der Beschreibung, auf welche Weise das Mesoderm bei den Reptilien sich anlegt, übergehe, scheint es mir deutlichkeitshalber am besten, erst nochmals einen Blick auf den Segmentationsprocess bei den Reptilien zu werfen.

Die Furchung verläuft, wie KUPFFER und BENECKE (17) schon nachgewiesen haben, nach dem Typus des meroblastischen Eies. Wenn die Furchung schon ziemlich weit fortgeschritten ist, unterscheiden sich die oberen Furchungszellen durch ihren bedeutend kleineren Durchmesser von den mehr nach unten gelegenen, die oft in den unteren Schichten die doppelte Größe von denen der oberen Schicht haben.

Der Keim liegt auf einer Schicht des Nahrungsdotters, welche sehr reich an Protoplasma ist und in welcher zahlreiche kleine Dotterkügeln abgelagert sind; verfolgt man diese Schicht nach unten, so verschwindet das Protoplasma allmählich mehr und mehr, während zugleich die Dotterkugeln größer und größer werden, bis schließlich das Protoplasma fast vollständig verschwunden ist und nur Deutoplasma-kugeln vorhanden sind.

In dem unter dem Keim gelegenen Protoplasma trifft man zahlreiche freie Kerne an, oft in deutlichem Theilungszustande. Wenn es nun auch nicht möglich ist und auch nicht leicht möglich sein wird, den direkten Ursprung dieser freien Kerne des Nahrungsdotters bei den Reptilien nachzuweisen, so glaube ich kann darüber wohl kein Zweifel bestehen, dass sie alle Theilungsprodukte des ersten Furchungskernes sind, nachdem es möglich war, ihren direkten Ursprung bei den Knochenfischen nachzuweisen (9). Bei den Reptilien verhalten sich diese freien Kerne vollkommen so, wie bei den Vögeln, so dass Alles, was ich über dieselben bei den letztgenannten mitgetheilt habe (14), auch für die Reptilien gilt. In ihren Dimensionen stimmen sie bei den Reptilien fast vollkommen mit denen der Furchungskugeln überein, ähnlich wie bei den Vögeln, und dadurch weichen sie nicht unbedeutend von denen der Knorpel- und Knochenfische ab. Am Ende des Furchungsprocesses besteht also das Ei aus einer großen Zahl kleiner, mit Dotterkügeln stark gefüllter Zellen, dem abgefurchten Keim — dem Blastoderm — und einer großen vielkernigen Zelle, — dem Nahrungsdotter. An dem Blastoderm sind dann schon deutlich zwei Keimblätter zu unterscheiden, ein oberes, einschichtiges, aus niedrigen Cylinderzellen bestehendes Blatt, das Ektoderm und ein aus mehreren Lagen von rundlichen Zellen bestehendes Blatt, das primäre Entoderm. Schon während der letzten Stadien der Furchung bildet sich die Furchungshöhle und mit

ihr wird das Blastoderm vorn dünner und hinten dicker, welches darauf beruht, dass die Zellen des primären Entoderms hinten in mehreren Schichten abgelagert sind als vorn. Demnach liegt die Furchungshöhle dann auch nicht central, sondern excentrisch und zwar unter dem dünneren Theil des Blastoderms. Das Dach dieser Höhle wird durch das Ektoderm und zwei bis drei Schichten von Entodermzellen, die Basis durch den Nahrungsdotter gebildet. Von dem Boden der Furchungshöhle sieht man oft große Kugeln nach dem Dache aufsteigen. Diese Kugeln sind wie bei den Vögeln mit Dotterkörnchen strotzend gefüllt und dadurch wird es natürlich schwierig mit Bestimmtheit zu sagen, ob diese Kugeln einen Kern besitzen oder nicht. Bei Durchmusterung von feinen Schnittserien begegnet man hier und dort einer Kugel, welche unzweifelhaft einen Kern besitzt. Man darf diese Kugeln also als wahre Zellen betrachten und kann sie vielleicht am besten, wie bei den Vögeln, mit dem Namen von sekundären Furchungskugeln bezeichnen. Die Entstehungsweise dieser Gebilde ist wohl so zu erklären, dass das an Dotterkörnchen reiche Protoplasma mit den darin gelegenen freien Kernen in bestimmte Zellenterritorien — die sekundären Furchungskugeln — sich abschnürt. Dieselben steigen wie gesagt von dem Boden der Furchungshöhle zu den Zellen des primären Entoderms, welche die untere Fläche des Daches bilden. Während ihres Verlaufes durch die Furchungshöhle theilen sie sich schon und tragen wahrscheinlich so zu der Vergrößerung des primären Entoderms unmittelbar bei. Wie ich für die Vögel angegeben habe, ist es auch hier möglich, dass sie sich nur indirekt an der Vergrößerung des primären Entoderms betheiligen. Man begegnet nämlich öfter solchen Kugeln, die nicht mehr die Gestalt von Zellen haben, sondern als unregelmäßigere Haufen von Dotterkörnchen sich zeigen, es ist als ob solche Kugeln dann geplatzt wären und ihren Inhalt ausgestreut hätten, und so ist es möglich, dass die frei gewordenen Dotterkörnchen einfach durch die aus der Furchung des Bildungsdotters unmittelbar hervorgegangenen Furchungszellen aufgezehrt werden; es sind dies Fragen, welche einer direkten Beobachtung nicht gut zugänglich sind. Unter Größezunahme des ganzen Blastoderms wird der vordere Theil immer dünner, der hintere im gleichen Grade dicker, dabei geht die Keimhöhle wieder vollständig zu Grunde. Bei dem weiteren und bei den Reptilien ziemlich schnellen Wachsthum des Blastoderms finden fortwährend — wie es scheint — nicht unbedeutende Zellenschiebungen des primären Entoderms statt; denn alsbald besteht die ganze Keimhaut überall nur aus zwei Schichten von Zellen, das einschichtige Ektoderm und das ebenfalls einschichtige (primäre) Entoderm, mit Ausnahme des Keimbautrandes, wo das Entoderm einen mehr oder

weniger dicken Wulst bildet und eines in dem hinteren Theil der longitudinalen Achse des Blastoderms gelegenen Abschnittes, wo das primäre Entoderm mehrere Schichten dick ist; von dieser Stelle aus verdünnt es sich nach allen Richtungen ziemlich schnell, so dass schließlich, wie gesagt, nur ein einschichtiges primäres Entoderm übrig bleibt; zugleich werden die Zellen des Ektoderms in der longitudinalen Achse, besonders dort, wo das primäre Entoderm mehrschichtig ist, erst höher und schmaler und bald darauf schon zweischichtig. Dadurch differenzirt sich das Blastoderm in eine mittlere, durchscheinende Area und einen weißlichen Saum; erstgenannte ist in der Mitte verdickt — welche Verdickung KUPFFER als »Embryonschild« bezeichnet hat. Dieselbe beruht nach ihm darauf, dass die vorher platten Zellen des Ektoderms in dieser Region cylindrisch werden, aber dabei einschichtig bleiben. Ich stimme aber STRAHL (21) ganz bei, wenn er sagt, dass neben der Höhe der Ektodermzellen auf der eben erwähnten Mehrschichtigkeit des Entoderms an einer bestimmten Stelle des Blastoderms die Deutlichkeit des Embryonschildes KUPFFER's beruht. Das erste Phänomen, das auf einen Fortgang der Entwicklung im Embryonschilde deutet, ist das Auftreten einer Einstülpung in der Nähe des einen Endpunktes der medianen Achse des Schildes, aber noch im Bereich des letzteren. Diese wichtige Entdeckung verdanken wir KUPFFER und BENECKE (17).

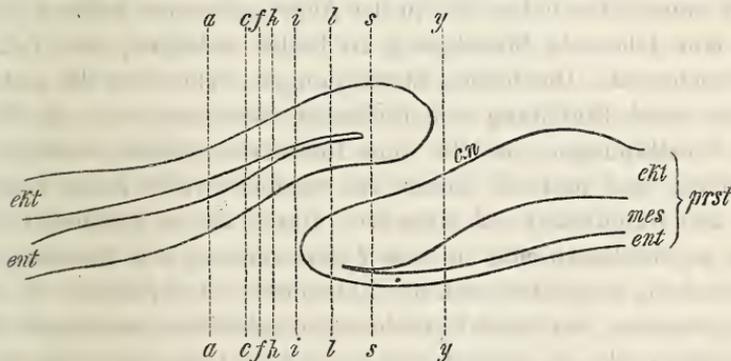
Die in Rede stehende Öffnung ist die erste Anlage eines Kanales, der bald an der ventralen Seite durchbricht und so die Entodermfläche mit der Ektodermfläche verbindet, mit anderen Worten, die eben erwähnte Öffnung ist die erste Anlage des Canalis neurentericus.

Während bei den Anamnia, Amphioxus, Selachii, Amphibien (die Knochenfische bleiben außer Betracht, indem bei ihnen durch die ursprünglich solide Anlage des Centralnervensystems und das Fehlen eines Lumens im Schwanzdarm ein Canalis neurentericus sich nicht ausbilden kann) der Canalis neurentericus — der letzte Rest des Blastoporus — das hintere Körperende des Embryo begrenzt und hinter demselben kein Gewebsmaterial mehr vorhanden ist, sehen wir dagegen, dass bei den Reptilien hinter dem Canalis neurentericus noch eine sehr bedeutende Zellmasse vorhanden ist; diese Zellmasse ist der Primativstreifen oder der postembryonale Theil. Indem bei den Anamnia die Invaginationsoffnung, der Blastoporus, sich später in den Canalis neurentericus umbildet, anders gesagt, der Canalis neurentericus den letzten Rest des Blastoporus vorstellt, können wir bei den Reptilien die Invagination, den späteren Canalis neurentericus, ebenfalls mit dem Namen des Blastoporus bezeichnen; in so weit hat KUPFFER (18) also voll-

ständig Recht, wenn er sagt: »es findet also die Bildung einer Gastrula, wenn auch in beschränktem Umfange, statt«.

Mit der Bildung des Canalis neurentericus hat sich besonders STRAHL eingehend beschäftigt, die Resultate, zu welchen er gekommen ist, werde ich gleich unten besprechen, ich will aber erst mittheilen, wie das Mesoderm sich verhält unmittelbar nachdem der Canalis neurentericus an der ventralen Seite durchbrochen ist, und dadurch auch eine kleine Invaginationshöhle als erste Anlage des Mesenteron sich gebildet hat und dann, welche Verhältnisse es bei dem Embryo mit sechs Urwirbeln zeigt.

Das kärgliche Material, über welches ich verfügte, gestattete mir nicht Längsschnitte, sondern nur eine Querschnittserie zu untersuchen. STRAHL hat aber einen Längsschnitt durch den Kanal unmittelbar nach



dem Durchbruch nach unten abgebildet; ich gebe eine Kopie dieser Abbildung auf Taf. XIII, Fig. 4. Obenstehender Holzschnitt stellt dieselbe Figur in doppelter Vergrößerung vor, in welcher ich in dem hinter dem Canalis neurentericus gelegenen (postembryonalen) Theil — dem Primitivstreifen —, die verschiedenen Keimblätter schärfer angegeben habe als in der Abbildung von STRAHL; dass hier die Keimblätter wirklich noch deutlich zu unterscheiden sind, wird aus der jetzt näher zu beschreibenden Querschnittserie hervorgehen. Ich beginne die Beschreibung mit einem Schnitt ungefähr $\frac{1}{4}$ mm vor der ventralen Ausmündung des Canalis neurentericus. Das Ektoderm ist über eine ziemlich große Strecke in der Mittellinie mehrschichtig und besteht aus cylinderähnlichen Zellen, lateralwärts wird es allmählich dünner, bis schließlich nur noch eine aus kleinen, niedrigen Cylinderzellen bestehende Lage übrig bleibt, während noch mehr lateralwärts diese Zellen eine lange spindelförmige Gestalt annehmen. Das Entoderm besteht überall nur aus einer einzigen Schicht Zellen, welche aber ziemlich große Unter-

schiede im Bau zeigen (vgl. hierzu Taf. XIII, Fig. 2). Gerade in der Achse haben diese Zellen auf eine kurze Strecke eine hohe cylinderförmige Gestalt, nach beiden Seiten gehen sie aber, und zwar ziemlich schnell, in rundlich-ovale Zellen über, die, je mehr man lateralwärts kommt, um so größer und dotterkörnchenreicher werden, so selbst, dass die zahlreichen Dotterkörnchen den Kern oft verdecken. Die folgenden Schnitte geben alle ungefähr dasselbe Bild, bis man schließlich einem begegnet (ich werde denselben Schnitt *a* nennen), in welchem man das sonst einschichtige Entoderm neben den axialen hohen Cylinderzellen etwas verdickt antrifft. Was hier eigentlich stattfindet, lässt sich an dem in Rede stehenden Schnitt nicht mit Bestimmtheit sagen, aus dem Folgenden, besonders aber aus dem nächstfolgenden (Schnitt *c*) ergibt sich, dass es die mehr rundlich-ovalen Zellen des Entoderms sind, welche unmittelbar neben den in der Achse gelegenen hohen Cylinderzellen eine bilaterale Einstülpung zu bilden anfangen, wie Taf. XIII, Fig. 3 nachweist. Die beiden Einstülpungen stellen uns die erste Anlage des durch Einfaltung sich bildenden Mesoderms vor; die Wände dieser Einstülpungen, welche dem Entoderm ähnlich, ebenfalls nur einschichtig sind und wie dieses aus rundlich-ovalen Zellen bestehen, liegen fast unmittelbar auf einander. Durch die so gebildeten Einfaltungen ist die Kontinuität in dem Zusammenhang der Entodermzellen unterbrochen, es gliedert sich das Entoderm in drei Stücke: ein in der Achse gelegenes, aus hohen Cylinderzellen gebildetes, unpaariges Stück, aus welchem sich die Chorda bilden wird und das man »Chordaentoderm« nennen kann und ein neben der Achse gelegenes, aus mehr rundlich-ovalen Zellen bestehendes, paariges Stück — das Darmentoderm. (Die Linien *a—a*, *c—c* etc. geben die Richtung der Querschnitte an.)

Schnitt *d* giebt ungefähr dasselbe Bild, nur mit der Ausnahme, dass auf einer Seite in einiger Entfernung von dem durch Einfaltung sich anlegenden Mesoderm, das Entoderm an einer sehr kleinen Stelle zwei bis drei Schichten dick ist. In diesen zwischen Ektoderm und Entoderm gelegenen Zellen kann ich nur Mesoderm erkennen, welches sich durch Abspaltung aus dem (primären) Entoderm entwickelt hat und alsbald beitragen wird, das durch Einfaltung entstandene Mesoderm zu vergrößern. Schnitt *e* zeigt ebenfalls noch die zuletzt erwähnten Mesodermzellen, außerdem sieht man, wie auf den durch Einfaltung entstandenen Mesodermzellen andere liegen, welche unmittelbar auf den eben genannten ruhend, sich ziemlich weit lateralwärts erstrecken, wie dies noch mehr in dem darauf folgenden Schnitt (Schnitt *f*) der Fall ist, so wie Taf. XIII, Fig. 4 zeigt. Ich werde diese letztgenannten Zellen ebenfalls

durch Abspaltung entstandene Mesodermzellen nennen; wir werden gleich sehen, dass sie unmittelbar in das Mesoderm übergehen, welches neben den nur aus den Zellen des Ektoderms gebildeten Wänden des Canalis neurentericus gelegen ist, und das allein durch Abspaltung entstanden sein kann. Die durch Einfaltung entstandenen Mesodermzellen sind von den durch Abspaltung gebildeten an der Form nicht zu unterscheiden, beide Arten von Zellen sind einander vollkommen ähnlich. Der folgende Schnitt (*g*) zeigt nichts Besonderes, was der Erwähnung werth ist; Schnitt *h* ist auf Taf. XIII, Fig. 5 abgebildet. Die in den beiden vorigen Schnitten schon mehr oder weniger deutliche Urdarmhöhle ist hier sehr deutlich zu sehen, sie ist durch den ventralen Durchbruch des Canalis neurentericus entstanden, stellt also wohl unzweifelhaft eine Invaginationshöhle vor. Das Dach wird durch das Chordaentoderm, die Basis durch den Nahrungsdotter gebildet. Das Chordaentoderm ist jederseits durch eine sehr schmale, obgleich deutliche Spalte vom Darmentoderm getrennt. Neben dem Chordaentoderm und diesem sehr eng anliegend begegnet man jederseits dem Mesoderm, als einer dicken, lateralwärts sich schnell verdünnenden Schicht, die von dem Darmentoderm durch einen deutlicheren Zwischenraum getrennt ist als in den vorigen Schnitten. Ob hier noch Mesoderm daneben ist, welches durch Einfaltung sich angelegt hat, kann ich nicht sagen. Auf die hohe Bedeutung des vollständig isolirten Chordaentoderms komme ich gleich noch näher zurück.

In Schnitt *i* ist die feine Spalte, welche das Chordaentoderm jederseits vom Darmentoderm trennt, bei starker Vergrößerung noch eben zu sehen; die Ränder der ventralen Ausmündung des Canalis neurentericus sind einander noch mehr genähert und der nächste Schnitt (*k*) geht schon so weit nach hinten, dass er die ventrale Ausmündung des Canalis neurentericus nicht mehr trifft, wie die Abbildung von Schnitt *l* (Taf. XIII, Fig. 6) noch deutlicher zeigt. Das Lumen des Canalis neurentericus ist mehr oder weniger oval, seine Wände sind allein durch die Zellen des oberen Keimblattes gebildet, ein ziemlich großer Zwischenraum trennt seine obere Wand von der Ektodermschicht, seine untere Wand hängt kontinuierlich mit dem Entoderm zusammen, ein einziger Blick auf den Längsschnitt zeigt noch deutlicher wie dies sein muss. Das Mesoderm liegt jederseits den Seitenwänden dieses Kanales unmittelbar an, bei Anwendung von guten Vergrößerungen sind die Grenzen des Mesoderms und der vom Ektoderm gebildeten Kanalwand doch noch deutlich zu erkennen; scharf ist das Mesoderm vom Entoderm getrennt. Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass dieses Mesoderm durch Abspaltung von dem primären Entoderm entstanden ist, es ist für dasselbe keine andere Entstehungsweise möglich, die darunter gelegenen Entodermzellen trifft

man an mehreren Stellen in reger Theilung begriffen an, fortwährend dem schon vorhandenen Mesoderm neue Zellen liefernd.

Schnitt *m* stimmt mit Schnitt *l* überein, der folgende (Schnitt *n*) unterscheidet sich von dem vorhergehenden dadurch, dass die obere Kanalwand durch einen nur noch unbedeutenden Zwischenraum vom Ektoderm getrennt ist.

In den vier folgenden Schnitten wird der eben genannte Zwischenraum immer noch kleiner und ist in Schnitt *s* (auf Taf. XIII, Fig. 7 abgebildet) vollständig verschwunden; der in Rede stehende Schnitt geht durch den vorderen dorsalen Umschlagrand des Canalis neurentericus. In der Achse begegnet man immer nur noch zwei Keimblättern, Ektoderm und Entoderm, jederseits liegt das bilaterale Mesoderm deutlich vom Ektoderm getrennt, ein größerer Zwischenraum trennt letzteres von dem Entoderm. Schnitt *t* stimmt mit dem vorigen überein, die drei folgenden Schnitte gehen durch die dorsale Ausmündung des Canalis neurentericus; in der Achse liegt immer noch kein Mesoderm, von beiden Seiten rückt es aber immer der Mittellinie näher, bis in Schnitt *y* (auf Taf. XIII, Fig. 8 abgebildet) drei Keimblätter in der Achse angetroffen werden, das einschichtige Entoderm, das Mesoderm, welches in der Achse sehr dünn, jederseits aber zu einem dicken Wulst anschwillt, und das Ektoderm, welches in der Achse stark nach unten keilförmig vorspringt. Wir sind hier also in dem Primitivstreifen oder dem post-embryonalen Theil, welcher dadurch sich kennzeichnet, dass das Mesoderm nicht mehr ein bilateral symmetrisches Blatt, sondern wie Ektoderm und Entoderm ein kontinuierliches Blatt bildet. In diesem Stadium der Entwicklung ist die Grenze von Mesoderm und Ektoderm bei Anwendung von guten Vergrößerungen noch sehr deutlich zu sehen.

Das einzige Erwähnenswerthe der jetzt noch folgenden Schnitte ist dies, dass die axiale Ektodermverdickung nach hinten mehr und mehr sich verdünnt und im gleichen Grade das Mesoderm in der Achse dicker wird, beide Keimblätter bleiben einander unmittelbar anliegen, dagegen ist das Entoderm durch einen großen Zwischenraum vom Mesoderm getrennt. Nach hinten zu wird dieser Zwischenraum kleiner, bis endlich Ektoderm, Mesoderm und Entoderm einander unmittelbar anliegen, Hand in Hand damit verdünnt sich das Mesoderm mehr und mehr, bis wieder nur zwei einschichtige Keimblätter, Ektoderm und Entoderm, übrig bleiben.

Was lehrt uns nun diese Schnittserie? Fußend auf dem, was die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Vögeln mich gelehrt haben, glaube ich zu folgender Interpretation berechtigt zu sein.

In dem Moment, in welchem die erste Anlage des Canalis neuren-

tericus sich einleitet, besteht das Blastoderm nur aus zwei Keimblättern: Ektoderm und primärem Entoderm; überall einschichtig ist letzteres nur in dem Bereiche des Embryonalschildes mehrschichtig, während dort auch die Ektodermzellen höher und allmählich zweischichtig werden. Wie bei jeder Einstülpung, die nicht in einen präformierten Hohlraum, sondern in eine solide Masse stattfindet, besteht die erste Anlage des Canalis neurentericus in einer Verdickung des Ektoderms, in welcher alsbald eine Einstülpung entsteht, zugleich wird das Ektoderm in der ganzen Umgebung des Embryonalschildes zwei- bis mehrschichtig. Die eingestülpte Wand legt sich gegen die untere Fläche des Ektoderms, und indem die Einstülpung selbst nach vorn wächst, die Einstülpungsöffnung gleichzeitig mit dem weiteren Wachstum der ganzen Embryonalanlage nach hinten rückt, hat der bis jetzt noch blinddarmförmig geschlossene Kanal eine doppelte Wachstumsweise. Während der Anlage und Bildung des Canalis neurentericus als eine anfänglich nach unten und vorn stark vorspringende solide Proliferation der Zellen des Ektoderms, verdickt sich das primäre Entoderm jederseits neben dem Kanal und verdünnt sich unter demselben, bis nur eine einzige Schicht übrig bleibt. Demnach bildet das primäre Entoderm also in diesem Stadium der Entwicklung hinten und jederseits neben dem Canalis neurentericus eine mächtige Schicht, und diese gliedert sich jetzt allmählich in zwei Schichten, in ein aus einer einzigen Lage von Zellen bestehendes unteres Blatt, das sekundäre Entoderm, und ein darüber gelegenes sehr dickes Blatt, das Mesoderm, welches hier also allein durch Abspaltung entstehen kann; das axiale (primäre) Entoderm hat sich dann schon zu einem einschichtigen Blatt verdünnt. In diesem bricht die Ektodermeinstülpung auch an der ventralen Seite durch; noch ehe dies geschieht, nehmen die vor der Durchbruchstelle gelegenen axialen Entodermzellen Cylinderform an; hat der Durchbruch stattgefunden, dann geht das Ektoderm unmittelbar in das Entoderm über, welches vor der Durchbruchstelle sich schon zu einem einschichtigen Blatt verdünnt hat. Gleichzeitig mit diesem ventralen Durchbruch entsteht die erste Anlage des Mesenteron, und aus dieser durch eine Art von Invagination gebildete Urdarmhöhle entwickelt sich jederseits eine kleine blinddarmförmige Einstülpung, die Anlage des durch Einstülpung sich bildenden Mesoderms, welches die Gliederung des Entoderms in drei Stücke: in das unpaarige Chordaentoderm, welches unmittelbar in die untere vordere Wand des Canalis neurentericus sich fortsetzt, und das paarige Darmentoderm bedingt. Lateralwärts von dem durch Einfaltung angelegten Mesoderm, spalten sich vom Darmentoderm neue Zellen ab, welche das durch Einfaltung angelegte auf diese Weise

vergrößern helfen. Die schon erwähnte Thatsache, dass z. B. in dem auf Taf. XIII, Fig. 5 abgebildeten Schnitt das Chordaentoderm jederseits durch eine feine Spalte vom Darmentoderm getrennt ist, hat darum eine solche große Bedeutung, weil daraus, wie mir scheint, wohl unzweifelhaft hervorgeht, dass das mittlere Keimblatt anfängt sich durch Einfaltung anzulegen; sonst bleibt das isolirte Chordaentoderm durchaus unbegreiflich.

In dem vorderen Theil des Blastoderms resp. Embryo finden wir demnach das Mesoderm durch Einfaltung entstanden, mehr nach hinten haben wir Mesoderm durch Einfaltung und Abspaltung angelegt und noch mehr nach hinten, sobald man an das hintere Ende der ventralen Ausmündung des Canalis neurentericus kommt, trifft man nur durch Abspaltung entwickeltes Mesoderm an. Aber immer bildet es in dem embryonalen Theil, gleichgültig ob dasselbe durch Einfaltung oder durch Abspaltung entsteht, ein bilaterales Blatt, welches in der Achse immer fehlt. Die Verhältnisse bei den Reptilien stimmen mit den bei den Selachiern vollkommen überein, und die bei den Reptilien etwas modificirten Zustände sind einfach dadurch hervorgerufen, dass der Embryo nicht am Rande, sondern mehr in der Mitte des Blastoderms sich anlegt, wie dies zuerst von BALFOUR (2, 3) in scharfer Weise betont ist, demnach ist auch die Invaginationsöffnung — der Blastoporus der Selachier — bei den Reptilien in einen Kanal umgebildet und dies berechtigt uns die erste Anlage des Canalis neurentericus als Blastoporus oder Urmund zu bezeichnen. Auf die sehr große Übereinstimmung, welche die ersten Entwicklungsstadien der Reptilien mit denen der Vögel zeigen, werde ich in einem anderen Aufsatz später noch ausführlicher zurückkommen.

Das nächste Stadium, leider auch das letzte aus früheren Entwicklungsperioden, welches mir zur Verfügung stand, war der bereits erwähnte Embryo mit sechs Urvirbeln. Die Schnittserie lehrte Folgendes: Ich werde zuerst den Schnitt beschreiben, der gerade durch den Canalis neurentericus geht, dann diejenigen, welche hinter und darauf die, welche vor diesem gelegen sind. Auf Taf. XIII, Fig. 9 gebe ich eine Abbildung des in Rede stehenden Schnittes. Die einander schon dicht genäherten Wände der Medullarrinne biegen sich nach unten unmittelbar in das Entoderm um, welches medianwärts aus kleinen niedrigen Cylinderzellen, mehr lateralwärts aus rundlich-ovalen Zellen besteht, welche, gerade wie bei dem vorher beschriebenen Stadium, um so größer und dotterkörnchenreicher werden, je mehr man sich aus der Achse entfernt. Verfolgt man die Zellen des unteren Keimblattes noch mehr seitwärts, so sieht man, dass sie mit einem breiten Wulst aufhören.

Besonders an den Stellen, wo die Entodermzellen sehr reich an Dotterkörnchen sind, trifft man sie in reger Theilung an, wie ich gleich noch näher besprechen werde. Das Mesoderm liegt den Wänden des Canalis neurentericus fast unmittelbar an, seine Grenzen sind indessen bei Anwendung guter Vergrößerungen noch sehr deutlich zu bestimmen, es bildet hier einen ziemlich mächtigen Zellhaufen. Lateralwärts verdünnt es sich schnell und spaltet sich dann in seine beiden Platten, die Somatopleura und Splanchnopleura, die beide einschichtig sind, weit klaffen und auf eine große Strecke vom Keimwulst in einander umbiegen. Jenseits dieser Stellen hat man also nur zwei Keimblätter, von diesen hört zuerst das Entoderm auf und es bleibt dann das Ektoderm übrig, welches allein den übrigen, bei Weitem größten Theil des Blastoderms, resp. Dottersackhaut, bildet.

Der nächstfolgende Schnitt geht nicht mehr durch das Lumen des Canalis neurentericus, sondern durch die hintere Wand desselben; der unmittelbare Übergang des Ektoderms in das Entoderm lässt sich in diesem Schnitt noch nachweisen; das Mesoderm rückt indessen medianwärts so dicht den beiden anderen Keimblättern auf, dass seine Grenzen kaum noch mit einiger Bestimmtheit zu erkennen sind.

In den sieben folgenden Schnitten hängen die drei Keimblätter in der Achse mit einander so innig zusammen, dass die Grenzen der einzelnen Blätter auch an den feinsten Schnitten und bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen nicht zu unterscheiden sind. Wir sind hier in dem Primitivstreifen, in dem postembryonalen Theil. Die Verwachsung der Keimblätter in der Achse des postembryonalen Theiles, in dem Primitivstreifen, ist gerade wie bei den Vögeln — aber bei den Reptilien viel deutlicher — eine sekundäre, wie eine Vergleichung mit der Schnittserie des vorher beschriebenen Stadiums unzweifelhaft lehrt.

Die Medullarfurche setzt sich nach hinten noch ungefähr 40 bis 50 μ in den postembryonalen Theil fort, sie verschmälert sich aber sehr schnell, um bald vollkommen aufzuhören; wie bei den Vögeln kann sie auch hier als postembryonale Medullarfurche bezeichnet werden. Schon auf dem achten Schnitt hinter dem Canalis neurentericus löst sich das Entoderm und zieht als ein vollständig freies Blatt unter den beiden anderen in der Achse innig zusammenhängenden Keimblättern hin. Je mehr man nach hinten kommt, um so mehr setzt sich die Spaltung des mittleren Keimblattes in seine Splanchnopleura und Somatopleura nach der Mittellinie hin fort, bis schließlich die beiden Blätter vollkommen getrennt sind; die Splanchnopleura ist sowohl lateralwärts als in der Achse einschichtig, dagegen ist die Somatopleura in der Achse beträcht-

lich dick und steht hier immer noch in engem Zusammenhang mit dem ebenfalls in der Mittellinie mehrschichtigen Ektoderm, aus den beiden letztgenannten legt sich die hintere Amnionfalte an. Kaum hat sich das Mesoderm bis an die Achse in seine beiden Blätter gespalten, fängt gleich darauf das Ektoderm und das somatopleure Mesoderm an sich zu verdünnen und seinen Zusammenhang zu lockern, so dass man auf Schnitten noch mehr nach hinten die vier Keimblätter vollständig frei antrifft.

Sehen wir jetzt, was die Schnitte uns lehren, welche vor dem Canalis neurentericus gelegen sind. Den zweiten Schnitt unmittelbar vor dem Kanal zeigt Taf. XIII, Fig. 40. Eine sehr feine, aber deutliche Spalte trennt jederseits das Chordaentoderm vom Darmentoderm; erstgenanntes ist rinnenförmig gebogen und bildet die sogenannte Chordarinne, welche hier wie bei den Vögeln und Selachiern hintere Chordarinne heißen mag, indem die Chorda an ihrem vorderen Wachstumspunkt wahrscheinlich ebenfalls eine, wenn vielleicht auch weniger tiefe Rinne — die vordere Chordarinne — bildet. Der erste vor dem Canalis neurentericus gelegene Schnitt geht gerade durch die vordere Wand des Kanals, wo die dorsale Wand der (hinteren) Chordarinne in die ventrale Wand der Medullarfurche umbiegt, mit anderen Worten, der Schnitt geht gerade durch die vordere Kanalwand, dort wo das Ektoderm in das Entoderm übergeht.

Der dritte Schnitt zeigt von einer Chordarinne nichts mehr; die Chorda selbst liegt, wie Taf. XIII, Fig. 44 zeigt, immer noch vollständig frei zwischen den beiden Darmentodermstücken. In dem vierten Schnitt wächst das Darmentoderm der einen Seite unter der Chorda schon dem der anderen Seite entgegen (Taf. XIII, Fig. 42) und in dem fünften Schnitt ist dies schon vollständig geschehen, wie Taf. XIII, Fig. 43 verdeutlicht. Das Mesoderm zeigt sich in vollkommen ähnlichem Zustande als in dem Schnitt angegeben ist, der gerade durch das Lumen des Canalis neurentericus geht. Die jetzt folgenden Schnitte zeigen nichts Auffallendes; ich komme auf die Anlage des Amnions gleich noch näher zurück. Hier will ich nur hervorheben, dass die Splanchnopleura und die Somatopleura vorn schon weit aus einander stehen, was mit dem im vorderen Embryonalende schon angelegten Amnion in direktem Zusammenhang steht. Lateralwärts biegt sich die gegen das Ektoderm gelegene Somatopleura unter Beschreibung eines großen Bogens unmittelbar in die auf dem Entoderm liegende Splanchnopleura um. Jenseits dieser Umbiegungsstelle begegnen wir also nur zwei Keimblättern, Ektoderm und Entoderm.

Von der größten Bedeutung sind meiner Meinung nach kleine Haufen

runder Zellen, welche jenseits der Stelle, wo die Somatopleura in die Splanchnopleura umbiegt, zwischen Ektoderm und Entoderm angetroffen werden. Über den Ursprung dieser Zellen kann wohl kein Zweifel bestehen, dass sie alle von dem Entoderm stammen; alle Übergangsstadien zwischen den großen mit Dotterkörnchen erfüllten Entodermzellen und den zwei- bis dreimal kleineren, an Dotterkörnchen sehr armen Zellen, aus welchen die in Rede stehenden Haufen bestehen, lassen sich von Stufe zu Stufe nachweisen. In diesem Stadium der Entwicklung hat sich das Herz selbst noch nicht angelegt. Der größte Theil der eben erwähnten Zellen bildet sich in Blutkörperchen um, oder vielleicht besser gesagt, stellt die ersten Blutkörperchen dar, während einzelne an der Peripherie gelegene für den Aufbau der endothelialen Gefäßhaut gebraucht werden; später, wenn das Mesoderm bis zu den Stellen, wo die in Rede stehenden Zellhaufen gelegen sind, zur Entwicklung gekommen ist, erhalten die so angelegten und ursprünglich vollkommen soliden Gefäße — welche man als Blutstränge, oder wie beim Hühnchen im Anschluss an KÖLLIKER (15) als Blutinseln bezeichnen kann — eine zweite Hülle — die Adventitia, welche durch die Splanchnopleura geliefert wird. Ich glaube, dass daraus wohl unzweifelhaft hervorgeht, dass das Blut ein Produkt des Entoderms ist, es ist schon an bestimmten Stellen des Blastoderms vorhanden, noch bevor das Mesoderm sich dort angelegt hat.

Bei den Knochenfischen war ich, was die Bildung des Blutes betrifft (10), zu einem ähnlichen Resultat gekommen, und wenn die Verhältnisse dort etwas anders als hier sind, so lassen sich diese daraus leicht erklären, dass bei den Knochenfischen der Urdarm schon vollständig durch Abfaltung entstanden ist, noch bevor die Blutbildung sich einleitet, und der Urdarm dort eine überall geschlossene Röhre bildet, indem ein Dotterstiel fehlt.

Zugleich aber scheint es mir, dass die bei den Reptilien so überaus deutliche Bildung des Blutes wohl als ein sehr kräftiges Argument angeführt werden kann, dass es die Keimblätter und diese allein sind, welche Alles liefern, was für den Aufbau des Embryo nöthig ist, und dass daran der Nahrungsdotter sich nicht direkt beteiligt.

Neben den rundlichen Zellen, welche die Blutinseln bilden, begegnet man oft anderen von spindelförmiger Gestalt, die indessen in allen Übergangsstadien zu den erst erwähnten angetroffen und durch das proliferirende Entoderm ebenfalls geliefert werden; es sind dies Zellen, welche sich an dem weiteren Aufbau des Mesoderms beteiligen.

Es ist auch möglich, dass das proliferirende Entoderm Haufen von rundlichen Zellen zur Entwicklung bringt, von welchen einzelne spindelförmig werden und für den weiteren Aufbau des Mesoderms dienen, während die übrigen sich zu den beschriebenen Blutpunkten umbilden; es ist äußerst schwierig darüber mit einiger Genauigkeit Weiteres zu sagen, aber so viel ist sicher, dass es das Entoderm ist, welches die Zellen liefert, die für den weiteren Aufbau des Mesoderms, für die Bildung der Blutkörperchen und der endothelialen Gefäßhaut gebraucht werden (vgl. Taf. XIII, Fig. 44). Die folgenden Schnitte haben für die Bildung des mittleren Keimblattes keine große Bedeutung mehr, das einzige Erwähnenswerthe ist, dass in den beiden vordersten Urwirbeln schon eine sehr große Leibeshöhle vorhanden ist (Taf. XIII, Fig. 45). Schon BALFOUR (4) wies nach, dass bei den Selachiern die Spaltung des Mesoderms in seine Splanchnopleura und Somatopleura in dem vorderen Theil des Embryo anfängt und so nach hinten schreitet. Die Thatsache, dass bei den Selachiern ein Theil des Mesoderms, und zwar das zuerst gebildete durch Einfaltung aus dem Urdarm sich anlegt, macht es ganz erklärlich, wie in dieser Partie des Mesoderms von Anfang an ein Coelom vorhanden ist, das in dem mehr nach hinten gelegenen Theil des Mesoderms, welcher durch Abspaltung entsteht, sich erst später durch allmähliche Fortsetzung nach hinten bildet.

Wahrscheinlich gilt Ähnliches für die Eidechsen, mit dem Unterschiede, dass die Wände des durch Einfaltung angelegten Mesoderms anfänglich unmittelbar an einander liegen und sich erst später mit dem weiteren Wachsthum und Größerwerden des Urdarmes entfalten; die günstigen Bedingungen für das Auftreten des Coeloms in dem vorderen, zuerst gebildeten Theil des Mesoderms liegen demnach auch hier vor, denn sonst ist es nicht recht verständlich, warum das Coelom vorn zuerst entsteht, während doch das Mesoderm von hinten nach vorn wächst, um für den Augenblick sein Wachsthum nach hinten außer Betracht zu lassen.

Das Einzige, was ich weiter von diesem Embryo noch zu erwähnen habe, ist das Verhältnis der Chorda an dem vorderen Theil des dort schon abgeschnürten Embryo. Auf dem letzten Schnitt, auf welchem die Chorda noch deutlich nachzuweisen ist, hängt sie kontinuierlich mit dem Entoderm — der dorsalen Wand des Urdarmes — zusammen und in dem darauf nach vorn zu folgenden Schnitt ist sie lateralwärts auch mit dem Mesoderm in Verbindung getreten, welches zugleich mit den neben der Chorda gelegenen Theilen des Urdarmes zu verschmelzen anfängt. Hier kehren also vollkommen dieselben Verhältnisse wie bei den Knorpelfischen und Vögeln wieder, denen man auch bei den Knochen-

fischen und Amphibien begegnet, dass nämlich am vorderen Körperende Chorda, Entoderm und Mesoderm kontinuierlich zusammenhängen; wie dieser Zustand entsteht, werde ich gleich näher besprechen.

Obgleich die Lücke zwischen dem vorher beschriebenen Entwicklungsstadium und dem Embryo mit sechs Urwirbeln eine nicht unbedeutende ist, glaube ich doch zu folgenden Schlüssen berechtigt zu sein. Wie bei den Vögeln haben wir sowohl für die Chorda wie für das Mesoderm ein doppeltes Wachsthum, nämlich nach vorn und nach hinten, zu unterscheiden. Betrachten wir zuerst die hintere Wachstumsstelle. Schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium begegneten wir dem Chordaentoderm als einem vollständig freien Stück, und wir haben gesehen, wie dasselbe sich unmittelbar in die untere Wand des Canalis neurentericus fortsetzt. Einmal angelegt, wächst es allmählich mehr und mehr nach hinten und Hand in Hand damit wird zuerst die ganze untere Wand des Canalis neurentericus für die Anlage der Chorda gebraucht. Dies erklärt die Thatsache, dass der Canalis neurentericus, der Anfangs in eine von oben und hinten nach unten und vorn verlaufende Richtung das Blastoderm durchsetzt, sehr bald in einen fast senkrechten Kanal umgebildet wird, wie Querschnitte am besten nachweisen (siehe Taf. XIII, Fig. 9).

Ist einmal die untere vordere Kanalwand verbraucht, dann drängt die immer weiter nach hinten wachsende Chorda den ganzen Canalis neurentericus nach hinten. In demselben Grade als dies stattfindet, wird gleichzeitig ein immer größeres Stück des fortwährend weiter wachsenden postembryonalen Theiles in den embryonalen umgebildet und Hand in Hand damit vergrößert sich das bilaterale Mesoderm, welches bei seinem Wachsthum nach hinten allein durch Abspaltung entstehen kann.

Zugleich aber ergibt sich, dass in der Achse des embryonalen Theiles niemals Mesoderm anzutreffen ist, denn wir wissen, dass an der vorderen Wand des Canalis neurentericus das Entoderm, d. h. das Chordaentoderm, resp. die Anlage der Chorda, unmittelbar in das Ektoderm, resp. in die ventrale Wand der inzwischen sich anlegenden Medullarfurche übergeht. Nur in dem postembryonalen Theil, mit anderen Worten, in dem Primitivstreifen, liegt in der Achse Mesoderm. Anfänglich sind hier die drei Keimblätter, obgleich sie einander unmittelbar anliegen, nicht mit einander verwachsen, dieser Zustand entsteht erst später, aber sehr frühzeitig, die Verwachsung ist aber eine sekundäre, nicht eine primäre, sie wird wahrscheinlich hervorgerufen durch das stark Aufeinandergedrängtwerden, welches die Zellen

des Primitivstreifens durch die nach hinten wachsende Chorda erfahren.

Der *Canalis neurentericus* bleibt bei den Reptilien sehr lange fortbestehen, bei Eidechsen- und Schlangembryonen bleibt er — wenn die Medullarfurche sich schon in einen Kanal umgebildet hat und der Schwanzdarm abgefaltet ist — noch so lange fortbestehen, bis die Obliteration des Lumens des Schwanzdarmes seinem Dasein ein Ende macht.

Die Verhältnisse bei den Reptilien stimmen mit den bei den Vögeln, besonders mit den niedrigst entwickelten, den *Grallatores* und *Natatores* vollkommen überein; die einzigsten Unterschiede sind nur diese, dass, während bei den Reptilien auf dem als eine solide Proliferation des Ektoderms sich anlegenden Blastoporus schon sehr frühzeitig eine Einstülpung entsteht und er dadurch sich zu einem wirklich hohlen Kanal, dem *Canalis neurentericus*, umbildet, der, an der ventralen Seite durchbrechend, eine Art Invaginationshöhle als erste Anlage des Urdarmes zur Entwicklung bringt, aus welcher ein kleiner Theil des Mesoderms durch wirkliche Einfaltung entsteht, dagegen bei den Vögeln der Blastoporus sich erst sehr spät in einen wirklichen *Canalis neurentericus* umbildet (*Grallatores*, *Natatores*), oder immer solid bleibt (Hühner, Singvögel). Aber wenn auch bei den Vögeln ein wirklich hohler *Canalis neurentericus* zur Ausbildung kommt, wie bei den *Grallatores* und *Natatores*, dann findet dies erst in sehr späten Entwicklungsstadien statt, wenn schon 16—23 Urwirbel vorhanden sind. Das Mesoderm ist dann natürlich schon vollständig angelegt, es ist hier allein durch Abspaltung entstanden, denn mit dem vollständigen Fehlen einer Invaginationshöhle als erster Anlage des Urdarmes ist auch die Entwicklung des Mesoderms durch Einfaltung ausgefallen.

Betrachten wir jetzt das Wachstum der Chorda und des Mesoderms nach vorn; hier lässt sich die Lücke in dem Material, welches mir zur Verfügung stand, sehr stark fühlen, und kann ich nur muthmaßlich angeben, auf welche Art das weitere Wachstum des Mesoderms wahrscheinlich stattfinden wird. Wir haben gesehen, dass der erstgebildete Theil durch Einfaltung sich anlegt, und es ist kaum zweifelhaft, dass dieser Abschnitt bei seinem ferneren Wachstum nach vorn sich auf ähnliche Weise vergrößern wird; indessen wird dies wahrscheinlich nur eine sehr kleine Partie des ganzen Mesoderms sein, der bei Weitem größte Theil wird wohl durch Abspaltung von den mit Dotterkörnchen stark gefüllten Zellen des Entoderms entstehen. Ob die so angelegten Mesodermzellen in der unmittelbaren Nähe von den durch Einfaltung entstandenen sich entwickeln, und beide sich also sofort vereinigen und

zusammen weiter wachsen, kann ich nicht angeben, darüber können allein neue Untersuchungen Licht schaffen. Dass sie nicht im Keimwall entstehen, geht aus der Schnittserie des Embryo mit sechs Urwirbeln genügend hervor. Ich denke mir, dass das durch Einfaltung angelegte Mesoderm erst später durch das durch Abspaltung entstandene, ähnlich wie bei den Selachiern, angefüllt wird und ich schließe dies aus den höchst eigenthümlichen Verhältnissen, welche die mesodermale Amnionhülle im vorderen Theil des Embryo mit sechs Urwirbeln zeigt, wie wir gleich näher sehen werden. So lange der Darm noch nicht abgeschnürt ist, kann das Mesoderm sich durch Einfaltung anlegen, und so lange bleibt auch die Gliederung des Entoderms in ein unpaariges Chordaentoderm und ein paariges Darmentoderm fortbestehen. Ist einmal der Darm und gleich darauf der Embryo abgeschnürt, dann tritt für den Darm eine andere Wachstumsweise auf und kann das Mesoderm sich auch nicht mehr durch Einfaltung anlegen. Die vordere blindgeschlossene Darmwand wird dann durch eine Masse indifferenter Zellen gebildet, welche in reger Theilung begriffen sind. Aus den centralen Zellen dieser Masse baut sich der Darm unmittelbar weiter auf, aus den lateralen legt sich jederseits das Mesoderm an; dies erklärt uns den kontinuierlichen Zusammenhang von Entoderm und Mesoderm im vorderen Theil des Embryo. Die Gliederung des Entoderms in ein Chordaentoderm und ein Darmentoderm hört auf, sobald die Entwicklung von Mesoderm durch Einfaltung aufhört, denn sie wird durch diese bedingt; die Chorda bleibt aber immer noch ein Produkt des Entoderms und entsteht dann als eine axiale Proliferation der dorsalen Urdarmwand, und indem die Wand des Urdarmes und das bilaterale Mesoderm vorn zu einer Masse indifferenter Zellen verschmelzen, anders gesagt, hier innig zusammenhängen, wird es deutlich, dass auch die Chorda sich an dieser Verschmelzung beteiligt, dass Mesoderm, Entoderm und Chorda vorn mit einander in kontinuierlichem Zusammenhang stehen.

Wie bei den Selachiern und Vögeln, um allein beim meroblastischen Ei zu bleiben, ist der Blastoporus, der Canalis neurentericus, immer dadurch gekennzeichnet, dass 1) an seiner vorderen Wand das Ektoderm unmittelbar in das Entoderm umbiegt; 2) die Chorda hier sich anzu-legen anfängt und in zwei Richtungen nach vorn und nach hinten weiter wächst; 3) die Chorda hier ihre hintere Wachstumsstelle hat.

In meinem kleinen früheren Aufsatz (11), in welchem ich damals schon die Arbeiten von BALFOUR (2) und KUPFFER (17, 18) besprochen habe, war mir die Anlage des Mesoderms nur sehr lückenhaft bekannt geworden. Auf die Abspaltung der Mesodermzellen von dem vor dem

Canalis neurentericus gelegenen Entoderm hat WELDON (25) zuerst aufmerksam gemacht.

Am eingehendsten hat STRAHL (20—25) sich mit der Entwicklungsgeschichte der Reptilien, besonders mit der Bildung des Canalis neurentericus und der Anlage der Allantois beschäftigt. Auf Taf. XV, Fig. 36, 37, 38 seiner Abhandlung (21) hat er deutlich abgebildet, wie das Entoderm sich in drei Stücke gliedert, in ein axiales Chordaentoderm und ein paariges Darmentoderm und er giebt auch ausdrücklich an (22, p. 39): »die Chorda besitzt vor Schluss der Rückenfurche zeitweise zwei Stellen, an welchen sie von Entoderm nicht überzogen ist, ihr dermaliges vorderes und hinteres Ende. Der mittlere Theil wird zuerst vom Entoderm unterwachsen«. Die Reptilien stimmen in dieser Beziehung durchaus mit den Selachiern überein. Aus dieser Mittheilung von STRAHL folgt dann auch, wie mir scheint, wohl unzweifelhaft, dass die Chorda bei den Reptilien wie bei den Vögeln und Selachiern in eine doppelte Richtung — nach hinten und nach vorn — wächst, und dass hier Mesoderm durch Einfaltung sich anlegt, sonst bleiben die Bilder, die STRAHL gegeben hat und die ich vollständig bestätigen kann, für mich wenigstens unbegreiflich.

Es kommt mir vor, dass die Differenzen, welche zwischen STRAHL und mir bestehen, mehr scheinbar als wesentlich sind, sie wurzeln alle nur in dem einen Punkt, ob je in der embryonalen Achse Mesoderm angetroffen wird. STRAHL (23) behauptet dies positiv und sagt: »Nun findet sich thatsächlich bei *Lacerta* vor Anlage der Chorda nach vorn vom Canalis neurentericus und dessen obere Wand bildend Mesoderm vor (21, Fig. 20), und dieses wird denn auch zur Anlage eines Theiles der Chorda verwandt« (23, p. 337). Die Längsschnitte, welche STRAHL von dem Canalis neurentericus gegeben hat (21, Taf. XIV, Fig. 12; 22, Taf. I, Fig. 2), interpretire ich anders als er, sie zeigen, meiner Meinung nach, dass an der vorderen Wand des Canalis neurentericus das Ektoderm unmittelbar in das Entoderm umbiegt, sie stimmen vollständig mit den Längsschnitten von WELDON (25) überein und finden in der Querschnittserie des zuerst beschriebenen Entwicklungsstadiums vollkommen Bestätigung. Wir müssen darum den Gründen nachgehen, welche STRAHL zu der Annahme zwingen, dass vor Anlage der Chorda nach vorn vom Canalis neurentericus Mesoderm sich vorfindet. Dieselben sind, wie ich glaube, in kurzen Worten folgende: »Bevor auf dem Embryonalschild, die den Canalis neurentericus einleitende Einsenkung erscheint, bildet sich ein Knopf, in dessen Mitte sich später der Kanal anlegt. Dieser Knopf ist der Primitivstreifen. Ein axialer Längsschnitt durch eine solche Keimscheibe zeigt, dass in dem vor dem Knopf ge-

legenen Theil Ektoderm und Entoderm nur in einem losen Zusammenhang mit einander stehen; an dem Theil des Schnittes, der durch den Knopf fällt, fehlt zunächst die untere Abgrenzung des Ektoderms. Der ganze Knopf besteht aus kleinen, sehr dicht gestellten, polygonalen Zellen. An dem unteren, nach dem Dotter gekehrten Rande des Knopfes, der seinem Bau zufolge als Primitivstreifen bezeichnet werden muss, finden sich nun in der Regel noch eine größere Anzahl von Entodermzellen vor; dieselben bilden anscheinend eine kontinuierliche Schicht, welche aber nach oben ganz allmählich in das so angelegte Mesoderm des Primitivstreifens übergehen« (siehe 21, p. 234—244). Auch hier kann ich mich mit STRAHL's Interpretation nicht vereinigen. Meiner Meinung nach ist der Theil, welchen STRAHL als »Knopf«, als Primitivstreifen, bezeichnet, vollkommen homolog mit dem Theil, den ich bei Vogelembryonen »Knopf des Primitivstreifens« genannt habe, und den ich jetzt am liebsten »Blastoporus« nennen möchte, der einfach auf einer Verdickung des Ektoderms beruht und sich anlegt, noch bevor das Mesoderm zur Ausbildung gekommen ist. Indem diese Ektodermverdickung nach unten und vorn wächst, und auf derselben die Invagination entsteht, häufen sich die Zellen des primären Entoderms jederseits derselben zu einem mächtigen Haufen an und verdünnen sich unter derselben bis nur eine einzige Schicht übrig bleibt. Erst dann, wenn die Einstülpung an der ventralen Seite durchbrochen ist, fängt vor dem Canalis neurentericus die Bildung des Mesoderms durch Einfaltung an und gliedert sich das (primäre) Entoderm jederseits neben dem Canalis neurentericus in ein einschichtiges (sekundäres) Entoderm und in ein mehrschichtiges Mesoderm, welches in der Achse immer fehlt. Wäre dies nicht der Fall, lag wirklich vor dem Canalis neurentericus — in dem embryonalen Theil also — Mesoderm in der Achse, dann hört der Blastoporus, der Canalis neurentericus bei den Reptilien auf das Homologon des Blastoporus, des Canalis neurentericus bei Amphioxus, den Selachiern und Amphibien zu sein, von welchem gerade das Hauptkennzeichen darin besteht, dass an dessen vorderer Wand das Ektoderm unmittelbar in das Entoderm umbiegt und Mesoderm fehlt.

Die früheste Anlage der Allantois.

In seiner ersten Abhandlung wies STRAHL (20) nach, dass die Allantois bei *Lacerta agilis* und *vivipara* als solider Zapfen am hinteren Körperende sich anlegt, sich dann aushöhlt und durch den selbständig gebildeten Allantoisgang in Kommunikation mit dem Hinterdarm tritt. Sie dreht sich dann nach ihm unten um das Schwanzende herum und kommt nun nach vorn und dotterwärts von diesem zu liegen. In einer

zweiten Abhandlung (21) setzte er dann noch ausführlicher aus einander, dass die Anlage der Allantois bereits vorhanden ist, ehe noch die Spaltung des Mesoderms am hinteren Ende des Embryonalkörpers vor sich gegangen ist. In einem vierten Beitrage (23) theilt er mit, dass auch *Lacerta viridis* sich *L. agilis* und *vivipara* durchaus ähnlich verhält.

Ich kann die Mittheilungen von STRAHL im Allgemeinen bestätigen, bin aber im Stande, dieselben noch in einem Punkt zu ergänzen, nämlich in dem, der die allerfrüheste Anlage der Allantois betrifft.

Ich glaube nicht, dass mit vielem Rechte Gründe anzuführen sind, weder biologische noch morphologische, aus welchen hervorgehen dürfte, die Allantois sei ein von den Anamnia schon erworbenes Organ. Ihre Funktion als respiratorischer Apparat macht ihre Existenz bei den Anamnia, wo schon sehr frühzeitig Kiemenathmung auftritt, vollständig überflüssig.

Aber weit wichtiger sind die morphologischen Gründe. Bei den Anamnia (*Amphioxus*, *Selachii*, *Amphibien*) schließt der Blastoporus, der spätere *Canalis neurentericus*, die embryonale Achse, hinter derselben liegt kein Zellenmaterial mehr. Anders dagegen verhalten sich die Amniota. Hier liegt bei allen hinter dem *Canalis neurentericus* — gleichgültig ob er zu wirklicher Ausbildung kommt, oder einfach dadurch zu erkennen ist, dass an einer bestimmten Stelle Ektoderm und Entoderm in kontinuierlichem Zusammenhang stehen — ein mächtiger Zellenhaufen, der Primitivstreifen oder der postembryonale Theil, welcher den Anamnia fremd ist und sich von dem embryonalen Theil dadurch sofort unterscheidet, dass Mesoderm in der Achse liegt, welches, obgleich Anfangs von den beiden anderen Keimblättern getrennt, später aber sekundär mit denselben auf einer kleineren oder größeren Strecke innig verwächst. Hinter dem *Canalis neurentericus*, in dem postembryonalen Theil also, bildet sich die Allantois.

Wenn es nun auch nicht unmöglich ist, so hat es doch a priori nicht viel Wahrscheinliches vor sich, dass ein allem Anschein nach in der Phylogenie der höheren Wirbelthiere neu auftretendes Organ ohne direkte Betheiligung der Keimblätter zur Entwicklung kommen würde und sich einfach aus den indifferenten Zellen des Primitivstreifens bilden sollte, um so weniger als bei Vögeln und Säugethieren die Allantois wohl unzweifelhaft aus den vorhandenen Keimblättern sich anlegt.

Ich habe darum meine besondere Aufmerksamkeit der ersten Anlage der Allantois gewidmet und glaube den Nachweis liefern zu können, dass dieselbe auch bei den Reptilien als eine direkte Keimblätterbildung entsteht. STRAHL hat mit vollem Recht die Entwicklung der Allantois

auf Längsschnitten studirt und doch sind für die früheste Anlage derselben Querschnitte mehr zu empfehlen, wie aus Folgendem hervorgehen wird. Auf Taf. XIII, Fig. 16 gebe ich eine Abbildung eines Querschnittes durch den schon früher erwähnten Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln (die Schnitte haben alle eine Dicke von 0,045 mm). Der abgebildete Schnitt ist der siebente hinter dem *Canalis neurentericus*. Die drei Keimblätter hängen in der Achse zusammen, lateralwärts sind sie aber jederseits vollständig frei. Auf diesem Schnitt, aber auch nur auf diesem, bemerkt man eine kleine fast vollständig rundliche, blinddarmförmige Einstülpung des Entoderms, welche zwischen den Zellen des Primitivstreifens gelegen ist. Dieselbe stellt uns die erste Anlage der Allantois vor. Die Ausmündung dieses Blindsackes ist noch eben zu sehen, die Ränder desselben berühren indessen fast einander, in dem nächstfolgenden Schnitt ist dieser Blindsack nicht mehr zu erkennen, das einschichtige Entoderm zieht vollständig frei unter dem mächtigen Primitivstreifen, welcher noch etwas mehr nach hinten sehr schnell an Umfang abnimmt. Der in Rede stehende Blindsack wird also ringsum durch die in der postembryonalen Achse gelegenen Zellen des Mesoderms umgeben, welches, wie gesagt, hier mit Ektoderm und Entoderm kontinuierlich zusammenhängt und also noch keine Spaltung in seine beiden Blätter zeigt; es lässt sich aber leicht nachweisen, dass es die unmittelbar diesem Blindsacke aufliegenden Zellen sind, welche lateralwärts und nach hinten in das einschichtige splanchnopleure Mesoderm sich fortsetzen. Sobald sich nun diese kleine blinddarmförmige Einstülpung vom Entoderm abgeschnürt hat, wird dieselbe auch an ihrer unteren Fläche vollständig durch das Mesoderm des Primitivstreifens umwachsen. Mit dem weiteren Wachsthum des Embryo rückt die Allantois gemeinschaftlich mit dem ganzen hinteren Ende Anfangs nach hinten und dehnt sich ihr Lumen allmählich mehr und mehr aus, ihre spätere Lage in der pleuroperitonealen Höhle, so wie ihre Zusammensetzung aus zwei Keimblättern, Entoderm und splanchnopleurem Mesoderm, werden aus dem eben Mitgetheilten, wie ich glaube, vollkommen erklärlich. Das Lumen der Allantois scheint sich indessen nicht nach allen Seiten gleichmäßig auszudehnen, sondern, wenigstens bei den Eidechsen, hauptsächlich nach hinten in die pleuroperitoneale Höhle aus leicht begreiflichen Gründen; dadurch nimmt die Allantoishöhle eine unregelmäßige Gestalt an, und werden wieder die oft sonderbaren Bilder verständlich, welche die in Rede stehende Höhle auf Quer- und Längsschnitten zeigt, so wie die Zellenbrücke, welche dieselben zu durchsetzen scheinen. Bei den Eidechsen, wenigstens bei *Lacerta muralis* nimmt sie aber in späteren Stadien der Entwicklung eine fast

kugelförmige Gestalt an, wie Querschnitte am besten lehren (Taf. XIII, Fig. 17), größtentheils liegt sie durchaus frei in der pleuroperitonealen Höhle und schickt einen schmalen, hohlen, in dem Primitivstreifen gelegenen Gang, den blinddarmförmig geschlossenen Schwanzdarm entgegen; bei Schlangenembryonen (*Tropidonotus natrix*) dagegen habe ich eine solche deutliche kugelförmige Allantois nicht beobachtet, wohl aber den hohlen Stiel, den sie dem Schwanzdarm entgegenseudet. Hat sich nun der Schwanzdarm abgeschnürt, so bildet derselbe Anfangs einen nach hinten blindgeschlossenen Kanal, durch eine mehr oder weniger dicke, nicht weiter differenzierte Zellenmasse des Primitivstreifens von der rings geschlossenen Allantoisblase getrennt. Bei dem weiteren Wachsthum des Schwanzdarmes bildet dieser sich unmittelbar aus einem Theil der indifferenten Zellen des Primitivstreifens weiter und so entsteht bald der Zustand, in welchem die Wand des Schwanzdarmes die der stielförmigen Verlängerung der Allantoisblase unmittelbar berührt, wie ein Längsschnitt durch einen Embryo von *Tropidonotus natrix* am deutlichsten lehrt (vgl. hierzu Taf. XIII, Fig. 18). In einem etwas älteren Stadium der Entwicklung werden dann die Berührungswände aufgelöst und tritt der Schwanzdarm durch den eben beschriebenen Stiel in freie Kommunikation mit der Höhle der Allantois. Ihre weitere Entwicklung ist von STRAHL so vortrefflich geschildert, dass ich einfach auf seine Abhandlung verweisen kann.

Aus dem eben Mitgetheilten geht also hervor, dass ich mich, auch für die Reptilien, KUPFFER nicht anschließen kann wenn er behauptet: »die Allantois entstehe aus dem zum Canalis neurentericus führenden Gang«.

Reptilien und Vögel verhalten sich, was die Entwicklung der Allantois betrifft, einander in der Hauptsache durchaus gleich. Bei beiden bildet der Canalis neurentericus, unmittelbar hinter der Chorda gelegen, die Grenze des embryonalen und postembryonalen Theiles, bei beiden liegt die Allantois Anfangs an dem hinteren Umfang des postembryonalen Theiles, das indifferente Gewebe des Primitivstreifens trennt ursprünglich das Lumen des Canalis neurentericus von dem der Allantois. Erst wenn bei den Reptilien nachher Schwanzdarm und Allantois mit einander in offenem Zusammenhang getreten sind, entsteht sekundär in so weit eine Kommunikation zwischen Allantois und Canalis neurentericus, als letztgenannter in den Schwanzdarm führt und dieser wieder mit der Allantois frei communicirt. Bei Reptilien und Vögeln entwickelt sich die Allantois als eine blinddarmförmige Einstülpung des Entoderms und wird von dem splanchnopleuren Mesoderm überzogen. Während aber bei den Reptilien die Allantois sich schon sehr frühzeitig

anlegt, und zwar schon bei Embryonen mit sechs Urwirbeln (*Lacerta agilis*), entwickelt sie sich bei den Vögeln erst viel später. Bei den erstgenannten liegt sie Anfangs noch vollkommen innerhalb des Gewebes des Primitivstreifens und schnürt sich schon sehr frühzeitig ab, um erst nachher, wenn sie sich zu einer größeren Blase entwickelt hat, zum größten Theil frei in der pleuroperitonealen Höhle ihren Platz einzunehmen; bei den Vögeln dagegen liegt sie fast ganz hinter dem Primitivstreifen und dadurch also fast unmittelbar in der pleuroperitonealen Höhle, schon bei ihrer ersten Anlage zeichnet sie sich durch größere Dimensionen aus und schnürt sich nicht erst zu einer ganz geschlossenen Blase ab, um später mit dem Schwanzdarm in freie Kommunikation zu treten, sondern steht mit diesem unmittelbar in offenem Zusammenhang, indem bei der Bildung der Schwanzkrümmung die Allantoiseinstülpung ventralwärts zu liegen kommt und gleichzeitig der Schwanzdarm sich schließt und abschnürt. Ich hoffe auf die ganze Entwicklung der Allantois später noch ausführlicher zurückzukommen. Für den Augenblick war es mir einfach darum zu thun, nachzuweisen, dass bei den Reptilien, eben so wenig als bei den Vögeln, der *Canalis neurentericus* ursprünglich in einiger Beziehung zu der Anlage der Allantois steht, wie dies nach KUPFFER (18) der Fall ist.

Die Entwicklung des Amnion.

Eben so wichtig wie für die Frage nach der Anlage der Allantois sind die Reptilien für die nach der Bildung des Amnion, sind sie doch die niedrigsten Wirbelthiere, bei welchen zuerst das Amnion auftritt. Schon STRAHL (22, 24) verdanken wir die wichtige Mittheilung, dass das Kopfamnion bei *Lacerta* ursprünglich aus Ektoderm und Entoderm gebildet wird und dass Mesoderm erst nachher in die so gebildete Kopfscheide hineinkommt. Ich kann diese Mittheilung von STRAHL vollkommen bestätigen. Das Kopfamnion besteht bei Eidechsen- und Schlangembryonen Anfangs aus Ektoderm und Entoderm, indem es sich in einem Stadium der Entwicklung anlegt, wenn in dem vorderen Theil des Embryo Mesoderm noch fehlt. Die von STRAHL gegebenen Längsschnitte und Querschnitte (Taf. I, Fig. 2, 3, 4, 13, 17 seiner Abhandlung 22) zeigen dies so klar wie möglich; auf Taf. XIII, Fig. 19 gebe ich eine Kopie eines dieser Schnitte.

Konstruirt man sich einen schematischen Querschnitt des so angelegten Amnion (vgl. Taf. XIV, Fig. 1), dann ergibt sich, dass in einem solchen Stadium der Entwicklung das Entoderm im vorderen Theil des Embryo nicht unter, sondern über demselben liegt, und dass der mit einem Amnion versehene Theil des Embryo nicht in einem Raum

liegt, welcher der pleuroperitonealen Höhle entspricht, sondern in einem Raum sich befindet, dessen Dach durch das Blastoderm und dessen Böden durch den Nahrungsdotter gebildet wird. Wir finden demnach für das Kopfamnion der Reptilien einen sehr bedeutenden Unterschied mit dem der Vögel. In späteren Entwicklungsstadien verhält sich aber das Kopfamnion der Reptilien dem der Vögel durchaus ähnlich; daraus ergibt sich also, dass in dem Kopfamnion der Reptilien sehr bedeutende Veränderungen vor sich gehen müssen, die schließlich das Entoderm wieder in seiner natürlichen Lage unter dem Embryo zurückdrängen. Ich werde jetzt versuchen die stattfindenden Veränderungen näher zu beschreiben und zu erklären.

Die jüngsten Reptilienembryonen mit einem schon angelegten Amnion, welche mir zur Verfügung standen, waren Embryonen von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. Sehen wir erst was die Querschnittserie uns lehrt. Der erste Schnitt, der uns interessirt, ist auf Taf. XIV, Fig. 2 abgebildet. Die ektodermale Amnionfalte der einen Seite steht in Begriff mit der der anderen Seite sich zu vereinigen. Zwischen den beiden Mesodermplatten des Blastoderms kommt ein sehr großer Raum vor. Deutlichkeitshalber ist es vielleicht gut diese Höhle das Blastodermcoelom zu nennen, im Gegensatz zu dem nur gering entwickelten Körpercoelom des Embryo. Das Blastodermcoelom hängt hier kontinuierlich mit dem Körpercoelom zusammen. Die Somatopleura des Blastodermcoeloms ist jederseits zum Theil schon in die ektodermale Amnionfalte eingewachsen, die beiden gegen einander gekehrten Seiten der beiden mesodermalen Amnionfalten stehen aber noch weit von einander.

Verfolgt man die Schnittserie nach hinten, so bemerkt man, dass die beiden Ektodermamnionfalten allmählich mehr und mehr sich von einander entfernen und zugleich niedriger und niedriger werden. Hand in Hand damit wird auch das Blastodermcoelom geringer an Umfang, und mit dem vollständigen Schwinden der Ektodermamnionfalten reducirt sich auch das Blastodermcoelom zu einer kleinen Spalte. Lateralwärts setzt sich das Mesoderm ziemlich weit zwischen Ektoderm und Entoderm hin fort.

Verfolgt man die Schnittserie nach vorn, so findet man, dass alsbald die ektodermale Amnionfalte der einen Seite mit der der anderen Seite sich vereinigt, um so das wahre und falsche ektodermale Amnion zu bilden; die mesodermalen Amnionfalten stehen aber noch weit aus einander. Je mehr nach vorn man kommt, um so kleiner wird das Blastodermcoelom, um so weniger erstreckt sich das Mesoderm nach seitwärts; es ist dies leicht erklärlich, wenn man sich nur in Erinnerung bringt, dass das Mesoderm in der Richtung von hinten nach vorn wächst.

Zugleich aber ergibt sich, dass, je mehr man nach vorn kommt, um so mehr das Blastodermcoelom der einen Seite dem der anderen Seite sich nähert.

Taf. XIV, Fig. 3 ist ein Querschnitt durch den Theil des Embryo, welcher schon vollständig frei ist. Das Blastodermcoelom ist dann natürlich von dem Körpercoelom getrennt, dasjenige der einen Seite liegt, wie man sieht, unmittelbar dem der anderen Seite an, und steht in Begriff mit diesem zu verschmelzen. Das ektodermale Amnion umhüllt den ganzen Embryo. Auffallend ist die eigenthümliche Lage des paarigen Blastodermcoelom, es liegt nur zum Theil neben, zum größten Theil dagegen über dem Embryo. Überall wo das Mesoderm fehlt, liegt das Entoderm unmittelbar dem Ektoderm an, es bildet also um den ventralen Theil des wahren ektodermalen Amnion eine zweite Hülle, ein entodermales Amnion, mit anderen Worten, wir haben einen Schnitt vor uns, in welchem das ursprünglich fehlende Mesoderm der Keimhaut, resp. Dottersackes, zwischen Ektoderm und Entoderm jetzt nach vorn vorgedrungen, beschäftigt ist, die entodermale Amnionhülle zu verdrängen und damit auch das nach oben geschobene Entoderm wieder nach unten zu drücken. Querschnitte noch mehr nach vorn unterscheiden sich von dem eben beschriebenen dadurch, dass das Blastodermcoelom stets kleiner an Umfang wird und immer mehr ventralwärts fehlt. Schließlich gebe ich noch einen Querschnitt auf Taf. XIV, Fig. 4, der ganz vorn genommen ist. Der hier gelegene Theil des Embryo ist, wie man sieht, vollständig von zwei Amnionhüllen, einer ektodermalen und einer entodermalen, umgeben, dem zufolge liegt auch das Entoderm vollständig über dem Embryo; das Blastodermcoelom der einen Seite hat sich mit dem der anderen Seite vereinigt und liegt als ein kleiner, unpaariger Sack zwischen Ektoderm und Entoderm über dem Embryo.

Einen axialen Längsschnitt durch einen Embryo von *Lacerta agilis* aus demselben Entwicklungsstadium zeigt Taf. XIV, Fig. 5. Vorn begegnet man nur zwei Keimblättern, Ektoderm und Entoderm, die beide an der Bildung des Kopfamnion sich betheiligen, mehr nach hinten sieht man, dass über dem Embryo, an dessen Rückenfläche also Mesoderm — Blastodermcoelom — zwischen den beiden Amnionhüllen eingewachsen ist, das immer weiter zwischen den beiden primären Keimblättern fortwachsend die entodermale Amnionhülle zurückdrängt und verdrängt, wobei dann gleichzeitig das jetzt vorn dorsalwärts gelegene Entoderm wieder ventralwärts, und dieser Theil des Embryo auch in das Blastodermcoelom zu liegen kommt.

Wie lassen sich nun diese so höchst eigenthümlichen Bilder erklären? Nur die Coelomtheorie von OSCAR und RICHARD HERTWIG

scheint mir im Stande zu sein, darauf Antwort zu geben. Sehen wir erst nöchmals, wie das Mesoderm sich bei seinem Wachsthum von hinten nach vorn verhält. Ich habe vorher schon mitgetheilt, dass bei den Reptilien ähnlich wie bei den Selachiern, Mesoderm durch Einfaltung und durch Abspaltung entsteht, dass das durch Einfaltung sich anlegende früher auftritt als das durch Abspaltung sich entwickelnde, und dass beide Stücke das gemein haben, dass sie von hinten nach vorn wachsen. Bei den Selachiern war ich im Stande nachzuweisen, dass die durch Einfaltung und durch Abspaltung entstandenen Stücke anfänglich durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum von einander getrennt sind, indem das erstgenannte im Centrum, das letztgenannte am Rande des Blastoderms, also an der Peripherie entsteht. Hält man dabei im Auge, dass beide Mesodermarten von hinten nach vorn wachsen, dass aber das durch Einfaltung, als das zuerst entstandene, dem später durch Abspaltung angelegten in Entwicklung voraus ist und voraus bleibt, dann wird es deutlich, wie man bei den Selachiern vorn allein Mesoderm durch Einfaltung — oder wenn ich es so nennen darf »centrales Mesoderm« — mehr nach hinten centrales Mesoderm und peripheres Mesoderm (durch Abspaltung an den Rändern des Blastoderms entstanden) von einander durch einen größeren oder kleineren Zwischenraum getrennt, noch mehr nach hinten beide Mesodermarten mit einander in Zusammenhang antrifft.

Die eigenthümliche Lage des Mesoderms zwischen Ektoderm und Entoderm in dem vorderen Theil des Blastoderms, resp. in dem Kopfteil des Amnion bei den Reptilien, zeigt, dass bei ihnen das Mesoderm sich wahrscheinlich eben so verhalten wird, wobei ich es natürlich unentschieden lassen muss, ob das Einfaltungs-(centrale) Mesoderm Anfangs durch einen Zwischenraum von dem durch Abspaltung entstandenen (peripheren) Mesoderm getrennt ist, oder ob letztgenanntes unmittelbar neben dem durch Einfaltung angelegten Mesoderm entsteht. Wenn bei den Reptilien eben so wie bei den Selachiern das durch Einfaltung angelegte Mesoderm dem durch Abspaltung entstandenen nicht in der Entwicklung voraus wäre und voraus bliebe, sondern beide gleichzeitig weiter wüchsen, dann bliebe die eigenthümliche Lage des Mesoderms im Kopfamnion unverständlich. Vorn legt sich das Amnion schon sehr frühzeitig an, während es hinten viel später zur Entwicklung kommt. Während seiner ersten Anlage ist vorn noch kein Mesoderm vorhanden, das Amnion wird allein durch die beiden primären Keimblätter, Ektoderm und Entoderm gebildet, so angelegt rückt das Amnion immer mehr nach hinten und kommt allmählich auch in den Theil des Embryo, wo schon Mesoderm, und zwar das erst angelegte, das Einfaltungs- oder centrale

Mesoderm vorhanden ist. So lange nur erst Einfaltungsmesoderm vorkommt, ändert dies nichts in der vom Ektoderm und Entoderm gebildeten Amnionkappe, das centrale oder Einfaltungsmesoderm reicht viel zu wenig lateralwärts, um sich an der Bildung des Amnion betheiligen zu können. Aber noch mehr nach hinten ändert sich der Zustand, zuerst wird das entodermale Amnion, wahrscheinlich auch das ektodermale Amnion, dorsalwärts noch nicht geschlossen sein, das durch Einfaltung entstandene (centrale) Mesoderm hat sich durch peripheres (durch Abspaltung angelegtes) vergrößert und fährt fort sich so zu vergrößern. Im gleichen Grade als dies stattfindet, wächst es zwischen Ektoderm und Entoderm hinein, drängt die entodermale Amnionfalte nach unten, schiebt sich in die ektodermale Amnionfalte hinein und schafft so den Zustand, den wir später kennen.

Das durch Abspaltung entstandene Mesoderm wächst immer weiter nach vorn, als ein bilateraler Sack, als bilaterales Blastodermcoelom. Aber je weiter nach vorn es kommt, um so mehr findet es das entodermale Amnion schon vollständig geschlossen; so lange dies nicht der Fall ist, kann das Blastodermcoelom oben und seitwärts zwischen Ektoderm und Entoderm einwachsen; ist einmal das entodermale Amnion geschlossen, so findet es allein über dem Embryo, d. h. dorsalwärts von demselben Platz, und indem die beiden Coelomsäcke sich in der Mittellinie vereinigen, entsteht dadurch das unpaarige Blastodermcoelom, wie es Taf. XIV, Fig. 4 u. 5 zeigt. Dieser Sack wächst dann allmählich nach vorn und nach beiden Seiten um den Embryo herum, und wenn die beiden blindgeschlossenen Enden dieses Sackes auch mit einander in der ventralen Mittellinie verwachsen sind, ist derselbe Zustand entstanden, wie ihn das Amnion uns bekanntlich bei den Vögeln zeigt. Die Verhältnisse sind dadurch so complicirt, dass das Anfangs im Kopfamnion nur dorsalwärts gelegene Blastodermcoelom bei seinem weiteren Wachsthum nach der ventralen Seite dem sich inmittelst ebenfalls weiter entwickelnden Embryo in den verschiedensten Stufen seiner Ausbildung begegnet, wie eine Untersuchung älterer Embryonen lehrt.

Taf. XIV, Fig. 6—10 sind fünf Querschnitte durch den jüngsten Embryo von *Tropidonotus natrix*, den ich besitze, abgebildet. Der erste Schnitt, der uns näher interessirt, ist Fig. 6. Das Amnion ist vollständig fertig und stimmt in seinem Bau durchaus mit dem der Vögel überein, es besteht aus Ektoderm und somatopleurem Mesoderm. Der Darm steht in Begriff sich zu schließen und ist durch die Anlage des Herzens etwas nach links verschoben. Bei den Knorpelfischen wissen wir durch BALFOUR (4), bei den Amphibien durch GÖTTE (5) und bei den Knochenfischen durch meine eigenen Untersuchungen (10), dass das Herz sich

unpaarig anlegt und zwar erst dann, wenn der Darm bei Knorpel- und Knochenfischen sich schon abgefaltet hat. Aus den Untersuchungen von GASSER (4), HENSEN (7) und KÖLLIKER (15) ist uns bekannt, dass bei den Vögeln und Säugethieren das Herz sich doppelt anlegt, noch bevor der Darm sich abgefaltet hat. Es war schon a priori zu erwarten, dass die Reptilien eben für diese Frage von sehr großer Bedeutung sein müssten, indem sie die Zwischenstufe bilden. Bei ihnen legt — wie man sieht — das Herz sich an, noch bevor der Darm geschlossen ist, dadurch nähern sie sich den Vögeln und Säugethieren; die Anlage ist aber nicht doppelt, sondern einfach, darin stimmen sie wieder mehr mit den Anamnia überein. Die Splanchnopleura bildet an der rechten Seite eine große, blinddarmförmige Ausstülpung — die Anlage des Myocardium. In demselben liegt ein dünnes Häutchen, das Endothelium; wie dies sich hier anlegt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, indem mir jüngere Stadien fehlen. Es kann aber meiner Meinung nach kaum zweifelhaft sein, dass es ein Produkt des Entoderms ist, ähnlich wie bei den Knochenfischen, um so mehr als das Endothelium der Gefäße aus dem Entoderm entsteht.

Fig. 7 ist ein Schnitt etwas mehr nach vorn genommen, der Darm hat sich abgeschnürt, die Splanchnopleura der einen Seite berührt die der anderen Seite, das Herz liegt noch etwas asymmetrisch. Das Amnion zeigt sich noch vollständig normal, man sieht aber, wie an der rechten Seite (bei *a*) die Splanchnopleura des Blastoderms, resp. Dottersackes, unmittelbar der Somatopleura des Amnion anliegt; denkt man sich beide Stücke verwachsen und zugleich an der linken Seite (bei *b*) die Splanchnopleurae vereinigt, dann entsteht das eigenthümliche Bild des Amnion, wie dies Taf. XIV, Fig. 8 zeigt. Fig. 9 ist eine Abbildung eines noch mehr nach vorn genommenen Schnittes. Während in Fig. 8 das Blastodermcoelom an der einen Seite noch durch eine große Öffnung mit dem Körpercoelom communicirt, ist in diesem Schnitt die Öffnung zu einer kleinen Spalte reducirt. Die Leibeshöhle ist demnach hier noch nicht vollständig geschlossen. Denkt man sich die beiden Mesodermblätter mit einander verwachsen (bei *b*), dann ist dieser Zustand erreicht. Der große vom Ektoderm umschlossene Raum *o* entsteht, nachdem die Schnittserie schon in die Gegend der Kopfkürmung gekommen ist und dadurch der vorderste Theil des Embryo ebenfalls in die Schnittebene fällt. Endlich zeigt Fig. 10 einen noch mehr nach vorn genommenen Schnitt. Das Körpercoelom ist noch doppelt, es ist aber von beiden Seiten von dem Blastodermcoelom getrennt. Stellt man sich vor, dass bei *b* die beiden Ektodermplatten mit einander verwachsen sind, dann ist der Embryo überall von einem wahren ektoder-

malen Amnion umgeben. Das mesodermale Amnion ist dann aber noch nicht fertig, denn an der ventralen Seite fehlt das Mesoderm noch vollständig, hier begegnet man wieder nur noch einem ektodermalen und einem entodermalen Amnion. Von beiden Seiten wächst das Blastodermcoelom inmittelst auch hier zwischen Ektoderm und Entoderm hinein, wie ein Querschnitt (Taf. XIV, Fig. 44) durch den vordersten Theil eines noch älteren Embryo von *Tropidonotus natrix* zeigt, und sobald als das der einen Seite dem der anderen begegnet und die Anfangs noch vorhandene Scheidewand resorbirt ist, zeigt sich das Amnion bei den Reptilien überall in derselben Gestalt wie es uns bei den Vögeln und Säugethieren bekannt ist.

Aus dem Mitgetheilten dürfte also hervorgehen, dass bei den Reptilien das Kopfamnion ursprünglich aus den beiden primären Keimblättern, Ektoderm und Entoderm gebildet wird. Erst nachher wächst zwischen diesen beiden Amnionhüllen das anfänglich paarige, später durch Verwachsung unpaarig gewordene Blastodermcoelom hinein, bildet also erst sekundär auch eine mesodermale Amnionhülle, drängt das bei der Bildung des entodermalen Amnion vollständig nach oben, über den Embryo, geschobene Entoderm wieder nach der ventralen Seite zurück und bedingt, dass der ursprünglich außerhalb der Leibeshöhle gelegene Kopftheil des Embryo jetzt auch innerhalb derselben zu liegen kommt.

Was bei den Reptilien (Saurier, Schlange) also ontogenetisch entsteht, hat sich in der Phylogenie der Vögel vererbt.

Schließlich will ich noch erwähnen, dass ich die Entwicklung des primären Urnierenganges bei Sauriern und Schlangen vollständig so gefunden habe, als dies von WELDON (25) für *Lacerta muralis* angegeben ist.

Leiden, im November 1883.

Nachtrag. Die beiden letzten Arbeiten von H. STRAHL (»Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von *Lacerta agilis*« im Archiv für Anat. und Physiol., Anat. Abth., 1884 und »Die Anlage des Gefäßsystemes in der Keimscheibe von *Lacerta agilis*« in: Marburger Sitzungsber., 28. November 1883) erhielt ich durch freundliche Zusendung des Verfassers erst, als diese Arbeit schon im Druck war.

Verzeichnis der benutzten Litteratur.

- 1) F. M. BALFOUR, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. 1878.
- 2) — On the early development of the Lacertilia, together with some observations etc. in: Quart. Journ. of microsc. Sc. T. XIX. 1879.
- 3) — A Treatise on comparative Embryologie. T. II. 1884.
- 4) E. GASSER, Über die Entstehung des Herzens beim Huhn. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.
- 5) A. GÖTTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
- 6) B. HATSCHKE, Studien über Entwicklung des Amphioxus. in: Arbeiten aus dem zool. Institute zu Wien. T. IV. 1884.
- 7) V. HENSEN, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. in: Zeitschr. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Vol. I. 1876.
- 8) OSCAR u. RICHARD HERTWIG, Die Coelomtheorie. in: Jenaische Zeitschr. Bd. XV. 1884.
- 9) C. K. HOFFMANN, Zur Ontogenie der Knochenfische. in: Verhandelingen der koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. I. Bd. XXI. 1884.
- 10) — Zur Ontogenie der Knochenfische. in: Verhandelingen etc. II. Bd. XXIII. 1882.
- 11) — Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. in: Archives Néerlandaises. T. XVII. 1882.
- 12) — Contribution à l'histoire du développement des Plagiostomes. in: Archives Néerl. T. XVI. 1884.
- 13) — Sur l'origine du feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. in: Archives Néerl. T. XVIII. 1883.
- 14) — Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwicklung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. in: Verhandelingen koninkl. Akademie van Wetenschappen Amsterdam. T. XXIII. 1883.
- 15) A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879.
- 16) A. KOWALEVSKY, Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte von Amphioxus lanceolatus. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877.
- 17) C. KUPFFER und BENECKE, Die erste Entwicklung am Ei der Reptilien. 1878.
- 18) C. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. in: Archiv für Anat. und Phys. 1882. Anat. Abth.
- 19) — Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. in: Zool. Anzeiger 1879.
- 20) H. STRAHL, Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. in: Archiv für Anat. und Phys. 1884. Anat. Abth.
- 21) — Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. in: Archiv etc. 1882.
- 22) — Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. in: Archiv etc. 1883.
- 23) — Über Canalis neurentericus und Allantois bei Lacerta viridis. in: Archiv etc. 1883.

- 24) H. STRAHL, Die Entwicklungsvorgänge am vorderen Ende der Embryonen von *Lacerta agilis* und *vivipara*. in: Zool. Anzeiger 1883.
- 25) W. F. R. WELDON, Note on the early development of *Lacerta muralis*. in: Quart. Journ. mikrosk. Science. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Für Fig. 1—19 gültige Bezeichnung.

<i>all</i> , Allantois;	<i>mes'</i> , Mesoderm durch Abspaltung;
<i>ch.ent</i> , Chordaentoderm;	<i>mes''</i> , Mesoderm durch Einfaltung;
<i>ch</i> , Chorda;	<i>mf</i> , Medullarfurche;
<i>c.n</i> , Canalis neurentericus;	<i>som</i> , Somatopleura;
<i>d.ent</i> , Darmentoderm;	<i>pr</i> , Primitivstreifen;
<i>ekt</i> , Ektoderm;	<i>spl</i> , Splanchnopleura;
<i>ekt.f.a</i> , Ektoderm des falschen Amnion;	<i>sp</i> , Seitenplatte;
<i>ekt.w.a</i> , Ektoderm des wahren Amnion;	<i>sd</i> , Schwanzdarm;
<i>ekt.(epid.)em</i> , Ektoderm (Epidermis) des Embryo;	<i>uw</i> , Urwirbel;
<i>ent</i> , Entoderm;	<i>x</i> , Stelle, an welcher Chordaentoderm und Darmentoderm in das Mesoderm übergehen.
<i>mes</i> , Mesoderm;	

Fig. 1. Kopie eines Längsschnittes durch den Canalis neurentericus von *Lacerta agilis*, unmittelbar nach dem Durchbruch nach unten. Nach STRAHL (24, Taf. XIV, Fig. 12). Vergr. 65/1.

Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8. Sieben Querschnitte durch einen Embryo von *Lacerta agilis* unmittelbar nach dem Durchbruch des Canalis neurentericus nach unten. Vergr. 160/1.

Fig. 9, 10, 11, 12, 13. Fünf Querschnitte durch einen Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. Vergr. 180/1.

Fig. 14. Querschnitt durch einen Theil des Blastoderms eines Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. Vergr. 420/1.

Fig. 15. Querschnitt durch den vorderen Theil eines Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. Vergr. 160/1.

Fig. 16. Querschnitt durch die erste Anlage der Allantois eines Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. Vergr. 160/1.

Fig. 17. Querschnitt durch die Allantois eines älteren Embryo von *Lacerta muralis*, aus einem Stadium der Entwicklung, wenn dieselbe noch vollständig hinter dem Canalis neurentericus in der pleuroperitonealen Höhle liegt. Vergr. 50/1.

Fig. 18. Längsschnitt durch das Hinterende eines Embryo von *Tropidonotus natrix*, noch bevor die Allantois mit dem Schwanzdarm in freie Kommunikation getreten ist. Vergr. 80/1.

Fig. 19. Schnitt durch den vordersten Theil des Embryo. Chorda erscheint als Verdickung im Entoderm und ohne Zusammenhang mit den wenigen Mesodermzellen. Kopfscheide besteht nur aus Ektoderm und Entoderm. Nach STRAHL (22, Taf. I, Fig. 17).

Ks, Kopfscheide; *Mes*, Mesoderm; *Rf*, Rückenfurche; *Ch*, Chorda.

Tafel XIV.

Gültige Bezeichnung für alle Figuren.

<i>ch</i> , Chorda;	<i>end</i> , Endothelium des Herzens;
<i>ekt</i> , Ektoderm;	<i>mk</i> , Medullarkanal;
<i>ekt.a</i> , ektodermales Amnion;	<i>ms</i> , Mesoderm;
<i>ekt.(epid.)em</i> , Ektoderm (Epidermis) des Embryo;	<i>myoc</i> , Myocardium;
<i>ekt.f.a</i> , Ektoderm des falschen Amnion;	<i>nd</i> , Grenze des Nahrungsdotters;
<i>ekt.w.a</i> , Ektoderm des wahren Amnion;	<i>som</i> , Somatopleura;
<i>ent</i> , Entoderm;	<i>som.f.a</i> , Somatopleura des falschen Amnion;
<i>ent.a</i> , entodermales Amnion;	<i>som.w.a</i> , Somatopleura des wahren Amnion;
<i>ent.f.a</i> , Entoderm des falschen Amnion;	<i>spl</i> , Splanchnopleura;
<i>ent.w.a</i> , Entoderm des wahren Amnion;	<i>urd</i> , Urdarm.

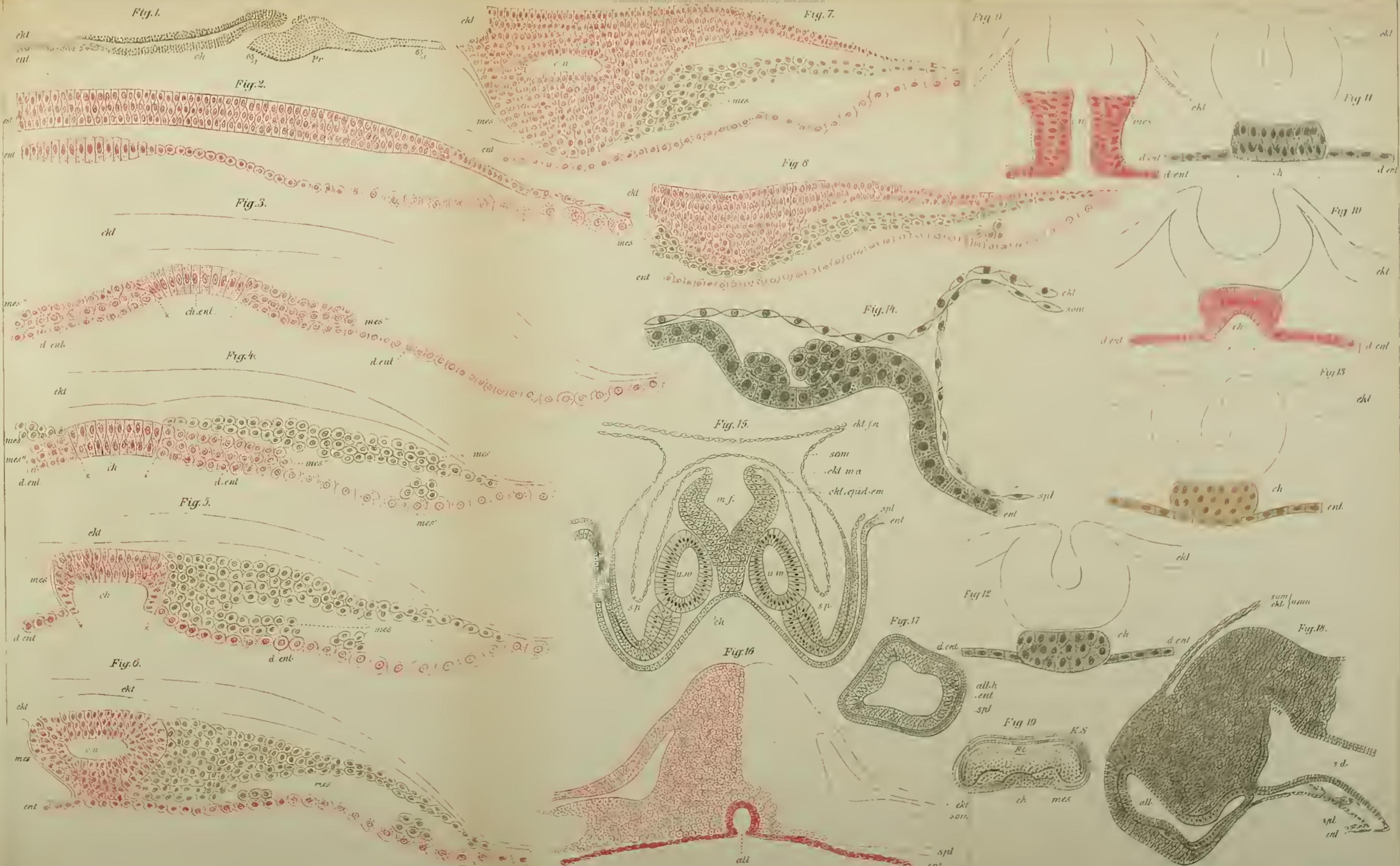
Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch den vorderen Theil eines Reptilienembryo, um die Bildung des ektodermalen und entodermalen Amnion zu verdeutlichen.

Fig. 2, 3, 4. Drei Querschnitte durch einen Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln. (NB. Fig. 3 geht durch die Kopfbeuge und trifft demnach den Medullarkanal zweimal.) Vergr. 100/1.

Fig. 5. Längsschnitt durch den vorderen Theil eines Embryo von *Lacerta agilis* mit sechs Urwirbeln.

Fig. 6, 7, 8, 9, 10. Fünf Querschnitte durch einen Embryo von *Tropidonotus natrix*. Vergr. 65/1.

Fig. 11. Querschnitt durch den vorderen Theil eines etwas älteren Embryo von *Tropidonotus natrix*. Vergr. 50/1.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Hoffmann C. K.

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien 214-246](#)