

Über gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere¹.

Von

J. Kollmann (Basel).

Die Form und Struktur jedes Theiles ist das Ergebnis zahlreicher durch Vererbung vor sich gegangener Veränderungen. Das ist das bekannte Axiom, zu dem DARWIN an dem Schluss seiner Reflexionen und Beobachtungen über die Descendenz gelangte. Während unzählige Erfahrungen die Gültigkeit dieses Satzes bestätigt haben, gehen dennoch die Meinungen aus einander über die Ausdehnung und über die Grenzen der Vererbung. Und das ist begreiflich, denn in jedem einzelnen Fall müssen sie durch die Untersuchung immer erst im Besonderen nachgewiesen werden, obwohl es gar nicht ausgeschlossen bleibt, auf Grund bestimmter Erscheinungs-komplexe weitere allgemeine Schlüsse zu ziehen.

Was DARWIN'S Satz für die ganze Biologie, das ist das biogenetische Grundgesetz HAECKEL'S für die Deutung entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge. Schon lange ist es, um konkrete Beispiele vorzuführen, allgemein anerkannt, dass die Urwirbel, die Kiemenbogen, die Chorda, der Urdarm und die Neuralrinne gemeinsame Entwicklungsbahnen durch alle Klassen der Wirbelthiere bezeichnen. Diese Primitivorgane sind in der ganzen Reihe direkt mit einander vergleichbar. Ohne sie entsteht kein Vertebratenleib. Die Natur zeigt hierin also eine außerordentliche Zähigkeit in der Vererbung.

Greifen wir weiter zurück, so sind es die Keimblätter, denen eine ähnliche universelle Bedeutung zukommt. Mag die Natur noch so viele Methoden besitzen, die drei Keimblätter entstehen zu lassen — gleichviel sie tauchen auf, und jedes Wirbelthier muss durch diese primitive Stufe hindurch.

Die Beharrlichkeit im Festhalten der einmal erlernten Methode geht aber bekanntlich noch weiter. Dem dreiblättrigen Stadium geht ein zweiblättriges voraus. Schon viele geologische Epochen hindurch seit der Silurformation ist den Wirbelthieren dieselbe Entwicklungsbahn vorgewiesen. Seit dem Auftreten der Fische müssen alle Nachkommen, bis zu den Säugethieren hinauf, durch die Stufe der

¹ Unter diesem Titel fasse ich die Bemerkungen zusammen, welche ich KÖLLIKER zu erwidern habe, der mit meiner Auffassung des Randwulstes und der vorgeschlagenen Trennung des mittleren Keimblattes im Mesoblast und Akroblast (= Randkeim) nicht einverstanden ist. Die Arbeiten KÖLLIKER'S, auf welche in den folgenden Blättern hingewiesen ist, tragen die Titel:

Entwicklungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1879.
Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Diese Zeitschr. Bd. XL. p. 180. Mit 2 Tafeln.

Nachtrag zu meinem Aufsatz: »Die embryonalen Keimbl. u. die Gewebe.« Ebenda. p. 356.

J. KOLLMANN'S Akroblast. Ebenda. Bd. XLI. p. 155.

Meine Arbeiten, auf welche sich KÖLLIKER in den beiden letzterwähnten Arbeiten bezieht, tragen die Titel:

Der Mesoblast und die Entwicklung der Gewebe bei Wirbelthieren. Biologisches Centralbl. III. Bd. Nr. 24.

Intracelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren. Recueil. zool. suisse. Genf und Basel. Bd. I. p. 259. Mit 1 Tafel.

Der Randwulst u. der Ursprung der Stützsubstanz. Zeitschr. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1884. Mit 3 Tafeln.

Ein Nachwort. Ebenda. p. 461.

Ich werde im Text die einzelnen Abhandlungen mit den oben gesperrt gedruckten Worten anführen.

zwei Keimblätter. Man kann deshalb allgemeiner Zustimmung versichert sein mit der Behauptung, die Entwicklung der Wirbelthiere stehe unter einer alten ehernen Regel, und keines sei im Stande, sich derselben zu entziehen. Bis zu den Säugern hinauf zwingt die Natur die Wirbelthiere unerbittlich in dieselben, eben erwähnten, gemeinsamen Bahnen.

Nicht mit gleicher Sicherheit können andere Vorgänge der Entwicklung bis an die obere Grenze der Wirbelthiere verfolgt werden. Ich gedenke speciell hier der Gastrulation. Sie ist bekanntlich jener Process, durch welchen die Keimblase in eine Art Schalenform übergeführt wird, bei der ein »Urdarm« mit »Urmund« existirt, und die Wand aus den beiden primären Keimblättern durch Invagination gebildet wird.

Die Gastrula ist ebenfalls eine alt ererbte, gemeinsame Etappe, welche die Wirbelthiere durchwandern müssen. Ist die Furchung vollendet, und handelt es sich um die Schichtung der Keimblätter, so beginnt dieser Process, dessen Verbreitung und Bedeutung HAECKEL in großen Zügen geschildert hat. Bei Fischen und Amphibien mit holoblastischen Eiern ist dieser Vorgang so scharf beobachtet und erkannt, dass über seine Deutung kein Zweifel herrscht. Auch für die meroblastischen Eier der Fische hält man mit Fug und Recht diese Deutung für zulässig, denn die vorliegenden Beobachtungsreihen sind genügend zahlreich. — Bei den höheren Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren ist dagegen eine Gastrulation sehr schwierig nachzuweisen und eben ist eine lebhaftete Diskussion im Gange, was bei ihnen als der entsprechende Vorgang zu bezeichnen sei. Allein was auch das Endresultat sein möge, schon die Stellung der Forscher zu der Aufgabe an sich ist höchst bezeichnend. Niemand zweifelt an der Existenz einer Gastrulation auch bei diesen Klassen, so tief ist die Überzeugung von einem innigen Zusammenhang der Entwicklungsvorgänge im ganzen Thierreich in die Geister eingedrungen. Dass eine Gastrulation vorkommen müsse, glaubt Jeder, aber der sichere Nachweis ist noch nicht gelungen. Wenn wir uns nun fragen, wie es denn gekommen, dass die Gastraeatheorie trotz mancher Opposition dennoch so rasch und so tief zu einer wissenschaftlichen Überzeugung geworden sei, so rührt dies offenbar davon her, dass Beweis um Beweis von allen Seiten für sie beigebracht werden konnte. Ihre weite Verbreitung bei Wirbellosen und Wirbelthieren, liegt klar zu Tage, so dass man auf ihre Macht schließt, obwohl ihre Wirkungen trotz zahlloser Anstrengungen noch immer nicht bei den Sauropsiden und Säugern im Einzelnen nachgewiesen werden konnten.

Man verzeihe mir, wenn ich allzu Bekanntes hier wiederholt, aber ich musste mir doch erlauben, Grundanschauungen aus der Entwicklungsgeschichte vorzuschicken, ehe ich daran gehe, auf die Einwürfe KÖLLIKER's zu antworten, die er mir in dieser Zeitschrift, Bd. XLI, p. 155 (Akroblast) gemacht hat. Wenn ein Forscher auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte von seinem Rang mir erwidert, es sei offenbar ganz ungerechtfertigt, die Anamnia (die Selachier) in die Frage über die Entstehung des Blutes hereinzuziehen, wenn ferner gesagt wird, dass an der Urmundlippe sich bildende Mesoderm sei bei den Anamnioten eine erst sekundär auftretende Wucherung, so geht aus diesen Bemerkungen nur zu deutlich hervor, dass wir Beide bezüglich einiger principieller Anschauungen auf sehr verschiedenem Boden stehen, sonst wären solche Einwürfe unmöglich. Ich will nur vorübergehend bemerken, dass für allgemeine Fragen die Untersuchung der Anamnioten ja mit einer außerordentlichen Vorliebe gepflegt wird. Die Entstehung aller Primitivorgane verfolgt man ja durch alle Klassen hindurch, aus guten Gründen. Was haben wir nicht schon dadurch gelernt! Der Furchungsprocess, die Keimblätter, die Anlage der Urwirbel, all das und noch mehr wird nach alter Methode zur vergleichenden Prüfung herangezogen. Und KÖLLIKER hat doch selbst diese Methode geübt. Die ersten Kapitel seiner Entwicklungsgeschichte greifen ja sogar weit in das Gebiet der Wirbellosen hinab. — Wichtiger sind aber folgende Erwägungen: Die Selachier haben bekanntlich meroblastische Eier, ihre Furchung ist geradezu identisch mit derjenigen der Sauropsiden, sie zeigen eine sehr vollkommene Invagination, welche zur Schichtung der beiden ersten Keimblätter führt. Für die Aufklärung über die Entstehung des Mesoblast und die Anlage der Urwirbel etc. sind sie geradezu ein klassisches Objekt wegen des selbst auf höheren Entwicklungsstufen typischen Aufbaues — also nichts fehlt zu einer nutzbringenden Verwendung auch in der Frage über die Entstehung des Blutes. Ich stehe nun glücklicherweise nicht allein mit dem Hereinziehen der Anamnioten in diese Frage. Da hat sich jüngst DAVIDOFF, Zool. Anz. 1884,

Nr. 474 auf die Anregung KUPFFER's ebenfalls mit Anamniern beschäftigt. Damit ist es denn doch offenbar, dass über Hereinziehen oder Nichthereinziehen der Anamniern in die Frage nach der Entstehung des Blutes die Anschauungen mindestens noch sehr getheilt sind.

Ganz ähnlich liegen die Dinge bezüglich des Vorwurfes »der Randwulst der Selachier sei eine sekundär auftretende Wucherung«. Das meroblastische Ei der Selachier erfährt eine vollkommene Gastrulation. Es kommt zur Bildung einer Discogastrula. Sie entspricht in den ersten Stadien vollkommen dem Schema, das HAECKEL gegeben. Aus der scheibenförmigen Masse der Furchungskugeln bildet sich zunächst ein Ektoblast, der sich an dem Rand umbiegt, und central nach der Scheibenmitte wieder zurückwächst. Es schlägt sich also der Saum der Keimscheibe nach innen um, und eine Zellschicht wächst wie ein immer enger werdendes Diaphragma in die Keimhöhle hinein. Diese Zellschicht ist der entstehende Entoblast.

Schon BALFOUR und ALEX. SCHULTZ haben diesen Vorgang genau beobachtet, und der erstere hat sofort die ganze Bedeutung desselben durchschaut. Denn man erkennt nicht allein, wie die zwei ersten Blätter bei den Elasmobranchiern angelegt werden, sondern wie sie dem Gastrulatypus überhaupt gleichen. Ja noch mehr, das ganze Verhalten bietet gleichzeitig den Schlüssel dafür, wie die meroblastischen Eier überhaupt ihre Keimblätter ordnen. Wäre diese Invagination bei den Selachiern, eine ganz isolirte Erscheinung, so hätte ich mich nicht auf dieselbe mit solcher Entschiedenheit berufen. Allein bei den Teleostiern vollzieht sich für die Anlage der beiden primären Keimblätter dieselbe Erscheinung. HAECKEL hat sie bei einem Gadoiden verfolgt. Aus den Abbildungen, welche His gegeben hat, ist der Vorgang mit allen Einzelheiten bei dem Salmen erkennbar (Entwicklung der Knochenfische, Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte Band I). Durch mehrere Tage hindurch und zwar bis zum 8. Tage nach der Befruchtung lässt sich die Invagination in ihren verschiedenen Phasen verfolgen. Eine lange Zeit hindurch ist also der Keim gezwungen, bezüglich seiner Formveränderungen der unerbittlichen Regel der Vererbung zu folgen, die ihm die Abstammung aufzwingt. Dieselbe Erscheinung ist durch VAN BAMBEKE (Recherches sur l'embryologie. Mém. couronné Bruxelles 1876. Tom. XL), dann durch GOETTE und HENNEGY u. A. und zwar auch durch die Kontrolle mittels der Schnittmethode beobachtet worden. Bei zwei großen Abtheilungen meroblastischer Eier besteht also bezüglich dieses Vorganges geradezu Identität. Folglich ist der Urmund der Selachier homolog mit demjenigen der Teleostier¹. Derselbe Modus, die beiden ersten Keimblätter durch Invagination unter einander zu schieben, hat sich auch auf die Reptilien und Vögel vererbt. Bei den Reptilien entsteht nach dem Ablauf der Furchung ebenfalls eine Discogastrula. Auch bei ihnen wird der scheibenförmige monodermale Keim durch die Invagination in einen zweiblättrigen verwandelt. Der Vorgang ist nicht bloß ähnlich, sondern vollkommen identisch mit demjenigen bei den Anamniern. Allerdings liegen noch nicht so zahlreiche Beobachtungen vor, weil diese Stufe rasch vorübergeht, aber die vorhandenen legen den Vorgang in der Hauptsache klar, z. B. jene von C. K. Hofmann und von mir. Siehe hierüber meine Abhandlung über den Randwulst (Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1883). Bezüglich der Vögel dürften die Beobachtungen von Goette, Rauber und mir wohl zunächst ausreichen für den Nachweis einer zwar vollkommenen aber ebenfalls nur kurz dauernden Invagination. Sie findet sich an dem frisch gelegten Hühnerei. Die Dauer des ganzen Vorganges kann freilich nur nach Stunden gezählt werden. Dann beginnt eine Reihe von Veränderungen: Abweichungen von jenem Process, der die Entwicklung bis hierher beherrscht hat. Das ist das naturgemäße Einlenken in den besonderen Entwicklungsgang der Species. Das kann aber doch nicht hindern, das Gemeinsame der vorausgehenden Ereignisse anzuerkennen. Wenn das aber nicht bloß gestattet, sondern geradezu geboten ist, dann ist doch

¹ Was später, nach Umwachsung des Dotters als Proctostoma oder als Prostoma, Blastotrema, als Dotterloch etc. bezeichnet wird, ist eine sekundäre Bildung, die mit dem Urmund der Gastrula gar nichts mehr gemein hat, als die äußere Form. Der bei der Gastrulation auftretende, durch Invagination des Ektoblast entstandene Urmund bleibt nur kurze Zeit erhalten, und wird bald vollständig verwischt. Dieser Urmund allein ist direkt homolog dem Urmund der holoblastischen Fischeier, und ferner direkt homolog dem Urmund der holoblastischen Eier der Antren.

der Invaginationsrand der Reptilien und Vögel direkt homolog demjenigen der Selachier und Teleostier, also in der ganzen Reihe eine primäre Bildung.

Es kommt aber noch eine andere Erscheinung in Betracht. Die Zähigkeit der Vererbung zeigt sich nach meiner Auffassung bei der Invagination der Keimhaut meroblastischer Eier in einer ganz flagranten Weise in allen Klassen durch die folgende Anordnung. Der Keimhautrand ist ohne Ausnahme verdickt. Darum eben heißt er Randwulst. Während sich der Ektoblast in den Entoblast umwendet, werden nämlich in jene Falte gleichzeitig Furchungszellen eingeschlossen. Sie sind es, welche die konstante Verdickung des Randes bedingen. So ist es bei Selachiern, Teleostiern, Reptilien und Vögeln.

An die Homologie auch dieser Zellenmasse, möchte ich also speciell erinnern, wenn KÖLLIKER von einem sekundär auftretenden Verhalten spricht (Akroblast). Hier ist durchaus nichts Sekundäres, sondern im Gegentheil Alles primär und also geradezu direkt vergleichbar.

Sollen entwicklungsgeschichtliche Prozesse verfolgt werden, so greift man nach wohlgeprüfter Methode erst zu den einfacheren Formen, deren ganze Organisation durchsichtiger ist. Aus demselben Grunde habe ich die Selachier untersucht, und die Säugethiere bei Seite liegen lassen. Bei den Letzteren ist die Sache viel zu kompliziert, um den Vorgang schon jetzt in seinen einzelnen Phasen aufdecken zu können. Die Gastrulation ist zwar nachgewiesen (E. VAN BENEDEN), aber der Randwulst ist fraglich, wir wissen zur Zeit nur, dass eine Area vasculosa existirt. Das ist meine Rechtfertigung auf die Frage, warum ich die Säugethiere gar nicht berücksichtigt hätte. Ich überlasse gern Jedem mit ungeheuchelter Freude den Vortritt in Bezug auf die Entstehung des Blutes bei den Säugern.

Über die Zellenmassen in dem Randwulst der Selachier und Sauropsiden habe ich auf Grund der beobachteten Umwandlungen die Angabe gemacht »sie gehörten weder zu dem inneren noch zu dem mittleren Keimblatt«. Um dieser Angabe eine deutliche Illustration beizufügen, wurden die betreffenden Stellen in der oben citirten Arbeit roth tingirt, zum Zeichen, dass sie etwas für sich Bestehendes sind, etwas, das nicht zum Mesoblast gehört, weil es schon vor demselben da ist. Die Existenz des Randkeimes und seine Unabhängigkeit von dem Mesoblast ist jetzt durch KÖLLIKER selbst anerkannt mit den Worten: »Das vermeintliche neue Primitivorgan KOLLMANN'S hat keinerlei Beziehung zum Mesoblasten, und ist lange vor der Anlage dieses Keimblattes vorhanden.« Das ist ja eben das, nach dessen Anerkennung ich ringe.

Man kann das neue Primitivorgan aber auch nicht für einen Theil des Entoblasten erklären. Die in ihm enthaltenen Zellen sind für KÖLLIKER »einfach der verdickte Rand des inneren Keimblattes, und zeigen keinerlei Abgrenzung gegen die übrigen Entoblastzellen dieser Gegend« (Akroblast). Gegen diese Auffassung habe ich Verschiedenes einzuwenden. Nachdem die Keimhaut aller Wirbelthiere erst zweiblättrig ist, um dann dreiblättrig zu werden, ist es naheliegend, dass diese Zellenhaufen zuerst noch mit dem Entoblast zusammenhängen und ihm angehören. Das hat nichts Überraschendes. Man nennt ihn deshalb auch primären Entoblast. Mit dem Mesoblast ist dasselbe einmal der Fall. Auch er hängt ja auch mit dem primären Entoblast zusammen. Aber wer wird darum den Mesoblast von der Liste der Keimblätter streichen wollen? Eben so wenig ist dies bezüglich der an der Urmundlippe liegenden Zellen gestattet. Sie hängen Anfangs freilich mit dem Entoblasten zusammen, wie ich dies auch dargestellt habe, aber sie trennen sich von ihm und entwickeln sich selbständig weiter. Das ist der Gang entwicklungsgeschichtlicher Gestaltung aller Orten. Ich betone, dass es sich hier um die ersten Stadien des Randwulstes, d. h. der Area opaca handelt. In meiner nächsten Arbeit werde ich besonders darauf hinweisen, wie der Randwulst nicht bloß für die Entstehung des Blutes, sondern auch für diejenige des Primitivstreifens von eminenter Bedeutung ist. Es ist die hintere Hälfte der Area opaca, welche das Material für die »hintere Embryonalanlage« RAUBER'S enthält. Wie man sich diese Verschiebung des Zellenmaterials zu denken habe, hat HIS geschildert. Im direkten Anschluss an diese Beobachtungen werde ich ausführen, dass bei den Abkömmlingen aus meroblastischen Eiern von den Selachiern bis hinauf zu den Säugern die hintere Embryonalanlage (Primitivstreif, Primitivrinne und Primitivwülste) aus der eben erwähnten hinteren Hälfte der Area opaca hervorgeht, während ihre vordere Hälfte den Randkeim = Akroblast, d. i. die Anlage des Blutes enthält.

Es wurde schon einmal aus einander gesetzt (Mesoblast, Randwulst), dass ohne strenge Scheidung wir uns immer in einem Kreise herumbewegen werden. Wenn der Randkeim früher da ist als der Mesoblast, und jeder eine lange Reihe von Entwicklungsstufen hindurch unabhängig von dem anderen, und in seiner besonderen Weise fortwächst, dann sind beide nicht identisch, wenn auch später sich das Alles in einander schiebt. Wären wir nicht bis in die jüngste Zeit fast vollständig von der Untersuchung der Körperanlage in Anspruch genommen worden, so wäre wohl schon längst die doppelte Bedeutung des Randwulstes endgültig festgestellt. Betrachtet man die unten citirten Figuren bei KÖLLIKER¹ mit unbefangenen Sinn, so erhalte ich wenigstens den Eindruck, dass in dem Randwulst ein ganz bedeutendes Organ der Keimhaut vorliegt. Er ist ja viel größer als die Area pellucida (die spätere Area embryonalis). Schon bei den Selachiern und Teleostiern ist der Randwulst ein ganz ansehnliches Organ. Bei den Eidechsen zerfällt das »Blastoderm wie beim Hühnchen in eine dünne Area pellucida und eine dicke Area opaca, i. e. in einen sehr ausgesprochenen Randwulst«. Das sind KÖLLIKER's eigene Worte. Nun ist doch vor Allem festzuhalten, dass aus dem in dem Randwulst aufgespeicherten Zellenmaterial und aus den unmittelbar daraus hervorgehenden Abkömmlingen embryonale Blutzellen entstehen. Daran lässt sich nicht rütteln. Das hat KÖLLIKER erst jüngst wieder bestätigt (Die embryonalen Keimblätter p. 198 Absatz 2). So ist's bei dem Vogel, und dem Reptil und bei den Selachiern.

Nun meint er aber neuesten (Akroblast) »das in dem Randwulst aufgestapelte Zellenmaterial liefere lediglich das Dottersackepithel«. Ich bin in der Lage, das direkt bestreiten zu müssen. Das Dottersackepithel ist eine einfache Reihe von Entoblastzellen von etwas veränderter Form, welche aber Abkömmlinge des sekundären Entoblast sind. Dem Randkeim lediglich die Herstellung des Dottersackepithels zuschreiben zu wollen, heißt seine ganze Bedeutung für die embryonale Entstehung ignoriren. Übrigens spricht ja auch dagegen die Thatsache, dass die embryonalen Blutzellen früher da sind als das Dottersackepithel. Alles zusammengefasst ergibt sich denn doch Folgendes:

Der Randwulst ist identisch durch drei Wirbelthierklassen, dasselbe ist der Fall mit dem Randkeim. Bei denselben Klassen geht nachweisbar das embryonale Blut aus den Zellen des letzteren hervor. Dass unter diesen drei Klassen neben den Reptilien und Vögeln auch die Selachier sich finden, schwächt die Beweiskraft nicht im geringsten ab, im Gegentheil erhöht dieselbe.

Blut ist Blut, und seine Entstehung muss offenbar dieselbe sein bei den Amnioten wie bei den Anamnioten. Wenn bei den Selachiern in dem Randkeim die Blutzellenhaufen entstehen, und wenn dieselben Zellenlagen dasselbe thun bei Reptilien und Vögeln, dann wird, dünke ich, das Verhalten der niederen Wirbelthiere doch gerade ein starker Beweis für die Richtigkeit meiner Angaben. Die Vererbung geht in dieser Hinsicht dieselben Wege; die Organismen folgen einer alten, ihren Zellen eingeborenen Tradition. So lange nicht bewiesen ist, dass die Auffassung der Entwicklungsvorgänge in diesem speciellen Punkte falsch ist, beharre ich auf meiner Angabe und zwar besonders auf Grund der Ergebnisse einer vergleichenden Reihe von direkten Beobachtungen.

In denjenigen Entwicklungsstufen, die ich abgebildet, habe ich diese blutbildende Zellschicht roth dargestellt, durchaus nicht in der Absicht, um »die Vorstellung einer scharf abgegrenzten Bildung hervorzurufen«, sondern um damit zu bezeichnen, was ich unter dem Randkeim verstehe. Ich habe mich dabei an die wirklichen Verhältnisse gehalten, wie z. B. in den Fig. 3 und 6 (Randwulst) und die gerügte Fig. 7 habe ich selbst als halbschematisch bezeichnet, siehe die Figurenerklärung. Ich habe überhaupt, so weit es anging, den Randkeim in toto abgebildet, um zu zeigen, welch' gewaltiges embryonales Organ derselbe darstellt. Er ist nicht allein vor der embryonalen Anlage bei dem Vogel einfach nur vorhanden, sondern er überwiegt noch lange Zeit die axiale Anlage. Gerade das sollte die halbschematische Fig. 7 zeigen. Allerdings hätte ich vielleicht noch mit mehr Erfolg die oben erwähnten Figuren KÖLLIKER's kopiren können. In seiner Entwicklungsgeschichte ist namentlich in Fig. 14 die Größe des Randwulstes nicht allein vortrefflich wiedergegeben, in Fig. 24 ist sogar all' das schon zu sehen, was KÖLLIKER bestreitet. Es ist

¹ Die embryonalen Keimblätter und Entwicklungsgeschichte. Fig. 14, 23 und 24.

die Keimhaut eines »befruchteten und unbebrüteten Hühnereies von 4—5 mm Durchmesser aus dem heißen Sommer 1874 mit auffallender Entwicklung« dargestellt und zwar bei schwacher und starker Vergrößerung. Dort ist die Bildung des embryonalen Blutes schon in vollem Gang. Der Entoblast ist festonartig ausgelegt, und zwischen ihm und dem Ektoblast finden sich rundliche Massen: die embryonalen Blutzellenhaufen. KÖLLIKER deutet sie als Furchungskugeln, allein sie sind zwar Abkömmlinge derselben, doch schon längst auf dem Weg, ihre physiologische Rolle zu übernehmen, nämlich jene der embryonalen Blutzellen.

Nachdem KÖLLIKER's eigenste Figuren den Randkeim und in ihm die erste Entwicklung embryonaler Blutzellen darstellen, wollen wir doch erst abwarten, in wie fern STRAHL's Beobachtungen über die Entstehung des Blutes mit den meinigen im Widerspruch sind. Bisher hat er diesen Gegenstand nur nebenbei berührt. Ich sehe zur Zeit nur so viel, dass sich neue Zweifel erheben werden über die Bezeichnung der einzelnen Keimbezirke des Reptilienblastoderma. Auf Grund vergleichender Beobachtung wurde von mir die Nomenklatur der einzelnen an der Fläche erkennbarer Keimhautbezirke festgestellt, und auch die Entstehungsart des Randwulstes, der Area vitellina alba und der Area vitellina flava aufgedeckt, indem ich diese Gebilde Schritt für Schritt von dem Auftreten der Area opaca an verfolgte (Randwulst).

STRAHL verlegt nun den Ort der Entstehung des Blutes bei den Reptilien in ein anderes Gebiet als ich es thue. Ich möchte vor einer erneuten Entscheidung noch einmal daran erinnern, dass die entsprechenden Territorien der Keimhaut bei den Vögeln und Reptilien in ihrer morphogenetischen Bedeutung vollkommen gleichwerthig sind.

In dem Centrum entsteht in beiden Klassen die axiale Anlage, d. h. der Embryo;
dann folgt das helle Embryonalfeld;
„ „ der Randwulst;
weiter peripher: die Area vitellina alba;
„ „ „ flava.

Was »Randwulst« heißt, und was ein durch die Sauropsiden und Fische homologes Gebilde ist, so weit es sich um meroblastische Eier handelt, nennt STRAHL inneren dunkeln Hof. Beide Dinge sind vollkommen identisch. Dass der nämliche Autor den Randwulst (seinen Keimwall) viel weiter hinaus verlegt, jenseits der Area vitellina alba, wird zahllose Missverständnisse nach sich ziehen. Was als Embryonalfeld allgemein angenommen ist, erscheint ferner bei STRAHL bald als solches, bald als »Gefäßanlage«, und endlich erhält auch noch »der innere Theil der intermediären Zone«, meine Area vitellina alba, dieselbe Bezeichnung. (STRAHL, Die Wachstumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*. 4^o. Fig. 7.) Nach dieser Auffassung wäre ganz im Gegensatz zu den drei großen Abtheilungen der Thiere (Selachier, Vögel und Säuger) bei den Reptilien die Area pellucida die Bildungsstätte des Blutes, welche Area Anfangs stets als blutleeres trennendes Gebiet zwischen dem Embryo und dem Randwulst eingeschoben ist? Die Reptilien verhielten sich also nach STRAHL vollkommen verschieden von den Vögeln? Das ist schon bei der nahen Verwandtschaft der beiden Gruppen höchst unwahrscheinlich.

Ich komme nunmehr zu der Rechtfertigung einer Trennung des in der früheren Lehre als Mesoderm bezeichneten Keimblattes in zwei Organe, von denen das eine als Mesoblast, das andere als Akroblast, als Randkeim, bezeichnet wird. Sobald nachgewiesen werden kann, dass die in den Invaginationsrand eingeschlossene Zellenmasse eine ganz bestimmte Rolle, wie die der Bildung des embryonalen Blutes übernimmt, noch ehe ein primärer Mesoblast auf dem Schauplatz erscheint, hat man nicht bloß das Recht, sondern sogar die Verpflichtung eine Trennung vorzuschlagen, schon im Interesse der Verständlichkeit.

Allein es sind noch andere Erwägungen, welche mich bestimmt haben, diese Unterscheidung durchzuführen.

Der primäre Mesoblast der Wirbelthiere, ich meine das in der Mitte des Embryonalfeldes befindliche Gebilde, ist ein bei den Vertebraten neu auftretendes Organ, das bei den Wirbellosen kein direktes Homologon besitzt, so weit wir bis jetzt beurtheilen können, es ist eine unpaare Anlage. Getrennt durch die Area pellucida befindet sich der Randwulst, der in manchen Beziehungen an den paarigen Mesenchymkeim der Wirbellosen erinnert und zwar nicht bloß in seiner topographischen Anordnung. So hätte man denn eine unpaare Region und zwei seitliche zu unter-

scheiden von dem Augenblick an, wo die Medianlinie in der Keimhaut gegeben ist. Sollte das Alles bedeutungslos sein? Sollte der Randwulst und der in ihm aufgestapelte Randkeim, der die embryonalen Blutzellenhaufen liefert, nicht als eine fortgeschrittene Differenzirung i. e. als ein embryonales Organ der Keimhaut angesehen werden dürfen und sogar angesehen werden müssen? Ich sage also im Gegensatz zu KÖLLIKER: das primäre mittlere Keimblatt entwickelt sich nicht bloß vom Primitivstreifen aus, sondern auch von dem Randwulst her, und es besteht aus Mesoblast, so nenne ich die unpaare axiale Anlage, und Akroblast, so nenne ich den Randkeim. Diese Auffassung führt dann, dünke ich, direkt zu einer Verständigung mit den Anschauungen des hochverdienten Forschers, wenn er in dem unmittelbar folgenden Satz angiebt (Akroblast p. 156, Absatz 5): »Das Blut und die Blutgefäße entstehen einzig und allein in den peripheren Theilen des Mesoblast«. Das was ich Randkeim nenne, was vor dem Mesoblast vorhanden ist, ist eben früher stets peripherer Theil des Mesoderm genannt worden. Aber eine endlose Kette von Missverständnissen knüpft sich an diese Bezeichnung. Diese waren auch u. A. die Veranlassung, endlich den gordischen Knoten zu durchhauen. Nach all' dem, was schon über die Entstehung des Blutes gedacht und geschrieben, ist das gar keine gewaltsame That mehr, sondern die endliche Lösung zahlloser Irrungen, veranlasst durch ungenügende Unterscheidung.

Nun meint KÖLLIKER, auf eine solche Trennung sei kein Gewicht zu legen. Wenn er bei seiner immensen Erfahrung den Satz immer wieder und zwar mit vollem Rechte aufstellt, dass »Blut und Blutgefäße einzig und allein in der Peripherie der Keimhaut entstehen«, dann ist ja mit einer solchen von mir vorgeschlagenen Trennung die Hälfte des Räthselns von der Herkunft des Blutes schon gelöst. Die Peripherie der Keimhaut ist seine Heimat seit der Erschaffung der Knorpelfische. In dieser Randzone hat sich ein selbständiges Organ differenzirt bei den aus meroblastischen Eiern hervorgegangenen Keimhäuten. So lange der Embryo ohne Blut entsteht, und das Blut ohne Embryo, wird man immer wieder nach der Aufklärung dieses überraschenden Faktums suchen. Einstweilen kennen wir durch mehrere Abtheilungen der Wirbelthiere den besonderen Ort und das besondere Zellenmaterial, dessen Aufreihung mit der Invagination zusammenhängt. Die weitere Aufklärung mag vielleicht später die Untersuchung der Wirbellosen liefern.

In meinen Angaben über die Entstehung des Blutes ist auch von Spalten zwischen Ekto- und Entoblast die Rede (Randwulst), in welchen Urlymphe cirkulirt, und in denen die embryonalen Blutzellen sich verbreiten. KÖLLIKER meint die von mir abgebildeten Spalträume seien nichts Anderes »als die von HIS und BUDGE jr. beschriebenen hypothetischen Lymphräume, und hätten mit der Blutgefäßbildung gar nichts zu thun«. Ich muss direkt dieser Auffassung widersprechen. Die von mir beschriebenen Spalten sind etwas ganz Anderes als die von BUDGE jr. nachgewiesenen Lymphräume. Die meinigen liegen durchaus nicht in dem sekundären mittleren Keimblatte, sondern direkt zwischen den beiden primitiven Keimblättern. Da und dort setzen sich in ihnen die embryonalen Blutzellen fest, um eine Zellenbrut durch Vermehrung zu erzeugen und neue Blutzellenhaufen zu bilden.

BÜTSCHLI hat (Morphol. Jahrbuch 1883) eine Hypothese aufgestellt bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates der Metazoen. Wenn man, wie er und LUDWIG zu der Vermuthung gedrängt wird, die Lumina der Blutgefäße seien Reste der primitiven Leib- oder Furchungshöhle, so darf ich doch wohl hier zu weiterer Aufklärung und Vertheidigung daran erinnern, dass diese von mir beschriebenen Lücken geradezu Spalten der primitiven Leib- oder Furchungshöhle sind. Sie sind es, weil bei den Selachiern und Teleostiern und Sauropsiden noch die Invaginationsgastrula herrscht, weil also der Raum zwischen Ekto- und Entoblast direkt einen Theil der Furchungshöhle darstellt. In so fern käme diesen ersten Spalten eine phylogenetische Bedeutung bei. Aber noch mehr: BÜTSCHLI denkt sich die Hervorbildung der Blutgefäße in diesen Räumen als einen sekundären, erst später eingetretenen Vorgang. Diese Prämisse wird in so fern durch die ontogenetischen Vorgänge erfüllt, als sich in diesen Spalträumen erst sekundär bei den Wirbelthieren die Blutgefäße bilden. Wenn die ontogenetischen Prozesse die phylogenetischen wiederholen, dann stehen meine Angaben mit alten

Entwicklungsregeln nicht nur in keinem Widerspruch, sondern im Gegentheil in vollster Übereinstimmung.

Ich rekapitulire meine Sätze wie folgt:

1) Der Randwulst ist ein Produkt der Gastrulation, welche in dem Bereich der Wirbelthiere auch durch die Selachier, die Teleostier, die Reptilien bis zu den Säugern nachweisbar ist.

2) Bei der Gastrulation der meroblastischen Eier wird an den Umbeugungsstellen regelmäßig Zellenmaterial angehäuft, wodurch die Area opaca entsteht.

3) Die Area opaca enthält das Zellenmaterial für zwei verschiedene Anlagen: in dem hinteren Umfang dasjenige für die hintere Embryonalanlage; in dem vorderen Umfang das Zellenmaterial für die Anlage des Blutes, i. e. den Randkeim = Akroblast.

4) Der Embryo der Wirbelthiere entsteht ohne Blut axial, das Blut ohne Embryo peripher, ergo ist

5) die Bezeichnung jenes Gebietes, aus dem das Blut entsteht, als eines embryonalen Primitivorganes wohl begründet.

Basel, am 30. December 1884.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Kollmann Julius

Artikel/Article: [Über gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere 517-524](#)