

Die Dottersackswand und der Parablast der Eidechse.

Von

Dr. H. Strahl in Marburg.

Mit Tafel XVI und 10 Holzschnitten.

Das Verhalten des Entoblast bei der Bildung des Dottersackes des Vogelembryo ist von H. VIRCHOW (25) beim Hühnchen untersucht und beschrieben. Er kommt an der Hand seiner Beobachtungen zu dem Resultat, dass in der späteren Zeit der Entwicklung das Epithel des Dottersackes aus einer einfachen Lage von entoblastischen Zellen besteht. KÖLLIKER (8) hat in einer neueren Mittheilung, auf welche ich weiter unten zurückkommen werde, unter Anderem den Satz aufgestellt: »Der Keimwulst des Entoblasten . . . wandelt sich später ganz und gar in eine einschichtige Lage, das Dottersackepithel, um.«

Die entsprechenden Entwicklungsvorgänge bei den Reptilien sind bis jetzt einer genaueren mikroskopischen Untersuchung nicht unterzogen; in dem Folgenden sollen die Resultate einer solchen mitgetheilt werden, da die in Rede stehenden Verhältnisse von denen des Vogelembryo nicht unwesentlich abweichen.

Hieran soll sich die Darstellung von dem Verhalten der Zellen anschließen, die frei innerhalb des Dottersackes vorkommen und von der Mehrzahl der Autoren als parablastische bezeichnet werden. Die auf die letztere Frage sich beziehende umfangreiche Litteratur ist neuerdings mehrfach besprochen (vgl. z. B. HIS [4], WALDEYER [22], HAECKEL [3], RÜCKERT [16]). Es kann daher meine Absicht nicht sein, hier eine wiederholte Zusammenstellung derselben zu geben, sondern soll sie nur in so weit citirt werden, als sie entweder neuesten Datums ist, oder sich mit denselben Objekten beschäftigt, die unten behandelt werden.

I. Die Dottersackswand.

Geht man in der Betrachtung der Dottersackswand aus von einem Zustand, in welchem der Embryo (von *Lac. vivipara*) so weit entwickelt ist, dass sein Gefäßsystem sammt dem Randsinus vollständig angelegt ist, so zeigt bei diesem der Keimwulst¹ ein ganz ähnliches Verhalten wie beim Vogelembryo (Fig. 9 a). Den oberen Rand bildet eine einschichtige, dünne Ektoblastlage, an welche sich nach außen von dem Randgefäß ein weitmaschiges Netzwerk großer Zellen anschließt; die Kerne liegen vielfach in den Maschen desselben, während die Zellen selbst mehr oder minder mit Dotterkugeln gefüllt sind, und solche zwischen sich schließen. Man findet die Dotterkugeln in allen möglichen Größen vor. Nach unten gegen den Dotter selbst besitzt der Keimwulst nicht immer eine so scharfe Grenze wie in der Figur. In den meisten Fällen finden sich an dem äußersten unteren Rande desselben eine Anzahl sehr dicht an einander gelegener Zellen vor. Der ganze Keimwulst macht in seiner allgemeinen Anordnung den Eindruck eines ähnlichen Netz- oder Maschenwerkes, wie dies z. B. W. WOLF (24) für den Hühnerembryo abgebildet hat. In dem unterhalb des Keimwulstes liegenden Dotter findet man an geeigneten Präparaten freie (parablastische) Zellen (s. u. Fig. 6), wie dieselben in einer früheren Mittheilung von mir beschrieben sind: eigenthümliche rundliche mit großen Dotterkugeln angefüllte Klumpen, in denen man stellenweise deutlich Kern und Kernkörperchen erkennt.

Da wo sich an den Keimwulst das Randgefäß anschließt, tritt immer eine scharf nach unten abgegrenzte Entoblastlage auf. Die einzelnen Entoblastzellen besitzen ebenfalls meist einen Inhalt von Dotterkugeln, wie KOLLMANN dies bereits beschrieben hat.

Wie die Zellen weiter außen vom Randsinus sich verhalten, zeigt Fig. 9 bei schwacher Vergrößerung. Es ist dies der Durchschnitt durch ein ganzes Ei und erkennt man, dass der Dotter bereits vollständig von Zellen umwachsen ist.

Man kann an diesen Zellen eine äußere ektoblastische und eine innere entoblastische Lage unterscheiden. Die ektoblastische bildet eine kontinuierliche dünne Schicht mit kleinen, sehr platten Kernen, die entoblastische dagegen besteht aus weniger regelmäßig angeordneten Zellen; während man an dem eigentlichen Keimwulst, so weit er unterhalb des äußeren Randes des Gefäßhofes oder dicht neben diesem liegt,

¹ Um eine möglichst einheitliche Terminologie schaffen zu helfen, schreibe ich mich in der Bezeichnung an die von KÖLLIKER in seinem Lehrbuch gewählte an und gebrauche den Namen Keimwulst für das, was ich früher Keimwall nannte.

eine Grenze der Zellschicht gegen den Dotter erkennt, findet man weiter außen eine solche nicht vor. Fig. 9 *b* zeigt ein Stück der Dottersackswand von der dem Embryo gegenüber gelegenen Seite des Dottersackes. Die unteren Zellen bilden hier kein eigentliches Epithellager, sondern man findet die Kerne derselben in ein Gerüstwerk von Protoplasma eingelagert, welches selbst zum Theil Dotterkugeln einschließt, zum Theil an den Durchschnitten Hohlräume erkennen lässt, in denen vielleicht gleichfalls Dotterkugeln gelegen haben; eine solche Grenze gegen den Dotter, wie man dieselbe unterhalb des Keimwulstes im Bereiche des Gefäßhofes und dicht neben diesem findet, ist hier nicht wahrzunehmen. Auch von der Vogelkeimscheibe berichtet RAUBER (15, p. 16), wie zeitweilig die untere Grenze des Keimwulstes sich verwischt. Im Übrigen sind die Entoblastzellen demgemäß den von RÜCKERT (16) beschriebenen Parablastzellen (Merocyten) der Selachier nicht unähnlich, in so fern eine eigentliche Epithellage fehlt, die Zellen in ihren Verästelungen viel eher amöboiden gleichen. Fig. 10 zeigt den Durchschnitt durch ein älteres Ei; die Allantois, die einen großen Hohlraum besitzt und die gesammte Blastodermhöhle ausfüllt, hat etwa die Hälfte des Dottersackes umwachsen. Dieselbe endet an ihrem äußersten Rande in einem Keil von kleinen dichtgestellten Zellen, welche, eben so wie die ganze Innenwand der Allantois im Bereiche des Dottersackes der Wand des letzteren so fest anliegt, dass eine Grenze zwischen beiden auf dem vorliegenden Durchschnitt nicht zu erkennen ist. An einzelnen Stellen findet man auch in dieser Zeit schon Zellenbrücken in der Allantois vor, welche den früher von mir beschriebenen Septen der Allantois entsprechen. Diese dienen zum Übertritt von Gefäßen von der unteren Allantoislamelle zur oberen, da die größeren Gefäßstämme ziemlich direkt von der unteren an die obere Fläche treten, ohne um den Außenrand der Allantois herumzugehen. Der Dottersack zeigt auf dem Durchschnitt eine Form, welche er von nun an behält, nämlich die eines an dem vorliegenden Exemplar etwas in die Länge gezogenen Halbkreises, der nach unten vorgewölbt, nach oben mit einer etwas konkav gebogenen oder geraden Linie abgeschlossen ist.

Diese beiden, die untere gebogene und die obere gerade Wand zeigen ein verschiedenes Verhalten, in so fern die obere immer dünner bleibt und nach unten gegen den Dotter abgegrenzt erscheint, während die untere viel stärker ist und eine scharfe Grenze gegen den Dotter zeitweilig nicht erkennen lässt.

Fig. 10 *a* zeigt den Durchschnitt durch den freien Außenrand der Allantois bei etwas stärkerer Vergrößerung. Man erkennt, dass derselbe der Dottersackswand so fest anliegt, dass es z. B. nicht möglich

ist zu bestimmen, ob der größte der Gefäßdurchschnitte der Allantois oder der Dottersackwand angehört; ob übrigens eine Verklebung oder wirkliche Verwachsung dieses vordersten Allantoisendes mit der Dottersackwand zu Stande kommt, lässt sich an den Durchschnitten nicht entscheiden, doch ist das erstere mit Rücksicht auf spätere Stadien wahrscheinlicher. Die Entoblastlage des Dottersackes lässt auch hier keine epitheliale Anordnung zu einer geschlossenen Lamelle erkennen; die Anordnung der Zellen ist eine ähnliche, wie sie oben vom Keimwulst beschrieben, man erkennt keine Grenze nach unten.

In Fig. 11 sind Dottersack und Allantoisränder eines Embryo im Durchschnitt abgebildet, bei welchem die Allantois nunmehr den Dottersack ganz umwachsen hat. Auch hier besitzt der halbkreisförmige Durchschnitt des Dottersackes eine obere niedrige und eine untere dickere Wand. Der Unterschied der letzteren in der Dicke seiner einzelnen Abschnitte gegen das vorige Stadium ergibt sich aus einem Vergleich der Fig. 9 und 10.

Die Anordnung der Entoblastzellen ist die gleiche wie im vorigen Stadium, nur ist die Lage derselben an der dem Embryo abgewandten Seite eine viel dickere, das Gerüstwerk, welches dieselben bilden, ragt viel tiefer in den Dotter hinein. Fig. 11 a ist die Abbildung des Durchschnittes durch ein Stückchen einer solchen Dottersackwand.

Man erkennt die von dem mittleren Keimblatt gebildete einschichtige äußere Zellenlage des Dottersackes und unterhalb derselben ein feines Gerüstwerk mit nicht gerade zahlreichen Kernen; innerhalb des Gerüsts die Dotterpartikel und Vacuolen¹. Auch hier wäre also noch ein dem Keimwulst ähnliches Verhalten der Entoblastzellen, nur fehlt auch hier eine scharfe Grenze gegen den Dotter und zeigt die Wand eine sehr erhebliche Stärke.

Auch in den nun folgenden Stadien weicht der Dottersack von dem des Hühnerembryo in seinem Verhalten ab. Es ist nicht der schlaffe Sack, wie man ihn beim Vogelembryo findet, und wie ihn RATHKE (14) auch für die Natter beschreibt, sondern bei steter ziemlich schnell vor sich gehender Verkleinerung behält derselbe stets seine ursprüngliche pralle, glatte Wand bei und zeigt nie einen eigentlich dünnflüssigen Inhalt.

Im Gegentheil bekommt man aus Durchschnitten durch ältere Dottersäcke vielmehr den Eindruck, als ob der frei in dem Dottersack liegende Dotter so gut wie ganz schwinde und als ob der gesammte

¹ Es wäre immerhin möglich, dass die Kerne zahlreicher sind, als in der Figur angegeben. Sie färben sich nicht immer gut, und entziehen sich dann leicht der Beobachtung.

Dotter, wenn nicht in Zellen selbst, wie mir das wahrscheinlicher zu sein scheint, so doch wenigstens in einem mit den Zellen der Wand zusammenhängenden Maschenwerk von Protoplasma belegen wäre. Dabei erhält man für die späteren Entwicklungszustände Bilder, welche erkennen lassen, dass sich die Entoblastzellen auch der unteren Wand noch zu einer Art von Epithelmembran ordnen.

Fig. 12, 13, 14 sind Durchschnitte durch drei Dottersäcke älterer Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 9, 10, 11. Es geht aus denselben die allmähliche Verkleinerung des Dottersackes hervor, der aber dabei immer noch die verschiedene Anordnung seiner oberen und unteren Wand erkennen lässt.

Es ist wenigstens wahrscheinlich, dass bereits in dem in Fig. 12 abgebildeten Dottersack so gut wie gar keine Dotterkugeln mehr frei im Dottersack liegen, sondern fast Alles, was im Dotter noch vorhanden ist, liegt in den Zellen der dicken unteren Dottersackswand. Es nimmt sich dieselbe im Ganzen etwa so aus, wie der freie Rand der Fig. 11 *a*. Es ziehen sich zwischen den Dotterkugeln in ziemlich regelmäßigen Abständen die Septa hin, wie sie in dieser Figur von dem Rande in die Tiefe gehen und quere oder schräge Vereinigungsstränge theilen ziemlich gleich große Unterabtheilungen ab. Das Einzige, was man als den Hohlraum des Dottersackes auffassen kann, ist der in der Figur abgebildete schmale Spalt. Dass man es hier nicht mit einem Kunstprodukt zu thun hat, ergibt ein Vergleich der ganzen Entwicklungsreihe. Die Annahme, es läge bereits jetzt fast der gesammte Dotter in Zellen, wird auch noch durch das Verhalten des Dottersackes am reifen Embryo unterstützt.

Ein der Fig. 14 entsprechender Durchschnitt ist in Fig. 15 bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Wenn auch hier die Masse des noch vorhandenen Dotters sehr abgenommen hat, so ist dieselbe doch noch so bedeutend, dass der Dottersack im frischen Zustand als kleiner orangegelber Klumpen erscheint. Es ist nun aber die Menge des Dotters nicht mehr so groß, um nicht die Zellen mit ihren Kernen in voller Deutlichkeit hervortreten zu lassen. Die Zellen erscheinen als große, zum Theil wie polygonale Gebilde und sind mit Dotterkugeln aller möglichen Größe gefüllt. In einem solchen Stadium kann man auch von einer epithelialen Anordnung des gesammten Entoblast reden. Es erscheinen die Entoblastzellen der dicken unteren Wand um bindegewebige Septa angeordnet, welche Gefäße in die Tiefe führen. Das Lumen des Dottersackes tritt klar und deutlich hervor, innerhalb desselben liegen kleine parablastische (s. u.) Zellen.

Ein ganz mit dem eben geschilderten übereinstimmendes Verhalten

zeigen die gleichfalls untersuchten abgeworfenen Dottersäcke eben ausgeschlüpfter Eidechsen.

In Fig. 46 gebe ich noch die Abbildung von eigenthümlichen zottenartigen Vorsprüngen, wie ich dieselben in einzelnen Fällen an der oberen Dottersackwand vorgefunden habe. Dieselben haben eine gefäßführende Leiste in der Mitte, welche rings von großen Entoblastzellen mit ebenfalls großen Kernen überkleidet ist. Einzelne der Zotten tragen ein auch zwei rundliche Gefäßdurchschnitte in ihrem Grunde.

Es ergibt eine Übersicht über die oben geschilderten Entwicklungsvorgänge, dass sich der Dottersack in manchen Beziehungen beim Reptil anders verhält als beim Vogel. Bei ersterem kommt eigentlich kein Entwicklungszustand vor, in welchem der Dottersack eine in allen ihren Theilen gleichmäßig dicke, aus zwei einfachen Zellenlagen bestehende Blase darstellt, wenn man nicht etwa den letzten in Fig. 45 abgebildeten Entwicklungszustand so auffassen wollte und sich denkt, dass die dicke untere Dottersackwand z. B. aus ähnlichen an einander gelagerten Zotten bestände, wie die in Fig. 46 dargestellten.

Es scheint die Art und Weise der Ausbreitung des Entoblast hier eine spezifische zu sein. Derselbe breitet sich nicht als eigentliche Epithelmembran weiter nach außen, sondern seine Zellen liegen zunächst in mehr zwangloser Anordnung um den Dotter herum. Es bleibt dabei eine dem Keimwulst der früheren Zeit ähnlichere Vertheilung derselben erhalten, so dass man eigentlich sagen kann, es bleibe der nach außen vorgeschobene Keimwulst hier so lange erhalten, als noch freier Dotter in dem Dottersack gelegen ist. Das eigenthümliche Verhalten des Entoblast erklärt auch eine besonders auffallende Erscheinung, die man zeitweilig an den Dottersacksgefäßen wahrnimmt.

Ich habe in einer früheren Mittheilung die auch von RATHKE (14) für die Natter erwähnten scheinbar frei im Dottersack belegenden Gefäße beschrieben. Nach Bildern, wie ein solches in Fig. 44 *a* wiedergegeben ist, möchte ich annehmen, dass die Gefäße sich mit den verzweigten und verästelten Entoblastzellen in die Tiefe begeben und einen, wenn auch nicht überall vollständigen Überzug von solchen tragen.

Wenn der Dottersack sich mit dem zunehmenden Verbrauch seines Inhaltes dann verkleinert, fügen sich einmal die Entoblastzellen fester an einander und dadurch bekommen dann andererseits auch die Gefäße wieder einen vollständigeren Überzug von Zellen, so dass man solche freien Gefäße in Stadien, wie sie Fig. 42 und 43 zeigen, nicht mehr findet.

II. Die parablastischen Zellen.

Von den verschiedensten Autoren (siehe z. B. HIS [4], KUPFFER [13], WALDEYER [22], GASSER [1], RÜCKERT [16], SARASIN [17]), sind als Parablast und parablastische Zellen theils verschiedene Dinge bezeichnet, theils zwar die gleichen Objekte beschrieben, aber in Herkunft und Schicksal auf das abweichendste beurtheilt.

Bei Reptilienembryonen hat KUPFFER zuerst das für andere Thiergruppen bekannte Vorkommen von Zellen innerhalb einer Rindenschicht des Dotters beschrieben. Er nennt sie hier parablastische und ihre Gesammtheit (nebst einer Schicht von Bildungsdotter) den Parablast.

Es sollen im Folgenden im Anschluss an KUPFFER demgemäß ebenfalls die Zellen als parablastische bezeichnet werden, die nach Ausbildung der drei Keimblätter unterhalb des Entoblast belegen sind (vgl. z. B. Fig. 4).

Das erste Auftreten von diesen parablastischen Zellen kann man bereits an Keimen beobachten, die noch in der Furchung begriffen sind. Fig. 2 stellt den Durchschnitt durch die Mitte eines Keimes dar, welcher bei Lupenvergrößerung noch einen Kranz von Segmenten an seinem Rand erkennen ließ; an diese schlossen sich nach innen eine Reihe von erkennbaren Furchungskugeln an, während in der Mitte des Keimes die Furchungskugeln bereits so klein waren, dass dieselben mit Lupenvergrößerung nicht als solche kenntlich waren.

An dem Durchschnitt durch den Keim sieht man nun, dass dieser von dem Dotter durch einen schmalen Zwischenraum getrennt wird; die Zellen desselben Keimes werden je weiter nach unten um so größer, und sind in den tieferen Schichten lockerer an einander gelagert als weiter oben, so dass man die einzelnen runden Zellen hier gut erkennt. In den tieferen Lagen nehmen die Kerne der Zellen Farbstoffe (Karmin und Anilinfarbstoffe) entschieden schlechter an, als in den weiter oben gelegenen; eben so färben sich die nach dem Rande des Keimes zu belegenden weniger, als die der Mitte. Die Zellen sind mit Dotterkörnchen mehr oder minder gefüllt.

Die den Keim vom Dotter trennende Spalte reicht nach den Seiten nicht bis zum Rande des Keimes, sondern es liegt hier in der Gegend des sich eben bildenden Keimwulstes der Keim dem Dotter fest auf. Unterhalb des Spaltes liegen nun in dem Dotter die Kerne der parablastischen Zellen, in der Figur als eine Reihe dunkler Punkte dargestellt. Es hat den Anschein, als ob innerhalb einer nach oben gut begrenzten Dotterschicht eine Reihe freier Kerne belegen wäre. Die Kerne gleichen in Form und im Verhalten gegen Farbstoffe durchaus

denen der tiefen Lagen des Keimes; an geeigneten Stellen gewinnt man aber außerdem die Überzeugung, dass dieselben nur scheinbar frei im Dotter liegen; wenn nämlich durch den Schnitt oder bei dem Aufkleben des Schnittes das Gefüge des Dotters etwas gelockert ist, dann bemerkt man, dass die kleinen Dotterpartikelchen in dem Umkreis von Kernen, die gerade an solchen Stellen liegen, fest zusammenhalten; es gleichen solche Stellen dann völlig den als solchen kenntlichen Zellen der tieferen Lagen des Keimes; eine Andeutung dieses Verhaltens ist in Fig. 3 wiedergegeben. Dieselbe stellt ein Stückchen des Durchschnittes bei stärkerer Vergrößerung dar; man erkennt das verschiedene Aussehen der oberen dichter gefügten Zellen des Keimes gegenüber den tieferen; diese sind größer, rund und locker an einander gelagert. Dann folgt nach unten der Dotter mit vier Kernen. Die beiden rechts gelegenen zeigen je einen dunklen Hof, der an Form, Größe und äußerem Aussehen mit den dicht darüber gelegenen Zellen des Keimes übereinstimmt, nur keine scharfe Abgrenzung nach außen erkennen lässt. Man wird wohl nicht fehl gehen, wenn man annimmt, dass es sich hier um eine Reihe von Zellen handelt, die sich von den höher gelegenen durch ihr festeres Gefüge unterscheidet; die Lücken zwischen denselben, wenn solche vorhanden sind, werden durch Dotter ausgefüllt und nach unten schließen dieselben eben so unmittelbar an den Dotter an, wie der ganze Keim in seinen Seitentheilen.

Man wird demgemäß auch nicht sagen, dass der sich furchende Keim sich vom Dotter abhebt, sondern vielmehr, dass innerhalb desselben, abgesehen von den Randbezirken, eine horizontale Trennung eingetreten ist; durch dieselbe werden — wie sich aus den anschließenden Entwicklungsstadien entnehmen lässt — von einander geschieden: ein oberer Theil, aus welchem sich weiterhin die drei Keimblätter entwickeln und ein unterer, der also unter dem Entoblast der Embryonalanlage und nach Bildung eines geschlossenen Dottersackes innerhalb des Dottersackes belegen ist¹.

¹ Man könnte wohl auch sagen, dass es sich bei allen von den Autoren als Parablastzellen beschriebenen Zellen um Entoblastzellen handelt. Es lässt sich ein solcher Standpunkt ja rechtfertigen, wenn man, vom späteren Entwicklungszustand ausgehend, Alles als Entoblast bezeichnet, was dotterwärts vom mittleren Keimblatt liegt. Der Entoblast wäre dann hier mehrschichtig, seine tieferen Lagen wären von den oberen durch einen Spalt getrennt, anders angeordnet und geformt als diese und finden sich auch nach Schluss des Darmrohres noch unter dem Embryo vor. Die tiefere Lage der Entoblastzellen wäre außerdem durch ihre frühe Trennung vom Keim vor der oberen gekennzeichnet, d. h. sie besitzt dann eben diejenigen Eigenschaften, welche den oben als parablastischen Zellen beschriebenen als Besonderheit zukommen. Sachlich lässt sich gegen eine solche Auffassung

Für die Annahme, dass es sich bei der Lage von parablastischen Zellen um eine tiefe Schicht des sich furchenden Keimes handelt, spricht ein Vergleich mit einem früheren Stadium. Fig. 4 stellt den Durchschnitt durch die Mitte eines Keimes dar, der sich in einem früheren Stadium der Furchung befindet und ist bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, wie Fig. 2.

Man erkannte an dem Keim makroskopisch einen Haufen von Furchungskugeln in der Mitte, der von einem Rande von Segmenten umgeben war. Die Durchschnitte lassen ebenfalls ganz getrennte Kugeln in der Mitte und große nach unten nicht scharf begrenzte Segmente am Rand erkennen. Der Keim geht nach unten ganz allmählich in den gelben Dotter über, indem immer größere Körnchen und Kügelchen sich an kleinere anschließen, bis deutlich als solche kenntliche Dotterkügelchen folgen, die weiter nach unten in immer größere übergehen. Et was, was ich als weißen Dotter bezeichnen könnte, finde ich nicht. Nach den Seiten ist die Grenze des Keimes gegen den gelben Dotter ziemlich scharf. Die Kerne der tieferen Lagen färben sich schlechter als die höher gelegenen.

Ein Vergleich von Fig. 4 mit Fig. 2 ergibt nun, dass bei ersterer deutlich als solche kenntliche Furchungskugeln in einer Tiefe unter dem oberen Rand des Keimes liegen, in der sich bei letzterer die parablastischen Zellen vorfinden. Es lässt sich dies Verhalten mit dem Zirkel feststellen. Die einfachste Ableitung des vorgeschrittenen Stadiums von dem früheren ist demnach wohl die oben gewählte, dass nämlich innerhalb des sich furchenden Keimes unter gleichzeitiger Vermehrung und Verkleinerung der einzelnen Elemente eine horizontale Trennung in zwei Schichten vor sich geht, die aber zunächst noch nicht auf den Randbezirk des Keimes übergreift.

Ein gleiches Verhalten, wie während der Furchung, zeigen die parablastischen Zellen während der nächstfolgenden Entwicklungsstadien. Fig. 4 stellt bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 4 und 2 den Querschnitt einer Keimscheibe noch ohne Urwirbel dicht hinter dem Canalis neurentericus dar. Unter dem Keim liegt der Dotter mit den parablastischen Zellen. Die Kerne derselben hatten sich bei diesem Keim sehr deutlich gefärbt und liegen an einzelnen Stellen zu mehreren über einander. Dass in allen diesen frühen Entwicklungsstadien eine Abweichung irgend welcher Art in der Vermehrung der parablastischen Zellen gegenüber denen des Keimes (im engeren Sinne) sich nichts einwenden, es bliebe sich gleich ob wir sagen tiefe Entoblastlage oder Parablast; ich ziehe es lediglich aus praktischen Gründen vor, den Autoren in der Bezeichnung »parablastische Zellen« zu folgen.

bemerkbar mache, z. B. eine Art Knospung, wie sie GOETTE (2) annimmt (vgl. auch SARASIN [17]), habe ich nicht gefunden.

Ein von dem eben Geschilderten abweichendes Aussehen bieten die parablastischen Zellen in mittleren Entwicklungsstadien. Hier findet man unter dem Entoblast große Klumpen von Dotterkugeln. Dieselben sind von einem feinen Kontour umgeben und an einzelnen der Klumpen erkennt man inmitten der Dotterkugeln einen Zellkern (Fig. 6 A).

Die Anordnung der Zellen giebt Fig. 5 bei schwächerer Vergrößerung wieder. Es wird in diesen Entwicklungsstadien der Embryo mit den anschließenden Häuten vom Dotter durch eine Lage wasserheller Flüssigkeit getrennt, die bei der Behandlung mit Säure gerinnt und auf den Durchschnitten als ziemlich breite Schicht feinkörniger Balken und Fasern erscheint. Diese Schicht trennt die parablastischen Zellen, deren sieben in der Figur angegeben sind, von dem Entoblast. Die parablastischen Zellen liegen in dem unteren Rand der geronnenen Masse oder in dem oberen des Dotters. Von den sieben in der Figur angegebenen Zellen lassen drei einen Kern erkennen. Bei den vier anderen ist ein solcher im Schnitt nicht mitgetroffen.

Weiter nach außen nehmen die eben so beschaffenen parablastischen Zellen an Zahl erheblich zu, doch wird unterhalb des Keimwulstes ihre Abgrenzung gegen diesen schwierig, da hier auch die Schicht der geronnenen Flüssigkeit aufhört¹.

Die in Fig. 6 dargestellte Form der Parablastzellen wurde auch in frischem Zustand in gleicher Weise beobachtet. Es macht hier nur erhebliche Schwierigkeiten, sich von dem Vorhandensein eines Zellkernes zu überzeugen.

Es kommen aber auch an den Schnittpräparaten vielfach Haufen von Dotterkugeln vor, die von einem Kontour umgeben sind und völlig der in Fig. 6 dargestellten Zelle gleichen, nur findet man keinen Kern. Die nächstliegende Vermuthung ist aber doch, dass ein solcher auch hier vorhanden ist und nur die Darstellung desselben noch mit Schwierigkeiten zu kämpfen hat².

¹ Die eben beschriebenen Bilder, nach denen die Parablastzellen von dem Entoblast durch eine Flüssigkeitsschicht auch räumlich geschieden sind, lassen es doch gerechtfertigt erscheinen, wenn man die so durch ihre Lage gegenüber dem Entoblast genügend charakterisirten Zellen auch mit einem besonderen Namen bezeichnet und nicht als tiefe Lage des Entoblast auffasst.

² An den Durchschnitten der Serie, welcher Fig. 5 entnommen ist, finde ich auch noch eine zweite kleinere Sorte von Zellen vor, die frei unter dem Entoblast liegen. Dieselben sind ganz rund oder leicht oval (Fig. 6 B) ebenfalls von einem feinen Kontour nach außen umgrenzt, ich bemerke aber in keiner derselben einen

In einzelnen erhärteten Dottersäcken habe ich auch vergeblich nach sicheren parablastischen Zellen gesucht, vermag aber diesen Umstand vorläufig nur auf die Behandlung der Embryonen zu beziehen.

Im Allgemeinen kann man auf das Vorkommen von Formen, wie sie Fig. 6 zeigt, in allen mittleren Entwicklungsstadien rechnen. Bis dahin lässt sich also das Verhalten und Vorkommen von freien Zellen im Dottersack leicht und sicher feststellen. Die älteren Entwicklungsstadien bieten für die weitere Verfolgung derselben in so fern erhebliche Schwierigkeiten, als die Abgrenzung der Zellen gegen den Entoblast nicht leicht ist.

Wenn ich nun zusammenstelle, was mir an Beobachtungsmaterial für diese Stadien vorliegt, so wäre das etwa Folgendes:

1) Es kommen durch einen Kontour zusammengehaltene Klumpen von Dotterkugeln in gleicher Weise wie oben beschrieben in allen weiteren Stadien — aber mehr oder minder zahlreich — vor. Dieselben liegen theils zwischen den Strängen von Gefäßen und Entoblastzellen, welche die untere dicke Dottersackswand zusammensetzen, theils an deren freiem Rand (vgl. Fig. 42). Es hat aber bis jetzt nicht recht gelingen wollen, sichere Zellkerne in denselben nachzuweisen.

2) Sehr deutlich liegen in den letzten Entwicklungsstadien (vgl. Fig. 45) freie Zellen innerhalb des Dottersackes (dieselben finde ich in gleicher Weise auch z. B. in den Durchschnitten wie Fig. 43, sie sind aber hier nicht eingezeichnet). In allen Exemplaren ganz reifer oder eben abgeworfener Dottersäcke von *Lac. vivipara* finde ich solche zum Theil in sehr erheblicher Anzahl vor, während in einzelnen seltenen Fällen auch die großen Kugeln noch angetroffen werden. Die Zellen sind klein, mit deutlichem Kern, haben aber keinen Inhalt von als solchen kenntlichen Dotterkugeln mehr. Sie liegen unregelmäßig verstreut im Dottersack, bald einzeln, bald mehr in Haufen zusammen. Sie machen den Eindruck wie lymphoide Zellen.

Wenn man nun weiterhin erwägt, was das Schicksal der in Fig. 5 und 6 abgebildeten parablastischen Zellen in der späteren Zeit der Entwicklung sein könnte, so wäre möglich:

1) dass die Zellen noch während der Entwicklung zu Grunde gingen. Dafür habe ich aber keinen Anhaltspunkt in den Präparaten finden können.

Inhalt von als solchem kenntlichen Dotter, nur feine Körnchen. Die Kerne sind auch meist kleiner, als in den oben beschriebenen Zellen. Ich habe daran gedacht, dass es sich um ähnliche Zellen handelt, wie die in Fig. 6 A abgebildeten, die nur ihren Inhalt abgegeben haben, habe mich aber vergeblich bemüht, Übergangsformen zu finden, die an Größe z. B. in der Mitte zwischen beiden ständen und einen Inhalt von nur wenigen Dotterkugeln zeigten.

2) Dass die Zellen bei der späteren festeren Anordnung der bis dahin locker gebauten Dottersackwand mit in dies festere Gefüge einbezogen, also ganz in den Entoblast aufgenommen werden. Dann müssten die freien Zellen in Fig. 45 abgelöste Entoblastzellen sein.

3) Dass dieselben Zellen, wie sie in Fig. 5 dargestellt sind, sich auch weiterhin erhalten. Sie könnten sich dann zeitweilig oder in einzelnen Exemplaren (Fig. 42) bei der Verkleinerung des Dottersackes so fest an die Wand anlegen, dass man sie als solche nicht erkennt, während bei anderen Exemplaren sie wieder deutlich hervortreten können; erst in späteren Stadien würden sie wieder deutlich (Fig. 45). Dann wären die freien Zellen in letzterer Figur die früher mit Dotter gefüllten parablastischen Zellen nur in leerem Zustand.

Ein principieller Unterschied in den Eigenschaften der Zellen würde für die beiden letzten Fälle in so fern nicht vorhanden sein, als auch die Entoblastzellen der letzten Entwicklungsstadien den Inhalt von Dotter, den sie in der früheren Zeit besaßen, nicht mehr haben; es handelt sich in beiden um Zellen, die Dotter aufgenommen und wieder abgegeben haben und würde nur unentschieden die Frage bleiben, ob die ursprünglich durch ihre Lage und ihr charakteristisches Aussehen den Entoblastzellen gegenüber gekennzeichneten parablastischen Zellen auf die ganze Dauer der Entwicklung ihre Selbständigkeit wahren, oder ob sie zuletzt in den Entoblast aufgehen.

Stellt man also die Beobachtungen über das Verhalten der parablastischen Zellen in allen den verschiedenen Entwicklungsstadien zusammen, so würde sich Folgendes ergeben.

Während der Furchung tritt bei *Lacerta* eine quere Theilung des Keimes ein, die denselben in eine obere für die Bildung der Keimblätter bestimmte Abtheilung von Zellen und in eine tiefere zerlegt, welch letztere — die Parablastzellen — nach unten gegen den Nahrungsdotter nicht scharf abgegrenzt erscheint.

Diese tiefere Lage bleibt als solche kenntlich und erhalten während der Embryo sich anlegt.

(Ob dabei noch einzelne der Parablastzellen für den Aufbau des Entoblast verwandt werden, ist nach meinen Präparaten möglich, aber nicht bestimmt nachzuweisen¹. Jedenfalls finden sich noch Parablastzellen vor, wenn der Dottersack schon so gut wie ganz ausgebildet ist.

¹ Es kommen, wie vielfach anderweit beschrieben, auch Zellen scheinbar frei zwischen dem unteren Rand des Keimes und dem oberen des Parablast vor. Das können aber gerade so gut tiefe Zellen des Keimes sein, die sich aus ihrem Verband isolirt haben, als wie Parablastzellen, die sich nach oben schieben, um sich an den Keim anzulegen.

Die Annahme einer Entstehung der Zellen durch freie Zellbildung im Dotter oder eine Vermehrung derselben durch eine solche ist bei dem Nachweis der Entstehung während der Furchung wohl entbehrlich.)

In etwas weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien (Fig. 5 u. 6) verhalten sich die Zellen, die man alsdann im Dotter findet, in so fern anders, als die Lage derselben unterhalb der Keimscheibe keine kontinuierliche ist, und eine große Zahl derselben statt kleiner Körnchen von Dotter nunmehr große Dotterkugeln einschließen.

Die nächstliegende Annahme für die Deutung dieser Erscheinung ist demnach wohl, dass der ursprüngliche Inhalt der Zellen in irgend einer Form als Material für den Aufbau des Embryo verwendet ist und dass statt dessen neue Dotterelemente in die Zellen aufgenommen sind. Es ist möglich, dass auf diese Weise die Flüssigkeitsschicht unterhalb des Embryo entstanden ist, dass sie ein Produkt der Thätigkeit der parablastischen Zellen ist.

Die parablastischen Zellen der späteren Entwicklungszeit unterscheiden sich dann von den in Fig. 5 und 6 abgebildeten dadurch, dass sie ihren Inhalt an Dotterkugeln entweder ganz oder nahezu vollständig wieder in veränderter Form abgegeben haben und besteht dieser Unterschied auf alle Fälle, sei es nun, dass die Zellen sich in die Reihen der Entoblastzellen einfügen, oder dass sie, wie es das Wahrscheinlichere, auch jetzt noch durch ihre gesonderte Lage den Entoblastzellen gegenüber kenntlich bleiben.

Die Aufgabe der Parablastzellen wäre hiernach eine Verarbeitung von Dottermaterial für den Embryo in ähnlicher Weise, wie das im Übrigen die Entoblastzellen in ihrer überwiegenden Mehrzahl besorgen und wie es für diese letzteren von den Autoren schon vielfach beschrieben ist.

Ein Gleiches hat RÜCKERT (16) aus der Beobachtung der parablastischen Zellen der Selachier feststellen können.

RÜCKERT hat in einer größeren Abhandlung sich über die parablastischen Zellen der Selachier ausgesprochen. Er lässt dieselben als Produkte der Furchung entstehen, nimmt aber an, dass sie nur einem Theil der Furchungszellen entsprechen und nennt sie deshalb Mero-cyten gegenüber den als Holo-cyten bezeichneten vollständigen Furchungselementen. Die von den Mero-cyten abgeleiteten Embryonalzellen sollen sich am Aufbau sämtlicher Keimblätter betheiligen können.

Eine Übereinstimmung mit der oben für die Reptilien beschriebenen Entstehung der Parablastzellen würde also in so fern vorhanden sein, als bei beiden Gruppen die fraglichen Zellen aus Furchungselementen abzuleiten sind. Nur würde es sich bei den Reptilien um Ele-

mente handeln, die sich im Wesen von Furchungselementen in nichts unterscheiden.

Der Vortrag von RÜCKERT ist einen Tag früher gehalten als der meinige (21), in dem ich meine Beobachtungen kurz mittheilte, das Übereinstimmende in unseren Resultaten also unabhängig gewonnen.

SARASIN (17, p. 49) führt die »freien Kerne« im Dotter des Reptilieneies nur zum Theil auf die Furchungskerne in ihrem Ursprung zurück, während er andererseits es für äußerst wahrscheinlich hält, dass »im Randwulst und in der unter den abgeschnürten Zellen liegenden feinkörnigen Masse neue Kerne sich concentriren«.

Die Beweisgründe SARASIN'S für einen solchen Vorgang — die außerordentliche Größe einzelner Kerne, die ich allerdings bestätigen kann, deren Aussehen und Lage — scheinen aber doch für eine solche Annahme nicht auszureichen.

WENCKEBACH (23), von dem wohl die letzten Untersuchungen über die freien Kerne im Dotter der Knochenfische herrühren, kommt bezüglich der Herkunft derselben zu dem Resultat, dass dieselben immer aus dem Blastoderm stammen; einen Antheil an dem Aufbau des Embryo lässt er ihnen aber nicht zukommen, sondern vermuthet mit C. K. HOFFMANN, dass die Kerne Dotterelemente in einen zur Resorption geeigneten Zustand bringen.

Genauer eingehen muss ich an dieser Stelle auf die hierher gehörigen Abhandlungen von KOLLMANN, da dieselben zum großen Theil die ganz gleichen Objekte behandeln, die mir bei meinen Untersuchungen als Grundlage gedient haben.

KOLLMANN (9, 10, 41, 42) hat in diesen Arbeiten eine neue Auffassung über die Bedeutung des Keimwulstes (Randwulst, KOLLMANN) niedergelegt, welche im Wesentlichen darauf beruht, dass zwischen Ektoblast und Entoblast des Keimwulstes eine besondere Lage von Zellen vorhanden sei, welche er Randkeim (Akroblast) nennt, und welche nach ihm die Anlage des Blutes liefern soll.

Er schließt sich dadurch mit neuen Gründen einer Anzahl anderer Autoren an, welche ebenfalls eine vom Mesoblast gesonderte Anlage des Blutes und der Bindesubstanzen annehmen.

KOLLMANN beschreibt auch frei zwischen dem Ektoblast und Entoblast liegende sternförmige Zellen, die er Poreuten nennt und die nach ihm Akroblastzellen sein sollen, die auf der Wanderung von der Peripherie nach der Mitte sind. Eine Einwanderung zelliger Elemente, die dem sich furchenden Keim nicht entstammten oder eine freie Entstehung neuer Zellen nimmt KOLLMANN nicht an.

Etwa gleichzeitig mit der oben erwähnten Abhandlung KOLLMANN's erschien ein Aufsatz v. KÖLLIKER's, der denselben Gegenstand behandelt; v. KÖLLIKER (6) kommt jedoch entsprechend seiner früheren Auffassung zu anderen Resultaten als KOLLMANN. Nach ihm ist bis jetzt der Nachweis nicht erbracht, dass Blut und Bindsbstanz eine von dem Mesoblast unabhängige Anlage habe; dieselben entstünden in den peripheren Abtheilungen des Mesoblast und nur aus diesem. Er führt zur Unterstützung seiner Ansicht auch die von mir früher veröffentlichten Beobachtungen über die Entwicklung des Gefäßsystems der Eidechse als besonders beweiskräftig an. In einer Reihe kleinerer Mittheilungen hat sich dann eine Diskussion zwischen KOLLMANN und KÖLLIKER angeschlossen. Keiner der beiden Autoren glaubt von seiner Ansicht abgehen zu können, und KOLLMANN, von welchem die letzte Mittheilung über den in Rede stehenden Vorgang vorliegt, hat in dieser ebenfalls auf meine Beobachtung genauere Rücksicht genommen. Er schließt sich denselben aber nicht an, sondern, wenn er auch über den Ort der ersten Blutbildung in der Eidechsenkeimscheibe meine Beobachtungen bestätigt, so weicht er doch in Bezug auf die Darstellung der Entstehung des Blutes von der meinigen ab und glaubt außerdem, dass die von mir gewählte Terminologie nicht mit der für die Vogelkeimscheibe üblichen in Einklang stände. Das Letztere kann ich jedoch nicht finden, sondern ich glaube gerade meine Terminologie der früheren Autoren möglichst angeschlossen zu haben. Wenn ich in einzelnen Punkten abweichen musste, so geschah es, weil eben Unterschiede in den Entwicklungsvorgängen zwischen Vogel und Reptil thatsächlich vorhanden sind. Es handelt sich dabei um die Auffassung von *Area pellucida* und *opaca* und um den Keimwulst. Ich habe für die Bezeichnungen dieser Theile die Nomenclatur von v. KÖLLIKER und von KUPFFER zu Grunde gelegt.

KÖLLIKER giebt in seinem Grundriss der Entwicklungsgeschichte (2. Aufl.) für den Vogelkeim an, dass man in der Fläche zwei Zonen unterscheiden kann (p. 28), die der helle und der dunkle Fruchthof heißen. Der letztere, die *Area opaca*, wird bedingt durch eine Verdickung des Entoderms, die v. KÖLLIKER Keimwulst nennt (p. 29).

Die so beschaffene Keimscheibe verändert sich nun, indem an dem dunklen Fruchthof zwei Hauptzonen unterscheidbar werden. »Die innere ist dunkler und schmal und bezeichnet denjenigen Theil der *Area opaca*, in welchem nun drei Keimblätter enthalten sind. Da in dem mittleren dieser Keimblätter, dem Mesoderm, später die ersten Blutgefäße sich entwickeln, so kann dieser Theil der *Area opaca* jetzt schon der Gefäßhof, *Area vasculosa*, heißen, während der weiter nach

außen gelegene viel breitere Theil mit VON BAER den Namen Dotterhof, Area vitellina, führen mag. An diesem sind jedoch ebenfalls noch eine dünne Randzone und ein dickerer undurchsichtiger innerer Abschnitt zu unterscheiden, die wir als Innenzone und Außenzone des Dotterhofes bezeichnen wollen« (p. 30).

Aus dem Vorstehenden geht also hervor: einmal, dass für v. KÖLLIKER Area opaca und Keimwulst ursprünglich zwei sich dem Wesen nach deckende Bezeichnungen sind (Area opaca ist der Ausdruck für das Flächenbild, Keimwulst für den Durchschnitt), und zweitens, dass aus dem innersten Theil der Area opaca eine Area vasculosa wird, wenn, oder dadurch dass der von dem Centrum nach der Peripherie sich ausbreitende Mesoblast den Bereich der ursprünglichen Area opaca erreicht. Weiterhin folgt daraus, dass der Rand des nach der Peripherie wachsenden Mesoblast sich rascher vorschiebt als der ebenfalls nach außen rückende innere Rand der Area opaca.

Vergleicht man hiermit die Verhältnisse bei *Lacerta agilis*, so findet man auch hier einen verdickten Rand des Keimes, der in der Fläche am abgehobenen Keim dunkel erscheint und der ein helleres Feld umschließt. Diesen Entwicklungszustand beschreiben schon KUPFFER und BENECKE und nennen den Rand Area opaca, den umschlossenen Hof Area pellucida. Ich kann mich also auf diese Autoren berufen, wenn ich den verdickten Rand des Keimes, den sie als Area opaca bezeichnen, Keimwall (Keimwulst, Randwulst) genannt habe, da nach KÖLLIKER Keimwulst und Area opaca sich dem Wesen nach zunächst decken.

Ich befinde mich dabei wohl auch in Übereinstimmung mit KOLLMANN, denn dieser sagt selbst (11, p. 520): »Der Keimhautrand ist ohne Ausnahme verdickt. Darum eben heißt er Randwulst.«

KOLLMANN nimmt nun an, wie oben erwähnt, dass aus den Zellen des Randwulstes oder Randkeimes das embryonale Blut hervorgehe und verlangt (l. c. p. 521) den Beweis, dass dem nicht so sei. Diesen Beweis glaube ich für die Reptilienembryonen liefern zu können.

Es würde behufs dessen festzustellen sein:

- 1) Wo sich der Keimwulst der ersten Zeit in späteren Entwicklungsstadien (z. B. KOLLMANN 9, Fig. 2) wiederfindet.
- 2) Wie sich der Mesoblast in seiner Ausbreitung zum Keimwulst verhält.
- 3) Wie sich die ersten Gefäßanlagen in ihren Lagebeziehungen zum Mesoblast und zum Keimwulst verhalten.

ad 1 lässt sich zunächst für den Keimwulst nachweisen, dass derselbe in der ersten Zeit von dem Auftreten der Keimblätter an etwa

bis zu der Zeit, aus welcher KOLLMANN'S (9) Embryo (Fig. 2) genommen ist, mit seinem Innenrand nur sehr wenig nach außen vorrückt.

Zugleich damit lässt sich nachweisen, dass das, was KOLLMANN in erster Entwicklungszeit als Randwulst bezeichnet, später da zu suchen ist, wo er seine Area vitellina flava hin verlegt.

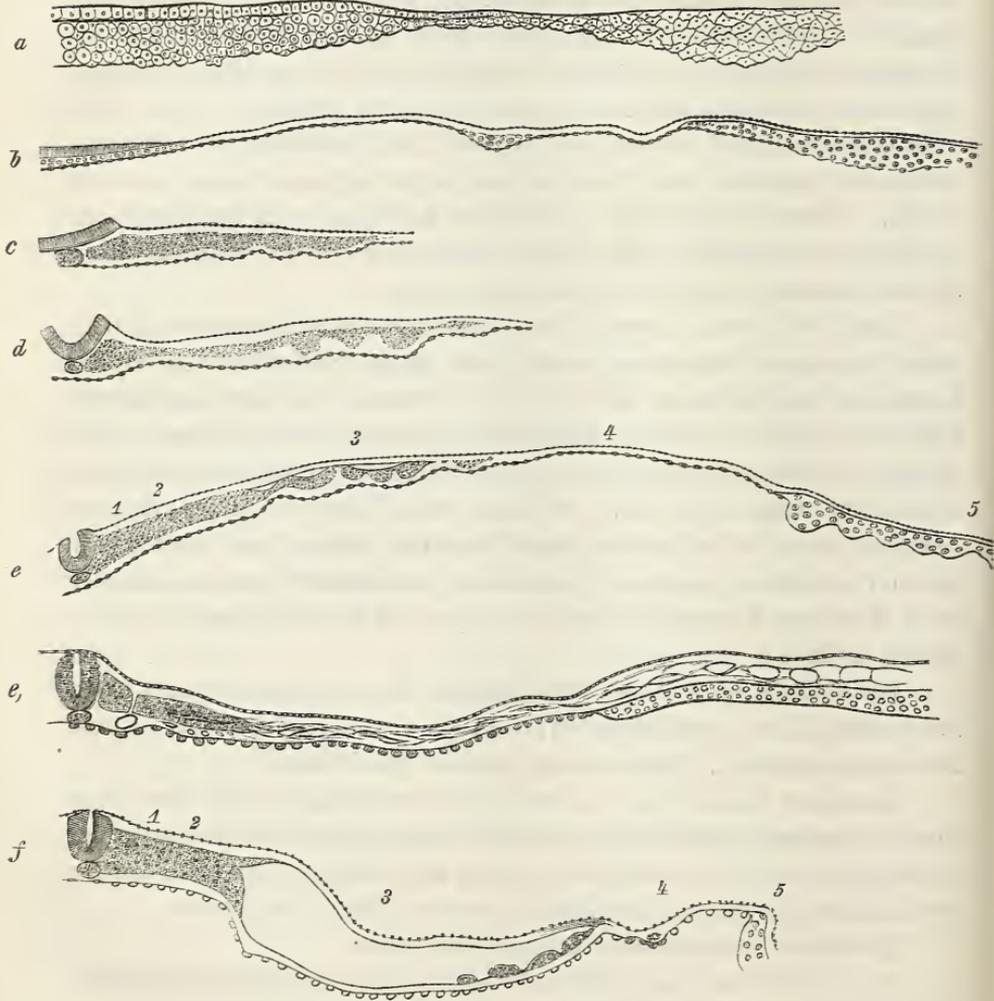


Fig. a—f.

Ich gebe zur Erläuterung dieses Verhaltens drei Querschnitte mitten durch drei Eidechsenkeimscheiben inclusive Keimwulst (Randwulst, KOLLMANN). Von jeder ist nur eine Hälfte abgebildet.

Von diesen ist Fig. a der Durchschnitt durch einen runden Keim von *Lacerta agilis*, an welchem nach abgelaufener Furchung eben die

beiden primären Keimblätter in der Ausbildung begriffen sind und der noch keine Spur einer Gefäßanlage zeigt, Fig. *b* von einem Keim mit eben durchgebrochenem Canalis neurentericus (nach vorn von diesem) und Fig. *e* von einem Embryo mit etwa vier Urwirbeln (diese letztere Figur ist nach der ihr am nächsten kommenden Fig. 14 (9) von KOLLMANN in fünf Abschnitte geteilt, von denen entsprechen:

- 1) axialer Anlage,
- 2) Area embryonalis,
- 3) Area vasculosa,
- 4) Area vitellina alba,
- 5) Area vitellina flava.

Ein Vergleich der drei Figuren ergibt, dass der Keimwulst nur sehr wenig nach außen gerückt ist. Man muss dabei für die Messung den inneren Rand des Keimwulstes verwenden, denn in dem Stadium Fig. *e* reicht der Außenrand bereits weiter als in der Figur angegeben werden konnte¹.

Wenn man also an Fig. *e* die Stelle aufsuchen sollte, an der früher der Keimwulst sich befunden hat, so würde diese in den Bereich der Area vitellina alba KOLLMANN'S (4) fallen, nicht aber weiter innen in den Bereich der Area vasculosa (3).

Um nun ferner zu zeigen, dass die Area vitellina flava und der frühere Randwulst ein und dasselbe Gebilde sind, braucht man nur die Durchschnitte durch dieselben mit stärkeren Vergrößerungen zu vergleichen. Die Präparate KOLLMANN'S müssen diese Verhältnisse nicht deutlich haben erkennen lassen, wie auch mir dies mit weniger gut gefärbten Präparaten bisweilen gegangen ist, denn ich kann mir sonst nicht erklären, warum er in seiner Fig. 14 (9) den Durchschnitt durch die Area vitellina flava ohne Zellenwulst zeichnet. In meinen Fig. *b* u. *e* sollen die Ringe im Keimwulst die Kerne der Zellen andeuten und gebe ich zum weiteren Vergleich zwei stärker vergrößerte Durchschnitte durch den Keimwulst *a* und *e* (Fig. 7 und 8). Man erkennt, dass es sich in

¹ In der Fig. *b* findet man in der Mitte eine bereits früher von mir beschriebene, nicht selten, aber wie es scheint nicht konstant, vorkommende Entoblastverdickung. Ich gebe, um Einwürfen nach dieser Richtung vorzubeugen, absichtlich einen Durchschnitt, der dieselbe enthält, um zu zeigen, dass dieselbe mit dem Keimwulst nicht in Zusammenhang steht, weil sie

- 1) räumlich von demselben getrennt ist,
- 2) an einer Stelle nach innen von dem Keimwulst bei *a* liegt.

Es liegt übrigens, um dem später Auseinanderzusetzenden vorzugreifen, auch diese Entoblastverdickung nicht an einer Stelle, an der sich die ersten Gefäßanlagen finden. Welche Bedeutung sie hat, ob sie mit der Ausbreitung des Entoblast in Zusammenhang steht, kann ich nicht angeben.

beiden Fällen um mehrschichtig angeordnete Zellen handelt. In Fig. 7 ist noch keine Ektoblastlage abgegrenzt und zeigen die großen polygonalen Zellen sehr scharfe Grenzen, weil noch keine größeren Dotterkugeln eingelagert sind; in Fig. 8 ist eine abgegrenzte Ektoblastlage vorhanden und sind die Entoblastzellen vollgepfropft mit Dotterpartikeln, welche stellenweise die Grenzen ganz verdecken. In beiden Fällen handelt es sich aber sicher um einen Wulst von Zellen, der den Rand des Keimes bildet¹.

Wenn sich nun Keimwulst und Area vitellina flava in der Struktur nicht und in der Lage kaum unterscheiden, dann vermag ich auch nicht einzusehen, warum ich für dasselbe Gebilde in der späteren Zeit der Entwicklung den Namen Area vitellina flava gebrauchen soll, welches ich in der früheren Keimwulst genannt habe.

Zudem kann ich da, wo KOLLMANN in Fig. 14 (9) den Randwulst-entoblast hin zeichnet, wirklich einen Wulst nicht erkennen, sondern finde nur, dass KOLLMANN dort die Zellen etwas höher zeichnet, als weiter innen.

ad 2. Was mich bewogen hat in der Wahl meiner Terminologie von der für den Vogelembryo üblichen abzuweichen, das ist die Verschiedenheit im Verhalten des sich ausbreitenden Mesoblast zu dem Keimwulst. Während nämlich beim Vogelembryo der Rand des nach außen sich ausbreitenden Mesoblast schon frühzeitig schneller vorrückt, als der innere Rand der Area opaca, findet man bei der Eidechse, dass die Ausbreitung des Mesoblast eine viel langsamere ist. Ich habe auch diese Lageverhältnisse durch zwei den drei obigen Figuren beigefügte (*c* und *d*) anschaulich zu machen versucht. Dieselben zeigen die Ausbreitung des Mesoblast zur Zeit der Bildung der ersten Gefäßenlagen und ein Vergleich der Fig. *c*, *d*, *e* ergibt, dass auch die Spaltung des Mesoblast bereits beginnt, lange ehe der Außenrand des Mesoblast den Innenrand des Keimwulstes erreicht hat. Die verdickten Stellen im Mesoblast sind Gefäßenlagen.

Die Flächenbilder, welche KOLLMANN zur Erläuterung der Höfe bei

¹ Es ist mir demnach, wie diese Figuren zeigen, auch nicht gelungen, mich durch die Beobachtung von dem Vorhandensein einer besonders charakterisirten mittleren Zellenlage zu überzeugen, die ich als Akroblast bezeichnen könnte. Ich finde in der frühesten Zeit im Keimwulst nur eine mehrschichtige Zellenlage (Fig. 7), dann weiterhin Ektoblast und Entoblast (Fig. 8) und erst nach Ausbreitung des Mesoblast bis zum Keimwulst eine dritte Schicht. Der wesentliche Unterschied im Aussehen des Keimwulstes der frühen Zeit gegenüber der späteren beruht auf dem Verhalten der Kerne; diese werden späterhin mit der Einlagerung der größeren Dotterkugeln wandständig, während sie früher mehr in der Mitte der Zellen liegen (vgl. auch RAUBER [45]).

Vogel und Eidechse gegeben hat, gleichen sich ja ungemein. Dass aber und welch' erhebliche Verschiedenheiten vorhanden sind, ergibt sich, wenn man Durchschnitte zu Hilfe nimmt. Ich füge zu der Fig. *e* eine solche *e*₁, welche den Durchschnitt durch die Mitte eines Hühnerembryo von acht Urvirbeln wiedergiebt.

Der Schnitt ist des Vergleiches halber bei derselben Vergrößerung wie *e* gezeichnet und es ergibt sich, dass:

- 1) der Außenrand der Area vasculosa sich anders verhält, indem unter demselben beim Vogel sich Keimwulst vorfindet, und dass
- 2) die Area vitellina alba (KOLLMANN) bei der Eidechse aus zwei einschichtigen Zellenlagen, Ektoblast und Entoblast besteht.

Eine gleiche Zone innen vom Keimwulst finde ich beim Vogel-embryo überhaupt nicht.

Auf den Durchschnitten vermag ich auch für den Vogelembryo einen Unterschied in der Struktur von Area vitellina alba und flava nicht zu sehen, während ein solcher beim Reptil deutlich vorhanden ist.

Bei anderer Gelegenheit habe ich darauf hingewiesen, dass in der Ausbreitung des Mesoblast im Embryonalkörper sich die amnioten Wirbelthiere in so fern unterscheiden, als der Mesoblast um so langsamer nach vorn sich ausbreitet je tiefer die Thiergruppe steht.

Möglicherweise lässt sich das Gleiche für die Ausbreitung des Mesoblast nach der Peripherie nachweisen; jedenfalls trifft dasselbe für die Reptilien und Vögel zu. Um auch für die Säugethiere dasselbe feststellen zu können fehlt leider der Vergleichspunkt, den der Keimwulst bietet! Es kommen zwar beim Kaninchenembryo in den peripheren Theilen der Keimscheibe auch höhere Entoblastzellen vor, als in der Mitte, ob man die Lage dieser aber als Keimwulst bezeichnen soll, erscheint fraglich, da die Lage nur einschichtig ist¹.

ad 3. Ein weiterer Unterschied zwischen der Darstellung von KOLLMANN und meinen Objekten betrifft die Frage nach der Ausbreitung des Mesoblast im Verhältnis zu den Gefäßenanlagen.

KOLLMANN giebt an, dass sich die Gefäßenanlagen ohne Zusammen-

¹ Was im Übrigen das Wesen der ersten Anlage der Blutgefäße betrifft, so will ich über dieselben meinen nach dieser Richtung hin gemachten früheren Mittheilungen hier nur zufügen, dass auch mir von Reptilien Bilder vorliegen, welche verdickte Stellen im Entoblast zur Zeit der ersten Gefäßbildung zeigen, und dass ähnliche Bilder auch an Durchschnitten von Säugethierembryonen (Kaninchen) vorkommen. Über die Deutung derselben will ich an anderer Stelle berichten. Dieselbe ist auch für die vorliegende Frage ohne Bedeutung, da es sich hier um die Entscheidung handelt, an welcher Stelle resp. ob die Gefäße im Bereiche des Keimwulstes entstehen oder nicht.

hang mit dem Mesoblast des Embryonalkörpers entwickelten, dass dieselben anfänglich räumlich von demselben getrennt seien und erst später mit ihm in Zusammenhang traten.

Von der Richtigkeit dieser Anschauung kann ich mich an meinen Präparaten nicht überzeugen, sondern finde ich die ersten Gefäßanlagen stets in dem Bereiche des durch den Mesoblast gebildeten Gefäßhofes.

Um diese Frage zu erledigen, will ich in der Darstellung von einem Stadium ausgehen, welches mit dem von KOLLMANN Fig. 2 (9) abgebildeten übereinstimmt.

Ich gebe zunächst ein Flächenbild *h*, welches nach einer Umrissfigur kopirt ist, die ich von dem Embryo mit der Lupe und vermittels Camera angefertigt habe; sodann zwei Figuren von einem Durchschnitt desselben Embryo etwa an der mit dem Pfeil angedeuteten Stelle. Die eine (*f*) ist bei gleicher Vergrößerung wie Fig. *a—e*, die andere (*g*) mit der Lupe bei gleicher Vergrößerung wie das Flächenbild gezeichnet.

An Fig. *f* habe ich nun die Abtheilungen in gleicher Weise bezeichnet wie bei *e*; also *5* für den Keimwulst, *4* für die nur aus Ektoblast und Entoblast bestehende Zone, *5* für den Mesoblast und Gefäße enthaltenden Abschnitt, *1* und *2* für den Rest, den ich auf dem Durchschnitt, was auch für den vorliegenden Zweck nicht erforderlich, gegen *5* nicht abgrenzen will¹.

Dieselben Höfe habe ich nun erst in Fig. *g* eingetragen und von da aus auf Fig. *h*. Ein Vergleich ergibt, dass bis zu dem Rand des mit *5* bezeichneten Hofes (KOLLMANN'S und meine Area vasculosa) ein mit dem Embryonalkörper zusammenhängender Mesoblast vorhanden ist. Die Fig. *h* entspricht nun ziemlich genau dem früher (20 Fig. 4) von mir abgebildeten Embryo, der Hof *5* dem dort gezeichneten Gefäßhof².

Vergleicht man nun diese Fig. 4 mit den an gleicher Stelle abgebildeten Fig. 3, 2, 1 und Nr. 18, Fig. 6, so findet man bei allen diesen den gleichen um den Embryo gelegenen Hof. Es ist nun Fig. 6 (18) einem Stadium entnommen, in welchem eben die ersten Gefäßanlagen am Rande des Hofes kenntlich werden und es wird also die Frage sein, ob sich auch hier in demselben bereits Mesoblast vorfindet.

¹ Der Embryo ist etwas weiter entwickelt, als der von Fig. *e*. Der ganz gespaltene Mesoblast reicht mit seinen Gefäßanlagen etwas weiter nach außen. Die Gefäße erreichen erst jetzt den Bezirk des Keimwulstes von Fig. *a*. Im Bezirk *4* zwischen Ektoblast und Entoblast einige einzelne Zellen (KOLLMANN'S Poreuten).

² In diesen Fig. 4 und 5 ist der Keimwulst nach außen zu scharf abgeschnitten; derselbe muss ganz allmählich und weiter nach außen ablaufen.

Zum Beweise, dass dies der Fall, gebe ich ebenfalls eine Umrisszeichnung eines Embryo von *L. viridis*, die in dieser Beziehung völlig mit *L. agilis* übereinstimmt und bezeichne in dieser (Fig. *k*) die Höfe wie bei *h* mit 3, 4, 5.

Einen Durchschnitt dieses Embryo bei gleicher Lupenvergrößerung stellt Fig. *i* dar; derselbe gehört etwa an die mit dem Pfeil bezeichnete Stelle des Embryo und sind an ihm die Zahlen an entsprechender Stelle

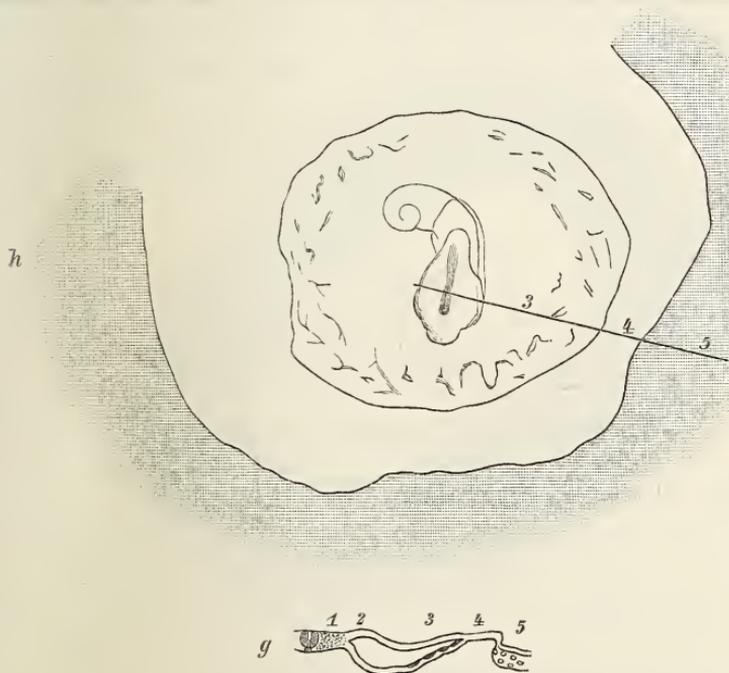


Fig. *h* und *g*.

wieder eingetragen. Ich kann wohl auf eine Abbildung bei stärkerer Vergrößerung verzichten, es ergibt sich aus der vorliegenden zur Genüge, dass in dem Bereich des Hofes 5 (Gefäßhof), in dem die ersten Gefäßanlagen auftreten, ein mit dem Embryonalkörper zusammenhängender Mesoblast bereits vorhanden ist, dass die im Flächenbild hervortretende Verdunkelung des Hofes 5 eben gerade auf der Anwesenheit des Mesoblast beruht¹.

¹ Wenn sich in dem Rande des Mesoblast die ersten Gefäßanlagen als Verdickungen gebildet haben, dann kommt allerdings ein Entwicklungsvorgang hinzu, der in der Richtung von der Peripherie zum Centrum abläuft, das ist die weitere Ausbildung des Gefäßsystems. Bei dieser findet allerdings ein Vorschreiten in genannter Richtung statt, das, was aber hier nach innen wächst, sind die tieferen Abtheilungen des Mesoblast, keineswegs die Zellen des Keimwulstes. Bei diesen vermag ich nur eine Ausbreitung im entgegengesetzten Sinne festzustellen.

Das von mir beschriebene Verhalten des Mesoblast am Kopfende des Eidechsenembryo, das KOLLMANN bestätigt, ist für die in Rede stehende Frage ebenfalls nicht entscheidend. Es beweist nur, wie ich selbst früher beschrieben habe, dass an dieser Stelle von der Seite her ein Gefäß nicht in den Embryonalkörper einwachsen kann.

Auch die Bilder von KUPFFER, welche KOLLMANN zur Unterstützung seiner Auffassung citirt, sprechen nicht für dieselbe. So genau die Figuren auch die Ausbreitung des Mesoblast angeben, so beweisen

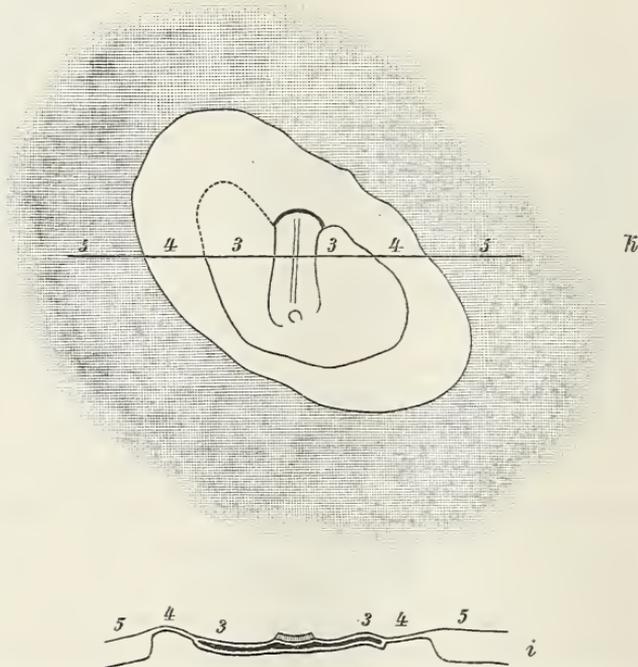


Fig. *k* und *i*.

dieselben doch nichts für die Bildung von Gefäßen unabhängig vom Mesoblast, denn in der Entwicklungszeit, welcher die Figuren KUPFFER's entnommen sind, existiren auch noch keine Gefäßanlagen, und wenn die Gefäßanlagen kommen, dann reicht der Mesoblast weiter nach außen als in den von KUPFFER abgebildeten Entwicklungsstadien.

Was die Frage nach den von KOLLMANN beschriebenen Wanderzellen anlangt, so hat bereits v. KÖLLIKER dieselben für Mesoblastzellen erklärt und wird es in der That schwer sein, aus dem Durchschnittsbild allein zu entscheiden, ob die betreffenden Zellen auf der Wanderung von der Peripherie zum Centrum begriffen sind; einen Beweis hierfür hat KOLLMANN nicht erbracht und wird man mit mindestens gleichem Recht an-

nehmen können, dass diese Zellen von dem Centrum nach der Peripherie hin wandern ¹.

Es ergibt sich somit für die Reptilien aus dem vorstehend Mitgetheilten, dass eine Theilnahme des Randwulstes an der Bildung des Blutes nicht nachzuweisen, sondern im Gegentheil auszuschließen ist; eben so wenig lässt sich eine von dem Mesoblast räumlich getrennte Zone für die Anlage der Blutgefäße nachweisen. Es stimmen die oben angeführten Beobachtungen nach dieser Richtung durchaus zu den von v. KÖLLIKER für den Vogel und das Säugethier aufgestellten Sätzen: mit Hinweis auf diese kann ich selbst auf die Aufstellung solcher hier wohl verzichten.

Marburg, Ende Oktober 1886.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. GASSER, Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. Marburger Sitzungsber. 13. Juni und 28. Nov. 1883.
2. GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. p. 445.
3. HAECKEL, Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. Jenaische Zeitschrift. Bd. XVIII. p. 206.
4. HIS, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Archiv f. Anat. u. Physiol. 1882. Anat. Abth. p. 62.
5. A. v. KÖLLIKER, Grundriss der Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Leipzig 1884.
6. — Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Diese Zeitschr. Bd. XL. p. 479.
7. — Nachtrag. Ebenda. p. 356.
8. — J. KOLLMANN'S Akroblast. Ebenda. Bd. XLI. p. 455.
9. KOLLMANN, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Archiv f. Anat. und Physiol. 1884. Anat. Abth. p. 341.
10. — Ein Nachwort. Ebenda. p. 461.
11. — Über gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Diese Zeitschr. Bd. XLI. p. 517.
12. — Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Archiv für Anat. u. Physiol. 1885. Anat. Abth. p. 279.

¹ Zellen, die die Eigenschaften der Poreuten KOLLMANN'S haben, d. h. frei zwischen Ektoblast und Entoblast außen vom Mesoblast des Gefäßhofes liegen, kommen auch bei Kaninchenembryonen jüngerer Entwicklungsstadien vor, und da liegt außen kein Randwulst, von dem sie sich loslösen und nach innen wandern könnten.

13. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1882. Anat. Abth. p. 4.
14. RATHEKE, Entwicklung der Natter. Königsberg 1839.
15. RAUBER, Über die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.
16. RÜCKERT, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.
17. SARASIN, Reifung und Furchung des Reptilieneies. Diss. Wiesbaden 1883.
18. STRAHL, Beiträge zur Entwicklung von *Lac. agilis*. Archiv für Anat. u. Physiol. 1882. Anat. Abth. p. 242.
19. ——— Über die Anlage des Gefäßsystems in der Keimscheibe von *Lac. agilis*. Marburger Sitzungsber. November 1883.
20. ——— Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von *Lac. agilis*. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1884. Anat. Abth. p. 44.
21. ——— Der Parablast der Eidechse. Marburger Sitzungsber. 11. März 1885.
22. WALDEYER, Archiblast und Parablast. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXII. p. 4.
23. WENCKEBACH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. p. 223.
24. W. WOLFF, Über die Keimblätter des Huhnes. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXI. p. 43.
25. H. VIR CHOW, Über das Epithel des Dottersackes. Diss. Berlin 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gemeinsame Bezeichnung:

- P.Z*, parablastische Zellen;
- D*, gelber Dotter;
- S.H*, seröse Hülle;
- Ect*, Ektoblast;
- Ent*, Entoblast;
- R.S*, Randsinus;
- D.S*, Dottersack;
- All*, Allantois;
- Amn*, Amnion;
- Gf*, Blutgefäß.

Tafel XVI.

Fig. 1. Durchschnitt durch einen Keim von *Lacerta agilis* während der Furchung. Frühes Stadium. Vergr. LEITZ 4, Oc. I.

Fig. 2. Durchschnitt durch einen Keim vom Ende der Furchung. Trennung desselben in eine obere Lage zur Bildung der Keimblätter und eine tiefere, den Parablast. Gleiche Vergr.

Fig. 3. Durchschnitt durch ein Stück aus der Mitte desselben Keimes. Vergr. LEITZ Obj. 3, Oc. I.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Embryo von *Lacerta agilis* mit eben durchbrechendem *Canalis neurentericus*, hinter der Eingangsöffnung zu diesem; die Keimscheibe mit der oberen Dottersicht geschnitten, in dieser die Kerne der parablastischen Zellen. Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Embryo von *Lacerta agilis* mit anhaftendem Dotter. Die Lage *S.H* soll aus zwei Zellschichten bestehen. Zwischen Keimscheibe und Dotter die durch Streifen angegebenen Gerinnsel. Der Embryo ist ein wenig älter als der in Nr. 20 Fig. 5 abgebildete. Gleiche Vergr.

Fig. 6. *A*, einzelne parablastische Zellen stärker vergrößert. *B*, kleinere ebenfalls frei im Dotter vorkommende Zellenart ohne nachweislichen Inhalt von Dotter. Vergr. LEITZ Obj. VII, Oc. I.

Fig. 7 und 8. Durchschnitte durch den Keimwulst aus einem Stadium, in dem die Keimblätter in Bildung sind (Fig. 7), und einem wie Fig. 4. Vergr. wie Fig. 3.

Fig. 9. Durchschnitt durch ein ganzes Ei von *Lacerta vivipara*. Vergr. etwa 9/4.

Fig. 9*a*. Durchschnitt durch den Keimwulst desselben Eies im Bereich des Randsinus. Vergr. LEITZ Obj. III, Oc. I.

Fig. 9*b*. Durchschnitt durch die Dottersackswand weiter außen als Fig. 9*a*. Keine Grenze des Entoblast nach unten. Gleiche Vergr.

Fig. 10. Durchschnitt durch ein älteres Ei bei gleicher Vergr. wie Fig. 9.

Fig. 10*a*. Dottersackswand desselben Eies an dem freien Rand der Allantois.

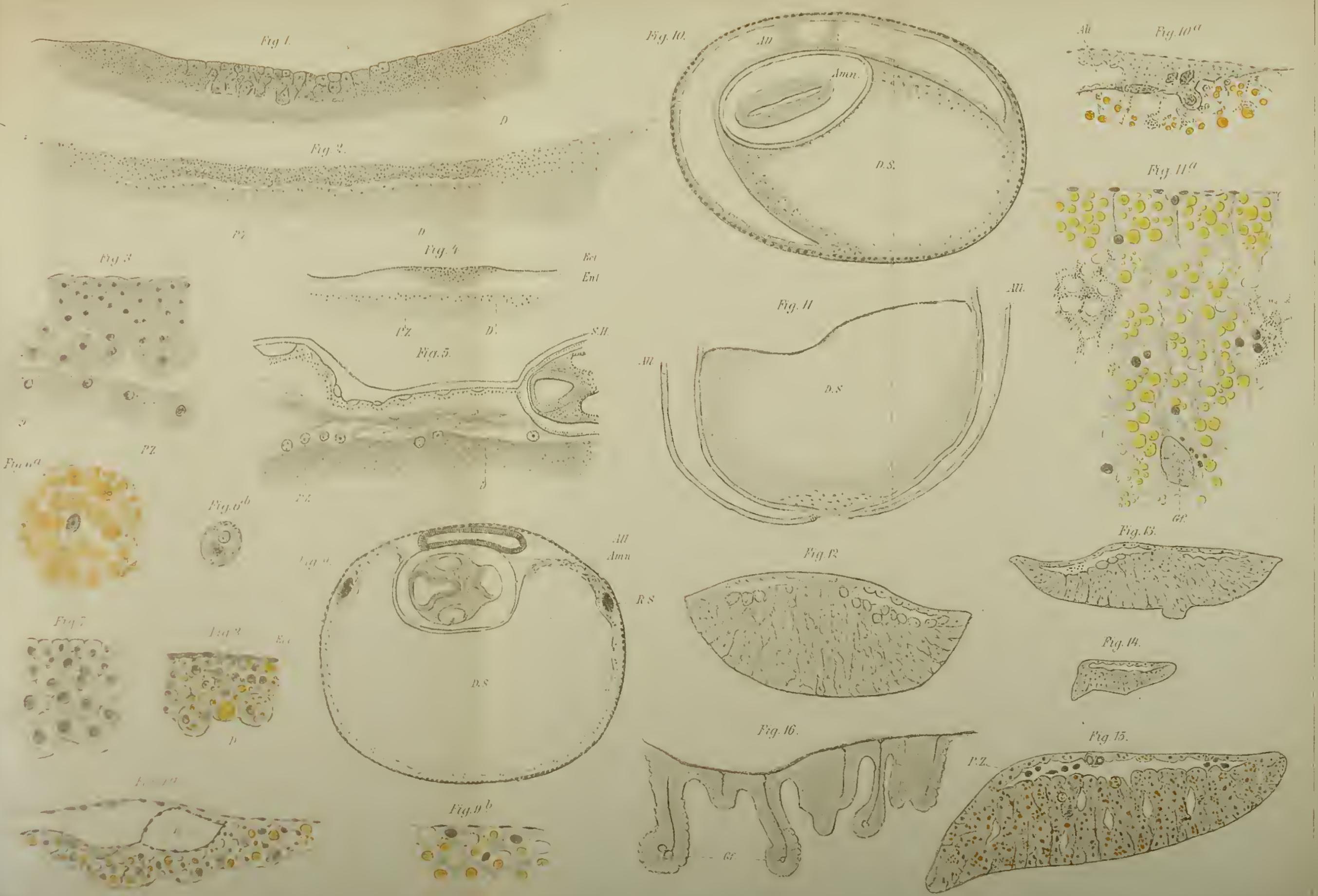
Fig. 11. Durchschnitt durch den Dottersack und die freien Ränder der Allantois von einem Ei, bei welchem die Allantois den Dottersack ganz umwachsen hat. Vergr. wie Fig. 9.

Fig. 11*a*. Stückchen der Wand desselben Dottersackes bei stärkerer Vergr. Protoplasmatisches Netzwerk mit Kernen und eingelagerten Dotterkugeln. In der Tiefe ein größerer Gefäßquerschnitt. Vergr. LEITZ Obj. III, Oc. I.

Fig. 12—14. Drei Dottersäcke älterer Entwicklungsstadien. Vergr. wie Fig. 9.

Fig. 15. Dottersack unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. Innerhalb desselben leere parablastische Zellen. Die Zellen der Wand zum Theil noch mit Dotterkugeln gefüllt.

Fig. 16. Zotten der Dottersackswand mit Blutgefäßen in der Kuppe.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1886-1887

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Strahl Hans

Artikel/Article: [Die Dottersackswand und der Parablast der Eidechse. 282-307](#)