

Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von *Rana fusca*.

Von

Dr. O. Schultze in Würzburg.

Mit Tafel XXVIII und XXIX.

Die vorliegende Arbeit bildet die Fortsetzung einer vor Jahresfrist von mir veröffentlichten Untersuchung¹ über die Bildung der blattförmigen Anlagen im Ei des Frosches (*Rana fusca*). Sie ist veranlasst durch die über diesen Gegenstand speciell in den Schriften von GÖTTE² und O. HERTWIG³ niedergelegten Angaben, worüber ich mich bereits a. a. O. aussprach. Während meiner fortgeführten Untersuchung habe ich mich auf einen objektiven Standpunkt zu stellen versucht, indem ich, in dem Bestreben eine vorgefasste Meinung bei mir nicht aufkommen zu lassen, weder über die Blätterbildung bei den Amphibien noch über diejenige im gesammten Thierreiche einer der herrschenden Ansichten huldigte. Es war mir dies in so fern leicht, als ich aus eigener Anschauung den Vorgang der Keimblattentwicklung bei keinem Thiere in für mich genügend eingehender Weise kannte; erschwert jedoch wurde mir dieser vorurtheilsfreie Standpunkt durch die mit unläugbarem Geschick und seltenem Allgemeinwissen aufgestellte Cölomtheorie der Gebrüder O. und R. HERTWIG. Wem müsste diese Theorie nicht auf den ersten Blick hin gefallen, und wie Viele glauben nicht mit Recht von ihrer Wahrheit überzeugt sein zu können! Weist sie doch vereint mit der HAECKEL'schen Gastraeatheorie zur Zeit den einzigen Weg, auf welchem der nach einheitlicher Auffassung der Blätter-

¹ O. SCHULTZE, Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Gratulationschrift für Herrn Geheimrath A. VON KÖLLIKER (mit Taf. XI und XII). 1887.

² A. GÖTTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

³ O. HERTWIG, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Zweiter Theil. Jena 1883.

bildung lechzende Forscher zum Ziele und zur Wahrheit gelangen zu können glaubt.

Da die hier mitzutheilenden Befunde sich unmittelbar an bereits gemachte Mittheilungen anschließen, rekapitulire ich zunächst kurz das schon geschilderte Verhalten, wie es sich aus einer großen Anzahl von Schnittserien, die in sagittaler Richtung von dem »Gastrulastadium« des Grasfrosches angefertigt wurden, ergeben hatte. Es war gezeigt worden, dass der durch die beständige Größenzunahme des Urdarmes bedingte Schwund der Furchungshöhle in einer Weise vor sich geht, welche an ähnliche Erscheinungen bei der Entwicklung des Kaninchens erinnert. Wie sich in der Keimblase des letzteren die Entodermzellen von bestimmter Stelle aus an der Innenfläche mit äußerlich sichtbarer, ringförmiger Demarkationslinie (v. KÖLLIKER) verschieben, so findet ein ähnlicher Vorgang, der im Wesentlichen schon von REMAK, STRICKER, MOQUIN-TANDON und GÖTTE beschrieben wurde, in der Amphibiengastrula mit den Dotterzellen statt. Diese wachsen bei der Urdarmeinstülpung von dem Boden der Furchungshöhle aus an der Innenwand der Gastrula in ringförmiger Zone nach aufwärts, und ist auch hier eine Begrenzungslinie dieser Zone vorhanden. Dieselbe prägt sich in einer auf der Außenfläche hervortretenden ringförmigen Furche aus, welche ich Gastrulafurche nannte. Bei diesem Vorgange können, wie ich auf Grund neuerer Prüfung wieder hervorheben will, zweierlei Typen beobachtet werden. In dem einen Falle erfolgt die Verschiebung der Dotterzellen langsam im Vergleich mit der Ausbildung des Urdarmes, so dass am Ende des Gastrulastadiums ein Theil der Furchungshöhle noch ausschließlich von Ektoblast begrenzt ist, in dem zweiten Falle verläuft die Verschiebung rapider, und haben die Dotterzellen schon zur Zeit des noch hufeisenförmigen Blastoporus und spaltförmigen Urdarmes die Höhle der Blastula umwachsen, so dass die Furchungshöhle nunmehr ganz von Dotterzellen umgeben ist. Letzterer Typus ist bezeichnend für besonders große Eier; bei *Pelobates* ist derselbe nach VAN BAMBEKE¹ konstantes Vorkommnis. Es kann bei diesen großen Eiern eine weite Kommunikation des Urdarmes mit dem Hohlraum der Blastula eintreten, dadurch dass die zarte Scheidewand zwischen Urdarm und Furchungshöhle bei der zunehmenden Erweiterung des ersteren einreißt. Furchungshöhle und Urdarm sind dann zu einem Raum geworden. Bezüglich der Keimblattbildung musste ich mich dahin aussprechen, dass eine typische nur aus Ektoblast und Entoblast bestehende Gastrula bei *Rana* nicht existirt, dass vielmehr vom Augenblicke der beginnenden Einstülpung an auch schon die Anlage des mittleren Blattes erfolge,

¹ CH. VAN BAMBEKE, Recherches sur le développement du *Pelobate* brun. 1867.

so dass ich, da ein »äußeres« Blatt, wenn auch in der Decke der Furchungshöhle angelegt, doch als solches erst dann vorhanden ist, wenn ein zweites oder zwei weitere Blätter hinzukommen, zu dem Schlusse gedrängt wurde, dass alle drei Blätter zugleich angelegt werden und der Mesoblast sich bei dem Frosch nicht nach vollzogener Entwicklung des äußeren und inneren Blattes von ersterem oder letzterem aus bilde. Diese Thatsachen hatte ich einstweilen an drei Abbildungen von verschiedenen Stadien der Gastrula entnommenen genauen Sagittalschnitten erläutert und besonders im Gegensatz zu O. HERTWIG hervorgehoben, dass in der dorsalen Medianebene der sogenannten Bechelarve die drei deutlich unterscheidbaren Blätter vorhanden seien. Mit O. HERTWIG'S Angaben befand ich mich hierdurch in so fern in Widerspruch, als dieser in der dorsalen Mittellinie nur zwei Blätter, den Ektoblast und den »Chordaentoblast« gesehen hatte. Während dieser Befund mich in fundamentalen und für die ganze Auffassung der Blätterbildung überaus wichtigen Gegensatz zu dem genannten Forscher brachte, war auf der anderen Seite die Art, wie ich von GÖTTE'S Anschauung abwich, keine tiefgreifende, und werde ich weiter unten zu zeigen haben, dass ich mit dem, was sich aus GÖTTE'S Beschreibung entnehmen lässt, im Großen und Ganzen übereinstimme und dass die Punkte, in welchen ich von GÖTTE abweiche, als nicht gerade wesentlich angesehen werden können. Ich bespreche zunächst

die Bildung des mittleren Keimblattes.

Es handelt sich vor Allem darum, die an Sagittalschnitten gemachten Beobachtungen durch solche an Querschnitten und Frontalschnitten zu erweitern, um auf solche Weise eine Gesamtvorstellung zu gewinnen. Die gegebenen Abbildungen rühren größtentheils von Querschnitten her, wobei ich jedoch ausdrücklich hervorhebe, dass mir zahlreiche Frontalserien vorliegen. Diese geben eine nothwendige und vollständige Bestätigung der Auffassung, welche an Sagittal- und Querschnitten gewonnen wird. Eine größere Menge von Abbildungen der Frontalschnitte zu geben, halte ich nicht für unbedingt nöthig und hoffe, auch ohne solche den Leser mit den Thatsachen bekannt zu machen. Mit Hilfe sorgfältiger Paraffineinbettung gelingt es lückenlose Serien von $5\ \mu$ Schnittdicke zu erhalten. Vor dem Schneiden der Querschnittserien sind die Eier stets so orientirt worden, dass die ersten Schnitte den Dotterpfropf und die Urmundlippe treffen. Die Zeichnungen müssen, wenn die Vorstellung eine vollkommene sein soll, stets die ganzen Querschnitte wiedergeben, und habe ich zum Zwecke besserer Verständigung den Abbildungen schematische Medianschnitte

beigefügt. In diesen ist die Richtung der Querschnitte durch Linien bezeichnet, welche dieselben Zahlen führen, wie die entsprechenden Abbildungen der Querschnitte. Diese sind Eiern entnommen, in welchen die Umwachsung der Furchungshöhle durch die Dotterzellen der Erweiterung des Urdarmes vorausseilt (vgl. oben Typus 2 und die Abbildungen Taf. XI, Fig. 6—8 der oben citirten Festschrift).

Ein durch das Centrum eines Eies mit hufeisenförmigem Blastoporus geführter Querschnitt (Fig. 4) zeigt, dass das äußere Keimblatt, bestehend aus der Deckschicht und der mehrschichtigen Grundschrift, überall durch einen deutlichen Spalt von den inneren Zellen gesondert ist, welche eine allenthalben gleich breite, ringförmige, die Furchungshöhle (*bh*) umgebende Lage bilden. In dieser nimmt man dorsal¹ die noch spaltförmige Urdarmhöhle wahr, deren äußere Wand aus einer vier- bis fünffachen Zellenlage gebildet wird. Diese zerfällt in der größten Mehrzahl der Fälle deutlich in zwei Schichten, welche zwar normalerweise nicht durch einen Spalt von einander getrennt erscheinen, sich jedoch durch ihre Struktur schon jetzt als eine einschichtige innere den Urdarm zunächst begrenzende Lage, den Entoblast (*en*) und eine äußere mehrschichtige, den Mesoblast (*ms*) unterscheiden lassen. Während die Zellen des ersteren würfelförmig oder cylindrisch sind, ist die Form der Mesoblastzellen mehr rundlich. Manchmal zeigen die Präparate einen Spalt zwischen beiden Blättern, den ich jedoch für eine Folge von etwas zu langdauernder Einbettung halte, der aber doch eine gewisse präformirte Sonderung der Schichten beweist; an solchen Objekten ist auch häufig die Deckschicht des äußeren Blattes von den tieferen Ektoblastzellen künstlich abgelöst. Wir finden in diesem Verhalten also eine vollständige Bestätigung meiner früheren Angabe, dass schon auf dem Stadium der beginnenden Gastrulation in der dorsalen Urdarmwand drei Keimblätter existiren. An den seitlich von dem Urdarmspalt gelegenen Stellen ist der Mesoblast mit seinen pigmentirten kleinen Zellen von den größeren Dotterzellen, die in die ventrale Urdarmwand übergehen, leicht zu unterscheiden, je weiter wir jedoch ventralwärts gehen, um so unklarer wird die Abgrenzung, und geht der Mesoblast an den mit Sternen bezeichneten Stellen beiderseits in die Dotterzellen ganz allmählich über, wie dies VAN BAMBEKE für *Pelobates* und GÖRTE für *Bombinator* bereits angegeben. Da nun bekanntlich das mittlere Blatt an der dorsalen Urmundlippe ohne jede Grenze in den Ektoblasten übergeht und ferner der Mesoblast oberhalb

¹ Die Zeichnungen sind so orientirt, dass die Rückenfläche nach oben, die Bauchfläche nach unten gewandt ist.

des blinden Urdarmendes bei allmählicher Größenzunahme und Abnahme des Pigmentgehaltes keine scharfe Sonderung gegen die Dotterzellen erkennen lässt (vgl. meine frühere Abbildung [Taf. XII, Fig. 11]), so ergibt sich, dass das mittlere Blatt auf diesem Stadium an keiner Stelle einen freien Rand besitzt. Die Rekonstruktion, welche man bezüglich der Gesamtform des Mesoblast auf diesem Stadium gewinnt, zeigt, dass die Gestalt des Blattes die eines sphärischen Dreiecks ist, dessen kurze Grundlinie in der hufeisenförmigen Blastoporuslippe liegt. Die Spitze der dreieckigen Form liegt in der dorsalen Mittellinie kopfwärts von dem blinden Urdarmende. In der Grundlinie findet ein direkter Übergang in den Ektoblast statt, an den beiden Seiten und der Spitze erkennt man einen kontinuierlichen Zusammenhang mit den Dotterzellen.

Mit der zunehmenden Erweiterung des Urdarmes und dem ersten Auftreten des Dotterpfropfes wächst das von dem Entoblast in der dorsalen Urdarmwand überall abgrenzbare Mittelblatt weiter ventralwärts aus (s. Fig. 2). Es besteht jetzt, während es vorher eine vierfache Lage war, nur aus zwei bis drei Zellschichten, ein Umstand, der sich aus der zunehmenden Flächenausbreitung erklärt. Diese ist daraus ersichtlich, dass die mit Sternen bezeichneten Stellen, an welchen der Übergang in die Dotterzellen statt hat, ein wenig weiter ventralwärts gerückt sind, wobei gleichzeitig in den Seitentheilen die Sonderung des pigmentirten Mesoblast von den Dotterzellen eine schärfere geworden ist. Der in Fig. 3 wiedergegebene Schnitt ist durch das untere Drittel desselben Eies geführt. Hier sieht man den in dem Dorsaltheil relativ dünnen Mesoblast seitlich verdickt und auch ventralwärts in Bildung begriffen, wenn auch hier von einem ausgebildeten Mittelblatt noch keine Rede sein kann.

Während sich nun der ringförmige Blastoporus verkleinert, wächst die Urdarmhöhle beständig an Ausdehnung, und verkleinert sich dementsprechend mehr und mehr die von den in das Innere des Eies aufgenommenen Dotterzellen umwachsene Blastulahöhle (Fig. 4). Die Übergangsstellen des Mesoblast in die Dotterzellen (*) sind ventralwärts so weit an einander gerückt, dass ersterer eine fast geschlossene ringförmige Zone darstellt. Die Zellen des Entoblast sind in der dorsalen und seitlichen Wand des Darmes nunmehr sehr leicht als abgeplattete Elemente von dem mittleren Keimblatt, dem sie anhaften, zu unterscheiden; ventral gehen sie über auf die zarte einschichtige Membran, welche die beiden Höhlen des Eies von einander trennt. Seitlich von der in der dorsalen Mittellinie auf zwei Lagen reducirten Grundschicht des äußeren Keimblattes findet sich als beginnende Anlage der Medul-

larplatten eine leichte Verdickung der Grundschrift, die hier dreifach geschichtet erscheint. Um den Leser von dem Vorhandensein der drei wohl von einander trennbaren Blätter in dem Rückentheile der Gastrula zu überzeugen, ist in Fig. 4a ein dem Schnitt Fig. 4 benachbarter bei starker Vergrößerung abgebildet. Man sieht allenthalben die in Folge der Ausdehnung des Urdarmes abgeplatteten Entoblastzellen wohl gesondert von dem Mesoblast: Wer sieht an diesem naturgetreuen Schnitt den »Chordaentoblast«, wer sieht die »paarigen Anlagen des mittleren Keimblattes«?! —

Das sich anschließende Stadium der Gastrula, welches schon dem Schlusse der Invagination nahesteht, in so fern als die Höhle der Blastula durch den Urdarm fast vollständig verdrängt ist, zeigt uns eine wichtige Bildung, welche in dem Amphibienei bisher übersehen wurde, und deren Vorhandensein mir für die Auffassung des ganzen Vorganges und in vergleichend-embryologischer Beziehung von großer Wichtigkeit zu sein scheint, nämlich den

Primitivstreif.

Während auf den vorhergehenden Entwicklungsstufen dorsal und median das äußere Keimblatt durch einen Spaltraum von dem mittleren Blatte getrennt war, und beide Blätter nur an der ringförmigen Zone der Blastoporuslippe in einander übergingen, bildet sich gegen Ende der Gastrulation von der Mitte der dorsalen Urmundlippe aus eine nach dem Kopfe hin vorwärts schreitende lineare Verwachsung des äußeren und mittleren Blattes aus; es tritt also jetzt zu der vorher nur an dem Urmund vorhandenen Verwachsung der beiden äußeren Blätter noch eine leistenförmige hinzu. Aus der Betrachtung vieler Serien geht hervor, dass diese lineare Verwachsung, in welcher wie in dem Primitivstreifen der höheren Wirbelthiere Ektoblast und Mesoblast zusammenhängen, von der dorsalen Urmundlippe sich nach dem Kopfe hin allmählich ausdehnt, und wächst also der Primitivstreif auch bei den Amphibien von hinten nach vorn. Seine größte Längenausdehnung beträgt ungefähr 90°. Berücksichtigt man, dass mit der Verkleinerung des Urmundes die an ihm vorhandene Wucherungszone des Mesoblast an Ausdehnung abnimmt, dass aber gleichzeitig diese Wucherungszone in Form des Primitivstreifs sich auf den Rücken des Embryo fortsetzt, so folgt daraus, dass der Bildungsherd des mittleren Blattes bis zum Verschwinden des Dotterpfropfes im Ganzen genommen an Ausdehnung derselbe bleibt. Zugleich mit dem Primitivstreif findet sich eine Primitivrinne vor, doch ist dieselbe nicht in allen Fällen deutlich ausgeprägt, wie überhaupt die an der Ober-

fläche des Eies sichtbaren Veränderungen in der Zeit von dem Ende der Gastrulation bis zu dem auffallenden Hervortreten der Medullarwülste sehr variiren. Es kann die Primitivrinne sich bis zur Ausbildung der Medullarfurche erhalten; sie geht dann vorn ohne Grenze in die letztere über und wird hinten selbst zur Medullarrinne¹. In anderen Fällen ist ein deutlicher Primitivstreif auf Schnitten nachzuweisen, ohne dass eine Rinne erkennbar wird. Dann ist natürlich bei äußerer Betrachtung in Folge des starken Pigmentgehaltes der Zellen kein Anzeichen, das auf einen Primitivstreif schließen ließe, sichtbar. Die übermäßige Pigmentirung ist, wie leicht erklärlich, der Grund dafür, dass der Primitivstreif nicht äußerlich zur Ansicht kommt, und würde die Verwachsung der beiden Blätter zweifellos am durchsichtig gedachten Ei als Streif erscheinen. Der Leser betrachte nun, um sich von dem Vorhandensein dieses Primitivstreifens und der Primitivrinne zu überzeugen, die Abbildungen 5, 5a, 6 und 7. Fig. 5 giebt einen Schnitt durch den vorderen, Fig. 6 einen solchen durch den mittleren Theil des Primitivstreifens wieder. In Fig. 7 ist das hintere Ende desselben getroffen. In diesen von demselben Ei entnommenen Schnitten (vgl. immer die Linien, welche in den Schemata die Schnittrichtung angeben) ist die Primitivrinne gut ausgebildet, und ist an Stelle der in den früheren Abbildungen sichtbaren Trennung der Blätter im Rückentheile eine Verwachsung von äußerem und mittlerem Blatt eingetreten. Das innere Keimblatt ist unter dem Primitivstreifen von diesem deutlich gesondert. Seine platten Zellen unterscheiden sich ohne Weiteres von den rundlichen Mesoblastelementen, wie aus der Fig. 5a ersichtlich. Diese ist die stärkere Vergrößerung des mittleren dorsalen Theiles der Fig. 5. Hier muss ich gleich anschließend hervorheben, dass unter dem Primitivstreifen das innere Keimblatt nur an sehr dünnen Schnitten und, wenn auch nicht an allen diesen, so doch in der größten Mehrzahl der Fälle in ganz einwurfsfreier Weise von dem Mesoblasten getrennt ist; es haftet hier wie an der dorsalen Urmundlippe bestimmt dem mittleren Blatte fester an, als in den seitlichen Theilen, wo man häufig einen in Folge der Einbettung erweiterten Spalt zwischen Entoblast und Mesoblast auffindet. Wenn wir aber in den meisten Schnitten eine unverkennbare Sonderung des inneren Blattes von dem mittleren unter dem Primitivstreif finden, ferner eine ausgedehnte Verwachsung des Ektoblast mit dem Mesoblast an dem Urmund und an dem Primitivstreif sehen und drittens die Form der Zellen der beiden letzten in einander übergehenden Blätter an

¹ Vgl. O. SCHULTZE, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Batrachier. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII.

besagten Stellen dieselbe ist, während die platten Entoblastzellen einen deutlichen Unterschied von den rundlichen Mesoblastzellen darbieten, so müssen wir eine irgendwie wesentliche Beteiligung des inneren Keimblattes an der Bildung des mittleren ausschließen und den Mesoblast unbedingt von dem Ektoblast ableiten, ohne aber hiermit behaupten zu wollen, dass an der Stelle, wo mittleres und inneres Blatt fest an einander liegen, nicht hier und da in Folge von Zelltheilung eine Zelle aus letzterem in ersteres oder auch umgekehrt aufgenommen werden kann, worauf ich weiter unten bei der Besprechung des Entoblast zurückkomme.

Werfen wir noch einen Blick auf Fig. 5 a, so erkennen wir leicht, wie in dem Primitivstreifen die Deckschicht des äußeren Blattes undeutlich wird; dies tritt leider in der Lithographie nicht mit der wünschenswerthen Deutlichkeit hervor. Sie ist nicht mehr scharf, wie auf dem durch die entsprechende Stelle eines jüngeren Eies geführten Schnitt (Fig. 4 a) von der Grundschicht abgrenzbar, und zeigt durch dieses Verhalten der Primitivstreif eine völlige Übereinstimmung mit der dorsalen Urmundlippe, an der bekanntlich gleichfalls keine deutliche Deckschicht vorhanden und die Zellen keine stark ausgesprochene periphere Pigmentanhäufung besitzen (vgl. meine frühere Taf. XII und HERTWIG'S Abbildung Taf. V, Fig. 9). Die Zellen der Grundschicht sind seitlich, als erste Anlage der Medullarplatte, länger als breit und unterscheiden sich hierdurch von den kugelförmigen Mesoblastzellen; an der Stelle der Verwachsung geht die cylindrische Form der Ektoblastzellen allmählich in die rundliche der Zellen des Mesoblast über. Das Gesamtbild stimmt im Wesentlichen mit einem Schnitt durch den vorderen Theil des 24stündigen Primitivstreifens vom Huhn überein, an welchem bekanntlich der untere Theil in derselben Weise nach innen vorgewölbt ist.

Schließen wir hier gleich die Frage nach der Beschaffenheit des mittleren Keimblattes vor dem Primitivstreifen an, so überrascht uns auch hier die Übereinstimmung mit dem Verhalten bei den höheren Wirbelthieren: Vor dem Primitivstreifen findet sich als Anlage der Chorda dorsalis eine mediane Verdickung des Mesoblast, also ein Kopffortsatz (*h'*); er lässt sich an Querschnitt- und Frontalserien leicht nachweisen. Fig. 8 ist einem Schnitt entnommen, der aus derselben Serie stammt, wie die Schnitte 5 bis 7. Seitlich ist das mittlere Blatt nur zweischichtig, also dünner, als weiter hinten, in der Mittellinie dreischichtig und vom inneren Keimblatt abzugrenzen. Diese zur Zeit des Primitivstreifens auftretende mediane Verdickung des mittleren Keimblattes, im Bereich des späteren Kopfes entsteht bestimmt ohne Beteiligung des Entoblast. Sie erinnert an den »Achsenstrang« GÖRRE'S.

Verfolgen wir nun an der Querschnittreihe 5—7 die Ausbreitung des mittleren Blattes an der ventralen Seite des Embryo, so ergibt der Vergleich der Abbildungen 6 und 7 mit der Fig. 3, dass in ersterer nunmehr das mittlere Keimblatt eine vollkommen ringförmige Zone pigmentirter Zellen darstellt, welche an ihrer Außenfläche nur im Primivstreif mit dem äußeren Blatt vereint ist, von letzterem dagegen sonst überall durch einen Spalt getrennt ist. Die Innenfläche dieser ringförmigen Zone ist gegen die Entoblast- und Dotterzellen scharf abgegrenzt, doch ist die Grenze noch nicht durch einen Spaltraum vermittelt. Zugleich fällt die außerordentliche Breite des Mesoblast an der ventralen Seite auf. Der durch die Mitte desselben Eies geführte Schnitt (Fig. 5) lässt ventralwärts noch keinen deutlich von den Dotterzellen gesonderten Mesoblast unterscheiden. Die ringförmige Mesoblastanlage hat vielmehr an der ventralen Seite gleichsam ein großes Loch, dessen Ränder jedoch ohne Grenze in die Dotterzellen übergehen. Wir hatten die Form des Mesoblast in dem Stadium des hufeisenförmigen Blastoporus mit der eines sphärischen Dreiecks verglichen, dessen kurze Grundlinie mit der dorsalen Urmundlippe zusammenfiel. Die Spitze des gleichschenkeligen Dreiecks lag median in der Gegend des blinden Urdarmendes. In dem Maße nun, als die hufeisenförmige Blastoporuslippe sich zu einer ringförmigen ergänzt, wächst zunächst in der an den Urmund angrenzenden Zone die Mesoblastanlage gleichfalls zu einer ringförmigen aus, wobei die an die Grundlinie der sphärischen Dreieckform anstoßenden Winkel sich ventralwärts immer mehr nähern, bis sie zusammenstoßen und auf diese Weise die gesammte Anlage von der dreieckigen Form in eine ringförmige übergegangen ist. Der eine, bei normaler Lage des Eies untere Rand dieses ringförmigen Mesoblast geht direkt in das äußere Blatt an der Urmundlippe über, der obere Rand ist, wie der untere, nicht frei, sondern an ihm hängt die Anlage mit den Dotterzellen zusammen, in welche sie ohne scharfe Grenze bei allmählicher Größenzunahme ihrer Zellen sich fortsetzt. Die größte Breite dieses Ringes liegt dorsal in der Medianebene und reicht von der Mitte der dorsalen Urmundlippe bis in die Gegend des späteren Kopfes, während ventral gleichfalls in der Medianebene der Mesoblastring seine geringste Breite hat. Zugleich geht aus der Betrachtung der Abbildungen hervor, dass der Mesoblast dorsal sehr dünn im Vergleich zu dem dicken Mesoblast an der Bauchseite ist.

Mit dem Schlusse der Gastrulation hat die Bildung des mittleren Keimblattes einen gewissen Abschluss erreicht; zugleich ist die Furchungshöhle jetzt entweder ganz geschwunden oder noch als kleiner Hohlraum nachweisbar, welcher ventral von dem vor-

deren, blinden Urdarmende gelegen ist. In einigen meiner Serien finde ich jedoch die Furchungshöhle noch als kleinen Hohlraum erhalten zur Zeit, wenn der Embryo schon eine ovale Form angenommen hat und die hoch erhobenen Medullarwülste eine tiefe Rückenfurche einschließen. In dem Ei, welchem die Abbildungen 9—12 entnommen sind, war die Höhle der Blastula durch den Urdarm schon gänzlich verdrängt, und habe ich eine Reihe von vier durch verschiedene Gegenden des Eies gelegten Schnitten wiedergegeben, um die Ausbildung des Mesoblast anschaulich zu machen. Die vorher ringförmige Anlage hat sich nunmehr zu einer Hohlkugel umgebildet. Diese Form kommt einmal dadurch zu Stande, dass die in der Urmundlippe liegende, vorher als unterer Rand des Ringes bezeichnete Stelle sich zugleich mit der Verkleinerung des Blastoporus verengt hat, andererseits dadurch, dass der obere Rand des Ringes fortschreitend weiter wuchs und an Umfang mehr und mehr abnahm. Die Anlage ist nun mit einer Hohlkugel zu vergleichen, von welcher an zwei Stellen je eine kleine Kappe abgeschnitten ist, so dass die Hohlkugel zwei kreisförmige Öffnungen besitzt. Die eine, kleinere Öffnung ist an Größe gleich dem Blastoporus, die andere liegt ventral vor dem Kopftheil an der Stelle, welche in dem den Figuren beigegebenen Schema durch einen Stern bezeichnet ist. Während nun auf den früheren Stadien der Mesoblast nirgendwo einen freien Rand besaß, sondern einerseits direkt in den Ektoblast und andererseits in die Dotterzellen übergang, hat sich nun an der vor dem Kopf gelegenen Öffnung des mittleren Blattes ein freier Rand ausgebildet (s. Fig. 40). Hier geht das mittlere Keimblatt nicht mehr in die Dotterzellen über, sondern ist durch die geringere Größe und den Pigmentgehalt seiner Zellen scharf unterschieden von den Dotterzellen. Derartige Schnitte, sowie besonders auch solche, die in frontaler Richtung durch die vor dem Kopfe gelegene, mesoblastfreie Gegend hindurchgehen, können auch zu einer falschen Auffassung »paariger Anlagen« des Mesoblast Veranlassung geben. Die Dicke des Mesoblast nimmt mit der zunehmenden Ausbreitung desselben an der ventralen Seite mehr und mehr ab, dorsal erfolgt jedoch von dem Primitivstreifen aus eine Zellanhäufung und Dickenzunahme in dem mittleren Keimblatte.

Ehe wir zu einer Besprechung des Vorganges der Einstülpung kommen, ist noch Einiges über

die Bildung des inneren Keimblattes

zu erwähnen. In der dorsalen Medianlinie bieten die Zellen des inneren Blattes während der Gastrulation eine wesentlich andere Beschaffenheit

dar, als an der ventralen Seite. An erster Stelle besteht der Entoblast aus relativ kleinen, pigmentirten Zellen. Das in ihnen angehäuften Pigment und die kleinen in ihnen eingeschlossenen Dotterkugeln beweisen ihre nahe Beziehung zu dem äußeren Keimblatt. In den seitlichen Theilen verschwindet allmählich das Pigment aus den Zellen, die Dotterkugeln in denselben nehmen an Größe zu, und geht auf diese Weise der Entoblast nach der ventralen Seite hin allmählich in die Dotterzellen über, so dass sich hier ein ähnliches Verhältnis, wie bei dem Mesoblast herausstellt. Es deuten also die Zellen in der dorsalen Wand des Urdarmes vermöge ihrer mit den Ektoblastzellen übereinstimmenden Eigenschaften auf ihre Herkunft von dem Ektoblast hin in derselben Weise, wie die pigmentirten Zellen des mittleren Keimblattes von dem äußeren Keimblatte aus an der Urmundlippe nach innen wachsen. Wir finden sonach keinen wesentlichen genetischen Unterschied zwischen den Ento- und Mesoblastzellen in der dorsalen Mittellinie, eine Thatsache, die mit der innigen Aneinanderlagerung der beiden Blätter an dieser Stelle in gutem Einklang steht. Bei solcher Auffassung wird es uns nicht befremden, wenn wir oben zugegeben haben, dass an besagter Stelle eine vielleicht hier und da erfolgende Aufnahme von Zellen des Entoblast in das mittlere Blatt oder vielleicht auch ein Übergang vereinzelter Zellen, die vorher noch in dem mittleren Blatt gelegen waren, in den Entoblast hinein gelegentlich als unwesentliche Nebenerscheinung auftreten kann.

Nachdem ich den Vorgang der Keimblattbildung in der Weise geschildert habe, dass meine früher aufgestellte Behauptung von der gleichzeitigen Anlage des mittleren und des inneren Blattes gerechtfertigt erscheinen dürfte, tritt noch die Frage an uns heran, ob die Blätterbildung als ein Einstülpungsvorgang aufzufassen ist. Diese Frage muss ich in Übereinstimmung mit den meisten früheren Autoren (z. B. REMAK, GÖTTE, O. HERTWIG) in positivem Sinne beantworten. Ich greife hier auf die in meiner früheren Tafel XI gegebenen Abbildungen von Sagittalschnitten zurück. Ein Blick auf die dortigen Fig. 4 bis 5 lehrt, dass die Randzone GÖTTE's, d. h. die Stelle, an welcher gegen Ende der Furchung ein allmählicher Übergang der pigmentirten Zellen in die Dotterzellen stattfindet, vom Beginne der Urdarmbildung an bis zu dem Stadium des kleinen Dotterpfropfes zunächst von der dorsalen Urmundlippe aus an der Innenfläche der Rückenwand des Darmes nach innen vorgeschoben wird, so dass derjenige Theil der Randzone, welcher ursprünglich an der Bildungsstelle des Urdarmes d. h. am künftigen Schwanz des Embryo lag, gegen Ende der Gastrulation in der Gegend des späteren Kopfes liegt. Gleichzeitig nimmt die dem Urmund gegen-

über liegende Wand der Blastula (s. d. Abbdgn.), dadurch dass ihre Zellen nach abwärts wachsen, an Dicke ab und erfolgt schließlich, wenn der kreisrunde Dotterpfropf ausgebildet ist, auch eine Verschiebung der Randzone in den seitlichen und ventralen Theilen des Eies an der Innenfläche der Wand entlang.

Es liegen also schließlich dieselben Zellen, welche Anfangs außen die Randzone in der Äquatorialebene des Eies an der Stelle der späteren dorsalen Lippe bildeten, bei vollendeter Urdarmbildung im Inneren des Eies ventral vor dem späteren Kopf. Hieraus scheint sich mir ohne Weiteres zu ergeben, dass der Vorgang, den wir als eine Verlagerung der Randzone nach innen auffassen können, mit vollem Recht eine Einstülpung genannt werden darf. Meine Ansicht, dass die dorsale Urmundlippe sich während dieses Vorganges nicht über die untere weiße Hemisphäre verschiebt, sondern, einmal entstanden, dieselbe Lage in Bezug auf die Oberfläche des Eies beibehält, habe ich vor Kurzem den gegentheiligen Angaben von PFLÜGER und ROUX gegenüber in bestimmter Weise motivirt¹. Es erfolgt die Aufnahme der weißen Hemisphäre in das Innere des Eies in der Weise, wie es O. HERTWIG bereits angegeben: In den seitlichen und vornehmlich den ventralen Meridianen wachsen die pigmentirten Zellen nach abwärts und werden als seitlicher und ventraler Mesoblast in das Ei aufgenommen. Indem die ventrale Urmundlippe sich während dieses Vorganges mehr und mehr der dorsalen nähert, erfolgt schließlich auch ventral eine Einstülpung, welche jedoch relativ gering ist, weil ventral die Hauptaufgabe in dem Überwachsen der weißen Hemisphäre liegt. Der Urdarm nimmt also, wenn die Höhle der Blastula geschwunden ist, dieselbe Lage im Ei ein, welche vordem die Furchungshöhle inne hatte. In der eben angeführten Mittheilung (Biol. Centralblatt) habe ich ferner die Verlagerungen des Urmundes in Bezug auf die Stellung des Beobachters, wie sie während der Gastrulation zur Ansicht kommen, geschildert und dieselben in einfacher Weise als die Folge von durch die innere Struktur bedingten Drehungen des ganzen Eies erklärt, wesshalb ich auf diesen Punkt hier nicht näher eingehe. Erwähnen will ich noch, dass meine Abbildungen auf früherer Tafel XI, sowie die hier beiliegenden Schemata bisher die einzigen sind, bei welchen die normale Lagerung der Gastrula berücksichtigt ist. Es erübrigt noch ein meinen vielen hierher gehörigen Notizen entnommenes Beispiel anzuführen. Bei einer Wassertemperatur von 9° C. fand ich die erste Anlage des Urmundes als kleinen Spalt dicht unter dem Äquator des Eies am 20. März Morgens 8¹/₂ Uhr; während

¹ O. SCHULTZE, Über Achsenbestimmung des Froschembryo. Biol. Centralblatt vom 4. December 1887.

des Morgens senkte sich der Urmund um ca. 20° , am Nachmittag trat weitere Senkung ein, so dass um $7\frac{1}{2}$ Uhr Abends der hufeisenförmige Urmund eine dem Schema zu Fig. 4 entsprechende Stelle einnahm. Während dieses ersten Tages wurde die Beobachtung nur von $12\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ Uhr Mittags unterbrochen und im Übrigen ungefähr jede Stunde der Stand des Urmundes wie immer in Schemata eingezeichnet. Am 24. März 8 Uhr Morgens fand sich ein großer nunmehr kreisrunder Dotterpfropf vor, der genau nach unten gerichtet war (s. Schema zu Fig. 2 und 3). Im Laufe dieses Tages stieg die Wassertemperatur bis auf 12° C. in Folge von Heizung im Zimmer. Bis um 12 Uhr Mittags desselben Tages behielt der Dotterpfropf seine senkrecht nach unten gerichtete Lage, wobei er sich merklich verkleinerte, während um 4 Uhr sich eine eben beginnende Erhebung kund gab (Schema zu Fig. 4). Nachdem die Beobachtung bis 3 Uhr Nachmittags unterbrochen, stand der Urmund um diese Zeit etwas höher (s. Schema zu Fig. 5, 6 und 7). Die Hebung dauerte fort bis 7 Uhr Abends. Zu dieser Stunde war der Dotterpfropf noch eben sichtbar und lag in geringer Entfernung unter dem Äquator in der Nähe der Stelle, wo der Urmund zuerst aufgetreten war. Am folgenden Morgen erkannte man den nun schlitzförmigen Blastoporus im Äquator des Eies, dessen Medullarwülste eben hervortraten (s. Schema zu Fig. 9—12). Dieses Verhalten boten in dem betreffenden Falle 14 Eier in übereinstimmender Weise dar, welche in Cylindergläsern in Augenhöhe so aufgehängt waren, dass die Medianebene senkrecht zum Fenster des Zimmers gerichtet war. Das Licht fiel ihnen auf den Schwanz. Eine mir unbekannt gebliebene Bewegung während der Nachtzeit kann ich nach anderen zahlreichen Beobachtungen mit Sicherheit in diesen Fällen ausschließen. Nach diesen Mittheilungen und in Berücksichtigung meiner früheren Angaben, welche die Bewegung des Urmundes als eine nur scheinbare in so fern erklären, als das ganze Ei um eine senkrecht auf der Medianebene stehende horizontale Achse rotirt, ergibt sich, dass die erste Drehung circa 80° oder etwas weniger, die rückläufige Bewegung 90° beträgt. Die letztere ist schon von REMAK (p. 144 seines großen Werkes) beobachtet. Er erkannte schon, dass der weite Urdarm das Ei nöthigen müsse, dieselbe Lage einzunehmen, welche es früher zur Zeit der Furchungshöhle inne hatte. »Die Narbe des Afters« soll sich allerdings nur 45° heben. Die Achsenplatte, welche vorher eine seitliche Stellung hatte, tritt nunmehr in eine horizontale Lage ein, »während die gegenüber liegende weiße Zellenmasse, einer ähnlichen Lageveränderung folgend, als schwerster Theil des Eies, den Bauchtheil desselben abzugeben fortfährt.

Die Entwicklung der Chorda dorsalis.

Wir haben oben die Bildung der Chorda bei Gelegenheit der Besprechung des Primitivstreifens kurz erwähnt und soll hier ausführlicher über dieselbe gehandelt werden. Die erste Anlage der Chorda vor dem Primitivstreifen liegt in Übereinstimmung mit den höheren Wirbelthieren in dem Kopffortsatz. Dieser besteht in einer vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens in der Medianebene innerhalb des mittleren Keimblattes befindlichen, linearen Wucherung (s. Fig. 8). Dieselbe dehnt sich allmählich mehr nach vorn aus und erstreckt sich bei einem Embryo mit erhobenen Medullarwülsten (vgl. den Frontalschnitt Fig. 14) bis unter die Medullarplatte des Kopfes. An genügend dünnen Schnitten ist seine Abgrenzung gegen das innere Blatt meist eine vollkommene. Das mittlere Blatt, welches im Bereich des Kopfes nur ein bis zwei Zellschichten aufweist, ist im Bereich der Mittellinie zu dreifacher Lage verdickt. Schneidet man solche Embryonen mit offener Rückenrinne in querer Richtung, so findet man die Chorda von der Nackengegend an bis nach hinten deutlich entwickelt. Da wo sie vorher noch in dem Kopffortsatz im Zusammenhang mit den seitlichen Theilen des Mittelblattes stand, hat sie sich nunmehr von dem letzteren abgetrennt und lässt sich dieser Vorgang leicht verfolgen. Vor dem Primitivstreifen entsteht also die Chorda durch Abschnürung des mesoblastischen Kopffortsatzes von den seitlichen Theilen des Mesoblast (Urwirbelplatten). Um die Bildung der Chorda in dem Bereich des ursprünglichen Primitivstreifs zu erkennen, müssen wir Embryonen zur Untersuchung wählen, welche bei winzigem Urmund eine Erhebung der Medullarwülste noch nicht oder kaum erkennen lassen und entweder keine oder nur eine ganz seichte Rückenrinne besitzen. Von einem solchen Embryo stammen die Abbildungen 9—12. Die Serie, welcher diese Schnitte entnommen sind, bot, wie viele andere desselben Stadiums, folgendes Verhalten dar. In den schwanzwärts von dem Schnitt Fig. 12 gelegenen Schnitten fand sich noch eine Verwachsung der beiden äußeren Blätter in der Mittellinie, die jedoch weiter vorn verschwand, indem eine Abgrenzung des äußeren von dem mittleren Blatt auch in der Gegend, welche dem vorherigen vorderen Ende des Primitivstreifens entsprach, eingetreten war. Der Primitivstreif hatte sich also von vorn nach hinten verkürzt; eine Primitivrinne war hier nicht wahrzunehmen. Auch war die Anlage der Medullarplatte in Form einer Verdickung der Grundsicht des äußeren Keimblattes aufgetreten (s. Fig. 12), die sich an ihrem äußeren Rande etwas über das Niveau des Ektoblast erhob. Einige Schnitte, die caudalwärts von

der Abbildung 12 das Ei getroffen hatten, zeigten in der Mittellinie die Anlage der Chorda als einen mit dem Ektoblast hier noch verwachsenen Zellstrang, welcher jedoch von den Urwirbelplatten schon abgelöst war. Diese Ablösung tritt in dem hinteren Theil des Primitivstreifens meist früher ein, als die Sonderung von dem Ektoblast. In Fig. 12 *a*, welche eine starke Vergrößerung des mittleren dorsalen Theiles der Fig. 12 darstellt, erkennen wir die Chordaanlage schon von dem äußeren Blatt gesondert, welches über derselben stark verdünnt ist. Auch gegen die Seitentheile des Mesoblast ist eben eine Abtrennung eingetreten. Eine große Anzahl von Schnitten dieser Gegend zeigt einen deutlichen, wohl abgrenzbaren Entoblast unter der Chorda, derselbe liegt allerdings, wie auch zur Zeit des Primitivstreifens der Chorda innig an, und kann in einzelnen Schnitten diese Verwachsung des Entoblasts mit der Chorda in der Weise erscheinen, wie die Fig. 12 *a* es naturgetreu wiedergibt. Ich habe mit Absicht diesen Schnitt zur Abbildung gewählt, um mich dagegen zu sichern, dass ich die Möglichkeit einer scharfen Abgrenzung des Entoblast gegen die Chorda hin in allen Schnitten behauptet hätte.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die Chorda dorsalis im Bereich des ursprünglichen Primitivstreifens sich aus diesem hervorbidet, und kann kein Zweifel darüber möglich sein, dass die Chorda mesoblastischer Abkunft ist. Vor Ausbildung des Primitivstreifs findet sich in der Mittellinie ein deutlicher Mesoblast, dieser verwächst von der Urmundlippe aus sekundär mit dem Ektoblast, welcher auf diese Weise dem mittleren Blatt eine größere Zellenmasse zuführt und zu dessen Verdickung beiträgt. Darauf schnürt sich der mediane Theil des Primitivstreifs von dem äußeren Blatt und den Urwirbelplatten ab. Der Zusammenhang der Chorda mit dem einschichtigen Entoblast geht an vereinzelt Stellen so weit, dass eine scharfe Abgrenzung beider gegen einander nicht möglich ist. Letzteres ist jedoch eine für die Bildung der Chorda unwesentliche Nebenerscheinung.

Ich habe früher (Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIII) bei Untersuchung der auf der Oberfläche des Froschembryo vor dem deutlichen Hervortreten der Medullarwülste auftretenden mannigfachen Wulstbildungen einer in der Nackengegend vor dem Primitivstreifen sichtbaren Erhebung gedacht, die ich »medianer Wulst« nannte. Nunmehr konnte ich feststellen, dass diese Höckerbildung, welche nicht konstant auftritt und, je kleiner sie ist, um so schärfer hervortritt, in letzterem Falle durch die Anlage der Chorda im Bereich des vor dem Primitivstreifen gelegenen Bezirkes bedingt ist. Die Verdickung des mittleren Blattes

veranlasst hier, dass das äußere Blatt am Boden der Rückenfurche sich nach außen vorwölbt. Dieselbe Bildung tritt auch bei dem Huhn auf, wo sie GÖTTE¹ und L. GERLACH² beobachteten, was leicht zu bestätigen ist. Am vorderen Ende des Primitivstreifens findet sich nach GERLACH am Boden der Rückenfurche eine Vorbuchtung des Grundes derselben in Gestalt einer medianen Längsleiste: »der Chordawulst«. Unmittelbar vor dem Primitivstreif ist dieser am stärksten entwickelt, und er flacht sich nach vorn allmählich ab. Auch an Querschnitten wurde er nachgewiesen, wobei sich auch zeigte, dass der über der Chorda gelegene Theil der Medullarplatte dünner ist, als die Seitentheile. Dieselbe Bildung nannte GÖTTE »axialer Wulst«. Der Name »Chordawulst« dürfte den Vorzug verdienen.

Berücksichtigung der Angaben früherer Autoren über die Bildung der Keimblätter und der Chorda dorsalis.

Der von mir beschriebene Vorgang der Keimblattbildung bei *Rana* erscheint auf den ersten Blick manchem Embryologen von etwas eigenthümlicher Art, hat man sich doch mehr oder weniger an die Anschauung einer zweischichtigen Gastrula gewöhnt, an welcher erst nachträglich ein mittleres drittes Blatt auftreten soll. Nun aber wird hier behauptet, dass bei der sogenannten Gastrula des Frosches mit einem Schlage stets drei Blätter vorhanden seien, woraus sich ergibt, dass, wenn man die Vorstellung einer zweiblättrigen Anlage unbedingt mit der der Gastrula verbindet, der Frosch überhaupt kein »Gastrulastadium« durchläuft. Hier wollen wir uns nun nach anderen Angaben in der Litteratur umsehen, in denen ohne Weiteres meine Überzeugung von der frühen Anlage des mittleren Blattes eine Bestätigung findet, wenn ich letztere auch nirgends in der Weise ausgesprochen finde, dass die drei Blätter gleichzeitig auftreten. REMAK³ fand schon in dem »schirmähnlichen platten Fortsatz des Äquatorialtheiles des Eies«, der zur Zeit des sichelförmigen Blastoporus die noch spaltförmige Nahrungshöhle nach außen begrenzte, »mit Leichtigkeit eine Zusammensetzung aus drei Blättern«; das äußere, sensorielle Blatt zerfällt in die aus kleinen Zellen bestehende Außenschicht (»Deckschicht« GÖTTE's) und in eine dicke innere Lage (»Grundschrift«). Das mittlere Blatt soll innig an dem äußeren haften,

¹ A. GÖTTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X.

² L. GERLACH, Über die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biol. Centralblatt. 4. Jahrg.

³ REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. p. 142 ff.

während das innere oder trophische Blatt sich leichter ablösen lässt. Nach REMAK'S Schilderung bleibt kein Zweifel darüber, dass dieser Autor schon vom Beginn der Gastrulation in der dorsalen Urdarmwand drei Blätter, welche mit dem Ekto-, Meso- und Entoblast völlig übereinstimmen, unterschieden hat. In seinen Zeichnungen Taf. XII, Fig. 4 bis 7 finden sich zu allen Zeiten der Einstülpung alle drei Blätter abgebildet; allerdings ist die Dicke derselben nicht vollkommen richtig wiedergegeben, was jedoch leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, mit wie einfachen Mitteln REMAK arbeitete. Bezüglich des mittleren Blattes beging REMAK den Irrthum, dass er es blind zwischen äußerem und innerem in der Urmundlippe endigen ließ. Auch kannte REMAK nicht die vor dem Kopfe gelegene mesoblastfreie Stelle. Am Schlusse der Einstülpung sind alle drei Blätter entwickelt. Die Chorda dorsalis leitet REMAK richtig von dem mittleren Blatte ab. Mit den REMAK'Schen Befunden stimmen also die meinigen im Wesentlichen völlig überein. Er unterscheidet deutlich bei beginnender Einstülpung in der Urmundlippe drei Blätter, d. h. mit anderen Worten, bei Beginn der Einstülpung entstehen drei Blätter, das äußere, mittlere und innere Keimblatt. Dieses geht mit einer Deutlichkeit aus REMAK'S Angaben hervor, dass man in der That erstaunt, wie schnell die später aufkommende Lehre von der bei *Rana* vorhandenen, zweischichtigen Gastrula REMAK'S Befunde zurückdrängte.

Die ersten und hauptsächlichen Angaben GÖTTE'S über die Keimblattbildung bei *Bombinator igneus* sind in seinem großen Werke niedergelegt. Die primäre Keimschicht, d. i. das Dach der Furchungshöhle, dehnt sich nach der Gegend der nachherigen Urdarmeinstülpung aus; in Folge des Widerstandes, welchen die Zellen dieser Schicht in der Äquatorialgegend an den Dotterzellen finden, schlägt sich dann die primäre Keimschicht um und erzeugt die sekundäre Keimschicht, welche die Form eines breiten Gürtels gewinnt, dessen Zellen das Bestreben haben, in Form einer Kugelfläche zu verwachsen. Erst mit dem Schluss des RUSCONI'Schen Afters sondert sich die sekundäre Keimschicht in eine innere, einschichtige Lage, das Darmblatt, und eine äußere, mehrschichtige, das mittlere Keimblatt. Zum Belege dieser Wiedergabe der GÖTTE'Schen Schilderung muss ich folgende Stelle anführen: »An der Innenfläche der primären breitet sich die sekundäre Keimschicht aus, so dass man, wenn die RUSCONI'Sche Öffnung verwachsen ist, den Keim sich als doppelwandige Blase vorstellen kann, in welcher die Dotterzellenmasse, mit einem Theile der Innenwand verwachsen, eingeschlossen ist. Im Rückentheile, welcher die Darmhöhle nach außen überdeckt, trifft man also zu äußerst die primäre Keimschicht — oberes Keimblatt,

Sinnesblatt; nach innen davon ist die sekundäre Keimschicht zerfallen in das mittlere Keimblatt und das untere oder das Darmblatt« (p. 132). Hiernach würde am Ende der Gastrulation eine doppelwandige Blase vorliegen, welche dorsal aus drei Blättern besteht, was mir ein Widerspruch zu sein scheint. Ganz anders lautet eine Stelle p. 140: »Sobald die sekundäre Keimschicht durch die Bildung der Rusconi'schen Spalte oder der Darmhöhle eine freie Fläche erhält, scheidet sich von ihr das Darmblatt ab, welches eben so, wie die Umhüllungshaut, aus einer einfachen Zellenlage besteht und mit derselben am Rande der Rusconi'schen Öffnung zusammenfließt.« Hiernach erfolgt also nach GÖTTE gleichzeitig mit der Anlage der Rusconi'schen Spalte, d. h. zu Beginn des Gastrulationsvorganges, die Anlage des Darmblattes, sowie die des äußeren Blattes der sekundären Keimschicht, d. i. des mittleren Keimblattes. Mit dieser letzteren Angabe stimmen nun auch die Abbildungen GÖTTE's überein. In dem Medianschnitt einer Gastrula mit spaltförmigem Urdarm finden sich dorsal mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit die drei Keimblätter abgebildet und bezeichnet (s. Taf. II, Fig. 31). Dasselbe gilt von den folgenden Sagittalschnitten derselben Tafel. Ein Vergleich meiner Fig. 14, Taf. XII (Festschrift) mit der GÖTTE'schen Fig. 31 lehrt die vollkommene Übereinstimmung von *Rana* und *Bombinator* bezüglich der gleichzeitigen Anlage von mittlerem und innerem Blatt. In gleicher Weise bildet GÖTTE an Querschnitten der ersten Gastrulastadien (Taf. III, Fig. 55, 56) deutlich ein inneres und ein mittleres Blatt ab und ist es mir unverständlich, wie GÖTTE auch neuerdings¹ von der Gastrulation der Amphibien angiebt, dass während derselben noch kein Mesoderm vorhanden sei. Bei *Petromyzon* sollen die Verhältnisse eben so liegen, wie bei den Amphibien. GÖTTE hat offenbar dieselben Bilder von *Bombinator* erhalten, wie ich von *Rana*, hat sie jedoch in unklarer Weise gedeutet. Dass seine Abbildungen mit den meinigen übereinstimmen, ist eine direkte Stütze für meine Angaben, und kann ich nach Einsicht in die Tafeln und Tafelerklärung GÖTTE's wohl annehmen, dass *Bombinator* mit *Rana* völlig übereinstimmt und ist so meine Eingangs erwähnte Äußerung gerechtfertigt, dass mir zwischen der Blätterbildung bei *Bombinator* und derjenigen bei *Rana* keine wesentlichen Unterschiede obzuwalten scheinen. Bezüglich der Bildung der Chorda aus dem Mesoblast stimme ich mit den Angaben GÖTTE's überein, wie aus meiner vorigen Schilderung hervorgeht.

Bald nach dem Erscheinen des GÖTTE'schen Werkes veröffentlichte

¹ A. GÖTTE, Über die Entwicklung von *Petromyzon fluviatilis*. Zool. Anzeiger vom 26. März 1888.

CALBERLA¹ einige Untersuchungen über die Entwicklung der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten, in welchen der Verfasser sich gegen die Entstehung der Chorda aus dem Mesoblast auch bei den Anuren ausspricht, indem er dieselbe bei *Rana* und *Bombinator* aus dem inneren Keimblatte ableitete. Es ergibt sich jedoch dem aufmerksamen Leser, welcher die Angaben CALBERLA'S mit denen GÖTTE'S vergleicht, ohne Weiteres, dass Ersterer das für die Entwicklung der Chorda aus dem Mesoblasten beweisende Stadium völlig übersehen hat. Es liegt dieses Stadium, wie aus GÖTTE'S und meinen Mittheilungen hervorgeht, in der Zeit, zu welcher die Medullarplatte sich eben anzulegen beginnt und kaum merklich über die Kugelfläche des Eies hervorragt. CALBERLA stützte jedoch seine Ansicht auf die Untersuchungen von Embryonen, bei denen zum Theil das Medullarrohr vorn schon geschlossen war. Der Vorwurf, welchen er GÖTTE gegenüber ausspricht, dass aus den Zeichnungen des letzteren über die Chordabildung »keinesfalls eine genaue Wiedergabe des realen Befundes« zu entnehmen sei, ist durchaus nicht zutreffend. CALBERLA hätte aus dem von ihm selbst angestellten Vergleich seiner Abbildungen mit denen GÖTTE'S darauf aufmerksam werden müssen, dass seine Befunde nicht mit allen von ihm citirten Abbildungen des Straßburger Forschers in Parallele gestellt werden dürfen, denn ein Theil jener GÖTTE'Schen Zeichnungen enthält eben das von CALBERLA übersehene eigentliche Bildungsstadium.

GÖTTE² hat selbst das von mir eben erwähnte Verhalten schon gleich nach dem Erscheinen der CALBERLA'Schen Arbeit diesem gegenüber in völlig richtiger Weise zur Geltung gebracht und zugleich von Neuem betont, dass das innere Keimblatt, allerdings auf späterem Stadium, der Chorda fest anhaftet, so dass häufig keine deutliche Grenze zwischen Darmblatt und Chorda wahrnehmbar ist. Wer aber die Chorda zur Zeit ihrer ersten Entwicklung gesehen und den Vorgang der Mesoblastbildung richtig erkannt hat, wird unbedingt zugeben müssen, dass dieser Zusammenhang eine Erscheinung von geringerer Bedeutung ist. Gleichzeitig giebt dann GÖTTE an, dass zu beiden Seiten der Chorda in dem Entoblast durch Druck der unteren Kante der Segmentplatten (Urwirbelplatten) eine Kontinuitätstrennung des Entoblast erfolge. Die hierauf bezüglichen Bilder sind auch mir aus vielen Serien wohl bekannt und habe ich sie, da sie von großer Wichtigkeit für die HERTWIG'Sche Auffassung sind (s. u.), genau geprüft. Eine wirkliche Kontinuitätstrennung

¹ CALBERLA, Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten, *Morphol. Jahrb.* Bd. III. 1877.

² A. GÖTTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. *Archiv für mikr. Anat.* Bd. XV. p. 180.

des Entoblast anzunehmen sehe ich jedoch keinen Grund, vielmehr scheint mir die Erklärung einfacher, dass die unteren medianen Kanten der Urwirbelplatten an das innere Blatt angepresst erscheinen. Hierdurch verschwindet eine scharfe Grenze der Urwirbelplatten an den besagten Stellen gegen den Entoblast hin, in vielen Schnitten lässt sich aber gleichwohl das innere Keimblatt hier noch deutlich von den Urwirbelplatten abgrenzen. Dasselbe gilt mit Bezug auf die Chorda und den Entoblast. Mit GÖRTE halte auch ich diese Erscheinung, die man eine vorübergehende, stellenweise Einschaltung der Urwirbelplattenkanten in den Entoblast nennen kann, nicht für bedeutsam. Auch hebt GÖRTE hervor, dass diese Erscheinungen, welche erst zur Zeit des schon fertig gebildeten Mesoblast und Entoblast auftreten, mit der Bildung der beiden genannten Keimblätter in keinem Zusammenhange stehen.

Ich komme nun zu dem wichtigen Theil meiner Arbeit, in welchem ich die meinen Resultaten so widersprechenden Angaben O. HERTWIG'S über die Keimblattbildung, speciell die Bildung des Mesoblast, kritisch zu beleuchten habe. Die bekannte Anschauung HERTWIG'S habe ich bereits in meiner ersten Abhandlung kurz geschildert, und ich will hier nunmehr zunächst die Gegensätze präcisiren, welche sich zwischen HERTWIG'S und meiner Ansicht ergeben. Der genannte Autor unterscheidet in der dorsalen Wand der Gastrula mit weitem Blastoporus seitwärts von der Medianlinie drei Blätter, den Ekto-, Meso- und Entoblast s. Taf. V, Fig. 9), in der Medianlinie selbst dagegen ist die Urdarmwand nur zweiblätterig; sie besteht hier nur aus einer mehrschichtigen, linearen Entoblastlage (»Chordaentoblast«) und dem äußeren Blatte. Das mittlere Blatt soll in der Medianlinie fehlen, während das in den seitlichen Theilen vorhandene mittlere Blatt von dem Urmund an dorsal nach aufwärts neben dem Chordaentoblast aus der Wand des Urdarmes in Gestalt paariger Anlagen zwischen Ekto- und Entoblast hineinwächst. Neben dieser paarigen Anlage bildet sich von der ventralen Blastoporuslippe aus eine unpaare Anlage, die seitlich mit den paarigen Anlagen in Verbindung steht. Mit solcher Auffassung kann ich mich, wie aus meinen obigen Mittheilungen hervorgeht, durchaus nicht einverstanden erklären. Es existiren weder dorsale paarige Anlagen noch eine zu diesen in gewissem Gegensatz stehende unpaare ventrale Anlage des Mesoblast. Derselbe stellt vielmehr vom Beginne der Gastrulation eine einheitliche Anlage dar, welche aus ihrer zunächst sphärisch dreieckigen Form in oben beschriebener Weise in eine ringförmige und endlich in eine hohlkugelförmige

sich umbildet. Prüfen wir nun die Angaben HERTWIG's im Einzelnen. Hierbei gehe ich die ganze Beschreibung HERTWIG's, so weit sie für unsere Differenzen von Bedeutung ist, durch, was ich bei der Anerkennung, welche HERTWIG's Untersuchung vielfach gefunden, und im Interesse der Nachuntersuchung von Seiten Anderer für nöthig halte. Im Eingange seiner Mittheilungen (l. c. p. 58) macht HERTWIG mit Recht darauf aufmerksam, dass die Anlage des mittleren Keimblattes schon an Eiern mit weitem kreisförmigen Blastoporus zu bemerken sei und gebührt ihm das Verdienst zuerst deutlich ausgesprochen zu haben, dass die Anlage des Mesoblast schon während der Gastrulation erfolge und von dem Urmund ausgehe. Den beiden auf p. 59 beschriebenen Sagittalschnitten, in welchen HERTWIG dorsal das Fehlen eines mittleren Blattes behauptet, stelle ich die von mir Taf. XII gegebenen Abbildungen¹ gegenüber und wiederhole, dass an dünnen Schnitten auch median drei Blätter deutlich nachweisbar sind, wobei allerdings im Auge zu behalten ist, dass das innere einschichtige Blatt dem mehrschichtigen Mesoblast hier fester anliegt, als in seitlichen Theilen. Diese feste Anlagerung der beiden Blätter in der Mittellinie erhält sich hier und da und mehr oder weniger deutlich bis zur Ausbildung des Medullarrohres (vgl. oben), und sie hat offenbar zur schematischen Auffassung eines Chordaentoblast Veranlassung gegeben.

An Querschnitten glaubte HERTWIG seine Ansicht bestätigt zu finden und führt als Beweis die Fig. 5 Taf. VI an. Ich habe viele Frontal- und Querschnitte zum Vergleich dieser Abbildung herangezogen, muss jedoch behaupten, dass 1) eine so scharfe Grenze zwischen pigmentirten und unpigmentirten Zellen in der Medianebene nicht existirt und 2), wie sich auch aus meinen Abbildungen ergibt, der Entoblast als einschichtige Lage auf diesen und späteren Stadien die dorsale Urdarmwand seitlich und median auskleidet. In der angezogenen Figur HERTWIG's fehlt sogar das Pigment in den an den sogenannten Chordaentoblast angrenzenden Zellen des Darmblattes und tritt erst weiter seitlich wieder auf. Dieses entspricht keineswegs den natürlichen Verhältnissen, es gehen vielmehr die median in Folge ihrer Herkunft von dem Ektoblast stark pigmentirten Zellen, indem ihr Pigment nach der ventralen Seite abnimmt und ihre Dotterelemente größer werden, ohne scharfe Grenze in die Dotterzellen resp. die ventralen Entoblastzellen über. Mit Bezug auf die Frontalschnitte Taf. VI Fig. 4 und 6 (vgl. p. 62 und 63) ist zu bemerken, dass ich mit HERTWIG in so fern übereinstimme, als an der ventralen Blastoporuslippe die Entoblastzellen weiter

¹ In der betreffenden Arbeit betonte und belegte ich, dass die Abbildungen Medianschnitten und nicht seitlichen Schnitten entnommen sind.

nach außen (d. h. bis zu dem freien Rand der Lippe) zu verfolgen sind, als an dem dorsalen und dem seitlichen Theile der Urmundlippe. Ventral findet sich sogar ein deutlicher Übergang der Entoblastzellen in die Zellen der Deckschicht des Ektoblast, womit ich mich gegen die Angabe HERTWIG's wende, »dass der Entoblast an keiner einzigen Stelle direkt in das äußere Keimblatt übergeht« (s. p. 66). Eine derartig scharfe Grenze von unpigmentirten Entoblastzellen gegen die pigmentirten Zellen des Meso- und Ektoblast, wie sie HERTWIG in Fig. 4 und sonst noch abbildet, existirt jedoch in Wirklichkeit nicht. An der naturgetreuen HERTWIG'schen Abbildung Fig. 9, Taf. VI (Frontalschnitt) ist der Unterschied der pigmentirten Entoblastzellen der Medianebene von den pigmentarmen der Seite aus folgendem Grunde auffallend ausgesprochen: Der Pigmentgehalt der Entoblastzellen nimmt, je weiter wir kopfwärts die Zellen verfolgen, mehr und mehr ab sowohl in der Mittellinie, als in den seitlichen Theilen, so dass, je weiter die Entoblastzellen von der dorsalen Urmundlippe entfernt liegen, sie auf diesem Stadium um so weniger Pigment einschließen. In einem Frontalschnitt liegen aber die medianen Zellen der Urmundlippe näher, als die seitlichen Zellen des Entoblast, wesshalb auf solchen Schnitten Bilder auftreten, wie sie von HERTWIG hier und in vielen anderen Fällen abgebildet sind. Bezüglich der Fig. 10 auf Taf. VI (vgl. p. 64) möchte ich bezweifeln, dass ein Medianschnitt vorliegt, denn solche lassen die Verwachsung des äußeren und mittleren Blattes im Primitivstreifen erkennen (vgl. meine frühere Taf. XI, Fig. 9). Die Zellen des Mesoblast leitet HERTWIG in richtiger Weise von dem Ektoblast ab, indem er (p. 67) sagt: »Der Pigmentgehalt ist hier entscheidend und weist uns darauf hin, dass die Mesoblastzellen von den Elementen der animalen Hälfte der Blastula abstammen müssen, und dass nur vom Ektoblast aus eine Anlage neuer Elemente, ein weiteres Hineinwachsen, ausgehen kann. Die pigmentfreien Zellen des Darmentoblast sind hierbei jedenfalls unbetheiligt.« Auf der folgenden Seite jedoch heißt es: »es wachsen nämlich an der dorsalen Seite der Gastrula animale Zellen aus der inneren Wand des Doppelbeckers längs zweier paralleler Linien hervor.« —

Der Untersuchung von Eiern mit engem Blastoporus, die noch keine Anlage der Medullarplatten darbieten, schloss HERTWIG als nächstes Stadium Eier an, an denen die Medullarwülste und Rückenrinne deutlich hervortraten und geht aus seiner Beschreibung hervor, dass er den für die Bildung der Chorda wichtigsten Zeitpunkt in derselben Weise, wie GALBERLA, versäumt hat. Hätten ihm viele Serien von Eiern vorgelegen, die von dem Zeitpunkte an, in welchem der

Dotterpfropf noch als winziger Punkt sichtbar war bis zum ersten Auftreten der Medullarwülste abgetödtet waren, so würde ihm die Bildung der Chorda aus dem Mesoblast, so wie auch der Primitivstreif und der Kopffortsatz gewiss nicht verborgen geblieben sein. Auch wäre ihm die in diese Zeit fallende Entwicklung der Spinalganglien aus dem Ektoblast (s. u.), die er richtig vermuthungsweise auf Grund der auf späteren Entwicklungsstufen erhaltenen Bilder erschloss, nicht entgangen. In seiner Schilderung fortfahrend kommt HERTWIG auf die Bildung der Chorda dorsalis aus dem Chordaentoblast zu sprechen und hebt hervor (p. 78), dass Eier, deren Medullarwülste sich deutlich von der Oberfläche abheben, Querschnitte liefern, »welche uns über die Entwicklung der Chorda in einer sehr klaren und überzeugenden Weise belehren«. Den unbefangenen Leser muss diese Angabe in hohem Grade frappiren, da doch wenige Jahre vorher GÖTTE auf das viel früher liegende Stadium der Chordabildung CALBERLA gegenüber besonders aufmerksam gemacht hatte. So verfiel also HERTWIG demselben Irrthum, der schon CALBERLA zur Aufstellung der Hypothese von der Entwicklung der Wirbelsaite aus dem Entoblast veranlasst hatte. In allen den vielen hierauf Bezug nehmenden Abbildungen HERTWIG's ist, wie auch aus meiner obigen Schilderung hervorgeht, die Entwicklung der Chorda längst abgelaufen. Sie haftet, wie auch GÖTTE schon zugegeben, stellenweise fest dem Entoblast an; an dünnen Schnitten jedoch ist meist ein Unterschied der mehr rechteckigen Entoblastzellen von denen der Chorda zu erkennen. Die ersteren enthalten nun häufig mehr Pigment, als die Chordazellen (vgl. auch einige Abbildungen bei HERTWIG) und heben sich auch auf diese Weise scharf von der Chorda ab. Einen großen Werth legt HERTWIG ferner auf die auch GÖTTE bekannten Stellen, an welchen seitlich von der Chordaanlage ein zeitweiliger Zusammenhang einer kleinen Stelle des unteren Randes oder der unteren Kante der Urwirbelplatten mit dem Darmblatt stattfindet. Diese Stellen, deren Vorhandensein ich sowohl bezüglich der Verwachsung von Urwirbelplatten und Entoblast, als auch hinsichtlich der dort vorhandenen Furchen, die HERTWIG mit einem Stern bezeichnet, und der häufig typischen Gruppierung der Entoblastzellen bestätige, habe ich schon oben mit GÖTTE als eine nebensächliche Erscheinung bezeichnet. Sie ist in Parallele zu stellen mit der stellenweisen Verwachsung von Chorda und Entoblast. Beide Befunde werden irgend wie aus mechanischen Druckverhältnissen zu erklären sein, für die Bildung der Chorda und des mittleren Keimblattes kann ich ihnen jedoch keine Bedeutung beimessen. Chordaentwicklung und Mesoblastbildung sind auf diesem Stadium abgeschlossen; auf die betreffenden Furchen darf also kein Gewicht bezüglich der Mesoblastbildung gelegt

werden. Überall jedoch, wo Zellenblätter sich sekundär an einander lagern, ist eine gelegentliche Aufnahme von einzelnen Zellen des einen Blattes in das andere ermöglicht und kann ich in der That es für möglich halten, dass an den Stellen, wo die Urwirbelplatten neben der Chorda beiderseits mit dem Entoblast sekundär nach Ablauf der Mesoblastbildung in schmaler Linie verwachsen, einzelne Zellen aus dem Darmblatt in das Mittelblatt übergehen. Hierin kann man, wenn man will, phylogenetisch einen letzten verwischten Anklang an die Entwicklung bei Amphioxus erblicken, es steht aber diese Verwachsungs- und vielleicht ganz minimale nachträgliche Bildungszone für den Mesoblast in gar keinem Verhältnis zu dem so ausgedehnten Zusammenhang des Mesoblast mit dem Ektoblast in ringförmiger Zone an den Urmundlippen und in linearer, breiter Ausdehnung im Primitivstreifen.

Weiter gehend (p. 76) bemerke ich, dass die Abbildung Taf. VII, Fig. 6 im Wesentlichen naturgetreu ist und, wie ich häufig beobachten konnte, den an den seitlichen Theilen der Urmundlippe stattfindenden Übergang der Zellen der Deckschicht des äußeren Blattes in die Entoblastzellen zeigt. HERTWIG sagt selbst, man könnte sich zu dieser Auffassung verleiten lassen — man überzeugt sich im Gegentheil leicht, dass diese Auffassung die richtige ist und die Annahme HERTWIG's, dass von den mit einem Stern bezeichneten Stellen die Bildung des Mesoblast ausgehe, eine erzwungene ist. Die vorn gelegene Gegend, an welcher der Mesoblast eine Zeit lang fehlt, hat HERTWIG p. 77 richtig erkannt.

In dem Kapitel »Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus« finden wir wieder die Angabe, dass Schnitte durch die Gegend des Blastoporus von Eiern, deren Medullarwülste sich erheben, jetzt Bilder liefern, »die uns auf das deutlichste und viel besser, als auf früheren Stadien den Zusammenhang des mittleren mit den beiden primären Keimblättern konstatiren lassen« (p. 86), wobei zunächst die schon mehrfach von mir hervorgehobene Thatsache zu berücksichtigen ist, dass die Mesoblastbildung bereits ihren Abschluss gefunden hat. Zum Beweise werden von HERTWIG Abbildungen gegeben, denen ich nicht beistimmen kann. Nach HERTWIG ist »die innere Fläche der Urmundlippe eine Strecke weit zu beiden Seiten des Spaltes vom Darmdrüsenblatt nicht überzogen«. Das innere Blatt bildet da, wo es an die Urmundlippe anstößt, einen wohl ausgeprägten lippenartigen Vorsprung, »die Entoblastlippe«. Die Zellen des Darmblattes sollen hier unmittelbar in die angrenzende Schicht des Mesoblast übergehen. An meinen zahlreichen Frontalschnitten beobachtete auch ich deutlich diese Entoblastlippe sowie auch den kleinen Spalt, welcher dieselbe nach außen begrenzt, doch geht, besonders deutlich an hinreichend dünnen Schnitten, wie auch auf frü-

heren Stadien, die Deckschicht in das innere Blatt kontinuierlich über, und findet sonach hier kein Zusammenhang von mittlerem Blatt und innerem Keimblatt statt. Die von HERTWIG beschriebene Entoblastlippe steht in keinem genetischen Verhältnis zu dem Mesoblast, hat vielmehr eine ganz andere Bedeutung. Es bildet nämlich, wenn der Urmund schlitzförmige Form gewonnen hat, in gewisser Entfernung von dem ventralen und seitlichen Innenrand der Urmundlippe der Entoblast eine hufeisenförmige Falte »die Entoblastlippe«. Die Ränder dieser Falte (s. HERTWIG's Taf. VII, Fig. 12 *El* und Taf. VIII, Fig. 4) verwachsen, wie sich an Frontalserien gut verfolgen lässt, indem sie sich nähern, mit einander, so dass, wenn man eine Sonde in den hinteren Theil des spaltförmigen Urmundes einführen würde, man auf eine innen quer über dem Schlitz ausgespannte Verschlussplatte stoßen würde (vgl. z. B. HERTWIG Taf. VII, Fig. 14, wo die Verwachsung der Entoblastlippe schon eingetreten ist; der Schnitt liegt weit ventralwärts, wo die Verwachsung beginnt). Wenn die Falte sich erhebt und ihre Ränder sich zur Verwachsung über die Urmundlippen an einander schließen, kommt naturgemäß ein hufeisenförmiger Spalt zu Stande, welcher die Falte von der Innenfläche der Urmundlippe trennt. Dieser Spalt ist für die Entwicklung des mittleren Blattes ohne Belang, und ist auch die Lippenbildung nach dem beschriebenen Verhalten für das richtige Verständnis der Mesoblastentwicklung beim Frösch nicht »von maßgebender Bedeutung«.

In anderer Beziehung kann ich eine mehr gelegentliche Angabe HERTWIG's bestätigen und erweitern. Dieselbe betrifft die Entwicklung der Spinalganglien. An Querschnitten von Embryonen mit deutlich erhobenen Medullarwülsten fand HERTWIG seitlich von der Medullarplatte Zellanhäufungen im Ektoblast von ovaler Gesamtförmigkeit, die durch einen Spalt von der Medullarplatte getrennt waren (s. Taf. VII, Fig. 9 und 10, Taf. VIII, Fig. 11). Er hob zugleich hervor, dass diese Bilder in hohem Grade an die Abbildungen von HIS¹ beim Hühnchen erinnerten. Indem ich die Bildung der Ganglien bei *Rana* an meinen Serien vom Beginne an verfolgte, konnte ich mich leicht überzeugen, dass sie aus den peripheren Theilen der Medullarplatte hervorgehen, doch muss ich mich für jetzt auf wenige Abbildungen beschränken. An Embryonen, deren Chorda sich im Primitivstreifen eben abzuschneiden beginnt, ist die Medullarplatte bekanntlich bogenförmig mit im Bereich des Kopfes gelegener Umbiegungsstelle (vgl. den mittleren Querschnitt Fig. 11 und den des Kopftheiles Fig. 10). Schon zu diesem

¹ W. HIS, Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1879.

Zeitpunkt der noch nicht erhobenen Medullarwülste unterscheiden sich die von der Mittellinie am weitesten entfernt gelegenen Zellen der Medullaranlage durch ihre rundliche Gestalt von den medianwärts befindlichen, deren Form polygonal und cylindrisch ist. Diese äußeren und zugleich lockerer gefügten Zellen der Medullarplatte bilden die strangförmige Anlage der Ganglien. Mit Ausbildung der Medullarrinne rücken die medianwärts in der Medullarplatte gelegenen Zellen nach der Mitte zusammen und schnüren sich dann die äußeren, rundlichen Zellenstränge bei gleichzeitiger Erhebung der Ränder der medianen Platte von der letzteren allmählich ab. Der First der Medullarwülste entsteht von der in Fig. 44 mit x bezeichneten Stelle aus. In Fig. 45 habe ich einen Schnitt abgebildet, in welchem man die Rückenrinne wohl ausgebildet erblickt; auf der linken Seite des Schnittes ist die Ganglienanlage schon durch eine von der Mesoblastseite her eindringende Spalte von der Medullarplatte in engerem Sinne abgetrennt, hängt jedoch oben noch mit derselben zusammen; rechts ist letzterer Zusammenhang noch ein vollkommener, doch ist die Anlage bereits von dem äußeren Blatte zum Theil abgelöst.

Schlussbemerkungen.

Die Resultate der voranstehenden Arbeit fasse ich kurz in folgenden Sätzen zusammen:

1) Bei *Rana temporaria* existirt keine zweiblättrige Gastrula und findet bei der durch Einstülpung vor sich gehenden Darmbildung gleichzeitig die Anlage des mittleren und des inneren Keimblattes statt.

2) Das mittlere Blatt, so wie die dorsale Urdarmwand entstehen aus dem Ektoblast und gehen an der dorsalen Urmundlippe alle drei Blätter in einander über; in den seitlichen und ventralen Theilen des Blastoporus setzt sich die Deckschicht des äußeren Keimblattes mit besonderer Klarheit in den Entoblast, die Grundsicht des Ektoblast ohne Unterbrechung in den Mesoblast fort.

3) Gegen Ende der Einstülpung wächst die an der dorsalen Lippe stattfindende Verschmelzung von äußerem und mittlerem Blatt in der Richtung der dorsalen Mittellinie in eine lineare nach vorn hin aus und entsteht so der Primitivstreifen des Frosembryo. Nach vorn von demselben bildet sich als erste Anlage der Chorda eine Verdickung des Mittelblattes, der Kopffortsatz.

4) Die Chorda dorsalis stammt in ihrer ganzen Länge von dem Mesoblast ab.

5) Die Spinalganglien bilden sich aus den peripheren Theilen der Medullarplatte.

6) Bei *Rana* existieren keine »paarigen Anlagen« des mittleren Keimblattes, so wie auch kein »Chordaentoblast« im Sinne O. HERTWIG's; folglich trifft die Cöломtheorie für die Anuren nicht zu.

7) Wir sind noch lange nicht bei einer einheitlichen Auffassung der Blätterbildung angelangt. Festina lente!

Würzburg, im Mai 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII und XXIX.

Bezeichnungen:

<i>ek</i> , Ektoblast;	<i>prst</i> , Primitivstreif;
<i>ms</i> , Mesoblast;	<i>mp</i> , Medullarplatte;
<i>en</i> , Entoblast;	<i>kf</i> , Kopffortsatz des Primitivstreifs;
<i>ud</i> , Urdarm;	<i>ch</i> , Chorda;
<i>bh</i> , Blastulhöhle;	<i>spgl</i> , Spinalganglienanlage;
<i>pr</i> , Primitivrinne;	<i>mr</i> , Medullarrinne.

Den Abbildungen der Querschnitte sind kleine Schemata von Sagittalschnitten beigefügt. In diesen ist die Schnittrichtung durch Linien angegeben, welche dieselben Zahlen tragen, wie die entsprechenden Figuren der Querschnitte. Die Übergangsstelle der pigmentirten Zellen in die Dotterzellen (»Randzone«) ist durch Sternchen bezeichnet.

Fig. 1. Querschnitt der Mitte eines Eies mit spaltförmigem Urdarm; die dorsale Urdarmwand besteht aus Ekto-, Meso- und Entoblast. Vergr. 40.

Fig. 2. Querschnitt der Mitte eines Eies mit beginnender Urdarmerweiterung.

Fig. 3. Mehr nach dem Urmund zu gelegener Querschnitt desselben Eies.

Fig. 4. Mittlerer Querschnitt eines weiter vorgeschrittenen Stadiums. Abplattung der Entoblastzellen.

Fig. 4a. Ein dem in Fig. 4 abgebildeten Schnitt benachbarter bei stärkerer Vergrößerung. Man sieht die drei Keimblätter in der dorsalen Urdarmwand.

Fig. 5—7. Querschnitte der Primitivrinne und des Primitivstreifens, in welchem eine Verwachsung von Meso- und Ektoblast stattfindet.

Fig. 5a. Stärkere Vergrößerung des Schnittes 5.

Fig. 8. Querschnitt des Kopffortsatzes im Mesoblast. Erste Anlage der Chorda vor dem Primitivstreif.

Fig. 9—12. Reihe von Querschnitten eines Eies vom Ende der Gastrulation mit ausgebildetem Meso- und Entoblast. Das mittlere Blatt hat die Form einer Hohlkugel mit zwei Öffnungen. Die eine, in den Schnitten nicht sichtbare liegt im Blastoporus, die andere stellt die ventral vor dem Kopf gelegene mesoblastfreie Stelle dar (s. Fig. 10). Im Primitivstreif hat sich die Chorda aus dem Mittelblatt zu differenzieren begonnen.

Fig. 12a. Entwicklung der Chorda an der Stelle des vorherigen Primitivstreifs. Der Entoblast war in diesem Schnitt nicht scharf gegen die Chorda abzugrenzen.

Fig. 13. Querschnitt der Mitte eines Eies mit flacher Rückenrinne. Die von der Medianebene am entferntesten liegenden, rundlichen Zellen der Medullarplatte stellen die Spinalganglienanlage dar.

Fig. 13a. Ein der Fig. 13 benachbarter Schnitt bei starker Vergrößerung mit Chordaanlage und von dieser deutlich trennbarem Entoblast.

Fig. 14. Anlage der Chorda im Mesoblast im Bereich des Kopfes (Frontalschnitt). Weite Medullarrinne.

Fig. 15. Anlage der Spinalganglien in der Kopfgegend (Frontalschnitt). Rechts hängt die Anlage noch mit der Medullarplatte in breiter Ausdehnung zusammen, links ist schon theilweise Abschnürung eingetreten.

Fig. 4.

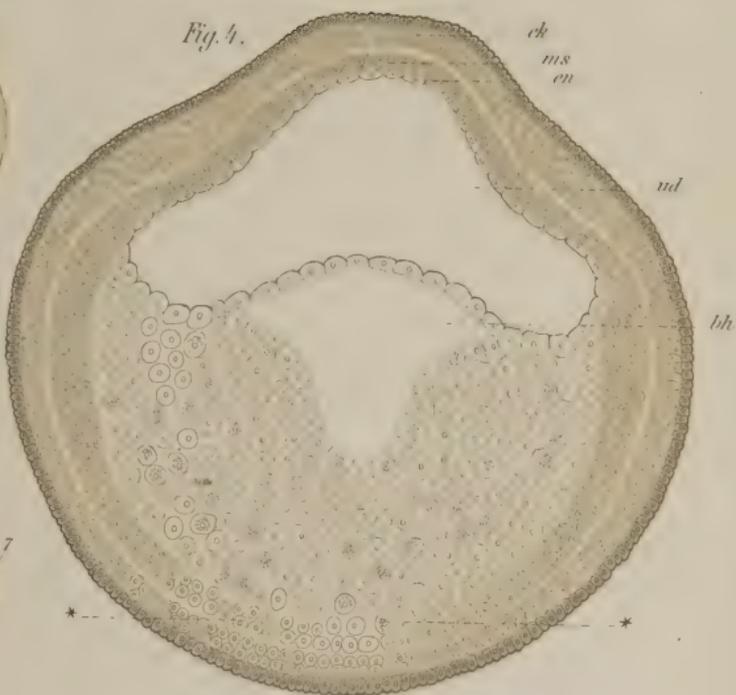


Fig. 5.

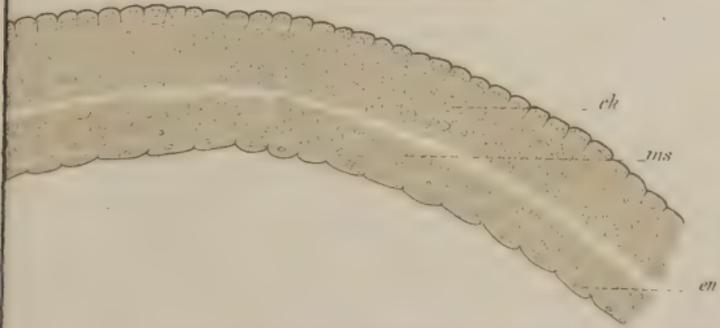
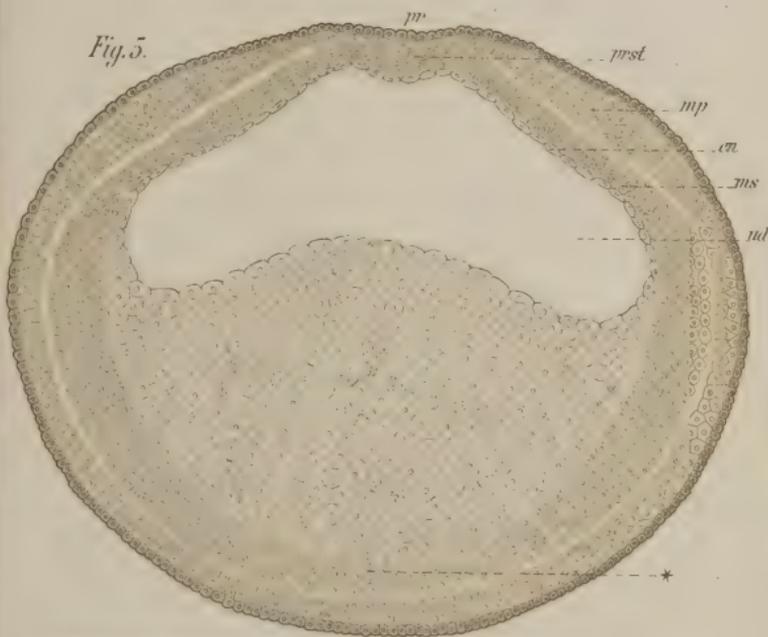




Fig. 13.

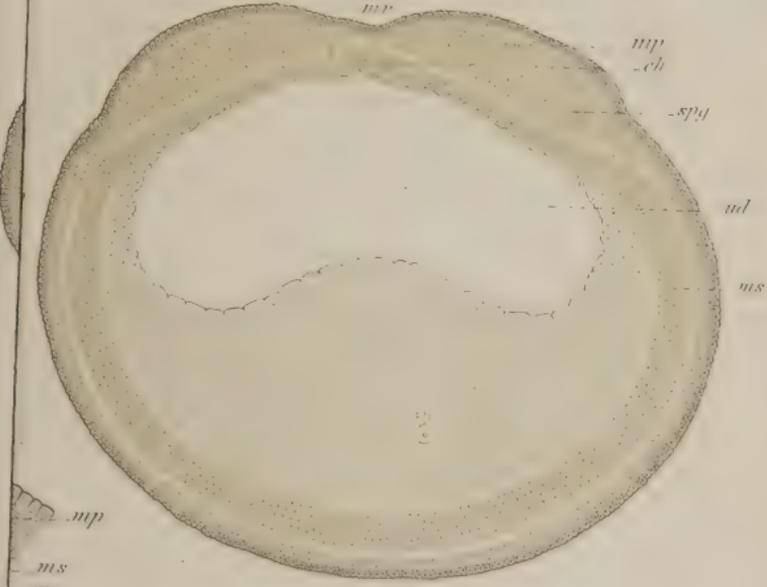


Fig. 15.

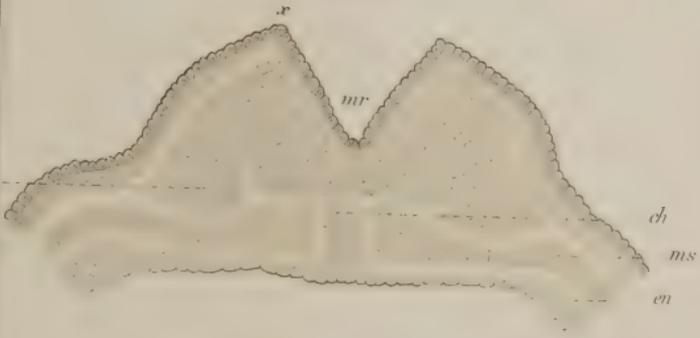


Fig. 14.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Schultze Oskar

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. 325-352](#)