© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere.

Nach Beobachtungen an Selachiern, Knochenfischen und Vögeln, vergleichend dargestellt.

Von

Dr. **Daniel Schwarz** (Barr im Elsass).

Mit Tafel XII—XIV und 9 Holzschnitten.

I. Torpedo ocellata.

Wenn man zu einem Verständnis der Vorgänge am Hinterende der Wirbelthierembryonen gelangen will, ist es unerlässlich die Verhältnisse der Selachier in Betracht zu ziehen. Die bezüglichen Beobachtungen Balfour's sind durchweg richtig, sollen aber durch die folgende Darstellung[1] noch in einiger Beziehung ergänzt werden.

Betrachten wir zunächst das Oberflächenbild einer Keimscheibe, wie es Fig. 1 zeigt, so bemerken wir innerhalb der Keimscheibe einen erhabenen Streif, welcher die Embryonalanlage vorstellt. Dieselbe reicht ungefähr von der Mitte der Keimscheibe bis zum Rande und lässt deutlich die beiden Medullarwülste mit zwischenliegender offener Medullarfurche unterscheiden. Der Wulst, welcher den Rand der Keimscheibe bildet — Randwulst — erzeugt am Hinterende der Embryonalanlage zwei seitliche Anschwellungen, welche ich im Anschluss an Balfour (Nr. 2 und 3) Schwanzanschwellungen nenne. His (Nr. 22) bezeichnet sie als Randbeugen. Durch Vergleich ergiebt sich, dass der Embryo etwas älter ist als das Stadium *D* Balfour's.

Wenn man ein solches Stadium von vorn nach hinten in Querschnitte zerlegt (Fig. 2—6), so ergiebt sich Folgendes: Die Embryonal-

[1] Für die Beobachtungen an Torpedo ocellata wurden mir zahlreiche Schnittserien von Herrn Dr. Beard in Freiburg im Br. in liberalster Weise zur Verfügung gestellt. Ich gestatte mir an dieser Stelle Herrn Dr. Beard meinen besten Dank auszusprechen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anlage ragt in der Mitte des Rumpfes als breite Leiste über die Fläche der Keimscheibe hervor (Fig. 2). Auf der Oberseite der Leiste ist das Ektoderm zur Medullarplatte verdickt, welche zu einer flachen Furche eingesunken ist. Unter der Medullarplatte liegen in der Mitte die Chorda, seitlich rechts und links die Mesodermstreifen. Das Entoderm ist in der Mitte emporgewölbt, so dass eine Höhle entsteht (Darmhöhle). Beim Fortschreiten nach hinten (Fig. 3) finden wir die Embryonalanlage etwas abgeplattet, und da die Schnittrichtung ein wenig schräg fiel, so ist rechts der verdickte Randwulst zu sehen. Hier ist, wie überhaupt im ganzen Randwulst, das Mesoderm seitlich mit dem Entoderm in kontinuirlichem Zusammenhang. Die Stelle kennzeichnet sich durch eine kleine Einkerbung des Entoderms und ist mit einem Sternchen bezeichnet. Die Chorda sinkt bereits in das Entoderm ein, mit welchem sie weiter hinten (Fig. 4) verschmilzt. Ebendort ist auch das Entoderm rinnenförmig nach oben ausgebuchtet. Der verdickte Randwulst rechts, sowie der Zusammenhang des Mesoderms und Entoderms gleichen den Verhältnissen von vorhin. Dicht vor dem Prostoma zeigt der etwas schräge Querschnitt Fig. 5 links den Randwulst, rechts die eine Schwanzanschwellung, an deren Unterseite das Mesoderm breit mit dem Entoderm zusammenhängt. In der Mitte sind Ektoderm und Entoderm unter Schwund der Chorda verschmolzen, so dass der Grund der Medullarfurche und der Darmhöhle einander sehr genähert sind. Wenige Schnitte weiter (Fig. 6) sind beide zusammengeflossen, so dass der Querschnitt die getrennten Schwanzanschwellungen zeigt. Diese Übergangsstelle der Medullarfurche in den Urdarm ist der vorderste Abschnitt des Prostoma und kann schon als rinnenförmiger Canalis neurentericus bezeichnet werden. Weiter rückwärts ist in den Schwanzanschwellungen das Mesoderm mit dem Ektoderm und Entoderm allseitig verbunden.

Geht man zu einem älteren Stadium über, von welchem Fig. 7 das Oberflächenbild[1] darstellt, und welches etwa dem Stadium *F* Balfour's entspricht, so ergiebt sich als Fortschritt in der Entwicklung eine Verlängerung der Embryonalanlage und Wachsthum des Hinterendes über die Keimscheibe hinaus. Die Medullarwülste haben sich bis gegen das Hinterende hin geschlossen, und hier geht die noch offene Medullarfurche in den rinnenförmigen Canalis neurentericus über.

Querschnitte dieses Stadiums (Fig. 8—14) in der Richtung von vorn nach hinten zeigen Folgendes: Die Embryonalanlage hat sich im mittleren Rumpftheil durch Wölbung der Darmwand noch stärker

[1] Vergleiche die Oberflächenbilder von Pristiurus bei His (Nr. 22, Fig. 5, 6, 7).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erhoben. An der Dotteroberfläche beginnen die Falten des Darmblattes sich einander medianwärts zu nähern (Fig. 8). Weiter nach hinten (Fig. 9) treten die Falten wieder etwas zurück und wir gewahren die Stelle des erwähnten seitlichen Zusammenhanges von Entoderm und Mesoderm. Die Urdarmhöhle ist noch immer sehr hoch und erscheint auch auf den folgenden Schnitten wie eine tiefe Furche (Fig. 10), indem die mit dem Embryo hervorwachsenden seitlichen Randwülste sich nach unten beugen. Das Hinterende der Chorda verhält sich genau so zu Entoderm und Ektoderm (Fig. 10, 11, 12) wie im vorigen Stadium; auch geht die im Hinterende noch offene Medullarfurche in gleicher Weise wie früher in die Darmhöhle als rinnenförmiger Canalis neurentericus über (Fig. 13). In den Schwanzanschwellungen ist wieder die Verschmelzung von Mesoderm und Entoderm zu beobachten.

Der nächst ältere in Querschnitte von vorn nach hinten zerlegte Embryo Fig. 15—22, ungefähr das Stadium *G* Balfour's, zeigt folgendes Verhalten: Der Verschluss des Medullarrohres ist jetzt bis zum Hinterende erfolgt. Der vordere Theil der Darmfurche (Fig. 15 und 16) ist noch ein wenig geöffnet, während der hintere Theil geschlossen ist. Es ergiebt sich daraus, dass der Process, durch welchen die Darmfurche zum Darmrohr geschlossen wird, von hinten nach vorn fortschreitet. Fig. 17 trifft die Stelle, wo sich gerade der Darm unten vom Ektoderm loslöst. In Folge des Verschlusses von Medullar- und Darmrohr am Hinterende des Embryo ist der rinnenförmige Canalis neurentericus in einen geschlossenen Kanal übergegangen (vgl. Schema *I*). Die das Hinterende der Mesodermstreifen bildenden Zellmassen der Schwanzanschwellungen sind hinter und unter dem Kanal zu einer Masse zusammengeflossen (Fig. 20, 21, 22) und mit der ventralen Wand des Kanals verschmolzen (vgl. Fig. 14 des vorigen Stadiums). Der Kanal zieht von der Schwanzspitze, wo noch auf Querschnitten ein Lumen des Medullarrohres sichtbar ist (Fig. 22), schräg nach vorn unten. Der Zusammenhang des Mesoderms mit dem Entoderm hört dicht vor dem Canalis neurentericus auf, so dass daselbst (Fig. 19) die beiden Mesodermstreifen und das Darmrohr seitlich und unten deutlich geschieden sind. Nach oben zeigt das Darmrohr vor dem Kanal dieselben Beziehungen zur Chorda wie in den früheren Stadien. Weiter nach vorn im Rumpftheil rückt das Entoderm von der Chorda ab, wobei es unter derselben den subchordalen Strang zurücklässt (Fig. 15, 16). Dieser entsteht als eine schmale dünne Leiste des Entoderms, welche sich allmählich von vorn nach hinten abtrennt.

Auf der Schnittserie Fig. 23—26 (von vorn nach hinten) eines älteren Embryo, welcher einem Stadium zwischen *H* und *I* Balfour's

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

entspricht, sehen wir, dass sich im hinteren freien Rumpftheil vor dem Canalis neurentericus zwei Leibeshöhlen angelegt haben, welche aber nach unten noch nicht zur Vereinigung gekommen sind (Fig. 23, 24). Das Darmrohr wird an einer Stelle (Fig. 25), welche durch Vergleich mit dem noch älteren Stadium, Schnittserie Fig. 27—34, als die des zukünftigen Afters interpretirt werden muss, bedeutend höher und breiter und berührt das Ektoderm. Obgleich das Darmrohr früher im ganzen hinteren Theile des Embryo ventralwärts geöffnet war, und sich in einer Naht geschlossen hat, und obgleich der After an einer Stelle dieser Naht entsteht, kommt er doch nicht durch Offenbleiben zu Stande, sondern er bricht sekundär durch, nachdem vorher das Darmblatt sich durchweg deutlich vom Ektoderm gesondert hatte.

Im hinteren Rumpftheil des weiter entwickelten Embryo Fig. 27 bis 34 haben sich die beiden Leibeshöhlen unter dem Darm vereinigt (Fig. 27), sind aber in der Gegend des Afters (Fig. 28, 29), wo die Darmwand mit der ventralen Leibeswand in Verbindung tritt, wieder getrennt. Weiter nach hinten (Fig. 31, 32) sind die Höhlen vollständig verschwunden. Unmittelbar hinter der Gegend des Afters ist das Darmrohr beträchtlich erweitert und sein unterer Theil vorwärts in ein Divertikel umgebildet, welches das Ektoderm berührt. An der Berührungsstelle entsteht der After (Fig. 28). Der postanale Darm verschmälert sich hinter der eben erwähnten Erweiterung in hohem Grade (Fig. 31, 32), erweitert sich aber dann wieder unmittelbar vor dem Canalis neurentericus zu einer Blase (Terminal vesicle Balfour's, Nr. 2, p. 219). Diese wurde schon von Balfour der Kupffer'schen Höhle, d. i. dem Schwanzbläschen der Teleostier homolog gesetzt, worauf ich später noch zurückkomme. Obgleich das Mesoderm sich rückwärts vom Darmblatt abspaltet, so zeigt die Zellmasse der vereinigten Schwanzanschwellungen, welche früher die hintere und ventrale Wand des Canalis neurentericus bildete und mit dieser verschmolzen war, jetzt dieselben Beziehungen schon zu der vor dem Kanal gelegenen blasigen Erweiterung (Fig. 33). Es folgt daraus, dass der ursprüngliche Canalis neurentericus in den Schwanzdarm übergegangen ist (vgl. nebenst. Schema *I* und *II*).

Ich habe die Vorgänge am Hinterende in späteren Stadien nicht mehr verfolgt. Balfour (Nr. 2, p. 220) sah, dass beim weiteren Auswachsen des Schwanzes der postanale Darm sich noch mehr verdünnt, solid wird und schließlich durchreißt; dass dann der Canalis neurentericus verschwindet und der ganze postanale Darm verloren geht. Diese Vorgänge fallen in die Stadien *K* und *L*.

Schließlich muss ich noch die für die Vergleichung wichtigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorgänge erwähnen (Balfour, Nr. 2, p. 81), durch welche nach der Bildung des Schwanzendes des Embryo der Dotterblastoporus zum Verschluss kommt. Der Rand des Blastoderms legt sich hinter der Ansatzstelle des Embryo von den Seiten her median zu einer Naht zusammen, und hierdurch, sowie auch durch allseitige Kontraktion des Blastodermrandes wird allmählich das Dotterloch verschlossen. Die Vorgänge verlaufen so, dass man sich denken kann, die Nahtbildung, welche vom Medullarrohr ausgeht, laufe um den Canalis neurentericus herum

I. II.

nach der Ventralseite des Schwanzes, schreite hier in der Verschlussnaht der Darmrinne nach vorn weiter bis zu der Stelle, wo der Embryo sich an die Keimscheibe ansetzt; von hier aus geht dann derselbe Process auch auf die Blastodermränder über, welche sich ebenfalls median vereinigen.

II. Teleostier.

1) Lachs.

Als Ausgangspunkt für die Beschreibung und Aufsuchung der morphologischen Beziehungen des Schwanzendes der Teleostier wähle ich den Medianschnitt eines Lachsembryo vor Schluss des Blastoporus (Fig. 35). Die Keimscheibe ist etwas mehr als $^3/_4$ umwachsen, das Schwanzende der Embryonalanlage — Öllacher's Schwanzknospe (Nr. 44) — hebt sich knopfförmig von der Keimscheibe ab, Medullarrohr, Chorda und Darmblatt sind gesondert und gehen nach hinten in die indifferente Zellmasse der Öllacher'schen Schwanzknospe auf. Innerhalb des Darmblattes unter dem Ende der Chorda liegt die Kupffer'sche Höhle.

Verfolgt man die Querschnitte dieses Stadiums (Fig. 36—38) von vorn her kommend, so sieht man, wie die ganze Embryonalanlage sich tief in den Dotter eindrückt. Eine kleine Strecke vor der Öllacher-schen Schwanzknospe (Fig. 36) ist das solide Medullarrohr, unter demselben die unterhalb flach konvexe Chorda, und unter dieser und etwas seitlich das anstoßende merklich verdickte mehrschichtige Darmblatt zu beobachten. Seitlich liegen die dicken Mesodermplatten. Weiter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach hinten (Fig. 37) tritt im verdickten Darmblatt ein Lumen auf, das die Kupffer'sche Höhle repräsentirt. Sie ist seitlich und oben durch ein aus Cylinderzellen bestehendes Epithel begrenzt. Die Chorda verschmilzt am Hinterende der Kupffer'schen Höhle (Fig. 38) mit dem Epithel derselben und dann mit dem Medullarrohr (vgl. Öllacher, Nr. 44, Fig. 11, Taf. III). Sie steht hier auch nach unten hin an beiden Seiten mit dem Mesoderm in Verbindung. Die Zellmasse der nun folgenden Öllacher'schen Schwanzknospe, in welcher noch eine kurze Strecke weit die Medullarplatte unterschieden werden kann, zeigt namentlich in noch früheren Stadien deutlich jene koncentrische Anordnung, welche Öllacher veranlasst hat von einem Achsenstrang zu reden.

Betrachten wir ein Stadium unmittelbar nach Schluss des Blastoporus (Medianschnitt Fig. 39), so sehen wir, wie am Hinterende des Embryo eine abgerundete indifferente Zellmasse über den Dotter hervorzuwachsen beginnt. Dieses Zellmaterial setzt sich zusammen aus solchem vom zusammengezogenen Randwulst her wie aus dem der früheren Öllacher'schen Schwanzknospe. Es repräsentirt die definitive Schwanzknospe. Die Kupffer'sche Höhle ist im Schwunde begriffen.

Querschnitte dieses Stadiums Fig. 40—43 zeigen, dass kurz vor der definitiven Schwanzknospe das Darmblatt sich von der Seite her median zu einer mittleren Partie zusammenzieht, welche die Anlage des postanalen Darmabschnittes (Fig. 40 *pd*) darstellt. Weiter hinten (Fig. 41, 42) verschmilzt der Schwanzdarm lateralwärts mit dem Mesoderm. Gleichzeitig tritt ein Lumen, die Kupffer'sche Höhle, im Schwanzdarm auf und die Chorda verliert ihre deutliche Abgrenzung nach unten sowie etwas weiter hinten nach oben gegen das Medullarrohr. Dieses lässt sich in der Masse der definitiven Schwanzknospe, welche nach hinten folgt, noch mehrere Schnitte weit verfolgen (Fig. 43), wobei es immer weniger tief in die Schwanzknospe eindringt und ventralwärts mit derselben verschmolzen ist. Besonders muss hervorgehoben werden, dass unterhalb der Kupffer'schen Höhle Entoderm und Mesoderm vereinigt sind, und dass die Chorda über der Kupffer'schen Höhle zuerst mit dem Entoderm und dann mit dem Medullarrohr verschmilzt. Es erinnern diese Verhältnisse an die ganz entsprechenden der Selachier unmittelbar vor dem Canalis neurentericus. Wäre die Anlage des Medullarrohres hohl, so würde ein offener Kanal entstehen können, welcher in die Kupffer'sche Blase genau so einmünden würde wie der Canalis neurentericus der Selachier in die Schwanzblase, d. i. die hinterste direkt vor dem Kanal gelegene Erweiterung des postanalen Darmes.

In einem etwas älteren Stadium (Fig. 44—46), wenn bereits ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kleiner, frei hervorstehender Schwanz existirt, befindet sich am Schwanzende noch die indifferente Zellmasse (Fig. 46), in welche von vorn her Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm eintreten (Fig. 44). Dabei verschmilzt der Schwanzdarm ventral mit der Zellmasse des Schwanzes und etwas weiter hinten dorsal mit der Chorda und diese schließlich mit dem Medullarrohr und seitlichen Mesoderm. Das Medullarrohr lässt sich wie früher noch mehrere Schnitte weit verfolgen. Die Kupffer'sche Höhle ist verschwunden. Das spätere Schicksal des Schwanzdarmes ist dasselbe wie bei den Selachiern. Der Schwanzdarm atrophirt von vorn her, so dass man ihn unmittelbar hinter dem After nicht mehr erkennt, während er am Schwanzende noch deutlich zu sehen ist und die eben geschilderten Verhältnisse zeigt. Der Schwanzdarm, welcher für die morphologische Auffassung des Schwanzes von großer Bedeutung ist, wurde nebst seinem Achsenstrang schon von Goette (Nr. 14, p. 775, 270) bei Forellenembryonen wie bei der Unke konstatirt (p. 231).

Bezüglich der Kupffer'schen Höhle beim Lachs, welche ich an vielen Schnittserien beobachtete, möchte ich noch Folgendes bemerken: Als erste Anlage der Kupffer'schen Höhle deute ich eine eigenthümliche nicht weiter zu beschreibende Gruppirung von Zellen in jener Zellmasse, welche unter dem Öllacher'schen Achsenstrang am vorderen Ende der Öllacher'schen Schwanzknospe gelegen ist. Das Blastoderm hat in dieser Zeit den Dotter ungefähr zur Hälfte umwachsen. Etwas vor Schluss des Blastoporus ist die Höhle am besten entwickelt und ihre Zugehörigkeit zum Schwanzdarm unschwer zu erweisen. Ihre Gestalt ist nicht immer ganz dieselbe, doch erscheint sie im Allgemeinen median von hinten her und durch die Chorda von oben her etwas eingedrückt, so dass sie zwei laterale nach hinten oben gehende Zipfel besitzt. Ich habe nicht beobachtet, dass die Kupffer'sche Höhle zu irgend einer Zeit oder an irgend einer Stelle auf die Dotterseite sich öffnet. Im Dotter unter der Kupffer'schen Höhle liegen immer einige Dotterkerne, welche aber mit den die Höhle nach unten begrenzenden Zellen nichts zu thun haben. Bald nach Schluss des Blastoporus verschwindet das Lumen der Kupffer'schen Höhle. Sie wird von den Seiten und unten her durch die indifferente Zellmasse des Schwanzes, in welche auch diejenige des zusammengezogenen Randwulstes einging, scheinbar verdrängt.

2) Hecht.

Beim Hecht habe ich die Verhältnisse der Kupffer'schen Höhle gleichfalls verfolgt und eine weitgehende Übereinstimmung mit den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Befunden beim Lachs konstatirt. Sie ist auf den Schnitten leicht und deutlich zu sehen im Stadium kurz nach Schluss des Blastoporus. Sie erscheint im Allgemeinen sehr niedrig und breit und oben und seitlich von einem deutlichen Cylinderepithel begrenzt (Fig. 47). Der solide Schwanzdarm nimmt gegen die Kupffer'sche Höhle hin an Höhe und Breite zu und setzt sich seitlich als einschichtiges Entoderm unter den beiden Mesodermstreifen fort. Innerhalb der medianen Entodermverdickung kommt dann gegen das Ende der Chorda hin die oben beschriebene Kupffer'sche Höhle zu liegen. Mit ihrer hinteren oberen Wand verschmilzt die Chorda, welche sich dann auch nicht mehr gegen das Medullarrohr abgrenzen lässt. Seitlich verschmilzt das Epithel der Kupffer'schen Höhle sowie das seitliche Entoderm mit den Mesodermstreifen; hinter der Kupffer'schen Höhle folgt die indifferente Zellmasse des Schwanzes. In dieser prägt sich noch einige Schnitte weit das Medullarrohr deutlich aus und ist ventral mit derselben verschmolzen. Die bereits definitive Schwanzknospe hat sich noch nicht frei über den Dotter erhoben.

Ein früheres Stadium kurz vor Schluss des Blastoporus zeigen Fig 48—52. Von vorn her kommend unterscheidet man Medullarrohr, Chorda, Mesodermstreifen und Entoderm mit Schwanzdarmanlage. Fig. 48 zeigt die Kupffer'sche Höhle. Seitlich von derselben ist das Mesoderm ventralwärts mit dem Entoderm und auch mit der Zellenlage verschmolzen, welche die Kupffer'sche Höhle nach unten begrenzt. Über derselben ist die Chorda noch nicht deutlich differenzirt. Gegen das Hinterende der Höhle hin ist das Epithel ihrer oberen Wand nicht deutlich von der darüber gelegenen Zellmasse geschieden. Einige Schnitte weiter nach hinten befindet man sich im Bereich der Öllacher-schen Schwanzknospe. Dieselbe springt nicht wie beim Lachs knopfförmig vor und zeigt auf der Unterseite eine Bucht, welche sehr bald sich in den Blastoporus öffnet — Schwanzrinne — Fig. 51 und 52. Es ist naheliegend, einen Zusammenhang dieser Schwanzrinne mit der Kupffer'schen Höhle zu vermuthen, ich habe mich aber von der Existenz eines solchen nicht überzeugen können. Unterhalb der Kupffer'schen Höhle treten im Dotter Vacuolen auf und sind regelmäßig Dotterkerne vorhanden. Dies, sowie die von Goronowitsch (Nr. 19) beim Lachs beobachtete lebhafte Theilung der Zellmassen der Randknospe lassen auf eine ernährungsphysiologische Bedeutung der Kupffer'schen Höhle schließen.

Die obige Darstellung beschränkt sich auf die Öllacher'sche Schwanzknospe und Kupffer'sche Höhle, weil die hier sich abspielenden Vorgänge für die Vergleichung von Wichtigkeit und in der vorliegenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litteratur nicht genügend berücksichtigt sind. Die übrigen für die Vergleichung in Betracht kommenden Vorgänge, insbesondere die Keimblätterbildung, konnte ich bei Seite lassen, da dieselben bekannt sind. Goette (Nr. 15) hat zuerst gezeigt, dass bei den Teleostiern die untere Schicht (Entoderm und Mesoderm) eben so entsteht wie bei den Amphibien. Ziegler (Nr. 58) hat diese Beobachtungen bestätigt und ausführlich dargelegt, wie die Entwicklungsvorgänge der Teleostier von denen der Amphibien abgeleitet werden können.

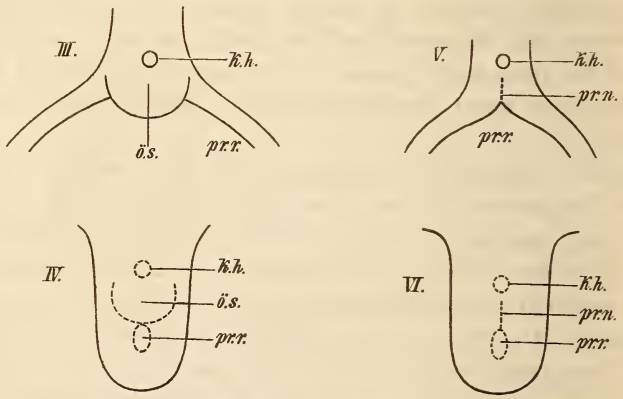
Es erübrigt noch die bisherigen Beobachtungen, welche die Kupffersche Höhle betreffen, zu erwähnen. Die Höhle wurde zuerst von Kupffer (Nr. 37—39) an durchsichtigen Eiern gesehen und Anfangs als Allantois gedeutet. Sie wurde dann von Öllacher (Nr. 44) bei der Forelle auf Schnittserien gefunden, richtig beschrieben (Nr. 44, p. 68) und auch abgebildet (l. c. Fig. XI_1). Unter den späteren Beobachtern hat Ziegler (Nr. 58, p. 49) dieselbe erwähnt und mehrere Schnitte, welche dieselbe getroffen haben (l. c. Taf. III, Fig. 7, 14, 15, 16), abgebildet. Auch haben mehrere Forscher, Hoffmann (Nr. 24—26), Agassiz und Whitman (Nr. 1), List (Nr. 43) die Blase an durchsichtigen Eiern gesehen. Kingsley und Conn (Nr. 34) glauben auch das in Rede stehende Gebilde gesehen zu haben, geben aber eine Schilderung, welche besser auf die unter der Blase im Dotter auftretenden Vacuolen als auf die Blase selbst passt. Cunningham hat anstatt der Kupfferschen Blase eine unter derselben gelegene Dottervacuole abgebildet (Nr. 7, Fig. 3).

Was die Deutung der Kupffer'schen Höhle betrifft, so lässt sich nach dem Vorangehenden die Balfour'sche Auffassung am besten begründen, nach welcher die Höhle der Schwanzblase der Selachier entspricht. In so fern sie dem Schwanzdarm zugehört und dieser theoretisch aus einem Theil des Urdarmes hervorgehend gedacht werden muss, kann man die Ansicht derjenigen Autoren rechtfertigen, welche, wie Miecz. v. Kowalevski (Nr. 35, 36), in der Kupffer'schen Höhle einen Theil des Urdarmes sehen. Aber man darf nicht außer Acht lassen, dass die Gastrulation der Teleostier durch die Bildung der unteren Schicht (durch Einstülpung) und durch die Umwachsung des Dotters repräsentirt ist, und man kann nicht etwa die Kupffer'sche Höhle schlechthin als Gastruladarm bezeichnen. Für die Homologisirung der Kupffer'schen Höhle sind die auf Schnitte gegründeten aber sehr kurzen Angaben Henneguy's (Nr. 21) von großem Interesse, und ich hebe unter denselben folgende Sätze hervor: Nr. 21, p. 4: ..... la seule différence qui existe entre les Téléostéens et les Sauropsides c'est que chez ces derniers il y a communication entre le tube digestif et le canal médullaire,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tandis que chez les Poissons osseux, l'axe nerveux étant primitivement solide, il ne s'établit entre cet axe et l'intestin qu'une simple relation de contact. Ferner p. 6 l. c.: Dans le bourgeon caudal, situé en arrière de la vésicule de Kupffer, les feuillets sont confondus. La structure de cette partie de l'embryon est identique à celle de la tête de la ligne primitive des Vertébrés supérieurs. De par sa situation et sa constitution histologique le bourgeon caudal me semble donc correspondre à la ligne primitive.

Vergleichen wir zunächst die Befunde des Hechtes mit denen beim Lachs (vgl. Schema *III* u. *IV*, *V* u. *VI*), so zeigt sich bei Betrachtung der Querschnitte eine weitgehende Übereinstimmung, obgleich die Öllacher-sche Schwanzknospe, welche beim Lachs so deutlich vorspringt, sich beim Hecht nicht durch eine Erhebung auszeichnet. In beiden Fällen finden wir am Hinterende des Embryo vor Schluss der Umwachsung die terminale Zellmasse. Beim Hecht ist dieselbe durch eine Rinne an der Unterseite eine Strecke weit getheilt und steht diese Erscheinung damit in Zusammenhang, dass Zellen vom Randwulst des Prostoma medianwärts vorgeschoben werden. In so fern kann man annehmen,



Schema *III* und *IV* Lachs, *V* und *VI* Hecht. *k.h*, Kupffer'sche Höhle; *pr.n*, Prostomanaht; *pr.r*, Rest des Prostoma (Blastoporus); *ö.s*, Öllacher'sche Schwanzknospe.

dass die terminale Zellmasse durch eine Nahtbildung — Prostomanaht — entstanden sei. Dann kann man die beiden Hälften, welche durch diese Naht vereinigt werden, den Schwanzanschwellungen der Selachier vergleichen, und so die Öllacher'sche Schwanzknospe in Homologie setzen zu der definitiven Schwanzknospe der Selachier. Bei dieser Auffassung ist der Canalis neurentericus bei den Teleostiern vor der Öllacher'schen Schwanzknospe zu suchen. Er ist aber nur durch einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

soliden nicht scharf abzugrenzenden Zellstrang in undeutlicher Weise repräsentirt. Dies kommt daher, dass das Medullarrohr der Teleostier solid angelegt wird und daher ein offener neurenterischer Kanal gar nicht zu erwarten ist. Die Kupffer'sche Höhle kann, wie dies schon Balfour dargelegt hat, der Schwanzblase der Selachier homolog gesetzt werden, welche sich am Hinterende des Schwanzdarmes befindet unmittelbar vor dem Canalis neurentericus.

III. Ente.

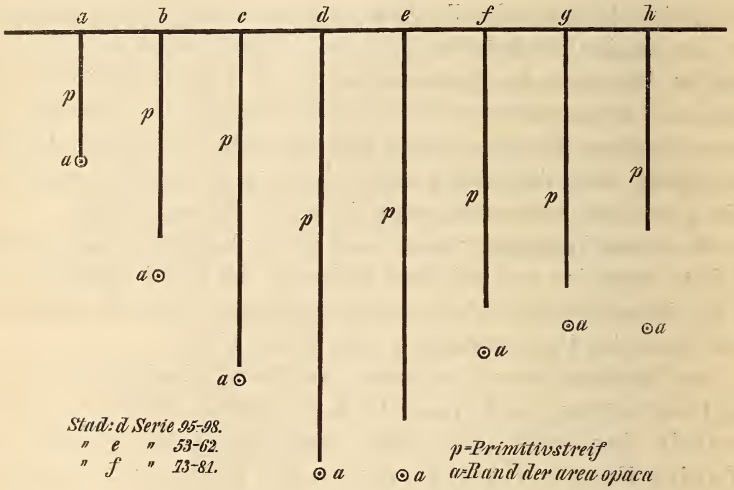
Nachfolgende Mittheilungen stützen sich auf über 50 Schnittserien von auf einander folgenden Entwicklungsstadien der Ente in dem Intervalle von Beginn der Bebrütung bis zu einem Stadium mit weit entwickelter Allantois. Die Keimscheiben der künstlich bebrüteten Eier wurden in situ gehärtet unter circa dreistündiger Anwendung von Chrom-Osmium-Essigsäure nach Fol mit darauf folgender Alkoholbehandlung. Zum Vergleich wurden eine größere Anzahl in derselben Weise gefertigter Schnittserien des Hühnchens herangezogen.

Die ersten Vorgänge, welche sich an der bebrüteten Keimscheibe der Ente abspielen und mit dem Auftreten des Primitivstreifs, sowie mit der Mesodermentwicklung zusammenhängen, kann ich übergehen, da sie für meine Untersuchungen ohne Belang sind.

Von Interesse war mir zunächst, dass der Primitivstreif anfänglich wächst und dann sich verkürzt, wobei das Vorderende des Primitivstreifs zurückweicht, indem sich auf seine Kosten das Hinterende des Embryo verlängert. Beifolgende Tabelle (p. 202) giebt die Länge des Primitivstreifs und die Entfernung des Randes der Area opaca in auf einander folgenden Entwicklungsstadien an. Die Embryonen sind so an einander gelegt gedacht, dass das Vorderende des Primitivstreifs an der horizontalen Linie liegt. Die Tabelle erstreckt sich nur auf Embryonen der Altersgrenzen vom Auftreten des Primitivstreifs bis zum Beginn der Umlagerung des Primitivstreifs, wenn die erste Anlage der Allantois deutlich wird und der Canalis neurentericus zu obliteriren beginnt. Aus der Tabelle, für welche ich weitere Zwischenstadien weglassen konnte, ergiebt sich, dass der Primitivstreif Anfangs (Stadium *a* bis *d*) in seinem Wachsthum ungefähr gleichen Schritt hält mit demjenigen der Area pellucida. Sein hinteres Ende reicht in dieser Zeit bald an die Area opaca heran, bald erreicht es dieselbe nicht, wie dies schon Gasser (Nr. 9, p. 9) für das Huhn konstatirt. Auch ist zu beachten, dass, während im vorderen Theil des Primitivstreifs die drei Keimblätter verschmolzen sind, man im hinteren dünneren Theil auf wechselnd große Entfernung hin das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entoderm regelmäßig getrennt von dem median noch vereinigten Ekto- und Mesoderm sieht. In dem Intervalle von Stadium *a* bis *d* hat sich vor dem Primitivstreif in der Masse, welche Kopffortsatz des Primitivstreifs genannt wird, die Chorda angelegt und hat sich die vordere Kopffalte und eine seichte Medullarfurche gebildet. Mit dem Auftreten der ersten Urwirbel (Stadium *e*) verkürzt sich der Primitivstreif merklich. Man sieht aus der Tabelle, dass die Distanz zwischen Vorderende des Primitivstreifs und dem hinteren Rand der Area pellucida in den älteren Stadien *f*, *g* immer geringer wird. Da nun angenommen werden



Schema IX.

muss, dass der Rand der Area pellucida sich mindestens nicht centripetal verschiebt, so muss jedenfalls ein Zurückweichen des Vorderendes des Primitivstreifens stattfinden[1].

Nach Gasser[2] (Nr. 9) verkürzt sich beim Huhn der Primitivstreif in der Weise, dass sein Vorderende sich zu Bestandtheilen des Embryo differenzirt, während der hintere dünnere Theil des Primitivstreifs durch das Zurückweichen des vorderen dickeren Theils verdrängt wird. Dabei könne eine, wenn auch unbedeutende Auflösung von hinten her angenommen werden. Nach Balfour (Nr. 3) wird der vordere Theil

[1] Bellonci (Nr. 5, p. 110) hat beim Hühnchen eine ähnliche Überlegung mit gleichem Resultat angestellt.

[2] In allen Fällen, in welchen ich Gelegenheit hatte, Gasser'sche Beobachtungen zu kontrolliren, zeigte sich, dass dieselben äußerst sorgfältig angestellt und sehr zuverlässig sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Primitivstreifs der Vögel zum Homologon der Schwanzknospe der Elasmobranchier, während der dünnere Theil des Primitivstreifs von hinten her atrophirt und auf diese Weise die Verkürzung des Primitivstreifs zu Stande kommt. Balfour widerspricht der Annahme, dass der Primitivstreif sich »in die hintere Hälfte der Medullarplatte und die darunter liegenden Gebilde umwandle«, und sucht dies theoretisch und tabellarisch nach Angaben Gasser's zu erweisen.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei der Ente? Hier ist es nicht angängig eine deutliche Grenze zwischen dickerem und dünnerem Theil des Primitivstreifs aufzustellen, so dass man zuverlässige Angaben über zahlenmäßige Abnahme beider Theile machen könnte. In dem Abstand des hinteren Endes des Primitivstreifs vom Rande der Area pellucida ist zu der angegebenen Zeit (Stadium *e*, *f*, *g*), nämlich vom Auftreten der ersten Urwirbel bis zum deutlich ausgebildeten Canalis neurentericus bezw. Anlage der Allantois keine erhebliche Zunahme zu konstatiren. Auch wird eine exakte Vergleichung dadurch erschwert, dass dieser Abstand individuellen Schwankungen unterliegt. Der fehlende Zusammenhang des Entoderms am Hinterende des Primitivstreifs könnte im Sinne einer von hinten her erfolgenden Spaltung der Keimblätter aufgefasst werden; jedoch ist er schon zu einer Zeit zu beobachten, wenn der Primitivstreif noch an Länge zunimmt. Der einzige vielleicht fixe Punkt, der über eine eventuelle Atrophie von hinten her Aufschluss geben könnte, ist die sog. Aftermembran (vgl. Gasser, Nr. 10—12, Strahl, Nr. 56). Dieselbe habe ich bei der Ente in einem Stadium gefunden, in welchem der Primitivstreif noch gestreckt und ein deutlicher Canalis neurentericus vorhanden war (Serie 73—83). In so frühen Stadien habe ich dieselbe aber nicht angetroffen, dass ich sie hätte als Ausgangspunkt für meine Messungen gebrauchen können [1].

Gleichzeitig mit der Verkürzung des Primitivstreifs von vorn nach hinten findet eine Differenzirung seiner Bestandtheile in embryonale Organe statt. Aus Fig. 55—62 ist ersichtlich, dass der vordere Theil

[1] Auf Fig. 80—83 obengenannter Schnittserien sehen wir, wie in der Richtung von vorn nach hinten am Hinterende des Primitivstreifs das Mesoderm sich in der Mittellinie vom Ektoderm loslöst und dieses mit dem entgegenstrebenden Entoderm in Verbindung tritt. Die seitlich davon deutlich getrennten gespaltenen Mesodermplatten vereinigen sich wieder median hinter dieser Verschmelzungsstelle und lösen sich in zwei Blätter auf, von welchen auch Ektoderm und Entoderm deutlich geschieden sind. Es unterliegt nach der Beschaffenheit, Lage und dem weiteren Schicksal der Bildung keinem Zweifel, dass diese sekundäre Verschmelzung des Entoderms, welche schon theoretisch angenommen werden muss (Gasser, Nr. 10 bis 12), das Homologon zu der Aftermembran ist, die neuerdings Strahl (Nr. 56) beim Kaninchen genauer beschreibt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Primitivstreifs auf circa 35 Schnitten von den seitlich sich erhebenden Medullarfalten eingeschlossen wird. Diese erheben sich im Verlauf der Entwicklung immer stärker, um nach oben zur Bildung des Medullarrohres zusammenzuschließen. In der Zeit, wenn dies geschieht, ist im Bereich des so entstandenen Medullarrohres von einem Primitivstreifen keine Rede mehr, indem an seiner Stelle die primitiven Organe des Embryo liegen (vgl. darüber Gasser Nr. 9 und Hofmann Nr. 28). Die obige Tabelle und die sich anschließenden Erörterungen beziehen sich auf solche Stadien, in welchen der Primitivstreif noch keine Biegung erlitten hat; in den folgenden Stadien wird sein hinteres Ende nach unten umgeschlagen und nimmt eine knopfförmige Gestalt an.

Es ist nunmehr von besonderem Interesse die Übergangsstelle der Embryonalanlage zum Primitivstreif genauer ins Auge zu fassen, da hier der Canalis neurentericus zur Ausbildung gelangt. Zu einer Zeit, in welcher von einer Anlage der Medullarfurche, Chorda und Urwirbel noch nicht die Rede ist, geht der Primitivstreif nach vorn hin in zwei deutlich getrennte Blätter über: 1) das stark verdickte epitheliale Ektoderm, das sich seitlich wieder verdünnt, und 2) das in der Achse stark verdickte Entoderm, dessen Hauptmasse dem Primitivstreifen direkt vorgelagert ist, um alsdann nach vorn und den Seiten hin zu verstreichen. Eine Differenzirung in Entoderm und Mesoderm ist nicht zu erkennen. Als Begleiterscheinung des Primitivstreifs tritt eine Primitivrinne auf, während sich gleichzeitig namentlich der etwas dickere vordere Theil des Primitivstreifs ventralwärts vorwölbt.

Ein älteres Stadium (Stadium 1) Fig. 95—98, in welchem schon eine Medullarfurche und Chorda, jedoch noch keine Urwirbel vorhanden sind, zeigt eine im Kopftheile flache Medullarfurche, welche rückwärts sich stark verschmälert und vertieft, um dann gegen den Primitivstreif hin wieder seichter zu werden. Unterhalb der Medullarfurche sind die primitiven Anlagen deutlich gesondert (Fig. 95). Gegen den Primitivstreif hin wird die Chorda sehr voluminös, verschmilzt mit dem Entoderm, erhebt den Boden der Medullarfurche, um dann auch mit diesem zu verschmelzen. Eben so ist jetzt seitlich nach dem Mesoderm hin keine Grenze mehr wahrzunehmen (Fig. 96, 97). Die von den flachen Medullarwülsten eingeschlossene Medullarfurche setzt sich über genannte durch die Chorda[1] hervorgerufene Unebenheit direct in die Primitivrinne fort (Fig. 96), welche erst weiter hinten durch etwas

[1] Die Chorda weicht mit ihrem hintersten Ende meist etwas seitlich aus, wie dies schon Goette Nr. 16, p. 174—180, Taf. XI und XII für das Hühnchen genau geschildert und abgebildet hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stärkere Auffaltung und Annäherung ihrer Ränder sich schärfer ausprägt (Fig. 98).

Ein Stadium mit circa 6 Urwirbeln (2. Stadium) Fig. 53—62 zeigt, wie die sich seitlich erhebenden Medullarwülste nach hinten hin aus einander weichen und verstreichen. Zwischen ihnen befindet sich der vordere Theil des Primitivstreifs, dessen ansehnliche Zellmasse sich nach oben konvex vorwölbt (Fig. 58). Diese Wölbung geht weiter hinten in eine konkave über, deren Ränder die verstreichenden Medullarwülste sind (Fig. 59). Die seichte breite Furche geht durch medianes Zusammenrücken ihrer Ränder in die Primitivrinne über. Auf dem vorderen nach außen vorgewölbten Primitivstreif ist die Primitivrinne verschwunden, doch senkt sich am vorderen Abhang der Wölbung ein Spalt in die Tiefe, ohne jedoch nach der entodermalen Seite hin zum Durchbruch zu gelangen (Fig. 57, 56). Vor dem Primitivstreif verschmilzt die Chorda in der Richtung von vorn nach hinten zuerst mit dem Entoderm und dann mit dem Medullarrohr (Fig. 54—56). In Folge der Verschmelzung erscheint auf den Querschnitten ein Zellenstrang, der am vorderen Abhang des zwischen den Medullarwülsten eingeschlossenen verdickten Vorderendes des Primitivstreifs das Blastoderm von oben nach unten durchzieht. Derselbe geht seitlich in das Mesoderm kontinuirlich über (Fig. 56). In diesen Zellstrang senkt sich der erwähnte Spalt von oben her ein (Fig. 56, 57) und ist auf mehreren Schnitten sichtbar. Den Zellstrang habe ich auch beim Hühnchen gesehen, nur dass dort sich kein Spalt einsenkt.

Das nächst ältere Stadium (3. Stadium) Fig. 63—72 lässt ersehen, wie im Laufe der Entwicklung die Medullarwülste sich mehr und mehr erheben und von vorn nach hinten zum Verschluss kommen. Direkt vor und etwas über dem vorderen verdickten Theil des Primitivstreifs schließt sich das Medullarrohr zuletzt. Die Medullarfurche erscheint hier zuletzt noch als eine schmale seichte Rinne. Querschnitte dieser Gegend Fig. 69—71 zeigen die Medullarwülste nur in ihren oberen Theilen deutlich. Nach unten hin sind sie mit der indifferenten Zellmasse verschmolzen, in welche Chorda, Entoderm und Mesoderm gleichfalls übergehen. Eine Primitivrinne ist nur noch am hinteren dünneren Theil des Primitivstreifs vorhanden, so dass wie früher ein Zusammenhang zwischen Medullarfurche und Primitivrinne aufgehoben ist. Der an der Übergangsstelle des eigentlichen Embryo in den Primitivstreif gelegene Spalt ist nunmehr ventral zum Durchbruch gelangt — Canalis neurentericus. An der unteren Fläche des Entoderms gelangt man durch eine mediane Rinne um resp. durch das Hinterende der Chorda hindurch in das Medullarrohr. Vor und seitlich vom Kanal geht die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

untere Wand des Medullarrohres in die Chorda über, während hinter dem Kanal Chorda, Medullarrohr und Mesodermstreifen in eine einheitliche Masse zusammenfließen. Der Kanal neigt in seiner Richtung etwas von vorn oben nach hinten unten (vgl. Längsschnitt Fig. 84).

Die Schnittserie Fig. 73—83 (4. Stadium) eines nur wenig älteren Embryo zeigt eine gut ausgebildete Kommunikation des Medullarrohres mit dem zukünftigen Darmrohr. An dieser Stelle hat sich das Medullarrohr bereits geschlossen. Es verläuft nur noch eine kurze Strecke als offene Rinne auf dem verdickten Theil des Primitivstreifs. Außer der schon erwähnten Aftermembran bietet die Serie noch eine Eigenthümlichkeit bezüglich des Verhaltens der Chorda zum neurenterischen Kanal, auf die ich gleich zurückkomme.

In die nächstfolgenden Stadien der Entwicklung, welche sich durch den Beginn der Umlagerung des Primitivstreifs und die Anlage der Allantois kennzeichnen, fällt die Rückbildung des Canalis neurentericus. Es wurde schon früher festgestellt, dass im Laufe der Entwicklung die Übergangsstelle aus dem Primitivstreif in den Embryo sich von vorn nach hinten verschiebt. Da an derselben Stelle der neurenterische Kanal durchbricht und sich bis zu seiner Obliterirung erhält, so ist klar, dass also auch dieser sich allmählich von vorn nach hinten verschiebt, in dem Maße als Chorda und Mesodermstreifen sich auf Kosten des Primitivstreifs verlängern. Diese Verschiebung findet in der Weise statt, dass der Kanal Anfangs sich nach hinten hin eröffnet, während er von vorn her sich verschließt. Diesen Vorgängen wird ein Ziel gesetzt von dem Moment an, wo der Spalt so weit zurückgedrängt ist, dass er in den Bereich des sich solid anlegenden Medullarrohres gelangt. Dann muss er obliteriren. Der Verschluss des Spaltes von vorn her kann erschwert sein, wenn der Canalis neurentericus sehr breit angelegt wird. Dann kann der Fall eintreten, wie ich ihn wiederholt konstatirt habe, dass die Verlängerung der Chorda seitlich rechts und links vom Kanal weiterschreitet, so dass man deutlich eine gespaltene Chorda wahrnimmt (Fig. 74—76). In einem besonderen Falle vereinigten sich die beiden Chordaäste nicht zu einem einzigen Strang und ein Verschluss des Spaltes konnte nicht Platz greifen. Die beiden Chordaäste lagen deutlich gesondert zu Seiten des sehr langen spaltförmigen neurenterischen Kanals und zeigten einzeln zum Primitivstreif das gewöhnliche Verhalten (Fig. 85—87). Ich muss hier auf die Thatsache verweisen, dass der Canalis neurentericus also Anlass werden kann für Missbildungen. Unter dem generellen Namen Spina bifida sind Missbildungen des Menschen bekannt, welche mit Wirbelspalten komplicirt sind. Vielleicht finden einige Fälle ihren Erklärungsgrund

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in dem Moment der allerdings noch nicht beobachteten Existenz eines neurenterischen Kanals beim Menschen und durch ihn hervorgerufener Störungen obiger Art (vgl. Litt. Nr. 51). Noch weitere eigenthümliche Erscheinungen habe ich bei der Ente beobachtet. Es sind dies Lücken, namentlich in der Chorda (Chordakanal) Fig. 64—68, 89, 74, die manchmal noch mit dem Medullarrohr kommuniciren (gespaltenes Medullarrohr), manchmal nach unten eröffnet sind und so auf der Unterseite eine Rinne bilden. In Kombination liefern beide Erscheinungen das Bild eines zweiten bezw. sekundären neurenterischen Kanals. All diese Erscheinungen sind nur Bilder von der Art und Weise des Verschlusses des Gasser'schen Spaltes. Dass dabei Störungen bezw. Abweichungen von der Regel, wie sie durch krankhafte Disposition etc. bedingt sind, eine Rolle spielen, ist klar. Aus dem Obigen ergiebt sich auch, dass die Chordarinne nicht derjenigen der Amphibien, Petromyzon zu vergleichen ist. Eben so bereitet sie nicht, wie die Autoren annehmen, die Eröffnung des neurenterischen Durchbruchs vor. Gasser (Nr. 9) hat schon die Lücken in der Chorda als Residuen des Spaltes aufgefasst, welchen die Primitivrinne beim Zurückweichen durch den Boden des Medullarrohres hier hinein entsendet. Er war bekanntlich auch der Erste, der diesen Spalt bei Gänseembryonen durch die Chorda und Darmwand hindurch gehen sah.

Ich gehe nunmehr auf die in der Litteratur erwähnten Kommunikationen zwischen Darm und Nervenrohr näher ein und knüpfe daran meine weiteren Beobachtungen.

1) Der Gasser'sche Spalt.

a) Beim Huhn ist der Gasser'sche Spalt ein Theil der von vorn nach rückwärts sich verkürzenden Primitivrinne, welche mit ihrem vertieften Vorderende allmählich stärker in die Unterlage einschneidet, ohne nach dem Dotter durchzubrechen.

b) Bei der Gans (14—23 Urwirbel) erfolgt ein Durchbruch. Der Kanal liegt dann an der vorderen Abdachung des Primitivstreifens (Gasser Nr. 9).

Bezüglich der Nichtexistenz eines vollständigen Canalis neurentericus beim Hühnchen kann ich gleich Andern Gasser nur bestätigen. Kupffer (Nr. 39, 41) allein hat beim Hühnchen einen Kanal gesehen, der an einer ganz anderen Stelle als der Gasser'sche Spalt liegt und auf welchen ich weiter unten noch zurückkomme. Der Kanal bei der Ente, welchen Rauber (Nr. 49, 50) zuerst erwähnt, und gleich Braun (Nr. 6) dem des Huhnes ähnlich erklärt, stimmt sehr gut mit demjenigen der Gans überein (vgl. Fig. 84 und Gasser Taf. VIII, Fig. 1). Überhaupt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheinen die Schwimmvögel, wie dies schon Hoffmann (Nr. 28) erwähnt, ein besser geeignetes Untersuchungsmaterial abzugeben als das Hühnchen.

2) Die drei Braun'schen Kommunikationen.

Die erste Kommunikation lässt sich nach Braun (Nr. 6) wie der Gasser'sche Spalt auf die vertiefte vordere Stelle der Primitivrinne zurückführen.

Die zweite Kommunikation ist:

a) Bei der Ente eine Entodermeinstülpung, welche, noch vor dem Hinterende des Schwanzes, sich in den Endwulst hinein erstreckt (l. c. p. 258). Dieser Blindsack vereinigt sich nach Braun mit dem gemeinsamen Lumen des Rückenmarks und der Chorda. Erste und zweite Kommunikation sind bei der Ente zeitlich und räumlich getrennt.

b) Bei der Bachstelze, bei welcher sich nur Andeutungen des Gasser'schen Spaltes finden, tritt am hinteren Körperende (Primitivstreif) eine Entodermrinne auf, an deren Stelle bei einem viel weiter entwickelten Embryo eine weite Rinne blindsackartig nach oben strebt. Rückenmark und Blindsack kommuniciren jedoch nicht.

c) Beim Wellenpapagei beschreibt Braun zwei Kommunikationen zwischen Rückenmark und Entoderm, die nur durch eine unbedeutende Substanzbrücke von einander getrennt sind. Von der zweiten hinteren und größeren Kommunikation sagt er aus, »dass sie beim Wellenpapagei eben so wie bei der Ente und Bachstelze zu Stande zu kommen scheint. Demnach sind hier zwei Kommunikationen auf einem Stadium vereinigt, die vordere (Gasser'scher Spalt) ist die ältere.

d) Bei der Taube, bei welcher die erste Kommunikation nicht zum Durchbruch kommt, hat Braun die zweite Kommunikation nicht gesehen, doch vermuthet er am Hinterende in einem mit Dotterkörnchen durchsetzten Gewebsstrang, der in der Mittellinie vom Entoderm zum Ektoderm zieht, ein Homologon.

e) Beim Hühnchen scheint die zweite Kommunikation vollständig ausgefallen zu sein, während

f) bei der Gans die erste und zweite Kommunikation zusammengefallen sein können.

Die dritte Kommunikation Braun's. In älteren Stadien, bei schon beträchtlich in die Länge gewachsenem Schwanze, mündet das Rückenmarksrohr noch einmal durch eine feine Spalte in den Enddarm. Bei der Ente tritt die Kommunikation früher auf als beim Wellenpapagei.

Braun's erste Kommunikation der Ente ergiebt bei einem Vergleiche des Längsschnittes Taf. XIV, Fig. 7 l. c. und meines Längsschnittes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 84 die übereinstimmende Lage mit dem Gasser'schen Spalte. Die zweiten Kommunikationen will ich einzeln an den betreffenden Serienbildern diskutiren:

Was zunächst den Längsschnitt Taf. XIV, Fig. 8 anbelangt, welcher am Schwanzende vor der eigenthümlich angelegten Allantois einen Entodermblindsack zeigt, so ist derselbe kombinirt und schematisirt (nach Braun). Es ist in Folge dessen das genaue Verhalten der Organanlagen zum Primitivstreif und Blindsack nicht klar ersichtlich. Der zweite Embryo Taf. XII, Fig. 13—20, an dem Braun die Frische der Gewebe vermisst, zeigt eine Kommunikation, wie sie meine gleichalterigen Embryonen nicht besitzen. Bei letzteren hat sich eben der Kanal verschlossen oder steht im letzten Stadium des Verschlusses, zeigt aber kein so weites ununterbrochenes Lumen mehr. Der Kanal geht auch bei der Braun'schen Serie durch das Hinterende der Chorda. Dies würde also auf den Gasser'schen Spalt stimmen, beziehungsweise eine Modifikation desselben von der Art des weiter unten zu besprechenden Hoffmann'schen sekundären Kanals. Aber trotzdem zeigt die Serie, wie auch der vorige Längsschnitt, von meinen Schnitten vielfach abweichende Verhältnisse.

Ein weiterer etwas älterer nicht abgebildeter Embryo zeigt nach Braun die Kommunikation schon im Verschlusse begriffen.

Nach Braun kommt nun die Kommunikation nach dem Verschlusse des Gasser'schen Spaltes in der Weise zu Stande, »dass dem nach hinten wachsenden Rückenmark und der Chorda«, der erwähnte »Entodermblindsack entgegenwächst«. Wegen Mangels an Zwischenstadien muss er dabei aber eine ganze Reihe Annahmen machen: 1) »dass der Entodermblindsack sich in der Gestalt verändert, 2) dass sich die Chorda von einem Theil des Sackes und unter Betheiligung der ihr eigenthümlichen Zellen aufbaut, so dass sie selbst hohl wird, 3) dass das Medullarlumen sich in diese mit der Chorda vereinigte Entodermeinstülpung einsenkt«.

Aus Vorstehendem ergiebt sich, dass zu der Unzuverlässigkeit der Serien, welche noch durch die fehlenden Kontrollschnitte erhöht wird, der Mangel an kontinuirlicher Beobachtung kommt, so dass das Schicksal des Gasser'schen Spaltes, seine Beziehung zur Entodermeinstülpung und das Verhalten dieser zur vollständigen zweiten Kommunikation ungewiss ist.

Bei der Bachstelze, Taf. XII, Fig. 21—29, die gerade keinen normalen Eindruck macht, zieht am Hinterende ein Blindsack nach hinten oben. Denkt man sich nach Braun das Rückenmark nach hinten verlängert, bis es auf den Entodermblindsack stößt, so ist die Möglichkeit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer Kommunikation gegeben. Ich konstatire hier nur, dass eine zweite Kommunikation nicht aufgefunden ist.

Die zweite Kommunikation beim Wellenpapagei, Taf. XI, Fig. 10 bis 13, Taf. XII, Fig. 1—12, welche von der ersten Kommunikation nur durch einen dünnen Zellstrang zwischen den beiden Chordahälften getrennt ist, gehört entschieden zu denjenigen Erscheinungen, welche schon oben besprochen wurden: die erste und zweite Kommunikation zusammen stellen den Gasser'schen Spalt vor. Durch unvollständige Vereinigung beider Chordahälften erscheinen zwei Lumina. So entsteht das Trugbild zweier Kanäle.

Bei Embryo Taf. XII, Fig. 7—12 kann man von zwei Kommunikationen gar nicht reden. Die ventrale Rinne Fig. 12 gehört noch zum Ausmündungstrichter des Gasser'schen Spaltes.

Nehme ich zu dem Vorhergehenden die negativen Befunde bei der Taube, Hühnchen und Gans bezüglich der zweiten Kommunikation hinzu, so erhellt, dass von einer solchen überhaupt nicht bei Vögeln gesprochen werden kann. Schon das geschilderte Auftreten dieser zweiten Kommunikation, bald im vorderen Bereich des Primitivstreifens, bald weiter nach hinten, ist auffällig.

So hat denn auch schon Kupffer (Nr. 41, p. 148) die Andeutungen einer doppelten Kommunikation bei der Ente und Bachstelze für viel zu unbestimmt gehalten und sich auch gegen die Unterscheidung einer ersten und zweiten Kommunikation bei dem Wellenpapagei ausgesprochen. Er hält aber die beiden ventralen Mündungen für das Bild eines noch nicht perfekt gewordenen Durchbruchs. Hoffmann, der die Braun'sche Kommunikationen nicht bestätigt, begreift namentlich nicht (Nr. 28, p. 84), dass hinter der zweiten Kommunikation noch Chorda vorhanden sein könne. Er hat die Auffassung, dass die nach hinten wachsende Chorda den Knopf des Primitivstreifens, d. i. eine nach unten vorspringende axiale Ektodermverdickung, nach hinten drängt. Später, wenn die Medullarrinne nach unten als Canalis neurentericus sich spaltförmig fortsetzt, soll der Knopf des Primitivstreifens zur Wand der Rinne werden und der Canalis neurentericus durch die fortwährend nach hinten wachsende Chorda eben so nach hinten gedrängt werden, wie vorher der Knopf. Ich kann mir derartige Wachsthumsvorgänge nicht vorstellen, habe den Knopf des Primitivstreifens nicht gesehen, auch scheint mir die doppelte Anlage der Chorda bei vorhandenem Spalt eine gewöhnliche Erscheinung zu sein. Immerhin liegt die Chorda Tafel XII, Fig. 6 in Gestalt zweier seitlicher Zellmassen noch zu Seiten des Spaltes. Von der doppelten Chorda spricht auch außer Braun noch ausdrücklich Gasser. Einen Fall bei der Ente, wo der Kanal im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verschluss begriffen ist, aber noch als Kommunikation erscheint, welche durch die Chorda hindurch geht, bringt Hoffmann selbst. Weiter unten wird davon die Rede sein.

Bezüglich der dritten Kommunikation Braun's bemerke ich Folgendes:

Ich habe meine Schnittserien wiederholt auf diese dritte Kommunikation geprüft, aber keine entdecken können. Ich finde die Verhältnisse wie folgt: Von der Zeit an, wo das Medullarrohr sich solid anlegt, ist an der Übergangsstelle des Embryo in den Primitivstreif (Schwanzknospe, Endwulst) das Verhalten der Chorda zum Medullarrohr und dem Entoderm gegen früher verändert. Die Chorda schließt sich jetzt inniger dem Boden des Medullarrohres an und differenzirt sich mit diesem aus der Zellmasse des Primitivstreifs. Das Entoderm differenzirt sich selbständig von vorn nach hinten und schließt sich in Folge der Umlagerung des Primitivstreifs nach unten und vorn in seinem hintersten Theil zum Schwanzdarm ab. Derselbe ist nach hinten und unten von der undifferenzirten Zellmasse des Primitivstreifs begrenzt und macht die Biegung des Schwanzes nach unten mit, eben so wie das Medullarrohr und die Chorda. Ich habe diese älteren Stadien namentlich auf Querschnitten untersucht und finde ganz allgemein folgendes Verhalten: Das Lumen des Schwanzdarmes wird gegen das Schwanzende hin immer enger. Sein Entoderm ist nach oben deutlich gesondert von der Chorda, welche sich eng an das Medullarrohr anlegt (Fig. 93). Seitlich ist das Entoderm Anfangs noch deutlich gegen die beiden Mesodermmassen abgegrenzt, welche gleich den unteren Partien des Entoderms in die Masse der Schwanzknospe eingehen. Je weiter man nach hinten kommt, desto mehr verschmilzt auch das Entoderm und Mesoderm. Etwas weiter nach hinten von der Stelle, wo man den Schwanzdarm als solchen nicht mehr unterscheiden kann, verschmilzt auch die von letzterem im ganzen Verlauf gut gesonderte Chorda mit dem Boden des Medullarrohres, das sich bis hierher successive ausgehöhlt hat in dem Maße, als die Differenzirung und das Wachsthum des Embryo nach hinten fortgeschritten ist. Schließlich verschmilzt das jeweilig solide oder schon ausgehöhlte Medullarrohr erst in seinen unteren Theilen (Fig. 94), dann vollständig mit der Masse der Schwanzknospe.

Wenn an und hinter der Stelle, wo die Chorda mit dem Boden des Medullarrohres verschmilzt, letztere schon ein Lumen besitzt, so können sich die Erscheinungen wiederholen, die früher schon beim Canalis neurentericus besprochen wurden, ich meine namentlich den Chordakanal, der dann mit dem Lumen des Medullarrohres kommuni-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ciren kann, und die gespaltene Chorda. Vgl. Gasser Taf. IX und Braun Taf. XIV, Fig. 4, 6, 14. (NB. wenn der Medianschnitt nicht genau in die Medianebene fällt, so erscheint auch auf Längsschnitten eine gespaltene Chorda.) Die schon früher angezogenen Konsequenzen aus einem solchen Verhalten der Chorda gelten natürlich auch hier. Auf zahlreichen Schnittserien der Ente, die quer und längs gehen, habe ich eine Kommunikation des Medullarrohres bezw. gemeinsamen Lumens der Chorda und Medullarrohr mit dem sehr engen Lumen des Schwanzdarmes nicht finden können. Dieser war bis dahin noch nicht differenzirt und auch vollständig in seinem Verlaufe isolirt von der Chorda. Längsschnitte, welche aller Kunst spottend an dem etwas verdrehten Schwanzende schief ausfallen, erschweren sehr die Interpretation. Wie ich aus meinen Präparaten ersehe, scheint allerdings der letzte Abschnitt des Schwanzdarmes sich am längsten zu erhalten, was wohl darin seinen Grund hat, dass hier die Differentiation am spätesten, bezw. noch stattfindet. Bei einer Querschnittserie von der Gans habe ich das allgemein charakterisirte Verhalten von Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm wie bei der Ente gefunden. Dies zeigt auch Schnittserie Taf. IX von Gasser. Bei mehreren Hühnchenserien ist mir ebenfalls die dritte Kommunikation Braun's nicht begegnet.

Bei Embryo Taf. XIII, Fig. 3 und 4 vom Wellenpapagei erhebt Braun selbst den Einwand, dass die Verbindung nicht ganz sicher sei. Von Embryo Taf. XIII, Fig. 5 sagt Braun, dass es »leicht möglich wäre, dass eine Verbindung existirt«. Die Figur ist aus zwei Längsschnitten kombinirt, die wohl schief gefallen sind. Der einzige Embryo, auf dem Braun die dritte Kommunikation nachweist, ist Taf. XIII, Fig. 6, welche ebenfalls kombinirt ist. Braun selbst ist die hintere Endigung der Chorda nicht klar. Auf mich macht das Ganze den Eindruck, als ob irgend ein Gewebslückensystem vorliegt. Wenn nun Braun sagt, dass die nicht abgebildete Querschnittserie eines gleichalterigen Embryo eine Bestätigung der Befunde an den Längsschnitten sei, lassen sich doch Zweifel erheben, weil sich dort nach Braun die Chorda zuerst mit dem Epithel des Schwanzdarmes und hierauf lateral mit dem Mesoderm verbindet, und weil von der Höhlung, die in dieser Zellmasse auftritt, nur gesagt ist, dass sie sich höchst wahrscheinlich mit dem sich ventral umbiegenden Rückenmarksende verbindet.

Nach Braun schließt sich die Verbindung zwischen Rückenmarkskanal und Schwanzdarm sehr bald. Bei der Ente soll die Verbindung nicht so deutlich wie beim Wellensittich sein und erscheint früher. Ein deutlicher Kanal Taf. XIV, Fig. 12 ist nicht gezeichnet. Bei der Taube hat Braun die dritte Kommunikation nicht gefunden. Bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anderen Vögeln hatte er theils nicht genügendes Material. Bezüglich des Hühnchens lässt er den Kupffer'schen Canalis myelo-allantoideus seiner dritten Kommunikation entsprechen. Darauf werde ich unten noch zurückkommen.

Schließlich bemerke ich noch Folgendes: Die Stelle, wo die Braun-sche dritte Kommunikation in späteren Stadien zu Stande kommen soll, ist die von vorn nach hinten sich verschiebende Grenze von differenzirtem und undifferenzirtem Embryo. In früheren Stadien bildet sich hier der Canalis neurentericus aus. Dass an dieser Stelle nach dem Verschluss des letzteren noch eine weitere Kommunikation auftreten wird, ist nach den geschilderten Verhältnissen von Schwanzdarm und Chorda an und für sich höchst unwahrscheinlich. Die Kommunikation ist auch nicht strikte erwiesen weder in dem Sinne einer individuellen noch konstanten Erscheinung, und einstweilen unbestätigt. Gesetzt aber nun den Fall, es wäre in älteren Stadien wirklich eine Kommunikation vorhanden, in etwas jüngeren keine und in den jüngsten die bekannte Spalterscheinung, sind wir dann genöthigt die Kommunikation der älteren Stadien als eine Neubildung anzusehen, wie dies Braun unbedingt p. 304 thut? Ich will einmal annehmen, dass der Spalt aus irgend einem der schon genannten Gründe, wozu sogar individuelle Variabilität (Braun p. 227, 252) kommen kann, länger persistirte. Alsdann ist der Fall gegeben, dass in älteren Stadien ein Kanal sich zeigt, von dem in früheren Stadien wegen Obliterirung des Gasser'schen Spaltes nichts mehr zu sehen ist. Dies giebt uns aber sicherlich nicht die Berechtigung von einer Neubildung zu reden. Historisch will ich noch erwähnen, dass Kupffer (Nr. 41, p. 149) der dritten Kommunikation Braun's in anderem Sinne widerspricht, nämlich dass Kanäle im Laufe des Wachsthums obliteriren und sich dann später wieder öffnen können.

Ich bin nunmehr zu dem Resultate gekommen, dass wir fürderhin nicht berechtigt sind mit Braun bei den Vögeln drei selbständige Kommunikationen zu unterscheiden, sondern nur eine, das ist den Gasser'schen Spalt.

3) Die Kupffer'schen Kanäle und Koller's Sichelrinne.

Bei einem Embryo des Hühnchens vom dritten Brüttage fand Kupffer (Nr. 39, 41) einen Kanal, welcher »mit offener Lichtung die Kloake bezw. Allantois mit dem Rückenmark verbindet (Canalis myelo-allantoideus), im Bogen das hintere Ende der Chorda umgreifend, das sich unmittelbar an das Epithel des Kanals anlehnt«. Dieser Kanal eröffne sich in einem gewissen Stadium nach der Dotterseite (Canalis neurentericus) und trete nachher in nächste Beziehung zur Allantois,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

indem sich an der hinteren Wand des Canalis neurentericus eine Tasche bilde, welche die Anlage der Allantois sei. Der Kanal befinde sich im hinteren Bereich des Primitivstreifs, wo dicker und dünner Theil desselben zusammentreffen und stehe in genetischer Beziehung zu einer von demselben Autor früher schon (Nr. 42) beobachteten spaltförmigen Einsenkung des jungen Blastoderms von Huhn und Sperling, welche der der Reptilien ähnlich sei. Kupffer unterscheidet dabei eine quere Sichelrinne und eine vertikale Primitivrinne am hinteren Rand der Area pellucida. An gleicher Stelle beobachtete Koller (Nr. 32, 33) auf einer sichelförmigen Figur, deren verbreiterten mittleren Theil er Sichelknopf nennt, eine ähnliche Bildung (Sichelrinne), von welcher aus ein Fortsatz nach vorn, d. i. die erste Anlage des Primitivstreifs geht.

Was zunächst die letztgenannte Bildung betrifft, so besteht zwischen Kupffer und Koller nach Ersterem nur bezüglich der Auffassung der gleichen Bilder eine Differenz. Da ich den fraglichen Gebilden durch eigene Beobachtung nicht näher getreten bin, so berichte ich kurz nach Gasser (Nr. 13), der dieselben eingehend geprüft hat. Nach ihm liegt kein Anlass vor, eine besondere vom Randwulst zu trennende Sichel bei der Vogelkeimscheibe anzunehmen. Sie sei eine nicht konstante Erscheinung, von der nicht erwiesen sei, dass sich der Primitivstreif daraus entwickle. Eben so sei die Sichelrinne inkonstant und Kupffer's Angabe von deren Beziehung zur Primitivrinne stehe isolirt da. Gleich Balfour konnte Hoffmann die Koller'sche und Kupffer'sche Beobachtung nicht bestätigen. Letzterer stellt es in Frage, ob die Koller'sche Einstülpung eine normale Bildung sei, da sie nur ausnahmsweise angetroffen werde.

Bezüglich des von Kupffer beschriebenen Canalis neurentericus beim Hühnchen, den dieser in genetische Beziehung zu der erwähnten Spalterscheinung (Sichelrinne) setzt, hat Gasser schon die gänzlich abweichenden Beobachtungen Kupffer's diskutirt und die Abbildungen Nr. 41, Taf. IX, Fig. 12, 13, 14, 15 kritisirt. Ich schließe mich nach meinen Beobachtungen den Gasser'schen Ausführungen vollständig an. Einen ähnlichen Kanal, wie Kupffer ihn abbildet, hat weder Gasser, der ihn Canalis amnio-allantoideus nennt, noch Hoffmann bei seinen vielen Untersuchungen gefunden. Ich habe gleichfalls nie beim Hühnchen einen solchen Kanal gesehen. Was die homologen Bildungen bei den Reptilien anlangt (Nr. 53—56, 29—31 etc.), so passen dieselben nur auf die Gasser'schen Beobachtungen. Meine Entenserien geben eine frappante Übereinstimmung. Ich verweise im Übrigen auf Hoffmann (Nr. 28—31). Auch die Beobachtungen am hintersten Ende des Primitivstreifs, von denen oben schon die Rede war (Aftermembran),

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sprechen gleichfalls nicht für einen Canalis neurentericus im Sinne Kupffer's (vgl. Nr. 41). Rauber verlegt den Kupffer'schen Kanal an das Hinterende des Primitivstreifs, wo Allantoistasche und Caudaltasche zusammenstoßen, welche Stelle sehr geeignet für einen Durchbruch sei (Nr. 50). Es ist dies dieselbe Stelle, wo allerdings erst sehr spät der After durchbricht. Hat Rauber Recht, was nicht stricte von der Hand zu weisen ist, so dürfte vielleicht der Kupffer'sche Kanal als ein anormaler frühzeitiger Durchbruch des Afters gedeutet werden können. Schließlich konstatire ich noch, dass eine Beziehung der Einstülpung des Vogelblastoderms bezw. Canalis neurentericus zur Allantois, wie sie Kupffer darstellt, bislang von Niemand, auch nicht für die Reptilien bestätigt worden ist.

Was den ersterwähnten Canalis myelo-allantoideus beim Hühnchen vom dritten Brüttage anlangt, so vermag ich denselben nicht zu diskutiren, da mir keine Abbildungen bekannt sind. Ich erwähne nur, dass Rauber ihn sekundär aus dem Gasser'schen Spalt sich entwickeln lässt, während Braun denselben seiner dritten Kommunikation homologisirt.

4) Rauber's Keimpforten.

Nach Rauber sind beliebige Durchbrüche im Bereiche des ganzen Primitivstreifs (Urmunds) zulässig (Nr. 45—50).

Da es sich hier nicht um wirklich vorhandene neue Durchbrüche des Blastoderms handelt, so will ich nur Folgendes bemerken: Noch ehe die besprochene Kommunikation bei den Amnioten entdeckt war, versuchte Rauber auf vergleichend entwicklungsgeschichtlichem Wege eine Deutung des Primitivstreifs der Vögel zu ermitteln und gelangte zu dem Resultat, dass die Primitivrinne ein Abkömmling des Urmundes, der Primitivstreif ein solcher der Substanzränder des Urmundes sei. In Konsequenz dessen hält er die Kommunikationen Gasser's und Kupffer's (Keimpforten von ihm benannt) nur für besonders bedeutsame Stellen des ganzen Urmundes.

5) Hoffmann's sekundärer Kanal.

»Sekundär kann, wenn die Obliteration des Canalis neurentericus schon eingetreten ist, durch Zusammenfließen des Lumens des Medullarrohres mit dem des Chordakanals noch eine freie Kommunikation zwischen Medullarrohr und Darm vorkommen (Ente).«

Nach meinen Schilderungen über das Verhalten des Hinterendes der Chorda zum Canalis neurentericus der Ente ist vorliegende Kommunikation als der letzte Rest des obliterirenden Gasser'schen Spaltes zu betrachten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich glaube mich nunmehr allgemein dahin aussprechen zu dürfen, dass nur ein Canalis neurentericus und zwar am Vorderende des Primitivstreifs, d. i. der von Gasser zuerst entdeckte Spalt bei den Vögeln anzunehmen ist.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an der Ente zeigen, dass der Primitivstreif vorn von dem Canalis neurentericus begrenzt ist. Er bezeichnet gleichzeitig das Hinterende der Primitivorgane. Im Laufe der Entwicklung bleiben die Beziehungen der Primitivorgane zu dem Kanal im Allgemeinen dieselben. Dabei wachsen aber die Primitivorgane nach hinten in den Bereich des Primitivstreifs vor, so dass also der letztere nicht etwa durch Atrophie von hinten her, wie Balfour annimmt, sich verkürzt, sondern die Gasser'schen Beobachtungen erweitert und bestätigt werden. Da nun die Stelle, an welcher der Kanal auftritt, wirklich nach hinten vorrückt, so muss die Spaltbildung selbst vorrücken. Hierdurch wird eine entsprechende Verlängerung des spaltförmigen Kanals bedingt (Fig. 85—87), welche aber gewöhnlich nicht wahrzunehmen ist. Es muss sich also derselbe von vorn her in dem Maße schließen, als er nach hinten sich verlängert.

IV. Vergleichende Zusammenfassung.

Ich gehe von den Verhältnissen der Amphibien aus und berichte kurz nach Goette (Nr. 18 a) über die Vorgänge am Schwanzende bei Bombinator. Danach geht das spaltförmige Ende der Medullarfurche an der Oberlippe des Prostoma in dieses als rinnenförmiger Canalis neurentericus über. Dann schließt sich das Prostoma durch eine mediane Naht der Außenlippen von der neurenterischen Rinne bis zum unteren Ende, wo eine kleine Öffnung, der künftige After, übrig bleibt. Die Innenlippen schließen sich nur ganz oben. Zwischen ihnen und der Außennaht befindet sich der Schwanzdarm, welcher nach unten mit dem Afterdarm breit kommunicirt. Durch Verschluss auch der Medullarfurche auf der Oberlippe des Prostoma wird der Canalis neurentericus vollendet.

Denkt man sich den neurenterischen Kanal und Schwanzdarm solid, so gelangt man zu Verhältnissen, wie sie bei Petromyzon vorliegen. Auch hier schlägt sich anfänglich die solide Medullarleiste in die rinnenförmige Entodermlamelle um. Der nahtähnliche Abschluss der Medullaranlage setzt sich um die Oberlippe des Prostoma bis in dieses hinein fort, woraus der neurenterische Strang und der solide Schwanzdarm nebst der sie überdeckenden Oberhaut entstehen. Die Fortsetzung der Prostomanaht nach unten vervollständigt die künftige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ventrale Wand des Schwanzes und die Hinterwand des Afterdarmes. Der letzte Rest des Prostoma wird zum After. Die Prostomanaht reicht also von der Schwanzspitze bis zum After. Während sich bei den Amphibien die Mesodermplatten rückwärts merklich verdicken und vom Schwanzdarm getrennt sind, ist das Mesoderm bei Petromyzon anfänglich mit dem seitlichen Entoderm mehr oder weniger verwachsen, löst aber allmählich diesen Zusammenhang und wächst nachträglich in den Zwischenraum zwischen Schwanzdarm und Haut. Auch verjüngen sich die Mesodermplatten am Schwanzende und begeben sich nicht die ganze Prostomanaht hinab.

Auch bei den Urodelen ist nach Goette ein einfacher verdickter Umschlag der Medullarplatten in das Entoderm vorhanden. Später erscheint das Schwanzende knopfförmig verdickt. Es verschmelzen nicht nur Medullarrohr, Chorda und Darmblatt, sondern auch die seitlichen Mesodermplatten mit diesen. Bei Triton taeniatus fand Goette jedoch noch ein Rudiment des neurenterischen Kanals und Schwanzdarmes. Der After, welcher bei den Amphibien zeitweilig die Neigung sich zu verschließen zeigt, repräsentirt das unterste Prostomaende bei allen vorgenannten Formen.

Vergleichen wir nun damit die Selachier, so ergiebt sich der Verschluss des Prostoma in ähnlicher Weise durch Nahtbildung, mit dem Unterschied, dass dies erst an dem bereits hervorgewachsenen Schwanz geschieht, und dass das Prostoma und folglich seine Naht bauchwärts weit über den After hinausgeht. Es wird dies wohl mit der Größe des Nahrungsdotters zusammenhängen, wodurch der Schluss der Umwachsung sich verzögert. Der After persistirt nicht als Lücke in der Prostomanaht, sondern ist eine Neubildung mitten in der Naht.

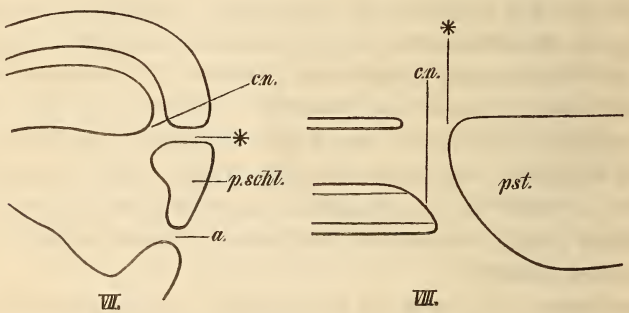
Die Verhältnisse der Teleostier sind ähnlich denen der Selachier bis auf die Ausdehnung des Prostoma, dessen Naht sich wahrscheinlich nur bis in die Gegend des Afters erstreckt. Noch ähnlicher sind die Verhältnisse denen der Urodelen bis auf den Mangel des stets offen bleibenden Anus. Da aber der Schwanzdarmstrang der Urodelen dem offenen Schwanzdarm bei Bombinator zu vergleichen ist, so ist auch der Schwanzdarm der Teleostier damit zu homologisiren. Der Canalis neurentericus zeigt bei den einzelnen Formen jedoch eine Rückbildung. Ein offener Kanal persistirt bei den Selachiern und Anuren am längsten als Hohlbildung, ist solid strangförmig bei Urodelen und Petromyzon und ebenfalls nur angedeutet bei den Teleostiern, d. h. in letzterem Falle würde ein offener Kanal resultiren, wenn das Medullarrohr rinnenförmig angelegt wäre.

Bei der Ente ist der fertige Kanal ähnlich dem der Selachier und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Amphibien. Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht versäumen, einer Erscheinung zu gedenken, welche gelegentlich bei Rana vorkommt (Schema *VII*).

Bei einem Froschembryo mit fertigem neurenterischen Kanal führte an dessen unterem Ende ein kurzer horizontaler Kanal durch die Prostomanaht nach außen oder mit anderen Worten: die Prostomanaht war an ihrem oberen Ende noch offen geblieben, während die Nahtbildung darüber hinaus am Medullarrohr bereits erfolgt war. Vergleicht man Schema *VII* mit dem beigegebenen Schema *VIII* von der Ente, so gelangt



Schema *VII*. Rana: *c.n*, Canalis neurentericus; *, Öffnung in der Naht am Ende des Medullarrohres *p.schl*, Prostomaschluss; *a*, After. Schema *VIII*. Ente: *pst*. Primitivstreif = *p.schl*.

man zu Überlegungen, wie sie schon Balfour angestellt hat. Er erklärte sich die Verhältnisse der Amnioten dadurch, dass er sich median eine Trennungslinie dachte, so dass man von einer Prostomanaht sprechen kann, welche vom Canalis neurentericus bis zum Rande der Keimscheibe geht. Dann entsprechen also auch dem Primitivstreif median vereinigte Theile des Randwulstes der Selachier. Der neurenterische Kanal zeigt jedoch bei der Ente darin eine Verschiedenheit, dass er zeitweise nach hinten fortschreitet und sich von vorn her verschließt, so dass Theile der Prostomanaht in den Rücken des Embryo gelangen. Es ist demnach der Kanal bei der Ente nicht völlig homolog dem Kanal der Anamnien. Eine weitere Eigenthümlichkeit der Vögel und wohl aller Amnioten ist die, dass der Primitivstreif als Homologon der Prostomanaht längere Zeit in gleicher Flucht mit der Rückenseite des Embryo, also hinter derselben, statt unter ihrem Schwanzende liegt. Beim Hühnchen erleidet der Kanal eine Rückbildung, indem er sich nur noch als ein solider Strang kennzeichnet. Dies hängt damit zusammen, dass der Kanal bei Vögeln noch mehr rudimentär ist als bei den Anamnien. Daher erscheint er auch erst nach Vollendung der Prostoma-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

naht, während dies sonst vorher geschieht. Der After der Ente, welcher sich am Hinterende des Primitivstreifs bildet, ist nach Obigem ebenfalls in der Prostomanaht gelegen und erhält seine ventrale Stellung dadurch, dass der Primitivstreif eine Knickung erfährt. Schließlich will ich noch des Umstandes gedenken, dass die Primitivorgane der Amphibien und des Petromyzon an ihrem Hinterende nicht wie die der übrigen Formen in einer terminalen Zellmasse verschmolzen erscheinen.

Ich gestatte mir zum Schluss, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Goette, für die gütige Unterstützung, welche er mir bei meinen Arbeiten durch Rath und That zu Theil werden ließ, bestens zu danken. Mein aufrichtigster Dank gebührt auch Herrn Privatdocent Dr. Ziegler, früher in Straßburg, jetzt in Freiburg, auf dessen Anregung hin ich die vorliegende Arbeit begonnen habe und welcher mir stets hilfbereit zur Seite stand.

Zoologisches Institut Straßburg i. E. Februar 1889.

Litteraturverzeichnis.

1. Agassiz and Whitman, On the development of some pelagic fisheggs. Proc. of the Americ. Ac. of Arts and Sc. Vol. XX. 1884.
2. F. M. Balfour, Development of Elasmobranch Fishes. 1878.
3. —— Handbuch der vergleichenden Embryologie.
4. —— Development of the Lacertilia. Quart. J. of m. Sc. Vol. XIX.
5. Bellonci, Atti dei Lincei. Memorie delle Scienze phys. 1884.
6. M. Braun, Entwicklung des Wellenpapagei. Verh. d. phys. med. Ges. zu Würzburg. Bd. XIV und Arbeiten aus dem zool. Inst. zu Würzburg. Bd. V. 1882.
7. J. T. Cunningham, The significance of Kupffer's Vesicle. Quarterly Journal of micr. Sc. 1885.
8. E. Dursy, Der Primitivstreif des Hühnchens. Lahr, Verlag v. Schauenburg & Co. 1866.
9. Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn und Gans). Marburg 1878 (Cassel 1879).
10. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois der Müller'schen Gänge und des Afters. 1874.
11. —— Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1880.
12. —— Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Vogelembryonen. Marburger Sitzber. 1879.
13. —— Beiträge zur Kenntnis der Vogelkeimscheibe. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1882.
14. A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

15. A. Goette, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. — Der Keim des Forelleneies. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. IX. Heft 4. 1873.
16. —— Ebenda. Bd. X. (Hühnchen.)
17. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. III, IV, V. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV. 1878.
18. —— Über die Entwicklung von Petromyzon fluv. Zool. Anz. 1888. Nr. 275. p. 160.
18a. —— Entwicklungsgeschichte von Petromyzon fluv. 1889.
19. Goronowitsch, Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
20. L. F. Henneguy, Facts of development of the osseous fishes. Ann. and Mag. of Nat. hist. XXXV. 1880.
21. —— Sur la ligne primitive des Poissons osseux. Zool. Anz. 1885. Nr. 188.
22. W. His, Über die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschr. für Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. II. 1877.
23. Hertwig, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883.
24. C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anzeiger 1880. Nr. 71 und 72.
25. —— Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandl. d. k. Akad. d. W. Amsterdam 1881.
26. —— Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandl. d. k. Akad. d. W. Amsterdam 1883.
27. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
28. —— Die Bildung des Mesoderm und des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Amsterdam 1883.
29. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Reptilien. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.
30. —— Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte d. Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.
31. —— Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 3. Abth. 1888.
32. Koller, Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeims. Sitzber. der k. Akad. d. W. Wien. 1879.
33. —— Unters. über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Wien 1881.
34. Kingsley and Conn, Some observations on the Embryologic of the Teleosts. Memoirs Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III. 1883.
35. Miecz. v. Kowalevski, Die Gastrulation u. die sog. Allantois bei den Teleostiern. Sitzber. d. phys.-med. Societät zu Erlangen. 1886.
36. —— Über die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.
37. C. Kupffer, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. IV. 1868.
38. —— Entwicklung des Herings. Jahresber. d. Komm. zur w. Unters. der deutschen Meere in Kiel. Berlin 1878.
39. —— Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anzeiger 1879. Nr. 39, 42 und 43.
40. —— Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. II. 1866.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

41. C. Kupffer, Die Gastrulation an den merobl. Eiern. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1882 und 1884.
42. —— u. Benecke, Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. 1878.
43. J. H. List, Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
44. Jos. Öllacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Diese Zeitschr. Bd. XXII und XXIII. 1872.
45. A. Rauber, Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.
46. —— Über die erste Entwicklung der Vögel und die Bedeutung des Primitivstreifs. Sitzber. der naturf. Ges. zu Leipzig. 1876.
47. —— Primitivrinne und Urmund. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
48. —— Primitivstreif und Neurula der Wirbelthiere. Leipzig 1878.
49. —— Die Lage der Keimpforte. Zool. Anzeiger 1879. Nr. 38.
50. —— Noch ein Blastoporus. Zool. Anzeiger 1883. Nr. 134 und 135.
51. Recklinghausen, Spina bifida. Berlin, Georg Reimer, 1886.
52. Schanz, Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jena 1888 und Jen. Zeitschr. für Naturw. 1888.
53. H. Strahl, Über den Canalis myelo-entericus der Eidechse. Schriften der Ges. zur Bef. der ges. Naturw. zu Marburg. 1880.
54. —— Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Archiv für Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1881, 1882, 1883.
55. —— Ferner: Abhandl. der Senckenberg'schen Gesellschaft. Bd. XIII. 1884.
56. —— Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryo. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1886.
57. M. Wolff, Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVIII.
58. H. Ernst Ziegler, Die embryonale Entwicklung bei Salmo salar. Diss. Freiburg 1882.
59. —— Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXX. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII—XIV.

ao, Aorta;
all, Allantois;
afm, Aftermembran;
bl, Blastoporus;
can.neur, Canalis neurentericus;
ch, Chorda;
chk, Chordakanal;
d, Darm;
def.schw, definitive Schwanzknospe;
db, Darmblatt;
de, Dotterepithel;
dk, Dotterkerne;
do, Dotter;
dw, Darmwand;
e, Ektoderm;
endw, Endwulst = dicker Theil des Primitivstreifs;
g, Gefäß;
kh, Kupffer'sche Höhle;
m, Mesoderm:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mf, Medullarfurche;
mr, Medullarrohr;
ö.schwk, Öllacher'sche Schwanzknospe;
p.d, postanaler Darm;
p.r, Primitivrinne;
p.st, Primitivstreif;
rw, Randwulst;
sbv, Subintestinalvene;
sc, subchordaler Strang;
schwa, Schwanzanschwellungen;
schwr, Schwanzrinne;
sp.can.neur, spaltförmiger Canalis neurentericus;
ver.schwa, vereinigte Schwanzanschwellungen;
*, Einkerbung des Entoderms.

Die eingeklammerten Ziffern bei den Figurennummern bedeuten die Anzahl der zwischenliegenden Schnitte.

A. Torpedo ocellata.

Fig. 1. Oberflächenbild, etwas älter als Stadium *I* (Fig. 2—6).

Fig. 2—6 incl. Querschnittserie von vorn nach hinten. Vergr. 56. Jüngstes Stadium *I* ungefähr Stadium *D* Balfour's.

Fig. 7. Oberflächenbild, Stadium *II* (Fig. 8—14).

Fig. 8—14 incl. Querschnittserie von vorn nach hinten. Vergr. 56. Älter als Stadium *I*, ungefähr Stadium *F* Balfour's.

Fig. 15—22 incl. Querschnittserie von vorn nach hinten. Nächst älteres Stadium *III* = Stadium *G* Balfour's. Vergr. 56.

Fig. 23—26 incl. Querschnittserie von vorn nach hinten. Nächst älteres Stadium *IV*, zwischen Stadium *H* und *I* Balfour's. Vergr. 56.

Fig. 27—34 incl. Querschnittserie von vorn nach hinten. Ältestes Stadium *V*. Vergr. 56.

B. Lachs und Hecht.

Fig. 35. Längsschnitt vom Lachs, etwas vor Schluss des Blastoporus, zu Serie 36—38 gehörig.

Fig. 36—38 incl. Querschnitte vom Lachs vor Schluss des Blastoporus, zu Fig. 35 gehörig.

Fig. 39. Längsschnitt vom Lachs, etwas nach Schluss des Blastoporus, zu Serie 40—43 gehörig.

Fig. 40—43 incl. Querschnitte vom Lachs kurz nach Schluss des Blastoporus (zu Fig. 39).

Fig. 44—46 incl. Querschnitte vom Lachs, ältestes Stadium.

Fig. 47. Querschnitt vom Hecht, kurz nach Schluss des Blastoporus in der Gegend der Kupffer'schen Blase.

Fig. 48—52 incl. Querschnitte vom Hecht vor Schluss des Blastoporus.

C. Ente.

Fig. 95—98 incl. *I*. Stadium (jüngstes). Medullarfalte und Chorda angelegt, Urwirbel fehlen, Querschnitte von vorn nach hinten.

Fig. 53—62 incl. *II*. Stadium, circa sechs Urwirbel, spaltförmiger Canalis neurentericus, nicht durchgehend, Querschnitte von vorn nach hinten.

Fig. 63—72 incl. Medullarrohr im hinteren Theil noch offen, Canalis neurentericus durchgehend, Querschnitte von vorn nach hinten. *III*. Stadium.

Fig. 73—83 incl. Medullarrohr fast ganz geschlossen, Canalis neurentericus, Aftermembran, Querschnitte von vorn nach hinten, *IV*. Stadium.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 84. Längsschnitt, Stadium *IV*.

Fig. 85—87 incl. Querschnitte von vorn nach hinten, doppelte Chorda, Canalis neurentericus, Anlage der Allantois, älter als Stadium *V*.

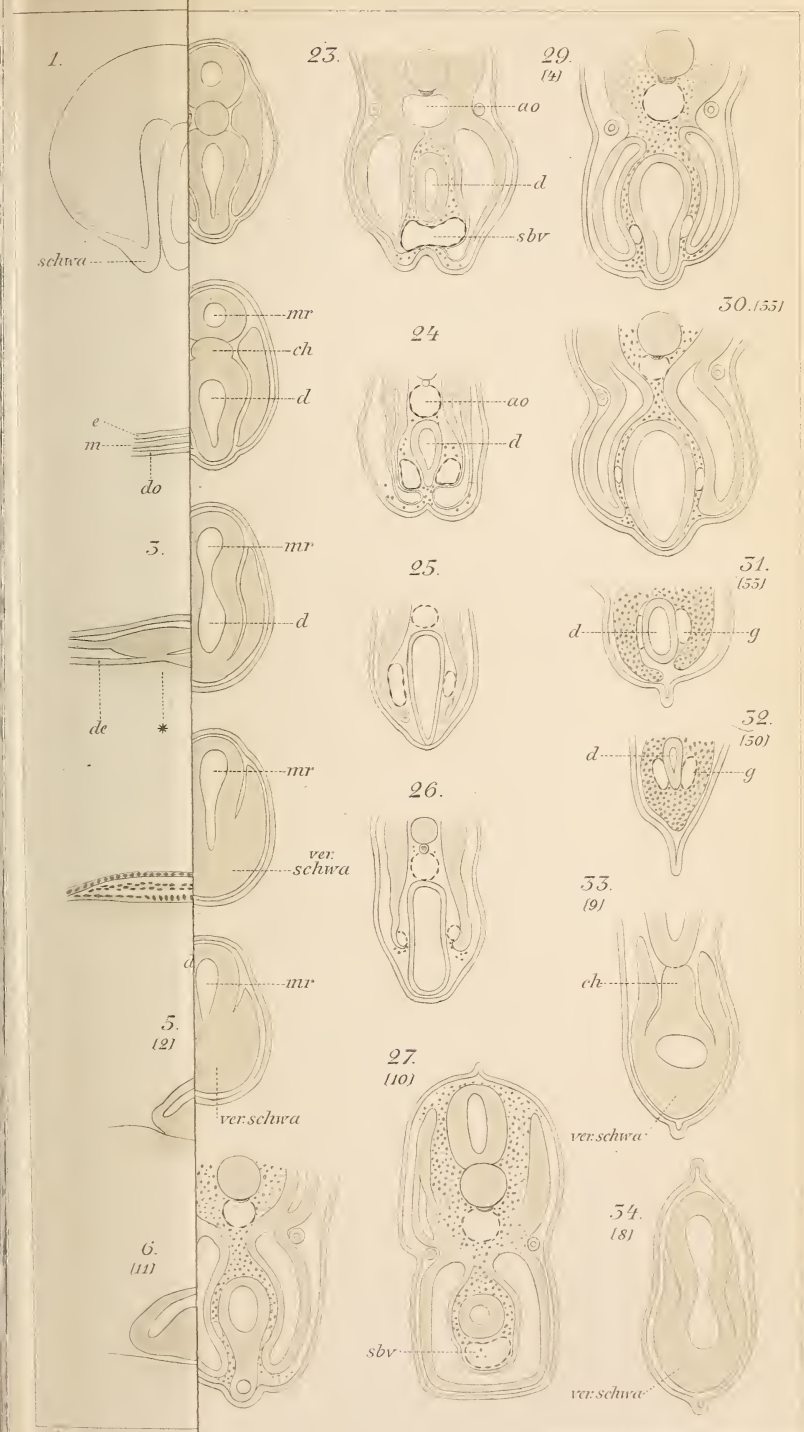
Fig. 88—92. Stadium *V*, Querschnitte von vorn nach hinten, Canalis neurentericus obliterirend, hinterster Theil des Medullarrohres solid. Beginn der Verlagerung des Primitivstreifs.

Fig. 93—94. Querschnitte von vorn nach hinten, durch den Schwanz. Stadium *VI* (ältestes).

Fig. 95—98 incl. siehe p. 222 unter C. Ente.

Fig. 99. Oberflächenbild des Hinterendes. Ventralseite, Canalis neurentericus. Stadium *IV*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

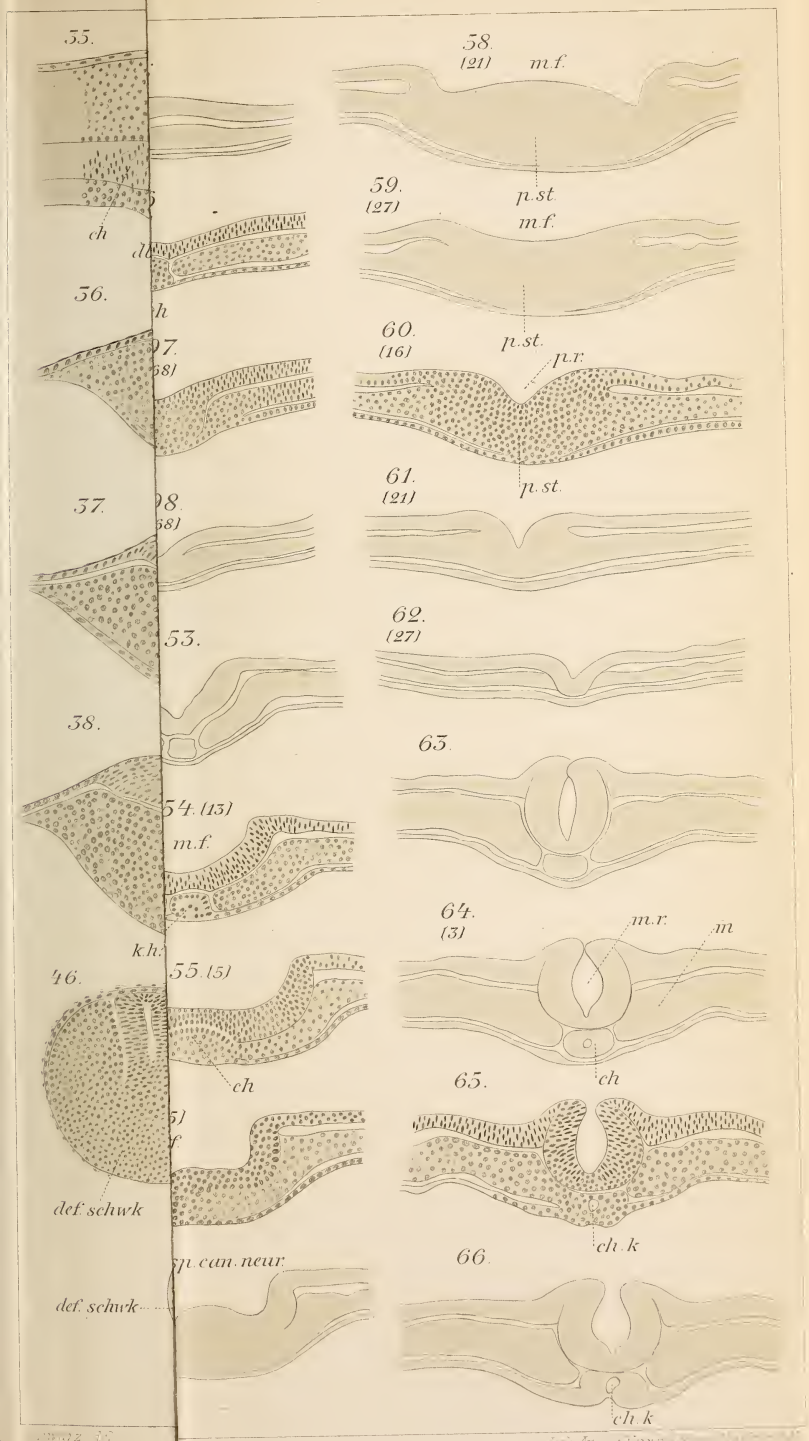


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

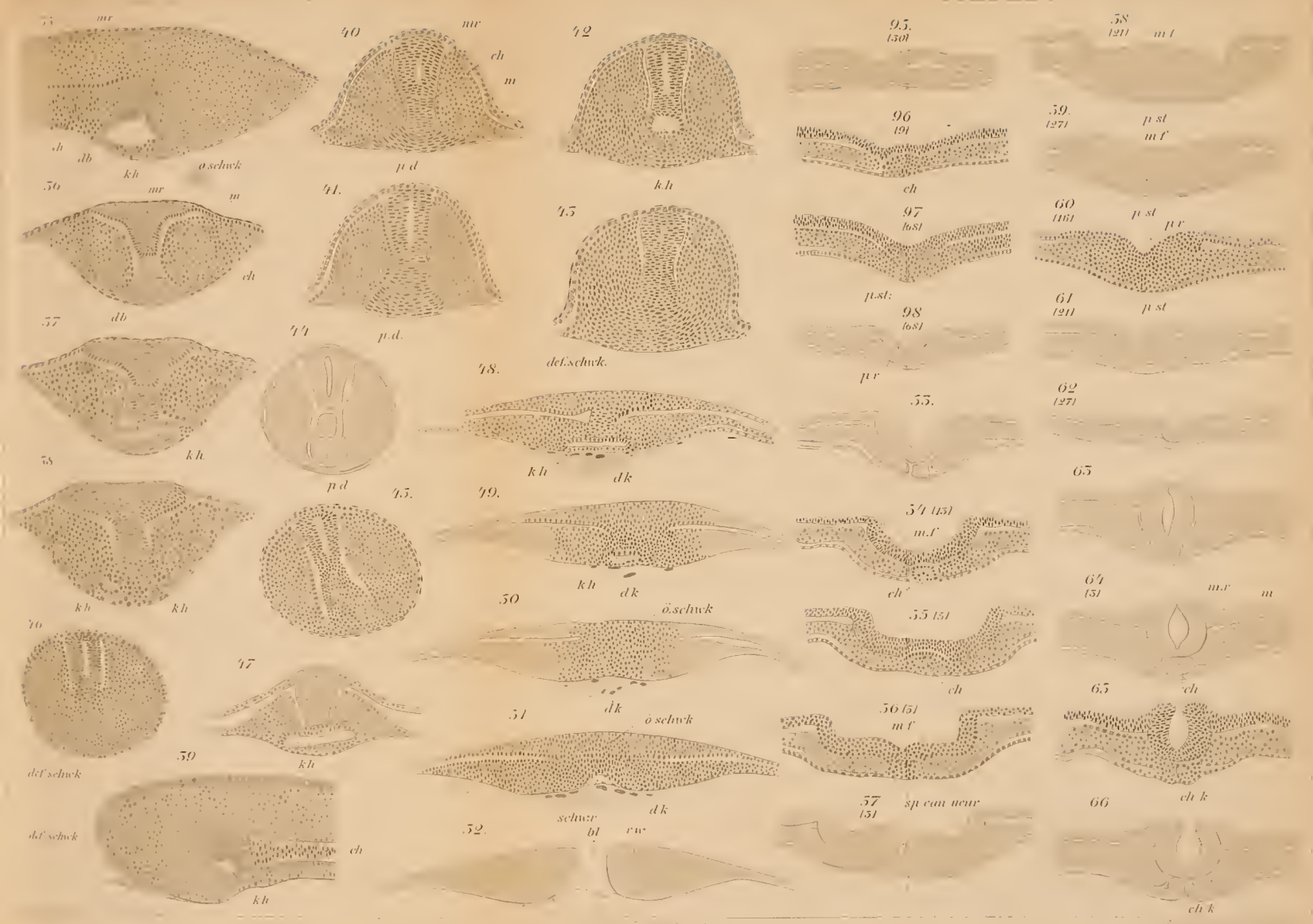
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



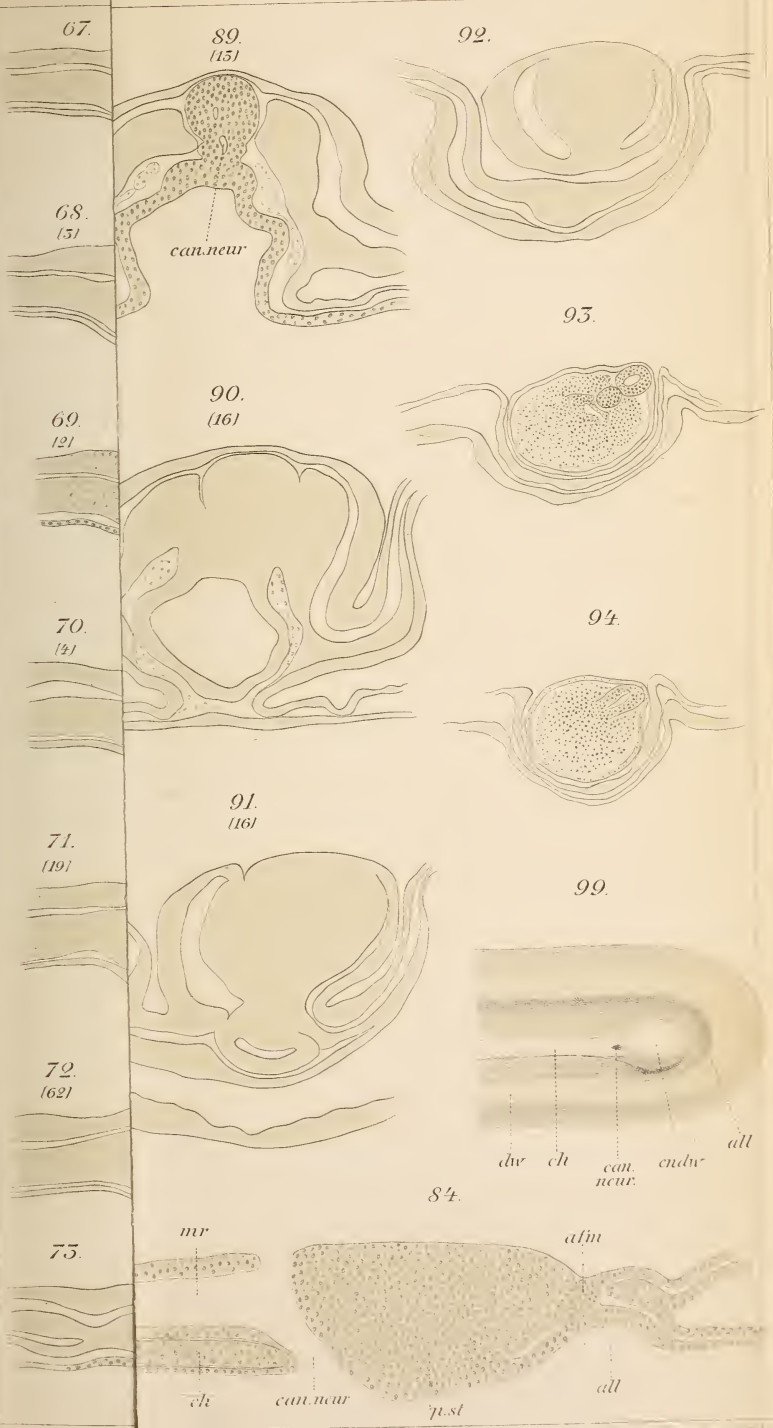
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: 48

Autor(en)/Author(s): Schwarz Daniel

Artikel/Article: Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. 191-223