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

Das Dotterorgan der Wirbelthiere.

Von

Hans Virchow

(Berlin).

Mit Tafel X.

Einleitung.

In einer Beschreibung des Dottersackes des Huhnes, welche ich vor Kurzem veröffentlicht habe, bemerkte ich schon, dass die Dotterorgane der Amphibien und Amnioten in engerem Sinne verwandt seien, während die der Selachier und Knochenfische weiter davon abständen. Schon damals, als ich jene Beschreibung unternahm, schwebte mir der Plan vor, die Dotterorgane sämmtlicher Wirbelthiere vergleichend zu betrachten, indessen die Untersuchung der einen Form nahm eine solche Breite an, dass ich sie für sich darstellen musste. Indem ich nun von Neuem an diese Aufgabe herantrete, sehe ich mich von Neuem vor Erreichung des Zieles aufgehalten; von Neuem zeigt sich die Zahl der Einzelfragen so groß, die zeitliche und räumliche Ausdehnung so bedeutend, die technischen Schwierigkeiten so hinderlich, dass ich zu einer erschöpfenden Kenntnis nicht vorzudringen vermag. Wenn ich trotzdem nicht von Neuem das Dotterorgan einer einzigen Klasse, gewissermaßen als zweites Kapitel, geschildert, sondern gesucht habe, die Betrachtung auf eine größere Zahl von Formen auszudehnen, so ist daran der Umstand Schuld, dass ich von keiner Klasse ein vollständiges Material besaß, so dass ich gern die Abrundung in anderer Richtung suchte. Ich thue das nicht ohne Bedenken, denn die litterarische Erfahrung zeigt, wie willkürlich die Deutungen ausfallen können, wenn man kleine, zeitlich und räumlich beschränkte Abschnitte von der Entwicklung eines Dotterorgans aus dem Zusammenhange der Gesammtentwicklung herausreißt. Fast die ganze neuere Litteratur über das Dotterorgan — einige Arbeiten ausgenommen — ist behaftet mit drei

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

Mängeln: Beschränkung auf kleine Abschnitte des Dotterorgans (räumliche Beschränkung); Beschränkung auf wenige Stadien der Entwicklung (zeitliche Beschränkung) und Beschränkung auf einzelne Klassen (systematische Beschränkung). Wenn man diese ausgedehnte Litteratur an sich vorüberziehen lässt, so erblickt man darin sehr viel von sekundärer Furchung, Blutbildung, Merocyten, Para- und sonstigen -Blasten, aber sehr wenig von dem eigentlichen Gegenstande, von der Entwicklung des Dotterorgans als solchen. Wenn ich nun selbst nur Bruchstücke liefere, so glaube ich doch, mit Spekulationen innerhalb der Grenzen geblieben zu sein, welche mir durch mein Material gezogen waren, und das Zweifelhafte auch als zweifelhaft bezeichnet zu haben.

Anordnung des Stoffes. — Demnächst habe ich mir die Frage vorzulegen, in welche Reihenfolge ich meine Mittheilungen bringe. Bei dieser Erwägung ist zuerst geltend zu machen, dass zwei Hauptgruppen vorliegen, von denen die eine die Selachier, die andere die Amphibien und Amnioten umfasst. Diese beiden Gruppen können völlig getrennt behandelt werden, und es ist auch einstweilen ganz gleichgültig, welche wir voranstellen. Allerdings hat sich gezeigt, dass bei Reptilien in ausgedehntem Maße »Merocyten« vorkommen, dass also in diesem Punkte eine Ähnlichkeit mit den Selachiern und den (von mir nicht behandelten) Knochenfischen hervortritt. Da jedoch in so vielen anderen Punkten, ja wir können sagen, in allen anderen wichtigen Punkten diese Klassen von einander abweichen, so müssen wir in der Verwerthung des einen Befundes vorsichtig sein und einstweilen die Frage offen lassen, ob eine Homologie oder Analogie vorliegt.

Acipenser ist, so weit meine beschränkten Befunde maßgebend sein können, an die Amphibien anzureihen.

Innerhalb der Hauptgruppe, welche die Amphibien und Amnioten umfasst, kann nun weiter entweder in aufsteigender oder in absteigender Linie geordnet werden; d. h. man kann entweder mit den Amphibien beginnen und mit den Reptilien endigen, oder umgekehrt. Ich ziehe das Letztere vor, und zwar aus dem gleichen Grunde, dem ich bei der Beschreibung des Dottersackes des Huhnes gefolgt bin. Wie ich dort den fertigen Zustand voranstellte, um von ihm aus die Entwicklung zu verstehen, so werde ich hier das hochentwickelte, ausdrucksvollere Dotterorgan der Amnioten zuerst schildern und von ihm aus das weniger entwickelte der Amphibien beleuchten. Manche Erscheinungen des letzteren wären vielleicht gar nicht bemerkt oder doch nicht in ihrer Bedeutung gewürdigt worden, wenn die Aufmerksamkeit nicht erst durch die höheren Formen erweckt worden

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

wäre. Zwei Punkte möchte ich zur Bekräftigung dessen anführen: 1) Die Zellen des Dottersackentoblasten ordnen sich beim Huhne und eben so bei Reptilien in charakteristischer und ganz strenger Weise zu einem einschichtigen Epithel, und dieser Zustand muss als ein physiologisch zweckmäßiger, hochentwickelter angesehen werden. Wir werden Anzeichen eines solchen auch bei Amphibien suchen, finden und für den Beginn einer höheren Organisation ansehen. 2) Die zweite Betrachtung ist in der Frage enthalten, in welcher Form, auf welchem Wege das Dottermaterial dem Embryo zugeführt wird. Auch in dieser Hinsicht bieten die Amnioten ausdrucksvolle und klare Verhältnisse. Ich habe mich bei der Bearbeitung des Dottersackes des Huhnes in einer besonderen Theiluntersuchung davon überzeugt, dass der Dottergang, obwohl er offen bleibt, nicht dazu benutzt wird, Dotter in den Darm abzuführen, und dass das Darmepithel nicht zur Resorption von Dotter dient, dass also der Dotter ausschließlich von dem Dottersackepithel aufgenommen, verarbeitet und dem Blutstrome zugeführt wird. Bei den Amphibien liegen die Verhältnisse nicht in gleicher Weise klar: da das Dotterorgan in Gestalt einer weiten Bucht mit dem Mitteldarm in offener Verbindung bleibt, so liegt allerdings die Möglichkeit vor, dass auch hier der Dotter durch die Wandzellen hindurch in die Blutbahn gelangt, aber es liegt auch die zweite Möglichkeit vor, dass er von den Dotterzellen nur vorverdaut wird und den Darmepithelzellen zur Aufnahme anheimfällt. Hier giebt der Vergleich mit den Amnioten zwar keine Lösung der Frage, aber doch eine bestimmte Fragestellung.

Ich möchte mit diesen Äußerungen nicht missverstanden werden; ich verlange natürlich nicht, dass die Betrachtung des Dotterorgans der Amphibien in diejenige Beurtheilung hineingezwängt werde, welche wir bei dem Studium der Amnioten gewonnen haben, aber ich möchte nahelegen, dass man bei den niederen Formen zusehe, ob sich nicht schon beginnende Anzeichen des höheren Zustandes finden, oder ob ausschließlich eine andere Form der Funktion und Hand in Hand damit andere, niedrigere morphologische Verhältnisse bestehen. Erst wenn wir auf diese Frage sichere Auskunft geben können, ist die Aufgabe der morphologischen Betrachtung gelöst.

Gern hätte ich auch die Untersuchungen von Roux über die »Postgeneration« und die Untersuchungen von G. Ruge über die Rückbildung von Eierstockseiern der Amphibien in den Kreis dieser Betrachtungen gezogen. Bei den Untersuchungen von Roux (20) wurden Furchungskugeln durch Anstich abgetödtet, und in manchen Fällen trat eine eigenthümliche Form der Reorganisation ein, bei welcher von den er-

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

haltenen Eitheilen aus Zellen in den gestörten Eiabschnitt eindrangen; dabei kamen Erscheinungen vor, welche wir wohl den Vorgängen vergleichen können, welche an meroblastischen Eiern normalerweise im Dotter auftreten. Bei den Untersuchungen von Ruge (21) hat sich gezeigt, dass von dem Epithel von Follikeln, deren Eier abgestorben waren, Zellenbildungen ausgehen, die in morphologischer und funktioneller Hinsicht große Ähnlichkeit mit Dottersackepithelzellen haben. Die Bedeutung dieser Erscheinungen für unsere Betrachtung des Dotterorgans ist keine so zu sagen direkte, sondern eine kritische: Wenn Zellen ganz anderen Ursprunges, sobald sie mit Dotter in bestimmte Beziehungen treten, die gleichen Formen annehmen können, die wir sonst an den typischen Dotterentoblastzellen treffen, so müssen wir uns ernstlich fragen, ob alles Das, was an Dotterzellen beobachtet wird, geweblich specifische Merkmale sind.

Technik. — Ein Umstand, welcher die Lückenhaftigkeit unserer bisherigen Kenntnisse über die Dotterorgane der Wirbelthiere zum großen Theile erklärt, liegt in den technischen Schwierigkeiten, welche aus der Anwesenheit des Dotters hervorgehen und theils durch die Menge, theils durch die Beschaffenheit des letzteren bedingt sind. Es sind dies Schwierigkeiten in jeder Hinsicht; in Hinsicht des Fixirens, des Schneidens, des Färbens und des Deutens der mikroskopischen Bilder. Aber sie sind nicht in allen Klassen gleich; sie sind gering bei Selachiern und ziemlich gering bei Amphibien, namentlich solchen mit dotterarmen Eiern; bedeutend bei Reptilien und am bedeutendsten bei Knochenfischen. Für das Huhn habe ich diese Schwierigkeiten und die aus der Beschaffenheit des Dotters hervorgehenden Kunstprodukte genauer analysirt. Eine gleiche kritisch technische Voruntersuchung wäre bei allen Klassen erforderlich; ich schränke mich jedoch in dieser Hinsicht ein, weil solche Auseinandersetzungen den Leser langweilen, und hebe nur kurz Dasjenige heraus, was man immer vor Augen haben muss, wenn man dotterreiche Eier untersucht, nämlich erstens die Neigung des Dotters, zu quellen und zu schrumpfen, zweitens Kontakterscheinungen, welche aus der Berührung des fettartigen Körpers im Dotter mit den wässrigen Reagentien hervorgehen.

Quellung tritt am Dotter vor Allem durch Säurewirkung ein und kann bei Knochenfischen (Salmoniden) so bedeutend werden, dass dadurch eine gegebene Dottermenge auf das Mehrfache ihres ursprünglichen Volums anschwillt. (Wie mir Herr F. Miescher mittheilt, trägt der reiche Vitellingehalt die Schuld daran.)

Schrumpfung wird durch Alkohol hervorgerufen, selbst nach vorausgegangener ausgiebiger »Fixirung«. Da nun bei manchen Behand-

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

lungsarten quellende und schrumpfende Einflüsse mehrmals mit einander wechseln, so entstehen Verbiegungen, Abhebungen, Zerreißungen, wie sie an dotterfreien Präparaten bei gleicher Behandlung nicht vorkommen würden. Geradezu typisch sind solche Störungen in der Umgebung der subgerminalen Höhle, worauf ich zurückkomme.

Die Wirkungen des Kontaktes äußern sich darin, dass der fettartige Körper des Dotters aus seiner natürlichen Lagerung ausgetrieben wird. Dies kann man sehr häufig, vielleicht regelmäßig, und zwar im Großen, an Reptilieneiern beobachten, die im Ganzen erhärtet wurden. Wie vor mir schon von Lereboullet (14, p. 123) bemerkt worden ist, treten aus dem Inneren solcher Eier ölige Tropfen bis zu Stecknadelkopfgröße hervor, die in der umgebenden Flüssigkeit schwer zu Boden sinken. Dies ist keine Lösung, denn sonst würde man ja das Fett nicht sehen, sondern Dissociation. Noch stärker ist die Wirkung auf die fettreichen Eier der Salmoniden: schon in den fixirenden wässrigen Flüssigkeiten, noch stärker aber nach vorausgegangener Alkoholwirkung in den färbenden (wässrigen) Lösungen treten ölige Tropfen aus, die in diesem Falle nicht zu Boden sinken, sondern auf der Oberfläche schwimmen. Dieses Fett, welches in kleinen Tröpfchen aus den einzelnen Dotterkugeln austritt und sich zu größeren Tropfen sammelt, muss auf seinem Wege die Dotterkugeln aus einander drängen und das Urtheil über die normale Lagerung trüben. Oft werden endlich kleinere oder größere derartige Tropfen doch noch zur Fixirung gebracht und bilden dann innerhalb des Präparates unregelmäßige myelinartige Gestalten.

Topographische Orientirung; Korrektur. — Zu den technischen Dingen gehört auch die topographische Orientierung, ein Verfahren, um dessen sorgfältige Ausbildung sich His und Duval und Andere ein so großes Verdienst erworben haben. Wer sich daran gewöhnt hat, dem scheint es selbstverständlich, und es sollte daher kein Wort darüber mehr nöthig sein; leider müssen wir aber eingestehen, dass ein großer Theil der embryologischen Litteratur der letztvergangenen Jahrzehnte wegen Nichtbeachtung dieser Forderung unverwerthbar ist. Ich habe meine Keimscheiben, namentlich die aus dem Stadium der Gastrula, so verarbeitet, dass ich vor dem Einbetten ein Flächenbild bei bekannter Vergrößerung entwarf und nach dem Schneiden zu allererst meine Serien mit Bemerkungen versah, um jeden Schnitt sofort auf das Flächenbild beziehen zu können. Für die späteren Stadien von Lacerta fehlt mir allerdings oft eine Bezeichnung der Entwicklungsstufe; ein Mangel, der auch bei der Arbeit von Strahl (25) über das Dotterorgan von Lacerta störend hervortritt.

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

Bei einer derartigen topographisch gebundenen Verarbeitung muss nun eine Korrektur berechnet werden, welche durch die Verkleinerung der Präparate bei der Paraffineinbettung nöthig wird. Ich spreche nicht von der Schnittverkleinerung, welche sehr oft beim Schneiden aus Paraffin mit querstehendem Messer eintritt, dadurch, dass sich der Schnitt zusammenschiebt, und welche unberechenbar ist; sondern von der Stückverkleinerung, welche beim Durchtränken und Einschmelzen der Objekte, namentlich der Keimscheiben, so gut wie immer eintritt. Sie ist zum Theil eine Folge der Verkleinerung, welche das Paraffin selbst beim Erstarren erleidet, indessen doch bei anscheinend gleichem Verfahren nicht von konstanter Größe. Um daher die Schnitte genau auf das Flächenbild beziehen zu können, muss man die Verkleinerung berechnen, und das ist leicht, wenn das Präparat scharf bestimmbare Punkte hat. In anderen Fällen, wo solche Punkte fehlen, oder wo nur ein solcher vorhanden ist, wie bei einer Gastrula, muss man eine empirische Durchschnittskorrektur in Ansatz bringen, als welche nach meinen Erfahrungen zehn Procent für Keimscheiben zu rechnen sind. Zehn Procent kommen schon in Betracht, wenn man Präparate aus Paraffin mit Präparaten aus Celloidin (Photoxylin) vergleichen will, ja sogar für den Vergleich der Zellen unter einander.

Die Veränderungen an Photoxylin-(Celloidin-)Präparaten bestehen mehr in Verziehungen, welche der einzelne Schnitt in Folge der Dehnbarkeit der in Alkohol erweichten Einschlussmasse erfährt und entziehen sich einer genaueren Feststellung.

Protoplasma im Dotter. — Von allgemeinen Fragen, die etwa in der Einleitung behandelt werden müssten, ist keine so wichtig wie die, ob schon vor der Furchung der ganze Dotter von Protoplasma durchsetzt ist; denn es ist natürlich von tiefgreifender Bedeutung, zu wissen, ob an Stellen eines Eies, an denen wir später Zellen auftreten sehen, schon vorher Protoplasma vorhanden war.

Meine Stellung zu dieser Frage habe ich in meiner Arbeit über das Dotterorgan des Huhnes ungefähr mit den Worten bezeichnet: Ich glaube an dieses Protoplasma, wenn es entweder zu sehen ist, oder wenn aus bestimmten Erscheinungen auf dasselbe geschlossen werden kann; ich sagte ausdrücklich (27, p. 245): »ich verlange nicht unbedingt, das Protoplasma zu sehen, um an dasselbe zu glauben«. Damit ist also zugegeben, dass Protoplasma vorhanden sein kann, ohne dass es sichtbar ist; ohne dass es wenigstens bis jetzt sichtbar gemacht worden ist. Aber es ist noch ein großer Unterschied zwischen dieser Koncession und dem Verfahren, ein derartiges möglicherweise vorhan-

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

denes aber nicht bewiesenes Protoplasma so, als sei es wirklich da, zur Grundlage von Spekulationen zu machen. Ich nehme in dieser Frage also weder einen so bestimmten Standpunkt ein wie Waldeyer (29, p. 12), noch betrachte ich doch andererseits »Nahrungsdotter« und »Bildungsdotter« als scharf geschieden. Gegen Waldeyer bemerke ich, dass daraus, dass bei jungen Ovarialeiern von Reptilien und Vögeln der ganze Dotterraum von Protoplasma durchzogen ist, meiner Meinung nach nicht geschlossen werden muss, dass es bei reifen Eiern von Reptilien und Vögeln eben so sei; und ich führte schon das Beispiel des Knochenfischeies an, bei dem das Herausziehen des Protoplasma aus einem großen Theil des Eies unter dem Bilde des »Strömens« bei der Berührung mit Wasser beschrieben ist (12, p. 435); und ich bemerkte, dass wenn sich das Protoplasma so energisch aus einem großen Theil des Dotters herauszieht, nichts entgegenstehe der Vorstellung, dass ein großer, ja der größte Theil des Dotters gänzlich von demselben entblößt wird. Ob es indirekte Beweise für die Anwesenheit von Protoplasma im Dotter giebt, ob etwa der Umstand, dass der Dotter sich nicht zersetzt, so gedeutet werden muss, weiß ich nicht; aber so viel mir bekannt, sind solche nicht erörtert.

Andererseits kann aber eine bestimmte Grenzlinie des Keimes gegen den Dotter nicht angegeben werden, und in dieser Hinsicht kann nicht etwa nur hypothetisch sondern positiv behauptet werden, dass unterhalb der Dotterhöhle, im Boden derselben, Protoplasma liegen muss, weil hier Furchung — beim Huhn in beschränkterem, bei Reptilien in ausgedehnterem Umfange — vorkommt.

Ich sehe aber in diesem Punkte keine Principienfrage, sondern eine rein empirische Angelegenheit. Da ich mich nun bemühe, nachzuweisen, dass das Dotterorgan des Huhnes dem Dotterorgan der übrigen höheren Wirbelthiere, von den Amphibien aufwärts, homolog ist, und da bei Amphibien der gesammte Dotter von Protoplasma durchsetzt ist, so muss, wenn auch wohl beim Huhn das Protoplasma auf einen kleinen Abschnitt des Dotters beschränkt ist, doch dieser Zustand allmählich entstanden sein, und es ist wahrscheinlich, dass bei Reptilien die Sonderung in protoplasmahaltigen und protoplasmafreien Dotter noch nicht so weit gediehen ist. Beim Huhn aber wird — dies ist keine Annahme sondern eine Thatsache — weitaus die größte Masse des Dotters nicht nach dem primitiven Modus der Furchung von Zellen aufgenommen, sondern der Dotterentoblast wandelt sich zuvor in Dottersackepithel um, und dieses übernimmt die Aufnahme und Verarbeitung des Dotters. Man wird nicht verkennen wollen, dass ein solcher Zustand, in welchem ein Wandepithel dem

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

Dotter gegenübertritt, eine genaue Parallele bietet zu dem mit Nahrungsmaterial gefüllten Darmraum, und dass die alte Auffassung eines »Nahrungsdotters«, der als fremde, passive, so zu sagen todte Masse dem Keim gegenübersteht, eine reale Stütze hat, welche durch keine apriorischen Betrachtungen weder systematischer Art (über die Einatur), noch phylogenetischer Art (über die Ableitung von Amphibien) wegdisputirt werden kann. In letzterer Hinsicht liegen ja im Gegentheil die Verhältnisse so, dass uns die Vorgänge des Huhnes und — wie ich zu erweisen hoffe — der Reptilien, als in hohem Maße cänogenetisch abgeänderte erscheinen müssen. Und da der eine Zustand in den anderen, der primäre oder palingenetische in den sekundären oder cänogenetischen übergegangen ist, so gipfelt unser morphologisches Interesse darin, die Grenze kennen zu lernen, in welcher diese beiden Vorgänge an einander stoßen. Und da dies eine rein empirische Angelegenheit ist, so ist es eben so Sache der rein empirischen Feststellung, wie weit bei den verschiedenen Klassen und Ordnungen der Wirbelthiere das Protoplasma im Dotter reicht, wie es innerhalb des Dotters vertheilt ist.

Von allen den Erscheinungen nun, welche in dieser Hinsicht bei der Eidechse in Betracht kommen können, muss eine hier herausgegriffen werden, weil sie nach der Beschreibung von F. Sarasin (22) schon am unbefruchteten Ei vorkommt, als ein in der Nähe des proximalen Eipoles aber doch inmitten des Dotters gelegenes Gebilde. F. Sarasin misst diesem Gebilde eine große Bedeutung bei; er weist darauf hin, und bildet ab (Fig. 1), dass die Schichten des Dotters nicht parallel der Oberfläche, sondern koncentrisch um diesen, angeblich protoplasmatischen Herd angeordnet seien, und benennt ihn »Dotterherd«, indem er von der Vorstellung ausgeht, dass er zu der Bildung des Dotters in Beziehung stehe (p. 7). Ich finde diese Bildung noch an drei Eiern aus dem Stadium der Gastrula, welche im Ganzen geschnitten sind, und zwar auf dem Schnitt als ein Band, also in plastischer Rekonstruktion als eine Platte, unter dem Embryonalschilde, mit abwärts gebogenen Rändern. Auch die von F. Sarasin hervorgehobene Beziehung zur Schichtung des Dotters kann ich bestätigen. Da ich die Entwicklung der Ovarialeier nicht verfolgt habe, so vermag ich mich nicht über die von Sarasin behauptete Beziehung zur Ausbildung des Dotters auszusprechen. Wenn wir es nun hier mit Protoplasma zu thun haben, so fragt es sich, was daraus später wird; ob es zu Grunde geht oder noch nutzbar gemacht wird. Jedenfalls aber liegt eine Handhabe vor für die Vermuthung, dass hier ein Reservoir von Protoplasma im Inneren der Bodenschicht steckt, welches später vertheilt und bei der Bildung von Dotterzellen gebraucht werden kann.

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

Weitere sehr reichliche Protoplasmaansammlungen treten bei der späteren Entwicklung in den Randtheilen der Bodenschicht unter dem »Randwulst des Lecithoderms« und jenseits des letzteren auf, in Verbindung mit merocytischen Kernen; und sie erhalten sich, ja nehmen an Mächtigkeit zu mit der Umwachsung des Dotters durch die Keimhaut, wobei sie sich mit dem Keimhautrande gegen den distalen Pol vorschieben. Da aber nicht erwiesen ist, dass dieses Protoplasma vor der Furchung an der gleichen Stelle lag, so soll es erst weiterhin bei den Stadien geschildert werden, auf denen ich es beobachtet habe, und ich will hier nur die Bemerkung machen, dass die Art seiner Ausbreitung uns die Fähigkeit des Protoplasmas, sich aktiv im Dotter zu verschieben, zeigt.

Bezeichnungen. — Von den in den nachfolgenden Mittheilungen behandelten Wirbelthieren haben die Reptilien und die Selachier einen »Dottersack«, welcher durch einen »Dottergang« mit dem Darm in Verbindung steht. Acipenser und die Amphibien dagegen haben anstatt dessen eine Erweiterung, welche mit dem Mitteldarm in offener Verbindung bleibt; sie sei als »Dotterbucht« bezeichnet. »Dotterorgan«, eine Bezeichnung, die ich bei P. und F. Sarasin finde (23), ist der allgemeinere, übergeordnete Begriff, der Dottersack und Dotterbucht in sich schließt.

Die meisten übrigen Ausdrücke werden im Verlaufe der Darstellung ihre Erklärung finden; hier seien nur noch folgende erläutert: Dottersackepithel, Dotterentoblast, Entoblast des Dotterorgans, Dotterzellen, Merocyten, Dotterblatt.

Der Ausdruck »Dottersackepithel« erklärt sich selbst.

Den Ausdruck »Dotterentoblast« wende ich an für den von Zellen durchsetzten, bezw. in Zellen zerfallenen Theil des Dotters, also in dem Sinne des Entoderme vitellin von Swaën (26), und in anderem Sinne wie Rückert (18) und H. E. und F. Ziegler (30). — »Dotterzellen« oder »Lecithocyten« sind die Zellen des Dotterentoblasten; »Merocyten« eine bestimmte Form der Dotterzellen (s. p. 190).

»Entoblast des Dotterorgans« bez., wenn letzteres ein Dottersack ist, »Dottersackentoblast« ist der übergeordnete Begriff, welcher Dottersackepithel und Dotterentoblast in sich begreift.

Den Ausdruck »Parablast« (Parablasten, parablastische Zellen) werde ich nicht gebrauchen, auch nicht in der veränderten Bedeutung, welche er allmählich angenommen hat, denn ich finde ihn in der Litteratur in sieben verschiedenen Bedeutungen bei His, Waldeyer (29), Kupffer (13), Kollmann (11), Gasser (8) Strahl (25), Brook (1), und ein so schwankender Begriff ist nur im Stande, Verwirrung zu stiften und zu unterhalten.

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

Dagegen übernehme ich den Ausdruck »Dotterblatt«, welchen Kupffer eingeführt hat, zur Bezeichnung derjenigen Zellenlage (untere Keimschicht, Entoderm oder Entoblast der Autoren), welche das Dach der subgerminalen Höhle bildet. Ich übersetze aber den Ausdruck nicht in »Paraderm« sondern in »Lecithoderm«.

Das Dotterorgan der Reptilien und Amphibien.

I. Der Dottersack der Reptilien.

Wenn man Dottersäcke vergleichend betrachten und beurtheilen will, so kann dabei nicht ein Merkmal allein maßgebend sein. Eben so wie es Jemand nicht einfallen kann, eine »Stammesentwicklung des Sehorgans« auf die Netzhaut ausschließlich zu begründen, sondern wie man daneben auch den Accommodationsapparat, die Gebilde des Glaskörperraumes, die Gefäße, die Muskeln betrachten wird, da man doch im Voraus nicht wissen kann, in welchen Theilen sich die morphologisch verwerthbaren Bestandtheile finden werden, so kann man bei der Betrachtung des Dotterorgans auch nicht ausschließlich die Dotterzellen bezw. Dottersackepithelzellen berücksichtigen, sondern man muss die Gesammtheit derjenigen Merkmale im Auge behalten, die das Dotterorgan bezeichnen.

Da wir nun diese von den Vögeln bereits kennen, so seien sie hier aufgezählt, um für die Reptilien eine Richtschnur zu liefern. Bei den Vögeln kommen am Dottersack folgende Eigenthümlichkeiten vor: 1) Dottersackepithel, 2) Wandanhänge, 3) primärer Kreislauf, 4) sekundärer Kreislauf, 5) Dottergang, 6) Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle, 7) Eiweißsack oder placentares Organ.

Zur kurzen Kennzeichnung sei Folgendes bemerkt. Das Dottersackepithel wird durch große blasige Zellen gebildet und bekleidet in einfacher Lage die Wand und die Wandanhänge. Während der ersten Hälfte der Brützeit ist es innerhalb eines proximalen Feldes flach (Area pellucida), später verliert sich die scharfe Abgrenzung, indem auch die Zellen des proximalen Feldes höher werden. — Die Wandanhänge bestehen in reich gestalteten durchbrochenen Blättern oder Gittern, welche vom proximalen zum distalen Pole verlaufen und ihre größte Höhe am Äquator haben. — Der primäre Kreislauf ist dadurch gekennzeichnet, dass die Eintrittsstellen der Arterien in der Mitte des Gefäßbezirkes liegen, die Venen sich dagegen in einem Randgefäße sammeln; der sekundäre Kreislauf dadurch, dass Venen zwischen Arterien liegen. — Der Dottergang bleibt offen, entwickelt sich nach der Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle

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

in die Länge und Dicke und zeigt sich später immer mehr als dem Darme zugehörig. — Die Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle erfolgt zu einer Zeit kurz vor dem Ausschlüpfen des Hühnchens, wo der Dottersack noch auf der Höhe seiner Entwicklung steht. — Das Eiweißorgan wird zwar nicht von dem Dottersacke sondern von außerhalb des letzteren gelegenen Theilen gebildet, steht aber in so fern in innigen Beziehungen zum Dottersack, als das Bindegewebe des distalen Dottersackpoles auch zugleich das Bindegewebe der distalen Wand des Eiweißsackes ist.

Aus diesen Andeutungen entnehme ich die Gesichtspunkte für die Besprechung des Dottersackes der Reptilien; ich werde aber etwas anders eintheilen und auch über die Form einige Bemerkungen machen.

A. Der fertige Dottersack.

1. Form desselben, subgerminale Höhle, perilecithaler Spalt. — Die Form des Dottersackes von einem weiter entwickelten Embryo von Lacerta zeichnet sich durch drei Merkmale aus: durch die Eindrückung der proximalen Seite, wodurch hier eine tiefe Grube entsteht, durch eine Einkerbung, welche in meridionaler Richtung vom proximalen zum distalen Pole verläuft, und durch eine Abplattung in der Richtung der Achse, welche vom proximalen zum distalen Pole geht. Ich will das durch zwei specielle Fälle anschaulich machen.

Lacerta muralis von 22 mm (Fig. 1 und 2). — Der Dottersack hat eine längliche Gestalt (die lange Achse der Eiachse parallel). Am proximalen Pole ist er von einer tiefen Grube eingenommen, in welcher der vom Amnios umschlossene Embryo, mit der linken Seite aufliegend, zusammengekrümmt ruht. Von der distalen Seite betrachtet, hat der Dottersack genau die Gestalt einer menschlichen Niere. Auf dem distalen Pole findet sich ein eingezogenes unregelmäßiges Feld, durch eine Anzahl von unregelmäßigen Furchen bedingt. Eine dieser Furchen läuft, eine Einziehung erzeugend, an der Seite des Dottersackes zum Rande der proximalen Grube, wo sie flach und verbreitert endigt.

Lacerta vivipara von 41 mm (Fig. 3). — Der Dottersack hat die gleiche nierenförmige Gestalt. An der distalen Seite liegt ein Strang von der Farbe des Dotters; er scheint individuell sehr zu wechseln; in einigen Fällen ist er bis 4 mm lang. Sein verdicktes Ende entspricht dem distalen Pole, das zugespitzte hebt sich vom Dotter ab.

Auf die Einkerbung des Randes und auf die proximale Grube komme ich bei der Besprechung der Gefäße zurück.

Emmert (7) nennt die Grube »Nest«. Léreboullet nennt sie »Fossette embryonnaire« auch »Fossette vitelline«, aber seine Darstellung ist

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

nicht klar, weil in derselben zwei Hohlräume verwechselt werden, nämlich die subgerminale Höhle und die seröse Höhle (Außencölom), welche sich allerdings mit dem Schwinden der subgerminalen Höhle auf Kosten der letzteren ausdehnt (14, p. 102, 103, 117). Sehr anschaulich ist das, was Rathke über die gleiche Grube bei der Natter mittheilt (16, p. 67, 113, 183). Er nennt sie »Fruchtbett«, in welchem der Embryo mit dem Amnios so tief versinkt, dass die Ränder desselben sich über ihm schließen und nur den Urachus eintreten lassen. Gegen Ende der Entwicklung hat der Dottersack die Form einer »altväterischen Nachtmütze«; mit seiner Verkleinerung wird der Embryo wieder frei.

Es ist klar, dass die proximale Wand des Dottersackes, welche den Boden der Grube bildet, früher, d. h. so lange eine subgerminale Höhle bestand, das Dach der letzteren darstellte, dass also die Form der subgerminalen Höhle schon auf die Form der Grube hinweist. Dies berechtigt uns, beide Zustände in eine causale Verbindung zu bringen, d. h. anzunehmen, dass dem Embryo sein Bett schon bereitet wird, bevor er so groß geworden ist, es auszufüllen. Das Dach der subgerminalen Höhle aber ist nichts Anderes als die sog. »Area pellucida« der Keimhaut, und so findet auch diese auf dem gleichen Gedankengange ihre Erklärung, wie ich schon in meiner Arbeit über das Dotterorgan des Huhnes auf p. 232 ausgeführt habe.

Anders liegt es mit dem perilecithalen Spalt. Vom Huhn habe ich beschrieben, dass sich in der ersten Hälfte der Brützeit eine bedeutende Flüssigkeitsmenge an der Oberfläche des Dotters bis gegen den distalen Pol hin ansammelt, wodurch der Inhalt des Dotterraumes vielleicht um das Doppelte vermehrt wird. Das Verhältnis des so entstehenden »perilecithalen Spaltes« zu der subgerminalen Höhle drückte ich mit den Worten aus (27, p. 233): »Der perilecithale Spalt ist die peripherische Fortsetzung der subgerminalen Höhle, oder, anders ausgedrückt, die subgerminale Höhle ist nichts Anderes als der Anfang des perilecithalen Spaltes.« Ich glaubte damals auf Grund der allerdings nicht ganz klaren Worte und Figuren in der Arbeit von Strahl (25), dass ein solcher Spalt bei Lacerta nicht vorkäme. Neuerdings bin ich auf Grund eigener Präparate anderer Meinung geworden. Ich finde nämlich in mittleren Stadien der Entwicklung von Lacerta, d. h. zu einer Zeit, wo die Oberfläche des Eies schon ganz von der Keimhaut überzogen, das Innere aber noch nicht völlig von Zellen eingenommen ist, in allen Fällen einen Spalt von ganz bestimmten Merkmalen, von welchen weiterhin die Rede sein wird. Anfangs glaubte ich, dass hier vielleicht durch die Wirkung der Reagentien eine Trennung innerhalb der Wandschicht künstlich entstanden

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

sei, aber ich bin doch zu der Überzeugung gekommen, dass es sich um ein präexistirendes Verhältnis handelt. Dieser Spalt der Eidechse unterscheidet sich aber von dem des Huhnes in drei Punkten: 1) bleibt er immer ganz eng, 2) ist er von den später zu beschreibenden dotterfreien runden und platten Zellen eingenommen und oft ganz ausgefüllt, 3) ist er von der subgerminalen Höhle dadurch geschieden, dass das Epithel, welches die Vena terminalis bekleidet, mit der inneren Dotterzellenmasse in Verbindung steht. Für die Beurtheilung des Verhältnisses beider Räume zu einander ist es von großer Bedeutung, zu wissen, ob die letztgenannte Verbindung eine primäre oder sekundäre ist. Hierüber kann ich nichts Bestimmtes aussagen und muss daher einstweilen das Urtheil in der Schwebe lassen. Immerhin kann man aber doch so viel sagen, dass sich bei Lacerta eine beachtenswerthe Unabhängigkeit des perilecithalen Spaltes und der subgerminalen Höhle zeigt.

2. Wandanhänge. — Von den Schlangen sind Wandanhänge beschrieben. So sagt Dutrochet (4, p. 28) von einem Embryo von Vipera berus, der seinen Dottersack bereits in die Bauchhöhle aufgenommen hatte, der Dottersack sei »rempli par une grande quantité de lames parallèles et semblable à de la dentelle«.

Eine Abbildung in vergrößertem Maßstabe giebt Volkmann (28, Fig. 5), welche sich auf Tropidonotus natrix bezieht. Aus dieser Abbildung und aus der dazu gehörigen Beschreibung (ibid., p. 14) geht hervor, dass wir genau die gleichen Verhältnisse vor uns haben, welche ich vom Huhne geschildert habe: Blätter oder Gitter, welche in ihrem freien Rande ein stärkeres Gefäß tragen, stark hin- und hergebogen sind, in meridionaler Richtung vom proximalen zum distalen Pole verlaufen und aus einem Netzwerk anastomosirender Balken bestehen.

Bei Rathke (16, p. 69) werden diese Anhänge »Falten« genannt, wegen der Hin- und Herbiegung ihres freien Randes mit »Manschetten« verglichen; später treten Lücken in denselben ein, so dass eine Ähnlichkeit mit Retepora cellulosa entsteht (p. 113), in diesem Stadium werden sie »Netzwerke« genannt. Noch später vergrößern sich die Maschen (p. 184); gegen Schluss der Entwicklung aber nimmt die Größe und Weite derselben wieder ab (p. 184). Der von Emmert und Hochstetter gebrauchte Vergleich mit einer Harfe wird wiederholt (p. 68). Es besteht also nur ein untergeordneter Unterschied gegenüber dem Huhne, und zwar darin, dass bei letzterem die Maschen rund und die Löcher demgemäß klein sind, dass dagegen bei Schlangen die Maschen langgezogen sind, d. h. es giebt bei Vögeln mehr Queranastomosen.

Ich fand das Gleiche bei Pelias berus.

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

Eben so bei Boa murina. Hierüber sei besonders berichtet, dass das Mutterthier von 4 m Länge 32 Junge trug von 50 cm Länge. Der Dottersack eines solchen maß in radiärer Richtung mehr als 10 cm (der Dottergang 6 cm). Die Blätter hatten eine Höhe bis zu 20 mm, die von Pelias bis zu 3 mm bei einer Länge des Embryo von 86 mm. Welches die endgültige Höhe sein würde, muss ich unentschieden lassen, es geht aber so schon aus der sehr bedeutenden Höhe bei Boa hervor, dass die Größe des Dottersackes und die Höhe seiner Blätter in einer gewissen Proportion stehen.

Diesen Beobachtungen habe ich die Bemerkung anzureihen, dass bei Vipera (und wahrscheinlich auch bei anderen Schlangen) die Blätter erst verhältnismäßig spät auftreten. Ich fand wenigstens bei Kreuzottereiern, deren Embryonen 48 mm lang waren, noch keine Spur von Blättern; der aufgeschnittene und ausgespülte Dottersack legte sich vielmehr glatt, ohne eine Spur von Falten; seine Innenseite erschien sammetartig, und wenn man einen Wasserstrahl darüber hinleitete, so sah man ganz feine Zotten flottiren. Das makroskopische Bild war genau das gleiche wie das einer Darmschleimhaut.

Von Schildkröten sehen wir bei Chelydra serpentina bei Clark (3, Taf. XVIII, Fig. 4) eine netzartige Anordnung der Dottersackwand; es ist jedoch nur ein kleines Stück abgebildet, der Gesammtcharakter nicht erkennbar.

Gehen wir zu den Lacertiliern über, so bietet die Blindschleiche, wie ich berichten kann, den Anblick von Blättern dar, von dem gleichen Aussehen wie die Schlangen.

Von Lacerta selbst beschreibt Emmert (7, p. 89) Wandanhänge mit folgenden Worten: »Die innere Fläche der gefäßreichen Dotterhaut erhob sich mit vielen Falten, die von dem Insertionspunkte der Nabelgekrösgefäße in dieselbe nach allen Seiten ausliefen . . . den freien Rand dieser Falten begrenzte ein Gefäß, das gegen ihre Basis zahlreiche und sehr feine Gefäße schickte.« Ich selbst habe bei Dottersäcken von Lacerta agilis und vivipara, die ich aufschnitt und abspülte, nie eine so hohe Stufe der Entwicklung getroffen, sondern nur Anhänge in der Gestalt von Zotten, so dass ein solcher Dottersack etwa das Aussehen besaß, wie der der Kreuzotter auf früheren Stufen der Entwicklung. Sicher aber kann eine solche Beschreibung wie die von Emmert nicht aus der Luft gegriffen sein, und ich finde es daher wahrscheinlich, dass in späteren Stadien der Entwicklung von Lacerta agilis diese Ausbildung erreicht wird.

Das findet seine Bestätigung durch einen Befund von Lacerta muralis, in welchem der Embryo 42 mm lang war. Hier zeigte die

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

proximale eingedrückte Dottersackwand verhältnismäßig spärliche Wandanhänge, die distale, in Fig. 4 wiedergegebene Wand dagegen war von solchen so reichlich bedeckt, dass bei der Besichtigung von innen von der Wand selbst gar nichts sichtbar war. Das Bild dieser Anhänge war etwas anders und nicht so klar wie bei den erwähnten Schlangen. Ich möchte es in folgender Weise schildern: Die Anhänge hatten ihre größte Höhe in der Gegend des distalen Poles und schienen gegen diesen Punkt zu konvergiren, und zwar folgendermaßen: die in den freien Kanten der Blätter gelegenen Balken bildeten baumförmige Verästelungen, zu ihnen aber stiegen von der Wand selbst her verbindende Balken auf. Dieses Verhalten unterscheidet sich also von dem des Huhnes und der Schlangen dadurch, dass die Blätter nicht unabhängig von einander, sondern durch die an ihren Rändern gelegenen Bäumchen verbunden sind.

Was Strahl (25) über Lacerta vivipara mittheilt, ist ziemlich unklar. Die Anhänge werden das eine Mal als »zottenartig« (p. 287), das andere Mal als »Septa« (p. 286) bezeichnet. Über ihre Verbreitung wird nichts Bestimmtes angegeben; Strahl fand die Anhänge in einzelnen Fällen an der oberen Wand (p. 287), die untere Wand dagegen im Ganzen verdickt und mit Septis versehen, doch lässt er die Möglichkeit zu, dass letztere Bildung durch an einander gelegte Zotten gebildet sei (p. 287). Etwas Positives enthalten diese Mittheilungen jedoch, in so fern als sie erweisen, dass die proximale Wand dünner ist wie die distale, d. h. an der proximalen die Anhänge weniger entwickelt sind wie an der distalen. Das unklare Ergebnis in dieser Untersuchung wird zum Theil durch die einseitige Methode erklärt, indem Strahl nur Dottersäcke betrachtete, die im Ganzen geschnitten waren, und solche können ein deutliches Bild der Wandanhänge nicht geben; man muss vielmehr vor Allem den Dottersack aufschneiden, abspülen und ausbreiten. Aber dies erklärt nicht allein die Abweichung. Ich habe gleichfalls Dottersäcke von Lacerta vivipara in verschiedenen Stadien untersucht, theils aufgetrennt, theils im Ganzen geschnitten, und habe auch eine weniger hohe Entwicklung der Wandanhänge wie bei anderen Reptilien getroffen, so dass ich es für wahrscheinlich halten muss, dass gerade Lacerta vivipara in dieser Hinsicht eine geringe Differenzirung erreicht und daher von allen Reptilien am wenigsten geeignet ist, uns mit dem Typus der Wandanhänge bekannt zu machen. Immerhin ist es aber sicher, dass auch bei Lacerta vivipara die distale Wand des Dottersackes von langen fingerförmigen oder zottenförmigen Anhängen bedeckt ist, die mit ihren oberen Enden zusammenhängen, und die genau den Bälkchen gleichen, aus denen bei anderen Reptilien

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

und bei Vögeln die »Gitter« oder »Blätter« zusammengesetzt sind; die distale Wand selbst aber ist gar nicht verdickt, sondern nur wie die proximale Wand von einschichtigem Epithel überzogen. Wir müssen diese geringe Entwicklung wohl auf die Kleinheit des Dottersackes zurückführen, welche keine Veranlassung oder keinen Raum für die Entfaltung reicher gestalteter Wandanhänge bot.

Das Ergebnis aller dieser Beobachtungen lässt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Bei Reptilien entwickeln sich die Anhänge der Wand des Dottersackes genau so reich wie bei Vögeln.

2) Die Entwicklung dieser Anhänge tritt verhältnismäßig spät ein.

3) Bei kleinen Dottersäcken wird die Höhe der Entwicklung überhaupt nicht erreicht.

3. Dottersackepithel. — Die Wand des Dottersackes und die Anhänge derselben sind von einem einschichtigen Epithel überkleidet von vollkommen gleichartigem Charakter. Es giebt jedoch eine Abweichung: die proximale Wand nämlich, so lange es eine subgerminale Höhle giebt, also die Decke dieser Höhle (Area pellucida), besitzt ein Epithel, welches zwar auch einschichtig ist, jedoch in zwei Punkten abweicht: durch die flache Form der Zellen und das Fehlen des Dotters in denselben. Die Zellen scheinen also in einem Zustande der (funktionellen) Unthätigkeit dem Zeitpunkte entgegenzusehen, wo ihnen nach dem Schwunde der Flüssigkeit der subgerminalen Höhle die Gelegenheit geboten wird, sich mit Dotter zu beladen. Für ganz unthätig darf man sie jedoch nicht halten, denn die Abscheidung der Flüssigkeit der subgerminalen Höhle ist ihr Werk.

Ob diese Flüssigkeit späterhin von der Wand einfach wieder aufgenommen wird, oder ob sie in den Dotter vertheilt und zur Auflockerung des letzteren verwerthet wird, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls findet man aber an Schnitten die Dotterzellen in nächster Nähe der subgerminalen Höhle locker gelegen (artificiell?). Ob der in älteren Dottersäcken zwischen der oberen und unteren Wand vorkommende Spaltraum, wie ihn Strahl auf seinen Fig. 12—15 abbildet, im strengsten Sinne als die bestehen bleibende subgerminale Höhle und nicht vielmehr als ein durch Auflösung von Dotterzellen neu sich bildender Hohlraum anzusehen sei, ist von untergeordneter Bedeutung und soll hier nicht entschieden werden.

In diesen späteren Stadien nun, wo die subgerminale Höhle geschwunden bezw. verkleinert ist, geht auch das Epithel der proximalen Wand in die Form der typischen reifen Epithelzellen über. Wenn

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

wir daher die Bedeutung der frühen, geweblich indifferenten Zellenformen aus den fertigen heraus begreifen wollen, so müssen wir von diesen großen, blasigen, von Dotter erfüllten Epithelzellen unseren Blick rückwärts schweifen lassen bis zu dem flachen Lecithoderm (Entoderm der Autoren) der Area pellucida, ja bis zu der noch unvollkommen geordneten »unteren Keimschicht« des beginnenden Gastrulastadiums.

Die beiden erwähnten Epithelformationen sind schon seit geraumer Zeit den Beobachtern bekannt. Rathke (16) weiß zwar von dem Epithel als solchem nichts, spricht aber von »Körnern«, und damit ist auch ganz richtig das Aussehen bezeichnet, welches die Zellen oder Zellengruppen bei makroskopischer oder Lupenbetrachtung im auffallenden Lichte darbieten. Rathke nennt den Wandüberzug des Dottersackes »grobkörnig«; der Dottersack ist in späteren Stufen der Entwicklung gelb (»hohlgelb«), gelber als der Dotter selbst. Lereboullet kennt das Dottersackepithel der Area pellucida (14, p. 130, Fig. 34), aber nur in dem Stadium, wo die Zellen schon höher geworden sind, während er die platten Zellen, die vorher bestanden, nicht findet (»Tandis qu'alors ce feuillet ce composait de granules, il est formé maintenant de grandes cellules d'épithélium en pavé). Von den fertigen typischen Epithelzellen, welche in früheren Stadien die distale, in späteren Stadien die ganze Wand bekleiden, hat jedoch Lereboullet keine Kenntnis, und das wird man auch bei dem damaligen Stande der Mikrotechnik ganz leicht begreifen: es würde uns heut nicht besser gehen, wenn wir diese Zellen ungefärbt und unaufgehellt untersuchen würden, denn der stark lichtbrechende Inhalt derselben verhindert jedes Eindringen.

Eine weitere Schwierigkeit tritt nun dem Beobachter entgegen bei dem Versuche, diese Dottersackepithelzellen von den »Dotterzellen« d. h. von den frei im Inneren gelegenen Zellen zu sondern, und dieser Versuch kann nie zu einem sicheren Ergebnisse führen, wenn man sich darauf beschränkt, Schnitte durch uneröffnete Dottersäcke zu machen, denn im Aussehen sind die beiden Zellenarten gleich; sie sind wenigstens gleich der Größe und dem Inhalte nach wenn auch nicht der Form und der Lage der Kerne nach: die Dotterzellen sind kugelig mit centralen Kernen, die Epithelzellen gestreckt mit fußständigen Kernen. Ob der Inhalt wirklich ganz genau gleich ist, oder ob an dem der Epithelzellen schon chemische Veränderungen eingetreten sind, darüber mögen diejenigen spekuliren, die auch bereit sind, die nöthigen mikrochemischen Methoden auszubilden.

Aus dem Vorhergehenden ist ersichtlich, dass wir in diesem Ab-

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

schnitt von zwei Epithelformen: von dem fertigen Epithel der ganzen Wand (und ihrer Anhänge) und dem Frühepithel der proximalen Wand (Dach der subgerminalen Höhle, Area pellucida) zu sprechen haben.

a) Das fertige Epithel. — Wenn man die Wandanhänge eines aufgeschnittenen und ausgespülten Dottersackes nach dem Fixiren, jedoch vor dem Färben und Aufhellen betrachtet, so bemerkt man schon mit Lupenvergrößerung an den Bälkchen die Epithelzellen als flache rundliche Erhebungen. Man denke sich einen Draht, der ringsherum von Kugeln besetzt ist, doch so, dass die Kugeln sich gegenseitig drücken und nur an der freien Oberfläche gewölbt hervorspringen. Der Draht ist durch die Blutkapillare dargestellt, welche im Inneren des Bälkchens liegt und meistens bemerkt man um diese herum einen Spalt (Lymphspalt?). Plastische Ansichten (Fig. 5), Längsschnitte (Fig. 6) und Querschnitte (Fig. 7) erläutern gleich deutlich diese an sich so einfache Bildung. Die Epithelzellen der Wand unterscheiden sich von denen der Bälkchen dadurch, dass sie von wechselnder Höhe sind, wenigstens zu sein scheinen, denn es ist immer möglich, dass durch den Schnitt die Köpfe abgetrennt sind, so dass die Zellen niedriger erscheinen als sie wirklich sind. Auf alle Fälle aber ist dieser Unterschied unwesentlich.

Über die Zellen selbst sei Folgendes bemerkt. Der Kontour derselben (Membran) wird durch eine einfache Linie gebildet, an welcher es mir bisher nicht möglich war, irgend etwas Besonderes wahrzunehmen. Von dem Protoplasma ist in der Regel nicht viel wahrzunehmen, noch weniger als beim Huhn (27, Fig. 16—19); es bildet mit zarten Fäden ein überaus weitmaschiges Netz und ist nur um den Kern zuweilen etwas reichlicher aber niemals dicht. Der Kern hat oft durch anliegende Dotterkerne einen oder mehrere Eindrücke und nähert sich dann dem Eckigen; sonst ist er kugelig oder elliptisch, Letzteres besonders wenn er tief im Fußende liegt. Die Lage in der Nähe des Fußendes ist die typische, doch erheben sich die Kerne öfters höher und hängen dann in dem Protoplasmagerüst, »wie die Spinne im Netz«. Von Einschlüssen kommen zwei Arten vor: Dotterkörner und Vacuolen. So wenigstens erscheint es an den Präparaten, die in gewöhnlicher Weise fixirt, gefärbt und in Lack eingeschlossen sind. Wenn aber die frischen Objekte einer starken Osmiumeinwirkung ausgesetzt wurden, so trifft man an Stelle der Vacuolen tiefschwarze Tropfen, also Fett (Fig. 8). Ob dieses Fett innerhalb der Zellen von den Dotterkörnern getrennt wurde, oder ob es schon als isolirtes Fett aufgenommen wurde in Form feiner Körnchen und dann in den Zellen

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

zusammenfloss, wage ich nicht zu entscheiden, möchte aber darauf hinweisen, dass dies ein wichtiger Punkt ist für die Beurtheilung der funktionellen und auf Grund davon der morphologischen Auffassung. Ich möchte den Inhalt noch genauer schildern auf Grund der Fig. 7 und 9. Von Protoplasma bemerkt man nur spärliche Bälkchen in zierlicher netzartiger Anordnung. In allen Zellen sieht man Vacuolen, in welchen nach dem Ausweis der Fig. 8 Fett angenommen werden kann. Ferner enthält in Fig. 7 jede Zelle eine Anzahl verschieden großer Ballen, die zwar im Allgemeinen von rundlicher Gestalt aber doch nicht streng kugelig sind. Das Aussehen dieser Ballen ist nicht gleichartig; vielmehr lassen sich folgende Abarten unterscheiden: 1) homogene, 2) sehr blass gekörnte (in der Figur ließen sich die Granula nicht so fein wiedergeben, wie sie wirklich sind, und Punktirung hätte den Charakter auch verwischt, da sie den Glanz der Körnchen nicht ausgesprochen hätte); 3) gröber und mehr glänzend gekörnte (ein solcher Ballen ist in der linken unteren Zelle angegeben); 4) central gekörnte und oberflächlich homogene. Innerhalb eines Ballens ist die Körnelung gleichartig. Die Tröpfchen in der vierten Form schwärzen sich durch Osmiumsäure. In Fig. 9 sind die Ballen klein, von gleichartigem Aussehen und ziemlich gleich groß; ihre Grenzen zum Theil unscharf. Man könnte glauben, dass die Form des Inhaltes die Vorstufe zu der in Fig. 7 dargestellten sei. Etwas Endgültiges über den Inhalt wird man aber erst feststellen können, wenn zuvor die zeitlichen und räumlichen Verhältnisse der Dottersack-Entwicklung klar sind.

Will man die Epithelzellen des Dottersackes in ihrer ganzen Pracht kennen lernen, so muss man die Präparate von den Schlangen nehmen (Fig. 9), deren Dottersackentwicklung sich überhaupt durch Abundanz gegenüber den Eidechsen auszeichnet.

b) Das Frühepithel der proximalen Wand. — Ich lege meiner Schilderung den Dottersack eines Embryo der Eidechse von 27 Urwirbeln zu Grunde, und gebe zunächst ein Orientirungsbild (Fig. 10). Das Epithel der Darmrinne (Fig. 11 *a*) ist seitlich niedriger und steigt in der Mitte bis zu cylindrischen Zellen an. Die Epithelzellen der proximalen Dottersackwand sind zunächst platt und nehmen gegen die Peripherie allmählich an Höhe zu, um endlich über der Randvene in geschichtetes Epithel überzugehen. Man kann nach den wechselnden Formen fünf Zonen unterscheiden. 1) Der Zellleib ist so stark abgeplattet, dass er auf dem Schnitt spindelförmig erscheint, der Kern stark abgeplattet; der Zellleib ist anscheinend körnig, in Wahrheit aber wahrscheinlich dicht-fadig (Fig. 11 *b*). — 2) Die Enden der Zellen sind flach, die Mitte dagegen, in welcher der Kern liegt, erhebt sich in

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

Form eines Buckels gegen die Mesodermseite (Fig. 11 *c*). Das Protoplasma bildet ein dichtes Maschenwerk. — 3) Die Zellen sind kubisch, die Kerne basal- oder mittelständig (Fig. 11 *d*), oft eckig, entsprechend den abgehenden Protoplasmafäden. Das Protoplasma ist dicht aber doch lockerer als vorher. — 4) Die Zellen sind kubisch und größer (Fig. 11 *e*), das Protoplasma lockerer. — 5) Die Zellen sind geschichtet und in zunehmendem Grade mit größeren Dotterkörnern erfüllt. Damit gelangen wir zu dem geschichteten Epithel über der Vena terminalis.

Ich will diese Mittheilung ergänzen durch eine Angabe über die proximale Dottersackwand eines weiter entwickelten Eies. Hier schließt sich an das kubische Epithel nicht gleich geschichtetes an, sondern es schieben sich dazwischen noch cylindrische Zellen ein (Fig. 12); in diesen sind kleine blasse Dotterkörnchen enthalten, das Protoplasma ist zwar in netzartiger Anordnung auch vorhanden, es ist jedoch durch die Einlagerungen größtentheils verdeckt. Noch weiter seitlich nehmen die Dotterkörner an Größe zu, und in demselben Maße wird es schwierig, die Zellengrenzen noch zu erkennen; der Dotterinhalt liegt vorwiegend an den freien Enden (Kuppen) der Zellen. Diese Zellen, da sie cylindrisch sind und sich mit Dotter beladen, sind schon auf dem Wege, sich in »fertige« Epithelzellen umzuwandeln.

Die eben mitgetheilte Kenntnis von dem Dottersackepithel der Reptilien veranlasst uns zu einer komparativen Betrachtung in zwei Richtungen: wir vergleichen das Frühepithel der proximalen Wand mit dem fertigen Epithel und das fertige Epithel der Reptilien mit dem fertigen Epithel des Huhnes. Ich habe schon angeführt (p. 176), dass das Epithel der proximalen Wand später durch Dotteraufnahme sich in »fertiges« Epithel umwandelt. Aber an diese Erscheinung knüpft sich eine weitere Erwägung: die Protoplasmamenge der Zellen verändert sich bei diesem Übergange nur wenig, vielleicht gar nicht; sind daher die Zellen klein, so ist ihr Protoplasma dicht, so dicht, dass es als netzartig nicht sicher erkannt werden kann; sind dagegen die Zellen sehr groß, so ist das Protoplasmanetz in ein lockeres Gerüst sehr feiner Fäden aufgelöst, so locker, dass es überhaupt kaum noch sichtbar ist.

4. Der primäre Kreislauf. — Der primäre Kreislauf kann streng genommen nicht unter den Merkmalen des »fertigen« Dottersackes aufgeführt werden; ich stelle ihn jedoch hierher, weil er zur Erklärung des sekundären Kreislaufes nöthig ist, und weil sich Züge von jenem in diesem erhalten.

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

Es muss hier, um die Grundlage für den Vergleich zu gewinnen, auf das Hühnchen zurückgegangen werden.

Kölliker schildert den primären Kreislauf des Huhnes in folgender Weise (10, p. 158): »Die ersten Gefäße liegen in einfacher Schicht.« »Die Arteriae omphalo-mesentericae sind starke Seitenäste der Aortae descendentes, die gegenüber den letzten (?) Urwirbeln aus dem Embryo in den Fruchthof treten und schließlich in eine Randvene münden, die dem Kopfende des Embryo gegenüber entweder nur mit einem Stamme, der Vena vitellina anterior, in die linke Vena omphalo-mesenterica übergeht, oder mit zwei getrennten Stämmen in die beiden Venen dieses Stammes sich ergießt.« Aus der Schilderung von Pander (15, p. 14—16), welche durch eine Abbildung in großem Maßstabe erläutert wird (Taf. VIII), seien folgende Bemerkungen hierher gezogen: Der Sinus terminalis ist angeblich am vierten Tage am vollkommensten, d. h. am röthesten und breitesten, gegen den siebenten und achten Tag nur noch ein zarter rother Faden; später schwindet er gänzlich. Von Arterien steht jede der beiden Arteriae vitellinae mit einer der gleichfalls getrennten Aorten in Verbindung. Von Venen werden unterschieden eine »obere oder absteigende«, gewöhnlich doppelte, und eine »untere oder aufsteigende« (aus der Figur ist zu ersehen, dass letztere links liegt, was im Texte nicht erwähnt wird). Pander führt also die hintere Vene als konstant auf, doch muss bemerkt werden, dass das Stadium, welches er seiner Beschreibung zu Grunde legt, kein ganz frühes ist. Die hintere Vene soll aus dem Randsinus nicht als Stamm, sondern nur mit Wurzeln entstehen.

Bei den Reptilien nun fehlt es an einer erschöpfenden Schilderung. Lereboullet (14, p. 125, 129) spricht bei Lacerta von zwei Arterien und zwei Venen, und giebt an, dass sich die letzteren später vereinigen (p. 139). Er schildert die Verhältnisse aber nicht genauer, bemerkt auch nichts von einer vorderen Vene.

Rathke (16, p. 23 und 54) macht über Tropidonotus folgende Mittheilungen: Es giebt zwei Dottersackarterien, eine rechte und eine linke, welche als Äste aus der einfachen, und zwar späterhin (p. 54) links vom Darm gelegenen, Arteria omphalo-mesenterica hervorgehen; Rathke lässt es aber unentschieden (p. 54 Anm.), ob ursprünglich die Arteria omphalo-mesenterica selbst doppelt sei. Von Venen giebt es gleichfalls zwei, nämlich eine vordere und eine hintere, welche Äste der Vena omphalo-mesenterica sind, die späterhin links vom Darme liegt. Eine Vena terminalis findet R. nicht ausgebildet, sondern an ihrer Stelle nur einen terminalen Anastomosenkranz. Es geht jedoch aus der Betrachtung des zugehörigen Embryo hervor, dass von einer

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

eigentlich frühen Stufe der Entwicklung hier nicht gesprochen werden kann, und daher dürfen wir in drei Beziehungen noch Zweifel hegen, nämlich 1) ob nicht doch ursprünglich eine Randvene bestand, 2) ob nicht die vordere Vene ursprünglich doppelt war, 3) ob nicht die hintere Vene eine spätere Bildung ist.

Ich selbst habe über den primären Kreislauf der Reptilien nur beschränkte Erfahrungen. Es scheinen mir aber zwei davon der Erwähnung werth, weil sich darin eine Anbahnung sekundärer Zustände ausspricht. 1) Von einem Eidechsenei, bei dem der Embryo frei auf der linken Seite liegt, und etwa der dritte Theil der Dotteroberfläche von dem Gefäßhofe bedeckt ist, führt aus dem Sinus terminalis nur eine Vena vitellina anterior sinistra heraus und zwar in eigenthümlicher Weise, indem sie mit mehreren aus einander gespreizten Wurzeln so zu sagen ein Delta bildet (Fig. 13). 2) Bei einer gleichfalls schon vollkommen abgehobenen und auf der linken Seite liegenden Blindschleiche fand sich auch nur eine linke Vena vitellina anterior als Verbindung der Vena terminalis mit dem Herzen, und das Ringgefäß schien hier aus zwei gleich starken Hälften, einer rechten und einer linken zu bestehen, welche dünn am Hinterrande begannen und sich nach vorn zu allmählich verstärkten (Fig. 14); diese Anordnung ist sehr ausdrucksvoll, aber ich weiß nicht, ob sie typisch ist.

Diese Erfahrungen, welche unvollständig sind, und der Ergänzung bedürfen, zeigen wohl, dass der primäre Kreislauf der Reptilien homolog ist dem der Vögel.

5. Sekundärer Kreislauf. — Auch hier müssen wir, um den Boden für einen Vergleich zu haben, auf das Huhn zurückgehen.

Aus den Angaben von Kölliker (10, p. 159) lässt sich Zweierlei entnehmen: 1) dass an vielen Stellen, insbesondere da, wo die Dotterarterien sich verästeln, die Gefäße in zwei Schichten über einander liegen; 2) dass (am dritten Tage) folgende Venen vorhanden sind: die Vena terminalis, eine oder zwei vordere Dottervenen, eine hintere linke Dottervene, zwei Venae vitellinae laterales. Diesen Zustand, welchen Kölliker beschreibt, können wir jedoch nur als eine Zwischenstufe, nicht als den sekundären Kreislauf, sondern nur als die Überleitung zu demselben ansehen; sie enthält noch Bestandtheile des primären und schon Bestandtheile des sekundären Kreislaufes; die einen werden später gänzlich schwinden, die anderen werden sich reicher entwickeln. Dass die vordere und hintere Vene schwinden, sagt uns Pander (15, p. 16); wir können das Gleiche von der Vena terminalis behaupten. »Dafür nun fangen die Verzweigungen der

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

Venen, welche sich in diese Primitivstämme ergossen, an, sich nach dem Laufe der Arterien zu richten, und endlich bilden diese zwei Grundstämme, welche an den Arterienstämmen anliegen.« (Pander.)

Damit ist denn der Typus der Gefäßanordnung verwandelt, und die Ursache dürfen wir wohl in der Ausbildung der Wandanhänge suchen.

Bei den Reptilien ist weder der primäre und sekundäre Typus scharf unterschieden, noch ist letzterer genau geschildert, ich deutete aber schon an (p. 182), dass wahrscheinlich in der Schilderung, welche Rathke von dem Kreislauf der Natter giebt, schon Züge eines sekundären Zustandes oder doch eines Überganges zu einem solchen enthalten sind.

Meine eigenen Erfahrungen beschränken sich auf Lacertilier. Bei Lacerta besteht eine erste, aber nicht wesentliche Veränderung darin, dass die Vena marginalis sich verdoppelt. Darauf beziehen sich wohl die Worte von Lereboullet (p. 138): »en formant ordinairement des plexus serrés le long de cette limite«. Ich finde in einem Falle von Lacerta agilis, in welchem der Dotter zur Hälfte vom Gefäßbezirk umwachsen war, dass das Ringgefäß in der Weise, wie es Fig. 15 darstellt, sich verdoppelt hatte; die Einmündung in die Vena vitellina anterior ist nach wie vor erhalten.

Ist nun der Dottersack von den Gefäßen fast völlig umwachsen, so findet man, wie dies von einem Ei von Anguis (Embryo 30 mm lang) in Fig. 16 dargestellt ist, auf der distalen Seite eine eigenthümlich langgezogene Gefäßfigur, bestehend aus zwei geknickten Gefäßen, welche sich zu einem Gefäße vereinigen. Man darf wohl in diesen beiden Gefäßen die beiden Hälften der Vena marginalis wiederfinden; die geknickte Gestalt rührt offenbar von der Gestalt des Dottersackes her, denn die über die lange Achse des letzteren herunterwachsenden Abschnitte der Ringvene haben ja einen weiteren Weg zurückzulegen. Auch bei Schlangen (Vipera) ist der von Gefäßen zuletzt noch frei bleibende Theil am distalen Pole nicht ringförmig, sondern elliptisch begrenzt.

Das Sammelgefäß steigt an der Seite des nierenförmig (s. p. 171) gestalteten Dottersackes hinauf und schneidet dort, wo die seitliche Furche sich findet, so tief ein, dass es sich stellenweise bei der Betrachtung von außen dem Blicke ganz entzieht. Eben durch dieses Einschneiden der Vena anterior — denn diese dürften wir vor uns haben — wird wohl die Einkerbung bedingt, obwohl noch genauer darauf zu achten ist, ob nicht etwa anliegende Allantoisgefäße von Einfluss sind.

Ist nun die hier gegebene Deutung richtig, dass die geschilderten Gefäße der Vena terminalis und anterior entsprechen, so tritt uns ein

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

beachtenswerther Unterschied entgegen: bei Schlangen schwindet die Vena terminalis sehr frühe (vorausgesetzt, dass sie überhaupt zur Ausbildung gelangte); bei Lacerta und Anguis dagegen erhält sie sich bis zur Umwachsung des ganzen Dotters.

Während aber in dieser Hinsicht sich bei Lacertiliern primitive Zustände erhalten, so tritt in der von der proximalen Wand gebildeten Grube, der »Fossette embryonnaire« Lereboullet's, dem »Fruchtbett« Rathke's eine Gefäßanordnung auf, welche sich, so weit ich erkennen kann, nicht auf primäre Verhältnisse zurückführen lässt. Wir finden nämlich hier (Fig. 1) eine Ausbreitung baumförmigen Charakters, welche mit einem kurzen Stämmchen von derjenigen Stelle des Randes ausgeht, wo der letztere mit der seitlichen Furche zusammenstößt. Das Stämmchen vereinigt sich mit der »Vena anterior« zu einem Gefäße, welches in den Embryo eintritt. So wenigstens schien es mir nach meinen bisherigen Erfahrungen, ich bin aber nicht ganz sicher, ob nicht in der Grube zwei Gefäße neben einander liegen, eine Arterie und eine Vene. In diesen Verhältnissen ist ein bisher vollkommen unklarer Punkt enthalten, nämlich, dass das zum Embryo führende Gefäß nicht von der Mitte der Grube, sondern vom Rande zum Embryo tritt, während wir doch annehmen müssen, dass die Mitte der Grube der Mitte der Area pellucida entspricht. Diese Unklarheit muss durch weitere Untersuchungen ihre Lösung finden.

Was die Zahl der Dottersackgefäße anbetrifft, so spricht Lereboullet (Eidechse) von zwei Arterien und zwei Venen (14, p. 125, 129), von denen die beiden letzteren sich später zu einer Vene vereinigen (p. 139); Emmert dagegen (Lacerta) (7, p. 102), Dutrochet (Vipera berus) (4, p. 28), Volkmann (Tropidonotus) (28, p. 11) sprechen von einer Arterie und einer Vene. Diese Angaben stehen an sich noch nicht im Widerspruch, da sie sich auf verschiedene Stufen der Entwicklung beziehen können, worüber aber aus den betreffenden Schriften nichts Bestimmtes zu erkennen ist.

Fasse ich nun diese allerdings unvollkommenen Nachrichten über die sekundäre Gefäßanordnung zusammen, so scheinen sie zu zeigen, dass sich Unterschiede herausbilden nicht nur zwischen Reptil und Vogel, sondern auch zwischen verschiedenen Ordnungen der Reptilien.

6. Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle. — Bei den Schlangen wird der Dottersack in die Leibeshöhle aufgenommen. So berichtet Dutrochet von Vipera berus (4, p. 28), Duvernoy (6, p. 307) ohne Angabe der Gattung, Carus von Vipera berus (2, Taf. XIII, Fig. 17), Rathke von Tropidonotus natrix (16, p. 184).

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

Dasselbe ist der Fall bei Schildkröten, wie Duvernoy mittheilt (6, p. 307).

Dasselbe bei Krokodilen, wie Rathke meldet.

Dasselbe schildern von Eidechsen Duvernoy (6, p. 307) und Emmert (7, p. 106).

Bei Anguis ist es eben so. Ich mache darüber folgende genauere Angaben: Aus einem Mutterthiere wurden am 9. August Junge entnommen von 75 mm Länge; bei ihnen hing der Darm noch aus dem Nabel hervor in Form einer Schleife, deren beide Schenkel je 2,5 mm maßen. Ein anderes Mutterthier, welches in Gefangenschaft gehalten wurde, entließ am 5. August seine 90 mm langen Jungen, deren Dottersäcke noch außerhalb des Körpers waren. Es konnte also so scheinen, als werde der Dottersack nicht aufgenommen, und wenn man die feste Hautbedeckung solcher Thierchen und die ungemein feine Nabelöffnung betrachtet, so spricht auch der Augenschein dagegen, dass durch dieses Loch noch ein Dottersack sollte eintreten können. Und doch geschieht es, wie mich zwei weitere Beobachtungen vom 21. August lehrten. In dem einen Falle entnahm ich die 76 mm langen Jungen dem Mutterthiere; von den zehn Thierchen zeigten fünf den Dottersack außerhalb, fünf ihn innerhalb der Bauchhöhle; bei einem der letzteren war der Dottersack 7,5 mm lang und glatt. In dem anderen Falle wurden zwölf Junge von 81 mm Länge geboren, und diese alle hatten den Dottersack in der Bauchhöhle unter völlig gleichen Verhältnissen, nämlich folgenden (Fig. 17): der Dottersack ist länglich, in sagittaler Richtung gestreckt, 4—6 mm lang, cylindrisch, ohne Einkerbungen; er hat seinen Platz in der linken Seite der Bauchhöhle, so wie es auch Emmert (7, p. 106) von Lacerta und Rathke (16, p. 184) von Tropidonotus beschreibt. Hiernach muss ich den vom 5. August geschilderten Befund so deuten, dass die Gefangenschaft einen nachtheiligen Einfluss ausgeübt hat.

Daher habe ich auch Bedenken gegen die Richtigkeit der Angabe von Strahl (24, p. 115), dass die Jungen von Lacerta vivipara ihre Dottersäcke normalerweise abwerfen. Die Beobachtung an sich kann ich allerdings bestätigen, indem ich gefunden habe, dass Junge von Lacerta vivipara, welche 46 mm lang am 23. Juli geboren wurden, die Dottersäcke abwarfen; aber aus dem Umstande, dass diese Thierchen munter umherliefen und — was Strahl besonders hervorhebt — auch schwammen, möchte ich noch nicht schließen, dass sie das normale Ende ihrer Entwicklung erreicht hatten. Es ist ja bekannt, dass auch Junge von Salamandra, die man mitten im Winter, also monatelang vor dem normalen Ende der Tragzeit, aus dem Mutterthier herausschneidet,

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

weiter zu leben vermögen. Diese Beobachtung muss also mit Vorsicht aufgenommen werden und kann den durch alle übrigen Reptilien bestätigten Satz nicht umstoßen, dass bei den Reptilien gerade so wie bei den Vögeln der Dottersack in die Leibeshöhle aufgenommen wird.

Der Mechanismus, durch welchen dies geschieht, ist mir völlig unbekannt. Ich fand beim Huhn als die treibende Kraft die »Nabelhaut«, einen muskulösen Sack, welcher durch einen von der distalen Seite her wirkenden Druck den Dottersack in die Bauchhöhle hineingebiert. Bei Reptilien aber scheint Angesichts der starren Körperhaut und der feinen Nabelöffnung diese Aufgabe noch weit schwieriger als beim Huhn. Schon Dutrochet gab dieser Empfindung Ausdruck mit den Worten (4, p. 28): »J'avoue que j'ai peine de concevoir quelle est la force qui peut faire entrer une masse pareille dans l'abdomen du petit serpent.« Rathke findet bei Coluber die Ursache »in den Stämmen der Dottergefäße (Arterie und Vene), die sich gegen Ende des Fruchtlebens offenbar bedeutend verkürzen« (16, p. 184), aber bewiesen ist dieser Zusammenhang nicht.

7. Dottergang. Die Frage des Dotterganges zerlegt sich in die drei Fragen: wie lange sich sein Lumen erhalte, wie seine Einmündung in Darm und Dottersack, und wie sein Epithel beschaffen sei.

Hierüber enthält die Litteratur nur Unzureichendes. Ja Volkmann (28, p. 8) stellt sogar für Tropidonotus, ohne nähere Bezeichnung des Stadiums, den Dottergang gänzlich in Abrede mit den Worten: »Canalis vitello-intestinalis nullus deprehenditur.« In dem gleichen Sinne spricht sich Rathke aus (16, p. 92): »Der Dottersack giebt schon früh seine Verbindung mit dem Darme auf, ohne dass vorher ein Gang von erheblicher Länge zwischen ihm und dem Darm ausgesponnen wäre«, »so dass der Dottersack nur durch seine Blutgefäße mit der Frucht im Zusammenhange steht«; in Übereinstimmung damit »tritt nicht, wie bei den Vögeln und Säugethieren in einer sehr frühen Zeit des Fruchtlebens, ein Theil von ihm (dem Darm), eine Schlinge bildend, aus dem Hautnabel hervor« (ibid. p. 45). Gleiches berichtet Emmert (7, p. 89, 98, 102, 105) von jüngeren und älteren Entwicklungsstufen von Lacerta. Wogegen Dutrochet (4, p. 28) und Carus (2, Taf. XIII, Fig. 17) den Dottergang für Vipera berus erwähnen und abbilden, ja in der Abbildung von Carus erscheint derselbe sogar sehr dick.

Ich selbst vermag diese Lücke nicht auszufüllen, sondern nur Einiges zur Orientirung über Anguis mitzutheilen.

Bei 75 mm langen, aus dem Mutterthier genommenen Embryonen, bei denen der Darm noch aus dem Nabel hervorhing (s. p. 185), ging

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

vom Scheitel der Darmschleife ein 3 mm langer Faden zum Dottersack; etwas entfernt davon trat ein zweiter feiner Faden (Dottersackarterie?), welcher bei der Präparation gewöhnlich abriss, zum Dottersack. — Bei ausgeschlüpften, 81 mm langen Jungen, bei denen der Dottersack innerhalb der Bauchhöhle lag (s. p. 185), war der Dottersack durch einen sehr dünnen, 2,5 mm langen Faden nicht mit dem Darm, sondern mit einer Stelle des Mesenterium verbunden, welche doppelt so weit von der Wirbelsäule wie vom Darme entfernt war und der Gabelung der Arteria mesenterica in ihre Eingeweideäste entsprach. — Bei vier anderen Thieren von 76 mm Länge, bei welchen der Dottersack noch außerhalb des Körpers lag (s. p. 185), fand sich der feine Faden, der die Verbindung zwischen dem Mesenterium und dem proximalen Pole des Dottersackes herstellt, gleichfalls vor und passirte völlig frei durch die sehr feine Öffnung des Nabels, so dass er sich durch diese ohne Widerstand hin- und herziehen ließ; er maß in diesen Fällen im Ganzen, d. h. vom Mesenterium bis zum Dottersack, 3,5 bis 4 mm.

Die Verbindung dieses Fadens mit dem Mesenterium lässt allerdings vermuthen, dass wir die Arterie und nicht den Dottergang vor uns haben. Auf Querschnitten desselben von einem der letzten Fälle ließ sich außer einem deutlichen Gefäß ein von flachen Zellen begrenztes Lumen erkennen, doch waren die Merkmale der Zellen zu unbestimmt, als dass man hätte entscheiden können, ob man ein Epithel vor sich habe.

Diese Mittheilungen sind unvollkommen; und wenn der Dottergang sich wirklich schließt und völlig schwindet, so fehlt es uns doch noch gänzlich an einer Kenntnis des Zeitpunktes.

Wenn aber ein solcher Schwund eintritt, wie bewährte Forscher behauptet haben, so müssen wir anerkennen, dass in diesem Punkte sich die Reptilien weiter wie die Vögel von den Amphibien entfernen.

8. Der Eiweißsack oder die Dottersackplacenta. — Durch Duval (5) ist ein eigenthümliches Organ an das Licht gezogen worden, welches bei Vögeln vorkommt. Dasselbe macht allerdings keinen Theil des Dottersackes aus, da es nicht von ihm aus, sondern außerhalb desselben entsteht. Da es aber mit dem distalen Pole des Dottersackes fest verbunden ist, so müssen wir es bei der Betrachtung des letzteren im Auge behalten.

Einstweilen beschränken wir uns darauf, auf die interessanten Beobachtungen von Giacomini hinzuweisen, welcher bei Seps chalcides eine Allantois-Placenta am proximalen und eine Dottersack-Placenta am distalen Pole beschreibt (9, p. 550).

Fassen wir das Ergebnis der vorstehenden Betrachtungen über

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

den fertigen Dottersack der Reptilien zusammen, so müssen wir sagen, dass er an Höhe der Ausbildung nicht hinter dem der Vögel zurückbleibt und nicht als eine Zwischenstufe zwischen diesem und der Dotterbucht der Amphibien bezeichnet werden kann.

Mit diesem bestimmt gefassten Ergebnis wenden wir uns der Betrachtung der Entwicklung zu; und hier werden wir zu der eben so bestimmt gefassten Erkenntnis gelangen, dass das Dotterorgan der Reptilien dem der Amphibien wesentlich näher steht. Die nähere Verwandtschaft verräth sich in zwei Zügen: in dem Auftreten einer Formation typischer großer »Dotterzellen« und in dem ausgedehnten Vorkommen einer »Dotterfurchung«.

B. Die Entwicklung des Dottersackentoblasten.

I. Zellen und Zellenformationen des sich entwickelnden Dottersackentoblasten. — Im Dottersackentoblasten der Reptilien kommen während der Entwicklung verschiedene Zellenformen und -Formationen vor, so dass man von einem Polymorphismus der letzteren sprechen kann.

Ich führe zunächst diese Formen vor, und zwar in einer so zu sagen systematischen, nicht genetischen Reihenfolge; die genetischen Beziehungen sollen dann weiterhin erörtert werden.

Ich unterscheide folgende Formen bezw. Formationen:

a) das epithelartige Lecithoderm und zwar:
   1) das geschichtete dotterhaltige Lecithoderm,
   2) das geschichtete dotterfreie Lecithoderm.

b) »freie« d. h. nicht epithelartig geordnete Zellen; unter letzteren:
   1) Merocyten, und zwar
      a) protoplasmaarme Merocyten,
      b) protoplasmareiche Merocyten.
   2) Typische große Dotterzellen, und zwar
      a) kugelige
      b) abgeflachte.
   3) Dotterfreie Zellen, und zwar
      a) runde
      b) platte.
   4) Kleinste dotterfreie Zellen.

Ich werde weiter unten die Zeiten und Orte angeben, in denen diese einzelnen Formen gefunden werden. Zuvor aber, da ich hier den Ausdruck Merocyten anwende, will ich mich über den Sinn dieses Wortes aussprechen, d. h. ich will angeben, in welchem Sinne ich das Wort gebrauche. Da nun der Ausdruck Merocyten von den Selachiern

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

zuerst gebraucht worden ist, so muss ich hier eine Bemerkung über diese einschieben.

Die Merocyten der Selachier. — Rückert hat die eigenthümlichen im Dotter der Selachier vorkommenden Kerne als Merocytenkerne, die zu ihnen gehörigen Zellenterritorien als »Merocyten« bezeichnet, in der Vorstellung, dass sie eine specifische Formation der meroblastischen (dotterreichen) Eier darstellen. Diese Vorstellung ist etwas schief, denn erstens kommen Gebilde von dem gleichen Charakter nicht bei allen meroblastischen Eiern vor, wenigstens sind Elemente von den Merkmalen der »reifen« Merocyten (s. unten) bisher bei Vögeln nicht gefunden; zweitens kommen in den Dotterorganen meroblastischer Wirbelthiere auch verschieden andere Zellenformen vor, was ich ja von den Reptilien gerade im Begriffe bin, aus einander zu setzen. Man muss daher den Ausdruck »Merocyten« schärfer begrenzen.

Bei diesem Versuche aber stoßen wir sofort auf zwei verschiedene Gedankengänge, die zunächst völlig gesondert verfolgt werden müssen.

Erstens: Rückert hat angegeben, dass von den Merocyten aus nicht bloß Dotterentoblast- (Dottersackepithel-) Zellen gebildet werden, sondern auch »echte Embryonalzellen« (17, p. 286), insbesondere Zellen des embryonalen Entoblasten (19, p. 373, 374), ferner Mesodermzellen, Blutzellen und Endothelzellen (18, p. 160), ja sogar (durch Vermittelung der aus ihnen zunächst entstehenden Megasphären) Ektodermzellen (18, p. 168); wenn auch letztere nur in beschränktem Umfange, und wenn auch nicht alle Blutzellen etc. Wenn dies richtig ist, so haben die Merocyten der Selachier keine geweblich specifische Bedeutung.

Zweitens: Bei allen Wirbelthieren (außer Amphioxus) giebt es in dem Dotterorgan specifische Zellen, denen die Dotterverarbeitung obliegt: Dotterzellen, Dottersackepithelzellen. Bei den Selachiern und eben so bei den Knochenfischen sind die Dotterzellen durch Gebilde dargestellt, welche sich durch eigenthümliche Kerne und durch das Fehlen der zelligen Abgrenzung auszeichnen. Für diese zweite Betrachtung lassen sich gewichtige Gründe anführen, und ich möchte durch Anführung von drei Thatsachen dieser Vorstellung Körper geben: Unter dem Keim finden sich während der Stadien, welche sich an die Morula anschließen, nicht nur in der oberflächlichsten Dotterschicht, sondern auch mehr in der Tiefe Kerne mit Protoplasma (»tiefes Merocytenlager«); Anfangs vorn und hinten gleichmäßig, später vorwiegend vorn; ferner: im Stadium der jungen Embryonalanlage finden sich Merocyten im ganzen Bereiche der peripherischen Keimhaut (d. h. der

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

Dottersackanlage), dagegen unter dem Darm (Urdarm) nicht, so dass dieser an nackten Dotter anstößt; endlich: in späteren Stadien, in welchen der Embryo längst vom Dotter abgehoben ist und durch einen Dottergang mit dem Dottersack in Verbindung steht, trifft man an der Oberfläche des Dotters, so weit das Dottersackepithel reicht, d. h. bis zum Rande der Dottersackanlage eine ununterbrochene Schicht von Merocyten, und diese müssen wir wegen der starken Ausprägung ihrer specifischen Merkmale, insbesondere wegen der enormen Größe der amöboiden chromatinreichen Kerne als »reife« oder »fertige« merocytische Formation bezeichnen. Dies Alles lässt es nicht zweifelhaft erscheinen, dass wir hier wirklich die specifischen »Dotterzellen« der Selachier vor uns haben.

Wenn nun daneben auch noch die von Rückert mitgetheilten Thatsachen richtig sind (auf deren Erörterung ich übrigens, da ich noch nicht von der Entwicklung der Selachier spreche, an dieser Stelle nicht eingehe), so bedeutet das, dass zwar in späteren Stadien der merocytische Charakter auf die Dotterzellen beschränkt ist, dass dagegen in früheren Stadien alle Keimbestandtheile, welche mit dem Dotter in innige Berührung treten, diesen Charakter besitzen. Wenn das wahr ist, so verliert damit die merocytische Formation ihre geweblich specifische Bedeutung, das Merocytische hat nur noch den Werth eines Prädikates und kann nur in derselben Weise verstanden werden, wie wir auch von cylindrischen, spindelförmigen, sternförmigen Zellen sprechen, ohne damit etwas geweblich Specifisches ausdrücken zu wollen.

Um so mehr Veranlassung aber haben wir, die Merkmale genau festzuhalten und nicht etwa, wie es von manchen Autoren geschieht, den Ausdruck »Merocyten« für »Dotterzellen« schlechtweg zu gebrauchen. Wollen wir das thun, so brauchen wir den Ausdruck überhaupt nicht, sondern wir kommen mit Dotterzellen aus.

Als merocytische Merkmale nun ist Folgendes anzusehen:

Erstens das Fehlen zelliger Abgrenzung. Das ist das eigentlich wesentliche Merkmal. Sobald daher eine zellige Abgrenzung erfolgt, so hören die Zellen auf, Merocyten zu sein.

Zweitens Größe und eigenthümliche Gestalt der Kerne; aber dieses Merkmal ist keineswegs konstant. Natürlich mussten bei der im Ganzen nur flüchtigen Betrachtung, welche die Beobachter diesen Gebilden haben angedeihen lassen, die großen Kerne zunächst auffallen; wenn man aber genauer zuschaut, so findet man, dass sehr oft die Kerne nicht größer sind als die der abgegrenzten Zellen.

Drittens Ansammlungen von dotterfreiem Protoplasma um

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

die Kerne. Dieses Merkmal tritt bei Selachiern frühzeitig hervor, indem zu einer Zeit, wo noch sämmtliche Zellen der Keimblätter, auch in der Embryonalanlage, reichlich mit Dotterkörnern beladen sind, um viele Merocytenkerne herum dotterfreie Protoplasmahöfe vorhanden sind. Trotzdem ist auch dieses Merkmal nicht konstant, und gerade die »reife« merocytische Formation (s. oben) zeichnet sich durch spärliches Protoplasma aus mit Ausnahme einer schmalen, den Keimhautrand überragenden Zone.

Bei den Reptilien nun sind wir veranlasst, nach der Menge des Protoplasmas zwei Formen zu unterscheiden: die protoplasmaarmen und die protoplasmareichen Merocyten. Von ersteren erkennen wir nur die Kerne, dicht eingeschlossen vom Dotter, so dass man geglaubt hat, von »freien Kernen im Dotter« sprechen zu können. natürlich fehlt auch hier das Protoplasma nicht, es ist nur nicht sichtbar. Bei den zweiten dagegen sehen wir um die Kerne herum dotterfreie Protoplasmahöfe, oft von bedeutender Größe. Veranlassung diese beiden Formen in einen gewissen, wenn auch nicht geweblichen, Gegensatz zu bringen, nehmen wir daraus, dass ihr Unterschied sich mit einem konstanten Unterschied in der Lagerung und im Aussehen der Kerne verbindet.

Nach dieser erläuternden Abschweifung kehre ich zurück zu den Zellen des sich entwickelnden Dottersackentoblasten der Reptilien.

a) Das geschichtete epithelartige Lecithoderm (geschichtetes Dottersackepithel).

1) Das geschichtete dotterhaltige Lecithoderm. — Damit dem Leser ein bestimmtes Bild vor Augen stehe, schließe ich meine Beschreibung an die Fig. 18 an. Man bemerkt hier im Lecithoderm vier bis fünf Kernreihen über einander; an anderen Stellen nur drei oder auch nur zwei. Es ist daraus noch nicht zu schließen, dass die Zellen eben so viele Schichten bilden, denn es ist ja möglich, dass die Kerne in verschiedenen Höhen innerhalb der Zellen liegen. Wo die Kerne eckig sind, da ist dies durch anliegende Dotterkörner oder Vacuolen (Fetttropfen) bedingt; die Grundform der Kerne ist kugelig. Davon machen aber die abgeplatteten Kerne der äußeren und inneren Oberfläche eine Ausnahme; von letzteren bemerkt man auf unserer Figur fünf äußere und drei innere Kerne.

Über die Einschlüsse der Zellen ist ganz dasselbe zu sagen, was früher (p. 178) von den Einschlüssen der fertigen Epithelzellen gesagt wurde: man unterscheidet zwei Arten, Vacuolen (Fetttropfen) und Dotterkörner. Die letzteren sind in der Figur alle gleich behandelt

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

worden, im Interesse einer klaren Unterscheidung von den Kernen. In Wahrheit sind sie jedoch verschieden, bald homogen, bald fein granulirt, bald gröber granulirt. Die Größe der Körner wechselt erheblich; die Form ist meist kugelig, öfters aber unregelmäßig, wie angefressen, wodurch sich vor Allem die blassen Körner auszeichnen.

Das Lecithoderm ist im vorliegenden Stadium von feinen Linien durchzogen, und das wesentliche Interesse knüpft sich an die Frage, wie weit diese Linien Zellengrenzen, und wie weit sie Protoplasmafäden entsprechen. Hier muss man nun eingestehen, dass beide Arten von Linien sich schwer und häufig gar nicht unterscheiden lassen, und dass daher ein Untersucher, der ein solches Präparat losgelöst von der Gesammtbetrachtung der Entwicklung beurtheilt, schwer davon zu überzeugen sein wird, dass hier wirklich geschichtetes Epithel und nicht »netzförmiges Protoplasma mit Kernen« vorliegt. Es müssen daher auch indirekte Beweise herbeigezogen werden für die Begründung des geschichteten Epithels. Als solche können gelten: 1) die Begrenzung der inneren Oberfläche durch eine scharfe Linie, ja durch einen Spalt (perilecithalen Spalt) und 2) die sogleich zu schildernde Beschaffenheit des Lecithodermrandes. Da das Lecithoderm in seinen Randtheilen zellig gegliedert ist, und da es späterhin (im Stadium des einschichtigen Epithels) gleichfalls zellig gegliedert ist, so ist es wahrscheinlich, dass es auch auf der Zwischenstufe sich so verhalte.

Die Begrenzung der inneren Oberfläche durch den perilecithalen Spalt fehlt jedoch in mittleren Stadien der Entwicklung an einer Stelle, nämlich über der Randvene (s. p. 173), und daher ist diese Stelle besonders ungünstig für die Beurtheilung und für die Erkennung des epithelialen Charakters; man wird aber nicht diese schmale Zone dem Urtheil zu Grunde legen und die viel klareren Verhältnisse, welche distal davon auf einer weiten Strecke herrschend sind, übersehen.

Häufig erkennt man, wie es auch in der vorliegenden Figur sichtbar ist, dass diejenigen Zellen, welche der inneren Oberfläche näher liegen, ihren langen Durchmesser parallel zu dieser Oberfläche haben, ja die innersten Zellen sind oft geradezu abgeplattet.

Vergleich mit dem Huhn. — Beim Huhn haben wir die gleiche Formation des geschichteten Dottersackepithels schon kennen gelernt. Ich habe sie dort als »Formation der Innenzone des Dotterhofes« beschrieben und angegeben, dass sie auch die Gegend der Randvene überzieht. Beim Huhn zeichnen sich jedoch ihre Zellen durch starke Abplattung und Mangel an Inhalt aus, und in Folge davon ist die ganze Formation viel dünner. Bei Lacerta sind daher die Verhältnisse weit deutlicher.

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

2) Das geschichtete dotterfreie Lecithoderm (Formation des Lecithodermrandes). — Auch hier empfiehlt es sich, die Beschreibung an eine Abbildung anzuschließen, und ich lege als solche die Fig. 19 vor. Das Lecithoderm besteht hier aus kleinen dicht gedrängten Zellen, welche in zwei- bis dreifacher Lage angetroffen werden. Am Keimhautrande selbst nimmt die Zahl der Lagen zu, und hier lässt sich eine Abgrenzung gegen das Ektoderm nicht durchführen, indem die bis dahin platten Zellen des letzteren gleichfalls rundlich werden. Das Präparat, welches der Fig. 19 zu Grunde liegt, ist von einem im Ganzen geschnittenen Ei, bei welchem der Dotter bis auf eine kleine Stelle am distalen Pole umwachsen war; dieses Präparat — das einzige dieser Art, welches mir zur Verfügung steht — ist jedoch nicht ganz tadellos. Das Ei ist stark geschrumpft, und so vermuthe ich, dass die Elemente etwas zu klein erscheinen. Auch sind die Zellengrenzen nicht deutlich. Man sieht daher eigentlich nur die Kerne, doch ist das Lecithoderm nach innen durch eine scharfe Linie begrenzt.

Jenseits dieser Linie trifft man rundliche und abgeplattete freiliegende Zellen in kleinen Gruppen (*f* in Fig. 19), eingeschlossen in eine dotterfreie körnige (protoplasmatische?) Schicht.

b) Freie Zellen.

1) Merocyten. — a) Protoplasmaarme Merocyten. — Die protoplasmaarmen Merocyten, welche als im Boden der subgerminalen Höhle gelegen so oft erwähnt, aber nie genauer beschrieben sind, machen sich nur durch ihre Kerne bemerkbar. Wenn man das Stadium des zweiblätterigen Keimes verlässt, in welchem noch eine ziemlich rege verspätete Abfurchung von der Bodenschicht aus stattfindet, und sich dem Stadium der Gastrula zuwendet, so ist in der Regel nicht einmal durch leichte Erhebungen der Bodenschicht die Zusammensetzung aus Zellenterritorien erkennbar, sondern der Kontour zieht in glatter Flucht weiter; doch kommt es gelegentlich vor, namentlich bei Lockerung des Dotters, dass sich die unteren Begrenzungen der Zellenterritorien andeutungsweise verrathen. Die Kerne sind nicht größer wie die der Zellen im Dach der subgerminalen Höhle, d. h. im Lecithoderm; sie färben sich im Ganzen und sind granulirt; sie sind zwar nicht immer, aber doch in typischer Weise abgeplattet und mit ihren langen Achsen der Oberfläche parallel gestellt; sie sind glatt oder eckig. Um die Kerne findet man zuweilen Spuren eines dotterfreien Hofes, doch werden wir als die typische Form diejenigen Merocyten ansehen, in welchen die Dotterkörnchen an den Kern hart anstoßen.

Bei genauer Betrachtung bemerkt man noch einige Züge in dieser

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

Formation, welche der Beachtung werth sind. Der Dotter in diesen mittleren Theilen der Bodenschicht wird dargestellt durch kleine Körnchen, die jedoch nicht völlig rund, sondern eckig sind, und zwar so, dass sie kleine Vacuolen umschließen, in denen vermuthlich Fetttröpfchen enthalten waren. Die Kerne liegen zuweilen dicht an der Oberfläche, in typischer Weise aber doch unterhalb der letzteren, so wie es die Fig. 22 darstellt. Über die Vertheilung der Kerne, aus welcher man auf die Größe der Zellenterritorien schließen kann, ist zu bemerken, dass die Kerne in ziemlich gleichen Abständen liegen, dass aber auch eine Anordnung in kleinen Gruppen vorkommt; ferner, dass die Kerne der Regel nach in einer Reihe liegen, dass aber auch zwei Reihen über einander vorkommen. Übrigens muss man in dieser Hinsicht mit dem Urtheil vorsichtig sein, da fast an allen Präparaten der Dotter stark mitgefärbt ist, und daher leicht Kerne übersehen werden können.

Von Protoplasma sieht man keine Spur; trotzdem ist an der Anwesenheit desselben nicht zu zweifeln, denn an den Elementen, welche sich in früheren Stadien von der Bodenschicht abheben, um zu Zellen zu werden, ist das Protoplasma nicht besser zu erkennen. Diese sich abhebenden Zellen lehren auch, dass der Kern im Centrum des Zellenterritoriums liegt, und wir können diese Erfahrung auf die Merocyten der Bodenschicht übertragen. Zuweilen tritt in den Dotterkörnchen, welche in nächster Nachbarschaft eines Kernes liegen, eine Neigung zu radiärer Anordnung hervor.

Übergänge zu den protoplasmareichen Merocyten kommen vor.

b) Protoplasmareiche Merocyten. — Diese Gebilde, welche man in den Randtheilen der Bodenschicht findet, sind trotz ihrer auffallenden Merkmale bisher nicht genauer gewürdigt worden. Was sie auszeichnet, ist ein dotterfreier protoplasmatischer Leib und ein großer Kern von eigenthümlichem Aussehen.

Die Kerne sind kugelig oder elliptisch, zuweilen auch unregelmäßig gestaltet; die chromatische Substanz wird in sehr verschiedener Vertheilung angetroffen, die Größe schwankt außerordentlich. Es ließe sich daher über diese Kerne sehr viel sagen, ich beschränke mich aber für diesmal darauf, zwei Exemplare vorzuführen. In dem einen Falle (Fig. 20) bemerkt man im Inneren des Kernes eine strahlige Figur, aus einem sehr zarten Gerüst von Fäden gebildet, von welcher theils überaus feine, theils gröbere Fäden an die Oberfläche (Kernmembran) treten. Dort wo die gröberen Fäden die Oberfläche treffen, ist die letztere eingezogen. Die chromatische Substanz beschränkt sich auf feine Körnchen. Die Kernmembran ist überaus zart. Der übrige Raum

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

des Kernes erscheint an dem Präparat fein punktirt, doch habe ich kein bestimmtes Urtheil gewinnen können, ob nicht diese Punktirung durch über- oder unterlagerndes Protoplasma bedingt war.

Der andere Kern (Fig. 21) ist einer der größten, die in solchen Merocyten vorkommen. Auch seine Membran ist durch eine überaus feine Linie dargestellt. Ein Gerüst feiner Fäden, welches sein Inneres mit unregelmäßigen Maschen durchzieht, ist eigentlich nur dadurch erkennbar, dass die feinen Körnchen, in welche die chromatische Substanz aufgelöst zu sein scheint, an diesen Fäden haften.

Das Protoplasma umgiebt die Kerne zunächst in Gestalt eines dichten Hofes, welcher an den Präparaten fein punktirt erscheint. Am Rande geht dieser Hof aber über in ein Netzwerk feiner Fäden, welche zwischen die benachbarten Dotterkörner eindringen, und daraus darf wohl geschlossen werden, dass auch in dem centralen Hof das Protoplasma nicht körnig sondern netzartig ist.

Wenn man die anliegenden Dotterkörner mit den Dotterkörnchen der Fig. 22 vergleicht, so wird man sofort bemerken, dass die der Fig. 20 größer sind; das bedeutet, dass sich die Randmerocyten im Stadium der Gastrula in einer Region unveränderten Dotters befinden.

Die protoplasmareichen Merocyten beschränken sich nicht auf die Oberfläche, sondern sie dringen eine kleine Strecke weit in die Tiefe ein.

Benachbarte Merocyten stehen durch die Protoplasmafäden ihres Randes in Verbindung; wir werden daher die Zellenterritorien dadurch abgrenzen können, dass wir in der Mitte zwischen benachbarten Höfen eine Linie hindurchführen, durch welche der zwischenliegende Dotter halb dem einen, halb dem anderen zugetheilt wird. Dieses Verfahren findet seine Rechtfertigung durch die Beobachtungen, die wir bei der Randfurchung machen können; denn bei diesem Vorgange, der noch im Stadium der Gastrula fortgeht, werden auch die groben Dotterkörner mitgenommen und liegen dann in den Randtheilen der neugebildeten Zellen.

Die Formation der protoplasmareichen Merocyten findet ihre Ergänzung durch kernloses Protoplasma, welches über den Keimhautrand hinausreicht; in ihm müssen wir eine tiefe und eine oberflächliche Schicht unterscheiden, doch soll über beide an dieser Stelle nichts bemerkt werden.

Vergleich der protoplasmaarmen und protoplasmareichen Merocyten. — So sehr auch die in Fig. 20 und 22 abgebildeten Formen von einander abweichen, so wird doch durch Zwischenformen der Übergang vollständig vermittelt. Ein Grund, beide von einander zu trennen,

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

liegt daher nicht vor; wir müssen sie als verschiedene Gestaltungen derselben Form ansehen und müssen eine Aufklärung ihrer Verschiedenheit von weiteren Untersuchungen erwarten.

Vergleich mit den Vögeln. — Die Merocyten der Vögel, welche in sehr beschränkter Weise in frühen Stadien vorkommen, müssen, so weit die sehr unvollkommenen bisherigen Mittheilungen schließen lassen, mit den protoplasmaarmen Merocyten der Reptilien verglichen werden.

Vergleich mit den Selachiern. — Die Merocyten der Selachier weichen sehr erheblich von denen der Reptilien, insbesondere von den ausgebildeten Formen der Randmerocyten ab. Eine genauere Darstellung derselben liegt aber bis jetzt nicht vor.

2) Die typischen großen Dotterzellen (Fig. 23). — a) Die kugeligen Dotterzellen. — Diese Zellen, welche Strahl (25) auf Fig. 6*a* abbildet und auf p. 291 kurz beschreibt, sind von nahezu wenn auch nicht absolut konstanter Größe. Sie sind kugelig, also nicht gegen einander abgeplattet, was darauf schließen lässt, dass zwischen ihnen eine gewisse Menge Flüssigkeit vorhanden ist. Da nun diese Flüssigkeit im zellenfreien Dotter fehlt, so muss man annehmen, dass gleichzeitig mit dem Auftreten von Zellen Flüssigkeit in den Dotter gelangt.

Die Membran ist durch eine überaus zarte Linie angedeutet. Von Protoplasma ist in der Regel nichts zu sehen, es muss also in Gestalt überaus feiner Fäden vorhanden sein, wahrscheinlich den Dotterkörnern anliegend. Der Kern liegt, wenn auch nicht ausnahmslos, central; ist kugelig oder mit einem oder mehreren Eindrücken durch anliegende Dotterkörner versehen. Sein Chromatin ist in fadiger Anordnung, in kleinen Kernen dichter.

Die Dotterkörner sind zum Theil kugelig, zum Theil von unregelmäßiger Form, manche wie angefressen; manche von ihnen sind kleiner wie die Körner des freien Dotters, manche aber auch größer, so dass man annehmen kann, dass innerhalb der Zellen eine Veränderung mit dem Dotter vor sich geht, wodurch die Körner zum Theil zerspalten werden, zum Theil zusammenkleben. Im Ganzen muss aber doch eine große Gleichartigkeit in dem Aussehen der Dotterkörner hervorgehoben werden. Die Abstände, welche die Körner an den Schnittpräparaten haben, entsprechen wahrscheinlich nicht genau dem frischen Zustande, denn da der Dotter auch nach vorausgegangener »Fixirung« schrumpft (s. p. 164), so darf man annehmen, dass sich alle Körner verkleinern. Zuweilen ist eine Neigung der Körner bemerkbar, sich vorwiegend an der Wand, bezw. entfernt vom Kern, anzuordnen.

Vergleich mit dem Dottersackepithel. — Die Verglei-

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

chung der Fig. 23 mit den Fig. 7 bis 9 lehrt, dass Dotterzellen und Dottersackepithelzellen, auch abgesehen von der Verschiedenheit der Gestalt, nicht gleich sind; der Unterschied besteht darin, dass bei den Dotterzellen der Inhalt mehr dem rohen Dotter gleicht, bei den Epithelzellen dagegen eine weitergehende Veränderung stattgefunden hat. Indessen ist doch der Inhalt jüngerer Epithelzellen oft völlig übereinstimmend mit dem der Dotterzellen. Da nun auf Schnitten durch ganze Dottersäcke die meisten Epithelzellen schief getroffen werden müssen, und ihre Beziehung zur Wand und zu den Anhängen der letzteren daher nicht mehr erkannt werden kann, so lässt sich an solchen Präparaten unmöglich beurtheilen, ob man im einzelnen Falle eine Epithelzelle oder eine Dotterzelle vor sich hat. Diese Unklarheit empfindet der Leser peinlich bei der Beschreibung von Strahl (25, p. 285).

Vergleich mit dem Huhn. — Beim Huhn kommen solche Zellen, wie sie hier als die typischen Dotterzellen geschildert wurden, nicht vor und können auch gar nicht vorkommen, da der Dotter, welcher einwärts vom perilecithalen Spalt liegt, keiner zelligen Gliederung unterliegt.

Vergleich mit Amphibien. — Bei Amphibien kommen die Dotterzellen bekanntlich in ganz typischer Weise vor, sie bilden hier die eigentliche Zellenformation des Lecithoblasten und treten schon im Anschluss an die Furchung auf.

Daher muss in dem Umstande, dass diese Formation bei Reptilien auftritt, eine morphologische Thatsache von entscheidender Bedeutung gefunden werden; man muss erkennen, dass in der Gestaltung der Wand (einschließlich der Wandanhänge), die Reptilien den Vögeln, in der Organisation der inneren Zellenmasse aber den Amphibien gleichen.

b) Die abgeflachten Dotterzellen (Fig. 24). — Die abgeflachten Dotterzellen sind in nichts, insbesondere nicht im Inhalt, von den benachbarten kugeligen Dotterzellen verschieden; nur schließen die abgeflachten Zellen dicht (epithelartig) an einander, namentlich mit ihren kurzen Rändern. Es kann daher im Wesentlichen auf die Fig. 24 verwiesen werden, bei deren Betrachtuug nur das Eine zu bemerken ist, dass die in ihr dargestellte Form, d. h. der in ihr dargestellte Grad der Abflachung nicht etwa konstant ist. Es kommen vielmehr viel stärker abgeflachte Formen vor, solche, bei denen der Dicke nach nur eben ein Dotterkorn Platz findet. Von diesen stark abgeflachten Zellen bis zu den kugeligen finden sich alle Übergänge, so dass die Zusammengehörigkeit beider unzweideutig erwiesen ist.

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

Vergleich mit den abgeflachten Zellen im geschichteten Epithel. — Der Vergleich beider Zellenformen drängt sich dem Beschauer der Präparate von selbst auf: außen und innen ist die Wand des perilecithalen Spaltes von den noch zu schildernden platten dotterfreien Zellen belegt; außen und innen schließen sich an diese zunächst abgeflachte Zellen, dort abgeflachte Epithelzellen, hier abgeflachte Dotterzellen an, beide im Aussehen völlig gleich. Die Verwandtschaft der Dotterzellen und der Dottersackepithelzellen wird dadurch aufs deutlichste belegt.

3) Dotterfreie Zellen. — a) Runde (Fig. 25). — Diese Zellen machen den Eindruck protoplasmareicher Zellen; ihr Leib erscheint blass gekörnt, ob er aber in Wahrheit netzartig ist, vermag ich nicht zu sagen; der Kontour ist blass, und man muss diese Zellen nach ihren Formerscheinungen für nackt halten. Manchmal scheint es, als erhöben sich von der Oberfläche ganz feine Fädchen. Der Kern ist kugelig. Dotter fehlt in den Zellen völlig. Diesen im Wesentlichen negativen Eigenschaften lässt sich noch etwas bedeutungsvolles Positives anreihen: die amöboide Fähigkeit dieser Zellen, dort, wo sie in engen Räumen liegen; also in dem perilecithalen Spalt und noch mehr zwischen den großen Dotterzellen, zwängen sie sich in diese Räume hinein und wahrscheinlich durch dieselben hindurch.

Vergleich mit dem Huhn. — Die Zellen, welche ich beim Huhn aus der »Formation der Außenzone des Dotterhofes« als kleine blasse Zellen beschrieben habe, ähneln den eben geschilderten sehr, doch sind die Zellen beim Huhn nicht so »protoplasmatisch«; sie sind vielmehr mehr blasig und es tritt eine größere Neigung zu netzartiger Struktur des Protoplasma hervor.

b) Platte dotterfreie Zellen (Fig. 26). — Diese Zellen zeigen sowohl den Leib wie den Kern abgeplattet; sie laufen schmal am Rande aus, oder berühren sich, wenn sie an einander stoßen, mit kurzen Rändern. Besonders schön fand ich diese Zellen bei Lacerta viridis, wo überhaupt in der Gestaltung der Zellenformen eine größere Üppigkeit hervortritt wie bei Lacerta agilis. Von Lacerta viridis ist auch Fig. 26 genommen; ich möchte jedoch die großen Kerne mit Chromatingerüst nicht geradezu für typisch erklären; in der Regel sind die Kerne kleiner.

Vergleich mit runden dotterfreien Zellen und mit abgeflachten Dotterzellen. — Man könnte denken, dass die platten dotterfreien Zellen eine Zwischenform zwischen den runden dotterfreien und den flachen dotterhaltigen sind, oder mit anderen Worten, dass Fig. 26 den Übergang zwischen Fig. 25 und 24 vermittelt. Das

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

ist auch in der That meine Meinung. Um so nothwendiger ist es aber, die Merkmale der Zellen aufs genaueste festzustellen, damit nicht Unzusammengehöriges in Beziehung gebracht werde. Hier ist nun zu bemerken, dass wenn die Kerne der platten Zellen klein sind, diese Zellen mehr den runden dotterfreien ähneln, wenn dagegen die Kerne groß sind, mehr den flachen dotterhaltigen Zellen; als ein Beispiel der letzteren Art kann Fig. 26 gelten. Die feinere Untersuchung muss entscheiden, ob hier zwei Formen platter dotterfreier Zellen vorliegen oder nur unwesentliche individuelle Verschiedenheiten einer Form.

4) Kleinste dotterfreie Zellen (Fig. 27). — Diese Zellen besitzen einen kugeligen Kern und einen protoplasmatischen Leib, und obwohl der Kern klein ist, so kann er doch im Vergleich mit dem Zellleib groß genannt werden. Sehr auffallend ist auch an diesen Zellen ihre amöboide Natur, und von dieser machen sie die ausgiebigste Verwendung, da sie an der einzigen Stelle, wo sie vorkommen, gezwungen sind, in engen Spalten zwischen den Dotterkörnern Platz zu suchen.

Vergleich mit den runden dotterfreien Zellen. — Diesen gleichen die eben geschilderten in der Größe des Kernes und in den amöboiden Eigenschaften; beide weichen aber in der Größe des Zellleibes von einander ab. Die Vermuthung liegt nahe, dass beide Formen nahe verwandt sind. Dies ist auch meine Meinung; ich glaube, dass die größeren dotterfreien Zellen die Vorläufer der Dotterzellen, die kleinsten dotterfreien Zellen dagegen die Vorläufer der Dottersackepithelzellen sind. Und da Dotterzellen und Dottersackepithelzellen nur Modifikationen der gleichen Form sind, so kann das Gleiche von ihren Vorstadien gesagt werden.

Vergleich mit Dottersackepithelzellen. — Wenn man Fig. 27 neben der Fig. 9 betrachtet, so muss es allerdings verwegen erscheinen, beide Formen in Beziehung bringen zu wollen. Der Schritt von Fig. 27 zu Fig. 9 ist denn doch noch weit bedeutender wie der von Fig. 21 zu Fig. 17 meiner Arbeit über den Dottersack des Huhnes. Die Formen bei den Reptilien — so weit meine Beobachtungen reichen — nähern sich nach beiden Richtungen dem Extremen: die kleinen Zellen sind kleiner, die großen größer als beim Huhn. Trotzdem, so abenteuerlich es erscheinen muss, glaube ich doch, dass der Weg von Fig. 27 bis zu Fig. 9 wirklich zurückgelegt wird; und als Zwischenstufe auf diesem Wege haben wir Fig. 18 anzusehen. Ich habe mich aber doch immer von Neuem aufs ernsthafteste fragen müssen, ob nicht das in Fig. 27 dargestellte Bild auf einer Täuschung beruhe, ob nicht diese kleinen Zellen in Wahrheit nur Stücke von Zellen (Dotter-

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

zellen bezw. Dottersackepithelzellen) seien, Kerne mit den nächstumgebenden Protoplasmahöfen. Ich nehme eine Diskussion hierüber gern von Neuem auf, bin aber für meine Person, auf Grund meiner Präparate überzeugt, dass ich eine sichere und klare Thatsache mitgetheilt habe.

Vergleich mit den Zellen in der Formation der Außenzone des Dotterhofes beim Huhn. — Nach Lage und Vertheilung ist die Formation des Eidechseneies, welche die »kleinsten dotterfreien Zellen« enthält, mit der genannten Formation des Hühnereies gleichwerthig; die Zellen sind jedoch bei der Eidechse kleiner, und die ganze durch sie gebildete Formation hat bei der Eidechse mehr Regelmäßigkeit, d. h. es stehen mehr Zellen auf der gleichen Phase ihrer Entwicklung.

II. Zeitliche und räumliche Vertheilung der geschilderten Zellenformen und Formationen. — Ich habe es Angesichts der besonderen Art unseres Gegenstandes, bei dem die aus der Schwierigkeit der Untersuchung erwachsene Unklarheit noch durch großentheils inhaltsarme litterarische Spekulationen vermehrt ist, für nöthig gehalten, streng methodisch zu beschreiben. Ich fahre damit fort, indem ich die Vertheilung der geschilderten Formen angebe. Damit gebe ich noch nicht eine Beschreibung der Entwicklung, sondern nur Stücke einer solchen. Den Entwicklungsgang selbst werde ich versuchen, in einem weiteren Abschnitt zu schildern. Dem Leser ist es jedoch schon jetzt ermöglicht, indem ihm die Stücke des Bildes vorgelegt und ihre topographische Vertheilung angegeben wird, sich einen genetischen Zusammenhang zu vergegenwärtigen, welcher an einigen Stellen deutlicher, an anderen weniger deutlich hervortritt.

1) Das geschichtete dotterhaltige Epithel findet sich in mittleren Stadien der Entwicklung[1] über der Randvene und distal davon im Bereiche des perilecithalen Spaltes. Mit der Ausdehnung des perilecithalen Spaltes bis zum distalen Pole erreicht auch das geschichtete Epithel den letzteren. Später schwindet es, und an seine Stelle tritt das einschichtige Epithel der Wand. Im Bereiche der Randvene ist das geschichtete Epithel mit der inneren Dotterzellenmasse in Verbindung, distal davon ist es durch den perilecithalen Spalt begrenzt.

2) Das geschichtete dotterfreie Lecithoderm. Dieses findet sich in mittleren Stadien der Entwicklung im Keimhautrande.

3) Die kleinsten dotterfreien Zellen finden sich in mittleren Stadien der Entwicklung in der Zwischenzone zwischen den

[1] Unter »mittleren« Stadien der Entwicklung sind hier diejenigen Stadien verstanden, in welchen sich die Umwachsung der distalen Hälfte des Eies vollzieht und die Dotterzellen gebildet werden.

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

beiden eben genannten Formationen, zwischen dem geschichteten dotterhaltigen Epithel und dem geschichteten dotterfreien Lecithoderm. Die von ihnen eingenommene Wandschicht des Dotters hat eine bestimmte Dicke, welche der Dicke des geschichteten dotterhaltigen Epithels entspricht. In dieser Wandschicht liegen die kleinen Zellen zwischen Dotterkörnern. Der perilecithale Spalt fehlt in dieser Region. Mit dem Auftreten des Spaltes schwindet die Formation und wird durch die des geschichteten Epithels ersetzt, welches seinerseits wiederum der Vorläufer des einschichtigen Epithels ist.

4) Die »Dotterzellen« finden sich in der inneren Dottermasse [1], welche Anfangs in ihren oberflächlichen Theilen, später aber durch und durch von ihnen eingenommen wird. In späteren Stadien der Entwicklung, wo die Wandanhänge reich verzweigt in das Innere des Dottersackes hinreinragen, ist es unmöglich, an Schnitten durch ganze Dottersäcke genau die Epithelzellen von Dotterzellen zu unterscheiden. Daher sind auch die Beziehungen beider zu einander bisher noch nicht sicher gestellt.

5) Die abgeflachten Dotterzellen finden sich in mittleren Stadien der Entwicklung an der Oberfläche der »inneren Dotterzellenmasse«, d. h. innen vom perilecithalen Spalt. Diejenigen von ihnen, welche an den Spalt selbst angrenzen, sind am stärksten abgeflacht, und von ihnen kommt man durch allmähliche Übergange zu den kugelichen Formen.

6) Die runden dotterfreien Zellen finden sich in mittleren Stadien der Entwicklung im Inneren des perilecithalen Spaltes und zwischen den äußeren Lagen der inneren Dotterzellenmasse. Sie sind hier so reichlich vorhanden, dass man von einer »Formation dotterfreier Zellen« sprechen kann. Vereinzelt trifft man sie schon zu einer Zeit, wo im Centrum des Eies noch roher Dotter liegt, in diesem an. Strahl bildet diese Form in Fig. 66 ab (25) und erwähnt sie kurz in einer Anmerkung zu p. 291; der Leser wird dadurch wohl den Eindruck gewinnen, dass es sich um bedeutungslose Zellen handelt. Nach meinen Erfahrungen dagegen haben wir eine konstante und ausgedehnte Formation vor uns.

7) Die platten dotterfreien Zellen finden sich in mittleren Stadien der Entwicklung an der inneren und äußeren Wand des perilecithalen Spaltes. Es wurde schon angegeben (p. 198), dass sie bald an

[1] Als »innere Dottermasse« bezw. »innere Dotterzellenmasse« bezeichne ich Alles, was nach innen vom perilecithalen Spalt liegt; die Bezeichnung »centrale Dottermasse« bezw. »Dotterzellenmasse« behalte ich zurück, um für den innersten Theil eine schärfere Bezeichnung zu haben.

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

die abgeflachten Dotterzellen, bald an die runden dotterfreien Zellen erinnern.

8) Die protoplasmaarmen Merocyten treten im Anschluss an die Bildung des subgerminalen Spaltes (Dotterspaltes) unterhalb des letzteren auf, und zwar in den mittleren Teilen der Bodenschicht. Sie erhalten sich im Stadium der Gastrula, dann aber schwinden sie mit der Austiefung der subgerminalen Höhle.

9) Die protoplasmareichen Merocyten treten anscheinend eben so früh auf wie die eben genannten; schon im Stadium des zweiblättrigen Keimes, wahrscheinlich aber früher. Sie finden sich in den Seitentheilen der Bodenschicht, also unter dem »Randwulste des Entoderms« und schieben sich gleichzeitig mit dem Weiterwachsen des Keimhautrandes distalwärts vor. Sie erreichen auf diese Weise sicher den Äquator, vielleicht sogar den distalen Pol; wenigstens habe ich hier in einem Falle kleine Protoplasmaherde gefunden, welche an die protoplasmatischen Merocyten erinnerten.

Mit den protoplasmatischen Merocyten stehen, wie besprochen wurde (s. p. 195), kernlose peripherische Protoplasma-Ansammlungen in Verbindung.

Berlin, den 6. März 1892.

Litteratur.

1. Brook, Proc. royal. phys. soc. Edinburgh. V. IX.
2. C. G. Carus, Zwanzig Kupfertafeln nebst deren Erklärung. Zur zweiten Auflage der vergl. Zootomie.
3. (H. J. Clark) L. Agassiz, Contributions to the natural history of the united states. Vol. II. Part III. Boston 1857. Embryology of the Turtle.
4. H. Dutrochet, Recherches sur les enveloppes du foetus. Mém. de la soc. méd. d'émulation. Vol. VIII. Paris 1816.
5. Duval, Études histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseaux. Journal de l'anat. et de la physiol. XX. Année 1884. p. 201.
6. Duvernoy im Dictionnaire universel d'histoire naturelle von d'Orbigny. T. IX. Artikel Ovologie. Paris 1847.
7. Emmert und Hochstetter, Untersuchung über die Entwicklung der Eidechsen in ihren Eiern. Arch. f. d. Physiologie von Reil und Autenrieth. Bd. X. p. 84 und 370.
8. Gasser, Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. Sitzber. d. Ges. zur Bef. der ges. Naturw. zu Marburg. 1883. p. 49.
9. E. Giacomini, Über die Entwicklung von Seps chalcides. Anat. Anz. 6. Jahrg. 1891. p. 548.

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

10. A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Auflage. Leipzig 1879.
11. J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Archiv für Anat. u. Physiol. 1884. Anat. Abth. p. 341.
12. M. v. Kowalewski, Über die ersten Entwicklungsprocesse der Knochenfische. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886. p. 434.
13. C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. und Phys. 1882. Anat. Abth. p. 1.
14. M. Lereboullet, Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la truite, du lézard et du limnée. II. partie. Embryologie du lézard. Annales sc. nat. IV. sér. Zool. Tom XVII. 1862.
15. Pander, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye. Würzburg 1817.
16. H. Rathke, Entwicklung der Natter. Königsberg 1839.
17. J. Rückert, Über die Gastrulation der Selachier. Anat. Anz. 1886. p. 286—287.
18. Derselbe, Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. 1887. p. 97—112 u. 154—176.
19. Derselbe, Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anz. 1889. p. 353—374.
20. W. Roux, Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. Bd. CXIV. Berlin 1888. p. 113—153.
21. G. Ruge, Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XV.
22. C. F. Sarasin, Reifung und Furchung des Reptilieneies. Inaug.-Diss. von Würzburg. Wiesbaden bei Kreidel 1883.
23. P. und F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. II. Bd. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1889.
24. H. Strahl, in Sitzgsber. der Ges. zur Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg 1884.
25. Derselbe, Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887. p. 282—307.
26. A. Swaën, Études sur le développement de la torpille (Torpedo ocellata). Arch. de biol. VII. 1886. p. 537.
27. H. Virchow, Der Dottersack des Huhnes. Aus Internat. Beiträge zur wissensch. Med. Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet zur Vollendung seines 70. Lebensjahres. Bd. I. p. 223—353.
28. A. G. Volkmann, De colubris natricis generatione. Lipsiae 1834 bei Breitkopf & Härtel.
29. W. Waldeyer, Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. XXII. Bd. 1883. p. 1—77.
30. H. E. und F. Ziegler, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892. p. 56—101.

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

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Dottersack eines 22 mm langen Embryo von Lacerta muralis von der proximalen Seite. Vergrößert.

F, Grube mit baumförmiger Gefäßausbreitung (s. p. 184);

S, seitliche Furche (s. p. 171).

Fig. 2. Derselbe Dottersack von der distalen Seite.

S, wie vorher;

d, unregelmäßig begrenztes Feld am distalen Pole (s. p. 171).

Fig. 3. Inhalt eines Eies von Lacerta vivipara — Embryo 41 mm — nach Entfernung der Eischale und des Eiweißes. Natürliche Größe. Der Dottersack wird von der distalen Seite her gesehen.

A, Eiweißreste;

Va, Allantoisgefäße;

D, Dottersack;

d, Strang am distalen Pol des Dottersackes.

Fig. 4. Distale Wand des Dottersackes eines älteren Embryo von Lacerta muralis, von innen gesehen. Siebenmal vergrößert (s. p. 175). Die Einbiegung am linken Rande der Figur entspricht der auf p. 171 erwähnten Furche; der schmale Schatten am rechten Rande der Figur entspricht der Außenseite des Dottersackes, welche durch die Erhebung des Randes sichtbar wird.

Fig. 5. Mehrere neben einander liegende Bälkchen eines »Gitters«, zum Theil in Verbindung stehend, von dem Dottersack einer Boa murina von 50 cm, bei auffallendem Lichte, 25mal vergrößert (s. p. 174).

c, Kapillargefäß, durch Abfallen der Epithelzellen sichtbar geworden.

Fig. 6. Bälkchen aus dem Dottersack einer Lacerta muralis von 42 mm, auf dem Schnitt längs getroffen, gefärbtes Lackpräparat; Leitz III, 0 (s. p. 178). Die kleinen Kreise in den Zellen bedeuten Vacuolen (Fetttropfen). Der übrige Raum, welcher an fünf Zellen geschwärzt, an den übrigen weiß gelassen wurde, ist ganz von Dotterkörnern erfüllt, die aber so dicht liegen, dass sie bei der schwachen Vergrößerung nicht wiedergegeben werden konnten. Die Kerne sind nicht angegeben.

c, Blutkapillare in der Achse des Bälkchens.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Bälkchen aus dem Dottersack einer Anguis fragilis von 75 mm; Leitz VIII, 0 (s. p. 178). Die Kerne der drei oberen Zellen sind sichtbar, die der zwei unteren sind nicht in den Schnitt gefallen. In der Achse liegt ein kapillares Blutgefäß mit zwei Wand- und einer Blutzelle, von einer Spalte (Lymphspalte?) umgeben.

Fig. 8. Eine Epithelzelle von einem Bälkchen aus dem Dottersack einer Vipera berus von 86 mm nach Behandlung mit Osmiumsäure; Leitz VIII, 0. Die Fetttropfen sind tiefschwarz, der Kern nicht sichtbar (s. p. 178).

h, homogene Dotterkörner;

g, ein einzelnes Dotterkorn enthält glänzende Tröpfchen.

Fig. 9. Eine Epithelzelle von der Wand des Dottersackes einer Vipera berus von 86 mm; Leitz VIII, 0 (s. p. 179). Die Zelle enthält drei Vacuolen (Fetttropfen).

V, Vacuolen;

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

P, Protoplasmastrang;
N, Kern, zwischen Dotterkörnern eingeklemmt.

Fig. 10. Durchschnitt durch die proximale Dottersackwand eines Embryo von Lacerta muralis (27 Urwirbel), 15mal vergrößert (Situationsbild, s. p. 179). Es hat starke Schrumpfung stattgefunden, welche besonders an der Faltung der serösen Hülle erkennbar ist; die subgerminale Höhle ist durch Herabsinken der Wand unnatürlich flach.

Am, Amnios;
Al, Allantois;
C, Cölom;
S, seröse Hülle;
V, Vena terminalis;
H, subgerminale Höhle;
B, Bodenschicht;
D, Stelle, wo sich das die Randvene überkleidende Dottersackepithel mit der inneren Dotterzellenmasse verbindet;
a—e, s. Fig. 11.

Fig. 11. Epithel von der Darmrinne und vom Dach der subgerminalen Höhle des in Fig. 10 abgebildeten Präparates. Leitz VIII, 0.

a, von der Darmrinne;
b—e, von den in Fig. 10 bezeichneten Punkten.

Fig. 12. Epithel von den Seitentheilen des Daches der subgerminalen Höhle von einem etwas älteren Embryo wie in Fig. 10. Leitz VIII, 0 (s. p. 180).

Fig. 13. Embryo und Dottersack von Lacerta agilis, vergrößert. Der Gefäßbezirk liegt unsymmetrisch. Deltabildung beim Austritt der Vena vitellina anterior aus der Vena terminalis (s. p. 182).

Fig. 14. Embryo und Gefäßbezirk von Anguis fragilis, aus einem Ei, in welchem etwa die Hälfte des Dotters von den Gefäßen umwachsen war, von der inneren (unteren) Seite gesehen; vergrößert.

A, Arterien des Dottersackes;
V, Randvene, aus zwei gleich starken Hälften gebildet (s. p. 182);
W, Epithelwulst, Grenze des flachen Epithels.

Fig. 15. Embryo, Allantois und Dottersack von Lacerta agilis, aus einem Ei, dessen Dotter zur Hälfte vom Gefäßbezirk umwachsen war; vergrößert.

E, Embryo;
Al, Allantois;
A, Arterien des Dottersackes;
V, Randvene, verdoppelt (s. p. 183).

Fig. 16. Distale Wand eines Dottersackes von Anguis fragilis (Embryo 30 mm) mit den Gefäßen (s. p. 183) von außen gesehen; natürliche Größe.

Fig. 17. Eben ausgeschlüpftes Junges von Anguis fragilis, 76 mm lang, von der Bauchseite; natürliche Größe. Die ventrale Leibeswand ist entfernt, um die Lage des Dottersackes zu zeigen (s. p. 185).

H, Herz;
P, Lunge;
L, Leber;
M, Magen;
D, Dottersack;
A, Afteröffnung.

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

Fig. 18. Geschichtetes (dotterhaltiges) Epithel von der Dottersackwand von Lacerta agilis aus einem mittleren Entwicklungsstadium, in der Nähe des distalen Poles; Leitz VIII, 0 (s. p. 191). Die Dotterkörner sind gleichmäßig granulirt gezeichnet worden, weil sonst die Kerne undeutlich werden würden, doch entspricht das nicht der Wirklichkeit.

E, Ektoderm;

m, Zellengrenzen.

Fig. 19. Geschichtetes dotterfreies Lecithoderm von der Dottersackwand von Lacerta agilis aus einem mittleren Entwicklungsstadium; jedoch einem früheren wie das Präparat von Fig. 18, in nächster Nähe des Keimhautrandes; Leitz VIII, 0 (s. p. 193).

E, Ektoderm;

L, Lecithoderm;

f, freie Zellen.

Fig. 20. Protoplasmareicher Merocyt aus den Randtheilen der Bodenschicht einer Gastrula mit schon völlig durchgebrochenem Urdarm; Präparat mit Alaunkochenille gefärbt; Leitz VIII, 0 (s. p. 194).

o, Oberfläche der Bodenschicht;

d, Dotterkörner;

N, Kern;

c, innerer Protoplasmahof;

p, Randprotoplasma.

Fig. 21. Kern eines Merocyten aus dem gleichen Präparat wie Fig. 20; Leitz VIII, 0 (s. p. 195).

Fig. 22. Protoplasmaarmer Merocyt aus dem mittleren Theil der Bodenschicht einer eben beginnenden Gastrula; Präparat mit Boraxkarmin gefärbt; Leitz VIII, 0 (s. p. 193).

o, Oberfläche der Bodenschicht;

v, Vacuole.

Fig. 23. Dotterzelle aus dem Dottersack einer Lacerta agilis von einem mittleren Entwicklungsstadium; Leitz VIII, 0 (s. p. 196). Der Kern liegt central; sein Chromatin bildet einen Nucleolus und Chromatingerüst; Protoplasma nicht sichtbar.

M, Zellhaut;

g, granulirtes Dotterkorn, das einzige dieser Art in der vorliegenden Zelle;

x, Einriss.

Fig. 24. Abgeflachte Dotterzelle aus einem Dottersack von Lacerta agilis aus der Nähe des perilecithalen Spaltes; Leitz VIII, 0 (s. p. 197).

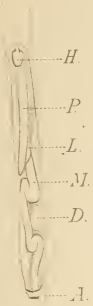
Fig. 25. Runde dotterfreie Zelle aus dem Dottersack von Lacerta agilis; Leitz VIII, 0 (s. p. 198 und 201).

Fig. 26. Zwei flache dotterfreie Zellen aus dem Dottersack von Lacerta viridis; Leitz VIII, 0 (s. p. 198 und 201).

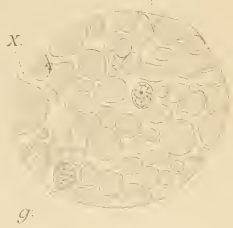
Fig. 27. Zelle vom Charakter der »kleinsten Zellen im Dotter« aus einem Dottersack von Lacerta agilis; Leitz VIII, 0 (s. p. 199 und 200).

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

17.

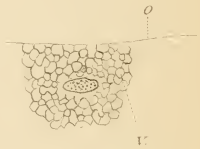


23.



24.

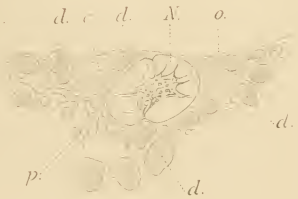
22.



26.

25.

20.



21.

19.

27.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 53_Supp

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

Artikel/Article: Das Dotterorgan der Wirbelthiere. 161-206