

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER WIRBELTIERE.

VON
FRANZ KEIBEL.

In seinem Artikel „Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre“ hat O. Hertwig die ersten Entwicklungsprozesse im gesamten Tierreich, auch die der Wirbeltiere, besprochen und bis zur Ausbildung der Keimblase, der Blastula, verfolgt. Hier habe ich anzuknüpfen und darzulegen, wie die besondere Organisation der Wirbeltiere sich herausbildet und sich in den verschiedenen Klassen ausgestaltet. Es wird dabei zu untersuchen sein, ob sich große Zusammenhänge zwischen den einzelnen Entwicklungsreihen ergeben oder, wo dies noch nicht der Fall ist, klarzulegen, ob und in welcher Richtung sie zu suchen sein werden. Auch werden die Gründe anzugeben sein, warum in manchen Fällen in der Phylogenie vorhandene Zusammenhänge schwer zu finden oder wohl überhaupt in der Entwicklung der Einzelwesen, wie sie sich uns heute darbietet, nicht mehr zu erkennen sind.

Es soll bei unseren Betrachtungen der Hauptbauplan der Wirbeltiere durchaus in den Vordergrund gestellt werden, die Vorgänge, welche man als allgemeine Entwicklung bezeichnet, und die mit der Ausbildung der Keimblätter ihren Abschluß finden. Es werden dabei die beiden Theorien, welche im letzten Drittel des vergangenen Jahrhunderts sich als fruchtbringend für unser Gebiet erwiesen haben, die Gastraeatheorie und die Coelomtheorie ausführlicher zu erörtern sein. Zum Schlusse ist dann die Bedeutung der Keimblätter für die weitere Entwicklung zu besprechen und auch zu zeigen, wie und ob die besprochenen Entwicklungsvorgänge mit dem sogenannten biogenetischen Grundgesetz Häckels und O. Hertwigs ontogenetischem Kausalgesetz in Einklang zu bringen sind. Auf die Entwicklung der einzelnen Organe und Organsysteme dagegen kann hier nicht eingegangen werden. Für sie wird auf den folgenden Abschnitt, in dem Gaupp die Morphologie der Wirbeltiere bearbeitet, hingewiesen.

Versuchen wir zunächst eine Übersicht über die Fragen zu gewinnen, welche uns hier beschäftigen. Da gehen wir am besten von der Entwicklung des *Amphioxus lanceolatus* aus, bei dem die grundlegenden Entwicklungsvorgänge sich zum größten Teil in fast schematischer Einfachheit vollziehen oder doch zu vollziehen scheinen. Freilich müssen gleich hier dann auch einige Bemerkungen gemacht werden, welche die Bedeutung des Amphioxus für die Auffassung der Entwicklungsvorgänge der Wirbeltiere einschränken und sich gegen die alles beherrschende Stellung wenden, die man fast 40 Jahre lang

Überblick über
die Entwicklung.

den sich in der Entwicklung dieses kleinen Tieres abspielenden Vorgängen für die Entwicklung aller Wirbeltierklassen beigemessen hat.

Amphioxus.

Zunächst: der Amphioxus ist gar kein Wirbeltier im strengen Sinne, denn bei ihm kommt es niemals zur Entwicklung von Wirbeln, sein Achsenskelett wird zeitlebens von einem ungegliederten Stab, der Chorda dorsalis und ihrer Scheide, gebildet. Darauf daß auch sein Stützgewebe nicht die physiologisch-chemischen Reaktionen gibt, welche das Stützgewebe aller anderen Wirbeltiere auszeichnet, sei nur nebenher hingewiesen; wichtiger ist, daß der Amphioxus sicherlich ein in bedeutungsvoller Weise zurückgebildetes Geschöpf ist. Er hat keinen Schädel, ist ein Akranier, und dieses Merkmal ist zweifellos kein primitives, sondern der Mangel des Schädels und die ganze mangelhafte Aus-

gestaltung des Kopfes, dem die typischen Sinnesorgane der Wirbeltiere fehlen, ist sekundär erworben. In welcher Weise die scheinbar so schematisch klaren Vorgänge bei der Gastrulation des Amphioxus lange Zeit hindurch die Auffassung des Gastrulationsproblems bei den Wirbeltieren erschwert haben, wird später zu erörtern sein. Trotzdem empfiehlt es sich, wie

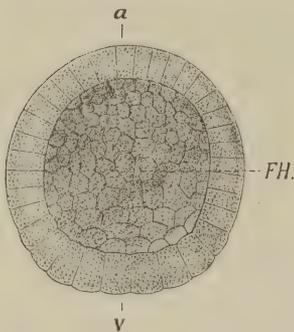


Fig. 1. Keimblase (Blastula) des Amphioxus. *a* animaler, *v* vegetativer Pol, *FH.* Furchungshöhle. Nach HATSCHKE.

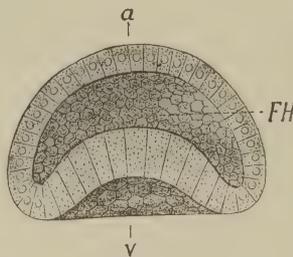


Fig. 2. Junge Gastrula des Amphioxus, es ist noch ein bedeutender Teil der Furchungshöhle erhalten. *a* animaler, *v* vegetativer Pol, *FH.* Furchungshöhle. Nach HATSCHKE.

Blastula
des Amphioxus.

Gastrulation
bei Amphioxus.

schon gesagt, sich mit Hilfe der Entwicklung des Amphioxus einen Überblick über die Entwicklungsvorgänge zu verschaffen, die wir dann bei den eigentlichen Wirbeltieren betrachten, und deren Zusammenhänge und Bedeutung wir dem Verständnis näher bringen wollen. Wir beginnen mit dem Stadium der ausgebildeten Keimblase, der Blastula, wie sie sich aus dem dotterarmen Ei des Amphioxus durch die Furchung herausgebildet hat. Die Blastulae des Amphioxus sind kleine Bläschen, doch kann man schon im Blastulastadium eine Differenzierung der Zellen auch äußerlich erkennen. Fig. 1 zeigt uns eine solche Blastula im Durchschnitt. Wir können an ihr zwei Pole unterscheiden, welche den gleichnamigen Polen des ungefurchten Eies entsprechen. Der animale Pol (*a*) ist durch kleine dotterarme Zellen gekennzeichnet, der vegetative (*v*) durch größere, dotterreichere. Durch ungleiches Wachstum werden die Zellen des vegetativen Poles der Blastula eingestülpt und durch denselben Vorgang wird die Furchungshöhle (*FH.*) schließlich bis auf geringe Reste verdrängt (Fig. 2). Aus dem einschichtigen Bläschen ist eine zweischichtige Kappe geworden, die man als Gastrula bezeichnet. Die Höhlung dieser Kappe, der Urdarm oder die Gastrulahöhle, steht ursprünglich mit der Außenwelt durch eine sehr weite Öffnung, einen weiten Urmund oder Gastrulamund, in Verbindung. Die beiden Schichten dieser Kappe pflegt man als das äußere und das innere Keimblatt, als das Ektoderm und das Entoderm zu bezeichnen; doch wird sich später

zeigen, daß diese Keimschichten mit denen, welche man bei anderen Tieren so nennt, nicht ohne weiteres verglichen werden können. Im inneren Keimblatt, dem sogenannten Entoderm, des Amphioxus sind außer den Anlagen für das Epithel des Darms und seiner Drüsen auch noch andere Anlagen enthalten, die für die Chorda dorsalis, das primitive Achsenskelett, und die für das zwischen Ektoderm und Entoderm gelegene Mesoderm. Die Beziehungen dieser Anlagen zum Entoderm sind, wenn man solches einfach topographisch als inneres Keimblatt auffaßt, bei den verschiedenen Wirbeltieren verschiedenartig. Bezeichnen wir überall das ursprünglich untere oder innere Keimblatt als primitives Entoderm, so müssen wir uns von Anfang an gegenwärtig halten, daß wir dieses primitive Entoderm bei Amphioxus nicht ohne weiteres dem bei den verschiedenen Wirbeltieren homologisieren dürfen, und ebensowenig dürfen wir das primitive Entoderm der verschiedenen Wirbeltiere untereinander homologisieren. Erst nach Absonderung der Chorda und des Mesoderm erhalten wir im definitiven Entoderm einen Zellkomplex, der bei Amphioxus und bei den Wirbeltieren

durchweg vergleichbar ist: wir können ihn als das definitive Entoderm bezeichnen. Das definitive Entoderm besteht aus den Zellen, welche beim Amphioxus und bei allen Wirbeltieren dem Epithel des Darms und der Darmdrüsen seinen Ursprung geben. Das gleiche gilt entsprechend für das primitive Ektoderm. Neben den rein morphologischen Unterschieden machen sich zwischen innerer und äußerer Keimschicht, zwischen primitivem Ektoderm und Entoderm auch schon frühzeitig physiologische Unterschiede bemerkbar. Das äußere Keimblatt differenziert sich zum Fortbewegungs- und Schutzorgan; es erwirbt Flimmern und eine gewisse Festigkeit, das innere paßt sich der Aufnahme von Nahrung an. In der nun folgenden Periode der Entwicklung verengert sich zunächst der Urmund und wird dabei zugleich dorsal- und caudalwärts verlagert (Fig. 3 u. 4). Hatschek nahm an, daß der Verschuß des Urmundes

der in cranio-caudaler Richtung erfolgende Nahtbildung vor sich gehe. Fig. 4 veranschaulicht seine Meinung. Die Linie *ur* zeigt den Urmundrand in einem frühen Stadium an. Der Urmund soll sich nun entsprechend einer später über den Rücken verlaufenden Linie dadurch schließen, daß seine Ränder von rechts und links symmetrisch gegeneinander rücken, so daß stets korrespondierende Punkte der beiden Seitenränder α u. α , β u. β usw. zur Ver-

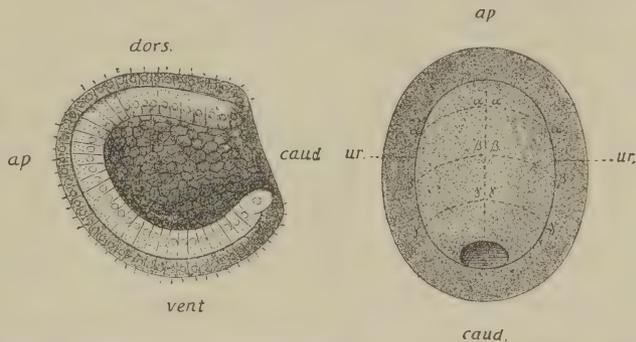


Fig. 3. Gastrula von Amphioxus, welche die Verengung und Verlagerung des Urmundes zeigt. Die Flimmern der äußeren Keimschicht sind angedeutet. *ap* apical, *caud* caudal, *dors* dorsal, *vent* ventral. Nach HATSCHEK.

Fig. 4. Schema des Urmundschlusses bei Amphioxus. *ur* der Rand des Urmundes in einem frühen Stadium, α und α , β und β usw. Punkte dieses Randes, welche sich später in $\alpha\alpha$, $\beta\beta$ usw. aneinander legen und so den Urmund in apico-caudaler Richtung einengen. Nach HATSCHEK'S Darstellung entworfen.

Concrescenz-
theorie

wachung kommen. Man hat das eine Concrescenz des Urmundes genannt, und man hat darzutun versucht, daß der Verschuß des Urmundes bei den Wirbeltieren allgemein in dieser Weise erfolgt. In diesem Sinne spricht man von einer Concrescenztheorie. Was nun den Amphioxus im besonderen anlangt, so haben alle neueren Untersucher zwar nichts von einer Nahtspur am vorderen Rand des sich verkleinernden Urmundes nachweisen können, doch wäre das an sich kein Grund einen Verschuß des Urmundes in der von Hatschek angenommenen Weise schlechthin zurückzuweisen. Wenn sich das Material der Urmundlippen von rechts nach links auch in der angedeuteten Weise vereinigt, so braucht doch keine richtige Naht dabei zustande zu kommen. An einem Experiment, das Gräper neuerdings zur Erläuterung anderer Verhältnisse gegeben — bei ihm

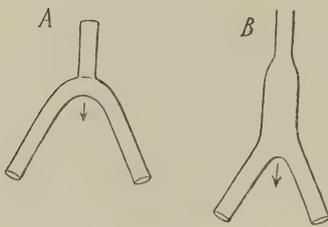


Fig. 5A u. 5B. Versmelzung eines gebogenen Glasstabes ohne Nahtbildung. Nach GRÄPER. Man vergleiche den Text.

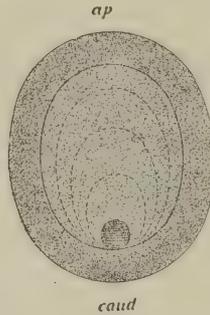


Fig. 6. Schema des Urmundschlusses bei Amphioxus. Nach RABLS Auffassung.

handelt es sich um die Entstehung des Darms durch zwei seitliche Falten, die auch in Zweifel gezogen wurde, weil man keine Spur einer Naht erkennen könne —, kann man sich das klar machen. Ein Glasstab wird wie in Fig. 5a gebogen und an der Biegungsstelle ein anderer Glasstab als Handhabe aufgesetzt; dann läßt man die Flamme direkt in den Verschmelzungswinkel schlagen, und es gelingt bei entsprechender Übung eine vollständige Verschmelzung, wie sie Fig. 5b zeigt, ohne jede Naht zu erreichen, es rückt einfach die bogenförmige Grenze in der Richtung des Pfeiles, vor und hinter ihr bleibt eine nahtlose Verschmelzung. Die Pfeile deuten die Richtung der Verschmelzung an.

Trotzdem hat die Concrescenztheorie des Fehlens der Nahtspur wegen heftige Gegner gefunden. Daß etwa der Urmund sich in der Weise schließt, daß die einzelnen Punkte seiner Ränder konzentrisch gegeneinander vorrücken, um sich schließlich in einem Punkte zu vereinigen, das ist ausgeschlossen, und so nimmt z. B. Rabl an, daß die Ränder gegen einen exzentrisch gelegenen Punkt des Urmundes, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht, vorrücken. Einen solchen Verschuß soll das Schema Fig. 6 verdeutlichen. Dabei nimmt auch nach Rabls Auffassung der Gastrulamund anfangs nahezu den ganzen Rücken ein; er verkleinert sich von vorn nach hinten, und sein letzter Rest bildet eine kleine dorsal am Hinterende gelegene Öffnung. Wie Rabl es mit dieser Auffassung vereinigt, daß auch nach seiner Annahme, falls der Verschuß des Urmundes nicht zustande käme, an seinen Rändern sich an entsprechenden Stellen die entsprechenden Teile der rechten und linken Seite des Embryo entwickeln würden, ist mir freilich dabei nicht klar geworden. Mit dieser Annahme kehrt er doch zur Concrescenztheorie in verschleierte Form zurück, und so interpretiert erscheint der Unter-

schied zwischen seiner Auffassung und der Annahme einer Concrescenz im Sinne von Hatschek und Oskar Hertwig nicht eben groß.

Kehren wir nach dieser theoretischen Abschweifung zur Larve des Amphioxus zurück.

Schon in frühem Gastrulastadium ist an der kleinen Larve durch Abflachung die dorsale Seite kenntlich geworden (Fig. 3 u. 7) und mit ihr die bilaterale Symmetrie. So kann man nun am Urmunde eine dorsale, eine ventrale und jederseits eine laterale Urmundlippe unterscheiden. Hat sich der Urmund bis zu einem gewissen Grade verengert, dann beginnt sich die Larve allmählich in die Länge zu strecken, und wichtige Differenzierungen treten sowohl am äußeren wie am inneren Keimblatt ein. Das äußere Keimblatt verdickt sich in der dorsalen Medianlinie und zu beiden Seiten von ihr und so grenzt sich allmählich als erste Organanlage aus dem Ektoderm die Medullarplatte ab. Fig. 8 zeigt ein Schema, welches ein solches Tierchen in der Ansicht von caudal und rechts darstellt. Das Gebiet der Medullarplatte ist durch einen dunkleren Ton kenntlich gemacht. Im Gebiet der inneren Keimschicht haben sich inzwischen an der dorsalen Wand des Urdarms drei Rinnen gebildet, eine mittlere und zwei seitliche. Diese Rinnen sind schon bei der durchsichtigen Larve kenntlich, am besten aber treten sie an Querschnitten hervor (Fig. 9-11).

Die mittlere Rinne schnürt sich später ab und bildet die Chorda dorsalis, die seitlichen Rinnen gliedern sich in cranio-caudaler Richtung und lassen so zu jeder Seite der Chordaanlage eine Reihe von Taschen entstehen, die sich dann wie die Chorda von dem unteren Keimblatt abschnüren (Fig. 10, 11). Die Wände dieser Taschen bilden das mittlere Keimblatt, das Mesoderm; der von ihnen begrenzte Hohlraum ist das primäre Coelom, wie es auf den Fig. 11, 12 u. 13, und zwar in Fig. 11 u. 13 auf Querschnitten durch die Larve, in Fig. 12 bei einer ganzen Larve dargestellt ist, die von links her bei durchfallendem Licht gezeichnet wurde.

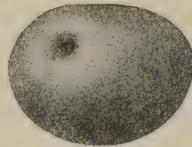


Fig. 7. Gastrula des Amphioxus mit stark verkleinertem Urmund von caudal und rechts. Die dorsale Seite ist abgeflacht.



Fig. 8. Gastrula des Amphioxus mit stark verkleinertem Urmund von caudal und rechts. Auf der abgeflachten dorsalen Seite ist durch einen dunkleren Ton die Anlage der Medullarplatte kenntlich gemacht.

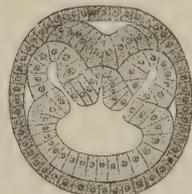


Fig. 11. Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus. Chordarinne und Coelomdivertikel sind nahezu abgeschnürt. Nach HATSCHKEK.

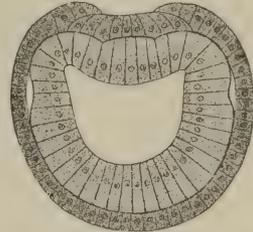


Fig. 9. Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus. Dorsal hat sich aus dem Ektoderm die Medullarplatte abgegliedert. An der dorsalen Wand des primitiven Entoderms sehen wir rechts und links die Coelomdivertikel eben angedeutet, eine Chordarinne ist noch nicht vorhanden. Nach HATSCHKEK.

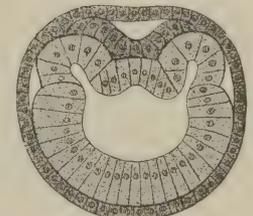


Fig. 10. Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus. Im Gebiet des Ektoderms hat sich die Medullarplatte zu einer Medullarrinne eingefaltet und ist von dem übrigen Ektoderm überwachsen worden. Im Bereich des primitiven Entoderms erkennen wir unterhalb der Medullarrinne die Chordaanlage und rechts und links von ihr die schon ziemlich tiefen Coelomdivertikel, deren Begrenzung die Anlage des Mesoderms darstellt. Nach HATSCHKEK.

Die Medullarplatte bei Amphioxus.

Chordaanlage, Mesoderm und Coelom bei Amphioxus.

Gliederung von
Mesoderm und
Coelom.

Das Mesoderm und mit ihm das Coelom gliedert sich wieder in einen dorsalen und einen ventralen Teil (Fig. 14). Nur der dorsale Teil behält die Gliederung bei. So entstehen die Ursegmente mit den Ursegmenthöhlen. Der ventrale Teil des Coeloms wird einheitlich; er stellt das definitive Coelom, die Leibeshöhle, dar. Diese ist zunächst paarig, später aber verschmelzen in einem großen Teil der Larve die rechten und linken Hohlräume ventral vom Darm. Der laterale Teil des das Coelom begrenzenden Mesoderms liegt als parietales Mesoderm dem Ektoblast an und bildet mit ihm die Körperwand, die Somatopleura, während die der epithelialen Anlage des Darmepithels anliegende Schicht

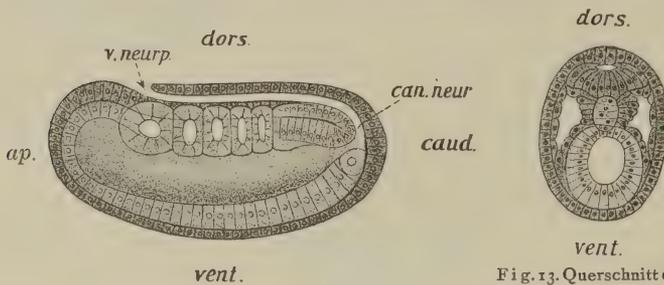


Fig. 12. Larve des Amphioxus von links bei durchfallendem Licht gezeichnet. *ap.* apikal (Kopfende), *caud.* caudal (Schwanzende), *dors.* dorsal (die Rückenseite), *vent.* ventral (die Bauchseite). Fünf Coelomdivertikel haben sich gebildet, dorsal von ihnen erkennt man den Boden der Medullarrinne. Die Medullarrinne ist bis auf eine Stelle am Kopfende, die man vorderen Neuroporus (*v. neurp.*) nennt, vom Ektoderm überwachsen. Schwanzwärts (*caud.*) steht die Medullarrinne durch den gleichfalls vom Ektoderm überwachsenen Canalis neurentericus (*can. neur.*) mit der Darmhöhle in Verbindung. Nach HATSCHKE.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Amphioxuslarve, bei der die Medullarrinne vom Ektoderm überwachsen ist, und die sich beinahe zum Rohre geschlossen hat. In der Mitte des Schnittes liegen in dorsoventraler Richtung Medullarrinne, Chorda dorsalis und Darm übereinander. Rechts und links von Chorda und Darm ist je ein Coelomdivertikel getroffen. Nach HATSCHKE.

das viscerele Blatt des Mesoderms bildet.

Das, was vom inneren Keimblatt nach der Abscheidung des Mesoderms und der Chorda übrig bleibt, nennen wir das definitive Entoderm, es ist zusammen mit dem visceralen Blatt des Mesoderms als Splanchnopleura zu bezeichnen.

Während sich diese Entwicklungsvorgänge abspielen, hat

Differenzierung
des Ektoderms.

die Differenzierung des Ektoderms weitere Fortschritte gemacht. Die Anlage des zentralen Nervensystems, die Medullarplatte, hat sich von der primitiven Epidermis gelöst und sich dann zur Medullarrinne eingefaltet (Fig. 9—11). Sie wird vom Schwanzende beginnend von der primitiven Epidermis überwachsen (Fig. 11—14). Erst nachdem die Überwachsung vollendet ist (Fig. 13—15), schließt sie sich zum Medullarrohr, das an seinem vorderen Ende durch eine Öffnung, den vorderen Neuroporus (*v. neurp.*), noch lange Zeit mit der Außenwelt in Verbindung steht. Bemerkenswert ist, daß bei dem Überwachsungsprozeß der Medullarplatte durch die primitive Epidermis auch der nun zu einer kleinen rundlichen Öffnung gewordene Blastoporus überwachsen wird. Diese Öffnung liegt an dem caudalen Ende der Medullarrinne und verbindet sie und später das Medullarrohr als Canalis neurentericus (*can. neur.*) mit dem Darm (Fig. 12 u. 15). Streckt sich dann die Larve und entstehen am vorderen Ende des Darmes der Mund und die Kiemenöffnungen, am hinteren Ende der After — Vorgänge, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen werden soll —, so hat der junge Amphioxus ein Stadium erreicht, in dem er wohl als ein auf sein einfachstes Schema gebrachtes chordates Tier gelten kann. Die Vorgänge, welche ununterbrochen stattfinden mußten, um zu diesem Ziele zu führen,

sind ganz allgemein ausgedrückt, die Substanzzerklüftung durch Zellteilung, das ungleichmäßige Wachstum der einzelnen Teile und schließlich die histologische Differenzierung der Zellen und Zellkomplexe. Die Zellteilung vermehrt die Bausteine, aus denen das Tierchen aufgebaut ist; das ungleichmäßige Wachstum führt zur Veränderung der Gestalt, zu Einfaltungen und Einstülpungen; durch histologische Differenzierung passen sich die einzelnen Zellkomplexe den verschiedenen Aufgaben an, welche ein jeder an seiner Stelle für den Organismus zu leisten hat; wir könnten hier fast von einer Arbeitsteilung sprechen.



Fig. 14. Querschnitt durch eine Amphioxuslarve. In der Mitte des Schnittes liegen in dorso-ventraler Richtung Medullarrohr, Chorda dorsalis und Darm übereinander. Rechts und links von Medullarrohr, Chorda dorsalis und Darm liegen Coelomdivertikel. Da die Segmente des Amphioxus sich gegeneinander verschieben, sind die Segmente nicht an entsprechenden Stellen getroffen. Auf der linken Seite der Figur ist die Mitte eines Segmentes getroffen. Hier ist die Abgliederung des dorsalen Teils des Mesoderms bzw. Coeloms von dem ventralen noch nicht zu erkennen, wohl aber auf der rechten Seite der Figur, auf der die Randteile eines Coelomdivertikels getroffen sind.

Nach HATSCHKEK.

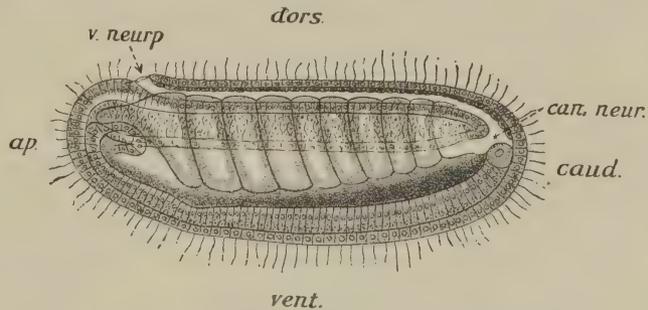


Fig. 15. Amphioxuslarve von der linken Seite bei durchfallendem Licht gezeichnet. *ap.* apical (Kopfende), *caud.* caudal (Schwanzende), *dors.* dorsal (Rückenseite), *vent.* ventral (Bauchseite). Die langen Flimmern der Epidermis sind dargestellt. Das Medullarrohr steht am Kopfende durch den vorderen Neuroporus (*v. neurp.*) mit der Außenwelt, caudal durch einen Canalis neurentericus (*can. neur.*) mit der Darmhöhle in Verbindung. Durch die Mesodermsegmente schimmert die ventrale Wand des Medullarrohres, die Chorda dorsalis und die dorsale Wand des Darms durch. Zählen wir, indem wir von den Mesodermsegmenten absehen, die verschiedenen Gebilde in der Mitte der Larve in dorso-ventraler Reihenfolge auf, so haben wir zu nennen: 1. die Flimmern tragende Epidermis der Rückenseite, 2. die dorsale Wand des Medullarrohres, 3. die ventrale Wand des Medullarrohres, 4. die Chorda dorsalis, 5. die dorsale Wand des Darms, 6. die ventrale Wand des Darms, 7. die Flimmern tragende Epidermis der Bauchseite.

Nach HATSCHKEK.

Bemerkenswert ist, daß im allgemeinen die Entwicklungsvorgänge in cranio-caudaler Richtung fortschreiten. Wenn wir also im Kopfende einer Larve die Coelomdivertikel und die Chorda schon abgeschnürt finden, können wir doch auf einem Schnitt weiter caudal das Coelom und die Chordarinne noch mit dem Urdarm in Verbindung treffen, und noch weiter caudal ist vielleicht noch gar keine Differenzierung des primären inneren Keimblattes aufgetreten. Die Fig. 16, 17 und 18 sollen das erläutern. Fig. 16 stellt eine Amphioxuslarve von links und caudalwärts dar. Die Epidermis ist von der linken Seite abgezogen, und man sieht Mesodermsegmente. Das Medullarrohr ist bis auf den vorderen Neuroporus (*v. neurp.*) geschlossen. Die Fig. 17 und 18 stellen dieselbe Larve mit unverletzter Epidermis dar. In Fig. 17 ist entsprechend der in Fig. 16 mit *a* bezeichneten Stelle das caudale Ende der Larve abgeschnitten, und man blickt auf einen der Fig. 13 ähnlichen Querschnitt. In Fig. 18 ist nur das aller-caudalste Ende der Larve, entsprechend der in Fig. 16 mit *b* bezeichneten Stelle abgetragen, man sieht auf einen Querschnitt, welcher der Fig. 11 ähnelt. Auf Fig. 17 sehen wir die Chorda und die Coelomdivertikel abgegliedert, in

Fig. 18 steht die Chordarinne und stehen die Coelomdivertikel noch in Verbindung mit der Darmhöhle.

Vergleichung
der Blastulae der
Wirbeltiere.

Nach diesem allgemeinen Überblick wenden wir uns nun dazu, das Resultat der Furchung, das Keimbläschen oder die Blastula in den einzelnen Wirbeltierklassen genauer zu betrachten. Wir stellen hier neben die Blastula des Amphioxus (Fig. 19 = 1) die entsprechenden Stadien eines Amphibiums (Fig. 20), eines Knorpelfisches (Fig. 21), eines Reptils (Fig. 22) und eines Säugers (Fig. 23). Bei Fig. 21 muß man sich den großen Dotter ventral dazu denken. In der Fig. 22 A ist der Dotter zwar mit zur Darstellung gebracht, aber viel zu klein gezeichnet, die Verhältnisse bei Vögeln sind, weil sie ganz ähnlich

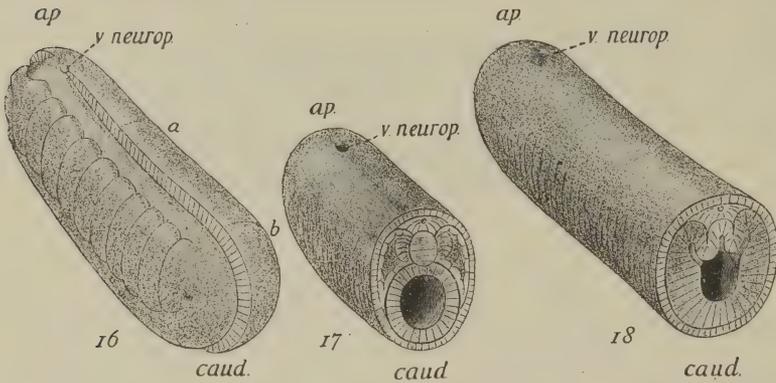


Fig. 16–18 stellen die gleiche Amphioxuslarve dar, bei der in Fig. 17 das caudale Ende entsprechend der Linie *a* in Fig. 16, in Fig. 18 das caudale Ende entsprechend der Linie *b* abgetragen ist. Auf Fig. 16 ist die Epidermis der linken Seite entfernt. Man sieht auf die Larve bzw. ihre cranialen Stücke von caudal und links. *ap.* apical (Kopfende), *caud.* caudal (schwanzwärts), *v. neurop.* vorderer Neuroporus.

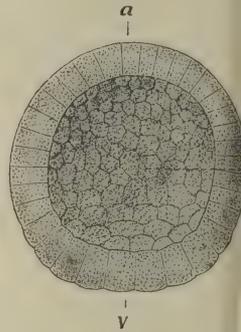


Fig. 19. Keimblase (Blastula) des Amphioxus. *a* animaler, *v* vegetativer Pol, *FH* Furchungshöhle. Nach HATSCHKE.

liegen wie bei den Reptilien, nicht bildlich dargestellt worden. Die Entwicklung der Cyclostomen, von denen die der Neunaugen, der Petromyzonten, sich im großen und ganzen den Verhältnissen bei den Amphibien annähern, die der Myxinoiden noch verhältnismäßig wenig bekannt sind, übergehen wir, ebenso die Verhältnisse bei den Dipnoern, Teleostiern und Ganoiden. Die jetzt gut bekannte Entwicklung der Dipnoer, der Lungenfische, ist in ihren wichtigen Anfangsstadien der Entwicklung der Amphibien außerordentlich ähnlich, der Entwicklung der Knochenfische (Teleostier) und der Ganoiden hat zwar viele Eigentümlichkeiten, läßt sich aber prinzipiell sehr wohl mit der Entwicklung der anderen Fische und der Entwicklung der Amphibien in Einklang bringen. Es würde aber hier zu weit führen, auch auf die Entwicklung dieser aberranten Zweige der Wirbeltiere einzugehen. Betrachten wir nun zunächst die Blastula eines Amphibiums und vergleichen sie mit der des Amphioxus, so sehen wir den Unterschied zwischen den beiden Polen des Eies, dem animalen und dem vegetativen Pol, bei der Amphibienblastula sehr viel ausgeprägter. Die Zellen des vegetativen Poles sind groß und mit Dotter überladen, die des animaler klein, freilich auch nicht vollkommen dotterfrei. Die Furchungshöhle liegt exzentrisch, gegen den animalen Pol hin verschoben; an ihrem Boden liegen die großen, dotterhaltigen Zellen, ihre Decke wird von den kleinen Zellen ge-

Amphibien-
blastula.

Einfluß
des Dotters.

bildet, die in der Regel in mehreren Lagen angeordnet sind; seitlich findet ein allmählicher Übergang von den kleinen relativ dotterarmen in die großen, dotterreichen Zellen statt. Das sind alles Unterschiede, welche sich zwanglos

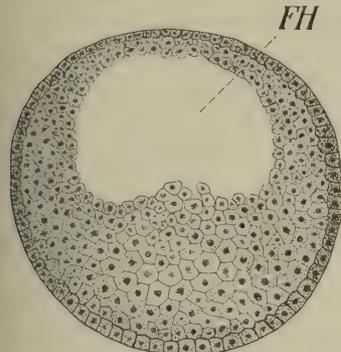


Fig. 20. Schnitt durch eine Blastula von *Rana fusca*. *FH* Furchungshöhle. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre.

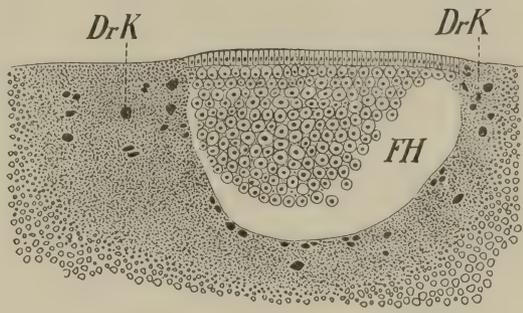


Fig. 21. Medianer Sagittalschnitt durch die Blastula eines Selachiers (*Pristiurus*). Rechts liegt das hintere Ende. *DrK* Dotterkerne, *FH* Furchungshöhle. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre.

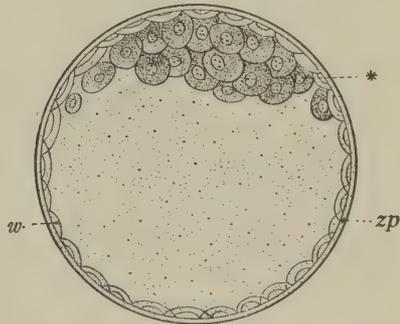
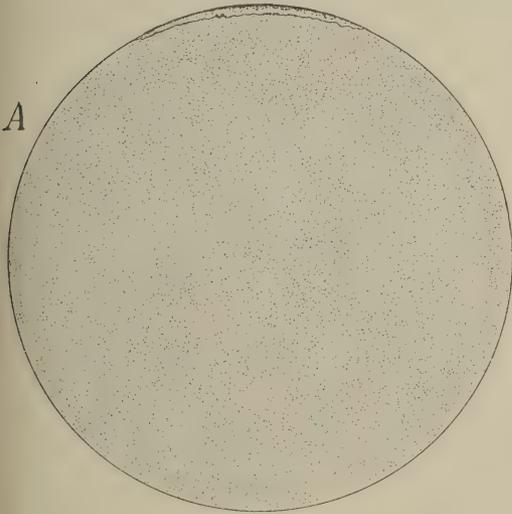


Fig. 23. Blastula eines Kaninchens. *w* einfache Wand der Keimblase (Trophoblast vgl. S. 379 ff.), * Haufen der Embryonalzellen. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach E. VAN BANEDEN.

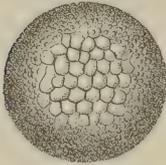


Fig. 22. *A* Schnitt durch das ganze Ei eines Reptils. Am animalen Pol der abgefurchte Keim. Der Dotter ist im Verhältnis viel zu klein gezeichnet. *B* Der animale Pol desselben Eies bei stärkerer Vergrößerung. Der Keim ist am Rande noch nicht abgegrenzt. Mit Benutzung einer Figur von VAY.

Selachier-gastrula.

auf die größere Dottermittigkeit zurückführen lassen, die das Ei der Amphibien von seiner Mutter erhalten hat. Da diese bei den verschiedenen Amphibien sehr verschieden groß sein kann, kann man bei verschiedenen Arten und Familien auch alle möglichen Abstufungen in den Unterschieden des dorsalen und ventralen Pols der Furchungsstadien des Eies und in der Exzentrizität der Furchungshöhle antreffen. Noch mächtiger als bei den Amphibien ist die Dotteransammlung im Ei der Selachier, der Knorpelfische. Da reichen die

Kräfte der Zellteilung nicht hin, den größeren ventralen Teil des Eies in Zellen zu zerlegen. Der Boden der Furchungshöhle wird von einer nicht in Zellen zerlegten Masse gebildet, in der, besonders gegen den Rand des abgefurchten Keimes hin sich Kerne finden, von einem sogenannten Syncytium. Eigentlich ist die ganze unzerlegte Dottermasse mit diesen Kernen als ein solches Syncytium zu betrachten, das den Zellen am ventralen Pole der Amphioxus- und Amphibienblastula entspricht. Daß es die Übermenge des Dotters ist, welche diese Form der Blastula bedingt, bestätigt ein hübsches Experiment von O. Hertwig. Ändert man bei einem Froschei, das sich normalerweise ganz furcht, holoblastisch ist, die Verteilung des Dotters durch Zentrifugieren in der Weise ab, daß der Dotter ganz oder nahezu ganz an den vegetativen Pol geschafft wird, so nimmt das Froschei den meroblastischen Typus der Furchung an und seine Blastula erinnert an die der Eier, welche normalerweise meroblastische Furchung aufweisen.



Blastulae der Reptilien und Vögel.

Fig. 24. Blastula eines Amphibiems, (*Rana fusca*). Blick auf den vegetativen Pol.

Wenden wir uns nun von der Selachierblastula zu der der Reptilien (Fig. 22) und Vögel, so scheinen bei diesen Blastulae zunächst durchaus gleiche Verhältnisse vorzuliegen wie bei der Blastula der Selachier, der weitere Verlauf der Entwicklung ist aber so abweichend, daß doch Vorsicht bei der Vergleichung geboten erscheint. Vor allem darf die Furchungshöhle des Amphioxus-, Amphibien- und Selachiereies nicht ohne weiteres der Höhle in der Reptilien- und Vogelblastula verglichen werden, denn während die Furchungshöhle des Amphioxus, der Amphibien und der Selachier — auf besondere Verhältnisse bei Amphibien komme ich noch zurück — zu einem Spalt zwischen Ektoderm und Entoderm wird, geht die Höhle im Ei der Sauropsiden — unter diesem Namen faßt man Reptilien und Vögel zusammen — in die definitive Darmhöhle über. Was wir hier eben kurz für Reptilien und Vögel, die Sauropsiden, ausführten, gilt noch in viel höherem Grade von der sogenannten Blastula der Säuger, und wenn nicht später bei allen Wirbeltieren ein Stadium vorläge, in welchem der beim Amphioxus geschilderte Chordatentypus mit fast schematischer Deutlichkeit hervorträte, würde man vielleicht den Versuch gar nicht wagen, die verschiedenen Entwicklungsreihen im einzelnen zu vergleichen. Bei der Blastula der Säuger wird es außerdem nötig sein, doch auch hier noch einmal ihre Vorstadien kurz zu besprechen und die abweichenden Typen im Säugerstamme selbst hervorzuheben.

Blastula der Säuger.

Verfolgen wir zunächst die Vorgänge, welche bei den Amphibien zur Bildung der Keimblätter führen. An der ausgebildeten Blastula des Frosches (Fig. 24) ist der animale Pol, der bei dem innerhalb seiner Hülle im Wasser befindlichen Ei nach aufwärts gekehrt ist, dunkel gefärbt, der vegetative weiß, unterhalb des Äquators gehen beide Färbungen allmählich ineinander über. Dieser Farbenunterschied wird durch ein körniges Pigment hervorgerufen, das sich in den oberflächlich gelegenen Zellen der animalen Halbkugel und bis über den Äquator hinüber vorfindet. Etwas unterhalb des Äquators sieht man kurze Zeit, nachdem die Blastula die Höhe ihrer Entwicklung erreicht hat,

Gastrulation bei Amphibien.

Verfolgen wir zunächst die Vorgänge, welche bei den Amphibien zur Bildung der Keimblätter führen. An der ausgebildeten Blastula des Frosches (Fig. 24) ist der animale Pol, der bei dem innerhalb seiner Hülle im Wasser befindlichen Ei nach aufwärts gekehrt ist, dunkel gefärbt, der vegetative weiß, unterhalb des Äquators gehen beide Färbungen allmählich ineinander über. Dieser Farbenunterschied wird durch ein körniges Pigment hervorgerufen, das sich in den oberflächlich gelegenen Zellen der animalen Halbkugel und bis über den Äquator hinüber vorfindet. Etwas unterhalb des Äquators sieht man kurze Zeit, nachdem die Blastula die Höhe ihrer Entwicklung erreicht hat,

eine Stelle, an der der dunkle und helle Farbenton sich scharf gegeneinander absetzen, und bei genauerem Zusehen erkennt man, wie hier ein feiner Spalt auftritt (Fig. 25). Dieser Spalt verlängert sich nach beiden Seiten und krümmt sich dabei nach der vegetativen Eihälfte hin (Fig. 26), bis schließlich ein vollkommener Kreis zustande kommt, der ein helles Feld umschließt (Fig. 24). Dieser Kreis wird allmählich kleiner und kleiner. Man bezeichnet ihn als Blastoporus, Urmund; daß er dem Blastoporus des Amphioxus nicht ganz ohne weiteres zu vergleichen ist, werden wir später sehen, wenn wir die kleinen Froschembryonen auf Schnitten untersuchen. An dem Urmund unterscheiden wir wie beim Amphioxus eine dorsale, eine ventrale und zwei seitliche Urmund- oder Blastoporuslippen. Das helle Feld, das im Bereiche des Urmunds zu sehen ist, nennt man den Dotterpfropf. Natürlich wird der Dotterpfropf ent-

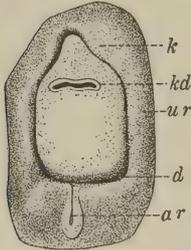


Fig. 25—29. Gastrulationsstadien von Amphibieneiern teilweise mit Zugrundelegung der Modelle von FRIEDRICH ZIEGLER. In den Figuren 25—27 sieht man direkt auf den Blastoporus; in Fig. 28 und 29, bei denen die Anlage der Medullarplatte und der Medullarwülste aufgetreten sind, etwas von rechts her auf das caudale Ende der Embryonen-

sprechend der Verkleinerung des Urmundes kleiner und kleiner. Vor der dorsalen Lippe bildet sich die Medullarplatte (Fig. 28), die sich rechts und links bald zu den Medullarwülsten erhebt (Fig. 29). Die beiden Medullarwülste gehen vorn ineinander über und grenzen so das vordere Ende der zwischen den Medullarwülsten gelegenen Medullarrinne ab. Caudalwärts läuft die Medullarrinne gegen die dorsale Lippe des Blastoporus hin aus. Gelegentlich kann man hier an der Stelle, wo sie die dorsale Urmundlippe trifft, eine kleine Kerbe finden. Man wird geneigt sein, in dieser Kerbe einen Hinweis darauf zu sehen, daß sich der Blastoporus in cranio-caudaler Richtung durch Concrescenz schließt, entsprechend wie es Hatschek und Hertwig für den Amphioxus annehmen. Schnittbilder lassen freilich nichts von einer Nahtbildung erkennen; doch weisen sowohl die Ergebnisse operativer Eingriffe an den Rändern des Blastoporus, wie vor allem gewisse Hemmungsbildungen darauf hin, daß das Material zur Bildung der rechten und linken Seite des Körpers, abgesehen vom eigentlichen, primären Kopfgebiet in den Rändern des Blastoporus zu suchen ist. Unterbleibt nämlich, wie das gelegentlich vorkommt, oder wie man es auch durch experimentelle Eingriffe erzielen kann, der Verschluss des Blastoporus und die Inkorporierung des Dotterpfropfes (Fig. 30) — O. Hertwig hat solche Bildungen beim Frosche *Spinae bifidae* genannt —, so liegen in den Rändern des Urmundes Medullar- und Chordaanlagen und weiter peripher die Ursegmente. Schnitte durch solche Hemmungsbildungen geben Fig. 31 A u. 31 B. In Fig. 31 A, die einen Schnitt durch den Embryo der Fig. 30 vorstellt, hat sich das Mesoderm noch nicht in Ursegmente und ventrales Mesoderm gegliedert;

Urmundschluß
bei Amphibien.

wir sehen jederseits von dem mächtigen Dotterpfropfe eine halbe Medullaranlage und unter dieser eine Chorda dorsalis, welche sich zwar abgerundet hat, aber nur einer halben Chorda entspricht. Fig. 31B zeigt einen Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium einer ganz ähnlichen Mißbildung. Hier haben die halben Medullaranlagen sich auch abgerundet und jede hat sich für sich geschlossen. Das Mesoderm ist hier bereits gegliedert, jederseits ist ein Ursegment getroffen. Normalerweise ist aber, wenn die Medullarwülste sich erheben, der Urmund schon ganz klein geworden und der Dotterpfropf im Inneren des Eies verschwunden. Die Medullarwülste wachsen einander entgegen und vereinigen sich über der Medullarrinne miteinander. Das geschieht zuerst in der Gegend



Vorderer
und hinterer
Neuroporus.

Fig. 30. Mißgebildeter Froschembryo mit hochgradiger Urmundspalte vom Rücken aus gesehen. *ar* Afterrinne, *d* Dottermasse, *k* Kopf, *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle, *ur* Urmundrand. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre.

Canalis
neurentericus.
After.

Herausbildung
der äußeren
Körperform
bei Amphibien.
Einfluß des
Dotters.

mittleren oder caudalen Hirnabschnittes. Machen wir in entsprechenden Stadien Querschnitte, so finden wir hier zuerst ein geschlossenes Medullarrohr (Fig. 32), während weiter vorn und weiter caudal sich noch eine Medullarrinne findet. Das Schema Fig. 32 mag eine Vorstellung davon geben. Die Stellen, an denen das Medullarrohr am längsten offen bleibt, liegen ganz am vorderen und am caudalen Ende des Embryo; wir nennen sie den vorderen und den hinteren Neuroporus, der caudale Neuroporus — das sei hier schon erwähnt — liegt nicht etwa am caudalen Ende der definitiven Rückenmarksanlage überhaupt; denn die caudalen Teile des Embryo werden durch einen Knospungsprozeß gebildet, der erst nach Verschluß des Medullarrohres einsetzt. Ganz eigenartig und wichtig ist das Verhalten der Medullarwülste und der Medullarplatte zum Blastoporus. Die caudalen Enden der Medullarwülste wachsen nämlich gegen die Seitenlippen des — wie schon hervorgehoben — ganz kleinen Blastoporus und (Fig. 28 u. 29) teilen diesen, indem sie schließlich miteinander verwachsen, in einen vorderen und in einen hinteren Abschnitt. Nur der vordere Abschnitt wird von den sich schließenden Medullarwülsten überwachsen und stellt, indem er nun das Medullarrohr mit dem Darm verbindet, einen Canalis neurentericus dar; der hintere Abschnitt wird zum After. Nicht immer bleibt während dieser Entwicklungsvorgänge der Canalis neurentericus durchgängig, und das gleiche gilt vom After. Man kann dann von einem neurenterischen Strang und wohl auch von einem Analstrang sprechen. Es ist das von untergeordneter Bedeutung. Das wichtige ist, daß bei den Amphibien, wenn nicht immer ein Canalis neurentericus, so doch, wo ein solcher fehlt, eine durchaus ihm vergleichbare Bildung vorkommt, und daß der After aus dem hintersten Bereiche des Urmundes hervorgeht, wenn sich auch das Lumen des Blastoporus nicht immer unmittelbar in das Lumen des Afters umbildet. Jedenfalls ist der After auf den Urmund, also mit auf das älteste Organ des Tierkörpers, zurückzuführen, während der definitive Mund eine sekundäre, vielleicht sogar tertiäre, verhältnismäßig neue Bildung ist.

Wenden wir uns jetzt der Herausbildung der äußeren Körperform bei Amphibien zu, so sehen die Embryonen zur Zeit des Medullarrohrschlusses

und schon vorher, je nach der Menge ihres Nahrungsdotters bei verschiedenen Amphibien recht verschiedenartig aus, selbst wenn ihre definitive Gestalt später eine recht ähnliche ist. Die Larve eines Frosches und die einer Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) mögen als Beispiel dienen (Fig. 33 A u. 33 B).

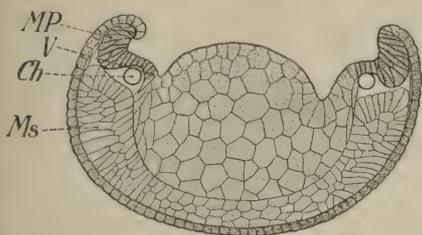


Fig. 31A. Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 30 abgebildeten Mißbildung. *Ch* Chorda dorsalis, *Ms* Mesoderm, *MP* Medullarplatte, *V* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach O. HERTWIG.

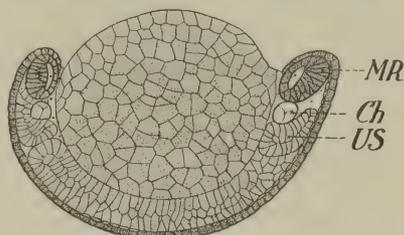


Fig. 31B. Querschnitt durch das vordere Drittel des Rumpfes, im Bereich der Urmundspalte, einer Mißbildung von *Rana fusca*. *Ch* Chorda dorsalis, *MR* Medullarrohr, *US* Ursegment. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach O. HERTWIG.

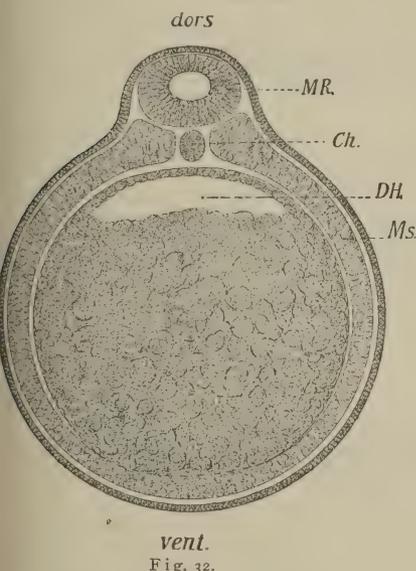


Fig. 32. Schematischer Querschnitt durch einen Amphibienembryo mit geschlossenem Medullarrohr. *dors* dorsal, *vent.* ventral, *Ch* Chorda dorsalis, *DH* Darmhöhle, *MR* Medullarrohr, *Ms* Mesoderm.

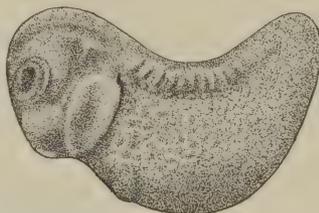


Fig. 33A.

Fig. 33A. Froschembryo mit Rückenkrümmung und Schwanzknospe von der linken Seite her gesehen. Man erkennt die Anlagen der Kiemenbogen. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KOPSCHE.

Fig. 32.

Fig. 33B. Embryo der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KEIBEL.

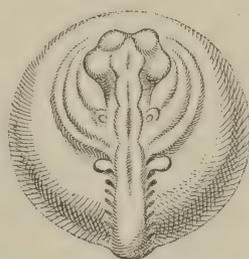


Fig. 33B.

Das Ei des Frosches erhält eine sehr viel geringere Dottermenge als das Ei der Geburtshelferkröte. So wird zwar auch beim Froschembryo die Bauchseite durch den Dotter kugelig vorgetrieben, aber die Menge des Dotters genügt nicht, um ihm über die Gestaltung des Embryo die volle Herrschaft zu gewähren. Die Profillinie des Rückens erscheint konkav. Anders bei *Alytes*: bei ihm ist der ganze Embryo entsprechend der viel mächtigeren Dotterkugel gekrümmt. Sehr viel auffälliger als zwischen den Eiern des Frosches und denen der Geburtshelferkröte ist der Unterschied an Dotterreichtum noch zwischen den Eiern verschiedener Urodelenarten — ich nenne als Beispiel dafür die Tritonen (Fig. 34A) und *Necturus* (Fig. 34B). Ganz besonders viel Dotter haben die Eier der blindschleichenartig gestalteten Gymnophionen. Hier macht sich der eigentliche Embryo sozusagen zeitweise vom Dotter selbständig; er scheint auf einer

Dotterkugel zu ruhen. So machen sich Verhältnisse geltend, wie wir sie später noch ausgeprägter bei den Selachiern und den Sauropsiden, d. h. den Repti-

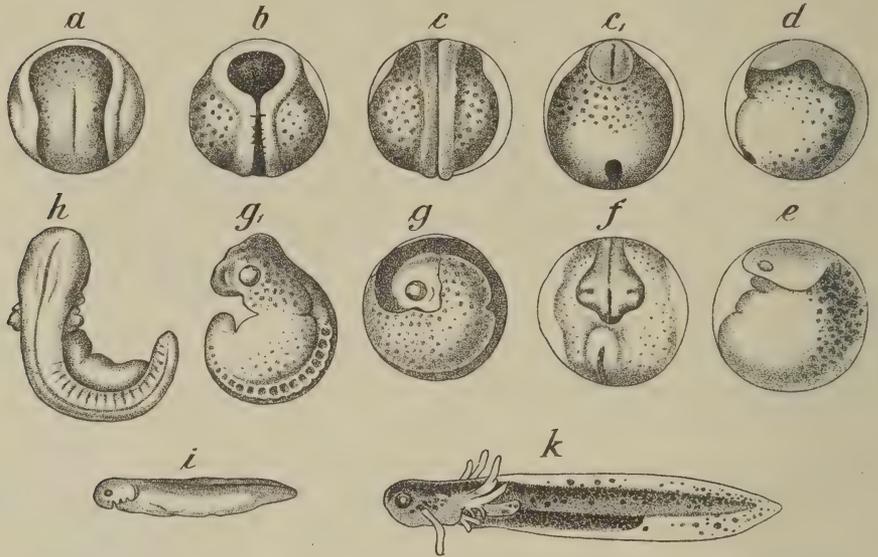


Fig. 34A. Entwicklungsstadien von *Triton alpestris*. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach VAN BAMBEKE.

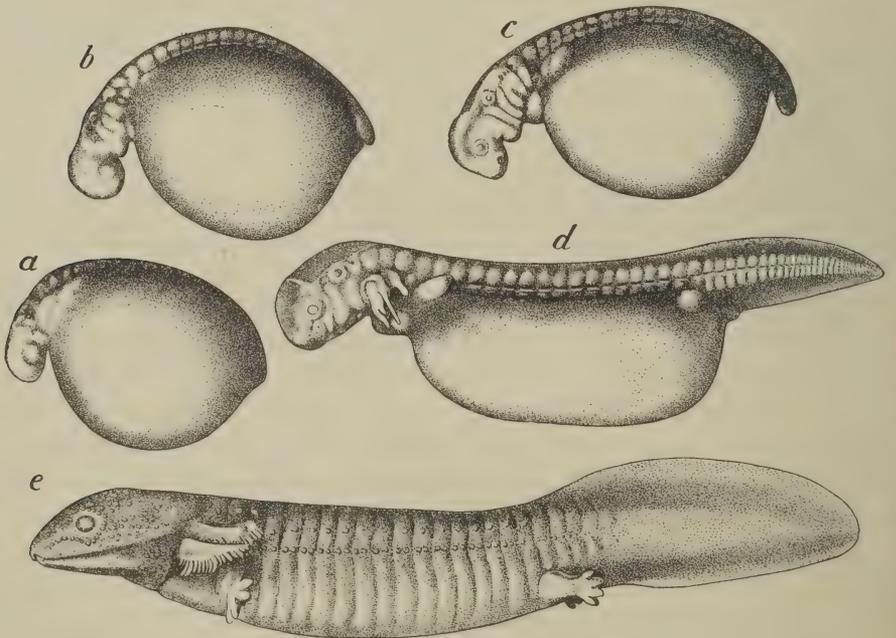


Fig. 34B. Embryonen und Larven von *Necturus maculatus* (*Menobranchus lateralis*). Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KEIBEL.

lien und den Vögeln, kennen lernen werden. Immer aber tritt bald ein wenig früher, bald ein wenig später das Kopfende und das Schwanzende deutlicher und deutlicher hervor, und mehr und mehr erscheint dann der Dotter als ein Anhängsel des mittleren Embryonalgebietes. Vor und unter der durch die

Kopfanlage hervorgerufenen Hervorragung legt sich die Mundbucht an. Sie ist begrenzt durch den Vorderkopf und durch die Anlagen der Unterkieferbogen, an denen sich bald mehr bald weniger deutlich auch die Anlagen der Oberkieferfortsätze entwickeln. Die Unterkieferbogen und die caudal von ihnen gelegenen Substanzwülste, die Kiemenbogen, sind bei dotterreicheren Eiern bereits zu erkennen, bevor das Kopfende sich als Ganzes deutlich abhebt (Fig. 33 B). Man nennt den ersten Kiemenbogen als Anlage des Unterkiefers den Unterkieferbogen oder Mandibularbogen, den zweiten Kiemenbogen wegen seiner Beziehung zum Zungenbein den Zungenbeinbogen oder Hyoidbogen, die caudal von ihm gelegenen die wahren Kiemenbogen. Beachtet man die Lageveränderungen der Kiemenbogen, so erkennt man, daß die Herausbildung eines freien Kopfendes nicht nur auf einem einfachen Vorwachsen des Vorderendes des Embryo beruht, sondern wesentlich auf einem Abfaltungsvorgange. Die Entwicklung eines besonderen Saug- und Haftapparates, bei manchen Amphibien sei nur erwähnt, weil er bei unseren gewöhnlichen Fröschen gut entwickelt und leicht zu beobachten ist. Er beeinflusst hier zeitweise das Bild des vorderen Körperendes nicht unwesentlich, um später, wenn er eine Zeitlang als larvales Organ gedient hat, spurlos zu verschwinden.

Auf den wahren Kiemenbogen erscheinen, nachdem sie deutlicher geworden sind, kleine Knöpfchen, die zu den Fäden der äußeren Kiemen auswachsen.

Diese zarten Gebilde werden beim Froschembryo später vom caudalen Rande des Hyoidbogens überwachsen und dadurch geschützt und zugleich der Betrachtung von außen her entzogen. Die Höhle, in welcher sie liegen, bleibt nur durch eine kleine Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung, um dem Wasser Abfluß zu gestatten, das der Atmung gedient hat. Inzwischen hat sich nämlich der Darm in der Tiefe der Mundbucht geöffnet und zwischen den Anlagen der Kiemenbogen sind Ausbuchtungen des Darms, die Kiementaschen, mit den Furchen zwischen den Kiemenbogen, den Kiemenfurchen, in Verbindung getreten. Nebenbei sei noch erwähnt, daß sich auch bei den Amphibien, solange die Körperdecken noch dünn sind, manche im Inneren gelegene Organanlagen auf der Oberfläche geltend machen können. So kann man nicht nur die Ursegmente, sondern auch die Vorniere und den Vornierengang bei der Betrachtung von außen erkennen.

Eine ausführlichere Würdigung soll dann noch die Rumpfschwanzknospe finden. Die Hervorragung, welche das caudale Ende des Embryo ausmacht, enthält, wenigstens in ihren dorsalen Bezirken, zunächst noch Gebiete, die später dem Rumpfe angehören. Während ventral die an ihrer Wurzel gelegene Analanlage schon frühzeitig eine Grenze gegen den Rumpf ergibt, bleibt die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz dorsal längere Zeit unsicher und kann nur mehr oder weniger willkürlich bestimmt werden. Daß der Schwanz-

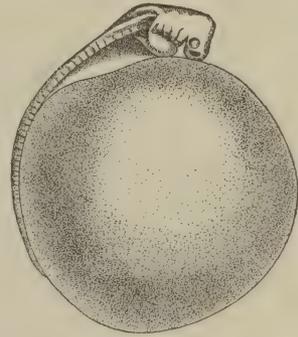


Fig. 34 C. Embryo von *Hypogeophis rostratus*, einer Blindwühle. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach BRAUER.

Mundbucht.

Kiemenbogen.

Saug- und Haftapparat.

Kiemen.

Rumpfschwanzknospe.

anlage nicht nur dorsale Elemente angehören, wie man wohl gemeint hat, ergibt sich daraus, daß den Amphibien, wie allen Wirbeltieren bis zum Menschen aufwärts, eine Darmanlage im Schwanzgebiet zukommt, der Schwanzdarm.

Schwanzdarm.

Metamorphose
der Amphibien.

Da wir hier im allgemeinen den Frosch, bei dessen Embryonen ja jeder viele der erwähnten Verhältnisse leicht nachprüfen kann, unserer Beschreibung zugrunde gelegt haben, muß auch noch seiner Metamorphose gedacht werden. Aus dem fischähnlichen Geschöpf mit dem langen Ruderschwanz, das der Volksmund als Kaulquappe bezeichnet, wird zu gegebener Zeit ein lungenatmendes, vierbeiniges Wesen, das auch seinen Schwanz sehr bald einbüßt und nun erst ein amphibisches Leben führt.

Haben wir so in großen Zügen die Körperausgestaltung eines Amphibiums

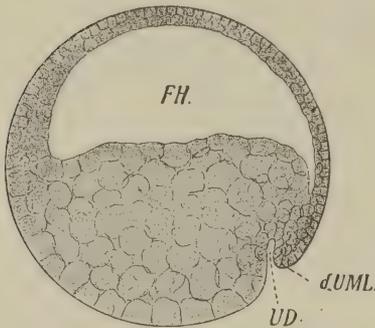


Fig. 35 A. Medianer Sagittalschnitt durch ein Froschei in frühem Gastrulastadium. *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *FH.* Furchungshöhle, *UD* Urdarm.

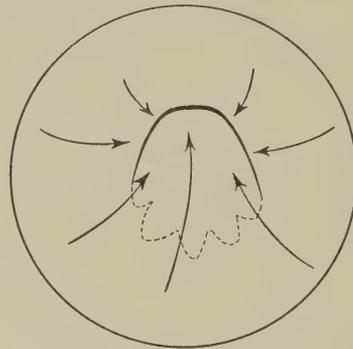


Fig. 35 B. Gastrula eines Axolotls, in der durch Pfeile die Richtungen der Zellbewegungen angedeutet sind. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach Kopsch.

verfolgt, so wollen wir jetzt unsere Kenntnisse vertiefen. Den äußeren Veränderungen

entsprechen natürlich während der ganzen Entwicklung und besonders auch bei der Metamorphose wichtige im Inneren des Körpers.

Wir wollen zu-

nächst denen bei der Metamorphose hier einige Worte widmen, uns dann aber zu den grundlegenden Vorgängen wenden, welche in den frühen Zeiten der Entwicklung stattfinden. Schon der Verlust des Schwanzes ist nicht etwa nur ein äußerer Vorgang. Der Schwanz wird nicht abgeworfen, er wird resorbiert und sein Material im Interesse des kleinen Tieres verwendet. Noch mehr tritt der innerliche Charakter hervor bei der Anpassung des Blutkreislaufes an die Lungenatmung und vor allem bei der Umgestaltung, ja man kann sagen, dem Umbau des Darmes.

Innere Vorgänge
bei der
Gastrulation.

Doch wenden wir uns jetzt zu den frühen Stadien zurück, in denen der Urmund, sozusagen das erste Organ des werdenden Tieres, sich bildet. Man hat die Vorgänge, welche in diesen frühen Entwicklungsstadien vor sich gehen, dadurch aufgedeckt, daß man die Eier und Embryonen in Reihen feiner Schnitte zerlegte, und aus diesen Schnitten nach verschiedenen Methoden das Verhalten der einzelnen Teile und des Ganzen wieder rekonstruierte. Auch hier werden schematische Abbildungen von Schnitten am besten Klarheit darüber geben, wie die Entwicklung verläuft.

Fig. 35 A stellt einen medianen Sagittalschnitt durch ein Ei dar, bei dem die Einstülpung des Urdarms eben begonnen hat. *d.UML.* ist die dorsale Urmundlippe; eine ventrale Urmundlippe ist noch nicht vorhanden. Man

kann zeigen, daß sich um die dorsale Urmundlippe Zellen in das Innere des Eies hineinschieben und dort verschwinden, und daß die dotterüberladenen Zellen der ventralen Eihemisphäre dem Urmundfelde zuströmen. Fig. 35B gibt ein Schema dieser Verhältnisse nach Kopsch, in dem die Richtung der Zellbewegungen durch Pfeile angedeutet ist. Vom Urdarm ist nur ein kleiner, dorsaler Teil gebildet (*UD*). Die Furchungshöhle (*FH*) ist durch die eingestülpten Zellen bis dahin noch kaum eingengt worden. Eine definitive Abgrenzung eines äußeren und eines inneren Keimblattes ist noch nirgends gegeben, weil selbst um die dorsale Urmundlippe herum ja ein Einwandern von Zellen in das Gebiet des Urdarms stattfindet. Immerhin wird man die bereits eingestülpten, den ersten Anfang des Urdarms begrenzenden Zellen schon als Entodermzellen betrachten dürfen und jedenfalls ebenso die im Inneren des Eies gelegenen dotterüberladenen Zellen. Beide Zellkategorien dürften im wesentlichen nur Epithelien des Darms und der Darmdrüsen entstehen lassen, wenn das auch für die Zellen, welche an die dorsale Urmundlippe grenzen, nicht ganz sicher ist. Ektodermzellen sind ihrer prospektiven Bedeutung nach die Oberflächenzellen in einiger Entfernung von der dorsalen Urmundlippe bis weit abwärts gegen die weiße Hemisphäre hin.

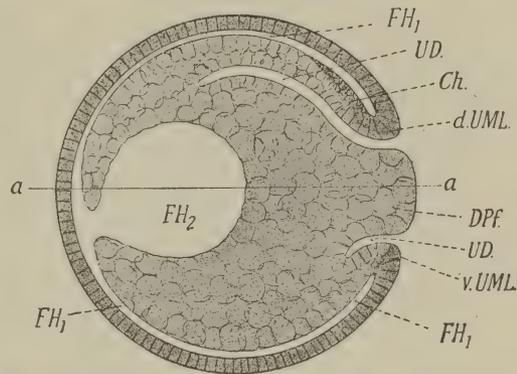


Fig. 36. Medianer Sagittalschnitt durch eine Froschgastrula, bei der sich auch die ventrale Urmundlippe gebildet hat. *Ch.* Chorda dorsalis, *DPf.* Dotterpfropf, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *FH₁* und *FH₂* Reste der Furchungshöhle, *UD.* Urdarm, *v.UML.* ventrale Urmundlippe, *a— a* deutet die Lage des in Fig. 37 wiedergegebenen Schnittes an. (Schema.)

Vergleichen wir mit dem eben betrachteten nun einen medianen Sagittalschnitt durch ein Stadium, in welchem sich der ganze Rand des Urmundes gebildet hat (Fig. 36). Wir sehen jetzt auch die ventrale Urmundlippe (*v. UML*). Während diese noch primitive Verhältnisse darbietet, sind an der dorsalen Urmundlippe Veränderungen eingetreten. Zunächst sei hervorgehoben, daß auch, nachdem keine Einstülpung von Zellen um sie herum mehr stattfindet, eine scharfe Grenze von Ektoderm und Entoderm an der dorsalen Urmundlippe nicht gegeben ist. Wir haben an ihr eine Indifferenzzone, von der aus Ektoderm und Entoderm und alsbald auch eine zwischen beiden gelegene Zellschicht entstehen. Diese mittlere Keimschicht wird gerade an der Stelle, an der ihre Anlage hier im Schnitte getroffen ist, zur Chorda dorsalis, die wir schon beim Amphioxus als primitives ungegliedertes Achsenskelett kennen gelernt haben. Rechts und links davon läßt sie das paarige Mesoderm entstehen. Die wichtigsten Beziehungen, welche die Chorda dorsalis alsbald zum Entoderm gewinnt, noch mehr aber ihre ja schon besprochene Entwicklung bei Amphioxus haben dazu geführt, daß man sie vielfach allgemein als einen Abkömmling des Entoderms auffaßt; unsere weiteren Betrachtungen werden zeigen, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen.

Chorda dorsalis.

Die Tiefe des Urdarms hat bedeutend zugenommen. Am tiefsten ist er im Bereich der dorsalen Urmundlippe; von dort nimmt er nach rechts und links allmählich an Tiefe ab und ist im Bereich der ventralen Urmundlippe ein seichter, enger Spalt. Ob die Ausdehnung der Urdarmhöhle allein der im Bereiche des Urmundes erfolgenden Einstülpung zuzuschreiben ist, oder ob auch Spaltungsvorgänge im Bereiche des Entoderms vorliegen, darüber sind die Meinungen noch geteilt und darüber werden bei verschiedenen Amphibien verschiedene Angaben gemacht. Fast scheint die Menge des Nahrungsdotters dabei eine Rolle zu spielen, und es scheinen bei größerer Dottermenge die Aufspaltungen ausgedehnter zu sein. Gleichzeitig mit der Tiefe des Urdarms nimmt,

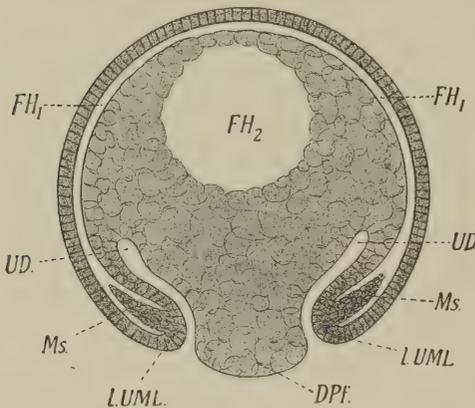


Fig. 37. Schnitt durch die lateralen Urmundlippen einer Froschgastrula (Schema). Die Lage des Schnittes ist in Fig. 36 als Linie $a-a$ eingetragen. DPF : Dotterpfropf, FH_1 und FH_2 Reste der Furchungshöhle, $LUML$: laterale Urmundlippe, Ms : Mesoderm, UD : Urdarm.

wenn wir die Urmundlippe von der Mitte aus nach rechts und links verfolgen, auch die Bildung des Mesoderms ab; im Gebiet der ventralen Urmundlippe ist noch kein Mesoderm vorhanden. Ein in anderer Richtung durch das Ei gelegter Schnitt wird uns das veranschaulichen (Fig. 37); doch wenden wir, bevor wir diesen betrachten, unsere Aufmerksamkeit noch der Furchungshöhle zu, wie sie in Fig. 36 dargestellt ist. Der Rest der Furchungshöhle besteht erstens aus einem feinen Spalt, der zwischen Ektoderm und Entoderm liegt (FH_1) und zweitens aus einem Abschnitt (FH_2), der mehr oder weniger tief zwischen die

dotterbeladenen Zellen des Entoderms eingesenkt ist. Dieser letztere Teil der Furchungshöhle (FH_2) kann, und das ist theoretisch interessant, entweder verschwinden oder aber die Entodermschicht, welche ihn von der Urdarmhöhle trennt, verdünnt sich mehr und mehr und reißt schließlich durch. In diesem Falle trägt ein Teil der Furchungshöhle zur Vergrößerung der Urdarmhöhle bei. Diese Vorgänge zeigen, daß der kurz zuvor erwähnten Streitfrage, ob die Urdarmhöhle allein durch Einstülpung entsteht, oder sich auch noch durch Spaltbildung im Bereich des Entoderms vergrößert, keine allzu-große theoretische Bedeutung zukommt. Es kommt beim Urdarm mehr darauf an, von welchen Zellen er gebildet wird, als darauf, wie diese sich zum Hohlraum gestalten. Besonders beim Wirbellosen läßt sich dieser Satz durch viele Beispiele belegen. Hier entsteht das Entoderm, und zwar bei im System nahestehenden Tieren bald durch Invagination, bald durch Immigration oder durch Delamination.

Betrachten wir jetzt Fig. 37. Diese stellt einen Schnitt durch das gleiche Amphibienei dar, nur senkrecht zu der Schnittebene der Fig. 36, derart, daß er durch die beiden lateralen Blastoporuslippen geht und im allgemeinen das Ei in eine dorsale und ventrale Hälfte teilt. Wir sehen da die

quergeschnittenen beiden lateralen Urmundlippen (*l. UML*) mit ihren Indifferenzonen, zwischen Ektoderm und Entoderm, von denen die mittlere Keimschicht, das Mesoderm (*Ms.*), seinen Ursprung nimmt. Rechts wie links zu beiden Seiten des Dotterpfropfes (*DPf.*) gelangt man in den Urdarm (*UD*), der hier weniger tief als im Bereiche der dorsalen Urmundlippe, aber tiefer als in dem der ventralen Urmundlippe ist. Die Furchungshöhle ist zweimal getroffen; beide Teile stehen, wie der mediane Sagittalschnitt zeigt, noch miteinander in Zusammenhang; der spaltförmige Teil ist mit *FH*₁ bezeichnet, der andere *FH*₂ erscheint bei dieser

Schnittrichtung rings von dotterbeladenen Entodermzellen umgeben. Betrachten wir nun ein älteres Stadium, und zwar ein solches, bei dem sich der Urmund bereits stark verkleinert hat und die Anlagen der Medullarwülste deutlich geworden sind, und denken uns durch einen solchen Embryo (Fig. 38A) einen Schnitt senkrecht zu seiner Längsachse entsprechend der Linie *a—a* gelegt. Die Ebene dieses Schnittes würde auch senkrecht zu den Ebenen der in den Fig. 36 und 37 dargestellten

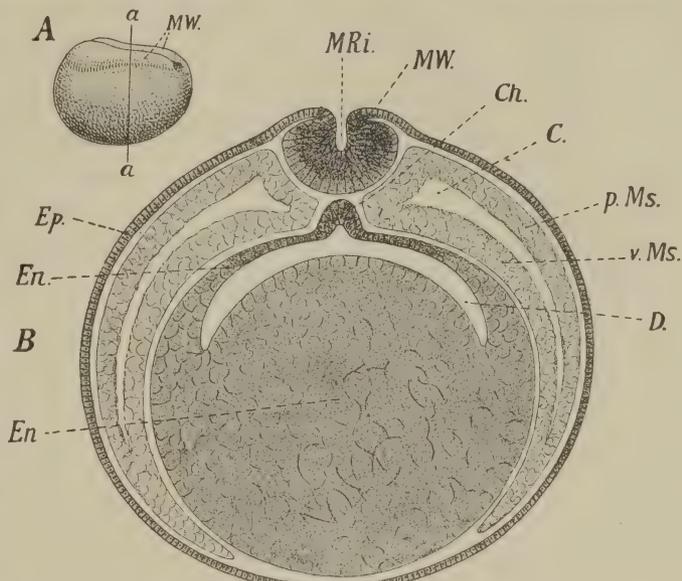


Fig. 38 A und B. Schemata. A Amphibienembryo, in den die Schnittrichtung und -stelle von Fig. 38 B als Linie *a—a* eingetragen ist. MW Medullarwülste. B Schnitt durch den Amphibienembryo 38 A entsprechend der Linie *a—a*. C. Coelom, Ch. Chorda dorsalis, D. Darm, En. Entoderm, Ep. Epidermis, MRI. Medullarrinne, MW. Medullarwulst, p.Ms. parietaler Mesoblast, v.Ms. visceraler Mesoblast.

Schnitten liegen. Das äußere Keimblatt (*Ekt.*) sehen wir hier in die Anlage der primären Epidermis und in die Anlage der Medullarplatte gegliedert. In der Mitte der Medullarplatte liegt die Medullarrinne (*MRI.*), die rechts und links von den Medullarwülsten (*MW*) begrenzt wird. In der Medullarplatte ist die Anlage des gesamten Nervensystems enthalten, sowohl die des Rückenmarkes und des Gehirns als die des Sympathicus und der peripheren Nerven, und zwar nicht nur die Anlage der Nervenzellen und der von ihnen ausgehenden Fortsätze und Fasern, sondern auch die des eigentümlichen Stützgewebes des zentralen Nervensystems, der Neuroglia, und der Schwannschen Scheiden der Nervenfasern. Entfernt man in diesem, oder in einem etwas älteren Stadium die Medullarplatte, oder das aus ihr entstehende Medullarrohr, so kann sich der Embryo unter gewissen Bedingungen doch weiter entwickeln, es entsteht dann aber eine nervenlose Bildung. Unter der Mitte der Medullarplatte liegt die Anlage der Chorda dorsalis (*Ch.*). Die Chordaanlage ist jetzt in das Entoderm (*En.*), welches die Decke des Darms (*D*)

Die Medullarplatte.

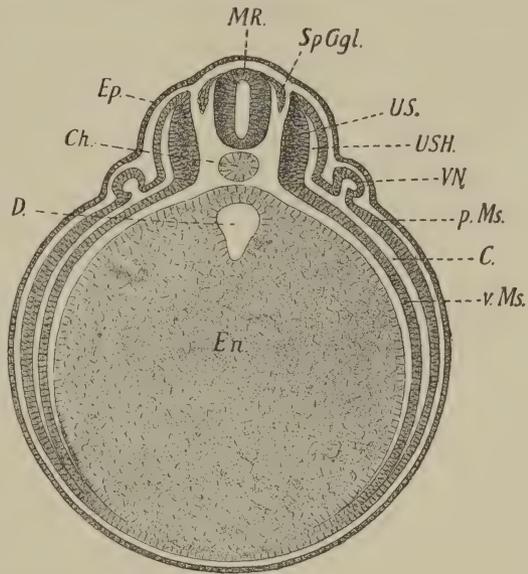
Die Chorda dorsalis.

Urdarm aus entsteht, gastrales Mesoderm, das vom Urmund aus entstehende peristomales Mesoderm, so haben also die Amphibien wenig oder kein gastrales und viel peristomales Mesoderm. Der Amphioxus hat nur gastrales, kein peristomales Mesoderm. Ich komme auf diese Verhältnisse später zurück und betone hier zunächst nur noch, daß gastrales und peristomales Mesoderm unmittelbar ineinander übergehen und weiter, daß bei solchen Amphibien, bei denen richtiges gastrales Mesoderm vorkommt, die das Dach der Urdarmhöhle bildenden Zellen nicht alle eigentliche Entodermzellen sind, sondern daß auch Mesodermbildungszellen mit invaginiert wurden. Erst nachdem diese ausgeschieden sind, um das gastrale Mesoderm zu bilden, sind die übrigbleibenden Zellen das Bildungsmaterial für das Epithel des Darms und der Darmdrüsen.

Ein in entsprechender Richtung wie Fig. 38 angelegter Schnitt durch einen älteren Embryo (Fig. 40) zeigt uns dann die Gliederung des Coeloms und die Bildung der Ursegmente. Gleichzeitig ist der Verschluss der Medullarrinne zum Medullarrohr zu verzeichnen. Die Chorda ist vom Darm abgegliedert. Ich brauche nur auf die Fig. 13 und 14 zu verweisen, um zu zeigen, wie sehr diese Vorgänge bei Amphibien den entsprechenden bei Amphioxus vergleichbar sind. Als eine Besonderheit der Amphibienentwicklung sei hervorgehoben, daß das viscerele

Blatt des Mesoderms sich im ventralen Bereich sehr innig an das Entoderm anlegt, ja daß die Zellen beider sich gegenseitig zu durchwachsen scheinen. So ist eine Abgrenzung zwischen Mesoderm und Entoderm in diesem Gebiet zeitweilig unmöglich. Da nun gerade hier das Blut und die ersten Gefäße auftreten, ist es außerordentlich schwierig anzugeben, ob bei Amphibien der Ursprung des Blutes und der Gefäße auf das Mesoderm oder auf das Entoderm zurückzuführen ist, wie überhaupt die Entwicklung des Blutes ein überaus schwieriges und vielfach noch strittiges Gebiet bildet.

Zur weiteren Erläuterung der besprochenen Entwicklungsvorgänge sollen dann noch drei mediane Sagittalschnitte dienen. Fig. 41 gibt den medianen Sagittalschnitt durch einen Embryo, bei dem sich das Medullarrohr erst im cranialen Bezirke geschlossen hat. Die dorsale und die ventrale Blastoporus-



Gliederung des Coeloms. Bildung der Ursegmente.

Fig. 40. Querschnitt durch die Ursegmentregion eines Amphioxus-Embryo mit geschlossenem Medullarrohr (Schema). C. definitives Coelom, steht noch durch einen Spalt mit der Ursegmenthöhle in Verbindung. Ch. Chorda dorsalis, D. Darm, En. Entoderm, Ep. primäre Epidermis, MR. Medullarrohr, SpGgl. Spinalganglion, enthält auch die Anlage von sympathischen und sogenannten chromaffinen Zellen, sowie die Zellen für die Scheiden der Nervenfasern, welche man als Schwannsche Scheiden bezeichnet, p.Ms. parietales Blatt des Mesoderm, US. Ursegment, inneres Blatt, USH. Ursegmenthöhle, v.Ms. viscerales Blatt des Mesoderm, VN. Anlage der Vorniere bzw. des Vornierenganges.

Entwicklung des Blutes.

lippe (*d. UML* und *v. UML*) sind einander stark genähert, der Dotterpfropf (*DPf.*) ist ganz klein geworden und im Begriff sich in das Innere zurückzuziehen.

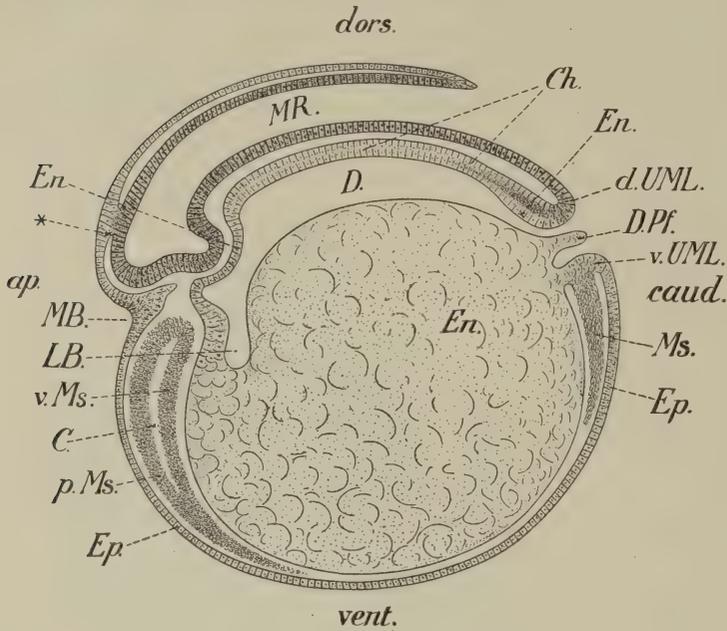


Fig. 41. Medianer Sagittalschnitt durch einen Amphibienembryo mit vorwärts geschlossener, hinten (caud.) noch offener Medullarrohr. Die Stelle, an der sich der vordere Neuroporus geschlossen hat, ist durch einen * gekennzeichnet. *ap.* apical, *caud.* caudal, *dors.* dorsal, *vent.* ventral, *C.* Coelom, *Ch.* Chorda dorsalis, *D.* Darm, *DPf.* Dotterpfropf, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *En.* Entoderm, *Ep.* Epidermis, *LB.* Leberbucht, *MB.* Mundbucht, *MR.* Medullarrohr, *Ms.* Mesoderm, *p.Ms.* parietales Mesoderm, *v.Ms.* viscerales Mesoderm, *v.UML.* ventrale Urmundlippe.

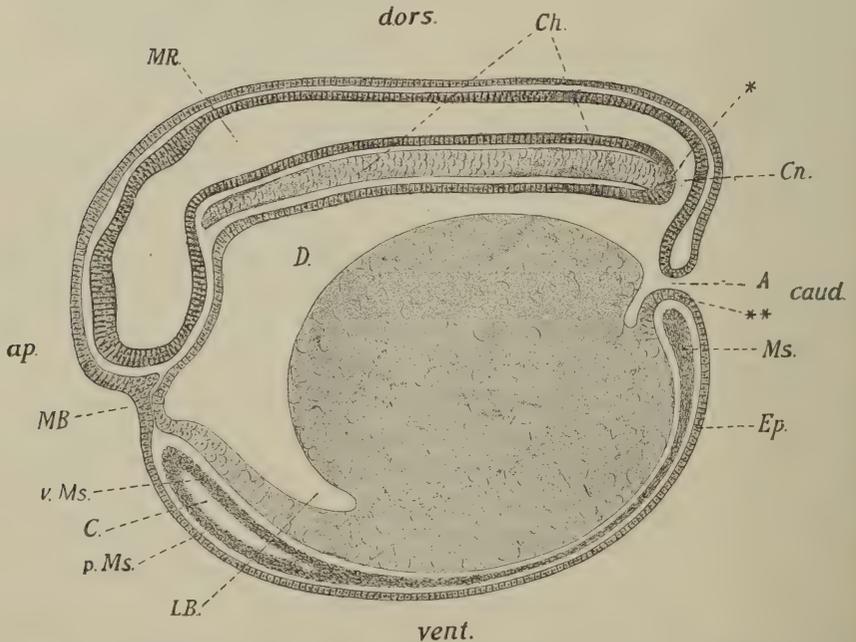


Fig. 42. Medianer Sagittalschnitt durch einen Amphibienembryo mit geschlossenem Medullarrohr. Die Stelle, welche der dorsalen Urmundlippe entspricht, ist durch einen *, die welche der ventralen Urmundlippe entspricht, durch ** gekennzeichnet. *A.* After, *Cn.* Canalis neurentericus. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 41.

Die Indifferenzonen an der dorsalen und ventralen Urmundlippe lassen Mesoderm aus sich hervorgehen, das sich an der dorsalen Urmundlippe alsbald zur

Anlage der Chorda dorsalis (*Ch.*) formiert und sich als solche weiter cranial in das Entoderm (*En.*) einschaltet. Cranial stößt das Entoderm des Darms im Grunde der noch flachen Mundbucht (*MB*) an einer umschriebenen Stelle an das Ektoderm. Es ist dies die Stelle, an der sich später der Darm mit der Mundbucht in Verbindung setzt. Die zurzeit hier vorhandene nur aus Ektoderm und Entoderm bestehende Verschlussmembran nennt man die primäre Rachenhaut. Ventral sieht man am vorderen Ende des Darms eine Bucht, die zur Leberentwicklung in Beziehung steht und daher als Leberbucht bezeichnet wird (*LB*). An der Bauchseite der Larve findet sich noch nicht durchgehend Mesoderm zwischen dem Entoderm und der primitiven Epidermis.

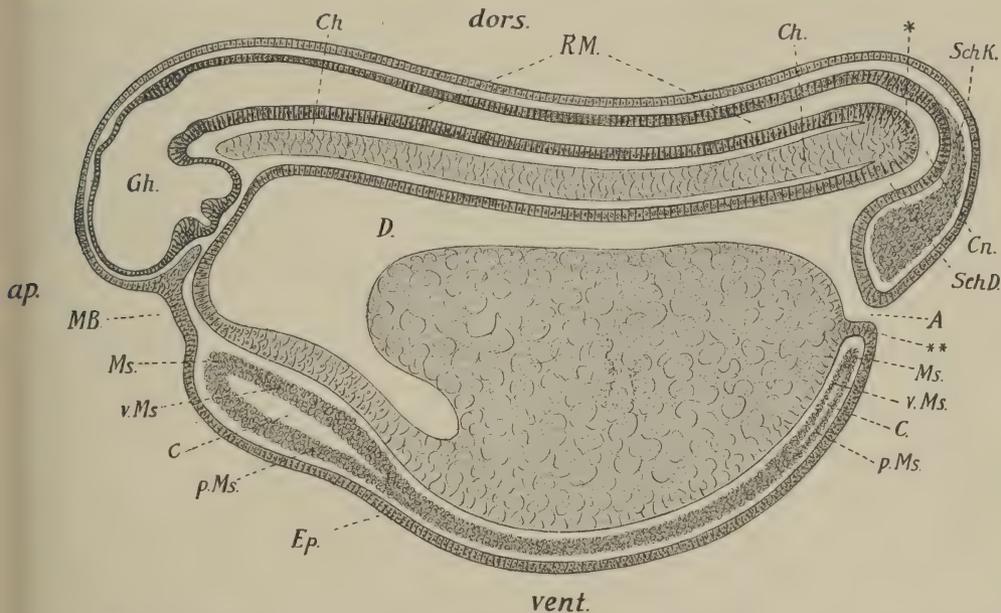


Fig. 43. Medianer Sagittalschnitt durch einen Amphibienembryo, dessen Medullarrohr sich in die Gehirn- und Rückenmarksanlage gegliedert hat. Die Schwanzknospe und ein Schwanzdarm sind im Entstehen. *Gh.* Gehirnanslage, *RM.* Rückenmarksanlage, *SchD.* Schwanzdarm, *SchK.* Rumpf-Schwanzknospe. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 41 bzw. 42.

In der Larve, deren medianen Sagittalschnitt die Fig. 42 darstellt, ist das Medullarrohr geschlossen. Wie wir schon besprochen haben, wurde durch die von rechts und links aufeinander zuwachsenden caudalen Enden der Medullarwülste der schließlich nur noch kleine Blastoporus in ein vorderes und in ein hinteres Stück aufgeteilt. Das vordere wird, wenn die Medullarwülste sich zum Medullarrohr schließen, mit überwachsen und stellt den Canalis neurentericus (*C. n.*) dar, d. h. einen Kanal, der das Medullarrohr mit der Darmhöhle verbindet, das hintere wird zum Anus (*A*). Im übrigen sind gegenüber der Fig. 41 keine wesentlichen Änderungen eingetreten. Dagegen zeigt nun Fig. 43 schon auf den ersten Blick nicht unwesentliche Fortschritte. Die Kopfgegend tritt deutlich hervor, und die Rumpfschwanzknospe (*SchK*) hat sich auszubilden begonnen. Der Gehirnabschnitt des Metullarrohres (*Gh.*) zeichnet sich durch seine stärkere Entwicklung und Differenzierung sowie durch sein größeres Lumen

bereits von dem Rückenmarksabschnitt (*RM*) aus. Der vordere Abschnitt des Gehirns grenzt sich durch eine Krümmung, die man als die Scheitelbeuge bezeichnet, von dem hinteren ab. Der *Canalis neurentericus* (*C. n.*) liegt immer am caudalen Ende des Medullarrohres, bis er schließlich obliteriert; er kann auch von Anfang an nur durch einen Zellstrang, den neurenterischen Strang, vertreten sein; so kommt beim Taufrosch (*Rana fusca*) ein neurenterischer Strang, bei der Unke (*Bombinator igneus*) ein *Canalis neurentericus* vor. Mit dem Auswachsen der Schwanzknospe entwickelt sich auch der Schwanzdarm (*SchD*), er reicht von der Einmündungsstelle des *Canalis neurentericus* in der Nähe der Schwanzspitze bis zum After (*A*); auch er kann durch einen lumenlosen Strang von Zellen vertreten sein. Wichtig ist, daß im Bereich des *Canalis neurentericus* bzw. des neurenterischen Stranges dort, wo die *Chorda* (*Ch.*) wurzelt, in der Schwanzknospe für längere Zeit ein Gebiet bestehen bleibt, auf dem die Zellen der drei Keimblätter in Verbindung bleiben, und das wir als eine Indifferenzzone bezeichnen können; das soll heißen als eine Zone, in der Zellen liegen, welche noch indifferent sind, also weder den Charakter von Ektoderm-, noch von Mesoderm- oder Entodermzellen angenommen haben. Entsprechende Verhältnisse finden wir an entsprechender Stelle bei allen Wirbeltieren bis zum Menschen einschließlich. Sie haben theoretische Bedeutung, indem sie auch für die Wirbeltiere auf einen Gegensatz zwischen dem vorderen Teil des Tieres, der durch primitive Entwicklungsvorgänge zustande kommt, und dem weiter caudal gelegenen hinweisen, der einem Sprossungsvorgang sein Dasein verdankt. Vergleiche mit den Würmern z. B., die natürlich zunächst nur als Analogien aufzufassen sind, liegen da auf der Hand. Außer der theoretischen Bedeutung kommt dieser Indifferenzzone in der Schwanzknospe aber auch eine mehr praktische zu. Sie erklärt die Tumoren im caudalen Ende der Wirbeltiere, welche durch das Vorkommen von Elementen aller drei Keimblätter den Charakter von Teratomen tragen.

Vergleich mit
der Entwicklung
des Amphioxus.

Vergegenwärtigen wir uns nun das, was wir von der Entwicklung der Amphibien erfahren haben, und vergleichen es mit der Entwicklung des Amphioxus, so ergibt sich, daß die Anfangsstadien und die Endstadien der Entwicklung, so weit wir sie in Betracht gezogen haben, ihre Unterschiede wesentlich dem Reichtum an Dotterbestandteilen verdanken und mit Berücksichtigung dieses Umstandes leicht aufeinander bezogen werden können. In den mittleren Stadien liegen die Verhältnisse nicht so klar. Es sind da vor allem die Unterschiede in der Entwicklung der *Chorda*, des *Coeloms* und des *Mesoderms* hervorzuheben. So der, daß dem Amphioxus nur gastrales Mesoderm zukommt, den Amphibien wesentlich peristomales. Auch diese Unterschiede beruhen aber, wie wir später noch ausführlicher sehen werden, im wesentlichen auf dem relativen Dotterreichtum der Amphibieneier. Der Dotter erschwert und verlangsamt den Vorgang der Invagination, und so tritt die Mesodermbildung bei den Amphibien bereits ein, bevor die Invagination vollendet ist.

Einfluß des
Dotters.

Selachier.

Verlassen wir jetzt die Amphibien und wenden uns zu den Selachiern, so kommen wir bei ihnen zu Tieren, deren Eier an Dotterreichtum selbst die

dotterreichsten Amphibieneier weit übertreffen. Die Eier sind vielfach nicht rund, sondern wurstförmig. Ein solches Ei von *Scyllium canicula* zeigt Fig. 44 nach einem Photogramm. Der Keim, der hier als eine kleine Scheibe auf dem mächtigen Dotter liegt, ist bereits über die ersten Entwicklungsstadien hinweg. Jedenfalls sind nicht nur eine obere und eine untere Keimschicht gebildet, sondern auch schon eine mittlere, Mesoderm, ist in Bildung begriffen. An dem rechten Rande des Keimes ist die Medullarplatte mit der Medullarrinne zu erkennen. Bei den Schematen, welche ich hier für die Entwicklung der Selachier geben werde, will ich von der besonderen Form der Eier, als theoretisch ganz nebensächlich, absehen und kugelig gestaltete voraussetzen. Auch werde ich vielfach nicht das ganze Ei, sondern nur seinen animalen Pol mit dem Keim und seiner

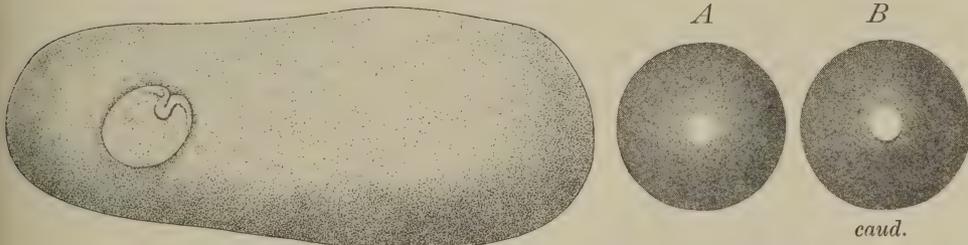


Fig. 44. Photographie des Eies eines Selachiers (*Scyllium canicula*).
Aus O. HERTWIGS Entwicklungsgeschichte. Nach O. HERTWIG.

Fig. 45 A u. B. Schemata von Selachiereiern.
A Ein Selachierei am Ende der Furchung.
Ansicht vom animalen Pol. B Ein Selachierei am Beginn der Gastrulation in gleicher Ansicht. Der Dotter ist im Vergleich zum Keime lange nicht groß genug dargestellt.

Die Gastrulation
bei Selachiern.

Einfluß des
Dotters.

nächsten Umgebung zur Darstellung bringen. Fig. 21 soll die Blastula eines Knorpelfisches im Durchschnitt zeigen. Der eigentliche Keim ist hier gegen den Dotter noch nicht scharf abgegrenzt. Fig. 45A würde ein solches Verhalten in der Aufsicht des unzerlegten Eies darstellen. Nach einiger Zeit beginnt sich nun an einer Stelle des Randes der Keim gegen den Dotter schärfer abzugrenzen (Fig. 45B) und, wenn wir an geeigneten Schnitten untersuchen, so erkennen wir (Fig. 50A und B), daß diese scharfe Abgrenzung durch einen Einstülpungsvorgang hervorgerufen wird, wie die Abgrenzung der dorsalen Blastoporuslippe beim Ei der Amphibien. Und wie beim Ei der Amphibien schreitet nun auch hier die scharfe Abgrenzung des Keimes von der ersten Stelle ihres Auftretens nach rechts und links vor; dabei werden freilich die Einstülpungsvorgänge, je weiter wir uns von der Stelle ihres ersten Auftretens entfernen, immer undeutlicher. Aber auch beim Amphibienei nahm ja die Mächtigkeit der Einstülpung von der dorsalen Blastoporuslippe hin nach rechts und links mehr und mehr ab. Wir können nicht im Zweifel darüber sein, wir haben es auch hier mit einem Gastrulationsprozesse zu tun. Die Unterschiede sind, wie auf der Hand liegt, durch die Dottermenge bedingt. Während bei vielen Amphibien, beim Frosch z. B., die erste Stelle der Einstülpung, also die dorsale Blastoporuslippe, wenn wir den animalen Pol des Eies als oberen, den vegetativen als unteren Pol betrachten, unterhalb des Äquators liegt und der Dotterpfropf auch zur Zeit seiner mächtigsten Entwicklung nur einen Bruchteil der Eioberfläche einnimmt, ist hier

der größte Teil des Eies dem Dotterpfropf zu vergleichen; der Urmund grenzt nur einen kleinen in der Nähe des animalen Poles gelegenen Teil der Eioberfläche als Keim von dem mächtigen Dotter ab. Trotzdem können wir die einzelnen Teile der Urmundlippen genau denen beim Amphibium homologisieren. Die Stelle des ersten Entstehens der Einstülpung ist der dorsalen Urmundlippe

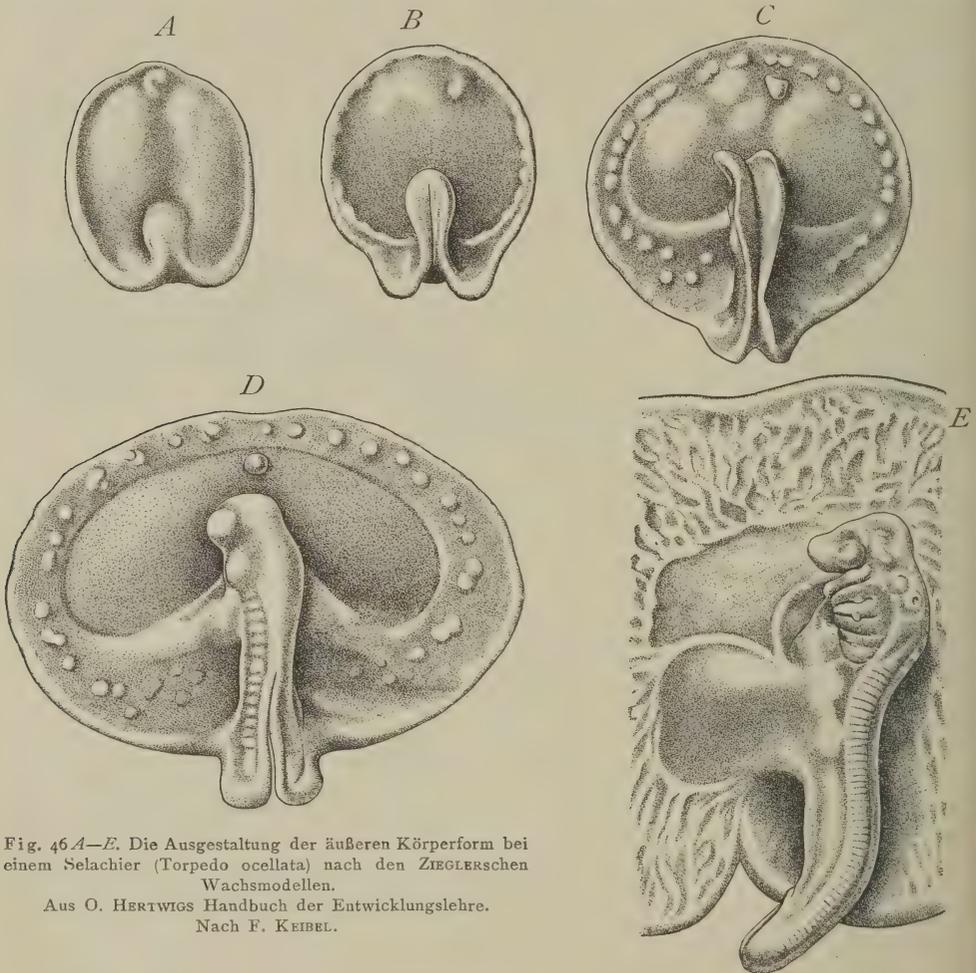


Fig. 46 A—E. Die Ausgestaltung der äußeren Körperform bei einem Selachier (*Torpedo ocellata*) nach den ZIEGLERSCHEN Wachsmodellen.
Aus O. HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre.
Nach F. KEIBEL.

Ausbildung der
Körperform.

zu vergleichen und kann als solche bezeichnet werden; rechts und links haben wir die lateralen Urmundlippen, vorn die ventrale. Über das Auftreten und die äußere Ausgestaltung des Embryo geben die schönen Ziegler'schen Modelle, welche ich hier als Fig. 46 A—E wiedergebe, Auskunft. Am Rande der Keimscheibe, dort wo die dorsale Blastoporuslippe liegt, bildet sich zunächst eine kleine Verdickung, dann eine kleine Platte, an deren hinterem Ende allmählich eine Kerbe deutlicher und deutlicher wird. Auf der verdickten Platte selbst ist eine Rinne entstanden, deren hinteres Ende die eben beschriebene Kerbe ist. Nach vorn reicht die Rinne nicht bis an den Rand der Platte, hier verbinden sich die Wülste, welche sich rechts und links auf der Platte erheben. Die Platte ist,

wie die weitere Entwicklung zeigt, die Medullarplatte, die Rinne auf ihr die Medullarrinne, die die Rinne seitlich begrenzenden Wülste sind die Medullarwülste. Die Kerbe an der Stelle der dorsalen Blastoporuslippe kann man als *Incisura neurenterica* bezeichnen, weil sie von der Medullarrinne in den Urdarm und später in den Darm führt. Zu ihren beiden Seiten wachsen die Medullarwülste und die angrenzenden Teile des Keimscheibenrandes als Schwanzlappen stark vor. Die Annahme, daß die Embryonalanlage in zwei Hälften am Keimscheibenrande enthalten sei, nach der Mitte zusammengeschoben würde und nun die Anlage des Embryonalkörpers durch Concrescenz stattfände, wofür der Augenschein bei Selachiern, wie bei Teleostiern sprach, hat sich bei ge-

Incisura neurenterica.
Schwanzlappen.

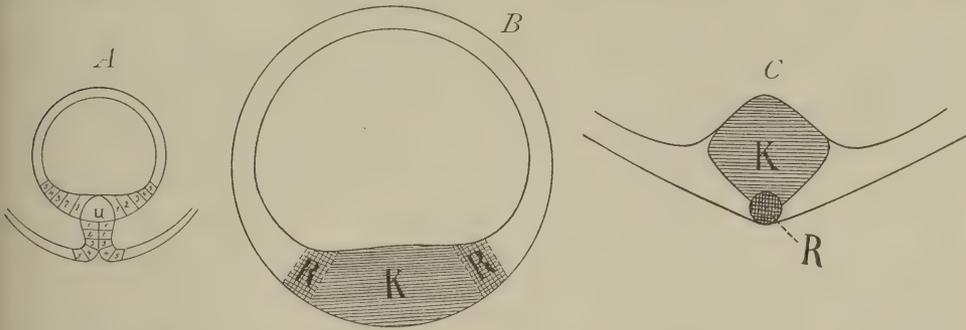


Fig. 47 A—C. Schemata zur Concrescenztheorie bei Fischen. A Schema der HISS'schen Concrescenztheorie. *u* vorderstes Kopfeude, 1, 2, 3, 4 usw. symmetrische Teile des Randringes, welche sich bei der Bildung des Embryo in der Mittellinie zusammenlegen sollen. B Forellenkeim 24 Stunden nach Beginn der Gastrulation. Der embryobildende Bezirk ist durch Strichelung bezeichnet. C Forellenkeim im Stadium der rautenförmigen Embryonalanlage. Die in den Figuren 47 B und C sich entsprechenden Bezirke sind durch gleichartige Strichelung gekennzeichnet. K Kopfteil des embryobildenden Bezirks, R sogen. Knopf. Aus O. HERTWIG'S Handbuch der Entwicklungslehre. Nach Kopsch.

nauerer, auf Experimente begründeter Untersuchung nicht in der Ausdehnung bestätigt, wie man anfänglich annahm.

Die eben angedeutete Meinung hat vor allem His vertreten und als Concrescenztheorie bezeichnet. Das Schema der Fig. 47 A läßt auf einen Blick erkennen, was unter dieser Theorie zu verstehen ist. *U* stellt das vorderste Kopfeude des Embryo dar, 1, 2, 3, 4 usw. sind symmetrische Teile des Keimscheibenrandes, wie sie sich bei der Bildung des Embryo aneinander legen sollen. In so schematischer Weise findet nun eine Concrescenz sicher nicht statt, immerhin zeigen aber auch Experimente, daß Bildungsmaterial von den Seiten her in den Embryo hineingeschoben wird, doch trägt nur ein verhältnismäßig kleiner Teil des Keimscheibenrandes zur Embryonalbildung bei, ein viel kleinerer als His ursprünglich angenommen hatte. Für das Ei eines Knochenfisches, der Forelle, hat Kopsch das genauer feststellen können, und die beiden hier mitgeteilten Figuren (Fig. 47 B u. C) geben seine Resultate anschaulich wieder. Fig. 47 B stellt eine Forellenkeimscheibe 24 Stunden nach dem ersten Beginn der Bildung der dorsalen Blastoporuslippe schematisch dar. Der Randbezirk des Keimes, soweit er zur Bildung des Embryo beiträgt, ist durch Strichelung kenntlich gemacht. Schon kurze Zeit später hat die Zusammenschiebung dieses Randbezirkes zu der rautenförmigen Embryonalanlage

Concrescenz bei
Selachiern und
Teleostiern.

stattgefunden. Die in den Fig. 47 B und 47 C entsprechenden Bezirke sind durch gleichartige Strichelung gekennzeichnet. *K* stellt den Kopfteil des embryobildenden Bezirkes dar, er überwiegt bei weitem den Bezirk *R*, den „Knopf“, aus dem der ganze übrige Embryo hervorgeht.

Doch kehren wir jetzt zu den Selachierkeimen zurück, so sehen wir, daß während der bei ihnen geschilderten Vorgänge sich die ganze Embryonalanlage, deren mächtigster Teil die Anlage des Nervensystems bildet, stärker über die Keimscheibe erhoben und durch Furchen, die sogenannten Grenzrinnen, abgegrenzt hat. Der Verschluß der Medullarrinne zum Rohre beginnt wie bei Amphibien im Gebiet der Hirnanlage und schreitet wieder rostralwärts, d. h. nach dem vorderen Körperende hin, und caudalwärts fort, so bilden die letzten Verbindungen des Medullarrohres mit der Außenwelt einen vorderen und einen hinteren Neuroporus. Wenn sich die Medullarwülste im Bereiche der Schwanzlappen aneinander legen und miteinander verwachsen, schließen sie dadurch die *Incisura neurenterica* zum *Canalis neurentericus*. Zugleich kommt damit eine Rumpfschwanzknospe zustande. *Canalis neurentericus* und Schwanzdarm verhalten sich dabei ganz entsprechend wie bei Amphibien. Sind auch die ventralen Seiten der Schwanzlappen miteinander verwachsen, so greift die Nahtbildung weiter auf den Rand der Keimscheibe, also auf den Blastoporusrand, über. Daran, daß hier, wie im Gebiet der Rumpfschwanzlappen eine richtige *Concrescenz* vorliegt, kann keinerlei Zweifel sein. Der übrige Rand des Blastoporus, der Rand der Keimscheibe also, schiebt sich währenddessen verhältnismäßig schnell über den Dotter hinweg. Er verliert dabei, was besonders hervorgehoben sei, die Charakteristika des Urmundrandes. Bald ist weder von einer Einstülpung des Entoderms noch von einer Übergangs- oder Indifferenzzone, aus der Mesoderm hervorwuchert, noch etwas zu erkennen. Ektoderm und Entoderm werden im ganzen Randbereich der Keimscheibe selbständig voneinander. Aus dem Urmundrande mit seinen morphologischen Eigenheiten wird ein einfacher Umwachsungsrand. Dabei schnürt sich der eigentliche Embryonalkörper immer deutlicher vom Dotter ab und ist schließlich nur noch durch einen Stiel mit dem Dotter verbunden. Die Figuren 48 A u. B geben Schemata zur Verdeutlichung dieses Vorganges. Fig. 48 A zeigt ein Selachierei von der Seite gesehen. Die Verwachsungsnah wurde deutlich gekennzeichnet. Der Dotter ist bis auf ein kleines ventrales Gebiet überwachsen. Einen Querschnitt durch den Embryo und das Ei an der Stelle *a* der Fig. 48 A gibt dann Fig. 48 B. Man sieht, wie das Lumen der Darmanlage mit dem Dottersack durch einen engen Gang verbunden ist, durch den *Ductus vitello-intestinalis*. Das Entoderm, das den *Ductus vitello-intestinalis* auskleidet, wird umgeben vom visceralen Blatt des Mesoderm, dann folgt nach außen das Coelom und dann das parietale Blatt des Mesoderms und über ihm die ektodermale Epidermis. Der Embryo ist also mit dem Dottersack durch zwei ineinandersteckende Röhren verbunden, von denen die innere aus Entoderm und dem visceralen Blatt des Mesoderm, die äußere aus dem parietalen Blatt des Mesoderm und der Epidermis besteht; zwischen beiden Röhren findet sich Coelom.

Canalis neurentericus.
Rumpfschwanzknospe.

Umbildung des Urmundrandes in einen Umwachsungsrand.

Nun dauert es nicht mehr lange, dann ist der ganze Dotter überwachsen, und der Dottersack ist ventral geschlossen, eigentlich kann man erst jetzt von einem richtigen Dottersack sprechen. Fig. 49 zeigt einen solchen Embryo. Erschien zunächst die Embryonalanlage als kleine Erhebung auf dem mächtigen Dotter, so kehrt sich mit zunehmendem Wachstum des kleinen Tierchens das Verhalten allmählich um. Mit seinem Wachstum wird die reiche Dottermittigkeit, welche im Dottersack angehäuft ist, aufgebraucht, d. h. in verarbeiteter Form in den Embryonalkörper übergeführt. So erscheint schließlich der Dottersack als ein Anhang. Der Inhalt des Dottersacks tritt übrigens nicht durch den Ductus vitello-intestinalis allmählich in den Darm über, um dort verdaut und in den Embryo aufgenommen zu werden, sondern die Verdauung des Dotters erfolgt durch das Entoderm des Dottersackes selbst; die von dem Entoderm verarbeiteten Nährsubstanzen werden von dem reichen Gefäßnetz des Dottersacks aufgenommen und dem Tierchen zugeführt. Mit dem Schwinden seines Inhalts wird der Dottersack schließlich ganz in den Embryonalkörper aufgenommen. Bei manchen Haien hat er vorher freilich noch eine wichtige Funktion zu erfüllen. Es gibt Haifische, welche lebendige Junge

Dottersack.

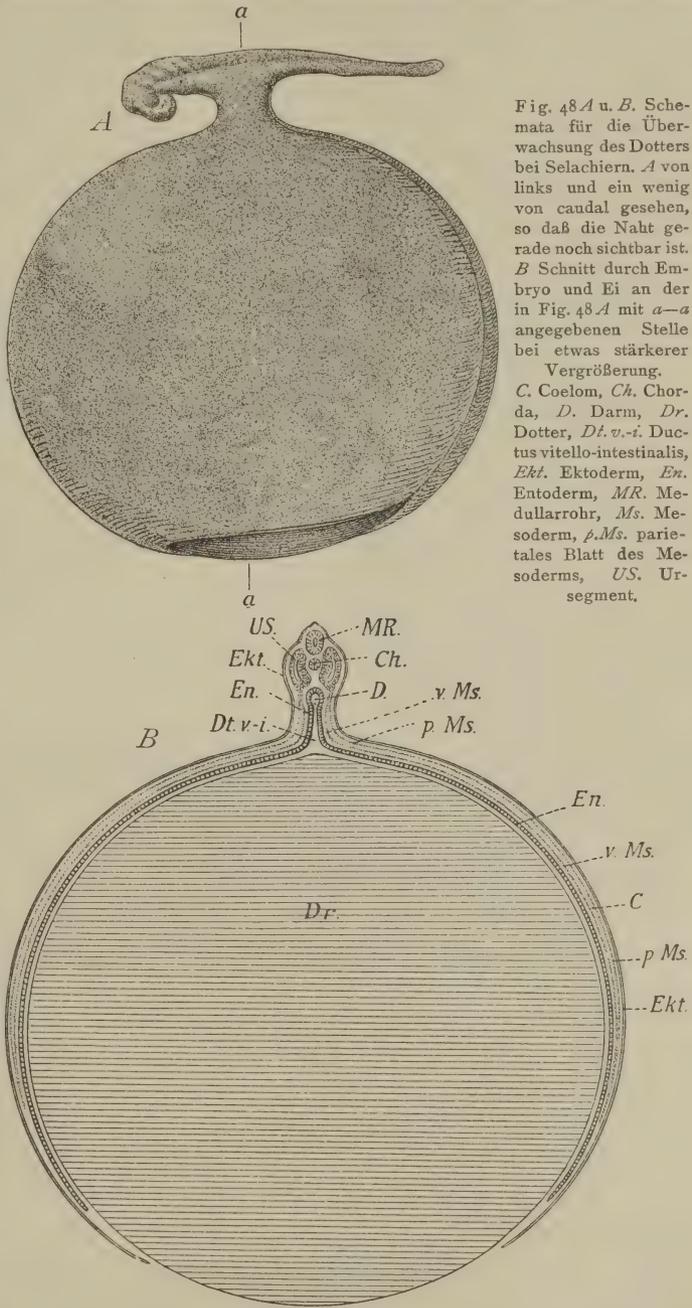


Fig. 48 A u. B. Schemata für die Überwachsung des Dotters bei Selachiern. A von links und ein wenig von caudal gesehen, so daß die Naht gerade noch sichtbar ist. B Schnitt durch Embryo und Ei an der in Fig. 48 A mit a-a angegebenen Stelle bei etwas stärkerer Vergrößerung. C. Coelom, Ch. Chorda, D. Darm, Dr. Dotter, Dt. v-i. Ductus vitello-intestinalis, Ekt. Ektoderm, En. Entoderm, MR. Medullarrohr, Ms. Mesoderm, p. Ms. parietales Blatt des Mesoderms, US. Urmundsegment.

zur Welt bringen; bei ihnen dient der Dottersack, der sich innig an die Schleimhaut des Eileiters, oder, wie wir hier auch schon sagen können, des Uterus, anlegt, ein Organ, das Nährstoffe aus dem mütterlichen Körper bezieht und sie dem Embryo zuführt. Wir haben hier also bereits bei manchen Haifischen eine Placentabildung vor uns, eine Dottersackplacenta.

Erläutern wir nun die besprochenen fundamentalen Entwicklungsvorgänge der Selachier noch durch einige Schnittbilder. Fig. 50A stellt einen medianen Sagittalschnitt durch ein Selachierei im Übersichtsbilde

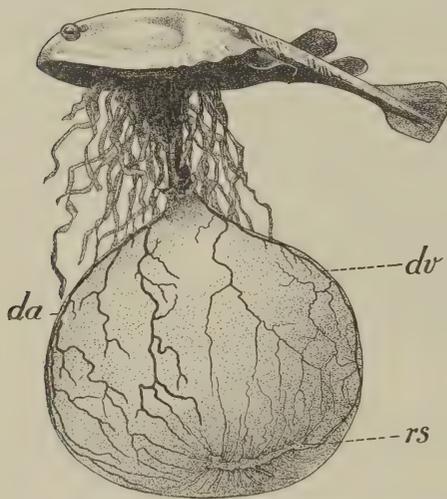


Fig. 49. Torpedoembryo mit geschlossenem Dottersack. *da* Dotterarterie, *dv* Dottervene, *rs* Randsinusrest als paariges Längsgefäß an der Schlußlinie des Dotterloches. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach RÜCKERT.

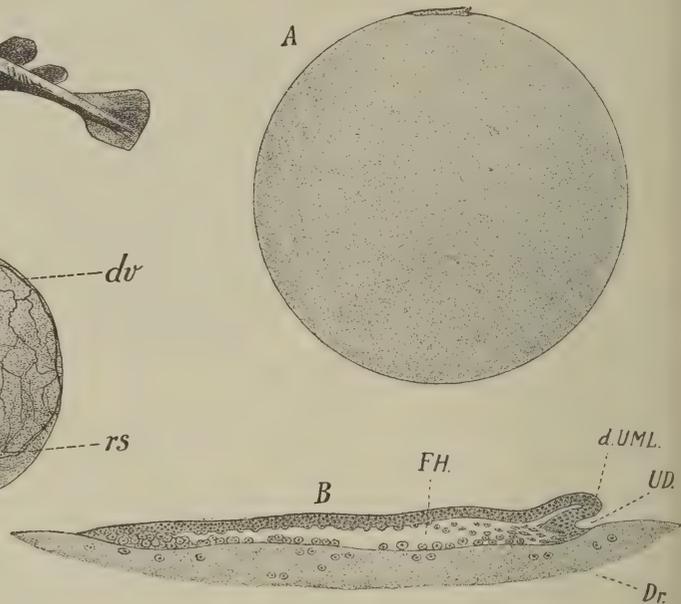


Fig. 50A u. B. Mediane Sagittalschnitte durch eine junge Selachiergastrula. *A* Schnitt durch das ganze Ei. Übersichtsbild. *B* Schnitt durch den Keim und seine nächste Umgebung. *Dr*. Dotter, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *FH*. Furchungshöhle, *UD*. Urdarmhöhle.

dar, bei dem soeben die Abgrenzung der Keimscheibe gegen den Dotter, also die Bildung der dorsalen Urmundlippe, begonnen hat, Fig. 50B den Keim bei stärkerer Vergrößerung. *d.UML.* ist die dorsale Urmundlippe. Unter ihr liegt die noch kleine Höhle des Urdarms (*UD*). Unter der epithelial angeordneten oberen Zelle des Keimes finden wir die Furchungshöhle (*FH*). Den Boden der Furchungshöhle bildet eine Protoplasmaschicht, in die je tiefer man kommt desto mehr Dotterkörner eingelagert sind, bis bald jede Spur des Protoplasmas verschwindet und man nur noch die gehäuften Dotterkörner erkennen kann. Außerdem finden wir in der Protoplasmaschicht Zellkerne, besonders zahlreich am vorderen und hinteren Rande des Keimes. Vergleichen wir die Fig. 50A u. B mit Fig. 35A, welche den medianen Sagittalschnitt durch eine junge Amphibiengastrula darstellt, so ergibt sich, daß bei Selachiern und Amphibien prinzipiell die gleichen Verhältnisse vorliegen, wir können die Fig. 50A u. B aus der Fig. 35A durch Anhäufung größerer Dottermassen in der vegetativen Hälfte des Eies leicht ableiten. Ganz entsprechend

liegen die Verhältnisse bei einem etwas älteren Selachierei, bei dem auch die ventrale Urmundlippe deutlich geworden ist (Fig. 51); man kann es leicht auf ein etwas älteres Amphibienei zurückführen, wie ein solches Fig. 36 im Sagittalschnitt zeigt. Ein wenig kompliziertere Verhältnisse finden wir in dem in Fig. 52 B wiedergegebenen Schnitt, für den Fig. 52 A eine Situationskizze gibt.

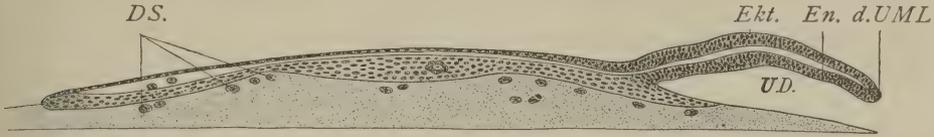


Fig. 51. Medianer Sagittalschnitt durch den in Fig. 46 A abgebildeten Selachierembryo. DS. Kerne des Dottersyncytium, d.UML. dorsale Urmundlippe, Ekt. Ektoderm, En. Entoderm, UD. Urdarm. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach ZIEGLER.

Wir müssen, um sie zu verstehen, die Fig. 37, 38 und 39 von der Amphibienentwicklung heranziehen und, sozusagen, kombinieren. Legen wir einen Schnitt entsprechend der Linie c—c, also vor der Anlage des eigentlichen Embryo, durch den Keim — die

Fig. 52 gibt das Schema eines solchen —, so erhalten wir ein Bild, das wir unmittelbar der Fig. 37 vergleichen können. Auf ihm sind die beiden lateralen Blastoporuslippen getroffen, an denen man eine, freilich nur flache, Gastrulaeinstülpung wahrnimmt. An

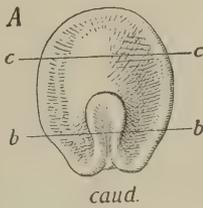
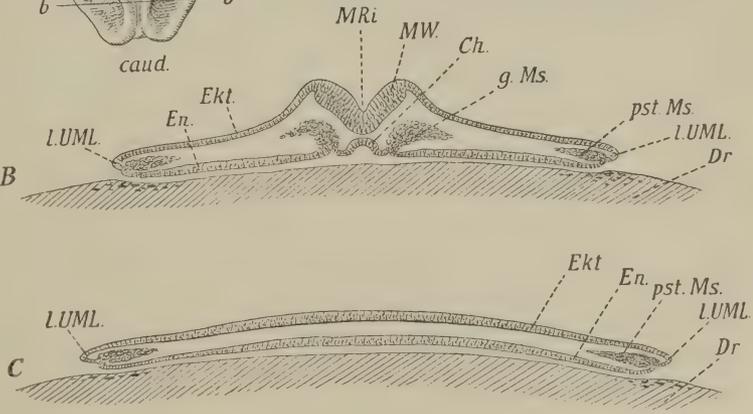


Fig. 52 A—C. Selachierkeim mit Medullarrinne. A Skizze des Keimes, in den die Lage von B und C durch die Linien b—b und c—c eingetragen ist. Ch. Chorda dorsalis, Dr. Dotter, Ekt. Ektoderm, En. Entoderm, g.Ms. gastrales Mesoderm, l.UML. laterale Urmundlippe, MRi. Medullarrinne, WM. Medullarwulst, pst.Ms. peristomales Mesoderm.



der Indifferenzstelle, die sich zwischen der äußeren und der inneren Keimschicht findet, wuchert Mesoderm zwischen die beiden primären Keimblätter und hier kann es zur Ausbildung einer kleinen Kerbe kommen. In der Fig. 52 B sehen wir nun in der Mitte des Schnittes noch den Querschnitt durch die Embryonalanlage. Sie bietet Verhältnisse dar, welche an die der Fig. 38 (bei Amphibien) erinnern, nur ist das Mesoderm mit Chorda und Entoderm im Zusammenhange. Wir haben hier ausgesprochenes gastrales Mesoderm, das peripherwärts vorwächst, um nach einiger Zeit auf das von der Peripherie — vom lateralen Urmundrande — auswachsende Mesoderm zu treffen und mit ihm zu verschmelzen. Ist das geschehen, so bietet sich uns ein Bild dar, wie es Fig. 53 gibt. Im Mesoblast tritt dann wie bei den Amphibienembryonen die Coelomspalte auf. Wenn es sich dabei auch ebensowenig wie bei den Amphibien um eine

deutliche Coelomeinstülpung handelt, so läßt sich doch aus Fig. 53 leicht ein Fig. 39 entsprechendes Bild konstruieren, welches darauf hinweist, daß die Vorgänge bis zu einem gewissen Grade vergleichbar sind. Die weitere Entwicklung verläuft bei Selachiern ganz entsprechend wie bei den Amphibien. Fig. 54 soll das erläutern, sie ist ohne weiteres mit Fig. 40 zu vergleichen. Das Medullarrohr ist geschlossen, die Chorda ist vom Entoderm gesondert, das Mesoderm hat die Ursegmente gebildet, deren Höhlen mit dem peripheren Coelom noch durch feine Spalten in Verbindung stehen. Wir wollen die Entwicklung nicht weiter und nicht im einzelnen verfolgen. Schon jetzt ist klar, daß wie die Entwicklung der Amphibien sich aus der des Amphioxus durch Dotterzunahme ableiten läßt, so in der Hauptsache auch die Entwicklung der Selachier aus der der Amphibien. Es sei übrigens ausdrücklich hervorgehoben, daß, wenn ich hier von „ableiten“ spreche, ich damit über die Phylogenie

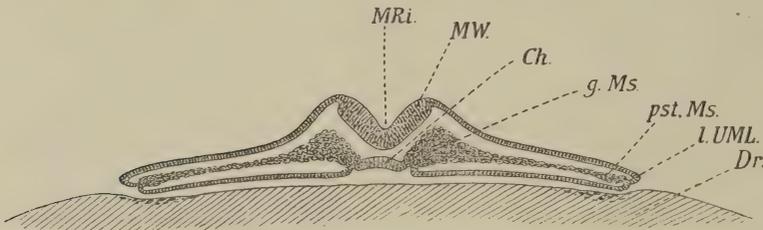


Fig. 53. Schematischer Querschnitt durch einen Selachierkeim, bei dem gastrales und peristomales Mesoderm sich vereinigt haben. *Ch.* Chorda dorsalis, *Dr.* Dotter, *g.Ms.* gastrales Mesoderm, *l.UML.* laterale Urmundlippe, *MRi.* Medullarrinne, *MW.* Medullarwulst, *pst.Ms.* peristomales Mesoderm.

durchaus nichts aussagen will. Es soll weder behauptet werden, daß die Amphibien von Amphioxus ähnlichen Vorfahren abstammen, noch daß die Selachier von Amphibien

ähnlichen. Es soll nur gesagt werden, daß bei Amphioxus, Amphibien und Selachiern der gleiche Entwicklungsplan vorliegt, nur abgeändert durch die größere oder geringere Menge des Dotters. Die Entwicklungsvorgänge lassen sich auf die gleichen Grundprinzipien zurückführen, die größere Dottermenge hat dann freilich nicht allein die grobmorphologischen Verhältnisse beeinflußt, sondern hat auch auf den zeitlichen Ablauf der Entwicklung ihren Einfluß geübt. Hervorgehoben sei für die Selachier das Verhalten von gastralem und peristomalem Mesoderm. Das gastrale Mesoderm ist gut entwickelt, steht aber caudalwärts in unmittelbarem Zusammenhange mit dem peristomalen, und ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen beiden Teilen des Mesoderms wird kaum anzunehmen sein.

Einfluß des
Dotters.

Hat die Vergleichung zwischen den grundlegenden Entwicklungsvorgängen beim Amphioxus, bei den Amphibien und den Selachiern keine besonderen Schwierigkeiten dargeboten und, wir können hinzufügen, daß das, was wir hier für Amphibien und Selachier ausgeführt haben, im wesentlichen auch von den Petromyzonten, Teleostiern, Ganoiden und Dipnoern gilt, so ergeben sich sehr bedeutende Schwierigkeiten, sobald wir zu den Vögeln und Reptilien, den Sauropsiden, kommen.

Die Sauropsiden.

Am Ende der Furchung scheinen die Eier der Reptilien und Vögel ganz ähnliche Verhältnisse darzubieten wie die der Selachier. Der kleine Hohlraum

schon am Ende der Furchung an der Größe und Anordnung der Zellen die Symmetrieebene des Keimes erkennen kann. In der Fig. 56 A ist die Ausdehnung der Einstülpung durch eine punktierte Linie angegeben. Machen wir durch einen solchen Keim an der durch die Linie *b—b* angedeuteten Stelle einen

Querschnitt, so erhalten wir ein Bild, wie es Fig. 56 B gibt. Zwischen die obere Keimschicht, die wir hier schon als Ektoderm (*Ekt.*) bezeichnen können und die untere, das Entoderm (*En.*), hat sich ein von Zellen umkleidetes Säckchen, (*MsS*) eingeschoben; seine untere Wand verschmilzt nun mit der darunter gelegenen Zellschicht, und die beiden miteinander verschmolzenen Zellagen gehen zugrunde, so daß das Lumen des Säckchens in die subgerminale Höhle

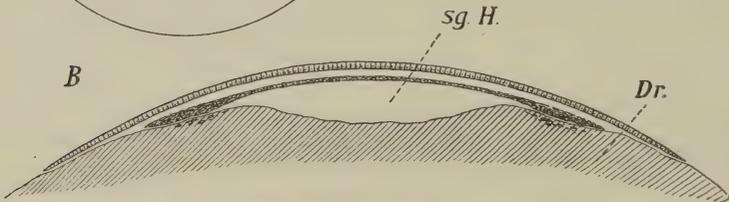
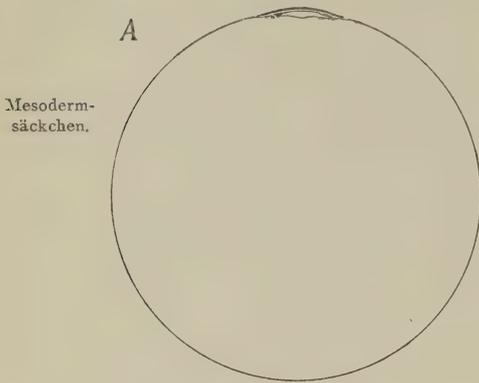


Fig. 55 A u. B. Schemata zur Sauropsidienentwicklung. A Schnitt durch das Ei eines Sauropsiden nach Bildung der beiden primären Keimblätter. Der Dotter ist verhältnismäßig viel zu klein gezeichnet. B Der Keim desselben Eies bei stärkerer Vergrößerung. *sg. H.* subgerminale Höhle, *Dr.* Dotter.

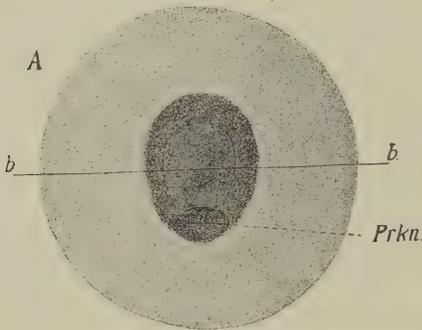
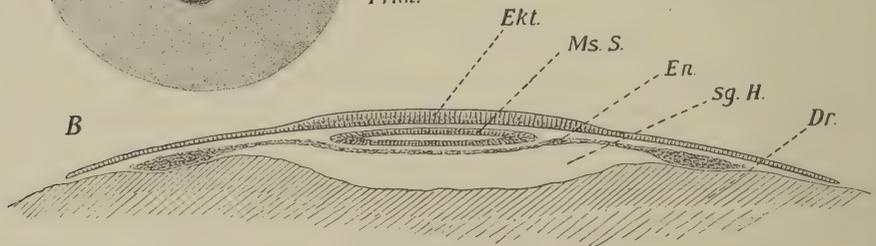


Fig. 56 A u. B. A Reptilienkeim mit Embryonalschild, Primitivknoten (*Prkn.*) und eingestülptem Mesoderm-säckchen. B Querschnitt durch den in A abgebildeten Keim an der Stelle *b—b*. *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *MsS.* Mesoderm-säckchen, *sg. H.* subgerminale Höhle.



durchbricht. Diese und die anschließenden Stadien sind auf den Fig. 57 A—E auf Querschnitten dargestellt. In der dorsalen Wand des Sackes nämlich differenziert sich alsbald die Anlage der Chorda dorsalis. Von den mit *x* bezeichneten Stellen schieben sich dann zwei Falten gegen die Mittellinie hin vor, das obere Blatt jeder dieser Falten wird zum visceralen Blatt des Mesoderms, das untere zum Darmentoderm. Das Darmentoderm entsteht sonach aus der primären unteren Keimschicht und nicht aus Material, welches bei der Bildung des eben beschriebenen Säckchens in das Innere des Keimes verlagert wurde. Wie nahe in diesem Stadium ein Vergleich mit dem in Fig. 9 wiedergegebenen Stadium von

Chorda dorsalis.

Darmentoderm.

Coelom.
Chordarinne.

Amphioxus liegt, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Wir haben eine Chordarinne und Coelomdivertikel. Sowohl die Chordarinne, wie die Coelomdivertikel sind freilich auf andere Weise entstanden wie bei Amphioxus; die Ähnlichkeit braucht darum aber nicht ohne Bedeutung zu sein. Das Mesoderm schiebt sich nun von einer Zone aus, welche dem Rande des Säckchens entspricht, zwischen Ektoderm und Entoderm peripherwärts vor. Schon vorher ist von den Seiten und von dem hinteren Gebiete des Primitivknotens aus

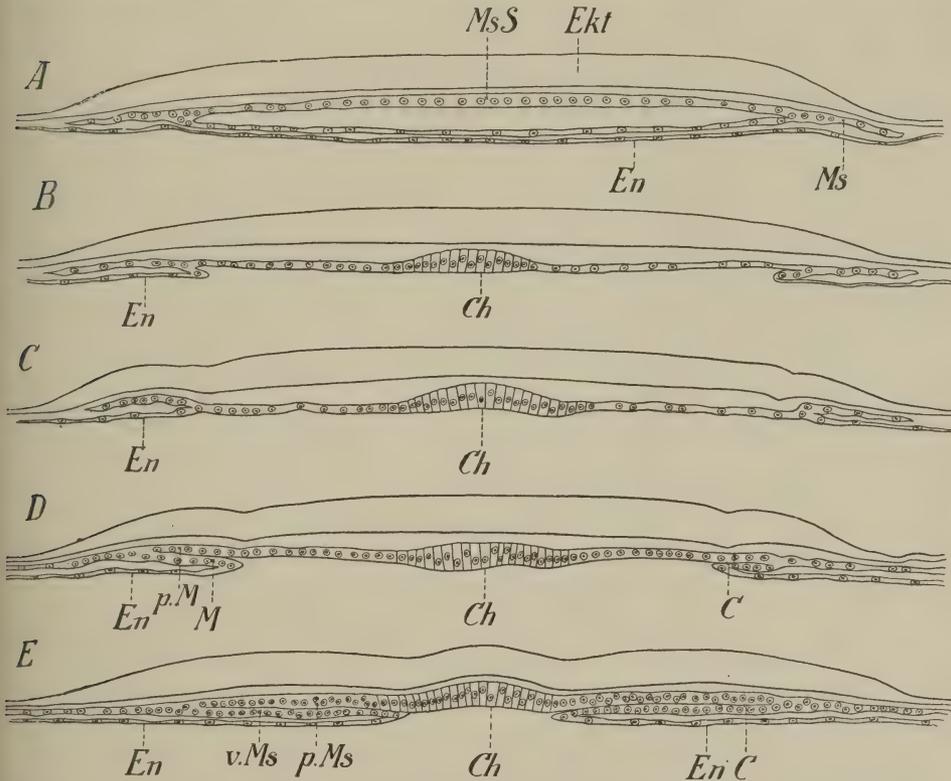


Fig. 57 A—E. Querschnitte durch die vordere Urdarmregion des Geckos auf fünf aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. C Coelomsplatt, Ch Anlage der Chorda dorsalis, Ekt Ektoderm, En Entoderm, Ms Mesoderm, p.Ms parietales Blatt des Mesoderm, v.Ms viscerales Blatt des Mesoderm, MsS Mesoderm-säckchen.

Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach WILL.

gleichfalls Mesoderm peripherwärts gewachsen. Das Mesoderm des Säckchens läßt sich vom übrigen Mesoderm nicht abgrenzen. Das so nach allen Seiten verwachsende Mesoderm erreicht freilich mit seinem freien Rande den Rand des Entoderms und des Ektoderms, welche sich vor ihm über die Dotterkugel vorschieben, niemals. Im Ektoderm sind inzwischen wichtige Veränderungen eingetreten. Über dem Bereich des Säckchens hat sich das Ektoderm verdickt, und es hat die Medullarplatte und das Ektoderm des Embryo entstehen lassen. Der Primitivknoten streckt sich nun etwas in die Länge; aus der Einstülpungsöffnung des Säckchens kann ein Canalis neurentericus hervorgehen, aus dem hinteren Gebiet des Primitivknotens entsteht der After. Doch wollen wir diese Vorgänge bei den Reptilien nicht weiter im einzelnen verfolgen, sondern uns das

Canalis neu-
rentericus.
After.

für die Vögel vorbehalten, wo sie prinzipiell durchaus gleichartig verlaufen, wenn auch die hier eben für die Reptilien besprochenen ersten Vorgänge bei den Vögeln sich etwas anders darstellen und wahrscheinlich weniger primitiv sind.

Vögel.

Bei den Vögeln kann man beim zweiblättrigen Keim sehr bald ein helleres, zentrales Gebiet von einer dunkleren, peripheren Zone unterscheiden. In dem peripheren Gebiet verdickt sich das untere Keimblatt und bildet sich teilweise zu einem Organ für die Aufnahme und Verdauung von Dotter um. Im zentralen, helleren Gebiet entsteht durch Verdickung des Ektoderms der erst rundliche, dann mehr ovale Keimschild, und gegen das caudale Ende des Keimschildes tritt der Primitivknoten auf. Der Primitivknoten streckt sich bei Vögeln nach kurzer Zeit und wird zu einem Primitivstreifen (*PrSt.*), auf dem bald mehr, bald weniger deutlich, bald in größerer, bald in geringerer Ausdehnung eine Rinne, die Primitivrinne entsteht. Auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung durchsetzt der Primitivstreifen nahezu den ganzen Keimschild; er reicht vom caudalen Ende bis fast an das craniale. Von den Rändern des Primitivknotens und dann vom Primitivstreifen breitet sich das Mesoderm nach allen Seiten zwischen die beiden primären Keimblätter peripherwärts aus. Eine Ausnahme davon bildet dabei nur das Gebiet gerade vor dem Primitivstreifen. Von dem vorderen Ende des Primitivstreifens aus wächst nur wenig, vielleicht überhaupt kein Mesoderm vor. Wenn wir in späteren Stadien vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens Mesoderm in beträchtlicher Ausdehnung finden, so ist das anders zu erklären. Die Fig. 58 und 59 mögen zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dienen. Die beiden seitlichen Mesodermflügel vereinigen sich schließlich vor dem vorderen Ende des Keimschildes, so daß vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens ein mesodermfreier Bezirk bestehen bleibt.

Primitivknoten.

Primitivstreifen.

Mesoderm.

Rückbildung des Primitivstreifens.

Hat der Primitivstreifen nahezu das vordere Ende des Keimschildes erreicht, dann beginnt er sich zurückzubilden, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten; dabei bleiben nun auch in der Mittellinie vor dem jeweils vorderen Ende des Primitivstreifens zwischen oberem und unterem Keimblatt Zellen liegen. Ursprünglich stehen diese Zellen mit den nach rechts und links aus dem Primitivstreifen hervorgewucherten Mesodermzellen in Zusammenhang, lösen sich aber etwa in gleichem Tempo mit dem Rückwärtswandern des vorderen Primitivstreifenendes von dem seitlichen Mesoderm ab. Der so entstandene Zellstrang wurzelt im vorderen Ende des Primitivstreifens und steht dort mit dem Mesoderm in Verbindung; er höhlt sich bei manchen Vögeln aus, und die so entstandene Höhle tritt am vordersten Ende des Primitivstreifens mit der Oberfläche in Verbindung; zugleich verschmilzt ihre untere Wand mit dem unteren Keimblatt, und sie bricht in die subgerminale Höhle durch. Die Verhältnisse erinnern an die bei Reptilien beschriebenen, nur ist das Lumen viel kleiner und erstreckt sich nicht auf den seitlichen Mesoblast; dementsprechend entsteht aus der Wand des Kanals, unter der sich die untere Keimschicht bald wieder vereinigt, bei Vögeln auch nur die Chorda, vielleicht nicht einmal die ganze Chorda. Es wird wenigstens berichtet, daß ihr allervorderstes Ende sich von der unteren Keimschicht aus bildet. Während sich diese Vorgänge ab-

Chorda dorsalis.

spielen, sind auch im oberen Blatt des Keimschildes wichtige Veränderungen eingetreten. Es haben sich Medullarwülste erhoben, die sich vorn, durch einen Querwulst vereinigen, nach hinten das vordere Ende des Primitivstreifens zwischen sich fassen. Die Öffnung am vorderen Ende des Primitivstreifens erweist sich so als die dorsale Öffnung eines Canalis neurentericus, denn sie führt in einen Kanal, durch den man aus der zwischen den beiden Medullarwülsten gelegenen Rinne in die subgerminale Höhle, aus der die Darmhöhle wird, kommt.

Canalis neurentericus.

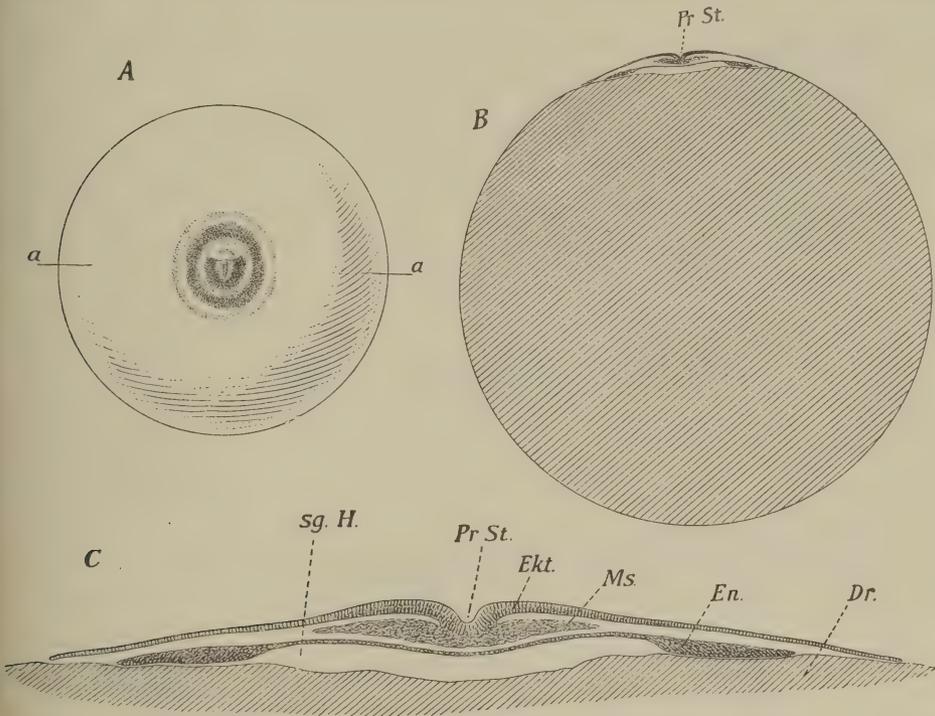


Fig. 58A—C. Schemata für die Entwicklung des Primitivstreifens und des Mesoderms beim Vogel. Der Dotter ist viel zu klein gezeichnet. A Vogelei mit gut entwickeltem Primitivstreifen auf der Keimscheibe vom animalen Pol aus gesehen. B Ein Querschnitt durch ein solches Ei entsprechend der Linie a—a. Pr St. Primitivstreifen. C Der Keim und seine nächste Umgebung stärker vergrößert. Dr. Dotter, Ekt. Ektoderm, En. Entoderm, Ms. Mesoderm, Pr St. Primitivstreifen mit Primitivrinne, sg. H. subgerminale Höhle.

Die Fig. 59 B—D sollen zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dienen. Fig. 59 B zeigt einen Schnitt entsprechend der Linie a—a der Fig. 59 A. Man sieht im Gebiet des Ektoderm die Medullarwülste und die Medullarrinne. In das Entoderm ist die Chordaanlage eingeschaltet; peripher ist das Entoderm im sogenannten Keimwall zu einem Dotterresorptionsorgan umgewandelt. Das Mesoderm ist außerhalb der eigentlichen Embryonalanlage in ein parietales und viscerales Blatt gespalten; den Spaltraum zwischen beiden Blättern können wir als außerembryonales Coelom bezeichnen. Fig. 59 C zeigt einen Schnitt durch den Canalis neurentericus. Aus der Tiefe der Medullarrinne sehen wir einen Kanal durch die Keimscheibe in die subgerminale Höhle führen. Mit den Seitenwänden dieses Kanals steht das Mesoderm in Verbindung. Die übrigen Verhältnisse liegen etwa ebenso wie in Fig. 59 B. Die Fig. 59 D gibt ein ganz

Keimblätter, Chorda und Coelom.

ähnliches Bild wie Fig. 58C, nur ist im Mesoderm das außerembryonale Coelom aufgetreten.

Die weitere Entwicklung geht nun in der Weise von statten, daß sich die Medullarwülste mehr und mehr erheben und dann zuerst im Bereiche des späteren Mittelhirns zum Verschlusse kommen. Der Verschuß geht von hier aus apical- und caudalwärts vor sich, wobei dem vollkommenen Schluß das Bestehen eines vorderen und eines hinteren Neuroporus vorangeht. Im Gebiet der

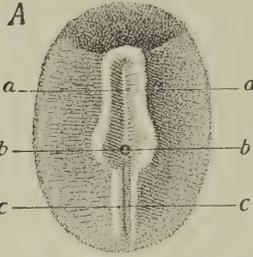
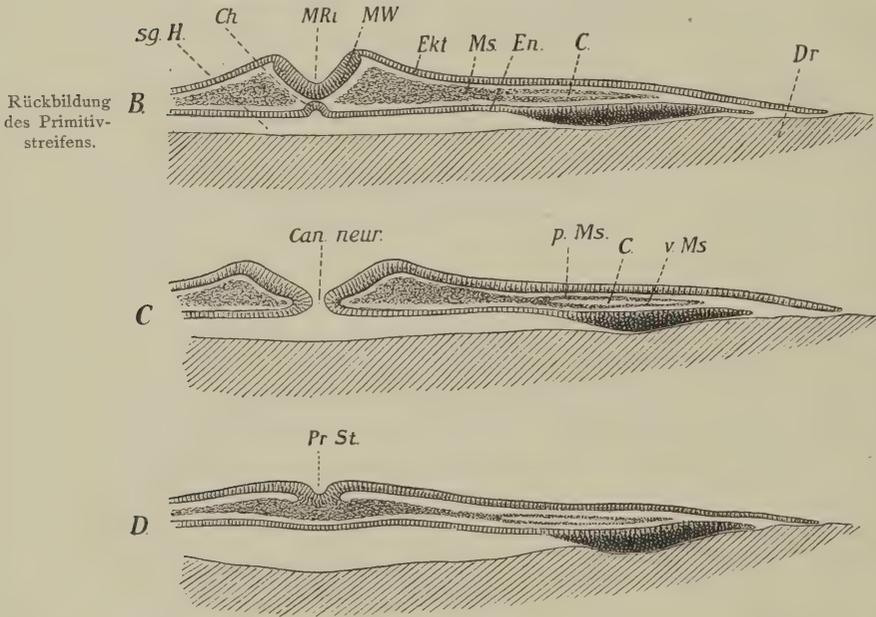


Fig. 59. A—D. Schemata zur Entwicklung der Vögel. A Keimschild eines Vogels mit Medullarwülsten, Primitivstreifen und Canalis neurentericus. B—C Querschnitte durch einen solchen Keimschild entsprechend den Linien a—a, b—b, c—c. C. Coelom, *Can. neur.* Canalis neurentericus, *Ch.* Chorda dorsalis, *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *MRt.* Medullarrinne, *Ms.* Mesoderm, *MW.* Medullarwulst, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *PrSt.* Primitivstreifen, *sg.H.* subgerminale Höhle, *v.Ms.* viscerales Blatt des Mesoderm.



Rückbildung
des Primitiv-
streifens.

Vorderhirnanlagen sind schon, bevor der vordere Neuroporus geschlossen, die Augenbläschen, die den wichtigsten Teil der Augenanlagen bilden, leicht kenntlich. Der Primitivstreifen verliert im Verlauf der weiteren Entwicklung, da er bald den Verlust, den er durch den Abbau am vorderen Ende erleidet, nicht mehr durch Eigenwachstum ersetzt, auch absolut an Länge. Sein vorderes Ende mit dem Canalis

neurentericus wird von den hinteren Enden der Medullarwülste wie von einer Zange umfaßt; sein hinteres Ende liegt außerhalb des Bereiches der Medullarwülste, in ihm kommt später der Kloakenafter der Vögel zum Durchbruch, nachdem schon vorher seine Stelle durch eine nur aus Ektoderm und Entoderm bestehende Membran, die man Aftermembran oder auch Kloakenmembran nennt — denn die Vögel haben ja einen gemeinsamen Endraum für die Urogenitalgänge und das Verdauungsrohr —, gekennzeichnet war. Nun hebt sich auch das Embryonalgebilde, und zwar zunächst an seinem Kopfende stärker vom übrigen Keime ab. Man kann da wie bei den Selachiern von einer vorderen und von zwei seitlichen Grenzrinnen sprechen. Die seitlichen Grenzrinnen laufen noch lange caudalwärts flach aus; erst allmählich erhebt sich auch der caudale Teil des

Embryo. Dadurch entsteht die hintere Grenzrinne, welche die caudalen Enden der beiden seitlichen Grenzrinnen miteinander verbindet. Bei diesem Abfallungsprozeß des hinteren Körperendes, der zur Bildung einer Rumpf- bzw. Schwanzknospe führt, wird das caudale außerhalb des Bereiches der Medullarwülste gelegene Ende des Primitivstreifens mit samt der Afteranlage auf die ventrale Seite des Embryos verlagert.

Während all dieser Vorgänge hat auch das Mesoderm sehr wesentliche Umwandlungen durchgemacht. In cranio-caudaler Richtung gliedert sich ein Ursegmentpaar nach dem anderen ab. Das am weitesten nach vorn gelegene Ursegmentpaar ist von Anfang an nicht gut ausgebildet. Von großem Interesse ist es, daß die drei vordersten Ursegmentpaare dem späteren Kopfgebiete angehören. Das caudale Ende des Kopfes ist also ursprünglich auch gegliedert. Im Bereiche cranialer Ursegmente kann man das Coelom in den Ursegmentanlagen noch in Verbindung mit dem übrigen Coelom finden, weiter caudal kommt eine solche Verbindung nicht mehr zur Ausbildung.

Im dunklen Fruchthof hat sich inzwischen der Gefäßhof mit Blut- und Gefäßanlagen ausgebildet. Der dunkle Hof besteht nun aus einer peripheren Zone, dem Dotterhof, und einer zentraler gelegenen, dem Gefäßhof.

Die wichtigste Fortbildung im Bereiche des Entoderms ist die, daß sich die Darmanlage, bei Vögeln wesentlich in cranio-caudaler Richtung, entsprechend der Abgrenzung des Embryo vom übrigen Keime, vom Dottersack, abgliedert und zum Rohre umgestaltet. Vor dem Kopfende unterhalb der Gehirnanlage kommt dem vorderen Ende des Darms die Mundbucht entgegen. Seitlich bilden sich entsprechend den hinteren Teilen des Gehirns Kiementaschen. Mundbucht wie Kiementaschen verhalten sich im Prinzip nicht anders wie diese Bildungen bei Fischen und Amphibien, was natürlich eine Tatsache von größter Bedeutung ist. In diesem Zusammenhange verdient es Erwähnung, daß sich bei Vögel-, ja bei Säuger- und Menschenembryonen am zweiten Kiemenbogen, dem Zungenbeinbogen, ein Fortsatz findet, der wie ein Kiemendeckel über die weiter caudal gelegenen Kiemenbogen und Spalten hinweg wächst.

Kiementaschen.

Doch versuchen wir die hier eben kurz besprochenen Entwicklungsvorgänge nun auch noch durch einige Bilder zu veranschaulichen. Fig. 60A gibt einen Vogelembryo mit 8—9 Ursegmentpaaren bei durchfallendem Licht wieder, Fig. 60B einen Querschnitt durch diesen Embryo im Gebiete des 5. Ursegmentpaares. Das Medullarrohr ist hier im Verschuß begriffen. Rechts und links liegt dorsal neben der Verschußstelle des Medullarrohres ein Zellhäufchen, das die Zellen für ein Spinalganglion, außerdem aber noch die Ahnen sympathischer und sogenannter chromaffiner Zellen enthält. Die Chorda ist vom Entoderm unterwachsen. Im Mesodermgebiet sehen wir zu beiden Seiten des Medullarrohres die Mitte der fünften Ursegmente getroffen; die Urwirbelhöhle in demselben steht noch mit dem embryonalen und dem außerembryonalen Coelom in Verbindung. Im visceralen Blatt des Mesoderms finden sich Anlagen von Blut und Gefäßen. Das Gefäß nächst der Chorda

ist jederseits die Anlage einer Aorta; später verschmelzen diese beiden Anlagen zu einem einheitlichen Gefäß. Den eben besprochenen Querschnitt wollen wir durch einen medianen Sagittalschnitt durch einen entsprechenden Embryo ergänzen (Fig. 61). Das Kopfende beginnt sich eben abzuheben und die Mundbucht zu bilden. Der vordere und hintere Neuroporus (*v.Np.* und *h.Np.*) treten deutlich hervor. Die Chorda dorsalis (*Ch.d.*) wurzelt in der Wand des Canalis neurentericus (*Can.n.*); sie ist den größten Teil ihrer Länge vom Entoderm (*En.*) unterwachsen, nur vorn ist sie noch in das Entoderm eingeschaltet. Hinter dem Canalis neurentericus beginnt der Primitivstreifen (*Pr.Str.*). In seinem Gebiet,

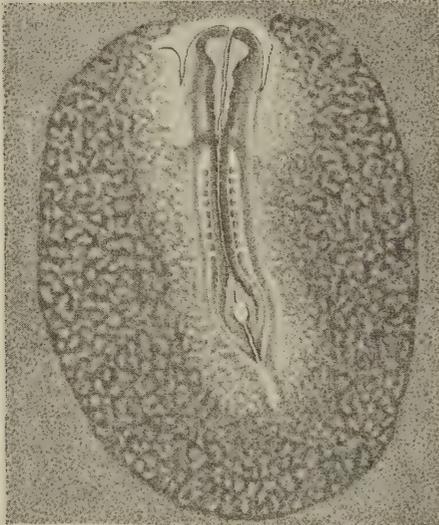


Fig. 60 A. Hühnerembryo mit 8—9 Ursegmentpaaren bei durchfallendem Licht.

das bis zur Kloakenmembran reicht, ist die obere Keimschicht gegen die mittlere nicht abgesetzt. Die Zone des oberen Keimblattes, die wir in den Fig. 58C und 59D auf Querschnitten sahen, ist hier der Längsnachgetroffen. Das Entoderm (*En.*) zieht in so jungen Stadien vollständig selbständig und unbeteiligt unter der Primitivstreifenregion hinweg. Die Aftermembran (*AM.*) ist in diesem Stadium noch nicht deutlich; ich habe sie angegeben, um nicht die Schemata häufen zu müssen. In Fig. 62 A—C und 63 gebe ich sodann schematische Querschnitte und einen Längsschnitt durch etwas ältere Embryonen. Wir können diese Schnitte nicht verstehen, ohne eines Embryonalorganes zu denken, das sich bei allen Sauropsiden und

Amnion. Säugern findet, des Amnions. Die Entwicklung zeigt bei den Sauropsiden und besonders bei den Säugern mannigfache Modifikationen; ich begnüge mich hier mit einer grob schematischen Darstellung. Das Amnion ist eine Hülle, welche die Embryonen umgibt, und sie in wirksamer Weise gegen alle möglichen von außen kommenden Unbilden schützt. Es wirkt nicht nur als Hülle; sondern dadurch, daß es sich alsbald prall mit Flüssigkeit füllt, erhöht es seine Schutzkraft außerordentlich. Der Embryo liegt im mit Flüssigkeit erfüllten Amnion wie ein zartes Präparat in einem vollkommen mit Flüssigkeit erfüllten Gefäß.

Grensrinnen. Bei Vögeln entsteht das Amnion durch typische Faltenbildung. Die Grensrinnen, eine vordere, zwei seitliche und schließlich eine hintere entstehen ganz so, wie wir das für die Selachier geschildert haben, und nach außen von diesen Rinnen erheben sich Falten, die aus Ektoderm und dem parietalen Blatt des Mesoderm bestehen. Man pflegt entsprechend den Grensrinnen vordere, seitliche und hintere Amnionfalten zu unterscheiden; doch lassen sich keine scharfen Abgrenzungen finden, eigentlich gibt es nur eine einheitliche Amnionfalte. Die Falten entstehen in cranio-caudaler Richtung und schließen sich durch Nahtbildung. Wir werden gleich noch näher auf die Art dieses

Schlusses eingehen und sehen, wie sich dabei noch eine zweite Embryonalhülle, die seröse Hülle, bildet, wollen aber zunächst unsere Aufmerksamkeit noch auf die tiefe Darmrinne von Fig. 62 A richten.

Ein etwas älteres Stadium (Fig. 62 B) zeigt die Amnionfalten eben in Berührung und den Darm im Begriff zu einem Rohre zu werden. Auch die Körperwände nähern sich dem Schluß, und so kommt es zur Nabelbildung. Die Stelle, an welcher der Darm zuletzt noch mit dem Dottersack in Verbindung steht, nennt man den Darmnabel, die Stelle, an der die Körperwände sich schließen, den Hautnabel. Die Amnionfalten haben sich eben aneinander gelegt. Die

Darmnabel.
Hautnabel.

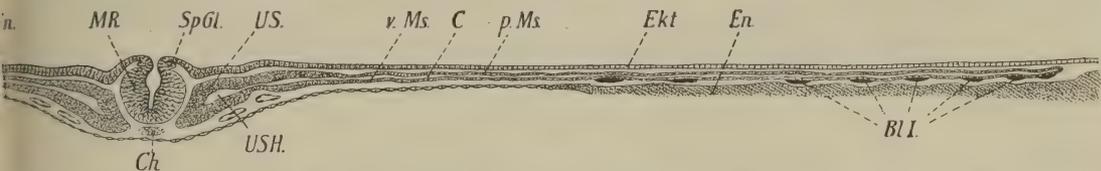


Fig. 60 B. Querschnitt eines solchen Embryo durch das Gebiet des fünften Ursegmentpaares. BII. Blutinsel, C. Coelom, Ch. Chorda, Ekt. Ektoderm, En. Entoderm, MR. Medullarrohr nahe dem Schluß, p.Ms. parietales Blatt des Mesoderm, SpGl. Spinalganglion, US. Ursegment, USH. Ursegmenthöhle, v.Ms. ventrales Blatt des Mesoderm. Abgeändert nach DUVAL.

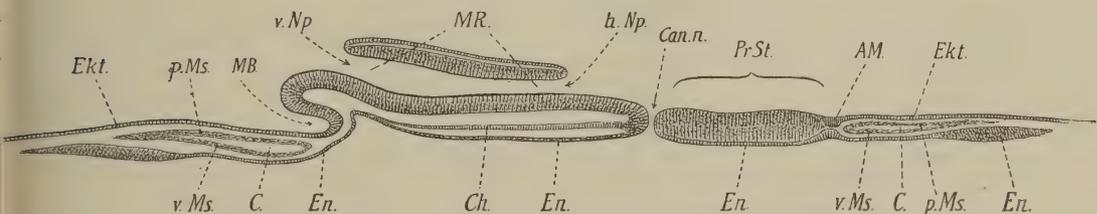


Fig. 61. Medianer Sagittalschnitt durch einen Vogelembryo mit teilweise geschlossenem Medullarrohr (Schema). AM. Aftermembran, C. Coelom, Can.n. Canalis neurentericus, Ch. Chorda dorsalis, Ekt. Ektoderm, En. Entoderm, h.Np. hinterer Neuroporus, MB. Mundbucht, MR. Medullarrohr, p.Ms. parietales Blatt des Mesoderm, Pr.St. Primitivstreifen, v.Ms. viscerales Blatt des Mesoderm, v.Np. vorderer Neuroporus.

Amnionhöhle ist also, an dieser Stelle wenigstens, geschlossen. Das Ektoderm auf den Kuppen der aufeinander zuwachsenden Amnionfalten verschmilzt mit einander; infolge ungleichen Wachstums löst sich dann an der Verwachsungsstelle das Ektoderm der serösen Hülle vom Ektoderm des Amnion. Nun verschmilzt das parietale Mesoderm in den Kuppen der Amnionfalten und löst sich in entsprechender Weise. Amnion und seröse Hülle sind dann frei voneinander. In ganz entsprechender Weise schnürt sich der Darm vom Dottersack und der Körper von der Amnionwurzel ab. Fig. 62 C zeigt alle drei Prozesse, den des Amnionschlusses, den der Darmabschnürung und den des Freiwerdens des Körpers vollendet.

Amnionhöhle.

Ergänzen wir nun unsere Betrachtungen durch einige mediane Sagittalschnitte. Bei der Konstruktion dieser Schnitte nehme ich dabei keine Rücksicht auf alle Biegungen und Krümmungen des Embryonalkörpers.

Wir beginnen mit der Betrachtung der Fig. 63. Sowohl das Kopfende wie das Schwanzende des Embryo haben sich eine Strecke weit abgehoben; am Schwanzende hat sich eine Rumpfschwanzknospe (*RSchK*) gebildet. Dementsprechend hat der Darm sich sowohl im Kopfgebiet wie im Schwanzgebiet

vom Dottersack selbständig gemacht. Man spricht da von einer Kopf- und von einer Schwanzdarmbucht (*KDB* und *SchDB*). Der Kopfdarmbucht ist die Mundbucht (*MB*) entgegen gewachsen und ist von ihr nur durch die aus

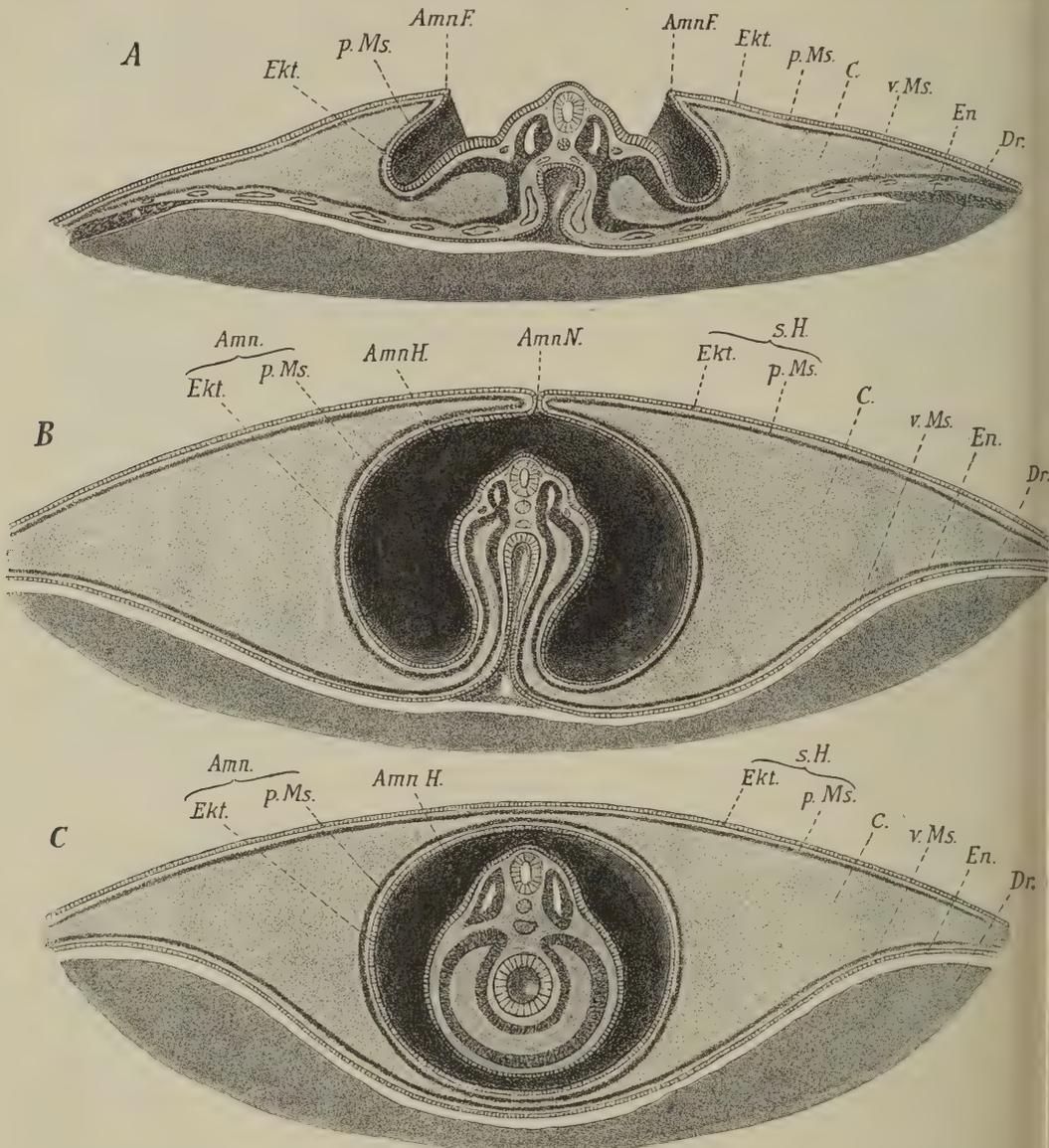


Fig. 62 A—C. Schematische Querschnitte durch Vogelembryonen um die Abfaltung des Embryo vom Dotter und die Bildung des Amnion zu erläutern. *Amn.* Amnion, *AmnF.* Amnionfalte, *AmnH.* Amnionhöhle, *C.* Coelom, die Bezeichnung steht im außerembryonalen Coelom, *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *s.H.* seröse Hülle, *v.Ms.* viscerales Blatt des Mesoderm.

Ektoderm und Entoderm bestehende Rachenhaut getrennt. Ventral von der Kopfdarmbucht liegt in dem Teil des Coeloms, der zur Herzbeutelhöhle wird, das Herz (*H*). Am caudalen Ende des Embryo setzt der Canalis neurentericus (*Can.n.*) das Medullarrohr mit dem Schwanzdarm in Verbindung; an die Stelle

eines Canalis neurentericus kann auch ein solider neurenterischer Strang treten und Medullarrohr und Schwanzdarm verbinden. Hinter dem Canalis neurentericus liegt die Rumpfschwanzknospe (*RSchK*). In ihrem Bereich steht das Ektoderm des Medullarrohres mit dem Entoderm und dem Mesoderm in Verbindung, und es differenzieren sich hier aus einer indifferenten Zellmasse noch eine Anzahl von Segmenten des Embryo, erst Rumpf-, dann Schwanzsegmente. Das caudale Ende des Primitivstreifens ist, wie wir schon gesehen haben, mit der Aftermembran (*AM*) auf die ventrale Seite des Embryo herumgeschlagen worden; auch vor ihr ist der Darm schon eine Strecke weit vom Dotter abgeschnürt. Hier bildet sich nun von der ventralen Seite des Darms aus, zwischen

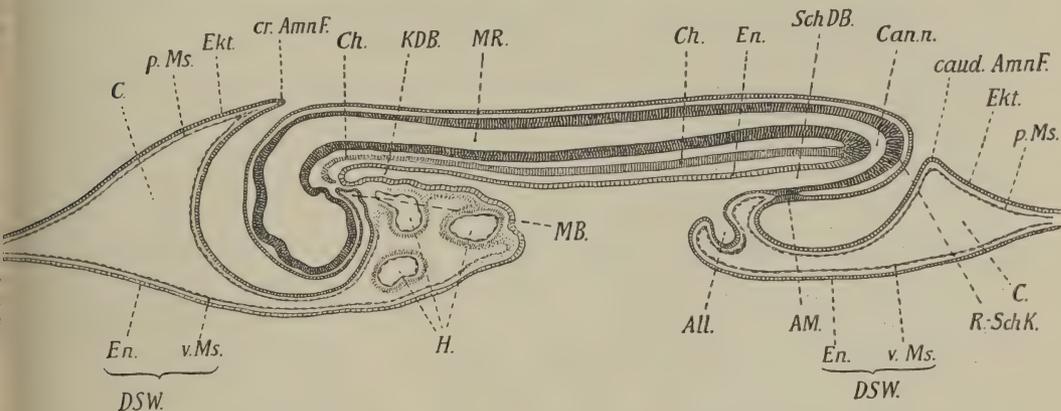


Fig. 63. Schematischer medianer Sagittalschnitt durch einen Vogelembryo, um die Abfaltung des Embryo vom Dotter und die Bildung des Amnion und der Allantois zu erläutern. *All.* Allantois, *AM.* Aftermembran, *Amn.* Amnion, *C.* Coelom, die Bezeichnung ist im außerembryonalen Coelom angebracht, *Can. n.* Canalis neurentericus, *caud. AmnF.* caudale Amnionfalte, *Ch.* Chorda dorsalis, *cr. AmnF.* craniale Amnionfalte, *DSW.* Dottersackwand, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *H.* Herz, *KDB.* Kopfdarmbucht, *MB.* Mundbucht, *MR.* Medullarrohr, *p.Ms.* parietales Mesoderm, *R.-SchK.* Rumpf-Schwanzknospe, *SchDB.* Schwanzdarmbucht, *v.Ms.* ventrales Mesoderm.

Aftermembran und dem Eingang in die caudale Darmbucht, der sogenannten hinteren Darmpforte, die Allantois (*All.*). Die Allantois ist ein außerordentlich wichtiges Embryonalorgan, welches die Sauropsiden und Säuger besitzen, während es den niederen Wirbeltieren, den Amphibien und den verschiedenen Klassen der Fische ebenso wie Amnion und seröse Hülle fehlt. Sie ist ein Atmungsorgan für den Embryo und Fötus. Die Atmung des Embryo wird bei den Sauropsiden und Säugern zunächst durch den Dottersack vollzogen, dessen Blutgefäßhof bei seiner Anlage und in der darauffolgenden Periode an der Oberfläche des Eies, dicht unter der serösen Hülle bzw. dem Chorion liegt. Wenn nun sein Inhalt allmählich für den Embryo verbraucht wird, schrumpft der Dottersack, und seine Gefäße werden nicht mehr gegen die Oberfläche des Eies angepreßt. So wird der Dottersack zur Atmung untauglich und muß durch ein neues Organ ersetzt werden. Dieses neue Organ ist die Allantois, deren erste Anlage wir eben kennen lernten; sie wächst zwischen seröse Hülle (*s. H.*) und Dottersackwand (*DSW*) und zwischen seröse Hülle und Amnion (*Amn.*) hinein und umwächst schließlich das ganze Ei. Die Verhältnisse der Allantois liegen bei den Sauropsiden einfacher und übersichtlicher als bei den

Allantois.

Die Atmung des Sauropsiden-embryos.

Säugetern, bei denen sich infolge der durch die Placentabildung vermittelten innigen Verbindung von Mutter und Frucht mannigfache besondere Verhältnisse herausgebildet haben.

Ich gebe hier zunächst eine Reihe von einfachen Schematen für die Vögel. Auf diesen Schematen ist auch die Umwachsung des Dotters gleichfalls in wesentlich vereinfachter Weise zur Darstellung gebracht. Wir stellen uns vor, daß der eigentliche Embryo in seiner medianen Sagittalebene getroffen ist, sein genauerer Aufbau ist nicht berücksichtigt. Fig. 64A stellt ein etwas älteres Stadium als die Fig. 63 dar.



Fig. 64A—C. Schemata, um die Bildung von Amnion, seröser Hülle (Chorion) und Allantois darzustellen. Der Hohlraum der Allantois ist punktiert. Die schwarzen Verdickungen sollen Blutanlagen darstellen. In dem Schema A erscheint der Dotter noch nicht vom Ektoderm umwachsen, es stellt einen medianen Sagittalschnitt durch ein Ei dar. Die Richtung, in der die Allantois vorwachsen wird, ist durch Pfeile angegeben. Fig. 64B gibt ein älteres Stadium, in welchem Ektoderm und Entoderm den Dotter umwachsen haben. Fig. 64C gibt den Querschnitt eines noch älteren Stadiums,

Stadium als die Fig. 63 dar. Die Allantois ist nun ein gestieltes Bläschen und beginnt eben sich nach oben zwischen Amnion und seröse Hülle, nach unten zwischen Dottersack und seröse Hülle einzudrängen; ihre Wachstumsrichtung ist durch Pfeile angedeutet. Die Wand der Allantois besteht aus Entoderm und dem visceralen Blatt des Mesoderms. Dieses Mesoderm ist außerordentlich reich vascularisiert, und so werden durch die Allantois viele Gefäße an die seröse Hülle herangebracht. Das Ektoderm hat den größten Teil des Dotters umwachsen, das Entoderm ist noch nicht so weit vorgedrungen, und noch weniger weit das Me-

soderm. Es ist bis nahe an seinen peripheren Rand durch das außerembryonale Coelom in ein parietales und in ein viscerales Blatt aufgespalten. Im visceralen Blatt ist das Gebiet des Gefäßhofes besonders kenntlich gemacht.

Fig. 64B stellt ein beträchtlich weiter vorgeschrittenes Stadium dar. Es wird angenommen, daß das Ektoderm und das Entoderm den Dotter umwachsen haben. In das außerembryonale Coelom ist die Allantois weit vorgewachsen. Das Amnion ist ganz, der Dottersack schon zum größten Teil von der serösen Hülle abgedrängt, und in der Richtung der Pfeile dringt die Allantois weiter zwischen Dottersack und seröse Hülle vor. Der Blutgefäßhof ist dadurch in das Innere des Eies verlagert, und die Atmungsfunktion ist ganz und gar von den Blutgefäßen übernommen worden, welche die Allantois an die seröse Hülle herangebracht hat. Ein senkrecht zu diesem, quer durch den

Embryo gelegter Schnitt wird die Verhältnisse noch deutlicher machen. Fig. 64C zeigt einen solchen durch ein etwas älteres Stadium. Der Darm steht nur

noch durch den Ductus vitello-intestinalis mit dem Dottersack in Verbindung. Der Ductus vitello-intestinalis ist natürlich von Entoderm ausgekleidet und dieses wird vom visceralen Blatt des Mesoblast umgeben; dann folgt das außerembryonale Coelom und schließlich eine vom Amnion gebildete Scheide. Die Amnionhöhle hat beträchtlich an Größe zugenommen und dementsprechend die Menge der Amnionflüssigkeit. So setzt sich der Embryo immer deutlicher gegen die Eihäute ab. Es bildet sich ein Nabelstrang, der von einer Amnionscheide umgeben ist. In dieser Amnionscheide liegen vom außerembryonalen Coelom umgeben der Stiel des Dottersackes und der Stiel der Allantois. Der Stiel der Allantois und der Zusammenhang von Allantois und Darm konnte in diesem Schema natürlich nicht dargestellt werden. Beginnt der Vogel zu atmen, und das geschieht noch vor dem Ausschlüpfen, indem das junge Tier seinen Schnabel in die innerhalb des Eies an seinem stumpfen Pol gelegene Luftkammer hineinbringt, so hört der Blutkreislauf in den großen Gefäßen der Allantois auf. Die Allantois trocknet nun ein, und wenn der Vogel ausschlüpft und die Schalen abwirft, so werden mit den

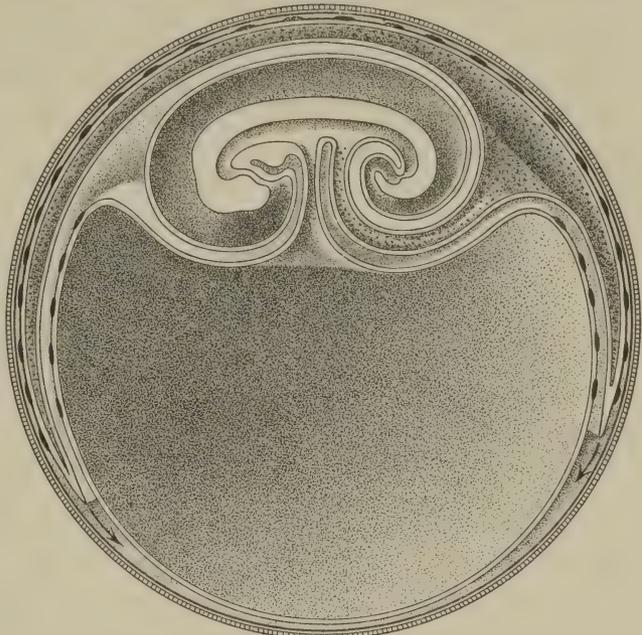


Fig. 64B.

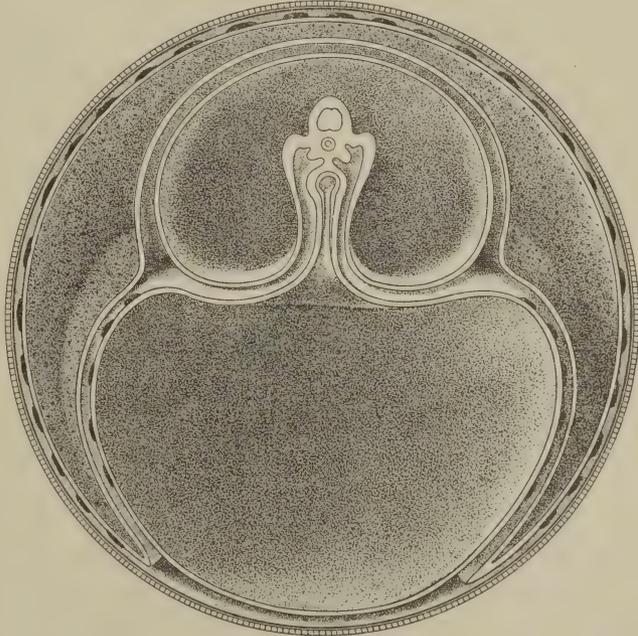


Fig. 64C.

Das
Ausschlüpfen
des Vogels.

Schicksal des
Dottersacks bei
Sauropsiden.

Schalen auch die unscheinbaren Reste von Allantois und seröser Hülle abgeworfen. Die Gefahr einer Blutung oder gar Verblutung ist also trotz der großen Gefäße der Allantois beim Ausschlüpfen des Vogels aus dem Ei und beim Abwerfen von Allantois und Amnion nicht vorhanden. Während die seröse Hülle und die Allantois abgeworfen wird, wird der Dottersack kurz vor dem Auskriechen in die Leibeshöhle aufgenommen und kann dort bei Vögeln wie bei Reptilien noch längere Zeit nachgewiesen werden.

Säuger.

Wenden wir uns nun zu den Säugern, so können wir nicht wie bei den anderen Wirbeltieren mit der Betrachtung der Blastula beginnen, sondern müssen auch noch das Verhalten des ungefurchten Eies und seine Furchung mit berücksichtigen. Die meisten Säuger haben kleine dotterarme Eier mit einem Durchmesser von 0,07—0,2 mm oder wenig mehr; es sind das die höheren Säuger, die Eutheria, zu denen auch der Mensch gehört. Ihnen gegenüber stehen die Monotremen oder die Prototheria und die Beuteltiere oder die Metatheria. Die Prototheria, Echidna und Ornithorhynchus haben Eier von einem Durchmesser von 3,5—4 mm. Diese Eier besitzen einen polständigen Dotter, der wie bei den Sauropsiden aus kugeligen Dotterelementen besteht. Die Furchung ist meroblastisch. An Größe und Dottergehalt zwischen den Eiern der Prototheria und der Eutheria stehen die der Metatheria, der Beuteltiere, sie haben noch ziemlich viel Dotter. Die Eier entwickeln sich im Ovar (Hill. 1910) wie Eier mit polständigem Dotter, sogenannte telolecithale Eier, doch wird der Dotter vor der Furchung ausgestoßen. Die Furchung ist wie die der Eutheria total; es handelt sich in beiden Fällen um sekundär dotterarme Eier. Den Beweis dafür kann man erstens in den Eiern der Prototheria sehen, welche eine Übergangsform von den dotterreichen zu den sekundär dotterarmen Eiern bilden, dann in der Bildung der Eihäute bei den Säugern. Diese entwickeln sich im Prinzip wie bei den Sauropsiden, und ihre Entstehung läßt sich nur durch den Dotterreichtum erklären. So muß man annehmen, daß die Eihäute von Vorfahren der Säuger erworben wurden, welche dotterreiche Eier hatten, daß also die jetzigen dotterarmen Eier der Säugetiere sekundär dotterarm sind. Die Entwicklung der Monotremen, der Prototheria, ist noch zu wenig bekannt, als daß wir hier auf sie eingehen könnten. Die Entwicklung der Beutler, der Metatheria, hat bereits durch Selenka und vor allem neuerdings durch J. P. Hill eine eingehendere Bearbeitung gefunden. Selenkas Beobachtungen beziehen sich auf das Opossun, *Didelphys virginiana*, die Hills besonders auf einen Raubbeutler, den Tüpfelbeutelmarter, *Dasyurus viverrinus*. Ich gebe hier zunächst die Schemata Hills über die erste Entwicklung der Metatheria. Fig. 65A stellt einen Schnitt durch ein Furchungsstadium dar, in dem das Ei in acht Zellen zerlegt ist. Diese acht Zellen sind in zwei Ringen zu vier Zellen angeordnet, von jedem Zellring sind im Schnitt zweie getroffen, die des oberen Ringes sind schraffiert, die des unteren punktiert. Die Zellen des oberen Zellringes nennt Hill „formative“, die des unteren „nicht formative“. Das Furchungsstadium mit acht Zellen bei Beutlern erinnert außerordentlich an das Achtzellenstadium von Amphioxus. Der Raum innerhalb der beiden Zellringe

ist weder nach oben hin noch nach unten hin abgeschlossen. Innerhalb des oberen Ringes ihn etwas überragend liegt die Dotterkugel, die zu Anfang der Furchung aus der Eizelle ausgestoßen wurde. Das Ei ist von der Zona pellucida und der Schalenhaut umgeben. Die gleichfalls vorhandene Eiweißschicht — eine solche kommt auch bei manchen Eiern höherer Säuger vor — wurde nicht dargestellt. Wenn sich nun die Zellen weiter vermehren, so schieben sich die, welche vom oberen Zellringe abstammen, an der inneren Fläche der Zona pellucida entlang gegen den oberen Pol des Eies hin und schließen dort allmählich die Eihöhle.

Ebenso tun das die Abkömmlinge des unteren Zellringes am unteren Eipol; doch gelingt es diesen erst etwas später den Abschluß der Eihöhle zu bewirken. Ist das geschehen, so haben wir ein vollkommen abgeschlossenes Bläschen vor uns, in dessen Innerem außer der Dotterkugel, die allmählich verschwindet, eine eiweißhaltige Flüssigkeit enthalten ist. (Fig. 65 B und C.) Die Grenze zwischen den Zellen, welche vom oberen Zellringe abstammen, und denen, die sich vom unteren herleiten lassen, bleibt noch längere Zeit kenntlich, sie liegt oberhalb des Äquators (Fig. 65 C).

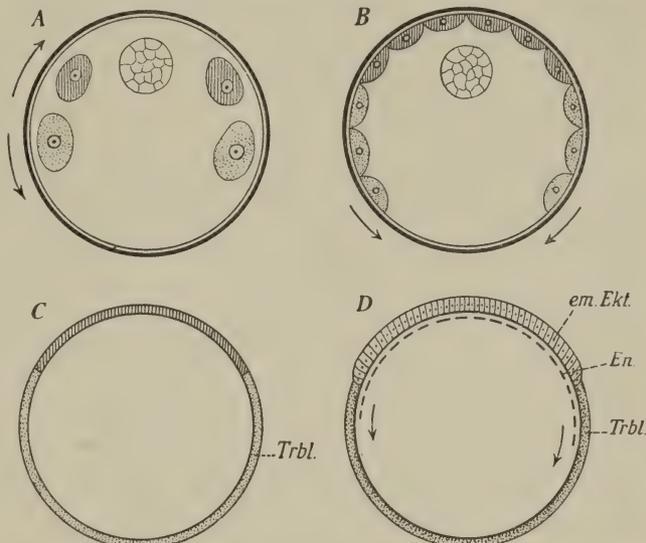


Fig. 65 A—D. Schemata für die Entwicklung der Beuteltiere (der Metatheria) em.Ekt. embryonales Ektoderm, En. Entoderm, Trbl. Trophoblast. Nach J. P. HILL. Die nähere Erklärung im Text.

Aus den Abkömmlingen des oberen Zellringes wird das Ektoderm des Embryo und das gesamte Entoderm; aus den Zellen, welche vom unteren Zellringe abstammen, entsteht der Trophoblast, d. h. die Ektodermzellen, welche später nach Schwund der Schalenhaut, des Eiweißes und der Zona pellucida der Uteruswand anliegen, um mütterliche Nährstoffe aufzunehmen und zu verarbeiten. Das Entoderm entsteht bei Beutlern durch Eiwanderung aus den Zellen des oberen Poles. Diese eingewanderten Zellen bilden bald ein zusammenhängendes Blatt, welches dann entlang der inneren Fläche des Trophoblast die Keimblase umwächst. Die Embryonalanlage wird, wie schon hervorgehoben, von den Abkömmlingen des oberen Zellringes gebildet, doch wollen wir diesen Vorgang hier nicht weiter verfolgen; er scheint sich im wesentlichen durchaus wie bei den Eutheria abzuspielen, bei denen er genauer untersucht ist.

Ektoderm.
Entoderm.
Trophoblast.

Auf den ersten Blick gestalten sich bei den verschiedenen Säugern, nachdem das Ei durch die Zellteilungsvorgänge der Furchung zu einem soliden Zellklümpchen, zu einer Morula, geworden ist, die Entwicklungsvorgänge recht ab-

weichend voneinander; doch haben die Unterschiede keine so große Bedeutung, als man zunächst glauben könnte. Das menschliche Ei, das besondere Schwierigkeiten bietet, werden wir noch für sich besprechen.

In dem sogenannten Morulastadium, also in dem Stadium, in dem das Ei eine solide, aus Zellen bestehende Kugel bildet, unterscheidet sich die äußerste Zellschicht gegen die im Innern gelegenen Zellen durch ihr besonderes Aussehen (Fig. 66A 1—4). Wir wollen dabei unerörtert lassen, ob diese äußerste Schicht der Morula durch Umwachsung der im Innern gelegenen Zellen, durch Epibolie, in ihre Lage kommt oder nicht. Jedenfalls hat sie mit der späteren Anlage des Embryo nichts zu tun; sie bildet einen Trophoblast, wie er aus dem unteren Zellringe des achtzelligen Beuteltiereies hervorging, und ist diesem zu vergleichen.

Zwischen der inneren Zellmasse und dem Trophoblast erscheint von einem gewissen Zeitpunkt an eine eiweißhaltige Flüssigkeit. Diese drängt die äußeren Zellen, den Trophoblast, von der inneren Zellmasse immer weiter ab, und nur an dem einen Pol bleibt die innere Zellmasse mit dem Trophoblast in Verbindung. Meist wächst zu dieser Zeit das Ei ziemlich schnell (Fig. 66B 1—4). Von nun an treten Verschiedenheiten ein. Bei einigen Säugern, so z. B. bei Igel und Fledermäusen, höhlt sich die innere Zellmasse aus, und von ihr spaltet sich an ihrem freien Pol die innere Keimschicht, das Entoderm, ab (Fig. 66C 1, 2 und 4). Das Entoderm umwächst nun das Ei an der Innenfläche des Trophoblast entlang (Fig. 66 D₁—D₄); bei einzelnen Tieren ist diese Umwachsung außerordentlich frühzeitig vollendet, bei anderen kommt es überhaupt nicht zu einer völligen Umwachsung. Das ist nebensächlich und in den Schematen ist deshalb kein Wert darauf gelegt worden. Aus der unteren Wand des in der inneren Zellmasse entstandenen Hohlraumes bildet sich der Embryonalschild, und auf diesem entsteht ein Primitivknoten, aus dem Mesoderm hervorzuechert und sich zwischen die beiden primären Keimblätter einschiebt. Aus dem Primitivknoten wird dann ein richtiger Primitivstreifen (Fig. 66 E₁), der zeitweise den größten Teil des Keimschildes durchsetzt. Er bildet sich in derselben Weise um, wie wir das für die Vögel genauer besprochen haben. In Fig. 66 E₁ sehen wir diesen Primitivstreifen quer zu seiner Längsachse getroffen. Das Mesoderm wächst peripherwärts und spaltet sich außerhalb der Embryonalanlage in ein parietales und ein viscerales Blatt. Der so entstandene Spalt ist das außerembryonale Coelom. Der Hohlraum innerhalb der inneren Zellmasse geht unmittelbar in die Amnionhöhle über und, indem sich das Mesoderm allmählich auch zwischen den Trophoblast und die seitliche und obere Wand der an der inneren Zellmasse entstandenen Höhlung einschiebt, kommt es zu der Ausbildung eines typischen Amnion (Fig. 66 F₁).

Bei anderen Säugern, z. B. dem Schwein, dem Schaf, dem Reh, öffnet sich die in der inneren Zellmasse entstandene Höhle nach außen (Fig. 66 D₂). Die Einbuchtung gleicht sich aus, und der Embryonalschild, der sich nun bildet, liegt also auf der Oberfläche des Eies; in ihm entsteht erst ein Primitivknoten, dann ein Primitivstreifen, von dem Mesoderm auswuchert (Fig. 66 E₂). Um den

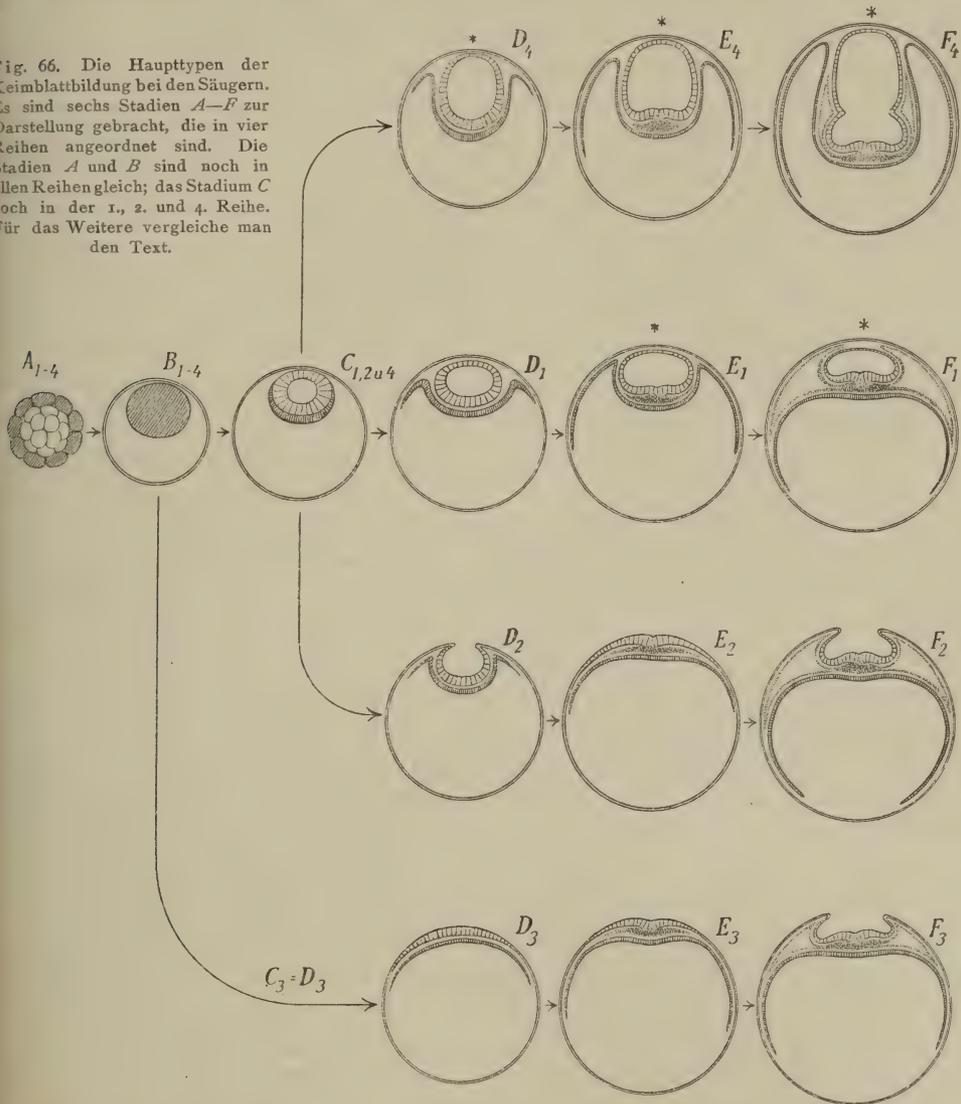
Embryonalschild.
Primitivknoten.

Primitivstreifen.

Amnion.

Embryonalschild erheben sich nun in ähnlicher Weise, wie wir das bei den Vögeln gesehen haben, die Amnionfalten (Fig. 66 F₂) und schließen sich später zur Amnionhöhle. Inzwischen ist, wie das auch Fig. 66 F₂ zeigt, das Mesoderm

Fig. 66. Die Haupttypen der Keimblattbildung bei den Säugern. Es sind sechs Stadien A—F zur Darstellung gebracht, die in vier Reihen angeordnet sind. Die Stadien A und B sind noch in allen Reihen gleich; das Stadium C noch in der 1., 2. und 4. Reihe. Für das Weitere vergleiche man den Text.



peripherwärts gewachsen und hat sich in ein parietales und viscerales Blatt gespalten, die beide das außerembryonale Coelom begrenzen.

Wieder einen anderen Typus bieten manche Raubtiere dar. Er zweigt bei einem Verhalten, wie es die Fig. 66 B (1—4) zeigt, ab. Hier liegen die Zellen der Embryonalanlage sehr früh frei an der Oberfläche des Eies, und an der Oberfläche des Eies bildet sich auch der Embryonalschild (Fig. 66 C₃ und D₃). Auf diesem Keimschild entsteht ein Primitivknoten mit der typischen Mesodermwucherung, und aus dem Primitivknoten entwickelt sich dann entspre-

chend wie bei den anderen Säugern und den Vögeln ein Primitivstreifen (Fig. 66 E₃). Das Mesoderm wächst peripherwärts; außerhalb des Embryonschildes entsteht in ihm das außerembryonale Coelom. Die Amnionfalten erheben sich rings um den Embryonschild und schließen sich später zur Amnionhöhle. Die Fig. 66 F₃ zeigt diese Vorgänge, die Amnionfalten sind noch nicht geschlossen. Als eine Abart dieses Typus können wir vielleicht ein Verhalten betrachten, wie es bei dem so vielfach untersuchten Kaninchen vorkommt; ich habe es nicht weiter durch Schemata verdeutlicht. Auch beim Kaninchen entsteht in der inneren Zellmasse kein Hohlraum und die Zellen der zukünftigen Zellmasse breiten sich aus; sie berühren aber dabei zunächst noch nicht wirklich die Oberfläche, sondern werden in dem der Fig. 66 C₃ entsprechenden Stadium noch von einer ganz dünnen Schicht von Trophoblastzellen überlagert. Man hat diese nach ihrem Entdecker die Raubersche Deckschicht genannt, und sie hat zeitweise eine große Verwirrung in der Keimblattlehre hervorgerufen. Die Zellen der Rauberschen Deckschicht verschwinden nach kurzer Zeit, und dann verhält sich das Ei des Kaninchens durchaus entsprechend den Schematen, die in den Fig. 66 D₃ und F₃ gegeben sind.

Aber auch einen anderen Weg kann die Entwicklung der Säugetiere noch einschlagen. Er schließt an das in Fig. 66 B 1—4 wiedergegebene Schema an und ist in den Fig. 66 D₄—F₄ dargestellt. Es scheint dieser Typus der Entwicklung besonders bei Eiern vorzukommen, die früh mit der Uterusschleimhaut verwachsen oder sich gar in sie einfressen und dadurch in der Möglichkeit beschränkt werden sich auszudehnen. Die innere Zellmasse mit der in ihr enthaltenen Höhle wächst bei solchen Eiern gegen das Innere vor (Fig. 66 D₄), und nun vollziehen sich tief im Inneren des Eies die Bildung des Keimschildes, des Primitivknotens (Fig. 66 E₄), des Primitivstreifens, des außerembryonalen Coeloms und des Amnion. Die äußeren Schichten der Eiwand, in die eingestülpt wir diesen Embryonalzapfen finden, bestehen aus Ektoderm (Trophoblast) und in größerer oder geringerer Ausdehnung aus Entoderm. Da diese Schichten außerordentlich dünn sind, hat man sie früher übersehen und den eingestülpten Embryonalzapfen für das ganze Ei gehalten. Da fand man dann die Keimblätter in umgekehrter Reihenfolge, wie man sie erwartete; zu äußerst das Entoderm, dann das Mesoderm und zu Innerst das Ektoderm und wurde an der ganzen Keimblattlehre irre. Man sprach von einer Umkehr der Keimblätter. Man kann sie noch weiter ins Extrem getrieben finden, wie es in den Schematen wiedergegeben ist, so beim Meerschweinchen; doch liegen im Prinzip die gleichen Verhältnisse vor. Wie sehr die Entwicklung in den Eiern mit sogenannter Umkehr der Keimblätter in allem wesentlichen der Entwicklung der anderen Säugetiereier entspricht, macht man sich am leichtesten klar, wenn man sich die in der inneren Zellmasse entstandene Höhle in den Fig. 66 D₄, E₄ und F₄ am oberen Pol an der mit einem Stern bezeichneten Stelle geöffnet und nun die Einstülpung des Eies ausgeglichen denkt.

Sog. Umkehr der Keimblätter.

Vergleich des Primitivstreifenstadiums der

Schon aus den Betrachtungen, welche wir eben angestellt haben, ergibt es sich, daß die Entwicklungsvorgänge von dem Abschluß der Furchung bis zur

Anlage des Primitivstreifens sich sehr wohl mit denen bei Vögeln und Reptilien vergleichen, ja von ihnen durch die Annahme von Dotterschwund ableiten lassen. Das gleiche gilt für die an das Primitivstreifenstadium sich anschließende Entwicklung. Der Primitivstreifen bildet sich bei Säugern in ganz entsprechender Weise zurück wie bei den Vögeln. An seinem vorderen Ende kann auch ein *Canalis neurentericus* zur Ausbildung kommen, so geschieht das selbst noch beim Menschen. An seinem hinteren Ende, das sich bei den Vögeln auf die ventrale Seite des Körpers herumschlägt, wird eine Kloakenmembran sogar früher deutlich als bei den Vögeln. Man spricht hier vielfach von einer Kloakenmembran, nicht von einer Aftermembran, denn bei den Säugern legt sich zunächst eine Kloake an, in die sowohl die Harnblase und die Geschlechtsgänge als der Enddarm einmündet. Diese Kloake wird dann sekundär aufgeteilt, und damit zerfällt die Kloakenmembran in die Verschlußmembran des *Sinus urogenitalis*, in den Harnblase und Geschlechtsgänge einmünden, und in die definitive Aftermembran. Doch da man von einem Kloakenafter spricht, ist die Bezeichnung Aftermembran auch für die ursprüngliche Bildung im gleichen Sinne zulässig, wie sie für die Sauropsiden gebraucht wird.

Säuger mit dem
der Sauropsiden

Auch die Abhebung der eigentlichen Embryonalanlage geschieht gerade so wie bei den Vögeln und Reptilien, und ebenso legt sich auch eine Rumpfschwanzknospe an.

Die Entwicklung des Nervensystems, die Gliederung des Mesoderms und seine weiteren Umbildungen lassen sich vielfach bis ins Einzelne mit den entsprechenden Vorgängen bei den Sauropsiden, ja bei den niederen Vertebraten vergleichen. Besonders hervorgehoben sei, daß bei Säugern, Vögeln und Reptilien wie bei den Amphibien und Fischen Kiementaschen und Kiemenfurchen auftreten, wenn diese auch nicht immer ineinander durchzubringen brauchen. Kiemenbogen, außen abgegrenzt durch Kiemenfurchen, innen durch Kiementaschen, kommen also allen Wirbeltieren zu.

Die Abweichungen, welche die Entwicklung der Säuger von der der Sauropsiden zeigt, erklären sich außer durch den Dotterschwund, auf den bereits hingewiesen wurde, durch die innigen Beziehungen, welche das Ei der Säuger früher oder später zu dem mütterlichen Organismus gewinnt, und zwar erklären sich auch die vielfachen Unterschiede in den frühen Stadien der Säugetierentwicklung wohl meist durch die besondere Art und Weise und die Zeit, von der an das Ei der Mutter die Nahrung entnimmt. Ich kann hier nur darauf hindeuten, daß die Verbindung mit dem mütterlichen Organismus zum Zwecke der Nahrungsentnahme in sehr mannigfacher Weise geschehen kann. So ist gerade das Verhalten des Dottersacks und der Allantois bei den verschiedenen Säugern sehr verschieden. Allgemein ergibt sich ein Unterschied gegenüber den Sauropsiden; während bei diesen zur Zeit des Ausschlüpfens nur das Amnion und die Allantois abgeworfen werden, der Dottersack aber in den Körper aufgenommen wird, geht bei den Säugern auch der Dottersack bei der Geburt zu-

Beziehungen des
Säugereies zum
mütterlichen
Organismus.

Dottersack.

Mensch.

Wenden wir uns jetzt zur Entwicklungsgeschichte des Menschen, so müssen wir zunächst hervorheben, daß die ersten Stadien der Entwicklung beim Menschen noch durchaus unbekannt sind. Wenn man auch in den letzten Jahren einige sehr kleine menschliche Eier aufgefunden und sorgfältig bearbeitet hat, so waren in diesen jüngsten Eiern, deren Alter von der Befruchtung gerechnet man wohl auf 12—15 Tage schätzen darf, bereits alle drei Keimblätter angelegt. Besonders auffällig ist dabei sowohl die Kleinheit der Eier und Embryonalanlagen, als das Vorhandensein des Mesoderms trotz des Fehlens eines Primitivknotens oder Primitivstreifens. Die Maße der beiden kleinsten menschlichen Eier werden zu 1,95 : 0,95 : 1,10 und zu 2,4 : 1,8 mm angegeben, die Längen der Embryonalanlagen zu etwa 0,15 und 0,19 mm. Das Mesoderm muß

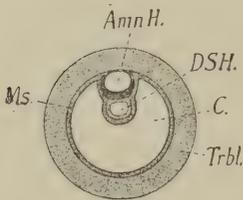


Fig. 67. Schematischer Durchschnitt durch ein junges menschliches Ei. *AmnH.* Amnionhöhle, *C.* außerembryonales Coelom, *DSH.* Dottersackhöhle, *Ms.* Mesoderm, *Trbl.* Trophoblast.

Nach KEIBEL, vgl. KEIBEL u. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

in diesen Eiern also unabhängig von einer Primitivknoten- und Primitivstreifenbildung entstanden sein, und doch finden wir bei etwas älteren Eiern nicht nur einen sehr gut entwickelten Primitivstreifen vor, sondern dieser Primitivstreifen verhält sich auch genau so zum Ektoderm und Mesoderm, wie bei anderen Säugern und den Vögeln. Fig. 67 gibt einen schematischen Durchschnitt, an dem man sich den Aufbau der jüngsten, bis dahin beobachteten menschlichen Eier klar machen kann. Die äußerste Schicht des kleinen Eibläschens ist der verhältnismäßig sehr dicke Trophoblast (*Trbl.*), den wir als eine ektodermatische Bildung ansprechen dürfen. Von dem oberen Pol dieser Trophoblasthülle ragt der Embryonalzapfen in eine Höhle hinein, welche das Innere des Eies einnimmt. Gegen diese Höhle zu ist der Trophoblast von einer Zellschicht umzogen, welche als Mesoderm (*Ms.*) zu betrachten ist. Diese Zellschicht setzt sich auf den Embryonalzapfen fort. Im Embryonalzapfen selbst haben wir zwei Höhlungen. Die oben gelegene ist als Amnionhöhle (*AmnH.*), die unten gelegene als Dottersackhöhle (*DSH.*) aufzufassen. Die Amnionhöhle ist von Ektoderm ausgekleidet, der Dottersack, der auch noch die ganze Anlage des Darms enthält, von Entoderm. Zwischen Amnionhöhle und Dottersack liegt die Embryonalanlage. Wir können jetzt auch noch das Mesoderm genauer deuten; soweit es den Trophoblast innen auskleidet und das Ektoderm der Amnionwand überzieht, ist es als parietales Blatt des Mesoderms aufzufassen, so weit es den Dottersack umgibt als viscerales Blatt. Der Hohlraum innerhalb des Mesoblast ist das außerembryonale Coelom (*C.*). In den allerjüngsten Stadien wird es noch von locker angeordneten Zellsträngen durchzogen, die in unserem Schema nicht zur Darstellung gebracht sind. Man kann so schließen, daß dies außerembryonale Coelom durch Spaltbildung entsteht. Eier des eben besprochenen Stadiums liegen schon innerhalb der Uterusschleimhaut. In diese sind sie offenbar aktiv eingewandert, ja sie haben sich sozusagen eingefressen. Man kann dies, von Analogien bei anderen Säugern abgesehen, schon daraus schließen, daß zweifellos von nun an der Trophoblast dieses Einfressen in das mütter-

liche Gewebe weiter vollzieht. Er rückt dabei gegen die Drüsen und die Blutgefäße der mütterlichen Schleimhaut vor und eröffnet dieselben. Aus den mütterlichen Gefäßen ergießt sich nun Blut in das Lacunensystem, welches sich inzwischen im Trophoblast ausgebildet hat. Das mütterliche Blut wird hier zunächst zum Teil vielleicht direkt als Nahrung verwandt — Analogien dazu finden wir bei vielen Säugern —; allmählich aber bildet sich in dem Lacunensystem des Trophoblast eine geregelte Zirkulation aus; das zirkulierende Blut dient dann als Nahrungs- und Sauerstoffträger und führt zugleich die Abbauprodukte des Eies fort. In die Trophoblastbalken wächst nun parietales Mesoderm hinein. Dies Einwachsen geschieht so, daß die einwachsenden Mesodermbalken sich nicht netzförmig miteinander verbinden, wie das ursprünglich die das Lacunensystem durchsetzenden Trophoblastbalken tun, sondern daß sie verzweigte Bäumchen bilden. So kommen die Chorionzotten zustande. Die Räume zwischen den Chorionzotten, in denen mütterliches Blut kreist, nennt man nun intervillöse Räume. Ursprünglich ist (Fig. 68) das ganze Ei von Zotten umgeben, und in diesen Zotten kommen bald embryonale Gefäße zur Ausbildung, in denen dann das Blut des Embryo kreist. Mütterlicher und foetaler Kreislauf bleiben stets geschieden. Später bildet sich der größte Teil der Chorionzotten zurück; nur an einer Stelle, normalerweise dort, wo das Ei der Uteruswand zugewendet ist, kommen sie zu mächtigster Ausbildung und lassen die Placenta entstehen.

Für die weitere Entwicklung des menschlichen Embryonalgebildes seien nun zunächst noch in Fig. 69 und 71 ein paar schematische Medianschnitte gegeben, die durch einige Bilder der entsprechenden Embryonalanlage (Fig. 70 und 72) ergänzt werden. Auf Fig. 69 sehen wir den Embryonalschild noch zur Hälfte etwa vom Primitivstreifen durchzogen, an dessen vorderem Ende ein Canalis neurentericus (*Can. n.*), an dessen hinterem die Anlage einer After- oder Kloakenmembran (*Af.*) kenntlich ist. Auf dem vor dem Primitivstreifen gelegenen Teile des Embryonalschildes sind, wie das die Fig. 70 A und B zeigen, bereits niedrige Medullarwülste vorhanden, welche eine flache Medullarrinne zwischen sich lassen. Der Kopffortsatz ist als Chordaanlage (*Ch.*) in das Entoderm eingeschaltet. In dem den Dottersack einhüllenden visceralen Mesoderm finden wir die Anlagen von Blut und Blutgefäßen. Die Oberfläche des Dottersackes erscheint dadurch höckerig, wie das auch in Fig. 70 A zur Darstellung gekommen ist. Das Embryonalgebilde ist durch einen mit dem hinteren Teil des Amnion verbundenen Mesoderm-

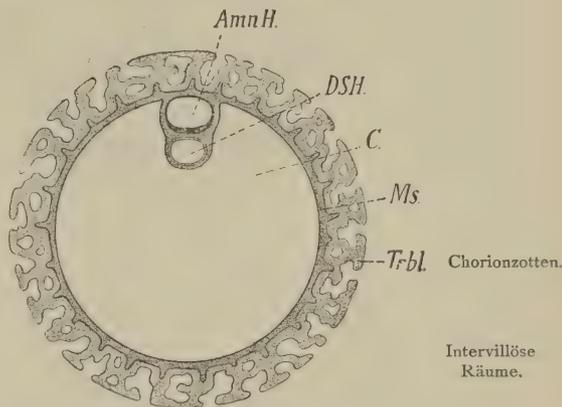


Fig. 68. Schematischer Durchschnitt durch ein menschliches Ei mit noch unverzweigten mesodermalen Chorionzotten. *AmnH.* Amnionhöhle, *C.* äußeres embryonales Coelom, *DSH.* Dottersackhöhle, *Ms.* Mesoderm, *Trbl.* Trophoblast. Nach KEIBEL, vgl. KEIBEL u. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Placenta.

Canalis
neurentericus.

Chorda.

Dottersack

strang mit dem Chorion, der mit Zotten bedeckten serösen Hülle, verbunden. In diesen Strang, den „Bauchstiel“, hinein hat sich vom Entoderm aus ein enger Kanal entwickelt, der mit einer kleinen Erweiterung endet. Dieser Kanal stellt die entodermale Allantois (*All.*) des Menschen, ein durchaus rudimentäres Gebilde, dar. Eine freie bläschenförmige Allantois besitzt der Mensch nicht. Fig. 70 A zeigt den Embryonalschild von oben; das Amnion ist an seiner Wurzel abgeschnitten; der Bauchstiel ist quer durchgeschnitten und zeigt in seinem Inneren den Allantoisgang; im Hintergrunde erkennt man den Dottersack. Fig. 70 B gibt die gleiche Embryonalanlage von links und hinten her wieder. Hier ist nicht nur das Amnion, sondern auch der Dottersack an seiner Wurzel entfernt; dagegen ist der Bauchstiel und

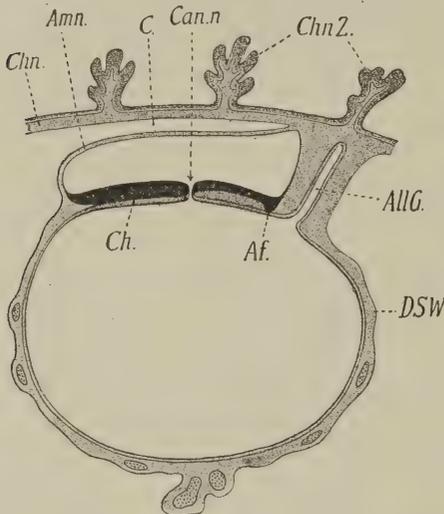


Fig. 69. Medianer Sagittalschnitt durch ein menschliches Embryonalgebilde; auch der Teil des Chorion, an dem das Embryonalgebilde durch den sogenannten Haft- oder Bauchstiel befestigt ist, wurde dargestellt. *Af.* Aftermembran (Kloakenmembran), *AllG.* Allantoisgang, *Amn.* Amnion, *C.* außerembryonales Coelom, *Can.n.* Canalis neurentericus, *Ch.* Chorda dorsalis, *Chn.* Chorion, *ChnZ.* Chorionzotten, *DSW.* Dottersackwand. Zwischen *Can.n.* u. *Af.* liegt der Primitivstreifen. Nach KEIBEL, vgl. KEIBEL u. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

im Inneren den Allantoisgang; im Hintergrunde erkennt man den Dottersack. Fig. 70 B gibt die gleiche Embryonalanlage von links und hinten her wieder. Hier ist nicht nur das Amnion, sondern auch der Dottersack an seiner Wurzel entfernt; dagegen ist der Bauchstiel und

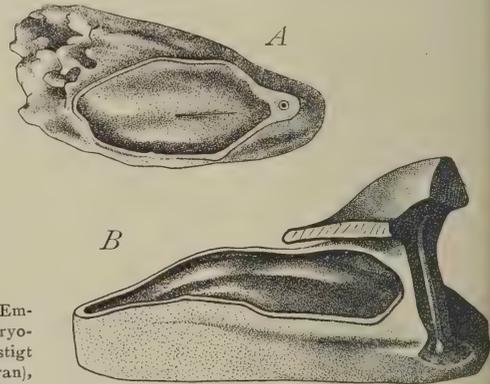


Fig. 70 A u. B. Modelle einer menschlichen Embryonalanlage im Primitivstreifenstadium, *A* von der Rückenseite, *B* von der linken Seite. Nach KEIBEL und ELZE. Aus KEIBEL und MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

der Teil des Chorion, an welchem er inseriert, erhalten. Im Bauchstiel ist der Allantoisgang freigelegt.

Die Fig. 71 und 72 stellen die Verhältnisse eines etwas älteren Embryo dar, eines Embryo, der seinerzeit vom Grafen Spee beschrieben wurde und in der Entwicklungsgeschichte des Menschen eine große Rolle gespielt hat. In Fig. 72 ist der Embryo von oben gesehen; das Amnion ist eröffnet und an seiner Wurzel abgetragen. Der Primitivstreifen nimmt nur noch einen kleinen Teil des Embryonalgebildes ein, sein hinteres Ende ist abgebogen und im Begriff sich nach der ventralen Seite hin umzuschlagen. Auf dem Primitivstreifen ist eine sehr deutlich ausgesprochene Primitivrinne entwickelt; an seinem vorderen Ende findet sich ein Canalis neurentericus. Die Medullarwülste haben sich nun stärker erhoben, und die Medullarrinne ist deutlicher geworden. Die Medullarwülste umfassen das vordere Ende des Primitivstreifens mit dem Canalis neurentericus. Unter dem Embryo liegt der Dottersack, dessen Oberfläche durch die Anlagen des Blutes und der Gefäße höckerig erscheint. Das hintere Ende des Embryo wird

Primitivstreifen.

durch den Bauchstiel mit dem Chorion verbunden. Dem Gesagten braucht für die Erklärung des medianen Sagittalschnittes (Fig. 71) nichts hinzugefügt zu werden.

Die weitere Entwicklung verläuft beim Menschen im Prinzip durchaus wie bei den anderen Säugern und Wirbeltieren. Fig. 73 zeigt wie der Embryo

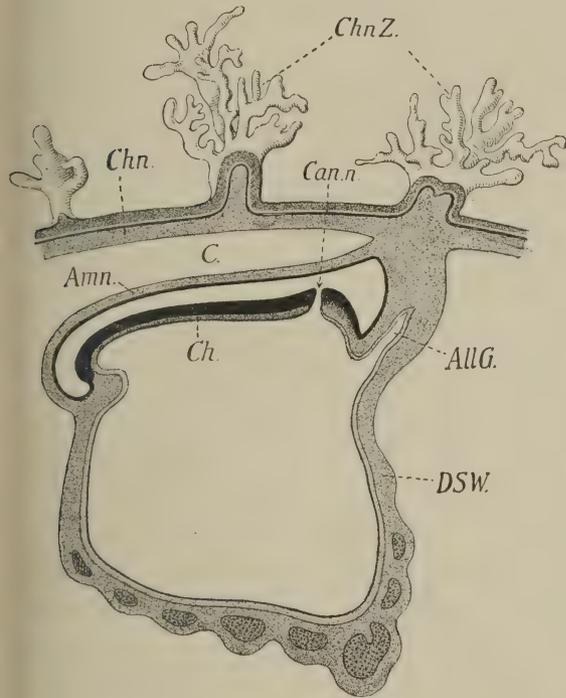


Fig. 71. Medianer Sagittalschnitt durch einen jungen menschlichen Embryo mit sich ventralwärts umschlagenden Primitivstreifen. Auch das Amnion, der Bauchstiel und ein kleiner Teil des Chorion mit drei Zottenbäumchen ist dargestellt. *AllG.* Allantoisgang, *Amn.* Amnion, *C.* außerembryonales Coelom, *Can.n.* Canalis neurentericus, *Ch.* Chorda dorsalis, *Chn.* Chorion, *ChnZ.* Chorionzotten, *DSW.* Dottersackwand. Vgl. KEIBEL und MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

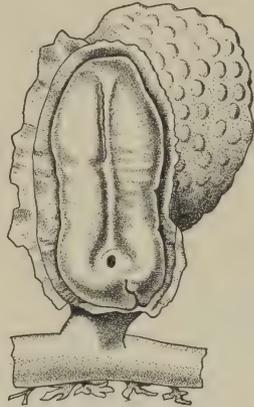


Fig. 72. Menschlicher Embryo von der dorsalen Seite gesehen. Die Figur 71 stellt einen medianen Sagittalschnitt durch diesen Embryo dar. Nach Graf SPEE. Aus KEIBEL u. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

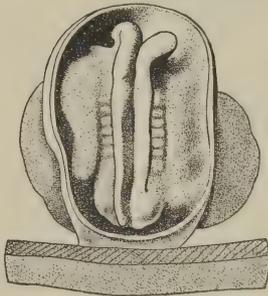


Fig. 73. Menschlicher Embryo, der sich vom Dottersack abzuheben beginnt, von der dorsalen Seite. Nach KEIBEL und ELZE. Aus KEIBEL u. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

sich vom Dottersacke abzuheben beginnt. Das Amnion ist nahe an seiner Wurzel durchgeschnitten, man sieht von oben auf den Embryo. Die Medullar-
rinne ist tief, aber noch durchweg offen. Am caudalen Ende umgreifen die
Medullarwülste das vordere Ende des Primitivstreifens mit dem Canalis neu-
rentericus. Zu jeder Seite der Medullaranlage sind 5—6 Ursegmente kenntlich.
Die drei vordersten dieser Ursegmentpaare gehören noch dem Kopf an.
Es ergibt sich demnach, daß das, was hier bei diesem Embryo angelegt ist,
im wesentlichen dem Kopf und dem obersten Teil des Halses entspricht;
diesem Gebiet gehört auch das Herz ursprünglich an. In dem kurzen hinteren
Ende mit der sich eben ausbildenden Rumpfschwanzknospe liegt noch das Ma-

terial für den ganzen übrigen Körper. Mit dem Chorion ist der Embryo durch einen kurzen Bauchstiel verbunden.

Ein viel älteres Stadium zeigt die Fig. 74. Ich gebe sie hier noch, um das Vorkommen der Kiemenbogen und eines Schwänzchens beim menschlichen Embryo zu demonstrieren. Der Bauchstiel des Embryo, der sich zum Nabelstrang umzugestalten beginnt, ist kurz abgeschnitten, seine Schnittfläche ist uns zu-gekehrt. Der Embryo ist nicht nur stark zusammengekrümmt, sondern auch spiralg gedreht. Am vorderen Ende des Kopfes wird das Riechfeld deutlich, die Hauptanlage des Riechorganes, dahinter das Auge. Dann kommt die Reihe der Kiemenbogen. Sie und der vordere Teil des Kopfes liegen dem mächtigen Herzwulst auf. Die Extremitäten sind stummelförmige Platten; der Schwanz klemmt sich zwischen Herzwulst und Bauchstiel.

Affen.

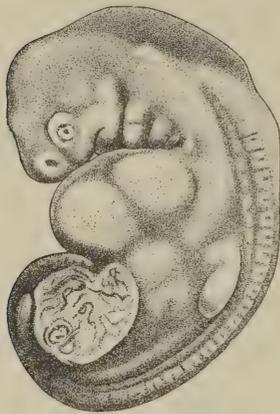


Fig. 74. Menschlicher Embryo aus der vierten Woche von der linken Seite. Nach KEIBEL und ELZE. Aus KEIBEL und MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

An dieser Stelle ist es auch wohl am Platze etwas über die Entwicklung der Affen zu sagen, die in der letzten Zeit vor allem auf Grund des von Selenka und Hubrecht zusammengebrachten Materials durch die Untersuchungen Selenkas und anderer in den Grundzügen klar gelegt ist. Es ist bekannt, wie heftig über die Ähnlichkeit und Unähnlichkeit von Affen- und Menschenembryonen vor breitester Öffentlichkeit gestritten wurde. Es geschah das, weil man diese Ähnlichkeit als einen Beweis für die Verwandtschaft von Mensch und Affen verwerten wollte. Wir werden später noch erörtern, inwiefern Übereinstimmung in der Entwicklung auf gemeinsame Abstammung hin-

deutet; doch sei schon hier hervorgehoben, daß die nahe morphologische Verwandtschaft zwischen Affen, besonders anthropoiden Affen, und Mensch wohl kaum mehr Gegenstand der Diskussion zu sein braucht, und für diese Verwandtschaft bringt auch die Entwicklungsgeschichte zahlreiche Belege bei. Von den ersten Entwicklungsvorgängen, von der Furchung, ist bei den Affen nur ein Stadium bekannt. Hubrecht fand etwa in der Mitte des Eileiters eines *Macacus nemestrinus* ein aus vier Zellen bestehendes Ei.

Vergleich
der Entwicklung
aller
Wirbeltiere.

Wir haben nun die erste Anlage des Wirbeltierleibes bei den Vertretern der Hauptklassen der Wirbeltiere kennen gelernt. Wir haben gesehen, wie auf scheinbar recht abweichenden Wegen sich bei allen Wirbeltieren ein Stadium herausbildet, das bis in Einzelheiten hinein bei den verschiedenen Wirbeltieren zu vergleichen ist. In diesem Stadium hat der Körper der Wirbeltiere einen verhältnismäßig einfachen Aufbau. Sein Achsenskelett ist die Chorda dorsalis. Dorsal von der Chorda liegt die Anlage des Nervensystems, das Medullarrohr, ventral der Darm. Rechts und links von dem Medullarrohr finden wir die Ursegmente mit ihren Ursegmenthöhlen. Noch weiter lateral bzw. ventral liegt das parietale und das viscerele ungegliederte Mesoderm; das viscerele überkleidet das Entoderm des Darms bzw. des Dottersackes; das parietale folgt

der aus dem Ektoderm abstammenden primitiven Epidermis. Zwischen parietalem und visceralem Mesoderm liegt die Leibeshöhle, das Coelom, das zunächst noch mit den Urwirbelhöhlen in Zusammenhang steht. Peripherwärts andererseits steht das Coelom bei den Tieren, welche einen großen Dotter haben, und bei den Säugetieren, mit der außerembryonalen Leibeshöhle in Verbindung.

Die hier als Fig. 75 A—E wiedergegebenen Schemata veranschaulichen die wesentlichsten Typen: A den Amphioxus, B die Amphibien, C die Selachier, D die Sauropsiden und E die Säuger. In den Schematen C und D ist dabei nur

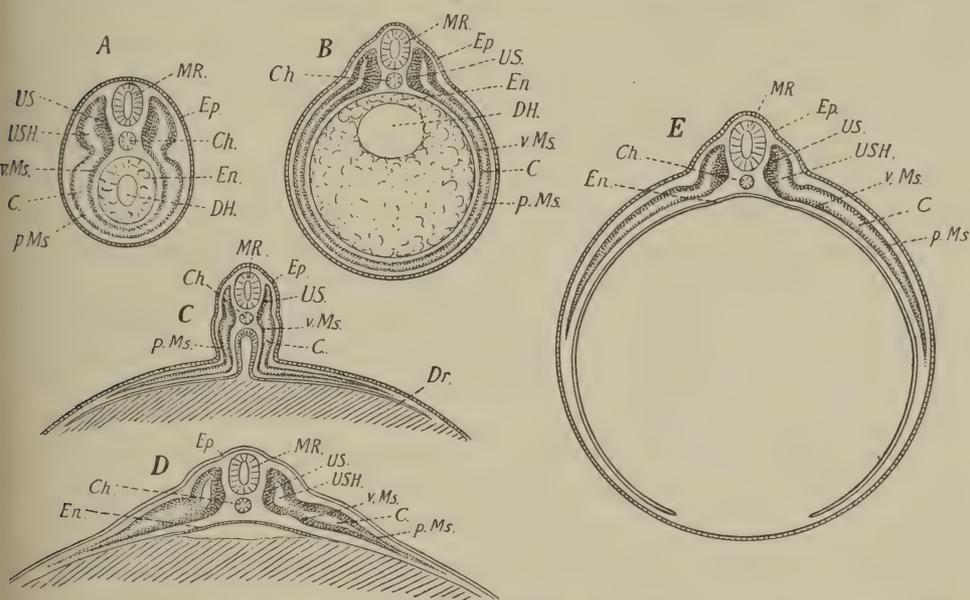


Fig. 75 A—E. Querschnitte durch Embryonen bei den Haupttypen der Wirbeltiere. Bei Sauropsiden und Säugern ist von Amnion und Allantois abgesehen, um die Übereinstimmung im Grundplan besser hervortreten zu lassen. Bei den Selachiern und Sauropsiden ist nur ein Teil des Dotters dargestellt. Die Schemata stellen dar: A den Typus des Amphioxus, B den der Amphibien, C den der Selachier, D den der Sauropsiden und E den der Säuger. C. Coelom, Ch. Chorda dorsalis, DH. Darmhöhle, Dr. Dotter, En. Entoderm, Ep. primitive Epidermis (Ektoderm nach Ausschaltung der Anlage des Nervensystems), MR. Medullarrohr, p.Ms. parietales Blatt des Mesoderm, US. Ursegment, USH. Ursegmenthöhle, v.Ms. viscerales Blatt des Mesoderm.

der obere Teil des Dotters dargestellt, sowohl in D wie in E ist die Bildung des Amnion der serösen Hülle und der Allantois vernachlässigt. Von diesem Stadium an verläuft nun die Entwicklung bei allen Wirbeltieren im Prinzip durchaus gleichartig. Die homologen Organe entstehen aus dem gleichen Keimblatt und in entsprechender Weise. Wenn sich scheinbar Abweichungen finden, so lassen sie sich durch den Dotterreichtum oder durch zeitliche Verschiebungen leicht erklären.

So ist es denn gewiß gerechtfertigt auch die ersten Stadien und die Vorgänge, welche sich bei ihrer Entwicklung abspielen, miteinander zu vergleichen und in Zusammenhang zu bringen. Es ist das von Ray-Lancaster und Häckel durch die Gastraeatheorie und von Oskar und Richard Hertwig durch die Coelomtheorie geschehen, und beide Theorien haben außerordentlich anregend auf das Studium der Wirbeltierentwicklung gewirkt. Doch führten

Gastraeatheorie.
Coelomtheorie.

sie gerade bei Wirbeltieren auch zu Einseitigkeiten, indem sie dazu verleitet, daß man die sämtlichen, grundlegenden Vorgänge der Wirbeltierentwicklung in das Schema der Amphioxusentwicklung zu pressen versuchte. Überall sollte die Bildung des Entoderms auf Invagination zurückgeführt werden, und überall sollten auch Chorda und Mesoderm durch irgendwelche Abfaltungsprozesse vom Entoderm aus gebildet werden. Nun finden wir aber die Bildung des Entoderms und die des Mesoderms und des Coeloms bei den Wirbeltieren durchaus nicht immer in der Verknüpfung wie beim Amphioxus, und man darf weiter nicht vergessen, daß doch die Gastrulation ein Vorgang ist, der bei allen vielzelligen Tieren vorkommt. Man sollte deshalb in seine Definition weder seine Beziehungen zur Mesoderm- und Chordabildung noch auch den Vorgang der Invagination aufnehmen. Bei den Wirbellosen haben wir ja keine Chorda, und das Mesoderm bzw. Mesenchym verhält sich bei ihnen durchaus anders als bei den Wirbeltieren. Ferner finden wir bei den Wirbellosen, daß das Entoderm sich vielfach nicht durch Invagination bildet. Es kann hier auch entstehen durch Abspaltung, Delamination, durch Einwanderung von Zellen, Immigration und durch Umwachsung, Epibolie, durch einen Vorgang, bei dem die Ektodermzellen die Entodermzellen umwachsen. Merkwürdig ist dabei, daß die Gastrulation sogar bei nahe verwandten Tieren bald in der einen, bald in der anderen dieser Formen vor sich gehen kann.

Die
Gastrulation.

Definition der
Gastrulation.

Mit Berücksichtigung dieser Tatsachen definiere ich Gastrulation als den Vorgang, durch welchen sich die Zellen des Keimes vielzelliger Tiere in eine äußere und eine innere beziehungsweise eine obere und eine untere Zellschicht, in Ektoderm und Entoderm sondern. Das Material für Mesoderm und Chorda kann dabei bald der oberen, bald der unteren Keimschicht zugeteilt werden, oder teilweise in der einen, teilweise in der anderen enthalten sein. Es sind daher die obere und die untere Keimschicht oder, wenn man es in diesem Sinne brauchen will, Ektoderm und Entoderm, in der Reihe der Wirbeltiere nicht miteinander zu homologisieren. Wir haben die Bildung des Mesoderms und der Chorda als einen ursprünglich von der Gastrulation selbständigen Vorgang aufzufassen, der durch zeitliche Verschiebungen mit dem Gastrulationsvorgang in mehr oder weniger enge Beziehung trat. Erst nach Bildung von Chorda und Mesoderm haben wir in der äußeren und der inneren Keimschicht, die wir nun als definitives Ektoderm und definitives Entoderm bezeichnen können, streng vergleichbare Bildungen vor uns. Die Frage also, ob die Chorda und das Mesoderm von dem äußeren oder dem inneren Keimblatte abstamme, eine Frage, welche die embryologische Forschung lange Jahre beschäftigt hat, und die in der widersprechendsten Weise beantwortet wurde, durfte eigentlich in der Weise, wie es geschah, gar nicht gestellt werden. Wenn wir nun an das Besprochene zurückdenken, so sehen wir, daß bei den Wirbeltieren der Gastrulationsprozeß sich durch Invagination (Amphioxus, Selachier), durch Invagination verbunden mit Delamination (Amphibien), durch Delamination (Sauropsiden

und höhere Säuger) und durch Immigration (Beuteltiere) vollziehen kann. Zur Darmhöhlenbildung kann bei den Amphibien noch ein Teil der Furchungshöhle mit verwendet werden. Bei den Sauropsiden und den Säugern entsteht die Darmhöhle aus der subgerminalen Höhle. Die Chorda und das Mesoderm entsteht bei Amphioxus durch die bekannten Abfaltungsprozesse von dem inneren Blatte des zweischichtigen Keimes, das noch nicht das definitive Entoderm ist. Es ist hier bei der Invagination, bei der das definitive Entoderm in das Innere des Eies gelangt, auch das Material für die Chorda und das Mesoderm dorthin verlagert worden. Bei Selachiern ist mit der Invagination nur ein Teil des Materials für das Mesoderm in die untere Schicht des zweischichtigen Keimes gelangt und wohl ebenso das Material für den vorderen Teil der Chorda. Dieses Material sondert sich später als gastrales Mesoderm und vorderer Teil der Chorda, während ein großer Teil des Mesoderms als peristomales Mesoderm entsteht und das Mesoderm und die Chorda des vorderen Körperendes sich von der Rumpfschwanzknospe aus ergänzt. Bei den Amphibien entsteht Chorda und Mesoderm wesentlich von den Urmundrändern und von der sich an diese anschließenden Rumpfschwanzknospe aus. Bei den Sauropsiden und den Säugern entsteht das Mesoderm wie die Chorda vom Primitivknoten und vom Primitivstreifen aus und zwar von der oberen Keimschicht, falls eine solche in diesem Gebiet zur Ausbildung gelangt ist. Freilich bleibt es fraglich, ob alles Mesoderm bzw. alles Mesenchym, wie man locker gefügtes Mesoderm zu nennen pflegt, bei Sauropsiden und Säugern so entsteht. Es finden sich nämlich, besonders für manche Säuger, Angaben sorgfältiger Forscher, nach denen mindestens ein Teil des Mesoderms bzw. Mesenchyms aus dem unteren Keimblatt seinen Ursprung nehmen soll. Auf die besonderen Verhältnisse beim Menschen sei dabei auch hier noch einmal hingewiesen. Immerhin legt es die Art, in der das Mesoderm aus dem Primitivstreifen hervorstübt, nahe, den Urmund mit dem Primitivstreifengebiet zu vergleichen, um so mehr als ja aus dem vorderen Gebiet des Blastoporus wie des Primitivstreifens ein *Canalis neurentericus* sich entwickeln kann, ein weiter nach hinten gelegenes Gebiet die Rumpfschwanzknospe entstehen läßt, und auch die After- bzw. die Kloakenöffnung an entsprechenden Stellen aus Primitivstreifen und Urmund ihren Ursprung nehmen. Freilich handelt es sich — aber das gilt sowohl für die Amphibien wie für die Säuger — um einen abgeänderten Urmundrand, wir haben hier keinen direkten Übergang von Ektoblast in Entoblast wie im Urmundrande der Evertebraten. Veranschaulichen wir uns das Gesagte durch zwei Schemata. Fig. 76 A stelle einen Schnitt durch die seitlichen Urmundlippen eines Amphibieneies kurz vor dem Schlusse des Urmundes dar, Fig. 76 B einen Schnitt durch ein Säugerei quer zum Primitivstreifen. Denken wir uns die beiden lateralen Urmundlippen des Amphibieneies aneinandergelegt und miteinander verschmolzen, dann durch ungleiches Wachstum das Entoderm vom Mesoderm gelöst, so haben wir genau das gleiche Bild, wie beim Primitivstreifen des Säugers. Das gleiche gilt im wesentlichen von den Sauropsiden. Wir werden also im Primitivstreifen der Sauropsiden und Säuger das Homologon des Urmundgebietes

der Amphibien erblicken dürfen. Es ist hier hinzuzufügen, daß der Wirbeltierkörper nicht einfach durch Umbildung der Gastrula entsteht, sondern daß sich aus dem Urmundgebiet eine Knospungszone herausbildet, aus der die Segmente des Wirbeltierkörpers hervorsprossen. In diesem frühen Stadium ist es noch möglich einen Vergleich mit den Entwicklungsstadien Wirbelloser, von Anneliden und Mollusken, zu machen. An der Trochophora, einer bei den genannten Tierklassen weit verbreiteten Larvenform, kann man einen vordersten ungegliederten Teil unterscheiden, der durch die eigentliche Gastrulation entstanden ist, und einen hinteren gegliederten, der einem an die Gastrulation sich anschließenden Knospungsprozeß sein Dasein verdankt. Die Fig. 77 A und B veranschaulichen diese Verhältnisse. Entsprechend unterscheidet Hubrecht bei der Entwicklung der Wirbeltiere zwischen Cephalogenesis und Notogenesis. Durch die Cephalogenesis wird auf dem Wege der Gastrulation der vordere ungegliederte Teil des Wirbeltierkörpers gebildet, durch die Notogenesis, einen Knospungsvorgang, der daran anschließende gegliederte. Man wird allerdings diese Ausdrücke nicht mißverstehen dürfen. Die Grenze beider Körperabschnitte

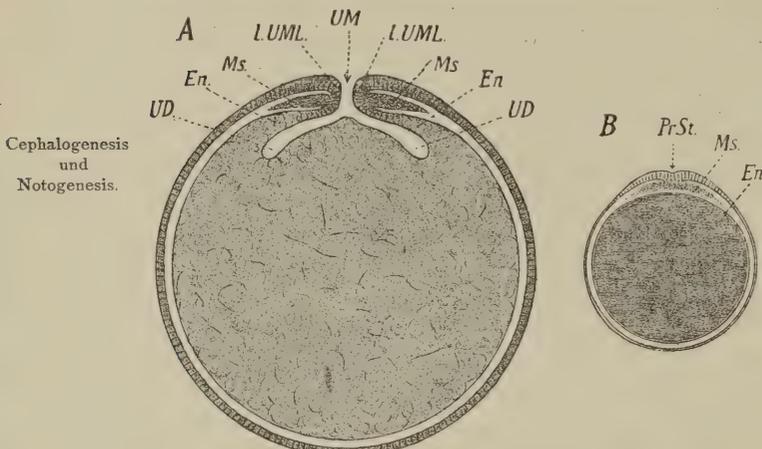


Fig. 76 A u. B. Zwei Schemata, um zu zeigen, wie man das Amphibienei zur Zeit des Urmundschlusses mit dem Säugerei im Primitivstreifenstadium vergleichen kann. A Schnitt, der die seitlichen Urmundlippen (L.U.M.L.) in der Mitte schneidet, also den schon nahe dem Schluß stehenden Urmund in eine obere und in eine untere Hälfte zerlegt. B Schnitt durch ein Säugerei quer zum Primitivstreifen. En. Entoderm, L.U.M.L. laterale Urmundlippe, Ms. Mesoderm, Pr.St. Primitivstreifen, UD. Urdarm, UM. Urmund.

darf nicht dort gesucht werden, wo sich heute der Kopf gegen den Rumpf absetzt, in den Kopf sind Rumpfssegmente in unbekannter Zahl aufgenommen worden.

Wir haben hier also sogar bei Wirbeltieren noch morphologische Vorgänge, welche einen Vergleich mit solchen bei Wirbellosen zulassen. Man wird freilich nicht annehmen dürfen, daß es sich dabei um Erscheinungen handelt, welche direkt aufeinander zurückzuführen sind, etwa derart, daß sie von gemeinsamen Vorfahren aus übernommen wären. Und damit kommen wir auf die allgemeinere Frage, wie wir überhaupt die ähnlichen und vergleichbaren Vorgänge aufeinander beziehen dürfen, welche wir bei der Betrachtung der Wirbeltierentwicklung kennen gelernt haben. Sind sie zu deuten im Sinne von Häckels vielberufenem „biogenetischen Grundgesetz“, nach dem die Geschichte des Einzelwesens, die Ontogenie, eine Wiederholung der Stammesgeschichte, der Phylogenie, ist? Können wir in der Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle bis zu seinem ausgewachsenen Zustande durchläuft, eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe

sehen, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben?

Ich glaube, daß das nicht möglich ist; denn erstlich scheidert jeder Versuch in der Ontogenie die einzelnen Stadien der Entwicklung zu charakterisieren, und zweitens ist zweifellos in jeder Keimzelle der zukünftige Organismus mit allen in der Entwicklung vorkommenden Zwischenstadien in der Anlage vorhanden, in ihr mechanisch bedingt. Die Keimzelle ist eine Artzelle im Sinne von O. Hertwig.

Die Wiederkehr besonderer Formzustände in der Entwicklung der verschiedenen Tierarten liegt, wie Oskar Hertwig in der Begründung seines ontogenetischen Causalgesetzes ausführt, darin begründet, daß diese Formzustände die notwendigen Vorstadien liefern für die folgenden, höheren Stufen in der Ontogenese. So muß die Furchung der Bildung der Keimblätter und diese der Anlage der Organe notwendig vorausgehen. Doch wird das historische Moment meiner Meinung nach nichtvöllig

auszuschalten sein. Dasselbe Resultat kann ja zweifellos auf verschiedenen Wegen erreicht werden und der eingeschlagene Weg wird bis zu einem gewissen Grade auch von der historischen Entwicklung abhängen. Ich erinnere dafür nur an die verschiedenen Arten der Amnionbildung, die wir bei den verschiedenen Säugern kennen gelernt haben. Auch das muß hervorgehoben werden, daß der von der Natur eingeschlagene Weg durchaus nicht immer der kürzeste zum Ziele ist, und manche Umwege in der Entwicklung dürften auf die geschichtlichen Momente zurückzuführen sein. Es ist schwer einzusehen, wie z. B. die Bildung eines Canalis neurentericus bei manchen Tieren eine durchaus notwendige Bildung sein soll und bei anderen, die sonst im Bau die weitgehendste Übereinstimmung zeigen, fehlen kann. Auch die Kiemenbogen möchte ich hierher rechnen. Sie scheinen mir denn doch darauf hinzuweisen, daß es einst Säuger gegeben hat, die durch Kiemen atmeten.

Auch darin läßt sich wohl manchmal ein Einblick gewinnen, warum in manchen Fällen und an manchen Stellen eine alte Organanlage, eine umständlichere Entwicklungsart erhalten bleibt, in anderen nicht. Es kann das ab-

Das
ontogenetische
Causalgesetz.

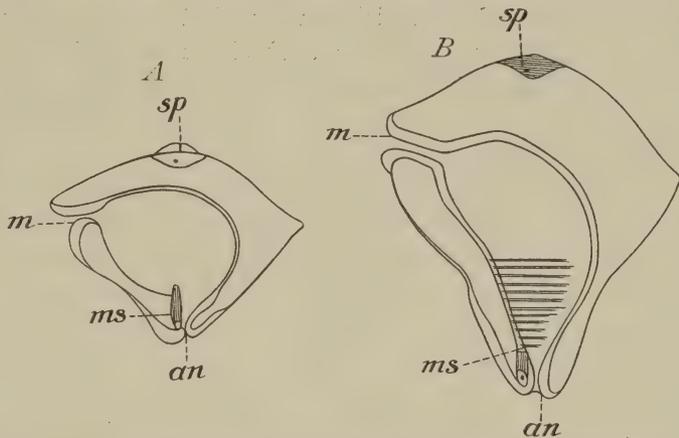


Fig. 77 A u. B. Trochophorenlarven. A Junge Trochophora von Polygordius, an welcher der Rumpf eben auszuwachsen beginnt. Vereinfacht nach HATSCHKE. B Ältere Trochophora von Polygordius. Der Rumpfabschnitt ist länger ausgewachsen, im Mesoderm sind eine Anzahl Segmente gebildet. an After, m Mund, ms Mesoderm, sp, Scheitelplatte. Nach JABLONOWSKI. Aus KEIBEL und MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

hängen von der Größe und Schnelligkeit der Umwälzungen, die gerade auf diesem Gebiet vorgehen. Analogien finden sich in der menschlichen Produktion; da können sich an menschlichen Kleidungsstücken und an Maschinen Teile oft lange und oft unverstanden erhalten, die früher einmal ihre Bedeutung gehabt haben.

Die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter, die wir im wesentlichen bis jetzt besprochen haben, bildet, wie schon hervorgehoben, die Grundlage für die weitere Entwicklung. Es folgt nun die Anlage und die Ausgestaltung der einzelnen Organe, und hierbei tritt neben der morphologischen Seite auch die histologische Seite der Entwicklung immer mehr in den Vordergrund. Wir können wohl sagen, daß im Verlaufe der normalen Entwicklung die gleichen Organe stets aus den gleichen Keimblättern und den entsprechenden Teilen dieser Keimblätter entstehen. Doch ist das nicht so zu verstehen, daß etwa durch erbungleiche Teilung gewisse Zellkomplexe nur noch die Anlagen für bestimmte Organe bzw. Organteile enthalten. Dafür, daß die Anlagen bei der Zellteilung gleichmäßig verteilt wurden, gibt die experimentelle Entwicklungsgeschichte manches Beispiel. Die Regenerationsversuche überhaupt und dann besonders die Versuche über die Regeneration der Linse bei Tritonen seien hier hervorgehoben. Die neue Linse entsteht bei Tritonen aus ganz anderer Quelle, wie die ursprüngliche, nicht aus der Epidermis, sondern aus einem Teil der Retina, aus Zellen also, welche normalerweise mit der Entstehung der Linse nicht das geringste zu tun haben. Daß es bei den Tieren nicht mehr möglich ist aus jeder einzelnen Zelle den ganzen Organismus zu züchten, das braucht nicht durch eine erbungleiche Teilung bedingt zu sein, das kann von der Geschichte der einzelnen Zellen abhängen. Erstlich können durch besondere Entwicklungsvorgänge einzelne Anlagen geschädigt und unterdrückt sein, zweitens kann, trotzdem alle Anlagen ungeschädigt erhalten sind, eine Entwicklung unmöglich sein, weil gewisse für die Entwicklung notwendige Bedingungen in der Zelle oder in ihrer Umgebung fehlen.

Erbungleiche
Teilung.

Der
histologische
Charakter der
Zellen und die
Keimblätter.

Ein bestimmter histologischer Charakter ist den Zellen der einzelnen Keimblätter noch nicht aufgedrückt. Besonders aus dem mittleren Keimblatt, dem Mesoderm, entstehen die verschiedensten Gewebsformationen. Neben dem Bindegewebe und Stützgewebe in all seinen Modifikationen und Anordnungen, als da sind lockeres und geformtes Bindegewebe, elastisches Gewebe, Knochen und Knorpel, entstehen auch vielfach epitheliale Gebilde aus ihm. So nehmen die unter sich ja wieder sehr verschieden gestalteten Epithelien der Nierenbildungen und des Genitalapparates aus dem Mesoderm ihren Ursprung. Aus dem definitiven Entoderm entstehen wohl nur epitheliale Bildungen, woran auch gegenüber abweichenden Angaben fest zu halten sein dürfte, die Epithelien des Darmkanals und der Darmdrüsen. Unter sich sind diese epithelialen Bildungen freilich verschieden genug. Das vielschichtige, ja bei manchen Tieren verhornte Plattenepithel der Speiseröhre und das zarte, einschichtige Zylinderepithel anderer Darmabschnitte sind beide zweifellos entodermaler Abstammung, ebenso wie die Leber- und Pankreaszellen.

Dagegen läßt das äußere Keimblatt, das Ektoderm, wieder viel mannigfaltigere Bildungen aus sich hervorgehen. Es wurde schon hervorgehoben, daß das Ektoderm der Mutterboden des gesamten Nervensystems ist. Schon im Bereiche dieses Systems haben wir sehr mannigfach gestaltete Zellen. Die Ventrikel des Hirns und der Zentralkanal des Rückenmarks werden von epithelialen Zellen ausgekleidet. Dann kommen die vielgestaltigen Ganglienzellen, und auch das Stützgewebe des zentralen Nervensystems, die Neuroglia, der Nerven kitt, ist ja ektodermaler Herkunft, ebenso wie die Scheidenzellen der peripheren Nervenfasern, die sogenannten Schwannschen Zellen. In der Neuroglia kommt sogar ein Stützgerüst von Fasern zur Entwicklung, und man hat darum lange Zeit die Neuroglia für ein vom Mesoderm stammendes Bindegewebe gehalten. Ich nenne dann noch als Abkömmlinge des Ektoderms Sinnesepithelien, die Stäbchen und Zapfenzellen der Retina, die Riech- und Hörzellen; dagegen scheinen die Zellen der Geschmacksknospen entodermaler Abkunft zu sein. Natürlich stammen die Epidermis und ihre Abkömmlinge, wie Hornschuppen, Federn, Haare, Nägel, Krallen und Hufe, vom Ektoderm. Besondere Ausgestaltung erfahren dann Ektodermzellen in dem Schmelzorgan der Zähne. Sehr auffallend und erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit bekannt ist es, daß auch Muskulatur aus dem Ektoderm entstehen kann. Muskelzellen, welche die Kanäle von Schweißdrüsen umgeben, und der Erweiterer und Verengerer der Pupille sind ektodermaler Abstammung.

Wenn hier von Organen gesprochen wurde, die aus dem einen oder anderen Keimblatt ihren Ursprung nehmen, so ist dem hinzuzufügen, daß vielfach mehr als ein Keimblatt an dem Aufbau eines Organes teilnimmt. Wenn man unter solchen Umständen sagt, daß das Organ aus einem Keimblatt abstammt, so soll das heißen, daß die wesentlichen, charakteristischen Teile des betreffenden Organes von diesem Keimblatte geliefert werden. So nennen wir den Magen ein entodermales Organ, weil das Epithel der Magenschleimhaut und ihrer Drüsen entodermaler Herkunft ist; die übrigen Teile der Schleimhaut, die Muskulatur und der seröse Überzug des Magens stammen vom Mesoderm. Die Zähne werden meist als ektodermale Organe bezeichnet, weil ihr eigenartigster Bestandteil, der Schmelz, ektodermaler Natur ist; Dentin und Cement stammen wie die Zahnpulpa vom Mesoderm. Beim Auge liefert das Ektoderm die Retina, die Linse und das Epithel der Cornea; die Sclera, die Substantia propria der Cornea und die Chorioidea sind mesodermaler Herkunft; über den Mutterboden des Glaskörpers wird bis in die jüngste Zeit gestritten. Das Gehörorgan erhält Beiträge von allen drei Keimblättern. Das Epithel des eigentlichen Sinnesorganes, des inneren Ohres, ist ektodermal, ebenso das Epithel des Gehörganges und des äußeren Ohres. Das Epithel der Ohrtrumpete und der Paukenhöhle ist entodermal, es entstammt der ersten Kiementasche. Zu den ektodermalen und entodermalen Bestandteilen kommt dann mesodermales Gewebe überall als Hüll- und Stützgewebe hinzu; auch die Hörknöchelchen und die entsprechenden Bildungen sind natürlich mesodermaler Abkunft.

Wir sind am Ende unserer Betrachtungen angelangt. Wir haben gesehen, wie sich bei den Wirbeltieren aus der Eizelle die Keimblätter als die Grundlage

Die
Beziehungen der
Keimblätter zu
den Organen.

der weiteren Entwicklung bilden, und wir haben hervorgehoben, welche Bedeutung diese Keimblätter haben. Auch die Entwicklung der Eihäute und ganz im groben die Herausbildung der äußeren Körperform wurde besprochen. Man pflegt diese Vorgänge als allgemeine Entwicklungsgeschichte zusammen zu fassen. Der allgemeinen Entwicklungsgeschichte stellt man die Entwicklungsgeschichte der Organe gegenüber. Wir haben gesehen, wie alle hier betrachteten Entwicklungsvorgänge durchaus gesetzmäßig verlaufen, und wie sie bei den verschiedenen Wirbeltieren untereinander vergleichbar sind. Daß diese Zusammenhänge nicht ohne weiteres im Sinne des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes Häckels aufzufassen sind, wurde betont. Immerhin wird aber zuzugeben sein, daß einzelne Vorgänge als Wiederholungen aus der Vorfahrenzeit zu deuten sind und somit „historische“ Bedeutung haben. Vielfach dürften das gerade funktionell unwichtige Bildungen sein, Arabesken der Entwicklung. Übereinstimmungen in solchen dürften bei im System nicht so fern stehenden Tieren am allerersten an gemeinsame Abstammung denken lassen. Um sie aufzudecken wird man die Entwicklung der Wirbeltiere viel mehr ins einzelne verfolgen und auf eine viel größere Zahl von Tieren ausdehnen müssen, als das bis jetzt geschehen ist.

Es kann nicht genug hervorgehoben werden, daß das, was ich hier geben konnte, nur ein kurzer, schematischer Abriß ist, der die Hauptzüge der Entwicklung und die Art, in der man sie auffassen kann, gibt, — nicht mehr.

Gerade darin liegt ein Hauptreiz entwicklungsgeschichtlicher Studien, zu verfolgen, wie bei verschiedenen Tieren dieselben Grundvorgänge in mannigfach wechselnder Weise durchgeführt sind. Da heißt es dann zu überlegen, worauf die Übereinstimmungen beruhen, und wodurch die Abweichungen bedingt sind. Nach einer genauen Analyse der Tatsachen und zwar auch derjenigen, welche die vergleichende Anatomie und die Palaeontologie uns bieten, wird natürlich auch in geeigneten Fällen das Experiment heranzuziehen sein. Gewiß wird es unser Bestreben sein müssen, die ganze Entwicklung vom Ei bis zum ausgebildeten Tier causal in all ihren Gliedern zu verstehen, aber wir dürfen uns nicht verhehlen, daß wir von diesem Ziel noch außerordentlich weit entfernt sind, und nur ganz ausnahmsweise einmal ist eine mathematische Behandlung entwicklungsgeschichtlicher Probleme heute schon möglich. In seinem berühmten Werke „Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion“ sagt Karl Ernst v. Baer: „Die Palme (aber) wird der Glückliche erringen, dem es vorbehalten ist, die bildenden Kräfte des tierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen. Der Baum, aus welchem seine Wiege gezimmert werden soll, hat noch nicht gekeimt.“

Diese Worte schrieb Baer vor fast 100 Jahren, im Jahre 1828, und trotz aller Erfolge, welche die Biologie und die Entwicklungsgeschichte seitdem errungen haben, sind wir diesem letzten Ziel heute nicht wesentlich näher gerückt; unsere Errungenschaften sind endliche Größen, das Ziel winkt in unendlicher

Ferne. Und auch noch ein anderes müssen wir uns, wie schon hervorgehoben, gegenwärtig halten. In der Entwicklungsgeschichte kann es nicht unsere einzige Aufgabe sein, die allgemeinen und letzten Gesetze der Entwicklung zu finden und, wenn möglich, die qualitative Mannigfaltigkeit auf quantitative Verhältnisse zurückzuführen. In der Entwicklungsgeschichte steckt wirklich ein historisches Moment. Gewiß urteilt man heute vielfach mit Recht über die Stammbäume ab, die in den siebziger und achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts in so übergroßer Zahl entworfen wurden. So verfehlt aber der einzelne Versuch auch oft sein mochte, ein richtiger Gedanke liegt ihm doch zugrunde. Wir dürfen von der vergleichenden Entwicklungsgeschichte sowohl Aufschlüsse über die Verwandtschaft der Tiere untereinander erwarten, wie Andeutungen über die Wandlungen, welche das einzelne Tier in seiner Phylogenie durchgemacht hat. Freilich werden wir bei solchen Ermittlungen mit der äußersten Vorsicht zu verfahren haben, und wir werden uns auch gegenwärtig halten müssen, daß wir doch erst die Entwicklung von sehr wenigen Tieren einigermaßen genau kennen. Vorgänge, welche sich der Natur der Sache nach wiederholen müssen, um zu entsprechenden Resultaten zu führen, werden wir nicht als Beweise für Verwandtschaft, für gleiche Abstammung hinstellen dürfen. Immerhin werden aber mit solchen Vorgängen Besonderheiten verknüpft sein können, welche für eine Verwandtschaft sprechen.

Dann müssen wir uns hüten, das ganze Heer der Konvergenzerscheinungen auf Verwandtschaft zu deuten. Unter den Anforderungen der gleichen Funktion können durchaus ähnliche Bildungen auf morphologisch durchaus ungleichartiger Grundlage zustande kommen. Solche Bildungen sind in keiner Weise geeignet, eine Verwandtschaft zu begründen.

Nie werden wir bei derartigen Untersuchungen eine Sicherheit erreichen können, wie in den exakten Naturwissenschaften, in der Chemie oder gar in der Physik; die Intuition, man kann fast sagen, der Takt des Forschers wird hier stets eine bedeutende Rolle spielen. Das berechtigt uns aber nicht, diesen Bestrebungen den wissenschaftlichen Wert abzusprechen.

Literatur.

- V. BAER, KARL ERNST. Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828 u. 1837.
- BONNET, ROBERT. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Berlin 1912.
- HAECKEL, ERNST. Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. VIII. 1884.
- HERTWIG, OSKAR. Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena 1910.
- . Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. Jena 1910.
- . Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bearbeitet von BARFURTH, BRAUS usw. Herausgegeben von O. HERTWIG. Jena 1906.
- . Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Jena 1912.
- HILL, J. P. The early development of the marsupialia, with special reference of the native cat (*Dasyurus viverrinus*). The Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 56. 1910.
- HUBRECHT. Early Ontogenetic Phenomena in mammals etc. The Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 53. 1908.
- KOLLMANN, JULIUS. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
- . Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1907.
- KEIBEL, FRANZ. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. In Verbindung mit BLES, BOEKE usw. herausgegeben von F. KEIBEL, Jena. Seit 1896. (Ausführliche Literaturnachweise.)
- KEIBEL, F. und MALL, F. P. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1910 u. 1911.
- KOPSCH, FR. Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten. Leipzig 1904.
- PANDER. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye. Würzburg 1817.
- RAY-LANKESTER. On the primitive cell-layers of the Embryo as the basis of geneological classification of animals etc. Ann. and Magaz. Nat. Hist. Vol. XI. 1873.
- SELENKA, EMIL. Menschenaffen. Studien über Entwicklung und Schädelbau. Wiesbaden 1898—1911.
- SCHULTZE, OSCAR. Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1896.
- WOLFF, CASPAR FRIEDRICH. Theoria generationis. Halle 1759.
- . Über die Bildung des Darmkanals. Halle 1812. (Übersetzung von JOHANN FRIEDRICH MECKEL)
- ZIEGLER, HEINRICH ERNST. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.