

des Einstülpungsprozesses als Zeichen besonderer Wachstumsaktivität zahlreiche Mitosen. Aus ihr ist die Chorda- und die Mesodermanlage herzuleiten. Da der Blastoporus an der Dorsalseite des Embryo zum Verschuß kommt, so wird diese ringförmige Übergangszone nach erfolgter Einstülpung und vollzogenem Verschuß des Blastoporus das Dach oder die dorsale Wand des Urdarms liefern. Wir haben sonach

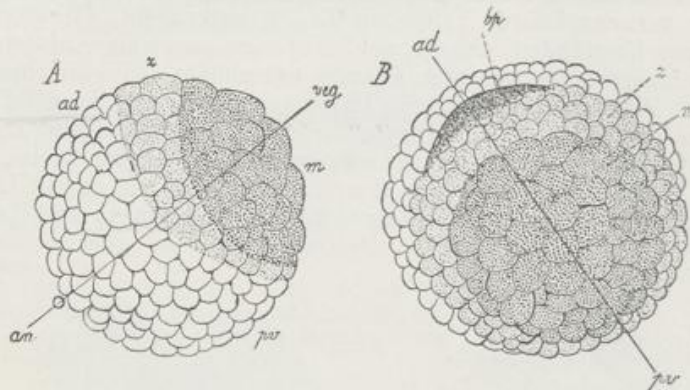


Fig. 62 A und B. Zwei Schemata von KORSCHULT und HEIDER, die darstellen, wie man sich die Verteilung organbildender Bezirke bei *Amphioxus* nach den Untersuchungen von CERFONTAINE zu denken hat. In Wirklichkeit sind derartige Zonen durch histologische Differenzen nicht angedeutet.

ad anterodorsale, *pv* posterodorsale Seite des Keims; *an* animaler, *veg* vegetativer Pol; *bp* Blastoporus, *z* Übergangszone, Chordamesodermring, fein punktiert, *m* Mitteldarmanlage (grob punktiert).

Die Linie *an-veg* in Fig. 62 A bezeichnet die primäre Eiachse, die Linie *ad-pv* in Fig. 62 B die Lage der Medianebene.

Fig. 62 A. Blastulastadium, von der linken Seite gesehen. Fig. 62 B. Stadium der beginnenden Gastrulation, in der Ansicht vom vegetativen Pol.

an der einzustülpenden Platte zwei Partien, eine zentrale Mitteldarmanlage und eine sie ringförmig umkreisende Chorda-Mesodermanlage zu unterscheiden“. An der Grenze der letzteren gegen die animale Hälfte der Keimblase beginnt sich in ihrem vorderen Bereich die vordere oder dorsale Urmundlippe als Begrenzung einer sichelförmigen Rinne anzulegen (Fig. 62 B, *bp*).

2. Die Keimblattbildung bei den Amphibien.

An der inäqualen Keimblase der Amphibien (Fig. 35) wird der ringförmige Bezirk, an welchem ihre dünne Decke in den dicken Boden übergeht, als die Randzone bezeichnet. Sie entspricht der ringförmigen Chorda-Mesodermanlage (*z*), wie sie im Schema Fig. 62 A an der *Amphioxus*keimblase unterschieden wurde. An einer kleinen Stelle derselben, welche bei normaler Lage des Eies immer nach abwärts gekehrt ist, beginnt sich eine Einstülpung auszubilden. Bei Betrachtung des Eies von der Oberfläche macht sich eine kleine, scharf begrenzte, sichelförmige, später sich vergrößernde und dann wie ein Hufeisen gekrümmte Rinne bemerkbar (Fig. 65 C u. A. u.), welche auf ihrer einen Seite durch kleine, beim Frosch schwarz pigmentierte Zellen, auf der anderen Seite durch große, helle Elemente begrenzt wird. Die Rinne entspricht dem Urmund; denn wie ein Durchschnitt durch das Tritonei (Fig. 63) lehrt, das ich zur Darstellung dieses Vorgangs gewählt habe, stülpen sich an ihrem

Urmund?

kleinzelligen, pigmentierten Rand, welchen wir die vordere oder dorsale Urmundlippe (*dl*) nennen wollen, kleine, der Keimblasendecke angehörige Zellen, dagegen an dem anderen unpigmentierten Rand, der hinteren oder ventralen Urmundlippe (*vl*), die dotterreichen Elemente der vegetativen Hälfte in das Innere der Keimblase hinein. Der so entstehende Urdarm (*ud*) ist erst eng und spaltförmig und tritt neben der noch ansehnlichen Keimblasenhöhle (*kh*) in den Hintergrund. Später ändert sich das Größenverhältnis immer mehr zu seinen Gunsten, indem er sich in demselben Maß, als immer mehr Zellen eingestülpt werden, nach vorn zu einem weiten Sack ausdehnt und dabei die Keimblasenhöhle schließlich vollständig verdrängt (Fig. 64). Die an der vorderen Urmundlippe einwandernden kleinen Zellen bilden die Decke des Urdarms, während an seinen Boden die großen Zellen der vegetativen Keim-

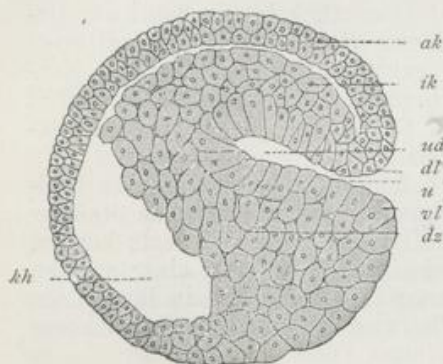


Fig. 63.

Fig. 63. Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung.

ak, ik äußeres, inneres Keimblatt; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl, vl* dorsale, ventrale Lippe des Urdarms.

Fig. 64. Längsschnitt durch eine Gastrula von Triton.

ak, ik, dz, dl, vl, ud wie in Fig. 63, *d* Dotterpfropf, *mk* mittleres Keimblatt.

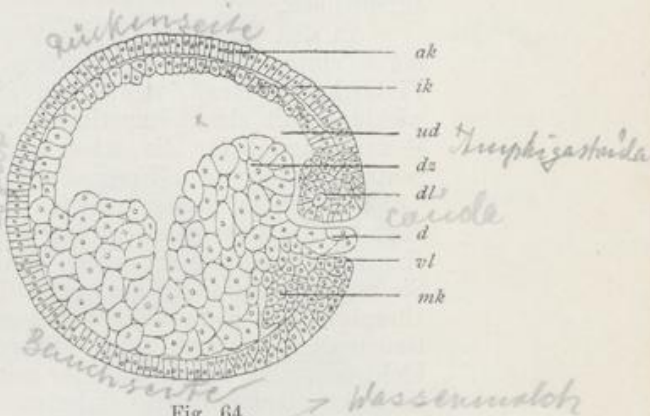


Fig. 64.

blasenhälfte zu liegen kommen. Letztere oder die ganze Dottermasse ist am Schluß des Einstülpungsprozesses in das Innere der Gastrula aufgenommen und nach außen von den kleinen Zellen der animalen Hälfte der Keimblase vollständig umwachsen worden. Beim Frosch sieht jetzt die gesamte Oberfläche des Keimes, da hier die kleinen Zellen stark pigmentiert sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgroßen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Teil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach außen hervor und verschließt den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf; daher er auch den Namen des **RUSCONISCHEN** Dotterpfropfes führt. Ein solcher findet sich, etwas weniger deutlich als beim Froschei, auch beim Tritonei (Fig. 64d).

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später das äußere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmäßig angeordneter, zylindrischer Zellen, beim Frosch dagegen wird es von zwei bis drei Lagen kleiner, zum Teil kubischer, stark pigmentierter Elemente gebildet. Das innere Keimblatt besteht an der Decke des Urdarms gleichfalls aus kleinen (beim Frosch pigmenthaltigen) Zellen, an der anderen Seite aus den großen Dotterzellen, die, in vielen Lagen

Salamander
Frosch

zusammengehäuft, einen weit in den Urdarm hineinspringenden und ihn zum Teil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch muß die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Teil sich immer am tiefsten einstellt (Fig. 64).

Der Keim der Amphibien ist jetzt schon ein vollständig bilateral-symmetrischer Körper. Die durch den Dotter verdickte Wand der Gastrula wird zur Bauchseite des späteren Tieres, die entgegengesetzte, nach oben gerichtete Wand oder die Decke des Urdarms wird zum Rücken. Der Urmund bezeichnet uns, wie sich weiterhin ergeben wird, das hintere Ende, und der entgegengesetzte Teil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsachse, eine dorsoventrale und eine quere Achse hindurchlegen, die den späteren Achsen des Tieres entsprechen.

In den Gastrulationsprozeß und namentlich in die dabei am Urmund eintretenden Veränderungen lassen sich noch weitere wichtige Einblicke gewinnen, wenn man die genauere Beobachtung der Entwicklung mit einem Experiment verbindet, welches uns ein wertvolles Beweismaterial für die schon auf S. 68 besprochene Lehre vom exzentrisch erfolgenden Urmundverschluß liefert.

Froscheier werden sogleich nach der Befruchtung auf eine horizontale Glasplatte gebracht, auf welcher sie bald eine normale Stellung einnehmen und das schwerere, weiße Dotterfeld nach abwärts kehren. Sie werden hierauf in geeigneter Weise durch Auflegen einer zweiten Glasplatte ein klein wenig platt gedrückt und zugleich in ihrer Lage festgehalten. Durch solche Eingriffe wird die weitere Entwicklung nicht gehemmt, sofern man nur mit einiger Vorsicht verfährt.

An einem derartig fixierten Ei kann man die Entwicklung des Urmundes von seinem ersten Auftreten an kontinuierlich verfolgen, wenn man von Zeit zu Zeit die nach unten gelegene Fläche, an der sich die fraglichen Entwicklungsprozesse abspielen, nach oben kehrt und unter dem Mikroskop untersucht. Auch kann man seine ursprüngliche und seine spätere Lage dadurch genau bezeichnen, daß man mit Tusche Marken auf der Glasplatte anbringt.

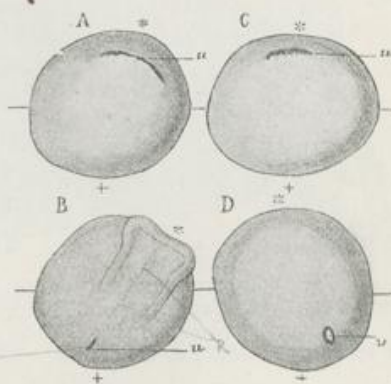
Mit Hilfe der angegebenen Versuchsanordnung läßt sich feststellen, daß sich die kleine Urmundrinne vom Ort ihres ersten Ursprungs nach links und rechts weiter ausdehnt, im Bogen der Randzone GÖTTES folgend und das Dotterfeld umfassend (Fig. 65 C u. A). Bald gewinnt sie die charakteristische Form eines Hufeisens. Während nun die freien Enden desselben fortfahren, sich durch weitere Ausdehnung der Einstülpung nach hinten zu vergrößern, hat auch der zuerst entstandene mittlere Teil der Rinne seine Lage verändert. Der durch eine pigmentierte Linie sich absetzende Umschlagsrand des äußeren in das innere Keimblatt oder die vordere Urmundlippe wächst allmählich von vorn nach hinten über das weiße Dotterfeld hinüber. Dabei dehnen sich die Enden der hufeisenförmigen Rinne gleichfalls immer mehr nach hinten aus, vereinigen sich schließlich an dem hinteren Rande des Dotterfeldes vis-à-vis der Stelle, wo die erste Urmundrinne entstanden war, und schließen das Hufeisen zu einem Ring. Anfangs ist der Ring noch weit, so daß ein ansehnlicher Teil des Dotterfeldes als Rusconischer Pfropf von außen zu sehen ist. Später wird er immer enger, indem die von vorn nach hinten sich vollziehende Überwachsung des Dotterfeldes ihren Fortgang nimmt (Fig. 65 D); noch später wandelt er sich

in einen kaum wahrnehmbaren Spalt um (Fig. 65 B), der mit der Längsachse des Embryo zusammenfällt.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß der sichelförmige Urmund vom ersten Orte seiner Entstehung aus sich entlang dem Rande des Dotterfeldes vergrößert und über die ganze untere Fläche des Eies allmählich herüberwandert. Die erste Lage entspricht dem Kopf, die spätere dem Schwanzende des Embryo, wie ebenfalls die Beobachtung am fixierten lebenden Ei lehrt. Man vergleiche das jüngere Stadium A mit dem älteren Stadium B (Fig. 65). Denn nur in geringer Entfernung vor der zuerst gebildeten Urmundrinne (A u) legt sich der vordere quere Hirnwulst (B) im weiteren Verlauf der Entwicklung an; der zum Ring geschlossene und schließlich in eine feine Längsspalte umgewandelte Urmund (B u) dagegen läßt in seiner Umgebung alsbald die Schwanzknospe entstehen und wird mit seinem hintersten Abschnitt schließlich zur Bildung des Afters verwandt. (Näheres hierüber in Kapitel IX.) Zwischen den so als Kopf- und Schwanzende genauer bestimmten Punkten ist an der unteren Fläche des fixierten Eies der Teil der Gastrulawand gebildet worden, welcher zum Rücken des Embryo wird (Fig. 65 B);

Fig. 65. Zwei Froscheier auf zwei verschiedenen Entwicklungsstadien. (A und C am Beginn der Gastrulation, B und D am Abschluß derselben.) Sie wurden bald nach der Befruchtung zwischen horizontalen Glasplatten komprimiert und dadurch in ihrer Lage fixiert.

B älteres Stadium von A, D älteres Stadium von C, u Urmund, * Kopfende, + späteres hinteres Ende des Eies.



denn es legen sich hier nach kurzer Zeit als Verlängerung des queren Hirnwulstes nach hinten die Medullarwülste an, auf welche nachher noch genauer eingegangen werden wird. Wenn die schon früher (S. 68 u. 72) für den Amphioxus entwickelte Ansicht das Rechte getroffen hat, ist der Rücken durch eine von vorn nach hinten exzentrisch erfolgende Verwachsung der Urmundränder entstanden. Die Linie, wo die Verwachsung stattgefunden hat, läßt sich, wie mir scheint, auch später noch an einer feinen, von vorn nach hinten zum Urmundrest verlaufenden Furche, der sogenannten Rückenrinne (Fig. 65 B), erkennen, zu deren Seiten dann etwas später die Medullarwülste hervortreten.

In der Umgebung der Urmundränder bald nach ihrer ersten Anlage sowie später in der Umgebung der Rückenrinne spielen sich die wichtigsten Entwicklungsprozesse ab; es nehmen hier die mittleren Keimblätter, die Chorda und das Nervenrohr ihren Ursprung, wobei sich wieder zwischen den Amphibien und dem Amphioxus die wichtigsten Vergleichspunkte und Homologien ergeben.

Ehe noch die Gastrulation zum Abschluß gelangt ist, gewissermaßen in einer zweiten Phase derselben, wie auf S. 65 gesagt wurde, schiebt sich in der Umgebung des noch in Ausbildung begriffenen Urmundes eine Masse kleiner polygonaler Zellen in den Spalt zwischen

Urmund

quere
Hirnwulst

After

Kopfende

Schwanzende

Rückenrinne

Medullarwülste

dem äußerem Keimblatt und den vegetativen Zellen hinein und erzeugt zwischen beiden eine neue trennende Mittelschicht, das Mesoderm. Sie entspricht der ringförmigen Chorda-Mesodermanlage, welche auf den Stadien der Keimblase und der Gastrula des Amphioxus unterschieden und in den Fig. 62Az und 60ms in schematischer Weise dargestellt wurde. Den Beginn der Mesodermentwicklung zeigt uns Fig. 66, ein Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl; ein schon älteres Stadium stellt Fig. 67 dar, ein Durchschnitt durch einen Tritonembryo mit schwach ausgeprägter Rückenrinne, dessen Urmund sich schon in einen kleinen Längsspalt umgewandelt hat.

Seiner Entstehung gemäß geht das mittlere Keimblatt in der Umgebung des Urmundes nach außen in das äußere Keimblatt, nach innen in das Darmdrüsenblatt über. Wir wollen diese Übergangsstellen als Urmundlippen und Urdarmlippen bezeichnen. Zwischen beide Lippenbildungen dringt bald mehr, bald minder deutlich, bald mehr, bald minder weit ein schmaler Spalt (Fig. 67) vom Urdarm in das mittlere Keimblatt hinein und zerlegt es in ein viszerales (mk^2) und ein parietales Blatt (mk^1).

Wenn wir uns die Spalte noch tiefer in das Mesoderm verlängert denken, so erhalten wir eine in Fig. 69 dargestellte Grundform, von welcher sich die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere ableiten und an welcher sie sich leicht verständlich machen läßt. Die mittleren

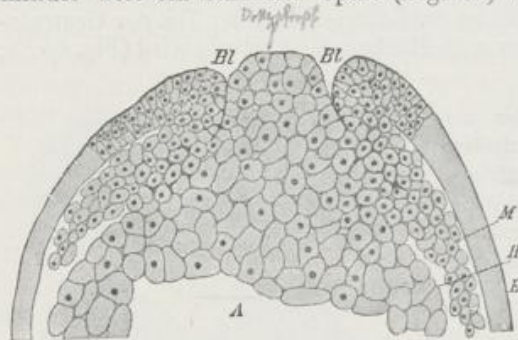


Fig. 66. Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl. Anfangsstadium. Nach BRACHET.
Bl Urmund (Blastoporus). A Urdarm, E äußeres, H inneres, M mittleres Keimblatt.

Keimblätter sind, wie beim Amphioxus, als die Wandungen von Taschen, die durch Ausstülpung entstanden sind, aufzufassen. Ihr Hohlraum (lh) ist die Leibeshöhle, die mit dem Urdarm in der Umgebung des Urmundes zusammenhängt. Ihre Wandung läßt sich einteilen in ein parietales Blatt (mk^1) und in ein die Dottermasse überziehendes viszerales Blatt (mk^2). Jenes schlägt sich am Urmund in das äußere Keimblatt um, dieses geht in die Dottermasse oder in das sekundäre innere Keimblatt über. Es ist eine in der Entwicklung häufig zu beobachtende Erscheinung, daß Faltenbildungen eines Keimblattes längere Zeit keine Höhle erkennen lassen, und daß die Höhle erst später hervortritt. Man spricht in solchen Fällen von geschlossenen Falten, d. h. von Falten, deren beide Blätter dicht aufeinander liegen.

Wenn diese Ansicht richtig ist, dann sind auch bei den Amphibien die mittleren Keimblätter, wie beim Amphioxus, auf Urdarmdivertikel zurückzuführen. Ein Unterschied zwischen Amphioxus und den Amphibien besteht vornehmlich in der Zeit, in welcher sich die Urdarmdivertikel anlegen. Bei Amphioxus ist die Gastrulation beendet, bevor die Cölomtaschen auftreten, die sich demgemäß hier deutlich durch Faltenbildung der Urdarmwand entwickeln. Bei den Amphibien, wie überhaupt bei allen übrigen Wirbeltieren, ist infolge des langsameren,

durch den Dottergehalt des Eies bedingten Ablaufes der Gastrulation diese noch im vollen Gange zur Zeit, wo sich schon die Leibessäcke aus einem Zellenmaterial bilden, das auch von außen nach innen einwandert. So erscheint jetzt die Entwicklung der mittleren Keimblätter gewissermaßen als eine zweite Phase der Gastrulation. In der ersten Phase werden hauptsächlich die Dotterzellen, welche zur Begrenzung des sekundären Darmes dienen, in der zweiten Phase kleinere Zellen, die aus der ringförmigen Übergangszone in die animale Hälfte der Keimblase stammen, eingestülpt derart, daß sie sich vom seitlichen und hinteren Rand des Urmundes aus, also in einem Halbbogen, der kopfwärts offen ist, in den Spalt zwischen dem zuerst eingestülpten Dottermaterial und dem äußeren Keimblatt hineinschieben.

○ = Urmundlippe
x = Notostomulippe

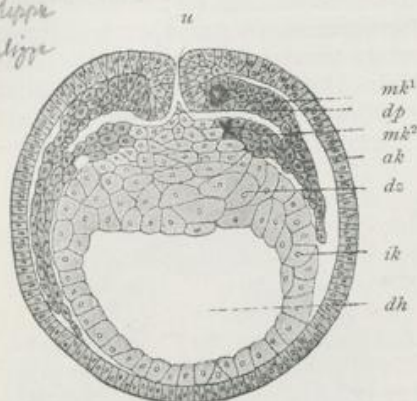


Fig. 67.

Fig. 67. Querschnitt durch den Urmund eines Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.

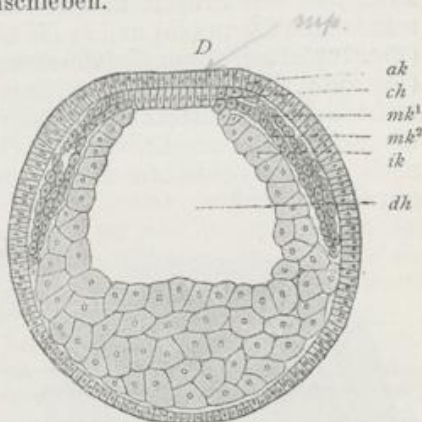


Fig. 68.

Fig. 68. Querschnitt durch die Gegend etwas vor dem Mund von demselben Embryo wie in Fig. 67.

ak, ik äußeres, inneres Keimblatt, mk¹, mk² parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, u Urmund, dz Dotterzellen, dp Dotterpfropf, dh Darmhöhle, ch Chordaanlage, D, V dorsal, ventral.

Bei dem Tritonembryo, dem der Durchschnitt (Fig. 67) entnommen ist, sowie überhaupt bei älteren Amphibienembryonen, deren Urmund sich schon zu einem kleinen Ring oder Spalt verengert hat, ist das mittlere Keimblatt auch noch in einer vor dem Urmund gelegenen Strecke ausgebreitet und bietet hier Befunde (Fig. 68) dar, die dem vom Amphioxus beschriebenen in vieler Beziehung gleichen. Es ist in zwei Hälften zerlegt durch einen schmalen, vor dem Urmund gelegenen Streifen der Rückenwand, der nur aus zwei Keimblättern besteht, aus dem äußeren Keimblatt (ak), das sich hier zur Nervenplatte verdickt, und aus einer unter ihr ausgebreiteten, einfachen Lage von Zylinderzellen (ch), welche der Chordaanlage von Amphioxus entspricht. Beiderseits von der Chordaanlage ist das Mesoderm (mk¹, mk²) anzutreffen, indem es die beiden primären Keimblätter trennt. Es besteht aus zwei Lagen kleiner, rundlicher Elemente, von denen die äußere (mk¹) sich in die Chordaanlage (ch) fortsetzt, die innere Lage (mk²) Anschluß an das Darmdrüsenblatt (ik) findet, welches mit freiem Rand links und rechts von der Chordaanlage aufhört.

lk bei 68 g. 7.
geschlossene
Falten

Wassermolekel

1 = parastomale
2 = parachordale
3 = gastrale
4 = peristomale

also Nerven-
platte!
denn Nerven-
platte!

Wenn wir uns vorstellen, daß in der Fig. 68 die beiden Zellenlagen, aus denen die mittleren Keimblätter links und rechts von der Chordaanlage bestehen, durch einen Spalt, wie in dem Umkreis des Urmundes (Fig. 69 *ud*), getrennt sind, so erhalten wir das in Fig. 70 dargestellte Schema. Mit dem Urdarm sind links und rechts von der Chorda an den mit zwei Sternchen (*) bezeichneten Stellen zwei Ausstülpungen verbunden, die Cölomsäcke (*lh*), welche sich nach hinten in die den Urmund ringförmig umgebende Tasche fortsetzen. Das viszerale, mittlere Keimblatt (*mk²*) mit dem anliegenden Darmdrüsenblatt (*ik*), in welches es sich unterhalb der Chordaanlage (*) umschlägt, bildet eine Art Scheidewand, welche als Urdarmfalte bezeichnet werden kann und den Urdarm in drei Räume zerlegt, in den bleibenden oder sekundären Darm (*dh*) und in die beiden Leibeshöhlen (*lh*). Das Schema (Fig. 70) ist leicht auf die Querschnitte durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 56 u. Fig. 61) zurückzuführen, wenn wir uns in ihnen an der ventralen Seite das einfache Epithel durch eine Dottersammlung verdickt und die beiden kleinen Leibessäcke (Fig. 56 *lh*) eine größere Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äußeres Keimblatt hineingewachsen denken.

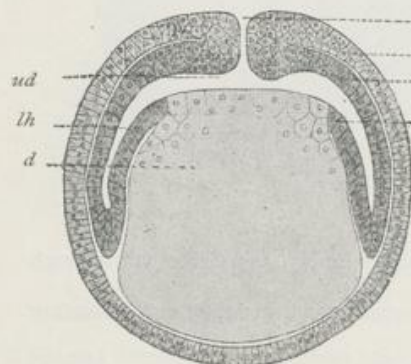


Fig. 69.

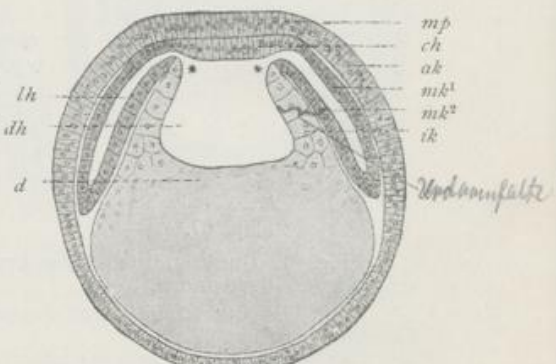


Fig. 70.

Fig. 69 und 70. Zwei Schemata für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren.

Fig. 69. Querschnitt durch den Urmund eines Embryo. — Fig. 70 etwas vor dem Urmund.

u Urmund, ud Urdarm, lh Leibeshöhle, dh Darmhöhle, d Dotter, ak äußeres Keimblatt, mk¹, mk² parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, mp Medullarplatte, ch Chordaanlage.

Bei den Amphibien läßt sich also das mittlere Keimblatt nach den Gegenden, in welchen es mit dem Darmdrüsenblatt längere Zeit zusammenhängt, wie uns die Geschichte seiner Entstehung gelehrt hat, in zwei Abschnitte zerlegen: in einen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten der Chorda ausbreitet, und in einen zweiten, der den Urmund umgibt. Der eine kann als parachordales oder gastrales, der andere als peristomales Mesoderm bezeichnet werden. Doch kommt dieser Unterscheidung nur eine topographische, keine tiefere genetische Bedeutung zu. Denn da nach unserer, schon früher (S. 68, 76, 85) besprochenen Ansicht sich der Urmund von vorn nach hinten schließt, und da sich die Chorda im Bereich der Nahtlinie bildet, so ist klar, daß

Mesoderm

ursprünglich das parachordale Mesoderm ebenfalls durch Einfaltung an den Urmundrändern entstanden ist zur Zeit, als sie sich noch nicht in der Nahtlinie verbunden hatten. Oder mit anderen Worten: das mittlere Keimblatt, welches auf jüngeren Entwicklungsstadien peristomal liegt, wird auf vorgerückteren Stadien parachordal oder gastral. Bei den Wirbeltieren entsteht das mittlere Keimblatt überhaupt nur durch Einfaltung in der Umgebung der Urmundränder.

Der Leser wird die Umwandlung des peristomalen in das parachordale Mesoderm sich leicht verständlich machen können, wenn er in den Figuren 67 und 69 sich die Ränder der beiden Urmundlippen zusammenlegen, verschmelzen und in der auf S. 62 beschriebenen Weise noch weiter umwandeln läßt. Es wird so das eine (Fig. 69) in das andere Schema (Fig. 70) übergeführt.

Mannigfache Vergleichspunkte zur Entwicklung des Amphioxus ergeben sich unter Zugrundelegung der früher besprochenen Schemata (Fig. 62A u. B, Fig. 60 u. 61) von selbst und brauchen daher hier nicht genauer durchgeführt zu werden. Noch mehr aber tritt die Übereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden im Laufe der weiteren Entwicklung hervor. Denn in genau derselben Weise wie bei ihm wird auch bei den Tritonen, die wir als Repräsentanten der Amphibien weiter besprechen wollen, an den Stellen, wo anfangs ein Zusammenhang zwischen den Anlagen von Mesoderm, Chorda und Darm besteht, später eine vollständige Sonderung derselben herbeigeführt.

Der Sonderungsprozeß wird bei Triton zunächst dadurch eingeleitet, daß sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 71ch). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern kontinuierlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (mk^1) fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarms die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwischen sich fassen. Mit ihren freien Rändern stoßen sie dicht an den Umschlagsrand, an welchem die viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes (mk^2) in das Darmdrüsenblatt (ik) umbiegt und die Darmfalte bildet. Man vergleiche hiermit das entsprechende Stadium von Amphioxus (Fig. 56).

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 72), in welchem sich die verdickte, aus langen Zylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen, kubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschnüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viszerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern untereinander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte geworden. Gleichzeitig haben sich Chordaanlage (ch) und Darmdrüsenblatt (ik) ebenfalls wieder wie auf dem Durchschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 57) mit ihren freien Rändern aneinander gelegt, so daß die Chordaanlage wie eine Verdickung des Darmdrüsenblattes erscheint und noch eine Zeitlang an der oberen Begrenzung des Darms teilnimmt.

Auch dieses Stadium verändert sich rasch durch einen zweiten Sonderungsprozeß. Die zu einem soliden Stab umgebildete Chorda wird nach und nach von der Begrenzung des Darms ausgeschlossen (Fig. 73) dadurch, daß unter ihr die aus großen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (ik) einander entgegen-

wachsen und in einer medianen Naht verschmelzen (s. *Amphioxus*, Fig. 58).

Schluß des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien, wie beim *Amphioxus* Prozesse, die auf das

Fig. 71.

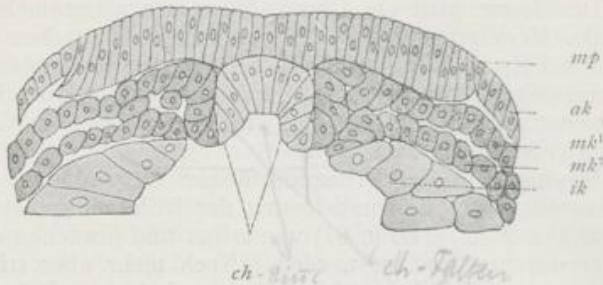


Fig. 72.

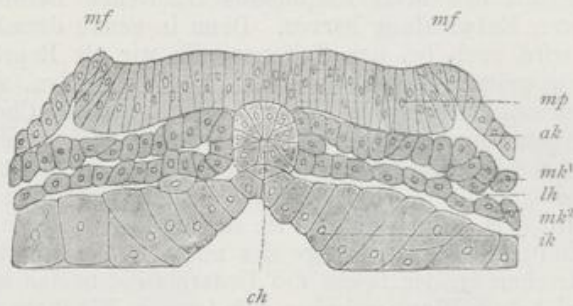


Fig. 73.

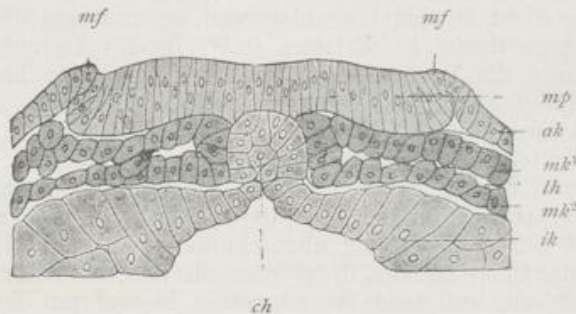


Fig. 71—73. Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch einen Triton-Embryo, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen. Die Schnitte illustrieren die Entwicklung der Chorda aus der Chordaanlage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes.

ak, ik, mk¹, mk² wie früher, mp Medullarplatte, mf Medullarfalten, ch Chorda, lh Leibeshöhle.

innigste ineinander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Teile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort. Am hinteren Ende aller Wirbeltierembryonen aber bleibt noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachstum des Körpers bewirkt wird.

Jetzt tritt auch bald der Zeitpunkt ein, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Denn nachdem die Abschnürung der oben namhaft gemachten Organe vollendet ist, weichen die beiden mittleren Keimblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda (Fig. 74) auseinander und lassen eine linke und eine rechte Leibeshöhle (Enterocöl) hervortreten, welche auf den vorhergehenden Stadien nach meiner Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung ihrer Wandungen nicht zu erkennen war.

Fig. 74.

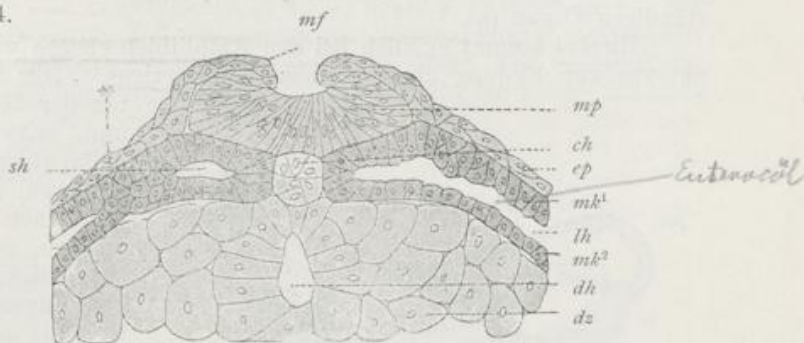


Fig. 75.

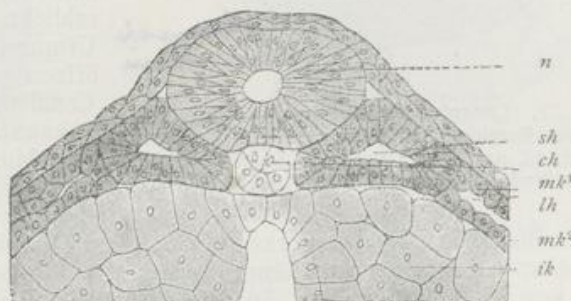


Fig. 74. Querschnitt durch ein Ei vom Triton, dessen Medullarfurche dem Verschlusse nahe ist.

Fig. 75. Querschnitt durch ein Ei vom Triton mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Rückensegmenten.

mf Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ep* Epidermis oder Hornblatt, *mk* mittleres Keimblatt, *mk¹* parietales, *mk²* viszerale Mittelblatt, *ih* inneres Keimblatt, *sh* Segmenthöhle.

Noch ein Wort über die erste Anlage des Zentralnervensystems bei den Amphibien. Wie die Chorda gastral von der Nahtlinie der Urmundränder, so entsteht nach außen von ihr die Nervenplatte. Links und rechts von der Rückenrinne, welche die ursprüngliche Lage der Nahtlinie auch noch später andeutet (Fig. 65 B), verdickt sich das äußere Keimblatt längs zweier schmaler Streifen, indem die Zellen sich in die Länge strecken zur Nervenplatte (Fig. 71—73); diese grenzt sich scharf vom Hornblatt ab, in dessen Bereich die Zellen kubisch bleiben oder sich mehr abplatten. Die aus zwei Hälften deutlich zusammengesetzte Medullarplatte wächst rascher als ihre Umgebung und krümmt sich hierbei zu einer flachen Rinne, der Medullarfurche, ein. Diese wird allmählich tiefer. Die Ränder, an welchen sich

die Medullarplatte in das dünne Hornblatt fortsetzt, heben sich allmählich deutlicher über die Oberfläche des Eies empor und bilden die Medullarfalten oder -wülste (Fig. 74mf). Später wachsen diese einander entgegen und legen sich so zusammen, daß die Furche zu einer Röhre wird, die durch einen engen Längsspalt vorübergehend noch nach außen geöffnet ist. Schließlich schwindet auch der Spalt (Fig. 75), die Ränder der Falten verwachsen ganz; das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei in der auf S. 62 besprochenen Weise längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandteil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbstständigen Organ (*n*).

Hierbei kommt es auch bei den Amphibien ebenso wie beim *Amphioxus* zur Bildung eines *Canalis neurentericus*. Die beiden Hälften der Medullarplatte

und später die Medullarwülste umwachsen, wenn sie sich von vorn nach hinten vergrößern, den Rest des Urmundes; da nun zuletzt auch in dieser Gegend die Medullarrinne sich zum Rohr schließt, muß sich der Urmund in letzteres öffnen und zu der als *Canalis neurentericus* bekannten, schon beim *Amphioxus* (Fig. 59) beschriebenen Verbindung zwischen Darm

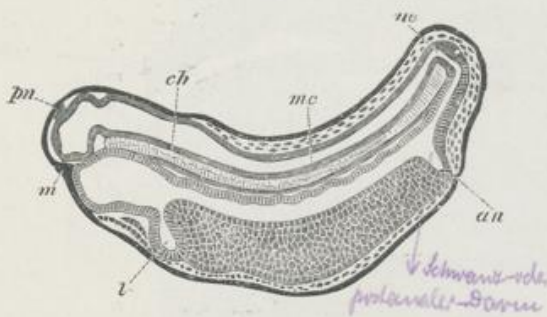


Fig. 76. Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo vom Bombinator. Nach GÖTTE.

m Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* *Canalis neurentericus*, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

und Zentralkanal des Rückenmarks werden. Der *Canalis neurentericus* ist auf dem nebenstehenden Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (Fig. 76 *ne*) auf das deutlichste zu sehen. (Genaueres hierüber in dem Kapitel IX.)

Für die Lehre vom exzentrisch erfolgenden Urmundverschluß liefern Mißbildungen, die sich bei den Amphibien leicht gewinnen lassen, ein schwer ins Gewicht fallendes Beweismaterial; daher sei hier auf dasselbe in aller Kürze noch etwas näher eingegangen. Durch künstliche Eingriffe kann man es erreichen, daß bei Froscheiern zwar der eine Teil der Gastrulation, das Einwandern (Invagination) von Zellmaterial, vor sich geht, dagegen der exzentrische Verschluß des Urmundes infolge einer gewissen Schädigung des Eies entweder ganz oder teilweise unterbleibt. Unter diesen Umständen bilden die Urmundränder einen großen Ring, der das ganze Dotterfeld einschließt und gleichsam als einen enorm entwickelten Rusconischen Dotterpfropf von außen sichtbar bleiben läßt. Trotz der Hemmung des Urmundschlusses, durch welche die ganze Rückengegend des Embryo nicht zustande gekommen ist, gehen die Differenzierungsprozesse in dem Zellenmaterial der Urmundränder, welche den Rücken durch

ihre Verwachsung hätten bilden sollen, weiter vor sich; nur entsteht jetzt auf der rechten und der linken Seite des Urmundringes eine halbe Medullarplatte, eine halbe Chordaanlage, nur eine Reihe von Rücken-segmenten, über deren Bildung erst das sechste Kapitel handelt.

Eine derartige, für die Richtigkeit der Urmundtheorie überaus beweiskräftige Hemmungsmißbildung, welche übrigens zuweilen auch im Freien gesammelte Froscheier zeigen, ist in den Fig. 77 und 78 abgebildet. Fig. 77 gibt eine Ansicht des ganzen mißgebildeten Frosch-Embryo. Man kann an dem ovalen, eine flache Schüssel darstellenden Gebilde Kopf- und Schwanzende (*k* u. *ar*) deutlich unterscheiden. Am Kopf ist der vorderste Teil der von dicken Medullarwülsten umgebenen Hirnplatte entstanden, an deren hinterem Rand eine Einsenkung in die Kopfdarmhöhle führt (*kd*). Hinter ihr ist die ganze Rücken-gegend durch einen Schlitz geöffnet, durch welchen der Nahrungs-dotter nach außen hervorsieht. Rings umschlossen wird der große, den offen gebliebenen Urmund ausfüllende Dotterpfropf vom Urmundrand (*ur*), der die Hirnwülste nach hinten weiter fortsetzt und

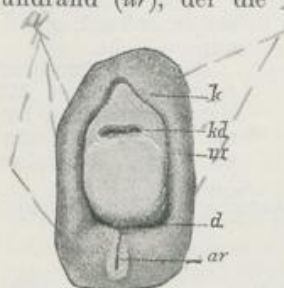


Fig. 77.

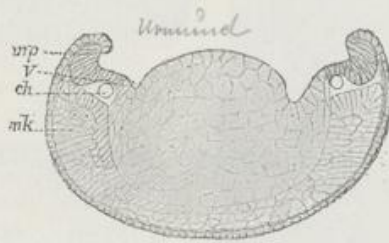


Fig. 78.

Fig. 77. Mißgebildeter Frosch-Embryo mit hochgradiger Urmundspalte, vom Rücken aus gesehen. Nach HERTWIG.

k Kopf, *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle, *ur* Urmundrand, *ar* Afterrinne, *d* Eingang in den Enddarm.

Fig. 78. Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 77 abgebildeten Mißbildung. Nach HERTWIG.

mp Medullarplatte, *v* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter, *ch* Chorda, *mk* mittleres Keimblatt.

selbst stark verdickt ist, weil er sich schon in verschiedene Organe differenziert hat. Denn wie der Querschnitt Fig. 78 lehrt, welcher etwa durch die Mitte des in Fig. 77 abgebildeten Embryo hindurchgelegt ist, befindet sich der Urmundrand schon auf einem weit vorgeschrittenen Embryonalstadium; er hat sich in eine halbe Medullarplatte (*mp*), in Chorda (*ch*), mittleres Keimblatt (*mk*) und Rücken-segmente gesondert.

Zugunsten unserer Urmundtheorie spricht ferner noch in hohem Maße die Beobachtung, daß Hemmungsmißbildungen des Frosches, welche die in den Fig. 77 und 78 abgebildete, hochgradige Urmundspalte zeigen, sich nachträglich noch in nahezu normale Embryonen umbilden können. Es wachsen ihre getrennten Organhälften nachträglich noch in der Weise, wie es bei normalem Verlauf die Urmundränder tun, über das Dotterfeld von links und rechts nach der Medianebene hinüber und beginnen allmählich von vorn nach hinten zu verschmelzen, linke mit rechter Rückenmarkshälfte, linke mit rechter Chordahälfte.

Solche zur Norm zurückkehrende, ältere Mißbildungen sind in den Fig. 79 und 80 in einer Totalansicht und auf einem Querschnitt abgebildet. In Fig. 79 ist das Kopfende und ein der Brustregion etwa entsprechender Abschnitt des Rumpfes im ganzen normal gebildet, dagegen zeigt sich noch in der Gegend der Lenden- und Sakralregion eine Spaltung der dorsalen Achsenorgane und eine Öffnung, die einen runden Dotterpfropf einschließt und sich schon dadurch deutlich als erhalten gebliebener Rest des Urmundes (Blastoporus) zu erkennen gibt. Ein Querschnitt etwas vor dem Urmundrest (Fig. 80) zeigt, daß die Anlagen von Chorda- und Nervenrohr noch doppelte sind, aber im Vergleich zum Querschnitt durch ein früheres Stadium (Fig. 78)

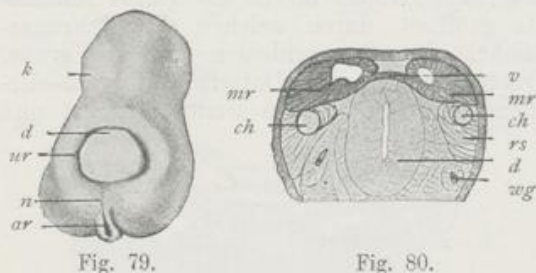


Fig. 79.

Fig. 80.

Fig. 79. Ältere Mißbildung von *Rana fusca* mit Urmundspalte vor dem Schwanzende. Nach HERTWIG.

k Kopf, d Dotterpfropf, ur Urmundrand, ar Afterrinne, n Naht.

Fig. 80. Querschnitt durch eine ältere Mißbildung von *Rana fusca* mit Urmundspalte etwas vor dem Dotterpfropf. Nach HERTWIG.

ch Chorda, d Darm, rs Rückensegment, wg WOLFFScher Gang, v Verbindung zwischen beiden Rückenmarkshälften (mr).

schon näher nach der Medianebene des Rückens zusammengetreten sind. Hierbei hat sich jede der in Fig. 78 zusammengekrümmten, halben Medullarplatten für sich zu einem Rohr geschlossen. Wenn man die Schnittserie, welcher die Fig. 80 entnommen ist, weiter kopfwärts verfolgt, so sieht man die doppelten Anlagen von Chorda und Rückenmark immer näher aneinander rücken, bis sie sich berühren und schließlich zu einem einfachen Chordastrang und zu einem einfachen Nervenrohr verschmelzen.

Ähnliche Mißbildungen, wie sie bei Froscheiern beobachtet sind, kommen auch bei Fischen (Forellen) und bei höheren Wirbeltieren (Huhn), zuweilen selbst beim Menschen, vor und sind hier unter dem Namen *Spina bifida* bekannt. Sie sind von um so größerem Interesse, als sie, wie oben gezeigt wurde, auf der gehemmten Entwicklung eines der ältesten und primitivsten Organe des Wirbeltierkörpers, des Urmundes, beruhen, nämlich auf dem Ausbleiben seines normalen Verschlusses. Auf die auch in der *Amphioxus*-Entwicklung beobachtete Urmundspalte wurde schon auf S. 69 kurz hingewiesen.

3. Die Keimblattbildung bei den Fischen.

Die eigentümliche, für die meroblastischen Eier beschriebene Zusammensetzung der Keimblase (S. 44, Fig. 41) 1. aus einem zelligen Abschnitt der Wand, welcher der Decke der Amphibienblastula vergleichbar ist, und 2. aus einem nicht in Zellen zerlegten, zuweilen außerordentlich mächtig entwickelten Nahrungsdotter ruft naturgemäß auch in der Art und Weise, wie sich die Keimblätter anlegen, erhebliche