

gefunden hat, besteht die Rückengegend (Fig. 87) nur aus zwei Keimblättern, von denen jetzt das äußere die zur Rinne umgewandelte Nervenplatte (*mr*), das innere die Chordaanlage (*ch*) geliefert hat. Zu beiden Seiten von diesen Anlagen beginnt der Keim dreiblättrig zu werden, indem an der mit einem Doppelstern bezeichneten Stelle mittleres Keimblatt (gastrales oder parachordales Mesoderm) zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwächst. Die Stelle ist wieder mit einer tiefen Rinne versehen, welche der Cölombucht am Urmundrand entspricht, von welcher sich das peristomale Mesoderm entwickelt (Fig. 87***mk*). Parachordale und peristomale Cölombucht gehen wie die von ihnen entspringenden Abschnitte des mittleren Keimblattes an der Randkerbe ineinander über. Auch dies Verhältnis spricht, abgesehen davon, daß man im Grunde der Randkerbe tatsächlich eine Nahtstelle nachweisen kann, für die Richtigkeit der Lehre, daß die Urmundränder von vorn nach hinten verschmelzen. (Urmundtheorie.)

Auf späteren Stadien wandelt sich die Nervenrinne in der bekannten Weise (s. S. 83) zum Rohr um; die Chordaanlage wird zur stabförmigen Chorda (Fig. 88*ch*) und wird vom Darmdrüsenblatt (*ik*) unterwachsen; das mittlere Keimblatt (*mk*) löst sich aus dem Zusammenhang, welcher in Fig. 87 an der mit einem Doppelstern bezeichneten Stelle mit der Chordaanlage (*ch*) und dem Darmdrüsenblatt bestanden hatte.

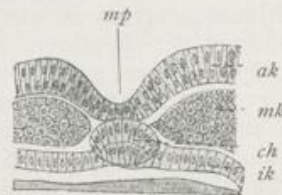


Fig. 88. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Selachiers. Nach BALFOUR.
ak, ik, mk Äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *ch* Chorda, *mp* Medullarplatte.

4. Die Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

a) Die erste Phase der Gastrulation.

Bei den großen, dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel ist gerade in den ersten Stadien die Untersuchung des Keimes mit besonderen technischen Schwierigkeiten verknüpft. Immerhin weisen auch hier manche Befunde darauf hin, daß die Entwicklung des inneren Keimblattes im wesentlichen nach demselben Prinzip wie bei den Amphibien und Selachiern vor sich geht, was bei dem jetzigen Stand der gesamten Keimblattfrage auch kaum anders zu erwarten ist.

Wenn sich der zellige Keim beim weiteren Fortgang der Entwicklung auf dem Nahrungsdotter in der Fläche mehr auszubreiten beginnt, wird seine Mitte dünner und durchsichtiger; unter ihr entsteht durch Verflüssigung des Dotters eine kleine Höhlung. Man kann jetzt bei Betrachtung von der Fläche (Fig. 89) an ihm ein mittleres, kreisförmiges, etwas helleres Feld, die *Area pellucida* oder den hellen Fruchthof der älteren Autoren (*hf*), und einen trüberen, ringförmigen Rand, die *Area opaca* oder den dunklen Fruchthof (*df*) unterscheiden. Die Unterschiede werden noch deutlicher, wenn man die Keimscheibe vom Dotter abpräpariert und in physiologischer Kochsalzlösung betrachtet.

Die weiteren Vorgänge sind bei den Reptilien leichter als bei den Vögeln und Säugetieren zu verfolgen und zu deuten. Man sieht bei ihnen in der Mitte der Keimhaut und des hellen Fruchthofs eine etwas weniger durchsichtige Stelle auftreten, welche bei Untersuchung des

vom Dotter abgelösten Keimes auf schwarzem Grund weißlich erscheint (Fig. 90) und als der Embryonalschild (*sch*) bezeichnet wird. Er ist dadurch entstanden, daß in seinem Bereich die zum Epithel zusammengefügteten Zellen der Keimhaut erst kubisch, später zylindrisch geworden sind, während umgekehrt in der Peripherie die Zellen sich immer mehr abgeflacht haben und dementsprechend durchsichtiger erscheinen. Bald ist an dem ovalen Schild auch ein vorderer und ein hinterer Rand zu erkennen, indem an diesem sich eine kleine, weiß erscheinende Stelle als ein nach hinten gerichteter Vorsprung absetzt, der sogenannte Primitivknoten (MEHNERT) oder die Primitivplatte (WILL), der Ausgangspunkt und das Zentrum für alle weiteren Bildungsvorgänge (Fig. 90 *pr*).

Schon in dieser Lage des Primitivknotens als des zukünftigen Bildungszentrum ist ein sehr wichtiger Unterschied in der Keimblattbildung der Reptilien, an welche sich die Vögel und Säugetiere anknüpfen lassen, gegenüber der Keimblattbildung in den meroblastischen Eiern der Elasmobranchier und Teleostier gegeben. Denn während bei diesen die Prozesse, die zur Ausbildung des embryonalen Körpers führen, vom Rand der Keimhaut aus ihren Ursprung nehmen, spielen sie sich in den

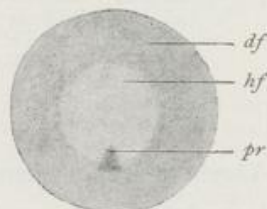


Fig. 89.

Fig. 89. Keimhaut eines Wasservogels, *Haliplana*, mit dunklem und hellem Fruchthof (*df* u. *hf*) und mit der ersten Andeutung des Primitivstreifens (*pr*). Nach SCHAUINSLAND.

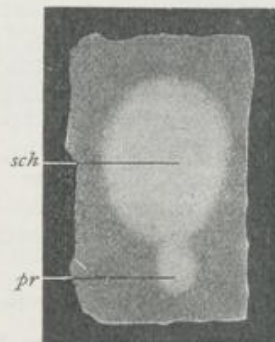


Fig. 90.

Fig. 90. Embryonalschild mit Primitivplatte vom Embryo von *Lacerta muralis*. Nach WILL.

sch Embryonalschild, *pr* Primitivplatte.

jetzt zu untersuchenden Klassen der Wirbeltiere mehr oder minder annähernd in ihrer Mitte ab. Infolgedessen ist bei den Fischen das hintere Ende des Embryo bis zur Zeit, wo die Schwanzknospe auftritt, immer mit dem Rande der Keimhaut verbunden: der Embryo entwickelt sich, wie man das Verhältnis kurz ausdrücken kann, randständig, und zwar, wie wir gesehen haben, unter Beteiligung des Zellenmaterials des Randes, welcher zugleich die Urmundlippe darstellt. Im zweiten Fall spielt bei der Entwicklung des Embryo der Rand der Keimhaut gar keine Rolle und besitzt überhaupt andere Eigenschaften als bei den Elasmobranchiern und den Teleostiern, bei denen er in großer Ausdehnung zum Urmundrand wird. Der Embryo bildet sich, um das Verhältnis wieder durch ein Schlagwort zu bezeichnen, mittelständig.

Von der Primitivplatte geht die Entwicklung des inneren Keimblattes aus. In ihrem Bereich ist, im Unterschied zum Embryonal-

schild mit seinen hohen Zylinderzellen, die Trübung durch eine erhebliche Wucherung der Zellen hervorgerufen worden und ist hierdurch ein dicker Knoten von teils fester, teils locker verbundenen Elementen entstanden. Im Anschluß hieran haben sich die in der Keimhöhle zerstreuten Dotterzellen zu einer zweiten Schicht unter der Decke der Keimblase, unter den Zylinderzellen des Schildes, zusammengefügt; sie sind meist abgeplattet, von verschiedener Form und Größe und hängen meist nur locker untereinander zusammen. Sie stellen das neugebildete innere Keimblatt dar, welches von KUPFFER als *Paraderm* oder Dotterblatt, von VAN BENEDEN als *Lecithophor* beschrieben worden ist (Fig. 91).

Ähnlich wie bei den Reptilien liegen die Verhältnisse bei den Vögeln, obwohl bei ihnen eine Primitivplatte nicht zu erkennen ist. Gleich nach der Ablage besteht die Keimhaut vom Huhn, auf dem Durchschnitt untersucht, aus mehreren Zellenlagen, die sich in ihrer Beschaffenheit voneinander unterscheiden. Die oberflächlichen Zellen sind zu einer festen Epithelmembran untereinander verbunden; sie sind kubisch oder zylindrisch und im Bereich des hellen Fruchthofes durch einen feinen Spalt von den tieferen Zellenlagen getrennt, dagegen im Randbezirk des dunklen Fruchthofes von ihnen nicht abzugrenzen. Die darunter gelegenen Zellen zeigen ein minder beständiges Verhalten und liegen, je mehr das Ei in seiner Entwicklung zurück



Fig. 91. Medianschnitt durch eine Keimhaut mit Primitivplatte von *Lacerta muralis*. Nach WELDON.

pr Primitivplatte, dl dorsale Urmundlippe.

ist, um so lockerer und unregelmäßiger in kleinen Gruppen und Strängen zusammen, die eine Art Netzwerk bilden. In der Mitte der Area pellucida ist die untere Schicht dünner und breitet sich über einer kleinen Höhle aus, die sie vom weißen Dotter des PANDERSchen Kerns trennt und Keimhöhle oder subgerminale Höhle heißt. Auch in ihr finden sich vereinzelte runde Furchungskugeln, zum Teil unmittelbar auf dem weißen Dotterboden, der selbst eine Anzahl Kerne einschließt und das zentrale Dottersyncytium VIRCHOWS darstellt. Nach dem Randbezirk (Area opaca) zu wird die untere Schicht, besonders entsprechend dem späteren hinteren Rand, dicker und liegt unmittelbar dem weißen Dotter auf, welcher mit seinen eingestreuten Kernen ein peripheres Dottersyncytium ausmacht. Man hat den gesamten, etwas verdickten, zelligen Rand der Keimhaut *Randwulst* (GÖTTE) oder *Keimwulst* (KÖLLIKER), *bourrelet blastodermique* (DUVAL) genannt.

Der so beschaffene Keim befindet sich noch am Ende des Blastulastadiums. Es entspricht die oberflächliche festgefügte Schicht kubischer Zellen der Decke der Keimblase, der enge Spalt unter ihr der Furchungs- resp. Keimblasenhöhle, und die locker auf dem weißen Boden verstreuten, vegetativen Zellen lassen sich dem Boden der Keimblase vergleichen. Ein inneres Keimblatt ist erst von dem Zeitpunkt

an vorhanden, wenn sich die zuvor locker verteilten und meist kugeligen Zellen unter starker Abplattung zu einer wirklichen Membran fester zusammengeordnet haben. Zuweilen nimmt diese Umwandlung schon vor der Bebrütung ihren Anfang, in den meisten Fällen ist sie ihre erste Folge.

An Längsschnitten (Fig. 92 u. 93) findet man dann im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes unter der oberflächlichen Schicht zylindrischer Zellen oder der ursprünglichen Decke der Keimblase, die jetzt zum äußeren Keimblatt geworden ist, durch einen scharfen Spalt von ihm getrennt, ein dünnes Häutchen abgeplatteter Zellen, das Entoderm. Es hängt nach hinten mit dem hier dicker gewordenen Randwulst zusammen, in einer Gegend, welche sich etwa der Primitivplatte der Reptilien würde vergleichen lassen, während es nach vorn zu und etwas seitwärts mit freiem, unregelmäßigem Rand aufhört. Im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes breitet sich daher das äußere Keimblatt

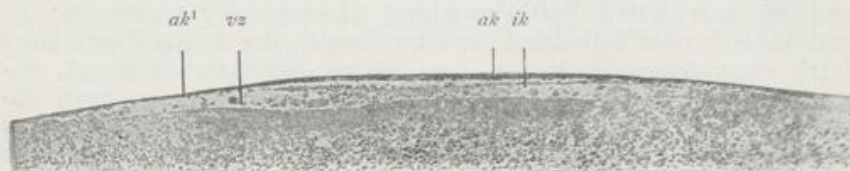


Fig. 92.



Fig. 93.

Fig. 92. Sagittaler Durchschnitt durch die Keimhaut des Hühnchens, einige Stunden nach Beginn der Bebrütung. Nach HERTWIG.

Fig. 93. Ein Stück der Keimhaut von Fig. 92, aus dem Bezirk, wo das innere Blatt mit freiem Rand aufhört; stärker vergrößert. Nach HERTWIG.

ak, ik Äußeres und inneres Keimblatt, vz isolierte vegetative Zellen, ak¹ Bezirk des äußeren Keimblattes, unter welchem das innere noch fehlt.

bis zum vorderen Randwulst unmittelbar über einer Höhle aus, welche man als Keimblasenhöhle bezeichnen und nach hinten in die Urdarmhöhle verfolgen kann. Wie auf früheren Stadien sind in den Höhlen und auf dem Dotterboden noch einzelne runde Embryonalzellen zerstreut, die allmählich an Zahl abnehmen und zum Wachstum des unteren Keimblattes aufgebraucht werden. Unter ihnen befinden sich auch einzelne, nur aus Dotter bestehende, größere und kleinere Kugeln, die Megasphären von His, die nichts anderes als vom Dotter abgelöste Ballen sind und zur Ernährung der Zellen der Keimblätter dienen. Nach längerer Dauer der Bebrütung dehnt sich das innere Keimblatt mit seinem freien Rand weiter nach vorn und seitlich aus und verschmilzt dann zuletzt auch hier mit dem Randwulst, wodurch seine Bildung ihren Abschluß findet (Fig. 94).

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, gleicht die Art und Weise, wie sich bei Reptilien und Vögeln das innere Keimblatt anlegt, sehr

wenig den bisher beschriebenen Formen der Gastrulation beim Amphioxus, bei den Amphibien und den Fischen. Von einer wirklichen Einstülpung ist keine Spur mehr nachzuweisen. Es läßt sich am besten der Vorgang als eine Unterwachsung der Decke der Keimblase durch die zerstreuten vegetativen Zellen und durch ihre feste Vereinigung zu einem inneren Keimblatt definieren. Auf die Frage, inwieweit dieser Vorgang von den ursprünglichen Verhältnissen durch Nachweis von Übergangsformen ableitbar ist und als eine stark abgeänderte Modifikation der Gastrulation gedeutet werden kann, hier eine Antwort zu geben, würde uns zu weit führen. Genauer findet sich hierüber in der 9. Auflage des Lehrbuchs und im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre (Bd. I, S. 824 und 859).

Ebenso schwierig wie bei den Vögeln ist die Entwicklung des inneren Keimblattes bei den Säugetieren auf die Gastrulation der übrigen Wirbeltiere zurückzuführen. Das bei den Untersuchungen am meisten benutzte Objekt, welches wir auch unserer Darstellung zugrunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen gewesen; außerdem sind noch Fledermaus, Maulwurf, Schwein, Schaf, Igel, Beuteltiere usw. untersucht worden. Während das Ei der Säugetiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben wird, ist es durch den Furchungsprozeß in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen (Fig. 27). Darauf entsteht in seinem Innern durch Abscheidung von Flüssigkeit eine kleine spaltförmige Höhle (Fig. 95 kb). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium eingetreten. Die Wand der Keimblase oder Vesicula blastodermica wird, wie schon seit BISCHOFFS Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage mosaikartig angeordneter, polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen (*) verdickt, welche einen in die Keimblasenhöhle vorspringenden Höcker bedingen.

Für die weitere Entwicklung der Säugetiere ist nun vor allem der Umstand besonders charakteristisch, daß sich die Keimblase bei ihnen, wie bei keinem anderen Wirbeltier, durch Zunahme von Flüssigkeit, die viel Eiweiß enthält und bei Zusatz von Alkohol körnig gerinnt, außerordentlich vergrößert (Fig. 96) und bald einen Durchmesser von 1 mm gewinnt. Natürlich ist bei diesen Wachstumsvorgängen auch die Zona pellucida (zp) verändert und zu einem dünnen Häutchen ausgedehnt worden. Ihr liegt eine schon von den Wandungen des Eileiters ausgeschiedene Gallerte auf. Die Wand der Keimblase ist an den 1 mm großen Eiern vom Kaninchen sehr dünn geworden. Die in einfacher Schicht angeordneten, mosaikartigen Zellen haben sich stark abgeplattet. Auch der in die Keimblasenhöhle vorspringende

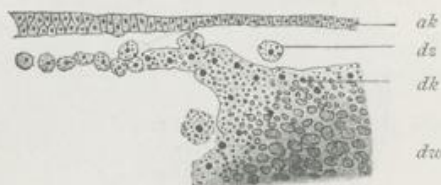


Fig. 94. Durchschnitt durch den Rand der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies. Nach DUVAL.

ak Äußeres Keimblatt, dz Dotterzelle, dk Dotterkerne, dw Dotterwall.

Zellenhöcker hat sich umgewandelt und sich mehr und mehr in die Fläche zu einer scheibenförmigen Platte ausgebreitet, welche sich mit zugespitztem Rande allmählich in den verdünnten Wandteil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen sich, wie an der Keimscheibe der Reptilien und Vögel, die weiteren Entwicklungsprozesse in erster Linie ab. Ihre oberflächlichsten Zellen sind zu dünnen Schüppchen abgeplattet, wie sie auch sonst die Wand der Blase bilden; ihre anderen, zwei- bis dreifach übereinander gelagerten Elemente dagegen sind größer und protoplasmareicher.

Bis hierher befindet sich das Ei der Säugetiere noch auf dem Keimblasenstadium; es besteht überall aus einem einzigen Keimblatt. Zwei Keimblätter treten erst an Eiern auf, die schon mehr als 1 mm Durchmesser besitzen und etwa 5 Tage alt sind. An der Stelle, wo früher die Zellenplatte lag, ist jetzt bei Betrachtung von der Fläche (Fig. 97)

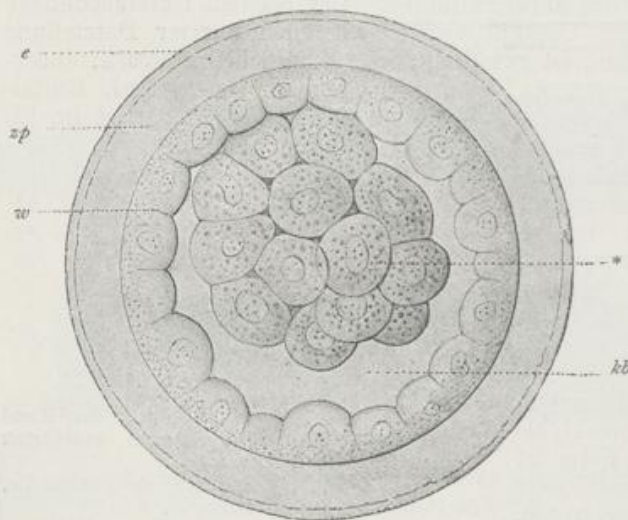


Fig. 95. Keimblase eines Kanincheneies. Nach E. VAN BENEDEN.

e Eiweißhülle, zp Zona pellucida, w aus einfacher Zellenlage aufgebaute Wand der Keimblase, kb Furchungshöhle, die sich allmählich zur Keimblasenhöhle erweitert. * Haufen von Embryonalzellen.

ein weißlicher Fleck zu sehen, der anfangs rund, später oval und birnenförmig wird. Er entspricht dem Embryonalschild der Reptilien (Area-embryonalis, Embryonalfleck KÖLLIKERS) und ist daher mit demselben Namen belegt worden. Er besteht aus zwei durch einen deutlichen Spalt getrennten und voneinander ablösbaren Keimblättern (Fig. 98). Von diesen ist das innere Keimblatt (ik) eine einzige Lage stark abgeplatteter Zellen. Das äußere Keimblatt (ak) dagegen ist erheblich dicker und verursacht dadurch das dunklere Aussehen des Teils der Blasenwand, welcher den Schild bildet; es ist aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt: 1. aus einer tieferen Lage kubischer oder runder, größerer Elemente und 2. aus einer oberflächlichen Lage einzelner, platter Zellen, die von RAUBER zuerst genauer beschrieben worden sind und nach ihm als RAUBERSche Schicht bezeichnet werden. Nach den Rändern des Schildes zu verdünnt sich das äußere Blatt, wird einschichtig und setzt sich in die abgeplatteten, großen Elemente fort, die wir schon auf dem Keimblasenstadium den größten Teil der Blasenwand haben allein ausmachen sehen. Das innere Keimblatt ist anfänglich nur an einem kleinen Teil der Blasenwand, am

Schild und in seiner nächsten Umgebung, entwickelt; es hört mit einem gezackten Rande frei auf; hier finden sich locker aneinander grenzende, amöboide Zellen, die durch ihre Vermehrung und Ortsveränderung wohl das Weiterwachstum des Blattes bedingen. Dieses breitet sich nämlich an den älteren Eiern von dem Schild nach dem entgegengesetzten Eipol langsam aus; nach und nach wird so die ganze

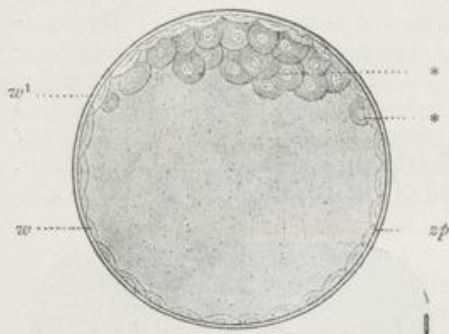


Fig. 96.

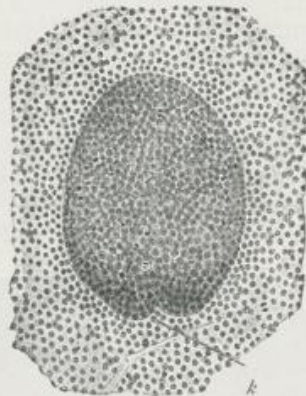


Fig. 97.

Fig. 96. Ältere Keimblase eines Kaninchens. Nach E. VAN BENEDEN.

zp Zona pellucida, w einfache, noch mehr als in Fig. 95 verdünnte Wand der Keimblase, * Haufen der Embryonalzellen von Fig. 95, abgeplattet zu einer Scheibe, die den abgeplatteten Zellen der Blasenwand w¹ anliegt.]

Fig. 97. Ein Stück Keimhaut mit Embryonschild von einem Hundeei, 16 Tage nach der letzten Begattung, von der Fläche gesehen. Nach BONNET.

k Randkerbe.

Keimblase zweiblättrig.* Während dies geschieht, gehen auch Veränderungen an dem oval gewordenen und etwas vergrößerten Schild vor sich. Die RAUBERSche Schicht verschwindet, die unter ihr gelegenen, kubischen oder kugeligen Zellen sind zylindrisch geworden und schließen noch dichter zusammen. Beide primären Keimblätter sind jetzt nur einschichtig.



Fig. 98. Schnitt durch den Embryonschild eines Kaninchenkeims, 5 Tage nach der Empfängnis. Nach KÖLLIKER.

ah, ih Äußeres und inneres Keimblatt, rz RAUBERSche Deckschicht.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen auch die beiden folgenden Figuren, welche ein 7 Tage altes Kaninchenei in zwei verschiedenen Ansichten darstellen. Bei Betrachtung von oben (Fig. 99) ist der jetzt oval gewordene Schild (ag) zu sehen. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 100) kann man drei Bezirke an der Keimblase unterscheiden: 1. den Schild (ag), 2. einen die obere Hälfte der Blase einnehmenden und bis zur Linie ge reichenden Bezirk, in welchem die Wand noch zweiblättrig ist, aber die Zellen des äußeren und inneren

Keimblattes stark abgeplattet sind, und 3. einen nach abwärts von der Linie *ge* gelegenen Abschnitt, wo die Blasenwand nur von dem äußeren Keimblatt gebildet wird.

Es erhebt sich jetzt die wichtige Frage, in welcher Weise sich bei den Säugetieren die zweiblättrige aus der einblättrigen Anlage entwickelt. Nach der Kleinheit des Eies, nach dem Verlauf des Furchungsprozesses und nach der Beschaffenheit der Keimblase, die eine große, mit Flüssigkeit erfüllte Höhle einschließt und nur von einer dünnen Zellenlage umgrenzt wird, ließe sich erwarten, daß die Gastrula-bildung in ähnlicher Weise wie beim *Amphioxus* vor sich gehen und die eine Hälfte der Blasenwand gegen die andere zum Becher eingestülpt werden müßte. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Vielmehr deuten alle bekannt gewordenen Erscheinungen darauf hin, daß die Eier der Säugetiere hinsichtlich ihrer Keimblattbildung sich mehr an die großen, dotterreichen Eier der Reptilien und Vögel unmittelbar anschließen.

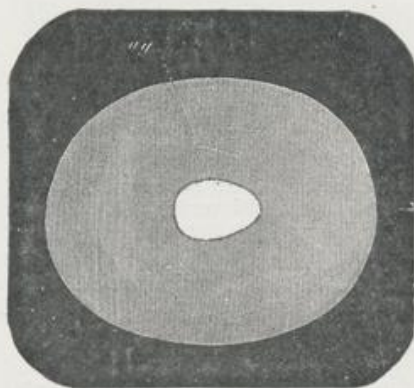


Fig. 99.

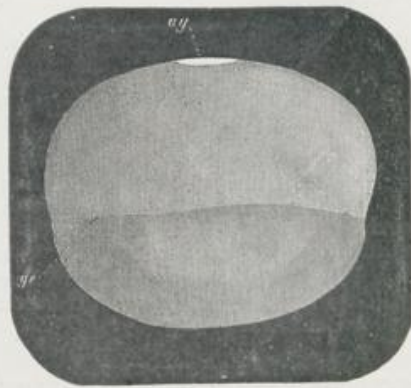


Fig. 100.

Fig. 99 und 100. Keime des Kaninchens von 7 Tagen ohne äußere Eihaut, Länge 4,4 mm. Nach KÖLLIKER. 10mal vergrößert.

Fig. 99 von oben, Fig. 100 von der Seite gesehen.

ag Embryonalschild (Area embryonalis); *ge* die Stelle, bis zu welcher die Blasenwand doppelblättrig ist.

Dieser Umstand, sowie auch noch manche anderen Verhältnisse, die im achten Kapitel ausführlicher besprochen werden sollen, lassen die Annahme als notwendig erscheinen, daß entfernte Vorfahren der Säugetiere große, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind. Bei ihren Nachkommen jedoch haben die Eier aus später (Kap. VIII) noch genauer zu erörternden Gründen ihren Dottergehalt zum größten Teil wieder eingebüßt; sie sind daher nicht ursprünglich dotterarm, sondern sind erst nachträglich wieder dotterarm geworden; ihre Gastrulation kann daher auch nicht mehr nach dem ursprünglichen und einfachen Typus eines *Amphioxuseies* verlaufen. Sie ist ebenso wie bei den Reptilien und Vögeln außerordentlich modifiziert. Auch hierüber ist das Nähere in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und im Handbuch, Bd. I, S. 907 nachzulesen.

Als Eigentümlichkeit für mehrere Ordnungen der Säugetiere (z. B. für Wiederkäuer, Schweine u. dgl.) ist noch zu erwähnen, daß ihre *Vesicula blastodermica* frühzeitig zu einem außerordentlich langen

und feinen Schlauch auswächst, der sich in den Hörnern des Uterus bicornis einbettet. Ein solcher ist vom Schaf in Fig. 101 auf zwei Drittel verkleinert dargestellt, nach einem Präparat von BONNET, welches



Fig. 101. Langer Eischlauch des Schafes, 12 Tage 2 Stunden nach der Begattung herauspräpariert; auf zwei Drittel verkleinert. Nach BONNET.
E Embryonalschild, bl blasenartige Erweiterung des Schlauches an seinen Enden.

12 Tage nach der Begattung aus dem Uterushorn isoliert wurde. Der sehr kleine Embryonalschild (E) ist in der Mitte des Schlauches zu sehen.

b) Die zweite Phase der Gastrulation.

Die zweite Phase der Keimblattbildung ist bei den Amnioten ausgezeichnet durch eine lebhaft Wucherung des äußeren Keimblattes, welche das Material zur Anlage der Chorda und des mittleren Keimblattes liefert. Hierbei kommt es bei den Reptilien zu einer Einstülpung, die seit ihrer Entdeckung durch KUPFFER lange Zeit für die Gastrulatasche gehalten und der Gastralhöhle des Amphioxus und der Amphibien verglichen worden ist. Obgleich die Ähnlichkeit eine sehr große ist, muß der Vergleich doch als ein irriger bezeichnet werden, da die Zellen, welche einwachsen und die Einstülpungshöhle begrenzen, nicht zur Auskleidung des Darmraumes dienen, also nicht das Darmdrüsenblatt (das sekundäre Entoderm) liefern, welches ja auf der ersten Phase der Gastrulation schon entstanden ist (Paraderm von KUPFFER). Vielmehr läßt sich die eingestülpte Zellmasse allein der Chorda-Mesodermanlage des Amphioxus, welche in der schematischen Fig. 60 mit den Buchstaben *ms* und *ch* bezeichnet ist, oder der Wucherung vergleichen, welche bei den Amphibien (Fig. 66 *M* und 67 *mk*¹, *mk*²) auf der zweiten Phase der Keimblattbildung in der Umgebung des Blastoporus und bei den Elasmobranchiern (Fig. 84 *mk*) vom Urmundrand aus zwischen die primären Keimblätter hineinwächst und als eine geschlossene Falte, als eine Cölomtasche, gedeutet worden ist. Die Einstülpungshöhle der Reptilien entspricht mithin nur dem unter der Chordaanlage gelegenen Hohlraum und den Spalten, die sich von hier und vom Urmundrand zwischen beide Blätter des Mesoderms hineinsenken. Daher habe ich mit Rücksicht auf die spätere Verwendung des Zellenmaterials die Einstülpung bei den Reptilien als Mesodermsäckchen bezeichnet.

Wir lernen hier einen interessanten Unterschied in der Bildung der Keimblätter zwischen niederen und höheren Wirbeltieren kennen. Während bei dem Amphioxus, den Cyklostomen, Ganoiden und Amphibien, den Elasmobranchiern und Teleostiern der Charakter der Einstülpung deutlich bei der Entwicklung des inneren Keimblattes, aber weniger und stärker modifiziert bei der Entwicklung des mittleren Keimblattes hervortritt, ist das Umgekehrte bei den Reptilien der Fall.

Der Tatbestand selbst ist folgender: An der Primitivplatte, die schon oben (S. 92) als das Zentrum für alle weiteren Bildungsvorgänge

bezeichnet wurde, entsteht später in der gewucherten Zellenmasse, mit welcher das schon vorhandene Darmdrüsenblatt zusammenhängt, eine kleine Grube, die sich mehr und mehr zu einem Blindsack vertieft (Fig. 102). Das Mesodermsäckchen (Fig. 103) wächst in den Spaltraum zwischen die beiden schon vorhandenen primären Keimblätter, sie auseinanderdrängend, hinein, wobei sein geschlossenes Ende nach vorn gerichtet ist. Seine Öffnung auf der Primitivplatte (Fig. 102) stellt längere Zeit einen queren Spalt dar, der von einer vorderen und hinteren Lippe begrenzt wird.



Fig. 102. Oberflächenbild der Keimhaut der Natter mit breiter Urmundspalte. Nach HERTWIG.

Die vordere Lippe (Fig. 103) ist schärfer ausgeprägt und springt nach außen stärker als die hintere Lippe vor, welche sich ohne schärfere Abgrenzung in der Primitivplatte verliert. Später krümmt sich die vordere Lippe halbmondförmig mit nach hinten gerichteter Konkavität, sie wird hufeisenförmig und umfaßt einen kleinen nach außen vorspringenden Höcker, welcher sich dem RUSCONISCHEN Dotterpfropf vergleichen läßt. Die Öffnung des Säckchens entspricht dem Urmund der Amphibien zur Zeit, wo sich in seinem Umkreis das mittlere Keimblatt anlegt, also auf der zweiten Phase der Gastrulation; sie kann daher in dieser Beschränkung als der Urmund der Reptilien in späterer Zeit bezeichnet werden.

Am Mesodermsäckchen der Reptilien, für welche die Natter als Vertreter gewählt ist, sind noch folgende Einzelheiten und Veränderungen festzustellen, worüber uns Längs- und Querschnitte unterrichten (Fig. 103 und 104). Ein medianer Streifen seiner Decke (Fig. 103), welcher durch einen schmalen Spalt vom Zylinderepithel des Embryonalschildes getrennt wird, ist sehr dick und aus länglichen, zylindrischen Zellen zusammengesetzt; er entspricht der Chordaanlage der bisher besprochenen Wirbeltiere (Fig. 56, 68, 87 *ch*). Der Boden ist nach vorn verdünnt und besteht aus platten Zellen, während er sich nach hinten verdickt und in die Primitivplatte übergeht. Aus den seitlichen Wandungen des Mesodermsäckchens sind, wie man am besten an Querschnitten sieht (Fig. 104), solide Zellmassen, die mittleren Keimblätter in den Spaltraum zwischen innerem und äußerem Keimblatt links und rechts von der Chordaanlage hineingewachsen und sitzen ihm wie zwei Flügel an, die sich nach ihrem Rand hin allmählich verdünnen. Von den Grenzblättern überall durch einen Spalt getrennt, können sie nur aus der Wand des Mesodermsäckchens ihren Ursprung genommen haben. Sie entsprechen dem parachordalen oder gastraln Mesoderm der Amphibien und Fische. Aber auch der peristomale Teil fehlt nicht, wie ein Durchschnitt etwas hinter der vorderen Urmundlippe zeigt (Fig. 105).

Auch an den seitlichen Urmundlippen, die das vordere Ende der Primitivplatte zwischen sich fassen, sieht man ebenfalls zwei Mesodermflügel, die noch etwas weniger stark entwickelt sind, sich zwischen die Grenzblätter hineinschieben.

Ehe wir die weiteren Schicksale des Mesodermsäckchens bei den Reptilien verfolgen, sei vorher noch auf die entsprechenden Bildungen bei Vögeln und Säugetieren eingegangen. Auch bei diesen entstehen

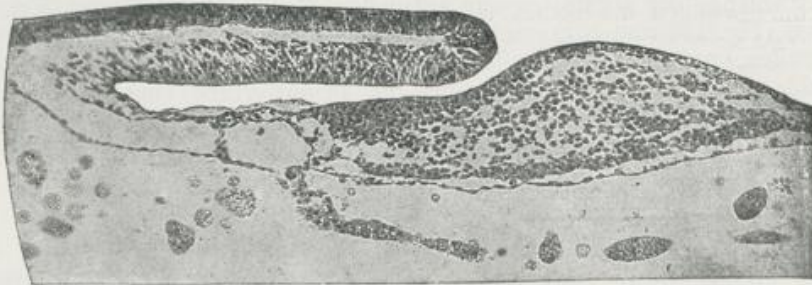


Fig. 103. Längsschnitt durch eine Keimhaut der Natter mit großem Mesodermsäckchen kurz vor dem Durchbruch seines Bodens. Nach HERTWIG.

in einem beschränkten medianen Bezirk, welcher der Primitivplatte der Reptilien entspricht, aber schmaler und dafür viel länger ist, Wucherungen des äußeren Keimblattes und liefern eine seiner unteren Fläche

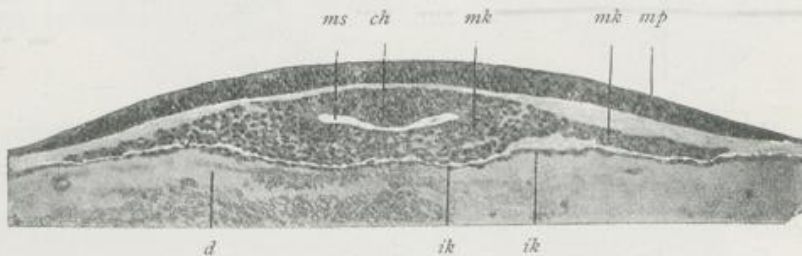


Fig. 104.

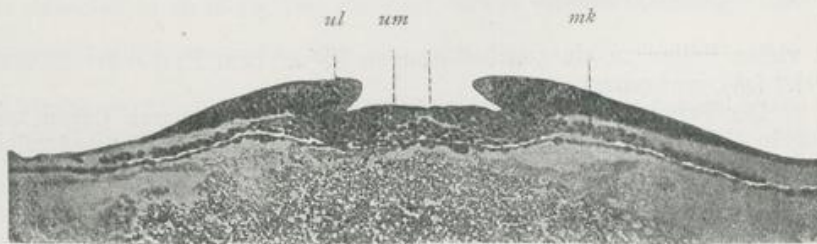


Fig. 105.

Fig. 104 und 105. Zwei Querschnitte durch das Mesodermsäckchen einer Natter, deren Keim sich etwa auf dem in Fig. 102 abgebildeten Stadium befindet. Nach HERTWIG.

Fig. 104. Querschnitt in geringer Entfernung vor der vorderen Urmundlippe. — Fig. 105. Querschnitt hinter der vorderen Urmundlippe. Nach HERTWIG.
ch Chordaanlage, *d* Dotter, *ik*, *mk* inneres und mittleres Keimblatt, *ms* Höhle des Mesodermsäckchens, *ul* seitliche Urmundlippe, *um* Boden des Mesodermsäckchens, *mp* Medullarplatte.

ansitzende leistenförmige Verdickung. Die Leiste ist in der Embryologie der Vögel und Säugetiere schon seit langer Zeit unter dem Namen des Primitivstreifens bekannt und viel besprochen worden.

Sowohl bei den Vögeln (Fig. 106) als bei den Säugetieren (Fig. 107) entsteht der Primitivstreifen im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes; er fällt in seiner Richtung mit der späteren Medianebene des Embryo zusammen, ist etwa 1 mm lang und 0,2 mm breit. Bei Flächenbetrachtung der abgelösten und auf hellem Grund ausgebreiteten Keimhaut (Fig. 106 und 107) erscheint er als ein trüberer, weil zellenreicherer Streifen, auf dessen Oberfläche, besonders in der vorderen Hälfte, bald mehr, bald minder deutlich die Primitivrinne eingegraben ist. Das vordere Ende des Streifens ist besonders bei den Säugetieren zum Primitiv- oder HENSEN-schen Knoten verdickt, in welchem die Primitivrinne sich häufig tiefer einsenkt und die Primitivgrube bildet. Auch das hintere Ende zeigt sich

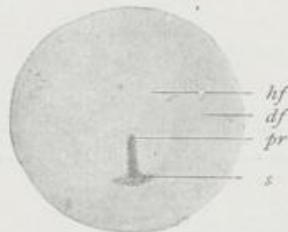


Fig. 106.

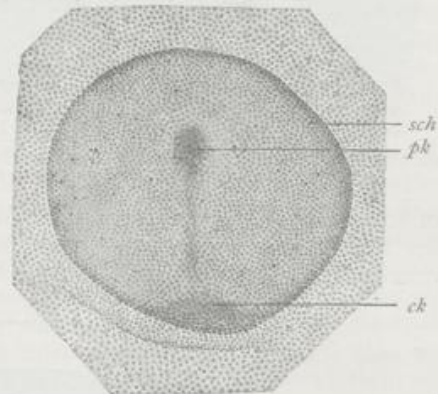


Fig. 107.

Fig. 106. Keimhaut vom Wasservogel *Haliplana* mit weiter entwickeltem Primitivstreifen (*pr*). Nach SCHAUINSLAND.
s Sichelförmige Verbreiterung oder Endwulst, *hf*, *df* heller und dunkler Fruchthof.

Fig. 107. Embryonalschild mit Primitivstreifen vom Hundeei. Nach BONNET.
pk Primitiv-(HENSEN-scher) Knoten, *ck* Caudalknoten oder Endwulst, *sch* Grenze vom Embryonalschild.

in vielen Fällen zu einer sichelförmigen Figur, dem End- oder Caudalwulst (*ck*), verbreitert.

Der Primitivstreifen ist, wie Querschnitte durch Keime von Vögeln (Fig. 108) und Säugetieren (Fig. 109) lehren, einzig und allein

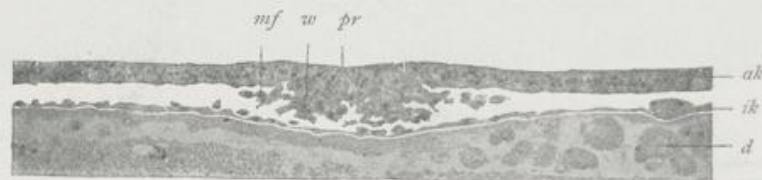


Fig. 108. Querschnitt durch den Primitivstreifen einer Hühnerkeimhaut nahe 10 Stunden Bebrütung. Nach HERTWIG.

ak, *ik* Äußeres und inneres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *w* Zellenwucherung, *mf* Mesodermflügel, *d* Dotter.

durch eine lebhaft Wucherung im äußeren Keimblatt, die längs der axialen Mittellinie stattfindet und sehr zahlreiche Kernteilungsfiguren zeigt, hervorgerufen worden. Die neugebildeten Elemente scheiden aus dem Niveau des äußeren Keimblattes an seiner unteren Fläche

aus und treten, wie sich aus der Form der Zellen schließen läßt, durch amöboide Bewegungen in den Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern hinein, eine Leiste bildend. An dem Wucherungsprozeß ist das innere Keimblatt (*ik*) nicht in der geringsten Weise beteiligt, da es nur eine einfache Lage außerordentlich abgeplatteter Zellen bildet und überall durch einen Spalt vom Primitivstreifen deutlich getrennt ist.



Fig. 109. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Kaninchens 6 Tage 18 Stunden nach der Begattung. Nach KÖLLIKER.
Bezeichnungen wie in Fig. 108.

Wie bei den Reptilien die Primitivplatte und das Mesoderm-säckchen, bildet der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere und seine gleich noch zu beschreibende, nach vorn gerichtete und daher als Kopf-fortsatz bekannte Verlängerung den Ursprungsort des mittleren Keimblattes. Wie dort, dringen auch hier die durch Wucherung sich noch weiter vermehrenden Zellen in den Spalt zwischen den beiden Grenz-

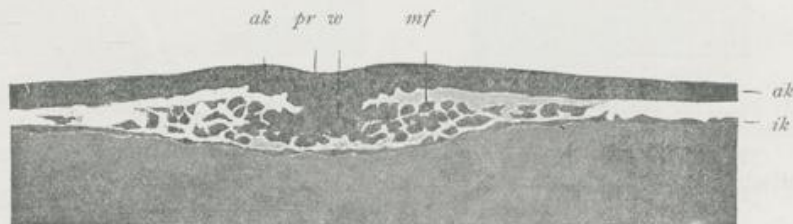


Fig. 110. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Hühnerkeimes, der weiter entwickelt ist als in Fig. 108, gleichfalls nach 10 Stunden Bebrütung. Nach HERTWIG.
Bezeichnungen wie in Fig. 108.

blättern hinein und liefern zwei flügelartige Anhänge zu beiden Seiten des Primitivstreifens (Fig. 110). Von ihrem zentralen Ursprung aus breiten sich die beiden Mesodermflügel, je ältere Stadien man untersucht, immer weiter in der Peripherie aus (Fig. 111); sie erreichen bald die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof und dringen von da in den Bereich des letzteren hinein, wo sie in einen dünnen Rand

Fig. 111. Querschnitt durch den Primitivknoten eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes. Nach RABL.



auslaufen. Das so entstandene mittlere Keimblatt wird später kompakter und zellenreicher, und da es, abgesehen vom Primitivstreifen, durch einen Spalt von den Grenzblättern in dieser Periode seiner Entwicklung scharf getrennt ist, kann es von ihnen auch kein Zellenmaterial zu seinem Wachstum beziehen.

Bald nach seiner Entstehung entwickelt sich am Primitivstreifen, wie schon erwähnt, der Kopffortsatz, ein Gebilde, von dem sich nachweisen läßt, daß es dem Mesodermsäckchen der Reptilien homolog ist. Bei Betrachtung der ausgebreiteten Keimhaut von der Oberfläche fällt auf etwas späteren Stadien sowohl bei Keimen von Vögeln

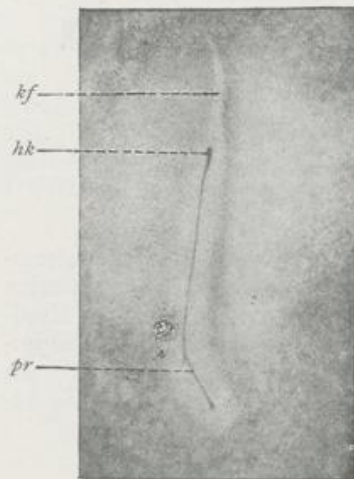


Fig. 112.

Fig. 112. Primitivstreifen mit kurzem Kopffortsatz einer 26 Stunden bebrüteten Hühnerkeimhaut. Nach HERTWIG.

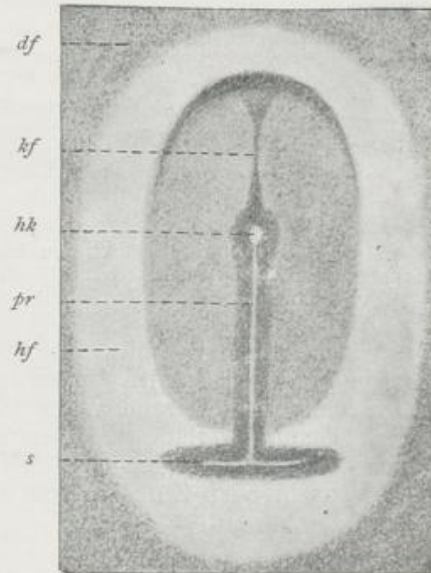


Fig. 113.

Fig. 113. Keimhaut vom Sperling mit weit entwickeltem Primitivstreifen und Kopffortsatz. Nach SCHAUINSLAND.

df, hf Dunkler und heller Fruchthof, *pr* Primitivrinne des Primitivstreifens, *kf* sein Kopffortsatz, *hk* HENSENScher Knoten mit Primitivgrube, *s* Sichel.

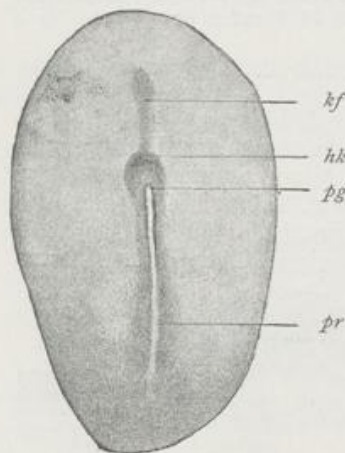


Fig. 114. Embryonalanlage vom Kaninchen. Nach E. VAN BENEDEN.

pr Primitivstreifen, *kf* Kopffortsatz, *hk* HENSENScher Knoten, *pg* Primitivgrube.

(Fig. 112 und 113) wie von Säugtieren (Fig. 114) ein dunklerer Streifen auf, der vom HENSENSchen Knoten aus eine Strecke weit nach vorn in das Embryonalschild hineinreicht. Auf Querschnitten untersucht, liefert er den in Fig. 115 von einem Kaninchenkeim abgebildeten Befund. Ein dickerer Zellstrang geht zu beiden Seiten in zwei dünnere Zellplatten über, welche die Fortsetzung der vom Primitivstreifen entspringenden Mesodermflügel nach vorn sind. Vom Querschnitt durch den Primitivstreifen selbst ist das Bild nur dadurch verschieden, daß der Kopffortsatz durch eine glatte Kontur vom äußeren Keimblatt scharf abgetrennt ist und daher vom HENSENSchen Knoten aus frei in den Spaltraum zwischen den Grenzblättern vorragt. Vom Mesodermsäckchen der Reptilien unterscheidet sich

der Querschnitt durch den Kopffortsatz des Kaninchens auf den ersten Blick sehr wesentlich dadurch, daß ihm jede Spur einer Höhlung fehlt. Dort liegt ein hohler, hier ein kompakter Zellstrang vor. Wie wenig aber derartige Unterschiede ins Gewicht fallen und wie leicht in der Entwicklung Höhlungen

von Taschen und Ausstülpungen verloren gehen, das zeigt sich auch hier wieder. Denn die vergleichende Entwicklungsgeschichte hat uns mit mehreren Fällen bekannt gemacht, in denen auch bei Säugetieren der



Fig. 115. Äuerschnitt durch den Kopffortsatz eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes, welchem auch die Fig. 111 angehört. Nach RABL.

Kopffortsatz eine freilich sehr enge Höhle besitzt, die an der Grube des Primitivknotens nach außen mündet und gewöhnlich als Chordakanal beschrieben wird. Ein solcher ist z. B. beim Meerschweinchen und Schaf, noch deutlicher aber bei der Fledermaus vorhanden. Von einem Längsschnitt durch denselben hat uns VAN BENEDEN die nebenstehende Abbildung (Fig. 116) gegeben, welche mit dem Längsschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter (Fig. 103) übereinstimmt.

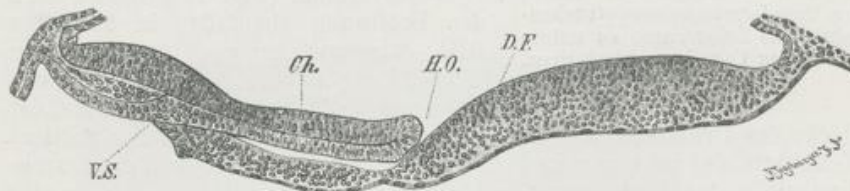


Fig. 116. Medianschnitt durch den Chordakanal eines Keimes von *Vespertilio murinus* vor seiner Eröffnung. Nach E. VAN BENEDEN.

V.S. Vordere Öffnung in einer Querspalte bestehend, D.F. Primitivstreifen, H.O. hintere Öffnung an der Primitivgrube, Ch. Chordaplatte.

Den besten Beweis aber für die Richtigkeit der Ansicht, daß einerseits die Primitivplatte und das Mesodermsäckchen der Reptilien, andererseits der Primitivstreifen und der Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere homologe Gebilde sind, liefert das Studium ihrer weiteren Entwicklung, die in auffälligen Einzelheiten ganz frappante Übereinstimmungen aufweist.

c) Weitere Umwandlungen der Primitivorgane bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

Bei den Reptilien tritt bald nach der Anlage des Mesodermsäckchens ein Stadium ein, auf welchem seine Bodenplatte längs eines Streifens in der Medianebene mit dem dünnen, inneren Keimblatt verwächst. Hierauf entstehen an der Verwachungsstelle in größerer Anzahl spaltartige Durchbrechungen, die sich allmählich erweitern, bis eine einzige große Durchbruchöffnung unter Resorption der Zellbrücken zustande gekommen ist. Das Mesodermsäckchen hat sich demnach jetzt in den unter dem Darmdrüsenblatt gelegenen Raum, in die Urdarmhöhle, geöffnet. Fig. 117 stellt eine vom Dotter abpräparierte Keimhaut vom Gecko dar, an welcher man bei Betrachtung von der unteren Fläche die zahl-

reichen Durchbruchstellen am Boden des Mesodermsäckchens und die noch stehengebliebenen, zum Netz verbundenen Zellstränge erblickt, die aber später auch noch schwinden.

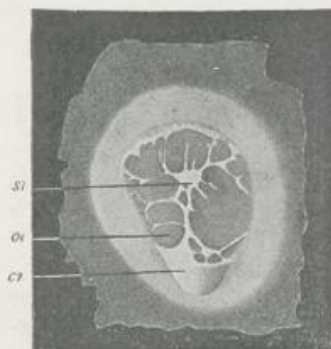


Fig. 117. Vom Dotter erhobene Keimhaut vom Gecko, in der Ansicht von unten. Nach WILL.

oe Durch Durchbruch entstandene Öffnungen im Boden des Mesodermsäckchens, *st* stehengebliebene Zellstränge, *cn* untere Wand des Canalis neurentericus.

Decke des Urdarms gelegenen Chordaanlage (*ch*) entspringt das mittlere Keimblatt und geht an seinem Ursprung links und rechts von der Durchbruchstelle des Säckchens durch die beiden Urdarmfalten (*udf*) in das Darmdrüsenblatt über. Das Verhältnis der Primitivanlagen zueinander ist genau dasselbe, wie wir es in den Fig. 56, 68, 87 kennen gelernt haben.

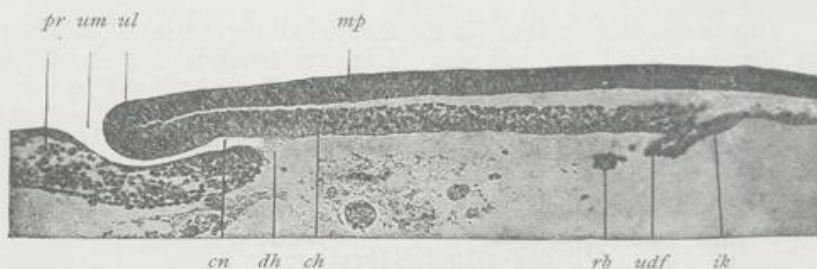


Fig. 118. Längsschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter, an deren Boden der Durchbruch erfolgt ist. Nach HERTWIG.

pr Primitivplatte, die nach vorn in den Boden des Mesodermsäckchens übergeht, *rb* strangförmige Reste des Bodens, *udf* Urdarmfalte, *ch* Chordaanlage, *ul* vordere Urmundlippe, *mp* Medullarplatte, *cn* Canalis neurentericus, *um* Urmund, *ik* inneres Keimblatt.

Was die entsprechenden Vorgänge bei den Vögeln und Säugetieren betrifft, so ist als erster Punkt der Übereinstimmung hervorzuheben, daß auch bei ihnen sich eine Verwachsung mit dem inneren Keimblatt ausbildet. Dieselbe erfolgt zuerst im Bereich des HENSENSchen Knotens

und dehnt sich nach vorn über den ganzen Kopffortsatz und nach hinten auf eine bald größere, bald kleinere Fläche des Primitivstreifens aus. So ergeben sich die Durchschnittsbilder, wie sie in den Fig. 120 und 121 vom Hühnchen, in Fig. 122 vom Kaninchen dargestellt sind. Fig. 120

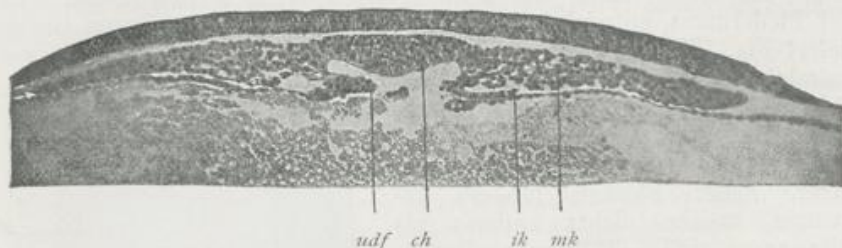


Fig. 119. Querschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter an der Stelle, wo der Durchbruch in den Urdarm erfolgt ist. Nach HERTWIG.

ik, mk Inneres und mittleres Keimblatt, *ch* Chordaanlage, *udf* Urdarmfalten.

und 122 zeigen die Verschmelzung am Knoten, in dessen Bereich, ebenso wie am vorderen Ende des Primitivstreifens, alle drei Keimblätter fest untereinander zusammenhängen. Fig. 121 dagegen lehrt, wie am

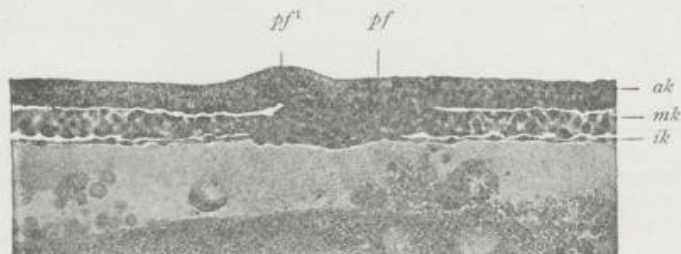


Fig. 120.

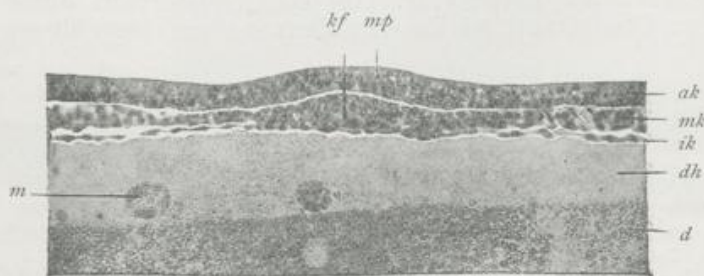


Fig. 121.

Fig. 120. Querschnitt durch den Hensenschen Knoten eines Hühnerkeimes nach 21 Stunden Bebrütung. Nach HERTWIG.

Fig. 121. Querschnitt durch den Kopffortsatz desselben Keimes wie in Fig. 120. *ak, ik, mk* Äußeres, inneres und mittleres Keimblatt, *pf', pf* linke und rechte die Primitivrinne begrenzende Primitivfalte, *kf* Kopffortsatz, *mp* Medullarplatte, *d* Dotter, *dh* Darmhöhle, *m* Megaspähren.

Kopffortsatz nur eine Verwachsung mit dem Darmdrüsenblatt besteht, dagegen das äußere Keimblatt jetzt durch einen Spalt abgetrennt ist, wie in der entsprechenden Gegend (Fig. 119) bei den Reptilien.

Eine zweite sehr wichtige Übereinstimmung mit den Vorgängen bei den Reptilien ist das so charakteristische Auftreten von einer oder mehreren Öffnungen an bestimmten Stellen der Keimblätter. Am größten ist die Übereinstimmung in den Fällen, wo sich ein Chordakanal im Kopffortsatz, wie beim Meerschweinchen, dem Schaf und der Fledermaus, entwickelt hat. Ein Pendant zu Fig. 117 vom Gecko liefert Fig. 123, die untere Ansicht eines glatt ausgebreiteten Embryonschildes vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen (*pr*) und Kopffortsatz. Dieser läßt eine Anzahl hintereinander gelegener, größerer und kleinerer, heller Flecken (o^1 — o^3) erkennen, welche nichts anderes als Öffnungen sind, die durch Durchbruch am Boden des Chordakanals entstanden sind.



Fig. 122.

Fig. 122. Querschnitt durch den Primitivknoten eines Kaninchenkeims mit fünf Ursegmenten. Nach RABL.

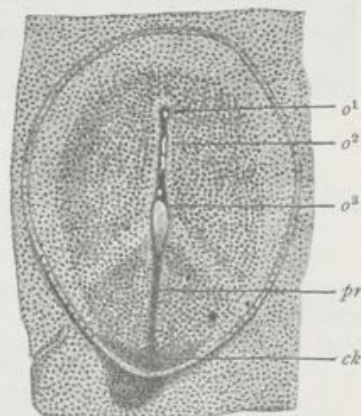


Fig. 123.

Fig. 123. Embryonschild vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen (*pr*) und Kopffortsatz, in welchem eine Reihe von Eröffnungen (o^1 , o^2 , o^3) des Chordakanals entstanden sind. Nach LIEBERKÜHN.

ck Caudalknoten.

Ebenso entspricht dem Medianschnitt durch das eröffnete Mesodermsäckchen der Natter (Fig. 118) der Medianschnitt durch einen eröffneten Chordakanal, wie ihn VAN BENEDEN von einem älteren Keim

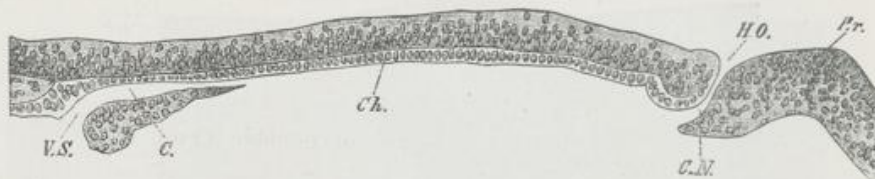


Fig. 124. Medianschnitt durch den in großer Ausdehnung eröffneten Chordakanal eines Keimes von *Vespertilio murinus*. Nach VAN BENEDEN.

C.N. Neurenterischer Kanal, *C.* vorderer persistierender Teil des Chordakanals, *Pr.* Primitivstreifen, *V.S.* vordere Öffnung, *H.O.* hintere Öffnung des ursprünglichen Chordakanals.]

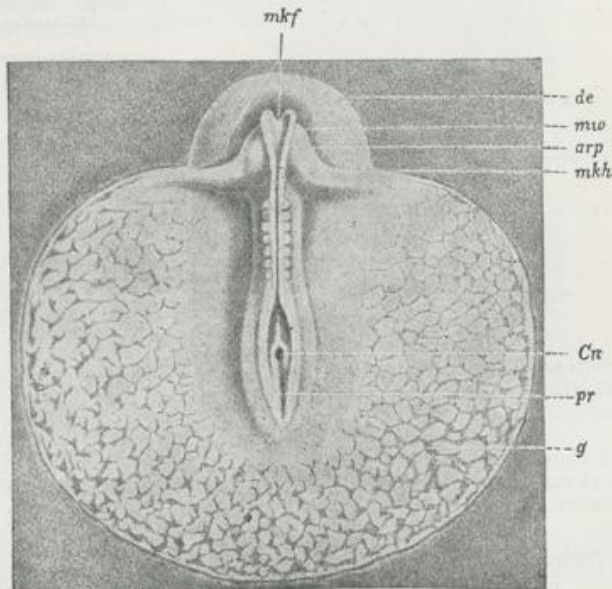
der Fledermaus abgebildet hat (Fig. 124). Der Durchbruch des Bodens, der auf einem jüngeren Stadium (Fig. 116) noch ganz erhalten ist, hat sich fast in der gesamten Länge vollzogen und nur noch zwei Brücken stehen gelassen, ein Stück des Bodens am vorderen Ende, wo er noch geraume Zeit bestehen bleibt, und ein hinteres Stück, welches wie beim Gecko einen Fortsatz des Primitivstreifens nach vorn bildet. Die Aus-

mündung des Chordakanals nach außen, die am HENSENSchen Knoten schon an jüngeren Keimen besteht, stellt nach erfolgtem Durchbruch (Fig. 124) eine Verbindung zwischen Urdarm und der Oberfläche der Medullarplatte, später der Medullarrinne, schließlich der Höhle am hinteren Ende des Nervenrohrs her; sie muß daher jetzt als *Canalis neurentericus* bezeichnet werden.

In den Fällen, in denen ein Chordakanal fehlt, kommt es wenigstens stets an einer Stelle, in einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium, zu einer Durchbruchsöffnung, und zwar am HENSENSchen Knoten; von ihm wurde schon erwähnt, daß sich in ihm gewöhnlich die Primitivrinne zu einer Grube vertieft (Fig. 125). Indem ihr Boden einreißt, entsteht ein Kanal (*cn*), der ebenfalls als *Canalis neurentericus* bezeichnet werden muß, da er später, wenn die Primitivrinne (*pr*) von den Medullarfalten umwachsen wird, die charakteristische Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr herstellt (Fig. 125). Ein solcher ist

Fig. 125. Keimhaut von *Diomedea* mit sieben Paar Rückensegmenten, Gefäßhof, Medullarrinne und Medullarwülsten. Nach SCHAUINSLAND.

■ *Cn* *Canalis neurentericus* (Primitivgrube), *pr* Primitivrinne, *g* Gefäßanlagen, *de* ein vom mittlerem Keimblatt noch nicht überzogener Teil des Dotterentoderms, *mw* Medullarwülste, *mhh* Mesodermhörner, *mkf* mesodermfreier Bezirk der Keimhaut, aus dem das Proamnion entsteht.



auch von einem sehr jungen menschlichen Embryo beobachtet worden (Graf SPEE). Die schuhsohlenartige Embryoanlage (Fig. 126) zeigt eine offene Medullarrinne und an ihrem hinteren Ende einen kurzen Primitivstreifen (*pr*) mit HENSENSchem Knoten, der von einem Kanal durchbohrt ist. Derselbe ist sogar auffallend weit, wie der nebenstehende Querschnitt (Fig. 127) lehrt.

Wenn wir zum Schluß noch in einigen Sätzen das Verhältnis der Keimblattbildung zwischen den Amnioten und den amnionlosen Wirbeltieren erörtern, so hat die vergleichende Entwicklungsgeschichte zu dem Ergebnis geführt, daß die Primitivplatte der Reptilien und die an ihrem vorderen Ende gelegene Öffnung, sowie der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere dem Urmund der niederen Wirbeltiere entsprechen. Allerdings sind starke Modifikationen namentlich dadurch eingetreten, daß der Urmund bis auf unbedeutende Öffnungen durch Verwachsung geschlossen ist.

Infolgedessen ist die Primitivrinne von einem gewissen Zeitpunkt ihrer Ausbildung an die einzige Stelle in der Keimhaut der Amnioten, in deren Bereich alle drei Keimblätter, wenn auch nur in geringerer Ausdehnung, längs eines schmalen Streifens untereinander verschmolzen sind und sich als gesonderte

Lagen nicht unterscheiden lassen, während sie seitwärts davon durch einen Spalt deutlich getrennt sind.

Zur Veranschaulichung dieses wichtigen Verhältnisses sollen dreilehrreiche Querschnitte durch die Primitivrinne von Embryonen der Säugetiere und des Menschen dienen. An der tief einschneidenden Primitivrinne einer Embryonalanlage des Kaninchens (Fig. 128 *pr*) hängen alle drei Keimblätter eine Strecke weit untereinander durch eine gemeinsame Zellenmasse zusammen. Dabei kann man mit ziemlicher Deutlichkeit bemerken, wie das äußere Keimblatt (*ak*) an der Primitivfalte (*ul*) in das parietale Mittelblatt (*mk*¹) umbiegt, während das viscerele Mittelblatt (*mk*²) in das einschichtige Darmdrüsenblatt (*ik*) übergeht. Zwischen den Primitivfalten oder Urmundlippen (*ul*) ist sogar bei Embryonen von Kaninchen und Fledermäusen eine dem Dotterpfropf der Amphibien ent-

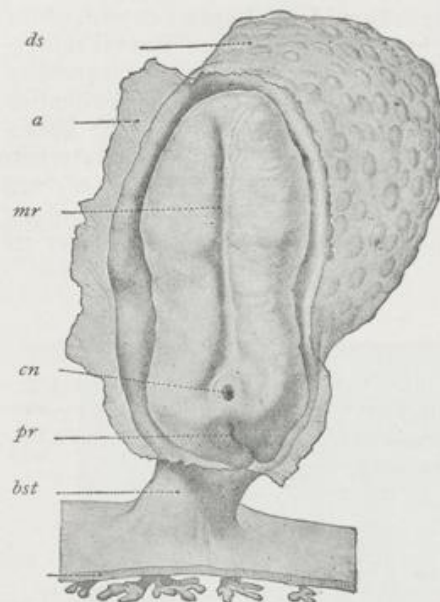


Fig. 126. Dorsalansicht einer menschlichen schuhsohlenartigen Embryonalanlage mit Dottersack. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Nach Graf SPEE.

a Amnion, *bst* Bauchstiel, *cn* äußere Mündung des Canalis neurentericus, *ds* Dottersack, *mr* Medullarrinne, *pr* Primitivstreifen.

sprechende Bildung (Fig. 129*d*) beobachtet worden.

Es ist nun gewiß von hohem, allgemeinem Interesse, daß auch die Untersuchung eines außerordentlich jungen menschlichen Keimes

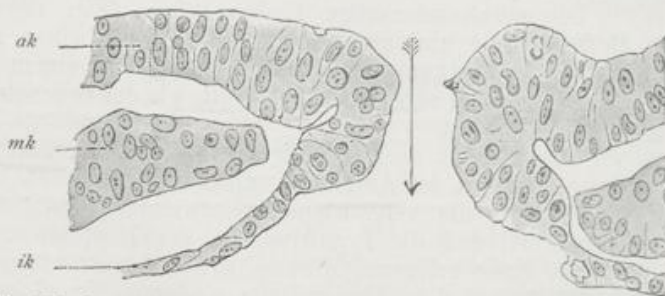


Fig. 127. Querschnitt durch den Canalis neurentericus des in Fig. 126 abgebildeten menschlichen Embryo. Nach Graf SPEE.

ak, *ik*, *mk* Äußeres, inneres und mittleres Keimblatt.

durch Graf SPEE ein Querschnittsbild (Fig. 130) geliefert hat, welches der vom Kaninchen mitgeteilten Abbildung zum Verwechseln ähnlich ist. Man sieht dort eine tief einschneidende Primitivrinne und an der

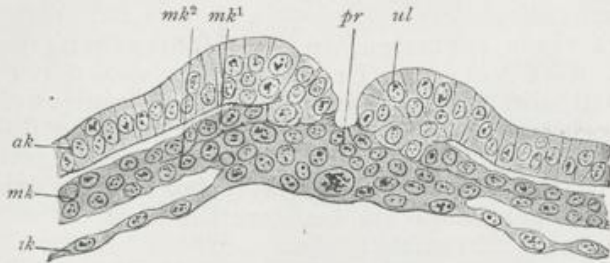


Fig. 128. Querschnitt durch die Primitivrinne (Urmund) eines Kaninchenkeims. Nach E. VAN BENEDEN.

ak, ik, mk Äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, mk^1 , mk^2 parietale, viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, ul seitliche Urmundlippe, pr Primitivrinne.

leicht kenntlichen Urmundlippe (ul) den Umschlag des äußeren Keimblattes (ak) in das parietale Mittelblatt (mk^1). Von diesem ist das viszerale Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert; es geht unter der Primitiv-

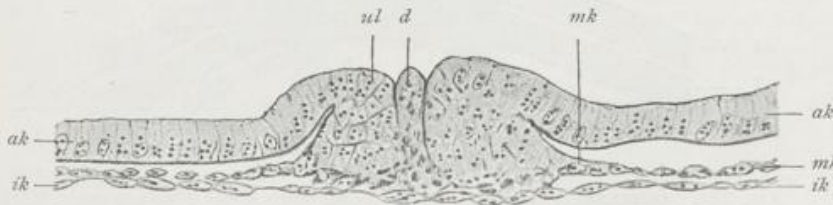


Fig. 129. Querschnitt durch die Primitivrinne des Kaninchens mit Dotterpfropf (d) zwischen den beiden Urmundlippen (ul). Nach CARIUS.

ak Äußeres, ik inneres, mk mittleres Keimblatt.

rinne in das innere Keimblatt über, wobei die Umschlagsränder beider Seiten untereinander zu der den Boden der Primitivrinne bildenden Zellenmasse verwachsen sind.

Wenn wir in dem begonnenen Vergleich weiter fortfahren, so entsprechen Mesoderm-säckchen der Reptilien und Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere dem Embryonalgebiet der amnionlosen Wirbeltiere, das, vor dem Urmund an der Decke des Urdarmes gelegen, die Chordaanlage usw. liefert.

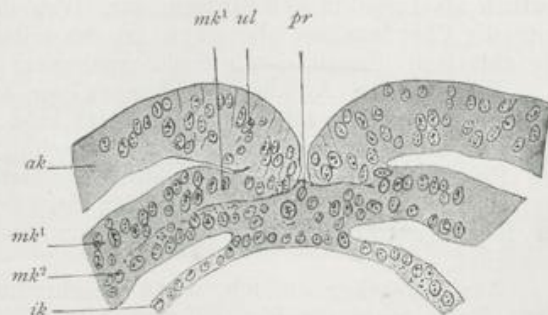


Fig. 130. Querschnitt durch die Primitivrinne eines menschlichen Keims in der Gegend des Canalis neurentericus (pr). Nach Graf SPEE. Bezeichnung wie in Fig. 128.

Schnitte durch die Gegend vor der Primitivrinne, auf verschiedenen Stadien der Entwicklung untersucht, liefern daher entsprechende Befunde, wie Schnitte vor dem Urmunde beim Amphioxus (Fig. 55—57), bei den Amphibien (Fig. 68—72), Selachiern (Fig. 84, 87, 88) usw.

Längs eines schmalen, in der Medianebene gelegenen Streifens, dort vor dem Urmund, hier vor der Primitivrinne, wird die Embryonalanlage nur von zwei Keimblättern gebildet, von welchen das untere zur Chorda zu werden bestimmt ist. Zu beiden Seiten dieses Bezirks geht bei allen Wirbeltieren die zweiblättrige in eine dreiblättrige Anlage über, indem auf das obere Keimblatt das mittlere und auf dieses das Darmdrüsenblatt folgt.

So gleicht z. B. Fig. 131 vom Kaninchen in ganz auffälliger Weise der Fig. 68 vom Triton. Sie zeigt uns die Chordaanlage (*ch*) als eine einfache Schicht von zylindrischen Zellen, links und rechts begrenzt vom mittleren und vom inneren Keimblatt. Das mittlere Keimblatt besteht aus einer parietalen (*mk¹*) und einer viszeralen (*mk²*) Lage platter Zellen, von denen die erste in die Chordaanlage übergeht, die zweite

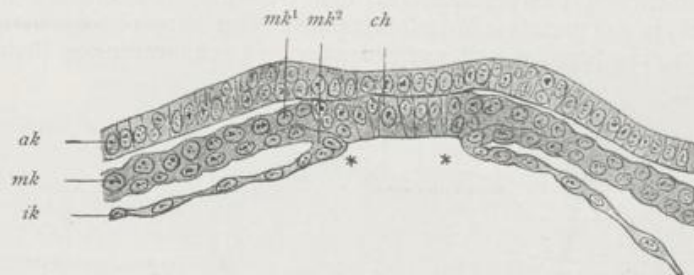


Fig. 131. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Kaninchens. Nach E. VAN BENEDEN.

ak, *ik*, *mk* Äußeres, inneres und mittleres Keimblatt, *mk¹*, *mk²* parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ch* Chorda.

an dem mit einem Stern bezeichneten Rand der Urdarmfalte in das abgeplattete, einschichtige Epithel des Darmdrüsenblattes (*ik*) umbiegt. Die Umbiegungsstelle springt sogar, wie bei den Amphibien, deutlich als Lippe in den Urdarm vor. Von diesen Verbindungen zur Seite der Chordaanlage abgesehen, ist das mittlere Keimblatt von den Grenzblättern überall durch einen Spaltraum scharf abgesondert.

Wie bei den Amnionlosen können wir auch bei den Amnioten zwei Abschnitte am mittleren Keimblatt bald nach seiner ersten Anlage unterscheiden, einen peristomalen Abschnitt, der in der Umgebung von Primitivplatte und Primitivstreifen entsteht, und einen parachordalen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten vom Mesodermsäckchen der Reptilien und von dem Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere ausbreitet.

Aus Tatsachen endlich, deren Beschreibung, und aus Gründen, deren Erörterung uns hier zu weit führen würde, ergibt sich noch zwischen Amnionlosen und Amnioten die dritte wichtige Übereinstimmung, daß die vordere Körperregion bei jenen durch Verwachsung der Urmundränder, bei diesen durch die Umwandlung von Primitivplatte und Primitivstreifen in die Länge wächst. Dabei wird längere

Zeit durch das Eigenwachstum von Primitivplatte und Primitivstreifen der Verlust, der an seinem vorderen Ende in der Gegend des HENSEN'schen Knotens durch Umwandlung eintritt, immer wieder ersetzt. Daher findet man bei Embryonen auf den verschiedensten Stadien, auf dem Stadium der Medullarplatte, der Medullarrinne und des schon zum Teil geschlossenen Nervenrohres (Fig. 132, 133, 134) hinter der verschieden weit differenzierten Anlage des Zentralnervensystems immer noch einen ansehnlichen Primitivstreifen (resp. Primitivplatte) vor. Erst von einem bestimmten Stadium an nimmt der Primitivstreifen an Länge rapid ab, zur Zeit, wo er in das Nervenrohr durch Umwachsung eingeschlossen wird; schließlich wird er beim Längenwachstum des Rumpfes und Schwanzes aufgebraucht bis auf einen geringen Endabschnitt, der zum After wird. Bei diesen Vorgängen wird peristomales in parachordales Mesoderm umgewandelt.

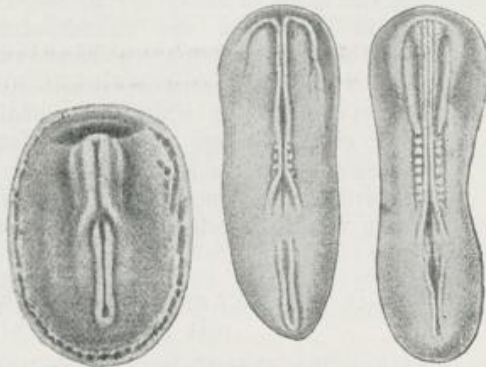


Fig. 132.

Fig. 133.

Fig. 134.

Fig. 132–134. Drei verschieden alte Hühnerembryonen zur Illustration des Verhältnisses zwischen Primitivrinne und der vor ihr gelegenen Körperregion, in welcher die Anlage des Zentralnervensystems an Länge immer mehr zunimmt. Nach KEIBEL und ABRAHAM.

Wie auf noch weiter vorgerückten Stadien der Entwicklung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren sich die Nervenplatte zum Nervenrohr, die Chordaanlage zur Chorda umwandelt und wie das mittlere Keimblatt sich aus seinen median gelegenen Verbindungen löst, braucht hier im einzelnen nicht genauer beschrieben zu werden, da alle diese Vorgänge sich im wesentlichen in der schon früher dargestellten Weise (S. 81) vollziehen.

Repetitorium zu Kapitel V.

A. Die Keimblase.

1. Aus dem Haufen der Furchungszellen (Maulbeerkugel, Morula) entwickelt sich bei allen Wirbeltieren eine Keimblase (Blastula) mit einer Keimblasenhöhle (Blastocöl).

2. Es gibt bei den Wirbeltieren vier verschiedene Arten von Keimblasen, je nach dem Gehalt an Dotter und nach seiner Verteilung.

a) Beim Amphioxus ist die Keimblasenhöhle sehr groß, und ihre Wand besteht aus einer einzigen Lage annähernd gleich großer, zylindrischer Zellen.

b) Bei Cyklostomen und Amphibien ist die Keimblasenhöhle eng, die eine Hälfte der Blasenwand ist dünn und aus einer oder mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt, die andere Hälfte ist erheblich verdickt und aus großen, vielfach übereinander geschichteten Dotterzellen gebildet.