

2. Die Verwendung des außerembryonalen Bezirks der Keimblätter zum Dottersack der Fische und zu den Eihäuten der Reptilien und Vögel.

a) Der Dottersack der Fische.

Der außerembryonale Bezirk der Eihäute liefert bei den Fischen nur einen Sack, der zur Aufnahme des Dotters dient. So zeigt uns Fig. 151 den Embryo eines Selachiers, der durch Einfaltung der Keimblätter aus dem in Fig. 81 dargestellten, scheibenförmigen Stadium in der für das Hühnchen beschriebenen Weise entstanden ist, während der größere Teil des Eies zu einem großen Dottersack geworden ist, der mit der Mitte des Bauches durch einen längeren Stiel verbunden ist. Von hier bieten uns die Teleostier Übergänge zu einem Zustand, in welchem der Dottersack wie bei den Amphibien sich vom Mitteldarm nicht durch einen Stiel absetzt, sondern nur eine weite Ausbuchtung desselben und der Bauchwand darstellt.

Sehen wir uns den Bau des Dottersacks jetzt noch genauer an. Wie schon oben bemerkt, breiten sich alle vier Keimblätter nacheinander um die ungeteilte

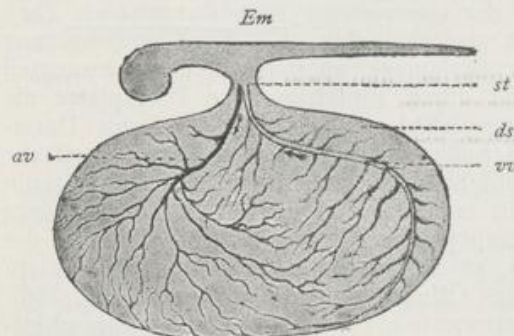


Fig. 151. Älterer Embryo eines Haifisches (*Pristiurus*). Nach BALFOUR.

Em Embryo, ds Dottersack, st Stiel des Dottersacks, av Arteria vitellina, vv Vena vitellina.

Dottermasse der meroblastischen Eier aus. Wie nun im embryonalen Körper die beiden mittleren Keimblätter auseinanderweichen und die Leibeshöhle zwischen sich hervortreten lassen, so geschieht es später auch im außerembryonalen Bezirk. Im Bereich des mittleren Keimblattes bildet sich ringsum ein enger Spaltraum aus, für welchen der Name „außerembryonale Leibeshöhle“ oder Keimblasencölom

(Höhle des Blastoderms,

KÖLLIKER) am besten passen würde; er trennt die Umhüllung des Dotters in zwei Platten, von welchen die innere die unmittelbare Fortsetzung des Darmrohrs, die äußere dagegen die Fortsetzung der Rumpfwand ist. Genau genommen, haben wir daher um den Dotter eine doppelte Sackbildung vor uns, die wir als Darmdottersack und Hautdottersack unterscheiden können. Jener ist nichts anderes als eine bruchsackartige Ausstülpung des Darmrohrs, dieser der Rumpfwand.

Es wurde schon erwähnt, daß die Abschnürung des Dottersacks vom embryonalen Körper eine sehr verschiedenartige sein und so weit gehen kann, daß der Zusammenhang zwischen beiden nur noch durch einen dünnen Stiel (Fig. 151 st) unterhalten wird. Eine genauere Untersuchung zeigt in diesem Fall den Stiel wieder aus zwei engen, ineinander gesteckten Röhren zusammengesetzt, von denen die äußere den Hautdottersack mit der Bauchwand und die innere den Darmdottersack mit dem Darmrohr verbindet. Die erste nennt man den Hautstiel, die

zweite den Darmstiel oder Dottergang, Ductus vitello-intestinalis. Die Ansatzstelle des Hautstiels in der Mitte der embryonalen Bauchfläche heißt der Hautnabel; die entsprechende Ansatzstelle des Darmstiels am Darm der Darmnabel.

Schließlich hat der Dottersack bei den Fischen dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien. Er wird selbst in dem extremen Fall wie bei den Selachiern noch zur Bildung der Darm- und Leibeswand benutzt. Er schrumpft, je mehr sein Inhalt verflüssigt und aufgesaugt wird. Der Darmdottersack wird dann, wenn er ganz klein geworden ist, in die Leibeshöhle eingezogen und dient endlich zum Verschluss des Darmnabels, ebenso wie der Hautdottersack bei seinem Schwund den Hautnabel zuschließt.

b) Die Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Zu dem Dottersack, der schon bei den Amphibien und Fischen auftritt, gesellen sich bei den Reptilien und Vögeln noch drei weitere embryonale Anhangsgebilde hinzu: 1. das Schafhäutchen oder Amnion, 2. die seröse Hülle und 3. der Harnsack oder die Allantois. Unserer Darstellung sollen besonders wieder die Verhältnisse beim Hühnerembryo zur Grundlage dienen.

Amnion und seröse Hülle sind ihrem Ursprung nach auf den außer-embryonalen Bezirk der Keimblätter, und zwar auf den Teil zurückzuführen, welcher bei den Fischen zum Hautdottersack verwandt wird. Sie entstehen abermals aus Falten, welche, um den noch kleinen Embryo herumwachsend, eine doppelte Umhüllung für ihn liefern. Schon zur Zeit, wo man am vorderen Ende der Embryonalanlage (Fig. 150) die halbkreisförmige Kopffalte wahrnimmt, durch deren Wachstum der Kopf des Embryo sich sondert, tritt bereits in geringer Entfernung vor ihr die vordere Amnionfalte (*vaf*) auf; sie bildet sich in einem Bezirk, in welchem das mittlere Keimblatt am Anfang der Entwicklung fehlt. Daher sind nur das äußere und das innere Grenzblatt, die hier direkt zusammenstoßen, an der Bildung der vorderen Amnionfalte oder des Proamnion beteiligt (Fig. 150). Während nun die Kopffalte (*kf*) mit ihrem Umschlagsrand nach dem Dotter vordringt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*vaf*) in entgegengesetzter Richtung nach außen über das Niveau der Keimhaut. Sie ziemlich rasch vergrößernd, wächst sie, indem sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts umlegt, kapuzenartig über den Kopf herüber und bedeckt schon am Ende des 2. Brüttages seinen vordersten Teil wie ein dünner, durchsichtiger Schleier; daher wird sie auch die Kopfscheide genannt (Fig. 153 *vaf*). Kopfscheide

Auf einem etwas späteren Stadium entwickeln sich am Schwanzende und zu beiden Seiten des Embryo die hintere und die seitlichen Amnionfalten, und zwar an Stellen, wo überall das mittlere Keimblatt angelegt und im Haut- und Darmfaserblatt getrennt ist; sie nehmen daher auch hier allein durch Einfaltung des äußeren Keimblattes und des ihm dicht anliegenden Hautfaserblattes ihren Ursprung.

Die hintere Falte ist zur Zeit, wo der Kopf schon von dem schleierartigen Häutchen überzogen ist, noch sehr unscheinbar, sie vergrößert sich langsam und legt sich hierbei über das hintere Körperende als Schwanzscheide herüber (Fig. 156 *am* und Fig. 153 *haf*).

Abschnitte einer einheitlichen Ringfalte sind, wird schließlich der Embryo ringsum wie von einem hohen Wall umschlossen. Bei weiterer Vergrößerung neigen dann die Amnionscheiden von vorn und hinten, von links und rechts über dem Rücken des Embryo zusammen (Fig. 152 bis 154af, vaf, haf), treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen untereinander längs einer Linie, der Amnionnaht, die sich von vorn nach rückwärts schließt. Nur an einer kleinen Stelle, nahe dem Schwanzende, unterbleibt längere Zeit der Verschluß und erhält sich eine kleine Öffnung.

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben Weise, wie es auf S. 62 (Fig. 47—50) im allgemeinen beschrieben worden ist. Jede Falte (Fig. 152 und 153) besteht aus zwei Blättern, einem inneren und einem äußeren, die am Umschlagsrand ineinander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Teil der außerembryonalen Leibeshöhle ist. In der Amnionnaht verschmelzen die entsprechenden Faltenblätter beider Seiten; gleichzeitig geht damit Hand in Hand eine Lostrennung der inneren von den äußeren Blättern (Fig. 154). Über dem Rücken des Embryo sind infolgedessen jetzt zwei Hüllen, eine innere und eine äußere, das Amnion (A) und die seröse Hülle (S), entstanden. Das Amnion ist ein Produkt der inneren Faltenblätter (Fig. 154ah). Es bildet um den Embryo in der ersten Zeit nach seiner Entstehung einen dicht anliegenden Sack, der nur eine sehr kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Amnionhöhle einschließt. Die seröse Hülle, die sich von den äußeren Faltenblättern herleitet, liegt dem Amnionsack als ein sehr zartes und durchsichtiges Häutchen dicht an und schließt ihn von außen ein (Fig. 154 und 155S).

Was das weitere Verhalten der beiden Hüllen betrifft, so bleibt der Amnionsack bis zum Ende der embryonalen Entwicklung mit einer kleinen Stelle am Bauch des Embryo, die der Hautnabel heißt, in Verbindung. In den Fig. 153—155 ist diese Stelle durch eine ringförmige Linie (*hn*) kenntlich gemacht. Hier setzen sich die primitiven Schichten der Rumpfwand in entsprechende Schichten des Amnion fort, so z. B. die Epidermis des Körpers in eine Epithellage, welche die Amnionhöhle auskleidet. Der Hautnabel der Reptilien und Vögel entspricht daher dem gleichnamigen Gebilde der Fischembryonen (Fig. 151st), an welchem ja auch der Hautdottersack mit seiner stielartigen Verlängerung in die Bauchwand übergeht. Wie bei den Fischen umschließt er (Fig. 153hn) eine Öffnung, welche den im Embryo gelegenen Teil der Leibeshöhle (*lh¹*) mit dem außerembryonalen, zwischen den Eihüllen befindlichen Teil (*lh²*) verbindet. Ferner tritt durch die Öffnung der am embryonalen Darm befestigte Stiel des Dottersacks oder der Dottergang hindurch, der in den oben genannten Figuren durch den kleinen Ring (*dn*) bezeichnet ist.

Durch Ausscheiden einer eiweißhaltigen, salzigen Flüssigkeit, des Liquor amnii, vergrößert sich der Amnionsack mit jedem Tage der Bebrütung. Gleichzeitig wird seine Wandung kontraktile. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu kontraktilen Fasern aus, die beim Hühnchen vom 5. Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann die Kontraktionen, etwa 10 in der Minute, bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von PREYER konstruierten Ooskops bedient.

Die seröse Hülle (S) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreibare Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina fest anliegt. Sie besteht aus zwei dnnen Zellblttern, welche ihren Ursprung von dem ueren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt herleiten. Als eine gesonderte Bildung ist die serse Hlle anfnglich (Fig. 154) nur im Bereich des Amnion und des Embryo vorhanden, soweit als sich die Leibeshhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergrert sich dann in demselben Mae, als der Dotter umwachsen wird und der Gefhof sich nach abwrts ausdehnt (Fig. 155). Parietales und viszerales Mittelblatt weichen mehr und mehr auseinander, bis schlielich (beim Hhnerembryo gegen Ende der Bebrtung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist.

Im Zusammenhang damit verndert sich auch die Wand des Dottersacks. Whrend sie am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblttern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablsung der sersen Hlle nur noch aus dem Darmdrsenblatt und dem viszeralen Mittelblatt zusammen.

Whrend die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, entsteht bei den Reptilien und Vgeln ein nicht minder wichtiges embryonales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Er hat

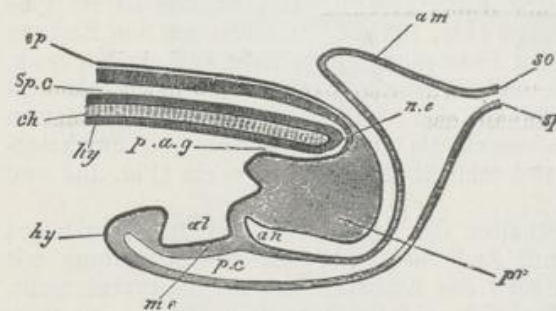


Fig. 156. Schematischer Lngsschnitt durch das Hinterende eines Hhnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois. Nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt, da das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhngt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* ueres Keimblatt, *ch* Chorda, *hy* Darmdrsenblatt, *al* Allantois, *m.e* mittleres Keimblatt, *an* der Stelle, wo der After entstehen wird, *am* Amnion, *so* Hauptplatte, *sp* Darmplatte.

zwei verschiedene Funktionen gleichzeitig zu erfllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsprodukte, welche whrend des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert werden, und zweitens ist er noch vermge seines Blutgefreich­tums und der oberflchlichen Lage, welche er erhlt, das wichtigste embryonale Atmungsorgan. Der Harnsack nimmt aus dem letzten Teil des Enddarms, der spter als Kloake bezeichnet wird, seinen Ursprung und ist hier in seiner ersten Anlage beim Hhnerembryo schon am Ende des 2. Tages nachzuweisen, zu einer Zeit, wo die Wandungen des Enddarms noch in Entwicklung begriffen sind. Er erscheint hier als eine kleine, blindsackartige Ausbuchtung (*al*) an der vorderen Wand der Darmplatte (*hy*). (Fig. 153 und Fig. 156*al*.)

Die Ausstlpung ist nach innen vom Darmdrsenblatt ausgekleidet und nach auen von einer Wucherung des Darmfaserblattes berzogen. Sie vergrert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshhle hineinwchst (Fig. 153*al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, whrend der Anfangsteil, der in den Enddarm bergeht, sich verengt und zu

Plantois
I
II

einem hohlen Stiel, dem Harngang oder Urachus, verlängert. Am 4. Tage ist der Harnsack so vergrößert, daß er in der embryonalen Leibeshöhle keinen Platz mehr findet und sich daher in ihren außerembryonalen Teil zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Fig. 154a). Er gelangt so in den Raum zwischen Dottersack (*ds*) und Amnion (*A*), trifft dann auf die Innenfläche der serösen Hülle (*S*) und breitet sich unter ihr auf eine weite Strecke, und zwar über die rechte Seite des embryonalen Körpers, aus (Fig. 155).

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Hühnerembryo mögen sich hier noch einige kurze Bemerkungen anschließen.

In dem Zeitraume vom 5. bis zum 11. Tage, also etwa bis zur Mitte der Bebrütung, treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois usw. folgende Veränderungen ein:

In der Wand des Dottersacks, der noch eine ansehnliche Größe beibehält, breitet sich in der früher geschilderten Weise der Gefäßhof über größere Strecken aus. Am 7. Tage bedeckt er etwa zwei Drittel (Fig. 155), am 10. Tage drei Viertel seiner Oberfläche, wobei die Grenzvene undeutlich wird und die scharfe Abgrenzung gegen den gefäßlosen Abschnitt aufhört. Der Inhalt des Dottersacks ist durch chemische Veränderung des Dotters verflüssigt worden. Von seiner Oberfläche hat sich die seröse Hülle (*S*), soweit sich der Gefäßhof ausgedehnt hat, durch Vergrößerung der außerembryonalen Leibeshöhle abgehoben. In den Zwischenraum ist gleichzeitig der Harnsack (Fig. 155a) hineingewachsen. Dieser hat sich bis zum 10. Tage so sehr vergrößert, daß er nur einen kleinen Teil vom Dottersack und Amnion unbedeckt läßt. Seine sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen seinem äußeren Blatt, welches fast überall der inneren Fläche der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren Blatt, welches an Amnion und Dottersack angrenzt, findet sich nur ein unbedeutender, mit Harnwasser erfüllter Zwischenraum.

Der Harnsack ist ferner zu dieser Zeit ein sehr blutgefäßreiches Organ geworden und wird von den Nabelgefäßen gespeist, die uns in einem späteren Artikel über das Blutgefäßsystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefäßnetz in seinem äußeren Blatt, welches sich an der Oberfläche des Eies ausbreitet; es dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Atmungsprozesses. Denn von dem oberflächlich zirkulierenden Blute wird Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, teils direkt durch die Eischale, teils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 9a.ch), welcher ein großer Teil des Harnsacks anliegt. Außer zur Respiration dient endlich der Harnsack auch noch zur Resorption des Eiweißes, welches während der Bebrütung immer mehr eingedickt und am spitzen Pole des Eies zu einem Klumpen zusammengedrängt wird. Er umwächst und hüllt den Eiweißklumpen in einen Sack ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von dem wuchernden Harnsack mitausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Eiweißsackes (H. VIRCHOW) entwickeln sich blutgefäßreiche Zotten, welche sich in das Eiweiß hineinsenken und von DUVAL,

der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, als Placenta beschrieben worden sind.

Auch die Luftkammer hat während der Bebrütung Veränderungen erlitten und sich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Schalenhaut, in welche sie eingeschlossen ist (Fig. 9), unter Luftaufnahme ausgedehnt. Das Amnion endlich, das am Anfang seiner Entstehung dem Embryo dicht anliegt, hat sich vergrößert und ist zu einem mit Amnionwasser stark gefüllten Sacke geworden (Fig. 155A). Seine schon oben beschriebenen rhythmischen Zusammenziehungen werden am 8. Tage am lebhaftesten und kräftigsten und nehmen von da bis zum Ende der Bebrütung an Häufigkeit und Stärke ab.

Infolge aller dieser Wachstumsvorgänge beansprucht der Embryo mit Anhängen jetzt einen viel größeren Raum als am Anfang der Bebrütung. Er gewinnt ihn dadurch, daß das den Dotter umgebende Eiweiß oder Albumen sich erheblich vermindert, indem namentlich seine flüssigen Bestandteile teils durch Verdunstung nach außen, teils auch durch Resorption von seiten des Embryo schwinden. Die Dotterhaut ist bei der Vergrößerung zerrissen worden.

In einem zweiten Zeitraum, der vom 11. bis zum 21. Tage oder bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens reicht, wird der Dottersack infolge der stärkeren Aufsaugung seines Inhaltes mehr und mehr schlaff, so daß sich seine Wand in Falten zu legen beginnt. Von der serösen Hülle wird er jetzt, da sich die außerembryonale Leibeshöhle rings um ihn ausgedehnt hat, vollständig abgelöst und hierauf durch Verkürzung des Darmteils näher an die Bauchwand herangezogen. Am 19. Tage der Bebrütung beginnt er durch den sehr eng gewordenen Hautnabel in die Bauchhöhle selbst hineinzuschlüpfen, wobei er während des Durchtritts durch die Bauchwand Sanduhrform annimmt. Hier wird er zum Verschuß der Darmwand mit verbraucht.

Eine Rückbildung erfährt das Amnion, insofern die Flüssigkeit abnimmt und fast ganz schwindet, bis die Membran wieder dicht dem embryonalen Körper anliegt. Auch das Eiweiß wird fast vollständig aufgebraucht. Nur der Harnsack fährt zu wuchern fort und wächst schließlich an der ganzen Innenfläche der serösen Hülle so vollständig herum, daß seine Ränder sich treffen und untereinander zu einem Sack verschmelzen, der den Embryo und das Amnion vollständig einschließt. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, daß seine Lostrennung nicht mehr gelingt.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfalls ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz geschwunden. Infolge dessen gibt es in der Allantois Niederschläge von Harnsalzen, die immer massenhafter werden.

Amnion und Harnsack bilden sich schließlich vollständig zurück. Indem das Hühnchen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen die es bedeckenden Hüllen mit dem Schnabel durchstößt, fängt es an, die in der größer gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direkt einzuatmen. Eine Folge davon ist, daß im Harnsack der Blutkreislauf sich verlangsamt und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefäße obliterieren. Amnion und Allantois sterben ab, trocknen ein, lösen sich dann vom Hautnabel ab, der sich am letzten Tage vor dem Ausschlüpfen schließt, und werden, wenn das Küchelchen die Eischale verläßt, mit dieser als dürftige Überreste abgestreift.